



HAL
open science

Étude des processus de stockage de la matière organique et de régénération des tourbières dégradées après exploitation : sites du Russey (Jura français), de la Chaux d'Abel (Jura suisse) et de Baupte (Cotentin, France).

Laure Comont

► To cite this version:

Laure Comont. Étude des processus de stockage de la matière organique et de régénération des tourbières dégradées après exploitation : sites du Russey (Jura français), de la Chaux d'Abel (Jura suisse) et de Baupte (Cotentin, France).. *Géochimie*. Université d'Orléans, 2006. Français. NNT : . tel-00136118

HAL Id: tel-00136118

<https://theses.hal.science/tel-00136118>

Submitted on 12 Mar 2007

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.



UNIVERSITE D'ORLEANS

**THESE PRESENTEE A L'UNIVERSITE D'ORLEANS
POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE D'ORLEANS**

Discipline : Sciences de l'Univers

PAR

COMONT Laure

**Étude des processus de stockage de la matière organique et de régénération
des tourbières dégradées après exploitation : sites du Russey (Jura
français), de la Chaux d'Abel (Jura suisse) et de Baupte (Cotentin, France).**

Date de soutenance le **5 Décembre 2006**

MEMBRES DU JURY :

M. André-Jean FRANCEZ

Rapporteur

M. Jean-François PONGE

Rapporteur

M. Alexandre BUTTLER

Examineur

M. Francis MULLER

Examineur

M. François LIEUTIER

Examineur

M. Jean-Robert DISNAR

Directeur de thèse

Mme Fatima LAGGOUN-DÉFARGE

Co-directrice de thèse

Remerciements

Au terme de ce travail, je tiens à exprimer mes plus sincères remerciements à ceux et celles qui ont contribué à l'aboutissement de ces trois ans de thèse.

En préambule, je souhaite remercier le Conseil Régional du Centre de m'avoir apporté son soutien financier afin de pouvoir participer au programme européen RECIPE dans lequel s'inscrit cette thèse.

Mes premiers remerciements vont à mes deux responsables, Mme Fatima Laggoun-Défarge et M. Jean-Robert Disnar, respectivement co-directrice et directeur de cette thèse, qui ont su me soutenir et me faire profiter de leur expérience et leur connaissance sur le plan scientifique. Leurs remarques et suggestions lors de la rédaction m'ont permis d'apporter des améliorations à la qualité de ce manuscrit. Merci à eux pour leur encadrement, leur présence à mes côtés, leur confiance et toute leur sympathie qu'ils m'ont témoignés tout au long de ces trois années.

Un merci tout particulier à Messieurs André-Jean Francez et Jean-François Ponge, d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ce manuscrit, ainsi qu'à Messieurs Alexandre Buttler, Francis Muller et François Lieutier de me faire l'honneur de juger ce travail.

Mes remerciements vont ensuite à Mme Elisabeth Vergés puis à M. Ary Bruand, responsables successifs de l'ISTO, de m'avoir accueilli au sein de leur laboratoire et m'avoir permis de bénéficier de bonnes conditions de travail. Ces dernières étant le fruit du travail de l'ensemble de l'équipe matière organique. A ce titre, je remercie M. Boussafir, C. Di-Giovanni, P. Gautret, X. Bourrat, P. Albéric, J. Trichet. Je remercie mes compagnons de route, Sylvain, Aïda et Marcio, les nouveaux, Audrey et Yann, ainsi que les anciens, Cyril, Yoann et Pierre. Je tiens à remercier aussi Marielle et Nathalie, dont l'aide sur le plan technique m'a été précieuse. Un merci très personnel est adressé à Aude et à Adriana. Enfin, je remercie Jérémy, mon « coloc » de bureau pour sa patience et son aide à la rédaction de ce manuscrit.

Merci à tous les autres que j'ai pu être amenée à solliciter, A. Francez et Y. Delettre (Université de Rennes) pour la partie statistique ; A. Richard (Université d'Orléans) et C. Défarge (Polytech' Orléans) pour les observations au cryoMEB ; ou encore I. Le Jan (Université d'Orléans) pour les coupes histologiques.

Finalement j'adresse mes plus chaleureux remerciements à mes parents, à Hélène et à Nicolas pour leur encouragement et leur soutien.

Table des matières

AVANT PROPOS : CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE.....	5
1. Un écosystème particulier: les tourbières.....	7
1.1. Définition	7
1.2. Formation	7
1.3. Classification.....	9
1.4. Evolution	11
1.5. Répartition spatiale.....	11
1.6. Exploitation	13
1.7. Conséquences	15
2. Dynamique de la matière organique dans les tourbières.....	17
2.1. En condition naturelle	17
2.1.1. La production primaire.....	17
2.1.1.1. Les sphaignes	17
2.1.1.2. La production primaire, quelques chiffres	19
2.1.2. Conditions de préservation de la matière organique	21
2.1.3. Le cycle du carbone dans les tourbières.....	23
2.2. Après exploitation	24
2.2.1. Restauration hydrologique	25
2.2.2. Restauration des propriétés physico-chimiques	25
2.2.3. Restauration de la végétation	26
2.2.3.1. Régénération naturelle.....	26
2.2.3.2. Interventions humaines	27
CHAPITRE I : INTRODUCTION	31
CHAPITRE II : SITES D'ÉTUDE	37
1. Présentation des sites d'étude.....	39
1.1. La tourbière de Baupte	39
1.1.1. Localisation et formation	39
1.1.2. Historique de l'exploitation.....	41
1.1.3. Caractéristiques actuelles du site.....	41
1.2. La tourbière du Russey.....	43
1.2.1. Localisation et formation	43
1.2.2. Historique de l'exploitation.....	43
1.2.3. Caractéristiques actuelles du site.....	45
1.3. La tourbière de la Chaux d'Abel	45
1.3.1. Localisation et formation	47
1.3.2. Caractéristiques actuelles du site.....	47
2. Échantillonnage.....	49
CHAPITRE III : METHODES D'ETUDE.....	53
1. Étude géochimique globale	55
2. Étude pétrographique	55
2.1. Microscopie photonique.....	55
2.1.1. Réalisation de frottis.....	55
2.1.2. Préparation de coupe histologique	56
2.2. Cryo-microscope électronique à balayage	56
3. Étude moléculaire.....	57
4. Analyse en composantes principales.....	57
CHAPITRE IV : ORIGINE DE LA MATIERE ORGANIQUE.....	59

1.	Introduction:	61
2.	Matériels et méthode :	63
2.1.	Sélection des végétaux	63
2.1.1.	Contexte environnemental :	63
2.1.2.	Echantillonnage et sites d'étude:	65
2.2.	Méthodes d'étude	65
3.	Résultats et discussion:	67
3.1.	Caractérisation globale	67
3.1.1.	Etude géochimique globale	67
3.1.2.	Etude pétrographique	68
3.1.2.1.	Micromorphologie des tissus de Bryophytes actuelles	68
3.1.2.2.	Micromorphologie des tissus de Cypéracées actuelles	73
3.2.	Caractérisation moléculaire	78
3.2.1.	Quantité globale des sucres	78
3.2.2.	Distributions des différents monosaccharides	81
4.	Conclusions	83
	CHAPITRE V : EVOLUTION DE LA MATIERE ORGANIQUE	85
	Introduction	87
1.	La tourbière de la Chaux d'Abel	89
1.1.	Introduction	89
1.2.	Résultats	89
1.2.1.	Caractérisation globale de la tourbe	89
1.2.2.	Caractérisation micromorphologique de la matière organique de la tourbe	93
1.2.3.	Caractérisation moléculaire de la matière organique de la tourbe	101
1.3.	Discussion	105
1.3.1.	Évolution de la composition de la MO dans les profils de tourbe	105
1.3.2.	Évolution de la composition de la matière organique de la tourbe en fonction d'un gradient croissant de régénération	110
1.4.	Conclusions	112
2.	La tourbière du Russey	115
2.1.	Micromorphological study of peat evolution in a regenerating cutover <i>Sphagnum</i> -peatland: Le Russey, Jura Mountains, France	115
2.1.1.	Introduction	115
2.1.2.	Materials and methods	119
2.1.2.1.	Study site	119
2.1.2.2.	Sampling	119
2.1.2.3.	Bulk density	121
2.1.2.4.	Light microscopy	121
2.1.2.5.	Cryo-Scanning Electron microscopy (cryo-SEM)	121
2.1.2.6.	Heterotrophic bacteria counting	123
2.1.3.	Results	123
2.1.3.1.	Bulk density	123
2.1.3.2.	Identification and quantification of peat OM components	123
2.1.3.3.	Microtexture and peat composition	126
2.1.3.4.	Heterotrophic bacteria biomass	137
2.1.4.	Discussion	139
2.1.4.1.	OM biodegradation in undisturbed situation	139
2.1.4.2.	OM biodegradation at various regeneration stages: comparaison with the undisturbed situation	140
2.1.5.	Conclusions	143

2.2.	Evolution of organic matter indicators in response to major environmental changes: The case of a formerly cut-over peat bog.....	144
3.	La tourbière de Baupte	165
3.1.	Introduction	165
3.2.	Résultats	165
3.2.1.	Caractérisation globale de la tourbe	165
3.2.2.	Caractérisation micromorphologique de la matière organique de la tourbe	167
3.2.3.	Caractérisation moléculaire de la matière organique de la tourbe	169
3.3.	Discussion	169
3.4.	Conclusions	177
	CHAPITRE VI: SYNTHÈSES GÉNÉRALES.....	179
1.	Identification de marqueurs de sources	181
2.	Identification de marqueurs de dégradation	183
3.	Évolution de la matière organique au sein des profils de tourbe régénérée en comparaison avec les profils de référence.....	183
4.	Évolution de la matière organique au sein d'une chrono-séquence de régénération	185
5.	Confrontation générale des données majeures	187
6.	Perspectives	193
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	195
	ANNEXES.....	211

**AVANT PROPOS : CONTEXTE GENERAL DE
L'ETUDE**

MARAIS au sens très large zone presque en permanence humide et recouverte d'une végétation aérienne dense ou assez dense			
MARAIS, MARECAGE = MARSH, SWAMP, CARR = RIED, SUMPF, BRUCH au sens plus restrictif (anglais)		TOURBIERE BOMBEE	LANDE TOURBEUSE
minérotrophe eutrophe		minéro-ombrotrophe mésotrophe	ombrotrophe oligotrophe
marais plat à haute productivité non tourbeux ou tourbeux		marais bas, bas-marais* peu productif (comme le haut-marais)	marais bombé, haut-marais*
marais salé, saumâtre ou minéral	marais ou tourbière de transition = transitional or intermediate mire (anglais) = Übergangsmoor, Zwischenmoor (allemand)		= moor(-land), heather moor (angl.) = Heidemoor, Moorheide (allema)
(anglais) tourbière plate fen(-land)	(allemand) Flachmoor, Ried	tourbière basse fen(-land) Niedermoor	tourbière haute bog, raised mire Hochmoor
TOURBIERE au sens large = MIRE, PEATLAND = MOOR zone humide couverte de végétation et produisant de la tourbe			
		TOURBIERE au sens strict, le plus souvent à sphaignes	
Marais à roseaux		Tourbières à sphaignes	

Figure 1 : Nomenclature et équivalence en anglais et en allemand des milieux tourbeux (d'après Manneville et al., 1999)

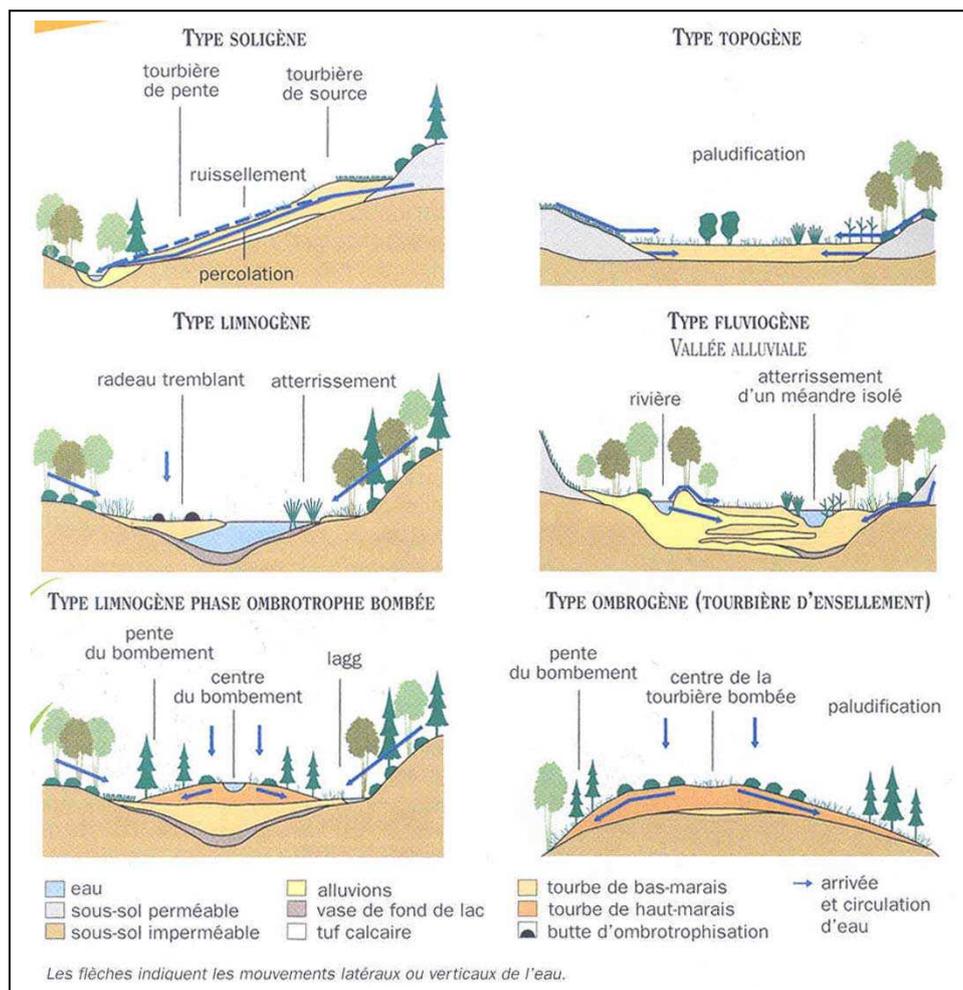


Figure 2 : Schéma du fonctionnement hydrologique des principaux types de tourbières (d'après Manneville et al., 1999)

1. Un écosystème particulier: les tourbières

1.1. Définition

La définition générale classique de ce type d'écosystème est un milieu humide colonisé par la végétation qui se développe sur un sol peu perméable formé de tourbe. La tourbe est constituée au minimum de 20 à 30 % de matière organique mal dégradée et cette teneur peut monter à 97 % (Manneville *et al.*, 1999). Cette matière organique provient de l'accumulation, sur de longues périodes (de l'ordre du siècle ou du millénaire), de résidus végétaux (Bryophytes et plantes supérieures, comme les Cypéracées ou certains ligneux) dans un environnement presque toujours engorgé d'eau. Cet engorgement permanent (eau stagnante ou peu mobile, appauvrie en oxygène) provoque l'anaérobiose, ce qui limite considérablement les processus microbiologiques qui assurent la dégradation ralentie des débris végétaux aboutissant à la formation de la tourbe. Cette dernière, définie comme un histosol, peut contenir entre 75 et 100% (masse sèche) de matière organique, et entre 80 à 90 % d'eau (Francez, 1991).

Les tourbières sont considérées comme une vraie richesse écologique de par leurs biodiversités floristique et faunistique très spécifiques, ainsi que de par leurs capacités à séquestrer le carbone à long terme, sous forme de produits organiques plus ou moins dégradés. Comme l'illustre la figure 1, sous le vocable « tourbière », se cache en fait une extraordinaire variété de milieux, dépendant des différentes conditions environnementales (climat, apport nutritif, substratum...) ayant présidé à leur formation et à leur développement.

1.2. Formation

Pour qu'une tourbière se forme, plusieurs conditions doivent être réunies (Gobat *et al.*, 1998). La présence de l'eau est un facteur écologique majeur pour la formation de la tourbe. En effet, cette formation dépend d'un bilan hydrique positif : c'est-à-dire à un excédent d'apports d'eau (précipitations, ruissellements, sources...) par rapport à l'ensemble des pertes (évaporations, évapotranspirations, écoulements...), au moins pendant la majeure partie de l'année. Pour que ce bilan soit positif, il faut non seulement tenir compte des apports en eau, mais également d'un autre facteur interdépendant qui est la température. C'est pourquoi l'existence de système tourbeux ainsi que la répartition de ce type de milieux, est directement

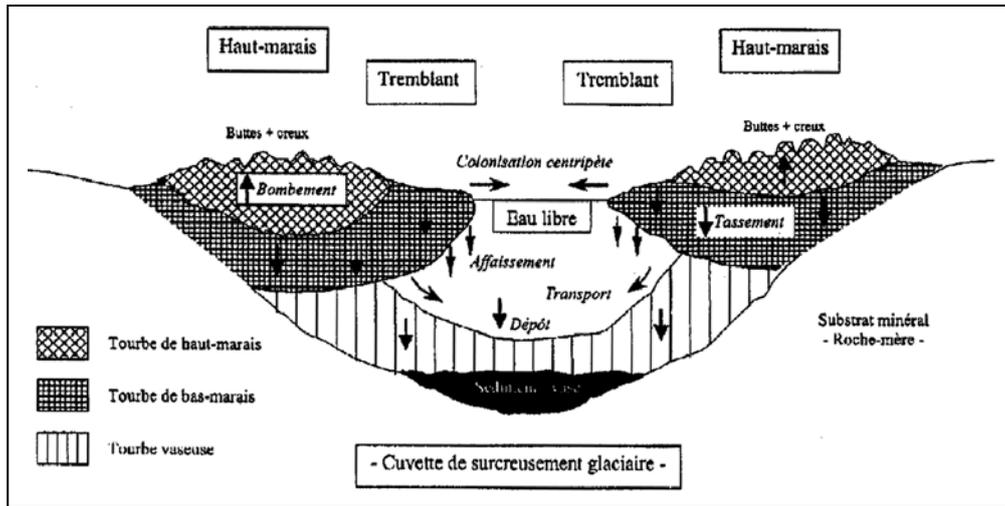


Figure 3 : Processus de développement de la tourbière mise en jeu au cours de l'atterrissement d'un plan d'eau (d'après Francez, 2000)

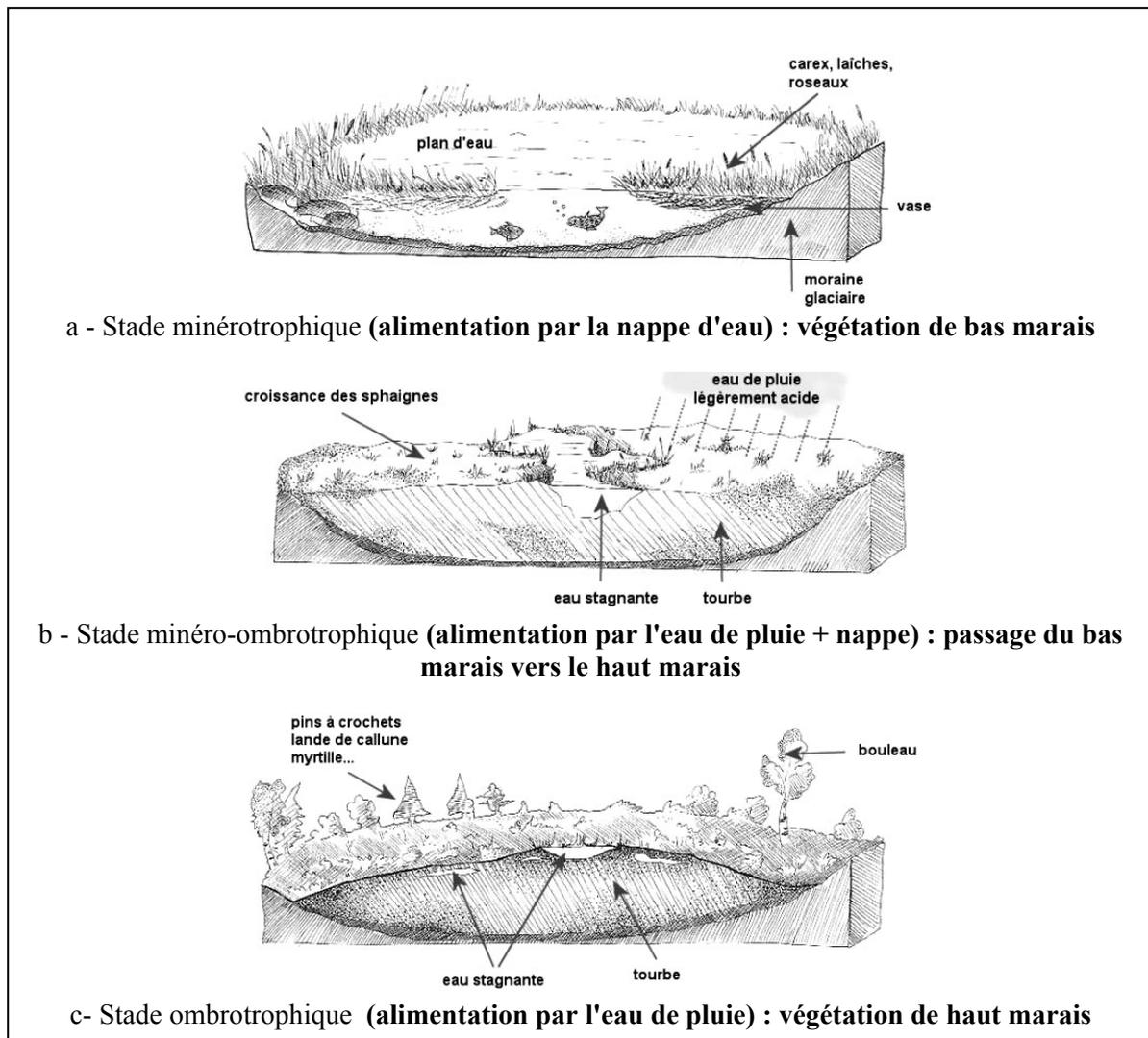


Figure 4 : Stade d'évolution de formation d'une tourbière (source: www.frasne.net/tourbieres/tourbiere_formation_cpie.htm)

dépendante du climat. Ainsi, les climats les plus favorables pour l'établissement des tourbières ombrotrophes, seront ceux qui allient des précipitations importantes à des températures relativement basses. Cependant, des tourbières pourront se développer sous des climats chauds comme ceux des tropiques, à condition que les importantes pertes par évapotranspiration soient compensées par d'abondantes précipitations, et bien évidemment aussi, que la production primaire nette (matière végétale produite sur place) soit nettement supérieure à celle éliminée par les processus de décomposition. En effet, la production primaire nette est un autre facteur important à considérer lors de la formation d'une tourbière. Elle varie considérablement suivant le type de tourbière, pouvant aller de 3,5 kg.m⁻².an⁻¹ pour une tourbière à Cypéracées de zone tempérée, à seulement 1 kg.m⁻².an⁻¹ pour une tourbière à sphaigne de l'hémisphère Nord (Bradbury & Grace, 1983). D'autres facteurs peuvent également être pris en considération pour favoriser la présence éventuelle de tourbières dans des lieux bien précis du paysage (Manneville *et al.*, 1999). Ces facteurs jouent un rôle à la fois dans le bilan hydrique et dans le bilan de l'accumulation de la tourbe. La topographie, c'est à dire le relief, doit pouvoir retenir les eaux de pluie ou de ruissellement (pentes plus ou moins fortes, présence de creux, cols aplanis...). Le substrat géologique doit présenter des caractéristiques physiques (imperméabilité, porosité, fissuration...) permettant ou non, la rétention des eaux. Les caractéristiques chimiques des sédiments récents ou des roches plus anciennes vont aussi avoir une influence sur la composition chimique et le pH de la tourbe, jouant ainsi un rôle sur (1) les possibilités de dégradation et de recyclage de la matière organique, (2) l'abondance et de la nature des microorganismes décomposeurs (champignons et bactéries du sol) ainsi que sur (3) la végétation qui va pouvoir coloniser le milieu tourbeux.

1.3. Classification

Il existe un nombre important de classifications des tourbières selon l'importance donnée aux différents critères utilisables pour leur typologie. Elles diffèrent en fait selon les disciplines pour lesquelles elles ont été élaborées. Néanmoins, la plupart d'entre-elles tiennent compte du mode d'alimentation en eau de la tourbière (Julve, 1996; Manneville *et al.*, 1999).

Lorsque l'alimentation en eau est mixte, i.e. provenant en grande partie d'eaux d'écoulement qui se sont enrichies en nutriments sur leur parcours, ainsi que d'une nappe phréatique affleurante, stagnante, les tourbières sont dites « topogènes » (limnogène et fluviogène). Ce sont des tourbières plates, basses, de bas-marais (« fens » ou « lowmoors ») ou de pentes (soligène) qui présentent un statut minérotrophique, milieu basique et riche en

	BAS MARAIS ET MARAIS PLAT	HAUT MARAIS, TOURBIERE BOMBEE
climat	très variés: humide à assez sec, froid à chaud	humide à très humide, frais à assez froid
hydrologie	le bilan local précipitations/évaporations est parfois déficitaire-origine terrestre (minérotrophie): lac, étang, fleuve, source, ruissellement, nappe phréatique- milieux bien imbibés, situés sous ou juste au niveau général de l'eau- oxygénation du substrat moyenne à faible	le bilan précipitations/évaporations est toujours excédentaire-origine météorique directe (ombrotrophie), coupée de la circulation environnante à cause du bombement- milieux au dessus du niveau général de l'eau (sécheresse épisodique)- oxygénation du substrat faible
pH / teneur en ions	basique à acide / calcique à non calcique et assez pauvre en ions / rarement saumâtre	acide à très acide / non calcique et très peu minéralisé / beaucoup d'acides humo-fulviques
Caractère de la tourbe	épaisseur très faible à très forte, plus ou moins dégradée; cendres minérales abondantes	épaisseur moyenne à très forte pratiquement pure et peu dégradée; peu de cendres
niveau trophique	eutrophe à oligotrophe	oligotrophe à dystrophe
origine et types	attérissement ou paludification, soligène, topogène, fluviogène, limnogène, croissance centripète surtout (en gagnant sur l'eau)	paludification / soit phase ombrotrophe provenant d'un bas marais, soit de type vraiment ombrogène (ensellement et couverture) croissance centrifuge (en gagnant sur les terres)
végétation	aulne, bouleaux, saules, bourdaine, graminées et cypéracées dominantes, nombreuses dicotylédones et ptéridophytes, sphaignes rares, peu de champignons et beaucoup de bactéries	pins, bouleaux, (épicéa), éricacées et cypéracées dominantes, peu de dicotylédones et ptéridophytes, sphaignes dominantes, avec autres bryophytes, nombreux champignons, peu de bactéries

Tableau 1 : Tableau récapitulatif pour distinguer les deux grandes catégories de tourbières (d'après Manneville et al., 1999)

Localisation	Surface (10 ³ km ²)
Amérique du Nord	1 735
Asie	1 119
Europe	957
Afrique	58
Amériques Centrale et du Sud	102
Australie et Océanie	14
TOTAL	3 985

Tableau 2 : Répartition mondiale des tourbières (d'après Francez, 2000)

nutriments (figure 2). Inversement, lorsque l'alimentation en eau est uniquement réalisée par les précipitations, les tourbières sont dites « ombrogènes ». Ce sont des tourbières bombées, de haut-marais (« raised-bog »), qui présentent plutôt un statut ombrotrophique, milieu plus acide et beaucoup plus pauvre en nutriments que dans le cas précédent (figure 2).

1.4. Evolution

Un complexe tourbeux peut-être rattaché à plusieurs des types de tourbières définis ci-dessus. Cela dépend bien sûr de son évolution au cours du temps et de son histoire. Par exemple, les tourbières auxquelles nous nous sommes intéressés au cours de cette thèse, étaient, pour la majorité d'entre-elles, des tourbières limnogènes (relatif au mode de formation) et sont devenues au cours du temps des tourbières ombrogènes (relatif au mode de fonctionnement actuel). Ce type d'évolution est particulièrement caractéristique des tourbières jurassiennes (figure 2). Généralement la formation de ces tourbières débute dans un environnement calcaire, par comblement d'un plan d'eau dont les apports proviennent en grande majorité du substratum (Heathwaite et al., 1993). Très vite la colonisation végétale par des plantes pionnières, telles que les Cypéracées, se réalise grâce aux conditions minérotrophiques du milieu et laisse place à une végétation luxuriante de bas-marais (figures 3 et 4). Cette dernière, de par un surcroît de sa production primaire par rapport à la décomposition, provoque un épaissement de la tourbe et un début de croissance verticale de la tourbière (figure 4a). La tourbière s'élevant, la surface perd progressivement sa dépendance vis-à-vis des couches profondes de la tourbe (figure 4b). Cette évolution s'accompagne du passage d'un régime minérotrophique (alimentation par la nappe phréatique) à un régime ombrotrophique (alimentation par les précipitations). Ce changement majeur va entraîner la modification de la chimie des eaux et de ce fait l'écologie du milieu (tableau 1). En effet, ce dernier est alors progressivement envahi par les sphaignes qui, à terme, vont remplacer progressivement les Cypéracées originelles. Cette évolution s'accompagne d'une inversion de la topographie initiale qui devient alors bombée (figure 4c).

1.5. Répartition spatiale

Les tourbières sont des écosystèmes accumulateur de tourbe (ou plus généralement de matière organique), qui couvrent aujourd'hui entre 3 et 4 millions de km² (Tableau 2) à

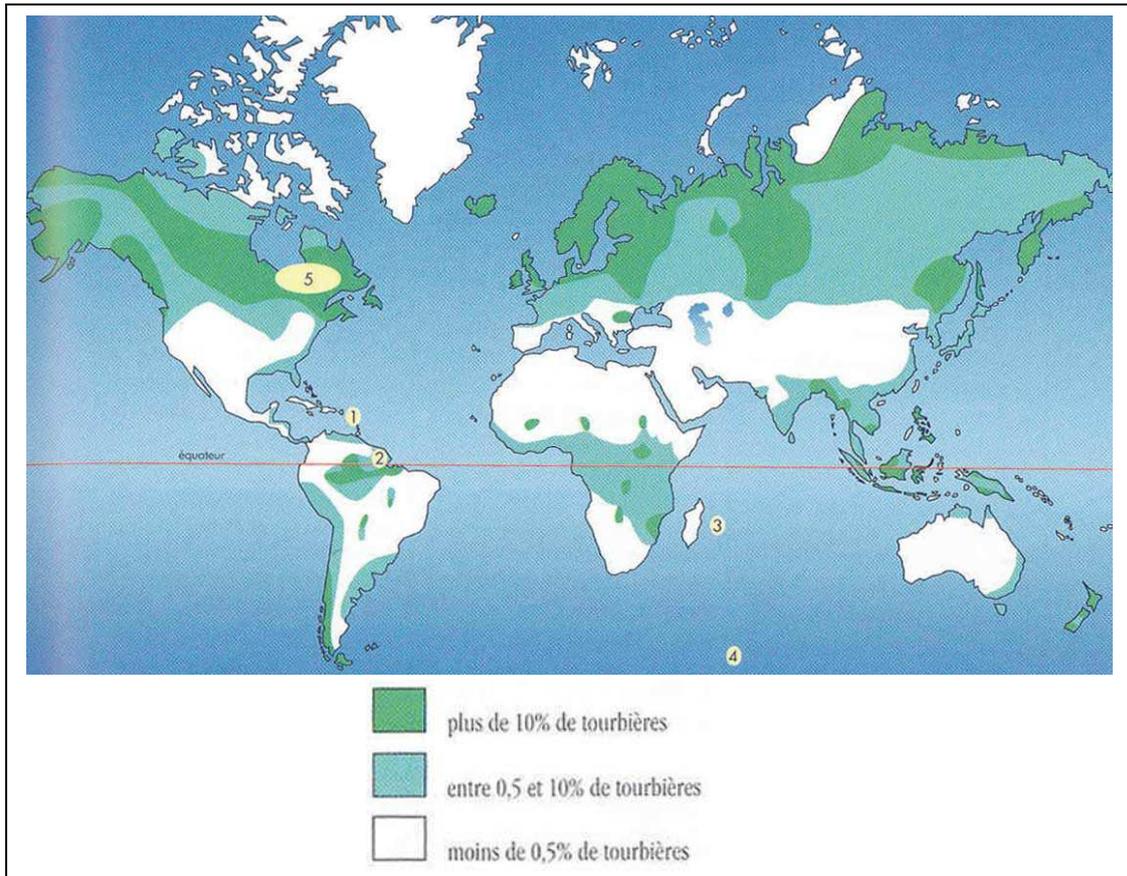


Figure 5 : Répartition et densité des tourbières à l'échelle mondiale (d'après Manneville et al., 1999)

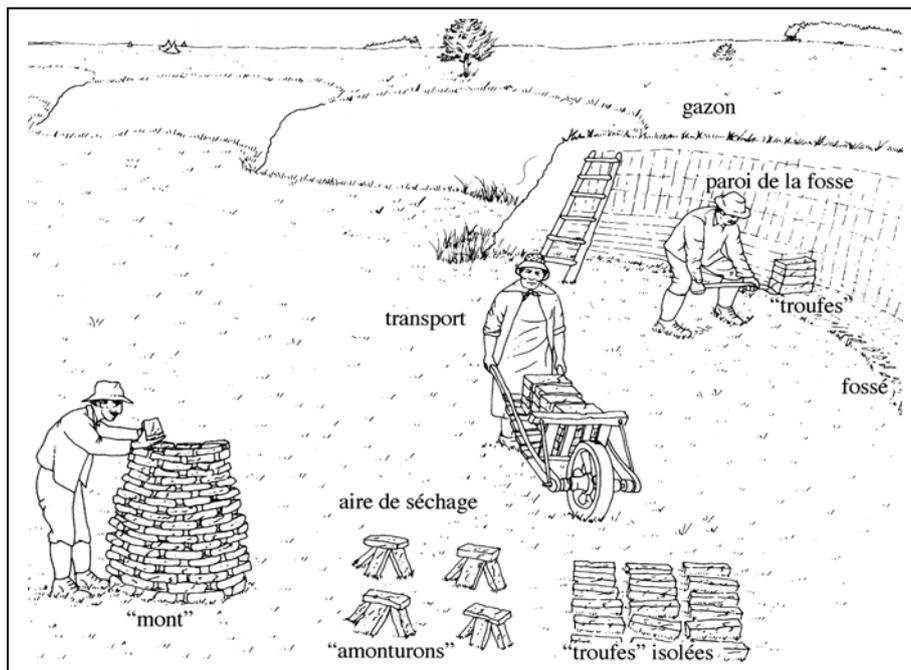


Figure 6 : Extraction traditionnelle de la tourbe par les paysans (d'après Matysiak, 1998)

l'échelle du globe (Francez, 2000; Joosten & Clarke, 2002) elles s'étendent ainsi sur près de 3% de la surface des terres émergées (Lappalainen, 1996a), soit environ 400 millions d'hectares (Charman, 2002). Elles figurent parmi les écosystèmes de zones humides les plus répandus, soit environ 50 à 70% des zones humides mondiales (Chapman *et al.*, 2003). Elles se situent principalement, pour 90% d'entre elles, dans les zones tempérées et boréale de l'hémisphère nord, entre les latitudes 50° et 70°, au Canada, en Russie, en Fennoscandie et dans le Nord-Ouest de l'Europe (O'Neill, 2000 ; Payette & Rochefort, 2001). 10% d'entre elles se trouvent dans les zones tropicales de l'hémisphère sud (Figure 5). En France, les tourbières représentent moins de 1% de la superficie du pays, ce qui est peu par rapport aux pays plus nordiques, mais la diversité y est très grande (Manneville *et al.*, 1999). Dans les années cinquante, les tourbières y occupaient entre 100 000 et 120 000 ha. Aujourd'hui, il n'en reste plus que 60 000 ha (Maitre, 2003). La superficie des tourbières a beaucoup varié au cours du 20^{ème} siècle, une majorité d'entre-elles ayant disparu du fait d'interventions humaines, et notamment à la suite d'exploitations. En effet, au moins depuis le Moyen Age, la tourbe a été utilisée, d'abord comme source d'énergie (combustions diverses), mais aussi comme fertilisant (agriculture, horticulture et sylviculture).

1.6. Exploitation

De par sa composition « organique » particulière, la tourbe a été, pendant longtemps, et continue encore à ce jour, d'être un matériau exploitable par l'homme. Depuis le Moyen Age jusqu'au début du XIX^e siècle, l'exploitation de la tourbe, principalement comme combustible, se faisait de manière manuelle traditionnelle et s'appelait « le tourbage ». Ce genre d'exploitation a été introduit par les paysans pour couvrir leurs besoins domestiques annuels en chauffage, lorsque le charbon et le bois faisaient défaut (Lappalainen, 1996b). La technique était simple. Après avoir drainé l'eau et enlevé la couche superficielle de la végétation, le tourbier découpait la tourbe sous forme de petits blocs et les transportait vers une aire de séchage où ils étaient empilés et stockés sous forme de meule (figure 6). Ensuite, vers la fin du XIX^e siècle, milieu du XX^e siècle, ces petites exploitations, généralement familiales, se sont développées sur de plus grandes surfaces tourbeuses, avec une intensification de l'extraction. Ce développement s'accompagna d'un accroissement de la main d'œuvre et surtout d'un début de mécanisation. Vers la fin du XX^e siècle, l'accroissement de la mécanisation sous l'impulsion du coût croissant de la main d'œuvre, a abouti à l'utilisation de machines géantes. Ces machines qui fonctionnent par aspiration,



Figure 7 : Machine à aspirer la tourbe
 (source :http://www.gnb.ca/0078/minerals/Peat_History-f.asp)

	Superficie des tourbières vers 1945 (en ha)	Superficie des tourbières non exploitées vers 1980 (en ha)
France	120 000	60 000 (en 1998)
Suisse	20 000	12 500 (en 1985)
Belgique	6 000	2 000
Luxembourg	200	10
Finlande	11 800 000	6 300 000
Suède	7 000 000	5 700 000
Royaume-Uni	1 600 000	1 100 000
Irlande	1 200 000	960 000
Allemagne	630 000	245 000
Pays-Bas	250 000	9 000

Tableau 3 : Régression des tourbières européennes, au cours du XX^e siècle
 (modifié d'après Manneville et al., 1999)

permettent ainsi de décaper la tourbe jusqu'à une profondeur pouvant atteindre 1,50 m (figure 7). L'apparition de ces engins marque le début d'une exploitation abusive des tourbières. A cela, s'ajoute une installation d'infrastructures plus lourdes (transports par voies ferrées pour déplacer les wagonnets remplis de tourbe; usines de traitement ; hangars de stockage...). En quelques siècles, l'exploitation de la tourbe est devenue un véritable empire industriel avec le passage de quelques tonnes de tourbe extraites par an à plus de 600 000 tonnes pour la France (Manneville, 1999).

Aujourd'hui, la production industrielle de la tourbe se concentre principalement en Europe (incluant la Russie) et en Amérique du Nord (Lappalainen, 1996a). Environ la moitié de cette production est utilisée comme source d'énergie (à travers des combustions diverses) et l'autre moitié comme fertilisant (pour le conditionnement des sols et comme constituant de litières en agriculture et en horticulture), pour des traitements médicaux (balnéothérapie) et comme matière absorbante pour diverses utilisations (Nyrönen, 1996). En Finlande, par exemple, les quantités de tourbe extraites sont passées de 9,2 à 23,3 millions de m³, pour le secteur de l'énergie, et de 1,6 à 2,2 millions de m³, pour le secteur de l'horticulture, durant la période 1980 à 2002 (Schwarz et al., 2004). D'autres usages de la tourbe sont plus anecdotiques. Par exemple la plus connue, en Ecosse et en Irlande, est la torréfaction du malt par la fumée de feu de tourbe (maltage) pour la fabrication de whisky. En balnéothérapie, les bains de tourbe sont supposés être efficaces dans le traitement des rhumatismes (Korhonen, 1999). Les fibres de cellulose que renferme la tourbe, sont parfois utilisées dans l'emballage, l'isolation ou encore la fabrication de papier, voire de textile (Pirtola, 1996).

1.7. Conséquences

L'extraction industrielle de la tourbe, notamment dans les pays où ces milieux couvrent une large superficie, a été une cause bien significative de leur destruction et de leur disparition, malgré la grande valeur patrimoniale que représentaient certaines d'entre-elles. Le tableau 3 résume la régression des tourbières au cours du XX^e siècle, en quelques chiffres. Le bilan est lourd avec environ la moitié des tourbières de France et de Suisse qui ont disparu en quelques décennies et beaucoup plus en Belgique et au Luxembourg (Manneville et al., 1999). Actuellement, la majorité de ces pays a arrêté l'extraction de la tourbe à la suite de la raréfaction des stocks et surtout à la disparition des écosystèmes tourbeux. En fait, la cause principale de cette disparition réside dans l'abandon des sites pendant plusieurs années après

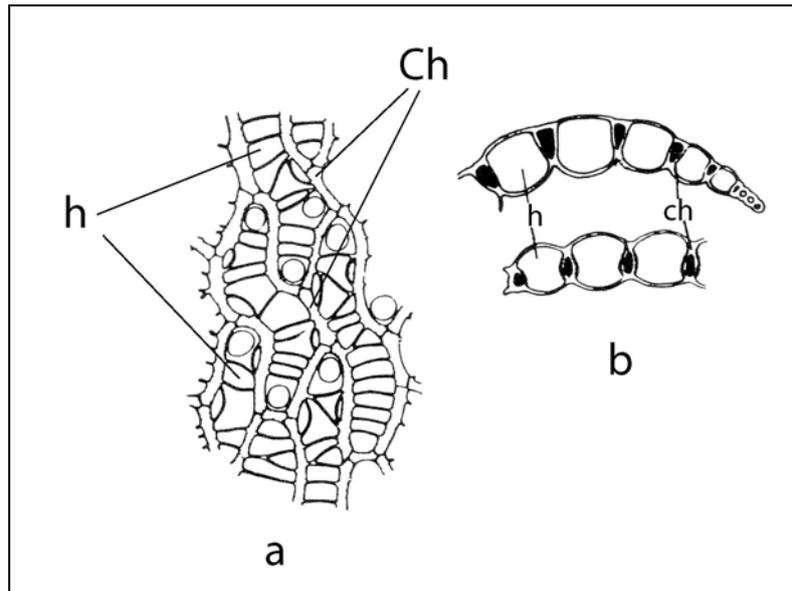


Figure 8 : Représentation schématique d'une feuille de sphaigne (a) et de sa coupe transversale (b),
Ch : cellules chlorophylliennes ; h : cellules hyalines ou hyalocystes
(modifié d'après Clément, 1984)

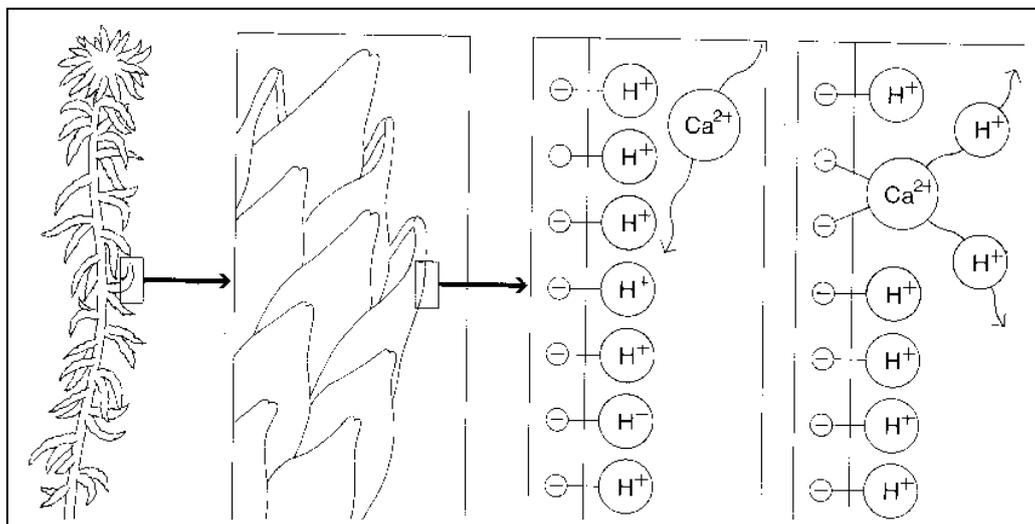


Figure 9 : Echanges cationiques grâce à des polymères d'acide uronique

l'exploitation, sans aucune remise en état. Le bilan de la régression des tourbières a permis à de nombreux scientifiques (Bournérias et Sajaloli, 1994), ainsi qu'aux protecteurs et gestionnaires d'espaces naturels (Hervio, 2001), de prendre conscience du problème en mettant en place des mesures pour une conservation de ces écosystèmes et leur gestion de manière efficace. Le but de ces initiatives est d'abord de promouvoir une intervention visant à restaurer les sites qui ont été fortement endommagés par les activités d'exploitation (Dupieux, 1998). Les mesures prises dans un tel cadre, se fondent sur des études précises. Ces études sont souvent multidisciplinaires car devant prendre en compte de nombreux critères tels que des conditions topographiques, le type de tourbière (bombée, de pente, de percolation...), la présence de drains ou non, la provenance et donc la qualité des eaux qui alimentent la tourbière, la qualité du substrat tourbeux et bien d'autres facteurs encore (Grosvernier, 2005). Plusieurs possibilités de restauration sont aujourd'hui ainsi applicables ; la plus grande difficulté étant de définir celles qui assureront au mieux la restauration et la conservation de ces tourbières à long terme.

2. Dynamique de la matière organique dans les tourbières

2.1. En condition naturelle

2.1.1. La production primaire

La production végétale primaire est le point de départ de la formation et de l'accumulation de la tourbe. En effet, la tourbe ne se forme et ne s'accumule qu'à condition que la production primaire nette soit supérieure au taux de décomposition de la matière organique (Waddington et al., 2003a). Comme dans beaucoup d'autres écosystèmes, la production primaire dépend à la fois du climat, mais aussi de la végétation qui a colonisé le milieu. Les principaux acteurs de cette production, dans des tourbières ombrotrophes, sont les sphaignes, appelées aussi « les bâtisseurs de tourbières » (Manneville et al., 1999).

2.1.1.1. Les sphaignes

Les sphaignes sont des végétaux regroupées dans le genre *Sphagnum*, appartenant à l'embranchement des bryophytes. Elles présentent des caractéristiques très spécifiques, aussi bien morphologiques que biochimiques, qui leur permettent de s'adapter aux conditions

	Production	Décomposition	Décomposition	Accumulation
Forme du carbone	C-Végétation	C-CO ₂	C-CH ₄	tourbe
Tourbière des Pradeaux (F)	274	243	3	28
Tourbière de Lakkasuo (FI)	629	586	23	20

Tableau 4 : Flux et quantités annuels de carbone (en g .m⁻²) dans deux tourbières à *Carex rostrata* et à *Sphagnum fallax*, en Finlande et en France (d'après Francez & Vasander, 1995)

Stade dynamique et espèces dominantes	Production (en g C.m⁻².an⁻¹)
Bas Marais	
<i>Carex rostrata</i> (Finlande)	712
<i>Caricetum lasiocarpae</i> (Pologne)	197
<i>Carex rostrata</i> + <i>Sphagnum fallax</i> (France)	480
<i>Caricetum limosae</i> + <i>Sphagnum</i> (Pologne)	250
<i>Carex</i> spp. + <i>Sphagnum angustifolium</i> (Canada)	225
Cariçaie (Canada)	815
<i>Carex rostrata</i> (USA)	460
Haut Marais	
De couverture (Angleterre)	245-434
<i>Eriophorum vaginatum</i> + <i>Sphagnum magellanicum</i> (France)	458
<i>Calluna</i> + <i>Eriophorum vaginatum</i> + <i>Sphagnum</i> spp. (France)	460
<i>Ledo-Sphagnetum magellanicum</i> (Finlande)	188
Communautés d' <i>Eriophorum vaginatum</i> (Alaska)	385
Communautés à <i>Sphagnum fuscum</i> (Canada)	109

Tableau 5 : Exemples de production primaire de tourbières sous diverses végétations (modifié d'après Francez, 2000)

environnementales très difficiles des tourbières (milieu souvent saturé en eau et pauvre en éléments nutritifs). En effet, elles créent activement leurs conditions de survie en stockant l'eau pendant les périodes sèches de l'été. Ce stockage est réalisé grâce à la structure cellulaire de leurs feuilles (Clément, 1984 ; Gobat et al., 1998 ; Manneville et al., 1999). Celles-ci sont constituées de deux sortes de cellules (figure 8) : les chlorocystes, cellules vivantes assimilatrices chlorophylliennes qui prennent donc en charge la fonction de photosynthèse en assurant ainsi les fonctions métaboliques de la plante; et les hyalocystes, grandes cellules mortes, non chlorophylliennes, qui assurent un rôle de stockage de l'eau qui peut pénétrer par simple capillarité au travers de petits pores. Ces cellules confèrent aux sphaignes une forte capacité de rétention en eau (~ 25 à 30 fois leurs poids sec).

De plus, les sphaignes ont la capacité de créer leur propre environnement chimique (Gobat et al., 1998). Pour se procurer les éléments nutritifs qui sont rares dans leur type d'écosystème, les sphaignes possèdent, dans les parois de leurs cellules, des molécules spéciales qui jouent le rôle d'« échangeurs cationiques » (Manneville et al., 1999). Ainsi, ces cellules ont la capacité de fixer des cations minéraux basiques du milieu (principalement le calcium, le potassium, le sodium et le magnésium nécessaires à leur développement) et, en échange, de libérer des protons qui contribuent à acidifier le milieu (figure 9). Cet appauvrissement du milieu en éléments nutritifs et son acidification, s'effectuent au détriment des autres plantes pionnières dont elles limitent l'installation. Enfin, ces conditions environnementales ralentissent aussi l'activité des microorganismes, ce qui entraîne une décomposition incomplète de la matière organique et son accumulation pour former de la tourbe (Bragg, 2002).

2.1.1.2. La production primaire, quelques chiffres

Il existe de nombreuses données quantitatives sur la production primaire des tourbières. Les ordres de grandeurs sont très variables et dépendent, comme nous l'avons déjà vu précédemment, des espèces végétales présentes mais aussi des conditions climatiques (Gobat et al., 1998). En effet, de faibles précipitations accompagnées de températures élevées entraînent une diminution de la production primaire (Clymo & Hayward, 1982; Moore, 1989; Francez, 1992). Les données présentées dans le tableau 4 et qui concernent la production primaire de deux tourbières, une à Sphaignes, en France et l'autre à Carex, en Finlande, indiquent des valeurs de 274 et de 629 gC(carbone).m⁻².an⁻¹, respectivement (Francez & Vasander, 1995). D'autres études (tableau 5) donnent des valeurs de production primaire

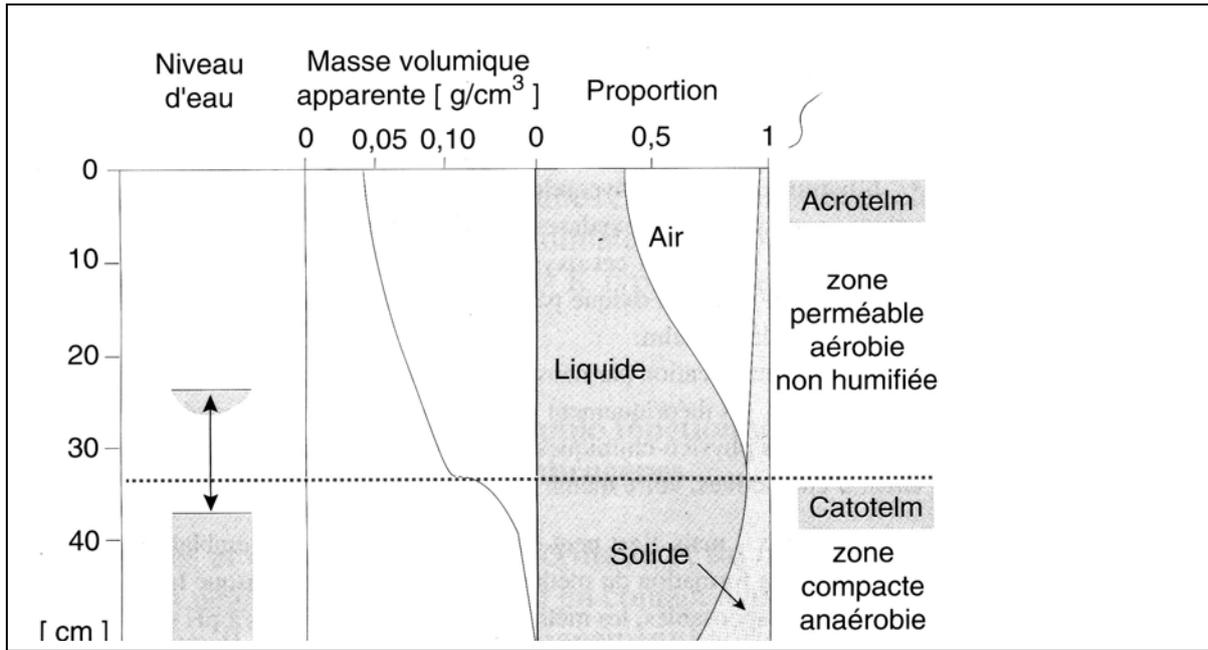


Figure 10 : Quelques propriétés de l'acrotelm et du catotelm d'un haut marais bombé (d'après Gobat et al., 1998)

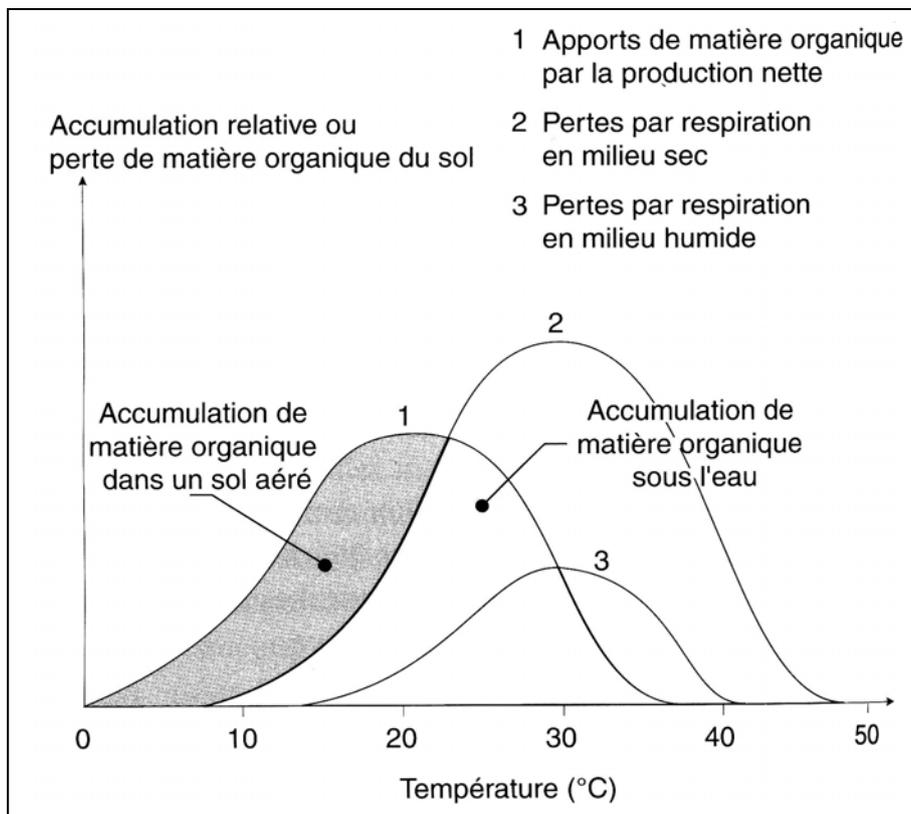


Figure 11 : Bilan de l'accumulation de la MO ou de la perte de MO du sol en fonction de la température et de l'hydromorphie (d'après Mohr & van Bahren, 1959)

pouvant atteindre $815 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ dans des tourbières canadiennes (Reader & Stewart, 1972). En règle générale (Francez, 2000), la production primaire des tourbières est plus forte dans les bas-marais ($\sim 350 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), que dans les haut-marais ($\sim 250 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$; tableau 5).

2.1.2. Conditions de préservation de la matière organique

L'accumulation de la matière organique, au niveau d'un profil de tourbe, dépend du fonctionnement de deux compartiments: l'acrotelm et le catotelm (Ivanov, 1981 ; Ingram, 1982 ; Gobat et al., 1998). Si la tourbe se crée dans le compartiment le plus superficiel, l'acrotelm, elle se stabilise dans le plus profond, le catotelm. C'est à l'interface de ces deux compartiments qu'il y a accumulation réelle de matière organique (figure 10).

L'acrotelm, qui correspond donc à la couche supérieure d'un profil de tourbe peut atteindre une épaisseur variable, de l'ordre de 20 à 60 cm. C'est une zone pour la majeure partie aérobie affectée par les fluctuations périodiques de la nappe d'eau (figure 10). Le taux d'humidité que ceci entraîne, ainsi que la présence, en surface, de la rhizosphère où se concentrent les exsudats racinaires, font que cette zone est propice à l'activité des microorganismes. En effet, 90 % de la matière organique produite chaque année s'y trouve décomposée (Clymo, 1984). Les 10 % de matière organique restants se trouvent stockés dans la zone sous-jacente du catotelm (Gorham, 1991). Dans cette zone, les conditions anaérobies qui règnent, font que le taux de décomposition de la matière organique y est extrêmement faible, inférieur de plus de mille fois à celui de l'acrotelm (Manneville et al., 1999). La matière organique se trouvant accumulée dans le catotelm correspondrait à environ 20 à 30 $\text{gC. m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Selon Francez (1991), ce taux d'accumulation n'est qu'une moyenne et dépend non seulement du type de tourbière mais également, au sein d'une même tourbière, de son évolution au cours du temps en fonction des conditions climatiques environnantes, notamment de la température et de l'hydrométrie (figure 11). Un milieu humide avec une température d'environ 25/30°C, tend à réduire les pertes par respiration, ce qui améliore l'accumulation de la matière organique.

Finalement, la réunion de l'ensemble de ces conditions environnementales est suffisante pour permettre l'accumulation de plusieurs mètres de tourbe en quelque 10 000 ans.

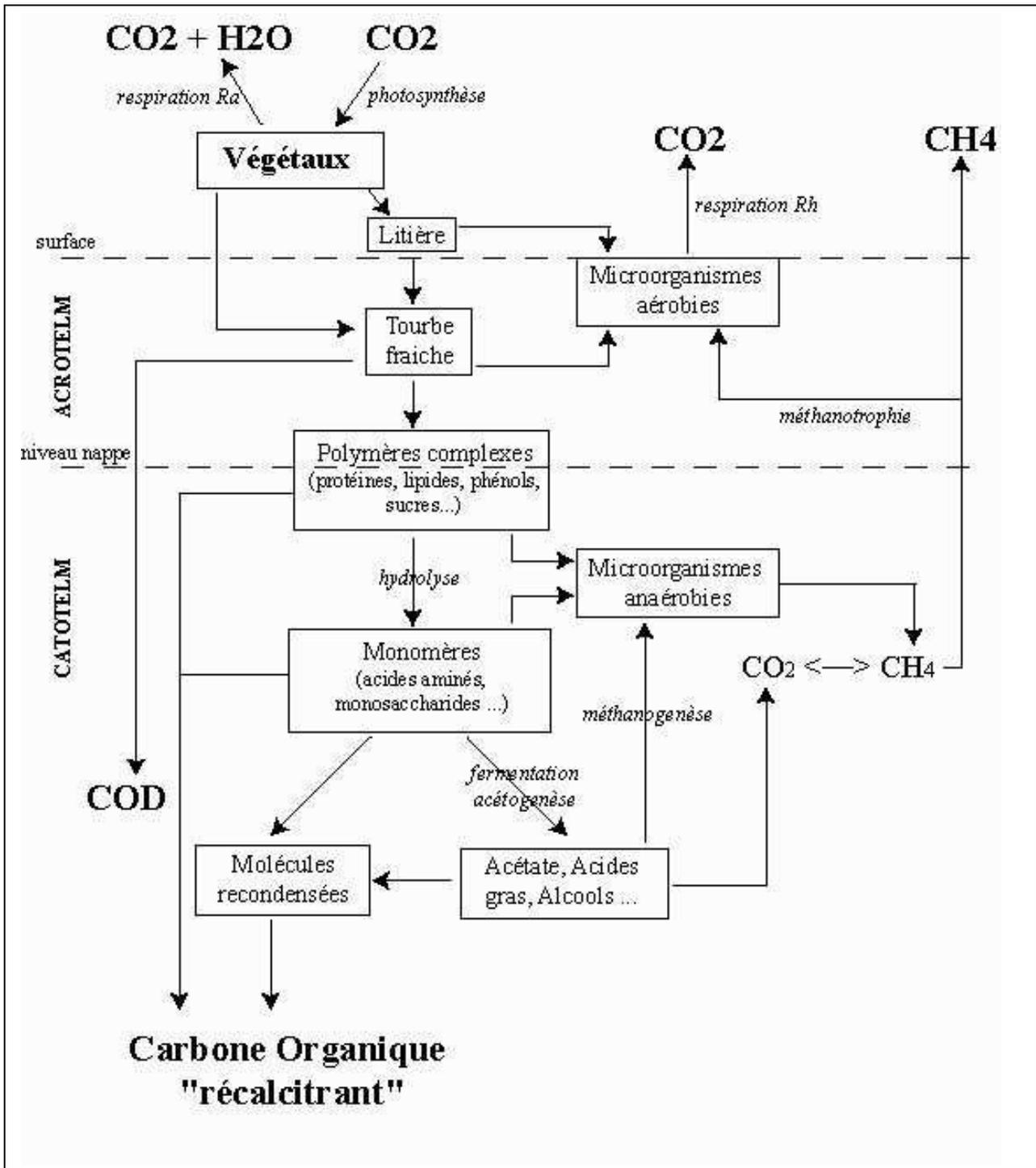


Figure 12 : Schéma du cycle du carbone dans une tourbière (synthèse d'après Bourdon, 1999 ; Francez, 2000)

2.1.3. Le cycle du carbone dans les tourbières

La matière organique accumulée dans les tourbières sous forme de produits végétaux plus ou moins décomposés, représente un stock important en carbone. En fait, ce stock représenterait près d'un tiers de celui de l'ensemble des sols mondiaux (*i.e.* 455 Pg de carbone stocké, Pg = 10¹⁵g), soit environ 5000 à 6000 Gt de tourbe accumulée (Clymo, 1983 ; Gorham, 1991 et Lappalainen, 1996a). Ainsi, la capacité de ces écosystèmes à séquestrer le carbone leur confère un rôle primordial dans le cycle du carbone de la biosphère. La figure 12 représente un schéma simplifié du cycle du carbone dans les tourbières (Bourdon, 1999 ; Francez, 2000).

En conditions naturelles, l'écosystème tourbière fonctionne donc comme système « puits » pour le carbone, lorsqu'il accumule de la matière organique. Cette accumulation est le résultat de deux grands flux de carbone, le premier, qui correspond à l'entrée du carbone dans le système lors des processus de photosynthèse, et le deuxième, qui correspond aux pertes de carbone induites par les processus de respiration autotrophique (Ra : respiration des végétaux), et hétérotrophique (Rh : respiration du sol). Cette dernière correspond aux différentes étapes de dégradation de la matière organique, sous la forme d'émission de CO₂, de CH₄, et de carbone organique soluble (COS). La majorité de ces pertes se produit dans les couches aérobies de l'acrotelm, et résulte de l'oxydation de la matière organique. Les autres processus de dégradation s'opèrent dans les couches sous-jacentes du catotelm, revêtent de plus faibles proportions, du fait des conditions anaérobies qui y règnent (cf. supra). Ces processus de fermentation se caractérisent par les processus principaux que sont l'hydrolyse, l'acétogénèse et la méthanogénèse. La différence entre les deux flux de carbone (apports - dégradations) correspond à la matière organique récalcitrante qui se trouve stockée dans les couches profondes du catotelm. Il est difficile d'apprécier l'intensité de ces différents flux, car ils dépendent non seulement des conditions biotiques du système (c'est-à-dire du type d'espèces végétales présentes, qui ne réagissent pas toutes de la même manière aux processus de dégradations) mais également des conditions abiotiques (niveau de la nappe d'eau, températures, pH...). Beaucoup d'auteurs ont essayé d'estimer les principaux flux de carbone dans les tourbières (Thomas et al., 1996 ; Kobak et al., 1998 ; Christensen et al., 2003 ; Borren et al., 2004), mais l'ensemble de leurs données sont très variables et dépendent principalement du type de tourbière étudiée. A titre d'exemple, comme nous l'avons évoqué dans le paragraphe précédent, les tourbières boréales à sphaignes, présentent un taux

d'accumulation annuelle de carbone de l'ordre de 20 à 30 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$, soit environ 10% de la production primaire (Gorham, 1991). Ce taux d'accumulation pourrait résulter d'un premier flux estimé à environ 100 à 500 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$, pour la production primaire, et d'un deuxième flux estimé autour de 80 à 400 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ pour les émissions de CO_2 auquel il conviendrait d'ajouter des flux secondaires de 1 à 20 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ pour les émissions de CH_4 et d'environ 20 à 50 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ pour les pertes de carbone sous forme soluble (COD) (Moore et al., 1998).

Les diverses activités d'exploitation de la tourbe sont susceptibles de modifier considérablement ces flux de carbone naturels. En effet, le drainage précédant toute exploitation entraîne des modifications profondes du fonctionnement du système (Gorham, 1991). Ceci se traduit par une augmentation de l'activité des micro-organismes et donc de la décomposition de la tourbe, ce qui provoque un accroissement des émissions de carbone (essentiellement sous forme de CO_2 , dans l'atmosphère), voire une remise en circulation d'une partie du carbone historiquement accumulé. Ces modifications font que la fonction de " puits " que les tourbières jouent naturellement pour le carbone, s'inverse en fonction de " source " (Francez, 2000). En conséquence des exploitations, l'importance de cette fonction de puits pour le carbone aurait ainsi diminué de 20 à 30% dans les tourbières de Finlande et de Russie et de 50% dans celles de l'Europe de l'Ouest (Francez & Vasander, 1995).

2.2. Après exploitation

La notion de restauration intègre, dans sa définition première, un retour à un état initial (Francez, 2000). Mais dans le cas des tourbières, l'objectif majeur est plutôt de ressusciter une dynamique, c'est à dire de rétablir des conditions écologiques nécessaires au développement d'une végétation turfigène (espèce productive de tourbe), pour assurer la reprise ou la poursuite des processus d'élaboration et d'accumulation de la tourbe (Quinty & Rochefort, 1997 ; Rochefort, 2000). Cet objectif de restauration ne peut être atteint à court terme, car les plantes ont besoin de beaucoup de temps pour recoloniser le milieu, se développer et produire des débris susceptibles de s'accumuler sous forme de tourbe. Dans cet objectif de restauration, il convient de prendre en compte un certain nombre de facteurs environnementaux tels que l'hydrologie du site et les propriétés physico-chimique de la tourbe après exploitation.

Les industriels, producteurs de tourbe, voulant donner à leurs activités d'extraction une perspectives de développement durable (Girard, 2000), ont amené certains scientifiques à entreprendre un projet de recherche visant le développement de techniques pouvant aider à la

restauration de sites exploités (Quinty & Rochefort, 2003). Ce projet a permis d'établir la production de « guides de restauration des tourbières » qui suggèrent, notamment aux industriels, diverses techniques de restauration pour favoriser le retour des sites abandonnés en écosystèmes tourbeux fonctionnels (Quinty & Rochefort, 1997). Ces techniques de restauration se fondent principalement sur les résultats de recherche des canadiens (Rochefort et al., 1995 ; Campeau & Rochefort, 1996 ; Quinty & Rochefort, 1997 ; Price et al., 1998) et aussi des européens (Wheeler et al., 1995 ; Dupieux, 1998 ; Schumann & Joosten, 2006). Tous ces travaux misent au départ sur la restauration des conditions hydrologiques du milieu comme étant indispensables à l'établissement des espèces typiques des tourbières.

