RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté Égalité Fraternité

Université de Toulouse

Doctorat de l'Université de Toulouse

préparé à Toulouse INP

Évolution du cycle du carbone des tourbières pyrénéennes dans un contexte de changement climatique global. Observation et Modélisation

---

Thèse présentée et soutenue, le 12 décembre 2023 par

RAPHAEL GARISOAIN

École doctorale
SDU2E - Sciences de l'Univers, de l'Environnement et de l'Espace

Spécialité
Surfaces et interfaces continentales, Hydrologie

Unité de recherche
CNRM - Centre National de Recherches Météorologiques

Thèse dirigée par
Laure GANDOIS et Christine DELIRE

Composition du jury
Mme Michelle GARNEAU, Rapporteure, Université du Québec à Montréal
M. Bertrand GUENET, Rapporteur, CNRS - Laboratoire de géologie de l'ENS
M. Bertrand DECHARME, Examinateur, Centre National de Recherches Météorologiques (CNRS, UMR : 3589)
M. Gerhard KRINNER, Examinateur, CNRS - Institut des Géosciences et de l'Environnement; Grenoble
Mme Laure GANDOIS, Directrice de thèse, CNRS - Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (UMR 5245).
Mme Christine DELIRE, Co-directrice de thèse, Centre National de Recherches Météorologiques (CNRS, UMR : 3589)

Membres invités
M. Vincent Thierion, INRAE (département ECODIV) - CESBIO
M. Nikola Besic, IGN Nancy - Laboratoire de l'inventaire forestier

Remerciements

Sans considérer que ce travail fut une fin en soi, ou un accomplissement supérieur digne de rétributions particulières, ces remerciements s'adressent à toutes celles et ceux (et ils/elles sont nombreux) qui m'auront permis de près ou de loin d'écrire ces quelques pages. Ces années de labeur auront également été épanouissantes et sources de plaisirs, de joies (ce qui se fait de plus en plus rare de nos jours). Notamment, car cette thèse fut le fruit d'un travail collaboratif mené de front avec une excellente direction. Merci donc à Laure, Christine et Bertrand d'avoir partagé ces quelques années professionnelles à mes côtés, de m'avoir fait confiance et de m'avoir laissé très libre de vaquer à mes occupations de recherche tout en me montrant la voie à suivre. De manière plus générale, je tiens à remercier très chaleureusement tous les collègues avec qui j'ai pu échanger, partager des repas ou des pauses-café durant mon passage au CNRM, au LEFE ou sur la tourbière de Bernadouze.

Le lieu de travail continue, malgré tout, de constituer un endroit propice aux rencontres, aux belles rencontres. Merci donc au couloir lugubre et ses affiliés pour tous les moments passés à vos côtés, merci également aux camarades de la CGT. J'en profite aussi pour remercier les amis boucalais, bayonnais, grenoblois et toulousains de m'avoir soutenu à votre manière durant ces dernières années.

Enfin, merci à ma famille, particulièrement mes parents et mes sœurs d'avoir toujours répondu présents et avec enthousiasme lors de mes différentes pérégrinations.

Depuis, la montée des coûts du développement a engendré le "mouvement écologique". Mais lui aussi risque d'être récupéré par le système scientifique et industriel. Hœchst, la Lyonnaise des eaux, etc., réalisent de nouveaux profits en dépolluant leurs pollutions. Si notre espèce choisit la survie, ce sera la science, à la suite du MIT, qui fixera les limites à ne pas franchir, la nature des maux et leurs remèdes. Ce n'est pas à un peuple ignorant de dire en quoi l'ozone est menacé, ni comment il peut être conservé. Et ce sera à l'État, ses lois et sa police d'imposer les restrictions et contraintes nécessaires. Les écolos seront recyclés dans deux secteurs : la technocratie et le spectacle médiatisé, qui permet d'intérioriser la privation de nature et de liberté. Ils se caseront dans les laboratoires et les ministères, les économies d'énergie, la préservation des risques majeurs, la gestion des réserves où ce qui reste de nature est mis sous cloche. À la télé ils montreront son reflet. Ils contribueront ainsi à sauver la Terre et l'espèce humaine en sacrifiant sa liberté. S'ils veulent préserver l'un et l'autre, que de conscience, de vertus paradoxales, de foi et de réalisme, d'imagination et de prudence, leur faudra-t-il !

Bernard Charbonneau, Le système et le Chaos.

Résumé

Depuis leur formation durant l'Holocène, Les tourbières sont des écosystèmes agissant comme de véritables régulateurs du climat et du cycle du carbone. Elles sont responsables du stockage d'une part importante de dioxyde de carbone atmosphérique dans les sols, notamment, car la matière organique présente s'y dégrade très lentement. Le changement climatique entraîne avec lui la modification de multiples phénomènes météorologiques. Le changement de régimes de précipitations ainsi que la multiplication des sécheresses sont susceptibles d'affecter durablement les tourbières, faisant peser le risque d'une accélération de la décomposition de la matière organique présente dans la tourbe et jusqu'alors préservée. Les tourbières pourraient ainsi basculer de puits à sources de carbone, émettant vers l'atmosphère des quantités importantes de méthane et de dioxyde de carbone, tous deux de puissants gaz à effet de serre.

Cette thèse s'articule sur la compréhension des liens entre facteurs environnementaux et flux de carbone des tourbières dans le cas particulier d'une tourbière pyrénéenne. Dans un premier temps, une importance notable est accordée à l'étude de la phénologie de la végétation des tourbières, les sphaignes qui réalisent la photosynthèse et sont responsables de l'accumulation du carbone organique dans le sol. Le LAI (leaf area index) des sphaignes est déterminé selon deux méthodes différentes : grâce à un planimètre (in-situ) et par télédétection, révélant des LAI élévés (jusqu'à $10 m^2.m^{-2}$). La comparaison des deux techniques apporte une crédibilité certaine aux estimations satellites pouvant être une alternative aux mesures terrains dans les zones tourbeuses en montagne, souvent difficilement accessibles et donc peu documentées dans la littérature. Dans un second temps, la combinaison de mesures de phénologie des sphaignes (par télédétection), de variables environnementales in situ et de mesures des flux de gaz par chambre, permet l'établissement de modèles statistiques robustes pour quantifier les flux de CO_2 et de méthane. La première quantification à ce jour du bilan pluriannuel (2017-2022) de NECB (Net Ecosystem Carbon Balance) sur une tourbière de montagne est réalisée (comprenant les flux de CO2, CH4 et les exports de DOC (dissolved organic carbon). L'influence de la sécheresse de 2022 est alors évaluée. Comparativement aux années 2017-2021, l'année 2022 se détache de la variabilité interannuelle et correspond à une année pour laquelle la tourbière bascule en source de carbone vers l'atmosphère.

Enfin, un des objectifs de cette thèse vise l'amélioration du cycle du carbone des

tourbières du modèle de surface continentale ISBA. Ainsi, de nouveaux développements en rapport avec l'inclusion de la représentation de la photosynthèse et de l'évapotranspiration des sphaignes dans le modèle sont présentés. Les conséquences, en termes de modifications des flux et des stocks de carbone, de la prise en compte de ce nouveau type de végétation, sont satisfaisantes. Finalement, l'étude de l'évolution des flux de carbone de la tourbière de Bernadouze sur les années 1959-2022, permet d'identifier une transition du régime de fonctionnement de la tourbière, d'un puits du bilan net de carbone de l'écosystème, vers une potentielle source de carbone, notamment durant les années de sécheresse.

Abstract

Since their formation during the Holocene, peatlands have acted as true regulators of climate and the carbon cycle. They are responsible for storing a significant portion of atmospheric carbon dioxide in the soil, mainly because the organic matter present degrades very slowly. Climate change brings about the alteration of various weather phenomena. Changes in precipitation patterns and the increase in droughts can have a lasting impact on peatlands, posing the risk of accelerating the decomposition of organic matter in the peat, which has been preserved until now. Peatlands could thus shift from carbon sinks to sources, emitting significant amounts of methane and carbon dioxide, both potent greenhouse gases, into the atmosphere.

This thesis focuses on understanding the links between environmental factors and carbon fluxes in peatlands, specifically a Pyrenean peatland. Initially, significant importance is given to studying the phenology of peatland vegetation, particularly *Sphagnum* mosses that photosynthesize and are responsible for organic carbon accumulation in the soil. The Leaf Area Index (LAI) of *Sphagnum* mosses is determined using two different methods : with a planimeter (in-situ) and via remote sensing, revealing high LAI values (up to $10 m^2.m^{-2}$). The comparison of these techniques lends credibility to satellite estimates as an alternative to ground measurements in mountain peatland areas, often difficult to access and thus under-documented in the literature. In a second phase, combining phenology measurements of *Sphagnum* mosses (satellite derived), in-situ environmental variables, and gas flux measurements through chambers allows the establishment of robust statistical models for CO2 and methane fluxes. The first-ever quantification of the multiannual (2017-2022) Net Ecosystem Carbon Balance (NECB) for a mountain peatland is achieved, including CO2 and CH4 fluxes and dissolved organic carbon exports. The influence of the 2022 drought is then assessed. In comparison to the years 2017-2021, 2022 stands out from interannual variability, marking a year in which the peatland transitions from being a carbon sink to a carbon source to the atmosphere.

Finally, one of the objectives of this thesis aims to improve the carbon cycle representation of peatlands in the ISBA continental surface model. New developments related to the inclusion of photosynthesis and evapotranspiration representation of *Sphagnum* mosses in the model are presented. The consequences, in terms of changes in carbon fluxes and stocks, resulting from incorporating this new vegetation type, are satisfactory. Ultimately, the study of the evolution of carbon fluxes in the Ber-

nadouze peatland from 1959 to 2022 identifies a transition from a net carbon sink to a potential carbon source, especially during drought years.

Table des figures

1 Comparaison des stocks de carbone du sol d'après les observations et d'après le modèle $ISBA$ 20

1.1 Répartition mondiale des tourbières (vert) et leur age (noir, rouge, bleu) d'après Yu et al (2010) 25

1.2 Schéma d'une sphaigne d'après Weston et al (2015) 27

1.3 Cycle du carbone simplifié dans les tourbières d'après Abrams (2016) 29

1.4 Formation d'une tourbière de haut marais (bogs) d'après Giles (2020) 35

2.1 Tourbière de Bernadouze : ©*C.Delire* 42

2.2 Chambre statique découverte, permettant la mesure des flux de CO_2 et CH_4 à Bernadouze 44

2.3 Schéma explicatif du calcul du LAI d'un arbre d'après https://www.pesticidewise.com/image/leaf-area-index 45

2.4 Différentes vues de *Sphagnum palustre* sur la tourbière de Bernadouze, avec le gabarit utilisé pour le prélèvement et le sac de conservation . . 46

2.5 Différentes vues de *Sphagnum capillifolium* sur la tourbière de Bernadouze, avec le gabarit utilisé pour le prélèvement et le sac de conservation. 46

2.6 Spectre de réflectances des sphaignes (*Sphagnum papillosum*) d'après Lees et al (2020) 51

2.7 θ(z) en fonction de $Wg.Wg_{sat}^{-1}$ d'après Morel et al (2019) 73

2.8 (a) Schéma récapitulatif des échanges verticaux étant représentés dans le module de carbone du sol entre les couches de sol. Chaque boite noire représente une couche du sol, en marron sont représentés les réservoirs de carbone, en bleu les réservoirs de gaz. (b) Processus biogéochimiques ayant lieu dans une même couche de gaz. D'après Morel et al (2019) 74

5.1 Comparaison des flux horaires de GPP et ER obtenus entre les mesures de chambres, les modèles statistiques et $ISBA$ pour la PFT herbacées fonctionnant en mode habituel. Comparaison des LAI Sentinel-2 de Fernandes et al (2021) avec les LAI calculés par $ISBA$ en fonctionnement normal et en forçant l'obtention de LAI faibles. 151

5.2 Comparaison des flux horaires de GPP et ER obtenus entre les mesures de chambres, les modèles statistiques et $ISBA$ pour la PFT sphaignes. Comparaison des LAI Sentinel-2 de Fernandes et al (2021) avec les LAI calculés par $ISBA$ du PFT sphaignes, sans imposer de nappe et en prenant en entrée du modèle la hauteur de nappe observée à Bernadouze 153

5.3 Comparaison des flux journaliers moyens ($\mu mol.m^2.s^{-1}$) de GPP et ER obtenus entre les modèles statistiques et $ISBA$ pour la PFT sphaignes et herbacées C3. 155

5.4 Évolution de la précipitation annuelle cumulée, de la température annuelle moyenne, de la NEE annuelle cumulée, de la GPP annuelle cumulée, de la respiration ER annuelle cumulée, de l'évapotranspiration annuelle cumulée, de la WUE de l'écosystème (water use efficiency) annuelle cumulée de 1959 à 2022, en bleu pour le PFT herbacées et en orange pour le PFT sphaignes. Des moyennes mobiles sur six ans ont permis de lisser les signaux. Les cumuls sont réalisés par année. . 157

5.5 Évolution de la NEE cumulée en $gC.m^{-2}$ de 1959 à 2022. Le cumul est réalisé sur la série entière, on conserve donc les déséquilibres de chaque année en avançant dans le temps. 159

5.6 Moyenne mensuelle de la NEE en $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ sur la période 1959-2022. Un rolling-mean sur un an permet de lisser les données horaires de NEE. 161

5.7 Dynamique de la NEE cumulée ($gC.m^{-2}$) à travers trois périodes temporelles, 1959-1979, 1979-1999 et 2002-2022. La variabilité interannuelle a été calculée sur un intervalle de confiance à 95% 163

5.8 Fonction de densité de probabilité de la NEE annuelle cumulée pour les périodes 1959-1979, 1979-1999 et 2002-2022. 165

Liste des tableaux

2.1 Stratégie de tolérance au stress hydrique du sol 65

5.1 Changements entre les PFT herbacées C3 et sphaignes dans $ISBA$. 149

5.2 Table des paramètres du PFT sphaigne 150

Table des matières

1 Les tourbières et le cycle du carbone 24

1.1 Les tourbières à l'échelle globale 25

1.2 Les tourbières tempérées 26

1.3 Les sphaignes 26

1.4 Cycle du carbone simplifié dans les tourbières 28

1.5 Les tourbières et le changement climatique 31

1.5.1 Considérations générales dans l'hémisphère nord 31

1.5.2 Transition des tourbières de bas marais (fen) vers les tourbières de haut-marais (bog) 32

1.6 Mais pourquoi s'intéresser aux tourbières pyrénéennes ? 36

1.6.1 Contexte particulier de la thèse 36

1.6.2 Ce que nous apprend l'étude des tourbières pyrénéennes . . . 37

1.6.3 Vers la protection des tourbières 38

2 Stratégies d'observation et de modélisation du cycle du carbone des tourbières 41

2.1 Techniques d'observation et de suivi des tourbières 42

2.1.1 Instrumentation des tourbières - Mesures in situ 42

2.1.1.1 Instrumentation de la tourbière de Bernadouze . . . 42

2.1.2 Mesures des flux de CO_2 et de CH_4 47

2.1.2.1 Tours à flux, méthode à covariance de turbulence (Eddy covariance) 47

2.1.2.2 Méthode des chambres statiques 47

2.1.2.3 Les flux de CO_2 et CH_4 à Bernadouze 48

2.1.3 Produits satellites de suivi de la végétation et de l'humidité de la végétation 50

2.1.3.1 Observation satellite des sphaignes 51

2.1.4 Modélisation des flux net de CO_2 et de CH_4 52

2.1.4.1 La modélisation statistique 52

2.1.4.2 Apport des données phénologiques satellitaires 53

2.1.4.3 Les modèles de surfaces continentales 54

2.1.5 La représentation des sphaignes dans les modèles de surfaces continentales 56

2.2 La modélisation des surfaces continentales dans $ISBA$ 58

2.2.1 $ISBA$ et la modélisation climatique 58

2.2.2 Le bilan d'énergie de la surface 59

2.2.3 Le bilan hydrique 61

2.2.4 La physique du sol 61

2.2.4.1 Prise en compte de la neige 62

2.2.4.2 Transfert de chaleur dans le sol 62

2.2.4.3 Transfert des masses d'eau dans le sol 62

2.2.5 Le modèle de photosynthèse à l'échelle de la feuille 63

2.2.5.1 Goudriaan et Jacobs 63

2.2.5.2 La réponse stomatique : Jacobs 64

2.2.6 Réponse au stress hydrique du sol des herbacées C3 65

2.2.6.1 Passage de la feuille au couvert 65

2.2.7 L'Évapotranspiration de la canopée 66

2.2.8 Les réservoirs de biomasse de la végétation, le LAI 67

2.2.8.1 Croissance et mortalité, alimentation des réservoirs de biomasse 68

2.2.8.2 Calcul du LAI 68
2.2.9 Stocks et flux de carbone dans le sol 70
2.2.9.1 Réservoirs de carbone dans le sol 70
2.2.9.2 Propriétés thermiques et hydrauliques du carbone organique du sol 70
2.2.9.3 Processus biogéochimiques dans les tourbières 72

3 Étude de la phénologie de la végétation dominante dans une tourbière à Sphaigne de montagne à l'aide d'observations *in situ* et de Sentinel-2 76

3.1 Introduction du chapitre 77
3.2 Introduction 79
3.3 Materials and Methods 81
3.3.1 Study Site 81
3.3.2 Site Instrumentation 82
3.3.3 Field sampling 82
3.3.4 CO_2 flux measurements 83
3.3.5 LAI from field sampling 83
3.3.6 Satellite LAI retrievals and vegetation index calculation 83
3.3.7 Vegetation index maps 84
3.3.8 Reflectance spectra 86
3.3.9 Time series and statistical analysis 86
3.4 Results 87
3.4.1 Satellite reflectance spectra analyses 87
3.4.2 *Sphagnum* detection with vegetation indices 89
3.4.3 Seasonality of the peatland as seen by satellite-derived vegetation indices and vegetation productivity in comparison to the seasonal cycles of air temperature photosynthetic active radiation and water table depth 91

4 Intégration des mesures de flux de carbone, d'imagerie satellite et

de modélisation statistique pour élucider la dynamique du carbone dans une tourbière de montagne : impact d'une année de sécheresse exceptionnelle **100**

4.1 Introduction du chapitre . . . 101

4.2 Introduction . . . 104

4.3 Materials and methods . . . 107

4.3.1 Study site description . . . 107

4.3.2 Acquisition of ancillary variables . . . 107

4.3.3 Monthly monitoring of CO_2 and CH_4 fluxes . . . 108

4.3.4 Modelling of hourly GPP ER NEE and CH_4 . . . 109

4.3.5 Fluvial organic carbon export from the peatland . . . 109

4.3.6 Peat core analysis . . . 110

4.3.7 Net ecosystem carbon balance . . . 110

4.3.8 Uncertainties estimation of the models in the annual cumulated NEE and FCH_4 . . . 110

4.3.9 Development of an annual drought index based on AT and WTD . . . 111

4.4 Results . . . 111

4.4.1 Environmental variables . . . 111

4.4.2 Observed CO_2 and CH_4 fluxes . . . 111

4.4.3 Modeled CO_2 and CH_4 fluxes . . . 113

4.4.4 Seasonal evolution and interannual variability of GPP ER NEE and FCH_4 fluxes . . . 114

4.4.5 Fluvial organic carbon exports . . . 115

4.4.6 Net annual ecosystem carbon balance . . . 115

4.4.7 Long term carbon accumulation rates . . . 116

4.4.8 Combined effect of AT and WTD on annual cumulated fluxes 116

4.5 Discussion . . . 117

4.5.1 Fluxes modeling strategy : benefits from combining in situ and remote sensing data . . . 117

4.5.2 Beyond NEE : Contribution of under-studied fluxes in mountain peatland NECB . . . 118

4.5.3 Temperate mountain peatlands : from weak carbon sinks to potential carbon sources . . . 119

4.5.4 Impact of a severe drought on a mountain peatland carbon balance . . . 120

4.6 Conclusions . . . 121

4.7 References . . . 121

5 Vers la modélisation des Sphaignes dans les modèles de surfaces continentales 144

5.1 Introduction du chapitre . . . 145

5.2 Description du nouveau PFT : introduction des sphaignes . . . 145

5.2.1 Photosynthèse des Sphaignes et LAI . . . 145

5.2.2 Contenu en eau des sphaignes . . . 147

5.2.3 Flux de chaleur latente de la canopée de sphaignes . . . 147

5.2.4 Flux de chaleur sensible de la canopée de sphaignes . . . 148

5.2.5 Carbone du sol . . . 148

5.3 Résultats : Apport de la modélisation des sphaignes dans $ISBA$ . . . 150

5.3.1 Protocole expérimental . . . 150

5.3.1.1 Validation du forçage atmosphérique . . . 150

5.3.2 Comparaison des flux du PFT herbacées aux données in-situ . 151

5.3.3 Comparaison des flux du PFT sphaignes aux données in-situ . 153

5.3.4 Flux en moyenne journalière . . . 155

5.4 Étude de l'évolution de la NEE des sphaignes et des herbacées de 1959 à 2022 . . . 157

5.4.1 Tendances générales . . . 157

5.4.2 Tendances mensuelles . . . 161

5.4.3 Vers une déstabilisation du système ? 163

6 Conclusions & Perspectives **167**

6.1 Conclusions 167

6.2 Perspectives 172

Introduction générale

Les tourbières sont des écosystèmes qui se forment lentement par l'accumulation de matière organique végétale, produisant de la tourbe. Celle-ci est constituée majoritairement de débris végétaux peu décomposés contenant au moins 30% de matière organique (Joosten and Clarke, 2002; Minasny et al, 2019). Les tourbières sont des zones humides accumulant une quantité importante de matière organique sous forme de tourbe sur une épaisseur variant de 30 cm à plusieurs mètres de profondeur (Gorham, 1991). Ce processus de formation dans des conditions anaérobies spécifiques permet aux tourbières de jouer un rôle essentiel en stockant une grande quantité de carbone. En effet, depuis le début de l'Holocène, les tourbières ont stocké entre 270 et 547 Gt C, représentant 15 à 30% du carbone des sols mondiaux, malgré leur superficie relativement réduite de seulement 3% des terres émergées (Turunen, 2003)

Les tourbières se forment grâce à un déséquilibre important entre la production primaire et la décomposition (Baird et al, 2009). Dans ces milieux, le carbone est davantage assimilé par la photosynthèse qu'émis lors de la décomposition, malgré une faible production primaire. L'accumulation de la tourbe s'opère grâce à la faible décomposition de la matière organique, avec une activité réduite des décomposeurs, en partie due (1) aux conditions environnementales particulières du milieu et (2) à une végétation caractéristique.

Les tourbières peuvent se former par deux processus principaux : l'atterrissement (le comblement), où une cuvette d'eau (lacs, étangs ou mares) se remplit progressivement de sédiments organiques remplacés ensuite par l'accumulation de débris végétaux autochtones, et la paludification, qui se développe dans des zones à forte humidité permettant l'accumulation de matière organique et la transition progressive de prairies, plaines alluviales ou forêts en tourbières.

En fonction des différentes sources d'apport en eau telles que le ruissellement, les nappes ou les précipitations, on distingue deux grands types de tourbières : les tourbières ombrotrophes (bog en anglais ou haut-marais) alimentées presque exclusivement par les eaux de pluie, caractérisées par un pH acide et une végétation majoritairement composée de sphaignes, et les tourbières minérotrophes (fen en an-

glais ou bas marais) alimentées par les eaux de ruissellement, plus riches en éléments nutritifs et dont la végétation est constituée davantage d'herbacées et d'arbres.

Cependant, la valeur écologique des tourbières ne se limite pas à leur rôle de stockage de carbone. Elles abritent également une biodiversité exceptionnelle, grâce à leur processus de formation et à leurs conditions environnementales spécifiques. Les tourbières créent des habitats uniques pour une variété de plantes et d'animaux. On y trouve des espèces de sphaignes, d'orchidées, de linaigrettes et de droséracées qui ont su s'épanouir dans ces milieux apparemment inhospitaliers. Les tourbières sont également des refuges essentiels pour de nombreuses espèces animales menacées ou en voie de disparition, telles que les oiseaux migrateurs comme les grues, les sauvagines et les pluviers, ainsi que des amphibiens rares comme le triton crêté et la rainette faux-grillon, sans oublier des mammifères adaptés à ces milieux humides, comme le vison d'Europe ou la loutre. ‘

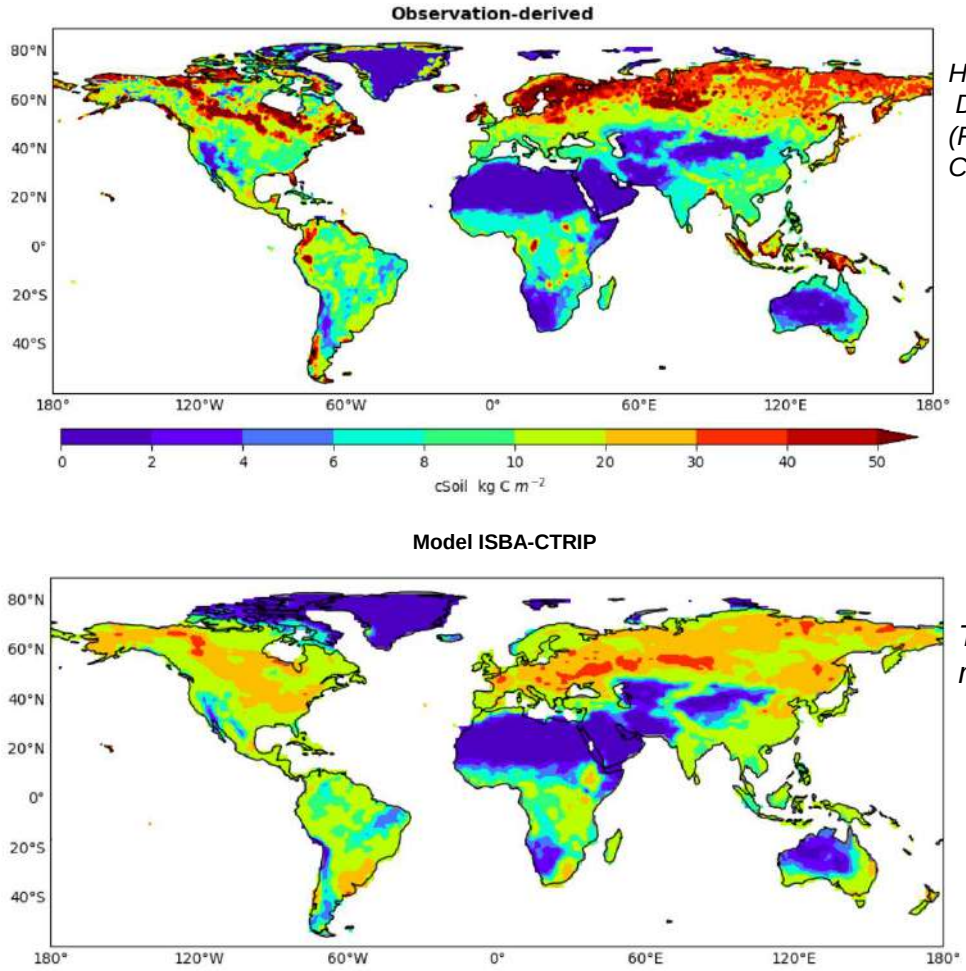
Ces écosystèmes jouent également un rôle crucial dans la régulation des ressources en eau. Situées dans des zones à faible drainage, les tourbières agissent comme d'immenses éponges, stockant de grandes quantités d'eau. Elles jouent ainsi un rôle vital dans la régulation des débits, en atténuant les inondations lors des fortes pluies et en assurant un approvisionnement en eau constant pendant les périodes de sécheresse.

Malheureusement, les tourbières font face à de nombreuses menaces. Le drainage de ces dernières afin d'alimenter des parcelles agricoles en eau, des plantations pour l'industrie forestière, des coupes historiques de tourbe pour favoriser les constructions de routes, l'exploitation de tourbe, ou les projets miniers ont entraîné une perte de leur fonction en tant que puits et de stockage de carbone (Holden et al, 2007; Worrall et al, 2011). Cette dégradation met en péril la biodiversité locale et entraîne une augmentation des émissions de dioxyde de carbone dans l'atmosphère (Silvola et al, 1996; Leifeld and Menichetti, 2018).

D'abord, les tourbières furent envisagées comme des espaces hostiles et mystiques pour l'être humain. Servant de lieu funéraire pour les sacrifices humains (Giles, 2020), étant plus tard décrites comme des espaces rebutants dans les contes et légendes locaux, les tourbières ont ensuite été exploitées par les populations pauvres, la tourbe faisant office de combustible bon marché. Enfin, longtemps considérées comme inutiles face au développement du progrès technique, c'est lentement au cours des dernières décennies que les tourbières regagnent peu à peu leur titre de noblesse. En effet, face à leur importance cruciale sur le plan écologique, la préservation et la restauration des tourbières sont devenues des priorités pour la conservation de la biodiversité et la lutte contre le changement climatique (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2022). Les politiques de préservation reconnaissent désormais

la valeur des tourbières en tant que réservoirs de carbone, et la restauration des tourbières est de plus en plus priorisée comme un moyen de réduire les émissions nationales de carbone.

Pourtant, actuellement, les modèles du système terrestre n'intègrent pas de manière précise les processus de cycle du carbone au sein des tourbières (Müller and Joos, 2020), ce qui limite leur capacité à prédire avec exactitude la quantité de carbone qui pourrait être libérée par les sols dans des conditions de changement climatique. Étonnamment, les tourbières ne sont pas prises en compte dans les modèles climatiques utilisés par le Projet d'Intercomparaison des Modèles Climatiques (CMIP6), un projet visant à fournir des informations pour le dernier rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC). En conséquence, le rôle significatif que jouent les tourbières dans la régulation du cycle du carbone est négligé tant dans les projections climatiques que dans celles du cycle du carbone. Néanmoins, la communauté de recherche climatique s'efforce activement de combler cette lacune en intégrant les dynamiques des tourbières et spécifiquement leur végétation dans les modèles de surface terrestre. Cet effort est principalement concentré sur les tourbières boréales (Chaudhary et al, 2020). Avec la Figure 1 on constate dans le cas particulier de la version du modèle $ISBA$ développée au CNRM (Delire et al, 2020), et utilisé pour l'exercice CMIP6 (Coupled Model Intercomparison Project) la nécessité de la modélisation des tourbières, afin de palier au déficit de carbone dans le sol.



Harmonized World Soil Database v1.2 (FAO/IIASA/ISRIC/ISS CAS/JRC, 2012)

Tourbières non modélisées

Figure 1 – Comparaison des stocks de carbone du sol d'après les observations et d'après le modèle $ISBA$

Ce travail s'inscrit donc dans cet effort collectif de développement de modélisation des processus relatifs au cycle du carbone dans les tourbières. Pour y parvenir, une large part du travail a également résidé dans l'observation, le suivi d'une tourbière pyrénéenne et le travail de terrain.

Objectifs

Les objectifs de cette thèse se déclinent en plusieurs points :

- ***Quantifier et formaliser les processus de phosynthèse des sphaignes, espèce ingénieure des tourbières tempérées et boréales.***
- ***Identifier les facteurs de forçages, aux échelles diurnes, saisonnières et annuelles des différents flux de carbone (photosynthèse, respiration ecosystémique et échanges de CH_4).***
- ***Inclure une représentation du cycle du carbone des sphaignes dans $ISBA$ pour une meilleure prise en compte de leur rôle global.***

Ce manuscrit se présente sous la forme de six chapitres.

Le **chapitre 1** est un chapitre introductif permettant d'aborder les différentes notions nécessaires à la compréhension des recherches ayant été effectuées durant la thèse. Ce chapitre constitue également l'état de l'art sur le cycle du carbone des tourbières tempérées.

Le **chapitre 2** constitue un chapitre de présentation des différentes techniques d'observation et de modélisation ayant été mises en œuvre au cours de cette thèse. Une description du modèle ISBA est aussi réalisée dans ce chapitre.

Le **chapitre 3** présente une étude de la phénologie des sphaignes, notamment du LAI. Il présente un suivi de terrain avec acquisition de scan couplé à un traitement de données satellitaires pour la production d'indices de végétation Ce chapitre est un article, publié dans la revue Journal of Geophysical Research : Biogeosciences.

Le **chapitre 4** s'attache à décrire le bilan carbone de la tourbière de Bernadouze sur les années 2017-2022. Les équations utilisées pour réaliser le bilan s'appuient sur les observations de terrain et satellite. Ce chapitre se présente sous la forme d'un article soumis à comité de lecture.

Le **chapitre 5** décrit les résultats obtenus après avoir implémenté un nouveau module de végétation pour les sphaignes dans $ISBA$, et réalisé une simulation sur la période 1959-2022 sur la tourbière de Bernadouze. On se concentre ici sur la compréhension de l'évolution de la photosynthèse, de la respiration, de l'évapotranspiration au cours des 70 dernières années.

Le **chapitre 6** présente les conclusions et perspectives soulevées par ce manuscrit.

Contexte de travail

Ce travail de thèse a été soutenu et a bénéficié des infrastructures développées par le SNO tourbières (Service National des Tourbières). Il s'inscrit également dans le cadre de travail de l'observatoire homme-milieux (OHM) et de l'observatoire midi-Pyrénées. La thèse a été financée par une bourse doctorale décernée par Météo France.

Participation à des conférences

- Comité de pilotage SNO tourbière 2021, Jura.
- EGU General Assembly 2022, Vienne.
- Comité de pilotage SNO tourbière 2022, Rennes.
- Journées de modélisation des surfaces continentales 2022, Grenoble.
- Comité de pilotage SNO tourbière 2023, Pau.

Liste des publications

- A study of dominant vegetation phenology in a Sphagnum mountain peatland using in situ and Sentinel-2 observations, Garisoain et al, 2023, Journal of Geophysical Research : Biogesosciences.
- Mountain Peatlands and Drought : Carbon Cycling in the Pyrenees Amidst Global Climate Change, Garisoain et al, 2024 Journal of Geophysical Research : Biogeosciences, in review.

