

The carbon balance of a cutover bog in the Jura mountains at contrasting stages of regeneration

Estelle Bortoluzzi

▶ **To cite this version:**

Estelle Bortoluzzi. The carbon balance of a cutover bog in the Jura mountains at contrasting stages of regeneration. Ecology, environment. Université de Franche-Comté, 2006. Portuguese. NNT : . tel-00083447

HAL Id: tel-00083447

https://theses.hal.science/tel-00083447

Submitted on 30 Jun 2006

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université de Franche-Comté
Faculté des sciences
Ecole Doctorale " Homme Environnement Santé "

N° attribué par la bibliothèque

Thèse

Présentée pour obtenir le grade de

Docteur en Sciences de l'Université de Franche Comté

Spécialité : Sciences de La Vie et de l'Environnement

Soutenue publiquement le Jeudi 15 Juin 2006

par

Estelle Bortoluzzi

Bilan de carbone d'une tourbière anciennement exploitée du Massif du Jura à différents stades de régénération.

Membres du jury :

Rapporteurs :
- Tim MOORE, Professeur, McGill University, Montreal, Canada
- André Jean FRANCEZ, HDR, Maître de conférences, Université de Rennes 1

Examinateurs :
- Bernard LONGDOZ, Chargé de recherche, Centre INRA de Nancy
- Pascal COLLIN, Directeur, Espace Naturel Comtois, Besançon

Directeurs de thèse :
- Alexandre BUTTLER, Professeur, Université de Franche Comté, Besançon
- Daniel EPRON, Professeur, Université Henri Poincaré, Nancy

Table des matières

RESUME **5**

ABSTRACT **6**

REMERCIEMENTS **7**

1 INTRODUCTION **9**

1.1 La problématique des gaz à effet de serre ***9***

1.1.1 Historique 9
1.1.2 Définition 9
1.1.3 L'effet de serre et les activités anthropiques 10

1.2 Les tourbières : puits ou source de carbone ? ***12***

1.2.1 Définitions 12
1.2.2 Les tourbières tropicales 13
1.2.3 Les tourbières de l'hémisphère nord 13
1.2.4 Les tourbières et les gaz à effet de serre 14

1.3 L'exploitation des tourbières ***14***

1.3.1 Leurs différentes utilisations 14
1.3.2 La situation générale 15

1.4 Les tourbières après exploitation ***17***

1.4.1 Les conditions d'abandon 17
1.4.2 La tourbe à nu 17
1.4.3 Le retour de la végétation 17
1.4.4 En terme de bilan de carbone : la question reste posée 18

1.5 La problématique générale de thèse ***18***

2 LA PARTICULARITE DU SITE D'ETUDE **20**

2.1 Une tourbière bombée du massif du Jura ***20***

2.1.1 Choix du site d'étude 20
2.1.2 Caractéristiques du site 20
2.1.3 L'exploitation 21
2.1.4 L'après exploitation 21

2.2 Le choix et la caractérisation des stations d'étude : la diversité de la végétation ***25***

2.2.1 Introduction 25
2.2.2 Matériel et méthodes 25
2.2.2.1 Méthode des relevés 25
2.2.2.2 Analyse des données 26
2.2.3 Résultats 26
2.2.4 Discussion 29

3 ETABLISSEMENT DU BILAN DE CARBONE DE TROIS STADES DE REGENERATION D'UNE TOURBIERE ANCIENNEMENT EXPLOITEE **30**

3.1 Introduction ***30***

3.2 Matériels et méthodes ***32***

3.2.1 Les flux de CO_2 32
3.2.1.1 Protocole de mesure des flux de CO_2 32
3.2.1.2 Les facteurs abiotiques 37
3.2.1.3 Les facteurs biotiques 37

3.2.2 La mesure des flux de méthane 45
3.2.3 La simulation des flux de carbone 46
3.3 Les flux de CO_2 49
3.3.1 Résultats 49
3.3.1.1 Tendances générales des facteurs abiotiques et biotiques 49
3.3.1.2 Tendances générales des flux de CO_2 50
3.3.1.3 Relations entre respiration totale et facteurs biotiques et abiotiques 56
3.3.1.4 Relations entre photosynthèse brute à lumière saturante et facteurs biotiques et abiotiques 57
3.3.1.5 Relations entre photosynthèse brute et facteurs biotiques et abiotiques 58
3.3.2 Discussion 62
3.3.2.1 Tendances générales des flux instantanés de CO_2 62
3.3.2.2 Température 63
3.3.2.3 Dessiccation et niveau de la nappe 64
3.3.2.4 Végétation 65
3.3.2.5 Intensité lumineuse 66
3.4 Les flux de CH_4 67
3.4.1 Résultats 67
3.4.2 Discussion 69
3.5 Bilan de carbone 71
3.5.1 Résultats 71
3.5.1.1 Bilan de carbone des trois stations pour les années 2004 et 2005 71
3.5.1.2 Analyse de sensibilité des paramètres du modèle 72
3.5.2 Discussion 76
3.6 Conclusion 79
4 COMPARTIMENTATION DES FLUX DE CO_2 AVEC L'ANALYSE DE LA DISCRIMINATION ISOTOPIQUE $^{13}C/^{12}C$ 81
4.1 Introduction 81
4.2 Matériel et méthodes 83
4.2.1 Méthode 83
4.2.2 Analyse du CO_2 respiré *in situ* 84
4.3 Résultats 87
4.3.1 Le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré *in situ* : δ_E et δ_o 87
4.3.2 Le $\delta^{13}C$ de la matière organique 88
4.4 Discussion 89
4.5 Conclusion 91
5 DES MESURES EXPERIMENTALES AVEC L'ANALYSE DES FLUX DE CO_2 A NIVEAU DE NAPPE CONTROLE 92
5.1 Introduction 92
5.2 Matériel et méthodes 92
5.2.1 Présentation, description du dispositif expérimental 92
5.2.2 Les mesures de flux de CO_2 94
5.3 Résultats 96
5.3.1 L'indice de végétation 96
5.3.2 Les flux de CO_2 98
5.4 Discussion 100
5.5 Conclusion 101
6 CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 102
6.1 Végétation et flux de carbone 102

6.2 Bilan de carbone *103*
6.3 Compartimentation des flux *105*

7 BIBLIOGRAPHIE **107**

8 LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX **114**

9 ANNEXES **119**

9.1 Liste des abréviations *119*
9.2 Annexe 3-1 : exemple de mesure avec l'IRGA (CIRAS 1) *120*
9.3 Annexe 3-2 : Photos de l'IRGA et du dispositif d'ombrage artificiel *121*
9.4 Annexe 3-3 : Mesures du méthane *122*
9.5 Annexe 3-4 : Récapitulatif schématiques mesures in situ *123*
9.6 Annexe 4-2 : Photos du dispositif de la mesure de respiration pour l'analyse du $\delta^{13}C$ et des creuses *124*

10 ARTICLE **125**

Résumé

Les tourbières après exploitation perdent leur capacité de puits de carbone, une propriété importante dans le contexte actuel des modifications climatiques attendues au cours des prochaines années avec l'augmentation de la teneur atmosphérique en gaz à effet de serre.
Afin d'effectuer le bilan de carbone d'une tourbière anciennement exploitée du massif du Jura, trois stades de régénération ont été choisis : tourbe nue, régénération récente avec principalement *Eriophorum angustifolium* et quelques *Sphagnum* et régénération avancée avec une majorité de *Sphagnum* et *Eriophorum vaginatum*. Les flux de carbone et les différents facteurs abiotiques et biotiques les influençant ont été suivis très régulièrement pendant deux saisons complètes de végétation afin d'établir un modèle empirique et de simuler les flux de carbone.
Les facteurs clés agissant sur les flux de CO_2 sont, pour la photosynthèse brute : la lumière, la température de l'air et l'indice de végétation (comprenant l'indice foliaire, la densité et l'indice de dessiccation des bryophytes), pour la respiration de l'écosystème : la température de l'air avec l'indice de végétation et sur la station sans végétation le niveau de la nappe. Pour les flux de CH_4, il s'agit principalement de l'indice foliaire des plantes vasculaires ou du niveau de la nappe pour la station de tourbe nue. Cette dernière est une faible source de carbone (entre -19 et -32 g C m^{-2} an^{-1}) principalement en raison de son niveau de nappe haut toute l'année. Les deux stations en régénération sont des puits de carbone en 2004 et 2005, légèrement plus faibles pour la station récente (entre 67 et 166 g C m^{-2} an^{-1}) que pour la station avancée (entre 93 et 183 g C m^{-2} an^{-1}).
La mesure du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré des trois stations étudiées, avec la méthode des Keeling plots a permis de les distinguer avec une signature isotopique de plus en plus négative depuis la tourbe nue jusqu'à la régénération avancée. Cette analyse de la composition isotopique, associée aux variations du bilan de carbone entre les deux années ainsi qu'aux mesures effectuées des flux de CO_2 sur un dispositif expérimental permettant de séparer les effets liés au niveau de nappe de ceux liés aux espèces végétales clés de régénération, ont permis d'identifier les principaux processus qui affectent les flux de carbone entre les stades de régénération.
L'augmentation de la respiration de la tourbe nue avec la baisse du niveau de la nappe a un impact négatif sur le bilan de carbone. Ce dernier dépend aussi de la quantité relative de bryophytes (perdant leur capacité de puits de carbone en cas de sécheresse) et de plantes vasculaires (facilitant le dégagement de méthane). Le retour de la fonction de puits de carbone de ces écosystèmes en régénération est ainsi lié aux choix de gestion et aux itinéraires techniques de restauration mis en œuvre sur ces sites.

Mots clés : Tourbière, Régénération, CO_2, CH_4, Photosynthèse, Respiration de l'écosystème, Echanges nets de l'écosystème, Bilan de carbone, $\delta^{13}C$, Isotopes stables.

Abstract

Harvested bogs lose their sink capacity, which is an important property in the present issue of climate change expected in the next years due to the increase of atmospheric greenhouse gases.

In order to reconstruct the carbon balance of a harvested bog in the Jura Mountains, three stages of regeneration were chosen: bare peat, recent regeneration with few *Sphagnum* patches and mostly *Eriophorum angustifolium* and advanced regeneration with domination of *Sphagnum* associated with *Eriophorum vaginatum*. Carbon fluxes and key driving environmental variables were regularly recorded during two entire growth seasons of vegetation, in order to establish an empirical model and to simulate carbon fluxes.

The key predictors of the CO_2 fluxes were for the gross photosynthesis: light intensity, air temperature and vegetation index (including leaf area of vascular plants, bryophyte density and rate of bryophyte desiccation). For the ecosystem respiration, the predictors were the air temperature together with the vegetation index and, on the bare peat, the water table level. For the CH_4 fluxes, it was mainly the leaf area index of vascular plants or for the bare peat station, the water table level.

Considering the net carbon exchange, bare peat is a weak carbon source (between -19 and -32 g C m^{-2} y^{-1}) mainly due to its high water table level all over the year. During 2004 and 2005, the two vegetated stations acted as carbon sinks. The recent regeneration was slightly less efficient (between 67 and 166 g C m^{-2} y^{-1}) than the advanced regeneration (between 93 and 183 g C m^{-2} y^{-1}).

Measurements of $\delta^{13}C$ of respired CO_2 of the three studied stations, with the Keeling-plot method, allowed us to characterize each of them with their isotopic signature, becoming more negative from the bare peat to the advanced regeneration.

The isotopic analysis, together with the carbon balance variation between the two years and the CO_2 fluxes measurements in a factorial experiment separating water table effects from those of the key regeneration vascular plants, allowed us to identify the main processes affecting carbon fluxes of the various regeneration stages.

The increase of the bare peat respiration with the lowered water table has a negative impact of the carbon balance. This balance depends also on the relative quantity of bryophytes (which lose their sink capacity in case of drought) and of vascular plants (which facilitate CH_4 efflux). The return to a carbon sink function of these damaged ecosystems is so linked to the management practices and to the decision about techniques of restoration.

Key words: Peat bog, regeneration, CO_2, CH_4, photosynthesis, ecosystem respiration, net ecosystem exchange, carbon balance, $\delta^{13}C$, stable isotopes.

Remerciements

Mes remerciements s'adressent en tout premier lieu à Hervé Richard, Directeur du Laboratoire de Chrono-Ecologie (UMR 6565 CNRS), pour son accessibilité et son accueil au sein du laboratoire depuis mon DEA jusqu'à ma fin de thèse.

Je tiens également à remercier tout particulièrement mes deux directeurs de thèse Alexandre Buttler et Daniel Epron, qui m'ont suivie, conseillée et aidée du début de ce travail jusqu'à son aboutissement final.

Mes remerciements s'adressent ensuite à Stephen Chapman et à l'ensemble de l'équipe du programme européen RECIPE, dans le cadre duquel ce travail a été financé. La dynamique lancée par ces travaux de recherches conjoints entre des équipes de plusieurs pays et de plusieurs disciplines a nettement contribué à enrichir le contexte de ce travail et les réflexions scientifiques en découlant.

Je remercie particulièrement les membres du groupe de travail sur les flux de carbone et la végétation : Harry Vasander et Mika Yli-Petays (Université d'Helsinki), Stephen Chapman et Rebekka Artz (Macaulay Institute, Aberdeen), André-Jean Francez (Université de Rennes1), Alexandre Buttler (Université de Franche-Comté, EPFL) et Daniel Epron (Université H. Poincaré, Nancy) pour les échanges et la mise au point des protocoles de mesures des flux de carbone et le partage de leur expérience.

J'adresse aussi mes remerciements à Daniel Gilbert (Université de Franche-Comté), coordinateur efficace du projet européen RECIPE sur Besançon.

Je suis très reconnaissante à Tim Moore (McGill University), André-Jean Francez (Université de Rennes1), Bernard Longdoz (INRA de Nancy), et Pascal Collin (Espace Naturel Comtois, Besançon), membres du Jury, d'avoir accepté de juger mon travail.

Mes remerciements à Espace Naturel Comtois pour nous avoir facilité le travail sur la tourbière Sur les Seignes et pour les informations concernant l'historique du site.

J'adresse mes remerciements à Andy Siegenthaler et Emanuela Samaritani (Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne) pour les analyses de méthane, à Adeline Wall et Caroline Schaal pour leur aide à l'occasion de prélèvements sur le terrain, à Françoise Gualdi pour son efficacité administrative et à Anne-Laure Toussaint (Laboratoire de Biologie Environnementale à Montbéliard) pour son accueil et aide au broyage des échantillons.

Je remercie aussi l'équipe de l'INRA de Nancy pour le prêt du capteur de rayonnement global ainsi que pour les analyses isotopiques de $^{13}C/^{12}C$ réalisées par Claude Bréchet.

Je remercie l'équipe du secrétariat de mairie du Russey pour ses précieuses informations sur la météo locale : présence de soleil sans nuages, arrivée ou fonte de la neige !

Merci à Monsieur Claude Gresset du Centre départemental de météorologie du Doubs pour m'avoir gracieusement transmis les données météo manquantes à mon jeu de données.

Mes chaleureux remerciements à l'ensemble de l'équipe du laboratoire de Chrono-Ecologie pour leur présence et leur aide et tout particulièrement à Isabelle Jouffroy et Jean Daniel Tissot pour leur soutien technique et amical.

Je remercie également Gaëlle et Florence pour le partage des aléas communs de la vie de doctorante.

Merci à tous ceux qui m'ont aidée un jour ou l'autre au cours de cette thèse.

Enfin, mes remerciements vont à mes parents, aux amis, aux habitants du " Grand Pays " et à Marc et Sélune pour leur présence quotidienne et leur soutien capital.

1 Introduction

1.1 La problématique des gaz à effet de serre

1.1.1 Historique

Dès la fin du XVIII^{e} siècle, le savant genevois Horace Bénédict de Saussure (1740-1799) inventait l'héliothermomètre, boîte tapissée de liège noir fermée par des vitres et contenant un thermomètre. Il y avait relevé la température maximale de 109,6 °C.

Cinquante ans plus tard, le physicien français Joseph Fourier compare la terre et son atmosphère à l'héliothermomètre de Saussure. Le rayonnement solaire pénètre facilement dans l'atmosphère et chauffe le sol, ce dernier émet des rayons infrarouges vers l'atmosphère qui agit comme les vitres de l'héliomètre en renvoyant une partie des rayonnements du sol et en contribuant à un réchauffement supplémentaire de la terre. C'est ainsi que Fourier décrit le principe de l'effet de serre.

En 1860, le physicien irlandais John Tyndall, utilise une nouvelle comparaison, celle de la couverture chauffante et introduit le terme de pouvoir radiatif de l'atmosphère, notamment du gaz carbonique et de l'eau (Jouzel et Debroise, 2004).

C'est le suédois Svante Arrhénius (prix Nobel de chimie de 1903), qui popularise ensuite l'expression d'effet de serre. De plus, dès 1896, il note que la civilisation industrielle repose sur l'utilisation des combustibles fossiles – charbon, gaz naturel et pétrole – combustion qui entraîne des émissions de gaz carbonique (Petit, 2003). Arrhénius estime alors que le doublement de la quantité de gaz carbonique dans l'atmosphère pourrait engendrer une hausse de température moyenne annuelle comprise entre 4 et 6 °C, ceci par le fait que l'effet de serre, en augmentant la concentration en vapeur d'eau, exercerait un effet de surenchère sur lui-même. Dans le contexte scientifique de l'époque, une rumeur courrait sur un retour éventuel d'une période glaciaire et l'activité industrielle avec ses conséquences sur l'effet de serre était alors pressentie comme positive (Jouzel et Debroise, 2004).

1.1.2 Définition

L'effet de serre, processus atmosphérique naturel, consiste en l'absorption par certains gaz de l'atmosphère, des rayonnements solaires infrarouges émis par le sol. Ces flux de rayonnement thermique réchauffent l'atmosphère qui rayonne vers la terre augmentant ainsi la température de l'atmosphère au voisinage du sol (Kandel et Fouquart, 1992). Sans ce phénomène, la température moyenne du globe terrestre serait de 33 °C plus basse : -18 °C au lieu de +15 °C. Cet avantage thermique étant limité aux basses couches de l'atmosphère, c'est au-delà de 5000 m d'altitude que l'on peut mesurer cette température théorique de -18 °C (Leroux, 2004).

1.1.3 L'effet de serre et les activités anthropiques

Au XVIII^{e} siècle, le scientifique suisse Louis Agassiz, explique la présence de blocs erratiques de granite dans les plaines calcaires de Suisse et du Jura par l'action d'anciens glaciers sur ces sites. Il parle alors d'âge glaciaire, et c'est une avancée majeure dans la perception des variations du climat au cours de l'histoire de la Terre.

Les mystères des climats passés ont continué à susciter nombre de questionnements et de recherches scientifiques, avec tout au long du XX^{e} siècle l'ouverture progressive des archives climatiques. D'abord, le lien est établi entre la température de l'eau et les différentes espèces de foraminifères, dont les couches successives fossilisées sont un enregistrement indirect des températures passées. Puis, c'est la découverte d'un archivage colossal avec les variations d'^{18}O contenu dans les pluies tombant aux pôles, en fonction du climat, et conservé dans les glaces des calottes glaciaires ne fondant jamais (Dansgaard *et al.*, 1993, Jouzel et Debroise, 2004).

L'étude des climats passés aide à la compréhension des différents processus des variations de la température moyenne du globe. Ainsi, avec un forage de la calotte glaciaire à la station antarctique russe de Vostock jusqu'à une profondeur de 3600 m, la température et les teneurs en CO_2 et CH_4 ont pu être reconstituées jusqu'à plus de 400 000 ans dans le passé. Quatre cycles majeurs de variations apparaissent avec les températures les plus chaudes corrélées avec les concentrations les plus élevées en CO_2 et CH_4.

Si ce sont les variations cycliques de l'axe de rotation de la terre autour du soleil qui engendrent les modifications du climat, les augmentations de la concentration des gaz à effet de serre liée aux activités humaines amplifient à leur tour le phénomène. On peut parler d'un phénomène d'amplification et d'effet de serre additionnel (Petit, 2003).

Les gaz ne sont pas tous concernés, cela dépend de leur structure moléculaire, de leur raie d'absorption qui les rend plus ou moins aptes à renvoyer les rayonnements thermiques vers le sol. Les principaux gaz à effet de serre possèdent une structure moléculaire non symétrique : la vapeur d'eau, le gaz carbonique, le méthane, l'oxyde nitreux, l'ozone et les hydrocarbures halogénés. De plus, les gaz à effet de serre n'ont pas tous la même capacité à absorber le rayonnement infrarouge ni le même temps de résidence dans l'atmosphère. C'est le CO_2 qui sert de référence. Sur une durée de 100 ans, le pouvoir de réchauffement global de 1 kg de CO_2 est de 1. A masse égale, le méthane est 23 fois plus efficace, l'oxyde nitreux 298 fois et les Chlorofluorocarbures (CFC) 6500 à 8700 fois (source IPCC).

Depuis le début de l'ère industrielle, début du XIX^{e} siècle, la concentration de ces gaz a augmenté. Le CO_2 est passé d'une concentration de 280 ppm à celle jamais atteinte auparavant de 375 ppm, soit un accroissement annuel de 0.5 % en moyenne. Sur la même période, la concentration du méthane a elle augmenté de 1 ppm passant de 750 à 1750 ppb, ce qui est loin d'être négligeable étant donné son pouvoir radiatif plus élevé. L'oxyde nitreux a pour sa part augmenté de 40 ppb (source IPCC). La conséquence de ces changements de la composition de l'atmosphère est un réchauffement constaté d'en moyenne 0.6 °C depuis 1860. Selon les scénarii et les modèles, les prédictions de l'augmentation moyenne de

température de surface sont comprises entre 1.5 °C à 6 °C à l'horizon 2100, avec des disparités entre les grandes zones climatiques et des augmentations plus fortes aux pôles et aux tropiques qu'aux moyennes latitudes avec des zones de refroidissement possible.

Les modifications climatiques liées aux activités humaines ont tout d'abord été perçues de manière positive, comme exposé par Arrhénius au début du siècle dernier. C'est ensuite, à partir des années 1970, que cette problématique a intéressé les milieux scientifiques et politiques. Avec la mise en place des premiers modèles climatiques, le verdict était déjà le réchauffement climatique, avec des effets d'amplification et des conséquences écologiques et économiques non négligeables. Dès 1979, les scientifiques s'organisent, avec tout d'abord, la mise en place, par l'OMM (Organisation Météorologique Mondiale) d'un programme de recherche mondiale sur le climat. En 1988 est créé l'IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change (GIEC en français). Ce groupe international d'experts scientifiques est chargé de faire le point régulièrement sur les connaissances sur les changements climatiques et de fournir une base de réflexion aux politiques.
Suite au premier rapport de l'IPCC en 1990, les responsables politiques réunis au sommet de Rio de Janeiro de 1992 ont rédigé la convention cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques (CCNUCC) qui a pris effet dès 1994. Ratifiée aujourd'hui par plus de 180 pays dont les Etats-Unis, son objectif est de « *stabiliser les concentrations des gaz à effet de serre dans l'atmosphère à un niveau qui empêche toute perturbation anthropique dangereuse du système climatique. Il conviendra d'atteindre ce niveau dans un délai convenable pour que les écosystèmes puissent s'adapter naturellement aux changements, que la production alimentaire ne soit pas menacée et que le développement économique puisse se poursuivre de manière durable ».*
C'est ensuite le protocole de Kyoto de 1997 qui traduit cette prise de conscience en engagements quantitatifs juridiquement contraignants, tels que la réduction des émissions de gaz à effet de serre sur la période 2008-2012 sur la base des émissions de 1990. L'entrée en vigueur du protocole nécessitait sa ratification par 55 pays au moins et parmi eux, des pays développés dont les émissions de dioxyde de carbone représentaient en 1990 au moins 55 % des émissions de ces pays développés à la même date. Bien que les Etats-Unis (émetteurs de 30 à 35 % des gaz à effet de serre d'origine anthropique) aient décidé de ne pas signer le protocole, son entrée en vigueur est effective depuis le 16 février 2005, suite à la ratification décisive du protocole par la Russie en novembre 2004, avec l'application entre autres des deux articles suivants :

Article 7 *: « chacune des parties visées (...) fait figurer dans son inventaire annuel des émissions anthropiques par les sources et de l'absorption par des puits des gaz à effet de serre (...) »*

Article 10 b ii *: « elles aident à faire face aux changements climatiques et à leurs effets néfastes, avec notamment des mesures visant à réduire l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre et à accroître l'absorption par des puits (...) »*

Au travers de ces deux articles, transparaît la nécessité pour les pays signataires d'inventorier leurs émissions et leurs puits de gaz à effet de serre, de réduire les émissions de ces gaz et d'en favoriser l'absorption par les puits, ceci dans le cadre des activités humaines mais aussi plus largement au niveau de l'ensemble des écosystèmes. L'une des mises en application de ces articles est l'établissement du principe des crédits carbone, alloués aux industries des pays ayant ratifié le protocole. Des sanctions financières sont appliquées en cas d'émission hors quotas. Les entreprises ont la possibilité d'effectuer des échanges de crédits carbone entre elles mais aussi d'en acheter aux pays du sud en y mettant en place des projets de réduction de leurs émissions ou de séquestration des gaz à effet de serre, encourageant en même temps une dynamique de développement durable dans ces pays (source IPCC). C'est dans ce contexte particulier que nombre de mesures de flux de gaz à effet de serre ont été entreprises par différentes équipes de recherche avec des réseaux de mesures, différentes techniques, échelles et types d'écosystèmes, dont les tourbières – milieu étant l'objet d'étude de cette thèse –.

1.2 Les tourbières : puits ou source de carbone ?

1.2.1 Définitions

Les tourbières sont des milieux humides dans lesquels la matière organique s'accumule formant un histosol (sol organique à tourbe – avec un minimum de 30 cm d'un sol composé de plus de 50 % de matière organique –). Ce processus a lieu grâce à un surcroît de la production végétale par rapport à sa décomposition (Aragno *et al.*, 1998).

Plusieurs conditions doivent être réunies pour permettre l'apparition, la croissance et le maintien d'une tourbière. Prioritairement, le bilan hydrique doit être équilibré voire positif, avec des alternances saisonnières peu marquées. Ensuite, selon l'origine de l'eau, on distingue différents types de tourbières. Quand une tourbière est uniquement alimentée par les précipitations, elle est ombrogène, ce sont les tourbières bombées ou de couverture, des milieux très pauvres en nutriments. Lorsque l'alimentation en eau provient en grande partie d'eaux d'écoulement qui se sont enrichies sur leur parcours en nutriments, les tourbières sont dites géogènes. Ces milieux, plus minérotrophes, ont une végétation différente de celle des tourbières ombrotrophes (Francez, 2000). Puis, c'est avec le facteur de température que vont se distinguer les deux grands ensembles de tourbières, les tourbières tropicales et les tourbières des climats frais et tempérés.

La distribution mondiale des tourbières est estimée entre 386 et 409 millions ha soit 2,7 % des terres émergées (Charman, 2002) (voir Figure 1-1).

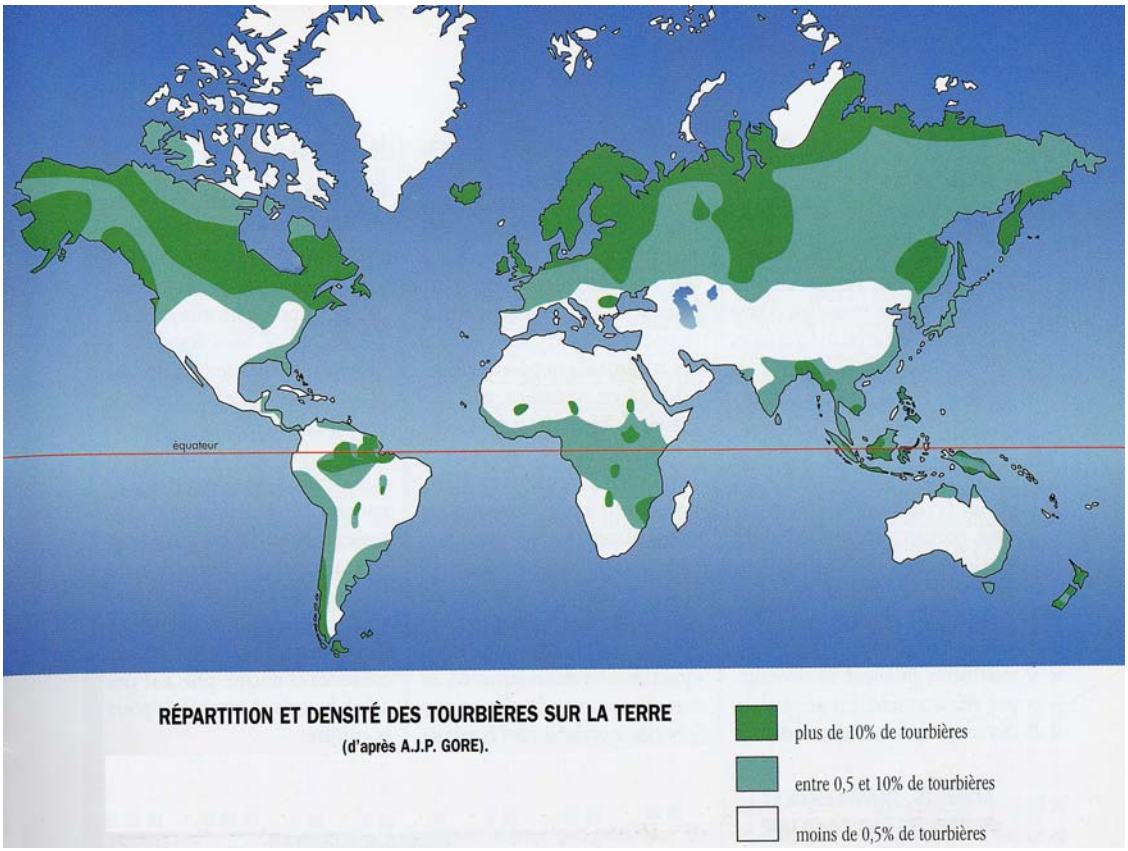


Figure 1-1 : Répartition et densité des tourbières au niveau mondial, modifié d'après Manneville (1999).

1.2.2 Les tourbières tropicales

Ces tourbières liées au climat tropical humide et équatorial peuvent représenter des surfaces supérieures à dix pour cent de la superficie de certaines régions. Sous ces latitudes, la forte évapotranspiration est compensée par une pluviométrie importante. Ces milieux tourbeux se trouvent à basse altitude dans des zones marécageuses minérotrophes (deltas, grands marais, arrière-mangroves) mais aussi en altitude, avec de fortes précipitations et des baisses de températures saisonnières ou nocturnes qui bloquent la décomposition de la matière organique qui peut ainsi s'accumuler (Manneville *et al.*, 1999).

1.2.3 Les tourbières de l'hémisphère nord

Les tourbières de l'hémisphère Nord, représentent 90 % des tourbières mondiales (Francez, 2000). La grande majorité des tourbières de ces régions est constituée de tourbières ombrotrophes à sphaignes. Les sphaignes sont des plantes regroupées dans un genre (*Sphagnum*) appartenant à l'embranchement des bryophytes. Leur capacité à retenir fortement l'eau et les cations, tout en relâchant des ions H^+, confère au milieu des propriétés physico-chimiques extrêmes avec en particulier une forte acidité et une humidité élevée, entraînant une hypoxie du milieu. Ces conditions associées au climat froid et à la forte pluviométrie limitent l'activité des microorganismes du sol : la matière organique s'accumule, avec en moyenne 10 % de la production primaire nette qui est stockée à plus long terme dans la

catotelm – zone située sous le niveau de la nappe, donc saturée en eau et peu active biologiquement –.
L'apparition de la majorité de ces tourbières remonte à la fin de la dernière glaciation würmienne, soit moins de 11 000 ans. Les hauteurs de dépôts sont variables d'une année à l'autre, d'un site à l'autre et même au sein d'un site, avec en moyenne une accumulation de 1 mm an^{-1} et une épaisseur moyenne de 2,3 m (Gorham, 1991, Francez, 2000). Avec une surface couverte, dans l'hémisphère Nord, d'environ 350 millions d'ha, c'est 455 GT de carbone qui y sont actuellement stockées ce qui représente 25 % du stock de carbone terrestre mondial (Gorham, 1991, Moore, 2002).
Dans certains pays, la proportion de terre recouverte de tourbières est particulièrement élevée, avec 34 % de la superficie de la Finlande, 17 % pour l'Irlande, 15 % pour l'Estonie, 12 % pour le Canada.

1.2.4 Les tourbières et les gaz à effet de serre

L'accumulation de matière organique sous forme de tourbe traduit une absorption de carbone au niveau de ces écosystèmes. Le CO_2 absorbé par la photosynthèse brute de l'ensemble des plantes de l'écosystème est supérieure au CO_2 rejeté à la fois par la respiration des plantes, des microorganismes (respiration totale de l'écosystème) et à la production de méthane en anaérobie sous le niveau de la nappe. Bien que le méthane ait un pouvoir radiatif plus élevé, et que les tourbières de l'hémisphère nord en émettent environ 15 % de la production globale annuelle, (72 millions de tonnes par an) (Charman, 2002, Moore, 2002), le bilan global de carbone est tout de même tel que l'on peut parler de l'écosystème tourbière comme d'un puits de carbone, avec une absorption de carbone par ces écosystèmes qui représentent 1,2 % des émissions anthropiques (Moore, 2002).
Par ailleurs, et de façon nettement plus anecdotique d'après Martikainen *et al.* (1993), un autre gaz à effet de serre est produit dans les tourbières, il s'agit de l'oxyde nitreux. Les émissions par les tourbières de l'hémisphère nord correspondent à 0,3-1 % des émissions annuelles totales de N_2O (Martikainen *et al.*, 1993).
Cette position des tourbières comme des puits de carbone et qui plus est comme des réserves de carbone fossile leur confère donc une importance particulière dans le contexte présenté en amont de la problématique des gaz à effet de serre. Mais, cette présentation positive des tourbières concerne les tourbières intactes et actives, écosystèmes en bon état de fonctionnement dans un contexte climatique stable. Il en va tout autrement lorsque les tourbières sont exploitées ce qui s'avère être le cas d'une grande partie de ces écosystèmes.

1.3 L'exploitation des tourbières

1.3.1 Leurs différentes utilisations

Jusqu'au début du XX^e siècle, les nombreuses ressources naturelles des tourbières (tourbe combustible, fourrage, litière végétale, baies comestibles…) étaient exploitées de manière

artisanale par les populations locales. Ces usages traditionnels extensifs n'entamaient pas l'entité des tourbières et le pâturage extensif pouvait même contribuer à maintenir une ouverture de ces milieux.

Au cours du XX^{e} siècle, ces activités traditionnelles ont été peu à peu délaissées. Les tourbières sont alors perçues comme des milieux peu productifs au vu des nouveaux critères économiques. En outre, depuis toujours, à l'instar des autres zones humides, elles sont considérées comme des milieux insalubres peuplés de légendes sordides et vecteurs de maladies tel que le paludisme. Avec l'essor de l'aménagement du territoire, les progrès du machinisme, l'idée de rendre ces milieux à la fois plus productifs et de les assainir est bien accueillie.

Ainsi, les tourbières ont été drainées pour l'agriculture ou le boisement ou encore pour l'extraction industrielle de la tourbe, et ce à compter de la fin de la seconde guerre mondiale (Sennes, 2003).

La tourbe extraite de manière industrielle, peut ensuite être utilisée à plusieurs fins.

Si son pouvoir calorifique (2600-5100 Kcal kg^{-1}) reste faible comparativement à d'autres combustibles comme la houille (6800-8000 Kcal kg^{-1}), le fuel (9900-10000 Kcal kg^{-1}), elle peut être équivalente au bois (3400-46000 Kcal kg^{-1}) même s'il faut préalablement la sécher (Barthélémy, 1999). Elle reste ainsi un combustible largement répandu dans les pays à forte superficie recouverte par les tourbières (Ecosse, Finlande, Irlande). En Finlande, par exemple, la production énergétique avec la tourbe a plus que doublé entre 1980 et 2002, passant de 9.2 à 23.3 M m^{-3} (source : Association of Finnish Peat Industry).

Un autre usage est l'amendement des sols de par sa grande capacité de rétention de l'eau et des cations.

A partir des années 1960, la tourbe a surtout un usage horticole comme support de culture, dont l'utilisation est extrêmement répandue.

D'autres usages de la tourbe sont plus anecdotiques, par exemple dans les biofiltres, du fait de sa capacité à adsorber les métaux lourds, en balnéothérapie avec les bains de tourbe contre les psoriasis et l'eczéma, et aussi pour fumer le Whisky en Ecosse.

1.3.2 La situation générale

Etant donné l'intérêt économique des tourbières, notamment pour les pays ayant une forte superficie recouverte par ces milieux, l'Europe occidentale, avec 4,75 % de la surface des tourbières mondiales, représente près de 40 % de la production mondiale de tourbe. Ces divers types d'exploitation entraînent une diminution de la superficie des tourbières au niveau européen (voir Tableau 1-I). Ainsi, 34 % des tourbières européennes ont disparu entre 1945 et 1980 (Goodwillie, 1980).

Tableau 1-I : Evolution des milieux tourbeux en Europe de l'ouest entre 1945 et 1980. Modifié d'après Goodwillie (1980).

	Superficie des milieux tourbeux (en hectares)		
	1945	1980	% disparu
Finlande	11800000	6260000	47
Suède	7000000	5650000	19
Norvège	3200000	2750000	14
Grande Bretagne	1581900	1083000	32
Irlande	1175607	958000	19
Allemagne de l'ouest	630000	245000	61
Pays-Bas	250000	9000	96
Danemark	200000	60000	70
France	120000	65000	46

On trouve des tourbières sur presque tout l'ensemble du territoire français métropolitain, représentant actuellement 0,1 % de la superficie française (Francez, 2000). Il y a des disparités régionales, avec très peu de tourbières dans la région méditerranéenne et des superficies plus conséquentes dans les étages montagnards – principalement des tourbières à sphaignes –. Dans les vallées de la moitié nord de la France, on trouve des tourbières plus minérotrophes. Depuis 1945, suite à l'exploitation industrielle de certaines tourbières, leur superficie est passée de 120 000 ha à 60 000 ha en 1998 (Dupieux, 1998) soit environ 50 % des zones tourbeuses détruites ou fortement perturbées.

La Franche-Comté étant à cheval sur les massifs jurassien et vosgien, tous deux riches en tourbières, cette région compte 361 sites d'une superficie totale de 2806 ha (soit 0,54 % de la superficie de la région). Leur majorité est composée de tourbières acides à sphaignes. Près d'un quart aurait été détruit depuis 1945, notamment par drainage, extraction de la tourbe ou exploitation forestière (Lacroix, 1997, Lacroix, 1998).
En considérant le massif du Jura dans son ensemble sur la Suisse et la France, la superficie totale des tourbières y est de 2969 ha, avec respectivement (409 ha pour 69 tourbières côté Suisse et 2560 ha pour 253 sites côté Français) (Manneville *et al.*, 1999, Collin et Lacroix, 2003). En Suisse, des estimations indiquent un pourcentage de 80 à 90 % de destruction de ces milieux depuis le début du XX^{e} siècle jusqu'à l'arrêt total des exploitations en 1987 lors de la mise sous protection juridique des tourbières (communication orale de Viviane Froidevaux et Philippe Grosvernier).

1.4 Les tourbières après exploitation

1.4.1 Les conditions d'abandon

Ces conditions d'abandon concernent surtout les tourbières sur lesquelles ont eu lieu l'extraction industrielle de tourbe. Cette extraction peut être effectuée selon différentes techniques qui ont un impact direct sur l'état des tourbières après exploitation.
L'une d'entre elles est l'extraction en eau, à partir de pontons et la tourbe est immergée en permanence. Le devenir de ces tourbières après exploitation est alors un plan d'eau.
Pour les autres modes d'extraction, la tourbière est drainée, la végétation décapée et ensuite la tourbe extraite, selon différents procédés possibles adaptés à la tourbière. A la fin de l'exploitation, il reste des tourbières drainées, avec des zones de tourbes mises à nu. La perturbation de ces écosystèmes laisse des milieux profondément modifiés.

1.4.2 La tourbe à nu

D'une part, avec l'absence de végétation et de fixation de carbone par celle-ci et d'autre part, avec le niveau de la nappe abaissée qui favorise l'activité des microorganismes, ces tourbières deviennent des sources de carbone – fossile – car la tourbe, mise au jour par l'exploitation et qui se décompose au contact de l'air, est ancienne.
Ces surfaces de tourbe nue sont des zones difficiles à recoloniser. Ainsi, sur ces surfaces de tourbe noire, la température est extrême en été, pouvant atteindre jusqu'à 55 °C (Grosvernier *et al.*, 1995) et en hiver l'effet du gel déracine les jeunes plantules (Groeneveld et Rochefort, 2005) et empêche une recolonisation définitive des espèces pionnières.
De plus, lorsque ces surfaces de tourbe nue sont laissées à l'abandon plusieurs années, avec la minéralisation de la couche supérieure de tourbe, sa texture se dégrade et empêche une bonne remontée de l'eau par capillarité lorsque le niveau de la nappe est bas, rendant l'accès à l'eau plus difficile aux plants en cours d'installation (Grosvernier *et al.*, 1997). Les caractères physico-chimiques de la tourbe sont aussi modifiés et l'installation d'espèces pionnières typiques des tourbières, dont la tolérance à des variations de conditions chimiques du milieu est faible, devient alors encore plus difficile (Grosvernier *et al.*, 1997, Wind Mulder et Vitt, 2000).

1.4.3 Le retour de la végétation

Ainsi, après exploitation, la régénération de ces écosystèmes est lente et délicate et ne conduit pas forcément au retour d'une végétation typique des tourbières, ni au retour à un stade initial non perturbé, objectif final dans la restauration des écosystèmes.
La remise en eau avec le maintien d'un niveau de nappe près de la surface est l'une des principales conditions nécessaire au retour des sphaignes principales édificatrices de ces tourbières. Un niveau de nappe compris entre 0 et -0.4 m par rapport à la surface est considéré comme un minimum pour la régénération des sphaignes (Schouwenaars, 1988, LaRose *et al.*, 1997, Quinty et Rochefort, 1997, Girard *et al.*, 2002). Pour Tuittila *et al.* (2003), un niveau de nappe très haut entraînant des inondations successives, rend l'installation difficile pour les

sphaignes. La recolonisation de ces milieux par les sphaignes est facilitée par l'installation d'espèces pionnières, naturellement ou au cours de travaux de restauration. Ces plantes compagnes stabilisent le substrat (Tuittila *et al.*, 2003) et abritent les sphaignes d'une forte dessiccation (Grosvernier *et al.*, 1995). Des méthodes artificielles d'ombrage par paillage des diaspores de sphaignes sont aussi préconisées pour la restauration de grandes surfaces de tourbe nue, notamment testées au Canada (Quinty et Rochefort, 1997, Price *et al.*, 2003).
Le retour de la végétation s'effectue en mosaïque et dépend de multiples facteurs : la topographie de surface, le niveau de l'eau, les caractéristiques physico-chimiques de la tourbe, le microclimat, l'espèce pionnière qui va s'installer (Gorham et Rochefort, 2003, Price *et al.*, 2003).

1.4.4 En terme de bilan de carbone : la question reste posée

Une fois les anciennes zones d'exploitation recouvertes par une végétation typique des tourbières et par définition turfigène, qu'en est-il réellement en terme de bilan de carbone de ces écosystèmes en pleine évolution ? En effet, le rétablissement des processus biochimiques du sol peut être considérablement long et une végétation typique des tourbières, si elle est nécessaire au retour de la tourbière en puits de carbone, n'est pas forcément une condition suffisante (Silvola *et al.*, 1996, Waddington et McNeil, 2002).

1.5 La problématique générale de thèse

Cette question du bilan de carbone des tourbières en cours de régénération est l'une des problématiques du programme européen 5FPRTD RECIPE (Reconciling commercial exploitation of peat with biodiversity in peatland ecosystems) (Chapman, 2006), avec cette idée phare de réconcilier l'exploitation commerciale des tourbières avec leur biodiversité, en restaurant les tourbières exploitées dans le but premier de garantir l'accumulation de la matière organique et la survie à long terme de la biodiversité spécifique de ces milieux.

C'est dans ce contexte global et enrichissant du programme européen RECIPE que s'est déroulée cette thèse dont la problématique générale peut être décrite ainsi :
Il a été montré que les conditions de post-exploitation sont déterminantes pour les processus de succession et de rétablissement des sphaignes, espèces clés dans les processus de séquestration de carbone des tourbières (Grosvernier *et al.*, 1997, Rochefort, 2000, Girard *et al.*, 2002, Chapman *et al.*, 2003).
Des expériences de restauration sur tourbe nue ont montré la relation étroite entre, la qualité du substrat, l'activité microbienne de la tourbe, les échanges gazeux en surface et la recolonisation par les Bryophytes (Grosvernier *et al.*, 1997, Buttler *et al.*, 1998b, Francez *et al.*, 2000). Si le retour d'espèces végétales typiques sur les surfaces dénudées peut être considéré comme un indicateur de réussite de la restauration, l'adéquation entre ces espèces et les processus dans le sol (accumulation de carbone) est encore à démontrer (Francez *et al.*,

2000). Le premier objectif de la thèse a donc été de quantifier le rôle d'espèces végétales clés dans les processus d'accumulation de la tourbe.
D'autre part, à quel moment de la régénération la tourbière redevient-elle un puits de carbone ? La modélisation des flux de carbone est l'étape suivante qui permet de quantifier le bilan de carbone de ces écosystèmes en cours de régénération (Komulainen *et al.*, 1999, Tuittila *et al.*, 1999, McNeil et Waddington, 2003). Le deuxième objectif de ce travail de thèse a donc été d'établir, sur une tourbière anciennement exploitée à différents stades de régénération, un bilan carboné annuel pour chaque station choisie et de pouvoir comparer les bilans carbonés de deux années consécutives pour une estimation de la variabilité entre ces deux années.
Le troisième objectif principal, complémentaire des deux premiers, a été de compartimenter les flux de carbone pour une meilleure connaissance des processus biochimiques du sol.

Les moyens mis en œuvre pour répondre à ces objectifs ont été les suivants :
Sur une tourbière anciennement exploitée industriellement et en cours de régénération, trois stations d'étude à différents stades de régénérations ont été choisies. Elles sont décrites dans la deuxième partie de ce mémoire.
Le suivi de ces stations, présenté en troisième chapitre, a été effectué sur deux années consécutives afin d'en établir le bilan de carbone et une comparaison interannuelle avec un suivi des facteurs abiotiques et biotiques, des flux de CO_2 et de CH_4.
Les quatrième et cinquième chapitres contribuent à une compartimentation des flux de carbone, avec dans l'un, la compartimentation entre la respiration de la végétation et du matériel végétal récent et celle de la tourbe ancienne avec la mesure du $\delta^{13}C$, tant de la matière sèche des différents compartiments de stockage du carbone que de la respiration des différentes stations *in situ* et en incubation au laboratoire. Dans l'autre chapitre, les flux de CO_2 sont compartimentés par espèces-clés de régénération et en fonction du niveau de la nappe, isolées dans le cadre d'une expérience *in situ* avec niveau de nappe contrôlé.
Dans le sixième chapitre, la conclusion lie ces différentes études et leurs apports mutuels à la problématique générale de la thèse, en s'ouvrant sur l'enrichissante perspective de comparaison entre les sites de RECIPE, sur lesquels la plupart des protocoles exposés ont aussi été menés.

2 La particularité du site d'étude

2.1 Une tourbière bombée du massif du Jura

2.1.1 Choix du site d'étude

Ce site devait présenter les caractéristiques suivantes communes à l'ensemble des sites étudiés du programme RECIPE :

Être typique des tourbières du pays considéré

Être comparable en terme de structure générale et fonctionnement de l'écosystème (ombrotrophie, surface homogène minimum de 25 m^2, profondeur de tourbe supérieure à 1 m, niveau de nappe moyen compris entre -0.1 et 1 m de profondeur, présence de sphaignes, absence d'arbres.

Avoir été exploité de manière industrielle, avec drainage du site.

Être en cours de régénération et présenter différents stades de recolonisation de la végétation pouvant être comparés.

La tourbière " Sur les Seignes " de Frambouhans et Les Ecorces répondait à l'ensemble de ces critères. De plus, située à 80 km de Besançon, bien desservie pour faciliter le transport de matériel et géré par Espace Naturel Comtois, association ouverte à la perspective d'aménagements pour les besoins d'une étude, la tourbière " Sur les Seignes " correspondait suffisamment à nos attentes.

2.1.2 Caractéristiques du site

La tourbière " Sur les Seignes " est située dans le massif du Jura, dans la zone des seconds plateaux à une altitude de 867 m, dans le département du Doubs, sur les communes de Frambouhans et Les Ecorces (47°18' N, 6°79' E). D'une superficie de 27 ha, elle appartient au complexe tourbeux du bassin du Russey entre les vallées du Dessoubre et du Doubs. Ce complexe, d'une longueur de 16 km sur 6 km de large, rassemble un total de 23 tourbières hautes avec une surface totale de 370 ha (voir Figure 2-1a et b).

Au niveau climatique, la température moyenne annuelle est de 6.6 °C, avec des moyennes minimale et maximale mensuelles de -1.4 et 15.2 °C pour janvier et juillet respectivement. Les précipitations sont abondantes, avec une moyenne annuelle de 1417 mm, régulièrement réparties sur toute l'année, avec 160 jours de précipitations par an. S'ajoute à ce climat océanique sous influence continentale, une influence montagnarde avec un abaissement des températures et un manteau neigeux variable d'une année à l'autre, d'en moyenne 50 jours par an.

Le soubassement géologique de la tourbière est dominé par les calcaires massifs du Jurassique supérieur et du crétacé. Un réseau de dolines ceinture la tourbière et absorbe les eaux de

surface. Deux hypothèses sont avancées pour la genèse de la tourbière sur ce substrat perméable :

- Dans ce secteur géographique, des argiles de décarbonatation recouvrent des superficies importantes.
- D'autre part, des couches marneuses affleurent par endroits sous la tourbière ayant pu permettre l'initiation de la tourbière, au moment de l'amélioration climatique de l'holocène (10 300 - 9 850 BP).

L'épaisseur de tourbe est en moyenne de 2.5 m, avec un maximum de 7 m au niveau d'une doline profonde colmatée.

Il s'agit d'une tourbière bombée, dont la majeure partie (19 ha) est boisée par une pinède de pins à crochets et une pessière sur tourbe (voir Figure 2-1c).

En bordure de cette tourbière boisée, les activités agricoles avec pâturage et fauche entretiennent un bas marais acide de ceinture.

A l'extrémité nord-est, une exploitation artisanale ancienne de la tourbe a conduit à la formation d'un marais de transition tremblant.

L'extrémité sud ouest a, quant à elle, été exploitée de manière industrielle et est présentée plus en détail dans le paragraphe suivant.

2.1.3 L'exploitation

En 1968, la tourbière est acquise par l'industriel M. Monnot. L'exploitation s'effectue alors avec l'extraction de 700 à 1000 m^3 par an. En 1977, la Société des Engrais Monnot (SEM) reçoit l'autorisation de poursuivre l'exploitation par la préfecture du Doubs pour une durée de 15 ans, avec la prévision d'une remise en état après exploitation.

En 1984, l'extraction est arrêtée avec la remise en eau de la travée, dont l'exploitation avait été complète.

En 1986, l'entreprise SEM est rachetée par BASF. Plusieurs études sont effectuées dans la perspective d'une exploitation plus complète et de la remise en état suite à l'exploitation. En 1989, BASF horticulture décide de ne pas reprendre l'exploitation du site en raison de son surcoût.

En 1998, elle en abandonne définitivement l'idée en signant une convention pour la préservation du site avec Doubs Nature Environnement et Espace Naturel Comtois (ENC). C'est depuis lors ENC qui a la gestion du site et qui a rédigé des rapports sur le site dont sont principalement tirées les informations détaillées ci-après sur l'historique d'exploitation et son évolution post-exploitation (Lacroix *et al*, 1999, Moncorgé *et al*, 2004).

2.1.4 L'après exploitation

L'exploitation qui se déroulait en plusieurs étapes a laissé la zone exploitée dans différents états, avec une mosaïque de situations :

- La première étape consistait au déboisement par arrachage des pins à crochets.
- Puis, la surface était décapée en délimitant des travées parallèles.

– Enfin, la tourbe était extraite au sein des travées jusqu'au gley ou en laissant 30 cm de tourbe.

On obtient ainsi en fin d'exploitation un premier secteur (secteur 1) déboisé et perturbé par l'arrachage des arbres sur 1.2 ha.
Un secteur 2 correspondant à une deuxième travée décapée sur plus de 50 cm (0.2 ha).
Un secteur 3 : première travée exploitée intégralement avec 30 cm de tourbe restante (0.2 ha).
Un secteur 4 : extrémité de la première travée exploitée jusqu'au gley et anciennes fosses d'exploitations familiales (0.16 ha). (Voir Figure 2-1c).

Le secteur 4, sur gley a naturellement évolué en un taillis de dégradation à bouleau pubescent de 3 - 4 m de haut.
Seul le secteur 3 a été remis en eau rapidement après l'exploitation, avec 7 casiers délimités par des andains. La végétation qui s'y est installée est dominée par *Carex rostrata* avec la présence d'*Eriophorum angustifolium* et *Carex canescens* et de quelques sphaignes en bord de casiers. Ce secteur inondé de manière permanente, tendant à la terrestrialisation ne correspondait pas à un faciès de notre problématique de recolonisation de zones de tourbe par paludification.
Le secteur 2, zone de tourbe nue à l'arrêt de l'exploitation a été recolonisé dans sa partie la plus basse par *Eriophorum angustifolium* avec la présence de *Betula pubescens* et *Salix aurita* et le retour de Sphaignes sous ce couvert protecteur.
Sur la partie la plus au nord, plus haute, les conditions de recolonisation étaient trop difficiles pour *Eriophorum angustifolium* et seuls quelques touradons d'*Eriophorum vaginatum* avaient pu s'installer au cours des 20 années suivant l'arrêt de l'exploitation. Cette partie a été réhabilitée par ENC en 2003. La tourbe de surface, déstructurée au cours des ans par le gel, les fortes températures et le dessèchement estival a été enlevée. Le fossé longeant sur toute la longueur ce secteur a été bouché, un andain a été posé, séparant le secteur en deux et permettant le maintien de l'eau. Des plants d'*Eriophorum vaginatum* ont été installés avec des diaspores de sphaignes sous paillage. Début juillet 2004, alors que cette zone se desséchait, le drain de maintien de l'eau à faible hauteur a été surélevée, évitant ainsi le dessèchement estival, mais ennoyant aussi le haut de la partie du secteur 2 qui n'avait pas été modifié.
Le secteur 1 ayant subi le moins de perturbations – arrachages d'arbres et décapage partiel – a été recolonisé plus rapidement avec un couvert de Sphaignes, *Eriophorum vaginatum, Calluna vulgaris*. L'historique de perturbation de ce secteur est moins bien décrit dans les différents rapports établis sur la tourbière, mais un carottage de cette zone montre une séparation nette entre une zone de tourbe très brune et de la tourbe blonde récemment accumulée, témoignant d'une réelle perturbation du site.