2.2.1. Restauration hydrologique

Le drainage des tourbières, qui s'effectue avant toute activité d'extraction de la tourbe, a été créé afin d'en faciliter l'extraction et de permettre l'accès des machines au site d'exploitation. Cet assèchement a des conséquences dramatiques sur ces milieux dont l'existence est conditionnée par la présence permanente d'eau qui en saturant la tourbe, ralentit les activités de dégradation et permet ainsi la formation et l'accumulation de matière organique (Schumann & Joosten, 2006). En drainant, les processus inverses se déclenchent, aboutissant à l'oxydation et la minéralisation la matière organique. C'est pourquoi, la restauration hydrologique des tourbières après exploitation amène d'abord à rétablir le régime hydrique originel par une fermeture des drains permettant ainsi l'élévation du niveau de la nappe. En fait, la restauration nécessite un suivi à long terme du niveau de cette nappe. Celle-ci devra être assez élevée pendant la majeure partie de l'année pour ralentir la décomposition des débris organiques et provoquer ainsi de nouveau leur accumulation, mais elle ne devra pas être trop haute sous peine d'empêcher l'installation des plantes turfigènes.

2.2.2. Restauration des propriétés physico-chimiques

Le changement des propriétés physico-chimiques de la tourbe, causé par le tassement et la décomposition de la matière organique, durant l'exploitation, entraîne une diminution de la stabilité des surfaces exploitées (Quinty & Rochefort, 2003). Ces surfaces instables sont très sensibles aux processus d'érosion et aux conditions microclimatiques, telles que le soulèvement gélival causé par des cycles de gel et de dégel, ainsi que, des assèchements extrêmes en été, (Price, 1997 ; Price et al., 1998 ; Marcoux, 2000). Elles alors sont devenues

impropres à supporter à nouveau une végétation pionnière typique (Grosvernier, et al., 1997 ;Rochefort, 2000 ; Tuittila, 2000). D'autres facteurs peuvent influencer aussi la recolonisation de ces surfaces perturbées, comme le mode d'exploitation (Lavoie & Rochefort, 1996), la durée de l'exploitation (Grosvernier et al., 1997b) et la durée de l'abandon de la tourbière après exploitation. C'est pourquoi, certains modes de restauration préconisent un décapage de la couche de surface afin de mettre à nu les horizons organiques inférieurs plus propices au développement des communautés pionnières productrice de tourbe (Salonen & Laaksonen, 1994 ; Quinty & Rochefort, 2003).

2.2.3. Restauration de la végétation

2.2.3.1. Régénération naturelle

Dans la plupart des cas, la régénération naturelle, c'est à dire la recolonisation spontanée de la végétation que l'on observe dans des tourbières abandonnées après exploitation, est un processus plutôt lent (Rochefort et al., 1995 ; Campeau & Rochefort, 1996) et la végétation qui s'installe alors, est différente des espèces pionnières typiques (Quinty & Rochefort, 1997 ; Girard, 2000). Certaines éricacées arbustives peuvent être présentes, mais les sphaignes, principales espèces formatrices de tourbe, sont souvent rares ou même absentes en raison des contraintes environnementales locales (Price, 1996 ; Price et al., 1998). Cependant, certains cas d'étude ont montré qu'une recolonisation végétale par des espèces pionnières typiques, incluant la restauration des sphaignes, était possible, bien que peu fréquente (Lavoie & Rochefort, 1996 ; Marcoux, 2000 ; Lavoie et al., 2003). L'une des rares espèces qui envahit spontanément les surfaces dénudées des tourbières abandonnées après exploitation est la linaigrette (*Eriophorum vaginatum*) (Grosvernier et al., 1997a ; Boudreau & Rochefort, 1999 ; Tuittila et al., 2000 ; Lavoie et al., 2003). Les tourradons (petits monticules) que forme cette plante créent un microenvironnement (humidité, ombre, protection contre le vent...) favorable à l'établissement d'autres plantes spécifiques, notamment des sphaignes (Salonen, 1992 ; Grosvernier et al., 1997a ; Buttler et al., 1998). Ce mode de recolonisation, qui reste un processus très lent, est souvent rencontré après l'arrêt de petites exploitations de faible intensité, comme lors des extractions manuelles traditionnelles. En ce qui concerne les extractions mécaniques intensives, le succès de la recolonisation végétale est moindre et nécessite dans la plupart des cas une intervention humaine.

2.2.3.2. Interventions humaines

Sans intervention humaine, et même après plusieurs années d'abandon de l'exploitation (~20 ans), certaines tourbières retournent rarement à un état tourbeux fonctionnel dans la mesure où le principal végétal accumulateur de tourbe (la sphaigne) ne se réimplante pas sur toutes les surfaces dénudées (Lavoie & Rochefort, 1996 ; Girard, 2000). Pour pallier à ce problème et surtout dans l'optique d'une recolonisation végétale rapide, des études canadiennes ont été menées sur la réintroduction de fragments de sphaignes (nommés « diapores »), sur des surfaces dénudées (Rochefort et al., 1995 ; Campeau & Rochefort, 1996). Ces expériences menées *in situ*, montrent que malgré une remise en eau du milieu par blocage des drains ainsi qu'une réintroduction de diapores de sphaignes, la recolonisation végétale n'est pas toujours garantie. En effet, les conditions environnementales locales (dessiccation causée par le vent et le rayonnement solaire) sont trop hostiles pour permettre un bon développement et une bonne croissance de ces diapores (Quinty & Rochefort, 1997 ; Kennedy & Price, 2005). En effet, ceux-ci sont très sensibles à la dessiccation et leur survie dépend donc de la disponibilité en eau du milieu (Price et al., 1998). Afin d'améliorer les conditions d'humidité et de température qui règnent sur les surfaces traitées, des études ont été réalisées sur la protection des diapores par l'ajout d'un paillis (de paille) qui facilite le rétablissement des sphaignes, en réduisant l'érosion du substrat tourbeux (Grosvernier et al., 1997a ; Buttler et al., 1998), en réduisant les pertes d'évaporation (Rochefort, 2000), et en améliorant les conditions d'humidité de surface (plus de 10 à 15%) qui étaient déficientes après exploitation (Price, 1997 ; Price et al., 1998 ; Pétrone et al., 2004). Ces approches de restauration des tourbières canadiennes sont devenues des pratiques standard et permettent à long terme de promouvoir le rétablissement d'une végétation typique de ces milieux. Cependant, même après restauration végétale, les tourbières continuent de fonctionner comme une « source » en carbone, c'est-à-dire que le bilan de carbone reste négatif (évaporation et respiration > production) avec toujours des pertes de CO₂ vers l'atmosphère (Francez, 2000). Rochefort et al. (2000) ainsi que Petrone et al. (2001), attribuent cette augmentation des pertes de CO₂ après restauration à la décomposition des paillis. Si ces derniers protègent et facilitent l'établissement des sphaignes au début de la restauration, ils se trouvent à court terme (~ 3 ans) rapidement décomposés provoquant ainsi une émission de CO₂ vers l'atmosphère (Waddington et al., 2003b). De par leur courte durée de « vie » et de par les conséquences qu'ils entraînent en terme de bilan de carbone, la technique des paillis reste donc d'usage limité à des fins de restauration de sites. Des études plus récentes présentent des alternatives à

ce problème en se fondant sur l'importance que jouent certaines espèces végétales typiques des tourbières dans les processus de régénération, notamment sur le rétablissement des sphaignes. Comme cela a déjà été évoqué plus haut, la présence de la lignaigrette (*Eriophorum vaginatum*) sur les surfaces dénudées, génère un microclimat moins contrasté, une stabilité du substrat et des conditions hydrologiques propices à l'établissement des sphaignes ainsi que d'autres espèces typiques de ces milieux. Cette espèce qualifiée d'«espèce compagnon» constitue une alternative naturelle, peu coûteuse et, à long terme, prometteuse en terme de restauration des tourbières (Buttler et al., 1998 ; Marcoux, 2000 ; McNeil & Waddington, 2003 ; Price et al., 2003).

Dans l'ensemble, les processus de restauration, même après interventions humaines, restent des processus extrêmement long ; il faut attendre un certain nombre d'années pour que le système retrouve sa capacité à séquestrer de nouveau le carbone. Certaines études montrent bien que même après 8 ans de restauration (Francez et al., 2000), des tourbières fonctionnent encore comme des systèmes source de carbone, avec des pertes de CO₂ qui émanent essentiellement des couches de tourbe superficielles (Francez et al., 2000 ; Waddington et al., 2003a ; Andersen et al., 2006). Ces pertes reflètent la présence d'une activité microbienne importante durant les premiers stades de la restauration. Les microorganismes de la tourbe qui ont survécu aux processus d'exploitation et qui étaient en latence, en attente de conditions favorables, vont, dès les premiers stades de la restauration, s'attaquer aux éléments facilement assimilables de la tourbe (notamment aux éléments nutritifs qui ont été libérés lors du drainage par minéralisation de la matière organique historiquement stockée), avant de s'attaquer aux végétaux nouvellement rétablis (Francez et al., 2000). C'est pourquoi comme l'expliquent Francez et al. (2000), les pertes de carbone que l'on observe quelques années après restauration sont vraisemblablement dues au décalage temporel qu'il y a entre l'activité microbiologique qui reprend immédiatement dès la remise en eau du site et la restauration du couvert végétal qui demande beaucoup plus de temps à s'établir. C'est pourquoi les processus de restauration d'une tourbière après exploitation, notamment après exploitation mécanique intensive, sont extrêmement lents avant que le système retrouve son état d'équilibre. Récemment, divers travaux de restauration de tourbières anciennement exploitées, ont montré qu'il était cependant possible de retrouver un état tourbeux fonctionnel, c'est à dire à un retour de séquestration du carbone (Waddington & Warner, 2001) avec le potentiel de restaurer un système « puit » de carbone à long terme (Tuittila et al., 1999).

On ne peut cependant pas encore donner d'estimation sur le temps que va mettre une tourbière à se restaurer, car ce processus de restauration dépend de tout un ensemble de

facteurs en amont qui comprennent le mode d'extraction de la tourbe, la durée et l'intensité de l'extraction, le temps d'abandon de la tourbe avant les premières actions de restauration, les moyens employés pour la restauration, et bien d'autres encore.

CHAPITRE I : INTRODUCTION
(Problématique et objectifs de la thèse)

Comme nous l'avons vu précédemment, les tourbières sont des écosystèmes qui se caractérisent notamment par une grande capacité à séquestrer le carbone. En effet, elles renfermeraient près d'un tiers du stock de carbone organique de l'ensemble des sols mondiaux (Gorham, 1991). Par le rôle important qu'elles jouent dans le cycle du carbone, les tourbières peuvent être considérées sous deux aspects, d'abord l'aspect écologique, puis l'aspect économique. Leur richesse écologique s'exprime par une biodiversité floristique et faunistique très spécifiques ainsi que par leur capacité à séquestrer le carbone sous forme de fragments de végétaux plus ou moins décomposés. L'aspect économique de ces milieux provient du fait que la tourbe est un matériau exploitable par l'homme à des fins diverses (combustible, support d'amendement à des structures agricoles...), et reste aujourd'hui encore une source de revenu non négligeable, notamment dans les pays d'Europe du Nord. La problématique actuelle est de tenter de concilier ces deux aspects économique et écologique, c'est à dire de concilier l'exploitation commerciale des tourbières et leur biodiversité. L'enjeu pour des tourbières abandonnées ou désignées à la restauration, est de rétablir une production primaire qui garantit la reprise de l'accumulation de la matière organique et la survie à long terme de la biodiversité spécifique à ces milieux.

Dans l'optique d'un suivi d'une restauration de tourbières anciennement exploitées et d'un rétablissement de leur fonction puits de carbone, il est essentiel de considérer simultanément tout un ensemble d'indicateurs que sont la dynamique de la végétation, l'activité et la diversité des microorganismes, les flux de gaz (CO_2 et CH_4), et la qualité du substrat tourbeux (propriétés physico-chimiques de la tourbe). L'étude des combinaisons pouvant exister entre ces différents indicateurs devrait alors permettre de mieux apprécier les facteurs environnementaux qui assureront un mode de fonctionnement optimal du système dans les stades initiaux de la régénération. C'est cette approche que menait le programme européen RECIPE (Reconciling commercial exploitation of peat with biodiversity in peatland ecosystems) dans lequel s'inscrivait ce travail de thèse.

Ainsi, conformément aux attendus du programme, notre objectif était d'identifier des indicateurs qualitatifs et quantitatifs des processus de stockage de la matière organique dans des tourbières anciennement exploitées, actuellement à des stades de régénération spontanée différents. Plus précisément, nous nous sommes intéressés à l'identification des sources organiques, aux modalités de dégradation de la matière organique et à la détermination de facteurs favorables à la préservation et à l'accumulation des apports carbonés.

La démarche analytique adoptée pour ce travail se fonde sur les diverses approches suivantes :

- des analyses géochimiques globales telles que le dosage du carbone et de l'azote totaux (le « carbone total » correspondant, dans notre application à de la tourbe, au carbone organique total) qui permettent notamment de déterminer et de suivre la dégradation de la matière organique par l'intermédiaire du rapport C/N (i.e. COT/Ntot) ;

- des examens micromorphologiques de la tourbe, afin d'identifier et de quantifier les principaux constituants organiques, au microscope photonique en lumière transmise, et plus ponctuellement au cryo-microscope électronique à balayage.

- des analyses moléculaires de la tourbe et des végétaux sources, et plus précisément l'identification et le dosage des sucres par chromatographie en phase gazeuse (GC/FID).

Les sites d'étude se localisent en France où à proximité immédiate de la frontière, en Suisse, et sont pour la majorité, des tourbières ombrotrophes anciennement exploitées. Deux des tourbières étudiées se situent dans l'arc jurassien : la tourbière du Russey (côté français) et la tourbière de la Chaux d'Abel (côté suisse). A celles-ci s'ajoute une tourbière des marais du Cotentin : la tourbière de Baupte (Normandie). La particularité de ces sites est qu'ils constituent un gradient croissant de régénération spontanée, suivant la date d'arrêt de leur exploitation, soit d'une tourbe dénudée, à des stades de régénération avancée avec une végétation mixte ré-installée (*Sphagnum sp.*, *Eriophorum sp.*, *Polytrichum sp.*...). De plus, deux de ces sites, la tourbière du Russey et celle de la Chaux d'Abel, présentent des zones qui n'ont pas subi d'extraction de tourbe et que nous avons pu utiliser comme témoin pour cette étude.

Ainsi, après avoir présenté les différents sites d'étude, leur historique en termes d'exploitation, ainsi que la stratégie d'échantillonnage employée (Chapitre II), nous préciserons les diverses méthodes analytiques utilisées pour ce travail (Chapitre III). Le Chapitre IV portera sur l'origine de la matière organique de la tourbe, plus précisément sur la caractérisation des précurseurs de la matière organique, à savoir les principaux végétaux caractéristiques des tourbières ombrotrophes que sont les bryophytes et les Cypéracées. Le Chapitre V sera consacré à l'évolution de la matière organique le long d'un gradient de régénération, allant de la régénération la plus ancienne (la tourbière de la Chaux d'Abel), à une régénération plus récente (la tourbière du Russey) pour finir par un site ne présentant pas

encore de régénération (la tourbière de Baupte). Et enfin nous présenterons en fin de ce mémoire une synthèse générale (chapitre VI), où nous rappellerons les résultats majeurs obtenus au cours de cette étude, puis nous évoquerons les réflexions plus générales qu'ils engendrent en termes de régénération des tourbières. Ces réflexions seront bien évidemment suivies de perspectives sur lesquelles débouchent nos travaux.

CHAPITRE II : SITES D'ÉTUDE

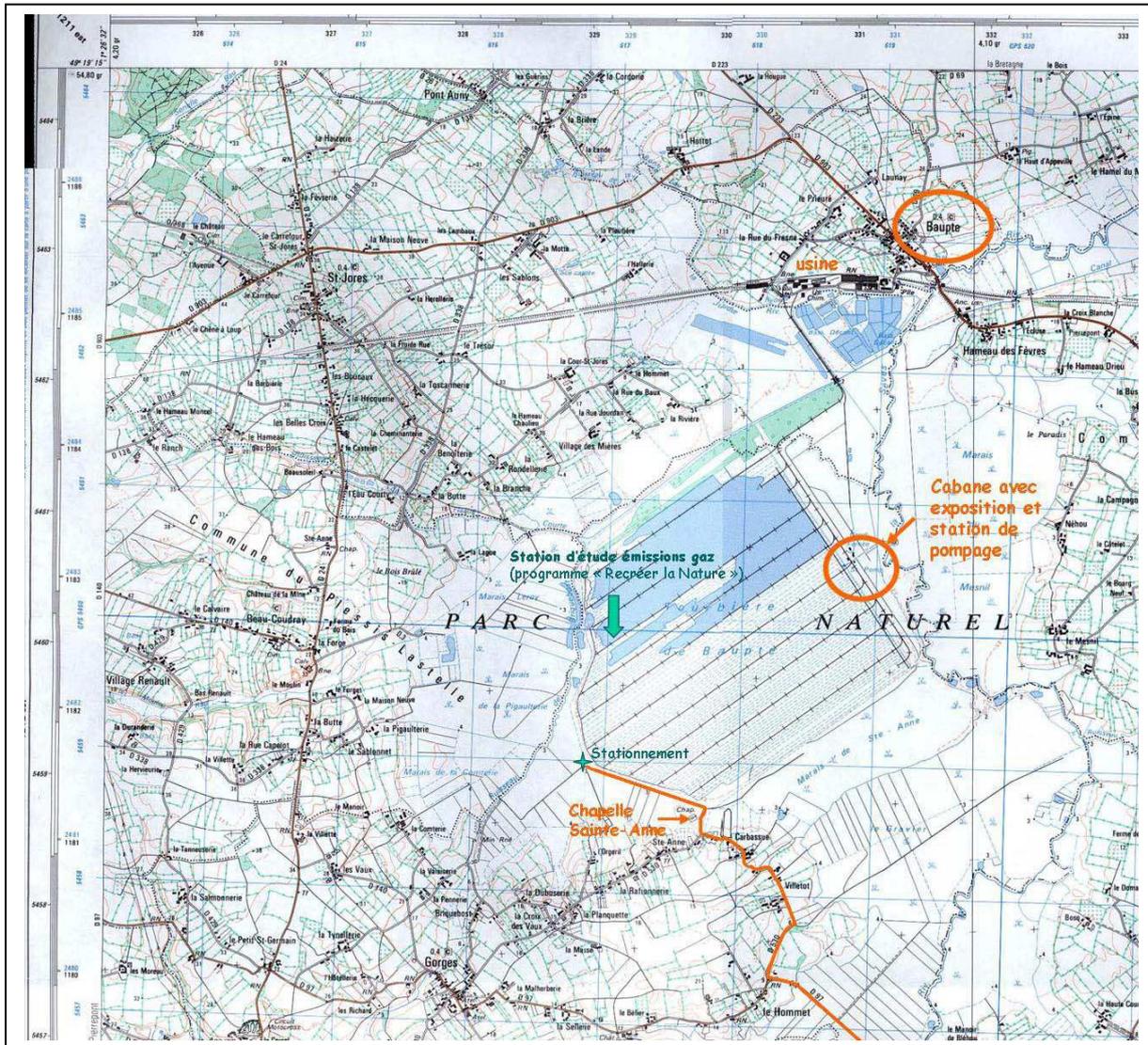


Figure 1 : Localisation de la tourbière de Baupré (extrait de la carte IGN 1/25 000ème Perriers)

1. Présentation des sites d'étude

Les sites d'étude sélectionnés dans le cadre du programme RECIPE, se localisent en Finlande, Ecosse, Suisse et France. C'est sur des sites de ces deux derniers pays (des tourbières du Jura français et suisse, et des marais du Cotentin) qu'a porté l'essentiel de mon travail de thèse. L'ensemble des tourbières sélectionnées et qui déterminent un gradient européen Nord-Sud, ont toutes été exploitées dans le passé. Actuellement elles présentent aussi des stades de régénération différents, au sein desquels se regroupent des associations végétales similaires, notamment *Sphagnum* sp., *Polytrichum* sp., et *Eriophorum* sp.

1.1. La tourbière de Baupte

1.1.1. Localisation et formation

La tourbière de Baupte qui se localise au cœur du parc naturel régional des Marais du Cotentin et du Bessin, dans le département de la Manche, à environ 100 m d'altitude, couvre une surface de 500 ha. Proche des côtes normandes, la tourbière est sous influence océanique, avec des précipitations moyennes annuelles d'environ 1200 mm et de faibles amplitudes annuelles des températures (entre 19 et 24 °C en été, et entre 1 et 5 °C en hiver). Du point de vue géologique cette tourbière se situe au centre d'une cuvette topographique : « le marais de Gorges ». Ce bassin d'effondrement est une zone de subsidence qui a été active à plusieurs reprises au cours des temps géologiques, spécialement à la fin du Primaire (- 250 Ma) et au Pliocène (- 5 Ma) (Clément & Danais, 2001). Il se caractérise par un socle dominé par des faluns, (sédiments marins apportés durant les transgressions marines cénozoïques (-62 à -2 Ma)), ainsi que d'une couche de limons argileux qui sont certainement responsables des conditions hydromorphes qui ont favorisé la genèse de la tourbière (Clément & Danais, 2001). Le début de tourbification dans ce bassin remonte à environ 9 000 ans B.P., et depuis plusieurs phases de tourbification se sont succédées, passant d'un mode minérotrophique (- 6 000 à -5 000 ans B.P.), à un mode ombrotrophique de haut-marais, par des processus de paludification. Avant l'exploitation, dans les années 40, la tourbière se composait d'une épaisseur de tourbe allant de 2 m pour la couche la plus mince à 12 m pour la plus épaisse.

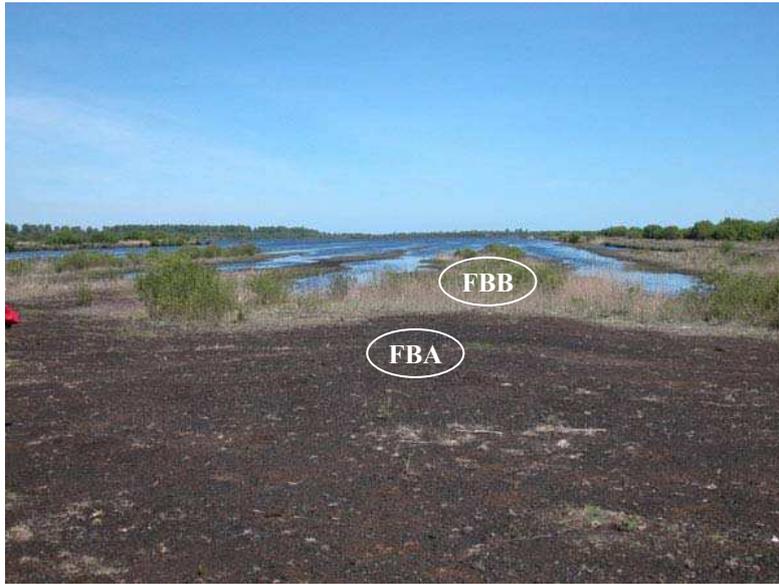


Figure 2 : Zone de prélèvement à Baupte
(situation tourbe dénudée (FBA) et début de végétation sous *E. angustifolium* (FBB))



Figure 3 : Zoom de la situation sous *E. angustifolium* (FBB)

1.1.2. Historique de l'exploitation

La tourbière a été exploitée très localement et de façon artisanale, par les paysans, avant la seconde guerre mondiale. L'extraction industrielle sous sa forme actuelle a été pratiquée à partir de 1949, par décapage superficiel de la tourbe de manière entièrement mécanisée sur près de 450 ha (Clément & Danais, 2001). L'extraction s'est toujours échelonnée par casiers parallèles de 20 m de large (orientés Est-Ouest) selon une progression du Nord-Ouest vers le Sud-Est de l'exploitation (figure 1). La mise en exploitation échelonnée a permis aux exploitants de réhabiliter la partie Nord du site dès 1995, tout en continuant l'extraction au Sud. Cette réhabilitation a seulement consisté en la remise en eau des casiers par colmatage des drains. En 1998, la partie réhabilitée s'étendait alors sur près de 220 ha, pour 163 ha encore exploités au Sud. La tourbière de Baupte est l'un des principaux sites d'extraction industrielle de tourbe en France, tant par sa superficie concernée (près de 450 ha exploités sur 582 autorisés) que par le volume extrait (70 000 tonnes jusqu'en 1994, et 30 000 tonnes depuis) (Mégnyen, 1999).

1.1.3. Caractéristiques actuelles du site

La remise en eau des zones anciennement exploitées, au Nord de la tourbière, a favorisé une recolonisation végétale partielle, avec comme principales espèces pionnières, des herbacées, des Joncs (*Eleocharis palustris* ; *Triglochin palustre*), des Poacées (*Phragmites australis*), et en moindre quantité des Cypéracées (*Eriophorum angustifolium*). Entre ces faciès de recolonisation demeurent encore des zones de tourbe dénudée (Chapman, 2003).

Pour ce travail, deux situations ont été étudiées à l'Ouest du site (figures 2 et 3). L'une de ces zones (FBB) porte une espèce encore peu abondante mais connue pour être une plante « clé » dans les phases précoces de succession végétale de régénération, à savoir *Eriophorum angustifolium* (figure 3). L'autre zone est dénudée (figure 2). La date d'arrêt d'exploitation de ces deux zones permet de dater la régénération à environ 5/10 ans.

C'est dans le cadre du programme national de recherche « Recréer la nature » que s'inscrivent les plans d'actions de réhabilitation de la tourbière de Baupte.

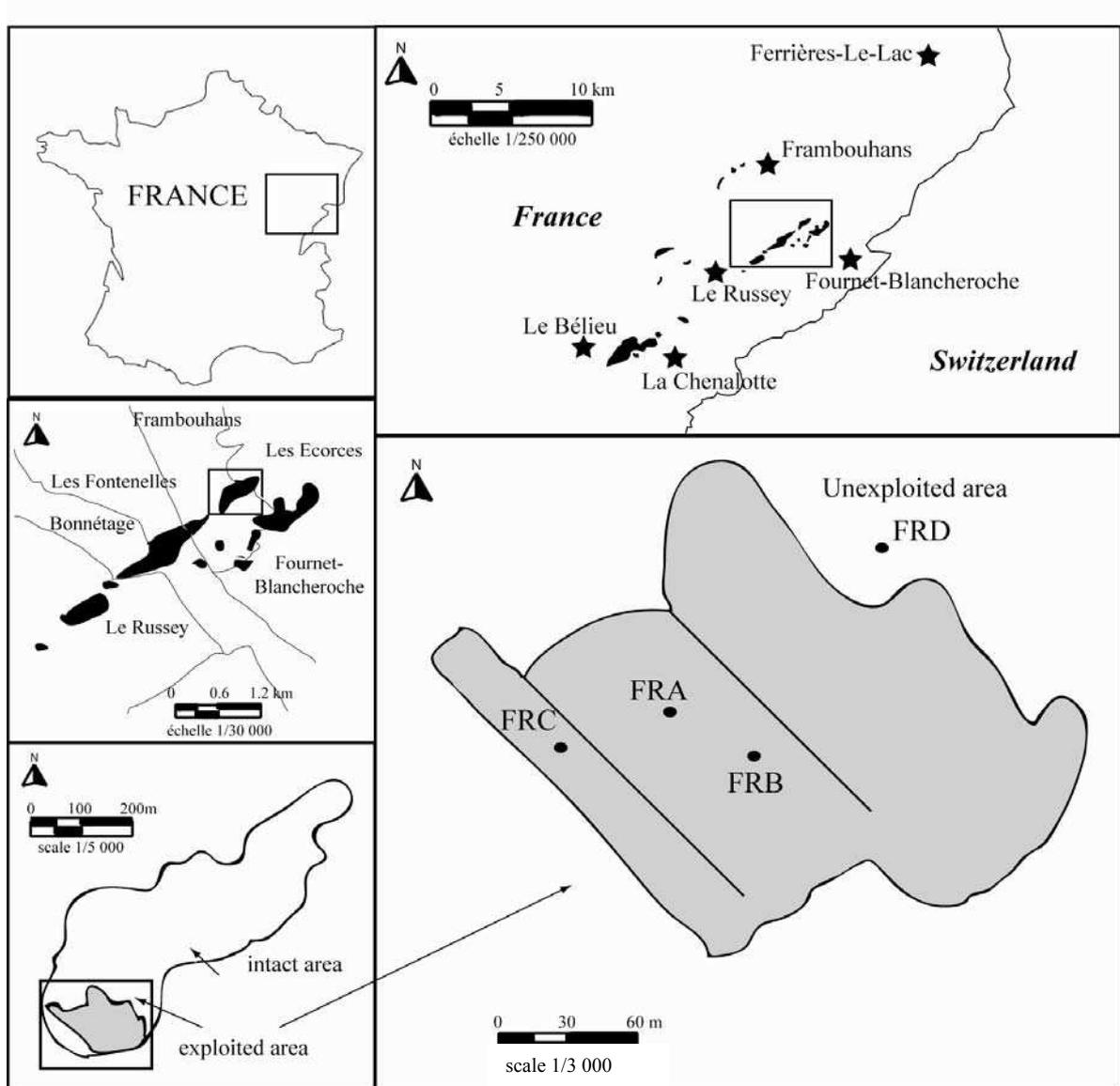


Figure 4 : Localisation de la tourbière du Russey au sein du vaste complexe tourbeux et positionnement des différentes situations étudiées (modifié d'après Comont et al., 2006)

1.2. La tourbière du Russey

1.2.1. Localisation et formation

La tourbière du Russey, en réalité tourbière « Sur les Seignes », se situe dans l'arc jurassien, du côté français, dans le département du Doubs. Elle s'étend entre les communes de Frambouhans et des Ecorces (figure 4). Elle fait partie d'un vaste complexe tourbeux au relief irrégulier, compris entre 800 et 1000 m d'altitude et qui s'étend entre les vallées du Dessoubre et du Doubs (figure 4). La tourbière du Russey est située à une altitude de 864 m et couvre une surface de 27 ha environ (Lacroix et al., 1999). Elle se présente sous forme d'une tourbière bombée et boisée sur la plus grande partie de sa surface (19 ha). Le climat régional est principalement contrôlé par une triple influence, à la fois océanique, continentale et montagnarde (Lacroix et al., 1999), avec des précipitations moyennes annuelles de 1349 mm et de faibles amplitudes annuelles des températures (14,6°C en Juillet et -2,4 °C en Janvier). D'un point de vue géologique, la tourbière s'inscrit en bordure d'un vaste synclinal crétacé d'orientation Sud-Ouest, Nord-Est aux pentes peu marquées. Le socle de cette tourbière est dominé par des calcaires massifs du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur (-150 à -130 Ma), à l'exception du Purbéckien (-140 Ma) qui du fait de sa nature marneuse peut être à l'origine des conditions hydromorphes responsables de la genèse de la tourbière (Lacroix et al., 1999). Avant son exploitation dans les années 60, la tourbière se composait d'une épaisseur de tourbe moyenne de 2,5 m, pouvant atteindre jusqu'à 7 m au centre.

1.2.2. Historique de l'exploitation

La tourbière du Russey a fait l'objet d'extraction industrielle entre 1968 et 1984. L'exploitation de la tourbe, telle qu'elle était effectuée à Frambouhans, se déroulait en trois étapes (Lacroix et al., 1999): (1) déboisement par arrachage des pins, (2) décapage superficiel de la tourbe délimitant des travées parallèles séparées par des allées de tourbière laissée intacte, et (3) extraction de la tourbe à l'intérieur des travées, soit jusqu'au socle, soit en maintenant une couche de tourbe d'environ 30 cm d'épaisseur. Durant cette période, la production de tourbe de la tourbière variait entre 7 000 - 10 000 m³ par an. A l'arrêt de l'exploitation en 1984, une première travée d'extraction avait été achevée à l'Ouest du site, et une seconde travée décapée était sur le point d'être exploitée. Les seules actions de restauration à la fin de l'exploitation ont consisté en la mise en place d'andains de tourbe



Figure 5 : Situation FRA : tourbe dénudée



Figure 6 : Situation FRB : 1^{er} stade de régénération



Figure 7 : Situation FRC : 2nd stade de régénération



Figure 8 : Situation FRD : témoin

perpendiculairement à la pente afin de maintenir un niveau d'eau permanent à la surface de la tourbe résiduelle.

1.2.3. Caractéristiques actuelles du site

Depuis la date d'arrêt de l'exploitation, la végétation s'est régénérée spontanément. La tourbière présente actuellement divers faciès de recolonisation, dominés essentiellement par des mousses et des Cypéracées. Pour ce travail, nous avons étudié trois stades de régénération distincts (Chapman, 2003a ; tableau 1):

(1) un stade de tourbe dénudée : **FRA** (figure 5);

(2) un premier stade de régénération : **FRB** (figure 6), constitué majoritairement d'espèces végétales telles *S. fallax*, *E. angustifolium* et *E. vaginatum*. Les dates d'arrêt d'exploitation permettent de dater la régénération à environ 5/10 ans.

(3) et un stade plus avancé de régénération : **FRC** (figure 7), constitué majoritairement de *S. fallax*, *E. angustifolium*, *E. vaginatum* et *Calluna vulgaris*. L'âge de la régénération de cette zone est estimé à environ 20/25 ans. La particularité de ce site est qu'il présente, au Nord-Est, une zone qui n'a jamais subi d'extraction de tourbe que nous avons donc pu utiliser comme site témoin pour cette étude (**FRD**; figure 8).

Les expériences de restauration qui ont eu lieu à l'Ouest de la tourbière se sont avérées positives, mais pour des raisons techniques d'aménagement, elles se traduisent par un succès mitigé (Lacroix, et al., 1999). C'est dans le cadre du programme LIFE « Tourbières de France » que la tourbière « Sur les Seignes » a été classée par le Conservatoire comme nécessitant une intervention de restauration relativement urgente dans le Plan d'Action Régional. La tourbière « Sur les Seignes » figure à l'inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Écologique, Faunistique, et Floristique (ZNIEFF de type I n°189) du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement.

1.3. La tourbière de la Chaux d'Abel

Contrairement aux sites précédents, la tourbière de la Chaux d'Abel n'a pas fait l'objet de nombreuses études, donc peu d'informations sont disponibles, notamment au niveau de l'historique de son exploitation.

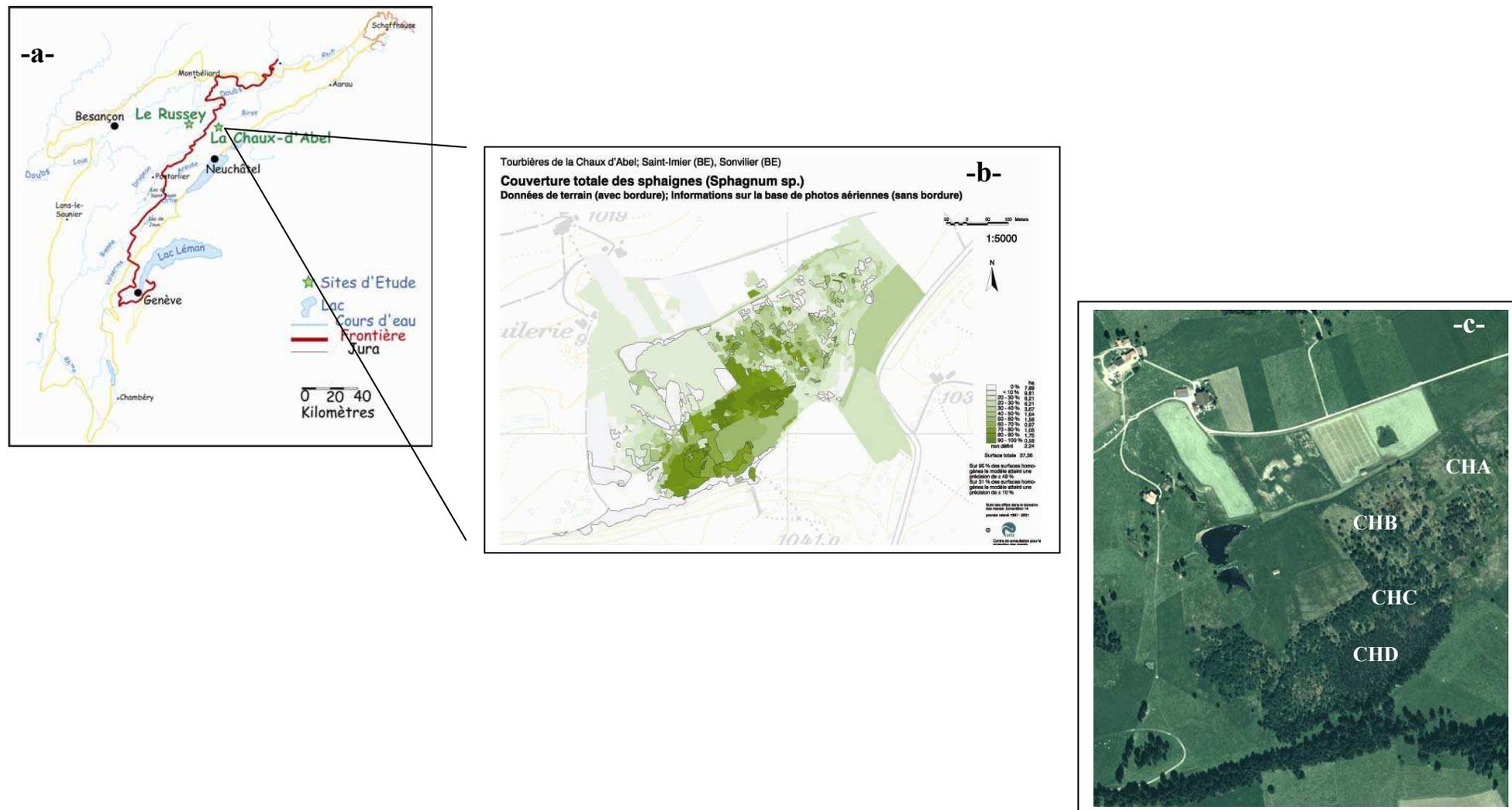


Figure 9 : Localisation de la tourbière de la Chaux d'Abel et positionnement des différentes situations étudiées (-a- : modifié d'après Blant (2001); -b- : reproduit par le centre de consultation pour la protection des marais (WSL) ; -c- : vue aérienne du site

1.3.1. Localisation et formation

La tourbière de la Chaux d'Abel, en Suisse, se situe tout comme la tourbière du Russey, dans l'arc jurassien (figure 9). Elle se localise entre Saint-Imer et Sonvillier, dans le Nord-Ouest du canton de Bern (47°09'N, 6°56'E), à environ 1 020 m d'altitude, et couvre une superficie de 16 ha (Matthey, 1996). Cette tourbière est soumise aux mêmes conditions climatiques que la tourbière du Russey, avec des précipitations moyennes annuelles de 1 463 mm et une température moyenne annuelle de 6,4 °C (Buttler et al., 1996). L'origine de cette tourbière, comme la majorité des tourbières jurassiennes, remonte à l'érosion des calcaires du massif Jurassien, au cours de l'ère Tertiaire et du Quaternaire, par l'action du ruissellement et le retrait des glaciers (Blant, 2001). Ces derniers ont laissé en place de vastes dépôts de marne constituant un sous sol imperméable, favorable à l'apparition de lacs qui, au cours du temps, se sont comblés en marais à la faveur de processus de paludification.

1.3.2. Caractéristiques actuelles du site

La tourbière de la Chaux d'Abel a été fortement perturbée par les exploitations passées de la tourbe. Une partie de la zone Nord du site a été exploitée jusqu'en 1963 (Grünig et al., 1986), et l'autre partie, à l'extrémité Est, jusqu'en 1995 (Walter Rosselli, communication personnelle). La partie Sud du site a elle, été exploitée jusqu'en 1945. Depuis, la recolonisation végétale a été exceptionnellement rapide car aujourd'hui, il ne reste plus de surface de tourbe dénudée. La particularité de cette tourbière est qu'elle offre des combinaisons d'espèces végétales qui s'étagent le long d'un gradient de régénération allant d'un stade minérotrophique de bas-marais (au Nord-Est), à un stade ombrotrophique de haut-marais (au Sud-Ouest). C'est à travers ce gradient que nous avons défini, pour cette étude, trois situations distinctes de régénération (Chapman, 2003a ; tableau 1):

(1) une situation de bas-marais : **CHA** (figure 10), située au Nord-Est de la tourbière, et constituée majoritairement d'associations végétales comprenant *S. fallax* (en discontinu), *Polytrichum strictum*, *Polytrichum commune*, *E. vaginatum* et *Potentilla erecta*. D'après les dates d'arrêt d'exploitation, l'âge de la régénération de cette zone est estimé à environ 10 ans.

(2) une situation de haut-marais : **CHC** (figure 12), au Sud-Ouest de la tourbière, et majoritairement constituée d'associations végétales comprenant *S. fallax* (en continu), *Polytrichum strictum*, *Polytrichum commune*, *E. vaginatum* et *Vaccinium* spp. La durée de régénération de cette zone est estimée à environ 40/45 ans.



Figure 10 : Situation CHA : bas-marais



Figure 11 : Situation FRB : haut-marais



Figure 12 : Situation CHC : intermédiaire



Figure 13 : Situation CHB : témoin

(3) une situation intermédiaire entre le bas-marais et le haut-marais : **CHB** (figure 11), située au Nord de la tourbière, et constituée d'associations végétales intermédiaires. L'âge de la régénération de cette zone de transition est estimé à environ 20/25 ans.

Tout comme la tourbière du Russey, la tourbière de la Chaux d'Abel présente, au Sud, une zone qui n'a jamais subi d'extraction de tourbe (**CHD** ; figure 13), et que nous avons également utilisée comme témoin pour cette étude.

Depuis 1996, la tourbière de la Chaux d'Abel s'inscrit dans l'inventaire fédéral des sites marécageux d'importance nationale établi par la Confédération Suisse (RS 451.35).

2. Échantillonnage

Dans ces tourbières qui ont subi une régénération spontanée, la stratégie d'échantillonnage adoptée a été de suivre un gradient de régénération, allant de stades précoces où la recolonisation végétale n'a pas encore eu lieu, à des stades beaucoup plus avancés de régénération. Compte tenu de l'hétérogénéité du milieu tourbeux, plusieurs répliques (entre 3 et 4, suivant les sites d'étude) ont été prélevées pour chacune des situations.

L'échantillonnage a été réalisé en novembre 2003, à l'aide du carottier élaboré par Buttler et al. (1998b). Des carottes de tourbe, d'un diamètre de 13,3 cm et d'une longueur de 60 cm, ont ainsi été prélevées (figure 14), puis placées dans des tubes en PVC (figure 15). Un total de 33 profils de tourbe ont ainsi été échantillonnés (tableau 1). Une 2^{ème} campagne d'échantillonnage a eu lieu en juin 2005, afin de récolter des échantillons de tourbe manquants.

Dans chaque profil, 6 tranches de tourbe de 5 cm d'épaisseur ont été échantillonnées à des profondeurs croissantes (0-5 cm ; 5-10 cm ; 12,5-17,5 cm ; 22,5-27,5 cm ; 32,5-37,5 cm et 42,5-47,5 cm) (figure 16). Ce mode de prélèvement doit permettre à la fois de récolter des échantillons de tourbe régénérée et des échantillons de l'ancienne tourbe (figure 17).

Les 198 échantillons ainsi récoltés ont été subdivisés en trois parties :

- une moitié de l'échantillon a été destinée à un fractionnement granulométrique à 200 µm, d'après le protocole de Gobat et al. (1991). La fraction supérieure à 200 µm a été stockée

BAUPTE	situation	FBA	FBB		
	stade de régénération	tourbe dénudée	1er stade de régénération		
	végétation	aucune	<i>E. angustifolium</i>		
	nombre de réplique	3	3		
	nombre d'échantillon	18	18		
LE RUSSEY	situation	FRA	FRB	FRC	FRD
	stade de régénération	tourbe dénudée	1er stade de régénération	2nd stade de régénération	Intacte
	végétation	aucune	<i>S. fallax</i> , <i>E. angustifolium</i> et <i>E. vaginatum</i>	<i>S. fallax</i> , <i>E. angustifolium</i> , <i>E. vaginatum</i> et <i>Calluna vulgaris</i>	végétation mixte sous pinède
	nombre de réplique	3	3	3	3
	nombre d'échantillon	18	18	18	18
LA CHAUX D'ABEL	situation	CHA	CHB	CHC	CHD
	stade de régénération	bas-marais	transition	haut-marais	Intacte
	végétation	<i>S. fallax</i> (en discontinue), <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>E. vaginatum</i> et <i>Potentilla erecta</i>	végétation intermédiaire	<i>S. fallax</i> (en continue), <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>E. vaginatum</i> et <i>Vaccinium</i> spp.	végétation mixte sous pinède
	nombre de réplique	4	4	4	3
	nombre d'échantillon	24	24	24	18

Tableau 1 : Récapitulatif des différentes situations étudiées au sein de chaque tourbière, et nombre d'échantillons prélevés dans chacune d'elles



Figure 14 : Vue d'une carotte de tourbe prélevée



Figure 15 : Conditionnement de la carotte dans un tube PVC pour le transport

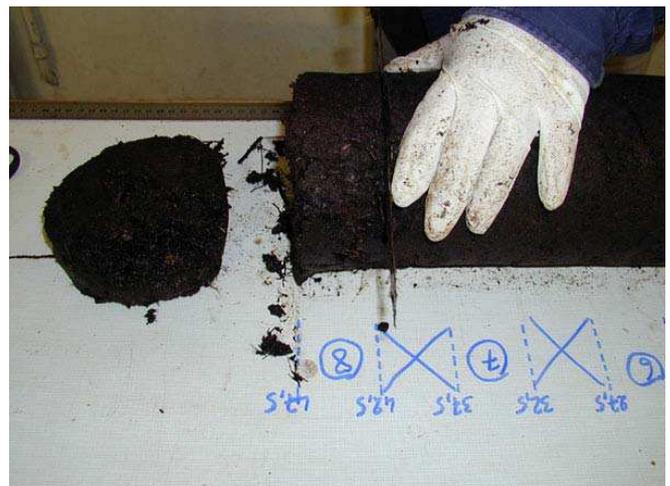
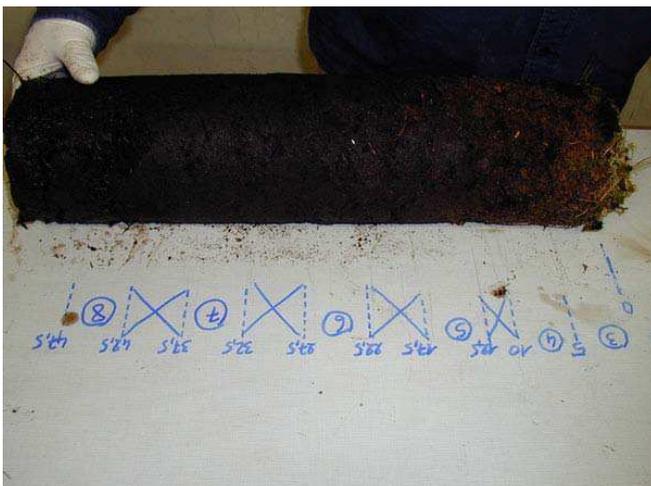


Figure 16 : Découpage des tranches de tourbe au sein d'un profil

à 4° C, tandis que la fraction inférieure à 200 µm a été pesée, séchée et broyée pour les analyses C, N, S, et moléculaires.

- un quart de l'échantillon a été utilisé pour les analyses micromorphologiques, géochimiques globales (CNS), et moléculaires. L'aliquote destinée aux analyses C, N, S et moléculaires a été séchée et broyée au préalable, tandis que celle destinée aux analyses micromorphologiques a été conservée humide à 4° C.

- le dernier quart de l'échantillon a servi de témoin et a donc été stocké à 4 °C.

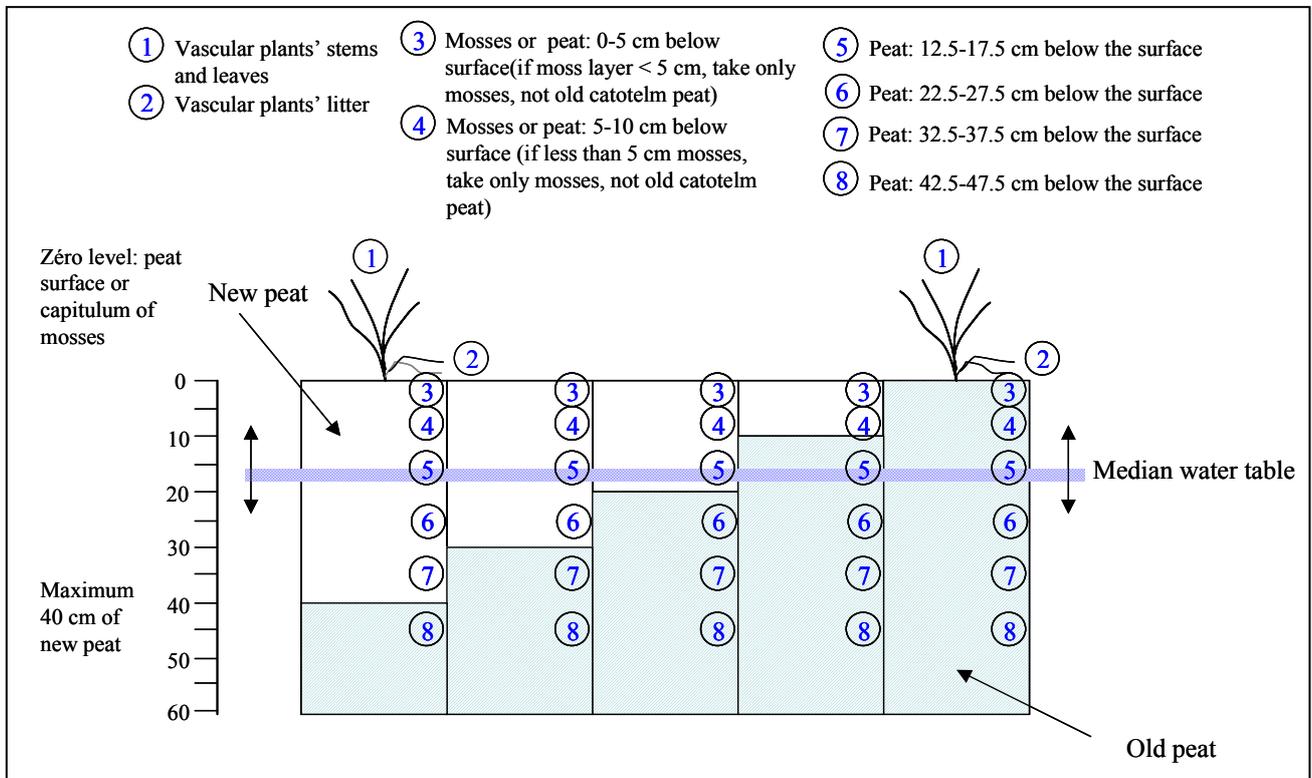


Figure 17 : Stratégie d'échantillonnage au sein des différentes situations (rapport interne, RECIPE : Chapman (2003a))

CHAPITRE III : METHODES D'ETUDE

1. Étude géochimique globale

La mesure des teneurs en carbone, azote, et soufre, a été réalisée grâce à un analyseur LECO CNS 2000. Le principe de fonctionnement de cet appareil repose sur une combustion à haute température (~1300 °C) des échantillons de tourbe, le but de cette combustion étant de convertir le carbone, le soufre et l'azote présents dans nos échantillons en CO₂, SO₂, N₂ et NO_x sous flux d'oxygène. Les teneurs en carbone et en soufre (i.e. CO₂ et SO₂) sont mesurées par des cellules infra-rouge, alors que la teneur en azote est déterminée (via N₂) par conductivité thermique. Les résultats obtenus sont exprimés en pourcentages pondéraux. L'un des principaux paramètres obtenus et utilisés à l'issue de l'analyse est le rapport atomique C/N (i.e. COT/Ntot) qui est à la fois un marqueur de source et de dégradation.

2. Étude pétrographique

2.1. Microscopie photonique

2.1.1. Réalisation de frottis

L'identification et la quantification des principaux constituants organiques présents au sein de nos différents échantillons de tourbe, ont été réalisées grâce à des observations de frottis au microscope photonique en lumière transmise (DMR XP, Leica). La technique de préparation des frottis consiste à disperser la tourbe brute, humide, entre lame et lamelle et à l'observer aux objectifs X20 et X50. Les surfaces des principaux constituants organiques sont alors comptées (en fréquence numérique relative) au travers d'une grille, placée dans le réticule du microscope et dont l'unité élémentaire est le plus petit carré. La procédure de ce mode de comptage surfacique a été détaillée dans la thèse de Bourdon (1999). En pratique, 3000 et 5000 unités ont été comptées par échantillon, en balayant la totalité de la lame. Bien qu'il s'agisse plus d'une estimation visuelle que d'une quantification précise, la reproductibilité de la méthode a été vérifiée. Ainsi, la marge d'erreur de ce type d'analyse a été estimée à 10 % (Noël, 2001). La liste des divers constituants organiques qui ont ainsi été distingués et quantifiée est résumée dans le chapitre V (qui correspond à la publication de Comont et al., 2006).

2.1.2. Préparation de coupe histologique

La réalisation de coupes histologiques s'est déroulée au sein du laboratoire de biologie des ligneux et des grandes cultures (UPRES EA 1207) de l'Université d'Orléans, sous la tutelle d'Isabelle Le Jan. La technique de préparation consiste en la réalisation de coupes ultrafines (de l'ordre de 0,02 mm) de différentes parties de végétaux. Ces coupes sont ensuite soumises à divers traitements dans des bains successifs d'hypochlorite de sodium, d'eau (de rinçage), d'acide acétique et de carmino-vert d'iode. Elles sont ensuite incluses dans de la glycérine. Le protocole expérimental est décrit de manière détaillée en annexe. La coloration au carmino-vert des coupes histologiques permet d'apprécier, au microscope photonique en lumière transmise, la composition chimique globale des principaux tissus constitutifs des parties végétales étudiées, en faisant apparaître en rouge les tissus celluloseux et en vert les tissus lignifiés et subérifiés (Mirande, 1920).

2.2. Cryo-microscope électronique à balayage

Les observations au cryo-MEB ont été effectuées dans le but de révéler la texture de la tourbe brute, à différents stades de régénération et à différentes profondeurs, dans un état le plus proche de leur état naturel. Le cryo-MEB utilisé (Hitachi 4500 avec un système de cryo-préparation Polaron LT 7400) est équipé d'un canon à émission de champ permettant d'obtenir des observations à haute résolution avec de basses tensions d'accélération, jusqu'à 1kV. Sous cette basse tension, les électrons moins pénétrants fournissent une image plus représentative des parties superficielles des échantillons (Défarge, 1997).

La « cryo préparation » consiste à congeler des échantillons de faible volume (1 à 2 mm³) par immersion dans de l'azote pâteux à -210 °C, et à les fracturer grâce à un scalpel à froid (-190 °C) afin d'en dégager une cassure fraîche. La partie superficielle de la glace formée est alors sublimée par remontée temporaire de la température, jusqu'à - 70 °C. Les échantillons sont ensuite observés à - 110 °C et à 1kV. Le protocole expérimental est décrit de manière détaillée dans Comont et al. (en préparation, Chap. V).

3. Étude moléculaire

L'analyse des sucres a été réalisée principalement sur la fraction fine (< 200µm) de la tourbe. Cependant, quelques échantillons de tourbe brute ont été analysés pour comparaison (e.g. Comont et al., 2006). La fraction fine de la tourbe a été isolée par tamisage automatique à 200µm en milieu humide (Gobat et al., 1991), puis récupérée, séchée et pesée.

Les sucres cellulosiques et hémicellulosiques ont été identifiés et quantifiés par chromatographie en phase gazeuse (GC) après hydrolyses appropriées. Une première hydrolyse dite «attaque forte», qui comprend une phase de macération dans de l'acide concentré (H₂SO₄, 24N), a permis la libération des sucres totaux (cellulosiques et hémicellulosiques). Tandis qu'une deuxième hydrolyse indépendante, dite «attaque douce» (H₂SO₄, 1,2M), a permis la libération des sucres hémicellulosiques (sucres labiles). Les sucres cellulosiques ont alors été déterminés par différence entre les sucres totaux et les sucres hémicellulosiques. Ce procédé expérimental qui est celui utilisé dans notre laboratoire de géochimie, et a déjà été employé lors d'études précédentes sur des échantillons de mangroves (Marchand et al., 2005), de sédiments lacustres (Ogier et al., 2001) et de tourbes (Bourdon, 1999 ; Comont et al., 2006). Le protocole expérimental est décrit de manière détaillé dans Comont et al. (2006).

4. Analyse en composantes principales

Pour ce travail, nous avons choisit de réaliser des analyses multivariées dans le but d'élaborer à partir de nos matrices de données quantitatives (i.e. stations/variables) des grands axes, le long desquels vont s'ordonner « les stations » par rapport « aux variables ». Afin d'en déduire les grandes tendances, une des méthodes que nous avons testé est l'analyse en composantes principales (i.e. ordination sans contraintes).

L'analyse en composantes principales (ACP) a pour but de faire apparaître sous forme simple, les diverses relations établies dans un ensemble de données. Il existe deux modes d'analyse d'un tableau de données comprenant n variables mesurées sur N échantillons :

- l'analyse qui effectue un traitement des relations entre variables (i.e. la projection des variables ou vecteurs);
- l'analyse qui fait apparaître les relations entre échantillons (i.e. la projection des échantillons, des stations).

L'interprétation des résultats, correspondant à la relation entre variables et échantillons, est possible grâce à la localisation des points vis-à-vis des deux axes d'un repère orthonormé. Dans ce plan, chaque variable est reliée à l'origine des axes par une représentation vectorielle. L'angle formé par deux vecteurs donne alors une mesure de la relation existant entre les variables correspondantes. Les variables sont d'autant mieux corrélées que l'angle est petit (e.g. $\theta < 90^\circ$), et d'autant plus anticorrélées que l'angle est proche de 180° . Dans ce même plan, les échantillons sont répartis par calcul selon leur degré de parenté. Ces analyses ont été réalisées par le logiciel Kyplot. Le but étant de mettre en évidence les indicateurs les plus significatifs en termes de régénération de la tourbe.

CHAPITRE IV : ORIGINE DE LA MATIERE ORGANIQUE

1. Introduction:

Les tourbières figurent parmi les écosystèmes de zones humides les plus répandus, soit environ 50 à 70% des zones humides mondiales (Chapman *et al.*, 2003). 90% d'entre-elles se situent dans les zones tempérées et boréales de l'hémisphère nord. Ces zones sont principalement caractérisées par la présence de tourbières bombées à sphaignes. Ces tourbières ombrotrophes sont des écosystèmes ayant comme caractéristique principale, une forte capacité à séquestrer le carbone sous forme de produits organiques plus ou moins dégradés. Cette accumulation de carbone, rappelons-le, est contrôlée par un bilan positif entre la croissance des végétaux (i.e. la production primaire) et le taux de décomposition de la matière organique. Ce dernier inclut la décomposition des végétaux vivants ainsi que de l'ensemble des macrorestes (i.e. fragments de végétaux) plus ou moins décomposés présents dans la tourbe. Les principaux acteurs responsables de cette forte production primaire sont les sphaignes. Les sphaignes sont des végétaux présentant des caractéristiques très spécifiques, aussi bien morphologiques que biochimiques, qui leurs permettent (1) de s'adapter à des conditions environnementales difficiles (milieu souvent saturé en eau, acide et pauvre en éléments nutritifs) et (2) de créer un milieu encore plus acide inhibant les activités microbiennes et empêchant ainsi une dégradation complète des végétaux. Par conséquent, beaucoup de fragments de végétaux (macrorestes) se trouvent directement accumulés et fossilisés dans la tourbe (Lévesque, et al., 1988). Parmi ces végétaux et à côté des sphaignes (*Sphagnum* sp.) qui sont les plantes emblématiques de ce type de tourbières, on trouve d'autres **mousses** (i.e. famille des Polytrichaceae : *Polytrichum* sp.), des **Ericacacées** (i.e. famille des bruyères : *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*; et des airelles : *Vaccinium oxycoccos*), et des **Cypéracées** (i.e. famille des Carex : *Carex rostrata* ; et des Eriophorum, e.g. la linaigrette (*Eriophorum vaginatum*, *Eriophorum angustifolium*)).

De nombreuses études antérieures ont abordé la détermination de la composition chimique de la matière organique de la tourbe. Des macrorestes de Cypéracées (Kruder & Kruge, 1998), d'Ericacées (Van der Heijden & Boon, 1994) et de sphaignes (Van Smeerdijk, 1987), microprélevés à différentes profondeurs, ont pu être identifiés chimiquement. En fait, ces études ont essentiellement porté sur l'identification des constituants lipidiques des macrorestes et surtout de leurs modifications chimiques durant la diagenèse. Cependant, de telles études sur la composition chimique des macrorestes dans le but de reconstituer les communautés végétales passées, restent insuffisantes car les capacités de préservation de ces

fragments de végétaux est spécifique à chaque espèce, ce qui peut amener à fausser entièrement les reconstitutions fondées sur leur identification et leur comptage. Le fait que certaines espèces végétales se préservent mieux que d'autres a notamment été prouvé par Verhoeven & Toth (1995) en ce qui concerne les sphaignes, par rapport aux Cypéracées. C'est pourquoi, d'autres études plus spécifiques se sont intéressées directement aux précurseurs de ces macrorestes, c'est-à-dire aux végétaux vivants actuels.

Des travaux antérieurs sur la composition biochimique des sphaignes (Verhoeven & Liefveld, 1997 ; Williams et al., 1998) ont montré qu'elles sont principalement constituées de carbohydrates et de composés polyphénoliques. Ces derniers composés remplaceraient la lignine que les sphaignes ne sont pas capables de la synthétiser faute des enzymes nécessaires. Ces composés phénoliques qui seraient spécifiques des sphaignes sont présents, soit sous forme libre à l'intérieur des cellules, soit liés aux parois cellulaires (Rasmussen et al., 1995). A l'instar de la lignine des végétaux supérieurs (Williams et al., 1998), les composés polyphénoliques permettraient aux sphaignes d'assurer la rigidité de leurs tiges. D'autres études, cette fois-ci sur la composition en lipides des sphaignes ont montré qu'elles renfermaient des n-alcane de longueur de chaîne moyenne (i.e. en C₂₁-C₂₅ ; Baas, 2000 ; Nott et al., 2000 ; Pancost et al., 2002). Cette distribution de composés apparaît bien distincte de celle des végétaux vasculaires qui eux, se singularisent par de plus grandes chaînes (C₂₉-C₃₁) (Avsejs et al., 2002). Diverses études ont tenté d'utiliser cette famille de composés à des fins de reconstitution des conditions environnementales passées (Ficken et al., 1998 ; Ménot & Burns, 2001 ; Xie et al., 2003 ; Pancost & Boot, 2004). Cependant, l'ensemble de ces travaux qui se fondent sur l'identification et la quantification d'un mélange complexe de lipides très variés (n-alcane, acides gras, alcools, esters ...), n'apporte que peu d'information sur l'altération de la MO qui renferme de nombreux autres constituants biochimiques.

C'est pourquoi, dans notre étude, nous nous sommes attachés à combiner des approches analytiques bien distinctes, i.e. des analyses géochimiques globales (C et N), l'identification et la quantification des monomères cellulosiques et hémicellulosiques, et enfin des analyses micromorphologiques qui visent notamment à identifier visuellement des précurseurs de la matière organique. Des observations complémentaires ont été effectuées par cryo-microscopie électronique à balayage. En ce qui concerne les analyses moléculaire, nous nous sommes fixés sur les monosaccharides, d'abord, parce que ce sont des constituants majeurs des cellules végétales sous forme de cellulose, hémicellulose et autres polysaccharides, mais ensuite, car ils peuvent à la fois fournir des informations sur les sources de la matière organique, mais aussi sur son degré d'altération. En effet, bien qu'ils aient durant longtemps été considérés

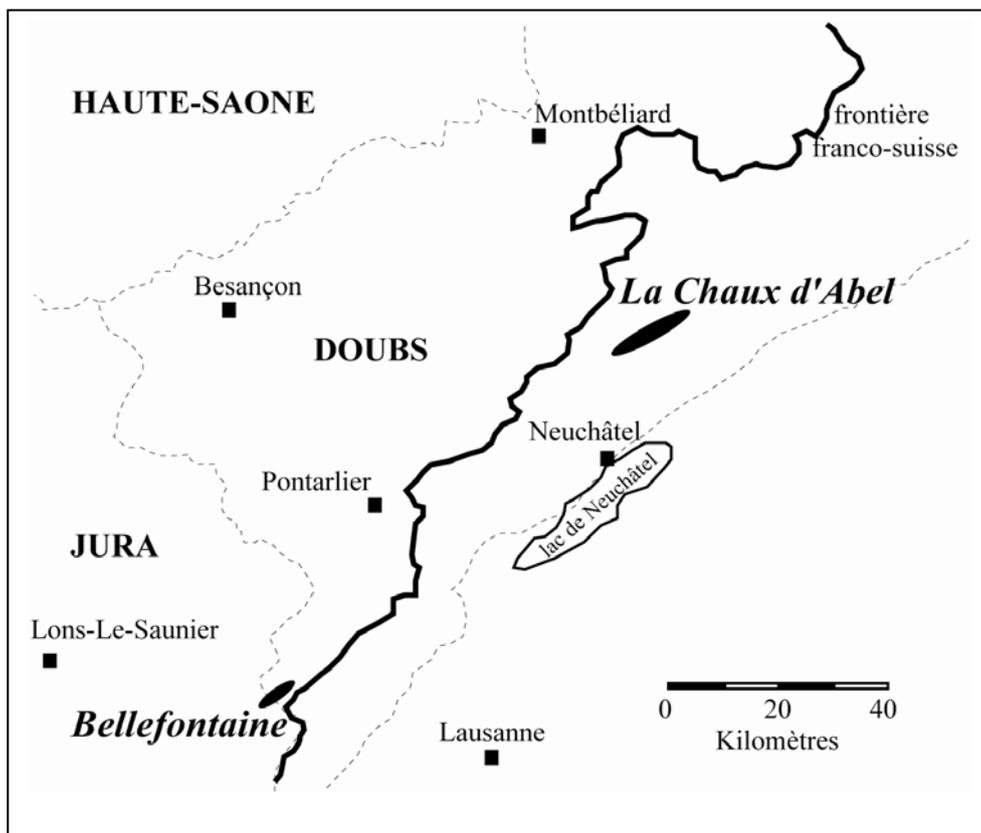
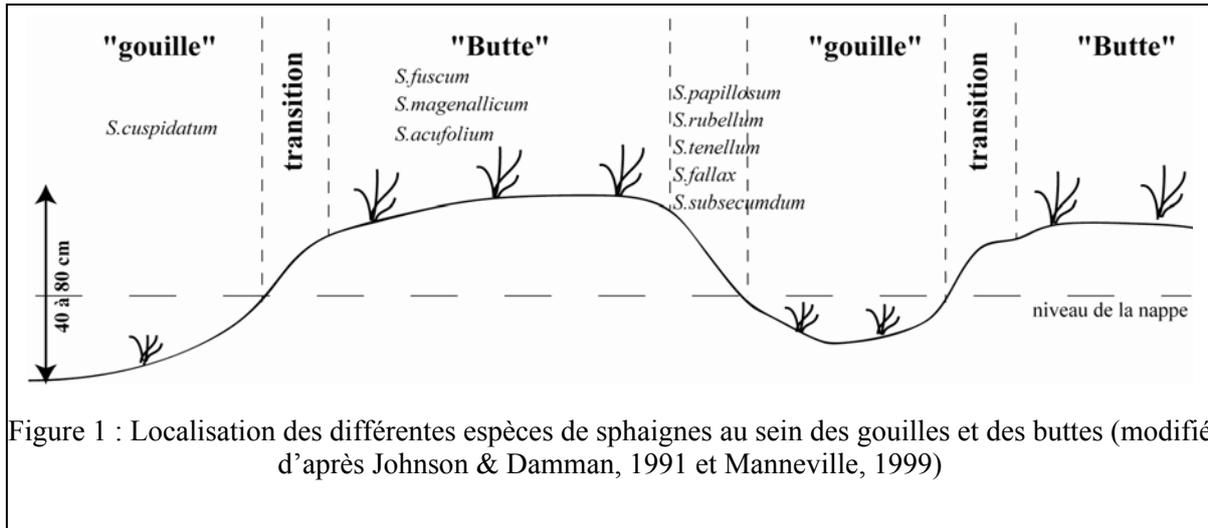
comme beaucoup moins résistants que les lipides, voire trop aisément décomposés pour suivre les différentes étapes de la diagénèse (Hedges et al., 1985 ; Wilson et al., 1987), nous verrons que ces composés se préservent bien dans les tourbes et qu'ils y sont utilisés pour suivre l'altération de la MO. Afin d'exploiter au mieux les diverses informations que ces composés sont susceptibles de fournir, l'objectif du présent chapitre, est d'inventorier la composition en polysaccharides des principaux précurseurs de la MO des tourbes, à savoir les bryophytes et les Cypéracées. Plus précisément, nous nous sommes focalisés sur les sphaignes, les polytrics, et les Cypéracées (notamment, *Eriophorum* et *Carex*), connues pour être les espèces pionnières dans les successions végétales secondaires des tourbières dégradées (Salonen, 1992 ; Grosvernier et al., 1997a ; Buttler et al., 1998).