Chapitre 1

Les tourbières et le cycle du carbone

Sommaire

1.1 Les tourbières à l'échelle globale 25
1.2 Les tourbières tempérées 26
1.3 Les sphaignes 26
1.4 Cycle du carbone simplifié dans les tourbières 28
1.5 Les tourbières et le changement climatique 31
1.5.1 Considérations générales dans l'hémisphère nord 31
1.5.2 Transition des tourbières de bas marais (fen) vers les tourbières de haut-marais (bog) 32
1.6 Mais pourquoi s'intéresser aux tourbières pyrénéennes ? 36
1.6.1 Contexte particulier de la thèse 36
1.6.2 Ce que nous apprend l'étude des tourbières pyrénéennes . 37
1.6.3 Vers la protection des tourbières 38

1.1 Les tourbières à l'échelle globale

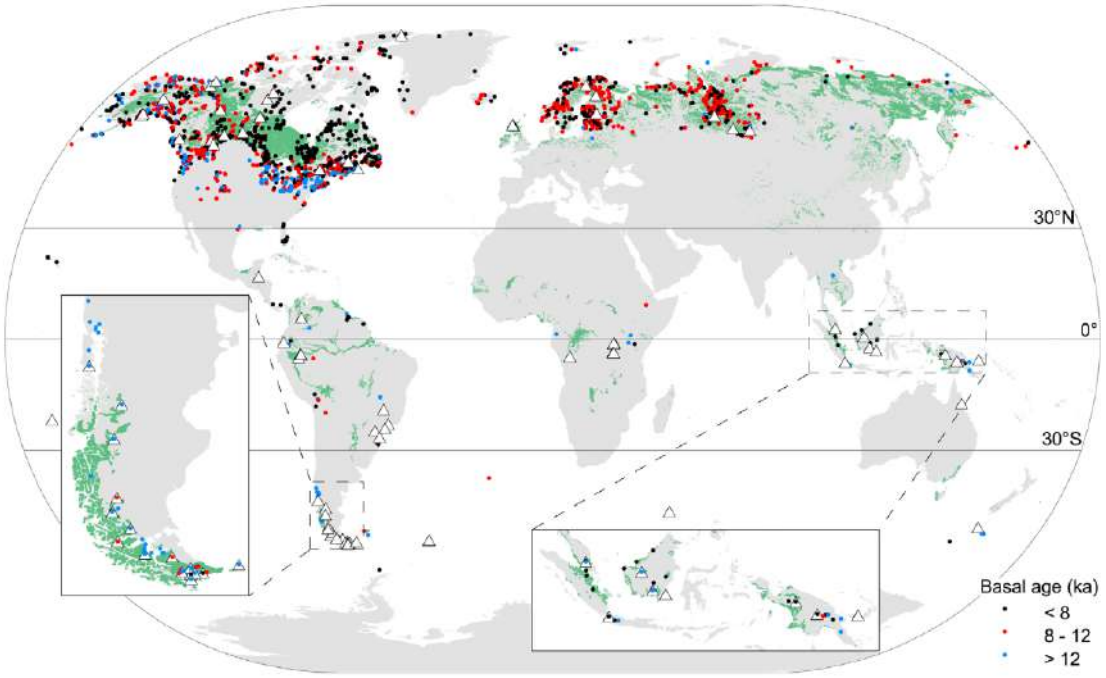


Figure 1.1 – Répartition mondiale des tourbières (vert) et leur age (noir, rouge, bleu) d'après Yu et al (2010)

En se positionnant à l'échelle globale, trois groupes de tourbières se détachent. D'abord, les tourbières de l'hémisphère nord au niveau des hautes latitudes ($\geq 30°$ N), puis au niveau de la ceinture tropicale et enfin dans l'hémisphère sud.

Au début de l'Holocène, les taux élevés d'expansion des tourbières et d'accumulation de carbone dans les tourbières nordiques étaient probablement dus à une forte insolation estivale et à des variations saisonnières marquées du climat, correspondant au maximum thermique de l'Holocène (Treat et al, 2021). Cette tendance a été observée particulièrement en Sibérie occidentale (Smith et al, 2004) et en Alaska (Jones and Yu, 2010). Cette période a été marquée par une production végétale accrue pendant les étés chauds et une réduction de la respiration pendant les hivers froids. Par la suite, l'expansion des tourbières et l'accumulation de carbone ont diminué en réponse au refroidissement climatique néoglaciaire (Korhola et al, 2010).

En ce qui concerne les tourbières tropicales (Amérique du Sud, bassin du Congo, Asie du Sud-Est), leur expansion a été influencée par l'intensité de la mousson estivale et les changements du niveau de la mer. L'expansion maximale des tourbières a eu lieu à l'Holocène moyen, en particulier en Asie du Sud-Est, en réponse à des niveaux de mer élevés et à des moussons intenses Dommain et al (2011). En particulier, de nombreuses tourbières en Asie du Sud-Est se sont développées dans les

régions côtières sur des substrats de mangrove après la stabilisation du niveau de la mer. Les taux d'accumulation de carbone ont ensuite ralenti en raison de l'intensification d'El Niño et de l'impact des variations climatiques (Moy et al, 2002; Yu et al, 2010).

Dans l'hémisphère sud ($\leq$ 30° S), en particulier en Patagonie, l'expansion rapide des tourbières et l'accumulation de carbone pendant le Maximum Thermique Antarctique étaient liées à un climat chaud et humide. Cependant, des périodes de refroidissement ont ralenti l'expansion des tourbières. La reprise de l'expansion des tourbières plus tard pourrait être due à des changements climatiques et à des variations des vents d'ouest dans l'hémisphère sud (Yu et al, 2010).

En fonction des différentes régions du monde et de ces trois grands groupes de tourbières, la végétation se développant dans les tourbières sera diverse. Dans la suite de ce manuscrit et dans le cadre de mon travail de thèse, nous nous focaliserons sur les tourbières de l'hémisphère nord et de la zone tempérée.

1.2 Les tourbières tempérées

Les tourbières alpines/tempérées sont moins étudiées et leur fonctionnement est mal compris. Elles sont généralement plus petites que les tourbières boréales et plus dispersées Rosset et al (2020); Pullens et al (2016). Néanmoins, leur superficie connue tend à augmenter au fur et à mesure de leur documentation Bao et al (2015); Xu et al (2018); Melton et al (2022). Les tourbières alpines à sphaignes partagent certaines des caractéristiques des tourbières à sphaignes boréales : une végétation commune, une courte saison de croissance et sont soumises à des changements climatiques rapides et importants van der Knaap et al (2011); Millar et al (2017). Ainsi, les tourbières alpines pourraient s'avérer être de bons indicateurs des tourbières boréales dans le contexte du changement climatique, et méritent également une attention particulière.

1.3 Les sphaignes

Les sphaignes sont des bryophytes dominantes dans de nombreuses tourbières boréales et tempérées, et leur rôle est essentiel dans la formation de ces écosystèmes. La décomposition des bryophytes, principalement des sphaignes, représente la source principale de la tourbe des hautes latitudes (Turetsky, 2003). Grâce à leur morphologie, leur anatomie, leur physiologie et leur composition chimique spécifique, les sphaignes favorisent les conditions humides et contrôlent les caractéristiques physico-

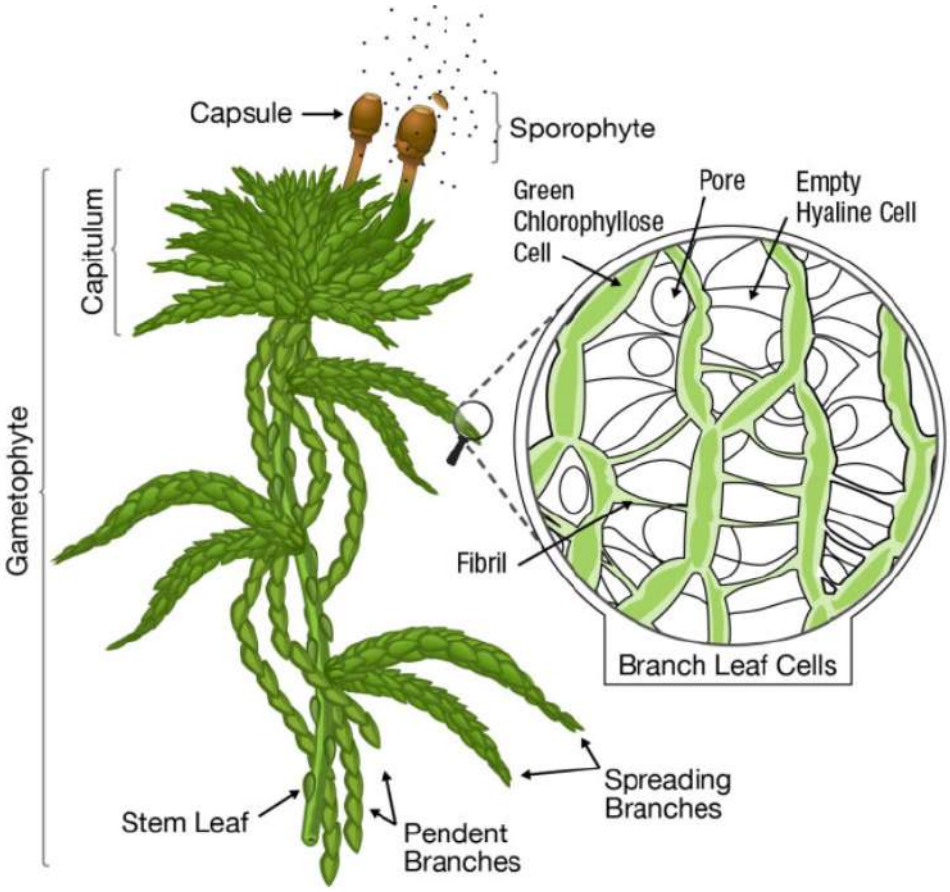


Figure 1.2 – Schéma d'une sphaigne d'après Weston et al (2015)

chimiques des eaux, comme l'acidité, l'anoxie et l'oligotrophie (se dit d'un milieu pauvre en nutriments). Ces conditions sont propices à leur propre croissance, faisant des sphaignes de véritables espèces ingénieures des tourbières (Clymo and Hayward, 1982; van Breemen, 1995), capables de créer les conditions favorables à leur développement. Si cette vision domine dans la littérature, les sphaignes sont bien entendu le produit de leur environnement et "ont évolué" (présentent des bonnes caractéristiques) afin de s'adapter dans les milieux oligotrophes.

Les sphaignes possèdent la remarquable capacité de retenir une quantité impressionnante d'eau, jusqu'à 20 fois leur poids sec, grâce à leur structure cellulaire spéciale, notamment les hyalocytes, qui agissent comme des éponges en prélevant l'eau de leur milieu par capillarité. La redistribution de l'eau, des nutriments, ou des produits de la photosynthèse au sein de la sphaigne même si elle existe est peu effective (van Breemen, 1995), ces dernières étant des plantes non vasculaires, elles ne possèdent pas de xylème, de stomates et de racines. Les stomates, des petits orifices à la surface des feuilles, permettent de réguler les échanges gazeux (CO_2 pour la photosynthèse/respiration,O_2 pour la respiration, H_2O pour la transpiration) entre les feuilles des plantes vasculaires (plantes avec stomates) et l'atmosphère en alternant successivement entre ouverture et fermeture des stomates. Ainsi, les parties basses

de la sphaigne (2 à 5 cm en dessous du capitulum) sous la canopée n'ayant pas accès à la lumière meurent progressivement et brunissent alors, mais tout en restant capable de retenir l'eau par capillarité. En s'accumulant dans les tourbières ombrotrophes, les sphaignes forment des tapis denses de végétation, saturés en eau et pauvres en oxygène. Cependant, lors des périodes de sécheresses, les sphaignes ne sont pas capables de réguler leur contenu en eau afin d'en minimiser les pertes comme les plantes vasculaires qui peuvent fermer leurs stomates lors des périodes de stress-hydrique. Les tapis de sphaignes s'assèchent donc rapidement, une fois le contenu en eau du sol superficiel évaporé. Les sphaignes asséchées prennent alors une couleur très claire, pâle, ce qui leur permet d'augmenter leur albédo et de réduire dans une moindre mesure les flux d'évaporation. Malgré leur faible capacité photosynthétique, elles réduisent la disponibilité de l'azote pour les plantes vasculaires et les microbes environnants, tout en produisant des composés antimicrobiens (Jassey et al, 2013). Ces conditions d'anoxie, d'oligotrophie et d'acidité réduisent considérablement l'activité microbienne des tourbières et la décomposition de la matière organique (Turetsky, 2003). Elles permettent aussi aux sphaignes d'accéder à davantage de lumière en éliminant les végétaux compétiteurs. D'autant plus que les sphaignes ont une meilleure capacité à capter les nutriments que d'autres types de végétaux. Leur litière se décompose plus lentement que celle des plantes vasculaires (van Breemen, 1995; Lang et al, 2009), ce qui explique leur abondance dans les carottes de tourbe (van Breemen, 1995). En somme, les sphaignes ont joué un rôle crucial dans l'établissement des tourbières nordiques et ont contribué au stockage d'environ 500 Gt de carbone (Yu, 2012).

Dotées de propriétés uniques et capables de façonner leur environnement, les sphaignes jouent un rôle central dans la formation et le développement des tourbières, faisant d'elles des acteurs incontournables de ces écosystèmes essentiels à la préservation de la matière organique et à la régulation du cycle de l'eau. Leur rôle de régulateurs de l'équilibre entre production végétale et décomposition de la matière organique contribue grandement à la préservation de ces écosystèmes fragiles et à leur fonctionnement en tant que puits de carbone.

1.4 Cycle du carbone simplifié dans les tourbières

Au niveau de la végétation se produisent la photosynthèse des végétaux ainsi que la respiration autotrophe des végétaux.

On trouve ensuite deux couches de tourbes différentes, la plus haute, l'acrotelme (de 30 à 60 cm de profondeur) dans laquelle se trouve de l'oxygène, suivie par le catotelme caractérisé par son environnement anoxique. La respiration hétérotrophe

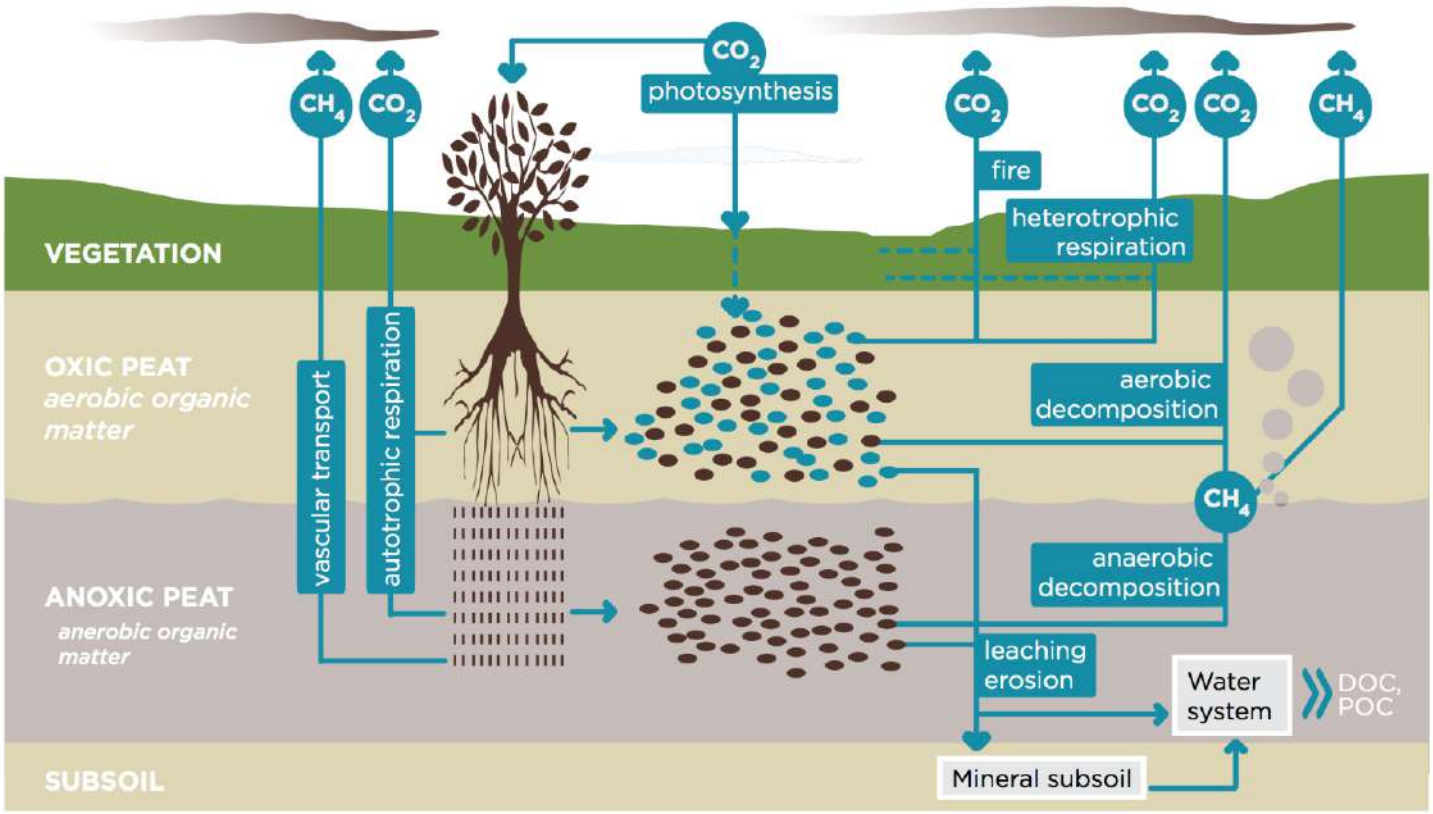


Figure 1.3 – Cycle du carbone simplifié dans les tourbières d'après Abrams (2016)

se produit à la fois de manière oxique et anoxique. Le méthane est produit par la méthanogenèse. Il s'agit d'une succession de réactions chimiques, impliquant la présence de bactéries et se déroulant dans un environnement anoxique. Même si de récentes recherches ont pointé la possibilité d'existence de méthanogenèse dans un environnement aérobique, cette dernière a principalement lieu dans le catotelme. La profondeur de la couche oxique est souvent délimitée par la hauteur de la nappe d'eau. En présence d'eau, il n'y a pas d'oxygène.

Dans l'acrotelme, le méthane créé peut également être oxydé par des bactéries méthanotrophes et se transformer en CO_2. On observe aussi la décomposition de matière organique à la fois sous forme aérobique et anaérobique, même si la décomposition aérobique est majoritaire, formant du CO_2 qui remonte à la surface.

C'est principalement grâce au transport par les herbacées et notamment via les aérenchymes qui sont des tubes permettant aux graminoïdes de transporter l'oxygène de l'atmosphère vers la zone racinaire que le CO_2 et le CH_4 vont également parvenir à remonter jusqu'à la surface. Les processus de diffusion des gaz ainsi que d'ébullition (formation de bulles de gaz) permettent également aux gaz de remonter à la surface, mains dans une moindre mesure.

Enfin, des processus d'érosion vont affecter la matière organique du catotelme et créer en très faible proportion du carbone organique particulaire (POC) qui sera transporté dans l'eau souterraine. Des exports de matières organiques dissoutes (DOC), dans des proportions plus grandes, existent également, au niveau du ruissellement des eaux en contact avec la tourbe (Rosset et al, 2019; Dinsmore et al, 2010).

De récentes recherches ont également mis à jour l'existence de bactéries et microorganismes se développant à la surface des tourbières, notamment dans les tiges de sphaignes. Certains de ces microorganismes seraient responsables de 4 à 6% de la photosynthèse des sphaignes (Jassey et al, 2022). De manière plus générale, dans les tourbières où les plantes vasculaires ne sont pas dominantes, divers organismes sont connus pour fournir de l'O_2 par la photosynthèse, essentiellement des mousses, des phototrophes (comme les microalgues, les cyanobactéries) et des protistes mixotrophes (Hamard et al, 2021). Par conséquent, l'activité photosynthétique des microorganismes pourrait être une source importante d'O_2 dans les eaux poreuses superficielles de la tourbe ou directement au niveau des cellules hyalines des sphaignes, où des méthanotrophes endosymbiotiques ont été découverts actifs (Kostka et al, 2016; Raghoebarsing et al, 2005) et pourrait contribuer à limiter les émissions de CH_4 pendant la journée comme observé par Lhosmot et al (2022), ou Parmentier et al (2011).

On retiendra finalement l'équation bilan suivante, permettant de résumer le fonctionnement d'une tourbière à un écosystème pour lequel la quantité nette de carbone de l'écosystème est comptée positivement vers l'écosystème, c'est-à-dire stockée vers le sol (Chapin et al, 2006).

$$NECB = \underbrace{GPP - \underbrace{(R_a + R_h)}_{R_{eco}}}_{NEE} - FCH_4 - POC - DOC \tag{1.1}$$

avec GPP, la production primaire nette (ou le flux de photosynthèse), R_a la respiration autotrophe, R_h la respiration hétérotrophe, FCH_4 la résultante des flux de méthane, POC, le flux de carbone organique particulaire et DOC, le flux de carbone organique dissous. NEE l'échange net de CO_2 de l'écosystème.

Lorsque $NECB > 0$ alors l'écosystème est un puits de carbone, lorsque $NECB < 0$ alors l'écosystème est une source de carbone.

1.5 Les tourbières et le changement climatique

1.5.1 Considérations générales dans l'hémisphère nord

Le changement climatique est notamment caractérisé par l'augmentation de la concentration en CO_2 atmosphérique, de la température de l'air, et la modification des régimes de précipitations. Tous ces facteurs sont susceptibles d'altérer les écosystèmes de tourbière. Étant donné la variabilité spatiale et régionale de ces modifications, on peut imaginer que certaines tourbières vont être amenées à se développer, alors que d'autres vont progressivement disparaître. Nous nous concentrons ici sur les descriptions réalisées pour les tourbières tempérées et des hautes latitudes. Compte tenu, aussi, de la grande diversité des écosystèmes de tourbière, il est difficile d'établir un consensus quant à leur évolution de façon globale et systématique. Néanmoins, quelques grandes lignes directrices semblent se détacher.

Les variations des précipitations (en hiver comme en été) et de la température de l'air peuvent modifier les niveaux de nappes d'eau, ce qui a un impact sur les processus de décomposition (respiration de l'écosystème, flux de méthane) et les conditions de croissance de la végétation. Dans l'hémisphère nord, une hausse de la température de l'air ainsi qu'une intensification des précipitations sont attendues (Costantini et al, 2023). En conséquence, la longueur de saison de croissance de la végétation augmenterait, et la photosynthèse serait stimulée, entraînant alors une captation de carbone atmosphérique plus importante (Loisel et al, 2021; Gallego-Sala et al, 2018). Cependant, la hausse de la température de l'air devrait dans le même temps entraîner une augmentation de l'évapotranspiration, réduisant le niveau d'humidité dans le sol (Amblar-Francés et al, 2020) et par là même affectant en retour les processus de photosynthèse (inhibition) et de respiration (stimulation). De même, on observe dès aujourd'hui une réduction de la durée de couverture neigeuse dans les Pyrénées, induite par cette hausse de température, entraînant là aussi un déficit d'eau dans la couche supérieure du sol le reste de l'année (Klos et al, 2023). Aujourd'hui, les conséquences de l'interaction de l'ensemble de ces processus sur le cycle du carbone des tourbières restent encore mal identifiées.

D'autre part, les incendies de tourbières, exacerbés par les conditions sèches résultant du changement climatique, compensent en partie l'effet de captation évoqué plus haut, et constituent une menace supplémentaire pour ces écosystèmes (Loisel et al, 2021). Les incendies de tourbières libèrent de grandes quantités de carbone stocké dans la tourbe, contribuant ainsi aux émissions de gaz à effet de serre. Ces incendies peuvent également altérer la structure (diversité végétale, communauté microbienne, acidité, nutriment) de la tourbière, perturbant son fonctionnement.

Les sécheresses de plus en plus fréquentes et intenses (Faranda et al, 2023) mettent également à mal les capacités de captation de CO_2 des tourbières (Fenner and Freeman, 2011).

Enfin, les tourbières ont la capacité de réagir aux changements climatiques en ajustant leur végétation et leur structure (Magnan et al, 2018). Certaines espèces de plantes de tourbières peuvent s'adapter aux nouvelles conditions en modifiant leur croissance et leur reproduction. Cependant, cette capacité d'adaptation peut être limitée si les changements climatiques se produisent trop rapidement. Le changement climatique aurait également tendance à favoriser l'abondance des plantes vasculaires par rapport aux sphaignes (Dieleman et al, 2015).

1.5.2 Transition des tourbières de bas marais (fen) vers les tourbières de haut-marais (bog)

Les fens et les bogs se distinguent nettement par leur biogéochimie, leur comportement en matière de régulation du niveau d'eau et leurs régimes d'accumulation de tourbe. Bien que la plupart des bogs naissent en tant que fen, une part importante d'entre elles évolue finalement en bogs lors d'une transition écologique progressive (Yang et al, 2023b; Loisel and Bunsen, 2020) (Figure 1.4). Cette transition, traditionnellement attribuée aux dynamiques internes des écosystèmes, est désormais explorée à travers l'influence de facteurs environnementaux extérieurs.

Des propriétés distinctives existent entre les bas marais (fen) et les (hauts marais), en particulier en ce qui concerne le stockage de carbone. Les dépôts de sphaignes sont associés à des masses de tourbe plus importantes, à des stocks de carbone dans le sol plus élevés et à des taux d'accumulation de carbone dans la tourbe plus élevés que dans les zones sans sphaigne Loisel and Bunsen (2020). Cette différence est un témoignage tangible de la diversité fonctionnelle entre les deux types d'écosystèmes.

La résilience des tourbières de haut-marais (bogs) joue un rôle essentiel dans leur dynamique. Les tourbières de haut-marais (bogs) présentent des mécanismes de stabilisation qui favorisent leur état de haut-marais. La présence de sphaignes crée un habitat acide et pauvre en nutriments qui soutient sa propre persistance et favorise la formation de tourbe (van Breemen, 1995). De plus, le stockage d'eau dans la tourbe permet une gestion efficace en cas d'excès ou de pénurie, contribuant ainsi à maintenir des conditions humides à la surface (Rydin et al, 2006). Les mosaïques de monticules (bosses) et de dépressions (creux) (Quinton and Roulet, 1998), ainsi que le taux d'accumulation de la tourbe (Belyea and Clymo, 2001), contribuent également à cette résilience. Un fort taux d'accumulation permet un stockage de car-

bone vertical important et rapide, entraînant la création d'un acrotelme épais, mais poreux, en comparaison avec les tourbières de bas marais ou la couche supérieure de tourbe est moins fine, mais plus épaisse, ne permettant pas à l'eau de s'y écouler.

En revanche, les fens sont considérés par certains comme moins résilients, en partie en raison de leur contexte topographique. Les fens sont souvent confinés dans des dépressions humides et leur expansion horizontale est limitée. En conséquence, ils sont plus sensibles aux changements climatiques et hydrologiques, avec une capacité limitée à s'auto-réguler. Les fens présentent généralement des taux de décomposition plus importants que les bogs, notamment à cause de la présence d'eau plus riche en nutriments et d'une hauteur de nappe très fluctuante, permettant ainsi le développement d'une grande diversité bactérienne. La transition d'un bas marais à un état de haut-marais peut être influencée par des facteurs externes, notamment les changements climatiques ou les éruptions volcaniques (Loisel and Bunsen, 2020; Kilian et al, 2006).

En conclusion, les différences fondamentales entre les bas marais et les haut-marais en termes de composition, de comportement hydrique et de stockage de carbone illustrent leur diversité fonctionnelle. Les propriétés de résilience des tourbières, caractérisées par des mécanismes stabilisateurs, contribuent à maintenir leur état spécifique. En revanche, les fens présentent une sensibilité accrue aux perturbations extérieures. Comprendre ces distinctions et la dynamique de transition entre les deux écosystèmes est crucial pour éclairer la gestion et la conservation des tourbières dans le contexte du changement climatique.

Bien que les tourbières de bas marais dominent actuellement en France, en termes d'étendue et de nombre, on décompte aujourd'hui une répartition spatiale égale entre fens et bogs sur tout l'hémisphère nord (Treat et al, 2021). Les effets du changement climatique et de l'assèchement des tourbières pourraient dans certaines zones (en Europe 60 % des sites de tourbières étudiés par Swindles et al (2019) sont plus secs durant la période actuelle 1800-2000 que pour les 600 dernières années) induire un accroissement de la transformation des fens en bogs et donc augmenter partiellement la capacité de stockage de carbone dans le sol des tourbières (Yang et al, 2023b). A contrario, le dégel du pergélisol au niveau des plus hautes latitudes entrainerait une recrudescence de la formation des fens et zones humides (Treat et al, 2021). Or, les émissions de méthane au sein des fens étant plus importantes que pour les bogs (ou bogs/fens sous pergélisols) la communauté scientifique anticipe une augmentation des émissions de méthane dans l'hémisphère nord qui avaient été jusqu'à présent fortement atténuées par la formation du pergélisol favorisé par un climat froid depuis 5000 ans environ (Treat et al, 2021; Nichols and Peteet, 2019). Dans ce contexte, l'étude des tourbières de haut et de bas marais, en particulier dans les régions montagneuses qui sont plus sensibles aux changements climatiques, revêt une importance particulière, nous permettant de comprendre les dynamiques

de transformation actuelles et ouvrant la voie vers la compréhension du fonctionnement des tourbières dans le passé et le futur.

Cette distinction abrupte entre bogs et fens peut paraître un peu artificielle et simplificatrice à bien des égards et notamment, car la plupart du temps, des zones de bogs et de fens cohabitent au sein d'une même tourbière Rosset et al (2020). Les fens et les bogs se succèdent dans le temps, si bien qu'une tourbière qualifiée de bog peut devenir fen et inversement, on retrouve donc des traces de types de végétation différents dans les couches de tourbe correspondant à ces différents états qui se chevauchent, succèdent.

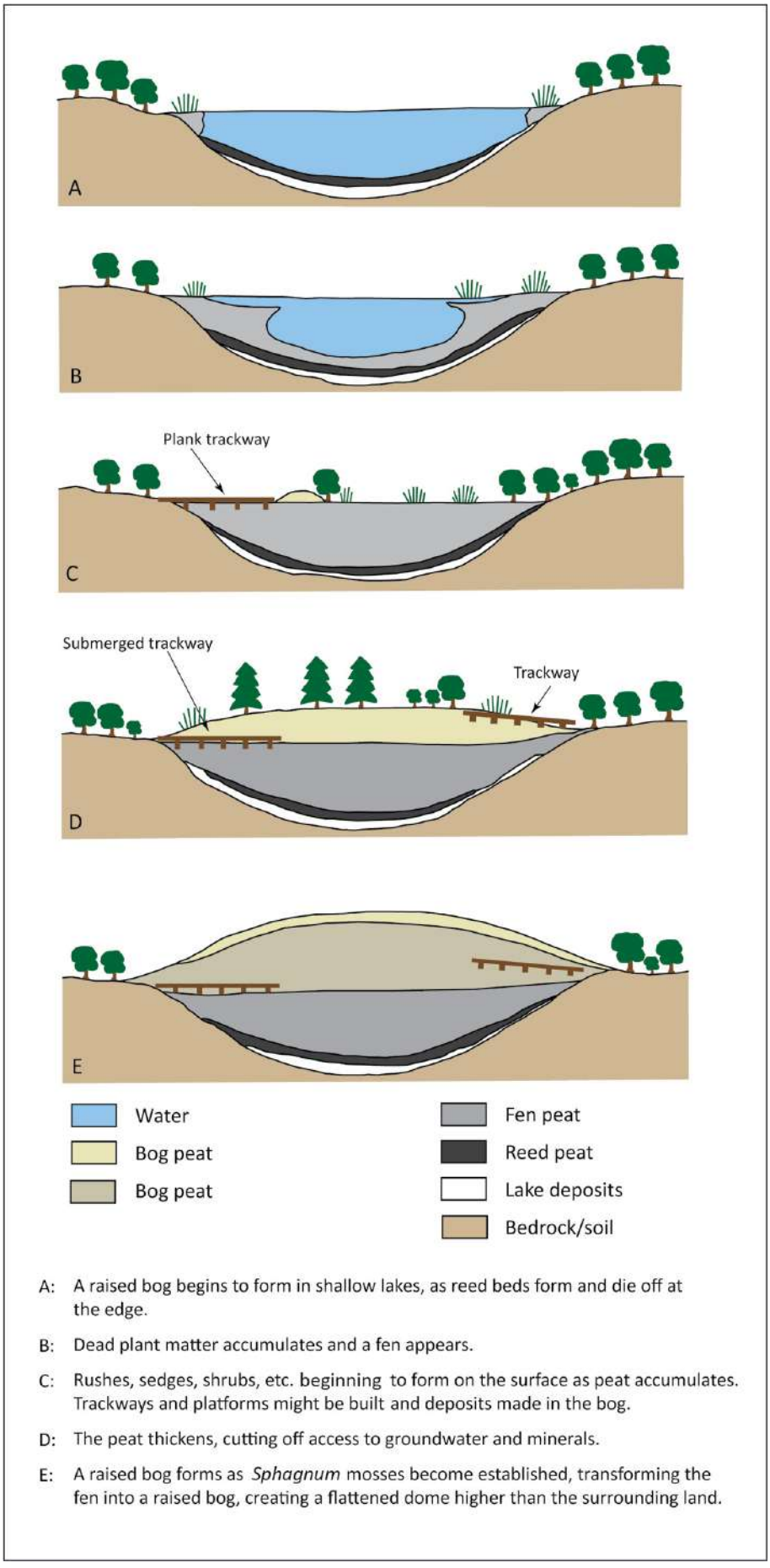


Figure 1.4 – Formation d'une tourbière de haut marais (bogs) d'après Giles (2020)

1.6 Mais pourquoi s'intéresser aux tourbières pyrénéennes ?

1.6.1 Contexte particulier de la thèse

Les environnements montagneux, et plus particulièrement les Pyrénées, sont des terrains propices à la réalisation d'études interdisciplinaires. Ces écosystèmes complexes offrent une plateforme pour explorer les intrications entre les dynamiques naturelles et les actions humaines, faisant des montagnes des lieux d'investigation privilégiés pour comprendre les interactions entre la société et son environnement. Les Pyrénées se distinguent en tant que berceau historique de modèles scientifiques fondamentaux, tout en ayant été des laboratoires dynamiques où des programmes interdisciplinaires ont scruté l'évolution environnementale à travers les âges.