L'analyse micromorphologique des profils de tourbe effectuée par le Laboratoire ISTO d'Orléans montre pour le secteur 2 une tourbe composée principalement de tissus amorphes (35 %) et déstructurés (40 %) sur les 15 premiers cm. On y trouve ensuite des tissus dégradées de cypéracées principalement avec une augmentation, sur le bas du profil entre -0.2 et -0.45 m, des secrétions microbiennes essentiellement sous forme de mucilage. Pour le secteur 1, les

15 premiers cm sont dominés par des tissus bien préservés de plantes, principalement des sphaignes (70 %), des polytrics (10 %) et des cypéracées (5 %). Le profil présente ensuite une rupture avec une baisse de présence des tissus bien préservés (20 %), une augmentation des tissus déstructurés (30 %) et du matériel amorphe (30 %) avec aussi une augmentation du mucilage provenant des secrétions microbiennes. Cette deuxième partie du profil est assez similaire à celui du secteur 2 (Comont *et al.*, 2006).

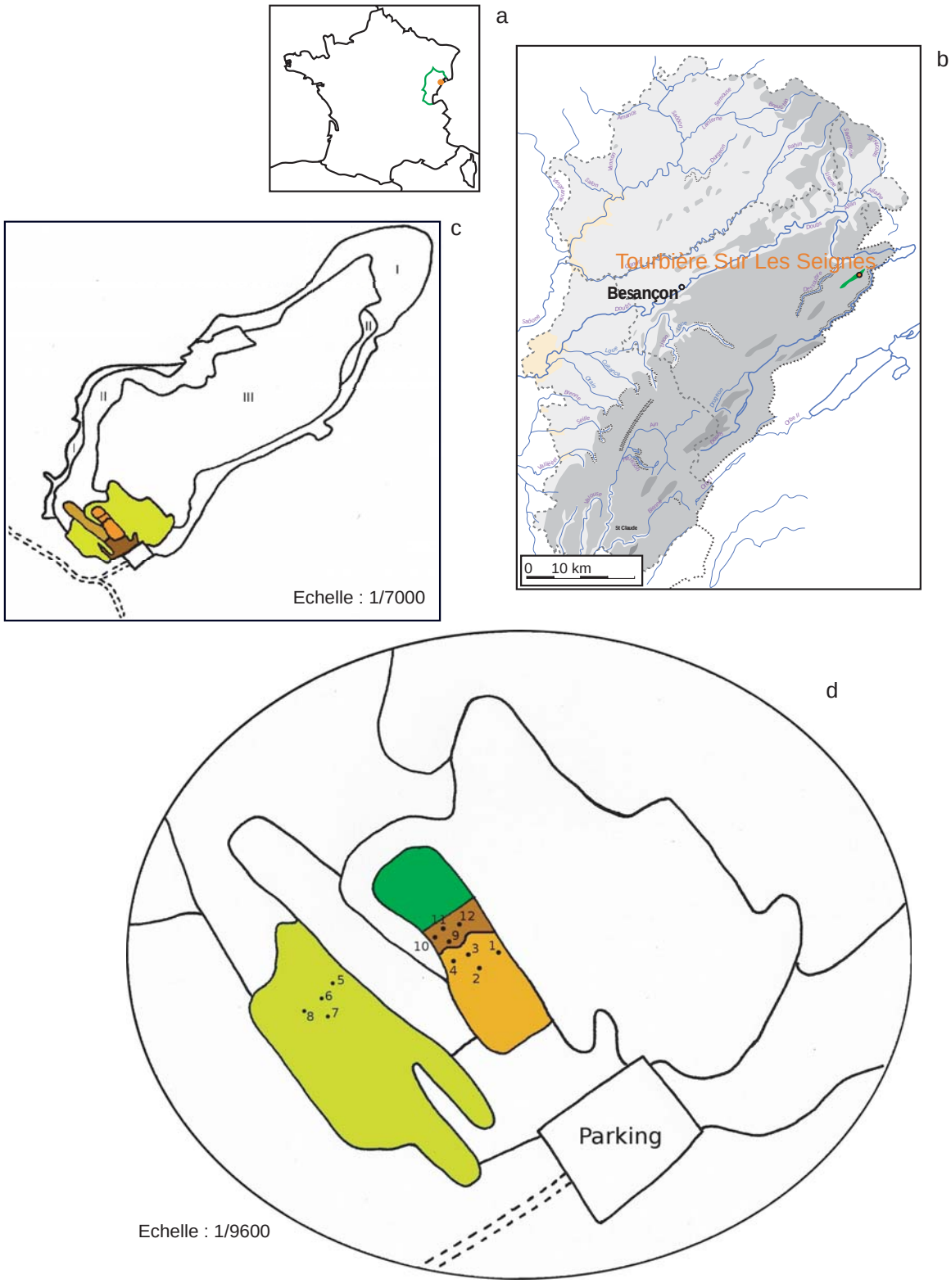


Figure 2-1 : (a) Situation de la région Franche Comté et de la tourbière à l'échelle de la France ; (b) position du complexe tourbeux du bassin du Russey (en vert) et de la tourbière " Sur Les Seignes " à l'échelle régionale ; (c) Vue d'ensemble de la tourbière avec le bas marais acide de ceinture (I) , la pessière sur tourbe (II), le haut marais mature, pineraie de pins à crochets (III) et la zone exploitée (en couleur), avec le secteur 1 (drainé avec arrachage des arbres et décapage partiel, vert), le secteur 2 (décapé sur plus de 50 cm, orange), le secteur 3 (exploité intégralement, 30 cm de tourbe restante, marron clair) et le secteur 4 (exploité jusqu'au gley, marron foncé) ; (d) détails de la zone exploitée avec la régénération avancée (station C, vert pâle), la régénération récente (station B, orange), la tourbe nue (station A, marron), la zone restaurée en 2003 (vert foncé) avec la localisation et les numéros des embases de mesures sur les trois stations.

2.2 Le choix et la caractérisation des stations d'étude : la diversité de la végétation

2.2.1 Introduction

Le choix des parcelles d'étude devait répondre aux critères communs définis dans le cadre du programme européen tout comme ensuite les méthodes qui ont été choisies d'un commun accord entre les différentes équipes concernées. Ce sont les secteurs 1 et 2 présentant différents stades de recolonisation par paludification qui ont été choisis pour cette étude (voir Figure 2-1d).

Le secteur 1, le moins perturbé a été considéré comme le stade le plus avancé de la recolonisation tout en sachant que la perturbation y ayant été moins forte, cette recolonisation a pu être initiée de manière bien plus rapide (station C).

Le secteur 2, dans sa partie la plus basse, présentant une évolution sur la longueur, a fourni les deux autres stades de régénération : la tourbe nue (station A) et la régénération récente avec un début de retour de sphaignes (station B).

La zone de tourbe nue étant à proximité de la zone réhabilitée en 2003, elle a subi une influence de la pose du drain stabilisant le niveau de la nappe de la zone réhabilitée, remontant ainsi de manière artificielle le niveau de nappe de cette parcelle de tourbe nue, (le maintenant entre 0 et -0.15 m à partir de la mi-juillet 2004).

La mesure des flux de carbone s'effectuant sur des embases fixes, l'emplacement de ces embases a été choisi de manière aléatoire parmi un ensemble d'emplacements possibles pour les embases. Ces emplacements possibles, reflétant la mosaïque fine de recolonisation de chaque site, ont été répertoriés pour les deux situations avec végétation : pour la station récente, présence d'un début de recolonisation de sphaignes et pour la station avancée, évitement des zones avec des touradons trop importants pour la surface de l'embase et les zones d'ombre liées à la présence de quelques jeunes bouleaux. Une fois les zones inventoriées et numérotées, quatre emplacements par station ont été tirés au sort.

2.2.2 Matériel et méthodes

2.2.2.1 Méthode des relevés

Pour les relevés de la végétation, le choix s'est porté, pour l'ensemble des sites étudiés dans le cadre du programme européen, sur des surfaces de 1 m^2 matérialisées par un cadre-grille amovible. Le quadrillage interne du cadre était composé de carrés de 10 cm de côté représentant chacun 1 % de la surface étudiée. Le cadre était placé de manière aléatoire avec l'embase à l'intérieur. Les relevés devaient être effectués au moment du maximum de développement de la végétation, soit courant juillet.

Le nombre de carrés occupés par chaque espèce était comptabilisé donnant ainsi un taux de recouvrement en pourcentage par espèce.

N'ayant pas de végétation autour des embases, la station de tourbe nue n'était pas considérée dans cette analyse de végétation.
Avec ces relevés, chacune des stations a pu être définie précisément avec une caractérisation fine de la végétation.

2.2.2.2 Analyse des données

Pour chacune des espèces végétales recensées, la base de données Phytobase (Gillet, 2004) a permis de relever l'appartenance phytosociologique et les valeurs écologiques indicatrices de Landolt (1977) – la valeur d'humidité et la valeur de réaction – ces valeurs attribuées à chaque espèce varient de 1 à 5.

- La valeur d'humidité (F) : elle indique l'humidité moyenne du sol pendant la période de végétation (1 : milieu sec à 5 : milieu très humide).
- La valeur de réaction (R) : elle indique la teneur relative en ions H^+ du sol (1 : sol acide et pauvre à 5 : sol riche en bases, alcalin).

Des comparaisons de diversité ont pu être établies avec le calcul de la richesse spécifique et de la diversité (indice de Shannon).
La richesse spécifique (S) correspond au total du nombre d'espèces présentes dans le relevé.
L'indice de Shannon (H) intègre pour la mesure de la diversité, les composantes nombre d'espèces et distribution d'abondance des espèces, avec l'équation suivante :

$$H = -\Sigma\, p_i \log_2 p_i \qquad \text{avec } p_i = n_i/n$$

Avec n_i, le nombre d'individus d'une espèce dans l'échantillon et n, le nombre d'individus total de l'échantillon.

2.2.3 Résultats

Pour l'ensemble des stations, 19 espèces ont été dénombrées (voir Tableau 2-I). La grande majorité de ces espèces a des valeurs indicatrices de milieux humides à très humides (valeur d'humidité (F) de 3 à 5) et de sols acides et pauvres (valeur de réaction (R) de 1 à 3) (Landolt, 1977). De plus, ces espèces appartiennent pour la plupart à des unités phytosociologiques des tourbières.
Au sein d'une station, la majorité des espèces recensées sont les mêmes avec des surfaces de recouvrement proches, comme en témoignent des écarts types aux valeurs faibles pour la plupart des espèces. Ces écart-types comme la présence d'espèces « rares » sur seulement une partie des placettes indiquent cependant une certaine variabilité intra-site.
La variabilité est nettement plus élevée entre les deux stations B et C, avec la présence 4 fois plus forte de sphaignes sur la station C que sur la B et inversement avec un tiers de moins de plantes vasculaires en moyenne et ceci pour les deux années. De plus, sur la station C,

l'espèce vasculaire majoritaire est *Eriophorum vaginatum* alors que celle de la station B est *Eriophorum angustifolium*.

Entre les deux années, les différences entre espèces présentes au sein de chacun des sites sont mineures. Par contre, la station récente a une surface moyenne recouverte (en dm^2 sur 100 dm^2 de relevé) par la végétation supérieure en 2005 (106.1 ± 15.4) qu'en 2004 (96.8 ± 16.9) alors qu'elle est restée stable sur la station C (121.3 ± 4 en 2004 et 121.7 ± 2 en 2005).

La richesse spécifique moyenne de la station C (9.25 ± 0.5) est plus élevée que celle de la station B (7.5 ± 2.08), chiffres de 2004 et les valeurs sont stables entre les deux années (voir Tableau 2-II). L'indice de diversité de Shannon est plus élevé avec un écart type plus faible pour la station C que pour la station B, avec pour 2004 des valeurs de 2.41 ± 0.17 et 1.8 ± 0.5 respectivement pour les stations C et B.

Tableau 2-I : Espèces (nomenclature selon la base de données phytobase) relevées dans les stations C (régénération avancée) et B (régénération récente) avec leur appartenance phytosociologique, leurs valeur d'humidité (F), leur valeur de réaction (R) (Landolt 1977) et leur surface de recouvrement moyenne ± écart type (n= 4, avec surface d'un relevé de 100 dm²).

Espèces	**Appartenance phytosociologique**	**F**	**R**	**R. avancée (Station C)**		**R. récente (Station B)**	
				2004	2005	2004	2005
Calluna vulgaris	Calluno vulgaris-vaccinietea myrtilli	3	1	6.6 ± 4.3	7.8 ± 7.2	11.8 ± 11.3	11.8 ± 8.6
Carex nigra	Scheuzerio palustris-Carex nigrae	4	2	5.4 ± 3.5	5.8 ± 1.9		
Equisetum palustre	Agrostietalia stoloniferae	4	3			0.1	0.3
Eriophorum angustifolium	Scheuzerio palustris-Carex nigrae	5	2	0.4 ± 0.2	0.6 ± 0.5	46.3 ± 9.6	50 ± 6.1
Eriophorum vaginatum	Molinio caeruleae-Eriophorion vaginati	4	1	15.8 ± 5.8	17 ± 10.7	5.5 ± 0.5	6.5 ± 3.5
Molinia caerulea	Scheuzerio palustris-Carex nigrae	4	0	0.1	0.2		
Vaccinium oxycoccos	Ledetalia palustris	5	2	10.5 ± 7.3	11.3 ± 5.8		
Viola palustris	Junco acutiflori-caricetalia nigrae	5	2			1 ± 0	4 ± 0
Aulacomium palustre	Aulacomnio palustris-Sphagnetatio fallacis	5	3	1.3 ± 0.4	2.8 ± 0.8		
Polytrichum strictum	Dicrano affinis-Sphagnion cappillifolii	5	1	9.8 ± 4.1	12.8 ± 3.3	20.3 ± 12.5	20.3 ± 16.4
Sphagnum fallax	Aulacomnio palustris-Sphagnetatia fallacis	5	2	38.8 ± 16.3	35 ± 15.8	8.6 ± 9.8	11.1 ± 14
Sphagnum magellanicum	Sphagnion rubello-magellanici	5	1		0.1	2	2.5
Sphagnum rubellum	Sphagnion rubello-magellanici	5	1	31.3 ± 15.6	27.5 ± 16	6.3 ± 5.7	6.5 ± 5.6
Hypnum cuppressiforme		4	4			1	4
Betula pubescens	Fraxino excelsioris-Alnion glutinosae	4	0			1.3 ± 0.5	2.3 ± 1.2
Salix aurita	Frangulea alni	5	2			1	0.5
Picea abies	Pino uncinatae-piceion abietis	3	0				1
Vaccinium uliginosum	Empetralia hermaphroditi	5	1		1	0.5	
Vaccinium vitis idae	Calluno vulgaris-vaccinietea myrtilli	3	2	3.8 ± 3.3	2.5 ± 1.5		
Surface totale moyenne recouverte en dm^2 sur 100 dm^2 de relevé				121.3 ± 4	121.7 ± 2	96.8 ± 16.9	106.1 ± 15.4

Tableau 2-II : Richesse spécifique et indice de Shannon moyens ± écart type pour 2004 et 2005 pour la station C (régénération avancée, n = 4) et la station B (régénération récente, n = 4).

Année 2004		
Régénération	Richesse spécifique (S)	Indice de Shannon
Avancée (C)	9.25 ± 0.5	2.41 ± 0.17
Récente (B)	7.5 ± 2.08	1.8 ± 0.53
Année 2005		
Régénération	Richesse spécifique (S)	Indice de Shannon
Avancée (C)	9.75 ± 0.96	2.52 ± 0.13
Récente (B)	7.25 ± 2.06	1.89 ± 0.4

2.2.4 Discussion

L'homogénéité des espèces présentes à l'échelle de l'ensemble des relevés de 1 m² autour des embases de mesures pour une station témoigne de son unité, et la variabilité intra-site relevée est de plus indicatrice de la variabilité fine si spécifique des milieux tourbeux, qui plus est lorsqu'ils sont en cours de régénération (Lachance et Lavoie, 2004, Poulin *et al.*, 2005).

Par ailleurs, la différence au niveau floristique est nette entre les deux stations. Pour la station C comparativement à la station B, le recouvrement 4 fois supérieur des bryophytes, la quantité moindre de plantes vasculaires, la richesse spécifique et l'indice de diversité supérieurs indiquent que cette station C a atteint un stade de régénération plus avancé. Le fait que la surface de recouvrement entre les deux années soit identique sur cette station caractérise une végétation bien établie et stable. L'augmentation de la surface de recouvrement de 2004 à 2005 pour la station B témoigne quant à elle d'une situation de régénération plus dynamique.

Cette analyse de la végétation justifie les rapprochements faits pour les emplacements d'une station et la différence nette existant entre les deux stations. Elle permet donc de considérer dans les chapitres suivants – notamment au niveau de l'établissement du bilan de carbone – la comparaison des deux stations et le rassemblement des données mesurées pour chacune des embases au sein d'une station et justifie les appellations de régénération récente pour la station B et de régénération avancée pour la station C.

3 Etablissement du bilan de carbone de trois stades de régénération d'une tourbière anciennement exploitée

3.1 Introduction

Etablir le bilan de carbone d'un écosystème ou d'un site donné s'effectue en plusieurs étapes, nécessite le suivi à la fois des flux de carbone : CO_2 et CH_4 et des différents facteurs les influençant.

Diverses méthodes de mesures des flux de CO_2 peuvent être utilisées. Le dispositif des tours à flux permet, avec un système de mesures de covariance de turbulence installé en haut d'une tour dominant le site, de quantifier les densités de flux de CO_2, de chaleur sensible et de vapeur d'eau échangés entre l'écosystème et l'atmosphère. Ce dispositif permet d'effectuer des mesures en continu. Il doit être placé au sommet d'un couvert horizontal de taille homogène et à plusieurs centaines de mètres de toute lisière. Etant donné à la fois l'hétérogénéité de notre site et la proximité de nos différentes stations, cet équipement n'eut pas été adapté (Longdoz, 2002).

Un autre dispositif consiste à mesurer les flux au niveau d'embases délimitées au sol avec l'installation ponctuelle d'une chambre de mesure reliée à un analyseur de gaz infrarouge. Il existe des installations automatisées permettant des relevés très réguliers comme celles utilisées par Bubier *et al.* (2003). Ce type de dispositif aurait convenu à notre site mais sa mise en place avec notamment l'électrification du lieu eût été trop coûteuse. La méthode finalement retenue, est celle des mesures manuelles effectuées le plus régulièrement possible pour le CO_2 comme pour le CH_4, en tenant compte des aléas climatiques. Pour obtenir un bilan de carbone, il est nécessaire d'intégrer dans le temps des mesures réalisées de manière discontinue. Il s'agit d'établir des relations empiriques entre flux de CO_2 et CH_4 et les différents facteurs les influençant afin de simuler ces flux sur l'année.

Les flux de CO_2 ont été compartimentés en :

- Respiration totale de l'écosystème (R_E)
- Echanges nets de l'écosystème à lumière saturante (EE_{Nsat})
- Avec la reconstruction de la photosynthèse brute à lumière saturante (P_{Bsat}) :

$$P_{Bsat} = EE_{Nsat} - R_E$$

P_{Bsat} est obtenue à partir des mesures consécutives de R_E et de EE_{Nsat} pour rester dans les mêmes conditions.

– Echanges nets de l'écosystème à lumière non saturante (EE_N).

Par convention, les flux de P_{Bsat} et P_B sont positifs, ceux de R_E sont négatifs et EE_{Nsat} et EE_N sont positifs quand la photosynthèse brute est supérieure à la respiration de l'écosystème. On a donc une absorption du CO_2 par l'écosystème et inversement quand EE_{Nsat} et EE_N ont des valeurs négatives le système fonctionne comme une source de CO_2 avec rejet de CO_2 dans l'atmosphère. Lors de la présentation des mesures de flux instantanés, les flux de R_E ont été exprimés en valeur absolue.

Les facteurs abiotiques et biotiques ayant un impact sur ces différents compartiments de flux de CO_2 sont connus dans leur ensemble mais suivant les sites, leur effet sur les flux sera variable et leur introduction dans le modèle plus ou moins pertinente. Certains de ces facteurs n'ont pas ensuite été retenus dans la modélisation.

Pour la respiration de l'écosystème, les principaux facteurs l'influençant sont, la température de la tourbe (Alm *et al.*, 1997, Komulainen *et al.*, 1999, McNeil et Waddington, 2003), celle de l'air, le niveau de la nappe (Alm *et al.*, 1997, Alm *et al.*, 1999) et la végétation (Aurela *et al.*, 2001b). Pour la photosynthèse brute, outre la lumière, il s'agit de la température de surface (Alm *et al.*, 1999), de la végétation (Aurela *et al.*, 2001b, Laurila *et al.*, 2001), de la somme des températures effectives (Alm *et al.*, 1999, Tuittila *et al.*, 2004) et du niveau de la nappe (Alm *et al.*, 1999, Tuittila *et al.*, 2004).

Afin d'établir le bilan de carbone complet d'un milieu tourbeux, la production de méthane doit être prise en compte. Ce méthane produit en condition anaérobique peut ensuite être oxydée en CO_2 en présence de O_2, mais une partie du méthane est rejeté dans l'atmosphère. Les tourbières de l'hémisphère Nord en émettent environ $72*10^{12}$ g an^{-1} (Masing *et al.*, 1990), ce qui représente 15 % de la production annuelle mondiale (Moore, 2002). Dans le bilan annuel de carbone, la part de carbone provenant du méthane représente une faible fraction, cependant, en tant que gaz à effet de serre, cet effet devient nettement moins négligeable.

D'autre part, la production de méthane est très variable d'un site à l'autre, dépendant notamment de la qualité de la tourbe (Svensson et Rosswall, 1984, Buttler *et al.*, 1994), de la température de la tourbe (McKenzie *et al.*, 1998), du niveau de la nappe (Daulat et Clymo, 1998, Nykanen *et al.*, 1998), de la présence de plantes vasculaires (Thomas *et al.*, 1996, Christensen *et al.*, 2003).

Dans ce chapitre, les protocoles de mesure de flux de CO_2 et CH_4 seront détaillés tour à tour, avec, associé à chacun de ces flux, l'ensemble du suivi des facteurs biotiques et abiotiques pouvant les influencer. Puis, les résultats obtenus sur les deux années de suivi seront exposés et discutés avec les relations établies entre flux et facteurs biotiques et abiotiques déterminants. Une fois ce modèle empirique construit, les flux seront simulés sur toute l'année donnant le bilan de carbone des trois stations étudiées sur deux années. Ce bilan sera donc présenté à la fin de ce chapitre et comparé entre les stations, entre les années et avec les données de la littérature.

3.2 Matériels et méthodes

3.2.1 Les flux de CO_2

3.2.1.1 Protocole de mesure des flux de CO_2

Comme décrit dans la présentation du site (chapitre 2), les embases de mesures ont été installées de manière aléatoire parmi un ensemble d'emplacements possibles représentatifs de chacun des sites, ceci afin d'en capter au mieux toute la variabilité intra site si caractéristique des tourbières – qui plus est en cours de régénération –. En septembre 2003, deux mois avant le début des mesures, pour éviter tout impact de l'instrumentation du site sur les mesures et en découpant préalablement la tourbe au couteau, 4 embases ont été implantées sur la station B (régénération récente avec peu de sphaignes et *Eriophorum angustifolium* comme espèce dominante), 4 sur la station C (régénération avancée avec une majorité de sphaignes et *Eriophorum vaginatum* comme espèce vasculaire dominante) et 3 embases ont été placées sur la station A (tourbe nue). Au printemps 2005, suite à la remontée artificielle du niveau de la nappe liée à la restauration du site juste au dessus de cette station A, une embase a été déplacée au sein de la station pour avoir une plus forte amplitude de variation de ce niveau de la nappe. Les embases en inox ont un diamètre de 30 cm, un rebord circulaire et plat large de 2 cm – permettant le support et la fixation de la chambre de mesures – et une hauteur de 10 cm enfoncée sur 9 cm dans la tourbe ou les sphaignes pour la station C. Cette hauteur permet une bonne stabilité des embases sans toutefois nuire à la circulation de l'eau qui conduirait à une hydratation supérieure de l'intérieur de l'embase par rapport à l'extérieur (processus observé lors d'une précédente campagne de mesures en 2002 avec des embases plus petites et enfoncées sur 25 cm).
La tourbe propageant de façon importante les vibrations pouvant provoquer des dégagements gazeux intempestifs, il a été installé des passerelles permettant une approche des embases et des déplacements sur les stations en minimisant à la fois les perturbations des mesures et le piétinement de la végétation.

La mesure des échanges gazeux de CO_2 entre l'atmosphère, la tourbe et la végétation a été effectuée avec un analyseur de gaz infrarouge IRGA (CIRAS 1, pp systems, Herts, U.K.). L'IRGA est un spectrophotomètre infrarouge qui mesure instantanément la concentration de CO_2 et de vapeur d'eau de l'air passant dans ses cellules de mesure.
La spécificité de cet appareil est sa mesure en mode ouvert. Ce type de mesure a été préféré à celui en mode fermé. Pour ce dernier, la mesure s'effectue avec une augmentation ou une diminution de la concentration en gaz dans une chambre hermétique où le flux qui est mesuré, correspond à la pente de la variation de la concentration en gaz de la chambre. Avec le système en mode fermé, la mesure doit s'effectuer rapidement sous peine d'une augmentation artificielle et importante de la température. De plus, si l'augmentation de CO_2 est élevée, les échanges peuvent être modifiés en raison d'une modification de la diffusion du CO_2 à l'interface sol atmosphère. Ce sont principalement pour ces deux critères qu'un système de mesure en mode ouvert a été choisi avec l'inconvénient d'un temps d'attente de stabilisation

des flux dans la chambre. Cela entraîne un temps de mesure plus long par embase et a induit un nombre plus restreint d'embases pouvant être suivies régulièrement.
Dans ce système, la circulation de l'air est continue, depuis une cheminée de prélèvement extérieur d'air de référence jusqu'à la chambre et aux cellules de mesures. Le CIRAS 1 a quatre cellules de mesures, deux pour CO_2 et deux pour H_2O, avec pour chacun, une cellule analysant l'air de référence et l'autre l'air de la chambre, avec la mesure des concentrations absolues de l'air de référence et de l'air de la chambre.
Afin d'éviter les dérives de mesures, des zéros sont établis régulièrement, au démarrage de l'IRGA, après 5, 10, 20, 30 min puis toutes les 30 min en faisant passer de l'air, préalablement dans une colonne de chaux sodée et une colonne de dessiccateur – air alors sans CO_2 et sec – dans les cellules de mesures. D'autre part, afin d'éviter une variation de mesure entre les cellules d'analyse et de référence, régulièrement, après un zéro, l'air de référence est analysé par l'ensemble des cellules qui sont ainsi réajustées entre elles.
De plus, le CIRAS 1 a été réétalonné au laboratoire avec un gaz étalon d'une concentration en CO_2 de 500 ppm, tous les deux mois environ au cours des deux années. La circulation de l'air est effectuée par une pompe dont le débit peut être ajusté ; pour l'ensemble de nos mesures, il a varié entre 0.12 et 0.75 $dm^3\ s^{-1}$. L'ajustement de ce débit se fait comme un compromis entre l'intensité des flux, et la teneur en vapeur d'eau pour éviter, tout dépôt de vapeur sur les parois de la chambre qui diminuerait l'intensité lumineuse à l'intérieur, et aussi l'arrivée jusqu'aux cellules de mesures d'eau sous forme liquide risquant d'endommager gravement l'appareil.
Avec des mesures toutes les dix secondes, l'IRGA donne un taux des échanges nets de l'écosystème en $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$, calculé directement comme la différence de la concentration entrant en CO_2 (air de référence) et la concentration de sortie en CO_2 (air de la chambre) avec le débit de l'air circulant. La valeur du flux de CO_2 doit être corrigée pour la teneur en vapeur d'eau, la température et la pression atmosphérique. L'augmentation de vapeur d'eau dans l'air par transpiration de la végétation et évaporation dilue l'air de sortie et ceci est donc compensé par un calcul, incluant débit et flux d'évapotranspiration.

$$EE_N = - [d * ([CO_2]_{sortie} - [CO_2]_{entrée}) + [CO_2]_{sortie} * E] \qquad [1]$$

Avec EE_N : échanges nets de l'écosystème en CO_2, d : débit d'air entrant, $[CO_2]_{entrée}$ concentration de CO_2 de l'air de référence, $[CO_2]_{sortie}$ concentration de CO_2 sortant de la chambre; et E taux d'évapotranspiration établi par l'IRGA. A l'obscurité, $EE_N = R_E$.
La chambre de mesure, en PVC transparent de diamètre intérieur 30 cm, (surface de 0.071 m²) a une forme de cloche d'une hauteur centrale de 24 cm surmontée par une cheminée ouverte mais protégée du vent par un capuchon. L'arrivée de l'air de référence s'effectue à la base de la chambre par un tube de 3 cm de diamètre. Un tuyau fin (diamètre intérieur de 4 mm) est fixé au deux tiers de la hauteur de la chambre pour prélever l'air d'analyse. Pour homogénéiser l'air de la chambre, un ventilateur est situé au dessus de l'arrivée de l'air (voir photos en annexe 3-2).

Le CIRAS 1 a été testé dès sa réception courant juillet 2003 sur la tourbière même afin de déterminer, le temps nécessaire à la stabilisation de l'air une fois la chambre installée, entre les mesures de EE_{Nsat} et R_E, et le débit d'air nécessaire en fonction des flux de CO_2.
A la fin de ces tests, le protocole de mesures suivant a été établi :
Pour chaque embase, une fois la chambre installée, la mesure des échanges nets de l'écosystème à lumière saturante (EE_{Nsat}) et l'enregistrement toutes les 10 s lancé, il était nécessaire de s'éloigner de l'appareil afin de ne pas polluer par le biais de notre respiration l'air de référence prélevé au niveau de la cheminée. Après trois minutes, la concentration en CO_2 était stabilisée et les mesures effectuées pendant les trois minutes suivantes étaient moyennées donnant la mesure de EE_{Nsat}. Puis, pour obtenir la respiration de l'écosystème en supprimant la photosynthèse, la chambre était obscurcie à l'aide d'un sac opaque et couvert d'aluminium pour éviter une augmentation de la température. Après 2 min de temps d'attente de stabilisation des flux, les trois minutes suivantes étaient moyennées donnant la valeur de R_E.
Les mesures de EE_{Nsat} sont effectuées à lumière dite saturante. Long et Hallgren (1986) ont montré que le taux d'assimilation du CO_2 par les végétaux suivait une courbe de réponse avec une phase initiale d'augmentation du flux avec l'augmentation de l'intensité lumineuse jusqu'à un point de compensation, suivi d'une décroissance progressive de la pente jusqu'à un plateau atteint à lumière dite alors saturante. Ils montrent aussi que pour la plupart des plantes en C_3, les feuilles individuelles sont incapables d'utiliser la lumière excédant 500 µmol m^{-2} s^{-1}. Frolking *et al.* (2002) tiennent compte dans leur modèle d'un phénomène d'ombrage des feuilles les unes par rapport aux autres reculant le seuil de saturation. Bubier *et al.* (1998, 2003) considèrent eux la lumière comme saturante lorsqu'elle est supérieure à 1000 µmol m^{-2} s^{-1}. Des mesures effectuées au cours du DEA (Bortoluzzi, 2002) durant l'été 2002, pendant la décroissance lumineuse du soir ont montré un plateau dans les mesures de EE_N atteint à 500 µmol m^{-2} s^{-1}, valeur retrouvée durant le même type de mesures effectuées à plusieurs reprises courant 2004 et aussi valeur décrite et retenue par Alm *et al.*(1997) et Laurila *et al.* (2001) (voir Figure 3-1).

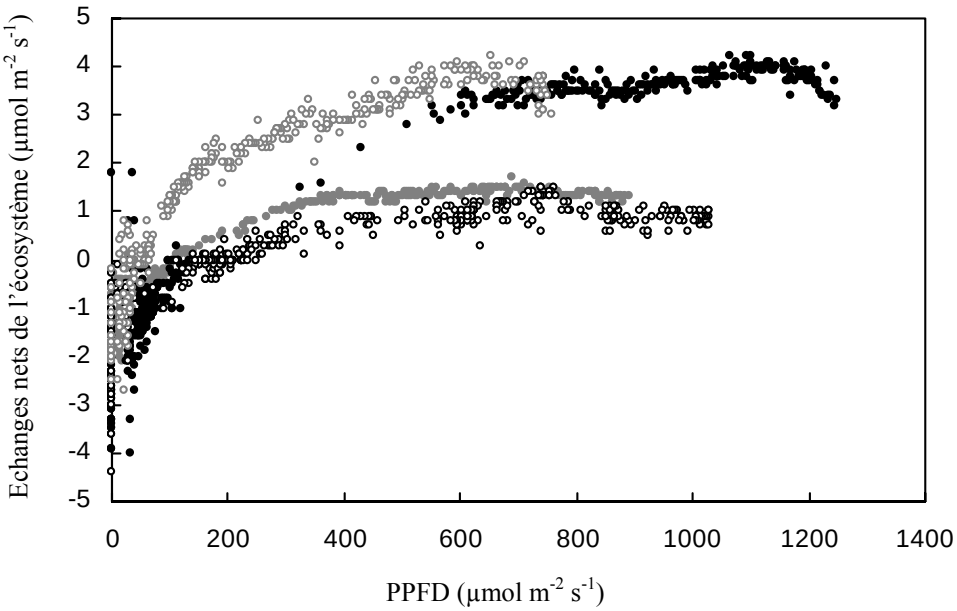


Figure 3-1 : Variations des échanges nets de l'écosystème en fonction de la densité du flux de photons photosynthétiques (PPFD, µmol m-2 s-1) pour la station récente, embase 3 (rond noir vide, jour 141), embase 2 (rond gris vide, jour 240), pour la station avancée, embase 6 (rond gris plein, jour 117) et embase 5 (rond noir plein, jour 210). Chaque point est une mesure individuelle.

La grande majorité des mesures de EE_{Nsat} a été effectuée avec une densité du flux de photons photosynthétiques (PPFD>1000 µmol m^{-2} s^{-1}), mais la présence d'un voile nuageux uniforme a pu abaisser la valeur de l'intensité lumineuse entre 500 et 1000 µmol m^{-2} s^{-1}. Cela s'est aussi produit lors des mesures en pleine lumière au zénith du soleil en fin d'automne ou hiver.
Les mesures effectuées lors du DEA (Bortoluzzi, 2002), tout comme celles des tests du CIRAS 1 durant l'été 2003 ont montré l'importance primordiale d'une lumière stable. En effet, un passage nuageux, même court et même si la lumière est toujours supérieure à 500 µmol m^{-2} s^{-1} a une répercussion nette sur les flux de EE_{Nsat} 30 à 50 s après l'arrivée du nuage puis 1 min après son départ. Les mesures de EE_{Nsat} ont donc toujours été effectuées en dehors de tout passage nuageux.
Afin de détecter d'éventuelles variations, erreurs, stabilisation tardive des flux, la suppression des flux de stabilisation a été effectuée manuellement pour chaque fichier avec l'examen en détail des flux retenus avant de lancer la moyenne automatisée des fichiers (voir Annexe 3-1).
La campagne de mesures des flux de EE_{Nsat} et de R_E a débuté en novembre 2003 jusqu'en novembre 2005. Les mesures ont été chaque fois effectuées sur l'ensemble des embases (exceptionnellement une embase manquante faute de lumière stable et saturante). Les mesures ont été interrompues durant les deux hivers en présence de neige (de fin décembre 2003 à fin mars 2004 et de fin décembre 2004 à fin mars 2005). Ces hivers ont été particulièrement enneigés. Au cours de la saison de mesure 2004, destinée à établir les équations du modèle empirique, les mesures ont été prévues une fois par semaine, ce qui a été le cas, excepté lors de semaines entières avec un temps variable sans possibilité de mesures des flux à lumière stable et saturante. Il y a donc eu 26 jours de mesures en 2004. Pour la saison 2005, le suivi a été effectué environ toutes les trois semaines donnant au final 8 jours de mesures.

Afin de déterminer la relation entre photosynthèse brute et variation de la lumière, il était par ailleurs nécessaire de mesurer EE_N, échanges nets de l'écosystème à lumière non saturante. Les mesures lors de passages nuageux étaient délicates étant donné le temps de réaction des plantes vis à vis du changement d'intensité lumineuse.
Deux méthodes ont été appliquées successivement :
– Au cours de la saison 2004, des mesures ont été effectuées en posant la chambre en milieu d'après midi sur une embase et en enregistrant EE_N toutes les 30 s jusqu'à la nuit tombante et en mesurant R_E au moment de l'installation de la chambre et à la nuit. La même expérience a été tentée au lever du jour, mais la forte teneur en eau de l'air, avec une très forte condensation sur les parois de la chambre faussait l'augmentation de l'intensité lumineuse dans la chambre et risquait de plus d'endommager l'IRGA. Avec une mesure par embase par après midi et avec la présence très fréquente de nuages dès midi en montagne, il n'a été possible d'obtenir que 5 mesures de EE_N sur la saison. Ces données se sont avérées difficiles à utiliser, car outre la covariation, sur quelques heures de mesures, de la lumière et de la température deux facteurs influençant la photosynthèse brute, la végétation variait entre les embases et entre les jours de mesures répartis sur toute la saison. Quatre des mesures obtenues sont représentées sur la Figure 3-1.
– Pour la saison 2005, un autre protocole a donc été mis en place. Celui-ci est communément utilisé par les équipes finlandaises et il m'a été indiqué par Mika Yli Petays. Il est aussi utilisé par Tuittila *et al.* (2004) et un système du même principe est décrit par Bubier *et al.* (1998, 1999). Il s'agit d'un cadre recouvert de moustiquaire en plastique permettant de faire de l'ombre sur la chambre. Plusieurs cadres sont réalisés avec un nombre différent de moustiquaires ce qui permet d'obtenir par différentes superpositions de ces cadres jusqu'à six niveaux d'ombrages (voir illustration annexe 3-2). Le temps imparti de mesures sans nuage étant presque toujours très limité, entre trois et cinq niveaux intermédiaires d'intensité lumineuse ont été mesurés. Aux mesures à pleine lumière EE_{Nsat} et à celle à l'obscurité de R_E , était enchaînée celle de EE_N avec la disposition du cadre grille. Après une attente de stabilisation des flux de 2 min, les trois min suivantes étaient enregistrées et ainsi de suite pour chaque niveau d'ombrage. La première intensité lumineuse intermédiaire était d'environ 400 µmol m^{-2} s^{-1}, puis 300, 200, 100 et 70 µmol m^{-2} s^{-1}. Si seulement trois niveaux d'ombrage étaient installés, l'intensité lumineuse était de 400 puis entre 200 et 300, et enfin entre 70 et 100 µmol m^{-2} s^{-1}. Afin de prendre en compte l'influence de la variation des autres facteurs biotiques et abiotiques sur les mesures de flux, les mesures de EE_N ont été effectuées plusieurs fois au cours de la saison. Pour la station récente, l'embase trois a été suivie 5 fois et les trois autres au moins deux fois. Pour la station avancée, les embases 5 et 6 ont été suivies 4 fois et les deux autres deux fois dans la saison.
Pour la station de tourbe nue, la mesure des flux de EE_{Nsat} et R_E ayant montré une P_{Bsat} très faible, celle-ci a été considérée comme négligeable et les flux de R_E ont été assimilés à EE_{Nsat}. Pour cette raison, la mesure de EE_N n'a pas été effectuée sur cette station.

3.2.1.2 Les facteurs abiotiques

3.2.1.2.1 La température

La température de l'air a été suivie dans la chambre de mesure de l'IRGA avec un capteur, thermistor, placé à l'abri des rayonnements directs du soleil, relié à l'IRGA enregistrant les valeurs mesurées toutes les dix secondes.
La température de surface à l'intérieur du tapis de bryophytes a été relevée, à l'aide d'une sonde placée à l'intérieur de la chambre, en début et en fin de mesure de chacun des flux. La température de la tourbe a été mesurée à 5 cm, 10 cm et 50 cm avec deux sondes placées à proximité des embases au moment de la mesure.

3.2.1.2.2 Le niveau de la nappe

Des tubes évidés et percés tout le long (piézomètres) ont été placés à proximité de chacune des embases afin de relever le niveau de la nappe lors de chaque mesure. Les mesures ont été données en profondeur par rapport à la surface – établie comme le niveau 0 – du tapis de sphaignes ou de la tourbe nue en absence de bryophytes.

3.2.1.2.3 La lumière

Un capteur de lumière était placé horizontalement à l'intérieur de la chambre, dans le haut afin d'éviter l'ombrage des feuilles des plantes vasculaires. La chambre était disposée chaque fois de manière à orienter ce capteur de lumière en direction du soleil afin d'éviter au maximum des différences de mesures d'intensité lumineuse liée à la position du capteur. Il mesurait la densité du flux de photons photosynthétiques (PPFD, µmol m^{-2} s^{-1}) enregistrée automatiquement toutes les 10 s.

3.2.1.3 Les facteurs biotiques

3.2.1.3.1 L'indice foliaire (IF)

La mesure de la surface foliaire photosynthétisante par unité de surface au sol ou indice foliaire (IF) s'est effectuée en deux temps. Au cours de l'été 2003, les principales plantes vasculaires des stations susceptibles d'être dans les embases ont été répertoriées, afin de mettre au point pour les saisons de mesures de flux, des méthodes permettant d'évaluer au mieux leur surface de feuilles photosynthétisantes. Les principales espèces de plantes vasculaires présentes sur les stations étaient *Eriophorum angustifolium, Eriophorum vaginatum, Carex nigra, Vaccinium oxycoccos*.
Le protocole de mesure de IF pour les espèces de plantes de type graminoïde de l'équipe finlandaise (Harri Vasander et Mika Yli Petays) consiste à mesurer la longueur et la largeur de feuilles de plants marqués pour obtenir une surface moyenne de feuilles à un temps donné.
Pour chacune de ces espèces (*Eriophorum angustifolium, Eriophorum vaginatum, Carex nigra*), des feuilles de différents plants ont été prélevées courant juillet au maximum de développement de la végétation et scannées une à une. Leur surface a été déterminée avec le logiciel gratuit de traitement d'image (GIMP 2.2, GNU General Public License). Afin

d'obtenir une bonne relation entre longueur et surface, 70 feuilles ont été choisies (15 petites, 15 moyennes, 15 grandes et le reste pris au hasard). Les feuilles ont aussi été pesées après séchage en étuve de 48 h à 60°C pour rechercher la relation entre longueur et masse sèche de feuille. Les meilleurs types de relations ont été cherchés avec le logiciel (Excel, microsoft corporation, USA).
Pour les trois espèces, les meilleures relations ont été établies avec une fonction puissance de type :

$$y = a * x^b \qquad [2]$$

Avec x la longueur de feuille verte en mm et y soit la surface foliaire (mm²) soit la masse sèche en (mg).

Cette relation entre longueur et surface de feuille sera utilisée pour estimer l'indice foliaire à partir de la mesure sur le terrain de la longueur des feuilles de plants marqués.

La représentation graphique de ces relations correspond à la Figure 3-2 pour la surface foliaire et à la Figure 3-3 pour la masse sèche. Les valeurs des coefficients *a* et *b* ont été rassemblées ainsi que les R² obtenus dans le Tableau 3-I.

Les R², ayant des valeurs très proches de 1, ont permis d'appliquer le protocole suivant pour obtenir l'indice foliaire de ces trois espèces pour les deux saisons de végétation :
Pour *Eriophorum angustifolium* et *Eriophorum vaginatum* 5 plants ont été choisis aléatoirement à proximité des embases contenant ces espèces et marqués avec des anneaux en plastique de couleur différente. Le choix n'a pas été effectué dans les embases même afin de ne pas perturber la végétation proche par des mesures répétées. Pour *Eriophorum angustifolium*, il s'agit de la station B et pour *Eriophorum vaginatum*, de la station C. Les feuilles de ces plants ont été mesurées dès la fonte des neiges jusqu'à l'installation du manteau neigeux une fois tous les quinze jours en 2004 et une fois toutes les trois semaines environ en 2005. *Carex nigra*, présent de manière anecdotique dans une seule embase de la station C a été mesuré dans cette embase avec le même pas de temps.
Cette mesure bimensuelle de longueur de feuille donnait une surface moyenne de feuille photosynthétisante par espèce. Interpolé avec une relation de type polynomiale, une valeur de surface moyenne par jour et par espèce était obtenue (voir Figure 3-4a).

$$\text{Surface foliaire moyenne} = a * \text{jour}^2 + b * \text{jour} + c \qquad [3]$$

Avec *a* , *b* et *c* les paramètres ajustés et les R² obtenus rassemblés dans le Tableau 3-II.

La deuxième étape de ce protocole était le comptage exhaustif du nombre de feuilles par embase et par espèce une fois par mois. Ce nombre de feuilles par embase suivi mensuellement a été interpolé soit linéairement soit avec une polynomiale (voir Figure 3-4b).

$$\text{Nombre de feuilles} = a * \text{jour}^2 + b * \text{jour} + c \qquad [4]$$

Avec *a*, *b* et *c* les paramètres ajustés et les R^2 obtenus rassemblés dans le Tableau 3-II.

La multiplication de la surface foliaire moyenne d'une feuille par le nombre de feuilles par embase (équations 3 et 4) a permis d'obtenir un indice foliaire moyen par embase et pour chaque jour exprimé en $m^2\ m^{-2}$ (voir Figure 3-4c).

Une autre plante vasculaire était présente dans certaines embases de la station C, *Vaccinium oxycoccos*, pour laquelle le type de mesures appliqué aux autres vasculaires ne pouvait s'adapter. Pendant la phase de mise au point des protocoles, 150 feuilles de *Vaccinium oxycoccos*, (avec un choix de 25 petites, 25 moyennes, 25 grandes et le reste pris au hasard) ont été scannées pour obtenir leur surface. Une surface moyenne de feuille de 24.3 ± 9 mm^2 a été obtenue. Les feuilles de *Vaccinium oxycoccos* ont été comptées, indépendant de leur taille, avec la même fréquence et sur les mêmes sous échantillons que la mesure de la densité des bryophytes (voir paragraphe suivant). Ce nombre de feuilles comptées a été rapporté à une surface de 1 m^2 et multiplié par la surface moyenne individuelle, puis interpolé linéairement entre deux mesures.

Pour chacune des embases, quand plusieurs espèces de plantes vasculaires étaient présentes, leur indice foliaire respectif a été additionné donnant un indice foliaire total en $m^2\ m^{-2}$.

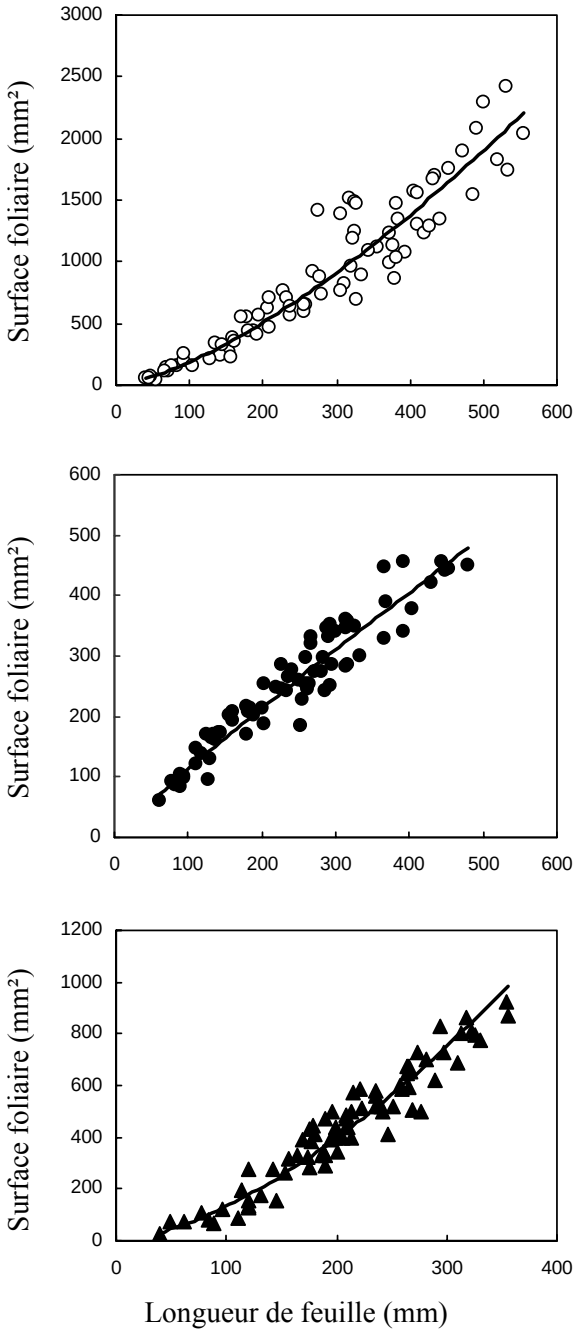


Figure 3-2 : Relation entre longueur de feuille (mm) et surface foliaire (mm²) pour (a) *Eriophorum angustifolium* (rond vide, n= 78) (b) *Eriophorum vaginatum* (rond plein, n= 73) (c) *Carex nigra* (triangle plein, n= 76).

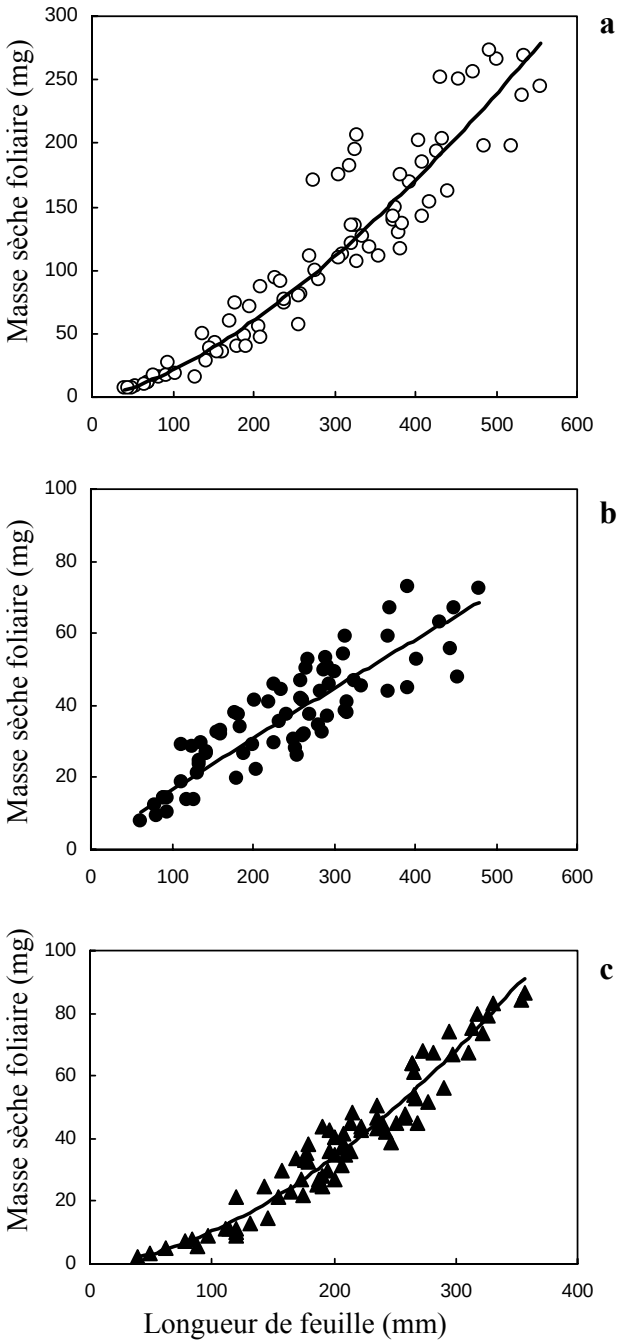


Figure 3-3 : Relation entre longueur de feuille (mm) et masse sèche foliaire (mg) pour (a) *Eriophorum angustifolium* (rond vide, n= 78) (b) *Eriophorum vaginatum* (rond plein, n= 73) (c) *Carex nigra* (triangle plein, n= 76).

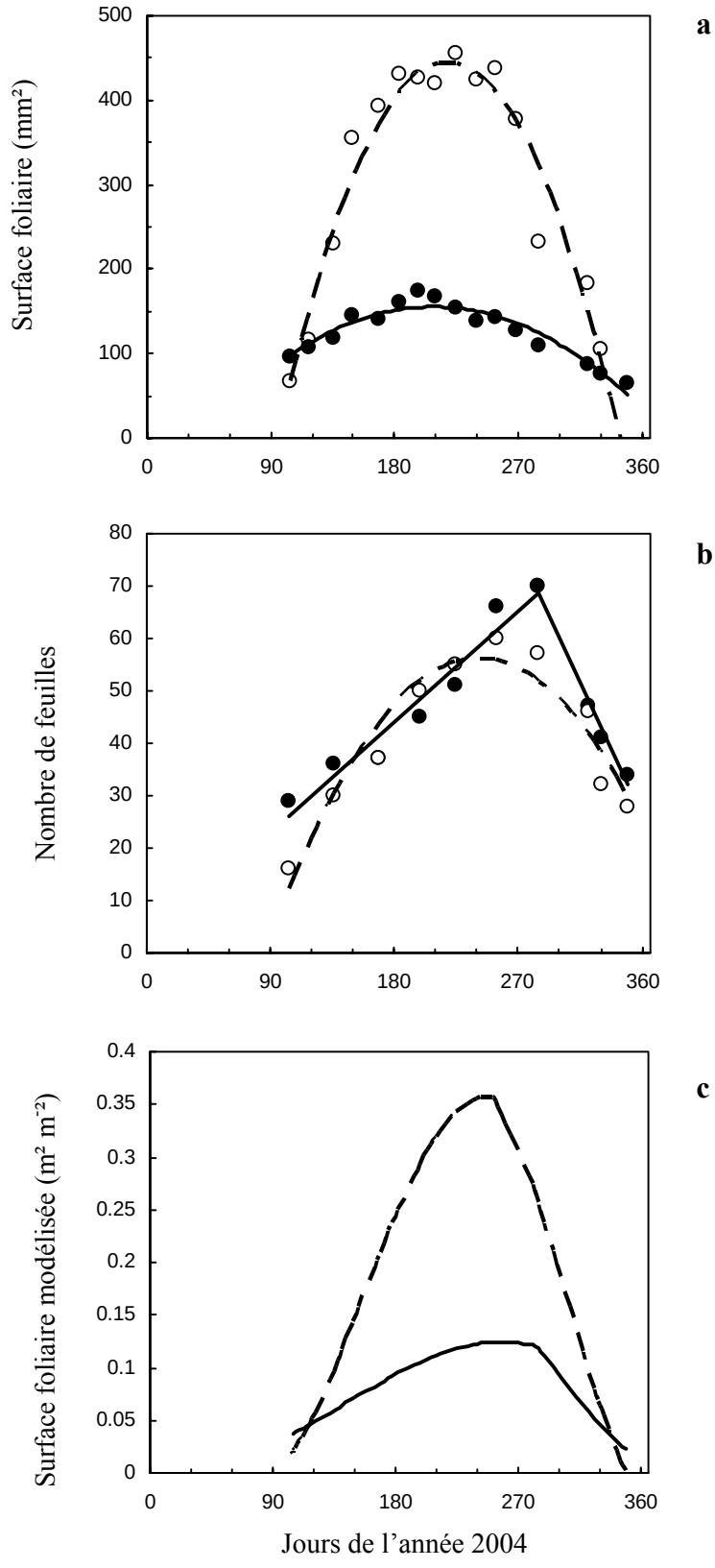


Figure 3-4 : Pour la saison de végétation de 2004, (a) Surface foliaire moyenne par feuille en mm² pour *E. angustifolium* (rond vide, traits tirés) pour *E. vaginatum* (ronds pleins, trait plein), (b) nombre de feuilles de *E. angustifolium* pour l'embase 3 de la station récente (rond vide, traits tirés) et pour l'embase 8 de la station avancée *E. vaginatum* (ronds pleins, trait plein) (c) Surface foliaire photosynthétisante modélisée, obtenue avec les équations 3 et 4, exprimée en $m^2\ m^{-2}$, pour l'embase 3 de la station récente *E. angustifolium* (traits tirés) et pour l'embase 8 de la station avancée *E. vaginatum* (trait plein)**.**

Tableau 3-I: paramètres ajustés *a* et *b* et R^2 des équations 2 (a) surface foliaire (mm^2) en fonction de la longueur de feuille (mm) et (b) masse sèche (mg) en fonction de la longueur de feuille (mm) pour les trois espèces majoritaires de plantes vasculaires présentes dans les embases.