2. Matériels et méthode :

2.1. Sélection des végétaux

2.1.1. Contexte environnemental :

Les communautés végétales sélectionnées sont celles caractéristiques des tourbières ombrotrophes, et pour la majorité d'entre elles, représentatives de nos sites d'études, à savoir plusieurs bryophytes (neuf espèces de sphaignes et une espèce de Polytric) et plusieurs espèces de plantes vasculaires de la famille des Cypéracées. Le prélèvement des sphaignes a été réalisé de manière à représenter les différents microhabitats présents dans les tourbières ombrotrophes (figure 1). La microtopographie que présente ce genre de tourbière permet de distinguer deux microhabitats principaux, selon l'emplacement qu'ils occupent par rapport à la nappe phréatique: (1) les buttes (ou hummocks), situées généralement au-dessus du niveau de la nappe, formées principalement de monticules de Cypéracées (notamment d'*E. vaginatum* ou de *Carex*), et (2) les gouilles (ou hollows), situées en-dessous, ou au niveau de la nappe. Trois espèces de sphaignes typiques des buttes (*S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. acufolium*), une espèce typique des gouilles (*S. cuspidatum*) et cinq espèces situées généralement en bordure de ces deux microhabitats (*S. papillosum*, *S. rubellum*, *S. tenellum*, *S. fallax*, *S. subsecundum*) ont été prélevées ainsi qu'une autre espèce de bryophytes, *Polytrichum strictum*. Les Cypéracées prélevées sont *E. vaginatum*, *E. angustifolium* et *Carex rostrata*.



2.1.2. Echantillonnage et sites d'étude:

L'échantillonnage des végétaux a été réalisé au cours de deux missions, en mars et juillet 2002. Toutes les espèces de sphaignes, à l'exception de *S. fallax* et *S. rubellum*, ont été prélevées, en juillet 2002, dans la tourbière de Bellefontaine (altitude: 1080-1125 m ; surface: 110 ha). Celle-ci se localise dans le Jura français, à l'est de Morez, en Franche-Comté (figure 2). Cette tourbière n'ayant jamais subie d'exploitation, présente une grande diversité de répartition écologique de la végétation, notamment celle spécifique des hauts-marais.

Les autres espèces végétales de la famille des Cypéracées, mise à part *C. rostrata*, et les autres bryophytes (*S. fallax*, *S. rubellum* et *Polytrichum strictum*), ont été prélevées en mars 2002, dans la tourbière de la Chau d'Abel, dans le Jura suisse (figure 2 ; Chapitre III). La particularité de cette tourbière est qu'elle a été très fortement perturbée par l'exploitation de la tourbe. L'arrêt de l'exploitation date de 1963 et depuis, la recolonisation végétale des surfaces dénudées a été exceptionnellement rapide (Matthey, 1996). Actuellement, cette tourbière offre une variété très diversifiée de faciès de recolonisation. Le passage de la bordure du marais vers l'intérieur se marque par un passage progressif de sphaignes éparses sous les touradons d'*E. vaginatum*, à la présence continue de la strate sphagnale (Matthey, 1996). Seul le prélèvement de *C. rostrata* provient d'une tourbière autre que jurassienne, i.e. finlandaise, caractéristique à *Carex* (Yli-Petäys, et al., en préparation).

Les végétaux tels qu'*E. vaginatum* ont été préalablement divisés de façon à différencier la partie aérienne (les tiges), de la partie souterraine (les racines) et de la partie intermédiaire (le nœud à la base des tiges). Ce même procédé a été appliqué à *Polytrichum strictum* où seules les tiges des rhizoïdes ont été différenciées. En ce qui concerne *E. angustifolium* et *C. rostrata*, seule la partie aérienne (i.e. les tiges) a été analysée. Les végétaux destinés aux analyses chimiques ont été préalablement lavés, séchés et broyés, tandis que ceux destinés aux analyses micromorphologiques ont uniquement été lavés.

2.2. Méthodes d'étude

Les caractéristiques géochimiques globales des végétaux ont été déterminées en mesurant leur teneur en carbone et en azote par combustion à l'aide d'un analyseur CNS 2000 (LECO). La caractérisation morphologique des végétaux actuels a été réalisée grâce à l'observation de coupes histologiques de différents organes (tiges, feuilles, gaines...), au

Espèces végétales	Teneur en C et N et rapport C/N			Teneur en sucres (mg/g)			
	COT (%)	N (%)	C/N	hémicellulosiques	cellulosiques	totaux	
<i>S. cuspidatum</i>	41,2	0,31	154,6	163,0	237,3	400,4	
<i>S. subsecundum</i>	41,5	0,78	61,9	164,6	153,4	318,0	
<i>S. tenellum</i>	42,8	0,37	134,1	232,9	132,7	365,6	
<i>S. rubellum</i>	43,3	0,40	125,1	193,0	135,1	328,1	
<i>S. fallax</i>	41,8	0,42	117,1	214,9	142,3	357,1	
<i>S. papillosum</i>	42,8	0,67	75,2	144,8	188,1	332,9	
<i>S. magellanicum</i>	44,4	0,30	174,7	140,5	201,9	342,4	
<i>S. acufolium</i>	43,0	0,43	115,6	154,3	161,5	315,8	
<i>S. fuscum</i>	44,4	0,34	151,4	151,0	153,7	304,7	
<i>Polytrichum strictum</i>	tiges	44,5	0,77	67,8	300,8	160,3	461,1
	intermédiaires	46,4	0,47	115,9	291,5	158,2	449,7
	rhizoïdes	43,2	0,27	189,2	315,1	143,7	458,8
<i>Eriophorum vaginatum</i>	tiges	45,1	1,22	43,0	211,0	220,9	431,9
	intermédiaires	44,9	0,36	146,3	237,9	202,2	440,1
	racines	46,7	0,27	155,0	244,3	164,5	408,7
<i>Eriophorum angustifolium</i>	tiges	46,6	1,13	48,2	232,1	100,8	332,8
<i>Carex rostrata</i>	tiges	45,3	1,06	50,0	190,0	99,3	289,3

Tableau 1 : Caractérisation géochimique globale et moléculaire des végétaux

microscope photonique, en lumière transmise. Un accent particulier a été porté sur les sphaignes où la morphologie a été étudiée à une autre échelle, i.e. au cryo-microscope électronique à balayage (cryo-MEB). Les caractéristiques moléculaires, c'est à dire l'identification et la quantification des sucres des végétaux, ont été déterminées par chromatographie en phase gazeuse (GC). Les méthodes utilisées pour l'ensemble de ces analyses ont été précédemment décrites dans le chapitre IV, « Méthodes d'étude », ainsi que dans les protocoles détaillés en Annexes.

3. Résultats et discussion:

3.1. Caractérisation globale

3.1.1. Etude géochimique globale

Les résultats des analyses élémentaires des différents végétaux (bryophytes et Cypéracées) sont présentés dans le tableau 1. Les teneurs de carbone organique total (COT) de l'ensemble des bryophytes, exprimées en pourcentage pondéral (%), se rangent entre ca. 41-44 % et sont relativement plus faibles que celles des Cypéracées (45 et 47 %). La teneur en carbone organique des diverses parties du polytric est proche des valeurs les plus élevées trouvées pour les sphaignes, soit voisines de 44 %, avec une valeur un peu plus élevée (46.4%) pour les parties intermédiaires. Malgré la faible dispersion de leurs valeurs de COT, une distinction semble pouvoir être faite entre les différentes espèces de sphaignes considérées. Les espèces caractéristiques des gouilles (notamment *S. cuspidatum*) présentent des valeurs de COT plus faible (~ 41 %) que les espèces de butte (*S. fuscum*, *magellanicum* et *acufolium*) où les valeurs de COT atteignent 44 %. Cette faible différence de composition peut être reliée aux différences de microhabitats de ces différentes espèces. En effet, les espèces de buttes bénéficient de meilleures conditions environnementales, a priori plus favorables à l'assimilation du carbone organique lors de la photosynthèse, que les espèces de gouilles (Nungesser, 2003). Le rapport atomique carbone sur azote (C/N) ne traduit pas cette différence environnementale mais permet bien de distinguer les bryophytes et les Cypéracées. En effet, si l'on considère uniquement la partie aérienne des végétaux, les valeurs du rapport C/N des sphaignes sont beaucoup plus élevées (~ 140) que celles des Cypéracées (~ 47). Cette différence s'explique par des teneurs plus élevées en azote (~1,14%) dans les tiges de Cypéracées que dans les sphaignes (~0,44%), mais plus précisément, par la présence, dans les

sphaignes, de fortes proportions de constituants dépourvus d'azote comme les polysaccharides. Ce point sera précisé plus loin. En ce qui concerne les sphaignes ces données sont aussi en accord avec des résultats antérieurs, plus particulièrement, avec des teneurs d'azote de l'ordre de 0,55% déterminées dans *S. fuscum* et *S. rubellum* (Malmer & Holm, 1984). Les valeurs du rapport C/N des tiges de Cypéracées, moyennes de 50, sont typiques des organes aériens de plantes vasculaires supérieures (Meyers & Ishiwatari, 1993; Bourdon et al., 2000). Selon les données obtenues sur les parties intermédiaires et les racines d'*E. vaginatum*, les autres parties des végétaux de ce type présentent des valeurs du rapport C/N beaucoup plus élevées, voisines de 150. Une valeur du même ordre mais plus élevée (180) a aussi été fournie par les rhizoïdes de *Polytrichum strictum* (tableau 1), les parties intermédiaires de ce végétal ayant donné un C/N de 116. Des études antérieures sur d'autres espèces, comme, par exemple les arbres de mangrove *Rhizophora mangle*, ont aussi mis en évidence une nette différenciation des valeurs de C/N entre leurs divers organes, i.e. de plus faibles valeurs du rapport C/N dans les tissus des feuilles et de plus fortes valeurs dans le bois (Marchand et al., 2005). Ces fortes variations du rapport C/N au sein d'un même végétal, s'accordent avec les différences de composition et de fonction de ses organes, les teneurs en azote beaucoup plus importantes se trouvant dans les parties aériennes, les plus végétatives.

3.1.2. Etude pétrographique

Les colorations des coupes histologiques végétales, au carminot-vert, permettent d'apprécier au microscope photonique et en lumière transmise, la composition chimique globale des différents tissus observés. En effet, ce type de coloration permet de colorer, les tissus celluloseux en rose-rouge, et les tissus lignifiés en bleu foncé-vert, (Mirande, 1920). Or, sur certaines de nos préparations, notamment celles de Polytric, la coloration des tissus celluloseux apparaît plutôt dans les tons orangés, ce qui est certainement dû à la trop grosse épaisseur de nos coupes ; le colorant n'a probablement pas pu imprégner l'ensemble des cellules.

3.1.2.1. Micromorphologie des tissus de Bryophytes actuelles

A l'échelle micrométrique, on a pu distinguer les différents tissus qui composent les feuilles et les tiges de sphaigne et de polytric (Pl. I). La morphologie particulière classique des feuilles de sphaigne (*S. fallax*) a bien été mise en évidence dans les coupes histologiques étudiées,

ainsi qu'aux observations au cryo-MEB; à savoir, deux types de cellules caractéristiques : les chlorocystes (c), petites cellules vivantes responsables de la photosynthèse, qui englobent dans leurs mailles de grandes cellules mortes que sont les hyalocystes (h), chargées du stockage de l'eau (Pl. I-1 ; Pl. II-1 et 2). Ces dernières, sont toujours présentes autour des tiges et des rameaux où elles constituent un parenchyme épidermique (pe) appelé aussi un hyaloderme (1 à 3 couches d'épaisseur), (Pl. I-2 ; Pl. I-3 ; Pl. II-3). Les observations au cryo-MEB des feuilles de sphaignes, nous permettent même d'observer les pores que présentent ces hyalocystes (Pl. II-1 à 4). Grâce à ces pores, permettant la circulation de l'eau, les hyalocystes peuvent stocker des quantités plus ou moins importantes d'eau selon les conditions environnementales du milieu (Hayward & Clymo, 1982). Les espèces de buttes, plus souvent soumises à l'assèchement que celles qui occupent les gouilles, toujours immergées, présenteraient de plus grands hyalocystes. En se basant uniquement sur des observations microscopiques, la taille des hyalocystes nous permettraient, donc, de nous donner une indication quant au microhabitat de la sphaigne étudiée. Sous la couche épidermique des tiges de sphaigne (Pl. I-2 et 3), nous pouvons observer des assises de cellules dont l'épaisseur des parois est plus importante (environ 10 μ m). Ces cellules à paroi cellulosique épaisse jouent, dans le végétal, un rôle de soutien. On les nomme les « stéréïdes », elles permettent un port érigé (plus haut que large) de la plante en renforçant la rigidité de la tige (Robert & Catesson, 1990). Nous les retrouvons également au sein des tiges de Polytric (Pl. I-5).

En ce qui concerne la morphologie particulière des tissus des feuilles de Polytric (*Polytrichum strictum*), la coupe longitudinale (Pl. I-4) nous permet de distinguer de longues cellules allongées de forme polygonale à parois mince. Les cellules épidermiques de la tige (Pl. I-5 ; Pl. I-6) présentent des parois épaisses mais difficilement identifiables, certainement du fait de l'épaisseur de notre coupe du végétal en sa périphérie. Tout comme les sphaignes, la coloration des coupes de Polytric nous révèle que les parois cellulaires de l'ensemble des tissus sont essentiellement constituées de cellulose. L'organisation végétative reste relativement simple, la différenciation cellulaire y étant aussi primitive que les sphaignes, avec quelques cellules de soutien (les stéréïdes) et de transport (les cellules parenchymateuses), (Pl. I-5 et 6). Le transport des éléments nutritifs au sein de la plante, se réalise quand même par l'intermédiaire des cellules parenchymateuses à paroi cellulosique fine de la moelle qui jouent un rôle conducteur. Ces dernières sont bien illustrées sur la coupe de polytric montrant le cordon central et les traces foliaires (Pl. I-5 et 6).

PLANCHE I

Micromorphologie des tissus de Bryophytes actuelles au microscope photonique en lumière transmise

Tissus de Sphaigne

Photo 1 : Vue générale d'une coupe longitudinale d'une feuille de sphaigne (*Sphagnum fallax*) montrant deux types de cellules. Des petites cellules allongées, les chlorocystes (**c**), (cellules vivantes responsables de la photosynthèse) qui englobent dans ses mailles de grandes cellules mortes, les hyalocystes (**h**) (chargées du stockage de l'eau).

Photo 2 : Vue générale d'une coupe transversale d'une tige de sphaigne (*Sphagnum fallax*) montrant plusieurs types de tissus. **pe** : correspond au parenchyme épidermique ; **s** : correspond aux stéréides (cellules parenchymateuses de soutien à parois épaisses) et **p** : correspond au parenchyme central.

Photo 3 : Détail de la photo précédente montrant les caractéristiques de chaque tissu (taille des cellules et épaisseur des parois cellulaires).

Tissus de Polytric

Photo 4 : Vue générale d'une coupe longitudinale d'une feuille de Polytric (*Polytricum strictum*) illustrant les longues cellules allongées de forme polygonale caractéristiques de ces tissus.

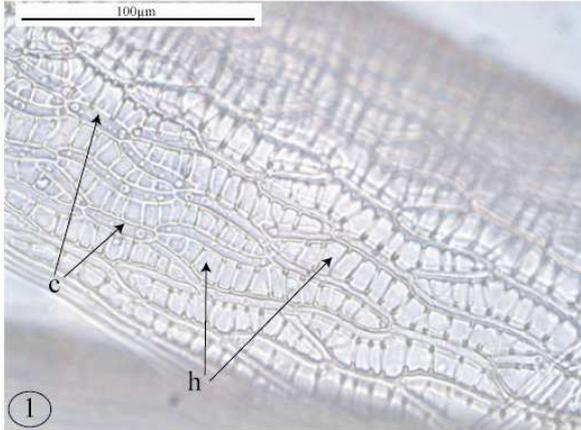
Photo 5 : Vue générale d'une coupe transversale d'une tige de Polytric (*Polytricum strictum*) montrant sous l'épiderme (**e**) une assise de cellules à paroi cellulosique épaissie, les stéréides (**s**), et dans le parenchyme sous-jacent, au centre de la coupe, le cordon centrale (**cc**) qui a un rôle conducteur. D'autres cordons, plus petits, proviennent de feuilles insérées à un niveau supérieur à celui de la coupe et correspondent aux traces foliaires (**tf**).

Photo 6 : Détail de la photo précédente.

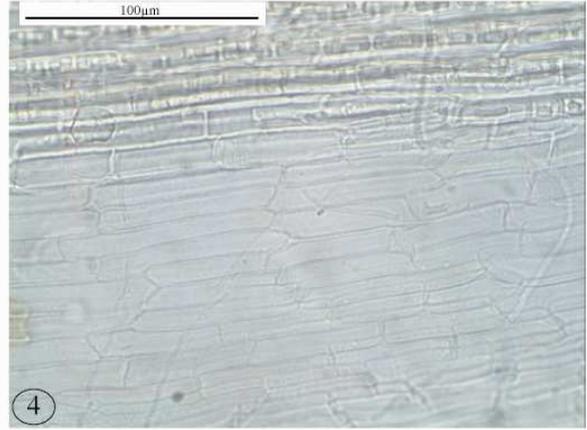
PLANCHE I

Micromorphologie des tissus de Bryophytes actuelles au microscope photonique en lumière transmise

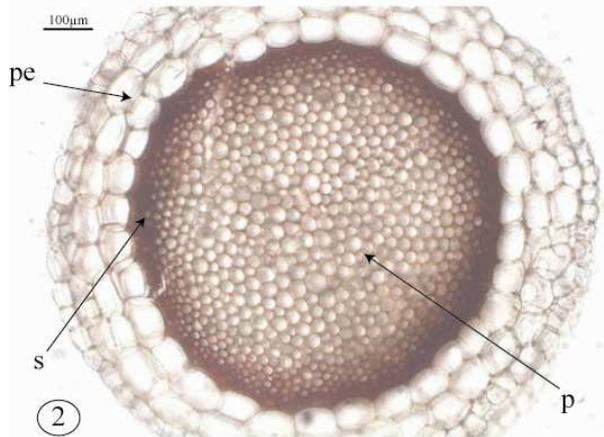
CL d'une feuille de Sphaigne



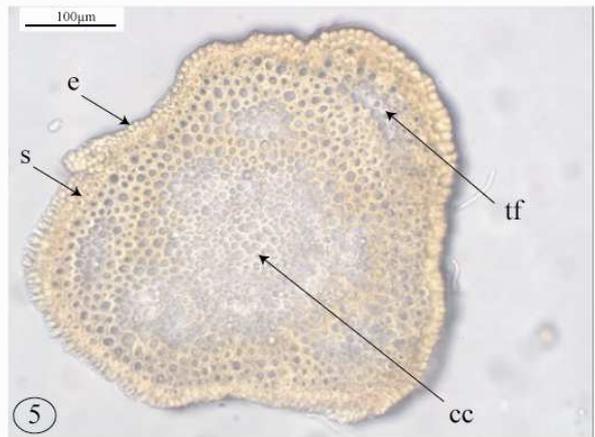
CL d'une feuille de Polytric



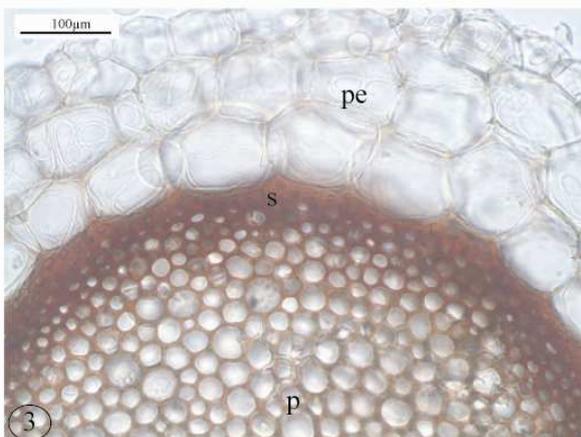
CT d'une tige de Sphaigne



CT d'une tige de Polytric



CT d'une tige de Sphaigne



CT d'une tige de Polytric

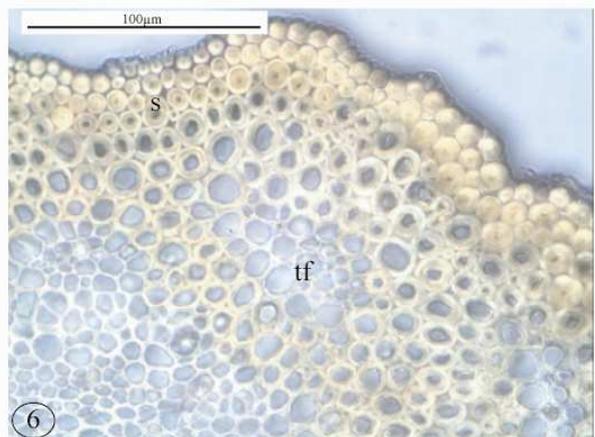
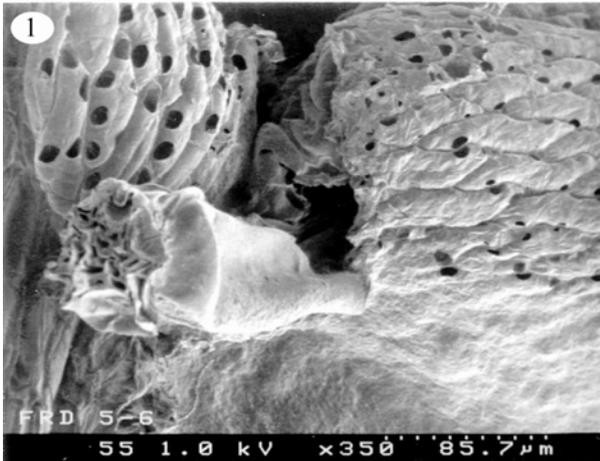
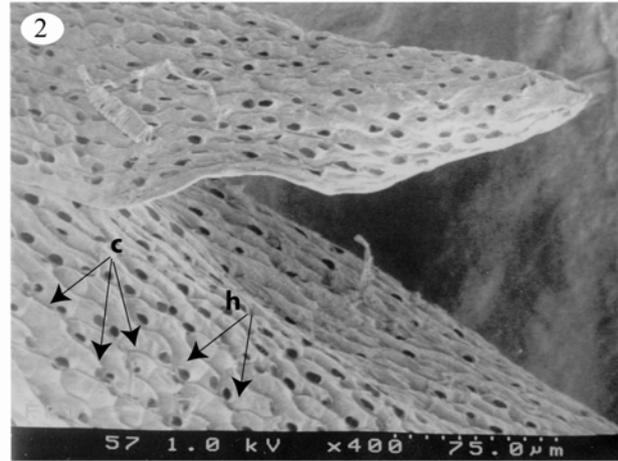


PLANCHE II

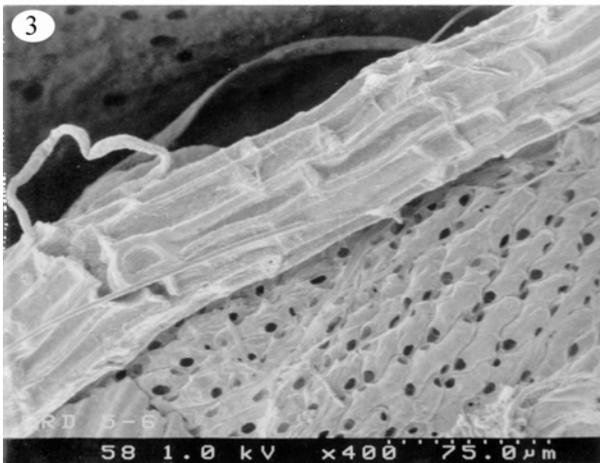
Micromorphologie des Bryophytes actuelles au cryo-MEB



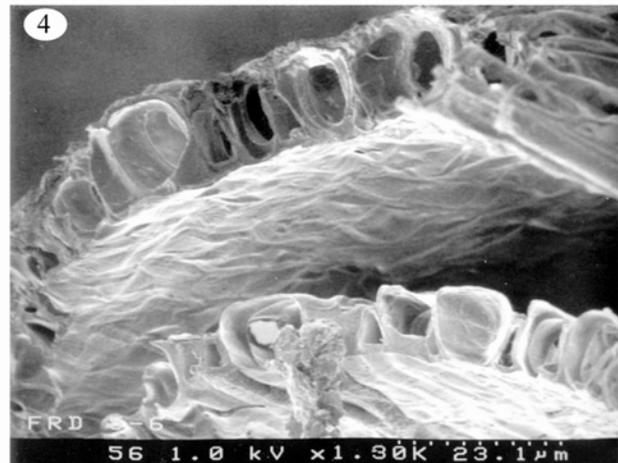
point d'attache de feuilles de sphaignes sur un rameau



feuilles de sphaignes avec vue sur les chlorocystes (c) et hyalocystes (h)



vue d'un rameau de sphaigne et d'une feuille



CT de feuilles de sphaignes

L'ensemble de ces observations nous permet, en particulier, de différencier les sphaignes des polytrics par les différentes structures cellulaires de leur épiderme.

3.1.2.2. Micromorphologie des tissus de Cypéracées actuelles

La morphologie particulière classique des gaines de Cypéracées (*E. vaginatum* et *Carex rostrata*) a bien été mise en évidence dans les coupes histologiques étudiées, par l'observation des parois cellulaires dentelées (Pl. III-1). Contrairement aux bryophytes, les gaines de Cypéracées sont entourées d'un épiderme constitué d'une seule assise de cellules, souvent disposées en files longitudinales (Pl. III-2; Pl. IV- 2), et dont les parois extérieures sont recouvertes d'une fine couche facilement reconnaissable par sa couleur verte sur nos coupes (Pl. III-3). Il s'avère que cette couche épaisse, constituée en partie de lignine, caractérise la cuticule, dont le rôle de rigidité, soutien et protection du végétal est bien connu (Robert & Catesson, 1990). Cette couche permettrait aussi au végétal de réduire ses pertes en eau par évapotranspiration. L'épiderme des gaines de *Carex rostrata* (Pl. IV-2), se différencie en fonction de sa position relative sur l'organe végétal. En fait, on observe deux types d'épidermes : l'épiderme externe (côté atmosphère), qui est similaire à celui des tiges d'*E. vaginatum* (Pl. III-3) et un épiderme interne (côté tige), qui ne possède pas de cuticule car moins exposé aux agressions extérieures (Pl. III-2). Les coupes transversales des gaines (Pl. III-2 et Pl. IV-2) nous permettent de voir que la majorité des cellules appartiennent au tissu du parenchyme et présentent des parois minces de nature cellulosique. Cependant, au sein de ce tissu, nous pouvons différencier des éléments particuliers, comme des éléments de soutien, le collenchyme (parois cellulosiques épaisses) et le sclérenchyme (parois lignifiées épaisses) (Pl. III-4 et Pl. IV-3). Ces tissus de soutien très développés sont connus pour assurer la rigidité des tiges qui peuvent atteindre plus de un mètre de haut, permettant aux gaines de rester toujours émergées là où les niveaux des eaux sont très élevés. De plus, l'existence de lacunes localisées au sein même du parenchyme (Pl. III-2 et Pl. IV-1) constitue un système porteur qui permet à la tige de se dresser verticalement dans un milieu humide où la pesanteur ne joue pas un rôle primordial. C'est pourquoi on parle de tiges et de gaines creuses chez les Cypéracées, favorisant également une flexibilité et une élasticité importantes. Elles se trouvent délimitées par des bandes de parenchyme dans lesquelles sont regroupés en faisceaux les tissus conducteurs (Pl. III-3 et Pl. IV-1). Ces derniers, de forme ovoïde, appelés aussi faisceaux libéro-ligneux, sont constitués de xylème (Pl. III-4 et Pl. IV-4), tissu ligno-cellulosique

PLANCHE III

Micromorphologie des tissus de Cypéracées actuelles au microscope photonique en lumière transmise

Tissus d'*Eriophorum vaginatum*

Photo 1 : Vue générale d'une coupe longitudinale d'une gaine de Cypéracée (ici d'*Eriophorum vaginatum*) montrant les cellules allongées à parois dentelées caractéristiques de ces tissus.

Photo 2 : Vue générale d'une coupe transversale d'une gaine d'*Eriophorum vaginatum* montrant bien l'organisation cellulaire des différents tissus. **e** : correspond à l'épiderme et **p** au parenchyme et les lacunes (**la**).

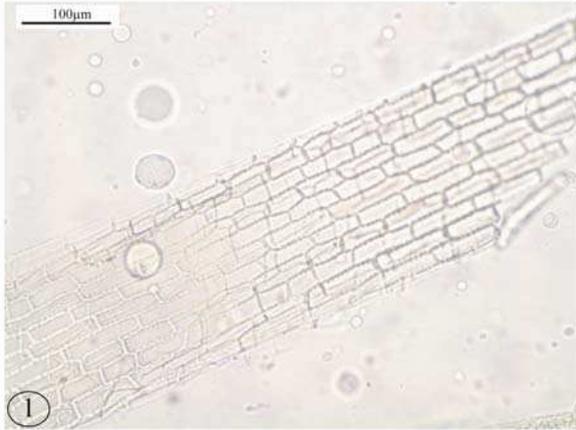
Photo 3 : Détail de la photo précédente montrant la localisation au sein du végétal des tissus conducteurs, représentés ici par plusieurs faisceaux libéro ligneux (**flb**) maintenus par des tissus de soutien dont le collenchyme (**co**). La cuticule (**cu**) est représentée par la coloration verte au dessus de l'épiderme.

Photo 4 : Détail des faisceaux libéro ligneux composés de phloème (**ph**) et de xylème (**xy**), tissus conducteurs et entourés de tissus de soutiens le sclérenchyme (**sc**) et le collenchyme (**co**).

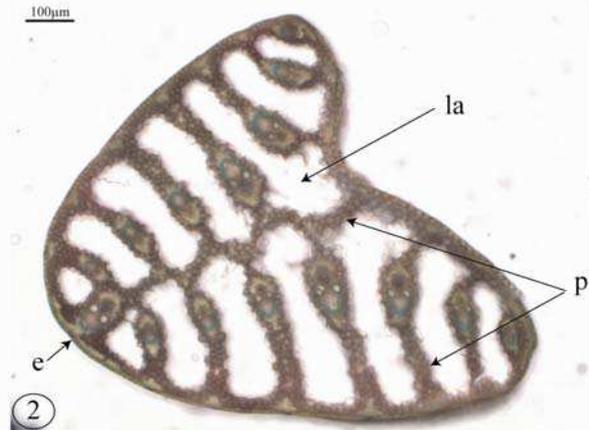
PLANCHE III

Micromorphologie des tissus de Cypéracées actuelles au microscope photonique en lumière transmise

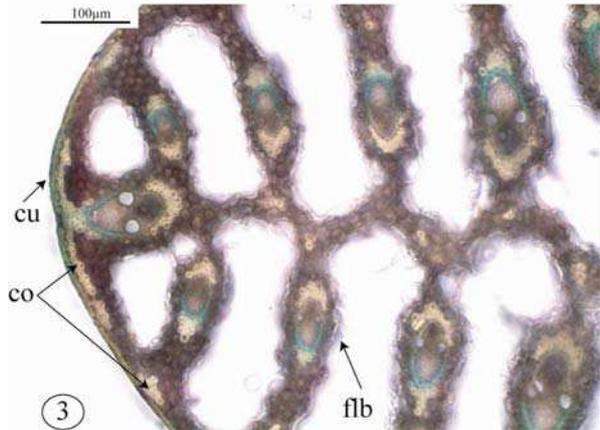
CL d'une gaine d'*Eriophorum vaginatum*



CT d'une gaine d'*Eriophorum vaginatum*



CT d'une gaine d'*Eriophorum vaginatum*



CT - zoom sur les faisceaux libéro ligneux

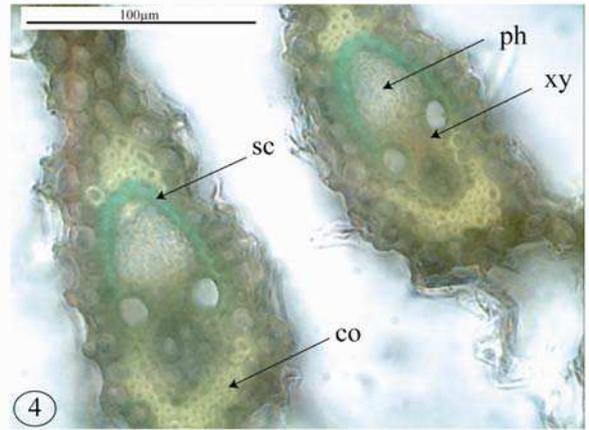


PLANCHE IV

Micromorphologie des tissus de Cypéracées actuelles au microscope photonique en lumière transmise

Tissus de *Carex rostrata*

Photo 1 : Vue générale d'une coupe transversale d'une gaine de Cypéracée (ici *Carex rostrata*) à faible grossissement montrant bien la présence de lacunes (**la**).

Photo 2 : Vue générale d'une autre coupe transversale de gaine de *Carex* montrant bien les deux types d'épidermes, l'externe (**ee**) et l'interne (**ei**).

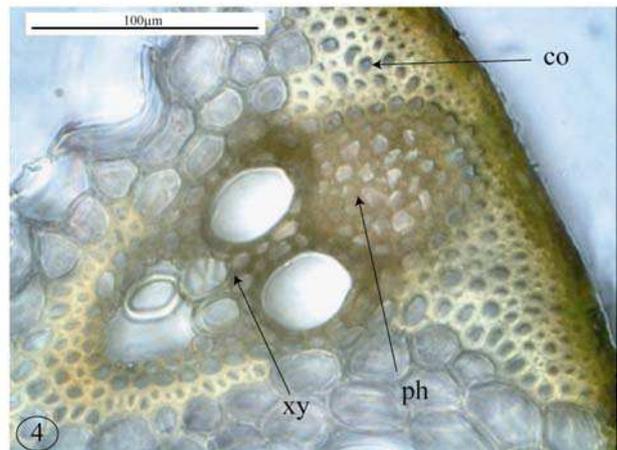
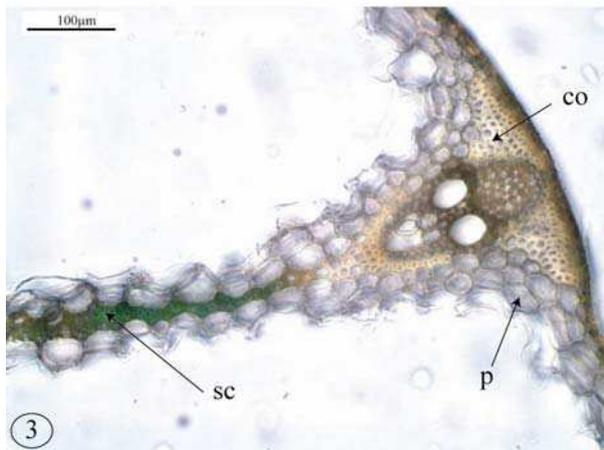
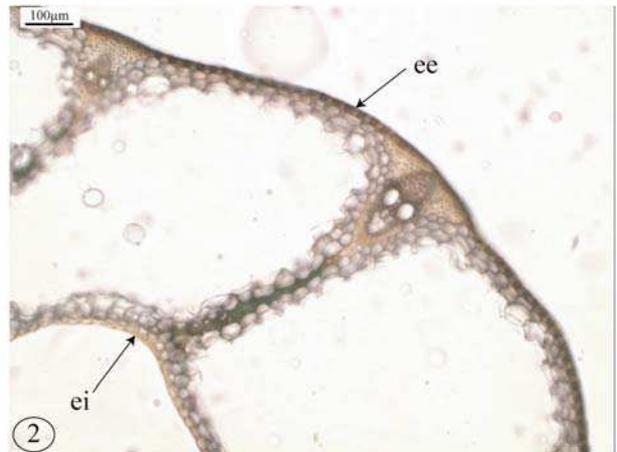
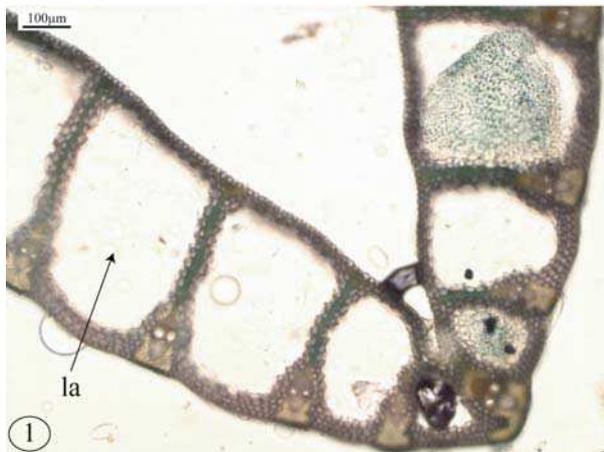
Photo 3 : Détail de la photo précédente montrant les deux tissus de soutien : le sclérenchyme (**sc**) en vert, et le collenchyme, en jaune ; et puis le parenchyme (**p**) en rose.

Photo 4 : Détail de la photo précédente illustrant un faisceau libéro ligneux composés de phloème (**ph**) et de xylème (**xy**), tissus conducteurs et entouré du tissu de soutien, le collenchyme (**co**).

PLANCHE IV

Micromorphologie des tissus de Cypéracées actuelles au microscope photonique en lumière transmise

CT d'une gaine de Carex



conducteur de sève brute, et de phloème (Pl. III-4 et Pl. IV-4), tissu cellulosique conducteur de sève élaborée. Ces faisceaux sont souvent entourés d'une gaine de sclérenchyme et d'amas de collenchyme (Pl. III-4 et Pl. IV-4) qui leur assure aussi une importante rigidité. L'ensemble de ces observations nous permettent de voir que la disposition de ces faisceaux au sein du végétal est différente suivant le genre considéré. En effet, dans les gaines d'*E. vaginatum*, ils se distribuent de façon homogène au sein de la moelle (Pl. III-2), alors qu'ils se localisent sous l'épiderme externe dans les gaines de *Carex rostrata* (Pl. IV-1).

3.2. Caractérisation moléculaire

3.2.1. Quantité globale des sucres

Dans cette étude, la quantité de sucres totaux des végétaux ainsi que leur composition, ont été déterminées par chromatographie en phase gazeuse (GC) après hydrolyses appropriées. Le principe de cette analyse moléculaire est détaillé dans le Chapitre IV et en annexes.

Les résultats de ces analyses sont présentés dans le tableau 1 et le tableau 2. Les végétaux les plus riches en sucres sont les Polytrics. En effet, ils sont constitués de plus de 450 mg.g⁻¹ de sucres totaux. Ces derniers sont pour 66 % des sucres hémicellulosiques et pour 34 % des cellulosiques. Pour les différentes espèces de sphaignes, cette répartition essentielle entre sucres cellulosiques et hémicellulosiques, varie suivant l'espèce considérée. Pour *S. cuspidatum*, *S. papillosum*, *S. magllanicum*, *S. acufolium* et *S. fuscum*, les proportions des sucres cellulosiques (56 %) sont plus importantes que celles des hémicellulosiques (44 %), et inversement pour *S. subsecumdum*, *tenellum*, *rubellum*, *fallax* où l'on passe de 41 % de cellulosiques à 59 % d'hémicellulosiques. Par rapport à Polytric, les quantités absolues des sucres totaux des sphaignes sont plus faibles et varient de 300 à 400 mg.g⁻¹. En ce qui concerne les Cypéracées, les teneurs en sucres totaux qui varient entre 290 et 430 mg.g⁻¹ sont du même ordre de grandeur que celles des sphaignes. Cependant, leur proportion d'hémicellulosiques est plus importante : 60 %, contre 40 % de cellulosiques. Ces résultats s'accordent globalement avec ceux de Bourdon et al. (2000) qui avaient estimé que près de 80 % des sucres totaux des Cypéracées étaient hémicellulosiques.

Selon les résultats du dosage des sucres des végétaux, les sphaignes et les tiges de Cypéracées présenteraient des teneurs totales voisines, soit aux alentours de 350 mg.g⁻¹

(tableau 1). Or les résultats de géochimie globale nous ont montré que les tiges de Cypéracées étaient plus riches en carbone organique (~ 46 %) que les sphaignes (~ 42 %). Cette différence implique donc la présence dans les Cypéracées, par rapport aux sphaignes, de fortes proportions d'autres composés plus riches en carbone que les sucres. Parmi ces composés, on peut envisager des substances phénoliques telles que la lignine, associée aux polysaccharides dans les parois cellulaires des tissus dits « ligno-cellulosiques » de ces végétaux. Cette hypothèse s'accorde avec les observations microscopiques sur coupes histologiques qui montrent la présence d'une forte proportion de tissus lignifiés chez les Cypéracées, ce qui les distingue bien des sphaignes qui sont uniquement composées de tissus cellulotiques.

Chez les sphaignes, les teneurs en sucres totaux varient considérablement en fonction des espèces (tableau 1). De plus, il semble que les espèces de gouille (notamment *S. cuspidatum*) soient plus riches en sucres (~ 400 mg.g⁻¹) que les espèces de butte (*S. fuscum* ; ~ 300 mg.g⁻¹). Cette forte différence ne se retrouve pas au niveau des C/N, car les deux espèces présentent approximativement les mêmes valeurs. Donc la différence des teneurs en sucres de ces deux espèces pourrait s'expliquer par une proportion plus importante d'autres composés organiques dans les espèces de butte. Ces composés ne pouvant pas correspondre à de la lignine car les sphaignes, rappelons le, ne possèdent pas les enzymes capables de la synthétiser, mais pourraient correspondre aux polyphénols. Vraisemblablement, les espèces de buttes à port érigé, seraient proportionnellement plus riches en polyphénols que les espèces de gouilles, possédant une tige beaucoup plus fine et flasque. Cette plus forte proportion de polyphénols dans les espèces de buttes se confirme d'autant plus que ces composés sont plus riches en carbone organique total que les sucres, ce qui expliquerait les plus fortes proportions relatives de COT dans *S. fuscum* (Tableau 1). De plus, Johnson & Damman (1991) ont montré l'existence d'une plus forte dégradation des espèces de buttes (notamment de *S. cuspidatum*), par rapport aux espèces de gouilles (*S. fuscum*). Leurs résultats s'accordent parfaitement à nos hypothèses, sachant que les sucres sont des composés plus facilement dégradables que les polyphénols (Hedges et al., 1985 ; Wilson et al., 1987). Les espèces de gouilles étant proportionnellement plus riches en sucres, se trouveraient dégradées plus rapidement que les espèces de buttes proportionnellement plus riches en polyphénols.

Cette différence de proportion des sucres en fonction des espèces de sphaignes se retrouve également au sein des Cypéracées, mais cette fois-ci au niveau des différents organes considérés (i.e. tiges, racines...). En effet, les tiges d'*E. vaginatum* renferment de plus fortes quantités de sucres (432 mg.g) que les racines (409 mg.g), et ce pour une même valeur en COT (~ 46 %), (Tableau 1). Cette différence pourrait s'expliquer par de plus fortes teneurs en

Espèces végétales	Quantités relatives des différents monosaccharides (%)									
	Arabinose	Rhamnose	Ribose	Fucose	Mannose H	Mannose C	Galactose	Xylose	Glucose H	Glucose C
<i>S. cuspidatum</i>	2,00	6,14	0,25	1,20	5,14	3,57	15,26	8,66	12,94	44,83
<i>S. subsecundum</i>	2,61	9,13	0,29	1,13	4,25	3,67	18,83	8,46	14,95	36,67
<i>S. tenellum</i>	1,69	7,99	0,22	1,05	5,56	3,02	15,71	9,91	27,50	27,35
<i>S. rubellum</i>	2,06	7,19	0,03	1,36	5,80	3,58	14,35	9,93	20,03	35,66
<i>S. fallax</i>	2,54	7,66	0,24	0,84	6,70	2,64	16,88	9,76	16,41	36,88
<i>S. papillosum</i>	1,86	7,27	0,24	1,01	6,57	4,18	12,87	7,92	14,53	43,54
<i>S. magellanicum</i>	1,84	7,56	0,87	0,98	5,89	1,22	14,64	8,30	16,47	42,22
<i>S. acufolium</i>	2,09	9,73	0,25	1,14	4,54	3,18	13,93	9,66	17,51	37,99
<i>S. fuscum</i>	2,05	8,94	0,22	1,04	5,21	3,41	13,31	9,18	17,56	39,08
<i>P. strictum</i>										
tiges	1,73	2,89	0,87	0,25	29,27	2,87	9,05	2,72	18,86	31,49
interm.	1,50	2,95	0,59	0,63	27,61	2,58	9,89	2,77	19,17	32,31
rhizoïdes	1,27	3,37	0,37	0,21	25,34	1,49	12,01	2,72	23,63	29,59
<i>E. vaginatum</i>										
tiges	9,43	0,58	0,05	1,03	0,81	1,55	4,36	25,73	7,94	48,52
interm.	13,71	0,96	0,04	1,84	1,38	1,01	6,84	25,10	6,08	43,04
racines	15,98	1,13	0,12	0,99	1,14	1,83	6,81	28,44	8,43	35,12
<i>E. angustifolium</i>										
tiges	11,49	1,08	1,10	0,63	1,15	2,11	5,55	27,78	23,35	25,77
<i>C. rostrata</i>										
tiges	10,94	1,80	0,41	1,57	3,55	2,49	4,70	35,74	6,96	31,84

Tableau 2 : Quantités relatives des différents monosaccharides en pourcentage

lignine dans les racines, qui fait que proportionnellement les teneurs en sucres y sont moindres. Des études antérieures sur d'autres espèces végétales, telles que des arbres de mangrove, tendent à confirmer cette hypothèse. En effet, ces travaux ont mis en évidence une nette différenciation des proportions de lignine entre les divers organes des plantes considérées, i.e. de plus faibles valeurs dans les feuilles et de plus fortes valeurs dans le bois (Marchand et al., 2005). La composition de chaque partie du végétal, i.e. de chaque organe, se distingue du fait de leur fonction spécifique, au sein du végétal.

3.2.2. Distributions des différents monosaccharides

D'une manière générale, le glucose est le sucre le plus abondant dans l'ensemble des végétaux analysés (figures 3 ; 4 et tableau 2). En effet, il représente en moyenne 47 % et 55 % des sucres totaux, respectivement pour les Cypéracées et les bryophytes. Environ 78 % du glucose total des Cypéracées correspond à du glucose cellulosique et 66% pour les bryophytes. Les bryophytes sont donc inversement un peu plus riches en glucose hémicellulosique que les cypéracées: 34 % contre 22 %. A l'exception du glucose et du mannose, les autres monosaccharides sont dans la majorité des cas exclusivement hémicellulosiques (tableau 2). Parmi ces sucres hémicellulosiques, on peut noter que les Cypéracées sont caractérisées par une très forte proportion de xylose (figure 4 et tableau 2). En effet, ce dernier représente environ 30 % des sucres hémicellulosiques totaux de ces plantes. Cette forte proportion correspond à peu près à celle trouvée dans des études antérieures dans d'autres espèces de Cypéracées où le xylose représentait près de 50 % des sucres hémicellulosiques (Moers et al., 1989 ; Wicks et al., 1991 ; Bourdon et al., 2000). L'arabinose, autre sucre hémicellulosique abondant chez les Cypéracées, arrive en deuxième position avec des valeurs de l'ordre de 12 %. Dans une moindre mesure, on remarquera également des proportions notables du glucose hémicellulosique (~ 10 %). En ce qui concerne la distribution des sucres chez les bryophytes, on peut noter que les sphaignes se distinguent (et notamment par rapport aux Cypéracées), par de fortes proportions des composés suivants (en abondance décroissante): galactose (~16%), rhamnose (~8 %) et glucose hémicellulosique (~ 17%). Les sucres hémicellulosiques du Polytric se distinguent notamment de ceux des sphaignes par la prédominance du mannose et du glucose H, respectivement à des taux proches de 28 % et 21 %.

Cette étude de la distribution des sucres dans divers végétaux caractéristiques des tourbières aboutit au constat majeur suivant : au moins au niveau du genre, ces végétaux

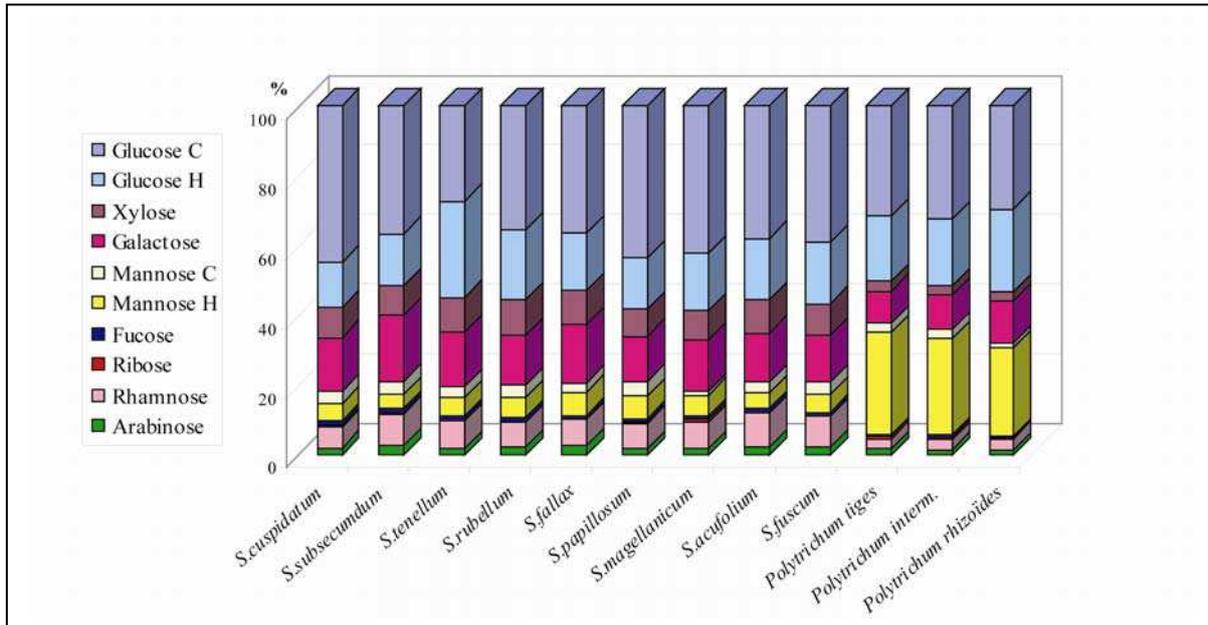


Figure 3 : Histogramme des quantités relatives des monassacharides dans les Bryophytes

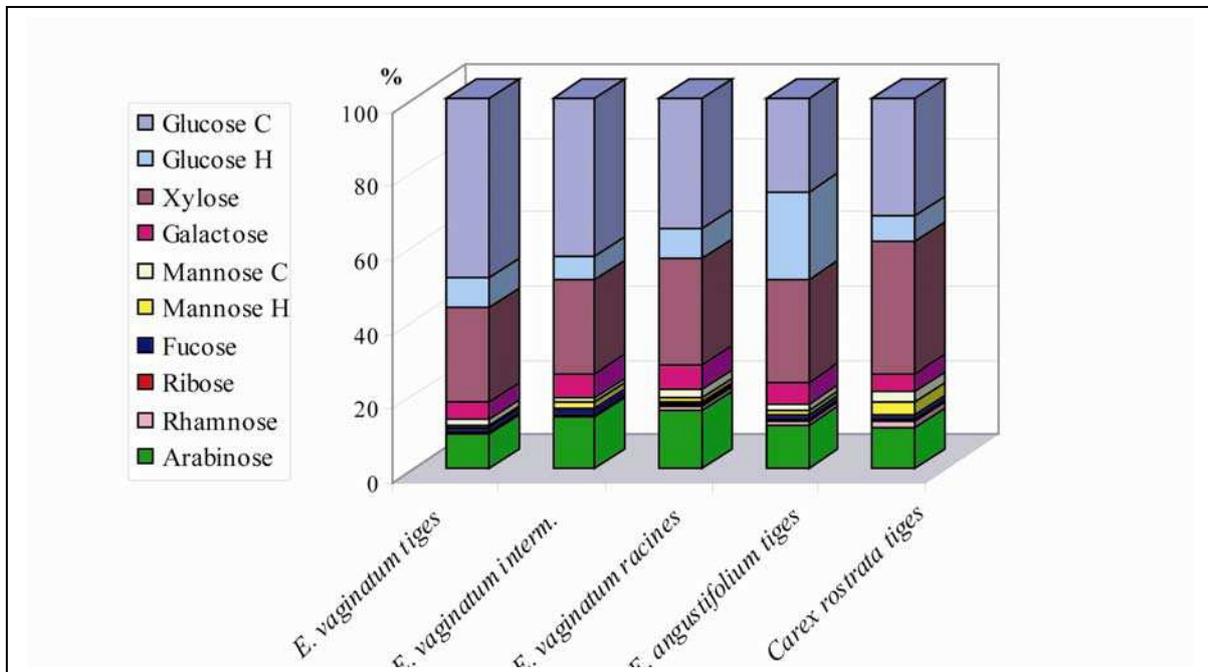


Figure 4 : Histogramme des quantités relatives des monassacharides dans les Cypéracées

présentent des signatures moléculaires différentes. Ainsi, les Cypéracées se caractérisent par de fortes proportions de xylose et d'arabinose, alors que les bryophytes, illustrées dans cette étude par les sphaignes et polytric, se caractérisent respectivement par le galactose et le mannose (composés qui se sont antérieurement vu attribuer une origine microbienne, dans des échantillons de tourbe ; Moers et al., 1989). Par ailleurs, l'arabinose, est assez abondant dans les Cypéracées (~10-15 %), le rhamnose est présent à des niveaux de teneurs notables dans les sphaignes (6-10%), et les proportions de fucose avoisinent le pourcentage dans les sphaignes et dans les Cypéracées. Au total, à l'exclusion du ribose qui n'est toujours présent qu'à de faibles teneurs et du xylose qui est commun chez la plupart, voire la totalité, des végétaux vasculaires (Wicks et al., 1991), tous les autres composés hémicellulosiques que Moers et al. (1989) avaient supposés d'origine microbienne sont en fait produits, dans le cas de notre étude, i.e. dans des tourbières ombrotrophes, par des végétaux typiques, tels les sphaignes. Avant d'être d'éventuels marqueurs de microorganismes, le galactose, le rhamnose et le mannose sont des marqueurs des bryophytes.

4. Conclusions

Les diverses analyses que nous avons réalisées nous ont permis de caractériser chimiquement et micromorphologiquement les principales sources de matière organique des tourbières ombrotrophes, telles que les sphaignes et les Cypéracées. La caractérisation morphologique de ces végétaux, réalisée grâce aux coupes histologiques, nous a permis de mettre en évidence une organisation cellulaire des bryophytes relativement simple et plus primitive que celle des Cypéracées où la différenciation cellulaire apparaît beaucoup plus complexe. Nous avons également pu mettre en évidence le rôle de certains tissus constitutifs des végétaux en relation avec leur signification écologique (i.e. adaptation végétative aux diverses conditions environnementales). Ces observations nous ont aussi permis d'apprécier la proportion des différents constituants organiques présents dans les végétaux à travers la reconnaissance visuelle des tissus cellulaires celluloseux et /ou lignifiés.

Nous avons aussi pu mettre en évidence une composition géochimique globale différente et spécifique de chaque végétal, les sphaignes se caractérisant par de forts rapport C/N (~ 120), par comparaison avec les Polytrics (C/N ~ 70) et surtout les Cypéracées (C/N ~ 47). Ces variations interspécifiques du C/N apparaissent également au sein du végétal en fonction de l'organe considéré (tiges, racines, feuilles...).

Les teneurs en sucres totaux des végétaux étudiés, associées à leurs teneurs en carbone organique total, permettent une première approche de la répartition et des proportions de sucres qu'ils renferment. Ainsi, les tiges des Cypéracées, plus riches en azote, sont aussi plus riches en sucres que les racines et ce, pour une même valeur de carbone organique total. Au niveau des sphaignes, les teneurs en sucres totaux des différentes espèces ont pu être reliées aux différents microhabitats des tourbières, les espèces de butte se caractérisant par de plus faibles teneurs en sucres que celles des gouilles.

Et enfin, l'identification et la quantification des différents monosaccharides nous ont permis de caractériser une signature moléculaire de chaque végétal : le xylose et l'arabinose apparaissent être des marqueurs de Cypéracées ; le galactose et le rhamnose marqueurs des sphaignes et le mannose marqueur des Polytrics. Seuls le ribose et éventuellement le fucose qui n'apparaissent pas produits en teneurs notables par les plantes étudiées, demeurent donc de possibles marqueurs de l'activité microbienne au sein de la tourbe.

CHAPITRE V : EVOLUTION DE LA MATIERE ORGANIQUE

Introduction

Le corps de ce chapitre comporte trois parties. Le plan de ce chapitre a été établi dans l'optique de présenter l'évolution de la qualité de la matière organique de la tourbe selon un gradient de régénération allant d'une régénération ancienne (la tourbière de la Chaux d'Abel), à une régénération plus récente (la tourbière du Russey) pour finir par un site ne présentant pas encore de régénération (la tourbière de Baupte).

La première partie de ce chapitre, concerne la caractérisation de la matière organique de la tourbe, provenant de la tourbière de la Chaux d'Abel, et de son évolution en fonction d'un gradient de régénération croissant.

La deuxième partie de ce chapitre s'articule en deux volets qui correspondent tous deux à des articles synthétisant les résultats obtenus sur la tourbière du Russey. Le premier de ces articles porte sur la caractérisation micromorphologique de la tourbe à différents stades de régénération et n'a pas encore été soumis pour publication. Le deuxième article, qui portera sur les indicateurs de source et d'évolution de la matière organique en réponse à des changements environnementaux majeurs, est sous presse dans le journal *Organic Geochemistry*.

Et enfin, la troisième partie de ce chapitre portera sur la caractérisation de la matière organique de la tourbe provenant de la tourbière de Baupte.

Situation	Profondeur (cm)	TOC (%)		N total (%)		C/N atomique	Fraction fine (%)
		moyenne	erreur standard	moyenne	erreur standard		
CHA Bas-marais (réplique n°2)	2,5	46,4	0,9	1,1	0,1	52,7	nd
	7,5	45,8	0,7	1,9	0,1	27,7	19,5
	15	48,3	0,4	2,2	0,3	27,9	33,3
	25	47,9	1,0	3,0	0,3	19,3	23,6
	35	47,9	2,0	2,9	0,2	19,5	57,8
	45	49,8	2,3	3,4	0,5	17,7	42,6
CHB Transition (réplique n°3)	2,5	44,3	1,5	1,4	0,3	39,3	21,9
	7,5	44,7	1,9	2,0	0,3	27,7	11,4
	15	47,5	1,7	2,7	0,2	21,1	34,2
	25	51,2	0,2	3,0	0,1	20,2	38,6
	35	51,5	0,6	3,1	0,1	19,4	34,1
	45	45,7	6,4	2,7	0,4	20,1	22,8
CHC Haut-marais (réplique n°1)	2,5	46,8	0,8	1,2	0,1	47,9	16,2
	7,5	47,6	0,5	2,0	0,1	28,1	36,7
	15	49,2	1,5	2,6	0,2	22,9	25,7
	25	51,0	2,1	2,7	0,3	22,2	42,9
	35	50,5	0,4	2,2	0,4	29,3	18,0
	45	50,3	1,0	2,1	0,4	30,8	17,4
CHD Intact (réplique n°1)	2,5	49,8	0,9	1,0	0,2	57,6	24,1
	7,5	50,2	0,8	1,2	0,1	48,5	74,3
	15	50,2	0,3	2,1	0,2	28,8	39,7
	25	49,3	1,4	2,1	0,3	27,6	75,7
	35	48,3	1,5	1,9	0,3	31,1	39,2
	45	50,1	1,4	2,0	0,0	28,7	42,0

Tableau 1 : Teneur en carbone et azote des échantillons de tourbe brute, ainsi que le pourcentage de fraction fine de la tourbe, dans les quatre profils d'étude (CHA, CHB, CHC et CHD)

1. La tourbière de la Chaux d'Abel

1.1. Introduction

Rappelons-le, la Chaux d'Abel est une tourbière qui a été fortement perturbée par les exploitations passées de la tourbe. Depuis l'arrêt de l'exploitation (vers 1995), une régénération spontanée de la végétation a pris place et offre actuellement une très grande diversité de faciès de recolonisation dominés par des mousses (*Sphagnum fallax*, *Polytrichum strictum* et *P. commune*), des Cypéracées (*E. vaginatum*, *E. angustifolium*), des Ericacées (*Vaccinium* spp.) et des Rosacées (*Potentilla erecta*). Ces diverses espèces se sont en effet développées au cours du temps dans différentes parties du site. Ce dernier présente aujourd'hui trois stades de régénération distincts : un stade de bas marais (CHA), un stade de haut marais (CHC) et un stade de transition bas-marais/haut-marais(CHB). Comme au Russey, cette tourbière présente une zone qui n'a pas subi d'extraction de tourbe (CHD) et qui a donc été étudiée en tant que zone témoin. La caractérisation de la matière organique (MO) de la tourbe des différents stades de régénération, ainsi que la comparaison avec la situation témoin, a été réalisée grâce à des études combinant des analyses élémentaires, micromorphologiques et moléculaires. Les méthodes utilisées pour l'ensemble de ces analyses ont été précédemment décrites dans le chapitre III, « Méthodes d'étude ».

1.2. Résultats

1.2.1. Caractérisation globale de la tourbe

Les analyses géochimiques globales (mesure des teneurs en carbone et en azote) de la tourbe brute ont été réalisées sur toutes les répliques (i.e. 3 profils en chacune des zones d'étude); l'ensemble des résultats obtenus a été moyenné et est présenté dans le tableau 1. Les teneurs en carbone organique total (COT) de l'ensemble des échantillons sont relativement élevées, allant de 44 à 51 %, valeurs couramment observées pour des échantillons de tourbe (Malmer & Holm, 1984 ; Bourdon, 1999). Dans chaque profil, les teneurs en azote total sont relativement plus faibles (~ 1,5 %) dans les échantillons de surface (0-10 cm) que dans les échantillons plus profonds où elles atteignent 3,4% (tableau 1). Les variations du rapport atomique C/N en fonction de la profondeur sont respectivement présentées dans le tableau 1 et les figures 1 à 4, pour la situation de bas marais (CHA), la situation de transition (CHB), le

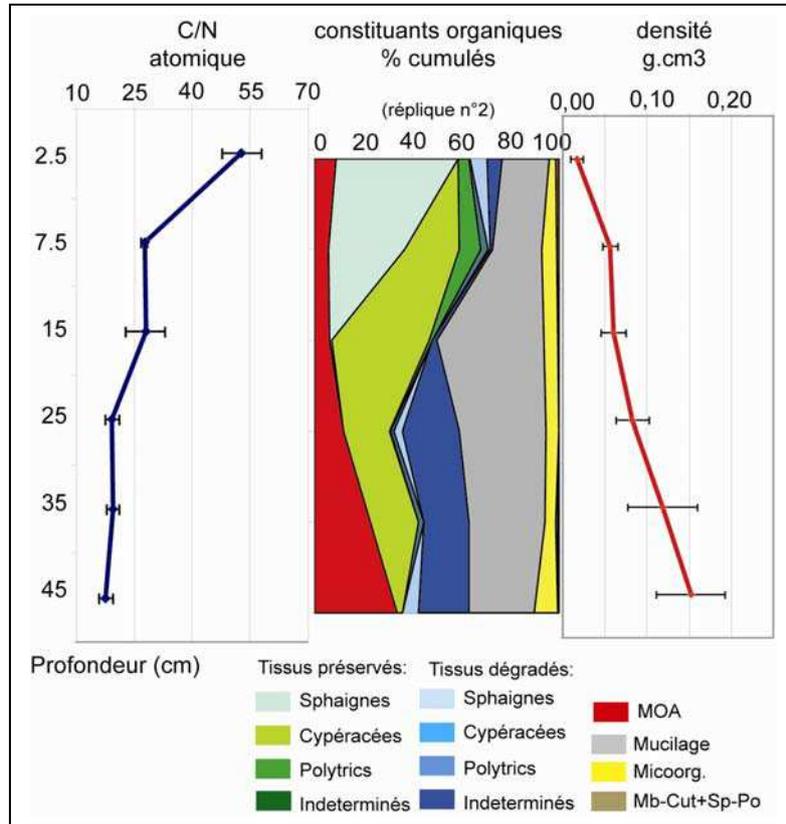


Figure 1 : Variation du rapport C/N, des constituants organiques et de la densité apparente avec la profondeur, pour la situation de bas-marais : CHA

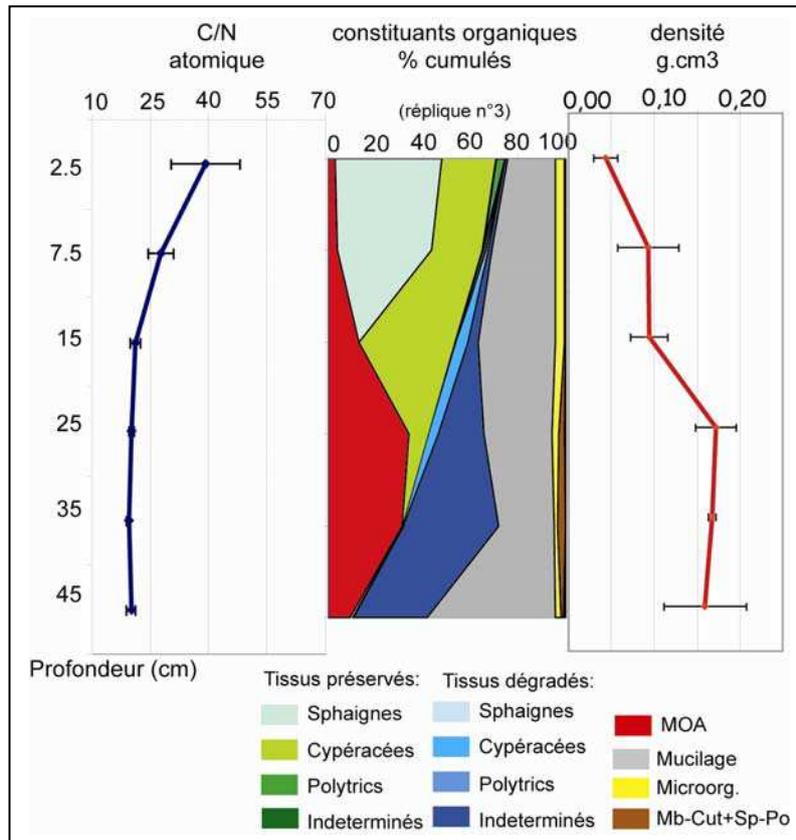


Figure 2 : Variation du rapport C/N, des constituants organiques et de la densité apparente avec la profondeur, pour la situation de transition : CHB

haut marais (CHC) et le site de référence (CHD). Dans chacune de ces situations, les plus fortes valeurs du rapport C/N correspondent aux échantillons de surface. Dans le profil de transition CHB, les cinq premiers centimètres de tourbe présentent des valeurs de C/N légèrement inférieures à 40 (figure 2), tandis que les autres profils présentent, à cette même profondeur, des valeurs supérieures à 40 et atteignant même 58 dans le cas du profil de référence CHD (figure 4). Ces fortes valeurs tendent à diminuer avec la profondeur, avec une chute plus ou moins marquée entre 7 et 15 cm, selon la situation considérée. Cette chute se marque par des valeurs inférieures à 25 dans les profils de tourbe régénérée et des valeurs supérieures à 25 dans le profil de référence (figure 4). Dans le site de haut marais (CHC), les valeurs de C/N réaugmentent vers la base du profil (figure 3).