Au cœur de cette perspective, la vallée du Vicdessos, nichée au sein des Pyrénées, se révèle être un terrain propice à l'établissement d'un "Observatoire Homme-Milieu". Cette vallée présente un équilibre entre des caractéristiques typiques des vallées de montagne et des spécificités qui la rendent unique. Elle a déjà été le théâtre d'études substantielles portant sur l'histoire environnementale, la paléoécologie et l'archéologie, en faisant un véritable laboratoire naturel pour enquêter sur les interactions entre les actions humaines et les transformations environnementales. les vastes espaces pastoraux, modelés au fil du temps du Néolithique à l'Antiquité tardive, demeurent un élément saisissant du paysage du Vicdessos. Malgré des périodes de surutilisation, leur stabilité millénaire est attestée, révélant l'empreinte profonde et la résilience de ces systèmes écologiques. Les cycles de métallurgie ont marqué l'environnement et la société de manière indélébile. Le déboisement massif résultant de l'exploitation forestière pour le charbonnage a engendré des conséquences indirectes, comme l'enfouissement important de charbon dans les sols. Les pollutions historiques, induites par la sidérurgie du fer, et, plus récentes, par la production d'aluminium, ont laissé des séquelles visibles dans le paysage. Les cycles de métallurgie ont structuré l'urbanisme et maintenu une population significative qui doit aujourd'hui faire face au chômage. Notamment, le cycle de l'aluminium a conduit à une utilisation précoce et intensive du potentiel hydroélectrique, érigeant la vallée du Vicdessos en un site crucial au sein des Pyrénées ariégeoises. En outre, les politiques de reboisement et de prévention des risques naturels, amorcées depuis la fin du XIXe siècle, ont transformé le paysage montagneux. L'ampleur de ces initiatives est notable, avec la création de vastes périmètres de reboisement et de restauration des terrains montagneux. Ces peuplements forestiers artificiels, bien que parvenant à maturité, sont confrontés à des défis persistants pour leur entretien. Néanmoins, ils contribuent à la dynamique de recolonisation forestière, favorisant la dispersion des porte-graines. Dans l'ensemble, la vallée du Vicdessos incarne un témoignage tangible de l'interaction humaine avec son environnement, révélant des conséquences

qui se font toujours sentir. Ces héritages complexes forment la trame de l'histoire de la vallée, tout en offrant des leçons cruciales pour aborder les défis actuels et futurs liés à la préservation des ressources, à l'aménagement du territoire et à la durabilité des écosystèmes dans un contexte de transformation rapide.

C'est dans ce contexte multidisciplinaire de l'OHM que ma thèse s'est inscrite, permettant un apport de connaissance autour de l'observation de la tourbière de Bernadouze et de la modélisation des tourbières d'une manière plus générale.

1.6.2 Ce que nous apprend l'étude des tourbières pyrénéennes

Outre l'avancement des connaissances sur le cycle du carbone, les tourbières ont permis à de nombreux domaines de recherche de se développer.

La palynologie de la tourbe de Bernadouze a constitué le support de nombreuses recherches. On accède ainsi aux différents changements de végétation ayant eu lieu dans les Pyrénées au cours des 200 dernières années (Plancher et al, 2022). L'évolution du couvert végétal étant principalement influencé à la fois par le climat et les activités humaines. La datation des changements de végétation, recoupée à l'histoire industrielle locale, nous permet d'identifier les pressions exercées par l'activité industrielle ou le pastoralisme ou au contraire les périodes et techniques de préservation des forêts alentours mises en place afin de protéger le bien commun que représente les forêts. Dans la même veine, des études sur des zones plus larges ont été réalisées, notamment sur la zone basque des Pyrénées, permettant de faire le lien entre histoire du développement des techniques/de l'industrie locale et anthropisation des espaces naturels (Monna et al, 2004).

En raison de la capacité des tourbes à retenir les métaux traces et les radionucléides, ces environnements naturels peuvent être considérés comme des "enregistreurs" des polluants ayant accumulé des contaminants depuis le début de la métallurgie. Ainsi, Hansson et al (2017) ont démontré que l'impact des activités humaines préindustrielles à récentes dans les montagnes européennes pourrait être équivalent à celui de la période néolithique ou de l'ère de l'âge du bronze et de l'Antiquité. Et surtout, que ces activités humaines récentes ne sont pas nécessairement limitées aux seules 50 à 200 dernières années, mais s'étendent plutôt sur des échelles centennales. Hansson et al (2019) ont également observé que les pollutions au plomb dues aux activités minières ayant cessé il y a maintenant plus de cent ans continuent d'influencer les biotes, notamment de la vallée de l'argentière.

Les tourbières ombrotrophes étant principalement alimentées par des apports at-

mosphériques, cela en fait des archives potentielles intéressantes afin d'étudier les dépôts de microplastiques (MP) provenant de l'atmosphère au cours du temps (Hagelskjaer et al, 2023). Ce qui peut permettre là aussi d'évaluer l'influence humaine sur notre environnement au cours de la période industrielle.

Depuis presque dix ans désormais, des recherches sont menées sur le rôle des tourbières dans les exports de carbone organique vers les eaux de surface (flux de DOC (dissolve organic carbon)) sur la tourbière de Bernadouze (Rosset, 2019). Les tourbières, connectées aux eaux de surface (par ruissellement des eaux de montagne, par les précipitations et le passage de cours d'eau) sont susceptibles de contribuer de manière significative au transfert de carbone organique, de la tourbe vers les eaux de surface, un compartiment majeur, mais encore mal connu du cycle global du carbone. Ainsi, Rosset et al (2022) ont synthétisé l'ensemble des études disponibles rapportant les flux de carbone organique provenant des tourbières. Cette synthèse confirme le rôle prépondérant des tourbières dans le transfert de carbone organique des écosystèmes terrestres aux écosystèmes aquatiques. À l'échelle mondiale, les tourbières sont menacées par les activités humaines. L'analyse des facteurs environnementaux du transfert de carbone organique révèle que la température régit les flux dans les sites naturels, tandis que le débit/la décharge en est responsable dans le cas des sites perturbés. Ce résultat suggère que les sites naturels et perturbés évolueront différemment sous la pression du changement climatique.

Enfin, plus récemment, des biologistes moléculaires s'intéressent aux rôles des microorganismes dans la stabilité et le fonctionnement des écosystèmes de tourbières pyrénéennes (Richy, 2021). Révélant ainsi une diversité génétique extrêmement importante de microorganismes, dont certains génomes identifiés étaient encore totalement inconnus jusqu'alors. Une recherche sur la diversité génétique au stade de l'exploration et possiblement liée au fonctionnement de ces écosystèmes. Ces travaux permettent de comprendre l'écologie des communautés microbiennes des tourbières pyrénéennes et son intrication avec les facteurs environnementaux (le pH, la hauteur de la nappe d'eau, la température du sol, etc), ouvrant la voie vers la compréhension de l'impact du changement climatique sur les communautés microbiennes (Rigal et al, 2022).

1.6.3 Vers la protection des tourbières

Au fur et à mesure que notre connaissance sur les tourbières se développe, notre connaissance sur les interactions entre l'homme et les tourbières s'élargit aussi. C'est en partie grâce ces connaissances que nous pouvons développons notre curiosité à l'altérité, nous permettant notamment de produire petit à petit de l'empathie envers notre environnement. A une époque spectatrice de la 6eme extinction de masse sur la planète terre et d'un changement climatique brutal sans précédent, les enjeux

de protections et de conservation des écosystèmes de tourbière relèvent donc d'une importance toute particulière.

C'est dans ce contexte que le SNO (Service National des tourbières) s'est structuré en France et regroupe aujourd'hui quatre sites de tourbière instrumentés suivant des protocoles communs, à Frasne (Doubs), La Guette (Cher), Landemarais (Ille-et-Vilaine) et à Bernadouze (Ariège). L'idée initiale était de pouvoir créer une synergie de recherche sur les tourbières en France, de partager des données et des pratiques scientifiques et de documenter le fonctionnement des tourbières tempérées, notamment pour le cycle du carbone. Les quatre sites correspondent à des tourbières dont le fonctionnement est différent et est fonction de facteurs géographiques, climatiques, historiques divers. Aujourd'hui, le SNO travaille en collaboration avec le pôle relais tourbière (sous tutelle de la fédération des Conservatoires d'espaces naturels) qui a pour mission la conservation et la gestion durable des tourbières en France.

De plus en plus de projets de surveillance et de restauration des tourbières voient le jour, comme pour la tourbière de la Guette à Frasne. Les restaurations consistent généralement à remettre en eau les tourbières, souvent asséchées au profit de l'agriculture voisine, ou exploitées pour leur tourbe afin de fabriquer du terreau par exemple, comme pour la tourbière de Baupte dans la Manche. Des tensions ont donc émergé entre les agriculteurs, l'État français et la société civile, autour du débat de l'accaparement des ressources en eau, ou en carbone des tourbières. Cependant, de nombreux projets menacent encore la pérennité de ces écosystèmes et de nouvelles initiatives citoyennes commencent à se faire voir. Un collectif de naturalistes "Les naturalistes des terres" s'étant structuré en 2022 a notamment organisé "la défense" de la tourbière du Bourdet, dans les Deux-Sèvres en bouchant les drains, permettant de faire circuler l'eau vers les parcelles agricoles alentours.

Conclusions : Chapitre 1

Les tourbières sont aujourd'hui de plus en plus étudiées et surveillées. En émettant l'hypothèse que la compréhension des facteurs (biotiques et abiotiques) influençant le bilan de carbone des tourbières devrait nous permettre de modéliser les processus biogéochimiques principaux (comme la photosynthèse des plantes, la respiration de l'écosystème, les flux de méthane, la phénologie des plantes), ce travail de thèse s'est d'abord focalisé sur l'analyse et le suivi des différents flux de carbone ainsi que de la végétation des tourbières tempérées. Les différents aspects d'observation et de modélisation s'entremêlant tout au long du processus de recherche. Différentes questions ont émergé au fil du temps :

- ***Comment réaliser un suivi de végétation pour les tourbières ? Quelles sont les méthodes principalement utilisées ?***

- ***Comment, à partir des suivis mis en place, établir des bilans, étudier la saisonnalité et les facteurs de contrôle des flux de photosynthèse, de respiration de l'écosystème et de méthane ?***

Chapitre 2

Stratégies d'observation et de modélisation du cycle du carbone des tourbières

Sommaire

2.1 Techniques d'observation et de suivi des tourbières . . . 42

2.1.1 Instrumentation des tourbières - Mesures in situ 42

2.1.2 Mesures des flux de CO_2 et de CH_4 47

2.1.3 Produits satellites de suivi de la végétation et de l'humidité de la végétation 50

2.1.4 Modélisation des flux net de CO_2 et de CH_4 52

2.1.5 La représentation des sphaignes dans les modèles de surfaces continentales 56

2.2 La modélisation des surfaces continentales dans $ISBA$. 58

2.2.1 $ISBA$ et la modélisation climatique 58

2.2.2 Le bilan d'énergie de la surface 59

2.2.3 Le bilan hydrique 61

2.2.4 La physique du sol 61

2.2.5 Le modèle de photosynthèse à l'échelle de la feuille 63

2.2.6 Réponse au stress hydrique du sol des herbacées C3 . . . 65

2.2.7 L'Évapotranspiration de la canopée 66

2.2.8 Les réservoirs de biomasse de la végétation, le LAI 67

2.2.9 Stocks et flux de carbone dans le sol 70

2.1 Techniques d'observation et de suivi des tourbières

2.1.1 Instrumentation des tourbières - Mesures in situ

De plus en plus de tourbières sont aujourd'hui instrumentées afin de pouvoir établir le suivi de leur cycle du carbone. Les mesures des flux de carbone (vers l'atmosphère et les eaux de surface), et des facteurs de contrôle abiotiques (température de l'air, hauteur de nappe, rayonnement solaire, etc) et biotique (phénologie) y sont réalisés. Souvent les tourbières sont équipées de tour à flux. Ces dernières permettent de mesurer les flux de CO_2, CH_4, ainsi que les flux de chaleur latente (évapotranspiration) et sensible provenant de la surface de la tourbière. Des capteurs piézométriques permettent de mesurer le niveau de la nappe d'eau dans le sol, et des capteurs de PAR mesurent le rayonnement photosynthétiquement actif arrivant à la surface de la tourbière. Des phénocams (caméras digitales) sont désormais également installées, il s'agit de simples caméras permettant de suivre la phénologie des plantes (dans le visible et l'infrarouge). Des stations météorologiques sont souvent présentes à proximité des tourbières, permettant de fournir des informations sur la température de l'air, les précipitations ou le rayonnement solaire.

2.1.1.1 Instrumentation de la tourbière de Bernadouze



Figure 2.1 – Tourbière de Bernadouze : ©*C.Delire*

La tourbière de Bernadouze, située dans la partie orientale des Pyrénées françaises, est une réserve biologique nationale. Elle se trouve à une altitude de 1343 mètres et couvre une superficie d'environ 3,7 hectares. Cette tourbière présente des caractéristiques typiques des tourbières de montagne alpines d'Europe du Sud-Ouest. Elle est alimentée en continu par les précipitations et les eaux de ruissellement de surface, et est classée comme une prairie soligène. La tourbière est entourée d'une forêt de hêtres qui s'étend de la lisière de la prairie jusqu'à 1800 mètres d'altitude. Âgée de 10 000 ans, la tourbière a une profondeur moyenne de 2 mètres, avec certaines zones atteignant 10 mètres de profondeur. Sa végétation actuelle est principalement composée de prairies, avec 20 types de végétation de plantes vasculaires et 8 types de végétation de bryophytes. On observe des buttes de *Sphagnum palustre* et de *Sphagnum capillifolium*, témoignant de processus progressifs d'ombrotrophie dans certaines zones de la tourbière.

Depuis 2011, dans le cadre du SNO (service national d'observation) des tourbières, le site de Bernadouze est l'objet de différents travaux scientifiques. Ainsi, la mesure et la surveillance des flux de carbone sur la tourbière est issue du rattachement au SNO tourbière. De ce fait, les données ayant été utilisées dans le cadre de ma thèse proviennent de ces travaux antérieurs, ainsi que des campagnes de mesures auxquelles j'ai participé tout au long de ma thèse. Une station météorologique est située à 350 m de distance, un peu plus haut que la tourbière, près d'un refuge (à 1416 m). Elle est équipée d'un thermomètre, d'un dispositif automatique mesurant les précipitations (neige + pluie), la profondeur de la neige, un capteur de vent et un capteur de rayonnement à une fréquence de 30 minutes Gascoin and Fanise (2018). Neuf piézomètres répartis sur la tourbière enregistrent en continu le niveau de la nappe d'eau à une fréquence horaire Rosset et al (2019). Un capteur de rayonnement mesurant le rayonnement actif photosynthétiquement est situé au milieu de la tourbière et enregistre les données à une fréquence horaire (installé en 2018).

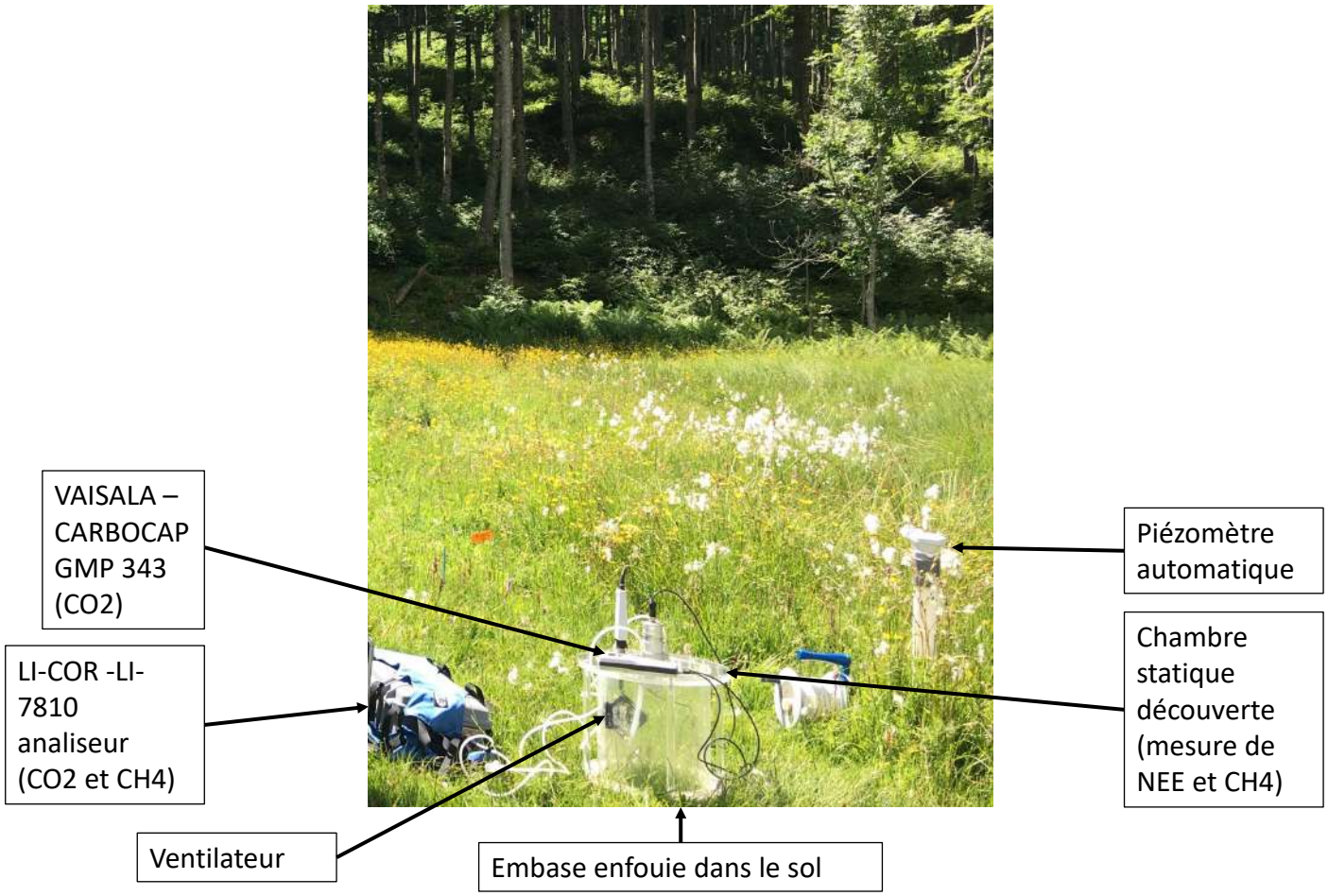


Figure 2.2 – Chambre statique découverte, permettant la mesure des flux de CO_2 et CH_4 à Bernadouze

A ces mesures in-situ vient s'ajouter le prélèvement régulier de végétation, afin d'étudier sa phénologie au cours du temps. Le protocole de suivi de la végétation a été réfléchi et mis en place au cours de la thèse. Le LAI (Leaf Area Index) est un trait caractéristique. Il s'agit d'un indice foliaire de végétation rendant compte de la capacité photosynthétique de la végétation. Le LAI est une quantité sans dimension et est défini comme la demi surface foliaire verte par unité de surface au sol (voir Figure 2.3). Le LAI est généralement mesuré en laboratoire après prélèvement sur le terrain grâce à l'utilisation d'un planimètre (scanner 2D), bien qu'aujourd'hui des appareils photos ou des applications mobiles permettent d'y avoir accès directement sur le terrain. Concernant les sphaignes, très peu d'études se sont intéressées à la détermination de leur LAI. Ce dernier est effectivement difficile à obtenir pour les bryophytes, à cause de la forme et de la structure de ces dernières, assemblées autour de tiges très denses et fines. C'est l'objet du chapitre 3 de cette thèse, dans lequel nous présentons notamment les mesures de LAI ayant été effectuées durant l'année 2021, pour autant les relevés de végétation ainsi que les mesures de LAI ont été poursuivi en 2022 et 2023.

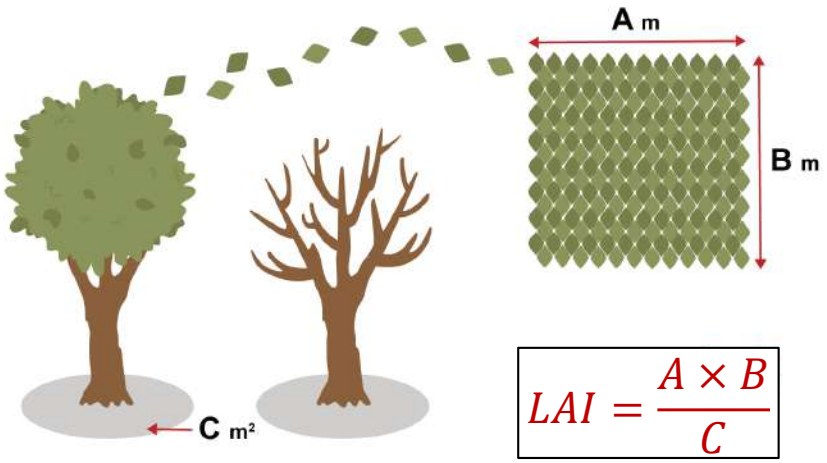


Figure 2.3 – Schéma explicatif du calcul du LAI d'un arbre d'après https://www.pesticidewise.com/image/leaf-area-index

Le protocole expérimental de prélèvement des sphaignes sur la tourbière est décrit ci-dessous. Pour chaque échantillon, une surface de 25 cm² (5 cm sur 5 cm) a été récoltée à l'aide d'un gabarit constitué d'un cadre en fil métallique carré permettant la reproductibilité de la manipulation. Les sphaignes entières ont été récoltées à la main et stockées dans des sacs en plastique scellés, le tout conservé dans un sac isolé thermiquement pour le transport au laboratoire afin d'éviter l'évaporation de l'eau des sphaignes. Deux types de sphaignes ont été identifiés correspondant aux principales espèces présentes dans les zones ombrotrophes de la tourbière : *Sphagnum palustre* et *Sphagnum capillifolium* Henry et al (2014). Dix réplicats ont été collectés lors de chaque campagne d'échantillonnage, couvrant une zone principale d'environ $40 \times 60\ m^2$ (extrémité sud-ouest de la tourbière) et trois autres au milieu de la tourbière.

Le protocole de mesure du LAI a également été pensé et mis en place au cours de cette thèse. Il s'agit, en laboratoire, de séparer les parties brunes et vertes des tiges de sphaignes, afin de sélectionner uniquement les parties vertes, responsables de la photosynthèse. Les tiges vertes sont ensuite scannées grâce à un planimètre, permettant d'obtenir une mesure de la surface de sphaignes vertes. En rapportant ce nombre à la surface au sol de sphaignes prélevées, on obtient le LAI. La biomasse totale de sphaignes prélevées, encore humides, la biomasse sèche de sphaignes vertes et brunes, ont également été pesées. Pour sécher les sphaignes, un passage en étuve de 72h des échantillons a été réalisé.



Figure 2.4 – Différentes vues de *Sphagnum palustre* sur la tourbière de Bernadouze, avec le gabarit utilisé pour le prélèvement et le sac de conservation



Figure 2.5 – Différentes vues de *Sphagnum capillifolium* sur la tourbière de Bernadouze, avec le gabarit utilisé pour le prélèvement et le sac de conservation.

2.1.2 Mesures des flux de CO_2 et de CH_4

2.1.2.1 Tours à flux, méthode à covariance de turbulence (Eddy covariance)

Les émissions de méthane et de CO_2 provenant des tourbières sont généralement mesurées à l'aide de deux méthodes principales : les tours à flux et les chambres de flux statiques. À l'échelle de la parcelle, les tours à flux enregistrent en continu les échanges turbulents entre le sol et l'atmosphère. Ces tours collectent des données de vent et de différentes grandeurs scalaires à haute fréquence, telles que la concentration de méthane/CO_2 dans les couches limites turbulentes de l'atmosphère. Les flux verticaux de méthane/CO_2 sont ensuite calculés à l'aide de la méthode de covariance des turbulences (Foken et al, 2012). Différentes méthodes permettent ensuite de traiter les données de tour à flux afin de partitionner le flux de CO_2 net (mesuré) entre flux de respiration de l'écosystème et flux de photosynthèse. Ces méthodes se basent souvent sur l'exploitation des données flux de CO_2 la nuit où la photosynthèse est absente (Stoy et al, 2006).

2.1.2.2 Méthode des chambres statiques

Les chambres statiques sont largement utilisées pour mesurer directement les échanges de méthane (CH_4) et de dioxyde de carbone (CO_2) entre le sol et l'atmosphère dans une variété d'écosystèmes. Ces systèmes sont les plus courants et présentent l'avantage d'être simples d'utilisation, d'installation et peu onéreux (contrairement aux tours à flux). Leur fonctionnement est relativement simple : une chambre statique est une structure transparente, souvent en PVC, qui est positionnée sur la surface du sol et ouverte à sa base. Pendant une période de mesure, la chambre enregistre les variations de concentration de CH_4 et CO_2 à l'intérieur. À la fin de chaque mesure, le couvercle de la chambre est brièvement ouvert pour rétablir l'équilibre avec l'atmosphère. Les séries temporelles ainsi obtenues sont ensuite analysées pour estimer les flux de carbone à l'endroit où la chambre est placée. Cette méthode offre l'avantage d'une grande précision dans les mesures. Contrairement à la méthode de covariance des turbulences, la zone d'étude est spatialement restreinte, ce qui permet d'obtenir des données très localisées. Cependant, cette précision spatiale peut également être un inconvénient. Les émissions de CH_4 et CO_2 peuvent varier considérablement sur de courtes distances, en raison des variations microtopographiques du sol (Pirk et al, 2017). Par conséquent, un point de mesure spécifique peut ne pas représenter fidèlement l'ensemble de la zone d'intérêt. Pour pallier cette limitation, il est recommandé d'utiliser plusieurs chambres statiques en parallèle pour couvrir différentes zones. Une variante de la méthode implique l'utilisation de chambres non automatiques, où un opérateur effectue les mesures. Dans ce cas, la chambre peut être entièrement recouverte, permettant de mesurer directement le

flux de respiration de l'écosystème. En alternant entre une chambre recouverte (mesurant la respiration) et une chambre non recouverte (mesurant la photosynthèse), il est possible d'obtenir des données sur les deux principaux processus d'échange de gaz. Cependant, il existe des limites à l'utilisation des chambres statiques. Le poids de l'appareil et les contraintes d'accès au terrain peuvent limiter leur utilisation. De plus, contrairement aux mesures par Eddy-covariance, où les données sont acquises de manière continue dans le temps, les mesures avec chambre sont prises à des intervalles plus longs (sauf pour les chambres automatiques). Par exemple, dans le cadre d'une étude, les mesures avec chambre ont été réalisées mensuellement pour évaluer les variations saisonnières. Enfin, il est important de noter que les mesures par chambre ne sont pas sans perturbation pour l'écosystème. La pose de la chambre elle-même peut entraîner deux principaux biais : une diminution du gradient de concentration entre l'atmosphère et le sol et une différence de pression induite par la chambre par rapport à l'air ambiant (D'Angelo et al, 2016). Malgré ces limitations, les mesures par chambre restent utiles pour caractériser la variabilité spatiale des flux de gaz, en particulier sur de petites surfaces.

2.1.2.3 Les flux de CO_2 et CH_4 à Bernadouze

Des campagnes de mesures mensuelles, auxquelles j'ai très souvent participées, ont été réalisées sur la tourbière de Bernadouze durant les trois années de thèse. Par ailleurs, ces mesures étaient effectuées depuis déjà 2016. De manière à la fois systématique et aléatoire, cinq des neufs emplacements de piézomètres sont sélectionnés pour évaluer les flux de CO_2/CH_4, impliquant la photosynthèse et la respiration. Ces mesures sont effectuées autour de midi en utilisant une chambre portable transparente (ayant une hauteur et un diamètre de 30 cm), fixée sur des colliers fixes au sol (embases). Lors de la première mesure sous éclairage naturel, le flux net d'échange de l'écosystème (NEE) est obtenu. La seconde mesure, effectuée avec la chambre recouverte par une protection ne laissant pas passer la lumière, enregistre la respiration de l'écosystème (ER), englobant la respiration aérienne (feuillage des plantes) et la respiration souterraine (racines, organismes du sol) (Janssens et al, 2001). La production photosynthétique brute (GPP) est ensuite calculée à partir du flux net et de la respiration de l'écosystème ($NEE = GPP - ER$). La concentration de CO_2 de la chambre est surveillée par une sonde CARBOCAP® GMP 343 CO2 (VAISALA) positionnée au sommet de la chambre. À partir de 2019, un analyseur LI-COR LI-7810 a également été connecté à la chambre et utilisé pour quantifier les flux de CO_2 et de CH_4. Les deux appareils donnent systématiques des mesures de flux de CO_2 très similaires. Le fait de réaliser deux mesures de flux de CO_2 différentes nous permet de pallier d'éventuels problèmes ponctuels de mesures. Chaque mesure des flux de CO_2 et CH_4 est réalisée sur un intervalle de temps de cinq minutes.

C'est grâce au gradient de concentration de CO_2 et CH_4 durant l'intervalle de temps de mesure qu'il est possible de calculer les flux des gaz selon l'équation :

$$F = \frac{V}{S} \times \frac{\Delta C}{\Delta t} \times \frac{Pa}{RT} \tag{2.1}$$

avec F le flux en $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, V le volume de gaz, S la surface au sol de la chambre, ΔC le gradient de concentration, Δt l'intervalle de temps de mesure, Pa la pression atmosphérique, R la constante des gaz parfaits et T la température de l'air dans la chambre. Une simple régression linéaire permet généralement (Pirk et al, 2016) d'obtenir la pente de la droite représentant **l'évolution de la concentration en gaz dans la chambre en fonction du temps (c'est ce que l'on mesure)**. C'est ainsi que l'on détermine le rapport $\frac{\Delta C}{\Delta T}$.

Durant la thèse, nous avons décidé de continuer de réaliser les mesures de flux de CO_2 et CH_4 en hiver, en présence de neige, ce qui n'avait pas encore été effectué à Bernadouze. Des flux hivernaux de méthane et de respiration ont été mesurés même en présence d'une couverture neigeuse importante ($\geq$ 1m), contrairement à la photosynthèse à l'arrêt en hiver.

2.1.3 Produits satellites de suivi de la végétation et de l'humidité de la végétation

La télédétection offre un potentiel pour aider à surveiller les flux de carbone et de méthane dans les vastes zones de tourbières, parfois reculées qui sont difficiles d'accès, rendant les mesures classiques sur le terrain impossibles. Pourtant, peu de travaux ont été réalisés jusqu'alors (Lees et al, 2018).

Des modèles utilisant les données satellites pour estimer les flux de carbone des tourbières sont en développement pour couvrir de vastes étendues (Lees et al, 2018), mais il est également crucial de prendre en compte l'hétérogénéité du paysage dans les estimations globales des flux. Les tourbières à sphaignes de hauts marais ("bogs", alimentées par les précipitations) en particulier présentent une hétérogénéité à petite échelle avec des caractéristiques topographiques comme des buttes (hummocks) et des "creux" (hollows), qui peuvent varier à des échelles inférieures au mètre (Belyea and Clymo, 2001). Cette variation microtopographique influence les communautés végétales à petite échelle, ce qui peut avoir un impact significatif sur les flux de carbone (Arroyo-Mora et al, 2018; Peichl et al, 2018; Dinsmore et al, 2009). L'existence de satellites avec une très haute résolution spatiale (jusqu'à quelques dizaines de mètres) permet désormais d'étudier les variations au sein d'un paysage, mais la microtopographie des tourbières "bogs" est encore trop petite pour être détectée à partir de données satellites.

Les méthodes traditionnelles de mesure des échanges de dioxyde de carbone comprennent les chambres statiques à flux et les tours à flux, toutes deux à petite échelle et coûteuses à gérer et entretenir. Un besoin existe afin d'évaluer les changements dans les flux de carbone des tourbières à l'échelle du paysage afin de mesurer par exemple le succès ou non des processus de restauration des tourbières et de comprendre où concentrer nos efforts.

Dans ce contexte, la télédétection apparaît comme une solution prometteuse pour étudier les écosystèmes tourbeux. Les obstacles liés à l'accès et à la sensibilité des tourbières aux perturbations humaines peuvent être surmontés grâce aux données satellites, qui permettent d'obtenir des informations à grande échelle sans nécessiter de fréquentes visites sur le terrain. Les avancées dans la résolution spatiale des satellites offrent la possibilité d'explorer les variations au sein des paysages de tourbières. Cependant, il est essentiel de développer et de valider des modèles spécifiquement adaptés aux tourbières pour garantir l'exactitude des estimations des flux de carbone à partir des données de télédétection. En somme, l'intégration de la télédétection aux méthodes traditionnelles de surveillance peut fournir une perspective plus complète et détaillée de la dynamique des tourbières face aux changements environnementaux.