(a) surface foliaire = a * longueur^b	*a*	*b*	R^2
E . angustifolium	0.25	1.44	0.95
E. vaginatum	1.62	0.92	0.93
C. nigra	0.094	1.58	0.93
(b) masse sèche = a * longueur^b	*a*	*b*	R^2
E . angustifolium	0.021	1.50	0.95
E. vaginatum	0.248	0.91	0.81
C. nigra	0.004	1.71	0.95

Tableau 3-II : paramètres ajustés *a*, *b* et *c* et R^2 (a) de l'équation 3, surface foliaire moyenne (mm^2) en fonction des jours de l'année 2004 et (b) de l'équation 4, nombre de feuilles par embase en fonction des jours de l'année 2004 pour *E. angustifolium* et *E. vaginatum*.

(a) Surface foliaire moyenne		*a*	*b*	c	R^2
E . angustifolium		-0.29	12.52	-926.5	0.94
E. vaginatum		-0.005	2.21	-74.56	0.91
C. nigra		0.094	1.58		0.93
(b) Nombre de feuilles		*a*	*b*		R^2
Embase 3 (*E . angustifolium)*		-0.0023	1.12	-79.39	0.91
Embase 8	$\Rightarrow$ jour 296	-	0.23	1.76	0.95
(*E. vaginatum*)	Après jour 296	-	-0.58	233.4	0.99

3.2.1.3.2 La densité des Bryophytes et leur surface de recouvrement

Pour les bryophytes, sphaignes et polytrics, la mesure d'une surface photosynthétisante au sens strict n'était pas envisageable. Titus *et al.* (1983) ont déterminé qu'au moins 99 % de la photosynthèse avait lieu dans les 5 premiers centimètres des plants de sphaignes étudiés. Frolking *et al.* (2002) considèrent pour leur modèle de simulation de flux de carbone que la lumière ne pénètre dans un tapis de mousses que dans les premiers centimètres. Ceci corrobore nos mesures faites *in situ* avec un capteur de la densité du flux de photons photosynthétiques (JYP 1000, SDEC, Rignac sur Indre, France) dans un tapis de sphaignes, avec une lumière à la surface de 1706 µmol m^{-2} s^{-1}, à 4 cm, la lumière est de 15 µmol m^{-2} s^{-1} et nulle à 5 cm sous la surface du tapis.

La hauteur du tapis n'influençant pas la quantité de matériel photosynthétisant, la mesure de la densité des bryophytes permet l'estimation de la quantité de mousses qui photosynthétise. Etant donné la présence dans les embases de plusieurs espèces de bryophytes, dont la densité varie en fonction de leur anatomie et du capitulum pour les sphaignes, la densité a été rapportée à une densité maximale. La valeur de la densité maximale a été déterminée par la

plus grande densité mesurée sur les deux années pour les deux stations et pour chaque espèce de mousses, toutes embases confondues.
La densité a été mesurée 3 fois dans l'année (Avril – juillet – octobre) au niveau de trois sous échantillons d'une surface totale de 50.1 cm^2 dans chaque embase. Afin d'effectuer le comptage toujours sur la même zone, des « cranked wires » aiguilles ancrées dans la tourbe au moyen d'un écouvillon ont été installées (Clymo, 1970). La croissance en hauteur a été relevée avec un tube gradué venant en butée sur l'écouvillon. Un cylindre en plastique a été utilisé pour compter le nombre de capitulum de sphaignes et de têtes de polytrics. Un quadrillage en croix matérialisant le centre du cylindre permettait de placer ce centre au niveau de la tige de l'aiguille et de compter toujours les mêmes sous échantillons.
La densité relative pour chaque espèce de mousses a ensuite été rapportée à leur surface de recouvrement et nommé index des bryophytes (BI).

$$BI = \sum \left(\frac{D}{D\max} * S \right) \qquad [5]$$

Avec, D la densité pour l'espèce de bryophyte considérée, Dmax sa densité maximale mesurée sur le site au cours des deux années de suivi, et S la surface de recouvrement mesurée de l'espèce dans l'embase extrapolée à l'échelle du m^2.
Les espèces de bryophytes présentes dans les embases ont déjà été présentées dans le chapitre 2, il s'agit sur la station B de *Sphagnum fallax*, *rubellum* et *magellanicum* et de *Polytrichum strictum* et pour la station C de *Sphagnum fallax* et *rubellum* et de *Polytrichum strictum* avec comme espèce majoritaire pour les deux stations *Sphagnum fallax*.

3.2.1.3.3 L'indice de dessiccation des Bryophytes

Au cours des mesures effectuées sur ce même site en 2002 (Bortoluzzi, 2002), il a été établi que la dessiccation des bryophytes avait un impact net sur les flux de CO_2 mesurés. L'état de dessiccation des sphaignes a été caractérisé avec l'utilisation d'un indice visuel de dessiccation des premiers centimètres de *Sphagnum fallax*, confirmé au cours de l'été de la sécheresse de 2003. Cet indice de dessiccation (DI) est basé sur la couleur des 4 premiers centimètres des plants de sphaignes, qui reflètent leur teneur en eau. Il a été validé en mesurant la teneur en eau de 20 plants de *Sphagnum fallax* prélevés aléatoirement pour chaque niveau de dessèchement (voir Tableau 3-III). Les plants ramassés ont été immédiatement mis dans des tubes eppendorfs et pesés frais, puis secs après séchage en étuve (48 h à 60 °C). Les différences de teneur en eau entre chaque valeur de l'indice étaient statistiquement significatives (test non paramétrique de Mann-Whitney deux à deux, avec dans chaque cas, $p<0.001$). Lorsque dans une embase, plusieurs niveaux de dessiccation étaient présents, un index moyen était recalculé en fonction du pourcentage de surface de chacun des niveaux.

Tableau 3-III : Indice visuel de dessiccation des sphaignes avec la teneur en eau corespondante (moyenne ± écart-type, n=20).

Valeur de l'indice DI	Dessiccation à la vue et au toucher (*Sphagnum fallax)*	Couleur	Teneur en eau (%)
1	Complètement desséché	Jaune	11 ± 7
2	Capitulum desséché (1cm)	Vert Pâle	276 ± 90
3	Peu hydraté	Vert	889 ± 78
4	Bien humidifié	Vert intense	1093± 78
5	Saturé en eau	Vert intense	1413 ± 187
6	Inondé	Vert intense	1996 ± 244

3.2.1.3.4 L'indice de végétation

L'indice de végétation (VI) a été construit pour regrouper pour chaque embase les différents types de végétation de la manière suivante :

$$VI = \frac{\left(IF + BI * \left(\frac{DI}{DImax}\right)\right)}{(IFmax + BImax)} \qquad [6]$$

Valeur de VI comprise entre 0 et 1.
Avec IF : la surface foliaire photosynthésisante des plantes vasculaires par surface de sol, BI, l'indice des bryophytes exprimé en fonction de DI, l'indice de dessiccation.
IFmax = 1.4 m^2 m^{-2} valeur juste supérieure à l'indice foliaire maximal mesuré au cours des deux années sur les deux stations, toutes embases confondues ; BImax = 1, valeur de la densité des bryophytes dans l'embase égale à la densité la plus élevée observée et DImax = 6, teneur en eau maximale des bryophytes.

3.2.1.3.5 Analyse des données

Les relations entre les flux de CO_2 (EE_{Nsat}, R_E, $P_{Gsat,}$ EE_N) et les facteurs biotiques et abiotiques ont été ajustées dans un premier temps sur les données 2004 pour construire les équations du modèle empirique, en séparant les jeux de données de chacune des stations et en prenant chaque mesure individuelle par embase et jour de mesure, ceci avec des régressions non linéaires et le logiciel (Sigmaplot 3.0, SPSS Inc., IL, USA). Les critères de validité du modèle ont été des erreurs quadratiques moyennes (rmse) les plus faibles, et des résidus répartis le plus aléatoirement, sans biais. En prenant en compte ces critères, avec l'addition du nouveau jeu de données de 2005 à celui de 2004, il n'y avait pas de biais de répartition des résidus liée à l'année de mesure et en outre, des rmse plus faibles ont été obtenus. Les paramètres des équations du modèle ont donc été finalement ajustés sur l'ensemble du jeu de données 2004 et 2005 et ce sont ces équations et paramètres qui sont présentés et discutés dans les paragraphes suivants. Il n'y avait pas assez de données pour paramétrer et tester le modèle sur deux parties séparées du jeu de données.

3.2.2 La mesure des flux de méthane

Un premier essai de mesure des flux de CH_4 (F_{CH4}) de surface a été effectué courant de l'été 2002 avec un chromatographe en phase gazeuse, micro GC équipé de deux colonnes, une à tamis moléculaire (molsieve 5A) détectant le CH_4 et la deuxième, poraplot Q pour le CO_2 (CP 4900, Varian, USA). En cette période estivale, les flux étaient trop faibles pour être détecté par ce GC de terrain. De plus, ce micro GC portable se révélant difficilement transportable sur toutes les stations, des tests ont été faits afin d'effectuer des prélèvements *in situ* pour une analyse postérieure en laboratoire – il s'agissait de déterminer à la fois le seuil de détection du micro GC, de trouver des tubes de prélèvements fiables, de mettre au point des chambres de mesures et de déterminer le temps nécessaire d'accumulation du méthane dans les chambres.
Quatre chambres fermées et statiques de mesures ont été construites afin de pouvoir effectuer les prélèvements sur chacune des embases d'une même station simultanément. Elles ont été conçues pour pouvoir s'adapter aux embases de mesures de CO_2, avec la même surface de 0.071 m² et un rebord de fixation à l'embase de 2 cm de largeur. Réalisées en plexiglas transparent et inerte, elles ont été obscurcies avec du polystyrène recouvert d'aluminium pour éviter au maximum un réchauffement de l'intérieur de la chambre. Equipées d'un ventilateur choisi pour brasser et homogénéiser rapidement l'air, mais sans créer de perturbation de diffusion des gaz à l'interface sol atmosphère par un brassage trop puissant (brassage de l'ensemble de l'air de la chambre effectué en 17 s), les chambres ont une hauteur de 0.2 m, établie comme un compromis pour ne pas endommager la végétation et ne pas avoir un trop grand volume dans lequel se dilueraient trop les faibles flux de CH_4. Le choix des tubes s'est porté sur des tubes sous vides de 20 ml avec des septums inertes vis-à-vis du méthane. Un septum du même type a été placé en haut et au centre de chacune des chambres, il était changé entre chaque jour de prélèvement. Les prélèvements étaient effectués à l'aide d'une seringue, dont l'air était purgé entre chaque prélèvement. Une fois les tubes pleins, ils étaient placés aussitôt dans une boîte isotherme et obscure et ensuite stockés au froid jusqu'à analyse avec le micro-GC dans les semaines suivantes. Des mesures tests effectuées par Andy Siegenthaler (EPFL) ont montré que le contenu des tubes restait stable dans de telles conditions de stockage sur plusieurs semaines sans changement de concentration des gaz.
Afin d'établir le protocole de prélèvement, une série de mesures test a été effectuée en mai 2004 sur 7 h d'accumulation des gaz dans les chambres. L'accumulation du méthane dans les chambres hermétiques s'effectue de manière linéaire, sans modification de la diffusion des gaz avec l'augmentation en concentration du CH_4 (voir Figure 3-5). L'augmentation linéaire de la concentration donne un $R^2 = 0.99$ pour l'embase 9 de la tourbe nue, avec une production de CH_4 de 3.14 nmol m^{-2} s^{-1} et pour l'embase 1 de la station B un $R^2 = 0.99$ avec une production de CH_4 de 20.17 nmol m^{-2} s^{-1}. Pour la station C, la production était trop faible pour être mesurée de façon fiable par le GC qui a ensuite été étalonné avec des concentrations en méthane plus faibles, ce qui a amélioré sa précision pour les mesures des faibles flux. Le micro-GC a donc ensuite pu être utilisé pour l'ensemble des analyses de CH_4.
Suite à ces résultats, le protocole suivant a été mis en place avec une heure d'accumulation et un prélèvement au bout de 15 min puis après 60 min. La pente d'augmentation de

concentration de CH_4 permet le calcul de la production en méthane. Puis, pour s'assurer de la linéarité de la pente, trois prélèvements par embase et par jour ont été effectués à 15, 45 et 75 min montrant des évolutions effectivement bien linéaires de la concentration. Les mesures étaient prévues initialement une fois par mois en dehors des périodes de neige, mais plusieurs défauts d'approvisionnement en tubes ont réduit ce nombre de prélèvements qui a cependant pu avoir lieu au moins une fois par saison pendant les deux années de suivi.

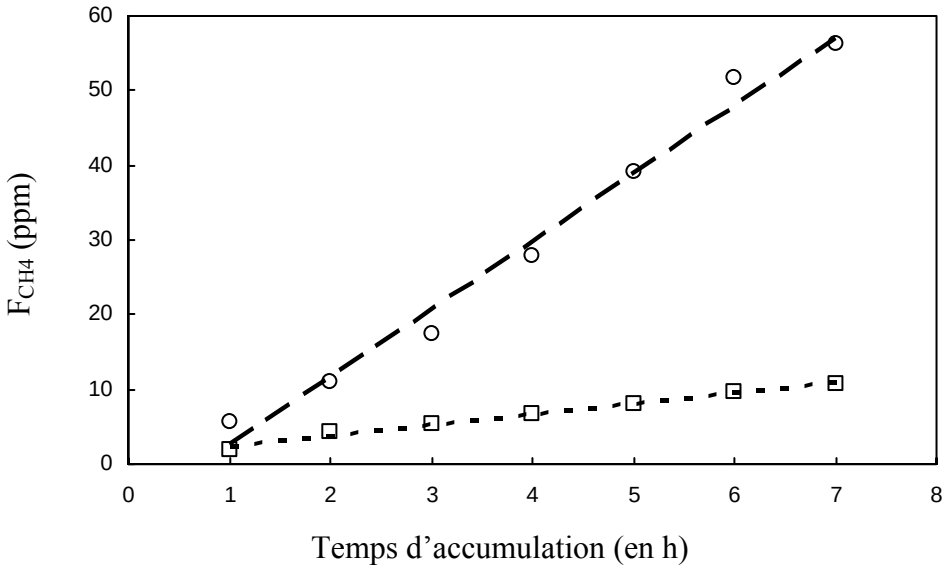


Figure 3-5 : Concentration de méthane (en ppm) en fonction du temps (en heures) d'accumulation dans la chambre de mesure hermétique pour l'embase 9 de la station A (tourbe nue, carrés vides, trait pointillés) et pour l'embase 1 de la station B (régénération récente, ronds vides, traits tirés).

3.2.3 La simulation des flux de carbone

Des capteurs permettant d'acquérir des données climatiques à différents pas de temps au cours des deux années d'étude ont été installés dès l'automne 2003. La température de l'air, la température de la tourbe à 5 et 30 cm de profondeur, la pluviométrie, le rayonnement global ont été relevés pendant les deux années complètes. Le rayonnement global (RG) (radiomètre linéaire de 33-cm de long, INRA, Versailles, France) a été mesuré toutes les 30 s et moyenné par demi-heure avec une centrale d'acquisition de données (CR510 datalogger, Campbell Scientific, Courtaboeuf, France). Pour pouvoir convertir le rayonnement global mesuré en continu en densité de flux de photons photosynthétiques (PPFD), utilisée par le modèle de photosynthèse, des mesures ont été effectuées en parallèle avec les deux capteurs. Au cours d'une journée à pleine lumière et d'une après midi jusqu'à la tombée de la nuit, la chambre de mesure des flux de CO_2 a été placée à côté du capteur de rayonnement global avec l'enregistrement synchronisé au même pas de temps par l'IRGA des données de PPFD que celui de la centrale d'acquisition pour les données de rayonnement global. La relation obtenue et appliquée aux données de RG a été la suivante :

$$PPFD = 58.9*RG \qquad \text{avec } R^2 = 0.99 \qquad [16]$$

Un problème technique sur un premier capteur installé a entraîné des données manquantes pour les mois d'Avril et Mai 2004. Ces données ont été reconstituées avec les valeurs de rayonnement global enregistrées par la station météorologique la plus proche (Pontarlier, 43 km). Les données de pluviométrie ont elles aussi été en partie complétées par les données de la station météorologique de Météo France du Russey (3 km) pour septembre 2004 et janvier février mars 2005. La température de l'air a été mesurée toutes les 10 min et moyennée par demi-heure. Les températures de la tourbe à 5 cm et 30 cm ont été mesurées et enregistrées toutes les heures (Hobo H8 pro series, Onset computer corporation, Bourne, MA, USA) pour la station B et C en 2004 (capteur défaillant pour la station A) et pour la station C en 2005 (en raison de capteurs défaillants sur les stations A et B). Le niveau de la nappe et les valeurs de l'indice de dessiccation ont été relevés régulièrement, à chaque visite sur le terrain et interpolé linéairement entre les mesures.

L'indice de végétation a lui aussi été interpolé entre chaque mesure donnant des valeurs sur chaque pas de temps d'une demi-heure requis pour la simulation des flux.

Pour la modélisation des flux hivernaux – respiration de l'écosystème sous la neige – la température de la tourbe à 5 cm a été utilisée en considérant qu'avec l'effet protecteur de la neige, la température effective de R_E était plus proche de celle de la tourbe de surface que de celle de l'air, laquelle pouvait atteindre des valeurs très négatives.

En dehors de ces flux hivernaux, c'est la température de l'air qui a été utilisée, conformément au modèle empirique présenté précédemment.

Les flux de R_E, P_B, EE_N et F_{CH4} ont été simulés à un pas de temps d'une demi heure pour chaque jour de l'année et ensuite les flux instantanés obtenus ont été sommés donnant les quantités de carbone échangées sur l'année et le bilan de carbone par embase et par station.

Une analyse de sensibilité de chacun des paramètres du modèle (± 10 %) a été effectuée afin de mesurer l'impact de leur variation sur le bilan de carbone pour une embase de chaque station.

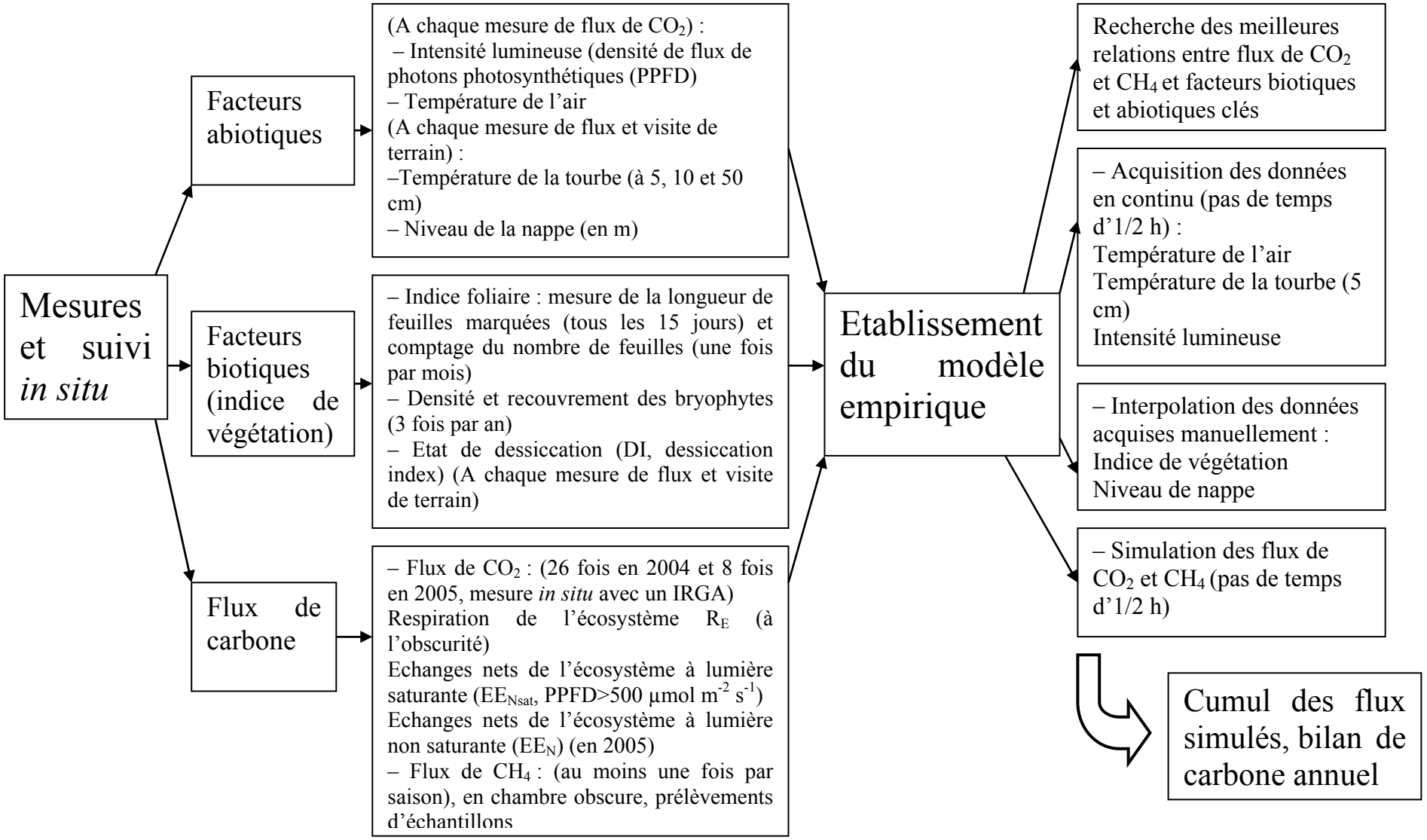


Figure 3-6 : Récapitulatif des matériels et méthodes mis en place pour établir le bilan de carbone des trois stades de régénérations étudiés.

3.3 Les flux de CO_2

3.3.1 Résultats

3.3.1.1 Tendances générales des facteurs abiotiques et biotiques

Les fluctuations de la température de l'air sont importantes entre les saisons et peuvent être considérables d'un jour à l'autre (Figure 3-7a). Les tendances sont similaires d'une année à l'autre. Le minimum a été relevé fin février 2005 (jour 427) à -32.5 °C et le maximum lors de la période de sécheresse de fin juin 2005 (jour 545) à 31.1 °C. L'amplitude des températures entre jour et nuit est forte, la température minimale descend parfois sous 0 °C en plein été la nuit.

Les températures de la tourbe à 5, 10 et 50 cm (voir Figure 3-8), suivent les mêmes tendances saisonnières tout comme celles de la température de l'air. C'est la température à 5 cm, qui fluctue le plus entre deux jours de mesures et entre les stations, plus rapidement marquée par les variations journalières de température de l'air et par les différences de substrat. La plupart des relevés étant faits par jours ensoleillés, l'impact de la tourbe noire et de son absorption du rayonnement solaire donne une température moyenne à 5 cm supérieure pour la station A. Les températures maximales à 5 cm ont été relevées le jour 539 (27.6, 26.1 et 21.3 °C pour respectivement les stations A, C et B). Ce même jour, les maxima ont été relevés pour les températures à 10 cm (21.8, 19.6 et 18.4 pour respectivement les stations A, C et B). A 10 cm, les variations entre les stations et entre deux relevés consécutifs sont plus atténuées et elles disparaissent à 50 cm. Pour ces températures de profondeur, en 2004, elles augmentent jusqu'à la mi août (jour 225) et atteignent 15.6 °C puis s'abaissent légèrement jusqu'à la mi septembre et ensuite la baisse est plus rapide jusqu'à l'hiver à 5.2 °C et 4.1 °C en fin d'hiver. L'été suivant, la température à 50 cm est restée stable durant juillet et août (jours 544 à 607) à 14.4 °C.

Les précipitations ont varié entre les deux années avec un total de 1633 mm (dont 438 mm en neige) en 2004 et 1335 mm (dont 463 mm sous forme de neige) en 2005 (voir Figure 3-7b). Bien distribuées sur toute l'année, il y a eu plus d'évènements pluvieux estivaux en 2004.
Le niveau de la nappe (Figure 3-7c) a varié suivant les précipitations avec les mêmes tendances de variations pour les trois stations. Les variations s'atténuent pour la station A suite à la modification artificielle du niveau de la nappe en juillet 2004. En 2005, avec le changement de place d'une des embases de cette station, plus de variations du niveau de la nappe ont été relevées. En 2005, pour l'ensemble des stations, la nappe s'est nettement abaissée en début d'été (entre les jours 530 à 544).
La variation des précipitations se répercute aussi sur l'indice de dessiccation (Figure 3-9a). Il passe sous le seuil de 3, ce qui correspond à une faible hydratation des bryophytes en fin d'été

2004 (jours 240-250) sur une très courte période et pendant la période plus sèche du début d'été 2005 (jours 530 à 544).

L'indice foliaire (IF) (Figure 3-9b) varie nettement entre les deux stations en lien avec les caractéristiques des deux espèces de plantes vasculaires majoritaires des stations (*Eriophorum angustifolium* pour la station récente et *Eriophorum vaginatum* pour la station avancée). Sur cette dernière station, *E. vaginatum* a plus de feuilles en tout début de printemps et en fin d'automne que *E. angustifolium* sur la station B. L'indice foliaire maximum en milieu de saison est quasiment deux fois supérieur pour *E. angustifolium* avec un IF moyen de 0. 54 ± 0.12 en 2004 et de 0.87 ± 0.25 en 2005 que pour *E. vaginatum* 0.27 ± 0.17 en 2004 et 0.46 ± 0.27 en 2005. Pour les deux stations, IF est d'environ 40 % supérieur en 2005 qu'en 2004.
Pour l'indice des bryophytes (Figure 3-9c), il augmente en cours de saison de végétation de 2004 et tend à diminuer en fin de saison 2005. C'est sur la station C qu'il y a le plus de bryophytes, quasiment deux fois plus que sur la station B avec, en octobre 2004, BI = 0.75 ± 0.15 sur la station C et BI = 0.42 ± 0.15 sur la station B.
Ainsi, dans l'indice de végétation, la répartition des rapports entre IF et BI est inverse entre les deux stations.

3.3.1.2 Tendances générales des flux de CO_2

En 2004, la respiration de l'écosystème augmente depuis la fonte des neiges (jour 100) jusqu'à la mi-août avec un flux moyen maximum pour la station C de 4.6 ± 0.6 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} et de 3 ± 1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station B (Figure 3-10a). Pour la station A, les valeurs les plus élevées de R_E sont de 1.45 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} au jour 178. R_E diminue progressivement pendant l'automne jusqu'à atteindre de très faibles valeurs juste avant les premières neiges en décembre (j. 344) de (0.02, 0.08 ± 0.04 et 0.14 ± 0.12 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} respectivement pour la station A, B et C). Des valeurs du même ordre de grandeur ont été mesurées l'hiver précédent (données n'apparaissant pas sur le graphique). R_E a atteint des valeurs plus élevées au cours de l'été 2005 avec 6.7 ± 1.7 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station C et 5.4 ± 0.8 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station B. La tendance est contraire pour la station A avec R_E légèrement inférieur en 2005 avec 1.05 ± 0.1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}.

En 2004, les échanges nets en CO_2 de l'écosystème à lumière saturante (EE_{Nsat}) (Figure 3-10b) ont eux aussi atteint leurs maxima à la mi août (7.5 ± 1.4 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station C et 4.6 ± 1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station B). Les valeurs de EE_{Nsat} ont été positives tout au long de la saison de végétation. Dans ces conditions de lumière saturante, les stations B et C étaient donc des puits de carbone. Fin juin 2005, la valeur moyenne de EE_{Nsat} pour les deux stations s'est abaissée près de 0 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}, (-0.01 ± 0.93 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station C et 0.58 ± 0.78 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station B) avec des valeurs négatives pour certaines embases, devenant alors source de carbone même dans des conditions de lumière saturante. Cette inversion de tendance des flux de EE_{Nsat} correspond à la période la plus sèche avec l'indice de dessiccation des bryophytes à 2.

En 2004, les valeurs calculées de photosynthèse brute à lumière saturante (P_{Bsat}) ont été maximales en fin d'été (10.7 ± 1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station C et 6.5 ± 1.8 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station B) puis, elles ont diminué jusqu'à la neige avec les flux les plus faibles de (0.27 ± 0.12 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station C et 0.28 ± 0.19 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station B) (Figure 3-10c). En 2005, les valeurs maximales de P_{Bsat} ont été légèrement moins élevées qu'en 2004 avec (9.5 ± 2.48 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station C et 7.1 ± 0.8 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station B). La chute nette de P_{Bsat} observée autour des jours 240-250 coïncide avec un court évènement de sécheresse et de baisse de l'indice de dessiccation, qui n'induit cependant pas des flux de EE_{Nsat} négatifs, comme cela s'est produit ensuite avec le même processus cette fois plus marqué du début d'été 2005.

Pour chacune des mesures faites pour les échanges nets de l'écosystème à lumière non saturante (EE_N), la variation des flux avec l'augmentation de la lumière décrivait la même réponse que celle décrite par Long et Hallgren (1986) ou encore par Alm *et al.* (1997) ou par Falge *et al.* (2001). En fonction des embases et des jours de mesures, la variation de l'ensemble ou de certains des autres facteurs abiotiques et biotiques a induit des fluctuations des valeurs de R_E et de EE_{Nsat} comme illustré avec la Figure 3-1.

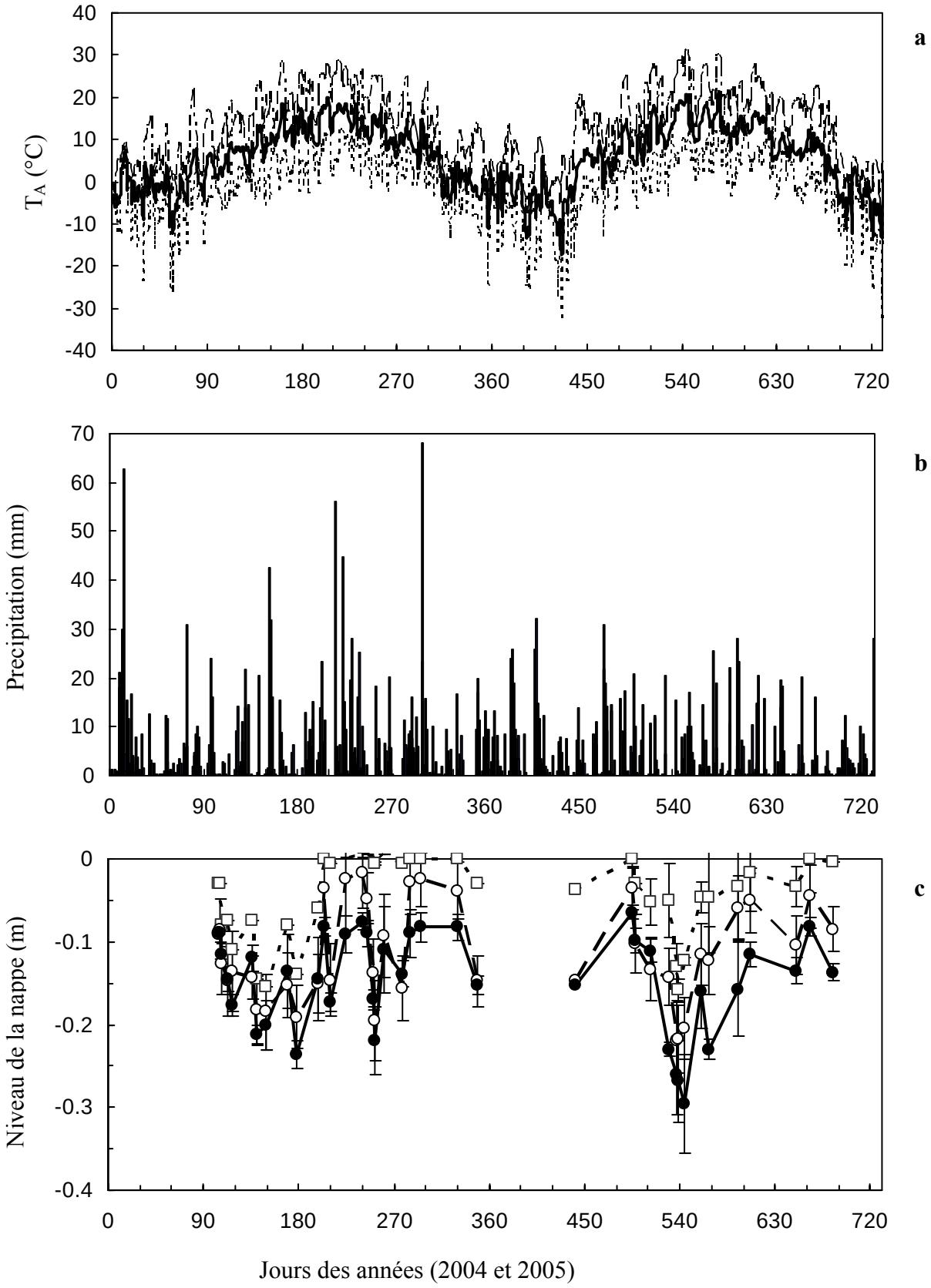


Figure 3-7 : Suivi saisonnier (jours des années 2004 et 2005) (a) de la moyenne journalière (trait épais), du minimun (trait pointillé) et du maximum journalier (trait fin) de la température de l'air (T_A) en °C ; (b) des précipitations journalières (mm) ; (c) de la profondeur moyenne du niveau de la nappe ± écart-type (m) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein, n=4), station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés, n=4) et station A (tourbe nue, carrés vides et traits pointillés, n=3).

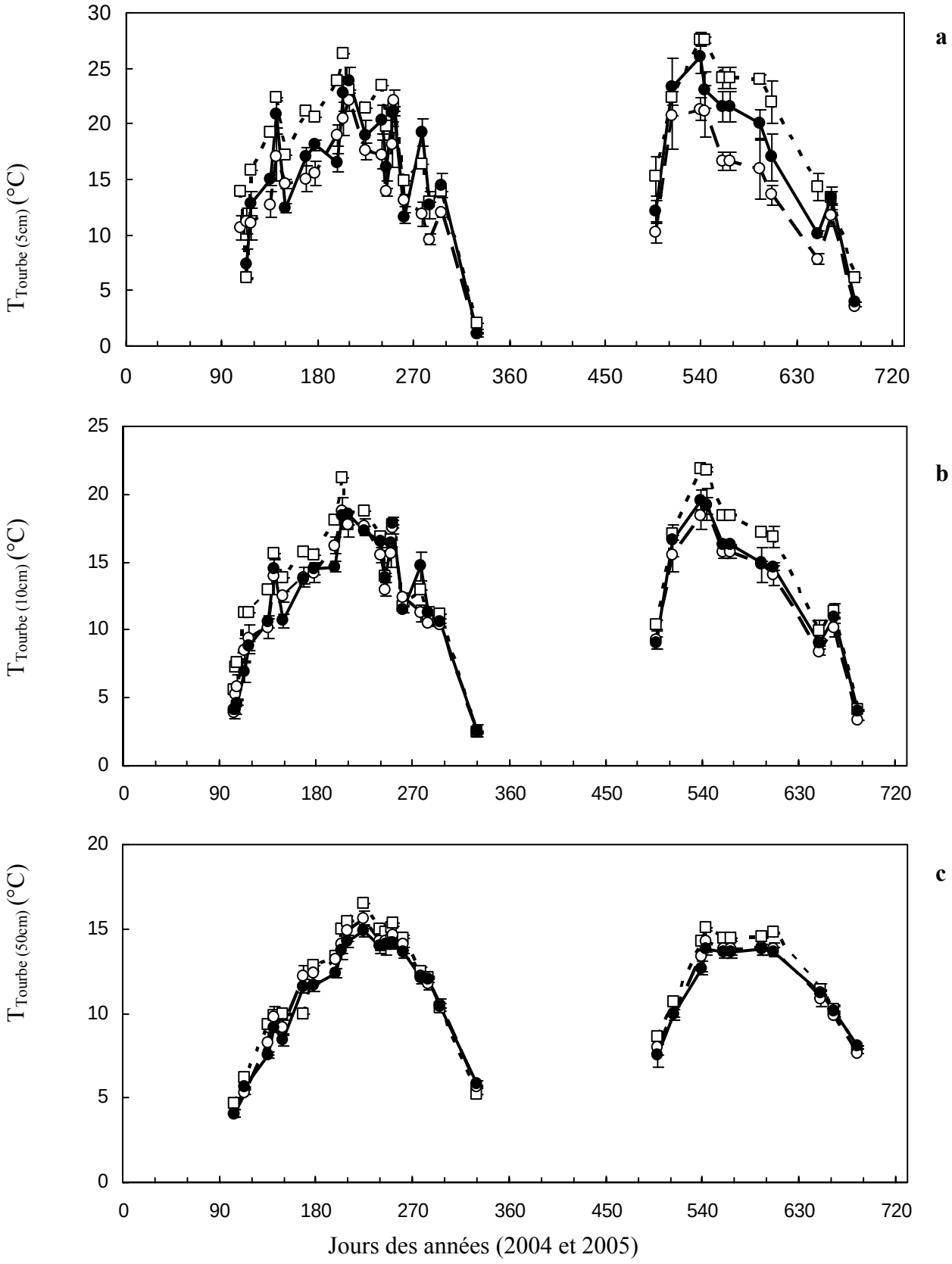


Figure 3-8 : Suivi saisonnier (jours des années 2004 et 2005) de (a) la température moyenne de la tourbe à 5 cm en °C ± écart-type; (b) la température moyenne de la tourbe à 10 cm en °C ± écart-type; (c) la température moyenne de la tourbe à 50 cm en °C ± écart-type pour : la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein, n=4), la station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés, n=4) et la station A (tourbe nue, carrés vides et traits pointillés, n=3).

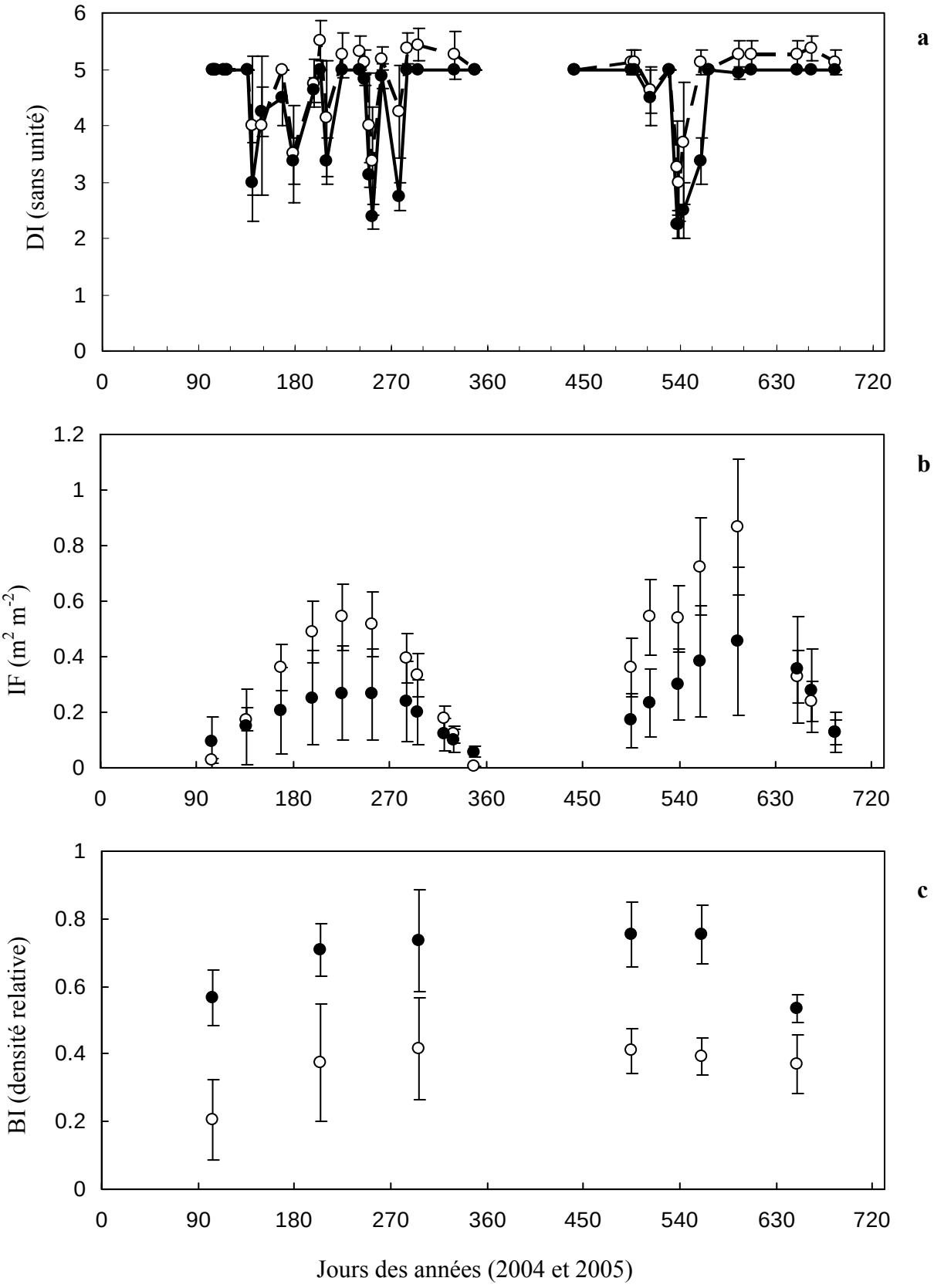


Figure 3-9 : Suivi saisonnier (jours des années 2004 et 2005) (a) des valeurs moyennes de l'indice de dessiccation des bryophytes ± écart-type (DI, de 1 complètement desséché à 6 inondé) ; (b) des valeurs moyennes de l'indice foliaire ± écart-type (IF, m^2 m^{-2}) ; (c) des valeurs moyennes de l'indice des bryophytes ± écart-type (BI, densité relative) pour : la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein, n=4) et la station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés, n=4).

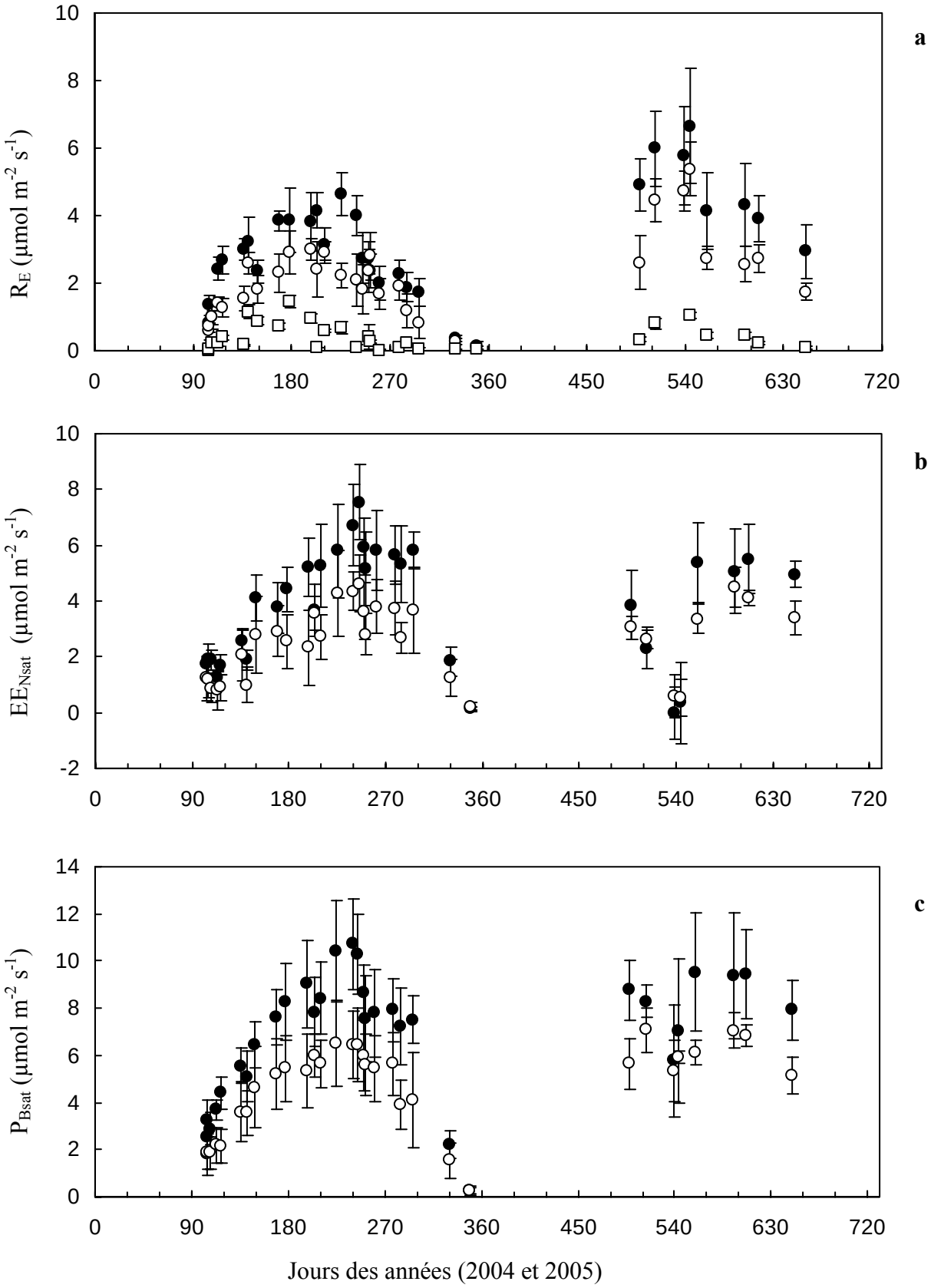


Figure 3-10 : Suivi saisonnier (jours de 2004 - 2005) des valeurs moyennes ± écart-type de (a) la respiration de l'écosystème (R_E), (b) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_{Nsat}) ; (c) photosynthèse brute à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, P_{Bsat}) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein, n=4), la station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés, n=4) et la station A (tourbe nue, carrés vides et traits pointillés, n=3).

3.3.1.3 Relations entre respiration totale et facteurs biotiques et abiotiques

La tendance saisonnière de R_E suit clairement les variations saisonnières de la température de l'air et de celle de la tourbe à 5 et 10 cm. R_E augmente avec l'augmentation de la température. Entre fonction linéaire, exponentielle et puissance, c'est cette dernière utilisant la température de l'air comme variable d'entrée qui donne la meilleure réponse (rmse = 0.31, 0.72, 1.11 (µmol m^{-2} s^{-1}) respectivement pour les stations A, B et C, Figure 3-11a).

$$R_E = \alpha * \left(\frac{(T_A - T_{min})}{(T_{rèf} - T_{min})} \right)^b \qquad [7]$$

Avec T_A, la température de l'air, α, la respiration (µmol m^{-2} s^{-1}) à T_A de référence, $T_{rèf}$, la T_A de référence (15°C), T_{min} la température juste inférieure à celle pour laquelle une respiration positive a été mesurée (-5°C), et *b*, le coefficient de sensibilité à la température.
Les résidus de cette équation appliquée aux données de respiration mesurées sur la tourbe nue (station A), étaient clairement liés à la variation du niveau de la nappe (Figure 3-12a), avec la respiration qui augmente lorsque le niveau de la nappe baisse. Ce biais dans la distribution des résidus était supprimé en ajoutant à l'équation 7 un effet linéaire du niveau de la nappe :

$$R_E = \left(a * \frac{WT}{WT_{rèf}} + c \right) * \left(\frac{(T_A - T_{min})}{(T_{rèf} - T_{min})} \right)^b \qquad [8]$$

Avec WT, le niveau de la nappe, $WT_{rèf}$, la profondeur de référence du niveau de la nappe ; celle-ci a été établie à -0.4 m, valeur juste au dessus du niveau de nappe minimum observé pour l'ensemble des stations au cours des deux années de mesures. Les coefficients *a* et *c* sont deux paramètres empiriques ajustés avec *c*, la respiration résiduelle de l'écosystème à température de référence (15 °C) quand la nappe atteint la surface (WT=0). La somme de (*a*+*c*) correspond à la respiration de l'écosystème à température de référence et niveau de nappe de référence, dont la valeur est 0.48 µmol m^{-2} s^{-1}.
Les résidus de l'équation 8 pour les stations B et C augmentent avec l'augmentation de l'indice de végétation (Figure 3-12b) indiquant qu'une partie de R_E dépend de la quantité de plantes dans chacune des embases. L'équation devient alors :

$$R_E = \left[\left(d * \frac{WT}{WT_{rèf}} \right) + (e * VI) \right] * \left(\frac{(T_A - T_{min})}{(T_{rèf} - T_{min})} \right)^b \qquad [9]$$

Avec les coefficients *d* et *e*, deux paramètres empiriques ajustés dont la somme (*d*+*e*) correspond à la respiration de l'écosystème à la température de l'air de référence (15 °C) et $WT_{rèf}$ (-0.4 m), rapportée à un indice de végétation maximum de 1. Cette respiration a pour valeur 3.5 et 4.1 µmol m^{-2} s^{-1} pour les stations B et C respectivement. Les valeurs des rmse

(µmol m^{-2} s^{-1}) sont de 0.23, 0.57 et 0.87 pour respectivement les stations A, B et C et les paramètres ajustés de cette équation 9 sont donnés dans le Tableau 3-IVa.

3.3.1.4 Relations entre photosynthèse brute à lumière saturante et facteurs biotiques et abiotiques

La photosynthèse brute à lumière saturante (P_{Bsat}) varie tout comme R_E avec T_A, la température de l'air (voir Figure 3-11b), et la relation entre P_{Bsat} et T_A est bien décrite en utilisant l'équation de dépendance à la température, du transport photosynthétique des électrons de June *et al.* (2004).

$$P_{Bsat} = \beta * e^{-\left(\frac{T_A - g}{h}\right)^2} \qquad [10]$$

Avec β la photosynthèse brute (µmol m^{-2} s^{-1}) à PPFD saturant et à température optimale (g), et h, le facteur de sensibilité à la température (rmse = 1.76 et 2.19 µmol m^{-2} s^{-1} pour, dans l'ordre les stations B et C). Plus la valeur de h est petite, plus le pic de P_{Bsat} est étroit autour de la température optimale (g).

Comme supposé, les résidus de cette équation 10 sont linéairement corrélés à l'indice de végétation (Figure 3-12c), et les rmse sont largement diminués en ajoutant une fonction linéaire de VI à l'équation 10 (rmse = 1.32 et 1.71 µmol m^{-2} s^{-1} pour respectivement les stations B et C).

$$P_{Bsat} = f * VI * e^{-\left(\frac{T_A - g}{h}\right)^2} \qquad [11]$$

Avec f la photosynthèse brute (µmol m^{-2} s^{-1}) à PPFD saturant et à température optimale (g) rapporté à un indice de végétation maximal de 1. Les résidus de l'équation 11 étaient distribués aléatoirement en fonction du niveau de la nappe (données non représentées graphiquement), c'est pourquoi le niveau de la nappe n'a pas été ajouté à l'équation empirique de P_{Bsat}.

On obtient ainsi, l'équation suivante pour EE_{Nsat} en utilisant des paramètres fixés pour la respiration et donnés dans le Tableau 3-IVa.

$$EE_{Nsat} = f * VI * e^{-\left(\frac{T_A - g}{h}\right)^2} - \left[\left(d * \frac{WT}{WT_{rèf}}\right) + (e * VI)\right] * \left(\frac{(T_A - T_{min})}{(T_{rèf} - T_{min})}\right)^b \qquad [12]$$

Les valeurs de rmse sont de 1.23 et 1.59 µmol m^{-2} s^{-1} pour respectivement les station B et C, et les paramètres prédits sont donnés dans le Tableau 3-IVb.

3.3.1.5 Relations entre photosynthèse brute et facteurs biotiques et abiotiques

La photosynthèse brute varie aussi avec les variations journalières de lumière (PPFD). L'équation de réponse à la lumière couramment utilisée dans les modèles est une hyperbole équilatère (Figure 3-11c). Comme les valeurs de EE_N utilisées pour ajuster l'équation ont été faites sur toute une saison de végétation et sur l'ensemble des embases, les paramètres de R_E et de P_{Bsat} ont été fixés à leurs valeurs d'ajustement décrites dans les deux paragraphes précédents (et dans le Tableau 3-IVa et b) dans l'équation suivante :

$$EE_N = \left(\frac{i * PPFD * P_{Bsat}}{P_{Bsat} + i * PPFD} \right) - R_E \qquad [13]$$

Avec *i*, la pente initiale de l'hyperbole équilatère à faible éclairement (appelé aussi le rendement quantique apparent de l'écosystème). Les valeurs des rmse sont de 0.77 et 1.28 µmol m^{-2} s^{-1} pour dans l'ordre la station B et la station C et les valeurs des paramètres prédits sont donnés dans le Tableau 3-IVc.