Les mesures de la densité apparente de la tourbe brute ont aussi été réalisées sur toutes les répliques et les résultats moyennés sont présentés dans les figures 1 à 4. Dans la situation de bas marais (profil CHA), les valeurs de la densité augmentent avec la profondeur (figure 1), allant de $0,02 \text{ g.cm}^{-3}$ en surface (0-5 cm) jusqu'à $0,15 \text{ g.cm}^{-3}$ en profondeur (45 cm). Dans la situation de transition (profil CHB) ainsi que dans la situation de haut marais (profil CHC), les valeurs de la densité augmentent également avec la profondeur ($\geq 0,10 \text{ g.cm}^{-3}$) mais de façon irrégulière, avec des décrochements vers 20 cm de profondeur (figures 2 et 3). Dans le site de référence, les variations de la densité apparente le long du profil (figure 4) montrent une augmentation progressive des valeurs, de la surface ($\sim 0,03 \text{ g.cm}^{-3}$) vers la profondeur ($\sim 0,08 \text{ g.cm}^{-3}$) où elles restent cependant relativement plus faibles que dans les profils de régénération.

La détermination du pourcentage de la fraction granulométrique fine de la tourbe ($< 200 \mu\text{m}$) a été faite sur une seule des répliques. Le fractionnement des échantillons a été réalisé par un système de tamisage à $200\mu\text{m}$ en milieu humide, suivant le protocole de Gobat et al. (1991). Les résultats obtenus, exprimés en pourcentage pondéral de la fraction fine, sont présentés dans le tableau 1. Au sein des profils CHA et CHB, les valeurs de ce pourcentage apparaissent relativement plus faibles ($\sim 17\text{-}20\%$) dans les échantillons de surface (0-10 cm) que dans les échantillons plus profond ($\sim 32\text{-}39\%$). En revanche, cette tendance ne se retrouve pas au sein des deux autres profils, CHC et CHD, où le pourcentage de la fraction fine oscille fortement en fonction de la profondeur (tableau 1).

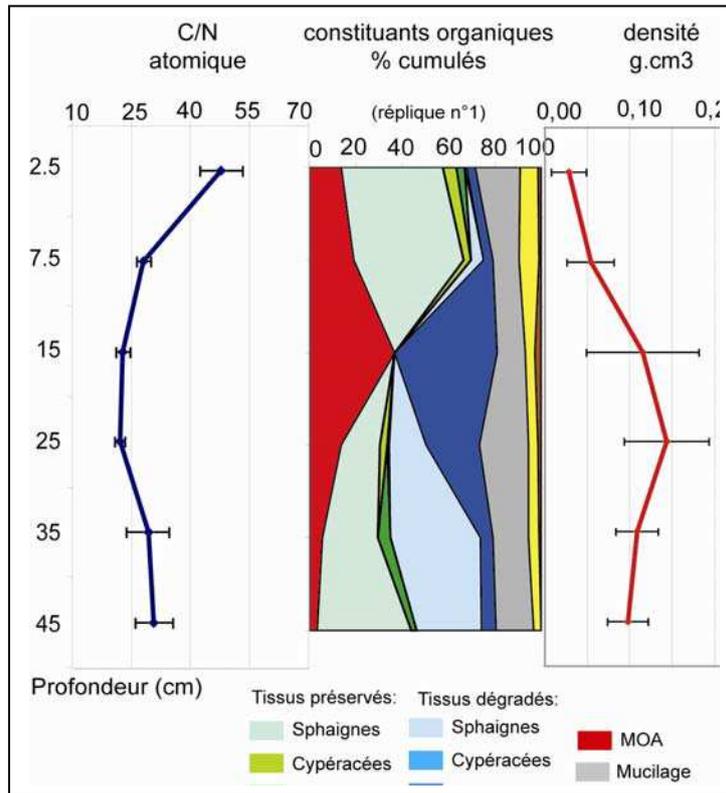


Figure 3 : Variation du rapport C/N, des constituants organiques et de la densité apparente avec la profondeur, pour la situation de haut-marais : CHC

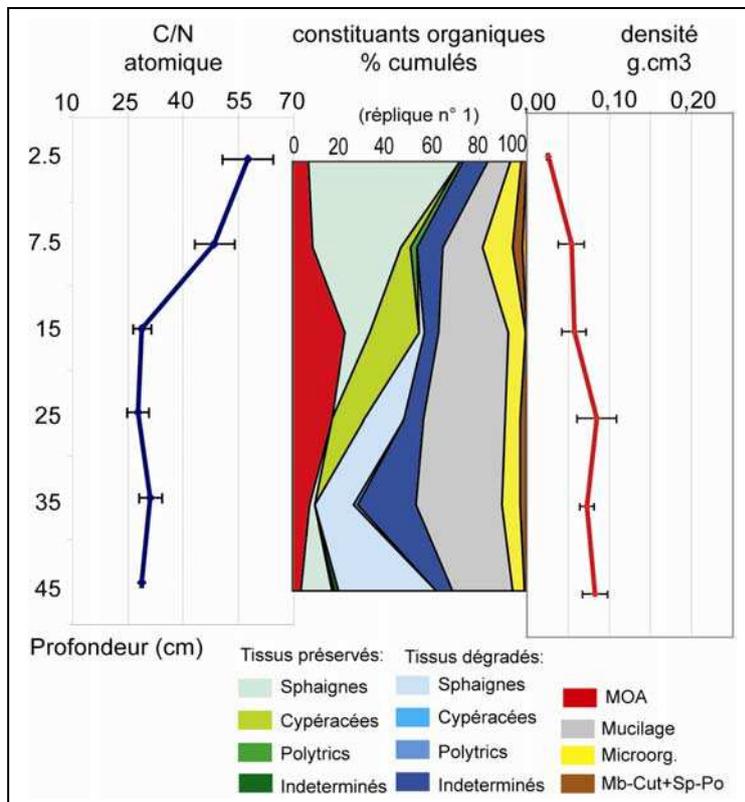


Figure 4 : Variation du rapport C/N, des constituants organiques et de la densité apparente avec la profondeur, pour la situation de référence : CHD

1.2.2. Caractérisation micromorphologique de la matière organique de la tourbe

L'identification et la quantification des principaux constituants organiques, présents au sein de nos différents profils de tourbe, ont été réalisées grâce à des observations au microscope, en lumière transmise. Dans chaque situation les comptages n'ont été effectués que sur une seule des répliques. Les résultats obtenus le long de ces différents profils sont présentés dans les figures 1 à 4. Les divers constituants organiques distingués peuvent se classer comme suit:

- les fragments de tissus de végétaux :

Ces fragments correspondent à différents tissus dérivant d'organes végétaux i.e. tiges, racines, feuilles... Ils peuvent se présenter sous forme préservée (tissus généralement translucides morphologiquement et structuralement bien conservés), ou sous forme plus ou moins dégradée (tissus brunâtres morphologiquement reconnaissables mais dont la structure des parois commence à s'altérer et à s'amorphiser). Les tissus de végétaux dits préservés sont représentés schématiquement en vert sur nos figures et les tissus dits dégradés en bleu. Les nuances de vert et de bleu caractérisent les différents types de végétaux que nous avons pu identifier, allant respectivement, suivant le gradient d'intensification des couleurs, des sphaignes, aux Cypéracées, puis aux polytrics et enfin aux constituants indéterminés. Ces derniers constituent une classe de tissus ne présentant pas de structure caractéristique permettant de leur attribuer à une source végétale particulière (Planche I-e). Par contre, les tissus de sphaignes sont facilement reconnaissables, notamment ceux des feuilles caractérisés par la présence de hyalocystes et de chlorocystes (Planche I-a). Les tissus des feuilles de Cypéracées sont caractérisés par leurs parois dentelées (Planche I-b) et ceux de polytrics par leurs longues cellules polygonales (Planche I-c).

- les flocons de matière organique amorphe (MOA) :

Les flocons de MOA se présentent sous la forme d'une matière humique brunâtre à texture relativement cotonneuse et homogène (Planche II-a). Ils correspondent à un précipité de gel humique colloïdal intracellulaire (Styan & Bustin, 1983), mais également au stade ultime d'amorphisation des tissus de végétaux décrits précédemment.

- le mucilage :

Le mucilage correspond à une substance translucide, jaunâtre sans structure interne et qui se trouve dispersée sur le fond des lames (Planche II-b). Il provient en grande partie de

secrétions probablement polysaccharidiques et extracellulaires, de bactéries, champignons et/ou de racines de plantes (Leppard et al, 1977 ; Decho, 1990 ; Défarge et al, 1996 ; Laggoun-Défarge et al., 1999a).

- les microorganismes :

Cette classe regroupe notamment les principaux décomposeurs de la matière organique que nous avons rencontrés dans nos échantillons, dont les Thécamoebiens (Planche II-c), plus rarement les acariens (Planche II-e), ainsi que des zooclastes (Planche II-f). Les champignons, autres décomposeurs majeurs, mais d'origine végétale, ont aussi été placés dans cette même classe, notamment en raison de leur faible représentation (Planche II-b). Il en est de même des algues, elles aussi sous représentées (e.g. diatomés : Planche II-d). Les restes de champignons se présentent principalement sous la forme d'hyphes mycéliens plus ou moins mélanisés, souvent entrelacés à des fragments de tissus amorphisés, (Planche II-b), et plus fréquemment à des tissus de racines.

- membranes, cuticules, spores, pollen (Mb-Cut + Sp-Po) :

Ces constituants sont individuellement tellement mineurs que nous les avons regroupés ensemble dans une même classe.

L'évolution avec la profondeur des pourcentages relatifs de ces différents constituants est représentée dans les figures 1 à 4 pour chacune des situations étudiées. Deux faciès distincts semblent se différencier dans les profils CHA et CHB (figures 1 et 2). Dans la partie supérieure de ces profils (0-25 cm), la matière organique est dominée par des tissus dérivant de végétaux variés bien préservés et avec de fortes proportions de Cypéracées (~30 %), de sphaignes (~40 %) et plus modestement, de polytrics (~5 %). En revanche, la composition de la matière organique du compartiment inférieur des profils se partage entre les flocons de MOA (~25 %), le mucilage (~30 %) et les tissus de végétaux dégradés indéterminés (~20 %). Dans la situation de haut marais (CHC ; figure 3), la composition de la matière organique apparaît relativement plus homogène que dans les profils CHA et CHB. En effet, à l'exception du niveau situé à 12,5-17,5 cm, constitué exclusivement de flocons de MOA (~35 %) et de tissus de végétaux dégradés indéterminés (~45 %), la matière organique y est constituée majoritairement de tissus de sphaignes, en partie dégradés dans les compartiments les plus profonds, pouvant atteindre 65 % à 42,5-47,5 cm de profondeur. Le mucilage y est aussi présent, bien qu'en plus faibles proportions que dans les profils de bas marais (CHA) et de transition (CHB). L'inverse est observé pour les proportions de microorganismes qui sont un peu plus importantes dans le profil CHC, notamment en surface (0-15 cm).

PLANCHE I

Micromorphologie des tissus de végétaux préservés et dégradés de la tourbe

Photo a : Tissus de feuilles de sphaignes morphologiquement préservés avec les parois végétales caractéristiques.

Photo b : Tissu de gaines de Cypéracées morphologiquement préservé avec les parois végétales dentelées.

Photo c : Fragment de tissu de Polytrics morphologiquement préservé avec les parois végétales allongées et de formes polygonales.

Photo d : Fragment de tissu de Polytrics dégradé (les parois cellulaires ont conservé leur forme allongée, mais on peut observer un début de dégradation illustré par le brunissement des cellules).

Photo e : Tissu végétal indéterminé préservé.

Photo f : Tissu végétal indéterminé dégradé présentant un stade de dégradation plus avancé avec un début d'amorphisation et une déformation complète des structures cellulaires.

PLANCHE - I -

Micromorphologie des tissus de végétaux préservés et dégradés dans la tourbe

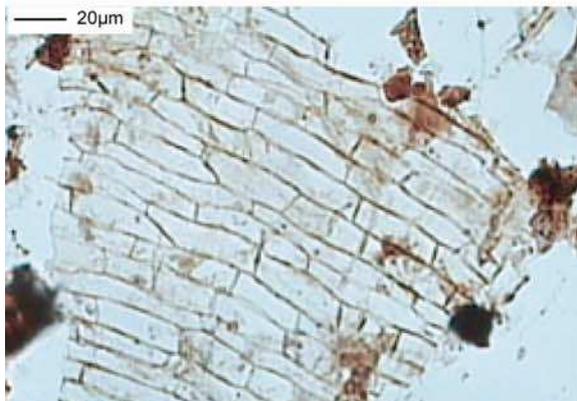
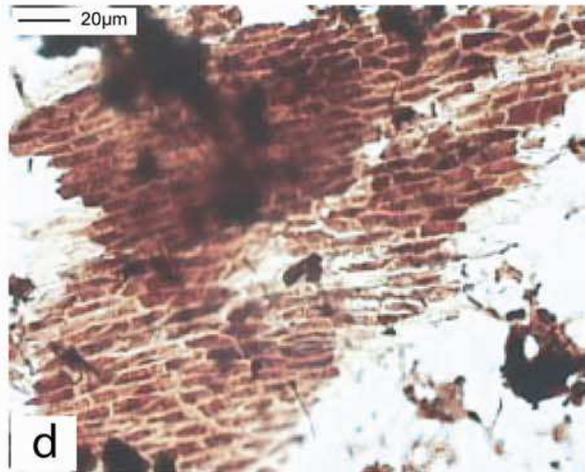
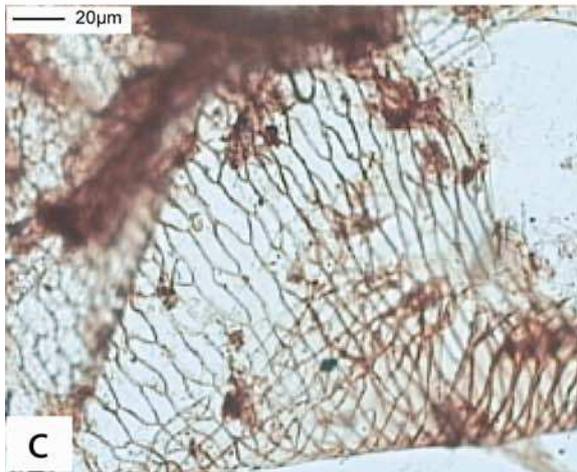
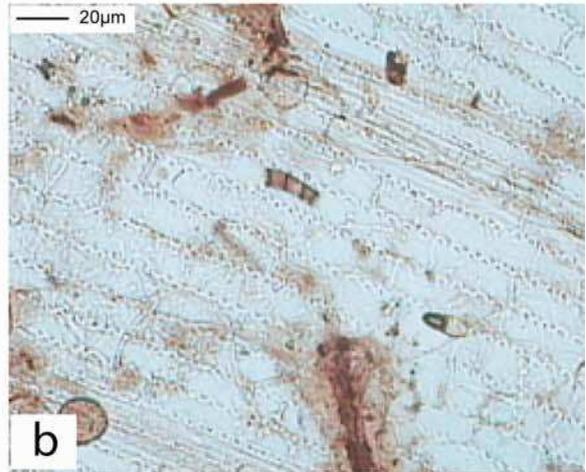
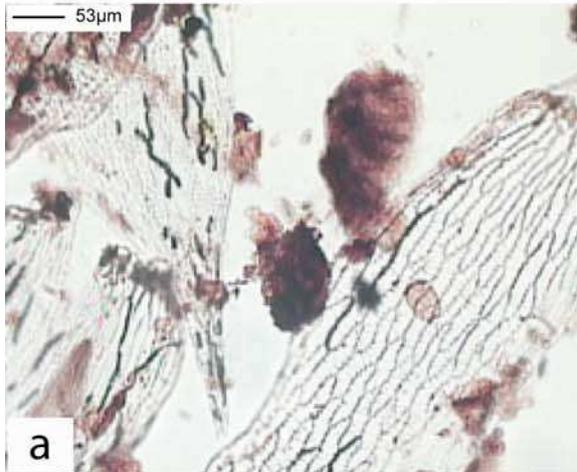


PLANCHE II

Micromorphologie de la MO amorphe et des microorganismes de la tourbe

Photo a : Flocon de matière organique amorphe (moa) brunâtre et rougeâtre accompagné d'un pollen fossilisé (p).

Photo b : Vue d'un amas d'hyphes mycélien (h) entrelacés sur de la matière organique amorphe. La lame est envahie par du mucilage (m).

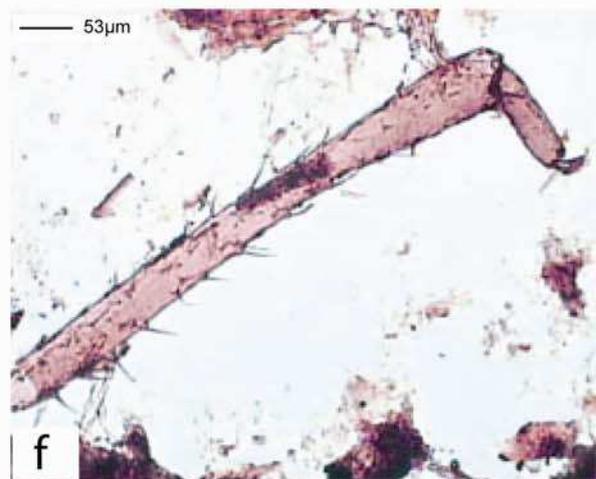
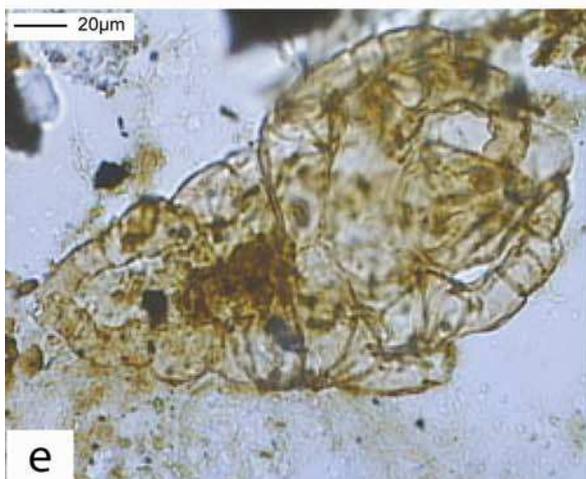
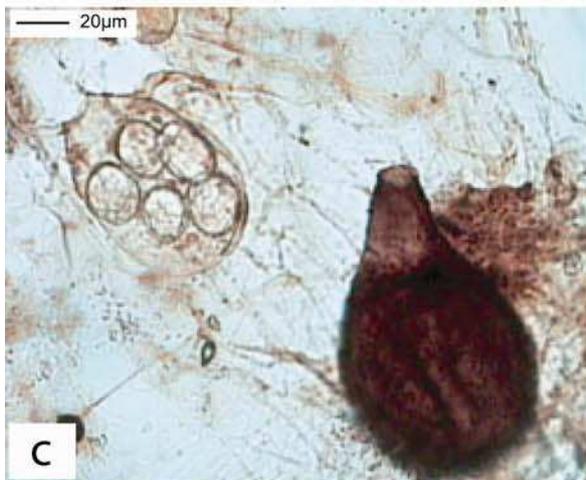
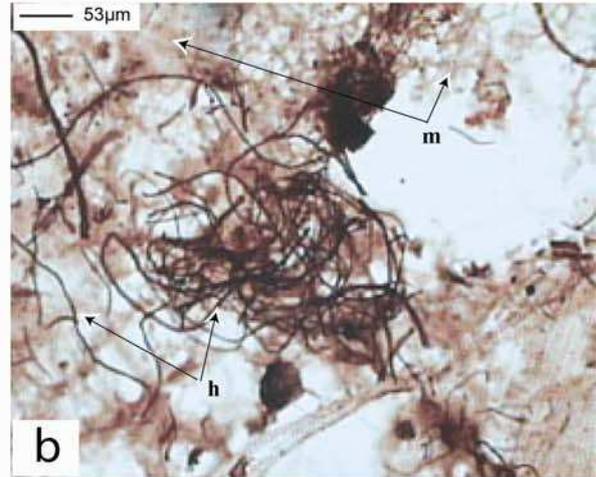
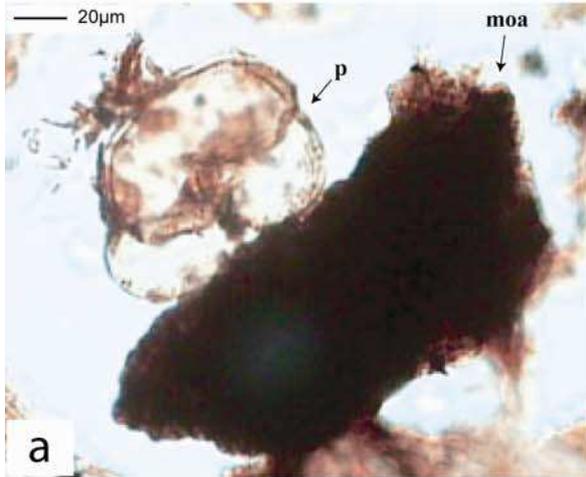
Photo c : Vue sur deux sortes de técamébiens, l'un totalement opaque et l'autre remplie de composés ovoïdes.

Photo d : Vue sur une sorte d'algue unicellulaire : les diatomés.

Photo e : Vue sur un acarien.

Photo f : Vue sur un fragment (probablement une patte) de zooclaste.

PLANCHE - II -
Micromorphologie de la MO amorphe et des microorganismes dans la tourbe



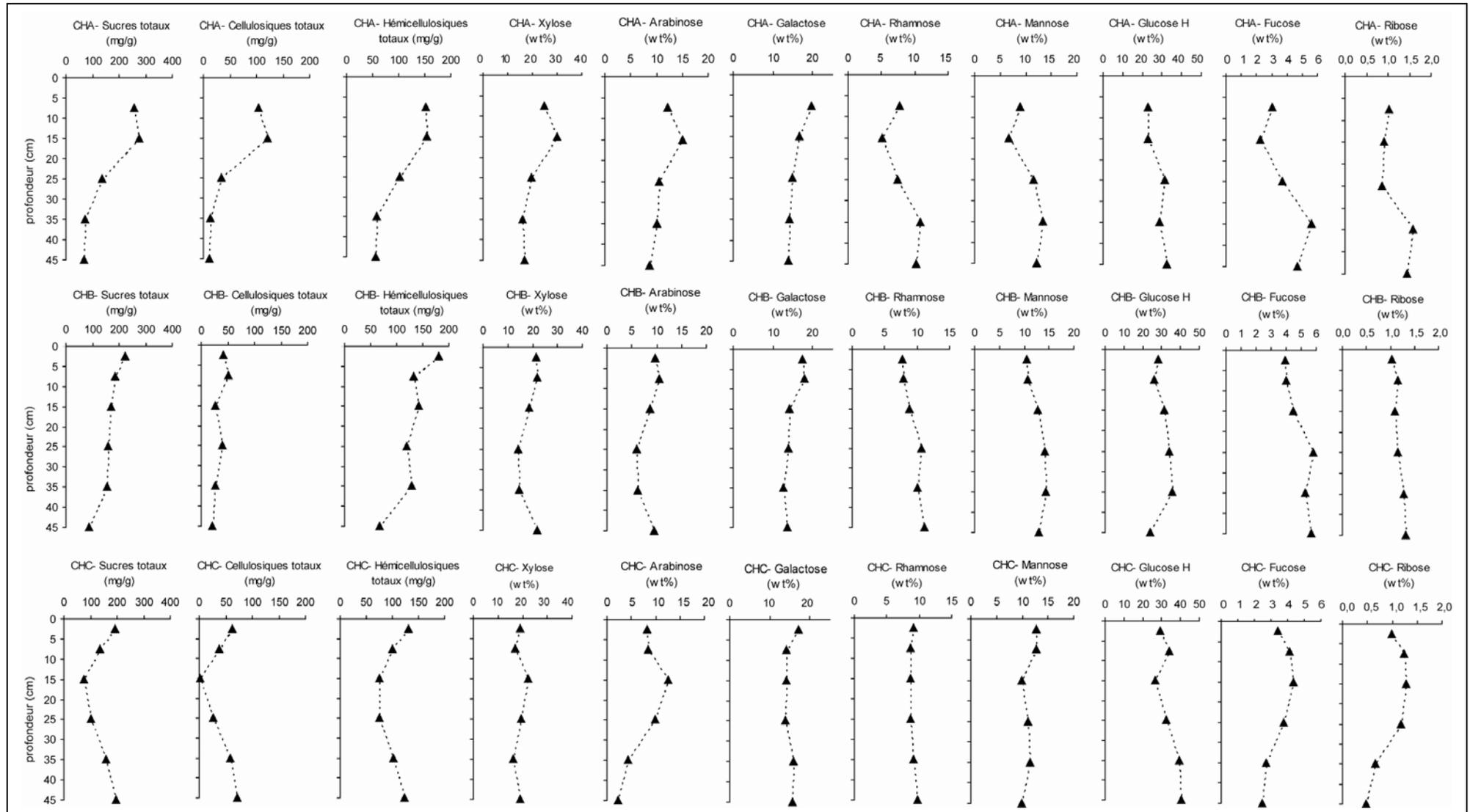


Figure 5 : Evolution avec la profondeur des teneurs en sucres totaux (cellulosiques et hémicellulosiques) et des pourcentages des différents monosaccharides, de la fraction fine de la tourbe pour les trois profils de tourbe régénérée (CHA, CHB et CHC)

Dans le profil de référence (CHD), la tourbe de surface (0-15 cm) est principalement composée de tissus de sphaignes bien préservés (figure 4). Ceux-ci se trouvent progressivement remplacés par des tissus de Cypéracées (15-35 cm) qui sont eux-mêmes ensuite remplacés par des tissus de végétaux dégradés indéterminés, du mucilage, et des flocons de MOA (25-45 cm). Il convient aussi de noter la présence, en profondeur, de tissus de sphaignes préservés et dégradés.

1.2.3. Caractérisation moléculaire de la matière organique de la tourbe

Les analyses moléculaires (i.e. l'analyse des sucres) ont été réalisées uniquement sur la fraction fine de la tourbe ($< 200 \mu\text{m}$) de tous les profils, mis à part CHD où la tourbe brute a également été analysée. L'échantillon de surface du profil CHA (i.e. niveau 0-5 cm) manque à la suite d'un problème d'échantillonnage. Comme indiqué précédemment, le choix d'analyser prioritairement la fraction fine de la tourbe, réside dans le postulat qu'elle peut être plus représentative de la dynamique de la matière organique que la tourbe brute, éventuellement riche en débris végétaux peu dégradés. Inversement, la fraction fine est aussi susceptible de concentrer des sucres issus de synthèses microbiennes (Moers et al., 1989).

Les résultats des analyses sont présentés dans les figures 5 et 6. Les teneurs en sucres totaux (i.e. cellulosiques et hémicellulosiques) de nos échantillons, sont exprimées en mg.g^{-1} de tourbe sèche, et les teneurs relatives des différents monosaccharides, en pourcentages.

Dans la situation de bas marais (profil CHA), les teneurs en sucres totaux montrent de fortes variations qui délimitent deux compartiments (figure 5). Le premier (0-25 cm) présente de forte teneurs en sucres ($\sim 270 \text{mg.g}^{-1}$), et le second (25-45 cm) se caractérise par de plus faibles teneurs de ces composés (de l'ordre de 100mg.g^{-1} ; figure 5). Cette chute des valeurs se marque aussi au niveau des teneurs en sucres hémicellulosiques et cellulosiques qui passent alors respectivement de 150 à 60mg.g^{-1} et de 100 à 10mg.g^{-1} (figure 5). Par ailleurs, les variations de la distribution des sucres hémicellulosiques avec la profondeur (figure 5) nous permettent, d'une part, d'observer la corrélation presque parfaite entre l'arabinose et le xylose (dont les proportions se trouvent plus faibles en profondeur), et d'autre part, entre le rhamnose, le mannose, le ribose, le fucose et le glucose H (dont les proportions se trouvent plus importantes en profondeur). Enfin, les proportions de galactose ne présentent pas de variation majeure, à l'exception d'une légère diminution avec la profondeur (figure 5).

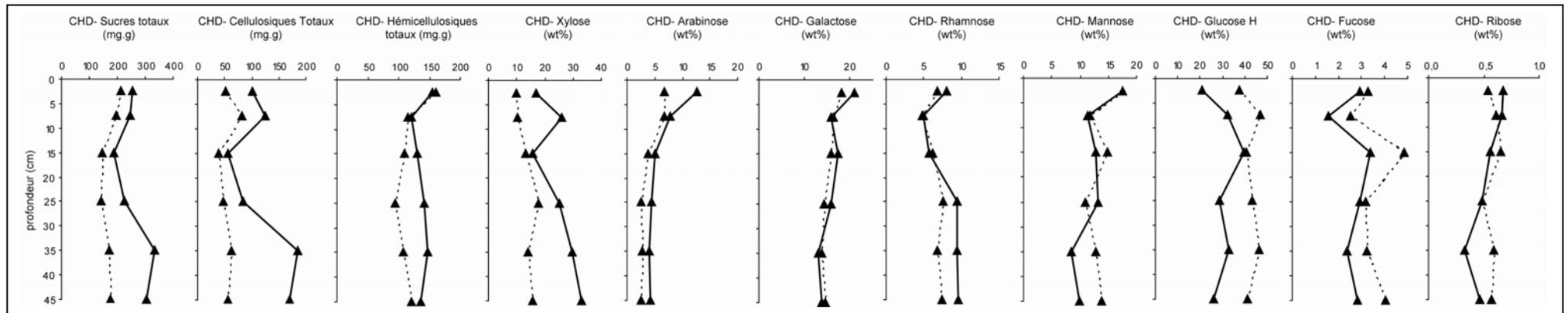


Figure 6 : Evolution avec la profondeur des teneurs en sucres totaux (cellulosiques et hémicellulosiques) et des pourcentages des différents monosaccharides, de la fraction fine de la tourbe (ligne pointillé) et de la tourbe brute (ligne continue) pour le profil de référence CHD

Contrairement à CHA, dans la situation de transition (profil CHB), les teneurs en sucres totaux ne présentent pas de variations majeures, avec une diminution progressive le long du profil, soit de 221 mg.g⁻¹ en surface (0-5 cm) à 89 mg.g⁻¹ en profondeur (42,5-47,5 cm) (figure 5). Parmi ces sucres, les teneurs en monomères hémicellulosiques se trouvent approximativement quatre fois supérieures à celles des cellulosiques (figure 5). Parmi les sucres hémicellulosiques, le glucose, le xylose, le galactose et le mannose apparaissent majoritaires avec des proportions respectives de 30, 19, 15 et 13 % (figure 5). La distribution des sucres hémicellulosiques ne montre également pas de variations majeures le long du profil (figure 5), à l'exception d'une légère augmentation du mannose, du glucose H et du fucose, à 22,5-27,5 cm de profondeur. Cette dernière semble avoir, comme contrepartie et tout comme dans la situation de bas-marais, la diminution de l'arabinose et du xylose (figure 5), qui par ailleurs semblent parfaitement se corrélés.

Dans la situation de haut marais (profil CHC), les teneurs en sucres totaux présentent également de fortes variations le long du profil, partant par des valeurs voisines de 200 mg.g⁻¹ en surface. Celles-ci diminuent d'abord avec la profondeur pour atteindre un minimum à 15 cm (~ 76 mg.g⁻¹), puis ré-augmentent pour revenir dans la même gamme de valeurs qu'en surface (figure 5). Cette inflexion s'observe également au niveau des teneurs en sucres hémicellulosiques et plus encore au niveau des cellulosiques qui se trouvent quasi-absents vers 15 cm de profondeur (figure 5). Les proportions de glucose hémicellulosique et de mannose se trouvent également les plus faibles à ce niveau (figure 5). En contrepartie, les proportions d'arabinose et de xylose y sont les plus fortes (figure 5). Il en est de même, mais dans une moindre quantité pour les proportions de ribose et de fucose. En revanche, les proportions de rhamnose et de galactose restent relativement constantes tout au long du profil (figure 5).

En ce qui concerne le profil de référence (CHD), les teneurs en sucres totaux de la tourbe brute sont plus fortes que celles de la fraction fine (figure 5), notamment à partir de 25 cm de profondeur où elles doublent (env. 330 contre 186 mg.g⁻¹), tout comme celles des sucres cellulosiques totaux. Les teneurs en sucres totaux de la fraction fine de la tourbe, ainsi que les proportions des différents sucres hémicellulosiques, apparaissent globalement constantes le long du profil (mis à part dans les niveaux superficiels où elles sont un peu plus élevées) (figure 6). En revanche, de plus fortes variations sont observées au niveau de la tourbe brute (figure 6). Exceptés les niveaux 15-25 cm où la baisse des teneurs est significative, la tendance est à une augmentation progressive des teneurs avec la profondeur, notamment de celles des sucres totaux et des cellulosiques (figure 6). La distribution des

différents sucres hémicellulosiques montrent également quelques différences entre la tourbe brute et la fraction fine. En effet, le glucose hémicellulosique, le fucose et le ribose se trouvent plus concentrés dans la fraction fine de la tourbe. Inversement, le xylose, l'arabinose et les sucres cellulosiques totaux apparaissent plus concentrés dans la tourbe brute (figure 6).

En général, dans chaque profil de tourbe régénérée les proportions des sucres hémicellulosiques se trouvent majoritaires et représentent approximativement 70 % des sucres totaux contre seulement 30 % pour les cellulosiques (figure 5). Cette même différence se retrouve également au sein du profil de référence CHD, au niveau des échantillons de la fraction fine (< 200 μm) de la tourbe. En revanche, pour les échantillons de tourbe brute, cette différence est moindre avec seulement 54 % d'hémicellulosiques contre 46 % de cellulosiques.

1.3. Discussion

1.3.1. Évolution de la composition de la MO dans les profils de tourbe

A première vue, la diminution du rapport C/N le long des profils paraît bien se corrélérer avec les résultats des observations micromorphologiques puisqu'elle s'accompagne notamment d'une augmentation de la proportion de matière organique amorphe (figures 1 à 4). Cet accroissement du degré d'humification de la tourbe s'accompagne également d'une augmentation des valeurs de la densité apparente. Néanmoins, cette augmentation avec la profondeur, s'effectue d'une manière beaucoup plus progressive dans la situation de référence (CHD) que dans les situations de régénération (CHA, CHB, CHC) où elle se marque généralement par un décrochement. Ce décrochement qui s'exprime aussi dans les variations des valeurs de C/N, signale vraisemblablement le niveau atteint par l'exploitation passée et la base de la tourbe de régénération. A notre étonnement, nous retrouvons aussi ce décrochement des valeurs de C/N au sein du profil CHD. Cela laisse supposer que la zone non exploitée a vraisemblablement aussi été affectée par l'exploitation passée de la tourbière, et plus précisément probablement par le drainage.

Selon des études antérieures, l'augmentation de la densité avec la profondeur dans un profil de tourbe non perturbé, s'accompagnerait de l'accroissement parallèle du degré de décomposition de la matière organique (Boelter, 1969; Malmer & Holm, 1984; Cocozza, 2003; Nungesser, 2003). En effet, durant les processus de dégradation, la MO devient plus

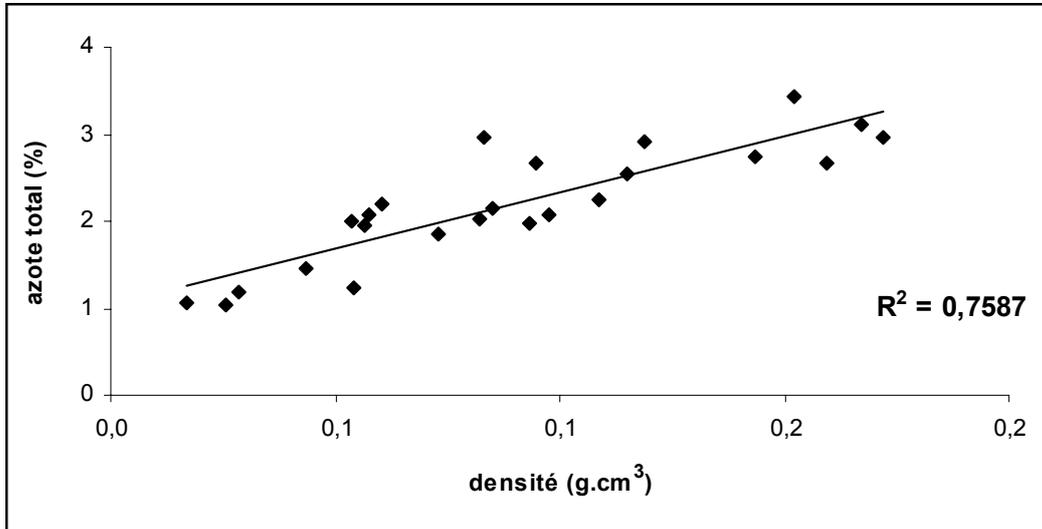


Figure 7 : Relation entre la densité apparente et les teneurs en azote total de la tourbe pour les quatre profils d'étude (CHA, CHB, CHC et CHD)

facilement compactable, ce qui, par la pression des couches de tourbes supérieures, entraîne une augmentation de la densité. Mis à part, le pourcentage de la fraction fine de la tourbe (tableau 1), qui ne présentent pas de tendance significative avec la profondeur, nos résultats s'accordent avec cette interprétation. Dans l'ensemble de nos profils, les niveaux de densité maximale correspondent bien aux niveaux où la matière organique se trouve la plus humifiée, i.e. constituée principalement de mucilage, de matière amorphe et de tissus dégradés indéterminés (figures 1 à 4). Ces processus de dégradation s'accompagnent également de modifications chimiques de la matière organique (Paivanen, 1969; Clymo, 1983); les variations du rapport C/N avec la profondeur en sont ici une bonne illustration (figure 1 à 4). Ainsi, dans l'ensemble des profils, les plus fortes valeurs du rapport C/N (> 40) se trouvent dans les échantillons de surface (0-10 cm), là où les teneurs en azote sont les plus faibles (tableau 1); les plus faibles valeurs de ce rapport (20-30) se situant en profondeur, où les teneurs en azote sont les plus élevées (tableau 1). Comme le confirme l'étroite corrélation entre ces deux paramètres pour l'ensemble de nos échantillons (figure 7), l'augmentation des teneurs en azote accompagne bien le degré de décomposition de la matière organique.

En règle générale, dans un profil de tourbe non perturbée, les valeurs de la densité apparente oscillent entre 0,02 et 0,04 g.cm³ dans la litière, entre 0,04 et 0,06 g.cm³ dans les premières couches de la tourbe et entre 0,07 et 0,09 g.cm³ dans les couches plus profondes (Clymo, 1983; Johnson et al., 1990; Nungesser, 2003; Weiss, 2006). Ces données correspondent bien aux résultats des mesures de densité apparente réalisées au sein du profil de référence (CHD) et qui augmentent régulièrement avec la profondeur (figure 4). De plus, les principaux constituants organiques présents au sein de ce profil montrent également une évolution caractéristique d'une diagenèse croissante classique, avec une diminution progressive de la proportion de tissus de sphaignes, graduellement remplacés par une matière organique beaucoup plus amorphe en profondeur. Les résultats des analyses moléculaires s'accordent avec cette évolution diagénétique, avec des teneurs de sucres assez élevées dans les 20 premiers centimètres du profil (figure 5). La faible consommation de ces composés se traduit alors par une dégradation préférentielle de la cellulose par rapport à l'hémicellulose (figure 6), notamment dans la tourbe brute. Vers 15 cm de profondeur cette dégradation préférentielle se traduit par une chute des teneurs en sucres cellulosiques totaux. Cette chute se trouve compensée par une augmentation des teneurs en sucres hémicellulosiques, et notamment du glucose (figure 5). Ces observations nous permettent de penser qu'avant toute consommation des sucres au cours d'une diagenèse classique, il y a déstructuration de la cellulose en un polymère aisément hydrolysable (et vraisemblablement aussi plus facilement

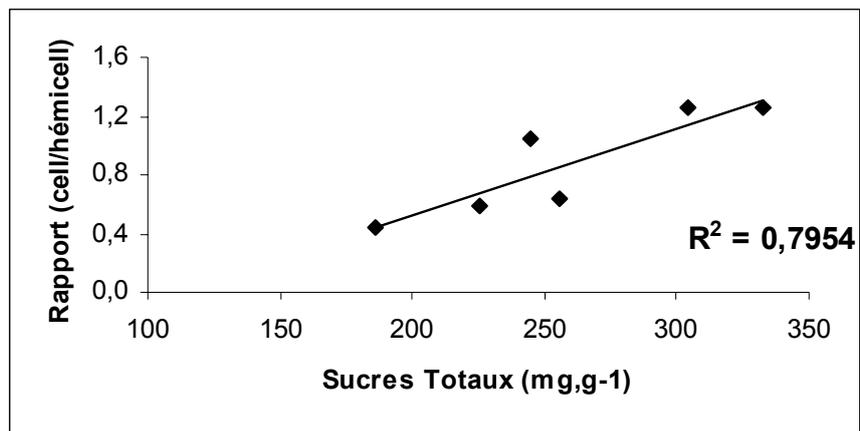


Figure 8 : Relation entre les teneurs en sucres totaux et le rapport (cellulosiques/hémicellulosiques) des échantillons de la tourbe du profil de référence CHD

dégradable par les microorganismes), et à ce titre assimilable à de l'hémicellulose. L'étroite corrélation entre les teneurs en sucres totaux de la tourbe brute et le rapport des teneurs en sucres cellulosiques et hémicellulosiques confirme cette hypothèse (figure 8) et permet d'utiliser ce rapport comme indicateur de biodégradation. En ce qui concerne la distribution des sucres hémicellulosiques (figures 5 et 6), la différence entre la fraction fine de la tourbe et la tourbe brute, peut s'expliquer par l'origine de ces composés qui peuvent être microbiens et/ou hérités (Comont et al., 2006 ; Moers et al., 1990). En effet, selon ces auteurs, les plus fortes teneurs en sucres cellulosiques, ainsi que les plus fortes proportions de xylose et d'arabinose dans la fraction grossière de la tourbe, marqueraient l'héritage des plantes vasculaires. Inversement, les plus fortes proportions de rhamnose, galactose, mannose, fucose, ribose et glucose hémicellulosiques dans la fraction fine de la tourbe, pourraient probablement, au moins *pro parte*, être liées aux microorganismes. Nos données s'accordent globalement avec cette interprétation, en considérant le xylose et l'arabinose comme des marqueurs des Cypéracées et le fucose, le ribose et le glucose hémicellulosique, au moins en partie, comme des marqueurs microbiens. En revanche, comme nous l'avons montré dans le chapitre précédent (Chap. IV), le galactose, le rhamnose et le mannose sont aussi des marqueurs de mousses. C'est pourquoi les proportions de ces composés sont relativement plus importantes dans la tourbe brute que dans la fraction fine, notamment en ce qui concerne le galactose et le rhamnose (figure 6). Pour le mannose, les plus fortes proportions de ce composé que l'on trouve parfois dans la fraction fine illustrent vraisemblablement une plus forte contribution des produits microbiens. Il convient cependant de souligner que, globalement, la différence des proportions des différents sucres entre les deux fractions reste relativement faible, excepté en profondeur où les proportions de xylose, de rhamnose et même les teneurs de sucres cellulosiques (figure 6), illustrent bien la présence de tissus de Cypéracées bien préservés et de sphaignes, bien que ces dernières soient morphologiquement plus dégradées (figure 4).

En contexte de bas marais (CHA), l'évolution avec la profondeur des valeurs de C/N, des teneurs de sucres et des pourcentages relatifs des principaux constituants organiques, nous permet de distinguer deux compartiments. Le compartiment supérieur (≈ 25 cm d'épaisseur) est formé d'une « jeune » tourbe régénérée que caractérisent de fortes valeurs de C/N et de sucres, ainsi qu'une MO composée essentiellement de tissus bien préservés provenant des mousses et des plantes vasculaires. Le compartiment sous-jacent est formé d'une tourbe « ancienne » beaucoup plus humifiée, caractérisée par de faibles C/N et de relatives faibles

teneurs en sucres. La composition micromorphologique de la tourbe confirme ce résultat, notamment par la présence de mucilage, de flocons de MOA et de tissus de végétaux dégradés indéterminés (figure 1). Ainsi, par comparaison avec CHD, la tourbe de ce profil à travers la composition géochimique et micromorphologique fort contrastée de sa MO, a bien enregistré les variations paléoenvironnementales, notamment celles liées à l'exploitation et la régénération qui en a suivi. Nous retrouvons également cette même compartimentation au sein du profil de transition (CHB) et de celui de haut marais (CHC), mais avec une limite moins contrastée vers 25 cm de profondeur. Toutefois, nous pouvons noter une meilleure préservation de la matière organique dans la situation de haut marais (CHC), illustrée par de fortes proportions de tissus de sphaignes préservés et/ou dégradés, tout le long du profil, excepté vers 15 cm de profondeur où elles se trouvent totalement absentes. Ce niveau a potentiellement pu enregistrer une phase d'assèchement qui aurait entraîné une forte dégradation de la matière organique. A la base du profil CHC, la bonne préservation des sphaignes se trouve bien corrélée avec les teneurs de C/N de la tourbe qui réaugmentent à partir de 30 cm de profondeur, ainsi qu'au niveau de la composition en sucres où l'on retrouve une légère augmentation du galactose et du rhamnose, marqueurs de ces végétaux (figure 5). Les plus faibles proportions de mucilage au sein de ce profil CHC par rapport à ceux de CHA et CHB, apportent un argument supplémentaire en faveur d'un relatif meilleur état de préservation de la matière organique. L'ensemble de ces observations en faveur de conditions de préservation relativement bonne dans un environnement de haut-marais, s'accordent avec les conclusions antérieures de Chagué-Golf & Fyfe (1996). Ce point sera plus longuement développé dans la deuxième partie de la discussion.

1.3.2. Évolution de la composition de la matière organique de la tourbe en fonction d'un gradient croissant de régénération

Dans aucun des sites étudiés, nous ne connaissons l'âge exact du début de la régénération. Des essais de datation au Pb^{210} qui ont été réalisés sur quelques échantillons, en collaboration avec Ph. Steinmann (Université de Neuchâtel), n'ont pas abouti. En effet, les échantillons envoyés pour analyses ne représentaient pas un pas d'échantillonnage suffisamment précis, pour établir une courbe d'étalonnage complète. En revanche, des datations par dendrochronologie réalisées par A. Siegenthaler (Ecole polytechnique fédérale de Lausanne, EPFL), ont permis de donner une estimation de l'âge de la tourbe régénérée. Celui-ci serait d'environ 22 ans dans le bas marais (CHA), 31 ans dans la zone de transition

(CHB) et de 44 ans dans le haut marais (CHC). Aucune datation n'a été réalisée dans la zone de référence (profil CHD).

En ce qui concerne la composition de la « jeune » tourbe régénérée, notamment dans la situation de bas marais (CHA), les faciès de régénération ont enregistré diverses successions végétales. Celles-ci commencent par les Cypéracées, auxquelles succèdent les mousses (12,5-17,5 cm de profondeur). Cet enregistrement révèle ainsi l'ordre de succession des végétaux dans les phases précoces de régénération. Ceci s'accorde avec les résultats d'études antérieures qui montrent ainsi que certaines espèces pionnières tels que *Eriophorum vaginatum* auraient la capacité d'envahir les surfaces dénudées des tourbières abandonnées après exploitation. Leur forme particulière de croissance formant de petits monticules appelés touradons, leur permettrait alors de générer des micro-environnements favorables à l'installation ultérieure des sphaignes (Grosvernier et al., 1995; Matthey, 1996; Soro et al., 1999). Cette succession végétale a également été enregistrée dans la tourbe régénérée dans la situation de transition (figure 2). En revanche, elle est plus difficilement observable dans celle de la situation de haut marais, vraisemblablement parce que notre profil de tourbe ne représente que 45 cm de profondeur, et que le début de l'enregistrement des Cypéracées se situe probablement plus en profondeur.

L'évolution latérale de la « jeune » tourbe qui s'observe suivant un gradient croissant de régénération (de CHA à CHC), se traduit principalement par des changements micromorphologiques et chimiques de la tourbe. Au niveau micromorphologique, nous observons une homogénéisation croissante de la composition de la tourbe tout au long du gradient, avec une majorité de tissus de sphaignes morphologiquement bien préservés dans le stade avancé de haut-marais. A ce stade, la composition de la tourbe se rapproche de celle de la tourbe « naturelle » de la zone de référence. Cette homogénéisation de la tourbe avec le temps de régénération peut s'expliquer éventuellement par une meilleure préservation des sphaignes que des Cypéracées, comme l'ont précédemment montré Chagué-Goff & Fufe (1996). En effet, des analyses de réflectance de la vitrinite effectuées sur une tourbe à *Carex* montrent de plus fortes valeurs que celles réalisées sur une tourbe à sphaignes provenant de la même tourbière, ce qui tend à exprimer un degré d'évolution plus élevé. Ce constat rejoint celui, beaucoup plus général selon lequel les sphaignes seraient beaucoup plus récalcitrantes à la décomposition que les végétaux vasculaires (Coulson & Butterfield, 1978; Clymo & Hayward, 1982; Szumigalski & Bayley, 1996). Cette meilleure préservation des sphaignes

pourrait également, au moins *pro parte*, s'expliquer par le rôle que sont aussi susceptibles de jouer les conditions environnementales du milieu. En effet, le passage d'une situation de bas-marais à une situation de haut-marais s'accompagne du passage d'un milieu relativement riche en éléments nutritifs (pH ~ 4.8) à un milieu plus pauvre en ces éléments et beaucoup plus acide (pH~3.6), (Clymo, 1983; Heathwaite et al., 1993 ; Hogg et al., 1995; Chagué-Goff & Fufe, 1996). Ce changement a un effet direct sur la végétation, car dans les stades ombrotrophe, les plantes prédominantes sont les sphaignes. Ces dernières étant connues comme des espèces spécifiques de conditions sévères (Tallis, 1983).

Au niveau moléculaire, nous observons également un changement de la composition de la tourbe suivant le gradient croissant de régénération, notamment en ce qui concerne la distribution des différents sucres hémicellulosiques (figure 5). En effet, le passage de la situation de bas-marais au haut-marais s'accompagne d'une diminution des proportions du xylose (de 22 à 19 %) et de l'arabinose (de 11 à 8 %), au profit d'une augmentation des proportions du glucose hémicellulosique (de 28 à 34 %) et du mannose (de 10 à 12 %). Les proportions de galactose (15 %) et de rhamnose (9 %) restent relativement constantes au long de ce profil (figure 5). Le xylose et l'arabinose ayant été définis comme des marqueurs des Cypéracées et le galactose, le rhamnose et le mannose comme des marqueurs des mousses (Chapitre IV), nous observons donc une diminution des marqueurs des Cypéracées au profit d'une augmentation de ceux des mousses au sein de la tourbe nouvellement formée, le long du gradient croissant de régénération. Une fois de plus, cette évolution souligne le bon accord entre nos données d'analyse moléculaires et les résultats des examens micromorphologiques de la tourbe. Il convient cependant de rappeler qu'en ce qui concerne les zones affectées par la régénération, les analyses de sucres n'ont été réalisées que sur la fraction fine de la tourbe ; l'analyse de la tourbe brute, riche en débris végétaux, aurait certainement apporté plus de contraste au niveau de la signature moléculaire de la tourbe nouvellement formée, en fonction du gradient de régénération.

1.4. Conclusions

L'évolution de la MO se produisant au cours des processus de régénération spontanée, nous a permis de différencier la « jeune » tourbe nouvellement formée de l'ancienne tourbe. La tourbe formée après régénération se caractérise notamment par de fortes valeurs de C/N et de sucres, ainsi que par la présence de tissus bien préservés des diverses sources végétales. En

revanche, l'ancienne tourbe est caractérisée par des valeurs de C/N et des teneurs de sucres plus faibles et assez uniformes, ainsi que par une MO plus humifiée principalement composée de flocons de MOA, de tissus de végétaux dégradés et de mucilage.

Les données d'analyse élémentaire et les résultats des examens micromorphologiques montrent une composition de la matière organique relativement similaire, dans les deux premiers stades de régénération (CHA et CHB ; < 35 ans), et plus contrastée dans le stade plus avancé de haut-marais (CHC ; > 40 ans). Dans ce dernier cas, la composition de la MO se rapproche de celle du profil de référence, notamment par une composition plus homogène de la MO (constituée essentiellement de tissus dérivant de sphaignes). Au niveau moléculaire et en contexte de haut-marais, cette homogénéisation de la MO se marque notamment par la dominance de marqueurs de sphaignes (rhamnose et galactose) dans la fraction fine de la tourbe de régénération. Malgré la grande diversité végétale de la litière présente dans le site de référence, les niveaux supérieurs de la tourbe accumulée (0-20 cm) sont principalement composés de tissus de sphaignes morphologiquement bien préservés. A l'inverse, dans les zones affectées par la régénération, et notamment dans les premiers stades, la litière est beaucoup moins diversifiée et la tourbe de surface est plus hétérogène. L'homogénéisation de la composition de la MO, illustrée par la dominance des sphaignes avec l'âge de régénération, s'avère être un bon indicateur de restauration.

Selon les analyses moléculaires, quelle que soit la situation de régénération, et en ne considérant que la fraction fine de la tourbe (<200 μm) qui représente a priori, la MO la plus humifiée, les teneurs en sucres totaux s'avèrent relativement fortes (de 70 à 280 mg.g^{-1}). Ces résultats contredisent nettement les idées couramment admises selon lesquelles les sucres sont des composés aisément dégradés dans les tourbières (Hedges et al., 1985 ; Wilson et al., 1987). Au contraire, leur préservation, avec des signatures assez spécifiques de la plupart des végétaux sources (Chapitre IV) nous fournissent des informations supplémentaires sur les changements environnementaux passés ainsi que sur l'évolution de la matière organique au sein d'un gradient de régénération.

D'une manière générale, la dégradation préférentielle des sucres cellulosiques au profit des sucres hémicellulosiques (et notamment du glucose), font du rapport cellulosiques/hémicellulosiques un bon indicateur de biodégradation de la matière organique.

2. La tourbière du Russey

2.1. Micromorphological study of peat evolution in a regenerating cutover *Sphagnum*-peatland: Le Russey, Jura Mountains, France

Laure Comont¹, Fatima Laggoun-Défarge¹, Christian Défarge¹, Jean-Robert Disnar¹, and Daniel Gilbert².

¹ Institut des Sciences de la terre d'Orléans, UMR 6113, CNRS-Université d'Orléans, BP 6759, 45067 Orléans cedex 2, France.

² Laboratoire de Biologie et Ecophysiologie, Université de Franche-Comté, 25030 Besançon, France.

Keywords: cutover peatbog, cryo-scanning electron microscopy, light microscopy, bulk density, bacterial abundance, peat humification, regeneration processes, *Sphagnum*, Cyperaceae.

2.1.1. Introduction

A major particularity of pristine ombrotrophic bogs is their great rate of organic matter (OM) accumulation (ca. 310 g C.m⁻².yr⁻¹, Gorham, 1991). In this way, these environments contribute to reduce greenhouse gas emissions (mainly CO₂), through sequestration of plant-derived OM. The latter OM actually accumulates in the deep layers of peat profiles (namely the catotelm), while the major processes of degradation/ preservation of the peat-forming vegetation (e.g., *Sphagnum* mosses) occur in the uppermost aerial compartment (namely the acrotelm).

During the recent decades, human activities have strongly affected the natural functioning of many peatbogs both directly (i.e. through drainage, peat harvesting...) and indirectly (e.g., as a result of nutrient inputs) (Gorham, 1991). In the case of peat harvesting, drained surface horizons (the acrotelm and a part of the catotelm) are cut and removed. Therefore, in terms of global C budgets, peat extraction destroys, either partially or completely, a pool of fixed carbon and at the same time eliminates an active carbon sink. Nowadays, much efforts are deployed to restore abandoned exploited sites to reappraise their

specific biodiversity and their suitability for long-term C storage (Campeau and Rochefort, 1996; Grosvernier et al., 1997; Rochefort et al., 1997; Buttler et al., 1998; Boudreau and Rochefort, 1999; Lavoie et al., 2003; Petrone et al., 2004; Price et al., 2003). Although some of these studies demonstrated that annual gaseous emissions show a return to net carbon sequestration after revegetation (Bortoluzzi et al., in press; Tuittila et al., 1999), little is known on the real impact of peatland restoration on the pool accumulated OM (Freeman et al., 2004; Glatzel et al., 2003) and hence on the long-term regeneration of the carbon sequestration potential

Peat OM studies generally focus on bulk indicators such as total organic carbon and nitrogen as indices of the state of OM decomposition. A more detailed characterisation requires complex OM fractionation and subsequent analysis at various scales, including the molecular level to apprehend biopolymer biodegradation (Moers et al. 1990; Bourdon et al. 2000; Comont et al., 2006). However, these latter approaches face a major problem that is the impossibility of observing *in situ* the microbial populations and the way such organisms attack and transform the plant tissues. Various techniques were used to circumvent this difficulty. Light microscopy was used to investigate the degradation of woody tissues in peats and processes active on xylem cell walls during peatification (Stout and Spackman, 1984). Transmission electron microscopy (TEM) proved its usefulness to study fungal and bacterial attacks in soil profiles (Kilbertus et al., 1972). More recently, low-temperature scanning electron microscopy (SEM) was used to examine water-saturated sediments and associated microbial extracellular polymeric secretions (Paterson, 1995; Van Doorn et al., 1990; Chenu & Tessier, 1995; Défarge et al., 1999). Despite its suitability for the study of highly hydrated material, this latter technique was very seldom used for peat samples. Nevertheless, Laggoun-Défarge et al. (1999) used low-temperature SEM to investigate the early morphological changes of Cyperaceae plant tissues in a tropical peaty marsh.

Based on a similar approach, the present work focuses on early peatification processes in an ombrothrophic bog of the French Jura mountains. The study site, le Russey, is a Sphagnum-dominated bog which has been partly harvested and which is now the site of spontaneous revegetation, mainly by mosses and sedges. Accordingly, the aim of this study was to characterise the micromorphological composition of the accumulating peat OM at contrasting stages of regeneration.

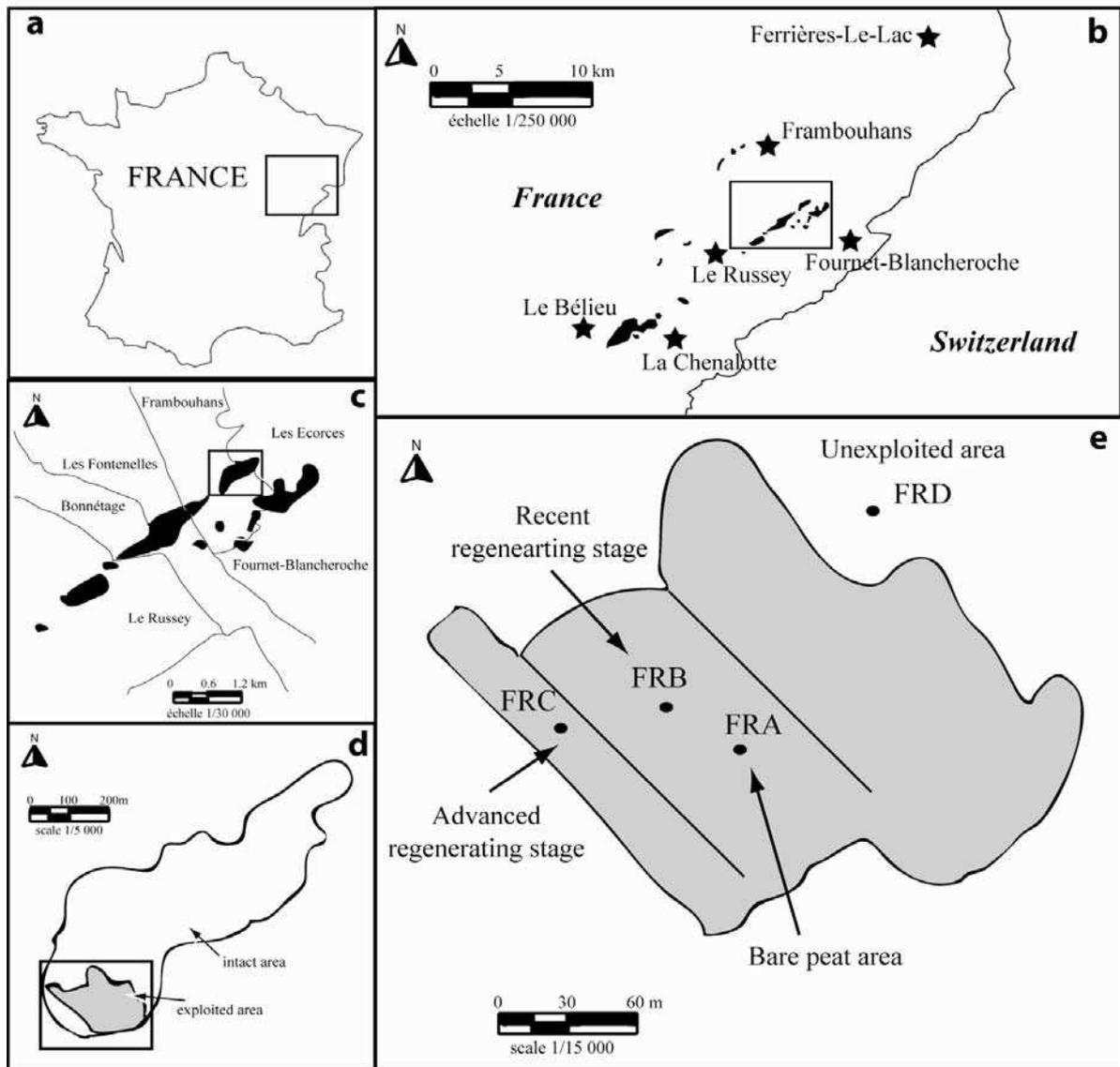


Figure 1: Localisation of the study site (modified from Comont et al., 2006)

2.1.2. Materials and methods

2.1.2.1. Study site

The “Le Russey” peatbog is located in the French Jura Mountains (Fig. 1), at an altitude of 820 m on the Frambouhans and Ecorces communes (47°18’N, 6°79’E). The regional climate that is mainly controlled by oceanic, mountain and continental influences (Lacroix *et al.*, 1999) is characterized by annual precipitation of about 1349 mm and strong annual amplitudes of temperatures (from around 14,6°C in July to -2,4°C in January). The total surface of the peatbog is approximately 27 ha among which more than 19 ha appear as a wooded bog. After active peat cutting (around 700-1000 m³/year) which started on 1968, the site was abandoned in 1984. Subsequently, various gradients of spontaneous regeneration took place for a variable time on different parts of the site (Fig. 1). The present study concerns two regeneration stages (FRB and FRC) and an area where no vegetation took place yet (bare peat situation, FRA). These have been compared to a reference area in the wooded part of the bog (FRD) where no peat was ever extracted (Fig. 1). FRB is a more recent regenerating stage (5 to 10 years, since onset of regeneration) with communities dominated by Cyperaceae: *Eriophorum angustifolium* and some tussocks of *E. vaginatum*. FRC (20-25 years) is a more advanced stage characterised by mixed vegetation dominated by *Sphagnum fallax*, *Polytrichum strictum*, *Eriophorum vaginatum*, and *Carex nigra*, *Calluna vulgaris* and *Vaccinium oxycoccos* as companion species.

2.1.2.2. Sampling

The uppermost 50 cm of the peat were collected on November 2003 and June 2005, in the four distinct sites described above (i.e. FRA, FRB, FRC and FRD). Uncompressed cores of 13.3 cm in diameter and up to 70 cm in length, were extracted from the surface layers of peat using a sampler specially designed for such material (Buttler *et al.*, 1998b). In each core, six 5 cm thick slices were sampled at different depths (0-5 cm, 5-10 cm, 12.5-17.5 cm, 22.5-27.5 cm, 32.5-37.5 cm and 42.5-47.5 cm). Samples from the first fieldtrip, in November 2003, were fixed in glutaraldehyde (2% vol. in water) and stored at 4°C. Those from the second fieldtrip in June 2005, taken in order to supplement the first sampling, were wrapped in plastic film and aluminium foil, and kept at 4°C.

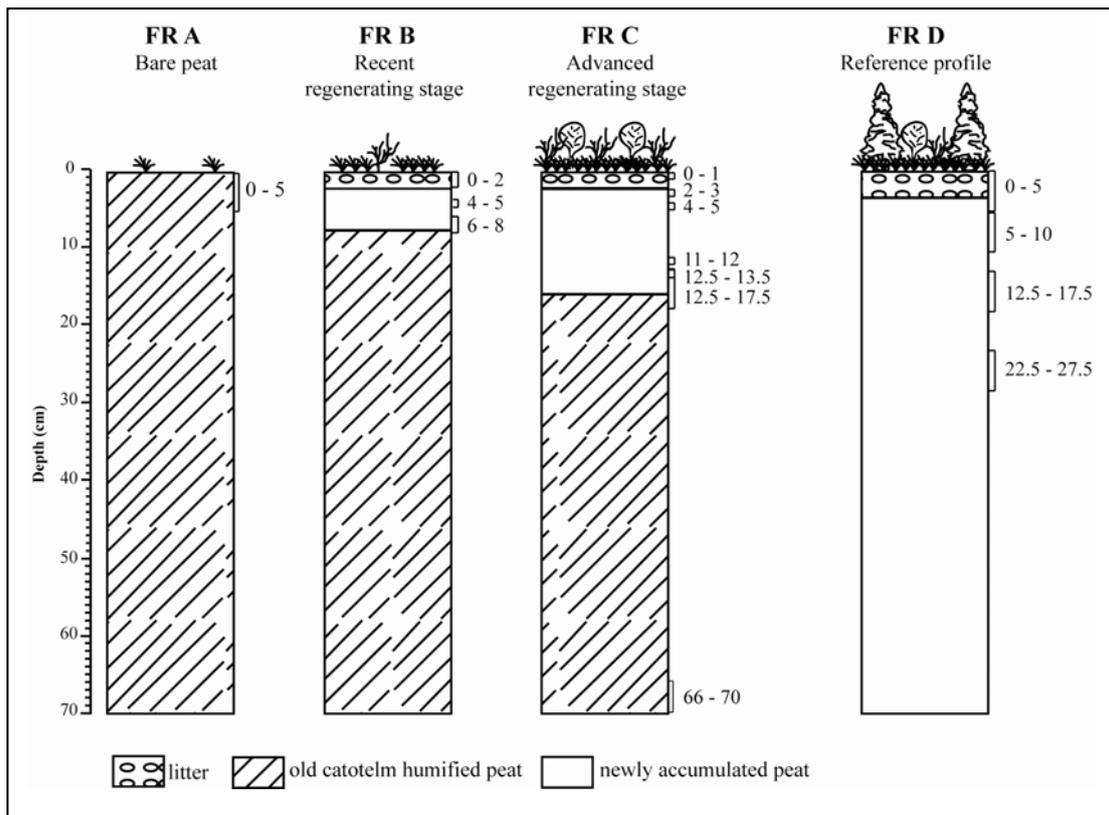


Figure 2: Sampling strategy for cryo-SEM observations at various stages of regeneration

2.1.2.3. Bulk density

Samples were divided into equal and representative volumetric subsamples for bulk density measurements. The wet weight of each subsample was recorded, then it was dried to constant weight in an oven at 105°C. Bulk density values are expressed as weight of dry matter (g) per unit volume (cm⁻³).

2.1.2.4. Light microscopy

Micromorphological identification and quantification of peat micro-remains were carried out using a DMR XP Leica photonic microscope in transmitted light. Wet bulk peat subsamples were mounted as smearslices and analysed with X20 and X50 objectives. The surfaces of the main categories were counted (in relative numeric frequencies) through a grid reticle placed on the microscope ocular that was used as surface unit. 3000 to 5000 items per sample were counted with an estimated error of about 10% (Noël, 2001).