2.1.3.1 Observation satellite des sphaignes

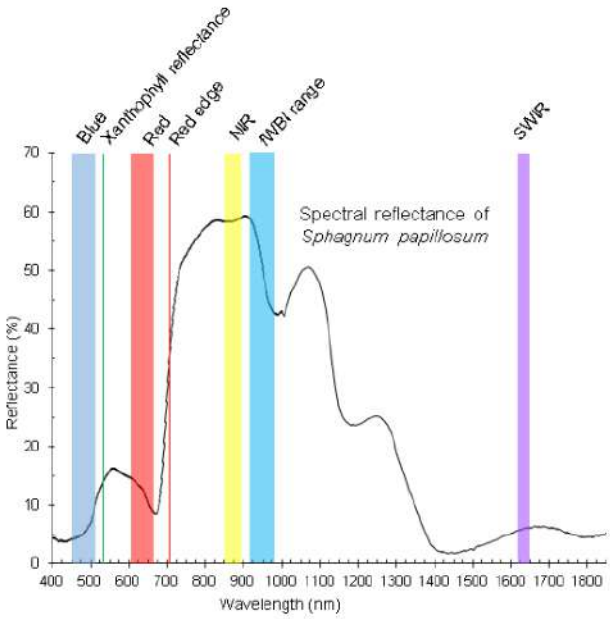


Figure 2.6 – Spectre de réflectances des sphaignes (*Sphagnum papillosum*) d'après Lees et al (2020)

Le spectre des sphaignes présente les pics caractéristiques pour la végétation. D'abord à 550 nm, pic dans le visible dû à l'absorption des photons utilisés pour la photosynthèse et correspondant à la couleur verte des chloroplastes (siège de la photosynthèse). Le deuxième pic, entre 750 et 950 nm, est situé dans le proche infrarouge. Ici, les sphaignes absorbent peu les photons, comme beaucoup de végétaux. Ce phénomène permet à la végétation de ne pas brûler ou de trop chauffer en surface. Enfin, dans le SWIR (Short-wave infrared) à environ 1650-1700 nm, un dernier pic, faiblement visible et qui relève d'un intérêt particulier pour les sphaignes. Dans ces longueurs d'ondes, c'est l'eau présente dans la végétation qui permet d'absorber l'énergie lumineuse. Comme les sphaignes se développent dans des environnements saturés en eau, ces dernières sont également souvent saturées en eau, elles aussi. Le dernier pic dans le SWIR est donc plus bas pour les sphaignes que pour la plupart des autres végétaux. C'est notamment grâce à l'analyse spectrale qu'il est possible d'identifier des indices de végétation propices à la détection ou au suivi de la phénologie des sphaignes.

Dans la littérature, les indices de végétation communément utilisés pour observer les sphaignes sont des indices de végétation utilisant des bandes dans le visible et le proche infrarouge. Certains indices courants tels que le NDVI (Normalised Difference Vegetation Index) ou l'EVI (Enhanced Vegetation Index) ont été étudiés et utilisés pour la surveillance environnementale des tourbières à sphaignes. Bien que certaines études aient mis en avant leur pertinence (Lees et al, 2020), d'autres ont souligné

leurs limites (Pang et al, 2020). Le principal problème dans les tourbières réside dans la difficulté à isoler la sphaigne de la végétation environnante en raison de la faible résolution des satellites (Harris et al, 2006). Bien que Harris (2008) ait souligné le lien entre le NDVI et l'activité photosynthétique des sphaignes,Lees et al (2020); Letendre et al (2008); Tucker et al (2022) ont montré que les indices CI (Cholrophyll Index) (ou CI modifié) étaient de meilleurs prédicteurs des flux de GPP, bien qu'ils présentent moins de sensibilité à la présence des sphaignes par rapport au NDVI. Enfin, Davidson et al (2021) ainsi que Linkosalmi et al (2022) ont mis l'accent sur l'utilisation de l'indice GCC (Green Chromatic coordinate), utilisant des bandes spectrales dans le visible pour prédire la GPP ou la GPP maximale des tourbières en utilisant des phénocaméras et également le GCC dérivé du Sentinel-2 pour ce dernier. D'autres indices décrits dans la littérature (indice de réflectance photochimique : PRI, indice de chlorophylle verte, gCI, indice de chlorophylle modifié : CIm) (Gitelson et al, 2005; Harris, 2008; Lees et al, 2020; Letendre et al, 2008) semblent prometteurs pour prédire l'activité photosynthétique des sphaignes.

Les images satellites peuvent donc être utilisées afin d'obtenir des informations sur la physiologie des sphaignes, en reliant des indices de végétation à la GPP par exemple, mais aussi à leur phénologie. C'est par exemple le but de l'indice GCC, un indice d'intensité du vert servant à suivre l'évolution de la couverture végétale. Dans la même veine, la détermination du LAI des sphaignes grâce à l'algorithme mis au point par Weiss et al (2020) puis mis à disposition à la communauté grâce aux travaux de Fernandes et al (2021) est discutée dans le chapitre 2 de ce manuscrit.

Enfin, les images satellites pourraient également servir à détecter les sphaignes et donc les potentielles tourbières encore méconnues, notamment dans les zones de montagnes difficiles d'accès. Quelques études (Erudel et al, 2017; Pang et al, 2020) se sont intéressées à la détection spécifique des sphaignes par imagerie satellitaire ou par drone en s'appuyant notamment sur le fort contenu en eau des sphaignes et donc en s'intéressant particulièrement aux domaines de l'IR du SWIR.

2.1.4 Modélisation des flux net de CO_2 et de CH_4

2.1.4.1 La modélisation statistique

La mesure des flux instantanés de CO_2 et CH_4 par chambre statique étant réalisée entre une fois par semaine à quelques fois par mois, la nécessité de pouvoir intégrer ces flux à des échelles de temps plus courtes est nécessaire. Ainsi, une première approche consiste à utiliser les variables environnementales mesurées sur le terrain (température de l'air, du sol, rayonnement solaire, hauteur de la nappe d'eau, etc) pour construire des modèles de régression simple (linéaire, non-linéaire, exponentiel,

logarithmique) qui sont contraints par les mesures des flux de chambre, en utilisant les méthodes d'estimation du "best-fit" (best-fit estimation parameters), développés dans la majorité des langages de calculs scientifiques (R, Python, Matlab, etc) (Baird et al, 2019).

Généralement, le flux net de CO_2 est la résultante de la différence entre processus de photosynthèse et de respiration de l'écosystème selon :

$$NEE = RE - GPP \tag{2.2}$$

L'objectif est alors de modéliser la photosynthèse et la respiration afin d'obtenir le flux net. Les mesures des flux de photosynthèse et respiration étant disponibles.

Pour modéliser la photosynthèse, les études s'appuient principalement sur le rayonnement photosynthétiquement actif et le taux maximum de photosynthèse écrit sous la forme d'une équation de Michaelis-Menten permettant d'obtenir une fonction hyperbolique-rectangulaire de photosynthèse en fonction du rayonnement solaire (PAR) (Baird et al, 2019). La respiration du sol ou de l'écosystème sont généralement représentés par des exponentielles de la température de l'air et du sol. Les flux de méthane sont généralement prédits grâce à la hauteur de la nappe d'eau et la température de l'air/sol. Que ce soit pour la photosynthèse, la respiration de l'écosystème ou les flux de méthane, d'autres variables (comme des mesures de la biomasse de la végétation, le déficit de pression de vapeur saturante) peuvent être ajoutées sous forme de régressions multiples afin d'améliorer les performances des modèles.

L'évaluation des modèles se fait en comparant les valeurs prédites aux valeurs observées, très souvent en essayant de maximiser la valeur du R^2 entre données modélisées et observations.

2.1.4.2 Apport des données phénologiques satellitaires

Les quelques études ayant eu pour objectifs d'estimer les flux de CO_2 des tourbières grâce à l'image satellitaire (Lees et al, 2021; Schubert et al, 2010; Harris and Dash, 2011; Ingle et al, 2023), s'appuient sur l'utilisation du modèle LUE (light use efficiency) développé par Monteith et al (1997). Ce modèle intègre un indice de végétation à d'autres variables clés de la photosynthèse. Dans sa version initiale, la LUE donne :

$$GPP = \epsilon \times PAR \times fPAR \tag{2.3}$$

ou ϵ représente l'efficacité d'utilisation de la lumière, qui indique l'efficacité de la conversion de l'énergie absorbée en carbone en $KgC.MJ^{-1}$. PAR désigne le rayonnement photosynthétiquement actif mesuré en $W.m^{-2}$, tandis que fPAR représente la proportion du rayonnement photosynthétiquement actif absorbée par la végétation. En pratique ϵ et fPAR sont remplacés par des indices de végétation satellite. On trouve également des versions de la LUE modifiée ou des proxys de la température de l'air sont par exemple ajoutés (Lees et al, 2021).

Comme le présentaient Gao et al (2015) et à nouveau Junttila et al (2021), l'inclusion de la GPP dans l'équation de la respiration améliore le modèle de respiration de l'écosystème. En effet, la respiration de l'écosystème inclut la respiration de la végétation qui est en moyenne proportionnelle à la GPP (Collalti and Prentice, 2019) et la respiration du sol, généralement modélisée par une exponentielle de la température de l'air ou de la température du sol (Lloyd and Taylor, 1994; Niu et al, 2017).

Ainsi, le flux net est ensuite reconstitué en suivant l'équation 2.2, où RE correspond à la respiration de l'écosystème et GPP à la photosynthèse des plantes.

Les flux de méthane sont généralement modélisés en utilisant les variations de température et de niveau de la nappe d'eau (Baird et al, 2019). Seul un nombre limité d'études ont utilisé des indices de végétation. Tucker et al (2022) ont montré des corrélations significatives entre les flux de CH_4 et une combinaison de l'indice d'humidité (WI) et de l'indice d'activité chlorophyllienne (CI). Räsänen et al (2021) ont reconstruit des flux de CH_4 ponctuels (à un instant t) ainsi que des cartes des flux de CH_4, en utilisant les indices de végétation de Sentinel-2 comme prédicteurs.

2.1.4.3 Les modèles de surfaces continentales

Au début des années 1980, les modèles de surfaces continentales ont introduit les effets de la végétation sur les processus d'échange d'eau et d'énergie. Cette approche, parfois appelée "big-leaf", considérait la végétation comme une entité uniforme à l'échelle de la maille du modèle. Bien que simpliste, cette approche a permis de prendre en compte les modifications spatiales des propriétés de surface, telles que l'albédo et la rugosité, provoquées par la présence de la végétation. A l'échelle de la feuille, on avait donc des modèles qui représentaient les processus de photosynthèse presqu'uniquement en fonction de variables environnementales et donc très similaires aux modèles statistiques décrits en section 2.1.4.1.

Avec la préoccupation croissante concernant l'augmentation des gaz à effet de serre, notamment le dioxyde de carbone d'origine humaine, le besoin de modèles plus so-

phistiqués s'est fait sentir. Les modèles initiaux ne prenaient en compte que les aspects physiques des échanges d'énergie et d'eau, laissant de côté les processus biogéochimiques associés au cycle du carbone.

Pour intégrer le cycle du carbone, les modèles de surfaces continentales ont évolué en remplaçant les paramètres empiriques par des modèles biogéochimiques. L'assimilation nette de carbone (A_n) et la conductance stomatique (g_s) ont été calculées en fonction de la demande et de l'apport en CO_2. Ces modèles considèrent que les plantes cherchent à maximiser l'assimilation de carbone tout en minimisant les pertes d'eau par transpiration. Ainsi, A_n dépend de la pression partielle en CO_2 dans les feuilles (C_i) et des facteurs environnementaux. Une autre avancée importante a été l'introduction de la notion de stress hydrique dans les modèles. Les conditions d'humidité du sol ont un impact significatif sur la conductance stomatique, car les plantes ferment leurs stomates pour limiter les pertes d'eau en cas de stress hydrique. Pour intégrer cet effet, les modèles ont introduit des fonctions de stress hydrique qui relient l'humidité du sol à la conductance stomatique. La majorité des modèles biogéochimiques de photosynthèse ont adopté la formulation développée par Farquhar et al (1980). Il s'agit dans un premier temps de calculer l'assimilation à l'échelle de la feuille selon :

$$A_n = (1 - \frac{0.5 \times O}{\tau - C_i}) \times min(W_c, W_j, Wp) - R_d \tag{2.4}$$

Avec O la pression partielle en oxygène dans l'espace intercellulaire, τ le facteur de spécificité de la RubisCO (enzyme-clé de la photosynthèse. C'est elle qui permet la fixation du dioxyde de carbone dans en initiant le cycle de Calvin) et R_d la respiration mitochondriale des feuilles (aussi appelée dark respiration).

Dans le modèle, nous avons trois facteurs distincts qui peuvent limiter le taux de carboxylation (W). Parmi ces trois facteurs, le modèle sélectionne le plus limitant pour le calcul de l'assimilation nette de carbone (A_n). W_c (Limitation par la Rubisco) : Lorsque le substrat nécessaire à la photosynthèse, le Ribulose biPhosphate (RubP), n'est pas en quantité suffisante, la photosynthèse est principalement limitée par la Rubisco. La Rubisco a des propriétés cinétiques spécifiques qui dépendent du taux de carboxylation maximal (Vc_{max}) de la Rubisco lui-même, ainsi que des constantes cinétiques de Michaelis pour la carboxylation et l'oxygénation. En d'autres termes, si la Rubisco est le facteur limitant, cela signifie que la photosynthèse est limitée par la capacité de cette enzyme à fixer le CO_2. W_j (Limitation par la Chaîne Photosynthétique) : Lorsque le Ribulose biPhosphate (RuBP) nécessaire à la photosynthèse n'est pas renouvelé en quantité suffisante, la photosynthèse est principalement limitée par la quantité maximale d'électrons transportés dans la chaîne photosynthétique (J_{max}). Cela signifie que la photosynthèse est restreinte par la capacité de la plante à transporter les électrons nécessaires pour la réaction de fixation du

CO_2. W_p (Limitation par l'Utilisation des Produits de la Photosynthèse) : Ce facteur représente la limitation liée à la capacité de la feuille à exporter et à utiliser les produits de la photosynthèse, notamment les trioses-phosphates utilisés pour la production de sucres. Cependant, il est important de noter que cette troisième limitation, bien que proposée, est souvent négligée, car elle est moins fréquemment observée que les deux premières.

En plus de l'assimilation de carbone, les modèles ont varié dans leur manière de représenter et de faire évoluer les réservoirs de carbone du sol. Certains modèles se sont basés sur le modèle "Century" (CNT), développé par Parton et al (1988), pour simuler le carbone du sol. Les descriptions des termes de respiration du sol, de l'écosystème, hétérotrophes sont beaucoup plus diverses et changent d'un modèle à l'autre. De plus, il s'agit souvent de développements reprenant les idées évoquées en section 2.1.4.1 de manière plus ou moins poussée. La modélisation des processus biogéochimiques liés aux émissions de méthane représente presque une branche à part entière de la recherche sur les surfaces continentales et s'est développée considérablement ces dernières années. Elle consiste en la modélisation des processus de méthanogenèse, méthanotrophie et de relargages du méthane dans l'atmosphère, utilisant des principes physiques/biogéochimiques bien plus complexes que ceux explorés en section 2.1.4.1.

2.1.5 La représentation des sphaignes dans les modèles de surfaces continentales

Les modèles de Système Terrestre (ESM) ne prennent généralement pas en compte les mousses, mais certains modèles "offline" de végétation dynamique et d'écosystème intègrent les mousses (Wania et al, 2009; Frolking et al, 2010; Walker et al, 2017; Gong et al, 2020).

Des modèles de surfaces continentales, spécifiques à la représentation des tourbières, ont aussi été développés et appliqués à l'échelle globale. Par exemple, le Modèle de Zones Humides McGill (MWM) a été utilisé pour évaluer des tourbières spécifiques (St-Hilaire et al, 2010). Le modèle PEATBOG a caractérisé les cycles du carbone et de l'azote dans une tourbière avec la représentation des mousses (Wu and Blodau, 2013). Le modèle CLASS-CTEM (the coupled Canadian Land Surface Scheme and the Canadian Terrestrial Ecosystem Model), qui inclut une représentation des mousses sur la première couche de sol et MWM sur les tourbières, a été appliqué à diverses tourbières pour simuler les flux d'eau, d'énergie et de carbone (Wu et al, 2016). Le modèle IAP-RAS (Institute of Applied Physics, Russian Academy of Sciences) a étudié la distribution mondiale des flux de méthane dans les zones humides avec une

représentation d'une couche de mousses (Wania et al, 2013). Le modèle CHANGE a examiné l'impact des mousses sur la température du sol et les flux de carbone dans une toundra (Park et al, 2018). Pour comprendre la dynamique du pergélisol, Chadburn et al (2015) ont modifié le modèle de surfaces continentales JULES en ajoutant une couche de mousse à sa surface pour tenir compte de l'effet isolant de la mousse. Ils ont également ajusté la conductivité thermique de la mousse en fonction de sa teneur en eau. Porada et al (2016) ont pris une approche similaire en intégrant le modèle de végétation non vasculaire LiBry dans le schéma de surfaces continentales JSBACH. Cependant, JSBACH était principalement conçu pour représenter la couverture de bryophytes et de lichens en forêt de montagne, ce qui ne correspond pas à un écosystème de tourbière. Druel et al (2017) ont examiné les interactions entre la végétation et le climat aux hautes latitudes en introduisant un type de plante non vasculaire dans le modèle de surfaces continentales mondial ORCHIDEE, représentant ainsi les mousses et les lichens. Différentes versions d'ORCHIDEE existent et notamment celle développée par Qiu et al (2019) représentant notamment les propriétés hydrauliques spécifiques de la tourbe, prenant en compte la modification du taux de carboxylation de la photosynthèse en fonction de différentes régions du globe et calculant une hauteur de nappe qui détermine le passage entre zone oxique et anoxique de la tourbe. Deux autres modèles, le modèle "ecosys" (Grant et al, 2012) et CLM-SPRUCE (Shi et al, 2015), ont été paramétrés pour prendre en compte la variabilité microtopographique des tourbières, y compris les connexions latérales entre les creux et les buttes. Enfin, le modèle CLM-SPRUCE a été développé pour étudier la dynamique hydrologique dans un environnement de tourbière surélevée, mais il n'a pas inclus la dynamique biophysique des mousses, utilisant plutôt une superficie foliaire prescrite au lieu de permettre une évolution prévisionnelle de cette superficie. En 2021, Shi et al (2021) ont complété le modèle CLM-SPRUCE transféré dans ELM, le modèle de surface continentale de l'E3SM (Energy Exascale Earth System Model) (Golaz et al, 2019) en incluant cette fois-ci une représentation PFT spécifique aux bryophytes.

En fin de compte, très peu de modèles de surfaces continentales se sont attachés à décrire de manière précise le fonctionnement de la végétation des tourbières et notamment les sphaignes (ou les plantes non vasculaires) à la fois du point de vue de la biophysique et de la biogéochimie. La physique du sol reçoit souvent davantage d'attention que les processus biophysiques liés à la végétation (photosynthèse, respiration, biomasse foliaire, évapotranspiration). Dans de nombreux modèles, les sphaignes sont d'ailleurs assimilées à des herbacées de type C3, avec des ajustements et paramétrisations réalisées à la marge, sans développer de nouveaux PFT à part entière. Ainsi, seuls les modèles de surfaces continentales ELM, McGill Wetland model, ORCHIDEE et dans une certaine mesure le modèle CLASS représentent les plantes non vasculaires de manière précise.

l'ELM et le McGill weatland model ont adopté une approche intéressante, en s'intéressant

à la conductance totale au CO_2 des sphaignes, afin de modéliser la photosynthèse des sphaignes. Cette conductance totale au CO_2 étant une fonction du contenu eau des sphaignes décrite par Williams and Flanagan (1998). Le contenu en eau des sphaignes est obtenu grâce au contenu en eau du sol. Nous avons adopté une approche similaire dans cette thèse.

2.2 La modélisation des surfaces continentales dans $ISBA$

Dans la suite ce chapitre, je décris le modèle de surfaces continentales $ISBA$ utilisé au CNRM et qui m'a servi de base pour modéliser la tourbière de Bernadouze.

2.2.1 $ISBA$ et la modélisation climatique

L'objectif des modèles globaux de type "système Terre" est de représenter l'ensemble du système planétaire, ce qui est crucial pour comprendre le fonctionnement global du climat. Ces modèles numériques, appelés ESM (Earth System Model), intègrent les différentes composantes du système climatique, comme l'atmosphère, l'océan, la glace de mer et les surfaces continentales. Ces composantes sont connectées par des échanges de matière, de composés chimiques et d'énergie.

Les ESM sont construits en reliant des modules individuels, pour l'atmosphère, l'océan, etc. En prenant comme exemple le modèle du CNRM Voldoire et al (2013), les modules sont ARPEGE-CLIMAT pour l'atmosphère, NEMO pour les océans, GELATO pour la glace de mer, CTRIP pour les transferts d'eau douce et $ISBA$ pour les interactions entre la surface continentale et l'atmosphère. Cette intégration est rendue possible grâce à des plateformes de couplage comme OASIS (développé au CERFACS) et SURFEX (développé par Météo France), qui coordonnent les interactions entre les composantes (climatiques pour la première, de surfaces uniquement pour la seconde).

Lorsqu'un modèle de surfaces continentales (LSMs) est combiné à un modèle climatique global (ESM), cela permet de prendre en compte les rétroactions de de la surface terrestre sur le climat. Cette configuration permet de réaliser des simulations dites "couplées". En revanche, lorsque les conditions atmosphériques sont imposées aux LSMs (et que le LSM ne rétroagit pas sur les conditions atmosphériques), les simulations résultantes sont alors dites "forcées". Les incertitudes inhérentes aux modèles climatiques globaux (CGCMs) résultent des incertitudes propres à chacune

de leurs composantes. Évaluer ces modèles en mode "forcé" est essentiel et constitue une pratique courante afin de comprendre et améliorer les LSMs, afin de réduire les erreurs liées à la modélisation de la surface dans les simulations "couplées".

Dans les modèles de surfaces continentales (LSMs), la plus petite unité spatiale est appelée "maille". Dans les modèles globaux, la taille de cette maille peut varier de 2500 à 100000 km^2. Pour prendre en compte la diversité des conditions à l'intérieur de chaque maille, celle-ci peut être composée de différentes "tuiles" représentant des zones urbaines, des lacs, des mers ou des zones naturelles. Même si les flux atmosphériques entrants sont identiques pour toutes les tuiles d'une maille, chaque tuile les traite spécifiquement. Les flux sortants sont ensuite moyennés pour représenter le comportement global de la maille tel que perçu par l'atmosphère. Dans $ISBA$, une échelle encore plus petite existe, avec la représentation de la "tuile nature" qui peut être caractérisée par différents types de végétation (PFT-Plant Functional Type), correspondant au concept de biome en écologie, c'est-à-dire un ensemble d'écosystèmes caractéristique d'une aire géographique. Même si $ISBA$ intègre 19 PFT différents à l'échelle globale, aucun d'entre eux n'était jusqu'au début de ma thèse représentatif de la végétation de type bryophytes, non vasculaire et plus particulièrement correspondant aux sphaignes de tourbières. Il est question du développement du modèle du PFT sphaignes au chapitre 5 de ce manuscrit.

Dans cette thèse, nous nous concentrons exclusivement sur le modèle de surface $ISBA$ en mode "forcé" (par les conditions atmosphériques). De plus, nous nous concentrons uniquement sur les PFT ayant été développées pour la représentation de la végétation des tourbières : les herbacées avant cette thèse et les sphaignes durant cette thèse.

Comme tous les modèles de surface, $ISBA$ calcule les bilans d'énergie, d'eau et de carbone à partir des forçages atmosphériques qui lui sont prescrits. Les données atmosphériques nécessaires correspondent aux précipitations (neige et pluie), à la vitesse du vent, au rayonnement solaire (infrarouge entrant, visible entrant), à la température de l'air, à la pression de surface, à l'humidité spécifique de l'air et à la concentration en CO_2 atmosphérique. Les parties suivantes s'attachent à la description des différents modules d'$ISBA$.

2.2.2 Le bilan d'énergie de la surface

Les échanges d'énergie entre la terre et l'atmosphère sont principalement influencés par le rayonnement solaire. Les radiations solaires non absorbées ni réfléchies par l'atmosphère atteignent la surface terrestre. Ce rayonnement incident, noté R_g ($W.m^{-2}$), est partiellement réfléchi par la surface en fonction de son albédo (α), qui dépend

des caractéristiques de la surface elle-même. De plus, la surface absorbe également le rayonnement infrarouge émis par l'atmosphère. Une partie de cette énergie est réémise par la surface sous forme de rayonnement infrarouge, conformément à la loi de Stefan-Boltzmann. Cette réémission est régulée par des paramètres tels que l'émissivité de la surface (ϵ), la constante de Stefan-Boltzmann (σ), et la température de surface (T_s) en Kelvins.

$$R_n = R_g(1-\alpha) + \epsilon(R_a - \sigma T_s^4) \tag{2.5}$$

avec R_n en ($W.m^{-2}$) le rayonnement net, $R_g(1-\alpha)$ le rayonnement solaire absorbé et $\epsilon(R_a - \sigma T_s^4)$ le rayonnement atmosphérique infrarouge absorbé.

Outre les échanges radiatifs, d'autres mécanismes jouent un rôle dans les échanges d'énergie. La surface et l'atmosphère échangent de l'énergie par le biais de phénomènes turbulents. De plus, la surface transfère de l'énergie au sol par diffusion de chaleur. Les flux turbulents résultent des mouvements verticaux de l'air qui est chauffé par la surface, ce qui génère le flux de chaleur sensible (H en ($W.m^{-2}$)). De même, la vapeur d'eau qui s'évapore à la surface et/ou qui est transpirée par les plantes génère le flux de chaleur latente (LE en ($W.m^{-2}$)). Ces interactions complexes régissent les échanges d'énergie qui façonnent les processus climatiques entre la terre et l'atmosphère. Au bilan, on obtient :

$$R_n = H + LE + G \tag{2.6}$$

avec G ($W.m^{-2}$) le flux de chaleur dans le sol.

On a également :

$$H = c_p \rho_a C_H V_a (T_s - T_a) \tag{2.7}$$

$$LE = L_v \rho_a C_H V_a (q_s - q_a) \tag{2.8}$$

avec ρ_a ($Kg.m^{-3}$) la densité de l'air, V_a ($m.s^{-1}$) la vitesse du vent et C_H le coefficient de Drag (traînée). c_p ($J.Kg^{-1}.K^{-1}$) et L_v ($J.Kg^{-1}$) sont respectivement la chaleur spécifique de l'air et la chaleur latente de vaporisation. Dans $ISBA$, le bilan d'énergie est résolu pour un composite sol-végétation caractérisé par une fraction de végétation et de sol nu.

2.2.3 Le bilan hydrique

Le cycle hydrologique implique les mouvements des masses d'eau à travers ses différentes formes (liquide, solide et gazeuse) sur la Terre, orchestrés par l'énergie solaire. Sous l'influence du rayonnement solaire, une partie de l'eau des océans et des continents s'évapore et rejoint l'atmosphère. Cette vapeur d'eau est ensuite transportée par la circulation atmosphérique et retourne aux océans et aux continents sous forme de précipitations solides ou liquides. La neige fond ou se sublime par chauffage de l'énergie solaire, tandis que l'eau liquide issue de la fonte des neiges et de la pluie peut s'écouler en surface ou s'infiltrer dans le sol. L'eau infiltrée peut être stockée temporairement dans le sol et alimenter les nappes phréatiques, ou être évaporée directement ou par transpiration par les plantes. Les ruissellements de surface et de subsurfaces alimentent lacs et rivières qui s'écoulent majoritairement dans les océans.

Un bilan d'eau quantifie les échanges au sein du cycle hydrologique, exprimant l'équilibre entre les réservoirs d'eau et les flux entrants et sortants. Ce bilan est souvent établi à l'échelle du bassin versant. Le bilan hydrologique s'écrit :

$$\frac{\Delta W}{\Delta t} = P - Q_s - Q_g - ET \tag{2.9}$$

avec W le contenu en eau du sol, P les précipitations, Q_s le ruissellement de surface, Q_g le ruissellement de subsurface (drainage) et ET l'évapotranspitation.

2.2.4 La physique du sol

Le modèle $ISBA$ résout les échanges de chaleur et d'eau dans le sol en utilisant un schéma multicouche. Dans sa version standard, le sol est discrétisé en 14 couches par une grille irrégulière sur une profondeur de 12 mètres. Cette discrétisation permet de minimiser les erreurs numériques lors de la résolution des équations de diffusion, en particulier dans les premiers mètres du sol. La profondeur thermique pour les transferts de chaleur reste constante à 12 mètres. La profondeur hydrologique varie en fonction de la végétation et atteint la profondeur racinaire en fonction du type fonctionnel des plantes considérées. Pour les tourbières, l'hydrologie est également résolue sur 12 mètres.

Le bilan d'énergie en surface, expliqué dans la section précédente, est calculé à partir de deux bilans distincts : l'un pour le manteau neigeux et l'autre pour le sol/végétation. Les propriétés radiatives à l'interface sol/atmosphère, telles que l'albédo et l'émissivité, sont une combinaison des propriétés du manteau neigeux et du composite sol/végétation. En résumé, $ISBA$ utilise un schéma multicouche pour résoudre les échanges de chaleur et d'eau dans le sol, avec une discrétisation

en 14 couches sur 12 mètres de profondeur. La profondeur hydrologique dépend du type de végétation, et le bilan d'énergie en surface est calculé séparément pour le manteau neigeux et le composite sol/végétation, influençant les propriétés radiatives à l'interface sol/atmosphère.

2.2.4.1 Prise en compte de la neige

Un modèle multicouche développé par Boone and Etchevers (2001), amélioré par Decharme et al (2016), est utilisé pour représenter le manteau neigeux. Ce modèle comporte 12 couches et simule les propriétés physiques macroscopiques de la neige, notamment l'absorption d'énergie solaire, la chaleur, la densité, la compaction, la fonte et la percolation d'eau liquide. Le manteau neigeux est alimenté par les précipitations neigeuses et de pluie, ainsi que par la pluie interceptée par la neige. Il se vide par sublimation de la neige et par écoulement à sa base. Le modèle prend en compte l'albédo de surface et l'absorption du rayonnement solaire dans trois bandes spectrales, en considérant l'âge de la neige et le diamètre optique de la neige. La quantité de chaleur détermine la présence de neige sèche ou humide. La diffusion verticale de la chaleur suit la loi de Fourier, en tenant compte des changements de phase qui induisent l'absorption ou la libération de chaleur latente. Les taux de compaction et la densité de la neige sont influencés par la viscosité et la densification causée par le vent. La fonte de la neige se produit lorsque la température dépasse le point de congélation (273.16 K) dans chaque couche. L'eau liquide issue de la fonte s'écoule couche par couche selon un système de réservoirs en cascade. En plus de la fonte et de l'écoulement, les changements locaux de contenu en eau liquide sont causés par le gel et l'évaporation. Enfin, le ruissellement de la neige est défini en fonction du ruissellement en eau liquide qui quitte la couche basale du manteau neigeux.

2.2.4.2 Transfert de chaleur dans le sol

La loi de Fourier est utilisée pour décrire les transferts de chaleur verticaux dans le sol le long de la verticale z. La conductivité thermique est déterminée en prenant en compte le contenu en eau du sol, la porosité et la conductivité du sol conformément à l'approche de Peters-Lidard et al (1998).

2.2.4.3 Transfert des masses d'eau dans le sol

Dans le modèle *ISBA*, les flux de masses d'eau sont décrits en utilisant la formulation mixte de l'équation de Richards, à laquelle sont ajoutées les sources extérieures telles que les précipitations et la fonte de la neige, ainsi que les processus de gel et de dégel, ainsi que le transport de vapeur d'eau dans le sol. L'humidité du sol est résolue en fonction de la teneur en eau, tandis que le gradient hydraulique est résolu

en termes de potentiel hydrique. La conductivité hydraulique du sol ainsi que le potentiel hydrique sont reliés au contenu en eau du sol par les équations de fermeture proposées respectivement par Clapp and Hornberger (1978) et Brooks and Corey (1966), avec des modifications pour tenir compte de la présence de glace dans le sol d'après Johnsson and Lundin (1991). Le potentiel hydrique, la conductivité hydraulique et le contenu en eau volumique à saturation sont tous trois liés à la texture du sol (Decharme, 2005; Vergnes, 2012). La quantité de glace dans le sol, résultant des changements de phase, est calculée pour chaque couche. Les effets de la sublimation de la glace et les effets isolants de la végétation de surface sont également pris en compte selon les travaux de Boone et al (2000).

2.2.5 Le modèle de photosynthèse à l'échelle de la feuille

2.2.5.1 Goudriaan et Jacobs

La photosynthèse des plantes est modélisée selon la description faite par Goudriaan (1986) et Jacobs (1994), voir les équations impliquant notamment la dépendance à la lumière (2.11) et la dépendance à la conductance mésophylienne des plantes (2.10) ou au CO_2.

$$A = A_{max} \times (1 - e^{\frac{-gm(C_i - \gamma)}{A_{max}}}) \tag{2.10}$$

A est le taux d'assimilation en conditions de lumière saturante en $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, A_{max} est le taux d'assimilation maximale in $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, gm est la conductance mésophylienne en condition normale (sans stress hydrique) $(m.s^{-1})$, C_i est la concentration interne en CO_2 du mésophylle, γ est le point de compensation en CO_2, c'est-à-dire la concentration en dioxyde de carbone en dessous de laquelle la plante ne fixe plus de CO_2.

$$A_n = (A + R_d) \times (1 - e^{\frac{-\epsilon I_a}{A + R_d}}) - R_d \tag{2.11}$$

A_n est le taux d'assimilation net en $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, R_d est la "dark respiration" en $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, ϵ l'efficacité de l'utilisation de la lumière (light use efficiency) en $mg.J^{-1}$ et I_a le rayonnement photosynthétiquement actif $W.m^{-2}$.

$$R_d = \frac{A}{9} \tag{2.12}$$

est la respiration mitochondriale, fixée de manière empirique.

Dans $ISBA$, gm et A_{max} dépendent du type de PFT (type de la plante) et de la

température de surface de la feuille suivant une fonction en Q10, modifiée par Collatz et al (1992) pour tenir compte d'inhibitions (Jacobs et al, 1996)(eq 3.15).