Les valeurs prédites de R_E, EE_{Nsat} et EE_N reproduisent bien dans l'ensemble les valeurs mesurées qui leur correspondent (voir Figure 3-13). On peut toutefois noter que les valeurs les plus élevées de R_E sont légèrement sous estimées. Ces valeurs très élevées de R_E correspondent à des températures très élevées, avec des mesures faites à midi solaire en plein été ou, même avec une chambre ouverte, la température de la chambre – tout en étant stable sur la durée de la mesure enregistrée puis moyennée - était supérieure à celle de l'air extérieur. D'aussi fortes valeurs de R_E n'ont donc pas été simulées.

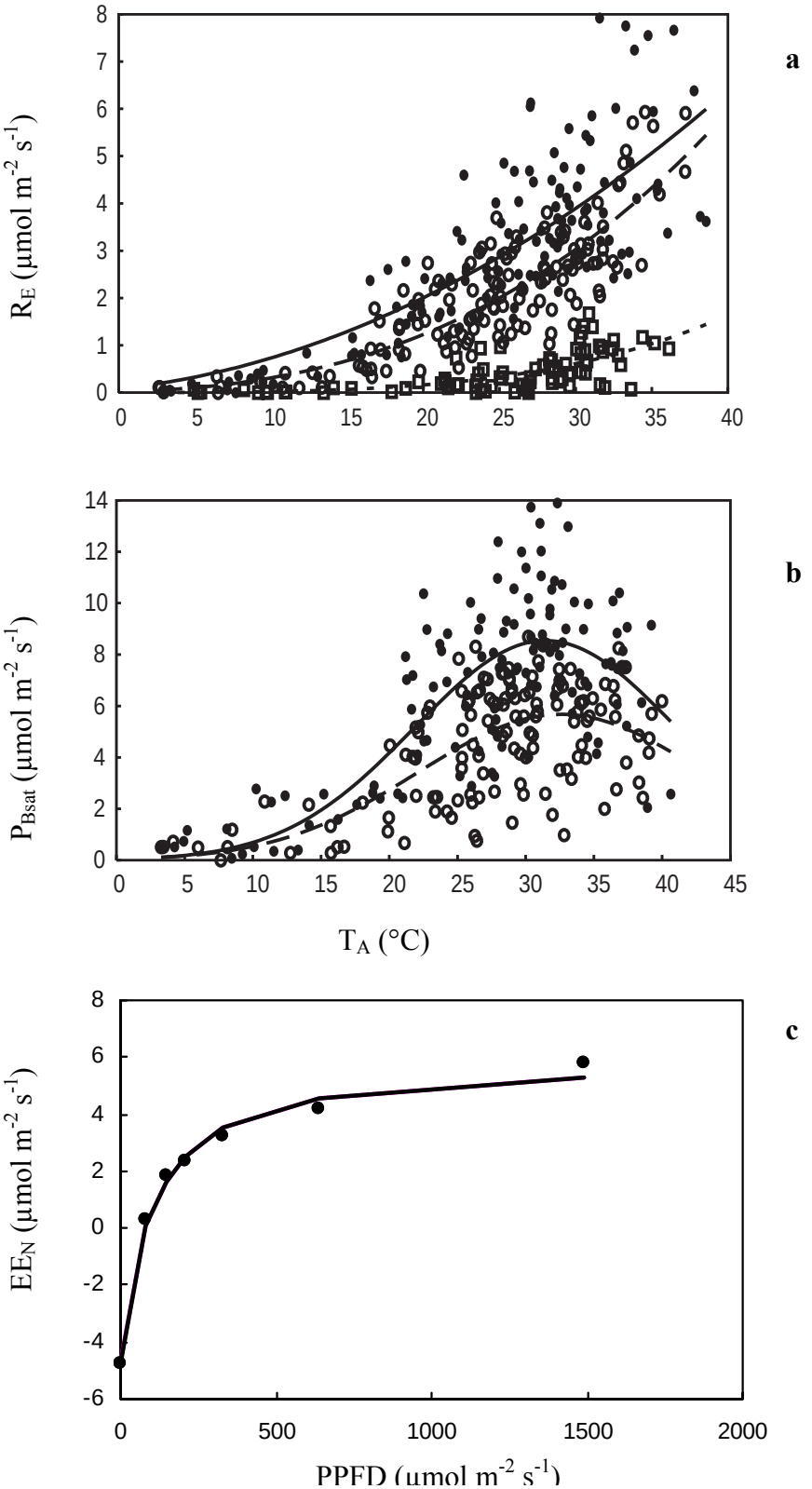


Figure 3-11 : (a) Respiration de l'écosystème (R_E) et (b) de la photosynthèse brute à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, P_{Bsat}) en fonction de la température de l'air (T_A) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein), la station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés) et la station A (tourbe nue, carrés vides et traits pointillés). Les courbes représentent les meilleures réponses avec Eqn. 7 pour (a) et Eqn. 8 pour (b). Chaque point correspond à une valeur individuelle. (c) Les échanges nets de CO_2 de l'écosystème (EE_N) fonction de l'intensité lumineuse (PPFD) avec la fonction d'hyperbole rectangulaire pour la station C (régénération avancée, embase 5, jour 596, ronds pleins et trait plein).

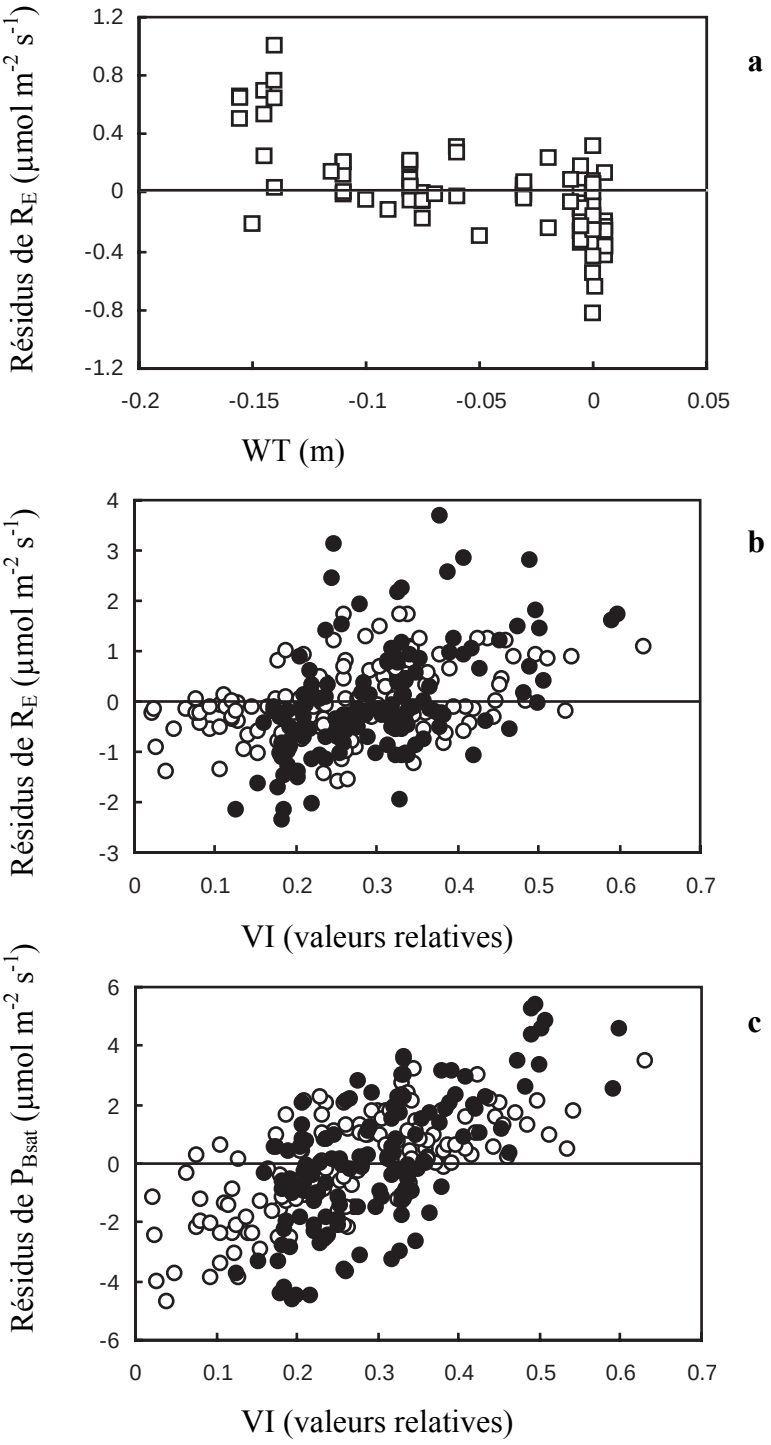


Figure 3-12 : Résidus (a) de la respiration de l'écosystème prédite (R_E) pour la tourbe nue (station A, carrés vides, Eqn. 7) en fonction du niveau de la nappe (WT), (b) de la respiration de l'écosystème prédite (R_E) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins) et la station B (régénération récente, ronds vides) en fonction de l'indice de végétation (VI), (c) de la photosynthèse brute prédite à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, P_{Bsat}) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins) et la station B (régénération récente, ronds vides) en fonction de l'indice de végétation (VI).

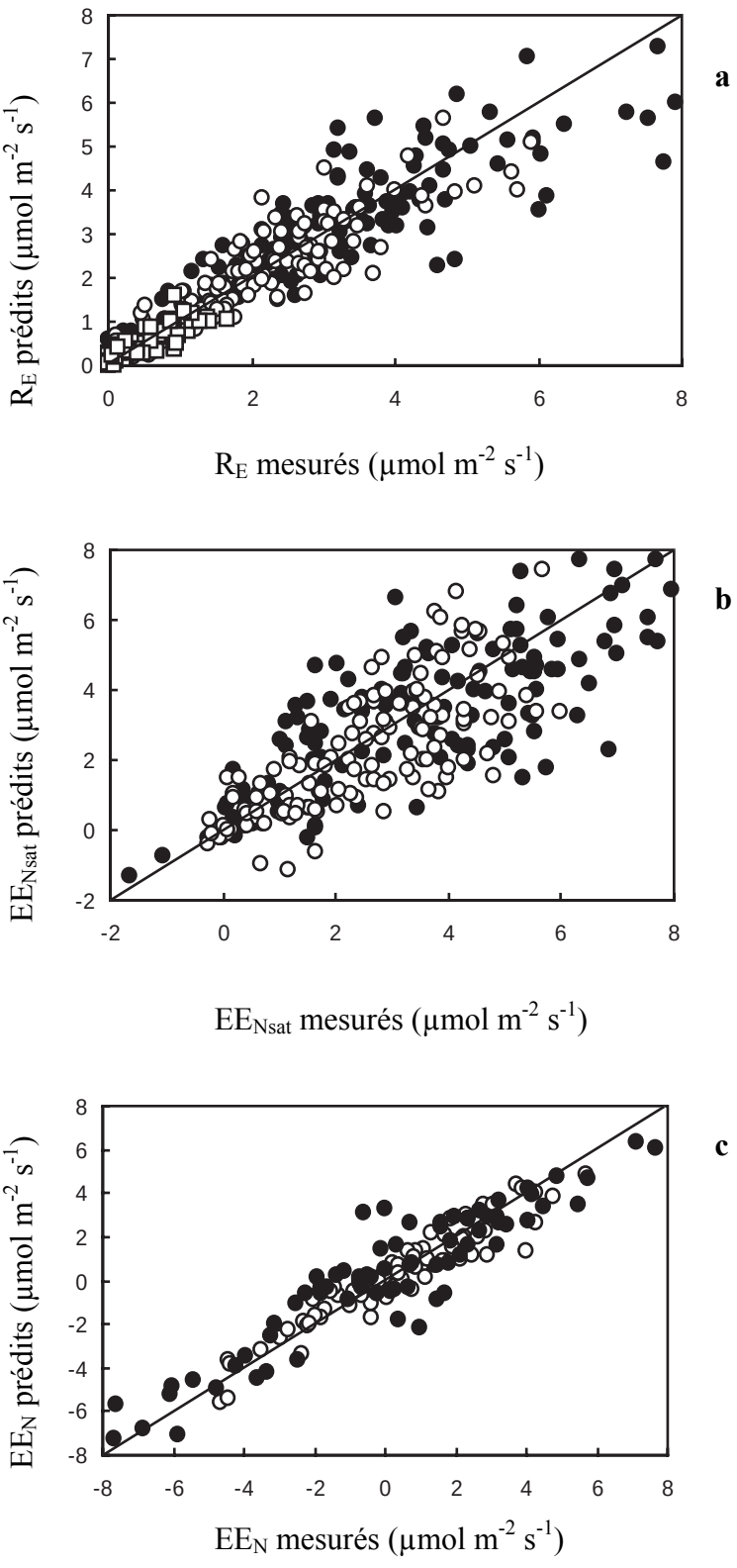


Figure 3-13 : Valeurs prédites contre valeurs mesurées de (a) la respiration de l'écosystème (R_E, station A Eqn. 8 et stations B et C Eqn. 9) et (b) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_{Nsat}, stations B et C, Eqn. 12) et (c) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à intensité lumineuse (PPFD) variable (EE_N, stations B et C, Eqn. 13) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins) , la station B (régénération récente, ronds vides) et la station A (tourbe nue, carrés vides).

Tableau 3-IV : (a) Erreurs quadratiques moyennes (rmse) et paramètres ajustés du modèle (± erreurs types) pour la respiration de l'écosystème (Eqn. 8 et 9) ajustée avec les données de R_E pour la tourbe nue (station A), la régénération récente (station B) et la régénération avancée (station C). (b) Erreurs quadratiques moyennes (rmse) et paramètres ajustés du modèle (± erreurs types) pour la photosynthèse brute à lumière saturante (P_{Bsat}) (Eqn. 12) ajustée avec les données de EE_{Nsat} pour la régénération récente (station B) et la régénération avancée (station C) en prenant les paramètres fixés pour la respiration (**Tableau 3-IV**a). (c) Erreurs quadratiques moyennes (rmse) et paramètres ajustés du modèle (± erreurs types) pour la photosynthèse brute (P_B) (Eqn. 13) ajustée avec les données de EE_N pour la régénération récente (station B) et la régénération avancée (station C) en prenant les paramètres fixés pour la respiration et pour la photosynthèse brute à lumière saturante (**Tableau 3-IV**a et b).

	Station A	Station B	Station C
(a) Respiration (R_E)	Eqn. 8	Eqn. 9	Eqn. 9
rmse	0.23	0.57	0.87
b	2.7 ± 0.4	1.8 ± 0.1	1.9 ± 0.2
a	0.4 ± 0.1		
c	0.08 ± 0.02		
d		1.2 ± 0.2	0.9 ± 0.2
e		2.3 ± 0.2	3.2 ± 0.3
(b) Photosynthèse brute à lumière saturante (P_{Bsat})		Eqn. 12	Eqn. 12
rmse		1.23	1.59
f		19.7 ± 0.6	28 ± 0.6
g		35.1 ± 2.1	32.5 ± 0.9
h		23.9 ± 3.9	17.7 ± 1.5
(c) Réponse à la lumière de la photosynthèse brute (P_B)		Eqn. 13	Eqn. 13
rmse		0.77	1.28
i		0.032 ± 0.002	0.058 ± 0.005

3.3.2 Discussion

3.3.2.1 Tendances générales des flux instantanés de CO_2

La plupart des études de flux de CO_2 sur les tourbières ont été faites principalement en Finlande et au Canada, sur des sites plus continentaux et ou plus nordiques, avec une température moyenne annuelle plus basse que celle de notre site. Cependant, une comparaison des flux instantanés maximum de milieu d'été, pour des végétations proches des nôtres, permet de mieux situer notre site par rapport aux autres études.

Les valeurs moyennes maximales par station sur les deux saisons de mesures pour notre site ont été mesurées en milieu d'été avec EE_{Nmax} de 7.5 ± 1.4 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la régénération avancée à dominante de *Sphagnum* et *Eriophorum vaginatum* et de 4.6 ± 1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la régénération récente à dominante d'*Eriophorum angustifolium* et -1.45

µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la station tourbe nue. Les valeurs de R_{Emax} sont de 6.5 ± 1.8 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la régénération avancée et de 5.4 ± 0.8 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la régénération récente. Des flux maximum du même ordre de grandeur ont été mesurés sur de nombreux sites pour la plupart non perturbés. Ainsi, Bubier *et al.* (2003) ont mesuré sur une tourbière canadienne à dominante de sphaignes pour des types de végétation proches, à dominante de Carex (EE_{Nmax} de 8 et 5 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) et pour un tapis de Sphaignes de 5 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}. Pour une station à *Eriophorum* d'une tourbière ombrotrophe de l'Est finlandais, Alm *et al.* (1997) ont mesuré des valeurs de EE_{Nmax} de 7.75 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} ; Alm *et al.* (1999) donnent pour des tapis de *Sphagnum fuscum* ou de *Sphagnum angustifolium,* EE_{Nmax} à 3.5 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} au cours d'un été particulièrement sec. Bubier *et al.* (1998), sur une tourbière canadienne, donnent eux pour une zone affaissée des valeurs de EE_{Nmax} de 5.5 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} et de R_{Emax} de 5 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}. Sur une tourbière basse mésotrophe du nord de la Finlande, Aurela *et al.* (2001b) ont des valeurs de EE_{Nmax} de 4.3 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} et de R_{Emax} de 6.25 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}.

Sur la tourbière continentale canadienne de 'Mer bleue', Moore *et al.* (2002) ont une valeur de EE_{Nmax} de 4.1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour les creux et de 5.7 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} pour les buttes.

Sur un site après exploitation (Tuittila *et al.*, 1999), avec des touradons de *Eriophorum vaginatum* et des zones de tourbe nue, dont une partie a été remise en eau et une partie contrôle est restée drainée, les flux les plus élevés correspondent aux touradons de *Eriophorum vaginatum,* remis en eau avec EE_{Nmax} de 3.9 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} et R_{Emax} de 6.3 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}. Sur les zones de tourbe nue, EE_{Nmax} avec -2.4 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} sont plus élevés sur le site contrôle avec la nappe la plus basse que sur le site remis en eau avec EE_{Nmax} de -1.4 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} (Tuittila *et al.*, 1999). Cette dernière valeur est comparable au maximum relevé sur la station de tourbe nue du Russey remise en eau elle aussi.

3.3.2.2 Température

La température apparaît comme le premier facteur expliquant les variations de la respiration de l'écosystème comme le souligne Lafleur *et al.* (2005). La respiration de l'écosystème est mieux prédite par la température de l'air que par les températures de la tourbe que ce soit à 5 ou 10 cm, même pour ce qui concerne la tourbe nue (station A). Ce résultat contraste avec la plupart des modèles empiriques de respiration des tourbières qui utilisent le plus souvent la température de la tourbe à 5 cm comme variable d'entrée. C'est notamment le cas pour (Alm *et al.*, 1997, Komulainen *et al.*, 1999, McNeil et Waddington, 2003, Lohila *et al.*, 2004). Aurela *et al.* (2001a, 2002) et Bubier (2003) utilisent cette température au moins pour la respiration hétérotrophe. Lafleur *et al.* (2005) ont trouvé quant à eux que la température de surface est une meilleure variable prédictive de la respiration que les températures plus profondes. Pour Silvola *et al.* (1996) et Johnson *et al.* (2000), le CO_2 respiré provient principalement des niveaux de surface du sol de tourbe et ou de la végétation. La température qui influence alors cette respiration est celle de l'air ou celle de la tourbe de surface, elle-même très fortement corrélée à la température de l'air. Ceci peut expliquer que notre équation de respiration s'ajuste mieux avec la température de l'air. Un autre facteur est peut-être que la sonde de mesure de la température à 5 cm était placée manuellement avec le plus de

constance possible d'une fois sur l'autre et entre les embases. Cependant étant donné la micro hétérogénéité du milieu, notamment dans les bryophytes en fonction – en autres de l'épaisseur du coussinet –, une partie de la variation de la température peut être liée à l'emplacement de la sonde. Ceci pourrait induire un moins bon ajustement de l'équation de respiration à cette température à 5 cm. D'autre part, les stations A et B sont très proches et la tourbe peut être considérée comme identique. Les flux de la tourbe nue sont particulièrement faibles et si on les extrapole sur la station B, la majeure partie de la respiration provient de la végétation dont la partie aérienne dépend elle de la température de l'air.

Les fonctions de type exponentiel ou d'Arrhenius sont communément utilisées pour modéliser la réponse de la respiration aux variations de température (Lloyd et Taylor, 1994, Epron *et al.*, 2004). Dans notre cas, c'est une fonction puissance qui convient le mieux avec juste une légère tendance à surestimer les flux très faibles et à sous estimer les flux les plus forts. La valeur du coefficient de sensibilité à la température (*b*) pour la tourbe nue est de 30 % supérieure à celle des stations B et C. Ceci pourrait être expliqué par une influence plus rapide et plus forte de la variation de la température de l'air liée à l'ensoleillement, sur une surface noire de tourbe nue et sans l'effet protecteur et tampon de la végétation (Silvola *et al.*, 1996).

Les variations saisonnières de température de l'air affectent aussi la photosynthèse brute à lumière saturante. La largeur de la réponse à la température représentée par le paramètre (*h*) est proche entre les deux stations et dans la même gamme que les valeurs publiées pour les plantes en C_3 (June *et al.*, 2004). Les températures optimales ajustées (*g*) sont très similaires entre les stations B et C (respectivement 35.1 et 32.5 °C) et elles aussi dans la gamme rapportée pour les plantes vasculaires des milieux tempérés (Farquhar *et al.*, 1980, June *et al.*, 2004). Ces valeurs sont cependant nettement plus élevées que celles données pour *S. fallax* et *S. fuscum* (Titus et Wagner, 1984, Silvola, 1990). Dans le modèle PCARS de Frolking *et al.* (2002) pour les écosystèmes continentaux avec des températures boréales, elles ont été fixées à 20 °C.

3.3.2.3 Dessiccation et niveau de la nappe

La teneur en eau des bryophytes peut être déduite de la profondeur du niveau de la nappe et des évènements pluvieux (Frolking *et al.*, 2002). Le niveau de la nappe a parfois été choisi comme facteur d'entrée dans l'équation de la photosynthèse brute de certains modèles empiriques comme ceux d'Alm *et al.* (1997, 1999). Sur notre site, les variations du niveau de la nappe ne nous permettent pas de mieux prédire les variations saisonnières de P_B. Avec uniquement les données de flux de 2004, l'introduction de l'indice de dessiccation des bryophytes (DI) dans l'indice de végétation n'améliorait pas de façon sensible le modèle. Avec l'ensemble des données de 2004 et de 2005, cette fois, la prise en compte de DI dans l'indice de végétation a permis une meilleure simulation des flux de EE_{Nsat}, très faiblement positifs voire négatifs en particulier pour la station C. La valeur de DI était alors de 2, correspondant à des bryophytes largement desséchées. Si déjà en 2004 la sécheresse affectait clairement P_B à la fin de l'été, la période était trop courte, avec trop peu de données, pour que cela puisse être pris en compte dans le modèle. La période de sécheresse du début d'été 2005

est plus longue et a nécessité d'introduire DI dans VI. Cette intégration de DI dans VI apparaît primordial pour simuler les flux au cours d'un été plus sec, comparable à celui de 2003.
Cet effet de la dessiccation des sphaignes sur P_B est en accord avec les travaux de Titus *et al.* (1983) et Schipperges et Rydin (1998) sur plusieurs espèces de sphaignes, avec une diminution nette de la photosynthèse brute avec la baisse de la teneur en eau des tissus. Schipperges et Rydin (1998) donnent EE_N pour quatre espèces de sphaignes (*S. cuspidatum*, *S. fuscum*, *S. balticum* et *S. papillosum*) qui chutent rapidement quand leur teneur en eau descend sous 500 %. Titus *et al.* (1983, 1984) décrivent eux cette chute de EE_N en dessous de 740 % pour *S. nemoreum* et de 510 % pour *S. fallax*. Ceci correspond à nos observations de l'effet de la dessiccation des sphaignes sur P_B lorsqu'elle atteint le niveau 2 de notre indice visuel. En effet, le niveau 3 équivaut à une teneur en eau de *S. fallax* de 889 ± 78 % et le niveau 2 à 276 ± 90 %. La chute de P_B décrite, tant par Titus *et al.* (1983) que par Schipperges et Rydin (1998), correspond bien au passage entre le niveau 3 et le niveau 2 de DI.
La baisse du niveau de la nappe et l'absence d'évènements pluvieux superficiels permettant de réhydrater les sphaignes en surface affectent probablement moins les plantes vasculaires, majoritairement des *Eriophorum* sur notre site. Ces espèces ont des racines profondes qui leur permettent de transférer leur eau depuis les niveaux de tourbe plus profonds et de garder ainsi une activité photosynthétique proche de la normale en période de sécheresse comme décrit par Tuittila *et al.* (1999). La photosynthèse brute baisse moins sur la station B que sur la station C ce qui correspond à l'inverse proportion entre bryophytes et plantes vasculaires entre les deux stations, la station B étant celle avec plus de vasculaires et moins de bryophytes.
L'influence du niveau de la nappe sur la respiration de l'écosystème a déjà été décrite (Alm *et al.*, 1999). La respiration de la tourbe nue augmente avec la baisse du niveau de la nappe depuis la surface jusqu'à – 0.3 m. Tuittila *et al.* (1999) observent que la respiration maximale d'un site de tourbe nue après remise en eau est plus faible d'environ 40 % par rapport à celle du site contrôle drainé. Cette relation linéaire entre niveau de nappe et R_E pourrait changer de type de fonction en période plus sèche avec un niveau de nappe s'abaissant encore plus comme déjà décrit par Silvola *et al.* (1996) et Tuittila *et al.* (2004).
Pour les stations en cours de régénération, comparativement à la station de tourbe nue, ce n'est pas le niveau de nappe qui explique la majeure partie de la respiration. Le même type de tendance a été observé et souligné par Lafleur *et al.* (2005) pour une tourbière ombrotrophe du Canada avec un climat continental frais. Cela suppose que la principale composante de R_E est peu influencée par le niveau de la nappe, de la même manière que P_B, et que c'est la végétation qui contribue le plus à R_E pour les stations B et C. La respiration des plantes est connue pour contribuer à la respiration de l'écosystème à un taux de 35-90% dans les sols organiques (Belkovsky et Reshetnik, 1981, Silvola *et al.*, 1996, Johnson *et al.*, 2000).

3.3.2.4 Végétation

Les changements de l'indice de végétation au cours de la saison de végétation au sein de chaque embase contribuent largement aux variations de P_B. Notre indice de végétation avait pour objectif de rassembler et de décrire au mieux la végétation mixte de chacun des sites et aussi les différences entre les embases, en tenant compte à la fois de l'indice foliaire des

plantes vasculaires (IF), de la densité des bryophytes (BI) et aussi de leur état de dessiccation (DI) ayant un impact sur leur capacité à photosynthétiser. Notre approche diffère d'autres études qui utilisent un indice de végétation uniquement dérivé de IF des plantes vasculaires (Aurela *et al.*, 2001a, Laurila *et al.*, 2001), ou qui incluent la somme des températures effectives dans le modèle pour prendre en compte l'accroissement de la végétation (Alm *et al.*, 1997, Komulainen *et al.*, 1999, Tuittila *et al.*, 1999). Bubier *et al.* (2003) ont quant à eux établi des paramètres de modèle pour chaque espèce végétale clé avec des embases à végétation homogène puis ils les ont appliqués à des embases plus hétérogènes.
VI s'adapte bien à notre site, à la fois à cette micro hétérogénéité entre les embases intra site et à la variabilité inter site. En effet, les résidus sont liés à VI et une fois VI inclus dans les équations à la fois de R_E et de P_B, les résidus se répartissent aléatoirement. Les flux modélisés ont une bonne répartition par rapport aux flux mesurés (Figure 3-11).

3.3.2.5 Intensité lumineuse

L'hyperbole équilatère communément utilisée comme réponse de EE_N à la densité de flux de photons photosynthétiques avec l'équation 13 a été choisie en raison de son bon ajustement individuel aux flux de EE_N par embase et par jour de mesure, comme illustré par la Figure 3-11c. Dans ce cas, *i*, la pente initiale de l'hyperbole rectangulaire à faible éclairement prend des valeurs différentes, ces données ayant été obtenues tout au long de la saison de végétation avec des indices de végétation, niveau de nappe et température de l'air différents. L'équation ajustée sur l'ensemble des données par station, avec les paramètres fixés de R_E et P_{Bsat} donne une bonne répartition des flux simulés par rapport aux flux mesurés et des valeurs de *i* de 0.032 et de 0.058 ($\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$) ($\mu mol\ photon\ m^{-2}\ s^{-1}$) pour les stations B et C. Ces valeurs obtenues sont du même ordre de grandeur que celles données par Bubier *et al.* (1998, 2003).

3.4 Les flux de CH_4

3.4.1 Résultats

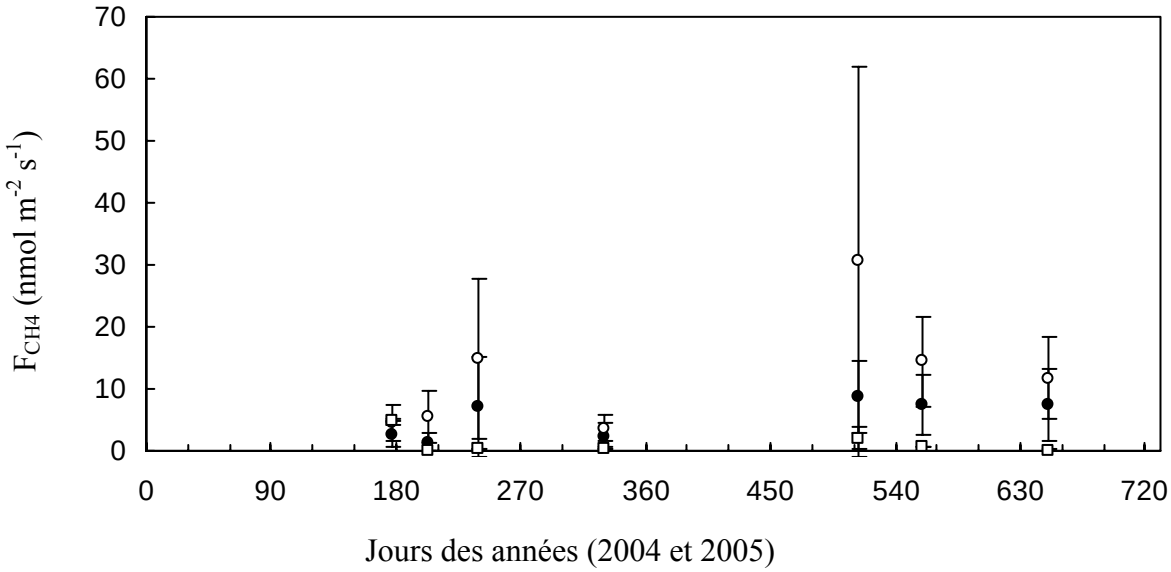


Figure 3-14 : Tendances saisonnières (années 2004 et 2005) avec les valeurs moyennes ± écart-type des flux de méthane (F_{CH4}) pour la station A (tourbe nue, carrés vides, n=3), la station B (régénération récente, ronds vides, n=4) et la station C (régénération avancée, ronds pleins, n=4).

Tout au long des deux années, les flux de CH_4 mesurés ont été supérieurs sur la station B par rapport à ceux de la station C et c'est au niveau de la station A que les flux étaient les plus faibles (voire Figure 3-14). Les flux ont été légèrement supérieurs en 2005 à ceux de l'année précédente. Les flux les plus élevés ont été relevés en mai 2005 avec une moyenne de 30.5 ± 31.4 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} pour la station B, 8.7 ± 5.8 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} pour la station C et 2.1 ± 1.7 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} pour la station A. Les flux les plus faibles correspondent au début de l'hiver 2004 avec une moyenne de 3.6 ± 2.1 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} pour la station B, 2.4 ± 2.2 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} pour la station C et 0.5 ± 0.3 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} pour la station A.

Au sein de chacune des stations, la variabilité entre les embases est élevée et ressort avec des valeurs fortes d'écarts types. Des embases se démarquent au sein des stations en fonction de leur spécificité intra station propre au niveau de la végétation. C'est le cas de l'embase 7, régénération avancée avec IF très faible et F_{CH4} particulièrement faibles. En revanche, l'embase 6 a IF le plus élevé de cette station et F_{CH4} les plus élevés.

Pour la régénération récente, c'est l'embase 1 qui se démarque avec des flux nettement plus élevés et un fort indice foliaire.

Ce sont ces tendances, associées à la littérature reliant IF et production de méthane (Bellisario *et al.*, 1999, Öquist et Svensson, 2002) qui nous ont conduits à chercher les relations entre flux de méthane et IF pour les stations B et C (Figure 3-15).

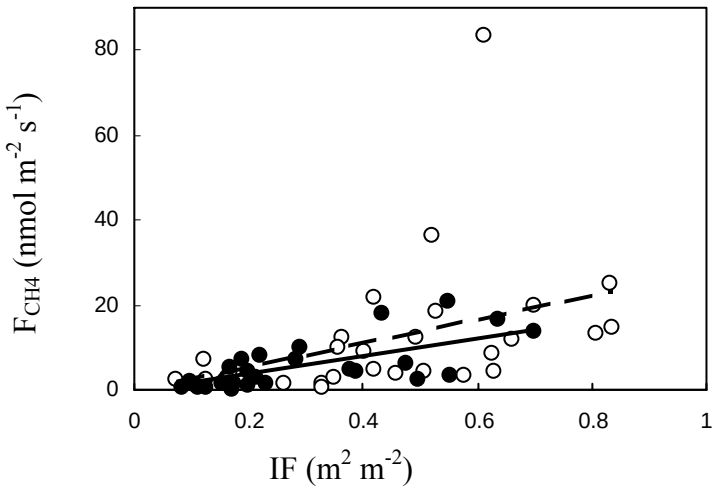


Figure 3-15 : Flux de méthane (F_{CH4}) en fonction de la surface foliaire photosynthétisante (IF) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins, trait plein) et pour la station B (régénération récente, ronds vides, traits tirés). Chaque point est une mesure individuelle.

En effet, pour les stations B et C, F_{CH4} était relié linéairement à IF :

$$F_{CH4} = k * IF \qquad [14]$$

Avec k la pente de la fonction linéaire de F_{CH4} avec IF et des valeurs de rmse de 15 et 4.2 nmol m^{-2} s^{-1} pour respectivement les stations B et C, voir Tableau 3-V.
Aucune autre relation n'a été établie entre un autre facteur – tel que la température de la tourbe ou le niveau de la nappe – et les F_{CH4} pour ces deux stations.

Pour la station tourbe nue, le seul facteur étant lié de manière significative aux flux de méthane était les variations saisonnières du niveau de la nappe (Figure 3-16).

$$F_{CH4} = j * WT \qquad [15]$$

Avec j la pente de la fonction linéaire de F_{CH4} avec WT et une valeur de rmse de 1.23 nmol m^{-2} s^{-1}, voir Tableau 3-V.

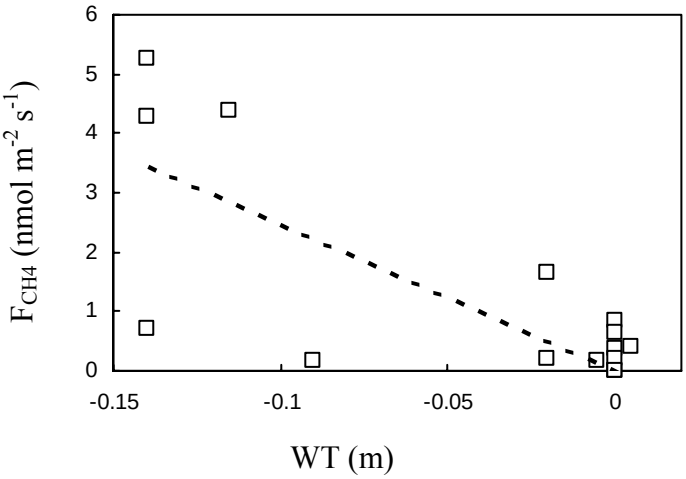


Figure 3-16 : Flux de méthane (F_{CH4}) en fonction du niveau de la nappe (WT) pour la station A (tourbe nue, carrés vides, traits pointillés). Chaque point est une mesure individuelle.

Tableau 3-V : Erreurs quadratiques moyennes (rmse) et paramètres ajustés du modèle (± erreurs types) pour les flux de méthane ajustés avec les données de F_{CH4} pour la tourbe nue (station A), la régénération récente (station B) et la régénération avancée (station C).

	Station A	Station B	Station C
Flux de méthane (F_{CH4})	Eqn. 15	Eqn. 14	Eqn. 14
rmse	1.2	15	4.2
j	-24.6 ± 4.3		
k		27.5 ± 5.7	19.9 ± 2.4

3.4.2 Discussion

Sur les deux stations avec de la végétation, les flux de CH_4 sont liés à la surface foliaire photosynthétisante des plantes vasculaires. Ceci correspond à ce qui est décrit par des études antérieures montrant que les flux de méthane sont corrélés avec le nombre de plantes vasculaires (Öquist et Svensson, 2002). Bellisario *et al.* (1999) indiquent que les plantes vasculaires jouent un rôle important dans le contrôle du transfert du méthane entre l'horizon anaérobique où il est produit et l'atmosphère avec deux manières possibles : en agissant comme des conduits à méthane, à travers l'aérenchyme et ou en rendant disponible pour les microorganismes – dont les méthanogènes – du carbone organique sous forme par exemple d'exudats racinaires, de secrétions (Chanton et Dacey, 1991, Whiting et Chanton, 1992, Mikkelä *et al.*, 1995).

Marinier *et al.* (2004) mesurent eux aussi, sur deux tourbières de l'est canadien en restauration des flux plus élevés en présence d'*Eriophorum vaginatum* avec une valeur moyenne maximale de 45 nmol m^{-2} s^{-1}, qu'au niveau de la tourbe nue (valeur moyenne maximale de 11 nmol m^{-2} s^{-1}) ; Ils mettent en évidence l'existence d'une forte relation entre

les flux de méthane et la biomasse d'*Eriophorum vaginatum* au niveau de touradons ainsi qu'une baisse de F_{CH4} en supprimant les nouvelles feuilles d'*Eriophorum vaginatum*.
Saarnio *et al.* (1997) donnent sur une tourbière oligotrophe de l'est finlandais, F_{CH4} liés à la température et au niveau de la nappe mais augmentant aussi avec l'augmentation du pourcentage de couverture en Carex.
Thomas *et al.* (1996) et Morrissey et Livingston (1992) mettent en évidence une variation journalière des flux de méthane en fonction de l'activité photosynthétique des plantes, avec le transport du méthane par les plantes régulé par la conductance stomatique. Cependant, d'autres études (Chanton et Dacey, 1991, Mikkelä *et al.*, 1995, Shannon *et al.*, 1996) qui soulignent elles aussi le lien entre végétation et F_{CH4}, montrent une indépendance entre ces flux et la conductance stomatique. Ces dernières études ont conforté notre choix d'effectuer nos mesures de méthane dans des chambres obscures, comme par exemple (Bellisario *et al.*, 1999, Öquist et Svensson, 2002, Marinier *et al.*, 2004) notamment afin d'éviter un réchauffement de l'air de la chambre qui aurait pu avoir un impact sur la production de méthane étant donné la durée non négligeable des prélèvements.
Sur une tourbière québécoise sur un site intact et un ayant été exploité 8 ans auparavant, Strack *et al.* (2004) mettent en lien l'augmentation des flux de méthane avec l'augmentation saisonnière de la photosynthèse brute de l'écosystème et ont des F_{CH4} plus élevés sur le site de contrôle que sur le site drainé. Par contre, ils ont au sein de chacun des sites des flux faiblement liés aux variations du niveau de la nappe, tout comme pour nos flux de CH_4 sur les deux stations en régénération, et comme montré aussi par Marinier *et al.* (2004).

Pour la station de tourbe nue, la baisse du niveau de la nappe entre la surface et le niveau minimum atteint de -0.14 m augmente les flux de CH_4. Ceci est en accord avec les données de (Bellisario *et al.*, 1999) mais contraste avec celles des tourbières finlandaises (Saarnio *et al.*, 1997, Nykanen *et al.*, 1998) ou avec les mesures expérimentales sur des carottes de tourbes menées aussi bien par Daulat et Clymo (1998) que par Moore et Dalva (1993). Ceci pourrait être expliqué par des confusions d'interaction entre les facteurs, comme avec l'augmentation de la température de la tourbe qui augmente aussi la production de méthane, comme démontré expérimentalement par Moore et Dalva (1993) et par McKenzie *et al.* (1998).
Dans notre site, les flux de CH_4 sont faibles et la tourbe fortement décomposée, due à une fin d'exploitation datant de 20 ans et un drainage bloqué seulement partiellement jusqu'en 2003. Buttler *et al.* (1994) ont observé que la quantité de CH_4 dissous était corrélée négativement avec le niveau de décomposition de la tourbe et Glatzel *et al.* (2004) ont mesuré des productions de CH_4 plus faibles pour de la tourbe de surface largement décomposée, provenant de tourbière exploitée ou après exploitation que pour de la tourbe de surface non décomposée de tourbière intacte.

Pour un même jour de mesure, nos mesures de flux présentent une forte variabilité entre les embases avec des écarts-types élevés, tendance souvent retrouvée pour d'autres études *in situ* comme par exemple celles de Marinier *et al.* (2004), de Strack *et al.* (2004) ou encore pour certains sites de Öquist et Svensson (2002).

Au travers de nos prélèvements de méthane, diffusion à travers la tourbe et transport par les plantes ont été mesurées mais un autre type de passage du méthane de la tourbe à l'atmosphère existe avec la sortie de CH_4 sous forme de bulles (Buttler *et al.*, 1991). Ces émissions imprévisibles et épisodiques, sont difficilement quantifiables et n'ont pu être estimées sur notre site. Dépendante de la pression, des variations du niveau de la nappe et de la quantité de gaz piégé comme décrit par Strack *et al.* (2005), cette ébullition peut représenter une part non négligeable des flux, comme l'indiquent aussi Christensen *et al.* (2003). Ces derniers ont mesuré en laboratoire, sur des carottes de tourbe, que ce type de sortie du CH_4 peut représenter entre 18 et 50 % de l'ensemble des flux de CH_4. Ils soulignent que ce processus est susceptible de varier considérablement *in situ* et en fonction des écosystèmes.

3.5 Bilan de carbone

3.5.1 Résultats

3.5.1.1 Bilan de carbone des trois stations pour les années 2004 et 2005

Les stations B et C ont été des puits de carbone pour les deux années de suivi et de reconstruction du bilan de carbone (voir Tableau 3-VI). Ce bilan de carbone était compris entre 67 et 118 g C m^{-2} en 2004 et 78 et 166 g C m^{-2} en 2005 pour les embases de la station B et entre 93 et 175 g C m^{-2} en 2004 et 122 et 183 g C m^{-2} en 2005 pour les embases de la station C. Les valeurs moyennes des compartiments de la photosynthèse brute (P_B) et de la respiration de l'écosystème (R_E) ont été globalement plus élevées pour la station C que pour la station B, avec cependant des valeurs plus élevées pour certaines embases de la station B par rapport à celles de la station C, comme illustré par la Figure 3-18. La station de tourbe nue (station A) est quant à elle une source de carbone comprise entre -22 et -32 g C m^{-2} en 2004 et 2005.

Les valeurs simulées à un pas de temps journalier des flux de CO_2 (g C m^{-2} j^{-1}), voir la Figure 3-17, montrent à la fois une évolution saisonnière des flux, comme déjà décrite avec les flux instantanés mesurés *in situ*, avec des flux maximaux atteints durant l'été et une augmentation à la fois de P_B et de R_E, avec des valeurs de EE_N plus largement positives, avec en 2004, jour 204, un maximum de 1.84 g C m^{-2} j^{-1} pour la station C et de 1.27 g C m^{-2} j^{-1} pour la station B. On peut aussi observer de fortes fluctuations journalières que l'on peut mettre en lien direct avec les variations de la moyenne journalière de température de l'air (données non représentées) et ceci tout au long de l'année (hors des flux hivernaux en présence de neige). L'amplitude de ces variations tant saisonnières que journalières pour, à la fois, P_B, R_E et EE_N est plus marquée au cours de 2005 que de 2004 et cette différence se retrouve au niveau des bilans annuels. Les valeurs de EE_N journaliers (hors flux hivernaux) sont dans leur très large majorité positives. Les valeurs négatives sont relevées notamment en tout début de printemps et en début d'hiver, avec un indice de végétation plus faible mais aussi en pleine saison de végétation. Elles correspondent alors à des jours à très forte couverture nuageuse (faible RG)

induisant une forte baisse de P_B et sur le bilan de carbone de la journée, R_E est supérieure à P_B (par exemple, jour 270, 580, 600, 645).
En 2005, l'ensemble des flux inclus dans le budget de carbone ont été supérieurs à ceux de 2004, avec une fonction puits nettement plus élevée de 41 % pour la station B et de 17 % pour la station C. La station A a été de 11 % plus une source de carbone, qu'en 2004. L'efficience d'utilisation du carbone (CUE) (rapport de EE_N/P_B) est de 34.7 et 34.8 % pour les stations B et C en 2004 et de 37.8 et 34.1 % pour les stations B et C en 2005, avec donc une CUE globalement identique pour les deux stations. Ainsi, si les flux journaliers de R_E et P_B (Figure 3-17) ont dans l'ensemble des valeurs supérieures pour la station C comparativement à la station B, ces flux plus élevés se compensent, illustrés par une efficience de l'utilisation du carbone très similaire.
Les flux de méthane représentent une très faible contribution au budget de carbone total avec 1.3 , 0.5 , 1.8 % des sorties totales de carbone pour dans l'ordre, les stations B, C et A en 2004, et 1.5 , 0.5 , 1.6 % en 2005.
En ce qui concerne les flux hivernaux, de fin décembre à fin mars, ils représentent une très faible proportion de la respiration de l'écosystème et étaient compris entre 2.4 et 7.6 g C m^{-2} en 2004 et 6.4 et 10.5 g C m^{-2} en 2005 pour les embases de la station B et entre 7.4 et 10.4 g C m^{-2} en 2004 et 9.5 et 11.9 g C m^{-2} en 2005 pour les embases de la station C et 0.4 en 2004 et entre 0.3 et 0.9 en 2005 pour la station A. Ainsi, ces flux représentent en 2005, 4 % pour les stations B et C et 2.4 % pour la station A de la composante annuelle de la respiration de l'écosystème.

3.5.1.2 Analyse de sensibilité des paramètres du modèle

La sensibilité du bilan de carbone a été analysée en réponse à une variation de ± 10 % de chacun des paramètres ajustés du modèle. Des tendances identiques ont été observées pour les deux années et pour chacune des embases. Ainsi, seules les données de 2005 pour une embase typique de chacune des stations sont détaillées ici et dans le Tableau 3-VII. Le bilan de carbone est insensible à la variation de 10 % des paramètres ajustés pour les flux de méthane (*j* et *k*). Les variations des paramètres de respiration ont un impact faible sur le bilan de carbone. C'est le coefficient de sensibilité à la température (*b*) qui a l'impact le plus limité, entre 1 et 3 % selon les stations. R_E est un peu plus sensible aux paramètres associés à l'influence des fluctuations de la nappe (a et d), entre 3 et 7 % selon les stations et est assez sensible au paramètre associé à l'indice de végétation (e, entre 13 et 14 %). Dans leur ensemble, la variation de 10 % de ces paramètres de respiration n'affecte pas de plus de 14 % le bilan de carbone. Ce sont les variations des paramètres liés à la température pour la photosynthèse brute à lumière saturante qui ont l'impact le plus fort sur le bilan de carbone, avec les variations de *g*, température optimale qui ont un effet maximal sur le bilan entre -50 % et 48 % pour la station B, -75 % et 78 % pour la station C. Les variations du rendement quantique apparent de l'écosystème (*i*) ont un effet assez minime sur le bilan de carbone, du même ordre de grandeur que celui de *b*, le coefficient de sensibilité de la respiration à la

température. Même dans le cas des fluctuations les plus fortes des valeurs du bilan de carbone, la tendance de puits de carbone des stations B et C ne s'inverse pas.

Tableau 3-VI : Compartiments du budget de carbone annuel et du bilan de carbone estimé (g C m^{-2} an^{-1}) pour l'année 2004 (a) et pour l'année 2005 (b) avec la gamme des valeurs par compartiment des embases de la station C (régénération avancée, 4 embases), de la station B (régénération récente, 4 embases), et de la station A (tourbe nue, 3 embases).

(a) Compartiments – année 2004	A	B	C
P_B		197 ~ 306	284 ~ 474
R_E	- 22	-121 ~ -207	-186 ~ -297
EE_N	- 22	68 ~ 120	94 ~ 176
F_{CH4}	- 0.4	-1.5 ~ -2.8	-0.7 ~ -2.3
Bilan	-22	67 ~ 118	93 ~ 175
(b) Compartiments – année 2005	A	B	C
P_B	-	279 ~ 379	359 ~ 525
R_E	-19 ~ -31	-199 ~ -214	-233 ~ -340
EE_N	-19 ~ -31	80 ~ 169	122 ~ 185
F_{CH4}	-0.2 ~ -0.6	-1.8 ~ -3.9	-0.5 ~ -2.7
Bilan	-19 ~ -32	78 ~ 166	122 ~ 183

Tableau 3-VII : Sensibilité du bilan de carbone en réponse à une baisse ou une augmentation de 10 % de la valeur des paramètres ajustés du modèle pour une embase typique de chacune des stations en 2005. Les valeurs du bilan de carbone sont respectivement -19, 111 et 122 g C m^{-2} an^{-1} pour ces embases, la 2 de la station B (régénération récente), la 7 de la station C (régénération avancée) et la 9 de la station A (tourbe nue).

	Station A		Station B		Station C	
	- 10%	+ 10%	- 10%	+ 10%	- 10%	+ 10%
R_E	Eqn. 8		Eqn. 9		Eqn. 9	
b	+2%	-3%	-2%	1%	-3%	2%
a	+3%	-3%				
c	+8%	-7%				
d			7%	-7%	5%	-5%
e			13%	-13%	14%	-14%
P_{Bsat}			Eqn. 12		Eqn. 12	
f			-24%	23%	-26%	26%
g			48%	-50%	78%	-75%
h			-30%	24%	-42%	37%
P_B			Eqn. 13		Eqn. 13	
i			-7%	6%	-4%	3%
F_{CH4}	Eqn. 15		Eqn. 14		Eqn. 14	
j	0%	0%				
k			0%	0%	0%	0%

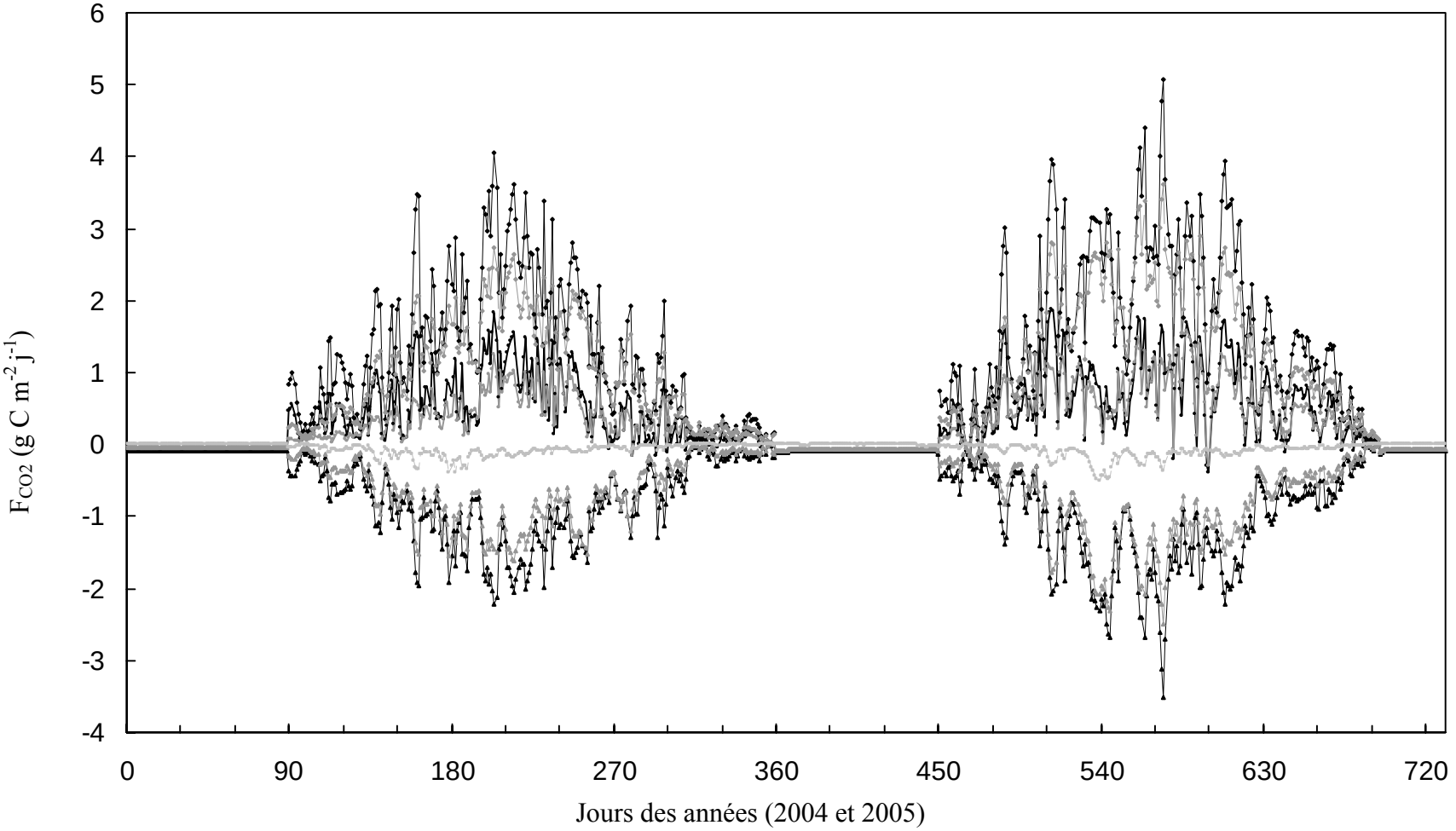


Figure 3-17 : Simulation moyenne pour 2004 et 2005 des échanges nets de l'écosystème journalier de CO_2 (EE_N g C m^{-2} j^{-1}) pour la station C (régénération avancée, ronds noirs, trait plein épais noir, n=4), pour la station B (régénération récente, ronds gris, trait plein épais gris, n=4) et la station A (tourbe nue, carrés gris, trait gris pointillé, n=1 en 2004 et n=2 en 2005), de la respiration de l'écosystème (R_E) pour la station C (régénération avancée, triangles noirs, trait plein fin noir, n=4), pour la station B (régénération récente, triangles gris, trait tirés fin gris, n=4) et de la photosynthèse brute de l'écosystème (P_B) pour la station C (régénération avancée, losanges noirs, trait plein fin noir, n=4), pour la station B (régénération récente, losanges gris, trait tiré fin gris, n=4)

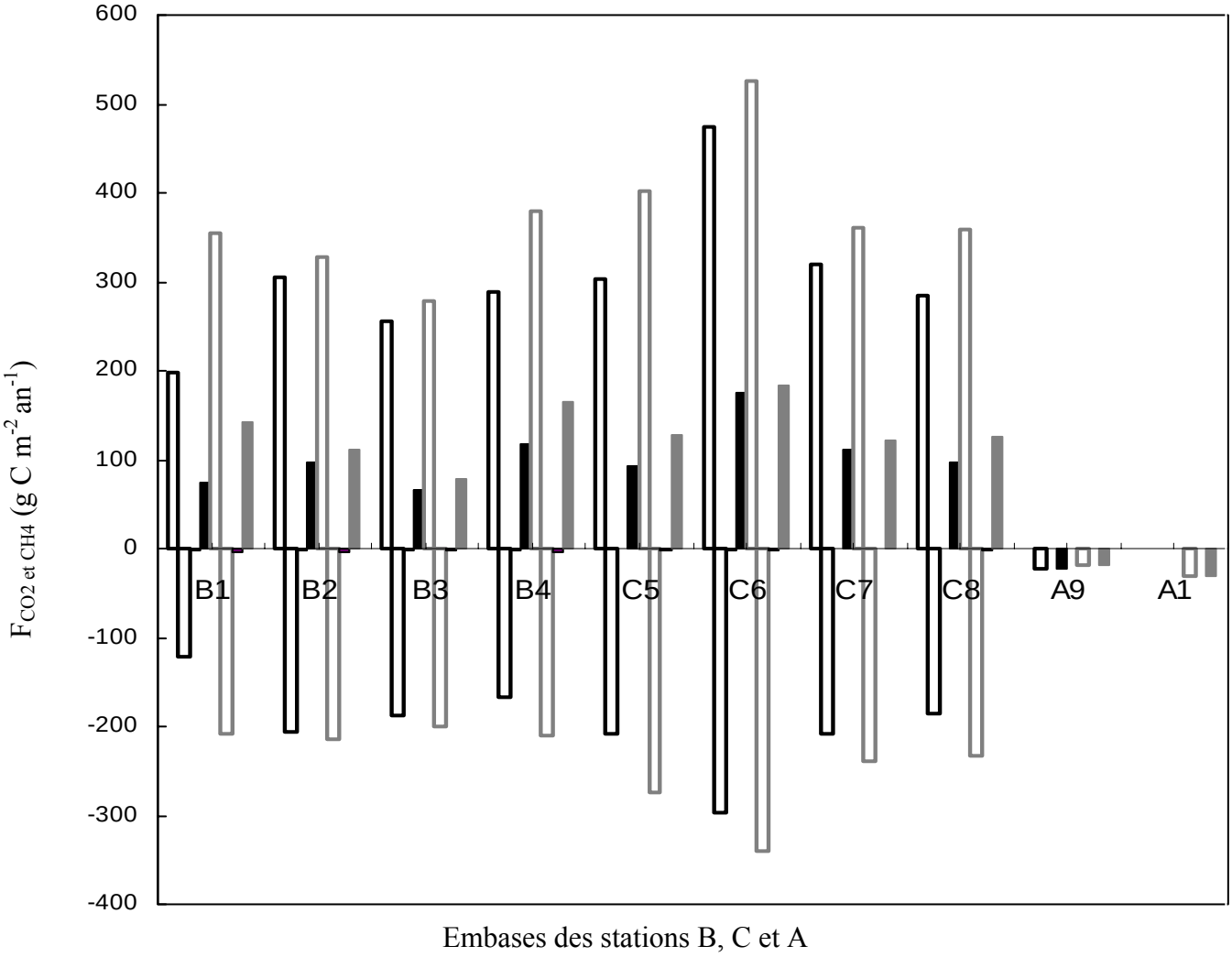


Figure 3-18 : Simulation annuelle du bilan de carbone et de ses composantes en (g C m^{-2} an^{-1}) pour 2004 en noir et pour 2005 en gris, avec la photosynthèse brute (barres vides, valeurs positives), la respiration de l'écosystème (barres vides, valeurs négatives), les flux de méthane (barres à droite de R_E, valeurs négatives), le bilan de carbone (barres pleines) avec les embases B1, B2, B3, B4 pour la station B (régénération récente), les embases C1, C2, C3, C4 pour la station C (régénération avancée) et les embases A9 et A1 pour la station A (tourbe nue).