2.1.2.5. Cryo-Scanning Electron microscopy (cryo-SEM)

The cryoSEM study was carried out on both bulk peat and micro-sampled plant organs previously identified with binoculars. Observations have been made on samples representing various degradation stages and taken along the 4 selected profiles FRA, FRB, FRC and FRD (see section “Study site”), from the superficial bulk peat to deep levels (Fig. 2). To better follow the progress of biodegradation along the different regeneration stages, a special emphasis was placed on the surface peat sections where the sampling step was more accurate than that of underlying “old” peat (Comont et al., 2006; Fig. 2).

The used cryo-SEM was a Hitachi 4500 equipped with a Polaron LT 7400 cryopreparation device. Processing in the cryo-SEM involves plunge-freezing (cryofixation) of 1-2 mm³ samples into a liquid with high thermal conductivity, i. e. nitrogen slush at -210°C (Défarge, 1997). This technique allows avoiding any deformation of the natural sample at this observation scale. The sample was then fractured with a cold blade, and transferred to the cooled (-150°C) stage of the cryo-SEM, where the superficial ice was progressively sublimed away by temporarily raising the temperature up to -70°C. The sample was then observed at -110°C and 1kV, without any coating. The field emission device of the Hitachi 4200 allows such examinations at low voltage, which minimises any possible damage caused by electron beam and decreases beam penetration depth, thus providing pictures representative of the very surface of the subsample (Défarge et al., 1999).

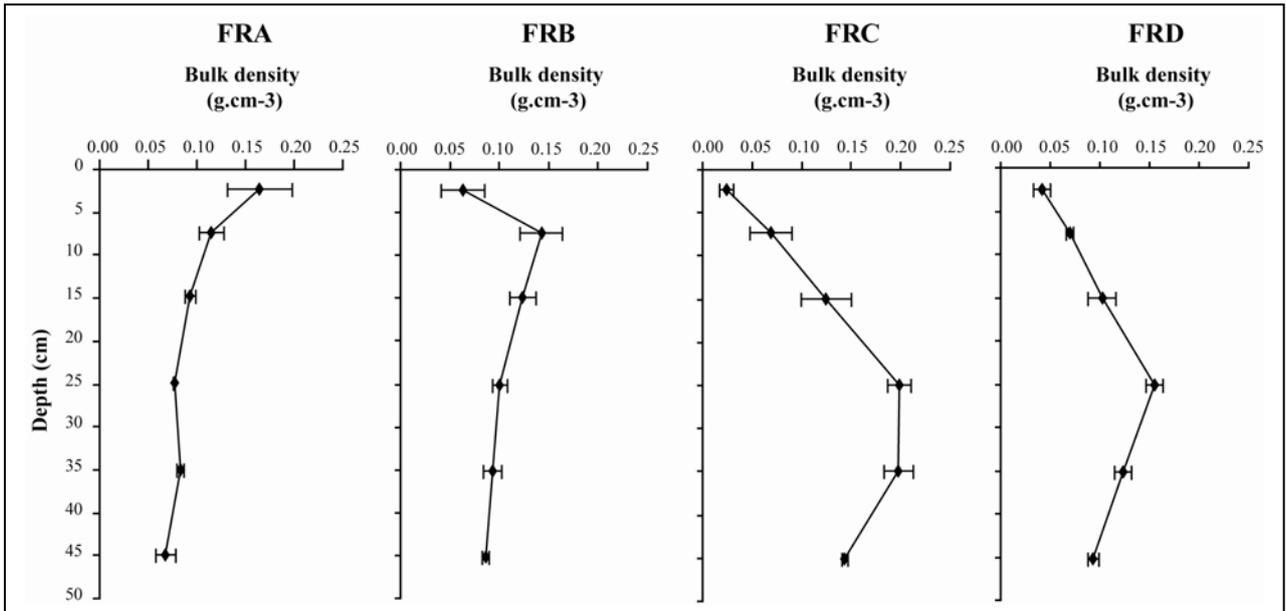


Figure 3: Mean depth profiles of bulk density values for the four studied sites

2.1.2.6. Heterotrophic bacteria counting

Bacteria communities were analysed in two profiles (namely the recent and the advanced regenerating stages FRC and FRB, respectively) using a similar approach to that used previously for *Sphagnum* mosses by Gilbert *et al.* (1998). Bulk peat subsamples were homogenized for 1 min with a vortex in 3 ml distilled water. Heterotrophic bacteria were stained with DAPI (4,6 diamino-2-phenylindol), according to Porter and Feig (1980), filtered on 0.2- μm black membrane filters, and examined at 1250 X magnification by epifluorescence microscopy, using an Olympus HBS microscope equipped with an epifluorescence illuminator HB2-RFL, a mercury lamp HBO-100W, and a neofluor objective lens 100/1.25. A minimum of 10 random fields were counted for each sample. Bacterial abundance was evaluated with approximately 10^9 b.g⁻¹ of dry peat; bacterial biomass was expressed in mg C.g⁻¹ of dry peat.

2.1.3. Results

2.1.3.1. Bulk density

The results of bulk density measurements that were made on three replicates are presented vs. depth in the Figure 3. The overall mean values vary between 0.03 to 0.20 g.cm⁻³. In the bare peat situation (FRA profile), values starting from about 0.16 g.cm⁻³ in the uppermost level, drop progressively with increasing depth down to a rather constant value of about 0.08 g.cm⁻³. In the recent regenerating stage (FRB profile), the bulk density values are very comparable to those found in FRA, except for the uppermost peat layer (0-10 cm depth) where a value as low 0.06 g.cm⁻³ was found. In FRC and FRD profiles, the density values first increase progressively from 0.03 – 0.06 g.cm⁻³ in the top of the core (0-12 cm depth), up to more than 0.15 g.cm⁻³ at about 25 cm depth, then decrease more (FRD) or less (FRC) steeply downcore.

2.1.3.2. Identification and quantification of peat OM components

Micromorphological characterisations were carried out on only one of the replicates. The related-depth results are presented in Figure 4. Light microscopy observations allowed four principal organic fractions to be determined and quantified: inherited plant tissues, amorphous OM, mucilage and micro-organisms (cf. Fig. 4 and Plate1 in Chap.V-2.2):

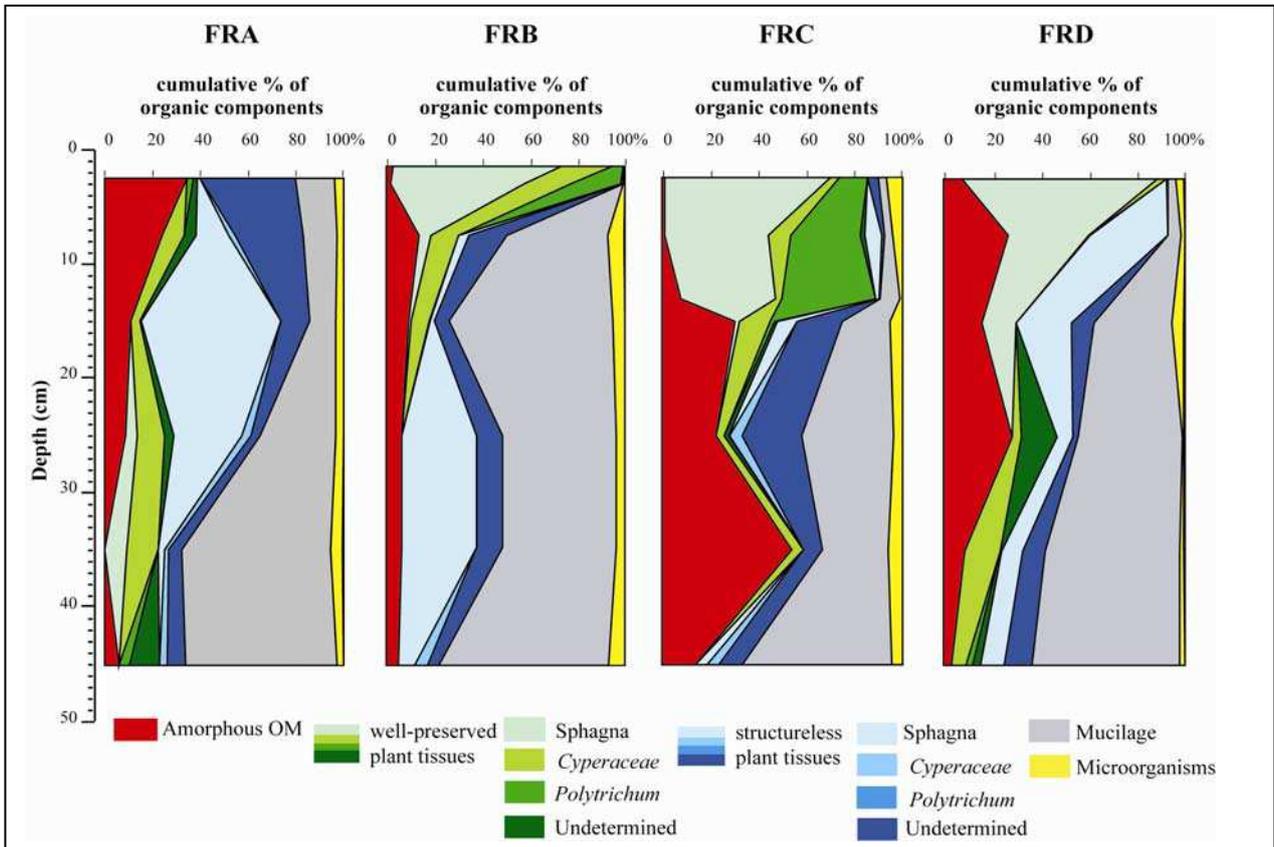


Figure 4: Depth evolution of % organic micro remains in slides of bulk peat using photonic microscopy (transmitted light)

- Inherited plant tissues are mainly present in the superficial peat (Fig. 4). The characteristic morphology of cell walls allowed their identification as tissues deriving from plant organs, particularly vascular plants like Cyperaceae, and mosses like *Sphagnum* and *Polytrichum spp.* (Plate 1-a, c, d in Chap. V-2.2). Undetermined tissues, i.e. without any specific biostructure to be attributed to a specific plant source, are also present and have been quantified. Two classes of plant tissues have been distinguished: the morphologically *well-preserved tissues* are those with unaltered original biostructure and *structureless tissues* which show a pronounced cell wall amorphisation.

- Amorphous OM (Plate 1-e in Chap. V-2.2) is present all along the peat profile (Fig. 4). It mainly derives from the complete amorphisation of the plant cell walls described above, but it may also include structureless intracellular precipitates of humic colloid gels (Styan and Bustin, 1983).

- Mucilage is present as a slimy and translucent organic fraction in variable proportions all along the profiles (Plate 1-e, h in Chap. V-2.2; Fig. 4). At least partly, it represents extracellular polysaccharidic secretions of bacteria, fungi and/or plant roots.

- Microorganisms which have been identified are mainly fungal hyphae, amoebae and more rarely zooclast remains (Plate 1-e in Chap. V-2.2). Although present all along the profiles (Fig. 4), these constituents only make up as a minor organic fraction (0 to 5%).

The evolution with depth of the relative percentages of the organic components described above is reported in Figure 4 for the 4 studied situations (FRA, FRB, FRC and FRD).

In the bare peat situation (FRA), the upper 15 cm of the core are mainly composed of amorphous OM and structureless undetermined tissues. Morphologically degraded tissues derived from *Sphagnum spp.* are dominant in the middle of the profile, and high proportions of microbial secretions are observed in the lower levels. These morphological characteristics are indicative of a humified peat. In the recent regenerating stage (FRB), a clear threshold appears between an uppermost section (0 to 8 cm depth) likely corresponding to a “new” regenerating peat, and an “old” catotelm humified peat below. The “new” peat is characterised by the presence of well-preserved tissues derived both from mosses and vascular plants, i.e. *Sphagnum*, *Polytrichum spp.* and Cyperaceae. In contrast, the underlying “old” peat shows features characteristic of intensive OM degradation with high proportions of mucilage and structureless *Sphagnum*-derived tissues. As in FRA, these features are indicative of intensively humified peat. In the advanced regenerating stage (FRC), the results show the

same threshold as in FRB, except that the “new” regenerating peat section is thicker (0-15 cm) and composed of more *Polytrichum*-derived tissues. Below, the “old” catotelm humified peat is much richer in amorphous OM compared to FRB and FRA.

In the reference FRD profile, the well-preserved *Sphagnum*-derived tissues that are the major components of the uppermost peat OM are gradually replaced by structureless tissues then by Cyperaceae-derived tissues and mucilage, downcore.

2.1.3.3. Microtexture and peat composition

As mentioned above, cryoSEM observations were carried out on selective peat samples, particularly from the upper layers of the profiles. The related results are shown in plates I, II, III and IV.

In the bare peat situation (FRA) the OM of the superficial peat layers (**0-5 cm depth**) presents a very dense aspect (Plate I, photo 1). The peat is mostly composed of humified amorphous OM with rare degraded cell walls to which are associated fungal hyphae and spherical organisms (likely bacteria; Plate I, photo 2).

In the recent regenerating stage (FRB), the litter compartment (**0-2 cm depth**) shows various *Sphagnum*-inherited organs like sheets and stems. Transverse sections of these organs exhibit very thin cell walls with empty cavities (Plate II, photo 3, 4). The underlying peat layer (**4-5 cm depth**) reveals a beginning of humification with some amorphous OM (Plate II, photo 7) and remaining Cyperaceae sheaths exhibiting thick well-preserved cell walls with reticular organic structures inside bundles cavities (Plate II, photo 5, 6). While few tube-shaped organisms are associated to these sheaths, stem sections of both *Polytrichum* and *Sphagnum spp.* show a large variety of organisms (filamentous, tubular and spherical forms) inside cavities (Plate II, photo 2, 4). Tubular organisms (1-5 µm thick) appear both inside cavities and along the cell walls or even perforating them (Plate II, photo 4). Spherical organisms (200 nm-5 µm), likely bacteria, are often stick at external cell walls (Plate II, photo 4). The next level (**6-8 cm depth**) corresponds to the limit between the newly accumulated peat and the top of the old peat that was affected by exploitation. Consequently, it is composed of a mixed OM made of unrecognisable plant tissues with many rootlets and a humified material with rare bacterial organisms (Plate I, photo 3).

In the advanced regenerating stage (FRC), the litter compartment (**0-3 cm depth**) mainly shows the occurrence of a large variety of organisms with different shapes: filamentous, tubular and spherical. They mainly occur in association with relatively well-preserved *Sphagnum* stem-derived tissues (Plate III, photo 1, 2, 3). Numerous fungal hyphae

PLATE I

Cryo-SEM observations of the peat microtexture in various stages of regeneration and in undisturbed situation

Photo 1: observations of the peat microtexture in the 0-5 cm sections, in FRA profile.

Photo 2: observations of micro-organisms (spherical forms and fungal hyphae) in the 0-5 cm sections, in FRA profile.

Photo 3: observations of the peat microtexture in the 6-8 cm sections, in FRB profile.

Photo 4: observations of the peat microtexture in the 12,5-17,5 cm sections, in FRC profile.

Photo 5: observations of the peat microtexture in the 12,5-13,5 cm sections, in FRC profile.

Photo 6: observations of the peat microtexture in the 12,5-17,5 cm sections, in FRD profile.

PLATE I

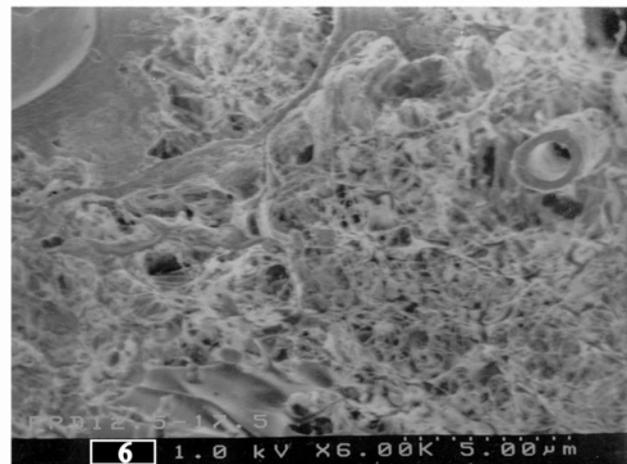
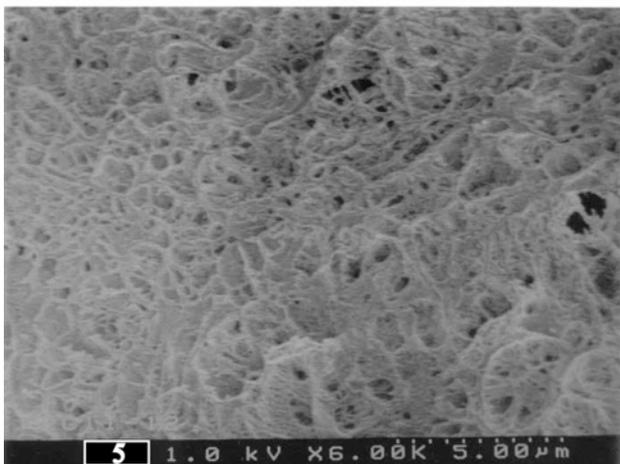
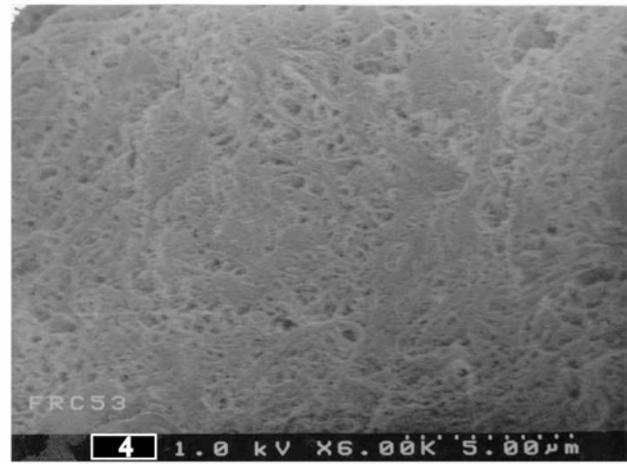
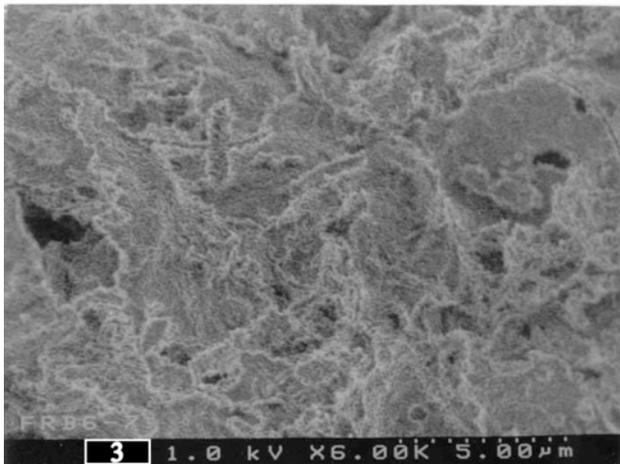
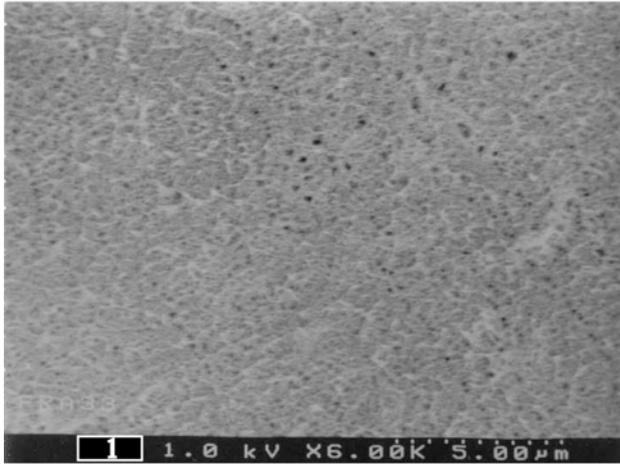


PLATE II

Cryo-SEM observations of micro-sampled plant organs and bulk peat at various sections in recent regenerating stage profile (FRB)

Photo 1: transverse stem section of *Polytrichum* in the 4-5 cm sections.

Photo 2: transverse stem section of *Polytrichum* in the 4-5 cm sections (zoom of photo 1), observations of thick well-preserved cell walls with large variety of micro-organisms inside cavities.

Photo 3: transverse stem section of *Sphagnum* in the 4-5 cm sections, observations of thin well-preserved cell walls with a majority of empty cavities.

Photo 4: transverse stem section of *Sphagnum* in the 4-5 cm sections (zoom of photo 3), observations of micro-organisms inside cavities.

Photo 5: transverse sheaths section of Cyperaceae in the 4-5 cm sections.

Photo 6: transverse sheaths section of Cyperaceae in the 4-5 cm sections (zoom of photo 5), observations of cell walls with polysaccharidic-network inside cavities.

Photo 7: observations of the amorphous OM in the 4-5 cm sections.

Photo 8: observations of the polysaccharidic-like network in the 4-5 cm sections.

PLATE II

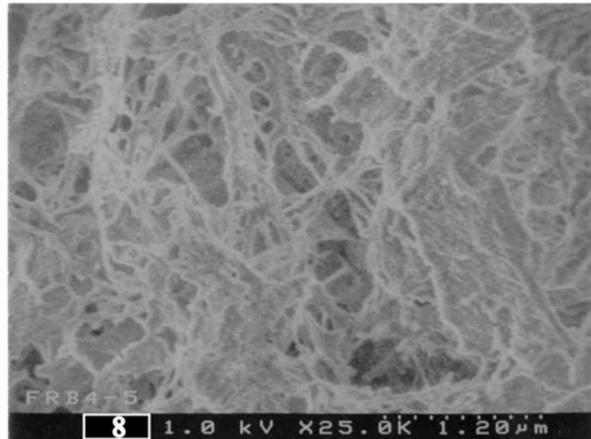
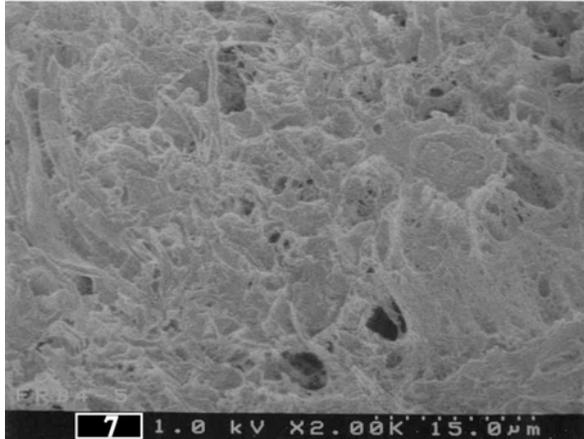
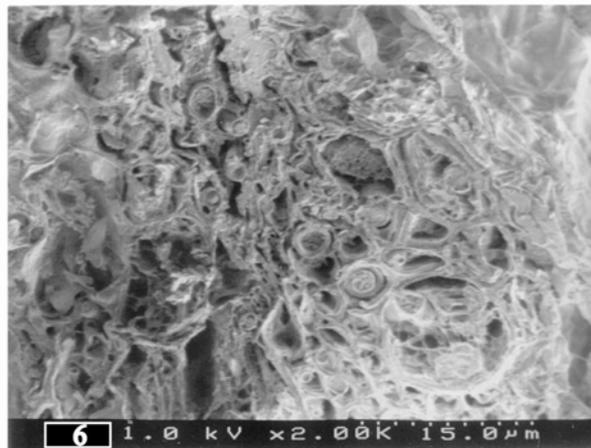
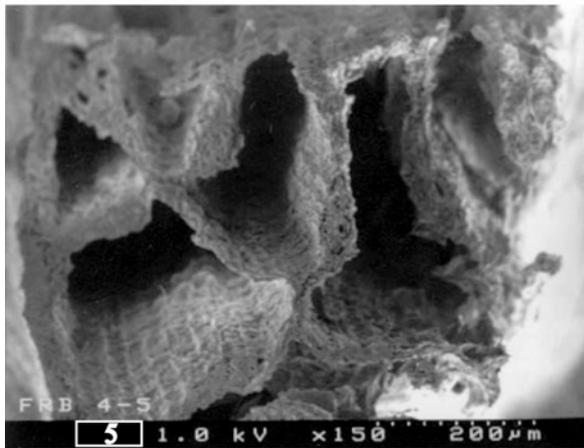
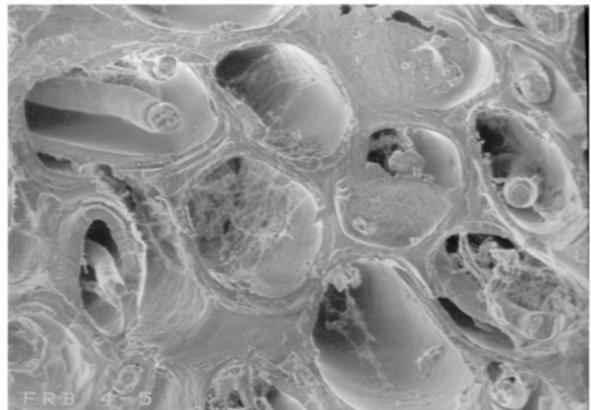
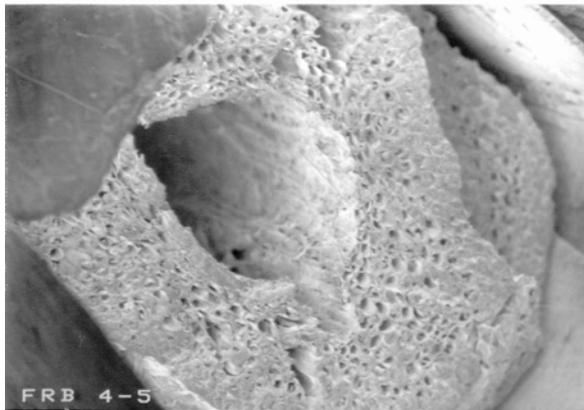


PLATE III

Cryo-SEM observations of micro-sampled plant organs and bulk peat at various sections in advanced regenerating stage profile (FRC)

Photo 1: transverse stem section of *Sphagnum* in the 0-1 cm sections (sampled in November 2003).

Photo 2: transverse stem section of *Sphagnum* in the 0-1 cm sections (zoom of photo 1), observations of well-preserved cell walls with large variety of micro-organisms (sampled in November 2003).

Photo 3: transverse stem section of *Sphagnum* in the 2-3 cm sections, observations of thick well-preserved cell walls with large variety of micro-organisms (sampled in June 2005).

Photo 4: transverse stem section of *Polytrichum* in the 4-5 cm sections, observations of micro-organisms and polysaccharidic-network inside cavities.

Photo 5: transverse sheets section of *Sphagnum* in the 6-8 cm, observations of fungal hyphae stuck at external cell walls.

Photo 6: observations of the peat microtexture in the 11-12 cm sections.

Photo 7: observations of transverse well-preserved sheaths of Cyperaceae in the 66-70 cm sections.

Photo 8: observations of micro-organisms (spherical forms) in the 66-70 cm sections.

PLATE III

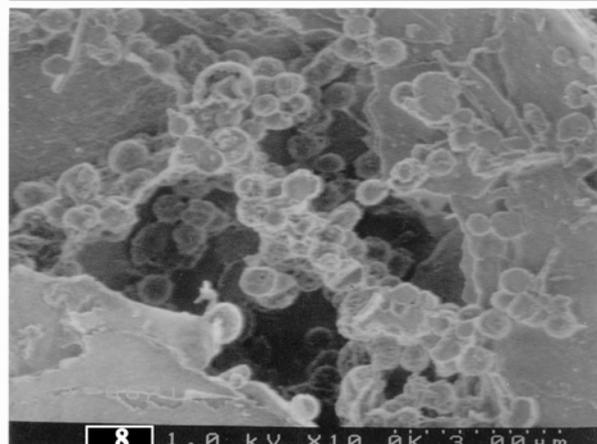
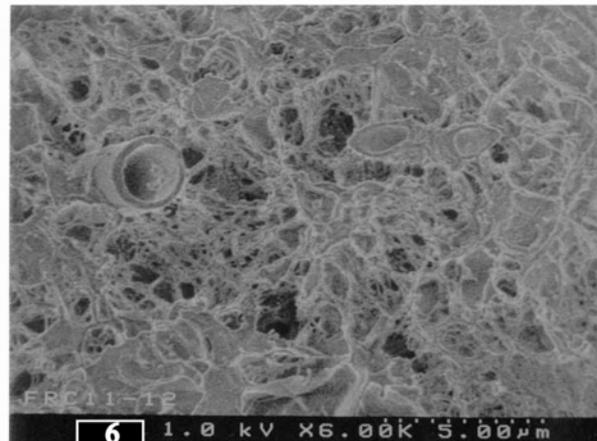
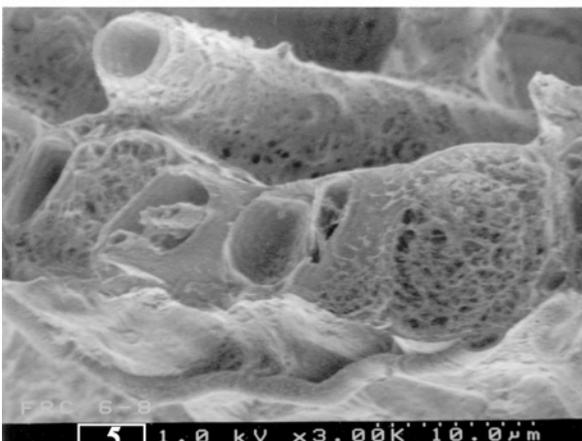
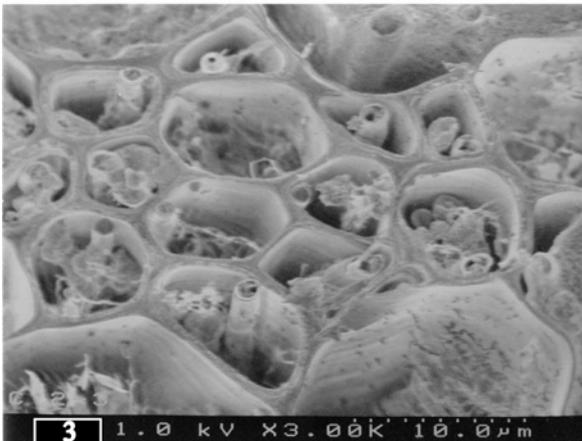
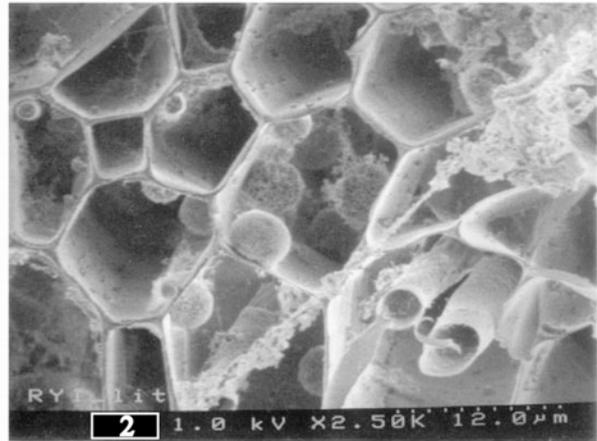
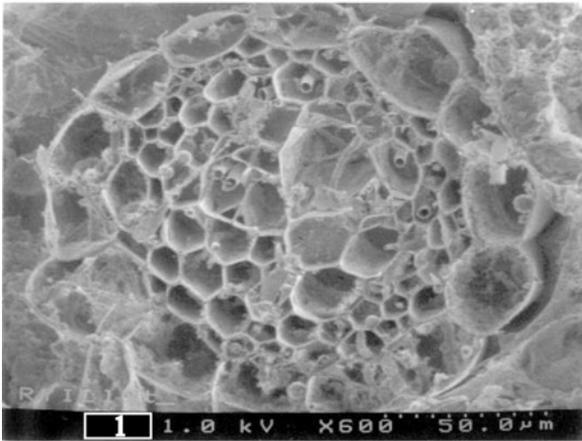


PLATE IV

Cryo-SEM observations of micro-sampled plant organs and bulk peat at various sections in undisturbed FRD profile

Photo 1: transverse stem section of *Sphagnum* in the 0-5 cm sections.

Photo 2: transverse sheets section of *Sphagnum* in the 0-5 cm sections.

Photo 3: transverse stem section of *Sphagnum* in the 2-3 cm sections, observations of thick well-preserved cell walls with large variety of micro-organisms.

Photo 4: transverse stem section of *Sphagnum* in the 0-5 cm sections, observations of micro-organisms and polysaccharidic-network inside cavities.

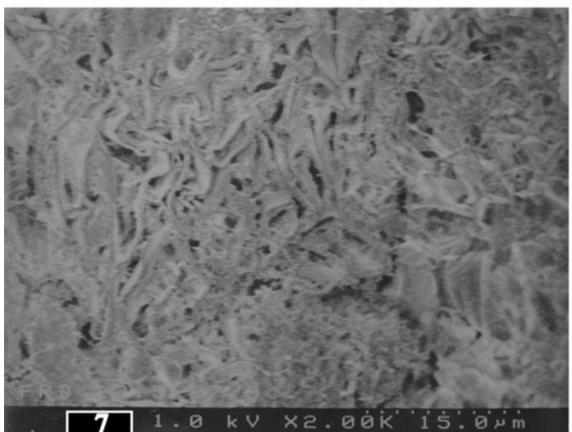
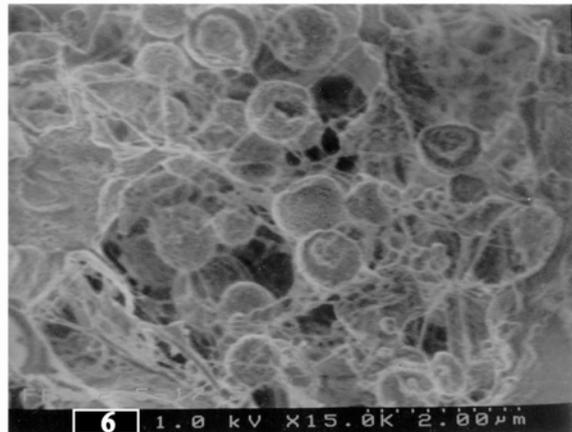
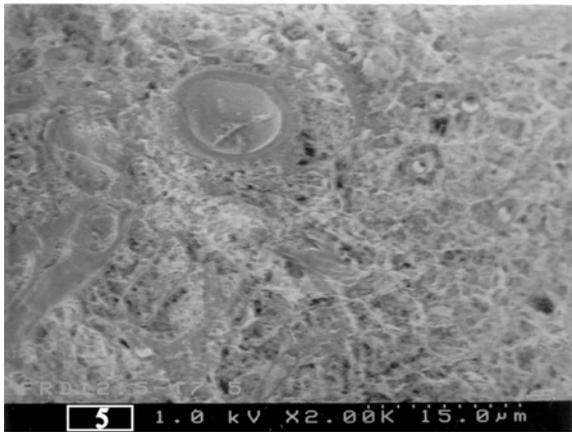
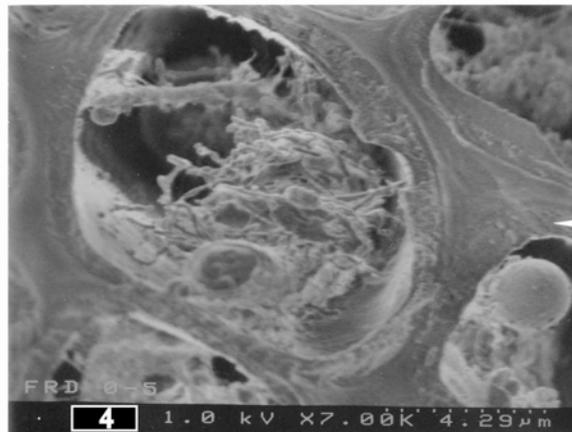
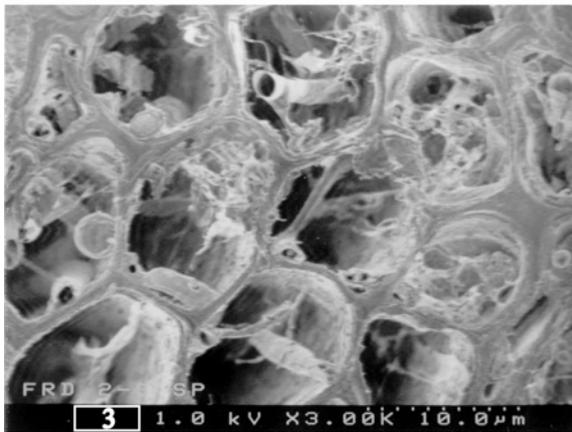
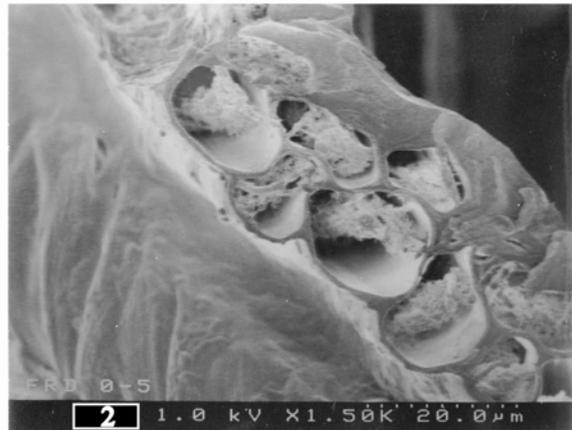
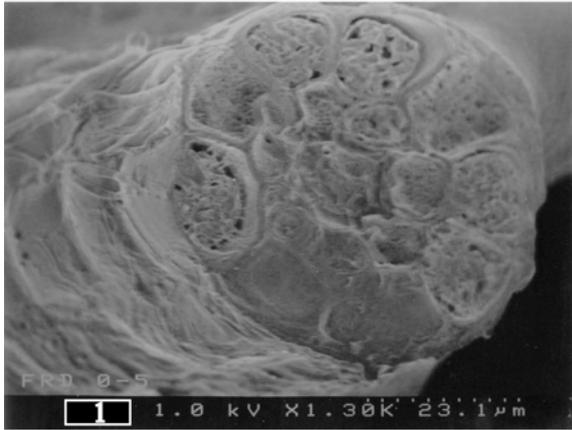
Photo 5: observations of the peat microtexture in the 12,5-17,5 cm sections.

Photo 6: observations of micro-organisms (spherical forms) in the 12,5-17,5 cm sections.

Photo 7: observations of transverse well-preserved sheaths of Cyperaceae in the 22,5-27,5 cm sections.

Photo 8: observations of transverse well-preserved sheaths of Cyperaceae in the 22,5-27,5 cm (zoom of photo 7).

PLATE IV



also appear associated with *Sphagnum* sheets (Plate III, photo 5). The deeper peat level (**4-5 cm depth**) shows a beginning of humification typified by unrecognisable plant tissues and amorphous OM with many rootlets. At this level, similar organisms as above are observed, but with a majority of tubular forms inside the cavities of *Sphagnum* stem sections. In the next levels (**11-12 cm and 12.5-13.5 cm depth**), the peat is mostly composed of amorphous OM with many sheaths of Cyperaceae at 11-12 cm (Plate III, photo 6) and more unrecognisable plant tissues with amorphous OM at 12.5-13.5 cm (Plate I, photo 5). The underlying level (**12.5-17.5 cm depth**) is at the limit between the newly accumulated peat and the top of the old one. The marked specificity of this latter peat, is the dominance of humified OM and the presence of many spherical bacteria-like organisms associated with polysaccharidic-like network.

In the reference profile (FRD), the litter compartment (**0-3 cm depth**) is similar to that of FRC with (i) thick well-preserved cell walls of various *Sphagnum*, *Polytichum* and Cyperaceae organs, and (ii) the same variety of organisms that always occur in association with *Sphagnum* stem-derived tissues (Plate IV, photo 1, 2, 3, 4). The underlying level (**5-10 cm depth**) shows a beginning of humification typified by unrecognisable plant tissues. More humified peat with more unrecognisable plant remains are observed at **12.5-17.5 cm** of depth (Plate IV, photo 5). Compared to the upper one, this level shows abundant extracellular secretion products of microorganisms (fungi or bacteria) often associated with cell walls (Plate IV, photo 6). A low variety of organisms is observed with a majority of tubular forms. Downwards (**22.5-27.5 cm depth**), the peat appears more compact and shows Cyperaceae sheaths (Plate IV, photo 7, 8).

2.1.3.4. Heterotrophic bacteria biomass

In both FRB and FRC, the depth-related variations in bacteria abundance parallel the pattern of bacterial C biomass (Fig. 5). Consequently, only the latter ones are discussed below.

In FRB, bacterial C biomass does not display any significant changes with depth (values around 0.8 mg C.g^{-1}) except a slight increasing in the underlying peat (Fig. 5). However, in FRC bacterial biomass shows much higher variations along the profile: in the uppermost “new” peat (0-20 cm depth), values are higher (ca. 1.7 mg C.g^{-1}) than those recorded in the underlying one ($< 1 \text{ mg C.g}^{-1}$), the latter values being in the same range as those of FRB.

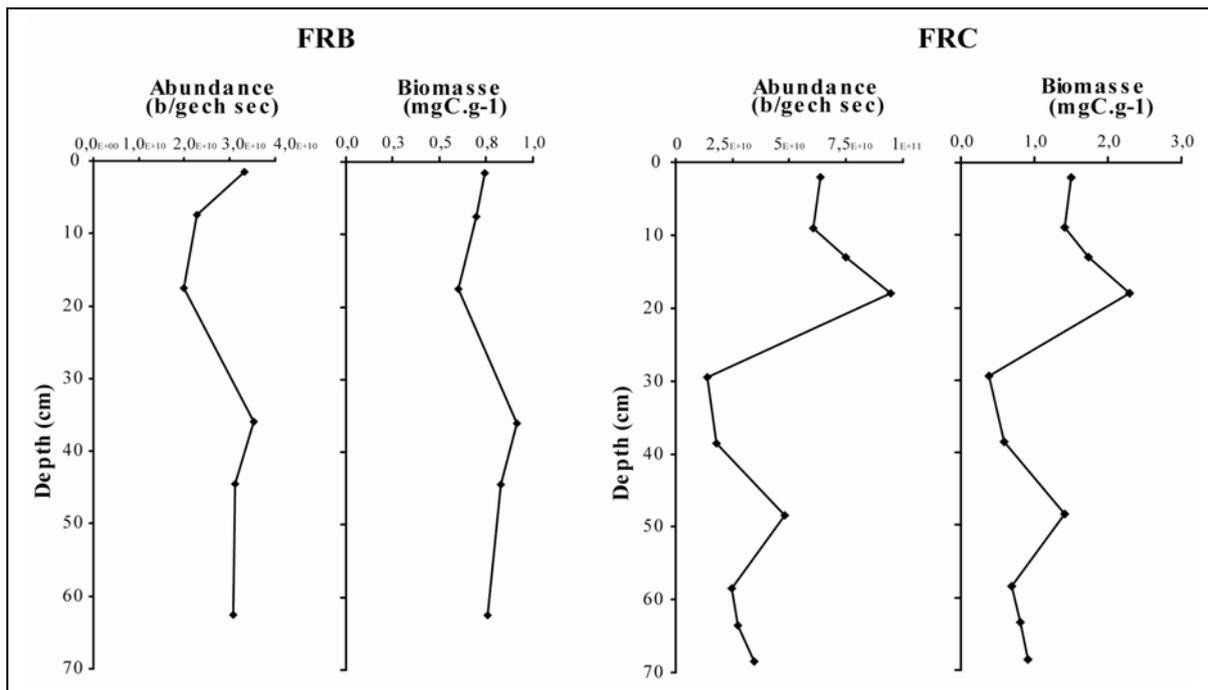


Figure 5: Depth variations of bacteria abundance and biomass in the two distinct regenerating profiles: FRB and FRC

2.1.4. Discussion

2.1.4.1. OM biodegradation in undisturbed situation

In the reference profile (FRD), the physical characteristics of the peat that can be appreciated through bulk density measurements that increase progressively from ca. 0.03 g.cm⁻³ at the top core to ca. 0.12 g.cm⁻³ at the bottom (Fig. 2), appear to be typical for a classical OM diagenetic evolution. At a matter of fact, the progress of OM decomposition along an undisturbed peat core is already known to induce an increase of bulk density (Boelter, 1969; Malmer & Holm, 1984; Coccozza et al., 2003). Indeed, the decomposition of the plant material that occurs in the top horizon of the peat, cause a fragmentation of the OM which favours its compaction, and consequently an increase of its density with increasing depth with the progress of alteration and of the growing weight of the overlying peat layers. This assessment is also in good agreement with the light microscopy observations which show an overall decrease of the proportion of well-preserved *Sphagnum*-derived tissues from 80 % down to 14 % between 0-5 cm and 12.5-17.5 cm depth (Fig. 4). Downcore this well-preserved remains are gradually replaced, first by structureless tissues and later, by more humified OM such as AOM and mucilage (Fig. 4). This typical progressive diagenetic evolution along the reference profile FRD is here also fully supported by cryo-SEM observations (Plate IV) that show various well-preserved *Sphagnum* remains of stems and sheets (Plate IV, photo 1, 2, 3) with thick cell walls. These recognisable plant debris undergo gradual degradation with increasing depth. The underlying peat appears more compact and is composed of humified OM without any structured plant organs, except Cyperaceae sheaths selectively preserved in these relative deeper peat layers (Plate IV, photo 5, 7, 8). Compared to the superficial peat levels (ca. 0-20 cm) where various organisms forms (filamentous, tubular and spherical) were observed, only few organisms are present at depth, except some spherical-shaped ones, likely bacteria (Plate IV, photo 6). These observations confirm and support several studies (Clymo, 1983; Ingram, 1978; Ivanov, 1981) which showed that OM degradation by decomposer microorganisms, like the various organisms mentioned above, occurred in the superficial peat layers, i.e. acrotelm where optimal environmental conditions (i.e. oxygen availability, water table fluctuations, nutrient availability...) were present.

2.1.4.2. OM biodegradation at various regeneration stages: comparaison with the undisturbed situation

As seen in the preceding results, two distinct regeneration stages were identified and sampled in the study area: a recent regenerating stage (FRB) and an advanced stage (FRC). To better characterise the progress of biodegradation processes at both these regeneration stages, a special emphasis was made on the peat accumulated since the beginning of the regeneration. The low values of the bulk density (from 0.03 to 0.05 g.cm⁻³) in the upper “new” peat at both FRB and FRC sites (Fig. 3) are strictly comparable to those frequently mentioned in literature for acrotelm (Clymo, 1983; Jonhson et al., 1990; Nungesser, 2003; Weiss, 2006). These low values also allow the thickness of the “new” regenerating peat to be estimated: around 7-8 cm at FRB, and 20 cm at FRC. This assessment is fully supported by the striking differences of OM composition evidenced between this “new” peat and the underlying “old” catotelm humified peat, at the microscopical scale (Fig. 4). The latter shows characteristics of intensive OM degradation with high proportions of structureless tissues, amorphous OM and mucilage, all features that are quite similar to those evidenced in FRA profile (barren peat) and which reflect a high level of OM degradation. Such an evolution might have been provoked by a lowering of the water table during peat exploitation. Features attributable to exploitation impacts are also highlighted by cryo-SEM observations which show the very high density of the peat microtexture in the uppermost section of FRA profile (Plate I, photo 1). In the same way, the top of the old peat sections in both FRB and FRC exhibits a similar microtexture (Plate I, photo 3, 4) and the highest bulk density values (up to 0.2 g.cm⁻³, Fig. 3). These sections corresponding to “ancient” bare peats have thus well recorded the exploitation impact.

In contrast, the overlying regenerating peat is mainly composed of well-preserved tissues derived from mosses and vascular plants, i.e. *Sphagnum*, *Polytrichum* and Cyperaceae (Fig. 4). However, the peat of FRC appears more heterogeneous than that of FRB, with larger proportions of *Polytrichum*-derived tissues and microorganisms (Fig. 4). In the same way, Cryo-SEM observations reveal various well-preserved cell walls derived from various organs of *Sphagnum*, *Polytrichum* and Cyperaceae plants (Plate III, photo 1, 2, 3, 4, 5, and 7). Moreover, the same variety of organisms as those previously identified in the uppermost section of the undisturbed FRD profile (Plate IV, photo 3, 4) was also present in the “new” peat compartment of both FRB (Plate II, photo 2, 4) and FRC (Plate III, photo 2, 3, 4) profiles. These organisms, occurring mainly with *Sphagnum* stem-derived tissues, were also

localised at the same place, i.e. inside cavities, stuck at external cell walls, along cell walls, or /and perforating them (mainly for tubular forms). Given the seemingly identical nature and location of microorganisms in the peat material whatever the history of the latter one (regenerated or undisturbed peat, recent or ancient...) or even the sampling season (namely, November or June), the microbial attack always seems to proceed in the same manner.

For a better appraisal of the biodegradation processes that occur during regeneration, we focus in the following section on a comparison of the newly formed peat compartments from the recent and the advanced regenerating stage and additionally with the reference core FRD. At the Cryo-SEM scale, the litter compartment of FRB profile (0-2 cm depth) appears more degraded than that of FRC (0-1 cm depth) and FRD (0-5 cm depth). In this compartment, the *Sphagnum* stems and sheets show thinner cell-walls with more empty cavities in FRB (Plate II, photo 3), than in FRC (Plate III, photo 3) and FRD (Plate IV, photo 3). The same observations can also be made for the underlying compartments in the three studied core, i.e. the 4-5 cm section in FRB and the 2-3 cm depth interval in FRC and FRD. The uppermost layer of the regenerated peat, i.e. the 4-12 cm section in core FRC, can only be compared with the 5-10 cm FRD level, no such equivalent level existing in FRB profile. However any comparison between FRC and FRD is difficult because of the (unknown) difference of age of the peat at these two sites. At first sight the peat appears more compact in the 5-10 cm section of FRD than in the 4-12 cm interval of FRC. Conversely, the underlying part of the regenerated peat, namely the 12.5-13.5 cm interval of FRC, displays a more compact aspect (Plate I, photo 5) than in the 12.5-17.5 cm interval FRD (Plate I, photo 6). This difference is attributable to the fact that in FRC core, the considered level can have recorded the exploitation impacts (drying, compaction...), since it is located close to the boundary between the old catotelm peat and the new peat. The microtexture of the “old” peat in the latter levels, i.e. sections 12.5-17.5 cm in FRC, 6-8 cm in FRB and even 0-5 cm in FRA cores, appears quite identical and very compacted (Plate I, photo 1, 3, 4), that is also supported by high bulk density values (Fig. 3). All the considered levels in the three cores also present the same spherical organisms, additionally with many fungal hyphae in FRA (Plate I, photo 2).

Globally, the whole cryo-SEM observations allowed to highlight an apparently more intensive degradation of the “new” peat in the recent regenerating stage (FRB) compared to the older one (FRC). However, bacterial biomass estimates reveal higher values in the oldest regenerated peat in FRC profile ($\sim 1.5\text{-}2 \text{ mgC.g}^{-1}$), than in the more recent one in FRB profile ($<0.08 \text{ mgC.g}^{-1}$) (Fig. 5). This difference might be explained by the difference of age of the

peat at these two sites with a greater accumulation of (well-preserved) dead bacterial bodies in the oldest one. In fact, a community structure approach is needed here to provide a more accurate response of specific bacteria species to the changes taking place during the regeneration.

An alternative explanation might hold in a combination of biotic and abiotic factors such as (1) the plant sources, (2) the medium conditions, or/ and (3) space factors, e.g the volume of the biodegradable biomass.

The importance of OM plant sources in biodegradation processes that has already been underlined in several studies, highlighted a better preservation of the *Sphagnum* species than of vascular plants (Coulson & Butterfield, 1978; Clymo & Hayward, 1982). In the same way, microscope studies of Kilbertus et al. (1970) showed that grass litter is less refractory to biodegradation than moss litter. More recently, another confirmation was brought by Chagué-Goff & Fufe (1996) who showed that the *Carex*-dominated peat appeared more humified than *Sphagnum*-dominated one. These findings should also be taken into account in the interpretation of some cryo-SEM observations about a greater degree of peat biodegradation in the recent regenerating FRB stage than in the advanced FRC stage. As a matter of fact, FRB litter is mainly composed of Cyperaceae species (particularly *E. angustifolium* and *E. vaginatum*). In contrast, in FRC litter there is a greater proportion of *Sphagnum* species.

In addition to this original botanical composition, other factors which might also be important in the biodegradation processes are the medium conditions, and more particularly the trophic conditions as already evidenced by Chagué-Golf & Fufe (1996). Indeed, minerotrophic conditions (i.e. moderately high pH (~4.5-5.5) and high nutrient inputs) in the early stage of mire development are more favourable to microbial activity than the more acidic and nutrient-poor conditions prevailing in an ombrotrophic mire. These assumptions seem applicable to our study context, the environmental conditions under which the peat of the advanced regenerating stage (FRC) formed, having certainly been more acidic, and consequently less favourable to microbial activity than for the recent regenerating stage (FRB).

Finally, the last factor which might explain the greater biodegradation of the “new” peat compartment in the recent regenerating stage compared to the advanced stage, is the amount of the biodegradable biomass. This amount available to the micro-organisms and that can be assimilated by them is smaller in the peat of the recent regenerating stage (~6-8 cm thick) than in the one of the more advanced stage (~20 cm thick). As a consequence, biodegradation might proceed more rapidly at FRB site than at FRC. In addition, there are

great differences between a litter which was settled on an extensively degraded old drained peat (FRB) and a litter which was settled in continuity with the underlying layers (FRC situation). We can think that a litter accumulating on an old peat surface would activate the micro-organisms present, that would favour plant remain degradation, and especially the most fragile ones, e.g those inherited from Cyperaceae. However, this hypothesis seems contradicted by the bacterial count results (Fig. 5) which revealed a rather small bacterial biomass in this situation. This latter observation implies that in the recent regeneration stage, the biodegradation processes could be carried out by other micro-organisms than bacteria, i.e. fungi.

2.1.5. Conclusions

- In comparison with the undisturbed peat core, micromorphological characterisation of the peat OM at contrasting stages of regeneration together with bulk density measurement, allowed us distinguishing the boundary between (1) the “new” accumulated peat in the uppermost level of the peat cores, and (2) the old humified catotelm peat below.
- Associated with cryo-SEM observations, the study of the micromorphological peat composition allowed us to highlight and locate the actors of the OM biodegradation. Whatever the peat, the age of the peat, or the sampling season, this biodegradation, seems to proceed always in the same manner, in the superficial peat layers.
- Along the regenerating trend, from FRA to FRC, and under contrasting vegetation, the OM composition in the “new” peat compartment was more degraded in the recent regenerating stage (FRB), compared to the advanced stage (FRC).
- Environmental conditions such as organic plant sources, the quality of the substrate on which was carried out the regeneration, and/or the volume of the biodegradable biomass, appear as key factors in the OM biodegradation processes.

AKNOWLEDGEMENT

This paper is a contribution of the RECIPE project (reconciling commercial exploitation of peat with biodiversity in peatland ecosystems). RECIPE is partly supported by the European

Commission, Directorate I, under the programme “Energy, Environment and Sustainable Development (n° EVK2-2002-00269) and partly, for the Swiss partners, by the OFES (Swiss federal office for education and science), Switzerland. Authors gratefully acknowledge analytical assistance provided by A. Richard.

2.2. Evolution of organic matter indicators in response to major environmental changes: The case of a formerly cut-over peat bog

Evolution of organic matter indicators in response to major environmental changes: The case of a formerly cut-over peat bog (Le Russey, Jura Mountains, France)

Laure Comont, Fatima Laggoun-Défarge *, Jean-Robert Disnar *

ISTO, UMR 6113, CNRS-University of Orleans, BP 6759, 45067 Orleans cedex 2, France

Available online 27 October 2006

Abstract

To assess whether the biochemical characteristics of peat can provide clues for past ecosystem changes or not, a study was carried out combining elemental analysis, micro-morphological counts and neutral monosaccharide determination of peat organic matter (OM) and the dominant living plants from a formerly cut-over peat bog in the Jura Mountains. Peat profiles (up to 50 cm depth) from two distinctive zones (bare peat, FRA and a regenerating stage, FRC) were compared with the reference profile (FRD) taken from an unexploited area of the bog. The results show contrasting OM composition along the profiles. In the upper sections of the FRD and FRC profiles, high C/N ratios and sugar contents (in the same range as in the source plants) and the large predominance of well preserved plant tissues indicate good preservation of primary biological inputs. In contrast, in peat from the FRA profile and deeper levels of the FRC profile, lower C/N ratios, lower amounts of sugars and a predominance of amorphous OM and mucilage suggest more extensive OM degradation. These features delineate a clear threshold between an uppermost “new” regenerating peat section and an “old” catotelm peat below. Nevertheless, even in the latter, the sugar contents remain relatively high (>80 mg/g) compared with other organic and mineral soils. Analysis of typical peat-forming plants and of bulk peat and fine grained fractions allowed identification of the following source indicators: xylose and arabinose for Cyperaceae; rhamnose, galactose and mannose for mosses; and ribose (and to a lesser extent, hemicellulosic glucose) possibly for microbial synthesis.

© 2006 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The potential of pristine peatlands to act as carbon sinks is now well established (Gorham, 1991). Nevertheless, peat bogs (especially *Sphagnum*-dom-

inated ones) have frequently been perturbed by man to obtain fossil fuel (Linna et al., 2004; Orjala et al., 2004), animal bedding, growth substrates for horticulture and agriculture (Camporese et al., 2004; Caron, 2004) and therapies (Klöcking et al., 2004). In several countries, especially in northern Europe (e.g. Finland, Russia) and Canada where peat harvesting was very active, much effort is now deployed in reappraising these sites for their specific biodiversity and suitability for

* Corresponding authors. Fax: +33 238 41 73 08.

E-mail addresses: fatima.laggoun-defarge@univ-orleans.fr (F. Laggoun-Défarge), jean-robert.disnar@univ-orleans.fr (J.-R. Disnar).

long term carbon storage. Thus, much work has been carried out to encourage the re-establishment of peat-forming vegetation, especially *Sphagnum* mosses (Campeau and Rochefort, 1996; Grosvernier et al., 1997; Rochefort et al., 1997; Buttler et al., 1998a; Boudreau and Rochefort, 1999; Tuitila et al., 1999; Lavoie et al., 2003; Price et al., 2003; Petrone et al., 2004). However, the outcome of this approach with respect to carbon balance remains difficult to predict (Francez et al., 2000; Waddington et al., 2003). Thus, in order to monitor peat re-accumulation and long term carbon sequestration in formerly exploited peatlands, it is essential to consider a wide range of indicators such as vegetation, gas fluxes, microbial communities and physicochemical properties of peat organic matter (OM) (Chapman et al., 2003).

Carbon dynamics in peatlands have been approached mainly by way of processes occurring at the surface, notably through measurements of CO₂ and CH₄ fluxes (Harriss et al., 1985; McNeil and Waddington, 2003) but little work has been done to ascertain vegetation degradation occurring at depth. In this work, we applied bulk and molecular indicators to infer plant inputs and to identify biopolymer (bio-)degradation in response to natural and anthropogenic environmental changes. Given the important part carbohydrates play in the constitution and metabolism of plants, particular emphasis was placed on their analysis. Till now there has been only a small amount of work on sugar production and preservation in ombrotrophic peat bogs (Morita and Montgomery, 1980; Morita, 1983). In addition, the carbohydrate content of peat samples was often determined through gross analytical approaches, such as the Van Soest method, which only allows the whole fraction of hemicelluloses and celluloses to be quantified (e.g. Francez, 1991). The few studies that have been conducted at the molecular level did not deal with ombrotrophic peatlands. For example, Moers et al. (1990) determined the neutral monosaccharide abundance and composition of fine and gross fractions of red mangrove peat samples to identify their origin and degradation route. They also determined the monosaccharide composition of the organs of the main source organism, *Rhizophora mangle*. For similar purposes, Bourdon et al. (2000) analysed the neutral monosaccharide content of sediments from a tropical peaty marsh and the Cyperaceae growing on its border.

The present work follows a roughly similar approach, but focusses on an ombrotrophic bog where the accumulated peat derives mainly from mosses and sedges and where environmental conditions, particularly in terms of human impact, are quite different from those of mangroves and marshes. Based on the carbohydrate composition of the main plants growing in the bog, the major aims were first, to obtain information on the sugar content of plants that contributed to peat formation and second, to determine the fate of carbohydrates during the early stages of diagenesis. At the site, Le Russey, a formerly cut-over bog, where spontaneous regeneration took place, both peat cores (up to 50 cm depth) and dominant living plants have been analysed. OM characteristics from two distinctive zones of the bog (bare peat and a regenerating stage) were compared to a reference profile taken from an unexploited area of the peatland.

2. Experimental

2.1. Study site and sampling

The Le Russey peatbog is located in the French Jura Mountains, at 820 m elevation (Fig. 1) on the Frambouhans and Ecorces communes. The regional climate is controlled mainly by oceanic, mountain and continental influences (Lacroix et al., 1999), with a mean annual precipitation of 1349 mm and strong annual changes in temperatures (around 14.6 °C in July and –2.4 °C in January). The total surface of the bog covers ca. 27 ha, of which more than 19 ha occur as a wooded bog. Active peat cutting (around 700–1000 m³/year) started in 1968 and was stopped in 1984. Subsequently, spontaneous regeneration took place and, at present, communities dominated by *Sphagnum* sp., *Polytrichum strictum*, *P. commune*, *Eriophorum vaginatum* and *E. angustifolium* have developed at various times on different parts of the site.

The uppermost 50 cm of the peat were cored in two distinctive zones of the bog: a bare peat area (FRA) and a regenerating stage (FRC). These were compared with a reference profile (FRD) taken from an intact area of the bog where no peat extraction occurred (Fig. 1). The cores were taken in November 2003, using a sampler which allowed undisturbed cores to be obtained (Buttler et al., 1998b). In the three zones, triplicates were taken and six slices (5 cm thick) were sampled at different

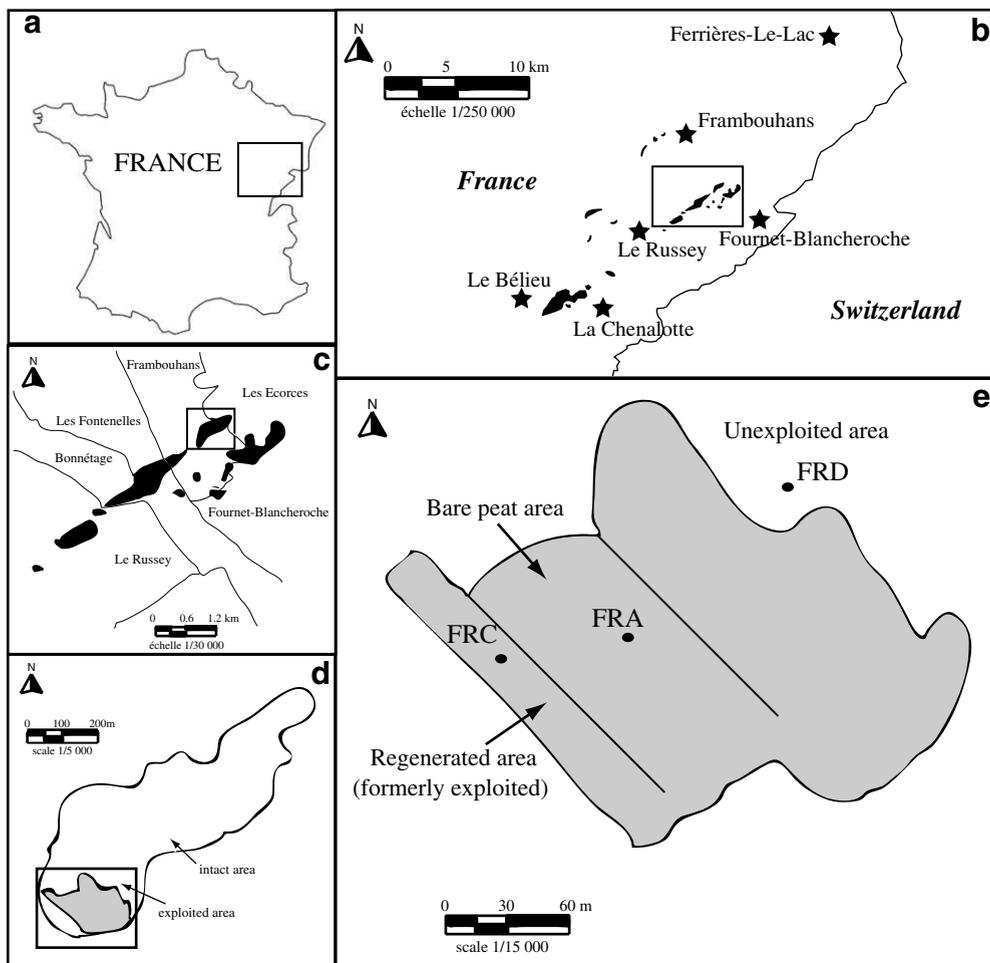


Fig. 1. Location of study site: (a) within France and Jura Mountains; (b and c) Le Russey peat bog within Jura peatlands; (d) exploited area within Le Russey peat bog; (e) location of sampling areas FRA and FRC (bare peat and regenerating area, respectively). FRD = unexploited area (modified from Lacroix et al., 1999).

depths in each core (0–5 cm, 5–10 cm, 12.5–17.5 cm, 22.5–27.5 cm, 32.5–37.5 cm and 42.5–47.5 cm). Hand picked samples of the dominant vegetation, composed of *Sphagnum fallax*, *Polytrichum strictum*, *Eriophorum vaginatum* and *E. angustifolium*, were isolated. All samples were stored at 4 °C until analysis.

Half of each core section was wet sieved at 200 µm under a positive pressure using water circulation (Gobat et al., 1991). The fine grained fractions (< 200 µm) were recovered, dried and weighed. The latter fractions, as well as bulk peat, were subjected to elemental analysis (C, N), whereas only bulk peat samples were analysed using microscopy. The cellulose and hemicellulose sugars of both bulk peat and fine grained fractions were identified

and quantified using gas chromatography (GC). The living moss and sedge samples were analysed in the same way.

2.2. C and N analysis

C and N contents were determined by combustion of dried and crushed samples at 1100 °C, using a CNS-2000 LECO apparatus. Due to the absence of carbonate, total carbon was assumed to be total organic carbon (TOC). C/N ratios were corrected for C and N atomic weights. The elemental composition of bulk peat was determined for the three replicates, whereas only the replicates selected for molecular studies were analysed for the fine grained fractions.

2.3. Micromorphological analysis

Micromorphological identification and quantification of peat micro-remains was carried out using a DMR XP Leica photonic microscope under transmitted light. Wet bulk samples were mounted as smear slides and analysed with $\times 20$ and $\times 50$ objectives. The surfaces of the main categories were counted (in relative numerical frequency) through a grid used as a surface unit and placed under the microscope; 3000–5000 items per sample were counted, with an estimated error of ca. 10% (Noël, 2001).

2.4. Sugar analysis

Neutral sugar analysis was carried out in two steps according to a procedure adapted from previous work (Bethge et al., 1996; Oades et al., 1970; Modzeleski et al., 1971; Cowie and Hedges, 1984). The first step, which comprises a phase of soaking with 24 N H_2SO_4 , allows hydrolysis of both cellulose and hemicellulose(s). The second, consisting of the same procedure without 24 N H_2SO_4 treatment, yielded only hemicellulose monomers. Consequently, the cellulose content was calculated by subtraction of the results obtained for the first step from those obtained for the second step.