2.2.5.2 La réponse stomatique : Jacobs

La concentration mésophylienne interne en CO_2 est calculée selon la formule suivant la formule suivante :

$$C_i = fC_a + \gamma(1-f) \tag{2.13}$$

Avec C_a la concentration en CO_2 atmosphérique, et f une grandeur addimensionnée évoluant en fonction de l'humidité de l'air.

$$f = f0(1 - \frac{D_s}{D_{max}}) + f_{min}\frac{D_s}{D_{max}} \tag{2.14}$$

D_s correspond au déficit d'humidité de l'air en $g.Kg^{-1}$.

$$D_s = q_{sat}(T_s) - q_a \tag{2.15}$$

avec q_{sat} l'humidité de l'air à saturation calculée à la température de surface de la feuille T_s et q_a l'humidité de l'air.

Lorsque la demande évaporative est trop importante alors $D_s = D_{max}$ et $f = f_{min}$ et les stomates se ferment complètement. Dans le cas inverse, $D_s = 0$ et $f = f0$, la valeur maximale de f avec $f < 1$. Ainsi f détermine la sensibilité de (la photosynthèse) l'ouverture stomatique à l'humidité de l'air.

La conductance stomatique est finalement obtenue par la relation :

$$g_s = \frac{A_n - A_{min}(\frac{D_s}{D_{max}}\frac{A_n+R_d}{A+R_d}) + R_d(1 - \frac{A_n+R_d}{A+R_d})}{C_a - C_i} \tag{2.16}$$

Avec A_{min} l'assimilation résiduelle brute lorsque les stomates sont fermés.

Afin de tenir compte des interactions et des différences entre la diffusion du CO_2 et de la vapeur d'eau, la conductance à la vapeur d'eau g_{sH_2O} est ensuite calculée selon :

$$g_{s(H_2O)} = 1.6g_s + g_c \tag{2.17}$$

avec g_c la conductance cuticulaire qui dépend du type de végétation.

2.2.6 Réponse au stress hydrique du sol des herbacées C3

Afin de prendre en compte le stress hydrique du sol, Calvet et al (1998) introduit le SWI (soil water index) dans $ISBA$, modifié par Decharme et al (2016) :

$$SWI = \sum_j rootfrac_j max(0, min(\frac{w_j - w_{wilt,j}}{w_{fc,j} - w_{wilt,j}}, 1)) \tag{2.18}$$

Avec $rootfrac_j$ la proportion de racines dans la couche j, W_j le contenu en eau du sol de la couche j, $W_{fc,j}$ le contenu en eau du sol à la capacité au champ de la couche j et $W_{wilt,j}$ le contenu en eau du sol au point de flétrissement de la couche j, en $m^3.m^{-3}$. La zone racinaire est généralement fixée à 1m de profondeur pour les herbacées. $SWI = 0$, au-delà de la zone racinaire.

SWI varie donc entre 0 lorsque le contenu en eau de la zone racinaire est inférieur ou égal à celui du point de flétrissement et 1 lorsque l'eau n'est pas un facteur limitant.

Les herbacées possèdent différentes stratégies afin de répondre au stress hydrique du sol. Une stratégie dite d'évitement du stress hydrique, pour représenter le fonctionnement des plantes isohydriques et une stratégie de tolérance au stress pour les plantes anisohydriques. Le tableau ci-dessous récapitule la réponse au stress hydrique des herbacées par tolérance au stress, communément utilisée dans $ISBA$.

$SWI = 1$	$ln(gm^*) = 2.381 - 0.6103ln(D^*_{max})$	$Dmax^* = 45$
$SWI > SWI_c$	$ln(gm) = 2.381 - 0.6103ln(D_{max})$	$D_{max} = D^X_{max} + (D^*_{max} - D^X_{max})\frac{SWI - SWI_c}{1 - SWI_c}$
$SWI < SWI_c$	$D_{max} = D^X_{max}\frac{SWI}{SWI_c}$	$gm = SWI gm^*$

Table 2.1 – Stratégie de tolérance au stress hydrique du sol

avec D^X_{max}, la valeur maximale de D_{max}. D^*_{max} est l'équivalent de D_{max} en condition de non-stress hydrique. $SWI_c = 0.3m^3.m^{-3}$ une valeur fixée, un seuil critique. $gm = SWI \times gm^*$ avec gm^* la conductance mésophylienne en condition de non-stress hydrique. Au début, le modèle a été conçu de façon à fonctionner sans prendre en compte le stress hydrique du sol, les paramétrisations ont donc été faites sur les variables gm^* et D^*_{max} auxquelles le stress-hydrique a été rajouté par la suite.

2.2.6.1 Passage de la feuille au couvert

Afin de passer de l'échelle de la feuille à l'échelle du couvert végétal ou de la canopée, le modèle $ISBA$ suit l'hypothèse du maintien constant de la température, de l'humidité et de la concentration en CO_2 dans l'ensemble de la canopée. Par ailleurs,

un modèle de transfert radiatif du rayonnement photosynthétiquement actif a été développé par Carrer et al (2013), permettant de rendre compte de la diffusion de la lumière dans une canopée en fonction de son LAI. Ce module permet de rendre compte de la diminution du rayonnement lumineux le long du profil vertical de la canopée (davantage de lumière au sommet de la canopée) mais aussi de la diffusion de la lumière vers le bas de la canopée. L'atténuation de la lumière dans la canopée entraîne ainsi l'existence d'un profil vertical décroissant de la photosynthèse au sein de la canopée. Pour les herbacées, la respiration des feuilles, quant à elle, est supposée constante le long du profil vertical de la canopée. la respiration de la canopée correspond à la respiration calculée à l'échelle de la feuille multipliée par le LAI. Dans le cas des arbres, la respiration suit un profil décroissant du haut vers le bas de la canopée (Joetzjer et al, 2015).

2.2.7 L'Évapotranspiration de la canopée

L'évapotranspiration totale est la somme de plusieurs processus, dont l'évaporation directe de l'eau de la canopée, l'évaporation et la sublimation du sol découvert, la transpiration des plantes et la sublimation de la neige. L'évaporation provenant de la canopée est potentielle sur les parties du feuillage couvertes d'un film d'eau. L'évaporation du sol dépend de l'humidité en surface, devenant potentielle lorsque l'humidité superficielle dépasse la capacité au champ. Ainsi,

$$E_{totale} = (1 - f_{veg}E_{sol}) + f_{veg}E_{tr} + f_{veg}E_{intercept} \tag{2.19}$$

avec E_{totale} l'évaporation totale, f_{veg} la fraction de végétation couvrant le sol nu, E_{tr} l'évapotranspiration de la canopée, et $E_{intercept}$ l'évaporation de l'eau interceptée par la végétation.

La transpiration des plantes dépend de la conductance stomatique des feuilles et est calculée selon l'équation :

$$\begin{aligned} E_{tr} = \frac{(1-\delta_w)}{R_a + R_c} \times (q_{sat}(T_s) - q_a) \times \rho_a \\ \text{with } R_a = \frac{1}{C_H V_a} \\ \text{with } R_c = \frac{1}{g_{s(H_2O)}} \times \frac{1}{LAI} \end{aligned} \tag{2.20}$$

avec R_c la résistance stomatique à la vapeur d'eau pour la canopée de la végétation et (1 -δ_w), la fraction sèche des feuilles qui seule est supposée transpirer.

L'eau transpirée par les plantes lors de l'ouverture de leurs stomates est ensuite retirée du sol, dans la zone racinaire. Cela dépend notamment de la profondeur

racinaire spécifiée qui est modulable, ainsi que de la proportion de racines dans chaque couche du sol. La proportion de racine en fonction de la profondeur du sol s'appuie sur les travaux de Jackson et al (1996), elle est très importante en surface puis décroit jusqu'à atteindre les couches plus profondes où il n'y a plus de racines.

2.2.8 Les réservoirs de biomasse de la végétation, le LAI

$ISBA$ représente les herbacées avec quatre réservoirs de biomasse (B1 à B4) et les arbres avec six (B1 à B6). Ces réservoirs correspondent à la biomasse foliaire (B1), aux tiges (B2), à un réservoir tampon faible (B3) pour la stabilité, aux racines fines (B4), à la biomasse ligneuse aérienne (B5) et à la biomasse ligneuse souterraine (B6).

La relation entre B2 et B1 est empirique et établie pour les herbacées, les céréales et les légumineuses en phase de croissance. $ISBA$ ne possède pas de module de phénologie propre, la croissance des feuilles découle directement du bilan de carbone du réservoir de feuilles B1. La mortalité de chaque réservoir est simplement représentée par un turnover ou taux de mortalité formalisée par une exponentielle décroissante.

Le bilan de carbone au niveau de la feuille est donc donné par :

$$\frac{\Delta B_i}{\Delta t} = A_i - R_i - D_i \tag{2.21}$$

où A_i correspond au gain de carbone de chaque réservoir (il s'agit de la photosynthèse pour B_1 et du transfert de carbone (réallocation) entre les réservoirs pour les autres, R_i à la respiration de chaque réservoir et D_i au déclin, à la mortalité de chaque réservoir de biomasse.

Le terme de déclin

$$D_i = \frac{B_i}{\Delta t} exp(\frac{-t}{\tau}) \tag{2.22}$$

Le temps τ caractéristique de mortalité est fixé pour chaque type de végétation (PFT), dépend du LAI et est modulé par l'assimilation (par photosynthèse) du jour précédent afin de tenir compte des conditions favorables ou non à la photosynthèse.

Le terme de respiration Pour R_1 (la respiration des feuilles), comme expliqué en 2.2.6.1 : $R_1 = LAI \times R_d$. Sinon, le terme de respiration R_i est proportionnel à la biomasse de chaque réservoir B_i, il s'agit d'une fonction en $Q10$ de la température de la forme :

$$R_i = \eta_R B_i Q_{10}^{T-25°C} \tag{2.23}$$

avec η_R le taux de respiration journalier et $Q_{10} = 2$, sauf pour B2 et B5 pour lesquels il s'agit d'une fonction de type Arrhenius (Joetzjer et al, 2015).

2.2.8.1 Croissance et mortalité, alimentation des réservoirs de biomasse

Une relation empirique liant B_2 et B_1 d'après Justes et al (1994); Lemaire and Gastal (1997), reprise par Calvet and Soussana (2001) puis modifiée par Gibelin et al (2008), nous donne :

$$B_T = (\frac{B_1}{c})^{\frac{1}{1-\alpha}} \tag{2.24}$$

avec $\alpha = 0.38$ et $c = .31425531725$ des constantes et $B_T = B_1 + B_2$, la biomasse totale, regroupant biomasse foliaire photosynthétiquement active et biomasse de structure.

En **phase de croissance** de la plante lorsque $\Delta B_1 \geq 0$, B_1 est calculé selon 2.21 puis B_2 grâce à 2.24. Ces équations ne permettant pas de vérifier la conservation de la biomasse (car de la biomasse de structure est créée avec 2.24), des ajustements sont ensuite réalisés grâce au réservoir B_3 et si besoin des réallocations de biomasses sont faites entre les réservoirs B_1, B_2 et B_3 afin d'évoluer dans un système conservatif.

En **phase de sénescence**, $\Delta B1 \leq 0$, on obtient toujours B_1 avec 2.21, mais on n'utilise plus 2.24 non valable dans ces conditions. Le réservoir B_2 se vide alors progressivement sous l'influence de sa respiration et de son déclin. On vérifie enfin la conservation de la biomasse entre réservoirs.

Les autres réservoirs B_i évoluent selon 2.21.

Pour le modèle des sphaignes décrit dans le chapitre 5 la relation 2.24 n'est plus utilisée, on a simplement $B_1 = B_T$, on considère que l'ensemble de la sphaigne participe à la photosynthèse, la biomasse de structure n'est plus une entité à part entière. En effet, distinguer tige et feuilles n'a plus vraiment de sens pour les sphaignes.

2.2.8.2 Calcul du LAI

Le LAI est directement calculé à partir du réservoir de biomasse de feuilles B_1 selon :

$$LAI = B_1 \times SLA \tag{2.25}$$

avec le SLA (specific leaf area) un indice de végétation foliaire qui représente la

superficie de feuille par unité de carbone assimilé ($m^2.m^{-2}.Kg^{-1}$).

$$SLA = e \times N_m + f \tag{2.26}$$

avec N_m la concentration massique en azote de la feuille (Calvet and Soussana, 2001). Le SLA (les constantes e et f) est défini pour chaque type de végétation.

Enfin, la concentration en azote foliaire N_m est reliée à la concentration en CO_2 atmosphérique d'après les travaux de Calvet et al (2008) suivant les expériences de Yin (2002). L'augmentation de la concentration en CO_2 atmosphérique entraîne ainsi une diminution du SLA et donc du LAI lié à une diminution des apports en azote.

Un dernier paramètre, LAI_{min} permet de modifier la valeur minimale que le LAI peut atteindre. Ce paramétrage, pas forcément "très physique" permet tout de même d'ajuster la date de début de croissance de la végétation, en la retardant ou au contraire en l'avançant.

Influence du LAI dans le modèle Le LAI est une variable d'une importance significative dans $ISBA$. Il s'agit d'une variable, calculée par le modèle, directement liée à la variable prognostique B1 par la relation 2.25, et qui intervient dans de nombreux processus liés aux cycles du carbone et de l'eau. En effet, il intervient dans le calcul de la photosynthèse de la canopée comme vu en section 2.2.6.1. Il intervient aussi dans le calcul du terme du déclin des réservoirs de biomasse.

Concernant le cycle de l'eau, le LAI apparaît également dans le calcul de l'évapotranspiration, mais aussi pour le calcul de la rugosité de surface du sol. En effet, la longueur de rugosité pour la quantité de mouvement z_0 ainsi que la longueur de rugosité pour la chaleur zoh, qui interviennent dans le calcul du coefficient de traînée C_H (section bilan d'énergie), dépendent de la hauteur de la végétation, directement calculée à partir du LAI.

$$h_{veg} = \frac{LAI}{6} \text{ pour les herbacées} \tag{2.27}$$

avec h_{veg} la hauteur de la végétation par rapport au sol.

$$\begin{aligned} z_0 &= 0.13 \times h_{veg} \\ z_{0h} &= z_0/10 \end{aligned} \tag{2.28}$$

La longueur de rugosité ayant une influence directe sur les flux de chaleurs sensible et latent, le LAI également.

Finalement, le LAI est aussi lié à la méthanogenèse lorsque cette dernière dépend fortement du transport de méthane par les plantes.

2.2.9 Stocks et flux de carbone dans le sol

2.2.9.1 Réservoirs de carbone dans le sol

Les modèles de surface continentales ont incorporé une représentation évolutive des réserves de carbone dans les sols. Cette évolution résulte de l'équilibre entre la mortalité des végétaux et la dégradation de la matière organique par les micro-organismes. Cette approche trouve son origine en grande partie dans le modèle CENTURY élaboré par Parton et al (1988), proposant une méthode à plusieurs compartiments. Cette démarche a été adaptée dans *ISBA* suite aux travaux de Gibelin et al (2008).

Dans ce cadre, les débris végétaux, englobant feuilles, tiges et racines, servent de réserves de litière à la fois en surface (feuilles et tiges) et dans le sol (racines). Deux réservoirs de litières eux-mêmes séparés en deux réservoirs, l'un pour la litière structurelle (matière organique avec fort contenu en lignine) et l'autre pour la litière métabolique, portant le nombre de réservoirs de litière à 4. Ces quatre réservoirs subissent la décomposition par les micro-organismes, contribuant ainsi à trois types de réservoirs de carbone dans le sol, différenciés selon la durée de résidence du carbone en leur sein : réservoir rapide (moins d'un an de résidence), réservoir lent (de l'ordre de la décennie de résidence) et réservoir passif (de la centaine au millier d'années de résidence). Cette accumulation et dégradation partielle de la matière organique génère la respiration hétérotrophe du sol, entraînant la libération de CO_2 dans l'atmosphère en lien avec la température et l'humidité du sol. Cependant, cette respiration est bridée en cas de gel, de sécheresse ou d'excès d'eau dans le sol. Par conséquent, il est crucial de présenter de manière précise les conditions hydriques et thermiques du sol.

2.2.9.2 Propriétés thermiques et hydrauliques du carbone organique du sol

Dans *ISBA*, les caractéristiques thermiques et hydrauliques moyennes du sol sont évaluées en fusionnant les propriétés standard des sols minéraux avec les attributs du carbone organique du sol (SOC) d'après Lawrence and Slater (2008), ajustés en fonction de la proportion réelle de matière organique dans chaque couche du sol.

Cette proportion est calculée d'après les travaux de Decharme et al (2016).

Ainsi, la densité de matière organique dans la tourbe/sol est définie selon :

$$\rho_{peat}(i) = (1 - W_{sat,peat}(i))\rho_{OM} \tag{2.29}$$

Avec, $\rho_{peat}(i)$ la densité de matière organique dans la tourbe en $Kg.m^{-3}$, $W_{sat,peat}(i)$ le profil vertical de la porosité de la tourbe en % d'après Boelter (1969) et Letts et al (2000), et ρ_{OM} la densité de la matière organique pure fixée à 1300 $Kg.m^{-3}$ selon Farouky (1986).

La fraction réelle de matière organique dans chaque couche de sol, afin de prendre en compte l'existence de la partie minérale du sol, est donnée par :

$$f_{soc(i)} = \frac{\rho_{soc}(i)}{\rho_{peat}(i)} \tag{2.30}$$

$\rho_{soc}(i)$ est obtenu à partir de mesures ou de bases de données, prenant des valeurs différentes selon le profil vertical : 0-30 cm et 30 - 70 cm, comme pour la base de données HWSD (Harmonized World Soil Database) https://www.fao.org/soils-portal/data-hub/soil-maps-and-databases/harmonized-world-soil-database-v12/en/.

En pratique, dans le cadre de la thèse, $f_{soc(i)}$ a été fixé égale à 1 sur les 50 premiers centimètres du sol/tourbe, puis à 0.9 pour le reste du profil vertical, en considérant que le sol des tourbières est constitué en très grande majorité par de la matière organique.

Le profil de porosité de la tourbe varie entre 0.930 pour un sol fibrique (en surface), où la matière organique est très peu décomposée, et 0.845 pour un sol saprique. La densité de matière organique dans la tourbe est donc plus importante vers les horizons profonds. Ainsi les couches de surface du sol correspondent à un sol dans lequel les sphaignes ne sont pas décomposées, on assimile donc les premières couches de sol à la canopée de sphaignes normalement présente en surface. La prise en compte des différents paramètres physiques (conductivité hydraulique, porosité, capacité au champ, point de flétrissement) de la canopée de sphaignes se fait donc par ce biais-là, sans directement représenter une couche de végétation de sphaignes au-dessus du sol/tourbe. Dans le cadre de ce travail, on a fixé une épaisseur de sphaignes de 10 cm.

2.2.9.3 Processus biogéochimiques dans les tourbières

Les travaux de Morel et al (2019) ont permis de développer un module biogéochimique de représentation des différents processus physiques et chimiques se produisant au sein des tourbières. Dans ce module, le sol est discrétisé en 14 couches dans lesquelles la physique du sol est résolue pour chacune d'entre elles. Ainsi les concentrations en O_2, CO_2 et CH_4 sont calculées pour chacune des couches permettant une représentation des processus biogéochimique sur l'ensemble du profil vertical des 14 couches. Ainsi, une partie des processus déjà listés au sein du chapitre 1 section 1.4 sont décrits dans *ISBA*. Il s'agit de la **méthanogenèse** ayant lieu en milieu anaérobique, de la **méthanotrophie** (oxydation du méthane en CO_2 en présence d'O_2) et de la **respiration hétérotrophe** (production de CO_2). Le niveau d'eau dans le sol et donc la concentration en O_2 dans la tourbe étant les principaux régulateurs de ces processus chimiques. Diverses équations permettent de rendre compte des trois différentes façons de transporter le gaz dans la tourbe, via le transport par les plantes, via le processus d'ébullition et via le phénomène de diffusion.

L'accumulation du carbone dans le sol et son transfert/transport d'une couche à l'autre est représenté par un terme d'advection considéré comme constant et égal à $2mm.an^{-1}$ (Guenet et al, 2013). Le phénomène de cryoturbation, c'est-à-dire le mélange des couches superficielles de tourbe dû à l'alternance des périodes de gel et de dégel, est modélisé par une équation de diffusion suivant les travaux de Koven et al (2009).

Respiration de l'écosystème La respiration de l'écosystème est définie ici comme la résultante de la respiration hétérotrophe sur le profil vertical de la tourbe et de la respiration autotrophe de la végétation en surface.

La respiration hétérotrophe est calculée sur chacune des 14 couches du sol, à partir du calcul de la concentration en CO_2 dans chaque couche de sol. Deux sources de CO_2 sont modélisées pour chaque couche : la production de CO_2 par décomposition de la matière organique (noté $CO_{2,oxic}$, voir équation 2.31 et la production de CO_2 résultant de l'oxydation du méthane (indirectement liée à la concentration de méthane dans chaque couche et donc à la méthanogenèse), voir équation 2.33.

$$CO^i_{2,oxic}(z) = \theta(z)k_i(z,Tg)C_i(z) \times min(1, \frac{C_{max}(z)}{\Delta t}\frac{1}{\sum_j \theta(z)k_j(z,Tg)C_j(z)}) \quad (2.31)$$

i et j représentent les types de réservoir de carbone (litière métabolique et structurelle, C actif, lent, passif), $\theta(z)$ (Figure 2.7) est une fonction comprise entre 0 (sol sec) et 1 (sol saturé en eau) et qui varie en fonction de l'humidité du sol/tourbe et de la profondeur. Cela permet de représenter le fait que plus le sol s'assèche et moins les microorganismes ont la capacité de se développer et donc de dégrader de la matière organique. Comme la fonction $\theta(z)$ dépend du contenu en eau du sol, $\theta(z)$ dépend donc aussi du type de sol et sera très différente dans la couche de sphaignes et les couches de tourbes ayant des capacités de saturation/au champ très différentes.

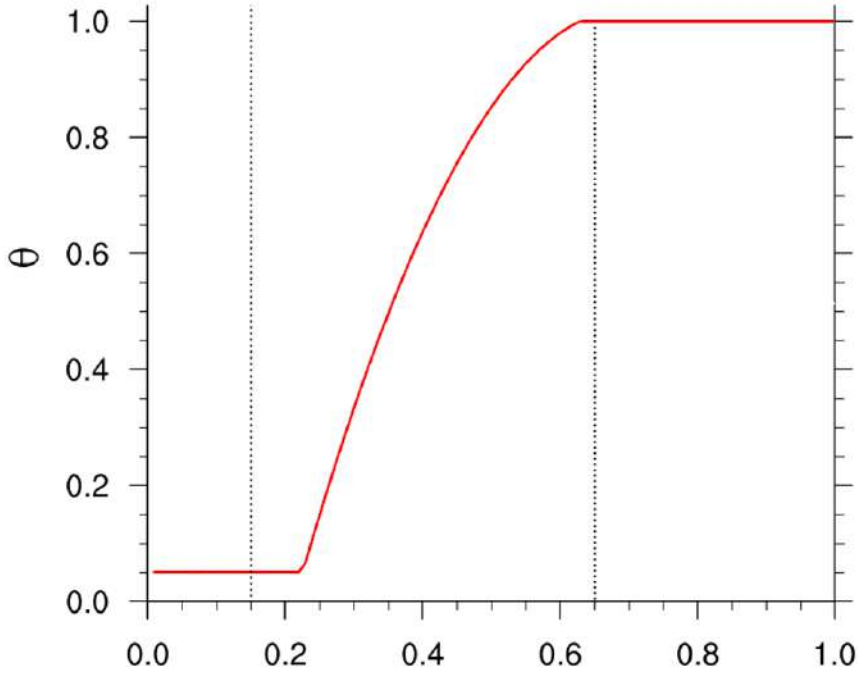


Figure 2.7 – θ(z) en fonction de $Wg.Wg_{sat}^{-1}$ d'après Morel et al (2019)

$$k_i(Tg) = \frac{1}{\tau_i} Q_{10}^{\frac{Tg - T_{max}}{10}} \tag{2.32}$$

Le taux de décomposition (s^{-1}), avec $Q_{10} = 2$ et $T_{max} = 30 \circ C$ qui permet de prendre en compte l'augmentation de la décomposition de matière organique avec l'augmentation de température.

La dernière partie de l'équation 2.31 permet de prendre en compte la disponibilité en dioxygène dans le milieu, faisant de ce dernier un possible réactif limitant. $Cmax(z)$ représente la masse maximale de carbone qu'il est possible de produire à partir de la masse de dioxygène de chaque réservoir, et à chaque pas de temps.

La production de CO_2 par oxydation du méthane (voir Morel (2018), eq 26) peut

se simplifier par :

$$CH_4 + 2O_2 \rightarrow CO_2 + 2H_2O \tag{2.33}$$

Pour le réservoir de litière situé au-dessus du sol, une fois le CO_2 crée, il est directement éjecté vers l'atmosphère, pour les autres réservoirs des horizons plus profonds, la diffusion, le transport de gaz par les plantes (PMT) et l'évapotranspiration permettent aux CO_2 de s'échapper vers l'atmosphère. La diffusion de gaz dans les couches de sol provoque des mouvements des gaz vers le haut et vers le bas, en fonction des concentrations en gaz de chaque couche. Le PMT dépend du LAI de la végétation au sol, l'évapotranspiration est liée également au type de végétation sur le sol.

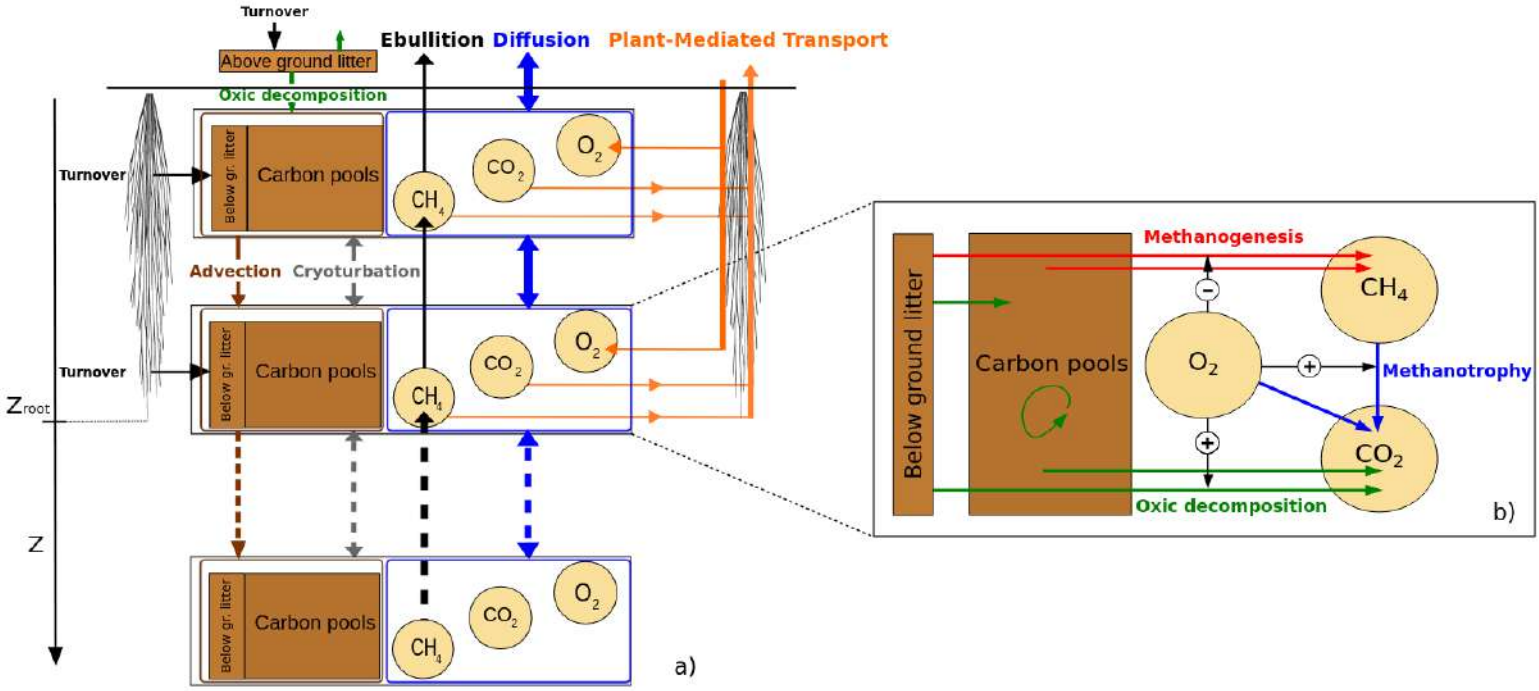


Figure 2.8 – (a) Schéma récapitulatif des échanges verticaux étant représentés dans le module de carbone du sol entre les couches de sol. Chaque boite noire représente une couche du sol, en marron sont représentés les réservoirs de carbone, en bleu les réservoirs de gaz. (b) Processus biogéochimiques ayant lieu dans une même couche de gaz. D'après Morel et al (2019)

Conclusions : Chapitre 2

En conclusion, les modèles de surfaces continentales ont évolué pour devenir des outils puissants permettant de comprendre les interactions entre la végétation, l'atmosphère et le cycle du carbone. Ces modèles intègrent désormais des mécanismes biogéochimiques complexes, prennent en compte le stress hydrique et permettent de simuler l'impact des activités humaines sur le changement climatique. Améliorant considérablement les approches de modélisation statistique ("best-fit"), le développement des modèles de surfaces continentales permet de prendre en compte davantage de processus et à une échelle de description plus fine. Pour autant, grâce à l'utilisation de produits satellitaires de bonne résolution, il est aujourd'hui possible d'intégrer à des modèles statistiques simples de l'information concernant la phénologie/la biogéochimie de la végétation. Au cours de cette thèse, la confrontation des différentes approches de modélisation a constitué un véritable fil directeur. Quelles sont les limites et les forces de l'approche purement statistique par rapport aux modèles de surfaces continentales plus aboutis. Sans perdre de vue un des objectifs initial de ce travail consistant au développement d'un nouveau type de végétation dans ISBA, les allers-retours entre les différentes approches de modélisation et communautés ont nourri les réflexions permettant de dégager des réponses aux questionnements originels :

- ***Quelle influence exerce la phénologie des sphaignes sur les différents flux de carbone ?***
- ***Comment modéliser le fonctionnement des sphaignes, en termes de photosynthèse, respiration et évapotranspiration ?***
- ***Quelles utilisations est-il possible de faire des modèles statistiques et des modèles de surfaces continentales ?***
- ***Comment les tourbières évoluent-elles dans un contexte de changement climatique ?***

Chapitre 3

Étude de la phénologie de la végétation dominante dans une tourbière à Sphaigne de montagne à l'aide d'observations *in situ* et de Sentinel-2

Sommaire

3.1 Introduction du chapitre 77
3.2 Introduction 79
3.3 Materials and Methods 81
3.3.1 Study Site 81
3.3.2 Site Instrumentation 82
3.3.3 Field sampling 82
3.3.4 CO_2 flux measurements 83
3.3.5 LAI from field sampling 83
3.3.6 Satellite LAI retrievals and vegetation index calculation . 83
3.3.7 Vegetation index maps 84
3.3.8 Reflectance spectra 86
3.3.9 Time series and statistical analysis 86
3.4 Results 87
3.4.1 Satellite reflectance spectra analyses 87
3.4.2 *Sphagnum* detection with vegetation indices 89

3.4.3 Seasonality of the peatland as seen by satellite-derived vegetation indices and vegetation productivity in comparison to the seasonal cycles of air temperature photosynthetic active radiation and water table depth 91

3.1 Introduction du chapitre

Ce chapitre se présente sous la forme d'un article ayant été publié dans la revue Journal of Geophysical Research : Biogeosciences Garisoain et al (2023). Il constitue le premier chapitre de résultats. J'ai été en charge de la rédaction de l'article, de la production des figures. Les indices satellitaires ont également été dérivés par mes soins. J'ai bénéficié durant tout le processus des conseils avisés des co-auteurs qui ont revu et corrigé le corps de l'article et participé à la réflexion globale. J'ai bénéficié des travaux de l'équipe, antérieurs à ma thèse, en ce qui concerne les mesures de flux de CO_2, et le suivi des variables environnementales.

La représentation de la phénologie des sphaignes a constitué un des premiers problèmes abordés au cours de cette thèse. La phénologie intervient dans de nombreux processus (photosynthèse, respiration, flux de méthane) modélisés par les modèles de surfaces continentales. La phénologie de la végétation étant notamment décrite et étudiée en termes de LAI par les modélisateurs des surfaces continentales, il a alors été question de mesurer le LAI des sphaignes et d'étudier son évolution saisonnière.

Ainsi, l'article ci-dessous se focalise sur la détermination de l'indice de surface foliaire (LAI) des sphaignes dans une tourbière de montagne sur une période de juin à décembre 2021. Deux méthodes ont été utilisées : des scans 2D réalisés au planimètre d'échantillons de sphaignes prélevés mensuellement et l'analyse d'images satellites Sentinel-2.

Cette étude tente de fournir des informations essentielles sur la phénologie des sphaignes, pouvant permettre d'améliorer leur représentation dans les modèles de surfaces continentales. De plus, une investigation sur la capacité des indices de végétation afin de surveiller et cartographier le développement des sphaignes au fil du temps est menée. L'étude s'intéresse aussi aux liens entre les indices de végétation, les paramètres environnementaux et la photosynthèse des sphaignes, dans le but d'améliorer notre compréhension de ces écosystèmes.