3.5.2 Discussion

Les deux stations en cours de régénération fonctionnent comme des puits de carbone sur les deux années de suivi, avec un puits plus important pour la deuxième année entre 67 et 118 g C m^{-2} en 2004 et 78 et 166 g C m^{-2} en 2005 pour les embases de la station B et entre 93 et 175 g C m^{-2} en 2004 et 122 et 183 g C m^{-2} en 2005 pour les embases de la station C. Si les flux instantanés maximaux mesurés étaient du même ordre de grandeur sur notre site que sur d'autres sites, les bilans de carbone effectués sur différents sites présentent des variations plus importantes liées à l'impact notamment des durées de saison de végétation et des types de climat sur un bilan annuel. Ainsi, Aurela *et al.* (2002) ont estimé des flux journaliers de P_B, R_E et EE_N au cours du mois de juillet, en plein été, aux valeurs proches de celles simulées sur

nos stations en juillet et août. Cependant, ces flux élevés s'étendent sur une période beaucoup plus courte et les flux hivernaux sous la neige de mi octobre à fin avril sont nettement plus longs, donnant au final une valeur de EE_N annuels plus faible que sur notre site de 18.6 ± 3.9 g C m^{-2} an^{-1}. Dans une étude postérieure sur la même tourbière, (Aurela *et al.*, 2004) mentionnent EE_N annuels moyens de 22 g C m^{-2} an^{-1}. En comparaison avec le bilan de carbone d'un même type de végétation, station à *Eriophorum* d'une tourbière ombrotrophe de l'Est finlandais de 73 g C m^{-2} an^{-1} (Alm *et al.*, 1997), la séquestration de carbone est nettement plus importante sur notre site bien qu'il ne soit pas intact. Cela est certainement du à sa situation géographique plus au Sud et sa saison de végétation plus longue. Lafleur *et al.* (2001) donne une séquestration annuelle de 68 ± 17 g C m^{-2} an^{1} pour la tourbière ombrotrophe canadienne " Mer Bleue " dont la saison de végétation est cependant plus longue que celle du site finlandais mais dont le climat est plus contrasté que celui des montagnes jurassiennes. Dans notre site, l'efficience d'utilisation du carbone (EE_N/P_B) atteint environ 35 % pour les deux stations et les deux années, efficience similaire à celle de la station à *Eriophorum* de la tourbière ombrotrophe de l'Est finlandais (Alm *et al.*, 1997). Sur la tourbière canadienne ombrotrophe " Mer Bleue " avec la valeur de EE_N annuels de 68 ± 17 g C m^{-2} an^{-1}, les flux sont plus élevés à la fois pour R_E et P_B, respectivement de 460 ± 116 et 528 ± 117 g C m^{-2} an^{1}. L'efficience d'utilisation du carbone est moins performante avec une valeur de 13 % et des valeurs de EE_N journalières plus basses même en plein été et s'inversant plus fréquemment en sources de carbone, allant jusqu'à -1.3 g C m^{-2} j^{1} en pleine saison de végétation (Lafleur *et al.*, 2001).

La chute de la photosynthèse brute qui a été observée pendant les deux courtes périodes de sécheresse des deux années de suivi laisse supposer qu'au cours d'années particulièrement sèches, comme l'a été celle de 2003 dans l'Europe de l'Ouest, la séquestration du carbone pourrait rapidement tendre vers zéro voire le phénomène s'inverser en une source de carbone. Alm *et al.* (1999) ont reconstruit le bilan de carbone annuel d'une tourbière de l'est finlandais avec un été exceptionnellement sec et ce site a été une source de carbone pour l'année considérée de -90 g C m^{-2} an^{-1}. Cette tourbière était au demeurant comparable à celle de leur étude (Alm *et al.*, 1997) fonctionnant comme un puits de carbone de 67 g C m^{-2} an^{-1}. Lafleur *et al.* (2003) ont effectué un suivi sur 4 années sur un site, la tourbière canadienne ombrotrophe de la mer bleue et pour les trois premières années, elle fonctionne en puits de carbone (~70.9 g C m^{-2} an^{-1}). La quatrième année, avec un été plus sec, le bilan de 9.27 g C m^{-2} an^{-1} est considéré comme non significativement différent de zéro. De manière artificielle, le début de sécheresse du début d'été 2005 (15 jours environ) a été prolongé à 90 jours en conservant les températures de l'air élevées, l'état de dessiccation des sphaignes et le niveau bas de nappe sur cette durée. Les flux ont ensuite été simulés sur trois embases différentes. On obtient pour l'embase 7 de la station avancée, contenant principalement des bryophytes, une légère augmentation de R_E (12 %) et avec la baisse de la photosynthèse brute, EE_N chute de 76 % atteignant 29.5 g C m^{-2} an^{-1}. Pour l'embase 6 de la régénération avancée, avec une répartition plus homogène entre bryophytes et plantes vasculaires, R_E augmente de 21 % tandis que EE_N chute de 30 % seulement. Sur l'embase 2 de la régénération récente avec une

végétation mixte, R_E subit une hausse très forte de 45 % avec une P_B stable, EE_N chute de 78 % atteignant 25.4 g C m^{-2} an^{-1}. Bien que très artificielle, cette simulation souligne le poids de la dessiccation des sphaignes sur le bilan de carbone au cours d'un été sec alors que quand la végétation est plus composite l'impact de la sécheresse est nettement affaibli sur la régénération avancée. Cet impact reste fort sur la régénération récente malgré la végétation mixte en raison cette fois de la forte hausse de la respiration de la tourbe liée à la baisse du niveau de la nappe. L'augmentation de la respiration est moins marquée avec la présence de tourbe blonde sous la végétation de surface à forte densité sur la régénération avancée.

La station de tourbe nue avec une perte de carbone annuelle de -22.8 et -25.2 g C m^{-2} en 2004 et 2005 représente une plus faible source de carbone que celles données par Waddington *et al.* (2002) pour une tourbière après exploitation du centre du Québec, pendant une saison humide avec une perte de carbone de -88 et -112 g C m^{-2}. Ceci pourrait être du à un niveau de nappe plus bas sur leur site, même pour une année humide. Le niveau de nappe toujours très proche de la surface sur notre site (station A) réduit probablement la minéralisation du carbone. Des flux du même ordre de grandeur (0.5 µmol m^{-2} s^{-1}) pour la respiration de la tourbe avec un niveau de nappe compris entre 0 et -0.1 m ont été mesurés sur un site finlandais, alors que ces flux augmentent très rapidement avec la baisse de la nappe (Tuittila *et al.*, 2004). La prolongation artificielle de la sécheresse de 2005 dans les mêmes conditions que pour les deux autres stations donne EE_N annuels augmentés de 200 % avec les fortes températures et le niveau de nappe plus bas sur 90 jours.

Les flux hivernaux sous la neige de décembre à fin mars, dont la simulation reste incertaine, représentent seulement 4 % de la part annuelle de la respiration de l'écosystème. En comparaison avec les tourbières plus nordiques, avec des hivers plus longs et des moyennes de températures annuelles plus faibles, ce pourcentage est plus faible. En effet, la respiration hivernale représente 28 % de la R_E annuelle pour la station à *Eriophorum* d'une tourbière ombrotrophe de l'Est finlandais (Alm *et al.*, 1997) et 13 % pour une tourbière minérotrophe du nord de la Finlande (Aurela *et al.*, 2002). Aurela *et al.* (2004) indiquent pour un suivi sur plusieurs années du même site avec des mesures d'eddy covariance, que la principale cause de variation interannuelle du bilan de CO_2 est la longueur de la saison de végétation ou, autrement dit, la durée de couverture neigeuse, avec un effet mineur des variations interannuelles des facteurs abiotiques au cours de la saison de végétation.

Aucune mesure des pertes de carbone par lessivage (par exemple sous forme de carbone organique dissous (DOC)) et par émission de carbone organique volatile (COV) n'était disponible sur notre site et ces pertes n'ont pas été inclues dans le bilan de carbone. Pour différentes tourbières finlandaises, l'ordre de grandeur des valeurs de DOC mesurés est compris entre 2.6 et 8.8 g C m^{-2} an^{-1} (Kortelainen *et al.*, 1997) (Alm *et al.*, 1997, Aurela *et al.*, 2002). Pour la tourbière canadienne de Mer Bleue, un modèle empirique simple relie linéairement les DOC au ruissellement et ces sorties de carbone représentent annuellement 8.3 ± 3.7 g C m^{-2} an^{-1} pour ce site (Fraser *et al.*, 2001, Frolking *et al.*, 2002). Pour les COV,

Haapanala *et al.* (2006) ont mesuré des émissions d'isoprène d'un ordre de grandeur inférieur à celles de méthane. En supposant des pertes de carbone sur notre site du même ordre de grandeur, elles ne changeraient pas les tendances observées du bilan de carbone.

La quantité de carbone perdue sous forme de CH_4 est très faible comparée à celle perdue au cours de la respiration sous forme de CO_2. Les flux de CH_4 mesurés sur notre site, avec une marge d'incertitude en raison de leur forte variabilité et du nombre limité de données sont dix fois plus faibles que ceux rapportés par Alm *et al.* (1999) pour cette même station à *Eriophorum* ou que ceux d'une tourbière canadienne par Bellisario *et al.* (1999) et d'un marais nordique en Suède par Bellisario *et al.* (1999) et Öquist et Svensson (2002). Mais ces flux sont comparables à ceux inclus dans la modélisation annuelle des flux de carbone prédits par le modèle PCARS (Frolking *et al.*, 2002). Aurela *et al.* (2002) mentionnent eux des flux de méthane, traduit en équivalent de CO_2 en capacité de gaz à effet de serre de 127 g eq CO_2 m^{-2} an^{-1} qui sont supérieurs à ceux de leur bilan de CO_2 de 68 g CO_2 m^{-2} a^{-1} et qui inverse même la tendance de puits à source de leur bilan de carbone. Les flux de méthane sont plus élevés que ceux de notre site avec d'autre part EE_N plus faibles.
Avec cette conversion des flux de méthane en équivalent de carbone de CO_2 (à une échelle de temps de résidence déterminée à 100 ans)[1], les flux très faibles de notre site deviennent moins négligeables. En 2005, ils représentent alors pour la tourbe nue entre 1 et 4 g C-eq CO_2 m^{-2} an^{-1} soit entre 5 et 11.4 % des pertes totales annuelles de carbone. Pour la régénération récente, ils sont compris entre 11 et 25 g C-eq CO_2 m^{-2} an^{-1} soit entre 5.2 et 10.5 % des pertes totales annuelles de carbone et pour la régénération avancée entre 3 et 17 g C-eq CO_2 m^{-2} an^{-1} , ce qui équivaut à 1.3 à 4.8 % des pertes totales annuelles de carbone. Les tendances de puits de carbone pour les deux stations avec de la végétation sont cependant conservées avec un impact plus fort du méthane sur la station de régénération récente que sur l'avancée. Toutefois, ces évaluations des flux de méthane ne tiennent pas compte des sorties par ébullition de ce gaz, ce qui sous estime ces efflux dans le bilan. En doublant ces flux comme le maximum mesuré par (Christensen *et al.*, 2003), les tendances globales du bilan n'en seraient là encore que peu affectées et ne remettraient pas en cause la capacité de puits de carbone de ces stations.

3.6 Conclusion

Sur l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques suivis au cours des mesures de flux, ce sont la température de l'air et le niveau de la nappe qui affectent principalement la respiration au niveau de la tourbe nue. Pour les stations avec végétation, la température de l'air et l'indice de végétation – prenant en compte à la fois l'indice foliaire des plantes vasculaires, la densité et l'état d'hydratation des bryophytes –, sont les principaux déterminants à la fois de la

[1] Le Pouvoir de réchauffement global (PRG) relativement au CO_2 est de 23 pour le méthane. De plus, un kg de CO_2 équivaut à 0.2727 kg de carbone (C- CO_2). Un kg de CH_4 vaut donc en équivalent carbone de CO_2 23*0.2727 (Jancovici, 2006).

respiration de l'écosystème et de la photosynthèse brute à lumière saturante. Le retour de la végétation se traduit en terme de bilan de carbone de manière positive avec une situation de puits de carbone, plus marquée pour la régénération avancée mais déjà bien installée sur la régénération récente. Les flux de CH_4 représentent dans ce bilan une faible proportion de perte de carbone, phénomène à nuancer malgré tout avec son pouvoir de gaz à effet de serre plus marqué que celui du CO_2. La station de tourbe nue est une source de carbone qui est assez faible du fait d'un niveau de nappe très proche de la surface. Ces mesures au sein de l'écosystème ne permettent cependant pas d'isoler des phénomènes de flux de carbone espèce par espèce ou facteur biotique ou abiotique séparément et les chapitres suivants tenteront d'apporter un éclairage différent à ces flux et d'en préciser la modélisation qui a été jusque là effectuée de manière empirique.

4 Compartimentation des flux de CO_2 avec l'analyse de la discrimination isotopique $^{13}C/^{12}C$

4.1 Introduction

Les principaux éléments qui constituent les molécules naturelles (carbone, azote, hydrogène, oxygène, soufre) sont généralement présents sous forme de plusieurs isotopes stables. La différence entre ces formes isotopiques provient du fait que, pour un même nombre d'électrons, on a un nombre variable de neutrons contenus dans leur noyau, avec, pour un atome qualifié de lourd un nombre supérieur de neutrons, induisant une masse atomique supérieure. L'écart de masse entre les isotopes d'un élément chimique peut être suffisant pour modifier les propriétés physiques et chimiques des molécules fabriquées à partir des différents isotopes. C'est pour cette raison que l'abondance naturelle des isotopes n'est pas uniforme et ceci à différentes échelles, de la biosphère aux organismes vivants, aux individus et aux molécules les constituant. Les mécanismes chimiques et biochimiques prépondérants en raison de cet écart de masse conduisent donc à une discrimination isotopique appelée fractionnement isotopique.

Ce fractionnement isotopique est lié à deux types d'effets isotopiques :

- Les effets isotopiques cinétiques sont dus à une différence de vitesse au cours des réactions chimiques ou de phénomènes de transport. L'isotope lourd a généralement tendance à réagir plus lentement que l'isotope léger ce qui conduit à un produit à faible pourcentage en isotope lourd par rapport à l'isotope léger.
- Les effets isotopiques thermodynamiques sont en relation avec les constantes d'équilibre entre substrat et produit. C'est la molécule la plus complexe des deux qui est enrichi en isotope lourd.

Ainsi, les rapports isotopiques pour un atome donné sont déterminés par ces effets isotopiques et peuvent donc par exemple traduire l'existence de différentes voies métaboliques conduisant à un métabolite final qui en fonction de la voie utilisée n'aura pas le même rapport isotopique.

Pour l'élément carbone, les deux isotopes stables sont le ^{12}C et le ^{13}C. Ce dernier est discriminé négativement par rapport au ^{12}C par les plantes au cours de l'assimilation du CO_2 par la photosynthèse et induit donc un appauvrissement des plantes en ^{13}C par rapport au CO_2 atmosphérique.

Le rapport isotopique (R) est égal au quotient du nombre d'isotopes lourds sur le nombre d'isotopes légers d'un élément donné.

$$R = \left(\frac{^{13}C}{^{12}C} \right) \qquad [1]$$

Ce rapport R varie d'un composé à l'autre. Les variations de R sont souvent très faibles et de ce fait difficiles à manier. Un autre paramètre, relatif lui aussi est plus couramment utilisé. Il s'agit de la déviation isotopique δ, elle permet d'apprécier de faibles différences de teneur isotopique et de calibrer les mesures par rapport à un standard international.

$$\delta^{13}C = 1000 * \left(\frac{R_{éch} - R_{rèf}}{R_{rèf}} \right) \qquad [2]$$

Avec δ exprimé en ‰, $R_{éch}$ et $R_{rèf}$ qui sont respectivement les rapports isotopiques du carbone de l'échantillon à mesurer et de l'échantillon de référence. $R_{rèf}$ correspond au rapport isotopique du standard international provenant d'un test calcaire d'un fossile, la bélemnite issue d'une formation rocheuse Pee Dee en Caroline du Sud, il est appelé PDB. Ce standard est épuisé mais il a permis la calibration d'autres standards et sert ainsi toujours de référence, avec un $R_{rèf} = 0.0112372$.

Exprimé avec la déviation isotopique, moins il y a de ^{13}C par rapport au ^{12}C dans un échantillon mesuré, plus le δ est négatif.

Les métabolites des végétaux étant nettement appauvris en ^{13}C par rapport au CO_2 atmosphérique absorbé au cours de la photosynthèse (Farquhar, 1989), le CO_2 dégagé par ces végétaux au cours de la respiration est plus pauvre en ^{13}C (soit un $\delta^{13}C$ inférieur) que le CO_2 atmosphérique qui a un $\delta^{13}C$ de -8 ‰ (à l'écart de toute activité industrielle pouvant elle-même modifier ce $\delta^{13}C$) (Mariotti, 1991).

La teneur en ^{13}C de l'atmosphère s'est appauvrie au cours des 150 dernières années du fait de la large utilisation des combustibles fossiles dont le $\delta^{13}C$ est égal à -27.28 ‰ (Marino et Mc Elroy, 1991).

Nos objectifs étaient :

- En premier lieu d'établir si les signatures isotopiques de la respiration de la tourbe ancienne – formée alors que la teneur atmosphérique de ^{13}C était plus élevée qu'actuellement – et les signatures isotopiques de la respiration de la végétation et de la litière actuelle sont suffisamment différentes pour permettre d'estimer leur contribution relative à partir du bilan de masse.
- De déterminer ensuite – si cette estimation est possible –, par le biais de cette signature, la part de la respiration provenant de la tourbe ancienne et celle provenant de la respiration de la végétation permettant ainsi de compartimenter ces deux respirations. Elles apparaissent dans le modèle empirique des flux de CO_2 mais ne peuvent pas être quantifiées séparément au travers de celle-ci. Leur séparation permettraient d'isoler des processus différents, car elles mobilisent des pools de carbone différents dont le temps de résidence n'est pas le même et elles ne subissent pas de la même manière les variations des facteurs environnementaux.
- Etudier les variations entre les différents stades de la régénération et les effets des espèces végétales clés de régénération.
- Déterminer les variations saisonnières de ces sources de respiration et leur répartition.

4.2 Matériel et méthodes

4.2.1 Méthode

La respiration de l'écosystème est constituée de plusieurs composantes comme déjà présenté lors de la description du modèle empirique des flux dans le chapitre précédent. Isolée au niveau de la tourbe nue, la respiration des microorganismes dépend principalement de la température et du niveau de la nappe. Pour les deux autres régénérations, l'introduction dans le modèle des flux de l'indice de végétation témoigne de l'importance de la respiration de la végétation. Au niveau des deux stations en régénération, le modèle empirique tient compte de la respiration provenant de la décomposition de la tourbe et de celle provenant de la végétation au travers des différents facteurs l'influençant mais cette équation reste empirique et ne permet pas de quantifier séparément ces deux composantes de la respiration de l'écosystème. En utilisant la composition isotopique du CO_2 respiré, on souhaite distinguer d'une part la respiration provenant des végétaux ou de la décomposition de matériel végétal récent et d'autre part, la respiration provenant de la décomposition de la tourbe ancienne.
On peut traduire ceci sous la forme d'un modèle linéaire simple basé sur les équations de conservations de masse (Balesdent, 1991, Rochette *et al.*, 1999, Hanson *et al.*, 2000):

$$R_E = R_n + R_o \qquad [3]$$

$$R_E * \delta_E = Rn * \delta n + Ro * \delta o \qquad [4]$$

Soit : $$\frac{Rn}{R_E} = \frac{(\delta_E - \delta o)}{(\delta n - \delta o)} \qquad [5]$$

Avec, R_E la respiration de l'écosystème, R_n la respiration de la végétation et du matériel végétal récent et R_o la respiration de la tourbe (ou matériel ancien), δ_E la composition isotopique du $\delta^{13}C$ mesurée au niveau de la respiration de l'écosystème, δ_n la composition isotopique du $\delta^{13}C$ mesurée au niveau de la respiration de la végétation et du matériel végétal récent, δ_o la composition isotopique du $\delta^{13}C$ mesurée au niveau de la respiration de la tourbe (ou matériel ancien).
Si δ_n est suffisamment différent de δ_o, l'expression de l'équation 4 sous la forme de l'équation 5 permet d'obtenir la contribution relative de la respiration du matériel végétal vivant ou récent à la respiration totale de l'écosystème, uniquement à partir de la composition isotopique du CO_2 respiré et de la composition isotopique des sources.

δ_E peut être mesuré à partir du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré au niveau de l'écosystème, *in situ*.
δ_n peut être mesuré avec le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré par incubation du matériel végétal vivant et des différentes litières présentes *in situ* ou bien estimé à partir du $\delta^{13}C$ de la matière sèche.
δ_o peut être mesuré à partir du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré au niveau de la tourbe nue ancienne (*in situ*) ou par incubation de ce matériel ancien.

Un protocole de mesures, présenté dans le paragraphe suivant, a donc été mis en place pour déterminer ces $\delta_{E,}$ δ_n et δ_o.

4.2.2 Analyse du CO_2 respiré *in situ*

Le $\delta_{E,}$ $\delta^{13}C$ de la respiration de l'écosystème a été mesuré sur les embases de mesures sur lesquelles ont été effectuées l'ensemble des suivis de flux de carbone , tout comme la mesure *in situ* du δ_o a été effectuée sur les embases de tourbe nue.
Le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré *in situ* a été mesuré avec une méthode dérivée de celle de Keeling (1958) par Yakir et Sternberg (2000). Cette méthode consiste à mesurer les différents $\delta^{13}C$ au cours de l'accumulation du CO_2 dans une chambre de respiration fermée. A la pose de cette chambre, elle contient du CO_2 atmosphérique et après une accumulation du CO_2 produit par respiration, la chambre contient en plus du CO_2 atmosphérique, du CO_2 respiré. Ceci se traduit avec l'équation suivante :

$$\delta^{13}C * [CO_2] = a * [CO_2] + b \qquad [5]$$

Avec *a*, la pente de l'équation, donnant la valeur de $\delta^{13}C$ correspondant à l'augmentation en concentration de CO_2 soit le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré. Voir l'illustration de cette méthode avec la Figure 4-1.

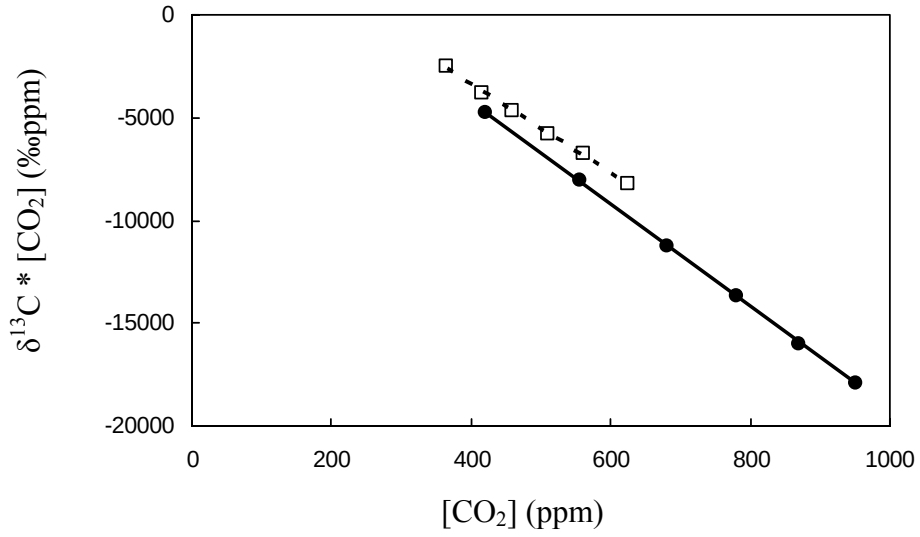


Figure 4-1 : Représentation graphique de la détermination du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré, à partir d'une augmentation de la concentratin en CO_2 dans la chambre de mesure, prélèvements de juillet 2005 (j 544), pour la station C (régénération avancée, embase 5, *a*= -24.83, R^2=0.99, ronds pleins, trait plein), pour la station A (tourbe nue, embase 11, *a*= -21.89, R^2=0.99, carrés vides, trait pointillés).

In situ, le δ_E, $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré au niveau de l'écosystème a été mesuré avec une chambre hermétique obscure, déjà décrite dans le chapitre précédent, car utilisée pour les mesures de méthane. Deux ouvertures sur le haut de la chambre permettaient une entrée et une sortie de

tubes de 3.5 mm de diamètre intérieur reliant en circuit fermé la chambre à un système de prélèvement spécialement conçu et à un IRGA (Licor Li-6250, Lincoln, Nebraska, USA).
L'air circule depuis la chambre à l'IRGA en passant par le système de prélèvement à l'aide de la pompe équipant le Licor 6250. L'augmentation de la concentration en CO_2 de la chambre est suivie en continu. Un échantillon d'air a été prélevé régulièrement au cours de l'accumulation du CO_2 respiré dans la chambre, à l'aide du système de prélèvement, dans un tube en verre de 10 ml (exatainer). Ce tube était refermé puis remplacé sans qu'il y ait ouverture du circuit (voir schéma de la Figure 4-2 et photos en annexe 4-1). Entre deux prélèvements, un minimum d'augmentation de 50 ppm de la concentration en CO_2 était attendu et des tests préalables avaient de plus déterminé qu'un temps d'homogénéisation de l'air à l'intérieur du système de prélèvement de 1 min était nécessaire entre deux prélèvements. En fonction de la durée d'incubation et de l'intensité respiratoire de l'écosystème, la concentration en CO_2 dans les tubes était comprise entre 380 et 1000 ppm. Des expériences préliminaires ont montré que la concentration en CO_2 augmentait linéairement en fonction du temps dans l'intervalle de concentration concerné indiquant que la diffusion du CO_2 n'était pas abaissée par l'augmentation de la concentration en CO_2 et que la respiration de l'écosystème et son $\delta^{13}C$ n'en étaient pas affectés. Six échantillons ont été prélevés par embase sur le gradient d'augmentation en concentration du CO_2 permettant d'obtenir le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré *in situ* par embase, avec la méthode des Keeling plots décrite ci-dessus.

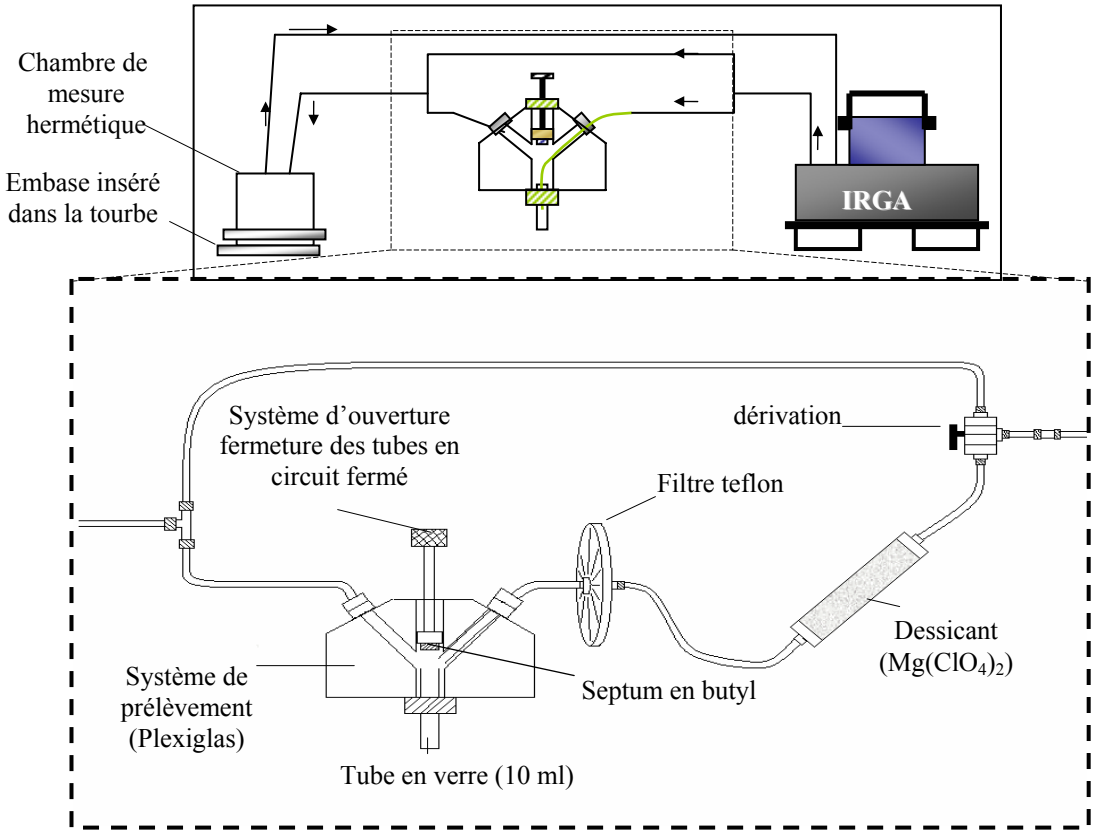


Figure 4-2 : Système de prélèvement du CO_2 respiré en circuit fermé *in situ* ou en incubation. Le système de prélèvement en plexiglas permet l'échantillonnage en maintenant le circuit fermé dans des tubes de verre de 10 ml. Les flèches indiquent le sens de circulation de l'air dans le circuit, modifié d'après (Ngao *et al.*, 2005).

Les prélèvements étaient prévus une fois par saison sur les deux années de suivi du site, celui de mai 2004 (jour 130) a été annulé en raison d'une panne de l'IRGA. En juillet 2004 (j 184), la moitié des embases a été suivie puis l'ensemble des embases en octobre 2004 (j285), et mai, juillet et fin août 2005 (j 495, 544, 607). Pour les embases de la station tourbe nue, en raison du niveau de nappe très haut et de la très faible respiration de l'écosystème, l'augmentation en concentration était très lente. Les jours 285 et 495 en raison de cette très faible augmentation de la concentration en CO_2 dans la chambre, la mesure a été effectuée sur une seule embase et ces résultats ne sont pas intégrés ensuite.

En parallèle à ces mesures *in situ*, des échantillons des différentes plantes présentes et de leur litière ont été prélevés en fonction de leur présence sur les stations :
Pour la station récente (station B) :

Eriophorum angustifolium vivante et litière

Bryophytes vivantes (coussin de bryophytes de surface)

Pour la station avancée (station C) :

Eriophorum vaginatum vivante et litière

Vaccinium oxycoccos vivante

Bryophytes vivantes (coussin de bryophytes de surface)

Pour les stations A, B et C :

Des échantillons de tourbe à trois profondeurs correspondant aux profondeurs définies par le protocole de base de RECIPE avec le niveau à 0 étant la surface, de la tourbe nue ou du coussin de bryophytes.

Avec : H_4 entre 5 et 10 cm sous la surface,

H_5 entre 12.5 et 17.5 cm sous la surface,

H_6 entre 22.5 et 27.5 cm sous la surface.

Sur ces échantillons, pour les jours 130 et 184, des mesures en incubations directes ont été effectuées. Une faible quantité de l'échantillon après un stockage le plus bref possible au réfrigérateur de quelques jours a été déposée dans un tube de 10 ml – purgé à l'air sans CO_2 au préalable –. Après une période d'incubation de quelques heures, le CO_2 respiré contenu dans le tube a été analysé. Cette méthode ne permet pas de contrôler la concentration de CO_2 dans le tube. Pour certains échantillons, la concentration en CO_2 étaient trop élevée, et l'analyse n'a pas pu être réalisée (saturation du signal).

D'autre part, dans leur majorité, les échantillons détaillés ci-dessus, pour les jours 130, 184, 495, 544 et 607, ont été séchés puis broyés finement avec un broyeur à billes en inox (vibro-broyeur, Retsch MM200, Haan, Allemagne) et pour certains échantillons un broyeur à mortier et pilon en agathe à mortier (Retsch RM100, Haan, Allemagne) puis, après homogénéisation des échantillons, 1 ± 0.1 mg a été pesé avec une micro balance, puis son $\delta^{13}C$ analysé.

L'ensemble des échantillons d'air a été analysé avec un spectromètre de masse (Delta S, Thermofinnigan, Bremen, Allemagne) couplé à un dispositif de purification des gaz (Gasbench II, Thermofinnigan, Bremen, Allemagne). L'analyse a été effectuée dans la semaine suivant les jours de prélèvements. Le $\delta^{13}C$ des échantillons de matière sèche a été analysé en utilisant un analyseur élémentaire de C et N (CE, Milan, Italy) couplé au spectromètre de masse (Delta S, Thermofinnigan, Bremen, Allemagne).

4.3 Résultats

4.3.1 Le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré *in situ* : δ_E et δ_o

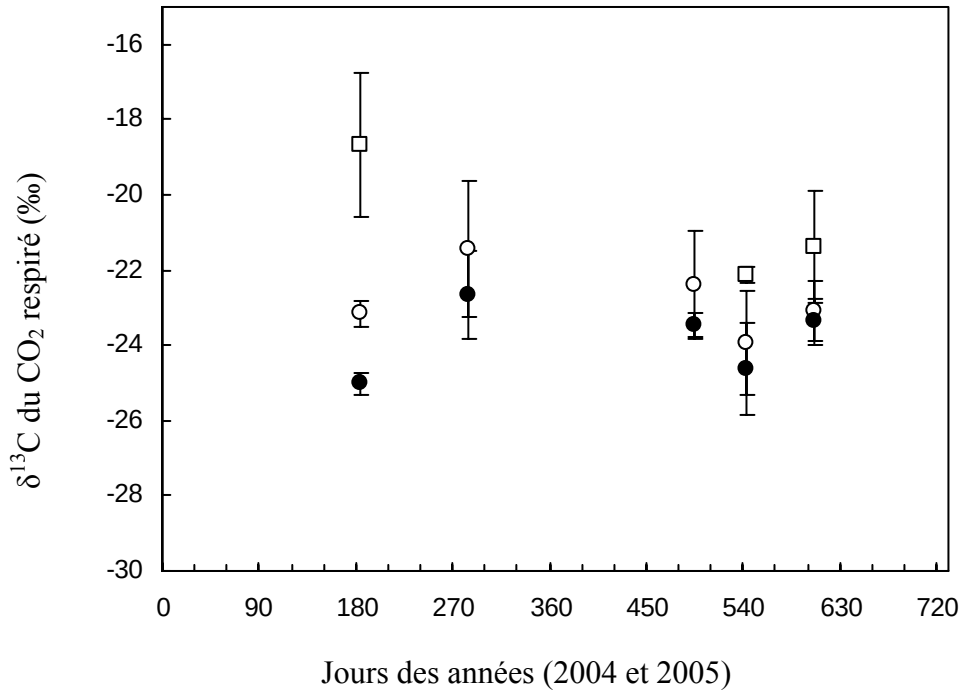


Figure 4-3 : Suivi saisonnier (jours des années 2004 et 2005) de la moyenne du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré au niveau de l'écosystème ± écart-type, mesure effectuée *in situ*, pour la station C (régénération avancée, ronds pleins, j 184 n=2 puis n=4), pour la station B (régénération récente, ronds vides, j 184 n=2 puis n=4), pour la station A (tourbe nue, carrés vides, n=2 pour j 184 et 544 ; n=3 pour j 607).

La moyenne de δ_E par station, $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré *in situ* au niveau de l'écosystème se différencie entre les trois stations avec des valeurs de $\delta^{13}C$ les moins négatives pour la station A (tourbe nue) allant de -22.12 (j 544) à -18.66 ‰ (j 284), des valeurs de $\delta^{13}C$ intermédiaires pour la station récente, comprises entre -23.95 ± 1.38 (j 544) et -21.44 ± 1.79 ‰ (j 284) et des valeurs de $\delta^{13}C$ les plus négatives au niveau de la station C, valeurs allant de -25.01 ± 0.29 (j 184) à -22.64 ± 1.17 ‰ (j 284).

Bien que la résolution temporelle ne soit pas très bonne, on observe des variations saisonnières avec des valeurs plus négatives de $\delta^{13}C$ en pleine saison de végétation (j 184 et 544) pour les stations B et C, et des valeurs moins négatives en début et fin de saison. Sur la station de tourbe nue, la variation entre les deux années est importante avec une baisse du $\delta^{13}C$ entre les deux prélèvements de pleine saison de -5.07 ‰. Cette diminution de $\delta^{13}C$ n'est

pas retrouvée au niveau des deux autres stations. Pour celles-ci, les $\delta^{13}C$ ont des valeurs similaires entre les années pour les mêmes saisons de prélèvement.

4.3.2 Le $\delta^{13}C$ de la matière organique

Tableau 4-I : Moyenne ± écart-type du $\delta^{13}C$ de la matière organique pour l'ensemble des prélèvements de matière organique sur les deux années pour la station C (régénération avancée, bryophytes, n=4 ; plantes vasculaires n=11 ; tourbe blonde , profondeurs 5-10 cm et 12.5-17.5 cm, n=8 ; tourbe brune, profondeur 22.5-27.5 cm, n=4), pour la station B (régénération récente, bryophytes, n=4 ; plantes vasculaires n=8 ; tourbe brune, profondeurs 5-10 cm, 12.5-17.5 cm et 22.5-27.5 cm, n=12), pour la station C (tourbe nue, tourbe brune, profondeurs 5-10 cm, 12.5-17.5 cm et 22.5-27.5 cm, n=7).

$\delta^{13}C$ de la matière organique	C	B	A
Bryophytes	-27.97 ± 0.39	-27.32 ± 0.67	
Plantes vasculaires	-26.68 ± 1.13	-26.84 ± 0.57	
Tourbe blonde	-27.67 ± 0.79		
Tourbe brune	-26.45 ± 0.88	-26.23 ± 0.35	-26.13 ± 0.29

Les valeurs de $\delta^{13}C$ des différentes composantes de la matière organique ont été moyennées sur l'ensemble des échantillons prélevés sur les deux années. Le $\delta^{13}C$ est celui de l'ensemble des plantes vasculaires présentes par station (station C : *Eriophorum vaginatum*, *Carex nigra*, *Vaccinium oxycoccos* et station B : *Eriophorum angustifolium*) ; pour la tourbe brune, les différences de signature isotopique le long du profil de tourbe étaient faibles et les différents niveaux ont été moyennés par station. Les valeurs sont rassemblées dans le Tableau 4-I. Ce sont les bryophytes qui ont le $\delta^{13}C$ le plus négatif -27.93‰ ± 0.39 et -27.32‰ ± 0.67 respectivement pour les stations C et B.

Les plantes vasculaires ont un $\delta^{13}C$ moins négatif similaire entre les deux stations. Il est de (-26.68 ± 1.13 ‰) pour la station C sur laquelle trois espèces sont présentes. Sur la station B, le $\delta^{13}C$ est proche avec un écart-type moindre et la présence dans les embases d'une seule espèce (-26.84 ± 0.5 ‰). Cela donne en valeur moyenne par type de végétation pour les deux stations confondues, un $\delta^{13}C$ de -27.7 ‰ pour les bryophytes et un $\delta^{13}C$ de -26.7 ‰ pour les plantes vasculaires.

La tourbe blonde, matériel essentiellement composé de litière de bryophytes récemment accumulées, présente seulement sur la station C, a une valeur de $\delta^{13}C$ de -27.67 ‰ ± 0.79 ‰, proche de celles des bryophytes vivantes.

La tourbe brune, avec des valeurs de -26.45 ‰ ± 0.8 et -26.23 ‰ ± O.35 et -26.13 ‰ ± 0.29 respectivement pour les stations C, B et A, a donc les valeurs de $\delta^{13}C$ les moins négatives comparativement aux autres types de matière organique avec des valeurs proches entre les trois stations. Ce delta moins négatif est cependant beaucoup plus négatif que le δ_E du CO_2 respiré au niveau de la tourbe nue, indiquant, lors de la respiration, une discrimination avec un enrichissement en ^{13}C du CO_2 respiré. D'autre part, ces valeurs de $\delta^{13}C$ de la matière organique restent stables entre les deux années avec un écart type faible contrairement à la variation interannuelle observée au niveau du δ_E du CO_2 respiré.

4.4 Discussion

Le $\delta^{13}C$ de la végétation – bryophytes et plantes vasculaires – compris sur notre site entre -26.68 ± 1.13 et -27.97 ± 0.39 ‰ est similaire et caractéristique de la végétation ayant un cycle photosynthétique du type C_3 comme déjà mis en évidence pour les sphaignes (Proctor, 1992) et pour la végétation dans son ensemble de ce type d'écosystème (Hornibrook *et al.*, 2000).

Le $\delta^{13}C$ des flux de CO_2 respiré *in situ* pour les deux sites en régénération et pour la tourbe nue, sont enrichis en ^{13}C par rapport aux stocks de carbone des différents compartiments de matière organique. L'incubation directe de la végétation donne des valeurs similaires de $\delta^{13}C$ à celle de la matière sèche. L'écart observé proviendrait donc essentiellement de la tourbe. Une tendance similaire d'enrichissement en ^{13}C des flux de CO_2 respiré par rapport au $\delta^{13}C$ du carbone stocké dans les différents compartiments d'un champ de luzerne a été observée par Bowling *et al.*, (2003). Ces auteurs insistent sur le fait que leur étude démontre la faible valeur prédictive des $\delta^{13}C$ des stocks de carbone des différents compartiments de la matière organique sur les $\delta^{13}C$ du CO_2 de la respiration de l'écosystème.

Le $\delta^{13}C$ de la matière organique (feuilles, racines, litières, sol) représente seulement les influences à long terme de la discrimination et n'en capture pas les variations à court terme pour leurs écosystèmes forestiers étudiés (Knohl *et al.*, 2005) (Fessenden et Ehleringer, 2003) et est donc un faible indicateur de la matière récemment assimilé (Pate et Arthur, 1998) ou de la respiration des plantes (Duranceau *et al.*, 2001). Les valeurs de $\delta^{13}C$ respiré varient de manière journalière (2.65 ‰) et saisonnière (3.08 ‰) (Knohl *et al.*, 2005). Cette variation est du même ordre de grandeur que la variabilité observée sur notre site en cours de saison (exceptée sur la tourbe nue) et aussi entre les embases au sein d'une station. Cette variabilité à court terme est notamment reliée à l'humidité de l'air, plus l'air est humide, plus le $\delta^{13}C$ est négatif (Ekblad et Högberg, 2001, Ekblad *et al.*, 2005, Knohl *et al.*, 2005), avec un effet retard observé de 1 à 4 jours que les auteurs approprient au temps nécessaire à l'arrivée des photosynthétats récents marqués par un $\delta^{13}C$ plus négatif et à leur utilisation au niveau des racines, dans des forêts. De plus, ils attribuent à cet effet retard, ainsi mis en évidence, une part de la variation de la respiration de l'écosystème non expliquée par les variations de la température de l'air et de l'humidité du sol. La part de la respiration de l'écosystème non expliquée par la variation de ces facteurs abiotiques est souvent non négligeable et soulignée dans les études sur la modélisation de la respiration de l'écosystème (Lafleur *et al.*, 2005).

Avec l'étude de 6 forêts de conifères le long d'un gradient de précipitation, Bowling *et al.* (2002) montrent un $\delta^{13}C$ annuel de R_E fortement corrélé aux précipitations annuelles et d'autre part, des $\delta^{13}C$ des différents compartiments de stocks de carbone qui sont plus positifs dans les sites les plus secs.

Cette différence entre $\delta^{13}C$ respiré et $\delta^{13}C$ de la matière organique est imputée à une discrimination du ^{13}C au cours de la respiration pouvant varier entre les espèces et les conditions environnementales et attribuée à une distribution non uniforme des atomes de ^{13}C dans la molécule de glucose et à l'effet isotopique au cours de la décarboxylation du pyruvate (Duranceau, 2000).

La modification de la discrimination isotopique du $\delta^{13}C$ des bryophytes au cours de la respiration a été observée expérimentalement chez les sphaignes (section Acutifolia), avec un

Δ (changement de la composition isotopique entre la source – le CO_2 de l'air – et le produit – CO_2 respiré –) de 15 ‰ à teneur en eau maximale des sphaignes et de 27 ‰ avec une forte réduction de cette teneur en eau (Williams et Flanagan, 1996). Rice et Giles (1996) ont eux un Δ de 23.7 ‰ pour des plants de sphaignes en condition humide sous serre et de 30.9 ‰ en condition sèche et ceci pour deux espèces différentes de sphaignes du point de vue de l'anatomie de leurs feuilles pour la disposition de leurs cellules photosynthétiques et leur accès au CO_2 atmosphérique (*S. affine* et *S. magellanicum*). Sur l'embase 7 de la régénération avancée, avec moins de vasculaires que sur les autres embases, un $\delta^{13}C$ de -26.54 ‰ particulièrement négatif par rapport au $\delta^{13}C$ compris entre -23.45 et -24.83 ‰ pour les trois autres embases de la même station a été mesuré le jour 544 avec un DI de 2, pouvant correspondre à l'impact d'une plus forte discrimination de la respiration des bryophytes avec une faible teneur en eau, même avec une respiration affaiblie elle aussi par la dessiccation.

Les bryophytes vivantes ont un $\delta^{13}C$ plus appauvri que la colonne de tourbe juste au dessous, déjà concernant la tourbe blonde puis la tourbe brune, phénomène décrit aussi par Novak *et al.* (1999). Ces auteurs observent d'autre part que le $\delta^{13}C$ de la tourbe sous les sphaignes vivantes oscille entre – 26.7 et -25.4 ‰. Pour eux, cette tourbe est en condition d'anaérobiose au moins une partie de l'année avec, dans ce cas, la production de CH_4. Ce méthane étant lui-même très appauvri en ^{13}C, la matière organique restante, est elle, enrichie en ^{13}C. Ce processus s'ajoute de plus aux conditions de formation de cette tourbe plus ancienne avec un CO_2 atmosphérique plus riche en $\delta^{13}C$ (Mariotti, 1991).

Le $\delta^{13}C$ plus négatif du CO_2 respiré pour la station avancée que pour la station récente indique une contribution relative plus importante de la végétation à la respiration et donc moindre de celle de la tourbe ancienne. Pour la station avancée, cette tourbe brune est située plus en profondeur, à température plus basse et donc à activité microbienne plus faible.
La partition des flux entre végétation, matériel récent et tourbe ancienne nécessite l'utilisation de δ_E, δ_n et δ_o. δ_E correspond à la moyenne de $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré pour une station pour un jour de mesure donné. Le δ_n correspond au $\delta^{13}C$ de la matière sèche de la végétation avec une répartition en fonction du pourcentage de plantes vasculaires et de bryophytes et de leur $\delta^{13}C$ respectif ou bien directement avec le $\delta^{13}C$ moyen de l'ensemble de la végétation. Pour le δ_n l'utilisation de la valeur du $\delta^{13}C$ de la matière sèche de la végétation se justifie par une valeur d'incubation directe moyenne de -27.11 ‰ (avec -28 ± 1.03 ‰ pour les bryophytes et -26.21 ± 1.42 ‰ pour les plantes vasculaires et leur litière) similaire aux valeurs de matière sèche. Ces dernières ont été obtenues avec plus de données et sur les deux années tandis que le δ_n obtenu par incubation directe des échantillons de végétaux a été effectué sur l'année 2004 seulement.
Le δ_o doit correspondre au $\delta^{13}C$ respiré par la tourbe ancienne. En raison de la variation importante et non expliquée du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré par la tourbe nue entre les deux années, ces valeurs ne peuvent être utilisées pour la partition des flux. Le $\delta^{13}C$ de la matière organique de la tourbe ancienne est plus négatif que le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré par la tourbe nue, il ne peut donc pas être utilisé comme δ_o. Le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré par la tourbe brune ancienne en

incubation pourrait lui aussi potentiellement être utilisé en qualité de δ_o. Ce $\delta^{13}C$ mesuré en incubation a pour valeur moyenne, pour la station A (-24.63 ± 0.88 ‰, n=3), pour la station B (-24.72 ± 1.14 ‰, n=5). Ces valeurs sont à nouveau nettement plus négatives que le δ_E et obtenues seulement en 2004. Pour ces données d'incubation de la tourbe, il s'agit d'échantillons remaniés, normalement en conditions anoxiques, ils ont été mis au contact de l'air, leur $\delta^{13}C$ respiré est donc d'autant plus délicat à interpréter. De plus ils ne représentent pas la totalité du profil de tourbe.
L'impossibilité d'obtenir, de manière fiable, une valeur de δ_o n'a donc pas permis le calcul de partition des flux. Il est impossible de s'y référer comme prévu pour quantifier la part de flux provenant de la respiration et pour comparer plus précisément les deux stations.
La partition des flux dépend de plusieurs données et l'incertitude de l'une d'entre elles suffit à remettre en question son calcul. L'ensemble des sources doit donc être connue. Dans notre cas, le nombre de sources est important avec les différents compartiments des végétaux, eux même composites, la tourbe blonde pour la station avancée. De plus, la tourbe ancienne est elle aussi complexe, une partie du profil est en condition anaérobie, la composition de la fraction de tourbe en cours de minéralisation est inconnue.

La variation interannuelle mesurée pour le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré sur la tourbe nue pourrait être due à la modification du site liée à la remontée artificielle du niveau de la nappe suite aux travaux de restauration du site juste en amont en été 2004. Cette remontée du niveau de la nappe pourrait induire une plus forte activité des bactéries méthanogènes qui par fermentation de la matière organique produisent du CH_4 très appauvri en ^{13}C, mais du CO_2 enrichi (Games et Hayes, 1976, Gu *et al.*, 2004). Cependant les mesures de méthane effectuées sur cette station n'ont pas augmenté entre les deux années de mesures.

4.5 Conclusion

La mesure du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré sur les trois stations étudiées a permis de les distinguer par le biais de leurs signatures isotopiques avec un $\delta^{13}C$ de plus en plus négatif de la station tourbe nue à la station de régénération avancée, tendance retrouvée au niveau de la tourbe nue par rapport au $\delta^{13}C$ de la végétation.
Le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré enrichi en ^{13}C par rapport au $\delta^{13}C$ du carbone de la matière organique des différents compartiments montre que le $\delta^{13}C$ de la matière organique est un faible indicateur de la variabilité pouvant être observée au niveau du $\delta^{13}C$ de la respiration entre les embases et entre les saisons et suggèrent une discrimination au cours de la respiration, qui enrichit en ^{13}C le CO_2 respiré.
La partition des flux entre respiration de la végétation et du matériel végétal récent et celle de la tourbe ancienne n'a pu être effectuée en raison de l'incertitude sur le $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré sur la tourbe nue et elle souligne la nécessité de prolonger ces analyses de $\delta^{13}C$ qui mettent à jour des processus biochimiques du sol encore difficiles à expliquer.