The operating procedure for total sugar analysis can be summarized as follows: 1 ml of 24 N H_2SO_4 was added to 30 mg of plant material or 100 mg of dried sediment in a Pyrex[®] tube. After 12 h at room temperature, the samples were diluted to 1.2 M H_2SO_4 . The tubes were closed tightly under vacuum and heated at 100 °C for 4 h. After cooling, deoxy-6-glucose (400 μ g in water) was added as internal standard (Wicks et al., 1991). The samples were subsequently neutralised with $CaCO_3$. The precipitate was removed by centrifugation and the supernatant was evaporated to dryness. Then, the sugars were dissolved in CH_3OH and the solution was purified by centrifugation. After the solution was transferred to another vessel, the solvent was evaporated under vacuum. The sugars were dissolved in pyridine, silylated (Sylon BFT, Supelco) and analysed immediately using a Perkin–Elmer gas chromatograph fitted with a 25 m \times 0.25 mm i.d. CPSil5CB column (0.25 μ m film thickness) and a flame ionization detector. The oven temperature was raised from 60 °C to 120 °C at 30 °C min^{-1} , maintained there for 1 min, and raised to 240 °C at 3 °C min^{-1} and

finally at 20 °C min^{-1} to 310 °C, at which it was maintained for 10 min. The injector split was off at the start and turned on after 2 min. The injector was maintained at 240 °C and the detector at 300 °C. A mixture of eight monosaccharides (ribose, arabinose, xylose, rhamnose, fucose, glucose, mannose and galactose) was used as external standard for compound identification through peak retention times and for individual response coefficient determination. Replicate analyses gave an analytical precision < 5% for neutral sugar analysis of plant material and between 10% and 15% for peat samples.

3. Results

3.1. C and N contents

TOC contents are high throughout the sample set (46–56%; Table 1), as usually observed for terrestrial OM accumulation without any significant dilution by inorganic inputs. In the bare peat situation (FRA), the C/N atomic ratios of the bulk peat remain rather constant, around 30, along the profile (Fig. 2). Compared to the bulk peat, the fine grained fractions display high ratios, especially around a depth of 15 and 25 cm where they exceed 40. In the regenerating stage (FRC), as well as in the reference profile (FRD), C/N ratios are much higher in the uppermost levels (> 50) but decrease downwards to 20–30. This decrease is sharper in FRC than in FRD (Fig. 2). The ratios for the fine grained fraction remain nearly constant along these two profiles.

3.2. Micromorphological characteristics

Light microscopy observations of the bulk peat smear slides show various fragments of plant organs, amorphous material and microorganisms (Fig. 3; Plate 1):

- a. The primary plant remains either derive from vascular plants, particularly Cyperaceae cell walls (Plate 1c), or mosses (Plate 1a and d). The latter consist mainly of (i) characteristic Sphagnum leaf tissues with still well recognisable translucent chlorocysts and hyalocysts (Plate 1a) and (ii) polytric-derived leaf tissues characterised by dark brown elongated polygonal cells (Plate

Table 1
C and N contents of bulk peat and fine-grained fraction in three profiles (FRA bare peat, FRC regenerating stage, FRD reference) from Le Russey bog

Situation	Size fraction	Depth (cm) ^a	TOC (%)	TOC standard error	Total N (%)	Total N standard error	Atomic C/N		
FRA bare peat	Bulk peat	2.5	50.6	0.3	1.8	0.1	32.4		
		7.5	51.3	0.8	1.8	0.0	33.0		
		15	51.3	1.0	1.7	0.3	36.7		
		25	52.1	0.5	1.7	0.1	36.7		
		35	52.9	0.2	1.8	0.2	34.4		
		45	53.5	0.7	1.8	0.2	34.4		
	Fine grained fraction (<200 μm)	2.5	48.8	–	1.5	–	37.0		
		7.5	50.4	–	1.4	–	41.3		
		15	50.3	–	1.2	–	48.0		
		25	50.5	–	1.2	–	48.8		
		35	52.4	–	1.6	–	39.3		
		45	52.3	–	1.4	–	43.3		
		FRC regenerating stage	Bulk peat	2.5	43.7	0.9	0.6	0.1	89.5
				7.5	60.0	2.1	0.8	0.1	84.8
15	50.7			1.2	2.7	0.1	22.1		
25	53.4			2.1	2.7	0.1	23.1		
35	54.8			0.6	2.5	0.2	26.0		
45	56.5			0.5	2.3	0.1	28.3		
Fine grained fraction (<200 μm)	2.5		nd	–	nd	–	nd		
	7.5		45.5	–	2.3	–	22.9		
	15		46.9	–	2.5	–	21.6		
	25		51.8	–	2.1	–	28.4		
	35		50.1	–	1.9	–	30.1		
	45		53.5	–	1.9	–	33.5		
	FRD reference		Bulk peat	2.5	48.2	3.6	1.1	0.0	51.5
				7.5	51.1	0.3	1.7	0.5	37.6
15		50.8		1.8	2.1	0.5	28.7		
25		51.9		0.5	2.7	0.2	22.6		
35		53.4		0.4	2.0	0.2	31.7		
45		55.0		1.3	1.9	0.1	33.6		
Fine grained fraction (<200 μm)		2.5	47.8	–	1.5	–	38.5		
		7.5	48.1	–	2.0	–	27.6		
		15	49.2	–	2.0	–	28.6		
		25	49.1	–	2.2	–	25.8		
		35	51.8	–	1.7	–	35.5		
		45	52.1	–	1.6	–	39.1		

^a Mean depth of 5 cm thick core section.

- 1d). According to their intrinsic chemical composition and cell wall structure, the morphology of tissues may be more or less affected by biodegradation during early diagenesis. Thus, based on morphological features, two classes of tissues are distinguished: *well-preserved tissues* (Plate 1a–d) with unaltered original biostructure and *structureless tissues* (Plate 1f) where the cell wall structure is less apparent.
- b. Undetermined plant tissues without characteristic biostructures that can be attributed to specific plant sources. They may be either well preserved (Plate 1b) or structureless (Plate 1f).
- c. Amorphous organic matter (Plate 1g–h) consisting of structureless intracellular precipitates of humic colloid gels (Styan and Bustin, 1983) and of plant tissues whose structural characteristics have been completely lost.
- d. Mucilage (Plate 1e, h) consisting of slimy, gummy and translucent substances present as organic lining with no internal structure and finely dispersed over the slides. The mucilage is likely synthesised, at least partly, from the in situ microbial community. In fact, in many environments, it has been identified as extracellular polysaccharide secretions from bacteria, fungi

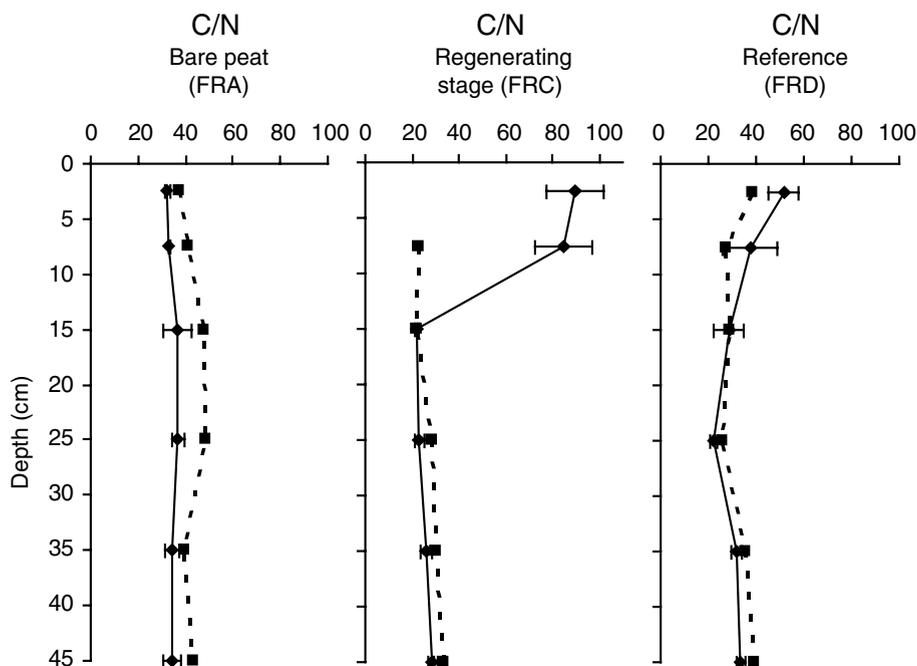


Fig. 2. Mean depth profiles of atomic C/N ratio for the three studied areas (dotted line = fine grained fraction and full line = bulk peat).

and/or plant roots (Leppard et al., 1977; Decho, 1990; Défarge et al., 1996; Laggoun-Défarge et al., 1999a).

- e. Abundant tangled masses of melanised fungal hyphae (Plate 1e) often associated with decayed plant rootlets. They are more abundant at depth, particularly in the bare peat profile.
- f. Microorganisms represented mainly by algae and amoebae (Plate 1e) and, more rarely, by diatoms and zooclast remains.

The depth related changes in the proportion of the above organic macrofossils are presented in Fig. 3. In the bare peat (FRA) section, the peat is mainly composed of amorphous OM and undetermined structureless tissues in the uppermost 15 cm. It is dominated by morphologically degraded tissues derived from *Sphagna* about the middle of the profile and by rather high proportions of inferred microbial secretions, namely mucilage, in the lower levels. These morphological characteristics indicate a highly humified peat. In the regenerating profile (FRC), there is a clear threshold between an uppermost section (0–15 cm) corresponding very likely to a “new” regenerating peat and an “old” catotelm humified peat below. The “new” peat is characterised by the presence of well preserved tissues derived from mosses and vascular

plants, i.e. *Sphagna*, polytrics and Cyperaceae. In contrast, the underlying “old” peat shows features characteristic of intensive OM degradation, with high proportions of amorphous OM and mucilage. This morphological composition is similar to that of the FRA profile. In the reference FRD profile, the uppermost peat OM is composed mainly of well preserved *Sphagnum*-derived tissues gradually being replaced downcore by structureless tissue and then by mucilage. This likely indicates greater diagenesis with increasing depth.

3.3. Sugar contents and distributions

3.3.1. Peat forming plants

The carbohydrate composition of the main plants growing in the Le Russey peatland was determined for two mosses (*Polytrichum strictum* and *Sphagnum fallax*) and two sedges (*E. vaginatum* and *E. angustifolium*). The results are presented in Fig. 4. Total sugars correspond to the sum of all cellulose and hemicellulose monosaccharides, glucose being the highly dominant or even the exclusive component of cellulose. The total sugar contents of the mosses are slightly higher (around 400 mg/g) than those of sedges (around 300 mg/g). In contrast to the two mosses, which are richer in hemicel-

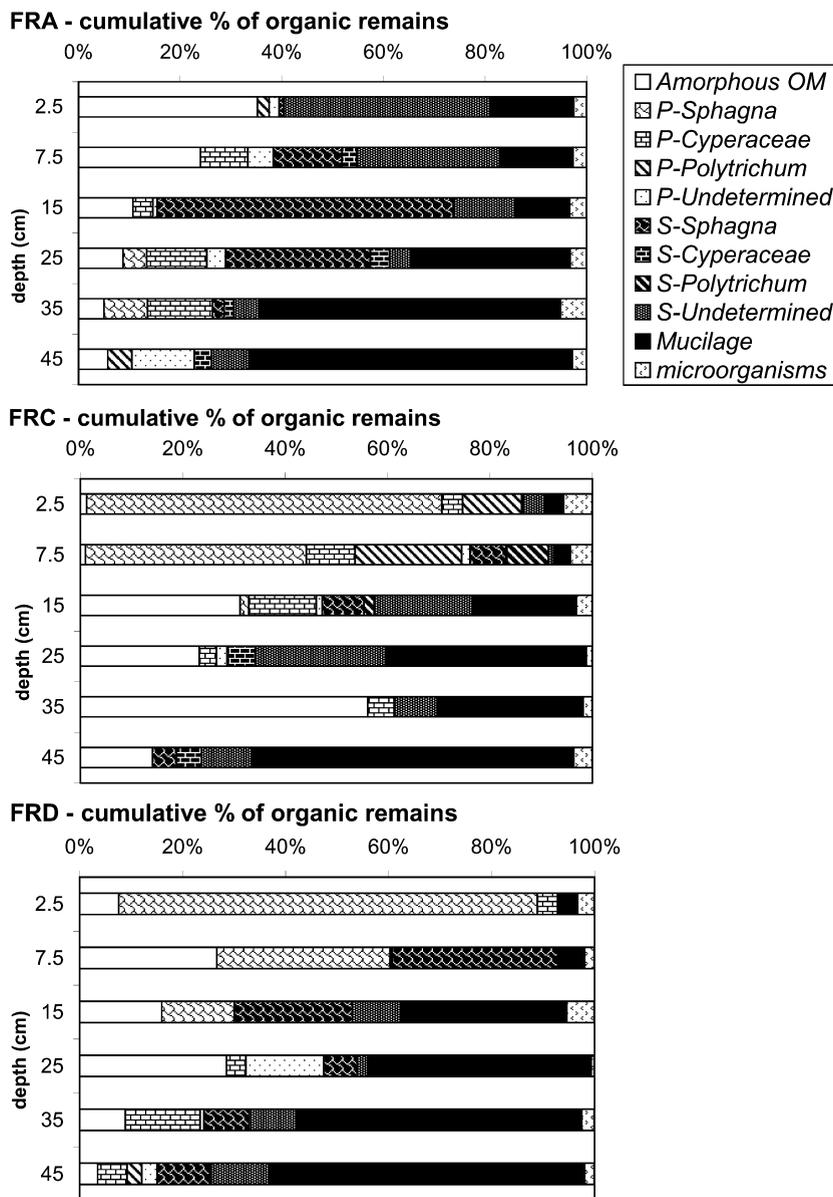


Fig. 3. Mean depth evolution of % of organic micro remains in bulk peat using photonic microscopy (transmitted light; FRA = bare peat, FRC = regenerating stage, FRD = reference). P = well preserved tissue. S = structureless tissue.

luloses than in cellulose (ca. 210–290 mg/g vs. 110–140 mg/g), the sedges are much richer in cellulose than in hemicellulose (ca. 220 mg/g vs. 60–100 mg/g). The distribution of the hemicellulose monosaccharide content (wt%, Fig. 4) also shows a clear difference between these plants. The dominant hemicellulose monosaccharides are galactose (28 wt%) and rhamnose (13 wt%) in *Sphagnum fallax* [as in eight other *Sphagnum* species (N. Lottier, unpublished data)], mannose (42 wt%) in *Polytri-*

chum and xylose (48–52 wt%) and to a lesser extent arabinose (12–1 wt%) in the two Cyperaceae species.

3.3.2. Peat samples

In the FRC and FRD cores, both bulk peat samples and the corresponding fine-grained fraction (< 200 μ m) were analysed for their neutral monosaccharide compositions. In the FRA core, only the fine grained fraction was analysed as it was dominant (45 wt% vs 12 and 19 wt% for FRC and

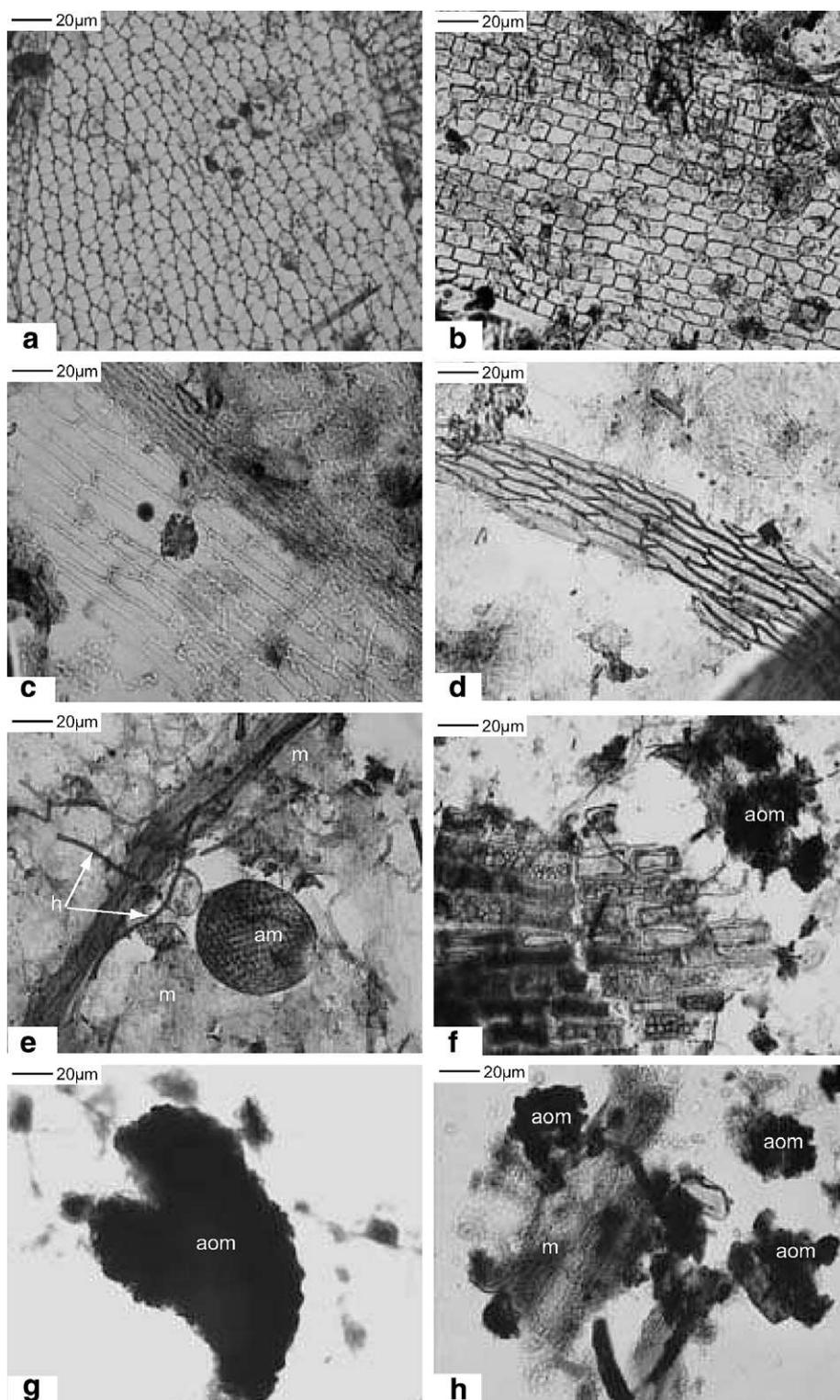


Plate 1. Main organic micro remains identified using photonic microscopy in transmitted light for bulk peat samples of Le Russey bog: (a) well preserved tissue derived from *Sphagnum* leaf tissue showing characteristic chlorocysts and hyalocysts; (b) undetermined tissue; (c) Cyperaceae tissue; (d) *Polytrichum* leaf tissue showing characteristic elongated cells; (e) mucilage (m), amoebae (am) and fungal hyphae (h); (f) slightly degraded undetermined tissue and amorphous OM (aom); (g, h) amorphous OM flakes (aom) and mucilage (m).

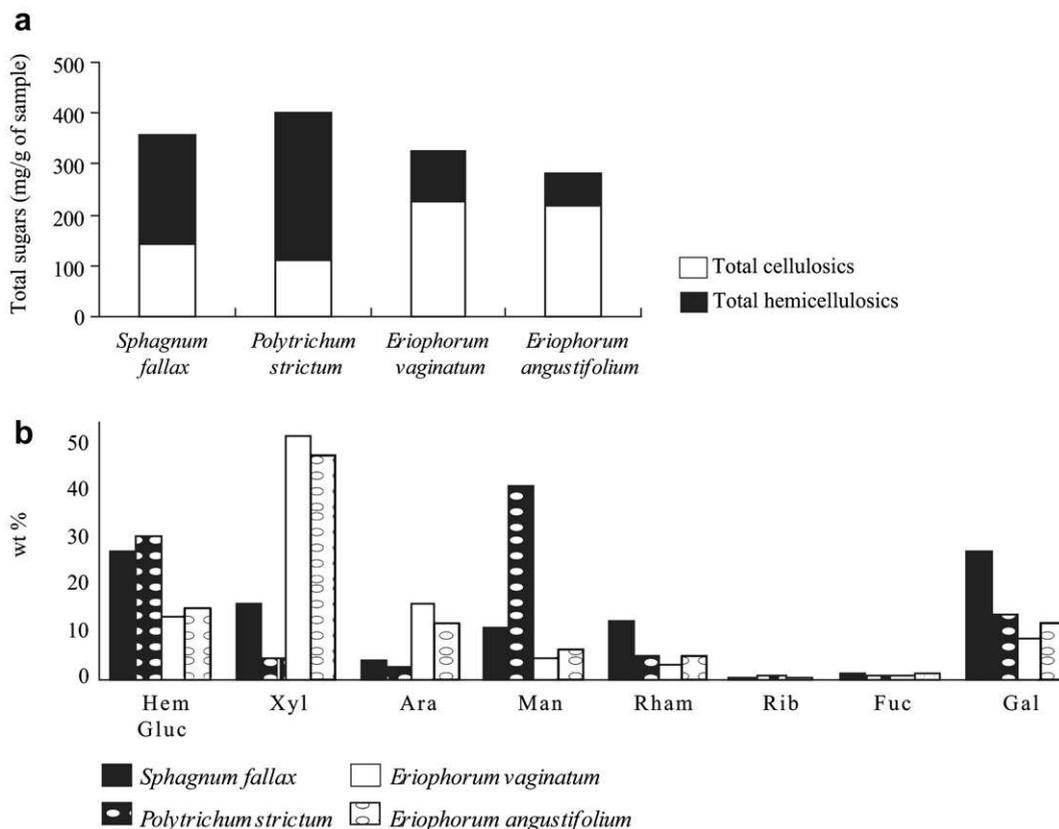


Fig. 4. Identification and quantification of sugars in the dominant peat forming plants (*Sphagnum*, *Polytrichum* and *Eriophorum* species) from Le Russey bog: (a) abundance of total sugars (mg/g); (b) distributions of hemicellulose sugars (H-glucose, xylose, arabinose, mannose, rhamnose, ribose, fucose and galactose in wt%).

FRD, respectively). The sugar contents of the coarse-grained fraction ($>200\ \mu\text{m}$) were calculated as the difference between those of the bulk peat and the fine grained fraction (Table 2, Fig. 5). The upper section (0–5 cm depth) of the FRC core is missing, due to sampling problems.

In the bare peat (FRA), the total sugar contents of the fine grained fraction vary from 195 mg/g at the top to 165.2 mg/g at the bottom of the core (Table 2). Although these values are slightly lower than those for the FRC and FRD cores in the uppermost sections, they are much higher in the deeper part of the core. Relative and absolute hemicellulose sugar contents show almost constant values all along the profile (Fig. 5), except at 25 cm depth where a slight increase in the amount of xylose and total cellulose sugars is observed.

In the regenerating profile (FRC), the total sugar content of the bulk peat samples strongly decreases from ca. 432 mg/g at 5–10 cm to ca. 210 mg/g at 12.5–17.5 cm (Table 2). Below, the amount of sug-

ars continues to decrease with increasing depth, but more gradually. In the reference profile (FRD), the total sugar content first decreases progressively from 294 mg/g to 174 mg/g between 0–5 cm and 22.5–27.5 cm. Then, it increases slightly to 225 mg/g near the base of the profile (Table 2). In both the FRC and FRD cores, bulk peat samples contain higher amounts of total sugars than the fine grained fractions (around 50% in FRC and 30% in FRD). Moreover, total hemicellulose contents are higher than those of total cellulose sugars in the bulk peat and the fine grained fractions (Table 2). However, the relative percentages of individual hemicellulose sugars (wt%; Fig. 5) show different features when comparing the coarse and the fine grained fractions. The latter are slightly richer in H-glucose, rhamnose, galactose, mannose and ribose and contain lower amounts of arabinose and xylose than the coarse grained fractions. Downwards, a high variability in the distribution of individual sugars is observed for the FRC profile,

Table 2

Depth evolution of neutral sugar yields and concentrations in bulk peat and fine grained fraction in three areas of Le Russey bog

Situation	Size fraction	Depth (cm)	Total sugars (mg/g of sample)	Total celluloses (mg/g of sample)	Total hemicellulosics (mg/g of sample)	Hemicellulosic glucose (%)	Xylose (%)	Arabinose (%)	Mannose (%)	Rhamnose (%)	Ribose (%)	Fucose (%)	Galactose (%)	
FRA bare peat	Fine grained fraction (<200 µm)	2.5	195.0	63.2	131.9	49.4	18.2	2.3	8.7	7.8	0.9	1.7	11.1	
		7.5	175.1	52.3	122.8	50.0	17.8	2.1	8.7	8.0	0.5	2.1	10.9	
	(<200 µm)	15	184.6	69.9	114.7	49.8	18.5	1.8	8.3	8.2	0.5	2.1	10.7	
		25	190.1	99.6	90.5	44.6	21.6	2.2	9.0	8.3	0.5	2.2	11.5	
		35	155.5	44.7	110.8	49.6	16.8	1.9	9.1	7.4	0.8	3.2	11.3	
		45	165.2	47.8	117.4	52.1	18.9	1.7	7.6	6.7	0.5	1.9	10.5	
FRC regenerating stage	Bulk	2.5	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	
		7.5	432.0	198.0	234.0	18.5	32.7	12.6	7.5	6.5	0.6	3.5	18.1	
	(<200 µm)	15	210.7	54.8	155.9	37.8	21.1	8.0	10.6	5.8	0.7	3.2	12.8	
		25	179.9	64.6	115.3	36.4	25.0	7.2	9.6	6.3	0.5	2.7	12.4	
		35	137.1	51.2	85.9	39.6	22.9	6.0	9.9	6.5	0.6	2.6	11.9	
		45	139.3	32.9	106.4	43.7	23.6	3.7	8.3	6.7	0.5	2.6	10.9	
	Fine grained fraction (<200 µm)	2.5	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
		7.5	206.2	73.3	132.9	28.4	25.2	13.0	9.7	6.5	0.3	0.0	16.9	
		(<200 µm)	15	134.3	26.4	107.9	45.0	14.6	4.8	11.6	6.5	0.3	3.7	13.6
			25	92.7	25.3	67.5	42.9	17.0	4.5	10.8	8.6	1.0	2.9	12.3
			35	79.8	20.4	59.4	43.8	17.4	4.3	10.2	8.6	0.9	2.5	12.3
			45	83.8	16.7	67.1	43.3	22.5	3.8	8.1	8.5	0.8	2.0	11.0
	Coarse grained fraction (>200 µm)	2.5	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
		7.5	461.4	214.2	247.2	17.2	33.7	12.6	7.2	6.5	0.7	3.9	18.2	
		(>200 µm)	15	310.0	91.7	218.3	28.5	29.5	12.0	9.4	5.0	1.3	2.5	11.8
			25	331.2	132.8	198.3	25.1	38.8	11.9	7.5	2.4	0.0	2.3	12.4
			35	199.3	84.6	114.7	35.1	29.0	7.8	9.5	4.2	0.2	2.7	11.4
			45	162.5	39.7	122.8	43.8	24.1	3.7	8.3	5.9	0.4	2.9	10.9
FRD reference	Bulk	2.5	293.9	119.3	174.5	24.6	17.5	6.9	13.6	9.4	0.5	3.2	24.2	
		7.5	235.3	85.8	149.5	29.6	17.2	8.1	15.0	6.3	0.5	3.4	19.8	
	(<200 µm)	15	200.0	56.0	143.9	40.2	14.6	4.6	13.5	6.2	0.5	3.3	17.1	
		25	174.4	45.0	129.4	41.7	19.6	3.7	11.0	7.1	0.7	2.5	13.7	
		35	207.1	79.6	127.5	41.2	27.8	3.3	8.2	5.5	0.6	1.7	11.7	
		45	225.4	87.3	138.1	42.4	27.3	3.5	7.4	6.0	0.4	1.6	11.5	
	Fine grained fraction (<200 µm)	2.5	227.6	72.3	155.3	26.7	16.2	7.5	12.6	10.2	0.5	3.2	23.2	
		7.5	160.0	44.3	115.7	34.5	12.6	6.5	16.4	6.2	0.7	5.1	17.9	
		(<200 µm)	15	162.7	38.7	123.9	39.2	12.3	4.0	14.7	7.2	0.6	4.0	18.1
			25	129.3	27.9	101.4	44.4	13.3	3.2	12.5	8.4	0.8	3.0	14.5
			35	125.2	22.2	102.9	46.7	19.7	2.3	9.7	6.6	0.2	2.1	12.7
			45	132.2	24.2	108.1	48.9	20.7	2.5	8.0	6.3	0.2	2.0	11.4
	Coarse grained fraction (>200 µm)	2.5	348.5	158.0	190.3	23.0	18.6	6.4	14.5	8.8	0.5	3.2	25.0	
		7.5	253.3	95.7	157.6	28.4	18.3	8.5	14.7	6.3	0.5	3.0	20.3	
		(>200 µm)	15	235.9	72.7	163.2	41.3	16.7	5.2	12.5	5.2	0.4	2.6	16.2
			25	215.7	60.6	155.0	39.2	25.4	4.3	9.7	5.9	0.6	2.0	13.0
			35	262.8	118.6	144.2	37.5	33.3	3.9	7.2	4.7	0.9	1.4	11.0
			45	280.3	124.5	155.8	38.6	31.1	4.1	7.0	5.8	0.6	1.3	11.5

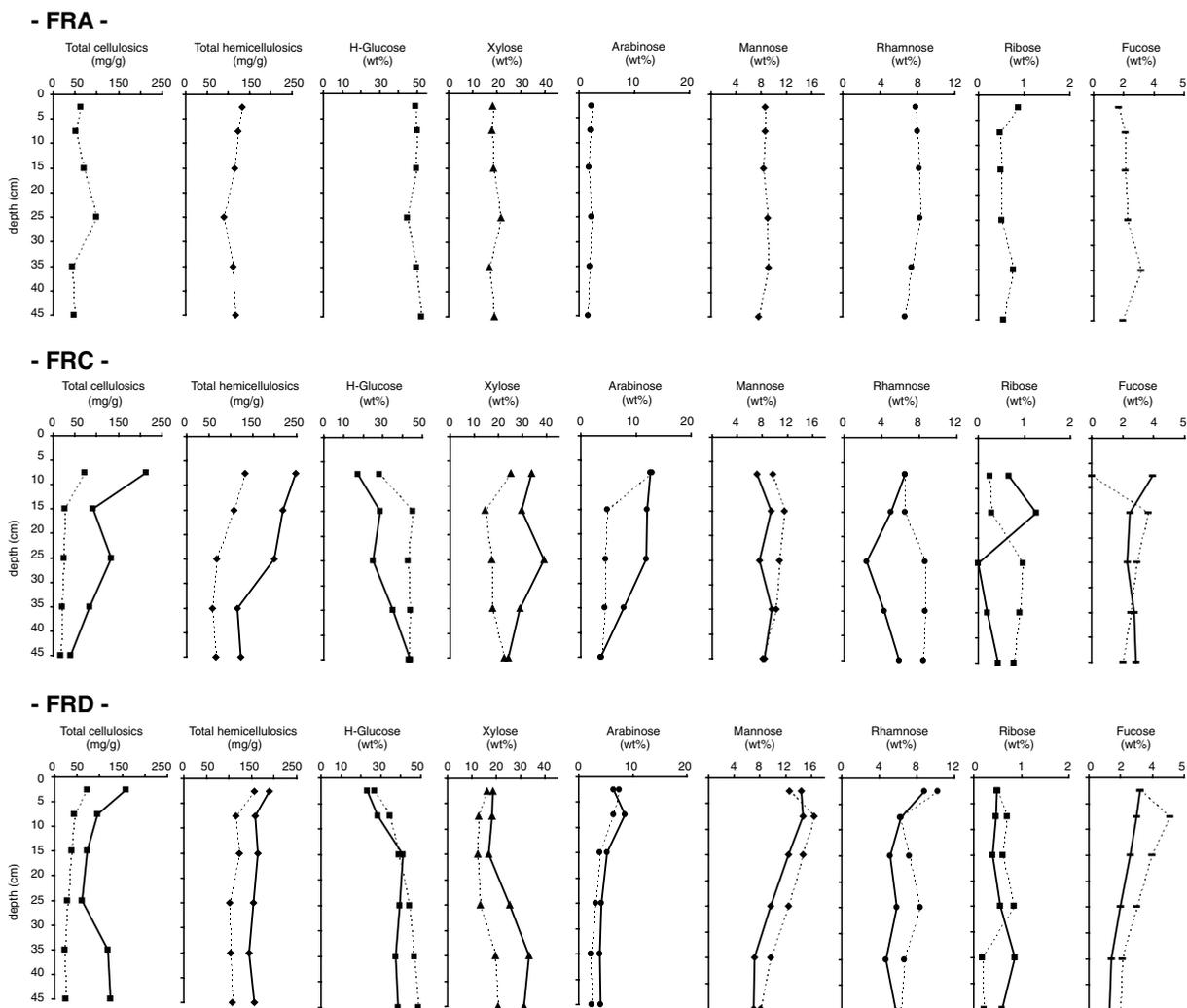


Fig. 5. Depth profiles of total cellulose and hemicellulose (mg/g) and distributions of hemicellulose sugars (H-glucose, xylose, arabinose, mannose, rhamnose, ribose, fucose, wt%) in fine fraction (dotted line) and coarse fraction (full line) in the three areas of Le Russey bog (FRA = bare peat, FRC = regenerating stage, FRD = reference).

whereas a downcore increase in xylose and H-glucose and a decrease in mannose and arabinose are recorded in the FRD profile, for both fractions.

4. Discussion

4.1. Carbohydrate dynamics

Most of the carbohydrates of plants, including the peat forming plants studied here, occur as the common structural polymers cellulose and hemicellulose (Fig. 4). In contrast to cellulose, which is dominantly or even exclusively made up of glucose, hemicelluloses are usually copolymers of at least

two of the following monosaccharides: glucose, galactose, mannose, xylose, arabinose, rhamnose, and fucose (Aspinall, 1983). Despite the rather limited number of combinations that can be made with these few compounds, the variation in the composition of hemicellulose from one species to another can provide a plant source signature. This assessment is illustrated by the results of the carbohydrate analyses of the main plants of the bog (Fig. 4). The richness of sedges in xylose has already been underlined in several studies (Wicks et al., 1991; Bourdon et al., 2000). However, to our knowledge, only Popper and Fry (2003) mentioned the occurrence of high proportions of monosaccharides such as galac-

tose, rhamnose and mannose in the hemicellulose of the primary cell walls of bryophytes.

For the three cores, sugar analysis was performed on the fine fraction (< 200 µm). The rationale for such an analytical choice is that fine fractions should give a clearer picture of organic matter dynamics than coarse fractions mostly made up of only slightly degraded plant debris. In contrast, fine particles should represent a rather advanced stage of biodegradation of inherited material, admixed with products of secondary microbial production. These points are further discussed in the following section. However, to avoid major uncertainties about the differences that can exist between the bulk and the fine fractions, sugars were determined for both types of samples from two out of the three cores, namely FRD and FRC.

A striking result is the high level of total (cellulose and hemicellulose) sugars in all the samples. Total sugar content ranges from 500 to 80 mg/g, the highest values being found in the coarse fraction from upper peat sections and the lowest ones in the fine fraction from deep samples (Table 2; Fig. 5). For comparison, these figures are much higher than those (< 80 mg/g) determined by Morita and Montgomery (1980) for Canadian peats. Such a good preservation contradicts paradigms regarding the rapid consumption of carbohydrates in the sedimentary environment, peatbogs included (e.g. Pancost et al., 2002).

The high sugar contents (in the same range as the plant sources) in the upper sections of both FRD (reference) and FRC (regenerating stage) cores reveal a high preservation of biological inputs (Table 2). In these two cores and all along the profiles, the total sugar contents is about twice as high in the coarse than in the fine fraction, indicating increasing carbohydrate consumption with plant material fragmentation. This degradation process is also responsible for a preferential decrease in cellulosic sugars relative to hemicellulose ones. This preferential consumption is observed first in the fine fractions relative to the coarse ones and second with increasing depth in the fine fraction of both cores (Table 2). Accordingly, a rather good preservation of plant debris can explain high amounts of sugars with high proportions of cellulose in the coarse fraction from deep sections, especially in the reference FRD profile. The apparently faster degradation of cellulose sugars relative to hemicellulose ones indicates that cellulose structural decomposition precedes its consumption. Between both processes,

the destructured cellulose probably contributes to an apparent enrichment in the hemicellulose carbohydrate pool, particularly hemicellulose glucose. Also contributing to the apparent hemicellulose pool are carbohydrates of microbial origin, mainly in the form of (glucose-rich) extracellular polysaccharidic secretions (Leppard et al., 1977; Decho, 1990; Défarge et al., 1996; Laggoun-Défarge et al., 1999a).

These conclusions partly disagree with those of Moers et al. (1989, 1990), who argued that the differences in relative sugar contents between the coarse grained and fine grained peat fractions could be explained by the balance of microbial vs. vascular plant input. The same authors interpreted the relatively large amounts of total cellulose sugars and the high proportions of xylose and arabinose in the coarse fraction as inherited from vascular plant polymers, whereas the relatively high proportion of rhamnose, galactose, mannose, fucose, ribose and hemicellulosic glucose in the fine fraction was probably due to bacteria, algae and/or fungi. Our data are in good agreement with these assessments when considering xylose and arabinose as indicators of Cyperaceae input. However, in the Le Russey peat, sugars such as galactose, rhamnose and mannose are primarily markers of mosses (Fig. 4) rather than of microbial species, as in the Florida peat of Moers et al. (1989). Thus, the higher relative amounts of these compounds in the fine fractions (Fig. 5) probably reflect a greater proportion of carbohydrates inherited from mosses relative to sedges (xylose and arabinose) rather than microbial input. If so, galactose and rhamnose, produced by *Sphagnum* mosses, and mannose, produced in high proportions by *Polytrichum* mosses (Fig. 4), cannot be used as microbial markers in peat bogs. Similarly, glucose is at least partly inherited from cellulose “destructurisation”, such that only fucose and ribose can confidently be used to evaluate in situ microbial production. Another notable result of this study is that the differential biodegradation of cellulose and hemicelluloses makes the ratio of the two biopolymers a good indicator of biodegradation.

4.2. Depth evolution of organic matter indicators

The higher C/N values in the fine fractions than in the bulk peat samples of all cores (Table 1) are possibly due to the loss of soluble N species during the isolation of the fine fractions by wet sieving.

This explanation is fully supported by the determination of rather high amounts of NH_3 in the interstitial water of a few samples (Comont and Gautret, unpublished data). Because of this loss of part of the total N content, the C/N value for the fine fractions are not considered further. Nevertheless, it is worth noting that the greatest discrepancy in the C/N ratio between a bulk sample and the equivalent fine fraction occurs in the uppermost section of the regenerating stage (FRC core; Fig. 2).

The high C/N values in the bulk fraction of the uppermost level of the reference FRD profile (>50 ; Table 1; Fig. 2) are typical of inherited plant material rich in non N-containing compounds such as the polysaccharides cellulose and hemicellulose(s). In the same way, the progressive decrease in bulk peat C/N values with increasing depth is likely due to the degradation of these biopolymers (Ertel and Hedges, 1985; Bourdon, 1999; Kristensen et al., 1999; Laggoun-Défarge et al., 1999b; Müller and Mathesius, 1999; Ortiz, 2004). This classical explanation is consistent with the results of carbohydrate analysis (cf. above) and is fully supported by micromorphological observations (Fig. 3); the latter are characterised by a decrease in the proportion of well preserved *Sphagnum* tissue from 80% at 0–5 cm to 14% at 12.5–17.5 cm. Downcore, this plant tissue is gradually replaced first by structureless tissue and later, mainly by mucilage. This evolution is accompanied by the progressive decrease in cellulose sugar content in the coarse fraction (Fig. 5). These OM indicators complement the results of carbohydrate dynamics and depict typical OM diagenetic evolution with increasing depth. At 25 cm, a relatively low amount of total cellulose sugars (61 mg/g) is recorded for the coarse fraction, and the bulk peat contains high amounts of amorphous OM and mucilage. In addition, unlike the upper sections, this level contains a very low content of *Sphagnum*-derived tissue (Fig. 3) and a relatively high amount of xylose (Fig. 5), which is characteristic of Cyperaceae plants (Fig. 4). These features likely indicate a change in vegetation and extensive OM degradation, which might have been provoked by a lowering of the water table during peat exploitation in a nearby part of the bog.

In the bare peat FRA profile, the C/N ratio remains constant and much lower (about 35) than that in the upper sections of the two other profiles (Fig. 2), clearly reflecting the absence of the most recent peat layers. Despite a change in vegetation

(and thus also in environment) revealed by the presence of higher proportions of *Sphagnum*-derived tissues between 10 cm and 30 cm, the predominance of structureless tissue, mucilage and amorphous OM flakes all along the core is diagnostic of uniformly intensive OM degradation (Fig. 3). The sugar concentration profiles show very limited variation with depth; exceptions are xylose and total cellulose contents, which display higher values around 25 cm.

In contrast to the FRA profile, the bulk peat from the upper part of the FRC profile displays high C/N ratio values comparable to those found in the reference profile (FRD) or even higher, i.e. up to ca. 80 (Fig. 2). However, a much lower value (30) occurs in the immediately underlying level at 15 cm. This considerable change indicates that these two sections are located roughly on either side of the boundary between the old catotelm peat and the material accumulated since the beginning of the regeneration. The minor degradation of the upper section peat is highlighted by microscopic observations which show abundant well preserved tissue derived from *Sphagnum*, *Polytrichum* and Cyperaceae plants (Fig. 3). This regenerated peat thus appears more heterogeneous than the upper section of the reference profile (FRD), which is mostly made of *Sphagnum* derived tissue. These elemental analysis data and micromorphological observations are fully supported and supplemented by the results of the sugar analysis. In particular, the evolution with depth of total cellulose sugars confirms the subdivision of the FRC profile into two distinct sections with higher sugar content in the “new” peat than in the “old” one (Fig. 5).

Despite the large difference in the amounts of cellulose and hemicellulose carbohydrates between the coarse and the fine fractions in both the FRC and FRD cores, there are only limited differences in the distribution of individual hemicellulose sugars (Table 2). However, these differences probably do reflect true compositional differences between the two fractions; for example, in the reference FRD profile, slightly higher relative amounts of xylose and arabinose occur in the coarse fraction, consistent with the greater lability of these compounds than other (dehydroxy-) sugars in Cyperaceae tissues (Opsahl and Benner, 1999) and other peat-forming plants. Thus, the discrepancy in sugar composition between FRC coarse- and fine-grained fractions is mostly attributable to more limited alteration of the plant-inherited material, beginning with Cyperaceae tissue.

5. Conclusions

Combined carbohydrate analysis, C/N ratio determinations and micromorphological observations conducted on the peat profiles from a formerly cut-over peat bog allowed us to obtain insights into changes in OM sources and the dynamics of inherited biopolymers during natural regeneration. The most significant observations are as follows:

The whole sample set contains high amounts of total (cellulose and hemicellulose) sugars (80–500 mg/g). This result contradicts accepted ideas about the fast consumption of carbohydrates in modern environments, peatlands included. Such a good carbohydrate preservation provides additional information on past environmental changes in bogs and their consequence in terms of OM recycling or storage.

The differential biodegradation of cellulose and hemicelluloses with increasing depth between both size fractions makes the ratio of the two biopolymers a good indicator of diagenetic alteration.

In contrast to the hemicellulose xylose and arabinose, already identified as indicators of Cyperaceae input to peat, the study showed that galactose, rhamnose and mannose are mostly inherited from mosses in ombrotrophic peatbogs. In such a case, these latter compounds must not be attributed to (in situ) microbial production. In contrast, fucose and ribose, present at low levels but in relatively higher proportions in the fine fraction, could be possible markers of microbial synthesis.

In regenerating areas, depth patterns of bulk and molecular OM composition show a clear threshold between an uppermost “new” peat and an “old” catotelm peat below. The upper section is characterised by high C/N ratios and sugar contents and a predominance of well preserved plant tissues, whereas the deeper one is characterised by lower C/N ratios and sugar amounts and a predominance of amorphous OM and mucilage, indicating more pronounced degradation.

Acknowledgements

This paper is a contribution from the RECIPE project (reconciling commercial exploitation of peat with biodiversity in peatland ecosystems). RECIPE is partly supported by the European Commission, Directorate I under the programme “Energy, Environment and Sustainable Development (No. EVK2-2002-00154) and partly, for the Swiss partners, by

OFES (the Swiss Federal Office for Education and Science). We gratefully acknowledge analytical assistance provided by N. Lottier and M. Hatton and are grateful to E.L. McClymont and D. Mauquoy for constructive comments.

Guest Associate Editor—R.D. Pancost

References

- Aspinall, G.O., 1983. The Polysaccharides, vol. 2. Academic Press, New York.
- Bethge, P.O., Holmström, C., Juhlin, S., 1996. Quantitative gas chromatography of mixtures of simple sugars. *Svensk Papperstidning* 69, 60–63.
- Boudreau, S., Rochefort, L., 1999. Etablissement de Sphaignes réintroduites sous diverses communautés végétales recolonisant les tourbières après l'exploitation. *Ecologie* 30, 53–62.
- Bourdon, S., 1999. Approche micromorphologiques et moléculaires de la diagenèse précoce de la matière organique dans une tourbe à Cypéracées en milieu tropical (Tritrivakely, Madagascar). Implication paléoenvironnementales. Ph.D. Thesis, University of Orleans, 178 pp.
- Bourdon, S., Laggoun-Défarge, F., Disnar, J.R., Maman, O., Guillet, B., Derenne, S., Largeau, C., 2000. Organic matter sources and early diagenetic degradation in a tropical peaty marsh (Tritrivakely, Madagascar). Implications for environmental reconstruction during the Sub-Atlantic. *Organic Geochemistry* 31, 421–438.
- Buttler, A., Grosvernier, P., Matthey, Y., 1998a. Development of *Sphagnum fallax* diaspores on bare peat with implications for the restoration of cut-over bogs. *Journal of Applied Ecology* 35, 800–810.
- Buttler, A., Grosvernier, P., Matthey, Y., 1998b. A new sampler for extracting undisturbed surface peat cores for growth pot experiments. *New Phytologist* 140, 355–360.
- Campeau, S., Rochefort, L., 1996. Sphagnum regeneration on bare peat surfaces: field and greenhouse experiments. *Journal of Applied Ecology* 33, 599–608.
- Camporese, M., Putti, M., Salandin, P., Teatini, P., 2004. Finite element model of swelling/shrinkage and hydrology in a peatland south of Venice. Abstract. “Wise Use of Peatlands”, In: Proceedings of the 12th International Peat Congress, Tampere, p. 263.
- Caron, J., 2004. Defining new aeration and capillary rise criteria to assess the quality of growing media. Abstract. “Wise Use of Peatlands”, In: Proceedings of the 12th International Peat Congress, Tampere, p. 221.
- Chapman, S., Buttler, A., Francez, A.J., Laggoun-Défarge, F., Vasander, H., Schloter, M., Combe, J., Grosvernier, P., Harms, H., Epron, D., Gilbert, D., Mitchell, E., 2003. Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance: a conflict between economy and ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 525–532.
- Cowie, G.L., Hedges, J.L., 1984. Carbohydrate sources in a coastal marine environment. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 2075.
- Decho, A.W., 1990. Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. *Annual Review of Oceanography and Marine Biology* 28, 73–153.

- Défarge, C., Trichet, J., Jaunet, A.M., Robert, M., Tribble, J., Sansone, F.J., 1996. Texture of microbial sediments revealed by cryo-scanning electron microscopy. *Journal of Sedimentary Research* 66, 935–947.
- Ertel, J.R., Hedges, J.I., 1985. Sources of sedimentary humic substances: vascular plant debris. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 49, 2097.
- Francez, A.J., 1991. Production primaire et accumulation de matière organique dans les tourbières à Sphaignes des Monts du Forez (Puy-de-Dôme). Influence des activités humaines sur leur fonctionnement et leur évolution. Ph.D. Thesis, University of Paris 6, 320 pp.
- Francez, A.J., Gogo, S., Josselin, N., 2000. Distribution of potential CO₂ and CH₄ productions, denitrification and microbial biomass C and N in the profile of a restored peatland in Brittany (France). *European Journal of Soil Biology* 36, 161–168.
- Gobat, J.M., Grosvernier, P., Matthey, Y., Buttler, A., 1991. Un triangle granulométrique pour les tourbes: analyse semi-automatique et représentation graphique. *Science du Sol* 29, 23–35.
- 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., 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.
- Harriss, R.C., Gorham, E., Sebacher, D.I., Bartlett, K.B., Flebbe, P.A., 1985. Methane flux from northern peatlands. *Nature* 315, 652–654.
- Klößing, R., Kühn, S., Klößing, H.-P., 2004. Comparaison of the UV-B protective effect of natural peat humic acids and para-aminobenzoic acid (paba). Abstract. “Wise Use of Peatlands”, In: Proceedings of the 12th International Peat Congress, Tampere, p. 421.
- Kristensen, E., Devol, A.H., Hartnett, H.E., 1999. Organic matter diagenesis in sediments on the continental shelf and slope of the Eastern Tropical and temperate North Pacific. *Continental Shelf Research* 19, 1331–1351.
- Lacroix, P., Moncorge, S., Cottet, M., 1999. Tourbière sur les Seignes (Frambouhans, les Ecorces-25), Espace Naturel Comtois – Doubs Nature Environnement, internal report.
- Laggoun-Défarge, F., Bourdon, S., Chenu, C., Défarge, C., Disnar, J.R., 1999a. Etude des transformations morphologiques précoces des tissus végétaux de tourbe. Apport du marquage histochimique en MET et du cryo-MEB haute résolution. In: Elsass, F., Jaunet, A.-M. (Eds.), *Structure et Ultrastructure des Sols et des Organismes Vivants*. INRA, Paris, pp. 169–182.
- Laggoun-Défarge, F., Bourdon, S., Guillet, B., Maman, O., 1999b. Nature and degradation mode of organic matter in Tririvakely peaty marsh (Madagascar). Application to environmental reconstruction during the last 2300 years. *Ecologie* 30, 63–66.
- Lavoie, C., Grosvernier, P., Girard, M., Marcoux, K., 2003. Spontaneous revegetation of mined peatlands: A useful restoration tool? *Wetlands Ecology and Management* 11, 97–107.
- Leppard, G.G., Massalski, A., Lean, D.R.S., 1977. Electron-opaque microscopic fibrils in lakes: their demonstration, their biological derivation and their potential significance in the redistribution of cations. *Protoplasma* 92, 289–309.
- Linna, V., Selin, P., Nyrönen, T., Ainasoja, M., Lehtovaara, J., 2004. Fine particle emissions from peat and wood fuelled fluidized bubbling bed combustion. Abstract. “Wise Use of Peatlands”, In: Proceedings of the 12th International Peat Congress, Tampere, p. 202.
- McNeil, P., Waddington, J.M., 2003. Moisture controls on Sphagnum growth and CO₂ exchange on a cutover bog. *Journal of Applied Ecology* 40, 354–367.
- Modzeleski, J.E., Laurie, W.A., Nagy, B., 1971. Carbohydrates from Santa Barbara Basin sediments: gas chromatographic-mass spectrometric analysis of trimethylsilyl derivatives. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 35, 825–838.
- Moers, M.E.C., Baas, M., De Leeuw, J.W., Boon, J.J., Schenck, P.A., 1990. Occurrence and origin of carbohydrates in peat samples from a red mangrove environment as reflected by abundances of neutral monosaccharides. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 54, 2463–2472.
- Moers, M.E.C., Boon, J.J., De Leeuw, J.W., Baas, M., Schenck, P.A., 1989. Carbohydrate speciation and Py-MS mapping of peat samples from a subtropical open marsh environment. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 53, 2011–2021.
- Morita, H., 1983. Monosaccharides as geochemical markers in peat. *Canadian Journal of Soil Science* 63, 161–166.
- Morita, H., Montgomery, W.G., 1980. Monosaccharide composition of selected Canadian peats. *Canadian Journal of Soil Science* 60, 1–7.
- Müller, A., Mathesius, U., 1999. The palaeoenvironments of coastal lagoons in the southern Baltic Sea. The application of sedimentary C/N ratios as source indicators of organic matter. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145, 1–16.
- Noël, H., 2001. Caractérisation et calibration des flux organiques sédimentaires dérivant du bassin versant et de la production aquatique (Annecy, Le Petit Lac). Rôles respectifs de l’Homme et du Climat sur l’évolution des flux organiques au cours des 6000 dernières années. Ph.D. Thesis, University of Orleans, 279 pp.
- Oades, J.M., Kirkman, M.A., Wagner, G.H., 1970. The use of gas-liquid chromatography for the determination of sugars extracted from soils by sulfuric acid. *Soil Science Society America Proceedings* 34, 230–235.
- Opsahl, S., Benner, R., 1999. Characterization of carbohydrates during early diagenesis of live vascular plant tissues. *Organic Geochemistry* 30, 83–94.
- Orjala, M., Vainikka, P., Kärki, J., Hämäläinen, J., 2004. The advantages of co-firing peat and wood in improving boiler operation and performance. Abstract. “Wise Use of Peatlands”, In: Proceedings of the 12th International Peat Congress, Tampere, p. 207.
- Ortiz, J.E., 2004. The palaeoenvironmental and palaeohydrological evolution of Padul Peat Bog (Granada, Spain) over one million years, from elemental, isotopic and molecular organic geochemical proxies. *Organic Geochemistry* 35, 1243–1260.
- Pancost, R.D., Baas, M., Van Geel, B., Sinninghe Damsté, J.S., 2002. Biomarkers as proxies for plant inputs to peats: an example from a sub-boreal ombrotrophic bog. *Organic Geochemistry* 33, 675–690.
- Petrone, R.M., Price, J.S., Waddington, J.M., von Waldow, H., 2004. Surface moisture and energy exchange from a restored peatland, Quebec, Canada. *Journal of Hydrology* 295, 198–210.

- Popper, Z.A., Fry, S.C., 2003. Primary cell wall composition of bryophytes and charophytes. *Annals of Botany* 91, 1–12.
- Price, J.S., Heathwaite, A.L., Baird, A.J., 2003. Hydrological processes in abandoned and restored peatlands: an overview of management approaches. *Wetlands Ecology and Management* 11, 65–83.
- Rocheport, L., Quinty, F., Campeau, S., 1997. Restoration of peatland vegetation: the case of damaged or completely removed acrotelm. *International Peat Journal* 7, 20–28.
- Styan, W.B., Bustin, R.M., 1983. Petrography of some Fraser River delta peat deposits: coal maceral and microlithotype precursors in temperate-climate peats. *International Journal of Coal Geology* 2, 321.
- Tuittila, E.S., Komulainen, V.M., Vasander, H., Laine, J., 1999. Restored cut-away peatland as a sink for atmospheric CO₂. *Oecologia* 120, 563–574.
- Waddington, J.M., Greenwood, M.J., Petrone, R.M., Price, J.S.U., 2003. Mulch decomposition impedes recovery of net carbon sink function in a restored peatland. *Ecological Engineering* 20, 199–210.
- Wicks, R.J., Moran, M.A., Pittman, L.J., Hodson, R.E., 1991. Carbohydrates signatures of aquatic macrophytes and their dissolved degradation products as determined by sensitive high-performance ion chromatography method. *Applied Environmental Microbiology* 57, 3135–3143.

Situation	Profondeur (cm)	COT (%)		N total (%)		C/N atomique	Fraction fine (%)
		moyenne	erreur standard	moyenne	Erreur standard		
FBA Tourbe nue (réplique n°1)	2,5	52,2	0,1	2,6	0,0	23,6	40,7
	7,5	52,4	0,1	2,6	0,1	23,8	27,7
	15	53,3	0,7	2,6	0,2	24,3	51,0
	25	53,5	0,2	2,3	0,1	27,8	38,0
	35	49,4	3,1	2,5	0,0	22,8	40,2
	45	52,3	0,7	2,6	0,1	23,9	65,5
FBB <i>E. angustifolium</i> (réplique n°3)	2,5	50,4	1,6	2,5	0,1	23,2	25,8
	7,5	52,3	0,3	2,4	0,1	25,1	44,1
	15	52,8	0,4	2,2	0,1	28,1	31,5
	25	53,8	0,5	2,3	0,1	27,1	34,0
	35	53,0	0,6	2,1	0,1	29,0	33,9
	45	51,7	0,4	2,2	0,0	26,8	45,2

Tableau 1 : Teneur totale en carbone et en azote de la tourbe brute dans les deux profils étudiés

3. La tourbière de Bauppte

3.1. Introduction

La tourbière de Bauppte, rappelons-le, est une tourbière qui a été et qui continue d'être encore à ce jour fortement perturbée par les exploitations passées de la tourbe. Contrairement aux tourbières jurassiennes, les faciès de régénération que présente la tourbière de Bauppte sont beaucoup plus précoces et sont dominés par une végétation de Joncs et de Poacées, les sphaignes y étant totalement absentes. La caractérisation de la matière organique d'un profil de tourbe provenant d'une zone présentant un début de recolonisation végétale par une espèce encore peu abondante de Cypéracée (*Eriophorum angustifolium*), ainsi que la comparaison avec un profil provenant d'une zone dénudée, a été réalisée grâce à des études combinant des analyses élémentaires, micromorphologiques et moléculaires. La comparaison se fonde sur les mêmes analyses que celles utilisées pour les échantillons de tourbe des sites précédents.

3.2. Résultats

3.2.1. Caractérisation globale de la tourbe

Les analyses géochimiques globales (mesure des teneurs en carbone et en azote) des échantillons de tourbe brute ont été réalisées sur trois répliques de profils prélevés dans deux zones distinctes de la tourbière (sous tourbe nue : FBA et sous *Eriophorum angustifolium* : FBB). Les résultats obtenus ont été moyennés et présentés dans le tableau 1. Les teneurs en carbone organique total de l'ensemble de nos échantillons, exprimées en pourcentages pondéraux, varient dans une gamme de valeurs assez élevées, allant de 49 à 54 %, ce qui est couramment observé pour des échantillons tourbeux (Malmer & Holm, 1984 ; Bourdon, 1999). Les variations du rapport atomique C/N avec la profondeur sont présentées dans les figures 1 et 2. Dans la situation tourbe nue (FBA), les valeurs de ce rapport restent à peu près constantes (autour de 23-24), excepté à un niveau, à 25 cm de profondeur, où elles atteignent 28 (figure 1). Dans la situation sous *E. angustifolium* (FBB), les valeurs du rapport C/N qui sont voisines de 28, apparaissent dans l'ensemble un peu plus élevées que dans la situation tourbe nue, notamment à partir de 15 cm de profondeur (figure 2). Par contre, le niveau de surface, entre 0 et 10 cm, présente des valeurs inférieures à 25.

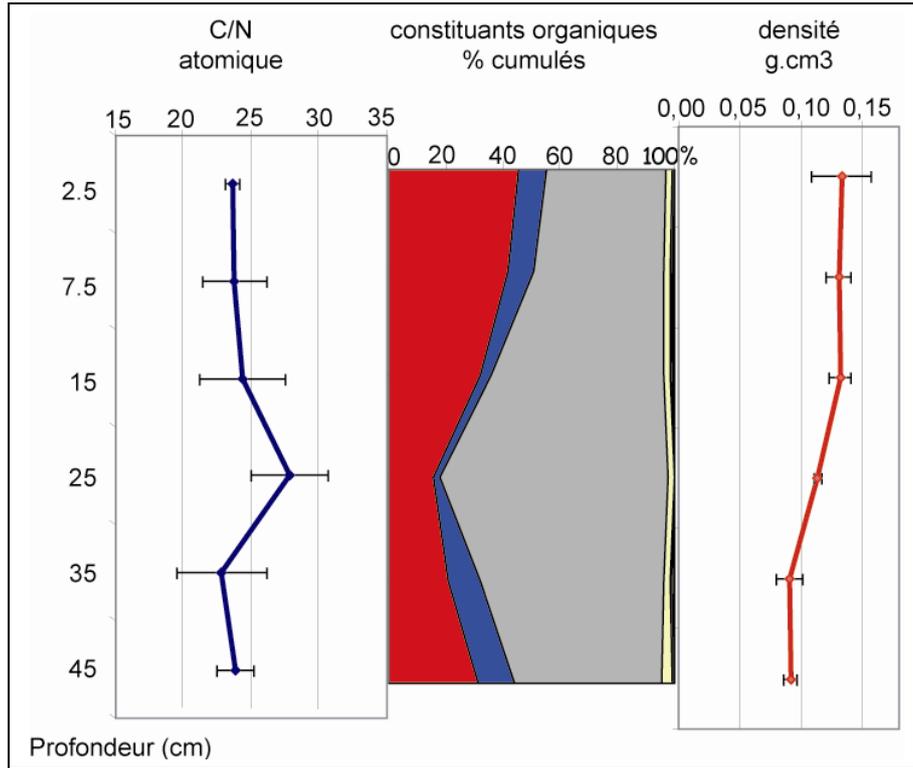


Figure 1 : Evolution avec la profondeur du rapport C/N, des constituants organiques majeurs et de la densité apparente, au sein du profil tourbe nue FBA

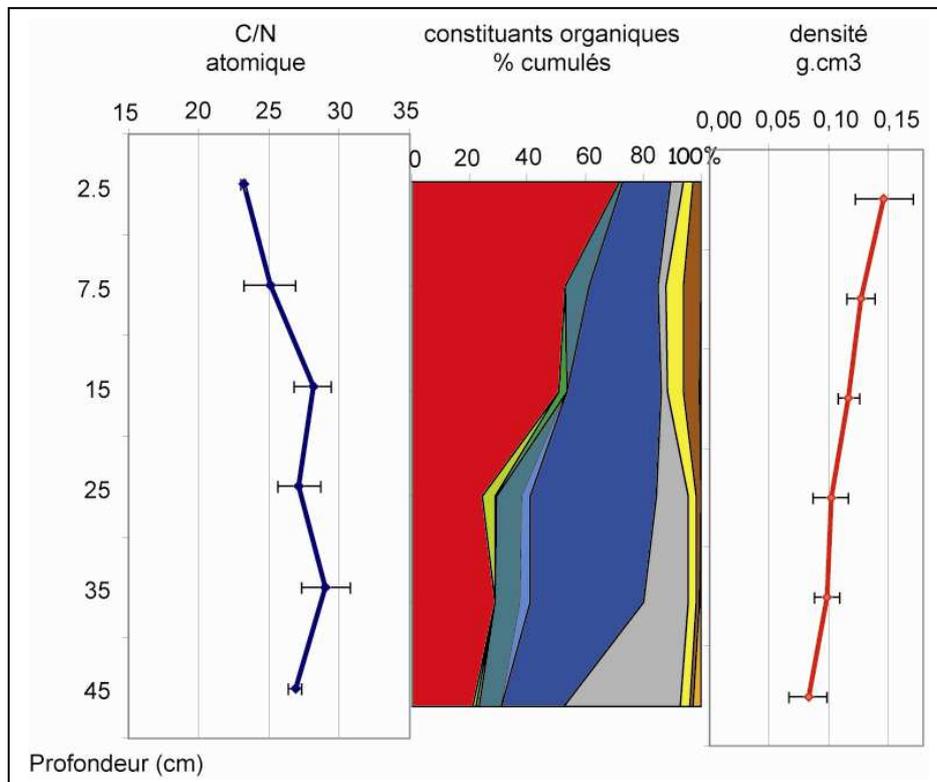


Figure 2 : Evolution avec la profondeur du rapport C/N, des constituants organiques majeurs et de la densité apparente, au sein du profil sous *E.angustifolium* FBB

Les mesures de la densité apparente de la tourbe brute ont aussi été réalisées sur toutes les répliques ; les résultats moyennés sont présentés dans les figures 1 et 2. Dans les deux situations étudiées, i.e. FBA et FBB, les mêmes tendances de variations de la densité sont observées, avec de fortes valeurs en surface ($> 0,10 \text{ g.cm}^3$) qui tendent progressivement à diminuer ($< 0,10 \text{ g.cm}^3$) avec la profondeur (figures 1 et 2).

La détermination du pourcentage de la fraction granulométrique fine de la tourbe ($< 200 \mu\text{m}$) a été faite, comme pour les autres sites d'étude, uniquement sur une des répliques ; les résultats obtenus sont présentés dans le tableau 1. Globalement, les échantillons du profil FBA sont relativement plus riches en fraction granulométrique fine (avec une moyenne de 44 %), que ceux du profil FBB ($\sim 36\%$). Au sein de ces deux profils, les mêmes variations de ce pourcentage peuvent être observées, avec des valeurs relativement plus faibles en surface et qui tendent à augmenter progressivement avec la profondeur (tableau 1).

3.2.2. Caractérisation micromorphologique de la matière organique de la tourbe

Les observations des frottis de tourbe brute au microscope photonique nous ont permis d'identifier et de quantifier les principaux constituants organiques rencontrés tout au long des profils FBA et FBB. Les résultats des comptages qui ont été réalisés sur une seule réplique par situation, sont présentés dans les figures 1 et 2. Pour cette étude, nous avons utilisé la même représentation graphique et les mêmes codes de couleur que ceux précédemment utilisés pour différencier les différents constituants organiques de la tourbe de la Chaux d'Abel.

Dans la situation tourbe nue (FBA), les résultats présentés dans la figure 1 caractérisent une MO relativement homogène, amorphe dans sa quasi-totalité, avec 20 à 40 % de flocons de MOA, et 60 à 75 % de mucilage. Les constituants figurés, qui sont largement minoritaires (~ 5 à 10%), sont représentés par des tissus végétaux non identifiables dont la morphologie des parois est altérée. Les proportions de matière organique amorphe qui demeurent assez proches de celles du mucilage dans une large part du profil, s'abaissent fortement (jusqu'à $\sim 15 \%$) jusqu'aux alentours de 25 cm de profondeur où le mucilage devient très largement dominant ($\sim 80 \%$).

Dans la situation FBB, sous *E. angustifolium* (figure 2), la composition de la matière organique apparaît relativement plus hétérogène que dans la tourbe nue, mais toujours avec

Situation	Profondeur (cm)	Sucres totaux (mg,g)	Cellulosiques Totaux (mg,g)	Hemicellulosiques Totaux (mg,g)	Glucose H (%)	Xylose (%)	Arabinose (%)	Galactose (%)	Rhamnose (%)	Mannose (%)	Fucose (%)	Ribose (%)
FBA Tourbe nue (réplique n°1)	2,5	53,48	20,29	33,19	20,02	26,31	14,28	16,82	8,93	9,22	3,69	0,73
	7,5	41,08	11,04	30,04	18,55	27,64	17,29	15,82	7,79	9,49	1,75	1,67
	15	44,18	18,90	25,29	22,07	26,27	14,55	14,56	8,94	7,46	5,64	0,51
	25	47,64	16,49	31,16	16,45	31,01	15,49	14,56	7,58	7,49	6,33	1,09
	35	42,79	15,26	27,53	21,08	21,36	14,45	16,16	9,76	11,28	4,26	1,66
	45	40,57	13,33	27,24	24,94	18,61	12,40	15,96	9,76	11,87	4,41	2,03
FBB <i>E. angustifolium</i> (réplique n°3)	2,5	57,00	16,99	40,00	19,24	23,26	17,55	15,55	8,48	10,20	4,12	1,60
	7,5	54,84	15,51	39,33	18,36	25,68	18,77	16,99	7,32	11,20	0,00	1,68
	15	47,25	15,60	31,66	21,37	21,70	17,80	16,88	8,50	12,13	0,00	1,62
	25	49,55	13,47	36,08	18,46	24,06	17,27	16,32	7,85	10,25	4,42	1,36
	35	55,53	12,25	43,28	21,73	22,48	15,31	16,56	6,47	11,55	4,43	1,46
	45	46,19	11,62	34,57	21,56	20,20	15,95	15,47	8,23	11,47	5,56	1,54

Tableau 2 : Teneurs en sucres totaux, hémicellulosiques et cellulosiques (en mg,g) et teneurs relatives des différents sucres hémicellulosiques (%) dans les échantillons de tourbe de Bauppte

une prédominance de flocons de matière organique amorphe, notamment en surface (~70 %). La part de ce constituant tend néanmoins à diminuer progressivement avec la profondeur (jusqu'à ~20 % à 45 cm). Cette diminution s'opère d'abord au profit de l'augmentation des tissus de végétaux dégradés indéterminés (~ de 16 à 40 %), puis, vers 35 cm de profondeur, la proportion de ces derniers diminue aussi, et le mucilage redevient majoritaire (~ 40 %). Par rapport au profil FBA, la particularité majeure de ce profil, est la présence de restes de tissus de végétaux préservés de Cypéracées (~5 % à 25 cm), de Polytric (~3 % à 15 cm) et même la présence de tissus de végétaux préservés indéterminés tout le long du profil (~8 à 10 %). A cela et notamment en surface, s'ajoute une forte proportion relative de microorganismes (~ 6%), surtout par comparaison avec le profil de tourbe nue (FBA).