Check for updates

JGR Biogeosciences

RESEARCH ARTICLE
10.1029/2023JG007403

A Study of Dominant Vegetation Phenology in a *Sphagnum* Mountain Peatland Using In Situ and Sentinel-2 Observations

Raphael Garisoain[1,2], Christine Delire[1], Bertrand Decharme[1], Sylvain Ferrant[3], Franck Granouillac[2], Virginie Payre-Suc[2], and Laure Gandois[2]

[1]CNRM, Météo-France, CNRS, Université de Toulouse, Toulouse, France, [2]Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement, CNRS, Université de Toulouse, Toulouse, France, [3]Centre d'Etudes Spatiales de la BIOsphère, CNRS, CNES, IRD, INRA, Université de Toulouse, Toulouse, France

Key Points:

- *Sphagnum* leaf area index seasonality—in situ and derived from Sentinel-2 (with the SL2P10 algorithm)
- *Sphagnum* vegetation index dynamics (chlorophyll activity, green chromatic coordinate, moisture soil index, normalized difference index) and *Sphagnum* gross primary production drivers
- Potential use of Sentinel-2 vegetation indices for *Sphagnum* mapping

Supporting Information:

Supporting Information may be found in the online version of this article.

Correspondence to:

R. Garisoain and L. Gandois,
raphael.garisoain@meteo.fr;
laure.gandois@toulouse-inp.fr

Citation:

Garisoain, R., Delire, C., Decharme, B., Ferrant, S., Granouillac, F., Payre-Suc, V., & Gandois, L. (2023). A study of dominant vegetation phenology in a *Sphagnum* mountain peatland using in situ and Sentinel-2 observations. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *128*, e2023JG007403. https://doi.org/10.1029/2023JG007403

Received 20 JAN 2023
Accepted 26 SEP 2023

© 2023 The Authors.
This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited and is not used for commercial purposes.

Abstract Peatlands store more than a third of the global soil organic carbon stock. Bryophytes, more specifically *Sphagnum* mosses, play a major role in the carbon and water cycles of these ecosystems. There is a need to include *Sphagnum* mosses into Earth system models to better simulate the dynamics of peatlands in a changing environment. Leaf area index (LAI) is a key plant trait that characterizes the plant photosynthesizing capacity. Moreover, LAI is a variable calculated by land surface models used in climate models, allowing control of the exchange of matter and energy between vegetation and the environment. There is extremely little data on *Sphagnum* LAI and none on its seasonal change. We monitored *Sphagnum* mosses LAI phenology in a mountainous peatland site (altitude of 1,343 m) from June to December 2021 using two methods: 2D scans of monthly *Sphagnum* moss samples and analysis of Sentinel-2 images. LAI derived from field campaigns and the remote sensing approach show a strong seasonality, with high peak values reaching 10 and 7 $m^2 \cdot m^{-2}$, respectively. The Sentinel-2 images were also used to derive common vegetation indices. The moisture soil index effectively discriminates *Sphagnum*-dominated areas in the peatland. Satellite-derived LAI of *Sphagnum* mosses is directly correlated to gross primary production monitored by gas exchange measurements ($R^2 = 0.83$) but also to physical drivers of the environment such as air temperature ($R^2 = 0.74$) or water table depth ($R^2 = 0.61$) over the 2017–2021 period. It is therefore highly suitable to investigate ecosystemic functions.

Plain Language Summary *Sphagnum* mosses are the main organisms inhabiting Northern Hemisphere peatlands. Peatlands play a major role in the evolution of the global carbon cycle over the long term. Numerical models of continental surfaces do not correctly model the functioning of peatlands. This study aims therefore at improving carbon cycle modeling by providing needed knowledge on *Sphagnum* phenology. Vegetation indices are used to monitor the development of vegetation over time. Here, vegetation indices are measured from the harvesting of *Sphagnum* on a Pyrenean peatland. These field indices are compared to vegetation indices acquired through satellite imagery. The two types of measurements show a marked seasonality of *Sphagnum*, with a rapid growth phase in June–July. The second part of the study highlights the links between environmental parameters (air temperature, water table height, and solar radiation), satellite vegetation indices, and *Sphagnum* photosynthesis, allowing us to understand the functioning of the ecosystem. Finally, the remote sensing method performs well at mapping *Sphagnum* mosses. This will be useful to study peatlands on larger scales, especially for still unknown or inaccessible peatland sites, as well as for the monitoring of these ecosystems in the context of climate change.

1. Introduction

Although peatlands represent only 3% of the emerged continental surfaces (Xu et al., 2018) they store around 25% of the organic carbon stock in soils (Hugelius et al., 2013; Yu, 2012). Northern peatlands have played a crucial role in regulating carbon and water cycles since the Last Glacial Interstadial (Holocene) (Loisel et al., 2014, 2017; Treat et al., 2019). Henceforth, subject to climate pressures, modifications of the carbon cycle of peatland ecosystems are expected (Chaudhary et al., 2017; Ferretto et al., 2019). Alpine peatlands are less studied and their functioning is poorly understood. They are generally smaller than boreal peatlands and more scattered (Pullens et al., 2016; Rosset et al., 2020). Nevertheless, their known surface tends to increase as they are discovered (Bao et al., 2015). Alpine *Sphagnum* peatlands share some of the characteristics of boreal *Sphagnum* ones; common vegetation, a short growing season, and are subject to rapid and significant climatic change (Millar et al., 2017;

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

van der Knaap et al., 2011). Thus, alpine peatlands appear as good proxies for boreal peatlands in the context of climate change and require attention in their own right.

Today, Earth system models do not correctly integrate carbon cycling in peatlands (Müller & Joos, 2020), limiting their ability to simulate the amount of carbon that may be released by soils in climate change conditions. Indeed, to date, peatlands are not represented in the climate models used in the Climate Model Intercomparison Project 6 (CMIP6) designed to inform the latest Intergovernmental Panel on Climate Change report. Thus, the major role played by peatlands in regulating the carbon cycle is omitted from climate and carbon cycle projections. However, the climate community is engaged in efforts to incorporate peatland dynamics and vegetation into land surface models, focusing mainly on boreal peatlands (Chaudhary et al., 2020). Also, there have been some attempts to model peatland dynamics using land surface models with output from the CMIP ensembles used as drivers, this could be a way forward (Chaudhary et al., 2022; Zhao & Zhuang, 2023). *Sphagnum* mosses have been identified as "ecosystem engineer" bryophytes, creating their favorable living conditions (Clymo & Hayward, 1982). Northern peatland organic matter is essentially composed of *Sphagnum* mosses (Hayward & Clymo, 1983; Loisel et al., 2017; Potila & Sarjala, 2004; Williams & Yavitt, 2003). Thus, modeling the functioning of *Sphagnum* in land surface models would be a key element in understanding the functioning of the global carbon cycle.

Land surface models characterize the total area of leaves of a given vegetation type, by the leaf area index (LAI) defined as the green leaf area per unit ground surface area (Asner et al., 2003). LAI regulates the exchanges between vegetation and the atmosphere, that is, matter and energy fluxes. Its seasonal evolution profoundly affects the carbon balance of plants and carbon inputs to the soil. In the specific case of *Sphagnum*, the LAI (or more generally, the shoot area index) is often a prescribed variable, not dynamic, and considered to have little seasonal evolution (Korrensalo et al., 2017; Riutta et al., 2007). To date, only two studies are focused on the LAI of *Sphagnum* and more generally of mosses: Bond-Lamberty and Gower (2007) and Niinemets and Tobias (2019) proposed experimental protocols for calculating the LAI of *Sphagnum* and mosses, respectively. Both studies use harvesting methods combined with image processing (photo or 2D-scan) to calculate projected leaf area (PLA). Bond-Lamberty and Gower (2007) find *Sphagnum* LAI of 3 $m^2 \cdot m^{-2}$ while Niinemets and Tobias (2019), with their very detailed method report values up to 30 $m^2 \cdot m^{-2}$ for mosses, much higher than before for bryophytes. This study also showed that the LAI would be the main trait characterizing the canopy. The LAI of moss canopies is expected to be in the very high range of plant LAI and thus appears as the key variable to investigate. On the other hand, the LAI of vascular plants, also present on peatlands, has been widely studied (Juutinen et al., 2017; Sonnentag et al., 2007; Wilson et al., 2007). Satellite or drone-derived (Räsänen et al., 2020) images can serve as a basis for determining the LAI of peatland vegetation by image processing. The resulting vegetation LAI is often very low, around 1 $m^2 \cdot m^{-2}$. As suggested by some authors (Juutinen et al., 2017), the LAI of *Sphagnum* mosses obtained by satellite measurements is underestimated compared to that obtained in the laboratory, questioning the resolution of the satellite images. Indeed, satellite products do not observe *Sphagnum* moss alone, but the mosaic of communities present on the surface of the peatland.

Sentinel-2 images with a resolution of 10 m have been available to the scientific community since 2016. The LAI product, associated with its quality index, is provided via the Sentinel Application Platform (SNAP) toolbox, calculated thanks to the Sentinel-2 Level 2 Prototype Processor (SL2P) algorithm developed by Weiss et al. (2020). This LAI is defined as half of the photosynthetically active area of the vegetation per unit of horizontal ground area. There are still very few studies aiming at evaluating the SNAP toolbox LAI on specific vegetation types. One of them carried out in an African semi-arid agricultural area highlights the correlation between LAI SNAP toolbox products and already existing global products such as MODIS or Proba-V. The comparison is more difficult to establish with in situ measurements (Kganyago et al., 2020). Field measurements correspond to "true LAI" measurements, whereas satellite measurements are "effective LAI" (LAIe) measurements. The effective LAI assumes the hypothesis of a random distribution of leaves of the vegetation studied, which is not necessarily the case. The clumping index makes it possible to go from the true LAI to the effective LAI, taking into account the density of the vegetation and therefore any shading effects (Weiss et al., 2020). A recent study (Brown et al., 2021) focused on the validation of the SL2P algorithm, for calculating the LAI according to the Weiss et al. (2020) method shows good performance in the prediction of effective LAIe. We also learn that these algorithms have been incorporated into the Google Earth Engine (GEE) application, thus facilitating the use of the algorithm via GEE without going through the SNAP software.

To our knowledge, Sentinel-2 images have not yet been used to determine peatland *Sphagnum* moss LAI and its seasonal development. Moreover, other vegetation indices can provide additional information on vegetation cycles as well as on the seasonality of physiological processes such as photosynthesis. Arroyo-Mora et al. (2018) suggested that the scientific community should do the long-term evaluation of biophysical vegetation indices from Sentinel-2.

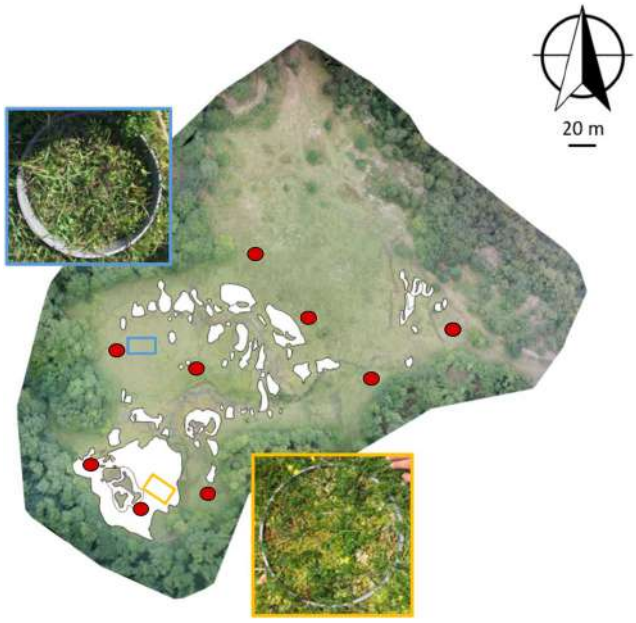


Figure 1. Aerial photograph of the Bernadouze peatland taken with a drone (Crédit: A. Séjourné). The white areas indicate the several *Sphagnum*-dominated areas from Henry et al. (2014). The two rectangles delimit the zones used for satellite-derived calculation: the orange for *Sphagnum* and the blue for herbaceous-dominated vegetation. The red dots correspond to the locations of the piezometers and soil collars. The two inserted photographs show bases where gross primary production fluxes are measured and illustrate the vegetation in the *Sphagnum*-dominated area (orange) and the herbaceous-dominated area (blue).

Usual indices such as normalized difference index (NDVI) or enhanced vegetation index have been studied and used to carry out environmental monitoring of *Sphagnum* peatlands. Although some studies highlighted their relevance (Lees et al., 2020), others pointed out their limitations (Pang et al., 2020). The main issue in peatlands is the difficulty to isolate the *Sphagnum* from the surrounding vegetation because of low satellite resolution (Harris et al., 2006). Although Harris (2008) highlighted the link between NDVI and *Sphagnum* photosynthetic activity, Lees et al. (2020), Letendre et al. (2008), and Tucker et al. (2022) showed that chlorophyll index (CI) (or modified CI) indices were better predictors of gross primary production (GPP) fluxes, although showing less sensitivity to the presence of *Sphagnum* compared to NDVI. Finally, Davidson et al. (2021) and Linkosalmi et al. (2022) emphasized the use of the green chromatic coordinate (GCC) to predict the GPP or maximum GPP on peatlands using phenocams and also Sentinel-2 derived GCC for the latter, but without focusing specifically on the presence of *Sphagnum*. Other indices described in the literature (photochemical reflectance index, green CI, modified CI) (Gitelson et al., 2005; Harris, 2008; Lees et al., 2020; Letendre et al., 2008) appear promising to predict *Sphagnum* photosynthetic activity, but cannot be calculated using the Sentinel-2 bands. To date, no study has yet established a link between *Sphagnum* GPP measured in the field and *Sphagnum* LAI derived from Sentinel-2 images at 10 m resolution.

This study is designed to investigate at the peatland scale, the fundamental biogeochemical and physical processes controlling the development of *Sphagnum* moss at a canopy level, using field and remote sensing approaches. This study has three main objectives. (a) Evaluation of the *Sphagnum* moss LAI and its seasonality, using laboratory scan and the first LAI satellite processing of the *Sphagnum* moss, (b) assessing the relevance of different satellite vegetation indices to detect the presence of *Sphagnum* and monitor their phenology in peatlands, (c) evaluation of the response of *Sphagnum* phenology and carbon assimilation to key abiotic factors of peatland functioning (air temperature, water table depth [WTD], and photosynthetic active radiation).

2. Materials and Methods

2.1. Study Site

The Bernadouze peatland is part of a national biological reserve, located at an altitude of 1,343 m in the eastern part of the French Pyrenees (42.80273°N; 1.42361°E). It covers an area of about 3.7 ha. The Bernadouze peatland is characteristic of alpine and southwestern Europe mountainous peatlands (Joosten et al., 2017). The peatland, receiving a continuous supply of water from precipitation and surface runoff (Joosten & Clarke, 2002) is classified as a soligenous fen. The peatland is surrounded by a beech forest that extends from the edge of the fen up to 1,800 m. The 10,000-year-old peatland has an average depth of 2 m, with some areas down to 10 m (Jalut et al., 1982; Reille, 1990). The current vegetation is mostly of a fen, with 20 types of tracheophyte vegetation and 8 types of bryophyte vegetation (Henry et al., 2014). However, hummocks of *Sphagnum palustre* and *Sphagnum capillifolium*, reveal progressive ombrotrophic processes in some peatland areas (Erudel et al., 2017; Henry et al., 2014). The sampling zones are representative habitats of the peatland (Figure 1). The first one is at the South-West end of the peatland, where an important *Sphagnum* carpet has developed, mainly *Sphagnum palustre*, specifically through numerous *Sphagnum* mounds. This is the main ombrotrophic part of the peatland. It is also made of acidophilous turficolous species: *Molinia caerulea* subsp. *caerulea*, *Carex echinata* or *Viola palustris* mingling with the procession of larger species: *Carex nigra*, *Dactylorhiza maculata* or *Trichophorum cespitosum* subsp. *cespitous*. Numerous small mounds dot the middle areas of the peatland and constitute stages of vegetation transition. They can be interpreted as localized phenomena of ombrotrophication where mainly *Sphagnum capillifolium* grows. The second sampling zone (Figure 1) is dominated by herbaceous plants. It is

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphaël Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

part of a complex with a dull grass characterized by the abundance of *Molinia caerulea* subsp. *caerulea*, *Carex panicea* and *Carex nigra*.

2.2. Site Instrumentation

A weather station is located 350 m away, a little higher than the peatland, near a refuge (1,416 m). It is equipped with a thermometer, an automatic device measuring precipitation (snow + rain), snow depth, a wind sensor, and a radiation sensor at a frequency of 30 min (Gascoin & Fanise, 2018). Nine piezometers, spread out over the peatland, continuously record the WTD at an hourly frequency (Rosset et al., 2019). A radiation sensor measuring photosynthetically active radiation (PAR) is located in the middle of the peatland, recording data at an hourly time step (installed in 2018). The PAR data were not continuous due to battery failures. Thus, the S2M reanalysis time series was chosen for homogeneity. The S2M reanalysis is a combination of the SAFRAN meteorological reanalysis and the SURFEX/ISBA-crocus snow model cover (Vernay et al., 2022). The used reanalysis is a local mode application of the S2M chain, that is, at the scale of the "Couserans" massif. The weather conditions are considered homogeneous throughout the massif for the same altitude. The vertical resolution of the S2M model is 300 m, at hourly frequency. The topography of the place is taken into account through three parameters: the altitude, the slope, and the aspect of the site. A solar mask allows for taking into account the topography at the level of radiation and therefore takes into account the shading effects of the topography. The S2M channel provides a time series from 2017 to 2021 corresponding to direct and diffuse incident solar energy. We used a linear regression between the measured PAR radiation in the field and the total incident radiation from S2M to validate the PAR time series (slope of 2, $R^2 = 0.8$).

2.3. Field Sampling

Sphagnum samples were collected monthly from April to November (snow-free season) in 2021. For each sample, an area of 25 cm^2 (5 cm × 5 cm) was harvested using a square wire frame. Whole *Sphagnum* mosses were harvested by hand and stored in sealed plastic bags, all kept in an insulated bag for transport to the laboratory. Two types of *Sphagnum* have been identified corresponding to the main species present in the ombrotrophic areas of the peatland: *Sphagnum palustre* and *Sphagnum capillifolium* (Henry et al., 2014). Ten replicates were collected during each sampling campaign, covering one main area of approximately 40 × 60 m^2 (S-W end of the peatland) and others in the middle of the peatland (see Figure 1, white areas).

2.4. CO_2 Flux Measurements

Different measurements have also been carried out since 2016 during the monthly field campaigns close to the piezometers. Systematically and randomly, five out of the nine piezometer locations are chosen to carry out measurements of CO_2 flux (photosynthesis and respiration). The CO_2 fluxes are measured around noon with a portable transparent soil chamber (30 cm height, 30 cm diameter), fitted on fixed soil collars. The first measurement taken under natural light conditions gives the net ecosystem exchange (NEE) flux. The second measurement, using a dark chamber, captures the ecosystem respiration (ER), the sum of aboveground respiration (plants foliage) and belowground respiration (roots, soil organisms) (Janssens et al., 2001). Then, GPP (gross photosynthetic uptake) is deduced from the net flux and the ER (NEE = ER − GPP). The CO_2 concentration within the chamber headspace is monitored thanks to a CARBOCAP® GMP 343 CO_2 probe (VAISALA) placed at the top of the chamber for CO_2. Starting from 2019, a LI-COR LI-7810 analyzer was also connected to the chamber and used to measure CH_4 fluxes.

2.5. LAI From Field Sampling

Green LAI is calculated as the green surface area measured by a LI-COR 2D scanner divided by the sampling area (25 cm^2). The LAI measured by the 2D scan (planimetric method) is a PLA (Bond-Lamberty & Gower, 2007; Jonckheere et al., 2004). According to Bond-Lamberty and Gower (2007), the PLA is related to the hemisurface leaf area (Chen & Black, 1992) by a factor of $\frac{\pi}{2}$ for *Sphagnum* $LAI = PLA \times \frac{\pi}{2}$. Here, we use this latter definition.

2.6. Satellite LAI Retrievals and Vegetation Index Calculation

We used remote sensing data (Copernicus Sentinel data) from the Sentinel-2 satellites to derive the evolution of LAI from 2017 to 2021, establish the reflectance spectrum of the peatland vegetation and calculate commonly used vegetation indices over the peatland. The two Sentinel-2 satellites carry a multi-spectral imager sensor providing a set of 13 spectral bands spanning from the visible (VIS) and near-infrared (NIR) to the shortwave

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Table 1
Indices Used in This Study

Name	Reflectance equations	Bands equations	Resolution (m)	Purpose	Reference
NDVI					
Normalized difference vegetation index	$\frac{R_{850}-R_{680}}{R_{850}+R_{680}}$	$\frac{B8-B4}{B8+B4}$	10	Vegetation index	Rouse et al. (1974)
MSI					
Moisture soil index	$\frac{R_{1550-1750}}{R_{760-800}}$	$\frac{B11}{B5}$	20	Moisture index	Vogelmann and Rock (1986)
GCC					
Green chromatic coordinate	$\frac{R_{green}}{R_{green}+R_{blue}+R_{red}}$	$\frac{B3}{B2+B3+B4}$	10	Greenness index	Richardson et al. (2007)
CI					
Chlorophyll index	$\frac{R_{750}}{R_{705}}-1$	$\frac{B6}{B5}-1$	20	Chlorophyll index	Gitelson and Merzlyak (1994)

infrared (SWIR) (443–2,190 nm). Four bands have a spatial resolution of 10 m (VIS and NIR bands), six bands of 20 m (red-edge and SWIR), and three bands at resolution of 60 m. Snow cover periods have not been covered. The annual cycles presented, therefore, go from April to November (included).

The LAIs were calculated using the LEAF toolbox developed by Fernandes et al. (2021). The LEAF toolbox is an open-source application, available on GGE, and allows to perform various Level 2 Vegetation Biophysical Products processing. LEAF is a better implementation of the SL2P algorithm (Weiss et al., 2020). Indeed, the SNAP (ESA's SNAP) "Biophysical Processor" had an incorrect implementation of the sampling used to define the calibration database (https://github.com/rfernand387/LEAF-Toolbox/wiki/FAQ). Here, the python API was used to run the SL2P algorithm at 10 m resolution to calculate LAIs at 10 m resolution. The primary purpose of this tool is to generate LAI maps on regions of interest but not time series, we slightly modified the available python API to calculate the LAI on the Bernadouze area over the 2017–2021 period. The biophysical processor determines the LAI using a set of backpropagation artificial neural networks (ANNs) trained by worldwide distributed simulations from a radiative transfer model (PROSAIL, http://teledetection.ipgp.jussieu.fr/prosail). The ANN requires as inputs: reflectance bands (B3–B7, B8a, B11, and B12) and viewing zenith, solar zenith, and relative azimuth angles characterizing the satellite orbit (Weiss et al., 2020). Here, the Sentinel-2 S2-SR (Sentinel-2 reflectance) harmonized images data set was used as input.

We computed commonly used vegetation indices (see Table 1) sensible to vegetation activity (NDVI), vegetation greenness (GCC), CI, and vegetation moisture content (MSI). The vegetation indices were calculated thanks to the use of the GEE code editor, with the S2-SR harmonized images data set. S2 SR harmonized data set is available on GEE, and provides atmospherically corrected surface reflectance images. A filter of clouds at 30% on the peatland area has been applied to all the data (LAI and vegetation indices). Due to the presence of snow from November to February, LAI and indices have not been calculated over these months. After removing the cloudy images, we were able to use an average of four images per month, or approximately one image every 7 days. The months of June–August often benefit from more favorable atmospheric conditions, with clear skies, allowing us to exploit an average of six images per month for the latter. Considering only snow-free and cloud-free images, we obtained a data set of 202 images over 5 years. LAIs and vegetation indices were then averaged over two areas of 20 m × 15 m, one dominated by *Sphagnum* moss (orange area in Figure 1), and the other one by herbaceous plants (blue area in Figure 1).

Finally, linear interpolations were applied to vegetation indices and LAI data to obtain time series of daily data. The mean annual cycle of daily LAI (and vegetation indices) was then calculated from the interpolated signals over the period 2017–2021.

2.7. Vegetation Index Maps

We produced maps of the CI, GCC, NDVI, and MSI and compared them to a reference vegetation map to test the ability of the indices at detecting *Sphagnum*. We chose the date of the maximum GCC of the year 2021 (21 July) to produce the vegetation index maps and facilitate detection. The maps were generated with GEE. The vegetation index maps were normalized so that the indices varied from 0 to 1 on the entire peatland and the different indices

maps could be compared. The maximum and minimum values of the vegetation indices on the peatland before normalization range for the CI from 0 to 3.5, the GCC from 0.3 to 0.6, the MSI from 0.3 to 2, the NDVI from 0.1 to 1. The vegetation index maps were compared to a reference vegetation map by calculating Pearson's correlation coefficients. Henry et al. (2014) had made a fine georeferenced vegetation map of the peatland at a resolution of 4 m, by observation and photography. With this botanical map, we constructed the reference map, simply by identifying the presence or absence of *sphagnum* mosses in the vegetation groups from Henry et al. (2014) (Figure S1 in Supporting Information S1). This new reference map was then re-sampled at 10 m resolution. Confidence interval at 95% of Pearson coefficients were estimated thanks to the bootstrap function of the scipy.stats library which allow to "Compute a two-sided bootstrap confidence interval of a statistic." (https://docs.scipy.org/doc/scipy/reference/generated/scipy.stats.bootstrap.html)

2.8. Reflectance Spectra

We calculated the reflectance spectra of *Sphagnum* using the SNAP toolbox. We used an image acquired on 21 July 2021, at a time when *sphagnum* growth was high. The image was downloaded from the ESA PEPS platform (https://peps.cnes.fr). It is an L1C top-of-the-atmosphere product. An atmospheric correction was then applied to the L1C product, using the ESA Sen2Cor module, to obtain the L2A top of the canopy product. We then chose a "subset" of the image, corresponding to the Bernadouze peatland, and resampled the spectral bands (B3–B7, B8a, B11, B12) at a resolution of 10 m. The same two distinct vegetation zones as above were selected to plot the spectrum (orange and blue areas in Figure 1).

2.9. Time Series and Statistical Analysis

To make statistical analyses, we first built daily time series. The hourly WTD measurements from the nine piezometers were averaged out to get one daily time series. The daily time series of PAR was built using only values between 11 and 13 local time to coincide with the timing of the CO_2 flux measurements. We then calculated the mean annual cycle of WTD and PAR over the 2017–2021 period and applied a 10-day rolling mean to smooth out the signal. For the GPP flux, to compensate for the small number of data per year (once a month), we used the measurements from the 5 years to build one annual cycle. We then applied a B-spline function (degree 3) to obtain a time series of daily midday GPP values. We obtained an annual cycle including the 5 years. Finally, the Pearson correlation coefficient was evaluated over all the annual cycles in a correlation matrix (not shown here).

3. Results

3.1. LAI: 2D Scanner Versus Satellite-Derived Values

We find that *Sphagnum* LAI derived from both the 2D-scanning and the remote sensing approach show a strong seasonality from June to December 2021 with high peak values (Figure 2). *Sphagnum* LAI from 2D scans varies from 3.5 to 10 $m^2 \cdot m^{-2}$. The maximum is reached in August. The LAI of the *Sphagnum*-dominated area, derived from Sentinel-2 varies from 0.5 to 7 $m^2 \cdot m^{-2}$, with a maximum value reached in July. In the herbaceous plant-dominated area, the LAI from Sentinel-2 varies from 0.5 to 5 $m^2 \cdot m^{-2}$, with a maximum reached in July. Herbaceous and *Sphagnum* Sentinel-2 LAI share the same seasonality. The peak of 2D-scan LAIs is shifted in August compared to the one obtained with Sentinel-2 processing. Here and in the rest of the document remotely sensed derived LAI (or indices) of the *Sphagnum*/herbaceous dominated area will be named satellite *Sphagnum*/herbaceous LAI (indices). For 2D scan LAI, and GPP or other measurements made on the peatland we use the term ground LAI, GPP.

3.2. Satellite Reflectance Spectra Analyses

The reflectance spectral signature of *Sphagnum* moss stands out from that of other types of vegetation. The characteristic green peak (560 nm) is visible, as well as the peak at 842 nm in the near-infrared as already described by Harris et al. (2006), Pang et al. (2020), or Erudel et al. (2017) at a better resolution. From 400 to 900 nm, the spectrum of the *Sphagnum* zone is higher than that of herbaceous plants. After 900 nm, advancing in the SWIR domain, the *Sphagnum* spectrum decreases and merges with that of the herbaceous vegetation until it falls below the herbaceous spectrum, with a maximum difference between the two spectra at band 11. In the visible, the reflectance spectrum of the *Sphagnum* zone is higher, reflecting the lower capacity of *Sphagnum* to absorb PAR radiation. According to Figure 3, bands around 850 nm like band B8 or also bands B6 and B7 appear interesting to discriminate *Sphagnum* from herbaceous plants. However, many herbaceous

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

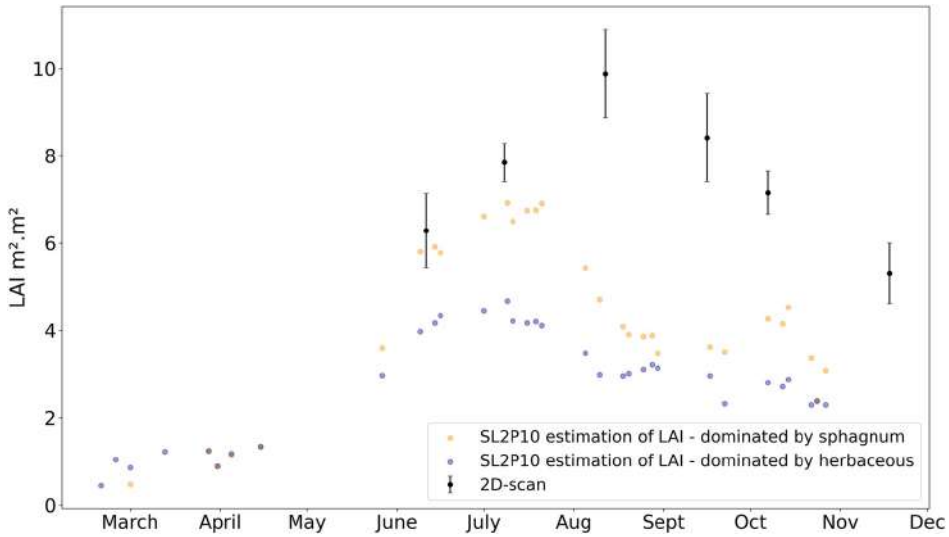


Figure 2. Seasonal development of the leaf area index (LAI) over the year 2021. The black dots are the 2D scans (collected in the *Sphagnum*-dominated area). In colors, satellite SL2P10 estimated LAI of the *Sphagnum*-dominated area (orange) and the herbaceous plants-dominated area (blue). The vertical bars correspond to the 95% confidence interval of the spatial uncertainty ($n = 10$, covering 40×60 m^2).

plants show high reflectance values between 750 and 850 nm on the Bernadouze peatland (not shown), just like *Sphagnum*. These hypothesis and other indices were tested and then discarded. Instead, we used the ratio of bands B11 (1,610 nm) and B5 (705 nm) to discriminate *Sphagnum* from the surrounding vegetation. Indeed, the ratio of the reflectances of these two bands is smaller for the *Sphagnum* zone compared to the herbaceous one. The spectrum was calculated on other herbaceous areas, and the ratio of B11 and B5 always remains the smallest in places with *Sphagnum* (not shown here). This ratio corresponds to the MSI (see Table 1).

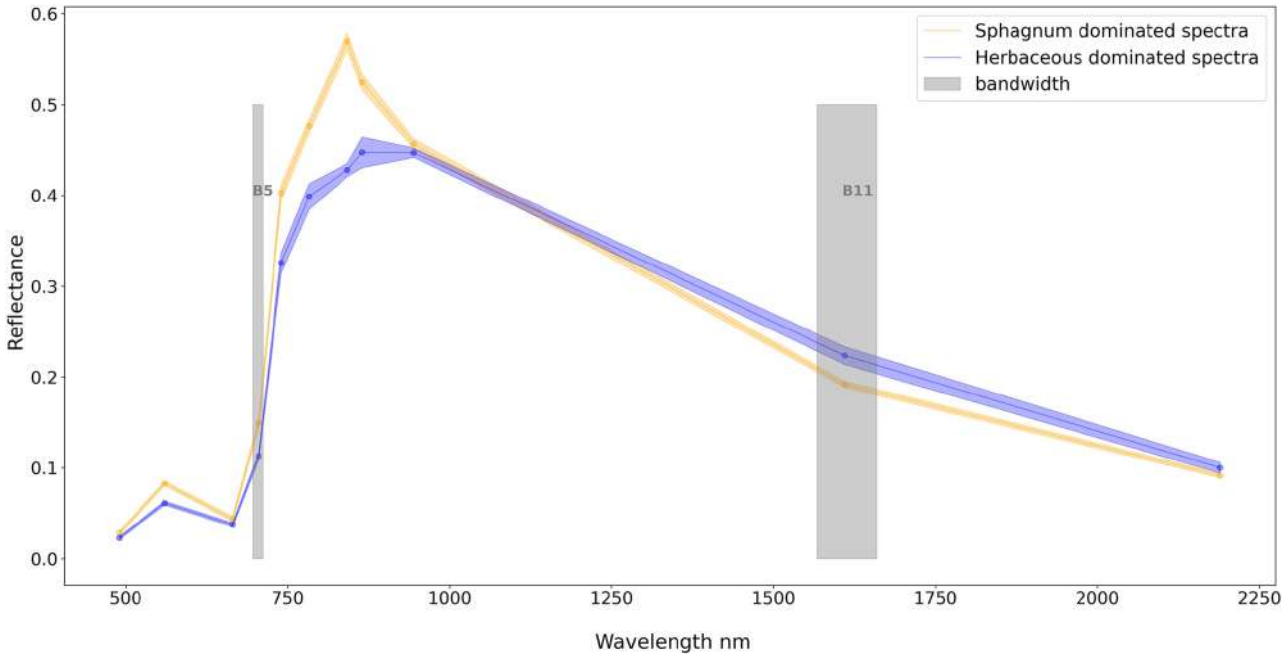


Figure 3. Mean reflectance spectra of Sentinel-2 instruments for the *Sphagnum*-dominated (yellow) and herbaceous-dominated areas (blue) on the 21 July 2021. In lighter hue are the 95% confidence intervals to the mean. B5 and B11 bands are highlighted in gray.