5 Des mesures expérimentales avec l'analyse des flux de CO_2 à niveau de nappe contrôlé

5.1 Introduction

Après exploitation des tourbières, le retour d'une végétation typique de ces milieux peut être lente et délicate. Certaines espèces végétales pionnières ont un rôle majeur dans la recolonisation (Grosvernier *et al.*, 1995, Tuittila *et al.*, 2003). D'autre part, il est établi que le niveau de nappe est un facteur clé dans cette possibilité de recolonisation (Schouwenaars, 1988, LaRose *et al.*, 1997, Quinty et Rochefort, 1997). Quelle est l'évolution des processus biochimiques du sol en fonction de l'espèce pionnière installée et du niveau de nappe moyen ? La tourbière " Sur les Seignes " était l'un des sites expérimentaux choisis au sein du programme européen RECIPE pour l'installation d'un dispositif expérimental dont les objectifs étaient de déterminer l'influence des espèces végétales clés de recolonisation et du niveau de la nappe sur la séquestration du carbone, la décomposition de la matière organique, et la biodiversité des sols dans les premières phases de recolonisation.
Ce dispositif a été mis en place de façon identique en Normandie, en Ecosse et en Finlande.

5.2 Matériel et méthodes

5.2.1 Présentation, description du dispositif expérimental

Sur une partie du site exploitée, la tourbe a été creusée de manière à obtenir une pente le long de laquelle trois niveaux ont été établis permettant d'obtenir trois profondeurs de nappe, ce dispositif a été nommé creuse.
Trois espèces typiques des premières phases de recolonisation du site et de sa région ont été choisies. Pour la tourbière " Sur les Seignes ", il s'agissait de *Eriophorum angustifolium*, *Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum fallax*.
Sur une creuse, pour chacun des 3 niveaux de nappe, des pots perforés d'un diamètre intérieur de 13.7 cm et d'une profondeur de 45 cm ont été insérés verticalement (dépassant seulement de 5 cm) avec un pot par espèce végétale et un pot témoin de tourbe nue. Ce dispositif a été doublé afin de pouvoir effectuer si besoin, des analyses en deux temps (série 1 et série 2). Au sein de chacune des séries, les différents pots ont été placés de manière aléatoire pour éviter un éventuel biais lié à leur position. D'autre part, un pot supplémentaire par espèce végétale a

été ajouté en cas de mauvaise reprise de la végétation ou d'un incident toujours possible sur un site expérimental installé *in situ*. Toujours pour chaque niveau de nappe, 4 pots ont été installés pour y disposer de la litière enrichie en ^{13}C de chacune des espèces végétales étudiées, afin de suivre la dégradation de la matière organique (Voir récapitulatif avec la Figure 5-1).
Trois creuses ont été aménagées de manière identique, tant pour les niveaux de nappe que pour les pots, donnant 3 réplicats.
La stabilité du niveau de la nappe a été vérifiée au cours des mesures de flux pour les trois creuses (voir Tableau 5-I). L'écart se maintient entre les niveaux de nappe et pour chacun des jours de mesures avec une baisse de ce niveau en juillet (jour 567) par rapport aux jours 534 et 609 dont les niveaux sont similaires.

Tableau 5-I: Evolution (moyenne sur les trois creuses) du niveau de la nappe pour les trois jours de mesures des flux de CO_2.

Niveau de nappe	Jour 534	Jour 567	Jour 609
1 : nappe basse	-0.32	-0.41	-0.33
2 : nappe moyenne	-0.25	-0.34	-0.25
3 : nappe haute	-0.18	-0.25	-0.19

Les pots ont été remplis de tourbe brune, largement décomposée, toujours du même type et prélevée sur le site au moyen d'un carottier spécialement conçu pour effectuer des prélèvements en perturbant la carotte le moins possible (Buttler *et al.*, 1998a).
Les creuses ont été aménagées en été 2003, un drain a été posé au bas de chacune permettant de régler et de maintenir ensuite la nappe au niveau souhaité. Les pots ont été remplis de tourbe et installés à l'automne 2003, les plants ont été préparés en même temps et installés ensuite dans les pots au printemps suivant. Quatre jeunes plants avec un nombre de 4 feuilles d'*Eriophorum angustifolium* et de *Eriophorum vaginatum* ont été repiqués par pot et pour *Sphagnum fallax*, ce sont des coussinets d'une hauteur de 5 cm qui ont été installés. Les plants étaient choisis les plus identiques possibles et ont tous été prélevés sur le site ou sur un site voisin.

La première série de pots a été enlevée du site en juin 2005 et analysée ensuite et la seconde série est toujours en place.

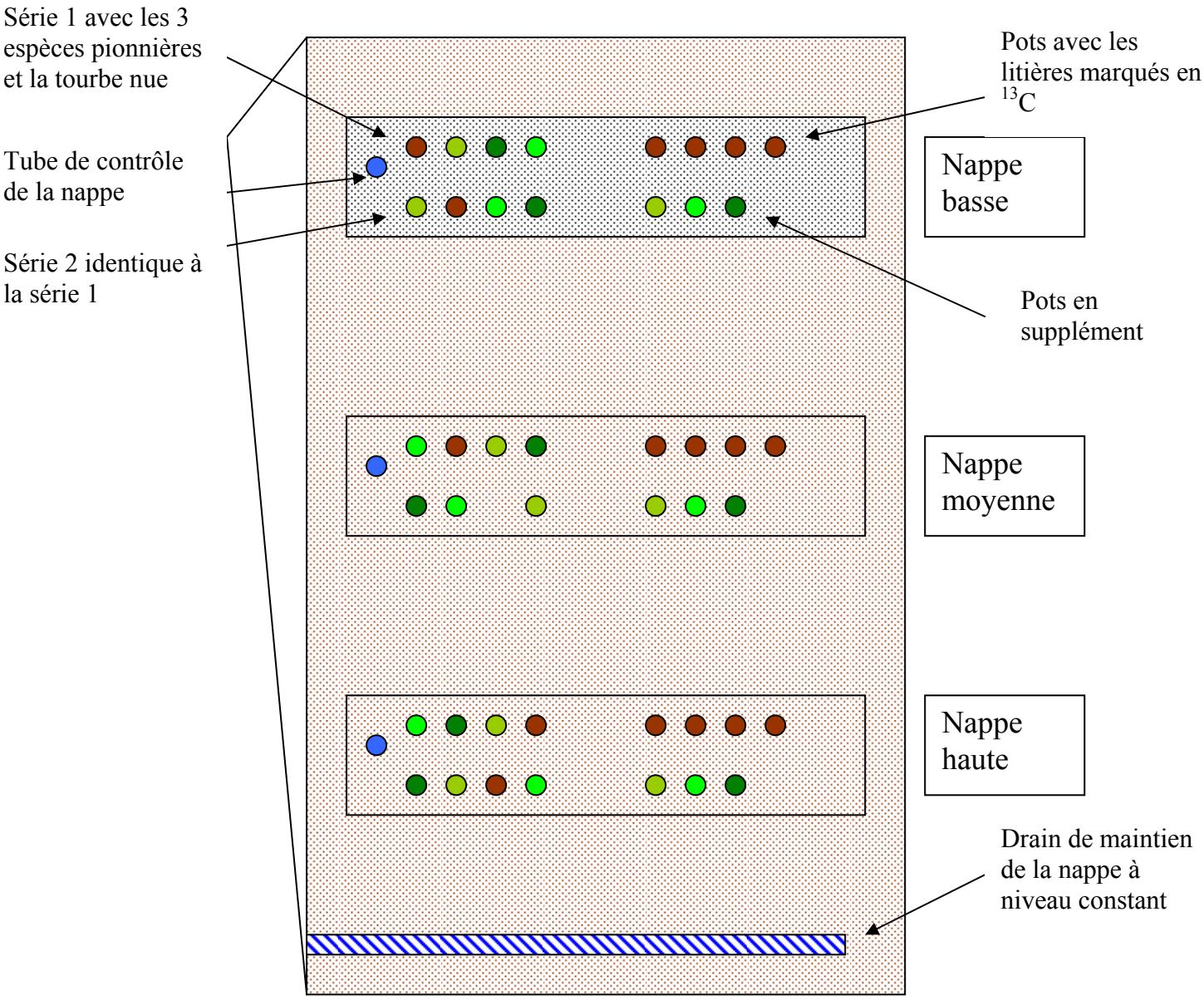


Figure 5-1 : Représentation schématique d'une creuse avec l'emplacement des différentes séries de pots pour les trois niveaux de nappe, avec en marron les pots de tourbe nue, et les trois verts différents représentant chacun l'une des trois espèces végétales.

5.2.2 Les mesures de flux de CO_2

Des mesures de flux de CO_2 ont été démarrées en été 2004 avec l'analyseur de gaz infra rouge présenté dans le chapitre 3 du bilan de carbone avec un réducteur du diamètre de la chambre afin qu'elle s'adapte à la taille des pots de l'expérience. Cependant les flux relevés se sont avérés donner des valeurs très faibles, comme suspectées mais aussi, pour une majorité de pots, incohérentes, avec des mesures de respiration à l'obscurité indiquant une absorption de CO_2 par l'écosystème, alors qu'en parallèle, les mesures de routine effectuées sur les embases sur les trois situations présentées dans le chapitre 3, étaient satisfaisantes. Plusieurs hypothèses ont été émises par rapport à cette défaillance technique des mesures : un volume

trop grand de la chambre par rapport à la surface de production des flux, avec des flux très faibles, une évaporation importante par rapport aux échanges en CO_2 et une correction des flux de CO_2 par le taux d'évapotranspiration faussée induisant une inversion des tendances des flux ou encore des fuites possibles le long des pots. Ces erreurs de mesures n'ayant pu être clairement élucidées, un autre IRGA et une chambre aux dimensions plus adaptées aux pots ont été utilisés l'année suivante.

L'analyseur à notre disposition était un (WMA 2, pp systems, Herts, U.K.) et il nécessitait quelques adaptations. Fonctionnant sur 220 V, il a été adapté pour pouvoir être alimenté sur batterie 12 V et sa consommation électrique s'est avérée suffisamment faible pour effectuer des mesures sur une journée sans raccordement au secteur.

La chambre de mesures construite spécialement, en plexiglas, était d'une hauteur de 20 cm et d'un diamètre juste supérieur à celui des pots de 15 cm et avec un rebord intérieur de 2 cm permettant à la chambre de reposer sur le bord des pots avec un joint rendant le système hermétique. La chambre était équipée d'un ventilateur 12 V brassant l'air sans perturber la diffusion des gaz à l'interface sol atmosphère.

Un premier essai de mesures a été effectué début juin pour ajuster le protocole de mesure. Le WMA 2 est un IRGA fonctionnant en circuit fermé, la mesure devait donc être réalisée dans un laps de temps court, tant pour limiter l'augmentation de la température - notamment pour les mesures à pleine lumière - que par rapport à une modification de la diffusion du CO_2 à forte concentration.

Les mesures tests (exemple cité ici de la respiration (R_p)), ont montré un temps de 30 s nécessaire à l'arrivée des flux de la chambre jusqu'à l'analyseur puis à une baisse de l'augmentation de la concentration en CO_2 après 120 s de mesure. Entre les deux, la pente était linéaire et cette augmentation de la concentration du CO_2 rapportée au volume de la chambre donnait le flux instantané de CO_2.

L'enregistrement automatique des flux toutes les 10 s n'étant pas possible, il a été effectué manuellement et chaque mesure de flux a ensuite été traitée individuellement afin de ne garder que la gamme d'augmentation ou de baisse linéaire de la concentration en CO_2.

Les mesures de flux de CO_2 ont été réalisées à 3 reprises (en juin, j 534 ; en juillet j 567 ; en août j 609) sur l'ensemble des pots de la série 2 sur les 3 creuses, pour les échanges nets à lumière saturante et stable (comme déjà précisé dans le chapitre 3) et à l'obscurité avec un cache isolé en polystyrène et aluminium posé sur la chambre pour R_p. Pour les pots de tourbe nue, les mesures ont été effectuées à l'obscurité uniquement suite à la photosynthèse brute établie comme négligeable sur les embases de tourbe nue (voir chapitre 3).

Au moment de ces mesures de flux, l'intensité lumineuse photosynthétiquement active a été effectuée avec un capteur de rayonnement photosynthétiquement actif (JYP 1000, SDEC, Rignac sur Indre, France) posé horizontalement sur le haut de la chambre et la température de l'air a été relevé manuellement toutes les 10 s à l'intérieur de la chambre avec un capteur de température inséré dans la chambre et non exposé directement aux rayons du soleil.

Entre chaque mesure, la chambre était aérée jusqu'à ce que l'IRGA donne une concentration en CO_2 stabilisée avec celle de l'air extérieur.

Pour chaque niveau, le niveau de nappe a été mesuré ainsi que la température à 5, 10 et 50 cm. L'état de dessiccation des sphaignes a aussi été relevé, suivant le même protocole présenté dans le chapitre 3 et le nombre de capitulum compté dans chaque pot.
Pour chaque niveau de nappe et pour les 2 espèces de vasculaires, les feuilles de 3 plants marqués par niveau de nappe pris aléatoirement dans les 3 creuses ont été mesurées et le nombre de feuilles au sein de chacun des pots a été compté de manière exhaustive. Avec la relation entre longueur de feuilles et surface foliaire photosynthétisante présentée dans le chapitre 3, la surface foliaire photosynthétisante de chaque pot (SF, dm^2) a ainsi été obtenue pour chacun des jours de mesure.
Les flux de CO_2 ont été exprimés en valeurs négatives en cas de dégagement de CO_2 dans l'air et en valeur positive en cas d'absorption de CO_2 par la végétation. Ils ont été nommés ainsi :

- A l'obscurité : respiration des pots (R_p)
- A lumière saturante : échanges nets en CO_2 (E_{Nsat})

L'ensemble des tests statistiques présenté dans la partie résultats a été effectué avec le logiciel (SPSS 11.0, SPSS Inc., Il, USA).

5.3 Résultats

5.3.1 L'indice de végétation

Tableau 5-II : Evolution (moyenne sur les trois creuses) du nombre de capitulum de *Sphagnum fallax* par pot pour les trois niveaux de nappe, pour les trois jours de mesures des flux de CO_2.

Niveau de nappe	Jour 534	Jour 567	Jour 609
1 : nappe basse	21	19.3	16.3
2 : nappe moyenne	23	22	19.7
3 : nappe haute	27.3	25.3	26.7

Pour les sphaignes, le nombre de capitulum par pot croît légèrement depuis le niveau de nappe le plus bas jusqu'au plus haut et ce pour chacune des dates sans que cette différence soit statistiquement significative (Test de Kruskal-wallis).
Le nombre de capitulum tend à baisser pour les niveaux de nappe bas et moyen entre le mois de juin et le mois d'août alors qu'il reste stable pour le niveau de nappe haut (voir Tableau 5-II).
Pour les deux plantes vasculaires, la surface foliaire photosynthétisante totale par pot (SF) évolue différemment en cours de saison et en fonction du niveau de la nappe (voir Figure 5-2).
Pour *Eriophorum angustifolium*, aux niveaux de nappe bas et moyen, la SF est quasiment similaire et plus faible que pour le niveau haut de la nappe, ceci pour les trois dates, mais avec un écart amoindri au jour 609. A nappe haute, la SF diminue plus nettement en cours de saison que pour les deux autres niveaux. La différence de SF en fonction de la nappe est

statistiquement significative pour les jours 534 et 567 (avec respectivement p=0.04 et p=0.04 Test de Kruskal-wallis).
Pour *Eriophorum vaginatum*, la SF augmente au cours du temps pour chacun des niveaux de nappe. Au jour 534, cette SF est identique pour les trois niveaux de nappe, au jour 567, elle est légèrement supérieure à nappe moyenne et le devient nettement plus au jour 609.
La différence de SF entre les espèces par jour de mesure par niveau de nappe n'est statistiquement significative que pour le jour 609, effet de l'augmentation nette de la IF de *E. vaginatum*, (p=0.004, Test de Kolmogorov Smirnov).

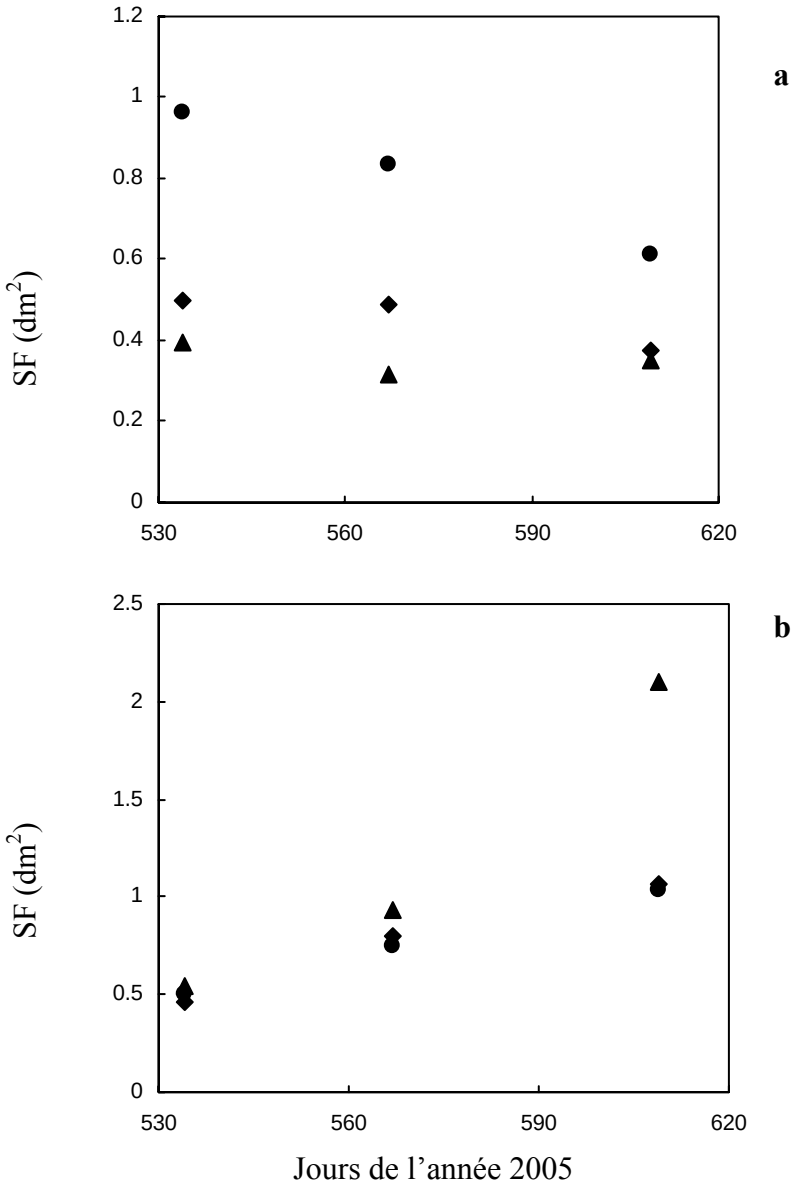


Figure 5-2 : Evolution (moyenne sur les trois creuses) de la surface foliaire photosynthétisante totale (dm^2) pour les trois jours de mesures (j 534, 567, 609) pour les trois niveaux de nappe (losange noir plein =bas ; triangle noir plein=moyen ; rond noir plein=haut) (a) pour *Eriophorum angustifolium* et (b) pour *Eriophorum vaginatum*.

5.3.2 Les flux de CO_2

Les flux de respiration de la tourbe nue sont nettement plus importants pour le niveau bas de la nappe (-2.27 ; -5.29 ; -9.3 µmol m^{-2} s^{-1}, respectivement pour les jours 534, 567 et 609) que pour le niveau haut (-1.09 ; -0.94 ; -0.45 µmol m^{-2} s^{-1}, respectivement pour les jours 534 567 et 609) avec à nappe basse des valeurs pouvant égaler voire dépasser en août la respiration des pots avec de la végétation (voir Figure 5-3).

La respiration des pots avec végétation diminue nettement entre le niveau de nappe bas et le niveau moyen et ce pour l'ensemble des pots et des jours de mesures avec par exemple pour le jour 567, une respiration qui passe de -6.35 à -2.65 µmol m^{-2} s^{-1} pour *Sphagnum fallax*, de -7.7 à -3.4 µmol m^{-2} s^{-1} pour *E. angustifolium* et de -7.25 à -3.2 µmol m^{-2} s^{-1} pour *E. vaginatum*. Cette tendance se poursuit entre les niveaux de nappe moyens et hauts pour quelques pots cependant la différence de respiration par espèce entre ces niveaux de nappe est faible et variable selon les jours de mesures (voir Figure 5-4).

Les échanges nets en CO_2 à lumière saturante (E_{Nsat}) sont plus élévés à nappe basse et baissent à nappe moyenne, ce qui se traduit en terme d'échange de CO_2 avec des E_{Nsat} positifs (source de carbone à nappe basse et qui deviennent puits de carbone à nappe moyenne et haute pour les deux espèces de plantes vasculaires le jour 534).

En juillet (j. 567), la tendance reste la même pour *E. angustifolium* et pour *E. vaginatum*, ces échanges sont puits de carbone pour les trois niveaux de nappe pour les jours 567 et 609.

Pour *E. angustifolium*, au mois d'août, E_{Nsat} sont puits de carbone seulement à nappe haute.

Pour les Sphaignes, E_{Nsat} sont quasiment égaux aux valeurs de R_p à nappe basse, indiquant une photosynthèse brute presque nulle, celle-ci est plus marquée à nappe moyenne et haute, mais E_{Nsat} restent toutefois source de carbone même à lumière saturante.

Les tendances observées de ces flux de CO_2 tant pour R_p que pour E_{Nsat} ne sont statistiquement significatives que pour les Sphaignes au mois de juillet, p=0.027 pour R_p et p=0.039 pour E_{Nsat} (Test de Kruskal-wallis).

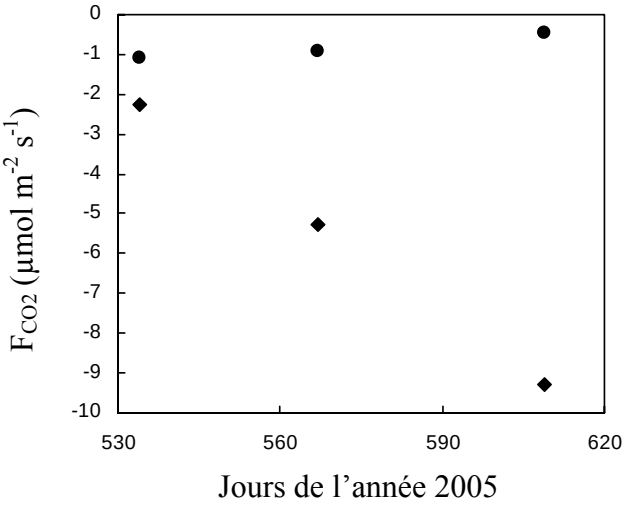


Figure 5-3 : Evolution (moyenne sur les trois creuses) pour les trois jours de mesures (j 534, 567, 609) des flux de CO_2, la respiration (R, µmol m^{-2} s^{-1}, en noir) sur la tourbe nue avec les deux niveaux de nappe (losange plein =bas ; rond plein=haut).

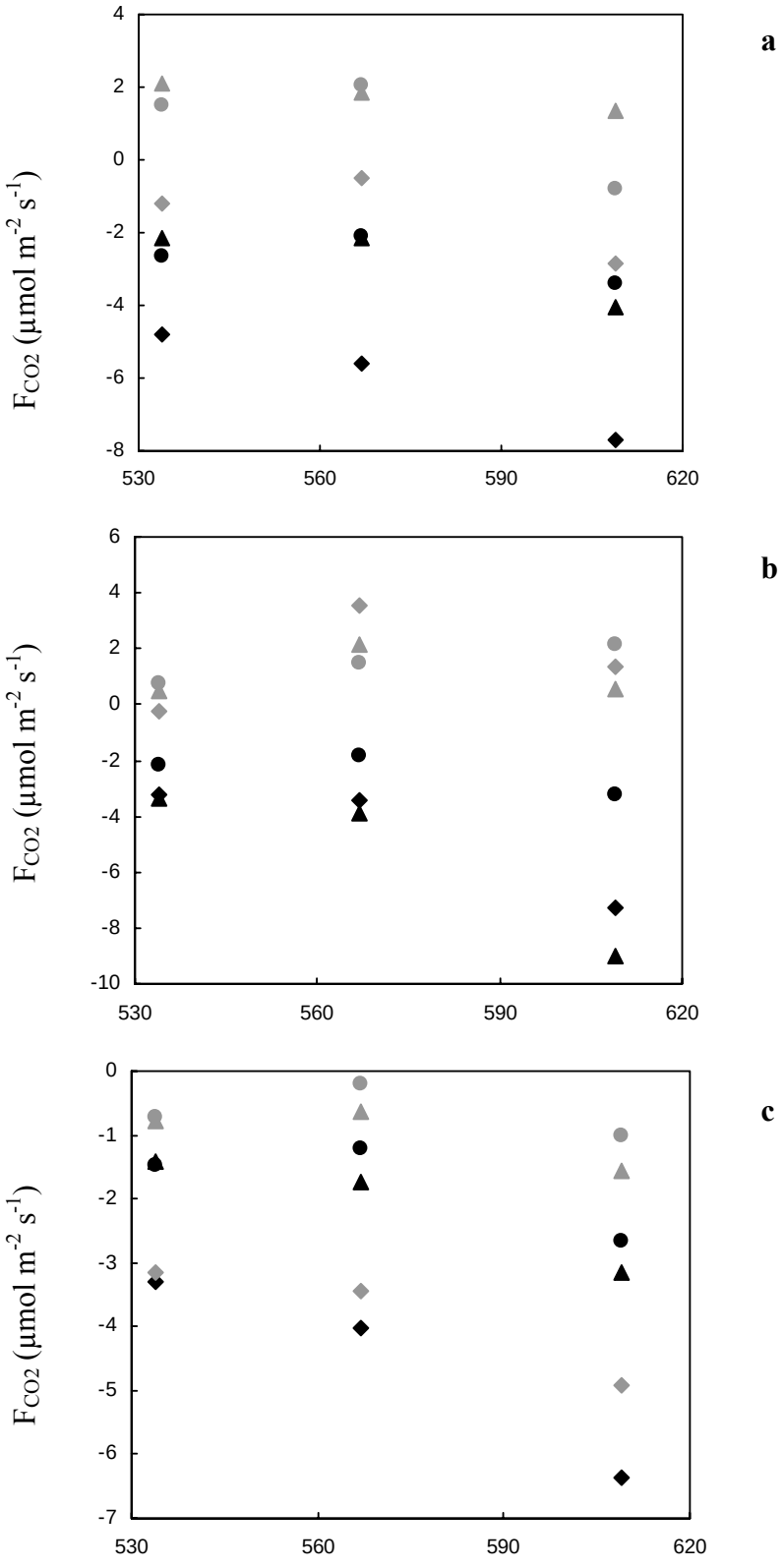


Figure 5-4 : Evolution (moyenne sur les trois creuses) pour les trois jours de mesures (j 534, 567, 609) des flux de CO_2 (F_{CO2}, µmol m^{-2} s^{-1}) la respiration (R, en noir), les échanges nets à lumière saturante (E_{Nsat}, PPFD>500 µmol m^{-2} s^{-1}) en gris avec les trois niveaux de nappe (losange plein =bas ; triangle plein=moyen ; rond plein=haut) (a) pour *Eriophorum angustifolium* (b) pour *Eriophorum vaginatum* Et (c) pour *Sphagnum fallax* (carrés pleins).

5.4 Discussion

La tendance nette de baisse de la respiration au niveau de la tourbe nue avec le niveau le plus élevé de la nappe montre une activité microbienne plus importante sur la colonne de tourbe la plus en aérobiose, et les valeurs de flux (-2.27 ; -5.29 ; -9.3 µmol m^{-2} s^{-1}, respectivement pour les jours 534, 567 et 609) à nappe basse témoigne d'une source de carbone non négligeable pour un niveau de nappe compris entre -0.32 et -0.41 m tandis que pour le niveau haut compris entre -0.18 et -0.25 m, ces flux sont nettement plus faibles (-1.09 ; -0.94 ; -0.45 µmol m^{-2} s^{-1}, respectivement pour les jours 534, 567 et 609). Les valeurs de E_{Nsat} à nappe haute sont équivalentes à celles mesurées sur la station A, tourbe nue avec EE_{Nsat} maximale de -1.4 µmol m^{-2} s^{-1} avec une nappe au même niveau.
D'autre part, en cours de saison, cette R_p à nappe basse augmente très nettement, elle est plus que multipliée par 3 tandis que la R_p à nappe haute diminue de moitié. Waddington *et al.* (2002) observent une nette baisse de la respiration de sites exploités de quatre fois moins de respiration lors de l'année la plus humide par rapport à l'année sèche au cours de laquelle, la nappe avait atteint -0.4 m et les flux de R_E -7.9 µmol m^{-2} s^{-1}, ce qui correspond aux observations liées à la variation du niveau de la nappe en condition expérimentale sur les creuses. Silvola *et al.* (1996) ont mesuré des flux deux fois plus élevés sur des sites drainés que sur leurs équivalents intacts, particulièrement quand le niveau de nappe du site drainé atteint entre -0.3 et -0.4 m par rapport à une nappe restant autour de -0.2 m. La respiration de la tourbe est décrite comme augmentant rapidement avec la baisse du niveau de la nappe jusqu'à -0.3 m puis la tendance se poursuit de manière plus lente (Tuittila *et al.*, 2004).

A niveau de nappe bas, la respiration des pots de tourbe nue est dans certains cas supérieure à celle à même niveau de nappe avec de la végétation, alors que l'on peut considérer la colonne de tourbe comme identique. Le couvert végétal a alors un effet protecteur par rapport à l'élévation de température de la tourbe noire qui augmente la respiration (Silvola *et al.*, 1996). Cet effet protecteur atténuant l'élévation de température et l'augmentation concomitante de la R_p est dans certains cas suffisant pour qu'avec l'ajout de la respiration de la végétation à celle de la tourbe les pots avec végétation aient une R_p inférieure.
D'autre part, cette différence de respiration se ressent sur la capacité de puits des pots avec végétation, à surface foliaire semblable. Ce même constat est fait au niveau d'une tourbière finlandaise en cours de restauration ou en présence de végétation, *Eriophorum vaginatum*, à nappe basse, la tourbière reste une source de carbone tandis qu'elle passe en puits de carbone pour des situations de végétation comparable et un niveau de nappe haut (Tuittila *et al.*, 1999).

E. angustifolium a une SF qui tend à diminuer en cours de saison tandis que *E. vaginatum* croît en cours de saison, alors qu'en situation de régénération naturelle, ces deux espèces ont leur maximum de végétation au même moment et c'est à cette période, qu'ont été effectuées

les mesures sur les creuses. *E. vaginatum* semble mieux adaptée à des conditions expérimentales limitant le volume de tourbe disponible pour le développement des racines.

Les sphaignes sont pour leur part en grande partie desséchées ce qui se traduit à nappe basse par une photosynthèse quasi inexistante, leur dessèchement atteint la valeur de 1 dans l'indice de dessiccation. Pour des valeurs équivalentes de teneur en eau, plusieurs auteurs mesurent une photosynthèse brute à lumière saturante quasiment nulle (Titus *et al.*, 1983, Schipperges et Rydin, 1998, McNeil et Waddington, 2003).

La comparaison entre les flux des différentes espèces végétales s'est avérée difficile à effectuer, en raison de la différence entre bryophytes et plantes vasculaires et de la densité variable et de la différence de croissance entre les deux *Eriophorum*, modifiée par le volume limité des pots. Ces modifications de la végétation ne permettent pas une comparaison avec la végétation sur les stations en régénération naturelle. Des mesures des échanges gazeux à l'échelle de la feuille pourraient être envisagées afin de s'affranchir des différences de croissance et de densité au sein des pots. Cela permettrait d'effectuer ces comparaisons au niveau du fonctionnement physiologique des espèces et de l'impact du niveau de la nappe sur l'efficience d'utilisation du carbone.

5.5 Conclusion

Cette étude dans des conditions expérimentales des flux de CO_2 pour les espèces pionnières de recolonisation des tourbières après exploitation et pour la tourbe nue a mis en évidence un niveau de nappe critique compris entre -0.3 et -0.4 m avec une augmentation nette de la respiration de la tourbe nue, devenant alors une source importante de carbone.
Avec les effets imbriqués entre respiration de la tourbe et celle des espèces végétales clés, à ce niveau de nappe bas, même avec une bonne adaptation de la végétation (cas des plantes vasculaires) le système reste source de carbone, encore plus pour l'espèce la moins bien adaptée, les sphaignes.

6 Conclusions et perspectives

6.1 Végétation et flux de carbone

Les deux stations en cours de régénération choisies et étudiées sont nettement différentes comme l'a confirmé l'analyse de la diversité de la végétation. Celle-ci met l'accent sur la station avancée avec une richesse spécifique et une diversité de la végétation plus élevée. Par rapport à la station récente, elle a moitié moins de plantes vasculaires au maximum de végétation et quatre fois plus de bryophytes – majoritairement des sphaignes –.
L'indice de végétation étant l'un des facteurs clés influençant à la fois la respiration de l'écosystème et la photosynthèse brute, cette différence se ressent nettement au niveau des flux de carbone. La respiration de l'écosystème et la photosynthèse brute sont en effet supérieures tant au niveau des flux instantanés que de la somme des flux annuels pour la régénération avancée mais la compensation de ces deux flux opposés plus élevés se traduit par une différence atténuée pour les échanges nets de l'écosystème et pour le bilan de carbone.
Par ailleurs, la principale différence entre les embases d'une même station est la variabilité de l'indice de végétation, qui se répercute sur la variabilité des bilans entre les embases au sein d'une station.
L'indice de végétation est supérieur en 2005 par rapport à 2004 et a un impact net avec l'augmentation des flux et du bilan, ceci de façon plus marquée sur la régénération récente. En effet, la hausse de l'indice de végétation entre les deux années est principalement liée à une augmentation de la surface foliaire photosynthétisante des plantes vasculaires.

Les mesures effectuées *in situ* sur les stations en régénération au début de l'été 2005, lors de la chute du niveau de la nappe à des niveaux particulièrement bas a engendré une baisse nette de la photosynthèse brute à lumière saturante liée à la forte dessiccation des bryophytes, ce phénomène ayant un impact plus important sur la station avancée que sur la récente de part la composition de l'indice de végétation.
Un effet protecteur de la végétation atténuant l'élévation de température de la tourbe et son effet sur la respiration de la tourbe a été observé sur les creuses à nappe basse avec une respiration légèrement plus faible sur les pots avec végétation.

L'indice de végétation est aussi mis en lien avec les flux de méthane. Pour cette partie bien spécifique du bilan de carbone, les flux de méthane augmentent avec la proportion de plantes vasculaires, constat effectué sur notre site avec la modélisation empirique de ces flux sur les stations B et C en fonction de l'IF et aussi retrouvé dans de nombreuses autres études de ces flux de méthane sur les tourbières (Mikkelä *et al.*, 1995, Shannon *et al.*, 1996, Saarnio *et al.*, 1997, Bellisario *et al.*, 1999, Öquist et Svensson, 2002, Marinier *et al.*, 2004). Si les flux de méthane sont faibles sur l'ensemble des stations, ils le sont plus pour la régénération avancée,

ayant nettement moins de plantes vasculaires par rapport à la régénération récente et au sein de cette régénération avancée, ces flux de méthane sont le plus élevés au niveau de l'embase avec IF le plus fort et le plus bas au niveau de l'embase avec IF le plus faible.

6.2 Bilan de carbone

Le suivi, sur deux saisons complètes de végétation, des flux de carbone et des différents facteurs biotiques et abiotiques a permis tout d'abord d'isoler les facteurs clés régissant les flux de CO_2, lumière, température de l'air et indice de végétation pour la photosynthèse brute, et température de l'air et indice de végétation pour la respiration de l'écosystème et niveau de la nappe pour la station sans végétation. Pour les flux de CH_4, il s'agit principalement de l'indice foliaire des plantes vasculaires ou du niveau de la nappe sur la tourbe nue. Cette première étape a permis la construction d'un modèle empirique permettant ensuite de simuler les flux sur l'année et d'obtenir ainsi un bilan de carbone pour deux années pour les trois stations étudiées.
Dans l'ensemble, les flux de méthane sont faibles bien qu'ils deviennent moins négligeables – en raison du pouvoir radiatif global élevé de ce gaz – lorsqu'ils sont convertis en équivalent carbone, mais ils ne modifient cependant pas de façon conséquente les tendances du bilan de carbone.

La station de tourbe nue est sur les deux années une source de carbone. Cependant les flux de CO_2 tout comme ceux de CH_4 sont peu élevés et le bilan annuel de cette station est une faible source de carbone. Pour les flux de CO_2, la remontée artificielle du niveau de la nappe en cours d'été 2004 a provoqué une baisse de la respiration de l'écosystème montrant le lien entre respiration et niveau de nappe. Ce processus transparaît avec l'augmentation nette de la respiration des pots de tourbe nue dans les creuses au niveau de nappe bas, avec une valeur de respiration particulièrement forte lorsque la nappe atteint -0.3 à -0.4 m. Ce phénomène a été souligné dans d'autres études (Silvola *et al.*, 1996, Tuittila *et al.*, 1999, Waddington *et al.*, 2002) et il témoigne de l'importance d'un niveau de nappe haut qui conduit à des zones de tourbe nue faibles sources de CO_2 et doublement avantageux car il peut être propice à un retour d'une végétation typique des tourbières.
Ceci pourrait être atténué par la production de méthane, mais dans le cas de notre site, ces flux de méthane sont très faibles sur la station de tourbe nue et tendent à augmenter avec la baisse du niveau de la nappe, ce qui se doit toutefois d'être nuancé car concomitant avec une augmentation de la température qui peut aussi entraîner une augmentation de la production de méthane.
Le suivi du CH_4 et CO_2 dissous dans l'eau le long des profils de tourbe a été effectué sur deux années sur les mêmes stations de la tourbière " Sur les Seignes " et apporteront des informations complémentaires à l'étude présentée ici des flux de ces mêmes gaz en surface.

Les deux stations en cours de régénération sont nettement des puits de carbone, légèrement plus faible pour la récente que l'avancée. Si la situation géographique particulière du site du Russey – plus au sud et ou avec un climat moins continental que la majeure partie des tourbières sur lesquelles des bilans de carbone ont été reconstruits – n'influence pas spécifiquement les processus fondamentaux de fonctionnement de l'écosystème, elle a permis cependant la mise en évidence d'une capacité de puits de carbone assez forte pour un site en cours de régénération comparativement avec les bilans d'écosystèmes du même type mais plus nordiques. La saison de végétation est en effet plus longue, avec une période de couverture neigeuse nettement plus courte.

Les différences ainsi mises en évidence à plusieurs reprises ou sous différents aspects au cours de cette thèse indiquent que si les bilans de carbone entre les deux stades de régénération ont des valeurs assez peu éloignés en considérant la variabilité intra-site, ils ne sont pas régis par les mêmes processus prépondérants et pourront réagir différemment en fonction des aléas climatiques liés notamment aux changements dus à l'élévation de la teneur atmosphérique des gaz à effet de serre. Ainsi, la régénération récente avec plus de plantes vasculaires et peu de bryophytes est moins touchée par une forte sécheresse dont l'impact se ressent surtout sur les bryophytes. Au cours d'une année sèche, elle pourrait donc plus facilement garder sa capacité de puits de carbone que la régénération avancée. Cependant, la simulation artificielle d'une sécheresse plus longue indique que la respiration augmenterait plus sur cette station que sur l'autre. Ainsi, c'est au niveau d'une embase de la régénération avancée avec une végétation composite que la sécheresse simulée a le moins d'impact. En revanche, pour des années sans sécheresse notoire, la présence forte de vasculaires induit des flux de méthane plus élevés et le bilan, au niveau des gaz à effet de serre pourrait s'en ressentir.
L'importance de la diversité et de la présence tant de bryophytes que de plantes vasculaires, permettrait de limiter l'impact de périodes sèches sur les bryophytes avec un effet ajouté d'ombrage et de protection des vasculaires sur les bryophytes, en limitant toutefois les dégagements de méthane par le contrôle de la quantité de vasculaires.

L'établissement du bilan de carbone de ce site a nécessité une première année de suivi particulièrement intensif tant pour les flux de carbone que pour les facteurs biotiques et abiotiques et il a ensuite pu être allégé la deuxième année. Cette acquisition des connaissances tant des particularités du site – par exemple avec l'importance du suivi de la dessiccation des bryophytes – que des facteurs clés de contrôle des flux de carbone, pourrait permettre l'établissement de bilans de carbone plus aisément sur des sites proches géographiquement. En effet, si le modèle empirique est spécifique au site, il pourrait servir de base pour d'autres sites en régénération, à des stades différents de part son adaptation à la variabilité intra et inter station.
Ainsi, les modèles empiriques des flux de CO_2 et CH_4 et les bilans de carbone vont pouvoir être comparés avec les sites en régénération d'Ecosse et de Finlande et avec un site du même massif du Jura en Suisse. La comparaison avec ce dernier site a un intérêt particulier de part

sa proximité tant au niveau de sa situation géographique qu'au niveau des caractéristiques de la tourbière et des stades de régénération intermédiaires à ceux de notre site avec la présence d'une végétation mixte de plantes vasculaires et de bryophytes comparable avec une domination d'*Eriophorum vaginatum* et de *Sphagnum*.

De plus, des outils de mesure et d'appréciation de certains facteurs clés dans le modèle des flux de carbone ont été mis au point, testés et utilisés. Ainsi, l'indice de dessiccation et l'indice de végétation, prenant en compte la végétation composite des stations, particularité répandue sur les tourbières qui plus est en cours de régénération avec une végétation répartie en mosaïque fine peuvent être réutilisés et adaptés à d'autres sites.

6.3 Compartimentation des flux

La variation interannuelle des flux de carbone et du bilan comme les analyses complémentaires avec les mesures de la discrimination isotopique du ^{13}C de la respiration des stations et des différents compartiments de stockages du carbone et les mesures expérimentales sur les creuses avec le contrôle du niveau de nappe et son impact sur trois espèces clés de régénération ont permis d'isoler les différences de processus majoritaires de régulation des flux entre les stations. Ces différences pourraient avoir une répercussion avec les modifications climatiques attendues dans les prochaines années en raison de l'augmentation de la teneur atmosphérique en gaz à effet de serre.

Le $\delta^{13}C$ plus négatif au niveau de la respiration de la station avancée indique une respiration de l'écosystème provenant plus de la végétation que du matériel ancien – plus riche en ^{13}C – comparativement à la proportion entre ces respirations au niveau de la régénération récente dont le $\delta^{13}C$ est moins négatif. Cette contribution de la tourbe nue à la respiration des écosystèmes en régénération apparaît donc comme différente entre les stations.
De plus, ce constat mis en évidence avec l'analyse isotopique du CO_2 respiré *in situ* est étayé par les mesures expérimentales sur les creuses, avec l'importance soulignée dans ce contexte de la part de la respiration de la tourbe nue dans la capacité de puits de carbone de l'écosystème, régulée en particulier par le niveau de la nappe quand celui-ci atteint la profondeur de -0.3 et -0.4 m (Tuittila *et al.*, 1999).

Des mesures de la discrimination isotopique du ^{13}C du CO_2 et du CH_4 sur d'autres sites et sur des profils de tourbe au laboratoire en jouant sur les conditions d'anaérobiose tout comme les analyses effectuées sur les profils de tourbe des pots des creuses et le suivi de la décomposition des litières enrichies en ^{13}C pourraient apporter des avancées sur les points encore non élucidés et mis à jour au cours de ce travail.
De plus, la compréhension des processus biochimiques de la dégradation de la matière organique et de la structure des communautés microbiennes a été appréhendée à d'autres

échelles et avec d'autres approches, moléculaires, microscopiques grâce aux analyses réalisées par les différentes équipes de RECIPE sur les carottes des profils de tourbe prélevées sur l'ensemble des sites.

L'ensemble des travaux effectués au cours de cette thèse et présentés ici ont permis de confirmer et d'enrichir les conclusions partielles de chacun de ces points et de souligner des facteurs clés des flux de carbone. D'autre part, ils ont permis pour ce site, de conforter des points communs présentés dans de nombreuses autres études de flux de carbone de tourbières plus nordiques et d'en isoler des particularités.
Les applications de ces conclusions à la gestion de tourbières à restaurer après exploitation seraient, comme d'autres études le préconisent déjà, de maintenir un niveau de nappe haut pour diminuer la source de carbone et faciliter le retour de la végétation. De plus, développer un couvert protecteur dense pourrait amoindrir la respiration de la tourbe. Favoriser la diversité de la végétation avec une végétation composite, mixte de plantes vasculaires et de bryophytes protègerait les bryophytes de la dessiccation, tout en veillant à limiter la quantité de ces plantes vasculaires afin de ne pas trop augmenter les flux de méthane.

7 Bibliographie

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 (3): 423-431.

Alm J., Schulman L., Walden J., Nykanen H., Pertti J., Martikainen P. J. et Silvola J. 1999. Carbon balance of a boreal bog during a year with an exceptionally dry summer. *Ecology* 80 (1): 161-174.

Aragno M., Gobat J.-M. et Matthey W. 1998. *Le sol vivant : base de pédologie - Biologie des sols.* Lausanne, 519 p.

Aurela M., Laurila T. et Tuovinen J. P. 2001a. Seasonal CO_2 balances of a subarctic mire. *Journal of Geophysical Research Atmospheres* 106 (D2): 1623-1637.

Aurela M., Tuovinen J. P. et Laurila T. 2001b. Net CO_2 exchange of a subarctic mountain birch ecosystem. *Theoretical and Applied Climatology* 70 (1-4): 135-148.

Aurela M., Laurila T. et Tuovinen J. P. 2002. Annual CO_2 balance of a subartic fen in northern Europe: Importance of the wintertime efflux. *Journal of Geophysical Research* 107 (17): 1-11.

Aurela M., Laurila T. et Tuovinen J. P. 2004. The timing of snow melt controls the annual CO_2 balance in a subartic fen. *Geophysical Research Letters* 31 (L16119): 1-4.

Balesdent J. 1991. Estimation du renouvellement du carbone des sols par mesure isotopique ^{13}C : Précision, risque de biais. *Cah. Orstom, sér. Pédol.* XXVI (4): 315-326.

Barthélémy F. 1999. *Mémento roches et minéraux industriels : La tourbe et les tourbières*. Rapport BRGM R 40890, 1-159 p.

Belkovsky V. I. et Reshetnik A. P. 1981. Dynamics of CO_2 liberation from peat soil under various uses. *Soviet Soil Science* 6: 57-61.

Bellisario L. M., Bubier J. L., Moore T. R. et Chanton J. P. 1999. Controls on CH_4 emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles* 13 (1): 81-91.

Bortoluzzi E. 2002. *Relations entre végétation et flux de carbone dans les stades initiaux de la régénération d'une tourbière exploitée.* Mémoire de Master. Université de Franche-Comté, Besançon.

Bowling D., McDowell N., Bond B., Law B. et Ehleringer J. 2002. ^{13}C content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. *Oecologia* 131 (1): 113-124.

Bowling D. R., Pataki D. E. et Ehleringer J. R. 2003. Critical evaluation of micrometeorological methods for measuring ecosystem-atmosphere isotopic exchange of CO_2. *Agricultural and Forest Meteorology* 116 (3-4): 159-179.

Bubier J., Crill P. M., Moore T., Savage K. et Varner R. K. 1998. Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO_2 exchange in a boreal peatland complex. *Global Biogeochemical Cycles* 12 (4): 703-714.

Bubier J., Crill P. M., Mosedale A., Frolking S. et Linder E. 2003. Peatland responses to varying interannual moisture conditions as measured by automatic CO_2 chambers. *Global Biogeochemical Cycles* 17 (2): 1-15.

Bubier J. L., Frolking S., Crill P. M. et Linder E. 1999. Net ecosystem productivity and its uncertainty in a diverse boreal peatland. *Journal of Geophysical Research* 104 (22): 27,683-627,692.

Buttler A., Dinel H., Lévesque M. et Mathur S. P. 1991. The relation between movement of subsurface water and gaseous methane in a basin bog with a novel instrument. *Canadian Journal of Soil Science* 71 (89-77).

Buttler A., Dinel H. et Lévesque P. E. M. 1994. Effects of physical, chemical and botanical characteristics of peat on carbon gas fluxes. *Soil Science* 158 (5): 365-374.

Buttler A., Grosvernier P. et Matthey Y. 1998a. A new sampler for extracting undisturbed surface peat cores for growth pot experiments. *New Phytologist* 140: 355-360.

Buttler A., Grosvernier P. et Matthey Y. 1998b. Development of *Sphagnum fallax* diaspores on bare peat with implications for the restoration of cut-over bogs. *Journal of Applied Ecology* 35: 800-810.

Chanton J. P. et Dacey J. W. H. 1991. Effect on vegetation on methane flux, reservoirs, and carbon isotopic composition. *In*: Sharkey T. D., Holland E. A. et Mooney H. A., (éds). *Trace gas emissions by plants*. San Diego: Academic, 65-92.

Chapman, S. J. 2006. www.macaulay.ac.uk/RECIPE/.site consulté le 27 06 06.

Chapman S. J., Buttler A., Francez A. J., Laggoun-Défarge F., Vasander H., Schloter M., Combe J., Grosvernier P., Harms H., Epron D., Gilbert D. et Mitchell E. A. D. 2003. Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance: a conflict between economy and ecology. *Frontiers in Ecology* 1 (10): 525-532.

Charman D. J. 2002. *Peatlands and environmental change*. Chichester: John Wiley & Sons, 301 p.

Christensen T. R., Panikov N., Mastepanov M., Joabsson A., Stewart A., Oquist M., Sommerkorn M., Reynaud S. et Svensson B. 2003. Biotic controls on CO_2 and CH_4 exchange in wetlands - a closed environment study. *Biogeochemistry* 64: 337-354.

Clymo R. S. 1970. The growth of *Sphagnum*: methods of measurement. *Journal of Ecology* 58 (13-49).

Collin P. et Lacroix P. 2003. Les tourbières de Franche-Comté. *L'écho des tourbières* 8: 2-8.

Comont L., Laggoun-Défarge F. et Disnar J. R. 2006. Evolution of organic matter indicators in response to major environmental changes : the case of a formerly cutover peatbog (Le Russey, Jura Mountains, France). *Organic Geochemistry* sous presse.

Dansgaard W., Johnsen S. J., Clausen H. B., Dahl-Jensen D., Gundestrup N. S., Hammer C. U., Hvidberg C. S., Steffensen J. P., Sveinbjörnsdottir A. E., Jouzel J. et Bond G. C. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-Kyr ice-core record. *Nature* 364: 218-220.

Daulat W. E. et Clymo R. S. 1998. Effects of temperature and watertable on the efflux of methane from peatland surface cores. *Atmospheric Environment* 32 (19): 3207-3218.

Dupieux N. 1998. *La gestion conservatoire des tourbières de France. Premiers éléments scientifiques et techniques*. Orléans, 244 p.

Duranceau M. 2000. *Discrimination isotopique du carbone ($^{13}C/^{12}C$) chez les plantes C_3 lors de la respiration à l'obscurité dans différentes conditions d'environnement*. Thèse de Doctorat. Université d'Orsay, Paris.

Duranceau M., Ghashghaie J. et Brugnoli E. 2001. Carbon isotope discrimination during photosynthesis and dark respiration in intact leaves of *Nicotiana sylvestris*: comparisons between wild type and mitochondrial mutant plants. *Aus J Plant Physiology* 28: 65-71.

Ekblad A. et Högberg P. 2001. Natural abundance of ^{13}C in CO_2 respired from forest soils reveals speed of link between tree photosynthesis and root respiration. *Oecologia* 127: 305-308.

Ekblad A., Boström B., Holm A. et Comstedt D. 2005. Forest soil respiration rate and $\delta^{13}C$ is regulated by recent above ground weather conditions. *Oecologia* 143: 136-142.

Epron D., Ngao J. et Granier A. 2004. Interannual variation of soil respiration in a beech forest ecosystem over a six-year study. *Annales For Science* 61: 1-7.
Falge E., Baldocchi D., Olson R., Anthoni P., Aubinet M., Bernhofer C., Burba G., Ceulemans R., Clement R. et Dolman H. 2001. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 107 (1): 43-69.
Farquhar G. D., von Caemmerer S. et Berry J. A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta* 149: 78-90.
Farquhar G. D. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Physiological Plant Molecular Biology* 40: 503-537.
Fessenden J. E. et Ehleringer J. R. 2003. Temporal variation in δ13C of ecosystem respiration in the Pacific Northwest: links to moisture stress. *Oecologia* 136 (1): 129-136.
Francez A. J. 2000. La dynamique du carbone dans les tourbières à *Sphagnum*, de la sphaigne à l'effet de serre. *Année Biologique* 39: 205-270.
Francez A. J., Gogo S. et Josselin N. 2000. Distribution of potential CO_2 and CH_4 productions, denitrification and microbial biomass C and N in the profile of a restored peatland in Brittany (France). *European Journal of Soil Biology* 36 (3-4): 161-168.
Fraser C. J. D., Roulet N. et Moore T. 2001. Hydrology and dissolved organic carbon biogeochemistry in an ombrotrophic bog. *Hydrological Processes* 15: 3151-3166.
Frolking S., Roulet N., Moore T., Lafleur P., Bubier J. L. et Crill P. M. 2002. Modeling seasonal to annual carbon balance of Mer Bleue Bog, Ontario, Canada. *Global Biogeochemical Cycles* 16 (3): 1-21.
Games L. et Hayes J. M. 1976. On the mechanisms of CO_2 and CH_4 production in natural anaerobic environments. *In*: Nriagu J. O., (éd) *Environmental Biogeochemistry*, 51-73.
Gillet F. 2004. *Guide d'utilisation de Phytobase 7, base de données phytosociologiques*. Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, Neuchâtel, 35 p.
Girard M., Lavoie C. et Theriault M. 2002. The regeneration of a highly disturbed ecosystem: A mined peatland in southern Quebec. *Ecosystems* 5 (3): 274-288.
Glatzel S., Basiliko N. et Moore T. 2004. Carbon dioxide and methane production potentials of peats from natural, harvested and restored sites, Eastern Québec, Canada. *Wetlands* 24 (2): 261-267.
Goodwillie R. 1980. *Les tourbières en Europe*. Comité européen pour la sauvegarde de la nature et des ressources naturelles. Conseil de l'Europe, 82 p.
Gorham E. 1991. Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* 1 (2): 182-195.
Gorham E. et Rochefort L. 2003. Peatlands restoration: a brief assessment with special reference to *Sphagnum* bogs. *Wetlands Ecology and Management* 11: 109-119.
Groeneveld E. V. G. et Rochefort L. 2005. *Polytrichum strictum* as a solution to frost heaving in disturbed ecosystems: a case study with milled peatlands. *Restoration Ecology* 13 (1): 74-82.
Grosvernier P., Matthey Y. et Buttler A. 1995. Microclimate and Physical Properties of Peat: New Clues to the Understanding of Bog Restoration Processes. *In*: Wheeler B. D., Shaw S. C., Fotj W. J. et Robertson R. A., (éds). *Restoration of Temperate Wetlands*. London: John Wiley & Sons, 435-450.
Grosvernier P., Matthey Y. et Buttler A. 1997. Growth potential of three *Sphagnum* species in relation to water table level and peat properties with implications for their restoration in cut-over bogs. *Journal of Applied Ecology* 34: 471-483.
Gu B., Schelske C. L. et Hodell D. A. 2004. Extreme ^{13}C enrichments in a shallow hypereutrophic lake: Implications for carbon cycling. *Limnology Oceanography* 49 (4): 1152-1159.