3.2.3. Caractérisation moléculaire de la matière organique de la tourbe

A l'instar de ce qui a été fait sur les échantillons des sites jurassiens, les analyses moléculaires ont été réalisées uniquement sur la fraction fine de la tourbe (< 200 µm). Les résultats de ces analyses sont présentés dans le tableau 2. Les teneurs en sucres totaux de l'ensemble de nos échantillons sont relativement faibles, comprises entre 40 et 57 mg.g⁻¹. Il n'y a pas de différence marquante entre les deux profils FBA et FBB. Néanmoins, les teneurs en sucres de la fraction fine de la tourbe sous *E. angustifolium* sont un peu plus élevées (~52 mg.g⁻¹) que celles de la situation tourbe nue (~ 45 mg.g⁻¹). Cette légère différence se retrouve principalement au niveau des quantités des sucres hémicellulosiques totaux (tableau 2) qui sont en moyenne de 38 mg.g⁻¹ sous *E. angustifolium* contre 29 mg.g⁻¹ pour la tourbe nue. Parmi la distribution de ces sucres hémicellulosiques (tableau 2), le xylose et le glucose apparaissent majoritaires dans les deux profils, avec des proportions respectives de 23 et de 20 %. Les proportions des autres sucres semblent comparables dans les deux situations, à l'exception de plus fortes proportions de l'arabinose dans le profil FBB, sous *E.angustifolium*.

3.3. Discussion

Les caractéristiques globales de la tourbe de Baupte peuvent être appréciées à travers les densités apparentes, les valeurs du rapport C/N et les teneurs en sucres totaux, présentées dans le tableau 3, avec celles des tourbières jurassiennes. Ces résultats illustrent bien l'état

Sites d'étude	Densité apparente g.cm ³		C/N atomique		Teneur en sucres totaux (mg.g de tourbe sèche)	
	moyenne	erreur standard	moyenne	erreur standard	moyenne	erreur standard
La Chaux d'Abel	0,09	0,01	29,24	1,30	159,32	12,03
Le Russey	0,10	0,01	33,19	1,09	149,50	8,06
Baapte	0,11	0,00	25,53	0,45	48,34	1,66

Tableau 3 : Récapitulatif des données globales pour les différents sites d'étude

plus humifié de la tourbe de Bauppte, qui se distingue bien de celle des autres sites par ses fortes densités, ses plus faibles valeurs de C/N et surtout par ses faibles teneurs en sucres totaux (~ 50 contre 160 mg.g^{-1} pour les tourbières jurassiennes). Cet état plus humifié pourrait certainement être le fait, d'une part, d'une extraction plus importante de la tourbe à Bauppte (ce qui expliquerait un âge beaucoup plus ancien de la tourbe sous-jacente), et d'autre part, d'un statut trophique et de sources organiques différents. En effet, rappelons-le, la tourbière de Bauppte est une tourbière à Cypéracées et présente un statut relativement minérotrophe, plus favorable à la décomposition de la MO que les tourbières jurassiennes ombrotrophes.

Par comparaison avec la matière organique de la tourbe des sites jurassiens précédemment étudiés (Chapitre V-1., et 2.), les caractéristiques micromorphologiques de la tourbe de Bauppte, nous révèlent une composition de la matière organique beaucoup plus homogène et riche en matériel amorphe, avec la prédominance, dans les deux profils étudiés, de flocons de MOA, de mucilage et/ou de fragments de tissus de végétaux dégradés. Les faibles valeurs du rapport C/N trouvées (~ 25) pour l'ensemble des échantillons de tourbe brute, confirment nos observations microscopiques quant au degré d'amorphisation de la tourbe. Néanmoins, cette gamme de valeurs (i.e. C/N $\sim 20/25$) rappelle celles trouvées dans la tourbière d'Espinasse (Massif Central), tourbière présentant un milieu plutôt mésotrophe (pH $\sim 6,5/7,5$) et une végétation dominées par des Graminées et des Cypéracées (Martin, 2001); ce qui confirmerai notre hypothèse quant au statut trophique de la tourbière, déterminant pour les processus de dégradation et/ou de préservation de la MO. De plus, les teneurs particulièrement faibles des sucres totaux ($\sim 50 \text{ mg.g}^{-1}$) que présente cette tourbe, comparé à celle de tourbières naturelles « non exploitées » ($\sim 200 \text{ mg.g}^{-1}$, cf. résultats des profils de référence FRD et CHD, respectivement du Russey et de la Chaux d'Abel), traduisent bien un état de dégradation de la matière organique plus avancé que celle des tourbières jurassiennes. Le stade d'évolution qu'a atteint la matière organique de la tourbe de Bauppte n'est pas surprenant compte-tenu de l'exploitation dont elle fait encore aujourd'hui l'objet.

Les plus faibles valeurs du rapport C/N que nous observons au sein du profil de tourbe FBA (< 25), excepté à 25 cm de profondeur, semblent montrer un stade de dégradation de la matière organique un peu plus avancée que de celle du profil FBB (> 25). Ceci semble confirmé par les observations microscopiques (figure 1) qui montrent que la tourbe du profil FBA est totalement amorphe (i.e. constituée principalement de mucilage et de flocon de matière organique amorphe). Inversement, dans le profil FBB, la matière organique présente

un caractère globalement moins amorphe, avec la présence de proportions notables, de fragments de végétaux préservés (Cypéracées, Polytrics et indéterminés) ou en cours de dégradation et relativement peu de mucilage. Ces observations se trouvent confirmées par le pourcentage de la fraction fine de la tourbe (tableau 1), le profil FBB étant relativement moins riche en fraction granulométrie fine que FBA. Ces caractéristiques nous permettent de conclure que la tourbe du profil FBB (sous *E.angustifolium*) n'a pas atteint un stade de diagenèse aussi avancé que celle du profil FBA. Au vu de ces résultats, nous pourrions éventuellement penser que la suite logique de l'évolution de la diagenèse de la MO au sein du profil FBB pourrait se poursuivre au niveau du profil FBA. Cette différence de qualité de la matière organique, entre ces deux profils, reste difficilement interprétable car il semblerait que les mêmes quantités de tourbe aient été extraites dans les deux situations. De plus, depuis la fin d'arrêt d'exploitation (1998-1999), ces deux situations ont été soumises aux mêmes conditions de restauration (i.e. remise en eau selon les conditions locales), et les mesures de terrain réalisé par le laboratoire d'ECOBIO de Rennes, révèlent un niveau de la nappe d'eau similaire dans les deux cas. Ceci exclut a priori que les différences observées puissent être imputées à des différences dans le degré d'humectation de la tourbe.

La différence entre les profils de tourbe FBA (tourbe nue) et FBB (*E. angustifolium*) réside, dans le second cas, dans la recolonisation par les Cypéracées depuis environ cinq ans. Le caractère récent de cette recolonisation explique qu'elle n'ait pas encore été enregistrée au sein du profil de tourbe. Ceci est notamment attesté par les observations micromorphologiques (figure 2) qui montrent que dès la surface du profil (0-5 cm), la tourbe présente un caractère amorphe accentué. L'absence de fragments de Cypéracées préservés après cinq ans de recolonisation, y est étonnante, en comparaison avec le profil FRB du Russey qui présente approximativement le même âge de recolonisation mais montre un enregistrement des fragments de végétaux récents jusqu'à 7-8 cm de profondeur (cf. Comont et al., en préparation ; § 2.1.). Il en est de même au niveau moléculaire où la fraction fine (< 200 µm) ne laisse pas apparaître de différence entre les quantités totales des sucres dans les premiers centimètres du profil FBB, sous *E. angustifolium*, et ceux du profil FBA, dans la tourbe nue (tableau 2). Les seuls indices nous permettant éventuellement d'identifier un impact de la végétation dans le profil FBB, seraient d'une part, une proportion relativement plus forte des sucres hémicellulosiques totaux par rapport aux cellulosiques totaux (environ 72 % pour le profil FBB contre seulement 65 % pour le profil FBA), et d'autre part, de plus fortes proportions d'arabinose au voisinage de la surface (environ 18 % dans le profil FBA

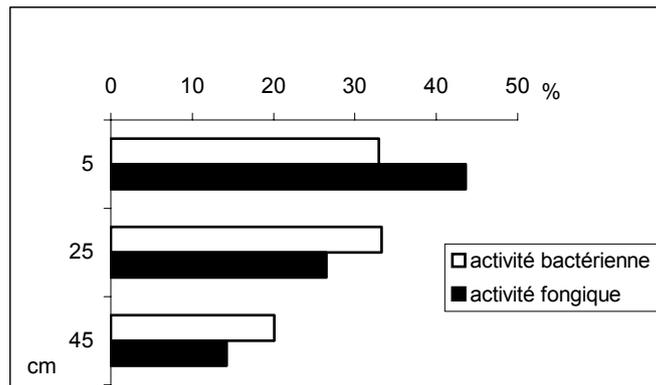


Figure 3 : Evolution de l'activité bactérienne et fongique (en %) avec la profondeur, au sein du profil de tourbe nue FBA (Francez, non publié)

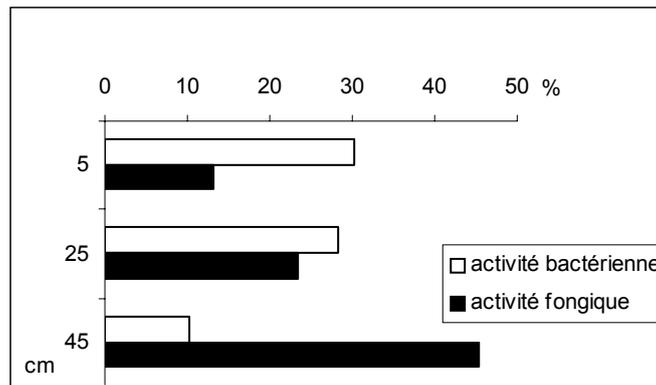


Figure 4 : Evolution de l'activité bactérienne et fongique (en %) avec la profondeur, au sein du profil sous *E. angustifolium* FBB (Francez, non publié)

contre 14 % pour le profil FBB). En effet, si l'on se réfère au Chapitre IV sur la caractérisation géochimique des précurseurs de la tourbe, l'arabinose et le xylose y ont été définis comme des marqueurs des Cypéracées, une forte proportion de sucres hémicellulosiques totaux par rapports aux cellulosiques totaux ayant également été notée (~ 40 % pour les tiges d'*E. angustifolium*). Ces indices moléculaires demeurent cependant à prendre avec précaution car, rappelons-le, les analyses moléculaires n'ont été effectuées que sur la fraction fine de la tourbe. De plus, le xylose qui comme on vient de le rappeler est, comme l'arabinose, un marqueur de Cypéracées, se trouve, contrairement à celui-ci, plus légèrement abondant dans le profil de tourbe nue, du moins en surface et jusqu'à 25 cm de profondeur où il atteint un maximum. Ce « pic » de xylose qu'accompagnent de fortes valeurs de C/N pourrait donc plutôt traduire un relativement bon état de préservation de la matière organique. Or, si l'on se réfère aux observations micromorphologiques, ce niveau correspondrait au maximum de proportions de mucilage, ce qui s'accorde a priori bien avec la présence à ce même niveau de proportions notables de fucose, composé réputé d'origine microbienne (Hedges et al., 1988 ; Moers et al., 1990 ; Ogier et al., 2001 ; tableau 2).

Un autre indice sur l'impact de la végétation sur la tourbe du profil FBB repose sur la présence, en sub-surface (c'est-à-dire dans les 20 premiers centimètres), de microorganismes (figure 2). Afin de mieux appréhender la présence de tels organismes et éventuellement aussi leur rôle dans les processus de diagenèse de la MO, nous avons essayé de mettre en relation nos résultats de caractérisation micromorphologique et biogéochimique de la tourbe, avec ceux obtenus par André-Jean Francez (Université de Rennes 1), sur l'activité bactérienne et fongique (exprimé en %) au sein des échantillons de tourbe brute étudiés (la détermination de ces activités potentielles se réalise par incubation des échantillons de tourbe, en conditions contrôlées de laboratoire, utilisant la méthode SIR, détaillée dans le Chapitre III « Méthodes d'étude »). Les bactéries et les champignons sont les deux groupes principaux de microorganismes les plus abondants dans les tourbières (Francez, 2000 ; Gilbert et al., 1999). Les résultats de mesure de l'activité bactérienne présentent globalement les mêmes variations au sein des profils FBA (figure 3) et FBB (figure 4), avec un maximum de l'activité dans les horizons de surface (~30 %) et une diminution de près de la moitié vers la base des profils. Ces variations s'accordent avec les résultats d'études antérieures montrant que les activités bactériennes se développent essentiellement au voisinage de la surface (entre 0 et 25 cm de profondeur), plutôt qu'en profondeur où les conditions environnementale sont moins bonnes (Clymo, 1983 ; Francez, 2000 ; Nungesser, 2003). Si l'on corrèle cette activité avec le

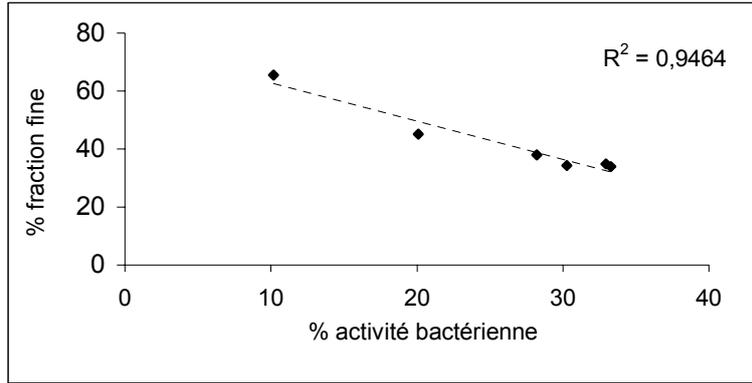


Figure 5 : Relation entre l'activité bactérienne (%) et la fraction fine (%) de la tourbe pour les situations FBA et FBB

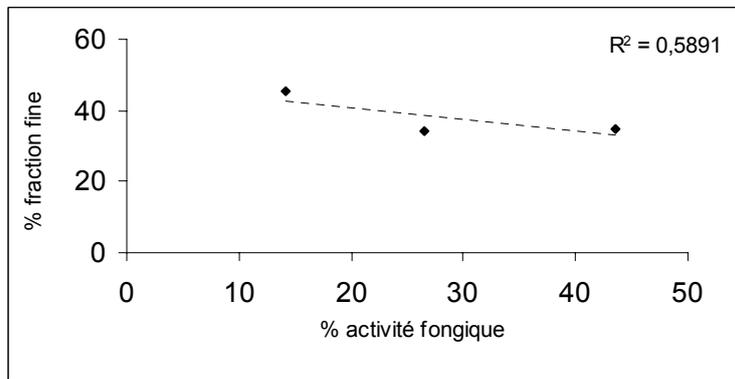


Figure 6 : Relation entre l'activité fongique (%) et la proportion de fraction fine (%) de la tourbe au sein du profil FBA

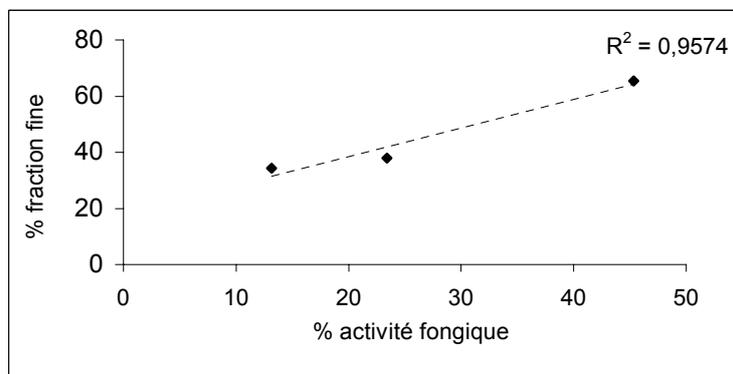


Figure 7 : Relation entre l'activité fongique (%) et la proportion de fraction fine (%) de la tourbe, au sein du profil FBB

pourcentage de la fraction fine de la tourbe (figure 5), il semble que l'activité bactérienne décroîtrait non seulement avec la profondeur, mais également avec le degré d'humification de la tourbe.

En revanche, les résultats de mesure de l'activité fongique, montrent des variations opposées au sein des deux profils étudiés, soit décroissant et croissant avec la profondeur, pour respectivement FBA (tourbe nue ; figure 3) et FBB (sous *E. angustifolium* ; figure 4). La corrélation de cette activité fongique avec le pourcentage de fraction fine (figures 6 et 7) montre également des tendances inverses pour les deux sites d'étude, positif pour FBB et négatif pour FBA. Cependant, ces tendances, qui ne reposent que sur trois points, demeurent à confirmer. Le résultat obtenu sur le profil FBA, est contraire au postulat de Küster (1993) selon qui la décroissance du nombre des bactéries avec la profondeur, au sein d'un profil de tourbe, s'accompagnerait d'une augmentation de la quantité des champignons. Cette différence des variations de l'activité fongique, au sein des deux profils de tourbe comparés (figures 3 et 4), pourrait éventuellement s'expliquer par la présence majoritaire de constituants figurés (~ 40 %) dans le profil FBB, pouvant même atteindre 61 % à 25 cm de profondeur. En effet, ces éléments figurés, représentés par les tissus de végétaux préservés et dégradés, pourrait-être une source nutritive non négligeable, ce qui expliquerait les forts pourcentages de l'activité fongique en profondeur.

3.4. Conclusions

La matière organique de la tourbière de Baupte présente un état d'évolution, d'humification, beaucoup avancé que celle des sites jurassiens. Au sein des deux situations étudiées (i.e. sous tourbe nue et sous *E. angustifolium*), nous avons pu mettre en évidence un stade d'évolution relativement plus avancé de la tourbe du profil FBA par rapport à FBB. Les seules explications possibles de cette différence d'évolution seraient évidemment l'état initial de la tourbe et surtout l'hétérogénéité intrinsèque de sa composition. Malheureusement aucune datation n'a été réalisée sur nos échantillons de tourbe, ce qui nous aurait certainement permis de préciser et d'affiner ces conclusions, tant en ce qui concerne l'importance de l'extraction de la tourbe dans les deux sites, qu'une éventuelle différence d'âge de la tourbe de l'un par rapport à l'autre.

Enfin, en ce qui concerne l'impact de la végétation sur la tourbe du profil FBB, il n'apparaît globalement que très peu marqué et se retrouve essentiellement au niveau des indicateurs microbiens et faiblement aussi au niveau moléculaire.

CHAPITRE VI: SYNTHÈSES GÉNÉRALES

D'abord nous rappellerons les résultats majeurs de cette étude, puis nous tenterons d'évoquer les réflexions plus générales qu'ils engendrent en termes de régénération des tourbières. Ces réflexions seront bien évidemment suivies d'éventuelles perspectives sur lesquelles débouchent nos travaux.

Ce travail qui nous a amenés à étudier la matière organique de la tourbe au sein de tourbières anciennement exploitées et actuellement en cours de régénération, nous a de fait permis d'aborder les processus de stockage de la matière organique tels qu'ils peuvent être appréciés à travers divers stades de régénération, d'un tout début de recolonisation végétale à une végétation mixte de haut-marais, y compris des zones anciennement exploitées et remises en eau mais n'ayant pas encore fait l'objet d'une recolonisation végétale. Cependant, avant d'aborder l'étude de la tourbe proprement dite, nous nous sommes intéressés aux végétaux typiques des tourbières qui constituent la source de la matière organique.

1. Identification de marqueurs de sources

Afin de mieux appréhender les modalités de dégradation de la matière organique, nous avons caractérisé micromorphologiquement et géochimiquement les espèces végétales présentes majoritairement dans nos sites d'étude, à savoir des mousses (*Sphagnum* sp., *Polytrichum* sp.), et des Cypéracées (*Eriophorum* sp., *Carex rostrata*). Les résultats majeurs obtenus nous ont permis de singulariser chaque espèce végétale par leurs caractéristiques micromorphologiques et géochimiques bien spécifiques. Ainsi, à l'organisation cellulaire relativement simple des bryophytes (qui présentent aussi de forts rapports C/N : ~ 120 pour les sphaignes, et ~ 70 pour les Polytrics), s'oppose celle beaucoup plus complexe des Cypéracées (C/N~ 47). A cette différenciation interspécifique viennent aussi s'ajouter des variations intraspécifiques, i.e. dépendantes de l'organe considéré. Par exemple, de plus fortes teneurs en sucres, notamment celluloses, sont observées dans les tiges des Cypéracées que dans leurs racines. Enfin, sur le plan biogéochimique, chaque type de végétal se distingue par une signature en carbohydrates qui lui est propre, i.e. caractérisée par des proportions notables de certains composés, tels que le xylose et l'arabinose pour Cypéracées, le galactose et le rhamnose pour les sphaignes et le mannose pour les Polytrics. L'avantage certain que présente ces signatures moléculaires spécifiques des sources végétales pour apprécier l'importance de leurs contributions spécifiques à la MO de la tourbe, est cependant

contrebalancé par la dissimulation, par ces apports originels, de toute contribution microbienne de ces mêmes composés.

2. Identification de marqueurs de dégradation

L'ensemble des résultats que nous avons obtenus, aussi bien au niveau des analyses géochimiques qu'au niveau des examens micromorphologiques, nous ont également permis de mettre en évidence un certain nombre de marqueurs de dégradation. En effet, en microscopie photonique en lumière transmise, trois constituants organiques principaux ont été identifiés dans les parties les plus humifiées de nos différents profils de tourbe, à savoir les flocons de matière organique amorphe (MOA), les fragments de tissus de végétaux morphologiquement dégradés (Tdeg.), ainsi que le mucilage (Muc.). Ce dernier, rappelons-le, provient en grande partie des sécrétions microbiennes, mais aussi de la dégradation des tissus de végétaux. L'évolution avec la profondeur de la proportion relative de ces constituants organiques montre en effet qu'ils constituent à eux seuls environ 90% dans la tourbe profonde humifiée, contre seulement 10% dans la tourbe de surface. Nous avons pu également identifier des marqueurs de dégradation au niveau moléculaire, mais cette fois-ci en étudiant la fraction fine de la tourbe (< 200µm), connue comme constituée en majeure partie de produits de dégradation. Les plus fortes proportions de glucose hémicellulosique, de fucose et de ribose dans la fraction fine de la tourbe, en comparaison avec la tourbe brute, font de ces sucres de bons marqueurs microbiens. De plus, la mise en évidence de la dégradation préférentielle des sucres cellulosiques au profit des sucres hémicellulosiques, et notamment du glucose, fait du rapport cellulosiques/hémicellulosiques un bon indicateur de biodégradation de la matière organique.

3. Évolution de la matière organique au sein des profils de tourbe régénérée en comparaison avec les profils de référence

Les analyses micromorphologiques, géochimiques et moléculaires que nous avons réalisées sur les échantillons de tourbe de différents sites, nous ont permis de mettre en évidence, dans chacun des profils étudiés, une distinction nette entre la « jeune » tourbe

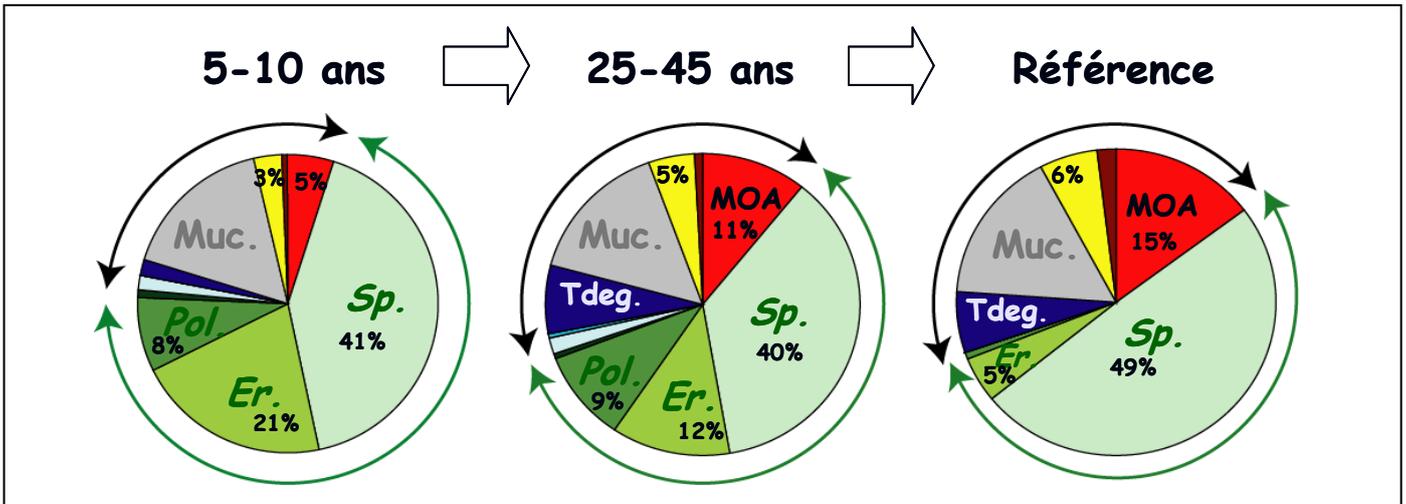


Figure 1 : Distribution des principaux constituants organiques observés en microscopie photonique (en % cumulés) dans la tourbe régénérée le long d'une chronoséquence de régénération.

Muc.: mucilage; Tdeg.: tissus morphologiquement dégradés; MOA: matière organique amorphe; Pol.: tissus préservés de Polytrics; Er.: tissus préservés d'*Eriophorum*; Sp.: tissus préservés de Sphaignes.

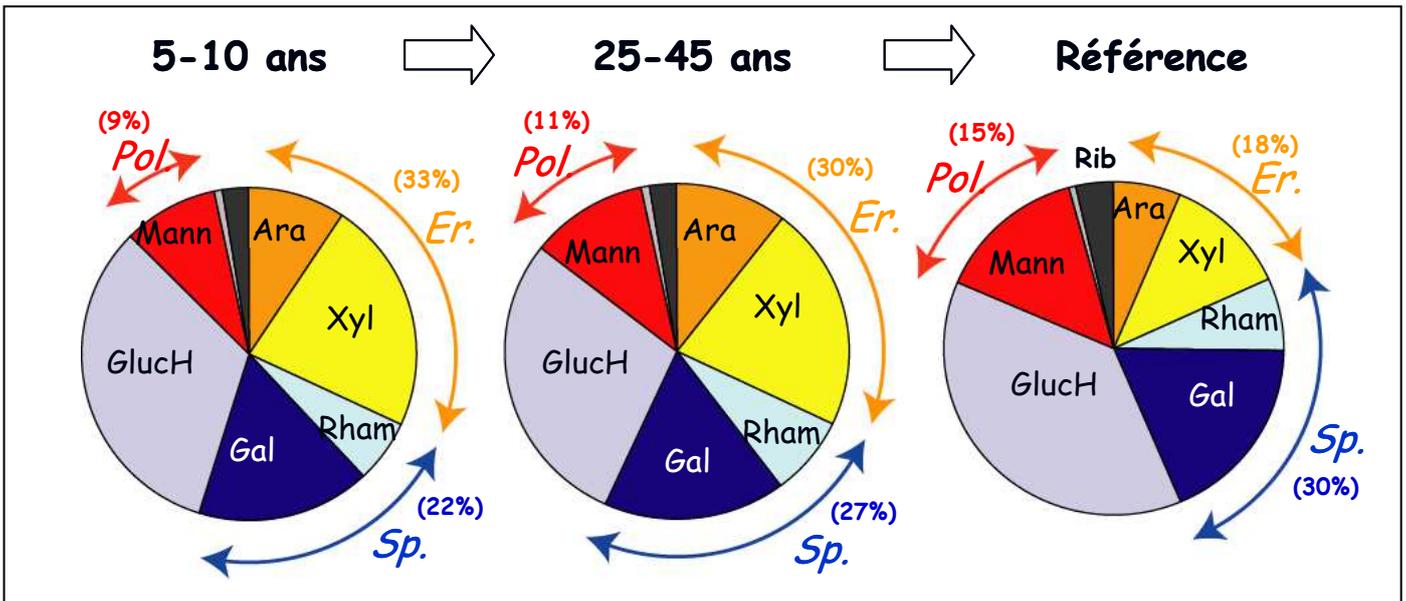


Figure 2 : Distribution des différents monosaccharides (en % pondéral) dans la tourbe régénérée le long d'une chronoséquence de régénération. Mann: mannose; GlucH: glucose hémicellulosique; Gal: galactose;

Rham: rhamnose; Xyl: xylose; Ara: arabinose. Pol.: sucres correspondant aux marqueurs des Polytrics; Er.: sucres correspondant aux marqueurs des *Eriophorum*; Sp.: sucres correspondant aux marqueurs des Sphaignes.

nouvellement formée et l'ancienne tourbe mise à nu lors de l'exploitation antérieure. La tourbe formée après régénération se caractérise notamment par des valeurs des paramètres caractéristiques assez proches de celles des sources végétales, à savoir de fortes valeurs de C/N et de sucres, ainsi que par la présence de proportions notables des tissus bien préservés des diverses sources végétales. En revanche, l'ancienne tourbe se caractérise par des valeurs de C/N et des concentrations en sucres plus faibles (et ne variant qu'assez peu), ainsi qu'une MO plus humifiée, principalement composée de flocons de MOA, de tissus de végétaux dégradés et de mucilage.

En l'absence d'indication plus précise (e.g. datation ^{14}C ou ^{210}Pb ...), la profondeur de la transition entre la tourbe ancienne et la nouvelle, permet d'apprécier le stade effectivement atteint par le processus de régénération, et d'estimer ainsi l'épaisseur de tourbe régénérée dans les divers sites étudiés. *In fine*, cela nous a permis d'établir un gradient de régénération, allant d'une absence de régénération (FBA), à la régénération la plus avancée (CHC), soit : FBA~FBB (0 cm) ~ FRA (0 cm) >> FRB (7/8 cm) > FRC (15/20 cm) > CHA~CHB (~ 20/25 cm de tourbe) > CHC (>45 cm).

4. Évolution de la matière organique au sein d'une chronoséquence de régénération

Au sein de la chronoséquence de régénération, allant des stades les plus précoces (i.e. 5-10 ans) aux stades les plus avancés (i.e. 25-45 ans), nous avons pu mettre en évidence une évolution de la composition de la MO comparable à celle observée avec la profondeur croissante, dans les profils de référence (CHD et FRD). Cette évolution s'exprime notamment par une augmentation de la fraction amorphe de la tourbe avec l'âge de régénération (figure 1). En effet, cette fraction ne représente que 5% de la composition de la tourbe dans les stades précoces de régénération, et peut atteindre jusqu'à 11% dans les stades les plus avancés (figure 1). A cela, s'ajoute une légère augmentation des microorganismes (en jaune sur la figure) ainsi que de leurs sécrétions (i.e. le mucilage). En contre partie, nous avons observé le long de cette chronoséquence, une diminution des proportions des fragments de végétaux préservés de Polytrics et de Cypéracées (figure 1), au profil d'une augmentation de ceux des sphaignes. Ces observations nous ont ainsi permis de mettre en évidence une homogénéité croissante de la tourbe (figure 1), constituée essentiellement de tissus de sphaignes morphologiquement bien préservés, pouvant atteindre jusqu'à 50% de la composition de la

tourbe dans les situations de référence. A cela s'ajoute une évolution des marqueurs moléculaires qui se traduit par la dominance des marqueurs de mousses (notamment le mannose et le galactose ; figure 2) au dépens de ceux des Cypéracées (notamment le xylose ; figure 2). La dominance du glucose hémicellulosique ainsi que l'augmentation du ribose, confirment également nos observations microscopiques quant à l'augmentation de la fraction amorphe de la tourbe le long de cette chronoséquence (figure 2).

5. Confrontation générale des données majeures

Suite à la caractérisation micromorphologique, géochimique et moléculaire de la matière organique de la tourbe, au sein de nos différents sites d'étude, nous avons réalisé un traitement statistique de l'ensemble des résultats obtenus, dans le but : (1) de vérifier nos conclusions majeures énoncées ci-dessus, et surtout (2) de tenter de « visualiser » d'une manière plus synthétique les tendances évolutives majeures que ces données sont susceptibles de révéler sur les processus de régénération. La méthode utilisée pour la réalisation de ce traitement statistique est une analyse en composantes principales (ACP).

Un des premiers résultats que fournit l'analyse en composantes principales est un tableau de coefficients de corrélations binaires, des diverses variables considérées (tableau 1, établi grâce au test de Spearman). D'une manière générale, on remarque que les valeurs maximales (et minimales) des coefficients de corrélation reportées dans ce tableau, sont de l'ordre de 0,60 (soit -0,60 pour les minima). Ce seuil de valeur souligne l'existence de corrélations sinon très bonnes, mais au moins significatives entre plusieurs des couples de variables considérées (tableau 1). Ainsi, on peut immédiatement souligner la bonne corrélation entre les proportions de mucilage et le pourcentage de carbone organique total ($r = 0,61$; $p < 0,001$). Inversement, cette dernière variable apparaît anticorrélée avec les proportions de débris de végétaux bien préservés ($r = -0,51$; $p < 0,001$) ; ces derniers se trouvant eux-mêmes assez fortement anticorrélés avec les proportions de mucilage ($r = -0,47$; $p < 0,001$). Par ailleurs, on peut aussi noter la corrélation des teneurs en sucres hémicellulosiques totaux avec les débris de végétaux bien préservés ($r = 0,59$; $p < 0,001$), et d'autre part, les anticorrélations de ce paramètre, d'abord avec le carbone ($r = -0,51$; $p < 0,001$), puis avec la proportion de fraction fine de la tourbe ($r = -0,46$; $p < 0,001$). En fait, la concentration de sucres celluloseux totaux ne se trouve notablement corrélée qu'avec les

	PresTpc	DegTpc	AOMpc	Mucpc	%Finpc	TotHempm	TotCellpm	HGlucpc	Cpc
DegTpc	- 0,0830 (88) 0,4388								
AOMpc	- 0,3959 (88) 0,0002	0,1505 (88) 0,1605							
Mucpc	- 0,4737 (88) 0,0000	- 0,4225 (88) 0,0001	- 0,2273 (88) 0,0340						
%Finpc	- 0,2180 (88) 0,0420	- 0,1323 (88) 0,2171	0,1597 (88) 0,1364	0,3438 (88) 0,0013					
TotHempm	0,5946 (88) 0,0000	- 0,0210 (88) 0,8449	- 0,2631 (88) 0,0141	- 0,4227 (88) 0,0001	- 0,4554 (88) 0,0000				
TotCellpm	0,3774 (88) 0,0004	- 0,2106 (88) 0,0495	- 0,2975 (88) 0,0055	- 0,1076 (88) 0,3155	- 0,2040 (88) 0,0571	0,5713 (88) 0,0000			
HGlucpc	0,0743 (88) 0,4884	0,2725 (88) 0,0110	- 0,2618 (88) 0,0146	- 0,0431 (88) 0,6879	- 0,0041 (88) 0,9698	0,3133 (88) 0,0035	- 0,1019 (88) 0,3417		
Cpc	- 0,5137 (88) 0,0000	- 0,0430 (88) 0,6882	- 0,0300 (88) 0,7797	0,6064 (88) 0,0000	0,3918 (88) 0,0003	- 0,5113 (88) 0,0000	- 0,2406 (88) 0,0248	0,0694 (88) 0,5175	
Npc	- 0,1122 (88) 0,2955	0,3391 (88) 0,0016	0,2365 (88) 0,0274	- 0,1768 (88) 0,0991	- 0,0066 (88) 0,9508	- 0,1849 (88) 0,0846	- 0,5827 (88) 0,0000	0,1524 (88) 0,1553	- 0,1878 (88) 0,0799

Tableau 1 : Matrice de corrélation de l'ensemble des variables étudiées (Sperman Rank Correlations) ; avec de haut en bas : les coefficients de corrélation ; (sample size) ; P-value.

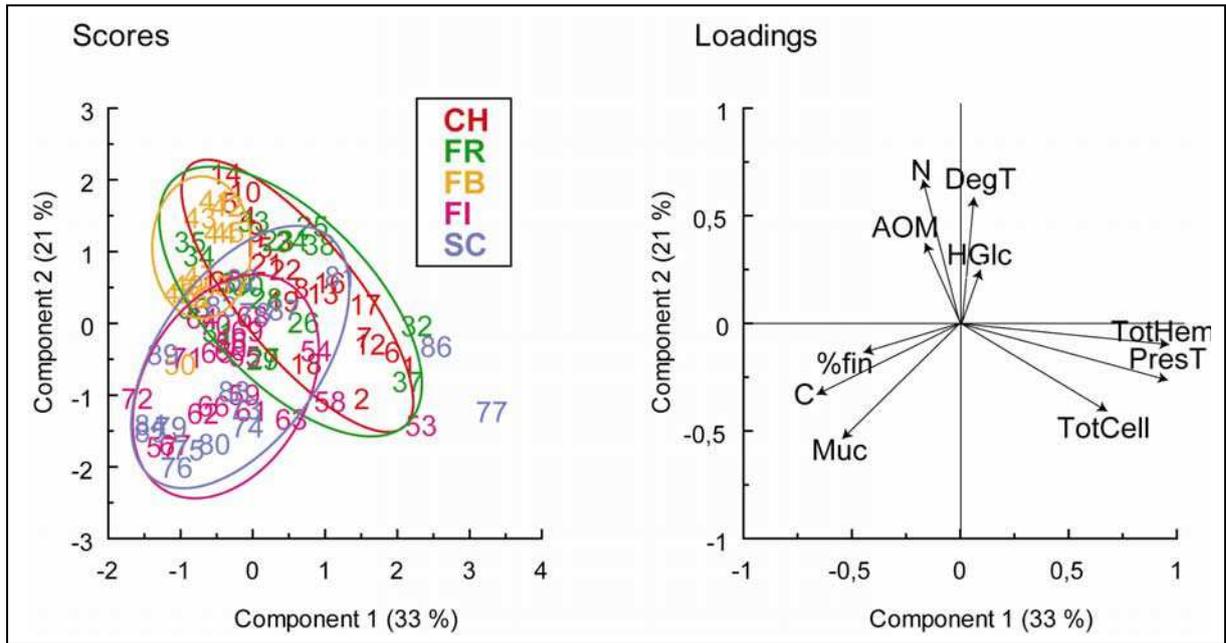
sucres hémicellulosiques totaux ($r = 0,57$; $p < 0,001$) et les débris de végétaux bien préservés ($r = 0,38$; $p < 0,001$), et anticorrélée qu'avec l'azote total ($r = - 0,58$; $p < 0,001$).

Les résultats majeurs de l'ACP sont présentés dans le diagramme de la figure 3-A où les axes factoriels F1 et F2 expriment respectivement 33 % et 21 % de la variance. Les autres axes factoriels qui ne représentent qu'une faible proportion de la variance (14 % pour F3 et 10 % pour F4) n'ont pas été considérés. Les échantillons pris en compte pour cette analyse sont ceux de l'ensemble des sites d'étude du programme européen RECIPE, à savoir, bien évidemment les tourbières jurassiennes (FR et CH) ainsi que celle de Baupte (FB) sur lesquelles portaient notre travail (cf. supra), mais aussi une tourbière de Finlande (FI) et une d'Ecosse (SC) étudiées par ailleurs dans le cadre de ce programme. Ces deux derniers sites ont été pris en compte ici, afin d'obtenir une meilleure représentativité de l'ensemble des tourbières européennes, notamment, par rapport à un gradient Nord-Sud.

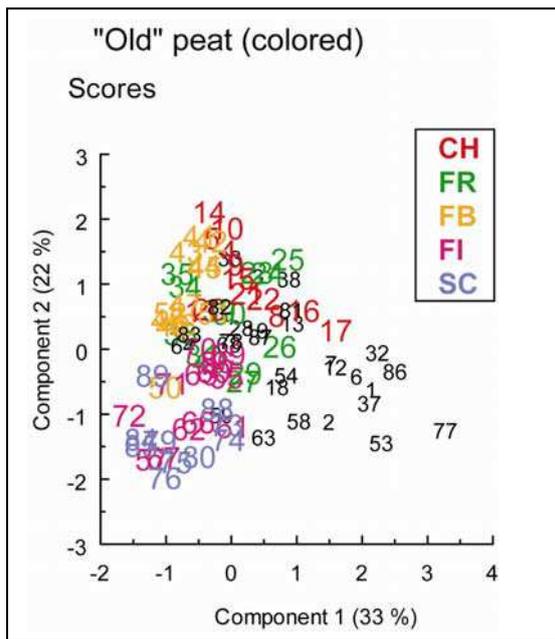
Le report de l'ensemble des points de données dans le diagramme F1/F2 met en évidence un excellent recouvrement des nuages de répartition des points représentatifs des tourbières jurassiennes d'une part, de ceux de la Finlande et de l'Ecosse d'autre part (Fig. 3-A). Les points de données représentatifs de la tourbière de Baupte, sont rassemblées dans une petite partie du domaine couvert par les données des tourbières jurassiennes. Les deux ellipses de répartition des points qui semblent donc se différencier, mettent en évidence une relative opposition entre les tourbières septentrionales (FI et SC) et les tourbières méridionales (FR, CH et FB). Les tourbières de ces deux grandes zones semblent donc obéir à des dynamiques différentes.

Dans ce même diagramme F1/F2, si l'on s'intéresse aux différentes distributions des variables dans le plan, nous pouvons voir que les tourbières jurassiennes semblent être influencées par la présence des tissus de végétaux préservés et des teneurs en sucres totaux (notamment des cellulosiques) d'une part, et d'autre part, par des variables opposées telles que l'azote, les tissus dégradés, le glucose H et les flocons de MOA, indicateurs d'une tourbe plus évoluées (Fig. 3-A). Ceci s'accorde aussi bien avec la localisation des points représentatifs de la tourbière de Baupte dans ce domaine. En ce qui concerne les tourbières septentrionales, les facteurs majeurs, qui semblent expliquer leur distribution, sont les teneurs en carbone, les proportions de mucilage, et le pourcentage de fraction fine de la tourbe. Globalement ces observations nous amènent à nous interroger sur les chemins d'évolution de la tourbification, qui semblent se traduire par, soit vers une amorphisation de la tourbe pour les tourbières méridionales, soit plutôt par un fractionnement de la tourbe, accompagné

-A-



-B-



-C-

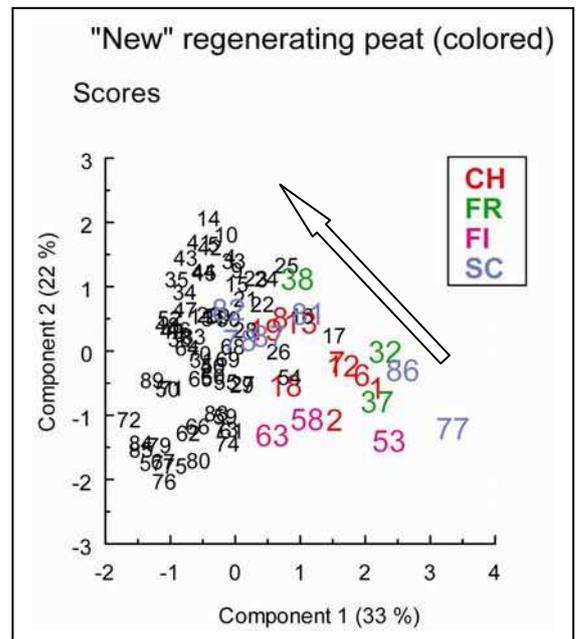


Figure 3 : plan 1x2 de l'Analyse en composantes principales (ACP) de la matière organique à partir d'échantillons de tourbe prélevés à différents stade de régénération

d'une forte proportion de mucilage pour les tourbières septentrionales. Si l'on se limite à représenter uniquement les échantillons de tourbe évoluée (i.e. ceux hors de la zone de régénération) (Fig. 3-B), la discrimination entre les différents processus d'évolution s'observe encore mieux, avec les points représentatifs des tourbières méridionales qui se regroupent dans la partie supérieure du diagramme, et ceux des tourbières septentrionales, dans la partie inférieure. Ensuite, afin de tenter de mieux appréhender l'évolution de la tourbification, nous n'avons considéré que les échantillons provenant des zones en régénération (Fig. 3-C). Globalement, ces points se regroupent dans le cadran bas droit du diagramme, ainsi que dans son centre. Les échantillons les plus à droite dans le diagramme (par exemple, n° 77, 53, 37...) correspondent à des échantillons de tourbe « jeune » (i.e. ~ 5 ans de régénération), et ceux les plus au centre, à des échantillons de tourbe plus « âgée » (i.e. ~ 25/50 ans, suivant le pays considéré); le sens de la flèche dessinée dans le diagramme indique l'âge de régénération croissant. A travers ces observations, nous pouvons noter une évolution différente de la régénération en fonction des sites. En effet, l'évolution de la régénération des tourbières jurassiennes se visualise parallèlement à la flèche, tandis que celle de la tourbière de Finlande s'observe plutôt de manière oblique à la flèche.

L'ensemble de ces observations peuvent être interprétées au sein d'un schéma caractérisant l'évolution de la matière organique de la tourbe durant la régénération (Fig. 4). A travers ce schéma, au moins deux modèles d'évolution de la matière organique semblent se différencier suivant la latitude, le premier, caractérisant la trajectoire des tourbières du Nord de l'Europe, se marque plutôt par un fractionnement de la matière organique, tandis que le deuxième, caractérisant plutôt les tourbières du Sud de l'Europe, s'illustre par une amorphisation de la matière organique. Nous pouvons aussi différencier les tourbières « continentales » (i.e. le Russey, la Chaux d'Abel et la Finlande), illustrant ces deux modèles extrêmes, des tourbières plus « atlantiques » (i.e. Baupte et l'Ecosse), présentant une évolution de la MO plutôt intermédiaire à ces deux modèles. Outre cette influence de la localisation des tourbières, (i.e. climatique et latitudinale), qui peut expliquer, entre-autres, l'évolution de la MO pendant la régénération, une autre influence cette fois-ci intrinsèque aux tourbières peut également être prise en compte, à savoir la source végétale. Il s'avère que dans notre cas d'étude, la tourbière de Finlande a été recolonisée par une majorité de Carex, contrairement aux mousses pour les autres sites jurassiens et écossais. Comme nous l'avons déjà souligné précédemment (Chapitre V-2.1), la dégradabilité des Carex est beaucoup plus importante que celle des sphaignes, ce qui pourrait expliquer l'état plus fractionné de la MO

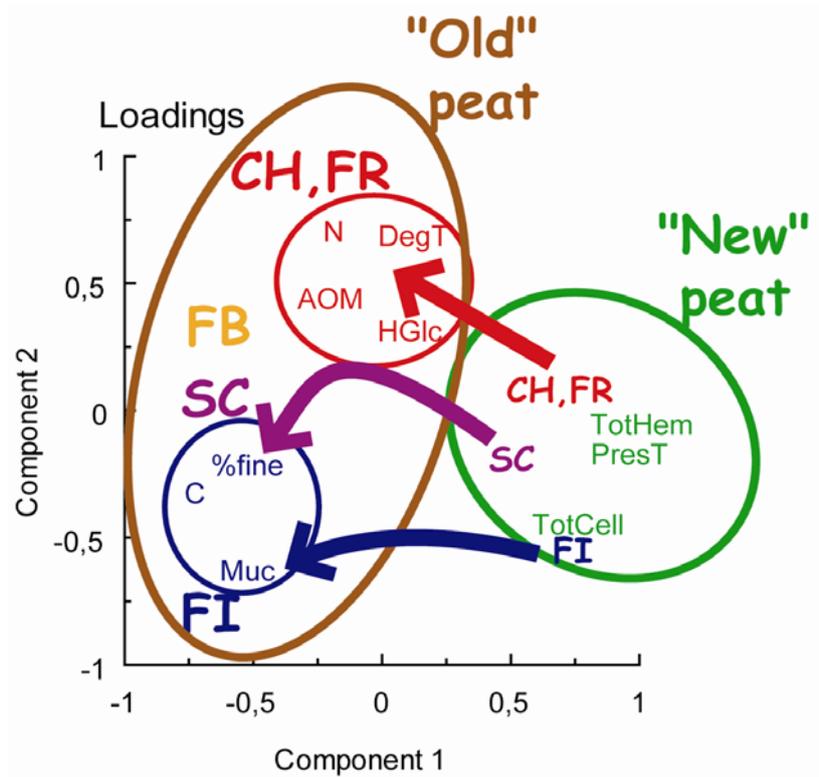


Figure 4 : Modèle schématique de l'évolution de la matière organique au cours de la régénération

dans le site finlandais. En Écosse, l'ancienne tourbe, recolonisée ou non, présente des caractéristiques proches de celle de la Finlande (i.e. fortes teneurs en C, fortes proportions de mucilage et de fraction fine). Ces propriétés indiquent probablement un âge plus avancé de la tourbe écossaise par rapport à celle des sites jurassiens, et/ou un mode d'exploitation de la tourbe similaire à celui de la Finlande, notamment une extraction sur de plus grandes surfaces favorisant ainsi l'exposition et donc une dégradation plus poussée de la matière organique.

6. Perspectives

Afin de mieux apprécier les différents facteurs environnementaux clés qui interviennent lors des processus de régénération des tourbières, nous avons voulu, au terme de ce travail, mettre en relation nos principaux résultats avec des résultats, tout à fait indépendants, que sont ceux concernant la biomasse et l'activité microbienne obtenus par le laboratoire d'ECOBIO (IFR-CAREN, 90 de l'Université de Rennes 1). A cette fin, nous avons établi des corrélations afin d'identifier plus précisément les principaux indicateurs permettant, aux tourbières en cours de régénération, de garantir à long terme, un mode de fonctionnement « puits » pour le carbone.

Pour cela, nous avons réalisé des analyses statistiques à ordination sous contraintes, appelée aussi « analyses de co-inertie », de façon à estimer si la composition intrinsèque de la tourbe pouvait expliquer des variations, au cours du temps, de paramètres biologiques telles que la biomasse et l'activité microbienne.. Pour cela, la biomasse microbienne de l'ensemble des échantillons a été déterminée par la méthode de fumigation-extraction modifiée pour la tourbe (Francez et al., 2000 ; Anderson et al., 2006). En ce qui concerne l'activité microbienne, elle a été déterminée, au laboratoire, par incubation des échantillons de tourbe en condition contrôlées, à l'abri de la lumière, en milieu aérobie (sous O₂) et en milieu anaérobie (sous N₂) par la méthode SIR (substrate induced respiration) selon le protocole d'Anderson et Domsch (1978) modifié.

Ces analyses statistiques sont en cours, mais d'une manière générale, les variables biologiques telles que l'activité anaérobie (i.e. µg de CO₂ dégagé/g de tourbe sèche/heure sous N₂) et la biomasse microbienne (i.e. C et N microbien) apparaissent corrélées avec les variables géochimiques telles que les teneurs en sucres hémicellulosiques, le galactose et les tissus de végétaux préservés. Elles apparaissent aussi anticorrélées avec le carbone organique total. A l'inverse, ce dernier se trouve très bien corrélé avec l'activité aérobie (i.e. µg de CO₂ dégagé/g de tourbe sèche/heure) et le turnover microbien (i.e. flux de CO₂/stock en C

microbien). Il convient aussi de rappeler que nous avons identifié le galactose comme un marqueur spécifique des sphaignes, végétaux qui, selon l'espèce considérée, sont relativement riches en sucres hémicellulosiques. Donc, aux regards de ces premières corrélations, nous pouvons émettre l'hypothèse que la biomasse microbienne pourrait être associée aux tissus de sphaignes préservés. Cette hypothèse se trouve confirmée par une autre étude, réalisée également sur la tourbière de la Chaux d'Abel, associant cette fois-ci des données sur la biomasse bactérienne, les thécamébiens et les propriétés géochimiques de la tourbe (Laggoun-Défarge et al., 2007). Ces résultats montrent que la biomasse bactérienne semble bien associée aux sphaignes, et que tout comme celle des thécamébiens, elle s'avère être plus importante dans les stades précoces de régénération que dans les stades avancés. En revanche, concernant la diversité des thécamébiens, celle-ci apparaît plus faible dans les stades précoces de régénération et plus forte dans les stades avancés.

Ainsi, d'une manière globale, il s'avère que la composition intrinsèque de la tourbe joue un rôle dans les variations biologiques telles que la biomasse et la diversité microbienne au cours du temps. Ces approches restent cependant à approfondir si l'on veut caractériser plus précisément les principaux indicateurs permettant, aux tourbières en cours de régénération, de garantir une séquestration du carbone à long terme. Elles devraient donc donner cours à de nombreux développements dans les années à venir.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andersen, J.P.E., Domsch, K.H., (1978). A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soils Biology & Biochemistry*, 10: 215-221.
- Andersen, R., Francez, A.J., Rochefort, L., (2006). The physicochemical and microbiological status of a restored bog in Quebec: Identification of relevant criteria to monitor success. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(6): 1375-1387.
- Asplund, D., (1996). Energy use of peat. In: Lappalainen E. (Ed.) *Global peat resources*. International Peat Society, Jyskä, pp.319-325.
- Avsejs, L.A., Nott, C.J., Xie, S., Maddy, D., Chambers, F.M., Evershed, R.P., (2002). 5-n-Alkylresorcinols as biomarkers of sedges in an ombrotrophic peat section. *Organic Geochemistry*, 33: 861-867.
- Barthélemy, F., (1999). Ressources naturelles et écosystèmes fragiles de zones humides. Dans *Géochronique, La tourbe*. Société Géologique de France (Ed.), n° 71: 10-11.
- Blant, M., (2001). *Le Jura. Les paysages, la vie sauvage, les terroirs*. Delachaux et Niestlé SA (Ed.), Lausanne (Switzerland). Paris (2001). ISBN : 2.603.01218.5. 351p.
- Boelter, D.H., (1969). Physical properties of peats as related to degree of decomposition. *Soil Science Society of America Proceedings*, 33: 606-609.
- Borren, W., Bleuten, W., Lapshina, E.D.U., (2004). Holocene peat and carbon accumulation rates in the southern taiga of western Siberia. *Quaternary Research*, 61(1): 42-51.
- Bortoluzzi, E., Epron, D., Siegenthaler, A., Gilbert, D., Buttler, A., (in press). The carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of regeneration. *New Phytologist*.
- Boudreau, S., Rochefort, L., (1999). Etablissement de Sphaignes réintroduites sous diverses communautés végétales recolonisant les tourbières après l'exploitation. *Ecologie*, 30 (1) : 53-62.
- Bourdon S., (1999). Approche micromorphologiques et moléculaires de la diagenèse précoce de la matière organique dans une tourbe à Cypéracées en milieu tropical (Tritrivakely, Madagascar). Implication paléoenvironnementales. Thèse de doctorat de l'Université d'Orléans. Département Sciences de l'Univers, pp. 178.
- Bourdon, S., Laggoun-Défarge, F., Disnar, J.R., Maman, O., Guillet, B., Derenne, S., Largeau, C., (2000). Organic matter sources and early diagenetic degradation in a tropical peaty marsh (Tritrivakely, Madagascar). Implications for environmental reconstruction during the Sub-Atlantic. *Organic Geochemistry* 31: 421-438.

- Bournérias, M., Sajaloli, B., (1994). Les marais continentaux. Compte Rendu du colloque de St Cloux 1993. Bulletin de l'Association de Géographes Français, n° spécial 94-3, pp. 154.
- Bradbury, I.K., Grace, J., (1983). Primary production in wetlands. In: Ecosystems of the world - 4A. Mires: swamp, bog, fen and moor. Regional studies. Gore A.J.P.Ed. Elsevier. p. 285-310.
- Bragg, O.M., (2002). Hydrology of peat-forming wetlands in Scotland. The Science of the Total Environment, (294) : 111-129.
- Buttler, A., Warner, B., Grosvernier, P., Matthey, Y., (1996). Vertical patterns of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) and peat-forming vegetation on cutover bogs in the Jura, Switzerland. New Phytologist, (134): 371-382.
- 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.
- Buttler, A., Grosvernier, P., Matthey, Y., (1998b). A new sampler for extracting undisturbed surface peat cores for growth pot experiments. New Phytologist, (140): 355-360.
- Campeau, S., Rochefort, L., (1996). *Sphagnum* regeneration on bare peat surfaces: field and greenhouse experiments. Journal of Applied Ecology, (33): 599-608.
- Chapman, S., (2003a). Rapport interne RECIPE: 1st Periodic report, 1 Feb 2003- 31 Jan 2004. 36p.
- Chapman, S., Buttler, A., Francez, A.J., Laggoun-Défarge, F., Vasander, H., Schloter, M., Combe, J., Grosvernier, P., Harms, H., Epron, D., Gilbert, D., Mitchell, E., (2003). Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance: a conflict between economy and ecology. Front Ecol Environ, 1(10): 525-532.
- Chagué-Goff, C., Fyfe, W.S., (1996). Geochemical and petrographical characteristics of a domed bog, Nova Scotia: a modern analogue for temperate coal deposits. Organic Geochemistry, Vol. 24, (2): 141-158.
- Charman, D., (2002). Peatlands and environmental change. John Wiley and Sons (Ed.), Chichester, 301pp. ISBN: 0 471 969907.
- Chenu, C., Tessier, D., (1995). Low temperature scanning electron microscopy of clay and organic constituents and their relevance to soil microstructures. Scanning Microscopy, 9 (4), 989-1010.

- Christensen, T.R., Panikov, N., Mastepanov, M., Joabsson, A., Stewart, A., Oquist, M., (2003). Biotic controls on CO₂ and CH₄ exchange in wetlands - a closed environment study. *Biogeochemistry*, (64) : 337-354.
- Clément, B., (1984). Les conditions de vie dans les tourbières. Dans : *Tourbières et bas marais*. Penn ar Bed (Ed.), Bretagne vivante. Revue sous coordination de Garnier M., n°117, pp. 100.
- Clément B., Danais M., (2001). *Rehabilitation de la tourbière de Baupte*. Programme National de Recherche "Recréer la nature", Rapport final de synthèse, 68p.
- Clymo, R.S., Hayward, P.M., (1982). The ecology of *Sphagnum*. In: Smith A.J.E (Ed.), *Bryophyte Ecology*, Chapman and Hall, pp. 229-289.
- Clymo, R.S., (1983). Peat. In: Gore, A.J.P. (Ed.). *Ecosystems of the world*, 4A. Mires: swamp, bog, fen and moor, General Studies, Elsevier, Amsterdam, p. 159-224.
- Clymo, R.S., (1984). The limits to peat bog growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. London B, (303): 605-654.
- Cocozza, C., D'Orazio, V., Miano, T.M., Shotyk, W., (2003). Characterization of solid and aqueous phases of a peat bog profile using molecular fluorescence spectroscopy, ESR and FT-IR, and comparison with physical properties. *Organic Geochemistry*, (34): 49-60.
- Comont, L., Laggoun-Défarge, F., 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).
- Coulson, J.C., Butterfield, J., (1978). An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. *Journal of Ecology*, (66): 631-650.
- Decho, A.W., (1990). Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. *Annual Review of Oceanography and Marine Biology* (28): 73-153.
- Défarge, C., Trichet, J., Jaunet, A.M., Robert, M., Tribble, J., Sansone, F.J., (1996). Texture of microbial sediments revealed by cryo-scanning electron microscopy. *Journal of Sedimentary Research* (66): 935-947.
- Défarge, C., (1997). Apports du cryo-microscope électronique à balayage et du microscope électronique à balayage haute résolution à l'étude des matières organiques et des relations organo-minérales naturelles. Exemple des sédiments microbiens actuels. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. Ila*, (324) : 553-561.

- Défarage, C., Malam Issa, O., Trichet, J., (1999). Apports du cryo-microscope électronique à balayage à émission de champ à l'étude des matières organiques et des relations organo-minérales naturelles. Application aux croûtes microbiotiques des sols. C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre et des planètes, (328): 591-597.
- Dupieux, N., (1998). La gestion conservatoire des tourbières de France : premiers éléments scientifiques et technique. Espaces Naturels de France, programme Life Tourbière de France, pp. 244.
- Ficken, K.J., Barber, K.E., Eglinton, G., (1998). Lipid biomarker, $\delta^{13}\text{C}$ and plant macrofossil stratigraphy of a Scottish montane peat bog over the last two millennia. *Organic Geochemistry*, 28(3/4): 217-237.
- Francez, A.J., (1991). Production primaire et accumulation de matière organique dans les tourbières à Sphaignes des Monts du Forez (Puy-de-Dôme). Influence des activités humaines sur leur fonctionnement et leur évolution, Thèse de doctorat de l'Université Paris VI, pp. 320.
- Francez, A.J., (1992). Croissance et production primaire des sphaignes dans une tourbière des Monts du Forez (Puy-de-Dôme, France). *Vie milieu*, (42): 21-34.
- Francez, A.J., Vasander, H., (1995). Peat accumulation and peat decomposition after human disturbance in French and Finnish mires. *Acta Oecologica*, 16 (5), pp. 11.
- 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., 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). *Eur. J. Soil Bio*, (36): 161-168.
- Freeman C, Fenner N, Ostle NJ, Kang H, Dowrick DJ, Reynolds B, Lock MA, Sleep D, Hughes S and Hudson J. (2004) Dissolved organic carbon export from peatlands under elevated carbon dioxide levels *Nature* 430, 195 - 198.
- Gilbert, D., Amblard, C., Bourdier, G., Francez, A.-J., (1998). The microbial loop at the surface of a Peatland: structure, function and impact of nutrient input. *Microbial ecology*, (35), 83-93.
- Gilbert, D., Francez, A.-J., Amblard, C., Bourdier, G., (1999). The microbial communities at the surface of the shagnum peatlands: good indicators of human disturbances? *Ecologie*, 30 (1), 45-52.

- Girard, M., (2000). La régénération naturelle d'écosystèmes fortement perturbés: le cas d'une tourbière exploitée du Bas-Saint-Laurent (Québec). Mémoire, Département de Géographie, Université de Laval. pp.68.
- Glatzel, S., Kalbitz, K., Dalva, M., Moore, T., (2003). Dissolved organic matter properties and their relationship to carbon dioxide efflux from restored peat bogs. *Geoderma*, (113): 397-411.
- Gobat, J.M., Grosvernier, P., Matthey, Y., Buttler, A., (1991). Un triangle granulométrique pour les tourbes: analyse semi-automatique et représentation graphique. *Science du Sol* 29, 23-35.
- Gobat, J.M., Aragno, M., Matthey, W., (1998). Le sol vivant. Bases de pédologie et de biologie des sols. Presses Polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, Suisse, ISBN: 2-88074-367-2.
- Gorham, E., (1991). Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warning. *Ecol.Appl.*, (1): 182-195.
- Gottlich, K.H., Richard, K.H., Kuntz, H., Eggelsmann, R., Gunther, J., Eichelsdorfer, D., Briemle, G., (1993). Mire Utilization. In: Heathwaite, A.L. and Gottlich, Kh. (Eds.), *Mires: Processes, Exploitation and Conservation*, John Wiley and Sons, Chichester, pp. 417-484.
- Grosvernier, P., Matthey, Y., 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., Fojt, W.J., Robertson, A. (Eds.). *Restoration of temperate Wetlands*, John Wiley & Sons, Chichester, pp. 436-450.
- Grosvernier, P., Matthey, Y., Buttler, A., (1997a). Growth potential of tree *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.
- Grosvernier, P., Buttler, A., Gobat, J.M., Matthey, Y., (1997b). Régénération ou réimplantation des sphaignes dans les hauts marais jurassiens suisses. Actes du 150^e anniversaire de la Société Jurassienne d'Emulation, pp. 155-170.
- Grosvernier, P., (2005). Restaurer après drainage et exploitation, ce qui est possible. *Espaces Naturels*, n° 11: Tourbières, le point pour leur gestion, 10-11.
- Grünig, A., Vetterli, L., Wildi, O., (1986). Les hauts-marais et marais de transition de Suisse. *Inst. Féd. Rech. Forest. Birmensdorf* (281): 58p.

- Hayward, P.M., Clymo, R.S., (1982). Profiles of water content and pore size in *Sphagnum* and peat, and their relation to peat bog ecology. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, (215): 299-325.
- Heathwaite, A.L., Göttlich, K.H., Burmeister, E.G., Kaule, G., Grospietch, T., (1993). Mires: definitions and form. In: Heathwaite, A.L., Göttlich, K.-H. (Eds). *Mire, Process, Exploitation and Conservation*, Wiley, pp.1-75.
- Hedges, J.I., Cowie, G.L., Ertel, J.R., Barbour, R.J., Hatcher, P.G., (1985). Degradation of carbohydrates and lignins in buried woods. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, (49): 701-711.
- Hedges, J.I., Blanchette, R.A., Weliky, K., Devol, A.H., (1988). Effect of fungal degradation on the CuO oxidation products of lignin: A controlled laboratory study. *Geochimica et Cosmochimica Acta* (49), 701-711.
- Hervio, J.M., édit., (2001). *Comptes-rendus du 4^{ème} Forum des Gestionnaires consacré aux tourbières*. Paris, 1998. ENF-Orléans, à paraître.
- Hogg, P., Squires, P., Fitter, A.H., (1995). Acidification, nitrogen deposition and rapid vegetational change in a small valley mire in Yorkshire. *Biological Conservation*, Vol. 71, (2), 143-153.
- Ingram, H.A.P., (1982). Size and shape in raised mire ecosystems: a geophysical model. *Nature*, (297), 67-158.
- Ivanov, K.E., (1981). *Water Movement in Mirelands (Vodoobmen v bolotnykh landshaftakh)*. Trans. by Arthur Thomson and H.A.P. Ingram, Academic Press, London.
- Johnson, L.C., Damman, A.W.H., Malmer, N., (1990). *Sphagnum* macrostructure as an indicator of decay and compaction in peat cores from an ombrotrophic south Swedish peat-bog. *Journal of Ecology*, (78): 633-647.
- Johnson, L.C., Damman, A.W.H., (1991). Species controlled *Sphagnum* decay on a south Swedish raised bog. *Oikos*, (61): 234-242.
- Joosten, J.H.J., (1995). Time to regenerate: Long-term perspectives of raised bog regeneration with special emphasis on paleoecological studies. In: Wheeler, B.D. Shaw, S.C. Fojt, W. and Robertson R.A. (Eds.), *Restoration of Temperate Wetlands*, John Wiley & Sons, Chichester, pp. 379-404.
- Joosten, H., Clarke, D., (2002). *Wise Use of Mires and Peatlands*. International Mires Conservation Group & International Peat Society, Totnes.

- Julve, P., (1996). Les Tourbières de France: écologie et valeur patrimoniale. La végétation des tourbières de France. Cahiers Specificiques et Techniques "Tourbières de France", ENF-Orléans, (1), pp. 26.
- Kennedy, G.W., Price, J.S., (2005). A conceptual model of volume-change controls on the hydrology of cutover peats. *Journal of Hydrology*, 302 (1-4): 13-27.
- Kilbertus, G., (1970). Décomposition des végétaux. I. Observation de la surface des feuilles de *Brachypodium pinnatum* P.B. au microscope électronique à balayage. *Bull. Ecol. Nat. Sup. Agron. Nancy.*, (12): 59-61.
- Kilbertus, G., Reisinger, O., Delon, R., (1972). Biodégradation et humification. II.- Activité de microbiocénoses dans les racines de Luzerne. Etude électronique. *Revue d'écologie et de biologie du sol*. Vol 11, (1), 27-46.
- Kobak, K.I., Kondrasheva, N.Y., Turchinovich, I.E, (1998). Changes in carbon pools of peatland and forests in northwestern Russia during the Holocene. *Global and Planetary Change*, (16-17): 75-84.
- Korhonen, R., (1999). Historical review of the utilization of peatlands in Finland. In: Harri Vasander (Ed.), *Peatlands and peat in Finnish national economy*, Finnish Peatland Society, Helsinki, pp. 119-122. ISBN 952-90-7971-0.
- Kuder, T., Krüge, A., (1998). Preservation of biomolecules in sub-fossil plants from raised peat bogs - a potential paleoenvironmental proxy. *Organic Geochemistry*, (29): 1355-1368.
- Küster, E., (1993). The microbiology of peat. In : Heathwaite A.L., Göttlich K. (Eds.), *Mires. Process, Exploitation and Conservation*, Wiley, pp. 311-324.
- Lacroix, P., Moncorge, S., Cottet, M., (1999). Tourbière "Sur les Seignes" (Frambouhans, les Ecorces-25). *Rapport de l'Espace Naturel Comtois, Doubs Nature Environnement*, 37p.
- Laggoun-Défarge, F., Bourdon, S., Chenu, C., Défarge, C., Disnar, J.R., (1999a). Etude des transformations morphologiques précoces des tissus végétaux de tourbe. Apport du marquage histochimique en MET et du cryo-MEB haute résolution. In: Elsass F. and Jaunet A.-M. (Eds), *Structure et ultrastructure des sols et des organismes vivants*. INRA, Paris, pp. 169-182.
- Laggoun-Défarge, F., Mitchell, E., Gilbert, D., Disnar, J.R., Comont, L., Warner, B.G., Buttler, A., (2007). Assessing cutover peatland regeneration by combined analyses of organic matter properties, bacteria, and testate amoebae (Protista). *Soumis à Journal of Applied Ecology*.