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

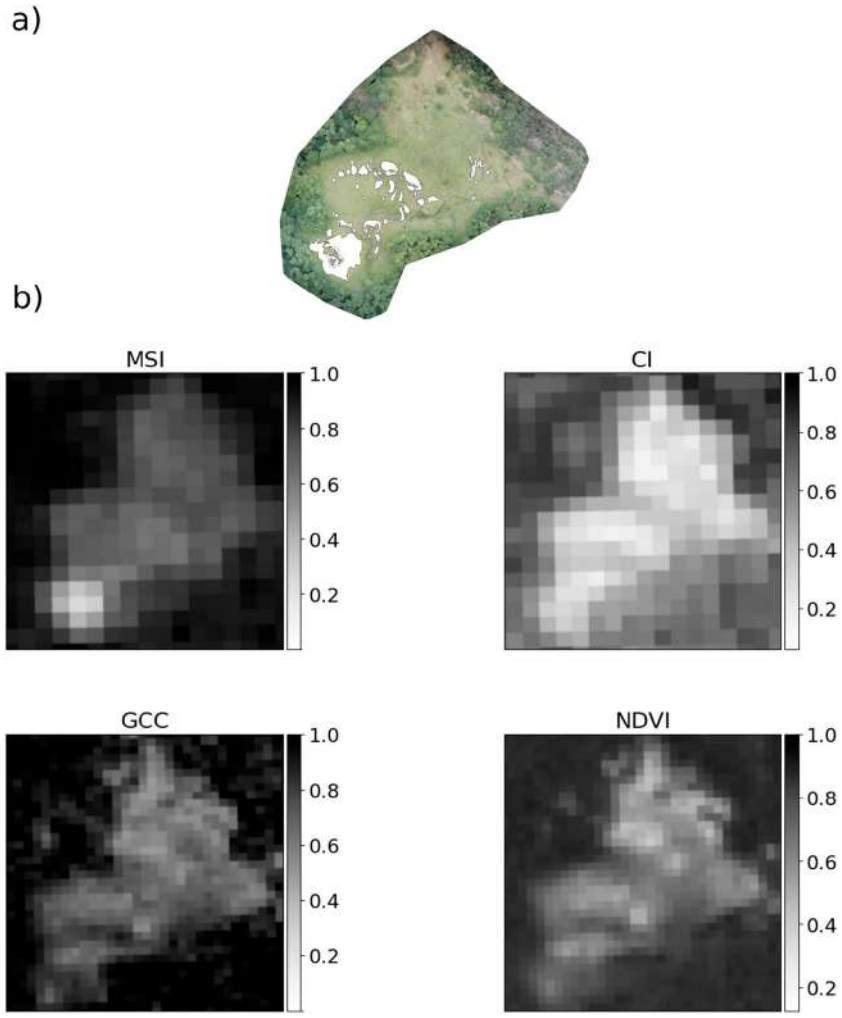


Figure 4. (a) The location of *Sphagnum* mosses (white areas) superimposed on the aerial photograph of the site from Figure 1 for comparison. (b) Maps of moisture soil index (MSI), chlorophyll index (CI), green chromatic coordinate (GCC), and normalized difference index (NDVI) over the Bernadouze peatland on 21 July 2021. MSI, NDVI, CI, and GCC maps were normalized following $\frac{X-X_{\min}}{X_{\max}-X_{\min}}$, with X the pixel values of the considered index, $X_{\min}$, $X_{\max}$ respectively the minimum and the maximum pixel value of the considered index in each map.

3.3. *Sphagnum* Detection With Vegetation Indices

Figure 4 illustrates the difference between the four spatialized indices (MSI, GCC, CI, and NDVI) on the peatland. The *Sphagnum* zone is clearly identified thanks to the MSI unlike other indices and in line with our analysis of the spectral properties of *Sphagnum* (Section 3.2). See Pearson coefficients in supporting information for quantitative explanations and comparison with a reference vegetation map of the peatland. The zone where *Sphagnum* is dominant corresponds to the lowest MSI values (lighter gray and white). The *Sphagnum* zones have high GCC and NDVI (darker gray) but these values cannot be distinguished from the N-E limit of the meadow that is mostly rocky and does not have any *Sphagnum* or to other darker gray pixels in the images corresponding to areas without *Sphagnum*. The CI does not allow to distinguish *Sphagnum* mosses.

3.4. Seasonality of the Peatland as Seen by Satellite-Derived Vegetation Indices and Vegetation Productivity in Comparison to the Seasonal Cycles of Air Temperature, Photosynthetic Active Radiation and Water Table Depth

The temporal evolution of the vegetation indices Figure 5 reveals two groups: the GCC, CI, and satellite LAI for the first and NDVI and MSI for the second. The seasonal cycles of satellite LAI, GCC, and CI indices are in phase and

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

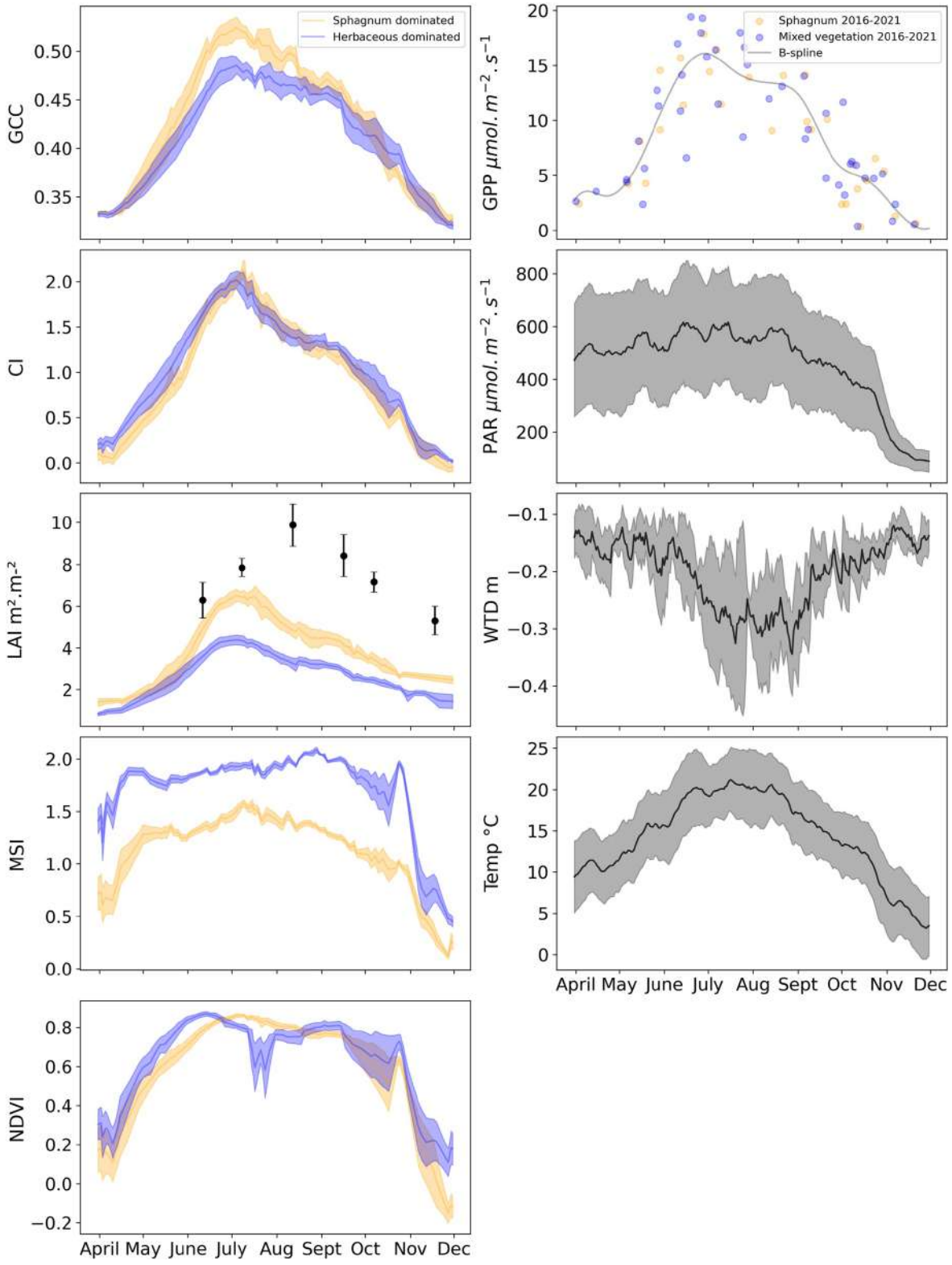


Figure 5. Green chromatic coordinate (GCC), chlorophyll index (CI), satellite leaf area index (LAI), normalized difference index (NDVI), moisture soil index (MSI), gross primary productivity (GPP), photosynthetic active radiation (PAR), water table depth (WTD), air temperature (Temp) mean annual cycles and interannual variability from years 2017–2021 for the *Sphagnum* (orange) and herbaceous (blue) dominated areas at Bernadouze. The bands in lighter hue show the interannual variability (95% confidence interval). Ground LAI for the year 2021 is shown for reference (black dots with bars).

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

strongly correlated. They show a strong increase at the beginning of the season from April to mid-June and reach their peak at the end of July. Their decrease until the winter season is slower. NDVI and MSI show a fast increase from April to early June (May for MSI), then remain close to their maximum value until autumn when they decrease.

If there is almost no distinction between the *Sphagnum* and herbaceous-dominated areas for CI, the satellite LAI and GCC values are higher for the *Sphagnum*-dominated zone compared to the herbaceous-dominated zone, from June to November. At the start of the season, from April to May, the CI values for the *Sphagnum* zone are lower than those for the herbaceous area, indicating a lower photosynthetic activity of *Sphagnum*. For satellite LAI and GCC, it is the opposite. The rapid and significant evolution of the LAI of *Sphagnum* allows the photosynthetic activity of *Sphagnum* to catch up with that of herbaceous plants from the month of June, to then evolve in a joint manner. *Sphagnum* therefore seems to react and develop more quickly than herbaceous plants, as soon as the growing conditions are favorable to them. Although *Sphagnum* mosses have a lower photosynthetic capacity than herbaceous plants, this is compensated by higher LAI. The LAI of *Sphagnum* mosses, from its maximum, decreases less rapidly than that of herbaceous plants.

The seasonal variation of the *Sphagnum* and herbaceous dominated zones GPPs from our ground measurements are within each other interannual variability (Figure 5 and Figure S2 in Supporting Information S1), unlike the satellite-derived LAI or GCC index. The GPP presents a similar evolution as CI, GCC, and LAI (Figure 5), that is, a marked increase at the start of the season up to a maximum at the end of June-beginning of July before slowly decreasing. The correlations between GCC, CI, LAI, and GPP annual cycles are also very strong ($R^2 = 0.94$, 0.94, 0.83, respectively).

The annual cycles of NDVI and MSI, are more difficult to interpret and link to the functioning of the peatland. The long plateaus in summer point to a saturation of the indices. However, the large difference in the MSI values of *Sphagnum* and herbaceous plants from April to October confirms that MSI is a good tool to detect *Sphagnum*-dominated areas during the whole growing season.

On average, PAR varies very little from April to August (Figure 5), during the growing phase of the vegetation. This means that on average, there is enough light for vegetation growth on the peatland from April to August and that PAR is not a limiting factor during these months. From September on, PAR decreases strongly, which is coherent with the decrease in GPP and vegetation indices.

The WTD has on average a reversed seasonal cycle compared to GPP and the vegetation indices (Figure 5). The water table remains close to the surface from April through June, decreases in summer and slowly increases from September to November. This anticorrelated seasonal cycle does not mean that vegetation productivity is favored by a low water table, but that the water table level in summer on average from 2017 to 2021 does not impede vegetation productivity.

The seasonal cycle of surface air temperature is highly correlated with the seasonal cycles of LAI, GPP and the other indices (Figure 6). This is particularly true from April to early July and suggests that the vegetation productivity and growth are driven by air temperature during this time of year. Air temperature remains stable in July and August, while LAI and GPP tend to slowly decrease, indicating that other factors are likely at play: a lower water table and slightly less PAR. The decrease in air temperature from September to December is in phase with the decreasing vegetation productivity and LAI but also with the decreasing PAR, indicating that both air temperature and PAR are likely responsible for the vegetation senescence.

The scatter plots of the LAI and vegetation indices versus surface air temperature, PAR, and WTD (Figure 6) highlight hysteresis cycles indicating the non-reversibility of the biophysical processes. The different behavior between the growing vegetation phase (dark brown to dark gray) and the senescence phase in autumn (light green to brown) is particularly obvious for air temperature (first column). The R^2 confirms the analysis of Figure 5:

1. The highest R^2 is found between surface air temperature and LAI, GPP, and vegetation indices, with the exception of MSI, confirming that air temperature is a major driver of vegetation growth and productivity. MSI is an indicator of vegetation moisture content, its weaker relation with temperature is expected.
2. The R^2 between LAI, GPP, CI, GCC, NDVI, and PAR are much lower, and reflect the different relation from April to July when PAR is fairly stable around 500 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, and after, when PAR declines together with vegetation productivity and LAI.

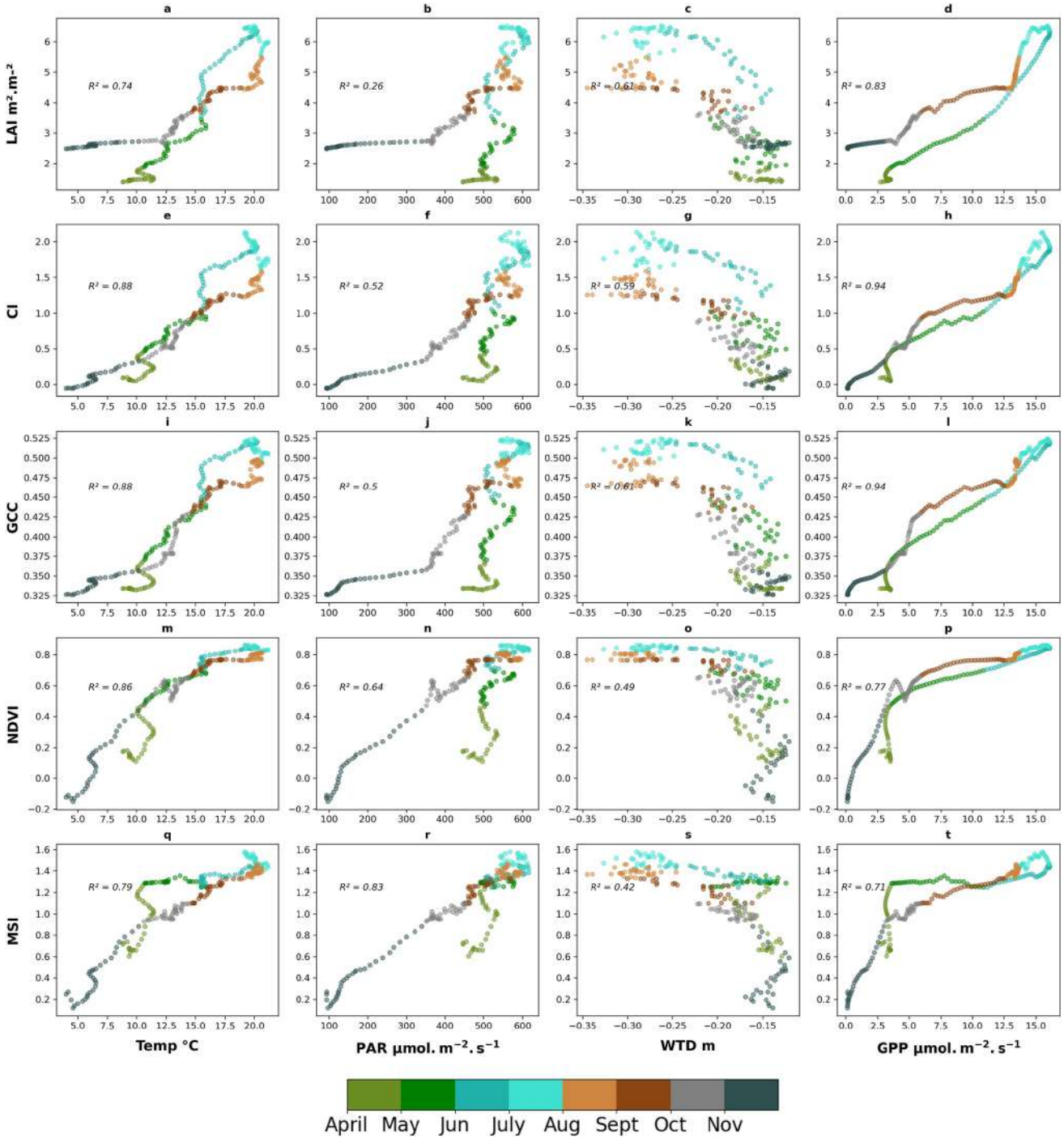


Figure 6. Scatter plots and R^2 of mean annual cycle of satellite leaf area index (LAI) ($m^2 \cdot m^{-2}$), chlorophyll index (CI), green chromatic coordinate (GCC), normalized difference index (NDVI), moisture soil index (MSI) of the *Sphagnum*-dominated area against mean water table depth (WTD) (m), photosynthesis active radiation (PAR) ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), temperature (Temp) (°C), growth primary productivity (GPP) ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) over 2017–2021.

3. The R^2 between the vegetation variables and WTD is also fairly low, and the scatter plots roughly show two behaviors, one when the water table is high (above roughly 22 cm) and when the water table drops below 22 cm.

Although LAI and GPP have a roughly similar seasonal cycle, the scatter plot of LAI versus GPP reveals that their seasonal cycles are not completely in phase. At the start of the growing season (light green), LAI (<1 $m^2 \cdot m^{-2}$), and

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

GPP (3 μmol·m^{-2}·s^{-1}) are low (Figure 6, last column). Then LAI and GPP increase almost linearly, until end of June when GPP reaches its maximum (18μmol·m^{-2}·s^{-1}). GPP then starts to decrease rapidly, while LAI remains around its maximum value (6 m^2·m^{-2}) until mid-July. LAI decreases sharply in August, while GPP remains fairly stable (light brown). From September to December, GPP decreases to zero while LAI only decreases to 2.5 (dark brown to dark gray, last measurements before snowfall). This different behavior in spring and autumn is most obvious in LAI versus GPP and exists to a lesser extent between GPP and the vegetation indices (Figures 6d, 6h, 6l, 6p, and 6t). The CI and GCC indices are linked with a linear relationship with GPP. The NDVI and MSI indices follow nonlinear relationships with GPP and saturate very quickly as soon as GPP increases to around 12 μmol·m^{-2}·s^{-1} (Figures 6p and 6t). The LAI, CI, and GCC indices have a more linear behavior with GPP as shown by the higher correlation coefficients.

4. Discussion

4.1. Potential and Limitations of the Use of MSI Index for *Sphagnum* Peatland Survey

We showed that the reflectance spectrum of *Sphagnum* moss measured with Sentinel-2 bands is different from the one of herbaceous vegetation. This opens the path toward the definition of specific *Sphagnum* indices that could be used for *Sphagnum* peatland detection and mapping. These remote sensing observations are coherent with in situ investigations using mobile spectroradiometers at higher resolution by Erudel et al. (2017), Harris et al. (2006), and Pang et al. (2020) who showed that *Sphagnum* mosses have a different spectral signature than vascular plants and other types of mosses. This is due to the combination of two factors: the network architecture of hyaline cells and chloroplasts and the high water retention capacity of *Sphagnum* (Pang et al., 2020). This results in a singular spectrum for *Sphagnum* in the NIR (near-infrared: 700–900 nm) and in the SWIR (shortwave infrared: 900–2,500 nm), respectively. The MSI index can be used to discriminate *Sphagnum* from the surrounding vegetation throughout the year, as shown in Figure 5. However, vegetation indices generally follow the evolution of ground vegetation density over time, which means that the indices increase when vegetation develops. This is not the case for the MSI index, because of strong interactions with water content. The 1,600 nm band is sensitive to the presence of water in the vegetation, unlike the near-infrared bands (Harris et al., 2006). The 1,600 nm reflectance band and the MSI are known to increase when plant water content decreases. This was observed at our site during a drought in 2019 when MSI greatly increased (Figures S3 and S4 in Supporting Information S1) due to the very dry conditions and not to an increased vegetation density, as already found by Meingast et al. (2014). Despite this limitation, the MSI is an effective index to discriminate *Sphagnum* carpets from the surrounding vegetation, taking care to avoid drought situations. Combined with a vegetation index in the visible, or a color segmentation algorithm in the visible, the MSI could be used in the detection of *Sphagnum* peatlands at a larger scale, especially in open and isolated mountainous areas where peatlands are often not yet identified. This would constitute a first step in the establishment of a more complete mapping of peatlands, taking into account the many peatlands still unidentified (Minasny et al., 2019).

4.2. Measurement of *Sphagnum* LAI Reveals a Strong Seasonal Pattern and High Peak Values

In this study, we showed a strong seasonal cycle of *Sphagnum* LAI. This will have a strong impact on the modeling of energy, water, and carbon cycle of peatlands at a global scale. Indeed, the leaf or shoot area determines the area that exchanges energy, water, and carbon with the soil and atmosphere and until now, when taken into account, peatland mosses are supposed to have a very low LAI, close to 1, with little seasonal variation (Druel et al., 2017; Juutinen et al., 2017; Riutta et al., 2007). In other studies, moss phenology is either neglected or assimilated to that of herbaceous plants (Shi et al., 2021; Wania et al., 2009).

Our ground-measured Sphagnum LAIs reach higher values (around 10 m^2·m^{-2}) than the satellite-derived ones (7 m^2·m^{-2}). This is coherent with Juutinen et al. (2017) who pointed out that the LAI values of *Sphagnum* moss were often underestimated by satellite products (Juutinen et al., 2017), because herbaceous and small shrubs coexist with *Sphagnum* in the zone studied. This might explain the observed discrepancy between the peak of *Sphagnum* moss LAI estimated by satellite and by 2D scans. This is an illustration of the "signal averaging" effect already described by Harris et al. (2006). Thus, assuming a nonnegligible contribution to the reflectance signal from herbaceous plants, this would therefore tend to lower the average satellite value of the *Sphagnum*-dominated area. It can be expected that true *Sphagnum* LAI are greater than those obtained using the satellite product.

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Then, the observed ground LAI (2D scan) is out of phase (with a time delay) toward the end of the growing season compared to satellite LAI data and the GPP flux (Figure 6). The ground LAI (2D scans) corresponds to the green LAI. However, green parts of *Sphagnum*, especially when the latter has fully grown, may not see the light because they remain hidden in the shadow of the dense carpet of *Sphagnum*. The green LAI, therefore, corresponds to a measure of living, green biomass capable of photosynthesizing. However, for part of the green plant, no photosynthesis will occur because of the lack of light. The satellite LAI, therefore, seems to better fit with the leaf surface responsible for photosynthesis and not the total green surface of the plant. However, as explained by Weiss et al. (2020), the satellite-derived LAI is defined as an effective LAI not taking into account the clumping effect. Thus, as effective LAI is lower than true LAI, correcting the data by taking it into account could lead to higher values of satellite-derived *Sphagnum* LAI.

Satellite LAI values are most certainly underestimated. This type of measurement therefore, provides a low estimate of the range of *Sphagnum* peatlands LAI but reflect their seasonal evolution.

4.3. Seasonal Functioning of the Peatland in Response to Physical Drivers (Photosynthetic Active Radiations, Air Temperature and WTD) as Revealed by Vegetation Indices

At our site, the GCC values range from 0.3 to a little more than 0.5 for *Sphagnum* and 0.45 for herbaceous plants. They are in the high range of values reported by Linkosalmi et al. (2022) for three natural open peatlands although their study was not focused on *Sphagnum*. Since vegetation indices can be calculated using different wavelength ranges, it is sometimes possible to calculate the same vegetation index in different ways. This is the case for the CI index with the Sentinel-2 data. Clevers and Gitelson (2013) used band 7 of Sentinel-2, whereas we chose band 6, closer to the original definition of Gitelson and Merzlyak (1994). In our study, the values of the CI index are therefore lower than those reported by Clevers and Gitelson (2013), and in agreement with other studies (Clevers et al., 2017). The values of MSI and NDVI are also in agreement with the ranges reported in previous studies (Kolari et al., 2022; Meingast et al., 2014; Tucker et al., 2022).

We highlight a strong correlation between the annual cycles of midday GPP flux and CI, GCC, and LAI values (R^2 = 0.94, 0.94, 0.83) (Figure 6). These results are in line with previous works (Lees et al., 2020; Letendre et al., 2008; Street et al., 2007; Tucker et al., 2022), and highlight that CI, GCC, and LAI index are powerful indicators of ecosystem carbon assimilation. As already mentioned by Lees et al. (2020) and Tucker et al. (2022), the CI index does not differentiate vegetation types (*Sphagnum* and herbaceous). GCC, satellite-derived LAI, NDVI, and MSI on the other hand, are able to discriminate *Sphagnum*. Thus, GCC and LAI which track plant phenology combined with CI, seem to be promising for carrying out large-scale monitoring of *Sphagnum* vegetation dynamics (development and carbon assimilation). At our site seasonal cycle of *Sphagnum* GPP is indistinguishable from herbaceous one (see Figure S2 in Supporting Information S1), yet the *Sphagnum* satellite LAI is higher than satellite herbaceous LAI. Thus, the GPP/LAI ratio corresponds to photosynthetic activity and is lower in *Sphagnum* compared to herbaceous species. This smaller photosynthesis efficiency per vegetation area unit has already been described in the literature (Bengtsson et al., 2016; Juutinen et al., 2017; Waite & Sack, 2010). The GPP/LAI ($\sim \frac{CI}{LAI}$ or $\frac{CI}{GCC}$) ratio could also be used for *sphagnum* mapping, by filtering high values and combine it with MSI index.

We also showed that the seasonal cycles of GPP and LAI are not identical, despite being roughly similar. This is particularly visible during the 2019 drought episode (Figure S4 in Supporting Information S1). The LAI drops sharply in July, while the CI remains quite high, reinforcing the interest in studying their respective evolutions. Moreover, with regard to the annual cycle, LAI continues to increase during the summer and slowly decreases down to around 2 in December while GPP starts to decrease in July and drops to zero in December. This shows that plant phenology, expressed by the LAI (or GCC), is not the limiting factor and that *Sphagnum* ability to carry out photosynthesis is limited by other factors at the end of the season. As mentioned above, we can think of solar radiation, due to its decline, but we could also hypothesize that a physiological process limits photosynthesis. Recent studies (Hilty et al., 2021) effectively highlighted a maximum development size for plants, which once reached, would trigger mechanisms for downregulating growth and photosynthesis. Besides, at the beginning of the season and at the seasonal decline, the peatland water table is high (>−0.15 m). These conditions correspond respectively to low GPP values in March and October (<3 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$) (Figure 6). One hypothesis to consider is that *Sphagnum* moss photosynthetic capacities are limited under high water table conditions, due to the low diffusion of gasses, especially CO_2 in water. Low PAR values at the end of the growing season also limit GPP.

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphael Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

5. Conclusions and Prospects

We established that for a mountainous peatland in the Pyrenees, the LAI of *Sphagnum* mosses presents a strong annual cycle, peaking around 7–10 $m^2 \cdot m^{-2}$ in early summer. This was observed with both destructive ground measurements and the processing of 5 years of Sentinel-2 images. We showed that the MSI derived from Sentinel-2 differentiates *Sphagnum* mosses from vascular plants on the Bernadouze site and can be of interest in the identification and mapping of *Sphagnum* peatlands. We also highlighted how the CI and GCC indices may describe the physiology and phenology of *Sphagnum*. Combined with the LAI, these indices give a good description of the dynamics of *Sphagnum* vegetation. The average seasonal cycles of CI, GCC, and LAI vegetation indices are strongly correlated with instantaneous midday GPP flux over the 5 years studied.

We, therefore, encourage the community to test and evaluate these different vegetation indices and LAI on other peatland sites. Besides, similar work with higher resolution satellite data (VENμS and PlanetScope satellite) could refine the results, and make it easier to distinguish areas dominated by *sphagnum* mosses, especially those with smaller surfaces. We also encourage the community to include these vegetation indices in GPP and respiration flux models, which often aim to determine peatland carbon budgets. Continental surface models would benefit from incorporating the representation of *sphagnum* mosses, their high LAI and the many implications that are related to them.

Finally, interannual variability should be studied to observe the response to some extremes (drought, heat wave). This would further allow by combining observation and modeling work to monitor the sustainability of the peatland ecosystem in the context of global change.

Data Availability Statement

Data are available at https://doi.org/10.5281/zenodo.7554537 (Garisoain, 2023). To generate the LAI with the SL2P10 algorithm, the code available on the GitHub project https://github.com/rfernand387/LEAF-Toolbox/wiki/FAQ was used (Fernandes et al., 2021). The S2M data set is freely available on the AERIS data center on the following https://doi.org/10.25326/37#v2020.2 (Vernay et al., 2023). The S2M data are provided by Météo-France—CNRS, CNRM, Centre d'Études de la Neige, through AERIS.

Acknowledgments
R. Garisoain is funded by Meteo-France PhD Fellowship. This project was supported by Observatoire Homme Milieu Pyrenees Haut–Vicdessos, LABEX DRIIHM (ANR-11-LBX-0010), and was undertaken in the framework of the Service National d'Observation Tourbières (SNO—French Peatland Observatory), part of the research infrastructure OZCAR, accredited by the INSU/CNRS. Additional support was provided by Observatoire Midi Pyrénées (OMP) and by the European Union's Horizon 2020 (H2020) research and innovation program under Grant Agreement No. 101003536 (ESM202-5-Earth System Models for the Future). The authors thank Stéphane Binet for sharing the water table depth data, Matthieu Lafaysse for his work and advice on the generation and use of the S2M data set, as well as Guylaine Canut-Rocafort and the GMEI team of Météo France for allowing us to use the laboratory equipment to perform the LAI scans and Dominique Carrer for his expertise in the field.

References

Arroyo-Mora, J. P., Kalacska, M., Soffer, R., Ifimov, G., Leblanc, G., Schaaf, E. S., & Lucanus, O. (2018). Evaluation of phenospectral dynamics with Sentinel-2A using a bottom-up approach in a northern ombrotrophic peatland. *Remote Sensing of Environment*, *216*, 544–560. https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.07.021

Asner, G. P., Scurlock, J. M. O., & Hicke, J. A. (2003). Global synthesis of leaf area index observations: Implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography*, *12*(3), 191–205. https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00026.x

Bao, K., Wang, G., Xing, W., & Shen, J. (2015). Accumulation of organic carbon over the past 200 years in alpine peatlands, northeast China. *Environmental Earth Sciences*, *73*(11), 7489–7503. https://doi.org/10.1007/s12665-014-3922-1

Bengtsson, F., Granath, G., & Rydin, H. (2016). Photosynthesis, growth, and decay traits in *Sphagnum*—A multispecies comparison. *Ecology and Evolution*, *6*(10), 3325–3341. https://doi.org/10.1002/ece3.2119

Bond-Lamberty, B., & Gower, S. T. (2007). Estimation of stand-level leaf area for boreal bryophytes. *Oecologia*, *151*(4), 584–592. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0619-5

Brown, L. A., Fernandes, R., Djamai, N., Meier, C., Gobron, N., Morris, H., et al. (2021). Validation of baseline and modified Sentinel-2 Level 2 Prototype Processor leaf area index retrievals over the United States. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, *175*, 71–87. https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2021.02.020

Chaudhary, N., Miller, P. A., & Smith, B. (2017). Modelling past, present and future peatland carbon accumulation across the pan-Arctic region. *Biogeosciences*, *14*(18), 4023–4044. https://doi.org/10.5194/bg-14-4023-2017

Chaudhary, N., Westermann, S., Lamba, S., Shurpali, N., Sannel, A. B. K., Schurgers, G., et al. (2020). Modelling past and future peatland carbon dynamics across the pan-Arctic. *Global Change Biology*, *26*(7), 4119–4133. https://doi.org/10.1111/gcb.15099

Chaudhary, N., Zhang, W., Lamba, S., & Westermann, S. (2022). Modeling pan-Arctic peatland carbon dynamics under alternative warming scenarios. *Geophysical Research Letters*, *49*(10), e2021GL095276. https://doi.org/10.1029/2021GL095276

Chen, J. M., & Black, T. A. (1992). Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant, Cell and Environment*, *15*(4), 421–429. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb00992.x

Clevers, J. G. P. W., & Gitelson, A. A. (2013). Remote estimation of crop and grass chlorophyll and nitrogen content using red-edge bands on Sentinel-2 and -3. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, *23*, 344–351. https://doi.org/10.1016/j.jag.2012.10.008

Clevers, J. G. P. W., Kooistra, L., & Van den Brande, M. M. M. (2017). Using Sentinel-2 data for retrieving LAI and leaf and canopy chlorophyll content of a potato crop. *Remote Sensing*, *9*(5), 405. https://doi.org/10.3390/rs9050405

Clymo, R. S., & Hayward, P. M. (1982). The ecology of *Sphagnum*. In A. J. E. Smith (Ed.), *Bryophyte ecology* (pp. 229–289). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_8

Davidson, S. J., Goud, E. M., Malhotra, A., Estey, C. O., Korsah, P., & Strack, M. (2021). Linear disturbances shift boreal peatland plant communities toward earlier peak greenness. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *126*(8), e2021JG006403. https://doi.org/10.1029/2021JG006403

Druel, A., Peylin, P., Krinner, G., Ciais, P., Viovy, N., Peregon, A., et al. (2017). Towards a more detailed representation of high-latitude vegetation in the global land surface model ORCHIDEE (ORC-HL-VEGv1.0). *Geoscientific Model Development*, *10*(12), 4693–4722. https://doi.org/10.5194/gmd-10-4693-2017

Erudel, T., Fabre, S., Houet, T., Mazier, F., & Briottet, X. (2017). Criteria comparison for classifying peatland vegetation types using in situ hyperspectral measurements. *Remote Sensing*, *9*(7), 748. https://doi.org/10.3390/rs9070748

Fernandes, R., Baret, F., Brown, L., Canisius, F., Dash, J., Djamai, N., et al. (2021). LEAF toolbox [Software]. GitHub. Retrieved from https://github.com/rfernand387/LEAF-Toolbox/wiki.RAF

Ferretto, A., Brooker, R., Aitkenhead, M., Matthews, R., & Smith, P. (2019). Potential carbon loss from Scottish peatlands under climate change. *Regional Environmental Change*, *19*(7), 2101–2111. https://doi.org/10.1007/s10113-019-01550-3

Garisoain, R. (2023). Sentinel-2 derived *Sphagnum* and herbaceous CI, GCC, NDVI, MSI, SL2P10 LAI, and hourly temperature, water table depth, PAR on the Bernadouze peatland from 2017 to 2021 and 2D scans LAI over 2021 [Dataset]. Zenodo. https://doi.org/10.5281/zenodo.7554537

Gascoin, S., & Fanise, P. (2018). Bernadouze meteorological data [Dataset]. SEDOOOMP. https://doi.org/10.6096/DV/UQITZ4

Gitelson, A. A., & Merzlyak, M. N. (1994). Quantitative estimation of chlorophyll-*a* using reflectance spectra: Experiments with autumn chestnut and maple leaves. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, *22*(3), 247–252. https://doi.org/10.1016/1011-1344(93)06963-4

Gitelson, A. A., Viña, A., Ciganda, V., Rundquist, D. C., & Arkebauer, T. J. (2005). Remote estimation of canopy chlorophyll content in crops. *Geophysical Research Letters*, *32*(8). L08403. https://doi.org/10.1029/2005GL022688

Harris, A. (2008). Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Sphagnum* mosses exposed to progressive drought. *Ecohydrology*, *1*(1), 35–42. https://doi.org/10.1002/eco.5

Harris, A., Bryant, R. G., & Baird, A. J. (2006). Mapping the effects of water stress on *Sphagnum*: Preliminary observations using airborne remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, *100*(3), 363–378. https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.10.024

Hayward, P. M., & Clymo, R. S. (1983). The growth of *Sphagnum*: Experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth. *Journal of Ecology*, *71*(3), 845–863. https://doi.org/10.2307/2259597

Henry, E., Infante Sanchez, M., & Corriol, G. (2014). *Tourbière de Bernadouze (Suc-et-Sentenac, 09). Expérimentation d'une cartographie fine des végétations (Technical Report)*. Conservatoire Botanique National des Pyrénées et de Midi-Pyrénées.