Haapanala, S., Rinne, J., Pystynen, K. H., Hellén, H., Hakola, H., et Riutta, T. 2006. Measurements of hydrocarbon emissions from a boreal fen using the REA technique. *Biogeosciences* 3 : 103-112.

Hanson P. J., Edwards N. T., Garten C. T. et Andrews J. A. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48 (1): 115-146.

Hornibrook E. R. C., Longstaffe F. J., Fyfe W. S. et Bloom Y. 2000. Carbon-isotope ratios and carbon, nitrogen and sulfur abundances in flora and soil organic matter from a temperate-zone bog and marsh. *Geochemical Journal* 34: 237-245.

Jancovici, J.M. 2006. www.manicore.com/documentation/serre/gaz.html. Site consulté le 10 03 06.

Johnson L. C., Shaver G. R., Cades D. H., Rastetter E., Nadelhoffer K., Giblin A., Laundre J. A. et Stanley A. 2000. Plant carbon-nutrient interactions control CO_2 exchange in Alaskan wet sedge tundra ecosystems. *Ecology* 81: 453-469.

Jouzel J. et Debroise A. 2004. *Le climat : jeu dangereux*. Paris: Dunod, 205 p.

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. *Functional Plant Biology* 31: 275-283.

Kandel R. et Fouquart Y. 1992. Le bilan radiatif de la terre. *La Recherche* 23 (241): 316-324.

Keeling C. D. 1958. The concentration and isotopic abundances of atmospheric carbon dioxide in rural areas. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 13: 322-334.

Knohl A., Werner R. A., Brand W. A. et Buchmann N. 2005. Short-term variations in $d^{13}C$ of ecosystem respiration reveals link between assimilation and respiration in a deciduous forest. *Oecologia* 142: 70-82.

Komulainen V. M., Tuittila E. S., Vasander H. et Laine J. 1999. Restoration of drained peatlands in southern Finland: initial effects on vegetation change and CO_2 balance. *Journal of Applied Ecology* 36: 634-648.

Kortelainen P., Saukkonen S. et Mattson T. 1997. Leaching of nitrogen from forested catchments in Finland. *Global Biogeochemical Cycles* 11: 627-638.

Lachance D. et Lavoie C. 2004. Vegetation of Sphagnum bogs in highly disturbed landscapes: relative influence of abiotic and anthropogenic factors. *Applied Vegetation Science* 7: 188-192.

Lacroix, P. 1999. *Tourbière " Sur les Seignes " (Frambouhans-Les Ecorces (25)), Plan de gestion quinquennal 1999-2003*. Espace Naturel Comtois, Doubs Nature Environnement, BASF Horticulture et Jardin S.A., 47 p.

Lacroix, P. 1998. *Plan d'action régional en faveur des tourbières de Franche-Comté. Volume 2*, Conservatoire des Espaces Naturels de Franche Comté, Besançon, 77 p.

Lacroix, P. 1997. *Plan d'action régional en faveur des tourbières de Franche-Comté. Volume 1*, Conservatoire des Espaces Naturels de Franche Comté, Besançon, 77 p.

Lafleur P., Roulet N., Bubier J., Frolking S. et Moore T. R. 2003. Interannual variability in the peatland-atmosphere carbon dioxide exchange at an ombrotrophic bog. *Global Biogeochemical Cycles* 17 (2): 5-1, 5-13.

Lafleur P. M., Roulet N. T. et Admiral S. W. 2001. Annual cycle of CO_2 exchange at a bog peatland. *Journal of Geophysical Research Atmospheres* 106 (D3): 3071-3081.

Lafleur P. M., Moore T. R., Roulet N. T. et Frolking S. 2005. Ecosystem respiration in a cool temperate bog depends on peat temperature but not water table. *Ecosystems* 8 (6): 619-629.

Landolt E. 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Zürich, 208 p.

LaRose S., Price J. et Rochefort L. 1997. Rewetting of a cutover peatland: hydrologic assessment. *Wetlands* 17 (3): 416-423.

Laurila T., Soegaard H., Lloyd C. R., Aurela M., Tuovinen J. P. et Nordstroem C. 2001. Seasonal variations of net CO_2 exchange in European Arctic ecosystems. *Theoretical and Applied Climatology* 70 (1-4): 183-201.

Leroux M. 2004. *La dynamique du temps et du climat*. Paris: Dunod, 362 p.

Lloyd J. et Taylor J. A. 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology* 8: 315-323.

Lohila A., Aurela M., Tuovinen J. P. et Laurila T. 2004. Annual CO_2 exchange of a peat field growing spring barley or perennial forage grass. *Journal of Geophysical Research* 109 (D18116): 1-13.

Long S. P. et Hallgren J. E. 1986. *Measurement of CO_2 assimilation by plants in the field and in the laboratory*. Oxford: Pergamon, 62-94 p.

Longdoz B. 2002. *Bilans de carbone, d'énergie et d'eau dans l'écosystème forestier du Grand Bois de Vielsalm*. Thèse de doctorat. Université de Liège.

Manneville O., Vergne V. et Villepoux O. 1999. *Le monde des tourbières et des marais. France, Suisse, Belgique et Luxembourg*. Lausanne-Paris: Delachaux et Niestlé, 320 p.

Marinier M., Glatzel S. et Moore T. 2004. The role of cotton-grass (*Eriophorum vaginatum)* in the exchange of CO_2 and CH_4 at two restored peatlands, eastern Canada. *Ecoscience* 11 (2): 141-149.

Marino B. D. et Mc Elroy M. B. 1991. Isotopic composition of atmospheric CO_2 inferred from carbon in C_4 plant cellulose. *Nature* 349: 127-131.

Mariotti A. 1991. Le carbone 13 en abondance naturelle, traceur de la dynamique de la matière organique des sols et de l'évolution des paléoenvironnements continentaux. *Cah. Orstom, sér. Pédol.* XXVI (4): 299-313.

Martikainen P. J., Nykanen H., Crill P. M. et Silvola J. 1993. Effect of a lowered water table on nitrous oxide fluxes from northern peatlands. *Nature* 366: 51-53.

Masing V., Svirezhev Y. M., Loffler H. et Patten B. C. 1990. Wetlands in the biosphere. *In*: Patten B. C., (éd) *Wetlands and shallow continental water bodies*. The Hague, Netherlands: SPB, 313-344.

McKenzie C., Schiff S., Aravena R., Kelly C. et St. Louis V. 1998. Effect of temperature on production of CH_4 and CO_2 from peat in a natural and flooded boreal forest wetland. *Climatic Change* 40 (2): 247-266.

McNeil P. et Waddington J. M. 2003. Moisture controls on Sphagnum growth and CO_2 exchange on a cutover bog. *Journal of Applied Ecology* 40: 354-367.

Mikkelä C., Sundh I., Svensson B. et Nilsson M. 1995. Diurnal variation in methane emission in relation to water table, soil temperature, climate and vegetation cover in a Swedish acid mire. *Biogeochemistry* 28 (2): 93-114.

Moncorgé, S., Moreau, C. et Collin, P. 2004. *Tourbière " Sur les Seignes " (Frambouhans-Les Ecorces (25)), compte-rendu des travaux de réhabilitation réalisés en 2003, mise en place du suivi scientifique*. Espace Naturel Comtois, Besançon, 16 p.

Moore P. D. 2002. The future of cool temperate bogs. *Environmental Conservation* 29 (1): 3-20.

Moore T. R. et Dalva M. 1993. The influence of temperature and water table level position on carbon dioxide and methane emissions from laboratory columns of peatland soils. *Journal of Soil Science* 44: 651-664.

Moore T. R., Bubier J., Frolking S., Lafleur P. et Roulet N. 2002. Plant biomass and production and CO_2 exchange in an ombrotrophic bog. *Journal of Ecology* 90: 25-36.

Morrissey L. A. et Livingston G. P. 1992. Methane emission from Alaska arctic tundra : an assessment of local spatial variability. *Journal of Geophysical Research* 97 (16): 661-670.

Ngao J., Epron D., Brechet C. et Granier A. 2005. Estimating the contribution of leaf litter decomposition to soil CO_2 efflux in a beech forest using ^{13}C-depleted litter. *Global Change Biology* 11: 1768-1776.

Novak M., Buzek F. et Adanova M. 1999. Vertical trends in $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, $\delta^{34}S$ ratios in bulk *Sphagnum* peat. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1343-1346.

Nykänen H., Alm J., Silvola J., Tolonen K. et Martikainen P. J. 1998. Methane fluxes on boreal peatlands of different fertility and the effect of long-term experimental lowering of the water table on flux rates. *Global Biogeochemical Cycles* 12 (1): 53-69.

Öquist M. G. et Svensson B. H. 2002. Vascular plants as regulators of methane emissions from a subarctic mire ecosystem. *Journal of Geophysical Research* 107 (D21): 1-10.

Pate J. et Arthur D. 1998. $\delta^{13}C$ analysis of phloem sap carbon: novel means of evaluating seasonal water stress and interpreting carbon isotope signatures of foliage and trunk wood of *Eucalyptus globulus*. *Oecologia* 117 (3): 301-311.

Petit M. 2003. *Qu'est-ce que l'effet de serre ? Ses conséquences sur l'avenir du climat*. Paris: Vuibert, 124 p.

Poulin M., Rochefort L., Quinty F. et Lavoie C. 2005. Spontaneous revegetation of mined peatlands in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany* 83: 539-557.

Price J., Heathwaite A. L. et Baird A. J. 2003. Hydrological processes in abandoned and restored peatlands: an overview of management approaches. *Wetlands Ecology and Management* 11: 65-83.

Proctor C. 1992. Stable carbon isotope discrimination measurements in *Sphagnum* and other bryophytes. *Journal of Bryology* 17: 193-202.

Quinty F. et Rochefort L. 1997. Plant reintroduction on a harvested peat bog. *In Northern forested wetlands : ecology and management*: CRC press, Inc., 133-144.

Rice S. K. et Giles L. 1996. The influence of water content and leaf anatomy on carbon isotope discrimination and photosynthesis in *Sphagnum*. *Plant Cell and Environment* 19: 118-124.

Rochefort L. 2000. New frontiers in bryology and lichenology - *Sphagnum* - A keystone genus in habitat restoration. *Bryologist* 103 (3): 503-508.

Rochette P., Flanagan L. B. et E.G. G. 1999. Separating soil respiration into plant and soil components using analyses of the natural abundance. *Soil Science Society of America Journal* 63: 1207-1213.

Saarnio S., Alm J., Silvola J., Lohila A., Nykanen H. et Martikainen P. J. 1997. Seasonal variation in CH_4 emissions and production and oxidation potentials at microsites on an oligotrophic pine fen. *Oecologia* 110 (3): 414-422.

Schipperges B. et Rydin H. 1998. Response of photosynthesis of *Sphagnum* species from contrasting microhabitats to tissue water content and repeated dessiccation. *New Phytologist* 140: 677-684.

Schouwenaars J. M. 1988. The impact of water management upon groundwater fluctuations in a disturbed bog relict. *Agricultural Water Management* 14 (1-4): 439-449.

Sennes V. 2003. *Les tourbières de l'Europe de l'Ouest*. Mémoire de Master. Université Michel de Montaigne, Bordeaux.

Shannon R. D., White A., Lawson C. S. et Gilmour B. S. 1996. Methane efflux from emergent vegetation in peatlands. *Journal of Ecology* 84: 239-246.

Silvola J. 1990. Combined effects of varying water content and CO_2 concentration on photosynthesis in *Sphagnum fuscum*. *Holarctic Ecology* 13: 224-228.

Silvola J., Alm J., Ahlholm U., Nykänen H. et Martikainen P. J. 1996. CO_2 fluxes from peat in boreal mires under varying temperature and moisture conditions. *Journal of Ecology* 84: 219-228.

Strack M., Waddington J. M. et Tuittila E. S. 2004. Effect of water table drawdown on northern peatland methane dynamics: Implications for climate change. *Global Biogeochemical Cycles* 18 (GB4003): 7p.
Strack M., Kellner E. et Waddington J. M. 2005. Dynamics of biogenic gas bubbles in peat and their effects on peatland biogeochemistry. *Global Biogeochemical Cycles* 19 (GB1003): 9p.
Svensson B. et Rosswall T. 1984. In situ methane production from acid peat in plant communities with different moisture regimes in a subartic mire. *Oikos* 43: 341-350.
Thomas K. L., Benstead J., Davies K. L. et Lloyd D. 1996. Role of wetland plants in the diurnal control of CH_4 and CO_2 fluxes in peat. *Soil Biology and Biochemistry* 28 (1): 17-23.
Titus J. E., Wagner D. J. et Stephens M. D. 1983. Contrasting water relations of photosynthesis for two *Sphagnum* mosses. *Ecology* 64 (5): 1109-1115.
Titus J. E. et Wagner D. J. 1984. Carbon balance for two *Sphagnum* mosses: water balance resolves a physiological paradox. *Ecology* 65 (6): 1765-1774.
Tuittila E. S., Komulainen V. M., Vasander H. et Laine J. 1999. Restored cut-away peatland as a sink for atmospheric CO_2. *Oecologia* 120 (4): 563-574.
Tuittila E. S., Vasander H. et Laine J. 2003. Success of re-introduced *Sphagnum* in cut-away peatland. *Boreal Environment Research* 8: 245-250.
Tuittila E. S., Vasander H. et Laine J. 2004. Sensitivity of C sequestration in reintroduced *Sphagnum* to water-level variation in a cutaway peatland. *Restoration Ecology* 12 (4): 483-493.
Waddington J. M. et McNeil P. 2002. Peat oxidation in an abandoned cutover peatland. *Canadian Journal of Soil Science*: 280-286.
Waddington J. M., Warner B.-G. et Kennedy G. W. 2002. Cutover peatlands: A persistent source of atmospheric CO_2. *Global Biogeochemical Cycles* 16 (1): 1-7.
Whiting G. J. et Chanton J. P. 1992. Plant-dependent CH_4 emission in a subarctic Canadian fen. *Global Biogeochemical Cycles* 6: 225-231.
Williams T. G. et Flanagan L. B. 1996. Effects of changes in water content on photosynthesis, transpiration and discrimination against $^{13}CO_2$ and $C^{18}O^{16}0$ in *Pleurozium* and *Sphagnum*. *Oecologia* 108: 38-46.
Wind Mulder H. L. et Vitt D. H. 2000. Comparisons of water and peat chemistries of a post-harvested and undisturbed peatland with relevance to restoration. *Wetlands* 20 (4): 616-628.
Yakir D. et Sternberg L. d. S. L. 2000. The use of stable isotopes to study ecosystem gas exchange. *Oecologia* 123 (3): 297-311.

8 Liste des figures et des tableaux

Figures

Figure 1-1 : Répartition et densité des tourbières au niveau mondial, modifié d'après Manneville (1999)..... 13

Figure 2-1 : (a) Situation de la région Franche Comté et de la tourbière à l'échelle de la France ; (b) position du complexe tourbeux du bassin du Russey (en vert) et de la tourbière " Sur Les Seignes " à l'échelle régionale ; (c) Vue d'ensemble de la tourbière avec le bas marais acide de ceinture (I) , la pessière sur tourbe (II), le haut marais mature, pineraie de pins à crochets (III) et la zone exploitée (en couleur), avec le secteur 1 (drainé avec arrachage des arbres et décapage partiel, vert), le secteur 2 (décapé sur plus de 50 cm, orange), le secteur 3 (exploité intégralement, 30 cm de tourbe restante, marron clair) et le secteur 4 (exploité jusqu'au gley, marron foncé) ; (d) détails de la zone exploitée avec la régénération avancée (station C, vert pâle), la régénération récente (station B, orange), la tourbe nue (station A, marron), la zone restaurée en 2003 (vert foncé) avec la localisation et les numéros des embases de mesures sur les trois stations. 24

Figure 3-1 : Variations des échanges nets de l'écosystème en fonction de la densité du flux de photons photosynthétiques (PPFD, µmol m-2 s-1) pour la station récente, embase 3 (rond noir vide, jour 141), embase 2 (rond gris vide, jour 240), pour la station avancée, embase 6 (rond gris plein, jour 117) et embase 5 (rond noir plein, jour 210). Chaque point est une mesure individuelle. 35

Figure 3-2 : Relation entre longueur de feuille (mm) et surface foliaire (mm²) pour (a) *Eriophorum angustifolium* (rond vide, n= 78) (b) *Eriophorum vaginatum* (rond plein, n= 73) (c) *Carex nigra* (triangle plein, n= 76). 40

Figure 3-3 : Relation entre longueur de feuille (mm) et masse sèche foliaire (mg) pour (a) *Eriophorum angustifolium* (rond vide, n= 78) (b) *Eriophorum vaginatum* (rond plein, n= 73) (c) *Carex nigra* (triangle plein, n= 76). 40

Figure 3-4 : Pour la saison de végétation de 2004, (a) Surface foliaire moyenne par feuille en mm² pour *E. angustifolium* (rond vide, traits tirés) pour *E. vaginatum* (ronds pleins, trait plein), (b) nombre de feuilles de *E. angustifolium* pour l'embase 3 de la station récente (rond vide, traits tirés) et pour l'embase 8 de la station avancée *E. vaginatum* (ronds pleins, trait plein) (c) Surface foliaire photosynthétisante modélisée, obtenue avec les équations 3 et 4, exprimée en $m^2\ m^{-2}$, pour l'embase 3 de la station récente *E. angustifolium* (traits tirés) et pour l'embase 8 de la station avancée *E. vaginatum* (trait plein). 41

Figure 3-5 : Concentration de méthane (en ppm) en fonction du temps (en heures) d'accumulation dans la chambre de mesure hermétique pour l'embase 9 de la station A (tourbe nue, carrés vides, trait pointillés) et pour l'embase 1 de la station B (régénération récente, ronds vides, traits tirés). 46

Figure 3-6 : Récapitulatif des matériels et méthodes mis en place pour établir le bilan de carbone des trois stades de régénérations étudiés. 48

Figure 3-7 : Suivi saisonnier (jours des années 2004 et 2005) (a) de la moyenne journalière (trait épais), du minimun (trait pointillé) et du maximum journalier (trait fin) de la température de l'air (T_A) en °C ; (b) des précipitations journalières (mm) ; (c) de la profondeur moyenne du niveau de la nappe ± écart-type (m) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein, n=4), station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés, n=4) et station A (tourbe nue, carrés vides et traits pointillés, n=3). 52

Figure 3-8 : Suivi saisonnier (jours des années 2004 et 2005) de (a) la température moyenne de la tourbe à 5 cm en °C ± écart-type; (b) la température moyenne de la tourbe à 10 cm en °C ± écart-type; (c) la température moyenne de la tourbe à 50 cm en °C ± écart-type pour : la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein, n=4), la station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés, n=4) et la station A (tourbe nue, carrés vides et traits pointillés, n=3). 53

Figure 3-9 : Suivi saisonnier (jours des années 2004 et 2005) (a) des valeurs moyennes de l'indice de dessiccation des bryophytes ± écart-type (DI, de 1 complètement desséché à 6 inondé) ; (b) des valeurs moyennes de l'indice foliaire ± écart-type (IF, m^2 m^{-2}) ; (c) des valeurs moyennes de l'indice des bryophytes ± écart-type (BI, densité relative) pour : la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein, n=4) et la station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés, n=4)..... 54

Figure 3-10 : Suivi saisonnier (jours de 2004 - 2005) des valeurs moyennes ± écart-type de (a) la respiration de l'écosystème (R_E), (b) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_{Nsat}) ; (c) photosynthèse brute à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, P_{Bsat}) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein, n=4), la station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés, n=4) et la station A (tourbe nue, carrés vides et traits pointillés, n=3). 55

Figure 3-11 : (a) Respiration de l'écosystème (R_E) et (b) de la photosynthèse brute à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, P_{Bsat}) en fonction de la température de l'air (T_A) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins et trait plein), la station B (régénération récente, ronds vides et trait tirés) et la station A (tourbe nue, carrés vides et traits pointillés). Les courbes représentent les meilleures réponses avec Eqn. 7 pour (a) et Eqn. 8 pour (b). Chaque point correspond à une valeur individuelle. (c) Les échanges nets de CO_2 de l'écosystème (EE_N) fonction de l'intensité lumineuse (PPFD) avec la fonction d'hyperbole rectangulaire pour la station C (régénération avancée, embase 5, jour 596, ronds pleins et trait plein). 59

Figure 3-12 : Résidus (a) de la respiration de l'écosystème prédite (R_E) pour la tourbe nue (station A, carrés vides, Eqn. 7) en fonction du niveau de la nappe (WT), (b) de la respiration de l'écosystème prédite (R_E) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins) et la station B (régénération récente, ronds vides) en fonction de l'indice de végétation (VI), (c) de la photosynthèse brute prédite à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, P_{Bsat}) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins) et la station B (régénération récente, ronds vides) en fonction de l'indice de végétation (VI)..... 60

Figure 3-13 : Valeurs prédites contre valeurs mesurées de (a) la respiration de l'écosystème (R_E, station A Eqn. 8 et stations B et C Eqn. 9) et (b) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_{Nsat}, stations B et C, Eqn. 12) et (c) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à intensité lumineuse (PPFD) variable (EE_N, stations B et C, Eqn. 13) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins) , la station B (régénération récente, ronds vides) et la station A (tourbe nue, carrés vides)..... 61

Figure 3-14 : Tendances saisonnières (années 2004 et 2005) avec les valeurs moyennes ± écart-type des flux de méthane (F_{CH4}) pour la station A (tourbe nue, carrés vides, n=3), la station B (régénération récente, ronds vides, n=4) et la station C (régénération avancée, ronds pleins, n=4). 67

Figure 3-15 : Flux de méthane (F_{CH4}) en fonction de la surface foliaire photosynthétisante (IF) pour la station C (régénération avancée, ronds pleins, trait plein) et pour la station B (régénération récente, ronds vides, traits tirés). Chaque point est une mesure individuelle. 68

Figure 3-16 : Flux de méthane (F_{CH4}) en fonction du niveau de la nappe (WT) pour la station A (tourbe nue, carrés vides, traits pointillés). Chaque point est une mesure individuelle. 69

Figure 3-17 : Simulation moyenne pour 2004 et 2005 des échanges nets de l'écosystème journalier de CO_2 (EE_N g C m^{-2} j^{-1}) pour la station C (régénération avancée, ronds noirs, trait plein épais noir, n=4), pour la station B (régénération récente, ronds gris, trait plein épais gris, n=4) et la station A (tourbe nue, carrés gris, trait gris pointillé, n=1 en 2004 et n=2 en 2005), de la respiration de

l'écosystème (R_E) pour la station C (régénération avancée, triangles noirs, trait plein fin noir, n=4), pour la station B (régénération récente, triangles gris, trait tirés fin gris, n=4) et de la photosynthèse brute de l'écosystème (P_B) pour la station C (régénération avancée, losanges noirs, trait plein fin noir, n=4), pour la station B (régénération récente, losanges gris, trait tiré fin gris, n=4)..... 75

Figure 3-18 : Simulation annuelle du bilan de carbone et de ses composantes en (g C m^{-2} an^{-1}) pour 2004 en noir et pour 2005 en gris, avec la photosynthèse brute (barres vides, valeurs positives), la respiration de l'écosystème (barres vides, valeurs négatives), les flux de méthane (barres à droite de R_E, valeurs négatives), le bilan de carbone (barres pleines) avec les embases B1, B2, B3, B4 pour la station B (régénération récente), les embases C1, C2, C3, C4 pour la station C (régénération avancée) et les embases A9 et A1 pour la station A (tourbe nue). 76

Figure 4-1 : Représentation graphique de la détermination du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré, à partir d'une augmentation de la concentratin en CO_2 dans la chambre de mesure, prélèvements de juillet 2005 (j 544), pour la station C (régénération avancée, embase 5, *a*= -24.83, R^2=0.99, ronds pleins, trait plein), pour la station A (tourbe nue, embase 11, *a*= -21.89, R^2=0.99, carrés vides, trait pointillés). 84

Figure 4-2 : Système de prélèvement du CO_2 respiré en circuit fermé *in situ* ou en incubation. Le système de prélèvement en plexiglas permet l'échantillonnage en maintenant le circuit fermé dans des tubes de verre de 10 ml. Les flèches indiquent le sens de circulation de l'air dans le circuit, modifié d'après (Ngao *et al.*, 2005)..... 85

Figure 4-3 : Suivi saisonnier (jours des années 2004 et 2005) de la moyenne du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré au niveau de l'écosystème ± écart-type, mesure effectuée *in situ*, pour la station C (régénération avancée, ronds pleins, j 184 n=2 puis n=4), pour la station B (régénération récente, ronds vides, j 184 n=2 puis n=4), pour la station A (tourbe nue, carrés vides, n=2 pour j 184 et 544 ; n=3 pour j 607). 87

Figure 5-1 : Représentation schématique d'une creuse avec l'emplacement des différentes séries de pots pour les trois niveaux de nappe, avec en marron les pots de tourbe nue, et les trois verts différents représentant chacun l'une des trois espèces végétales..... 94

Figure 5-2 : Evolution (moyenne sur les trois creuses) de la surface foliaire photosynthétisante totale (dm^2) pour les trois jours de mesures (j 534, 567, 609) pour les trois niveaux de nappe (losange noir plein =bas ; triangle noir plein=moyen ; rond noir plein=haut) (a) pour *Eriophorum angustifolium* et (b) pour *Eriophorum vaginatum*. 97

Figure 5-3 : Evolution (moyenne sur les trois creuses) pour les trois jours de mesures (j 534, 567, 609) des flux de CO_2, la respiration (R, µmol m^{-2} s^{-1}, en noir) sur la tourbe nue avec les deux niveaux de nappe (losange plein =bas ; rond plein=haut). 98

Figure 5-4 : Evolution (moyenne sur les trois creuses) pour les trois jours de mesures (j 534, 567, 609) des flux de CO_2 (F_{CO2}, µmol m^{-2} s^{-1}) la respiration (R, en noir), les échanges nets à lumière saturante (E_{Nsat}, PPFD>500 µmol m^{-2} s^{-1}) en gris avec les trois niveaux de nappe (losange plein =bas ; triangle plein=moyen ; rond plein=haut) (a) pour *Eriophorum angustifolium* (b) pour *Eriophorum vaginatum* Et (c) pour *Sphagnum fallax* (carrés pleins). 99

Figure 9-1 : Exemple de mesures des Flux de CO_2 enregistrées toutes les 10 s avec le CIRAS 1, stabilisation des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_{Nsat}, triangles pleins noirs, 3 min), flux moyennés de EE_{Nsat} (ronds vides noirs, 3 min, EE_{Nsat} = 2.28 µmol m^{-2} s^{-1}), obscurcissement de la chambre PPFD=0 µmol m^{-2} s^{-1}, stabilisation de la respiration de l'écosystème (R_E, triangles pleins gris, 2 min), flux moyennés de R_E (ronds vides gris, 3 min, R_E =-1.87 µmol m^{-2} s^{-1}) Exemple de l'embase 3, station B, jour 136. 120

Figure 9-2 : Vue d'ensemble des mesures de CO_2 *in situ* sur la station C (régénération avancée) avec l'analyseur de gaz infra-rouge (CIRAS1) (a) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_{Nsat}) ; (b) à l'obscurité, de la respiration de l'écosystème

(R_E), (c) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière non saturante avec l'ombrage artificiel avec le dispositif des cadres grilles (PPFD < 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_N). 121

Figure 9-3 : (a) Vue d'ensemble du dispositif de mesure *in situ* des flux de méthane sur la station B (régénération récente) et (b) chambre de mesure du méthane avec seringue, tube de prélèvement et batterie pour le ventilateur sur la station A (tourbe nue). 122

Figure 9-4 : Schéma récapitulatif des mesures effectuées sur le terrain pour le suivi des flux de carbone et des facteurs biotiques et abiotiques sur les deux saisons de mesures. 123

Figure 9-5 : Vue d'ensemble du dispositif de mesure de respiration in situ avec le système de prélèvement pour l'analyse du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré sur la station A (tourbe nue). 124

Figure 9-6 : (a) Vue d'ensemble d'une creuse avec la mesure des échanges nets de CO_2 à lumière saturante et (b) vue du dispositif de mesure des flux de CO_2 (respiration à l'obscurité) sur un pot 124

Tableaux

Tableau 1-I : Evolution des milieux tourbeux en Europe de l'ouest entre 1945 et 1980. Modifié d'après Goodwillie (1980). 16

Tableau 2-I : Espèces (nomenclature selon la base de données phytobase) relevées dans les stations C (régénération avancée) et B (régénération récente) avec leur appartenance phytosociologique, leurs valeur d'humidité (F), leur valeur de réaction (R) (Landolt 1977) et leur surface de recouvrement moyenne ± écart type (n= 4, avec surface d'un relevé de 100 dm²). 28

Tableau 2-II : Richesse spécifique et indice de Shannon moyens ± écart type pour 2004 et 2005 pour la station C (régénération avancée, n = 4) et la station B (régénération récente, n = 4). 29

Tableau 3-I: paramètres ajustés *a* et *b* et R^2 des équations 2 (a) surface foliaire (mm²) en fonction de la longueur de feuille (mm) et (b) masse sèche (mg) en fonction de la longueur de feuille (mm) pour les trois espèces majoritaires de plantes vasculaires présentes dans les embases. 42

Tableau 3-II : paramètres ajustés *a*, *b* et *c* et R^2 (a) de l'équation 3, surface foliaire moyenne (mm²) en fonction des jours de l'année 2004 et (b) de l'équation 4, nombre de feuilles par embase en fonction des jours de l'année 2004 pour *E. angustifolium* et *E. vaginatum*. 42

Tableau 3-III : Indice visuel de dessiccation des sphaignes avec la teneur en eau corespondante (moyenne ± écart-type, n=20). 44

Tableau 3-IV : (a) Erreurs quadratiques moyennes (rmse) et paramètres ajustés du modèle (± erreurs types) pour la respiration de l'écosystème (Eqn. 8 et 9) ajustée avec les données de R_E pour la tourbe nue (station A), la régénération récente (station B) et la régénération avancée (station C). (b) Erreurs quadratiques moyennes (rmse) et paramètres ajustés du modèle (± erreurs types) pour la photosynthèse brute à lumière saturante (P_{Bsat}) (Eqn. 12) ajustée avec les données de EE_{Nsat} pour la régénération récente (station B) et la régénération avancée (station C) en prenant les paramètres fixés pour la respiration (Tableau 3-IVa). (c) Erreurs quadratiques moyennes (rmse) et paramètres ajustés du modèle (± erreurs types) pour la photosynthèse brute (P_B) (Eqn. 13) ajustée avec les données de EE_N pour la régénération récente (station B) et la régénération avancée (station C) en prenant les paramètres fixés pour la respiration et pour la photosynthèse brute à lumière saturante (Tableau 3-IVa et b). 62

Tableau 3-V : Erreurs quadratiques moyennes (rmse) et paramètres ajustés du modèle (± erreurs types) pour les flux de méthane ajustés avec les données de F_{CH4} pour la tourbe nue (station A), la régénération récente (station B) et la régénération avancée (station C). 69

Tableau 3-VI : Compartiments du budget de carbone annuel et du bilan de carbone estimé (g C m^{-2} an^{-1}) pour l'année 2004 (a) et pour l'année 2005 (b) avec la valeur plus faible et la valeur la plus

élevée des embases de la station C (régénération avancée, 4 embases), de la station B (régénération récente, 4 embases), et de la station A (tourbe nue, 3 embases)..... 73

Tableau 3-VII : Sensibilité du bilan de carbone en réponse à une baisse ou une augmentation de 10 % de la valeur des paramètres ajustés du modèle pour une embase typique de chacune des stations en 2005. Les valeurs du bilan de carbone sont respectivement -19, 111 et 122 g C m^{-2} an^{-1} pour ces embases, la 2 de la station B (régénération récente), la 7 de la station C (régénération avancée) et la 9 de la station A (tourbe nue)..... 74

Tableau 4-I :Moyenne ± écart-type du $\delta^{13}C$ de la matière organique pour l'ensemble des prélèvements de matière organique sur les deux années pour la station C (régénération avancée, bryophytes, n=4 ; plantes vasculaires n=11 ; tourbe blonde , profondeurs 5-10 cm et 12.5-17.5 cm, n=8 ; tourbe brune, profondeur 22.5-27.5 cm, n=4), pour la station B (régénération récente, bryophytes, n=4 ; plantes vasculaires n=8 ; tourbe brune, profondeurs 5-10 cm, 12.5-17.5 cm et 22.5-27.5 cm, n=12), pour la station C (tourbe nue, tourbe brune, profondeurs 5-10 cm, 12.5-17.5 cm et 22.5-27.5 cm, n=7)..... 88

Tableau 5-I: Evolution (moyenne sur les trois creuses) du niveau de la nappe pour les trois jours de mesures des flux de CO_2..... 93

Tableau 5-II : Evolution (moyenne sur les trois creuses) du nombre de capitulum de *Sphagnum fallax* par pot pour les trois niveaux de nappe, pour les trois jours de mesures des flux de CO_2. 96

9 Annexes

9.1 Liste des abréviations

BI : Bryophytes index
BP : Before Present
CFC : Chlorofluorocarbures
CUE : Carbon use efficiency (efficience d'utilisation du carbone)
Δ : Discrimination isotopique du carbone
δ : Déviation isotopique
$\delta^{13}C$: Composition isotopique en carbone 13
δ_E : La composition isotopique du $\delta^{13}C$ mesurée au niveau de la respiration de l'écosystème
δ_n : La composition isotopique du $\delta^{13}C$ mesurée au niveau de la respiration de la végétation et du matériel végétal récent
δ_o : La composition isotopique du $\delta^{13}C$ mesurée au niveau de la respiration de la tourbe (ou matériel ancien)
DEA : Diplôme d'études approfondies (équivalent de Master)
DI : Dessiccation index
EE_N : Echanges nets de l'écosystème à lumière variable
EE_{Nsat} : Echanges nets de l'écosystème à lumière saturante
F_{CH4} : Flux de méthane
GC : Chromatographe en phase gazeuse
INRA : Institut national de recherche agronomique
IPCC : Intergovernmental Panel on Climate Change (GIEC Groupe international d'experts sur le climat)
IRGA : analyseur de gaz infrarouge
IF : Indice foliaire
M : million
P_{Bsat} : Photosynthèse brute à lumière saturante:
PPb : Partie Par billion (milliard)
PPFD : Densité de flux de photons photosynthétiques
Ppm : Parties par million
R : Rapport isotopique (quotient du nombre d'isotopes lourds sur le nombre d'isotopes légers d'un élément donné)
R_E : Respiration totale de l'écosystème
R_n : la respiration de la végétation et du matériel végétal récent
R_o : la respiration de la tourbe (ou matériel ancien)
R_p : Respiration sur les pots des creuses
RECIPE : Reconciling commercial exploitation of peat with biodiversity in peatland ecosystems (Programme européen 5FPRTD)

RG : Rayonnement global
SF : Surface Foliaire photosynthétisante totale
TU : Temps universel
VI : Végétation index
WT : Water table level (niveau de la nappe)

9.2 Annexe 3-1 : exemple de mesure avec l'IRGA (CIRAS 1)

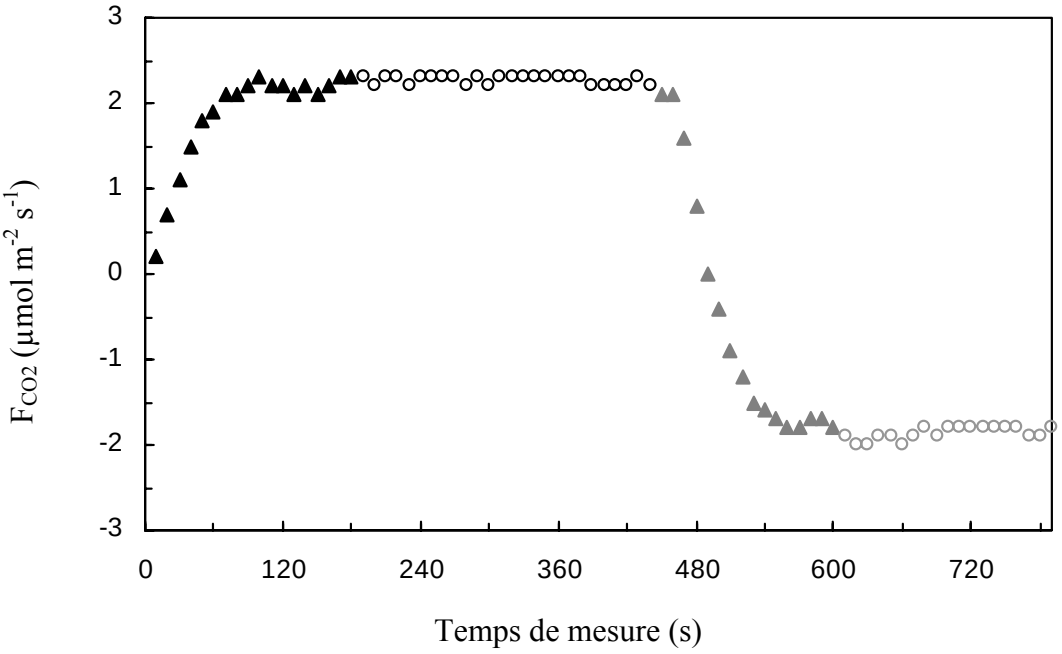


Figure 9-1 : Exemple de mesures des Flux de CO_2 enregistrées toutes les 10 s avec le CIRAS 1, stabilisation des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_{Nsat}, triangles pleins noirs, 3 min), flux moyennés de EE_{Nsat} (ronds vides noirs, 3 min, EE_{Nsat} = 2.28 µmol m^{-2} s^{-1}), obscurcissement de la chambre PPFD=0 µmol m^{-2} s^{-1}, stabilisation de la respiration de l'écosystème (R_E, triangles pleins gris, 2 min), flux moyennés de R_E (ronds vides gris, 3 min, R_E =-1.87 µmol m^{-2} s^{-1}) Exemple de l'embase 3, station B, jour 136.

9.3 Annexe 3-2 : Photos de l'IRGA et du dispositif d'ombrage artificiel



a



b



c

Figure 9-2 : Vue d'ensemble des mesures de CO_2 *in situ* sur la station C (régénération avancée) avec l'analyseur de gaz infra-rouge (CIRAS1) (a) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière saturante (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_{Nsat}) ; (b) à l'obscurité, de la respiration de l'écosystème (R_E), (c) des échanges nets de CO_2 de l'écosystème à lumière non saturante avec l'ombrage artificiel avec le dispositif des cadres grilles (PPFD < 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_N).

9.4 Annexe 3-3 : Mesures du méthane



a



b

Figure 9-3 : (a) Vue d'ensemble du dispositif de mesure *in situ* des flux de méthane sur la station B (régénération récente) et (b) chambre de mesure du méthane avec seringue, tube de prélèvement et batterie pour le ventilateur sur la station A (tourbe nue).

9.5 Annexe 3-4 : Récapitulatif schématiques mesures in situ

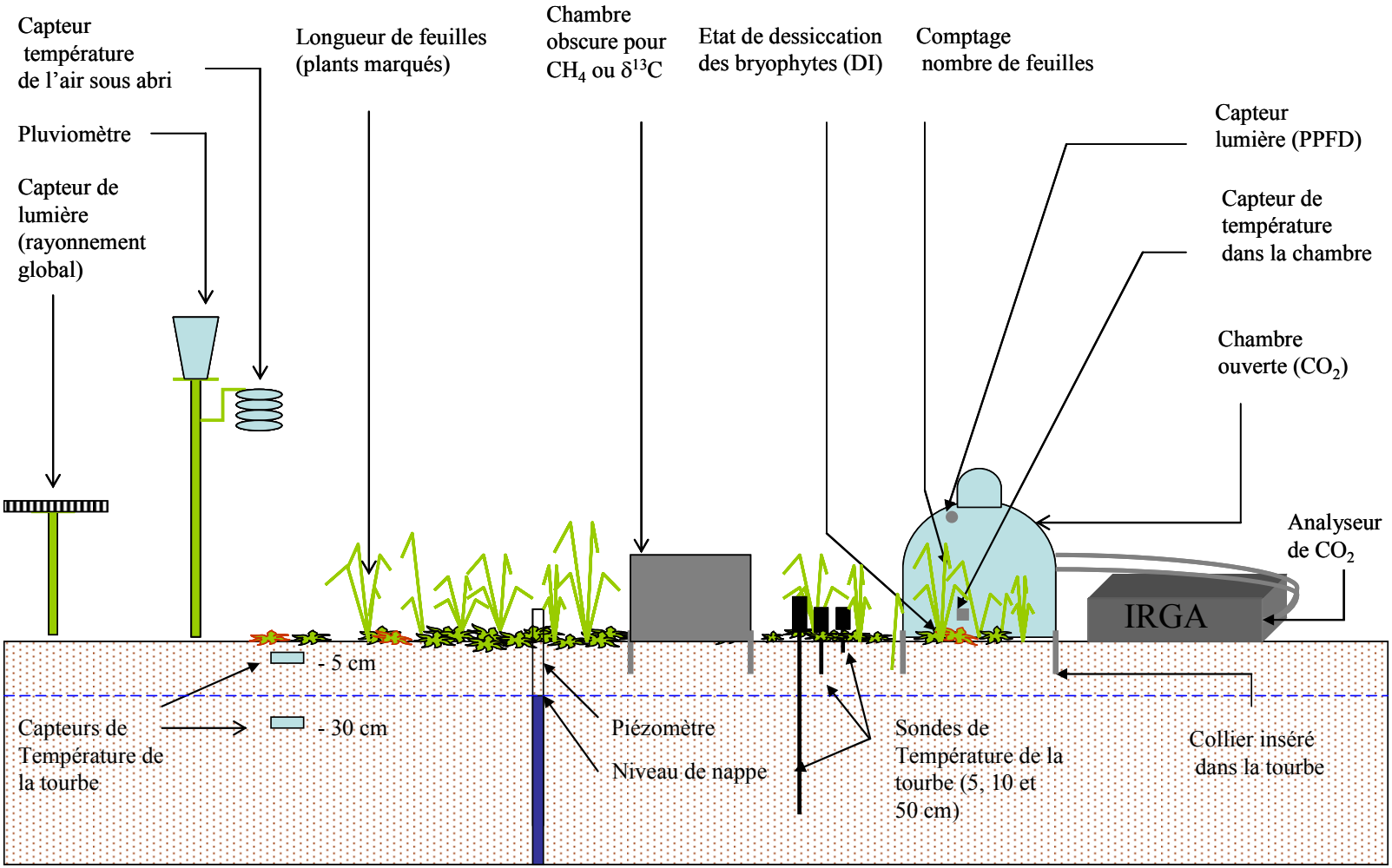


Figure 9-4 : Schéma récapitulatif des mesures effectuées sur le terrain pour le suivi des flux de carbone et des facteurs biotiques et abiotiques sur les deux saisons de mesures.

9.6 Annexe 4-2 : Photos du dispositif de la mesure de respiration pour l'analyse du $\delta^{13}C$ et des creuses

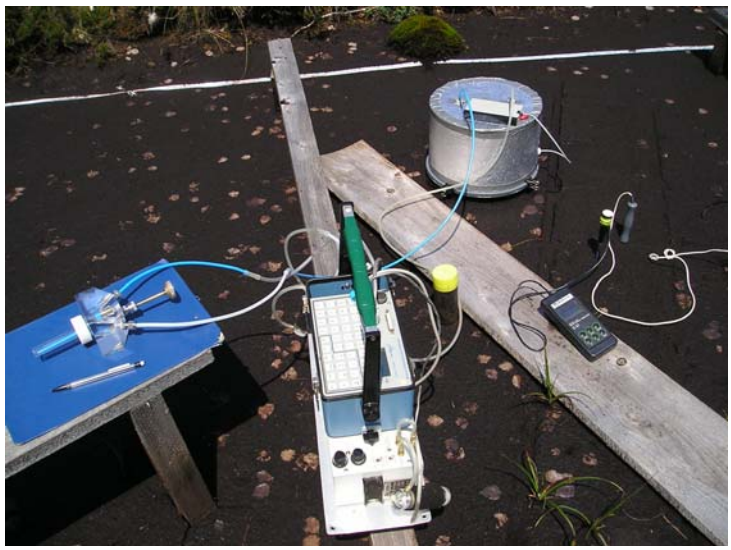


Figure 9-5 : Vue d'ensemble du dispositif de mesure de respiration in situ avec le système de prélèvement pour l'analyse du $\delta^{13}C$ du CO_2 respiré sur la station A (tourbe nue).



a



b

Figure 9-6 : (a) Vue d'ensemble d'une creuse avec la mesure des échanges nets de CO_2 à lumière saturante et (b) vue du dispositif de mesure des flux de CO_2 (respiration à l'obscurité) sur un pot.

10 Article

The carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of regeneration.

Estelle Bortoluzzi[1,2], Daniel Epron [3], Andy Siegenthaler[4], Daniel Gilbert[2] and Alexandre Buttler[1,4]

Accepted for publication in New Phytologist (June 2006)

[1] Université de Franche-Comté, UMR 6565 CNRS, Laboratoire de Chrono-Ecologie, La Bouloie, 25030 Besançon, France.

[2] Université de Franche-Comté, EA 3184 Laboratoire de Biologie et Ecophysiologie, Place Leclerc, 25030 Besançon, France.

[3] Université Henri Poincaré Nancy 1, UMR INRA UHP1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestière, I.F.R. 110, 54506 Vandoeuvre cedex, France.

[4] Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne-EPFL, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Ecublens, box 96, CH-1015 Lausanne, Switzerland.

Author for correspondance:

Daniel Epron

Université Henri Poincaré Nancy 1, UMR INRA UHP Ecologie et Ecophysiologie Forestières, BP 239, 54506 Vandoeuvre cedex, France.

tel: 0383684249

fax: 0383684240

email: daniel.epron@scbiol.uhp-nancy.fr

Summary

- CO_2 and CH_4 fluxes were measured in a cutover bog of the Jura Mountains together with biotic and abiotic variables for two entire vegetation periods aiming to compare the carbon balance of the bog at three stages of regeneration.
- Among all factors, air temperature and vegetation index (including leaf area of vascular plants, bryophyte density and bryophyte desiccation) were the two main determinants of ecosystem respiration and gross photosynthesis at light saturation.
- During 2004 and 2005, the vegetated plots acted as carbon sinks. Net carbon exchange ranged between 67 and 166 gC m^{-2} y^{-1} for the *Eriophorum*-dominated plots and between 93 and 183 gC m^{-2} y^{-1} for the *Sphagnum*-dominated plots. The bare peat plots represented a net carbon source (between -19 and -32 gC m^{-2} y^{-1}). Methane fluxes accounted for a very small part of the total carbon efflux (below 2%).
- The recovery of vegetation in our naturally regenerating bog was beneficial for the carbon sequestration after the relatively short period of twenty years.

Key-words

Peat bog, regeneration, carbon dioxide, photosynthesis, ecosystem respiration, net ecosystem exchange, CH_4, carbon balance.

Introduction

Peat bogs are widespread ecosystems in many climatic areas of the world and provide services of global significance such as, for those of Northern countries, a long-term storage of *ca* one-quarter of the world's pool of soil organic carbon and on-going sequestration of *ca* 1.2% of anthropogenic emissions of CO_2 (Gorham, 1991; Oechel *et al.*, 1993; Oechel *et al.*, 2000; Moore, 2002).

In recent decades the human impact on wetlands has been very strong, especially in densely populated areas (Bragg *et al.*, 1992). In Central Europe, for instance, only a very small proportion of peatlands (originally millions of hectares) are still in a pristine state (Succow & Jeschke, 1986). The human exploitation of peat for horticulture and fuel modifies the carbon balance consequently (Armentano & Menges, 1986; Price, 1996; Moore, 2002). Once drained and harvested, a peat bog may become for a long time a carbon source with CO_2 and CH_4 losses (Silvola *et al.*, 1996; Waddington *et al.*, 2002). Their rehabilitation as a carbon sink is a considerable challenge in the context of climate change and for environmental issues such as capability of ecosystems for carbon sequestration and reduction in net emissions of greenhouse gases. It has already been shown that the re-establishment of specific bog vegetation – particularly the keystone *Sphagnum* moss – is essential for accumulating organic matter (Clymo, 1984; Rydin & Mcdonald, 1985; Kuhry *et al.*, 1993; Gerdol *et al.*, 1996) and the *Sphagnum*-dominated bogs have, indeed, the greatest peat (thus carbon) accumulation potential of all peatlands. Some drained wetlands have been restored, and the development of a mire vegetation and peat accumulation have started on top of the old dry peat (Grosvernier *et al.*, 1995; 1997; Tuittila *et al.*, 2000). Ecological conditions required for bare peat revegetation have been investigated by several authors (Grosvernier *et al.*, 1997; Buttler *et al.*, 1998; Rochefort, 2000; Girard *et al.*, 2002; Chapman *et al.*, 2003). The re-establishment of biogeochemical soil processes takes a considerable amount of time, and a successful regrowth

of *Sphagnum* might, indeed, not be a good enough indicator that ecosystem functions as a carbon sink. The modelling of carbon fluxes is the next step to quantify the carbon balance in such harvested bogs (Komulainen *et al.*, 1999; Tuittila *et al.*, 1999; McNeil & Waddington, 2003).

The amount of carbon that is annually sequestered in peatlands depends on the balance between photosynthetic carbon fixation (gross primary production), respiration and decomposition of plant material. Changes in plant species composition may have important effects on this balance because species differ greatly in productivity and decomposability. *Sphagnum* litter is more recalcitrant than litter from vascular plants and decomposes slowly (Coulson & Butterfield, 1978; Clymo & Hayward, 1982; Thormann & Szumigalski, 1999). Important regulating factors are temperature, the groundwater level and nutrient status (Moore & Dalva, 1993; Nykänen *et al.*, 1998; Bellisario *et al.*, 1999; Aurela *et al.*, 2001; Laurila *et al.*, 2001). Taking into account the multiplicity of the post-harvesting states on a single site, as shown in recent studies on northern peatlands (Tuittila *et al.*, 1999; Waddington *et al.*, 2001; McNeil & Waddington, 2003), vegetation density and species composition might also affect gas exchanges at local scale.

Our work takes place in a more southern context, in a bog of the Jura Mountains, where most of the mires have been at least partly harvested, leaving patches dominated by various species (Grosvernier *et al.*, 1995). The aim of our study was to report on and to discuss the carbon balance of a cut-over bog at contrasting stages of regeneration. This was achieved by means of an intensive field measurement campaign including CO_2 and CH_4 fluxes and various biotic and abiotic variables and by the building of an empirical model.

Material and methods

Site characteristics

The study site, one of the sites of the European project RECIPE (reconciling commercial exploitation of peat with biodiversity in peatland ecosystems), is a bog of 27 ha in the Jura Mountains (Sur les Seignes, Frambouhans-Les Ecorces, France, 47°18'N, 6°79'E) at an altitude of 867 m above see level. The long-term annual mean temperature of the region is 6.6 °C. Monthly means are -1.4 °C and 15.2 °C for January and July respectively. Mean annual precipitation is 1417 mm.

The snow cover is variable among years with an average of 50 days per year. The exploitation of the peat for horticultural purposes ended in 1984 and the harvested surface covers 2 ha, leaving various topographic levels of exploitation. The drainage system was partly functioning until 2003.

The most disturbed area corresponds to a 0.2 ha area with a gentle slope, on which more than 50 cm of peat were removed during peat harvesting. The spontaneous recolonisation began 20 years ago in the lowest part of this area with mostly cottongrass (*Eriophorum angustifolium*) and some tussocks of *E. vaginatum*. A few patches of *Sphagnum fallax*, *S. magellanicum*, *S. rubellum* and some *Polytrichum strictum* appeared under the cottongrass these last years and began to cover the highly decomposed peat horizon. Some bare peat surfaces were still present in the higher part of the scraped area. The least disturbed area is a in a drained area of 1.4 ha, that has been cleared but not scraped down. The highly decomposed peat horizon was covered with a 20 cm thick layer of *Sphagnum* litter. *S. fallax* is the dominant species with *Polytrichum strictum*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex nigra, Calluna vulgaris, and Vaccinium oxycoccos* as companion species.

Measurements of carbon fluxes

Eleven plots were installed in September 2003, and their locations were chosen so as to be representative of the vegetation in the three areas and to capture the variability for each of these situations. Three plots were established on the bare peat (bare peat plots), four plots with cottongrass as dominant species (*Eriophorum*-dominated plots), and four plots with *Sphagnum* as dominant species (*Sphagnum*-dominated plots). The three situations are not truly replicated because of the geographic localisation of the plots but they represent typical stages of regeneration that are often observed on other regenerating bogs in the Jura Mountain. Each plot was equipped with a stainless steel collar of 30 cm diameter and 10 cm height that was inserted into the peat. Boardwalks were built around the plots to minimize disturbances. Flux measurements started on November 2003 and continued until November 2005, with breaks during the snow periods between December 2003 to March 2004 and between January and April 2005. During 2004, CO_2 fluxes were measured on 26 sunny days once a week except when the weather was too cloudy and every three weeks, on 8 sunny days, during 2005.

CO_2 fluxes were measured under a photosynthetic photon flux density (PPFD) higher than 1000 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$. Light response curves (see below) showed that light saturation was reached at PPFD around 500 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$. A transparent chamber (surface area = 0.071 m^2) was used, coupled with a portable infrared gas analyser, functioning in an open mode (CIRAS1, pp systems, Herts, U.K.). The net CO_2 exchange of the ecosystem under saturating PPFD (EE_{Nsat}) was calculated every 10 s from the CO_2 difference between inlet and outlet of the chamber and corrected for the vapour pressure difference between inlet and outlet. During data collection, the first 3 min were left for allowing CO_2 concentration to stabilize, and the next 3 min (30 measurements registered) were averaged. Then the chamber was darkened by an aluminium bag and, after a 2-min lag time, data recorded during the next 3 min were averaged to estimate ecosystem respiration (R_E). Gross photosynthesis under saturating

photon flux density (P_{Gsat}) was calculated as the sum of EE_{Nsat} and R_E. Microbial CO_2 uptake was negligible on bare peat area.