- Lappalainen, E., (1996a). General review on world peatland and peat resources. In: Lappalainen, E. (Ed.), Global peat resources, UNESCO, International Peat Society, Geological Survey of Finland, pp. 53-56.
- Lappalainen, E., (1996b). Historical review of the utilization of peatlands in Finland. In: Harri Vasander (Ed.), Peatlands and peat in Finnish national economy, Finnish Peatland Society, Helsinki, pp. 60-63. ISBN 952-90-7971-0.
- Lavoie, C., Rochefort, L., (1996). The natural revegetation of harvested peatland in southern Québec: a spatial and dendroecological analysis. *Ecoscience*, (3): 101-111.
- Lavoie, C., Grosvernier, P., Girard, M., Marcoux, K., (2003). Spontaneous revegetation of mined peatlands: An useful restoration tool? *Wetlands Ecology and Management*, (11): 97-107.
- Lévesque, P.M.E., Dinel, H., Larouche, A., (1988). Guide illustré des macrofossiles végétaux des tourbières du Canada. Sabourin D (Ed.), Direction générale de la recherche Agriculture Canada, Ottawa, Canada. 65pp. ISBN : 0-660-92289-4.
- Leppard, G.G., Massalski, A., Lean, D.R.S., (1977). Electron-opaque microscopic fibrils in lakes: their demonstration, their biological derivation and their potential significance in the redistribution of cations. *Protoplasma* (92): 289-309.
- Maitre, C., (2003). Socio-economical Approach for French Peatlands. Annual report. University of France-Comte, Besancon, France.
- Malmer, N., Holm, E., (1984). Variation in the C/N quotient of peat in relation to decomposition rate and age determination with ²¹⁰Pb. *Oikos*, (43): 171-182.
- Manneville, O., Vergne, V., Villepoux, O., et le Groupe d'Etude des Tourbières, (1999). Le monde des tourbières et des marais, France, Suisse, Belgique et Luxembourg. Delachaux et Nestlé S.A.-Paris, Lausanne, pp. 320.
- Manneville, O., (2001). La diversité des tourbières en France et leur prise en compte dans les politiques de conservation. In: Outils pour la conservation de la biodiversité dans les domaines néomoraux et boréonémoraux européens. Nacorex (Ed.), pp.35-41.
- Marchand, C., Disnar, J.-R., Lallier-Vergès, E., Lottier, N., (2005). Early diagenesis of carbohydrates and lignin in mangrove sediments subject to variable redox conditions (French Guiana). *Geochemica et Cosmochimica Acta*, 69(1): 131-142.
- Marcoux, K., (2000). Les invasions de la linaigrette (*Eriophorum vaginatum* L.): Aide ou frein à la restauration des tourbières? Mémoire de maître en aménagement du territoire et développement régional, Université de Laval, pp. 70.

- Martin, C., (2001). Contribution à l'étude de la diagenèse précoce de la matière organique de la tourbière d'Espinasse (Massif central). Relation avec la nature des plantes et le degré d'humidité de la tourbe. Rapport de DEA "Géosystèmes" Université d'Orléans, 37p.
- Matthey, Y., (1996). Conditions écologiques de la régénération spontanée du *Sphagnion magellanicum* dans le Jura suisse. Thèse de Doctorat. Université de Neuchâtel, Suisse, pp. 334
- Matysiak, J.P., (1998). "Tourbières, plantes carnivores" dans La Garance Voyageuse, revue du monde végétale (Ed.). Printemps 1998, n°41, pp.20-23. ISSN: 0988-3444.
- McNeil, P., Waddington, J.M., (2003). Moisture controls on *Sphagnum* growth and CO₂ exchange on a cutover bog. *Journal of Applied Ecology*, (40): 354-367.
- Mégniën, C., (1999). Baupte : une tourbière française en exploitation. Extrait du numéro spécial : La tourbe. Géochronique. Société géologique de France et le BRGM (Ed.), Paris. n° 71, septembre 1999, 40p.
- Ménot, G., Burns, S., (2001). Carbon isotopes in ombrogenic peat bog plants as climatic indicators: calibration from an altitudinal transect in Switzerland. *Organic Geochemistry*, (32): 233-245.
- Meyers, P.A., Ishiwatari, R., (1993). Lacustrine organic geochemistry, an overview of indicators of organic matter and diagenesis in lake sediments. *Organic Geochemistry*, (20): 867-900.
- Mirande, R. (1920): C.R. Académie des Sciences, p.197, février 1920 (Cité par Langeron).
- Moers, M.E.C., Boon, J.J., De Leeuw, J.W., Baas, M., Schenck, P.A., (1989). Carbohydrate speciation and Py-MS mapping of peat samples from a subtropical open marsh environment. *Geochimica et Cosmochimica Acta* (53): 2011-2021.
- Moers, M.E.C., Baas, M., De Leeuw, J.W., Boon, J.J., Schenck, P.A., (1990). Occurrence and origin of carbohydrates in peat samples from a red mangrove environment as reflected by abundances of neutral monosaccharides. *Geochimica et Cosmochimica Acta* (54), 2463-2472.
- Mohr, E.C.J., van Bahren, F.A., (1959). Tropical soils. Van Hoeve, The Hague.
- Moore, T.R., (1989). Growth and net production of *Sphagnum* at five fen sites, subarctic eastern Canada. *Canadian Journal of Botanic*, (67): 1203-1207.
- Moore, T.R., Roulet, N.T., Waddington, J.M., (1998). Uncertainty in predicting the effect of climatic change on the carbon cycling of Canadian peatland. *Climatic Change*, (40): 229-245.

- Noël, H., 2001. Caractérisation et calibration des flux organiques sédimentaires dérivant du bassin versant et de la production aquatique (Annecy, Le Petit Lac). Rôles respectifs de l'Homme et du Climat sur l'évolution des flux organiques au cours des 6000 dernières années. Unpublished PhD thesis, University of Orleans, p. 279.
- Nott, C.J., Xie, S., Avsejs, L.-A., Maddy, D., Chambers, F.-M., Evershed, R.-P., (2000). n-Alkane distributions in ombrotrophic mires as indicators of vegetation change related to climatic variation. *Organic Geochemistry*, (31): 231-235.
- Nungesser, M.K., (2003). Modelling microtopography in boreal peatlands: hummocks and hollows. *Ecological Modelling*, (163): 175-207.
- Nyrönen, T., (1996). Peat production. In: Lappalainen E. (Ed.) *Global peat resources*. International Peat Society, Jyskä, pp.315-318.
- Ogier, S., Disnar, J-R., Albéric, P., Bourdier, G., (2001). Neutral carbohydrate geochemistry of particulate material (trap and core sediments) in an eutrophic lake (Aydat, France). *Organic Geochemistry*, 32, (1), 151-162.
- O'Neill, K.P., (2000). Role of bryophyte-dominated ecosystems in the global carbon budget. *Bryophyte Biology* (éd. A.J. Shaw & B. Goffinet), Cambridge University Press, Cambridge, pp.344-368.
- Paivanen, J., (1969). The bulk density of peat and its determination. *Silva Fenn*, (3): 11-12.
- Pancost, R.D., Baas, M., van Geel, B., Sinninghe Damste, J.S., (2002). Biomarkers as proxies for plant inputs to peats: an example from a sub-boreal ombrotrophic bog. *Organic Geochemistry*, 33(7): 675-690.
- Pancost, R.D., Boot, C.S., (2004). The palaeoclimatic utility of terrestrial biomarkers in marine sediments. *Marine Chemistry*, 92(1-4): 239-261.
- Paterson, D.M., (1995). Biogenic structure of early sediment fabric visualized by low-temperature scanning electron microscopy. *Journal of the Geological Society, London*, (152): 131-140.
- Payette, S., Rochefort, L., (2001). Introduction. *Ecologie des tourbières du Québec-Labrador* (éd. S. Payette & L. Rochefort), Presses de l'Université Laval, Québec, pp. 1-5.
- Peterson, K.M., Billings, W.D., Reynolds, D.N., (1984). Influence of water table and atmospheric CO₂ concentration on the carbon balance of arctic tundra. *Arct Alp Res*, (16): 331-335.
- Petrone, R.M., Waddington, J.M., Price, J.S., (2001). Ecosystem scale evapotranspiration and net CO₂ exchange from a restored peatland. *Hydrological Processes*, (15): 2839-2845.

- Petrone, R.M., Price, J.S., Waddington, J.M., Von Waldow, H., (2004). Surface moisture and energy exchange from a restored peatland, Quebec, Canada. *Journal of Hydrology*, 295 (1-4): 198-210.
- Pirtola, M., (1996). Historical review of the utilization of peatlands in Finland. In: Harri Vasander (Ed.), *Peatlands and peat in Finnish national economy*, Finnish Peatland Society, Helsinki, pp. 123-126. ISBN 952-90-7971-0.
- Porter, K.G., Feig, Y.S., (1980). The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol Oceanogr*, (25): 943-948.
- Price, J.S., (1996). Hydrology and microclimate of a partly restored cutover bog, Québec. *Hydrological Processes*, (10): 1263-1272.
- Price, J.S., (1997). Soil moisture, water tension, and water table relationships in a managed cutover bog. *Journal of Hydrology*, (202): 21-32.
- Price, J.S., Rochefort, L., Quinty, F., (1998). Energy and moisture considerations on cutover peatlands: surface microtopography, mulch cover and *Sphagnum* regeneration. *Ecological Engineering*, (10): 293-312.
- Price, J.S., Heathwaite, A.L., Baird, A.J., (2003). Hydrological processes in abandoned and restored peatlands: An overview of management approaches. *Wetlands Ecology and Management*, (11): 65-83.
- Quinty, F., Rochefort, L., (1997). Guide de restauration des tourbières. Université de Laval et Association canadienne de mousse de sphaigne, Québec, pp.21.
- Quinty, F., Rochefort, L., (2003). Guide de restauration des tourbières. Deuxième édition. Association canadienne de mousse de sphaigne et Ministère des Ressources naturelles du Nouveau-Brunswick (Eds.), Québec, pp.131. ISBN 0-9733016-1-9.
- Rasmussen, S., Wolff, C., Rudolph, H., (1995). Compartmentalization of phenolic constituents in *Sphagnum*. *Phytochemistry*, (38): 35-39.
- Reader, R.J., Stewart, J.M., (1972). The relationship between net primary production and accumulation for a peatland in south eastern Manitoba. *Ecology*, (53): 1024-1037.
- Robert, D., Catessen, A.M., (1990). Organisation végétative. Dans *biologie végétale tome 2 : caractéristiques et stratégie évolutive des plantes*. Doin (Ed.), Paris. pp. 256. ISBN : 2-7040-0621-0.
- Rochefort, L., Gauthier, R., Lequéré, D., (1995). *Sphagnum* regeneration – Toward an optimisation of bog restoration. In: Wheeler, B.C., Shaw, S.C., Fojt, W.J., and Robertson, R.A., (Eds.). *Restoration of temperate wetlands*. John Wiley & Sons, Chichester, U.K., pp. 423-434.

- Rochefort, L., Quinty, F., Campeau, S., (1997). Restoration of peatland vegetation: the case of damaged or completely removed acrotelm. *International Peat Journal* (7): 20-28.
- Rochefort, L., (2000). *Sphagnum* – A keystone genus in habitat restoration. *The Bryologist*, (103): 503-509.
- Salonen, V., (1992). Plant colonization of harvested peat surfaces. *Biol Res Rep University of Jyväskylä*, (29): 1-29.
- Salonen, V., (1994). Revegetation of harvested peat surfaces in relation to substrate quality. *Journal of Vegetation Science*, (5): 403-408.
- Salonen, V., Laaksonen, M., (1994). Effects of fertilisation, liming, watering and tillage on plant colonization of bare peat surfaces. *Annales Botanici Fennici*, (31): 29-36.
- Schumann, M., Joosten, H., (2006). A global peatland restoration manual. First draft, Greifswald, pp. 49.
- Schwarz, G., Vasander, H., Takko, A., Froidevaux, V., Pheulpin, V., Rosselli, W., Grosvernier, P., Gilbert, D., Maitre, C., Gattinger, A., Drösler, M., (2004). Opportunities and conflicts of commercial uses of peatland in Europe- Socio-economic comparison of case studies from Finland, France, Germany, Scotland and Switzerland. Oral presentation. "Wise Use of Peatlands" 12th International Peat Congress, Tampere.
- Soro, A., Sundberg, S., Rydin, H., (1999). Species diversity, nich metrics and species associations in harvested and undisturbed bogs. *Journal of Vegetation Science*, (10): 549-560.
- Stout, S.A., Spackman, W., (1984). A microscopic investigation of woody tissues in peats: some processes active in the peatification of ligno-cellulosic cell walls. *Int. J. Coal Geol.*, 55-68.
- Styan, W.B., Bustin, R.M., (1983). Petrography of some fraser river delta peat deposits: coal maceral and microlithotype precursors in temperate-climate peats. *International Journal of Coal Geology* (2), 321-370.
- Szumigalski, A.R., Bayley, S. E., (1996). Decomposition along a bog to rich fen gradient in central Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany*, Vol. 74, (4), pp. 573-581.
- Tallis, J.-M., (1983). Changes in wetland communities. In *Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor. Ecosystems of the World. 4A. General Studies* (Edited by Gore A. J. P.). Elsevier, Amsterdam, pp. 311-348.
- Thomas, K.L., Benstead, J., Davies, K.L., Lloyd, D., (1996). Role of wetland plants in the diurnal control of CH₄ and CO₂ fluxes in peat. *Soil Biol. Biochem.* (28), 1: 17-23.

- Tuittila, E.S., Komulainen, V.M., Vasander, H., Laine, J., (1999). Restored cut-away peatland as a sink for atmospheric CO₂. *Oecologia*, (120): 563-574.
- Tuittila, E.S., 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.
- Van Doorn, W.G., Thiel, F., Boekestein, A., (1990). Cryoscanning electron microscopy of a layer of extracellular polysaccharides produced by bacterial colonies. *Scanning*, (12), 297-299.
- Van der Heijden, E., Boon, J.J., (1994). A combined pyrolysis mass spectrometric and light microscopic study of peatified *Calluna* wood isolated from raised bog peat deposits. *Organic Geochemistry*, (22): 903-919.
- Van Smeerdijk, D.G., (1987). Characterisation of subfossil *Sphagnum* leaves, rootlets of Ericaceae and their peat by pyrolysis-high-resolution gas chromatography-mass spectrometry. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, (11): 377-402.
- Verhoeven, J.T.A., Toth, E., (1995). Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens: effect of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. *Soil Biol. Biochem.*, 27 (3): 271-275.
- Verhoeven, J.T.A., Liefveld, W.M., (1997). The ecological significance of organochemical compounds in *Sphagnum*. *Acta Botanica Neerlandica*, (46): 117-130.
- Waddington, J.M., Warner, K.D., (2001). Atmosphere CO₂ sequestration in restored mined peatlands. *Ecoscience*, (8): 359-368.
- Waddington, J.M., Rotenberg, P.A., Warren, F.J., (2001). Peat CO₂ production in a natural and cutover peatland: Implications for restoration. *Biogeochemistry*, (54): 115-130.
- Waddington, J.M., Warner, K.D., Kennedy, G.W., (2002). Cutover peatlands: A persistent source of atmospheric CO₂. *Global Biogeochemical Cycles*, (16): 1-7.
- Waddington, J.M., Rochefort, L., Campeau, S., (2003a). *Sphagnum* production and decomposition in a restored cutover peatland. *Wetlands Ecology and Management*, (11): 85-95.
- Waddington, J.M., Greenwood, M.J., Petrone, R.M., Price, J.S., (2003b). Mulch decomposition impedes recovery of net carbon sink function in a restored peatland. *Ecological Engineering*, 20 (3): 199-210.
- Weiss, R., Shurpali, N.J., Sallantausta, T., Laiho, R., Laine, J., Alm, J., (2006). Simulation of water table level and temperatures in boreal peatlands. *Ecological Modelling*, 192: 441-456.

- Wheeler, B.D., Shaw, S.C., Fojt, W.J., Robertson, A., (1995). Restoration of temperate wetlands. John Wiley & Sons, Chichester, pp.1-18.
- Wicks, R.J., Moran, M.A., Pittman, L.J., Hodson, R.E., (1991). Carbohydrates signatures of aquatic macrophytes and their dissolved degradation products as determined by a sensitive high-performance ion chromatography method. *Applied Environmental Microbiology*, (57): 3135-3143.
- Williams, C. J., Yavitt, J.B., Kelman-Wieder, R., Cleavitt, N., (1998). Cupric oxide oxidation products of northern peat and peat-forming plants. *Canadian Journal of Botany*, 76 (1): 51-62.
- Wilson, M.A., Verheyen, T.V., Vassallo, A.M., Hill, R.S., Perry, G.J., (1987). Selective loss of carbohydrates from plant remains during coalification. *Organic Geochemistry*, 11 (4), pp.265-271.
- Xie, S., Nott, C.J., Avsejs, L.A., Volders, F., Maddy, D., Chambers, F.M., Gledhill, A., Carter, J.F., Evershed, R.P., (2000). Palaeoclimate records in compound-specific dD values of a lipid biomarker in ombrotrophic peat. *Organic Geochemistry*, (31): 1053-1057.
- Yli-Petäys, M., Laine, J., Vasander, H., Tuittila, E.S., (en préparation). CO₂-exchange of revegetated cut-away peatland five decades after the abandonment.

ANNEXES

FABRICATION DE COUPES HISTOLOGIQUES VEGETALES
--

MATERIEL

- échantillon à étudier (tiges, feuilles, racines...)
- lame de cutter, coupelles en verres, pinces
- acide acétique dilué (1 volume d'acide dilué dans 1 volume d'eau)
- hypochlorite de sodium (eau de Javel sans additif) (diluée à 5-10 degrés chlorométriques si besoin - l'eau de Javel pure vendue en bouteilles - 12° - peut être utilisée)
- carmin-vert d'iode (vendu en solution)
- suppositoires à la glycérine
- lames, lamelles
- plaque chauffante
- microscope

PROTOCOLE

Avant toutes opérations, les végétaux ont été préalablement rincés à l'eau.

COUPER

C'est l'opération la plus délicate car la coupe du végétale à la lame de cutter détermine la qualité des observations microscopiques. Les coupes doivent être parfaitement transversales, c'est-à-dire perpendiculaire à l'allongement de l'organe coupé (figure ci-dessous). Les coupes ne doivent pas être saisies avec des pinces pour ne pas les abîmer. Elles se font glisser d'une coupelle à l'autre en les poussant avec l'extrémité de la pince sans les transpercer. Une fois les coupes réalisées, les disposer dans une coupelle d'eau.

VIDER

Ensuite, transvaser les coupes et les placer dans une coupelle d'eau de javel et laisser tremper environ 10 à 15 minutes (tout dépend du type de végétale considéré, le temps du bain peut varier de plus ou moins 5 minutes).

Ce bain a pour but de "détruire" la matière organique et de "vider" le cytoplasme des cellules, seules les parois cellulaires restent intactes.

Rincer ensuite abondamment les coupes dans trois bains d'eau successifs de 1 minute chacun.

COLORER

Ensuite, disposer les coupes dans une coupelle remplie d'acide acétique dilué pendant 2 minutes. Puis les transvaser dans une coupelle remplie de carmin-vert d'iode et laisser tremper 6 minutes, le temps de coloration. Ne pas rincer les coupes entre les bains d'acide acétique et de carmin-vert.

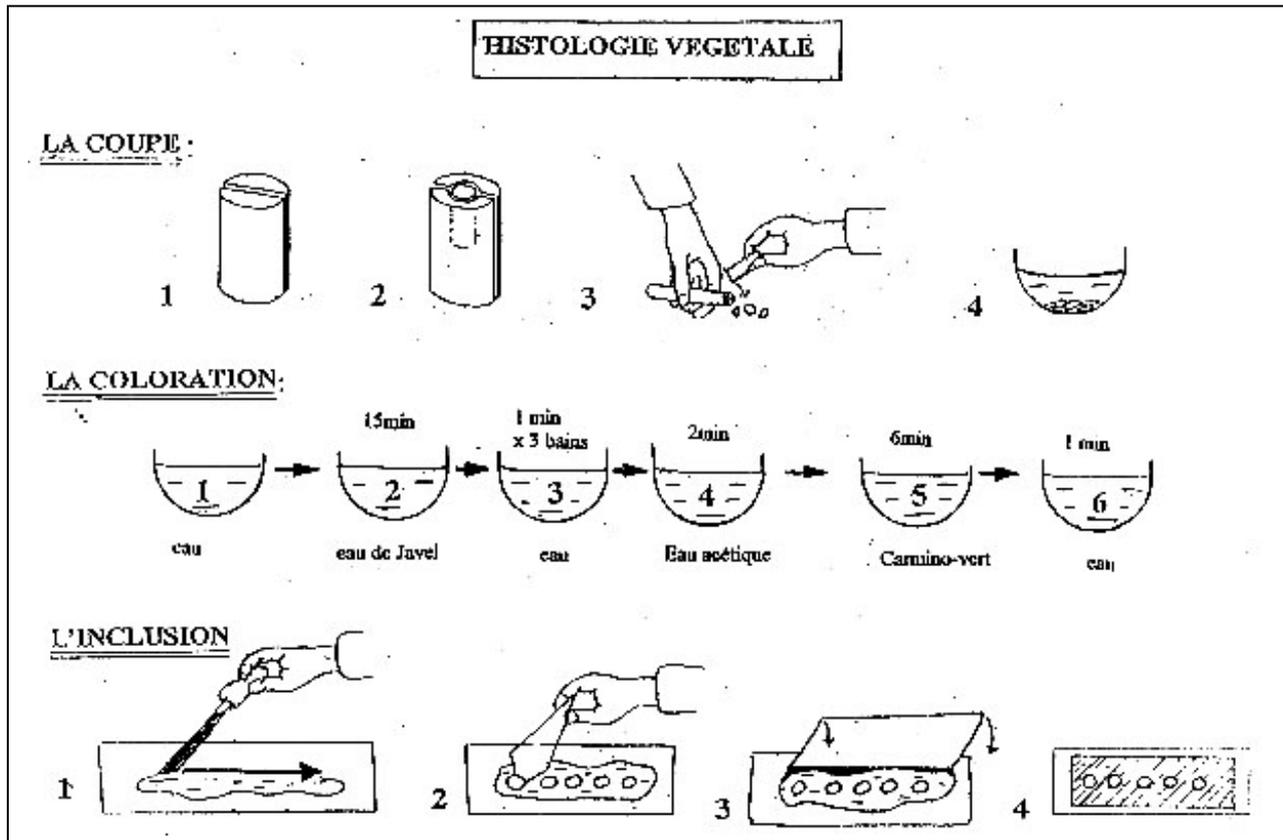
Rincer à l'eau avant l'inclusion.

La coloration carmin-vert d'iode n'est pas une coloration spécifique de la lignine et de la cellulose : ces colorants ont seulement une affinité plus prononcée vis à vis de ces composés chimiques. Les tissus cellulotiques apparaissent en rouge et les tissus lignifiés et subérifiés apparaissent en vert.

INCLUSION

Disposer une lame sur une plaque chauffante. Une fois chaude mettre un morceau de glycérine et laisser fondre. Disposer ensuite les coupes des végétaux au sein de la glycérine et les fixer avec une lamelle.

Laissez sécher avant observation.



MODE OPERATOIRE POUR ANALYSE DES SUCRES en GC/FID
--

Matériel :

- tubes Pyrex de 25 ml propres passés à l'étuve à 180°C pdt 3 H
- ballons de 100 ml pour pouvoir évaporer propres passés à l'étuve à 180°C pdt 3 H
- dispositif pour faire le vide
- évaporateur rotatif
- étuve(s), centrifugeuse
- papier pH universel 1-10

Produits :

- Acide sulfurique 98%, densité 1,84 g/cm³ Normapur Prolabo
- Deoxyglucose Fluka
- Carbonate de calcium précipité Rectapur Prolabo
- Hydroxyde de sodium en pastilles Labosi
- Pentoxyde de phosphore purifié Prolabo
- Perchlorate de lithium Fluka
- Pyridine Merck
- (N-O) bis (triméthyl silyl)trifluoroacétamide avec 1% de triméthylchlorosilane = TriSil

Préparation de l'acide sulfurique 1,2 M :

- Dans une fiole de 100 ml, verser environ 80 ml d'eau distillée
- Ajouter 6,6 ml d'acide sulfurique 18 M (98%, 1,84 g/cm³)
- Compléter avec de l'eau lentement et laisser refroidir
- Lorsque la solution est à température ambiante, compléter à nouveau jusqu'au trait de jauge

Préparation de l'acide sulfurique 24 N :

- Dans une éprouvette de 20 ml placée dans un bain d'eau froide, verser environ 5 ml d'eau distillée
- Ajouter très doucement 13.2 ml d'acide sulfurique 18 M
- Attendre le refroidissement et compléter à 20 ml avec de l'eau

Préparation de la solution de déoxyglucose :

- Peser environ exactement 20 mg de déoxyglucose dans une fiole de 50 ml
- Compléter avec de l'eau (on obtient une solution à environ 0,4 mg/ml)

Préparation du mélange LiClO₄/pyridine (0.2% (m/v))

- Peser 30 mg de perchlorate de lithium dans un tube Pyrex
- Ajouter 15 ml de pyridine

MODE OPERATOIRE POUR ANALYSE DES SUCRES en GC/FID
--

ATTAQUE DOUCE H₂SO₄ 1,2 M

Cette attaque a pour but de libérer les sucres les plus fragiles, ceux constituant l'hémicellulose.

- peser précisément dans des tubes Pyrex propres les échantillons broyés à l'aide de petits carrés de papier aluminium
- pour 20 mg, ajouter 5 ml d'H₂SO₄ 1,2 M
- faire le vide dans les tubes jusqu'à cessation du dégagement de bulles d'air, pour obtenir une bonne imprégnation du matériel et pour éviter une oxydation à chaud des sucres (tapoter sur le tube et le tirer vers le bas de temps en temps pour faciliter le dégagement des bulles)
- placer les tubes 3 heures dans une étuve à 100°C, agiter environ toutes les heures les tubes pour une plus grande dispersion du matériel dans l'acide
- après refroidissement des tubes (bain d'eau), ajouter 1 à 2 ml de solution de déoxyglucose (standard interne), mélanger et verser le contenu dans des béchers
- neutraliser l'acide sulfurique avec du carbonate de calcium (environ 2 g pour 5 ml d'H₂SO₄) jusqu'à pH = 7 (papier pH vert) (fin du dégagement gazeux $2H^+ + CO_3^{2-} = CO_2, H_2O$, les sels sulfates précipitent)
- centrifuger dans des tubes coniques de 60 ml pendant 20 minutes à 3000 tours/min
- récupérer les liquides dans des ballons et évaporer l'eau au rotavapor (bain marie 50°C) jusqu'à ce qu'il ne reste que quelques gouttes de liquide
- reprendre 2 fois avec 10 ml de méthanol à 50°C pendant 15 minutes, bien boucher les ballons
- centrifuger les extraits obtenus 5 minutes à 2500 tours/min
- récupérer les surnageants dans des ballons et évaporer le solvant au rotavapor (bain marie 20°C)
- placer 12 heures les ballons « secs » au dessiccateur contenant des pastilles d'hydroxyde de potassium et du pentoxyde de phosphore pour s'assurer de l'absence d'éventuelles traces d'acide et d'eau
- équilibrer les différentes formes anomères des sucres pendant 16 heures (1 nuit) à 60°C en ajoutant 1 ml du mélange LiClO₄/pyridine et faire glisser le liquide le long des parois des ballons (bien boucher les ballons)
- dériver les sucres équilibrés avec 0,5 ml de « TriSil » à 60°C pdt 1 H (bien boucher les ballons)

ATTAQUE FORTE PRECEDEE D'UN PRETRAITEMENT A FROID

Cette attaque précédée d'un prétraitement avec un acide à forte concentration a pour but d'attaquer la cellulose et de libérer les monomères de glucose qui la constituent tout en dégradant partiellement ceux de l'hémicellulose.

- peser précisément dans des tubes Pyrex propres les échantillons broyés à l'aide de petits carrés de papier aluminium
- recouvrir l'échantillon avec 1 ml d'acide sulfurique 24 N
- Agiter légèrement et s'assurer que l'ensemble de la matière est immergée dans l'acide
- Laisser agir durant 16 heures (1 nuit)
- Compléter sous un bain d'eau froide avec 9 ml d'eau distillée pour obtenir de l'acide à 1,2 M
- Placer les tubes à l'étuve à 100°C pdt 5 heures, agiter environ toutes les heures les tubes pour une plus grande dispersion du matériel dans l'acide
- Après refroidissement des tubes (bain marie), ajouter 1 à 2 ml de solution de déoxyglucose (standard interne)
- Verser les hydrolysats dans des béchers et neutraliser avec du carbonate de calcium
- La suite du protocole est la même que pour la première attaque

Résultats complets des analyses effectuées au LECO pour l'ensemble des échantillons
--

La Chaux d'Abel :

Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)	Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)
CH A3 1	46,75	0,94	57,88	CH C3 1	46,73	1,57	34,66
CH A3 2	43,7	1,25	40,75	CH C3 2	46,55	1,22	44,59
CH A3 3	47,4	1,14	48,34	CH C3 3	44,95	0,88	60,00
CH A3 4	47,59	0,87	63,83	CH C3 4	48,81	1,09	52,20
CH A4 1	44,53	1,91	27,26	CH C4 1	47,7	2,07	26,88
CH A4 2	45,27	2,00	26,38	CH C4 2	49,12	1,71	33,53
CH A4 3	45,93	1,80	29,96	CH C4 3	46,68	2,22	24,54
CH A4 4	47,59	2,06	27,00	CH C4 4	47,09	1,99	27,62
CH A5 1	48,61	1,34	42,45	CH C5 1	52,84	2,89	21,36
CH A5 2	47,75	2,03	27,47	CH C5 2	45,7	2,34	22,81
CH A5 3	47,65	2,68	20,74	CH C5 3	50,06	2,97	19,68
CH A5 4	49,34	2,75	20,97	CH C5 4	48	2,02	27,67
CH A6 1	45,03	2,15	24,42	CH C6 1	50,97	2,42	24,61
CH A6 2	48,08	3,17	17,67	CH C6 2	46,99	2,25	24,40
CH A6 3	49,07	3,11	18,44	CH C6 3	56,85	3,43	19,33
CH A6 4	49,47	3,46	16,66	CH C6 4	49,18	2,83	20,31
CH A7 1	47,6	2,61	21,32	CH C7 1	49,84	1,33	43,62
CH A7 2	42,62	3,45	14,41	CH C7 2	50,24	2,03	28,83
CH A7 3	49,42	2,61	22,08	CH C7 3	51,59	3,44	17,52
CH A7 4	51,89	2,98	20,29	CH C7 4	50,28	2,15	27,23
CH A8 1	46,67	2,77	19,66	CH C8 1	47,8	1,38	40,38
CH A8 2	45,88	2,94	18,23	CH C8 2	51,1	2,34	25,47
CH A8 3	50,86	4,91	12,09	CH C8 3	52,73	2,97	20,71
CH A8 4	55,68	3,12	20,81	CH C8 4	49,72	1,58	36,67
CH B3 1	43,64	1,72	29,55	CH D3 1	51,44	1,36	44,06
CH B3 2	41,97	0,86	56,91	CH D3 2	49,33	0,89	64,50
CH B3 3	47,19	1,76	31,30	CH D3 3	48,51	0,88	64,11
CH B3 4	nd	nd	nd	CH D4 1	48,86	1,43	39,83
CH B4 1	47,19	2,63	20,90	CH D4 2	51,62	1,03	58,24
CH B4 2	39,96	1,29	36,17	CH D4 3	50,17	1,24	47,30
CH B4 3	48,31	2,24	25,16	CH D5 1	50,51	2,25	26,14
CH B4 4	43,26	1,78	28,40	CH D5 2	49,65	1,71	33,97
CH B5 1	49,03	2,89	19,78	CH D5 3	50,46	2,23	26,36
CH B5 2	42,4	1,99	24,82	CH D6 1	52,01	2,71	22,40
CH B5 3	50,14	2,91	20,12	CH D6 2	47,42	2,00	27,61
CH B5 4	48,58	2,86	19,80	CH D6 3	48,33	1,71	32,92
CH B6 1	51,41	2,92	20,58	CH D7 1	51,35	2,38	25,22
CH B6 2	51,4	2,99	20,05	CH D7 2	46,3	1,68	32,25
CH B6 3	50,69	3,15	18,80	CH D7 3	47,37	1,54	35,96
CH B6 4	51,26	2,80	21,39	CH D8 1	52,21	2,06	29,51
CH B7 1	50,83	3,10	19,14	CH D8 2	47,58	1,99	27,91
CH B7 2	51,17	3,16	18,90	CH D8 3	50,65	2,06	28,71
CH B7 3	53,16	3,29	18,83				
CH B7 4	50,9	2,88	20,63				
CH B8 1	26,82	1,61	19,42				
CH B8 2	51,42	3,18	18,86				
CH B8 3	54,41	2,72	23,35				
CH B8 4	50,07	3,13	18,69				

Le Russey :

Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)	Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)
FR A3 1	50,65	1,82	32,45	FR C3 2	45,95	0,95	56,37
FR A3 2	50,28	1,75	33,54	FR C4 1	47,76	0,73	76,14
FR A3 3	50,92	1,90	31,35	FR C4 2	49,02	2,68	21,36
FR A4 1	51,26	1,81	33,08	FR C4 3	45,86	1,62	32,99
FR A4 2	50,49	1,81	32,63	FR C5 1	50,78	2,66	22,31
FR A4 3	52,04	1,82	33,32	FR C5 2	51,89	2,64	22,94
FR A5 1	52,15	1,84	33,08	FR C5 3	49,45	2,74	21,07
FR A5 2	51,63	1,79	33,69	FR C6 1	51,38	2,84	21,14
FR A5 3	50,17	1,35	43,26	FR C6 2	55,65	2,58	25,17
FR A6 1	52,17	1,60	38,09	FR C6 3	53,27	2,70	23,03
FR A6 2	52,57	1,82	33,64	FR C7 1	55,18	2,30	28,04
FR A6 3	51,61	1,57	38,25	FR C7 2	55,06	2,39	26,93
FR A7 1	53,08	1,68	36,82	FR C7 3	54,15	2,76	22,91
FR A7 2	52,74	1,98	31,12	FR C8 1	56,02	2,40	27,27
FR A7 3	53,02	1,76	35,23	FR C8 2	56,28	2,22	29,58
FR A8 1	53,54	1,66	37,63	FR C8 3	57,05	2,38	27,92
FR A8 2	53,725	1,91	33,05	FR D3 1	50,76	1,06	55,82
FR A8 3	52,86	1,82	33,96	FR D3 2	45,6	1,13	47,20
FR B3 1	51,54	1,49	40,30	FR D4 1	50,98	1,18	50,49
FR B3 2	51,09	1,26	47,16	FR D4 2	50,84	2,08	28,46
FR B4 1	52,82	1,98	31,11	FR D4 3	51,35	1,77	33,92
FR B4 2	54,39	2,29	27,67	FR D5 1	52,39	2,47	24,79
FR B4 3	52,48	2,63	23,26	FR D5 2	51,24	2,38	25,10
FR B5 1	51,26	1,52	39,42	FR D5 3	48,91	1,58	36,14
FR B5 2	53,99	1,81	34,76	FR D6 1	52,06	2,84	21,41
FR B5 3	53,43	2,31	27,04	FR D6 2	52,26	2,77	22,04
FR B6 1	53,02	1,47	42,19	FR D6 3	51,24	2,47	24,24
FR B6 2	56,53	1,84	35,80	FR D7 1	53,67	2,16	29,02
FR B6 3	54,3	2,07	30,63	FR D7 2	52,97	1,90	32,58
FR B7 1	53,8	1,77	35,46	FR D7 3	53,54	1,86	33,56
FR B7 2	56,58	1,97	33,51	FR D8 1	54,91	2,03	31,53
FR B8 1	54,78	1,88	33,92	FR D8 2	56,29	1,88	34,93
FR B8 2	56,54	2,03	32,53	FR D8 3	53,68	1,83	34,22
FR B8 3	55,52	2,09	31,02				

Baupite :

Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)	Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)
FB A 3-1	48,84	2,47	23,09	FB B 3-1	52,3	2,60	23,50
FB A 3-2	51,99	2,60	23,29	FB B 3-2	52,06	2,63	23,12
FB A 4-1	51,69	2,63	22,96	FB B 3-3	52,36	2,52	24,20
FB A 4-2	52,73	2,39	25,73	FB B 4-1	52,61	2,50	24,51
FB A 4-3	52,33	2,30	26,52	FB B 4-2	52,24	2,88	21,17
FB A 5-1	52,85	2,17	28,40	FB B 4-3	52,39	2,38	25,67
FB A 5-2	53,5	2,34	26,71	FB B 5-1	54,04	2,58	24,40
FB A 5-3	52,18	2,08	29,23	FB B 5-2	53,91	2,29	27,44
FB A 6-1	54,75	2,23	28,71	FB B 5-3	51,98	2,87	21,15
FB A 6-2	53,84	2,32	27,11	FB B 6-1	53,74	2,02	31,08
FB A 6-3	52,92	2,41	25,62	FB B 6-2	53,6	2,38	26,29
FB A 7-1	52,76	2,09	29,48	FB B 6-3	53,07	2,37	26,08
FB A 7-2	54,13	2,07	30,51	FB B 7-1	53,46	2,52	24,77
FB A 7-3	52,22	2,25	27,11	FB B 7-2	53,05	2,51	24,71
FB A 8-1	51,04	2,25	26,43	FB B 7-3	41,67	2,56	18,99
FB A 8-2	51,81	2,26	26,70	FB B 8-1	53,65	2,48	25,25
FB A 8-3	52,36	2,23	27,41	FB B 8-2	51,8	2,54	23,78
				FB B 8-3	51,33	2,66	22,54

Écosse :

Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)	Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)
SC A 3 1	53,9	1,51	41,5	SC C 2 1	48,3	1,57	35,9
SC A 3 2	53,6	1,78	35,1	SC C 2 2	47,9	1,55	36,1
SC A 3 3	54,3	1,65	38,4	SC C 2 3	48,0	1,79	31,3
SC A 4 1	57,0	1,62	41,1	SC C 3 1	56,6	1,31	50,5
SC A 4 2	54,8	1,96	32,7	SC C 3 2	54,5	1,46	43,5
SC A 4 3	56,2	1,78	36,9	SC C 3 3	54,9	1,40	45,6
SC A 6 1	56,8	1,50	44,1	SC C 4 1	57,0	1,10	60,5
SC A 6 2	55,7	1,65	39,3	SC C 4 2	54,4	1,48	42,8
SC A 6 3	56,8	1,58	41,9	SC C 4 3	57,5	1,33	50,4
SC A 8 1	57,1	1,50	44,5	SC C 6 1	57,8	1,17	57,5
SC A 8 2	55,6	1,75	37,1	SC C 6 2	59,3	1,20	57,4
SC A 8 3	56,6	1,28	51,6	SC C 6 3	57,9	1,11	60,6
SC B 3 1	44,6	1,91	27,2	SC C 8 1	58,4	1,24	55,1
SC B 3 2	43,9	1,67	30,7	SC C 8 2	57,8	1,30	51,9
SC B 3 3	42,9	1,75	28,6	SC C 8 3	57,3	1,11	60,2
SC B 4 1	53,4	1,43	43,7	SC D 3 1	44,6	1,13	46,0
SC B 4 2	55,5	1,35	48,1	SC D 3 2	45,1	1,05	50,2
SC B 4 3	53,4	1,62	38,4	SC D 3 3	44,5	1,20	43,4
SC B 6 1	52,0	1,33	45,8	SC D 4 1	47,0	1,62	34,0
SC B 6 2	56,1	1,79	36,6	SC D 4 2	47,4	1,75	31,6
SC B 6 3	58,6	1,44	47,5	SC D 4 3	47,1	1,96	28,1
SC B 8 1	55,9	1,04	62,8	SC D 6 1	52,2	1,54	39,5
SC B 8 2	55,8	0,87	75,0	SC D 6 2	55,7	1,51	43,0
SC B 8 3	56,9	0,95	69,6	SC D 6 3	49,9	1,51	38,6
				SC D 8 1	58,2	1,56	43,6
				SC D 8 2	60,0	1,19	58,9
				SC D 8 3	56,1	1,44	45,4

Finlande :

Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)	Sample	C (wt%)	N (wt%)	C/N (atomic)
FI A 2 1	48,9	0,92	62,0	FI D 41	39,4	1,20	38,4
FI A 2 2	47,3	0,96	57,5	FI D 43	52,4	1,81	33,9
FI A 2 3	49,4	0,61	95,2	FI D 53	51,7	1,67	36,2
FI A 3 1	51,0	1,07	55,4	FI D 61	51,9	1,79	33,9
FI A 3 2	48,9	1,00	57,2	FI D 62	55,5	1,67	38,8
FI A 3 3	49,5	0,46	125,4	FI D 63	53,8	2,39	26,2
FI A 4 1	53,8	1,56	40,1	FI D 73	54,8	2,10	30,5
FI A 4 2	52,9	1,49	41,4	FI D 81	52,9	1,28	48,3
FI A 4 3	51,3	1,33	45,1	FI D 82	49,0	1,12	50,8
FI A 6 1	55,3	1,31	49,1	FI D 83	55,9	1,93	33,8
FI A 6 2	54,1	1,47	43,0	FI E 31	54,5	2,03	31,4
FI A 6 3	56,1	1,89	34,7	FI E 32	55,0	1,78	36,0
FI A 8 1	58,7	1,95	35,0	FI E 33	56,7	1,63	40,7
FI A 8 2	60,6	1,44	49,2	FI E 41	54,8	2,08	30,7
FI A 8 3	60,0	1,44	48,8	FI E 42	55,2	1,86	34,6
FI B 21	49,7	0,93	62,0	FI E 43	57,1	1,48	44,9
FI B 22	49,1	1,12	51,0	FI E 61	54,2	0,94	67,5
FI B 23	49,5	0,75	76,9	FI E 62	53,1	0,83	74,4
FI B 31	49,9	1,25	46,8	FI E 63	57,6	1,31	51,3
FI B 32	51,9	1,03	59,0	FI E 81	56,9	1,05	63,3
FI B 33	51,3	0,86	69,3	FI E 82	57,9	1,12	60,5
FI B 41	55,0	1,27	50,6	FI E 83	57,1	0,88	76,1
FI B 42	51,8	0,88	69,0				
FI B 43	53,1	0,95	65,1				
FI B 61	55,2	1,29	50,1				
FI B 62	55,2	1,11	58,2				
FI B 63	55,3	0,96	67,1				
FI B 81	57,3	1,47	45,6				
FI B 82	56,7	0,96	69,2				
FI B 83	56,6	1,19	55,7				
FI C 22	50,3	1,75	33,5				
FI C 31	53,0	1,38	44,9				
FI C 32	54,4	2,12	29,9				
FI C 33	50,8	1,67	35,6				
FI C 41	55,7	1,67	38,9				
FI C 42	54,8	1,93	33,2				
FI C 43	56,1	1,45	45,0				
FI C 61	57,2	1,41	47,3				
FI C 62	56,7	1,33	49,7				
FI C 63	57,6	1,34	50,2				
FI C 81	57,7	1,17	57,6				
FI C 82	56,9	0,99	67,3				
FI C 83	56,4	0,94	69,8				

Résultats complets des mesures de la densité apparente pour l'ensemble des échantillons
--

Baupte, la Chaux d'Abel et le Russey :

sample	g.cm ³	sample	g.cm ³	sample	g.cm ³	sample	g.cm ³	sample	g.cm ³
FB A 3 R1	0,17	CH A3 R1	0,01	CH C3 R1	0,06	FR A3 R1	0,23	FR C3 R1	0,02
FB A 3 R2	0,15	CH A4 R1	0,06	CH C4 R1	0,09	FR A4 R1	0,14	FR C4 R1	0,04
FB A 3 R3	0,12	CH A5 R1	0,04	CH C5 R1	0,21	FR A5 R1	0,11	FR C5 R1	0,08
FB A 4 R1	0,13	CH A6 R1	0,07	CH C6 R1	0,10	FR A6 R1	0,08	FR C6 R1	0,20
FB A 4 R2	0,13	CH A7 R1	0,10	CH C7 R1	0,09	FR A7 R1	0,09	FR C7 R1	0,18
FB A 4 R3	0,11	CH A8 R1	0,18	CH C8 R1	0,08	FR A8 R1	0,06	FR C8 R1	0,14
FB A 5 R1	0,11	CH A3 R2	0,03	CH C3 R2	0,02	FR A3 R2	0,13	FR C3 R2	0,04
FB A 5 R2	0,13	CH A4 R2	0,07	CH C4 R2	0,02	FR A4 R2	0,10	FR C4 R2	0,07
FB A 5 R3	0,12	CH A5 R2	0,07	CH C5 R2	0,08	FR A5 R2	0,09	FR C5 R2	0,17
FB A 6 R1	0,12	CH A6 R2	0,09	CH C6 R2	0,11	FR A6 R2	0,08	FR C6 R2	0,22
FB A 6 R2	0,10	CH A7 R2	0,17	CH C7 R2	0,11	FR A7 R2	0,09	FR C7 R2	0,19
FB A 6 R3	0,09	CH A8 R2	0,19	CH C8 R2	0,08	FR A8 R2	0,06	FR C8 R2	0,15
FB A 7 R1	0,11	CH A3 R3	0,01	CH C3 R3	0,03	FR A3 R3	0,13	FR C3 R3	0,03
FB A 7 R2	0,10	CH A4 R3	0,05	CH C4 R3	0,06	FR A4 R3	0,11	FR C4 R3	0,11
FB A 7 R3	0,09	CH A5 R3	0,06	CH C5 R3	0,08	FR A5 R3	0,09	FR C5 R3	0,13
FB A 8 R1	0,06	CH A6 R3	0,06	CH C6 R3	0,21	FR A6 R3	0,08	FR C6 R3	0,18
FB A 8 R2	0,09	CH A7 R3	0,07	CH C7 R3	0,14	FR A7 R3	0,08	FR C7 R3	0,23
FB A 8 R3	0,09	CH A8 R3	0,12	CH C8 R3	0,12	FR A8 R3	0,09	FR C8 R3	0,15
FB B 3 R1	0,16	CH A3 R4	0,01	CH C3 R4	0,01	FR B3 R1	0,10	FR D3 R1	0,05
FB B 3 R2	0,11	CH A4 R4	0,05	CH C4 R4	0,05	FR B4 R1	0,15	FR D4 R1	0,07
FB B 3 R3	0,13	CH A5 R4	0,07	CH C5 R4	0,08	FR B5 R1	0,10	FR D5 R1	0,13
FB B 4 R1	0,14	CH A6 R4	0,11	CH C6 R4	0,15	FR B6 R1	0,10	FR D6 R1	0,16
FB B 4 R2	0,12	CH A7 R4	0,13	CH C7 R4	0,09	FR B7 R1	0,08	FR D7 R1	0,11
FB B 4 R3	0,14	CH A8 R4	0,12	CH C8 R4	0,12	FR B8 R1	0,08	FR D8 R1	0,10
FB B 5 R1	0,12	CH B3 R1	0,05	CH D3 R1	0,03	FR B3 R2	0,06	FR D3 R2	0,06
FB B 5 R2	0,13	CH B4 R1	0,13	CH D4 R1	0,06	FR B4 R2	0,18	FR D4 R2	0,08
FB B 5 R3	0,14	CH B5 R1	0,12	CH D5 R1	0,06	FR B5 R2	0,13	FR D5 R2	0,09
FB B 6 R1	0,11	CH B6 R1	0,16	CH D6 R1	0,11	FR B6 R2	0,08	FR D6 R2	0,17
FB B 6 R2	0,11	CH B7 R1	0,17	CH D7 R1	0,08	FR B7 R2	0,08	FR D7 R2	0,13
FB B 6 R3	0,12	CH B8 R1	0,23	CH D8 R1	0,08	FR B8 R2	0,08	FR D8 R2	0,08
FB B 7 R1	0,10	CH B3 R2	0,03	CH D3 R2	0,02	FR B3 R3	0,02	FR D3 R3	0,03
FB B 7 R2	0,09	CH B4 R2	0,05	CH D4 R2	0,04	FR B4 R3	0,10	FR D4 R3	0,07
FB B 7 R3	0,08	CH B5 R2	0,10	CH D5 R2	0,04	FR B5 R3	0,14	FR D5 R3	0,09
FB B 8 R1	0,09	CH B6 R2	0,15	CH D6 R2	0,08	FR B6 R3	0,11	FR D6 R3	0,14
FB B 8 R2	0,08	CH B7 R2	0,17	CH D7 R2	0,07	FR B7 R3	0,11	FR D7 R3	0,13
FB B 8 R3	0,10	CH B8 R2	0,14	CH D8 R2	0,07	FR B8 R3	0,09	FR D8 R3	0,10
		CH B3 R3	0,04	CH D3 R3	0,03				
		CH B4 R3	0,07	CH D4 R3	0,07				
		CH B5 R3	0,09	CH D5 R3	0,07				
		CH B6 R3	0,20	CH D6 R3	0,07				
		CH B7 R3	0,16	CH D7 R3	0,06				
		CH B8 R3	0,13	CH D8 R3	0,10				
		CH B3 R4	0,06						
		CH B4 R4	0,12						
		CH B5 R4	0,07						
		CH B6 R4	0,17						
		CH B7 R4	0,17						
		CH B8 R4	0,14						

Résultats complets des comptages réalisés au microscope photonique et exprimés en pourcentage cumulés

sample	Amorphous OM	well-preserved plant tissues (%)				structureless plant tissues (%)				Mucilage	Micro-organisms	cuticles, spores, pollen	Gelified + Oxidized Debris
		<i>Sphagnum</i>	Cyperaceae	<i>Polytrichum</i>	Undetermined	<i>Sphagnum</i>	Cyperaceae	<i>Polytrichum</i>	Undetermined				
CH- A-3-2	8,34	48,59	0,00	4,13	0,61	6,70	0,00	0,00	6,03	18,42	2,79	1,08	0,00
CH- A-4-2	5,51	31,08	22,42	9,03	3,05	0,81	0,00	0,00	0,65	20,30	5,88	1,06	0,00
CH- A-5-2	5,93	0,97	39,44	1,35	0,00	0,00	0,00	0,00	1,94	43,42	5,73	0,17	0,10
CH- A-6-2	11,97	0,00	18,83	0,41	1,24	3,45	0,00	0,00	23,11	35,65	5,12	0,00	0,00
CH- A-8-2	33,84	0,00	2,23	0,00	0,00	6,31	0,00	0,00	20,57	26,83	9,80	0,19	0,23
CH- B-3-3	2,78	44,85	23,06	3,74	0,00	0,00	0,00	0,00	1,15	20,20	3,76	0,43	0,00
CH- B-4-3	3,76	39,70	21,76	0,00	1,14	1,01	0,00	0,00	1,46	26,65	4,02	0,51	0,00
CH- B-5-3	13,09	0,00	40,31	0,00	0,77	0,00	4,47	0,00	4,62	32,44	3,98	0,33	0,00
CH- B-6-3	33,73	0,28	8,77	0,00	0,00	0,00	3,67	0,00	19,29	28,42	3,09	2,17	0,58
CH- B-8-3	9,18	0,00	1,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	31,04	53,87	2,43	1,11	0,97
CH- C-3-1	13,39	43,91	5,99	3,84	0,00	0,00	0,69	0,00	3,84	19,46	7,64	1,25	0,00
CH- C-4-1	18,86	47,64	3,13	0,00	0,00	5,57	0,00	0,00	3,77	11,43	8,62	0,99	0,00
CH- C-5-1	36,74	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	44,08	12,45	4,05	2,60	0,09
CH- C-6-1	13,49	16,82	3,11	0,00	0,79	16,20	0,00	0,00	22,70	21,68	4,01	1,04	0,16
CH- C-8-1	3,13	40,90	0,00	2,13	0,00	28,10	0,00	0,00	6,42	16,35	2,98	0,00	0,00
CH- D-3-1	6,91	64,45	0,00	1,40	0,00	0,00	0,00	0,00	10,90	9,50	4,67	2,12	0,00
CH- D-4-1	8,60	37,60	4,10	2,70	0,00	0,00	0,00	0,00	11,20	16,90	12,94	4,03	1,90
CH- D-5-1	22,48	10,68	21,02	0,00	0,00	2,08	0,00	0,00	5,95	29,86	7,49	0,26	0,18
CH- D-6-1	16,96	0,00	13,88	0,00	0,00	17,03	0,00	0,00	8,29	34,85	6,30	2,47	0,22
CH- D-8-1	3,70	13,29	0,00	0,76	1,77	41,80	0,00	0,00	6,98	25,54	5,11	1,05	0,00
FB- A-3-1	71,80	0,00	0,00	0,00	1,10	0,00	0,00	0,00	16,30	4,20	3,40	2,80	0,10
FB- A-4-1	51,40	0,00	0,00	0,00	7,94	0,00	0,00	0,00	23,21	2,72	6,10	5,79	0,00
FB- A-6-1	24,05	0,00	4,83	0,28	8,88	0,00	2,84	0,00	43,65	10,94	2,65	1,85	0,04
FB- A-8-1	20,90	0,00	1,09	1,09	7,59	0,00	0,00	0,00	21,67	40,21	3,32	1,36	2,77
FB- B-3-3	45,48	0,00	0,00	0,00	0,41	0,00	0,00	0,00	9,25	42,17	2,07	0,31	0,31
FB- B-4-3	41,44	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	9,09	45,95	2,38	0,14	1,00
FB- B-6-3	15,37	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,63	79,98	1,95	0,00	0,07
FB- B-8-3	31,70	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	12,00	51,90	4,00	0,44	0,00

Résultats complets des comptages réalisés au microscope photonique et exprimés en pourcentage cumulés

sample	well-preserved plant tissues (%)					structureless plant tissues (%)					Mucilage	Micro-organisms	cuticles, spores, pollen	Gelified +Oxidized Debris
	Amorphous OM	<i>Sphagnum</i>	Cyperaceae	<i>Polytrichum</i>	Undetermined	<i>Sphagnum</i>	Cyperaceae	<i>Polytrichum</i>	Undetermined					
SC- A-3-1	22,60	0,00	0,00	0,00	14,65	0,00	0,00	0,00	3,62	58,08	0,83	0,00	0,22	
SC- A-4-1	15,95	0,00	18,73	0,01	2,20	0,00	0,00	0,00	7,21	54,56	1,18	0,15	0,00	
SC- A-6-1	9,96	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,40	88,95	0,32	0,00	0,37	
SC- A-8-1	3,60	0,00	0,00	0,00	0,61	0,00	0,00	0,00	1,14	94,43	0,12	0,00	0,08	
SC- B-3-3	0,86	62,91	0,00	22,09	0,00	0,00	0,00	0,00	1,99	8,74	3,42	0,00	0,00	
SC- B-4-3	30,25	20,81	0,00	0,00	0,39	13,74	0,00	0,00	5,65	27,36	1,81	0,00	0,00	
SC- B-6-3	14,39	0,00	1,17	0,00	19,09	0,00	0,00	0,00	1,60	62,60	0,90	0,24	0,00	
SC- B-8-3	12,96	0,00	1,30	0,00	0,98	0,00	0,00	0,00	14,43	68,36	1,85	0,00	0,12	
SC- C-2-2	38,93	0,00	0,00	0,00	16,37	0,00	0,00	0,00	35,74	7,28	1,41	0,27	0,00	
SC- C-3-2	54,77	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	25,44	13,57	6,22	0,00	0,00	
SC- C-4-2	63,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	8,19	23,93	3,89	0,00	0,40	
SC- C-6-2	21,33	0,00	0,00	0,00	0,67	0,00	0,00	0,00	3,51	73,30	1,11	0,07	0,00	
SC- C-8-2	21,70	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,44	71,95	1,90	0,00	0,00	
SC- D-3-3	23,21	60,03	0,00	0,00	13,32	0,36	0,00	0,00	1,86	0,00	1,22	0,00	0,00	
SC- D-4-3	27,74	16,55	0,00	0,00	0,00	22,77	0,00	0,00	1,06	28,31	3,57	0,00	0,00	
SC- D-6-3	31,39	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,77	65,41	1,43	0,00	0,00	
SC- D-8-3	38,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	10,26	50,64	0,92	0,00	0,00	

Résultats complets des comptages réalisés au microscope photonique et exprimés en pourcentage cumulés

sample	well-preserved plant tissues (%)					structureless plant tissues (%)							
	Amorphous OM	<i>Sphagnum</i>	Cyperaceae	<i>Polytrichum</i>	Undetermined	<i>Sphagnum</i>	Cyperaceae	<i>Polytrichum</i>	Undetermined	Mucilage	Micro-organisms	cuticles, spores, pollen	Gelified +Oxidized Debris
FI- A-2-2	14,34	0,00	3,58	4,39	29,24	0,00	0,00	0,00	5,91	37,67	2,70	2,07	0,00
FI- A-3-2	37,55	0,00	0,00	0,00	2,92	0,00	0,00	0,00	19,39	38,12	1,65	0,38	0,00
FI- A-4-2	26,32	0,00	5,88	0,00	11,40	0,00	0,00	0,00	13,24	39,56	3,60	0,00	0,00
FI- A-6-2	40,17	0,00	0,00	0,00	1,68	0,00	0,00	0,00	5,89	49,55	2,58	0,12	0,00
FI- A-8-2	5,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,70	88,98	3,34	0,07	0,00
FI- B-2-1	41,46	0,00	0,00	0,00	9,48	0,00	0,00	0,00	4,03	34,00	1,32	0,00	0,00
FI- B-3-1	22,50	0,00	14,28	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	4,79	56,54	1,69	0,00	0,00
FI- B-4-1	25,11	0,00	14,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	10,67	49,37	0,78	0,00	0,05
FI- B-6-1	10,68	0,00	27,29	0,00	8,83	0,00	0,00	0,00	8,01	44,35	0,84	0,00	0,00
FI- B-8-1	2,02	0,00	7,08	0,00	0,00	0,00	0,49	0,00	20,46	68,56	1,39	0,00	0,00
FI- C-2-2	27,81	0,00	4,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,76	54,74	3,96	2,30	0,00
FI- C-3-2	42,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	11,36	40,02	3,04	1,14	0,00
FI- C-4-2	24,36	0,00	0,00	0,00	0,73	0,00	0,00	0,00	6,17	39,87	0,44	28,42	0,00
FI- C-6-2	13,40	1,42	5,67	0,00	11,16	0,00	0,00	0,00	11,63	53,91	2,16	0,65	0,00
FI- C-8-2	2,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,53	89,22	3,38	0,00	0,11
FI- D-4-3	28,58	0,00	6,26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	26,01	37,09	0,12	1,93	0,00
FI- D-5-3	24,63	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	30,18	43,47	1,41	0,31	0,00
FI- D-6-3	19,35	0,00	12,45	0,00	1,13	0,00	0,00	0,00	24,39	41,76	0,80	0,11	0,00
FI- D-8-3	9,04	0,00	2,88	0,00	8,63	0,00	0,00	0,00	9,91	68,82	0,52	0,15	0,05
FI- E-3-3	40,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	27,74	18,68	2,62	10,76	0,00
FI- E-4-3	35,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	25,21	35,16	1,29	2,75	0,00
FI- E-6-3	17,97	0,00	8,29	0,00	1,73	0,00	0,00	0,00	8,22	62,19	1,18	0,21	0,21
FI- E-8-3	3,45	0,00	2,55	0,00	0,30	0,00	0,00	0,00	15,61	74,49	3,14	0,45	0,02

Situation	Profondeur (cm)	Sucres totaux (mg.g)	Cellulosiques totaux (mg.g)	Hémicellulosiques Totaux (mg.g)	Glucose H (%)	Xylose (%)	Arabinose (%)	Galactose (%)	Rhamnose (%)	Mannose (%)	Fucose (%)	Ribose (%)
CHA Bas-marais (réplique n°2)	2,5	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	7,5	254,8	102,8	151,9	22,8	24,9	12,2	19,6	7,7	8,9	3,0	1,0
	15	275,7	121,4	154,2	23,1	30,0	15,1	16,8	5,1	6,8	2,3	0,9
	25	136,0	34,5	101,5	31,3	19,7	10,5	14,9	7,5	11,5	3,7	0,9
	35	71,6	13,6	58,0	28,7	15,8	10,1	14,1	10,8	13,3	5,6	1,6
	45	67,1	10,8	56,3	32,2	16,9	8,6	13,9	10,2	12,0	4,7	1,5
CHB Transition (réplique n°3)	2,5	221,0	41,1	179,9	28,2	21,5	9,7	17,4	7,7	10,6	3,9	1,0
	7,5	183,5	50,5	133,0	25,8	21,8	10,4	18,0	7,9	10,8	4,0	1,2
	15	168,1	25,5	142,6	31,4	18,6	8,6	14,2	8,8	12,8	4,5	1,1
	25	159,3	39,9	119,3	34,0	14,2	6,0	13,9	10,7	14,2	5,8	1,1
	35	154,7	26,2	128,5	35,5	14,6	6,2	12,7	10,1	14,4	5,2	1,3
	45	87,9	19,9	68,0	24,0	21,7	9,5	13,6	11,1	13,0	5,7	1,3
CHC Haut-marais (réplique n°1)	2,5	191,7	61,3	130,4	29,1	19,0	8,3	17,1	9,2	12,8	3,4	1,0
	7,5	137,2	36,8	100,4	33,8	16,9	8,5	14,1	8,7	12,6	4,1	1,2
	15	75,8	1,2	74,6	26,8	22,1	12,7	14,2	8,6	10,0	4,4	1,3
	25	101,1	26,5	74,6	32,2	19,4	9,8	13,8	8,7	11,2	3,8	1,2
	35	159,3	57,6	101,6	39,5	16,3	4,3	15,9	9,1	11,6	2,7	0,7
	45	195,2	72,1	123,1	40,6	18,9	2,2	15,7	9,7	9,9	2,5	0,5
CHD Intact Fraction <200µm (réplique n°1)	2,5	212,1	52,5	159,5	37,2	9,9	6,8	18,1	6,7	17,5	3,3	0,5
	7,5	195,8	80,8	115,0	46,9	10,5	6,8	16,3	4,8	11,7	2,5	0,6
	15	147,7	38,3	109,4	40,7	13,2	3,8	15,8	6,3	14,8	4,8	0,7
	25	139,9	46,5	93,4	43,2	17,8	2,5	14,2	7,6	10,9	3,2	0,5
	35	169,7	62,0	107,6	46,1	13,9	2,7	13,8	6,8	12,9	3,2	0,6
	45	176,6	56,5	120,1	41,4	15,8	2,5	14,5	7,4	13,8	4,0	0,6
CHD Intact Tourbe brute (réplique n°1)	2,5	255,8	100,2	155,6	20,6	16,8	12,7	20,8	8,0	17,5	2,9	0,7
	7,5	244,7	124,7	120,0	32,1	26,0	7,7	15,7	4,9	11,3	1,6	0,7
	15	186,5	56,6	129,9	39,8	15,5	4,9	17,3	5,7	12,9	3,4	0,6
	25	225,7	84,0	141,8	28,7	25,2	4,4	15,7	9,4	13,2	2,9	0,5
	35	332,2	184,5	147,7	32,8	29,6	4,0	13,0	9,4	8,5	2,4	0,3
	45	304,4	169,4	135,0	26,3	32,9	4,3	13,8	9,6	9,8	2,8	0,5

Teneurs en sucres totaux (cellulosiques et hémicellulosiques) et pourcentages des différents monosaccharides pour les quatre profils d'étude (CHA, CHB, CHC et CHD)

Étude des processus de stockage de la matière organique et de régénération des tourbières dégradées après exploitation : sites du Russey (Jura français), de la Chaux d'Abel (Jura suisse) et de Baupte (Cotentin, France).

Résumé: Avec les craintes actuelles sur la péjoration du climat, l'enjeu pour des tourbières abandonnées après exploitation est d'y permettre la réinstallation d'une production végétale susceptible d'y réassurer la pérennité de la séquestration du carbone à long terme. Dans cette perspective, les objectifs de cette étude étaient d'identifier des indicateurs de la reprise des processus d'accumulation de la matière organique (MO) dans des tourbières anciennement exploitées, actuellement à des stades de régénération spontanée différents. Dans le but d'identifier l'origine de la MO et d'appréhender les modalités de sa dégradation, une combinaison d'approches micromorphologiques, géochimiques globales et moléculaires a été appliquée à des échantillons de tourbe brute et de fractions fines (< 200µm), ainsi qu'à des végétaux-sources typiques. La MO accumulée dans les niveaux superficiels montre une composition très contrastée (forts C/N, prédominance des tissus hérités bien préservés, fortes teneurs en sucres...) par rapport à celle, beaucoup plus humifiée, des compartiments sous-jacents. Ceci a permis de délimiter précisément la tourbe régénérée de la tourbe du catotelm. Contrairement aux stades de régénération précoces (5-10 ans), la composition de la MO des stades plus avancés (30-40 ans) est comparable à celle de la zone non exploitée (MO homogène, dominance des marqueurs de sphaignes, forts C/N). Une analyse en composante principale (ACP) a permis de proposer des trajectoires de régénération distinctes pour chacun des sites d'étude, en fonction de leur végétation et de leur mode d'exploitation. Globalement, la bonne préservation des polysaccharides dans la tourbe, clairement mise en lumière dans cette étude, en fait de bons indicateurs de régénération.

Mots-clés : tourbière, régénération, origine de la matière organique, biodégradation, Sphagnum sp., Cypéracées, C, N, carbohydrates, cryo-MEB, micromorphologie.

Organic matter sequestration and regeneration processes in cutover peatlands : Le Russey (Jura, France), la Chaux d'Abel (Jura, Switzerland) and Baupte (Cotentin, France).

Abstract: In the context of global climate change, one of the main challenges in the management of cutover peatlands is to restore the re-establishment of peat-forming vegetation which provide the long-term carbon sequestering capacity. In this way, the objectives of this study were to identify specific indicators of organic matter (OM) re-accumulation in formerly cutover peatlands, currently at various spontaneous regenerating stages. To identify OM sources and of apprehend its degradation processes, a combination of micromorphological, elemental and molecular analyses was carried out on bulk peat samples and fine-grained fractions (< 200µm), and specific peat-forming plants. The accumulated OM in the superficial parts shows contrasting composition (high C/N, dominance of well-preserved inherited tissues, high sugar contents) compared to that, more humified, of underlying compartments. These patterns delineated a clear threshold between a regenerated peat and a catotelm peat. In contrast to early regenerating stages (5-10 years), OM composition of the more advanced stages (30-40 years) is comparable to that of the non-exploited zone (homogeneous OM, predominance of Sphagnum spp. markers, high C/N). Principal component analysis (PCA) highlighted distinct regenerating trajectories for each of study sites, according to their vegetation and their exploitation mode. Globally, the good carbohydrate preservation in the peat provided additional indicators of regeneration.

Key-words : peatland, regeneration, organic matter sources, biodegradation, Sphagnum sp., Cyperaceae, C, N, carbohydrates, cryo-SEM, micromorphology.

Sciences de l'Univers - Ecole Doctorale Sciences et Technologies

ISTO, UMR 6113, CNRS-Université d'Orléans, BP 6759, 45067 Orléans cedex 2, France.