Light response curves of net ecosystem exchange (EE_N) were obtained using artificial shading made with frames supporting plastic fly net. Depending on the number of net layers, 5 different PPFD below the 500 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ threshold were obtained in order to avoid underestimation of the apparent quantum yield (Burrows *et al.*, 2005). Those measurements were made during the year 2005 on different collars and at different seasons.

Methane fluxes (F_{CH4}) were measured on the same collars as those used for CO_2 measurements at 7 occasions in 2004 and 2005. Vented closed chambers darkened with an aluminium cover preventing temperature increase were used. A septum on the top centre of the chambers enabled gas sampling with a syringe. The gas sample was immediately put in a 20 ml vacuum tube with a septum and stored in a cold and dark chamber for less than one week until it was analysed by gas chromatography (CP 4900, Varian, USA). Three samples were taken after 15 min, 45 min and 75 min. The CH_4 fluxes were calculated from the slope of the linear increase of CH_4 concentration with time, knowing the chamber volume and the covered area.

Monitoring biotic and abiotic factors

The desiccation state of the *Sphagnum* carpet in each collar was characterized using a visual index that has been established on *Sphagnum fallax* during the very dry summer 2003 on the same site. The desiccation index (DI) was based on the colour of the first four cm of *Sphagnum* plants, which is related to their water content. This relationship was validated by measuring the water content of twenty plants of *S. fallax* collected randomly within each class of desiccation (Tab. 1). Collected plants were immediately transferred in eppendorf tubes, and fresh and dry (after 48 h at 60 °C) weighed. The differences of water content among each value of the index were statistically significant (non parametric paired test of Mann-Whitney).

If there were different states of desiccation on a single collar, a mean index was calculated according to the contributing surfaces.

During the CO_2 flux measurements, photosynthetic photon flux density (PPFD) inside the chamber was measured with a quantum sensor and air temperature (T_A) inside the chamber was measured with a thermocouple. In addition, soil temperature (T_S) at the depth of 5 cm, 10 cm and 50 cm was recorded in the vicinity of each collar during CO_2 and CH_4 flux measurements. Depth of water table (WT) in perforated tubes located close to each collar was noted at the same time.

In addition, air and soil temperature, rain events (P) and global radiation (Rg) were permanently recorded on the site over the whole period of two years. Air temperature was measured every 10 min and averaged for half an hour. Peat temperature at 5 cm and 30 cm were measured every hour (Hobo H8 pro series, Onset computer corporation, Bourne, MA, USA). Global radiation was measured every 30s using 33-cm-long linear radiometers (INRA Versailles, France) and averaged for half an hour (CR510 datalogger, Campbell Scientific, Courtaboeuf, France). A technical problem on the sensor led to missing data in April and May 2004, which were then reconstructed with the global radiation data recorded at the nearest weather station (Météo France, Pontarlier, 43 km). Rg values obtained outside the chamber were converted to PPFD within the chamber that was used as a driving variable for gross photosynthesis. A linear regression between both variables (PPFD = 58.9 Rg, $R^2 = 0.99$) was established by simultaneously recording PPFD within the chamber and Rg on several days.

The bryophyte index (BI) in each collar was obtained by summing the product of covered area on a relative scale by the density of each species (recorded in three subplots with a total surface of 50.1 cm^2 per collar) relatively to the highest density observed. BI was estimated three times during the growth period.

Leaf area index (LAI) in each collar was calculated by summing the leaf areas of the main vascular plant species. Leaf area of sedges (*Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum, Carex nigra*) was estimated monthly in two steps. The mean length per leaf was measured using five marked plants close to the collar in each plot. For each species, leaf area was predicted by a power function of the leaf length obtained on a subset of leaves (*Eriophorum angustifolium*: R^2=0.95, *Eriophorum vaginatum*: R^2=0.93, *Carex nigra*: R^2=0.93; data not shown). The total leaf area for a given species in a collar was obtained by multiplying the number of leaves of this species in the collar by the mean leaf area inferred from the calibration curve and the measured leaf length of marked plants. For *Vaccinium oxycoccos* present in two collars, the leaves were counted three times during the vegetation period on three subplots of 50.1 cm^2, and 130 randomly selected leaves were scanned to obtain an average leaf area.

For each collar, a vegetation index (VI) ranging from 0 to 1 was calculated as followed:

$$VI = \frac{\left(LAI + BI * \left(\frac{DI}{DImax} \right) \right)}{\left(LAImax + BImax \right)} \qquad [1]$$

with LAI, the leaf area index, BI, the bryophyte index and DI, the desiccation index. LAImax was set at 1.4 $m^2\ m^{-2}$, a value just above the highest leaf area index recorded on all the collars; BImax was set at 1 (BI is a relative value) and DImax was set at 6, the highest value of the desiccation index (see Table 1).

Data analysis

Relationships between carbon fluxes and biotic and abiotic variables were fitted for each group of collars within each kind of vegetation using non linear regression curves (Sigmaplot 3.0, SPSS Inc., IL, USA) for CO_2 fluxes and linear regression curves (Jmpin 3.2.1., SAS Institute Inc, NC, USA) for CH_4 fluxes. Criteria for a valid model were a minimum root mean squared errors (rmse) and no bias in the distribution of the residuals. The annual carbon

balance was built for each collar by summing EE_N calculated every half hour using half hour values of temperature and global radiations, the daily values of the depth of the water table, LAI, BI and DI were linearly interpolated between each date of measurements.

Relationships between CO_2 fluxes and biotic and abiotic factors

R_E increased with increasing temperature. The best fit was obtained using a power function with air temperature as the driving variable.

On bare peat plots, the residuals of the power function were linearly related to the level of the water table:

$$R_E = \left(a * \frac{WT}{WT_{ref}} + c \right) * \left(\frac{(T_A - T_{min})}{(T_{ref} - T_{min})} \right)^b \quad [2]$$

WT_{ref}, the reference depth for water table, was set at -0.4 m, a value just under the lowest observed water table. T_{min}, the minimum temperature at which a positive respiration occurred, was set at -5°C. T_{ref}, the reference air temperature was set at 15°C. Coefficient *b* accounts for temperature sensitivity of R_E. Coefficients *a* and *c* are two fitted empirical parameters.

On vegetated plots, residuals of the power function increased with increasing vegetation index. In such conditions,

$$R_E = \left[\left(d * \frac{WT}{WT_{ref}} \right) + (e * VI) \right] * \left(\frac{(T_A - T_{min})}{(T_{ref} - T_{min})} \right)^b \quad [3]$$

Coefficients *d* and *e* are two fitted empirical parameters.

The relationship between gross photosynthesis under saturating photosynthetic photon flux density (P_{Gsat}) and T_A was well described using the normal distribution function as suggested by June *et al.* (2004) for photosynthetic electron transport. Rmse were strongly reduced by adding a linear function of VI.

$$P_{Gsat} = f * VI * e^{-\left(\frac{T_A - g}{h}\right)^2} \quad [4]$$

with *f* being gross photosynthesis at saturation PPFD, at optimum temperature (*g*) and for a vegetation index of 1, and *h* a temperature sensitivity factor.

Finally, the following equation was fitted to EE_{Nsat} values using fixed parameter values for respiration (Tab. 2a):

$$EE_{Nsat} = f * VI * e^{-\left(\frac{T_A - g}{h}\right)^2} - \left[\left(d * \frac{WT}{WT_{ref}}\right) + (e * VI)\right] * \left(\frac{(T_A - T_{min})}{(T_{ref} - T_{min})}\right)^b \quad [5]$$

P_G varied also with photosynthetic photon flux density. Rectangular hyperbolas were fitted to EE_N values using fixed parameter values for respiration (Tab. 2a) and for gross photosynthesis at saturation PPFD (Tab. 2b):

$$EE_N = \left(\frac{i * PPFD * P_{Gsat}}{P_{Gsat} + i * PPFD}\right) - R_E \quad [6]$$

With *i*, the initial slope of the rectangular hyperbola at low light levels (also called the apparent ecosystem quantum yield).

Relationships between methane fluxes and biotic and abiotic factors

Methane fluxes followed the seasonal variation in the water table for the bare peat plots

$$F_{CH4} = j * WT \quad [7]$$

with *j* the slope of the linear relation between F_{CH4} and WT. F_{CH4} were not related to the water table level but were linearly linked with the leaf area index for *Eriophorum*-dominated plots and *Sphagnum*-dominated plots.

$$F_{CH4} = k * LAI \quad [8]$$

with *k* the slope of the linear relation between F_{CH4} and LAI.

Results

Seasonal trends

The fluctuation of T_A (Fig. 1a) was important all over the seasons and from one day to another. During summer, absolute values often reached 30°C at midday, but with low temperatures, near to 0°C during night. Annual precipitations were different between both years with 1633 mm in 2004 and 1335 mm in 2005 (Fig. 1b). The water table level (WT) fluctuated during the seasons following mainly the precipitations. The water table remained quite low in early summer 2005 in all plots, from day 530 to 544 (Fig. 1c). The variation in the desiccation index (DI) of the bryophytes followed the fluctuation of the water table (Fig. 2a). The averaged leaf area index (LAI) differed among plots, due to the different dominant species of vascular plants (Fig. 2b). *E. vaginatum* in *Sphagnum*-dominated plots had more photosynthetically active leaves at the beginning of spring and at the end of autumn than *E. angustifolium* in *Eriophorum*-dominated plots, but *E angustifolium* reached higher leaf area values during summer. For all plots, the LAI values were higher in 2005 than in 2004. The bryophyte density was greater in *Sphagnum*-dominated plots than in *Eriophorum*-dominated ones in both years (Fig. 2c).

In 2004, R_E increased from snowmelt (Day 100) until the middle of August up to 4.6 ± 0.6 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} in *Sphagnum*-dominated plots and 3 ± 1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} in *Eriophorum*-dominated plots (Fig. 3a). On bare peat plots, the highest R_E values of 1.45 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} was on day 178. R_E decreased during autumn and reached very low values just before the snow period (0.02, 0.08 ± 0.04 and 0.14 ± 0.12 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for respectively bare peat plots, *Eriophorum*-dominated plots and *Sphagnum*-dominated plots on the day 344). Similar low values were obtained the previous winter (data not shown). R_E reached higher values in summer 2005 than in summer 2004, with 6.7 ± 1.7 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} in *Sphagnum*-dominated plots and 5.4 ± 0.8 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} in *Eriophorum*-dominated plots. In contrast, R_E was

slightly lower in 2005 than in the previous year in bare peat plots with 1.05 ± 0.1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}.

In 2004, light saturated net ecosystem CO_2 exchange (EE_{Nsat}) reached maximum values in the middle of August (7.5 ± 1.4 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for *Sphagnum*-dominated plots and 4.6 ± 1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for *Eriophorum*-dominated plots) and exhibited positive values during all the snow free period (Fig 3b). In 2004, calculated P_{Gsat} values were maximal in late summer (10.7 ± 1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for the *Sphagnum*-dominated plots and 6.5 ± 1.8 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for *Eriophorum*-dominated plots) and then decreased until the snow period with the lowest flux of 0.27 ± 0.12 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for *Sphagnum*-dominated plots and 0.28 ± 0.19 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for *Eriophorum*-dominated plots (Fig. 3c). At the end of June, in 2005, the average EE_{Nsat} fell near to 0 (-0.01 ± 0.93 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for *Sphagnum*-dominated plots and 0.58 ± 0.78 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for *Eriophorum*-dominated plots) with negative values in some collars. This occurred during the driest period when bryophytes were strongly desiccated and this was related to a drop of P_{Gsat} and a concomitant increase in R_E.

All over the two years, the CH_4 fluxes measured in *Eriophorum*-dominated plots were higher than the fluxes in *Sphagnum*-dominated plots and the lowest fluxes were observed on bare peat plots (Fig. 4a). There were large variations among collars, as highlighted by high values of standard deviations. The fluxes were slightly higher in 2005 than in the previous year. The greatest fluxes were found in May 2005 with a mean value of 30.5 ± 31.4 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} for *Eriophorum*-dominated plots, 8.7 ± 5.8 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} for *Sphagnum*-dominated plots and 2.1 ± 1.7 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} for the bare peat plots. The lowest values were recorded at the beginning of the winter 2004 with a mean value of 3.6 ± 2.1 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} for *Eriophorum*-dominated plots, 2.4 ± 2.2 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} for *Sphagnum*-dominated plots and 0.5 ± 0.3 nmol CH_4 m^{-2} s^{-1} for the bare peat plots.

Predicted model parameters and sensitivity analysis

Predicted models parameters from equation [2] to [8] and associated rmse values are given in Table 2. There was a close agreement between predicted and observed values of R_E, EE_{Nsat} and EE_N except for the highest R_E values which were slightly underestimated. The sum (a + c) is equal to R_E at T_{ref} and WT_{ref} for bare peat plots, and the sum (d + e) is equal to R_E at T_{ref}, WT_{ref} and for a VI of 1 for vegetated plots. These sums were respectively 0.48, 3.5 and 4.1 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for bare peat plots, *Eriophorum*-dominated plots and *Sphagnum*-dominated plots. Gross photosynthesis at saturation PPFD and at optimum temperature and for a vegetation index of 1 (i.e. the *f* parameter) were respectively 19.7 and 28.0 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} for *Eriophorum*-dominated plots and for *Sphagnum*-dominated plots, and the optimum temperatures (*g*) were respectively 35.1°C and 32.5°C. The apparent ecosystem quantum yield (*i*) were respectively 0.032 and 0.058 mol CO_2 mol $photon^{-1}$ for *Eriophorum*-dominated plots and for *Sphagnum*-dominated plots

A sensitivity analysis was performed to assess how a 10 % decrease and increase in each value of model parameters would affect our estimation of annual net carbon exchange. The same trends were observed for all collars and for the two years. Then, only data for 2005 and for one collar per type of vegetation are presented in Table 2. Estimations of annual carbon exchanges were almost insensitive to a 10% change in parameters related to F_{CH4} (parameters *j* and *k*) and were only slightly sensitive to a 10% change in parameters related to R_E (parameters *a* to *e*). Among parameters related to P_G, estimations of net carbon exchanges were especially sensitive to a 10% change in the temperature optimum for photosynthesis (*g*) and to a 10% change in gross photosynthesis at saturation PPFD and at optimum temperature and for a vegetation index of 1 (*f*). It was less sensitive to a 10% change in the quantum yield for photosynthesis (*i*).

Annual carbon balance

The annual carbon fluxes were calculated for each collar, and ranges of values obtained for each type of vegetation are given in Table 3.

The *Eriophorum*-dominated plots and *Sphagnum*-dominated plots were net sinks of carbon for the two studied years. Annual net carbon exchange ($EE_N + F_{CH4}$) ranged between 67 and 118 gC m^{-2} y^{-1} in 2004 and between 78 and 166 gC m^{-2} y^{-1} in 2005 for *Eriophorum*-dominated plots, while it ranged between 93 and 175 gC m^{-2} y^{-1} in 2004 and between 122 and 183 gC m^{-2} y^{-1} in 2005 for *Sphagnum*-dominated plots (Tab. 3). In 2005, all fluxes were higher than in 2004. Gross photosynthesis (P_G) and ecosystem respiration components (R_E) were higher for *Sphagnum*-dominated plots than for *Eriophorum*-dominated plots, while the reversed was true for methane efflux (F_{CH4}). The bare peat plots represented a small carbon source during both years with values ranging between -22 and -32 gC m^{-2} y^{-1}. The methane fluxes had a very low contribution on the total carbon efflux ($F_{CH4} + R_E$), between 1 and 2% for the bare peat plots and *Eriophorum*-dominated plots, and below 1% for *Sphagnum*-dominated plots.

Winter fluxes during the snow period were simulated with the peat temperature at 5 cm depth, assuming that with the protection of the snow cover, the respiration was better related to this temperature than to the air temperature because of the snow insulation effect. Those winter effluxes represented a very small part of the annual ecosystem respiration, less than for 4 % for the vegetated plots and less than 3 % for the bare peat plots.

Discussion

The two areas with ongoing regeneration acted as sink for carbon during the two years of measurement, with a greater sink during the second year. Lower rates of net carbon exchange were estimated for an *Eriophorum* lawn in an ombrotrophic bog in Eastern Finland (73 gC m^{-2} y^{-1}, Alm *et al.*, 1997) and for an ombrotrophic bog in Canada (68 gC m^{-2} y^{-1}, Lafleur *et al.*, 2001). Twenty years after abandonment, a drained Finnish cut-away bog acted as a carbon source but 3 years after rewetting, the seasonal carbon balance of the wet part became clearly positive (65 gC m^{-2}) with a dense cover of *Eriophorum vaginatum* (Tuittila *et al.*, 1999). Greater rates in our site (67 ~ 163 gC m^{-2} y^{-1}) could at least partly be explained by a more Southern location and / or by a less continental climate, and consequently by a longer growing season and a shorter period with snow cover.

Lower rates of net carbon exchange are expected for drier years. The drops of gross photosynthesis, which were observed during the short drought period in 2005 suggest that during extremely dry years like in 2003 in Western Europe, the carbon sequestration could be much lower or even become negative, as reported for other sites by Alm *et al.* (1999) and Lafleur *et al.* (2003). This is in agreement with previous results showing that, for many *Sphagnum* species, net photosynthesis decreases with decreasing tissue water content below values corresponding to the level 3 of our visual desiccation index (Titus *et al.*, 1983; Schipperges & Rydin, 1998). Sedge (*Eriophorum*) species were probably less affected by the drop of water table, because these are deep-rooted species that can transfer water from deeper peat layers and therefore keep their stomata open even during dry periods (Tuittila *et al.*, 1999). Gross photosynthesis was less sensitive to summer drought in the *Eriophorum*-dominated area than in the *Sphagnum*-dominated area because collars in the *Eriophorum*-dominated area included less bryophytes and more vascular plants than did collars in the *Sphagnum*-dominated area.

Our vegetation index includes relative variations in leaf area of vascular plants (LAI), relative variations in moss density and covered area (BI), and the desiccation of bryophytes. This is well-adapted to the patchy situations we encountered in our site and to their potential impact in case of drought. Our approach differs from previous studies using vegetation index derived from leaf area of vascular plants only (Aurela *et al.*, 2001; Laurila *et al.*, 2001), or including an effective temperature sum index in the model for accounting for vegetation phenology (Alm *et al.*, 1997; Komulainen *et al.*, 1999; Tuittila *et al.*, 1999). It also differs from those of Bubier *et al.* (2003) where model parameters were first derived for each species on homogeneous collars, and then applied to more patchy ones. Our relative vegetation index was able to account for spatial variation in plant density and species composition among collars.

Annual carbon loss of bare peat areas ranged between -22 and -32 gC m^{-2} y^{-1} in our site and were smaller than those reported for a cut over bog in central Québec (-88 and -112 gC m^{-2} y^{-1}, Waddington *et al.*, 2002). High water table in our site probably restricts carbon mineralization. Influence of water table fluctuation on ecosystem respiration has already been described (Alm *et al.*, 1999). Bare peat respiration was enhanced with the decrease of water table level from the peat surface to 0.3 m depth. During a drier summer, the water table would probably go down deeper, and the relationship should become non linear (Silvola *et al.*, 1996; Tuittila *et al.*, 2004). In contrast to what was observed for bare peat area, the depth of the water table did not explain most of the variation in ecosystem respiration in the two other situations. The same trend was observed on an ombrotrophic bog in Canada, with a cool continental climate (Lafleur *et al.*, 2005). This suggests that not only peat but also vegetation contributes to R_E in vegetated plots. Plant respiration is known to account for as much as 35-90% of the ecosystem respiration in organic soils (Belkovsky & Reshetnik, 1981; Silvola *et al.*, 1996; Johnson *et al.*, 2000).

Temperature was the first explanatory factor, explaining most of the variations in ecosystem respiration as underlined by Lafleur *et al.* (2005). On a newly restored Canadian bog, the CO_2 flux, which was predominantly soil respiration, was also strongly controlled by temperature fluctuations (Petrone *et al.*, 2001; Petrone *et al.*, 2003)The winter fluxes under snow, whose simulation remains uncertain, represented only 4 % of the annual ecosystem respiration component. Compared to Northern peatlands, with longer winter and lower temperature, this percentage is rather small. Values as high as 13 % and 28 % were respectively reported for a fen in Northern Finland (Aurela *et al.*, 2002) and for an ombrotrophic bog of the eastern Finland (Alm *et al.*, 1997).

Sensitivity analysis showed a very small impact of the respiration parameters on the carbon balance. The carbon exchange was clearly more sensitive to adjusted parameters for gross photosynthesis linked to temperature. Adjusted optimal temperatures (g) were very similar in both types of vegetated plots (35.1 and 32.5 °C respectively for the *Eriophorum*-dominated plots and the *Sphagnum*-dominated plots), and were within the range of those reported for temperate vascular plants (Farquhar *et al.*, 1980; June *et al.*, 2004), but were much higher than those reported for *S. fallax* and *S. fuscum* (Titus & Wagner, 1984; Silvola, 1990). The optimal temperature was, indeed, set at 20 °C in PCARS model for boreal ecosystems (Frolking *et al.*, 2002). In spite of the wide range of acceptable values of this factor, it is the most sensitive to a 10 % variation of its value but it does not change the trend of the balance.

A very small amount of carbon was lost as CH_4 when compared to the amount of carbon lost as CO_2. CH_4 efflux was ten times smaller than those reported for an *Eriophorum* lawn in Finland (Alm *et al.*, 1999), for a Canadian peatland (Bellisario *et al.*, 1999) and for a subarctic mire in Sweden (Bellisario *et al.*, 1999; Öquist & Svensson, 2002). On the other hand, it was in the same range as those included in the annual fluxes of carbon predicted by the PCARS model (Frolking *et al.*, 2002). In vegetated areas, CH_4 fluxes were related to the leaf area

index of vascular plants. This is consistent with previous studies showing that CH_4 flux was in correlation with the number of vascular plants (Öquist & Svensson, 2002). This confirms that vascular plants play an important role in controlling CH_4 transfer from anaerobic horizon to the atmosphere (Bellisario *et al.*, 1999). For the bare peat plots, CH_4 fluxes increases with decreasing the depth of the water table. This is in agreement with data from Bellisario *et al.* (1999) but contrasted with those from Finnish peatlands (Nykänen *et al.*, 1998). We did not find any significant relationship between methane fluxes and temperature, as previously reported by Moore & Dalva, (1993) and McKenzie *et al.* (1998). Seasonal fluctuations of the water table can be a confounding factor that would affect the relationship between peat temperature and methane production. Low CH_4 fluxes in our site where the peat was highly decomposed were in agreement with previous findings showing that dissolved CH_4 concentrations were negatively correlated to stage of peat decomposition (Buttler *et al.*, 1994).

No measurements of leaching of dissolved organic carbon (DOC) and emission of volatile organic carbon were available on our site but its contribution to peatland carbon balance is though to be limited. For different Finnish bogs, the range of DOC values ranged between 2.6 to 8.8 gC m^{-2} y^{-1} (Alm *et al.*, 1997; Aurela *et al.*, 2002) and isoprene emission was one order of magnitude lower than methane emission (Haapanala *et al.*, 2006)

Conclusion

Air temperature and vegetation index account for most of the variation in both P_{Gsat} and R_E on vegetated plots while air temperature and the depth of the water table account for most of the variation in bare peat respiration. The same controls (i.e. temperature and vegetation index) can be applied across a range of sites differing in stage of revegetation and the same equations can be applied for two different years. This suggests that these equations can be applied

across a wide range of restored peatland after calibrating the model parameters. The recovery of vegetation in cutover bogs is beneficial for the carbon sequestration and this was confirmed in our naturally restoring bog after the relatively short period of 20 years. Option for active regeneration may consider that sites with more bryophytes tend to be first affected by summer drought as compared to sites with more vascular plants. On the other hand, vascular plants can pipe out more methane from the peat, which is more impacting global change through its higher warming potential.

Acknowledgments:

This work was carried out in the frame of the 5thFPRTD project RECIPE (reconciling commercial exploitation of peat with biodiversity in peatland ecosystems) of the European Union. The authors thank the RECIPE work team for helpful discussions about methods and results. We also thank J.D. Tissot for his technical help, and Espace Naturel Comtois, for having facilitated field work on the bog Sur les Seignes and for information on previous management.

References

Alm J, Schulman L, Walden J, Nykänen H, Pertti J, Martikainen PJ, Silvola J. 1999. Carbon balance of a boreal bog during a year with an exceptionally dry summer. *Ecology* **80**: 161-174.

Alm J, Talanov A, Saarnio S, Silvola J, Ikkonen E, Aaltonen H, Nykanen H, Martikainen PJ. 1997. Reconstruction of the carbon balance for microsites in a boreal oligotrophic pine fen, Finland. *Oecologia* **110**: 423-431.

Armentano TV, Menges ES. 1986. Patterns of change in the carbon balance of organic soil-wetlands of the temperate zone. *Journal of Ecology* **74**: 755-774.

Aurela M, Laurila T, Tuovinen JP. 2001. Seasonal CO_2 balances of a subarctic mire. *Journal of Geophysical Research Atmospheres* **106**: 1623-1637.

Aurela M, Laurila T, Tuovinen JP. 2002. Annual CO_2 balance of a subarctic fen in northern Europe: Importance of the wintertime efflux. *Journal of Geophysical Research* **107**: 1-11.

Belkovsky VI, Reshetnik AP. 1981. Dynamics of CO_2 liberation from peat soil under various uses. *Soviet Soil Science* **6**: 57-61.

Bellisario LM, Bubier JL, Moore TR, Chanton JP. 1999. Controls on CH_4 emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles* **13**: 81-91.

Bragg OM, Hulme PD, Ingram HAP, Robertson RA. 1992. *Peatland Ecosystems and man: An impact assessment*. Dundee: Department of biological sciences, University of Dundee.

Bubier J, Crill PM, Mosedale A, Frolking S, Linder E. 2003. Peatland responses to varying interannual moisture conditions as measured by automatic CO_2 chambers. *Global Biogeochemical Cycles* **17**: 1-15.

Burrows E, Bubier J, Mosedale A, Cobb G, Crill P. 2005. Net Ecosystem Exchange of Carbon dioxide in a Temperate Poor Fen: a Comparison of Automated and Manual Chamber Techniques. *Biogeochemistry* **76**: 21-45.

Buttler A, Dinel H, Lévesque PME. 1994. Effects of physical, chemical and botanical characteristics of peat on carbon gas fluxes. *Soil Science* **158**: 365-374.

Buttler A, Grosvernier P, Matthey Y. 1998. Development of *Sphagnum fallax* diaspores on bare peat with implications for the restoration of cut-over bogs. *Journal of Applied Ecology* **35**: 800-810.

Chapman SJ, Buttler A, Francez AJ, Laggoun-Défarge F, Vasander H, Schloter M, Combe J, Grosvernier P, Harms H, Epron D, Gilbert D, Mitchell EAD. 2003. Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance: a conflict between economy and ecology. *Frontiers in Ecology* **1**: 525-532.

Clymo RS. 1984. *Sphagnum*-dominated peat bog: a naturally acid ecosystem. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B, Biological Sciences* **305**: 487-499.

Clymo RS, Hayward PM. 1982. The ecology of *Sphagnum*. In: Smith A.J.E., ed. *Bryophyte Ecology*. London, United Kingdom: Chapman & Hall, 229–289.

Coulson JC, Butterfield J. 1978. An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. *The Jjournal of Ecology* **66**: 631-650.

Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta* **149**: 78-90.

Frolking S, Roulet N, Moore T, Lafleur P, Bubier JL, Crill PM. 2002. Modeling seasonal to annual carbon balance of Mer Bleue Bog, Ontario, Canada. *Global Biogeochemical Cycles* **16**: 1-21.

Gerdol R, Bonora A, Gualandri R, Pancaldi S. 1996. CO_2 exchange, photosynthetic pigment composition, and cell ultrastructure of *Sphagnum* mosses during dehydration and subsequent rehydration. *Canadian Journal of Botany* **74**: 726-734.

Girard M, Lavoie C, Theriault M. 2002. The regeneration of a highly disturbed ecosystem: A mined peatland in southern Quebec. *Ecosystems* **5**: 274-288.

Gorham E. 1991. Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* **1**: 182-195.

Grosvernier P, Matthey Y, Buttler A. 1995. Microclimate and Physical Properties of Peat: New Clues to the Understanding of Bog Restoration Processes. In Wheeler BD, Shaw SC, Fotj WJ, Robertson RA, eds. *Restoration of Temperate Wetlands*. London: John Wiley & Sons, 435-450.

Grosvernier P, Matthey Y, Buttler A. 1997. Growth potential of three *Sphagnum* species in relation to water table level and peat properties with implications for their restoration in cut-over bogs. *Journal of Applied Ecology* **34**: 471-483.

Haapanala S, Rinne J, Pystynen KH, Hellen H, Hakola H, Riutta T. 2006 Measurements of hydrocarbon emissions from a boreal fen using the REA technique *Biogeosciences* **3**: 103–112.

Johnson LC, Shaver GR, Cades DH, Rastetter E, Nadelhoffer K, Giblin A, Laundre JA, Stanley A. 2000. Plant carbon-nutrient interactions control CO_2 exchange in Alaskan wet sedge tundra ecosystems. *Ecology* **81**: 453-469.

June T, Evans JR, Farquhar GD. 2004. A simple new equation for the reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport: a study on soybean leaf. *Functional Plant Biology* **31**: 275-283.

Komulainen VM, Tuittila ES, Vasander H, Laine J. 1999. Restoration of drained peatlands in southern Finland: initial effects on vegetation change and CO_2 balance. *Journal of Applied Ecology* **36**: 634-648.

Kuhry P, Nicholson BJ, Gignac LD, Vitt DH, Bayley SE. 1993. Development of *Sphagnum*-dominated peatlands in boreal continental Canada. *Canadian Journal of Botany* **71**: 10-22.

Lafleur P, Roulet N, Bubier J, Frolking S, Moore TR. 2003. Interannual variability in the peatland-atmosphere carbon dioxide exchange at an ombrotrophic bog. *Global Biogeochemical Cycles* **17**: 5-1, 5-13.

Lafleur PM, Moore TR, Roulet NT, Frolking S. 2005. Ecosystem respiration in a cool temperate bog depends on peat temperature but not water table. *Ecosystems* **8**: 619-629.

Lafleur PM, Roulet NT, Admiral SW. 2001. Annual cycle of CO_2 exchange at a bog peatland. *Journal of Geophysical Research Atmospheres* **106**: 3071-3081.

Laurila T, Soegaard H, Lloyd CR, Aurela M, Tuovinen JP, Nordstroem C. 2001. Seasonal variations of net CO_2 exchange in European Arctic ecosystems. *Theoretical and Applied Climatology* **70**: 183-201.

McKenzie C, Schiff S, Aravena R, Kelly C, St. Louis V. 1998. Effect of temperature on production of CH_4 and CO_2 from peat in a natural and flooded boreal forest wetland. *Climatic Change* **40**: 247-266.

McNeil P, Waddington JM. 2003. Moisture controls on *Sphagnum* growth and CO_2 exchange on a cutover bog. *Journal of Applied Ecology* **40**: 354-367.

Moore PD. 2002. The future of cool temperate bogs. *Environmental Conservation* **29**: 3-20.

Moore TR, Dalva M. 1993. The influence of temperature and water table level position on carbon dioxide and methane emissions from laboratory columns of peatland soils. *Journal of Soil Science* **44**: 651-664.

Nykänen H, Alm J, Silvola J, Tolonen K, Martikainen PJ. 1998. Methane fluxes on boreal peatlands of different fertility and the effect of long-term experimental lowering of the water table on flux rates. *Global Biogeochemical Cycles* **12**: 53-69.

Oechel WC, Hastings SJ, Vourlitis GL, Jenkins M, Riechers G, Grulke N. 1993. Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature* **361**: 520-523.

Oechel WC, Vourlitis GL, Hastings SJ, Zulueta RC, Hinzman L, Kane D. 2000. Acclimation of ecosystem CO_2 exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature* **406**: 978-980.

Öquist MG, Svensson BH. 2002. Vascular plants as regulators of methane emissions from a subarctic mire ecosystem. *Journal of Geophysical Research* **107**: 1-10.

Petrone RM, Waddington JM, Price J. 2003. Ecosystem-scale flux of CO_2 from a restored vacuum harvested peatland. *Wetlands Ecology and Management* **11**: 419-432.

Petrone RM, Waddington JM, Price JS. 2001. Ecosystem scale evapotranspiration and net CO_2 exchange from a restored peatland. *Hydrological Processes* **15**: 2839-2845.

Price JS. 1996. Hydrology and microclimate of a partly restored cutover bog, Québec. *Hydrological Processes* **10**: 1263-1272.

Rochefort L. 2000. New frontiers in bryology and lichenology - *Sphagnum* - A keystone genus in habitat restoration. *Bryologist* **103**: 503-508.

Rydin H, McDonald JS. 1985. Tolerance of *Sphagnum* to water level. *Journal of Bryology* **13**: 571-578.

Schipperges B, Rydin H. 1998. Response of photosynthesis of *Sphagnum* species from contrasting microhabitats to tissue water content and repeated desiccation. *New Phytologist* **140**: 677-684.

Silvola J. 1990. Combined effects of varying water content and CO_2 concentration on photosynthesis in *Sphagnum fuscum*. *Holarctic Ecology* **13**: 224-228.

Silvola J, Alm J, Ahlholm U, Nykänen H, Martikainen PJ. 1996. CO_2 fluxes from peat in boreal mires under varying temperature and moisture conditions. *Journal of Ecology* **84**: 219-228.

Succow M, Jeschke L. 1986. *Moore in der Landschaft : Entstehung, Haushalt, Lebewelt, Verbreitung, Nutzung und Erhaltung der Moore.* Frankfurt/Main.

Thormann MN, Szumigalski AR. 1999. Aboveground peat and carbon accumulation potentials along a bog-fen-marsh wetland gradient in southern boreal Alberta, Canada. *Wetlands* **19**: 305-317.

Titus JE, Wagner DJ. 1984. Carbon balance for two *Sphagnum* mosses: water balance resolves a physiological paradox. *Ecology* **65**: 1765-1774.

Titus JE, Wagner DJ, Stephens MD. 1983. Contrasting water relations of photosynthesis for two *Sphagnum* mosses. *Ecology* **64**: 1109-1115.

Tuittila ES, Komulainen VM, Vasander H, Laine J. 1999. Restored cut-away peatland as a sink for atmospheric CO_2. *Oecologia* **120**: 563-574.

Tuittila ES, Rita H, Vasander H, Laine J. 2000. Vegetation patterns around *Eriophorum vaginatum* L. tussocks in a cut-away peatland in southern Finland. *Canadian Journal of Botany* **78**: 47-58.

Tuittila ES, Vasander H, Laine J. 2004. Sensitivity of C sequestration in reintroduced *Sphagnum* to water-level variation in a cutaway peatland. *Restoration Ecology* **12**: 483-493.

Waddington JM, Rotenberg PA, Warren FJ. 2001. Peat CO_2 production in a natural and cutover peatland: Implications for restoration. *Biogeochemistry* **54**: 115-130.

Waddington JM, Warner BG, Kennedy GW. 2002. Cutover peatlands: A persistent source of atmospheric CO_2. *Global Biogeochemical Cycles* **16**: 1-7.

Table 1: Visual index of desiccation (DI) of *Sphagnum fallax* mosses and corresponding tissue water content (mean ± standard deviation; n = 20).

DI value	Visual desiccation	Colour	Water content (%)
1	Completely desiccated	Yellow	11 ± 7
2	Desiccated on top (1cm)	Green pale	276 ± 90
3	Slightly hydrated	Green	889 ± 78
4	Well humidified	Deep green	1093± 78
5	Water saturated	Deep green	1413 ± 187
6	Flooded	Deep green	1996 ± 244

Table 2: Root mean square errors (rmse) and adjusted model parameters (± standard errors) for (a) ecosystem respiration (R_E) as fitted against R_E data (Eqn. 2 and 3), (b) gross photosynthesis at light saturation (P_{Gsat}) as fitted against EE_{Nsat} data (Eqn. 5), (c) light response of gross photosynthesis (P_G) as fitted against light response curves of EE_N (Eqn. 6) and (d) methane fluxes (F_{CH4}) as fitted against F_{CH4} data (Eqn. 7 and 8) in bare peat plots (3 collars), *Eriophorum*-dominated plots (4 collars) and *Sphagnum*-dominated plots (4 collars). Sensitivity of net carbon exchange (relative change in %) in response to a 10% decrease or increase in the value of each model parameter for a typical collar of each station in 2005 is given under bracket. Absolute values of net carbon exchange in 2005 were -19 gC m^{-2} y^{-1} for the collar on bare peat, 111 gC m^{-2} y^{-1} for the *Eriophorum*-dominated collar and 122 gC m^{-2} y^{-1} for the *Eriophorum*-dominated collar.

	Bare peat	*Eriophorum*-dominated	*Sphagnum*-dominated
Respiration (R_E)			
rmse	0.23	0.57	0.87
a	0.4 ± 0.1 [+3% ; -3%]		
b	2.7 ± 0.4 [+2% ; -3%]	1.8 ± 0.1 [-2% ; 1%]	1.9 ± 0.2 [-3% ; 2%]
c	0.08 ± 0.02 [+8% ; -7%]		
d		1.2 ± 0.2 [7% ; -7%]	0.9 ± 0.2 [5% ; -5%]
e		2.3 ± 0.2 [13% ; -13%]	3.2 ± 0.3 [14% ; -14%]
Gross photosynthesis at light saturation (P_{Gsat})			
rmse		1.23	1.59
f		19.7 ± 0.6 [-24% ; 23%]	28 ± 0.6 [-26% ; 26%]
g		35.1 ± 2.1 [48% ; -50%]	32.5 ± 0.9 [78% ; -75%]
h		23.9 ± 3.9 [-30% ; 24%]	17.7 ± 1.5 [-42% ; 37%]
Light response of gross photosynthesis (P_G)			
rmse		0.77	1.28
i		0.032 ± 0.002 [-7% ; 6%]	0.058 ± 0.005 [-4% ; 3%]
Methane fluxes (F_{CH4})			
rmse	1.2	15	4.2
j	-24.6 ± 4.3 [0% ; 0%]		
k		27.5 ± 5.67 [0% ; 0%]	19.9 ± 2.4 [0% ; 0%]

Table 3: Ranges of annual CO_2 and CH_4 fluxes and net carbon exchange (gC m^{-2} y^{-1}) for bare peat plots (3 collars), *Eriophorum*-dominated plots (4 collars) and *Sphagnum*-dominated plots (4 collars) for year 2004 and year 2005.

	Bare peat plots	*Eriophorum*-dominated plots	*Sphagnum*-dominated plots
year 2004			
P_G		197 ~ 306	284 ~ 474
R_E	- 22	-121 ~ -207	-186 ~ -297
EE_N	- 22	68 ~ 120	94 ~ 176
F_{CH4}	- 0.4	-1.5 ~ -2.8	-0.7 ~ -2.3
Net carbon exchange	-22	67 ~ 118	93 ~ 175
year 2005			
P_G	-	279 ~ 379	359 ~ 525
R_E	-19 ~ -31	-199 ~ -214	-233 ~ -340
EE_N	-19 ~ -31	80 ~ 169	122 ~ 185
F_{CH4}	-0.2 ~ -0.6	-1.8 ~ -3.9	-0.5 ~ -2.7
Net carbon exchange	-19 ~ -32	78 ~ 166	122 ~ 183

Legends

Figure 1: Seasonal courses (days of years 2004 - 2005) of (a) daily average (thick line), daily minimum (dotted line), and daily maximum (thin line) air temperature (T_A); (b) daily precipitation (mm); (c) average depth of the water table (WT, m) in bare peat plots (open squares and fine dotted line, n = 3), *Eriophorum*-dominated plots (open circles and large dotted line, n = 4) and *Sphagnum*-dominated plots (closed circles and full line, n = 4). Vertical bars are standard deviations.

Figure 2: (a) average values of desiccation index of bryophytes (DI, from 1, completely desiccated, to 6, flooded); (b) average values of leaf area index (LAI, m^2 m^{-2}); (c) average values of bryophyte index (BI, relative unit) in *Eriophorum*-dominated plots (open circles and large dotted line, n = 4) and *Sphagnum*-dominated plots (closed circles and full line, n = 4). Vertical bars are standard deviations.

Figure 3: Seasonal courses (days of years 2004 - 2005) of (a) ecosystem respiration (R_E); (b) net ecosystem CO_2 exchange under saturating photosynthetic photon flux density (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, EE_{Nsat}); (c) gross photosynthesis under saturating photosynthetic photon flux density (PPFD > 500 µmol m^{-2} s^{-1}, P_{Gsat}) in bare peat plots (open squares and fine dotted line, n = 3), *Eriophorum*-dominated plots (open circles and large dotted line, n = 4) and *Sphagnum*-dominated plots (closed circles and full line, n = 4). Vertical bars are standard deviations.

Figure 4: (a) Seasonal courses (days of years 2004 - 2005) of methane fluxes (F_{CH4}) in bare peat plots (open squares and fine dotted line, n = 3), *Eriophorum*-dominated plots (open

circles and large dotted line, n = 4) and *Sphagnum*-dominated plots (closed circles and full line, n = 4). Vertical bars are standard deviations.

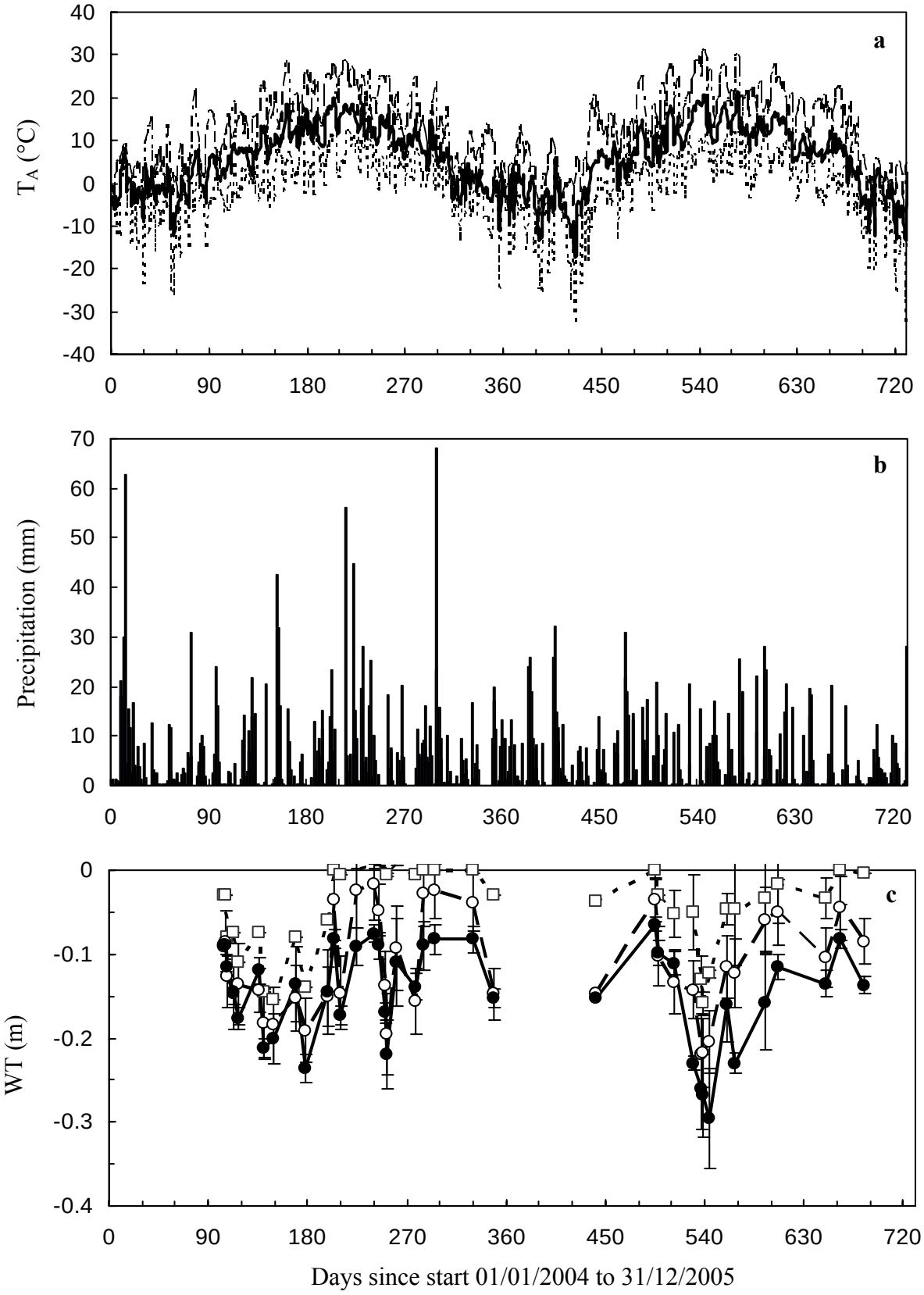


Figure 1 (Bortoluzzi et al)

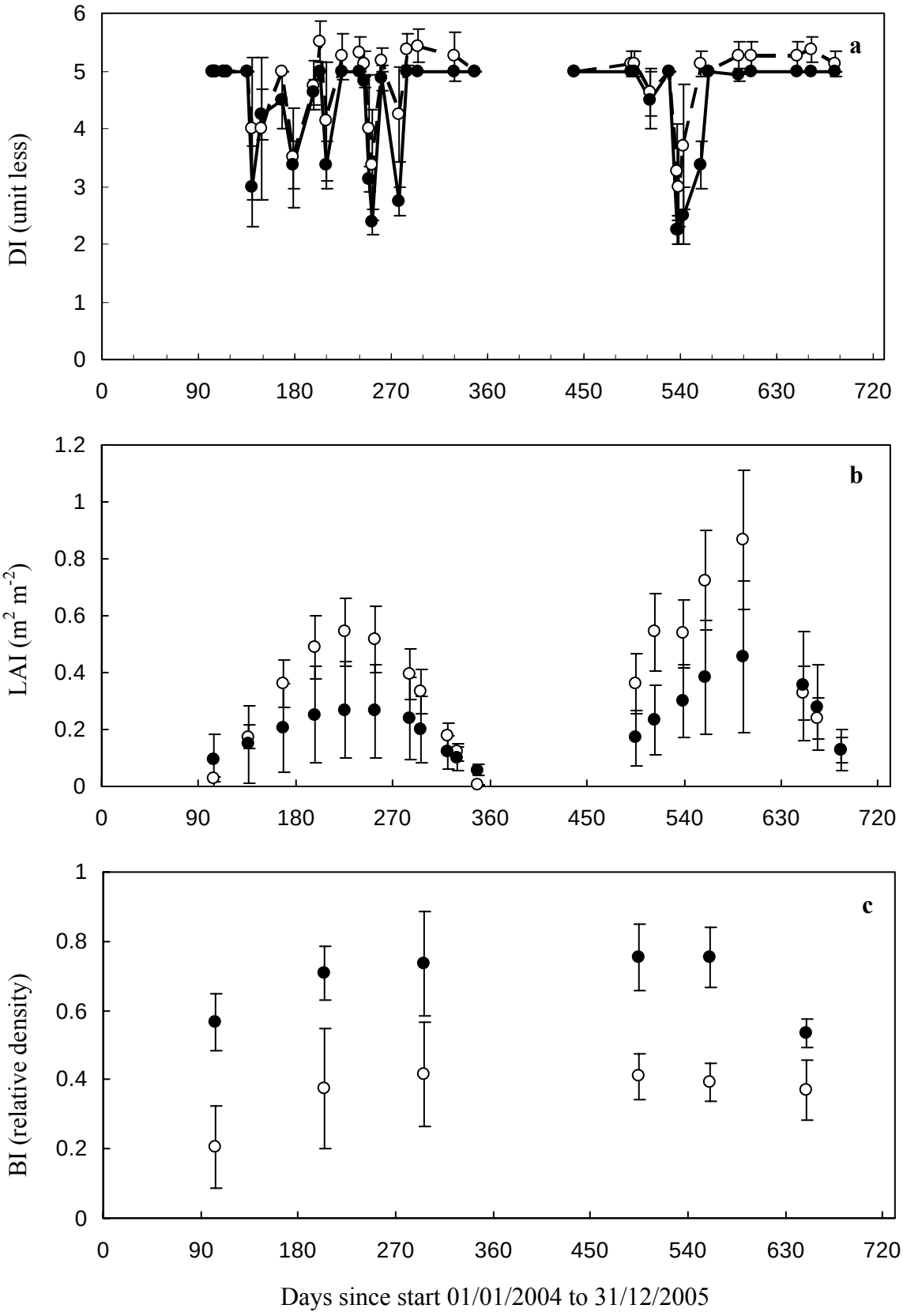


Figure 2 (Bortoluzzi et al)

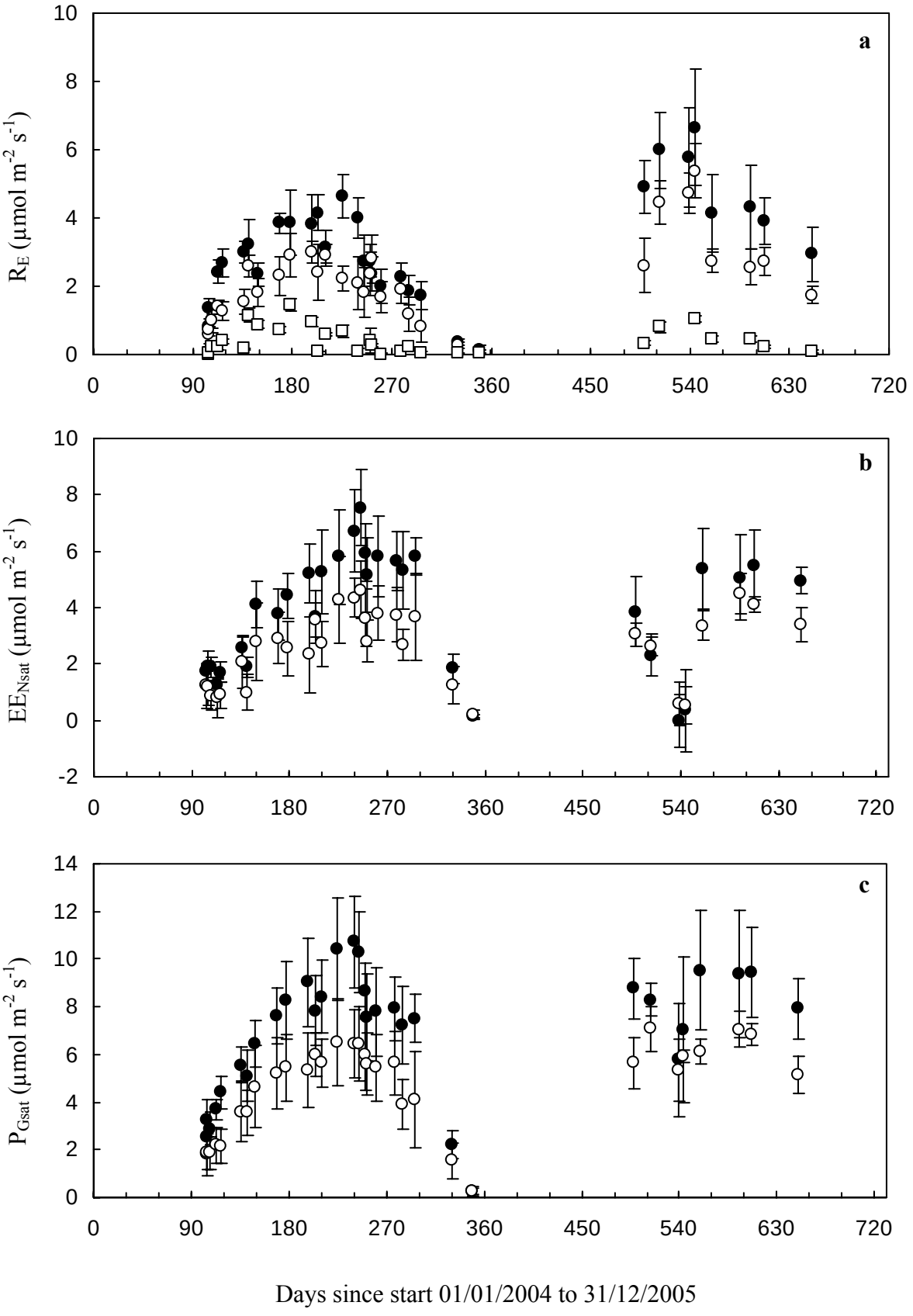


Figure 3 (Bortoluzzi et al)

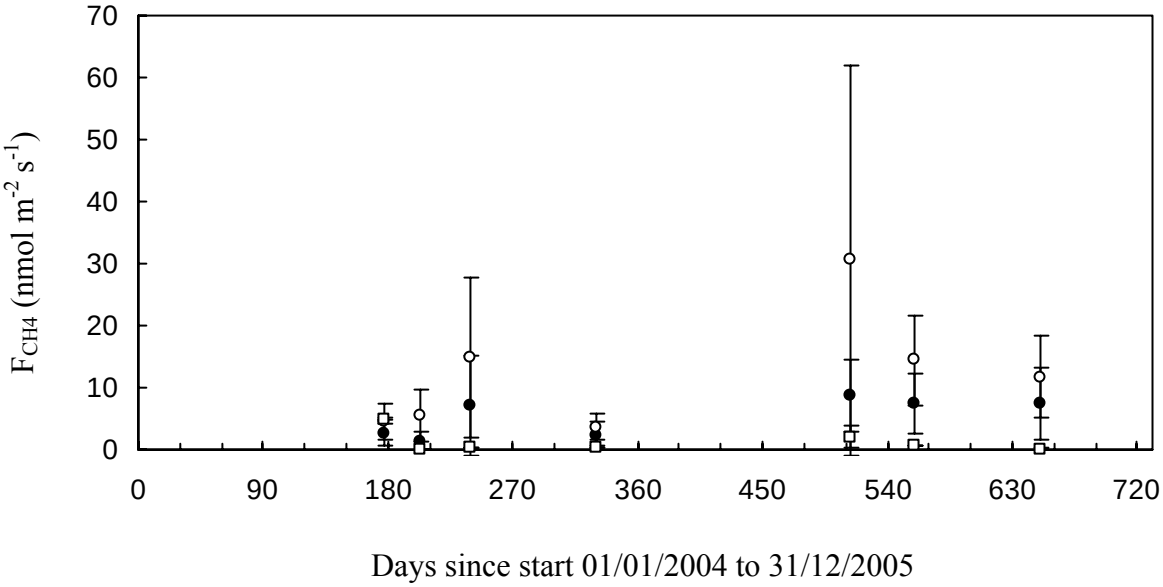


Figure 4 (Bortoluzzi et al)