Hilty, J., Muller, B., Pantin, F., & Leuzinger, S. (2021). Plant growth: The what, the how, and the why. *New Phytologist*, *232*(1), 25–41. https://doi.org/10.1111/nph.17610

Hugelius, G., Bockheim, J. G., Camill, P., Elberling, B., Grosse, G., Harden, J. W., et al. (2013). A new data set for estimating organic carbon storage to 3 m depth in soils of the northern circumpolar permafrost region. *Earth System Science Data*, *5*(2), 393–402. https://doi.org/10.5194/essd-5-393-2013

Jalut, G., Delibrias, G., Dagnac, J., Mardones, M., & Bouhours, M. (1982). A palaeoecological approach to the last 21 000 years in the Pyrenees: The peat bog of Freychinede (alt. 1350 m, Ariege, South France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *40*(4), 321–359. https://doi.org/10.1016/0031-0182(82)90033-5

Janssens, I. A., Lankreijer, H., Matteucci, G., Kowalski, A. S., Buchmann, N., Epron, D., et al. (2001). Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests: Respiration across European forests. *Global Change Biology*, *7*(3), 269–278. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00412.x

Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P., Weiss, M., & Baret, F. (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, *121*(1), 19–35. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2003.08.027

Joosten, H., & Clarke, D. (2002). In International Peat Society (Ed.), *Wise use of mires and peatlands*. International Mire Conservation Group.

Joosten, H., Tanneberger, F., & Moen, A. (2017). *Mires and peatlands of Europe*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Retrieved from https://www.schweizerbart.de/publications/detail/isbn/9783510653836/Joosten_Tann

Juutinen, S., Virtanen, T., Kondratyev, V., Laurila, T., Linkosalmi, M., Mikola, J., et al. (2017). Spatial variation and seasonal dynamics of leaf-area index in the Arctic tundra-implications for linking ground observations and satellite images. *Environmental Research Letters*, *12*(9), 095002. https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa7f85

Kganyago, M., Mhangara, P., Alexandridis, T., Laneve, G., Ovakoglou, G., & Mashiyi, N. (2020). Validation of Sentinel-2 leaf area index (LAI) product derived from SNAP toolbox and its comparison with global LAI products in an African semi-arid agricultural landscape. *Remote Sensing Letters*, *11*(10), 883–892. https://doi.org/10.1080/2150704X.2020.1767823

Kolari, T. H. M., Sallinen, A., Wolff, F., Kumpula, T., Tolonen, K., & Tahvanainen, T. (2022). Ongoing Fen–Bog transition in a boreal Aapa Mire inferred from repeated field sampling, aerial images, and Landsat data. *Ecosystems*, *25*(5), 1166–1188. https://doi.org/10.1007/s10021-021-00708-7

Korrensalo, A., Alekseychik, P., Hájek, T., Rinne, J., Vesala, T., Mehtätalo, L., et al. (2017). Species-specific temporal variation in photosynthesis as a moderator of peatland carbon sequestration. *Biogeosciences*, *14*(2), 257–269. https://doi.org/10.5194/bg-14-257-2017

Lees, K. J., Artz, R. R. E., Khomik, M., Clark, J. M., Ritson, J., Hancock, M. H., et al. (2020). Using spectral indices to estimate water content and GPP in *Sphagnum* moss and other peatland vegetation. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, *58*(7), 4547–4557. https://doi.org/10.1109/TGRS.2019.2961479

Letendre, J., Poulin, M., & Rochefort, L. (2008). Sensitivity of spectral indices to CO_2 fluxes for several plant communities in a *Sphagnum*-dominated peatland. *Canadian Journal of Remote Sensing*, *34*(sup 2), S414–S425. https://doi.org/10.5589/m08-053

Linkosalmi, M., Tuovinen, J.-P., Nevalainen, O., Peltoniemi, M., Taniş, C. M., Arslan, A. N., et al. (2022). Tracking vegetation phenology of pristine northern boreal peatlands by combining digital photography with CO_2 flux and remote sensing data. *Biogeosciences*, *19*(19), 4747–4765. https://doi.org/10.5194/bg-19-4747-2022

Loisel, J., van Bellen, S., Pelletier, L., Talbot, J., Hugelius, G., Karran, D., et al. (2017). Insights and issues with estimating northern peatland carbon stocks and fluxes since the Last Glacial Maximum. *Earth-Science Reviews*, *165*, 59–80. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.12.001

Loisel, J., Yu, Z., Beilman, D. W., Camill, P., Alm, J., Amesbury, M. J., et al. (2014). A database and synthesis of northern peatland soil properties and Holocene carbon and nitrogen accumulation. *The Holocene*, *24*(9), 1028–1042. https://doi.org/10.1177/0959683614538073

Meingast, K. M., Falkowski, M. J., Kane, E. S., Potvin, L. R., Benscoter, B. W., Smith, A. M. S., et al. (2014). Spectral detection of near-surface moisture content and water-table position in northern peatland ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, *152*, 536–546. https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.07.014

Millar, D. J., Cooper, D. J., Dwire, K. A., Hubbard, R. M., & von Fischer, J. (2017). Mountain peatlands range from CO_2 sinks at high elevations to sources at low elevations: Implications for a changing climate. *Ecosystems*, *20*(2), 416–432. https://doi.org/10.1007/s10021-016-0034-7

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphaël Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Minasny, B., Berglund, O., Connolly, J., Hedley, C., de Vries, F., Gimona, A., et al. (2019). Digital mapping of peatlands—A critical review. *Earth-Science Reviews*, *196*, 102870. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.05.014

Müller, J., & Joos, F. (2020). Global peatland area and carbon dynamics from the Last Glacial Maximum to the present—A process-based model investigation. *Biogeosciences*, *17*(21), 5285–5308. https://doi.org/10.5194/bg-17-5285-2020

Niinemets, U., & Tobias, M. (2019). Canopy leaf area index at its higher end: Dissection of structural controls from leaf to canopy scales in bryophytes. *New Phytologist*, *223*(1), 118–133. https://doi.org/10.1111/nph.15767

Pang, Y., Huang, Y., Zhou, Y., Xu, J., & Wu, Y. (2020). Identifying spectral features of characteristics of *Sphagnum* to assess the remote sensing potential of peatlands: A case study in China. *Mires & Peat*, *26*(25), 1–19. https://doi.org/10.19189/MaP.2019.OMB.StA.1834

Potila, H., & Sarjala, T. (2004). Seasonal fluctuation in microbial biomass and activity along a natural nitrogen gradient in a drained peatland. *Soil Biology and Biochemistry*, *36*(7), 1047–1055. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.02.014

Pullens, J. W. M., Sottocornola, M., Kiely, G., Toscano, P., & Gianelle, D. (2016). Carbon fluxes of an alpine peatland in Northern Italy. *Agricultural and Forest Meteorology*, *220*, 69–82. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.01.012

Räsänen, A., Juutinen, S., Kalacska, M., Aurela, M., Heikkinen, P., Mäenpää, K., et al. (2020). Peatland leaf-area index and biomass estimation with ultra-high resolution remote sensing. *GIScience and Remote Sensing*, *57*(7), 943–964. https://doi.org/10.1080/15481603.2020.1829377

Reille, M. (1990). The peat-bog of La Borde (eastern Pyrenees, France): A key site for the study of the Lateglacial in southern France. La tourbiere de La Borde (Pyrenees orientales, France): un site de pour l'etude du Tardiglaciaire sud-europeen. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Serie 2; (France)* (Vol. *310*, p. 6). Retrieved from https://www.osti.gov/etdeweb/biblio/6693605

Richardson, A. D., Jenkins, J. P., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Ollinger, S. V., & Smith, M.-L. (2007). Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broadleaf forest. *Oecologia*, *152*(2), 323–334. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0657-z

Riutta, T., Laine, J., Aurela, M., Rinne, J., Vesala, T., Laurila, T., et al. (2007). Spatial variation in plant community functions regulates carbon gas dynamics in a boreal fen ecosystem. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, *59*(5), 838–852. https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2007.00302.x

Rosset, T., Binet, S., Antoine, J.-M., Lerigoleur, E., Rigal, F., & Gandois, L. (2020). Drivers of seasonal- and event-scale DOC dynamics at the outlet of mountainous peatlands revealed by high-frequency monitoring. *Biogeosciences*, *17*(13), 3705–3722. https://doi.org/10.5194/bg-17-3705-2020

Rosset, T., Gandois, L., Le Roux, G., Teisserenc, R., Durantez Jimenez, P., Camboulive, T., & Binet, S. (2019). Peatland contribution to stream organic carbon exports from a montane watershed. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *124*(11), 3448–3464. https://doi.org/10.1029/2019JG005142

Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, J. A., & Deering, D. W. (1974). Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. Retrieved from https://ntrs.nasa.gov/citations/19740022614

Shi, X., Ricciuto, D. M., Thornton, P. E., Xu, X., Yuan, F., Norby, R. J., et al. (2021). Extending a land-surface model with *Sphagnum* moss to simulate responses of a northern temperate bog to whole ecosystem warming and elevated CO_2. *Biogeosciences*, *18*(2), 467–486. https://doi.org/10.5194/bg-18-467-2021

Sonnentag, O., Talbot, J., Chen, J. M., & Roulet, N. T. (2007). Using direct and indirect measurements of leaf area index to characterize the shrub canopy in an ombrotrophic peatland. *Agricultural and Forest Meteorology*, *144*(3), 200–212. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.03.001

Street, L. E., Shaver, G. R., Williams, M., & Van Wijk, M. T. (2007). What is the relationship between changes in canopy leaf area and changes in photosynthetic CO_2 flux in arctic ecosystems? *Journal of Ecology*, *95*(1), 139–150. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01187.x

Treat, C. C., Kleinen, T., Broothaerts, N., Dalton, A. S., Dommain, R., Douglas, T. A., et al. (2019). Widespread global peatland establishment and persistence over the last 130,000 y. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *116*(11), 4822–4827. https://doi.org/10.1073/pnas.1813305116

Tucker, C., O'Neill, A., Meingast, K., Bourgeau-Chavez, L., Lilleskov, E., & Kane, E. S. (2022). Spectral indices of vegetation condition and soil water content reflect controls on CH_4 and CO_2 exchange in *Sphagnum*-dominated northern peatlands. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *127*(7), e2021JG006486. https://doi.org/10.1029/2021JG006486

van der Knaap, W. O., Lamentowicz, M., van Leeuwen, J. F. N., Hangartner, S., Leuenberger, M., Mauquoy, D., et al. (2011). A multi-proxy, high-resolution record of peatland development and its drivers during the last millennium from the subalpine Swiss Alps. *Quaternary Science Reviews*, *30*(23), 3467–3480. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.06.017

Vernay, M., Lafaysse, M., & Hagenmuller, P. (2023). The S2M meteorological and snow cover reanalysis in the French mountainous areas (1958–present) [Dataset]. Aeris. https://doi.org/10.25326/37#v2020.2

Vernay, M., Lafaysse, M., Monteiro, D., Hagenmuller, P., Nheili, R., Samacoïts, R., et al. (2022). The S2M meteorological and snow cover reanalysis over the French mountainous areas: Description and evaluation (1958–2021). *Earth System Science Data*, *14*(4), 1707–1733. https://doi.org/10.5194/essd-14-1707-2022

Vogelmann, J. E., & Rock, B. N. (1986). Assessing forest decline in coniferous forests of Vermont using NS-001 Thematic Mapper Simulator data. *International Journal of Remote Sensing*, *7*(10), 1303–1321. https://doi.org/10.1080/01431168608948932

Waite, M., & Sack, L. (2010). How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats. *New Phytologist*, *185*(1), 156–172. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03061.x

Wania, R., Ross, I., & Prentice, I. C. (2009). Integrating peatlands and permafrost into a dynamic global vegetation model: 2. Evaluation and sensitivity of vegetation and carbon cycle processes. *Global Biogeochemical Cycles*, *23*(3), GB3014. https://doi.org/10.1029/2008GB003413

Weiss, M., Baret, F., & Jay, S. (2020). ATBD—S2ToolBox Level 2 products: LAI, FAPAR, FCOVER (Technical Report No. Version 2.0). Retrieved from http://step.esa.int/docs/extra/ATBD_S2ToolBox_V2.0.pdf

Williams, C. J., & Yavitt, J. B. (2003). Botanical composition of peat and degree of peat decomposition in three temperate peatlands. *Écoscience*, *10*(1), 85–95. https://doi.org/10.1080/11956860.2003.11682755

Wilson, D., Alm, J., Riutta, T., Laine, J., Byrne, K. A., Farrell, E. P., & Tuittila, E.-S. (2007). A high resolution green area index for modelling the seasonal dynamics of CO_2 exchange in peatland vascular plant communities. *Plant Ecology*, *190*(1), 37–51. https://doi.org/10.1007/s11258-006-9189-1

Xu, J., Morris, P. J., Liu, J., & Holden, J. (2018). PEATMAP: Refining estimates of global peatland distribution based on a meta-analysis. *Catena*, *160*, 134–140. https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.09.010

Yu, Z. C. (2012). Northern peatland carbon stocks and dynamics: A review. *Biogeosciences*, *9*(10), 4071–4085. https://doi.org/10.5194/bg-9-4071-2012

Zhao, B., & Zhuang, Q. (2023). Peatlands and their carbon dynamics in northern high latitudes from 1990 to 2300: A process-based biogeochemistry model analysis. *Biogeosciences*, *20*(1), 251–270. https://doi.org/10.5194/bg-20-251-2023

21698961, 2023, 10, Downloaded from https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2023JG007403 by Raphaël Garisoain - Cochrane France , Wiley Online Library on [09/01/2024]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Supporting Information for "A study of dominant vegetation phenology in a *Sphagnum* mountain peatland using *in situ* and Sentinel-2 observations"

Raphael Garisoain[1,2], Christine Delire[1], Bertrand Decharme[1], Sylvain Ferrant[3], Franck Granouillac[2], Virginie Payre-Suc[2], Laure Gandois[2]

[1]CNRM, Météo-France, CNRS, Université de Toulouse, Toulouse, France

[2]LEFE, Université de Toulouse, CNRS, Toulouse, France

[3]Centre d'Etudes Spatiales de la BIOsphère, Université de Toulouse, CNRS, CNES, IRD, INRA, Toulouse, France

Contents of this file

1. Figures S1 to S4
2. Tables S1

References

Henry, E., Infante Sanchez, M., & Corriol, G. (2014). *Tourbière de Bernadouze (Suc-et-Sentenac, 09). Expérimentation d'une cartographie fine des végétations* (Tech. Rep.). Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, Bagnères de Bigorre. Retrieved from GoogleScholar

---

Corresponding author: R.GARISOAIN, raphael.garisoain@meteo.fr

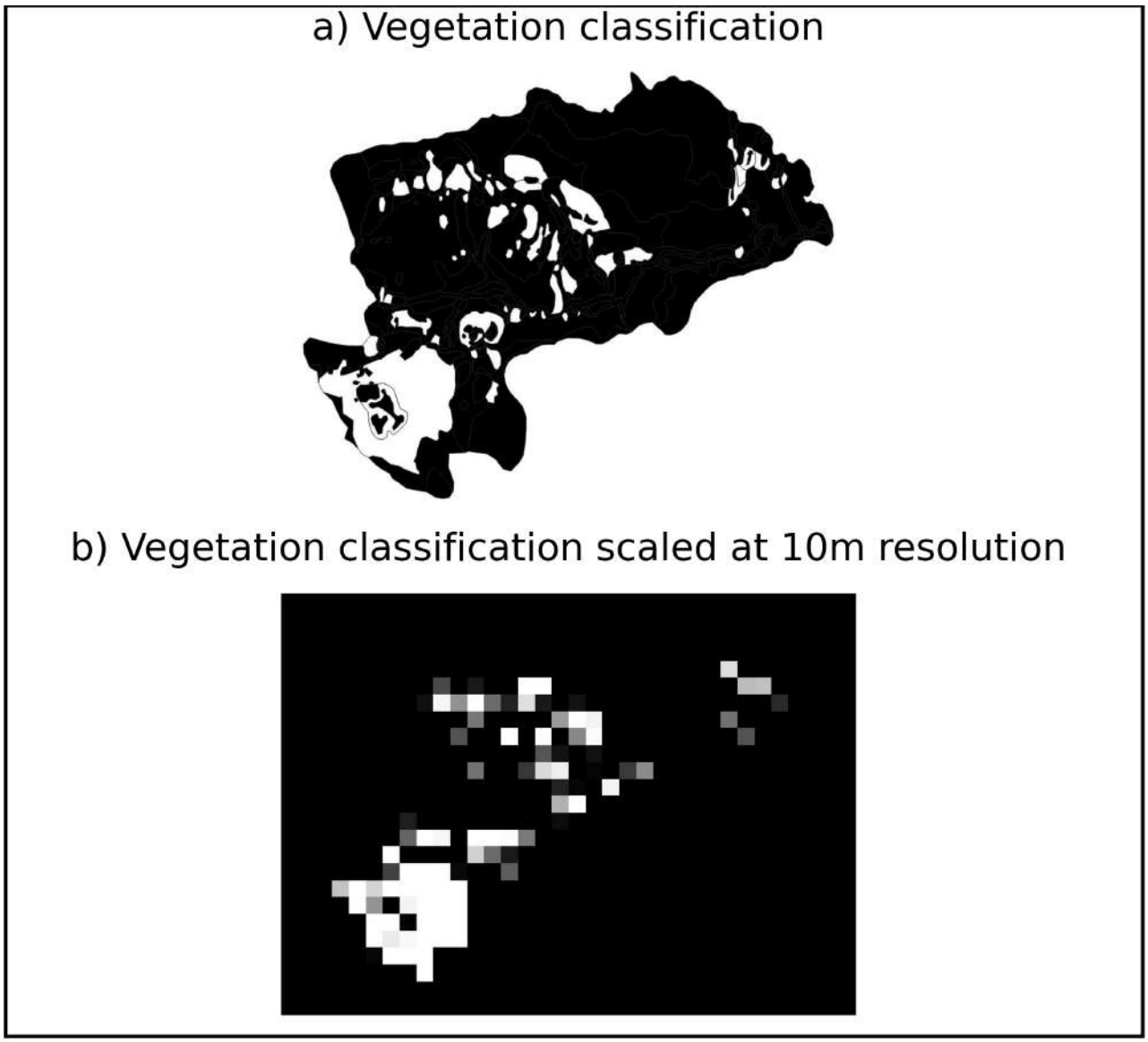


Figure S1. ***a) Reference vegetation map from (Henry et al., 2014), b) reference vegetation map resampled at 10m resolution. White areas are Sphagnum mosses areas, black areas are areas without Sphagnum mosses, with other vegetation types.***

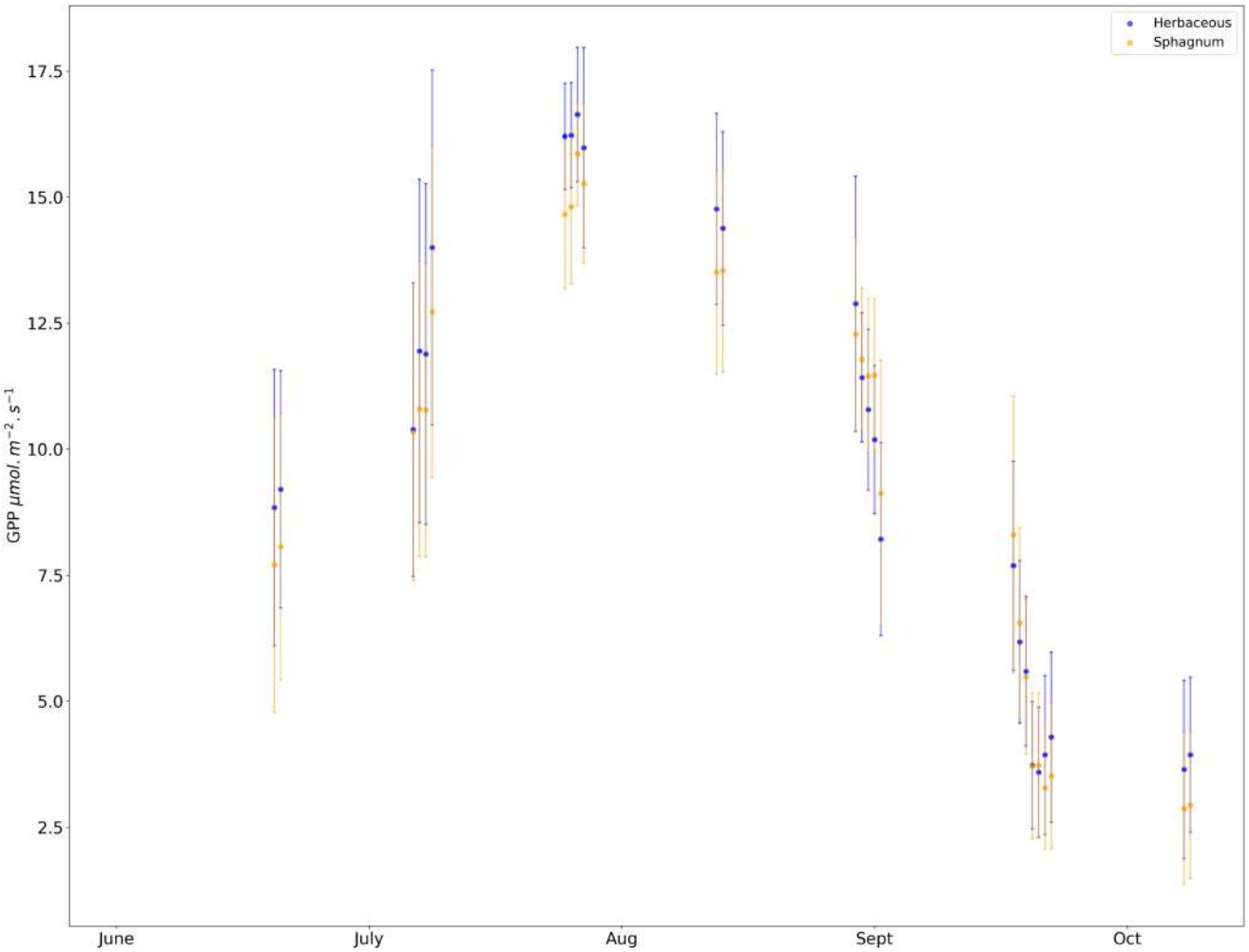


Figure S2. ***Rolling mean (size of the moving window = 5) of Herbaceous GPP and Sphagnum GPP with confidence interval of 95%. The data used are the same as those presented in figure 5.***

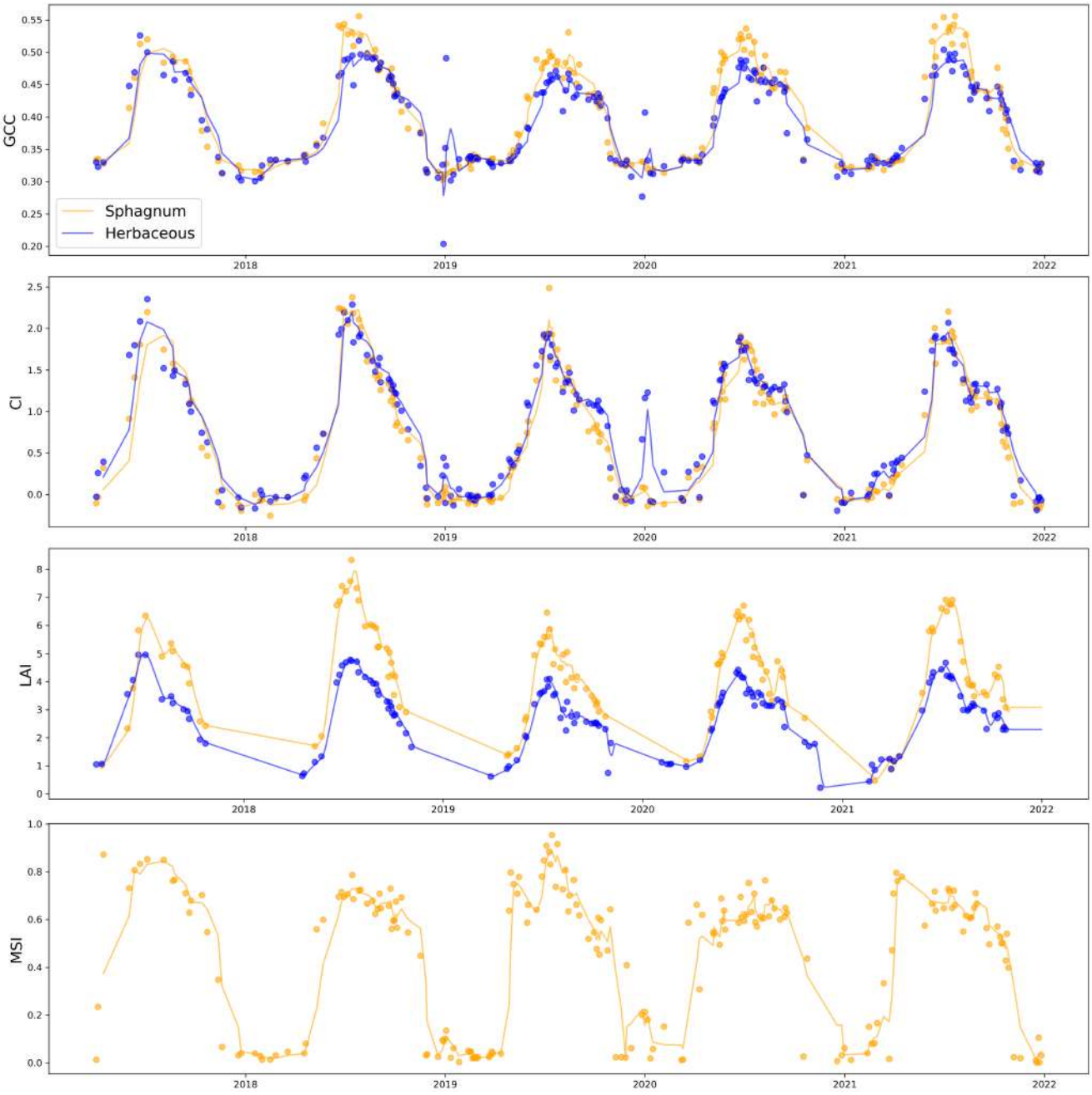


Figure S3. ***Time series of satellite Sentinel-2 GCC, CI, LAI and MSI from 2017 to 2021 for Sphagnum and Herbaceous areas. Lines are rolling means.***

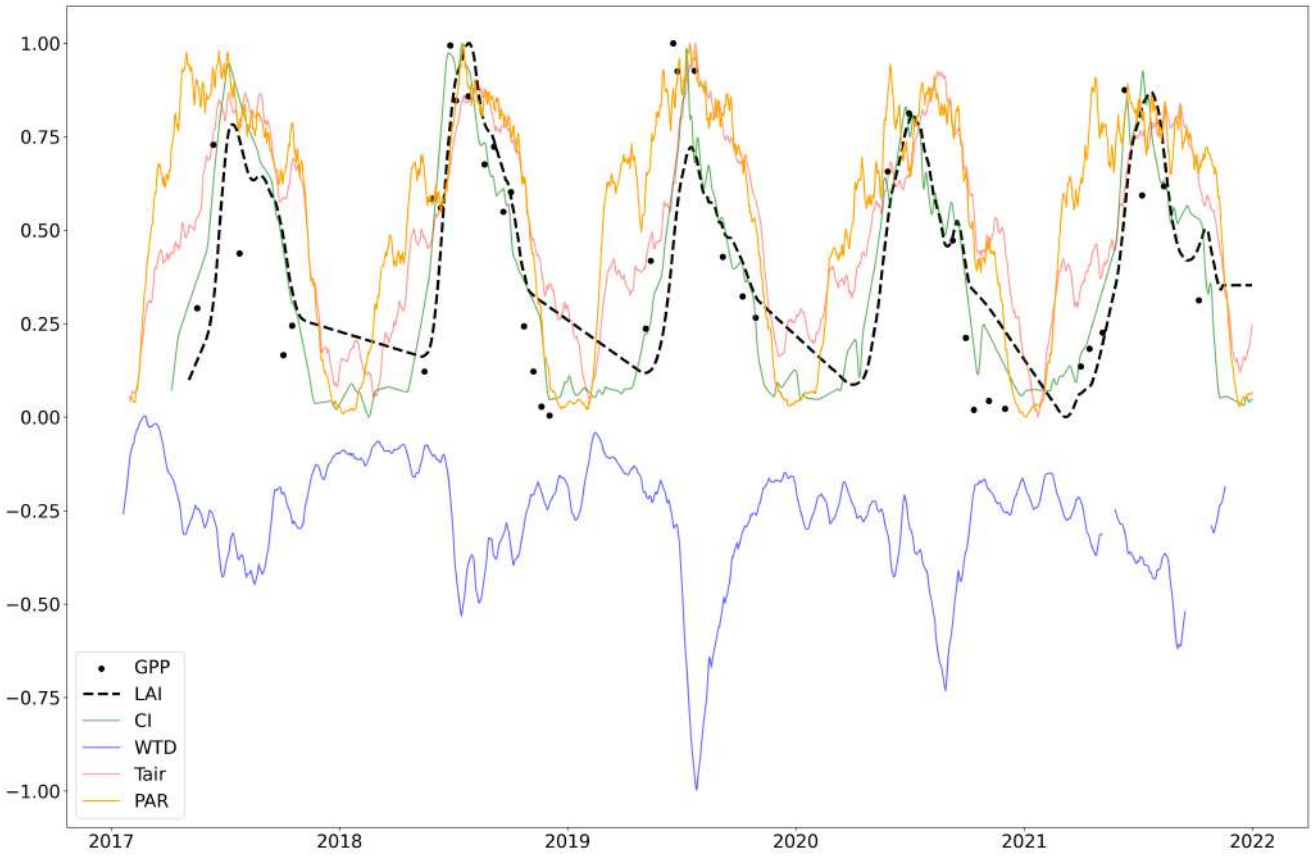


Figure S4. ***Time series of ground GPP, satellite Sentinel 2 LAI, chlorophyll index, water table depth, air temperature and photosynthetic active radiation from 2017 to 2021. All variables were normalized, between 0 and 1 in order to compare their temporal evolution. For*** x ***a variable*** $x_{normalized} = \frac{x - min(x)}{max(x) - min(x)}$***, with min and max respectively the minimum and maximum over the temporal serie.***

Table S1. Indices maps correlations with the reference vegetation map

Name	**Pearson Correlation**	**Confidence Interval 95%**
MSI	0.69	0.67 - 0.72
CI	0.63	0.60 - 0.66
GCC	0.58	0.55 - 0.61
NDVI	0.44	0.40 - 0.47

Chapitre 4

Intégration des mesures de flux de carbone, d'imagerie satellite et de modélisation statistique pour élucider la dynamique du carbone dans une tourbière de montagne : impact d'une année de sécheresse exceptionnelle

---

Sommaire

4.1 Introduction du chapitre 101
4.2 Introduction 104
4.3 Materials and methods 107
4.3.1 Study site description 107
4.3.2 Acquisition of ancillary variables 107
4.3.3 Monthly monitoring of CO_2 and CH_4 fluxes 108
4.3.4 Modelling of hourly GPP ER NEE and CH_4 109
4.3.5 Fluvial organic carbon export from the peatland 109
4.3.6 Peat core analysis 110
4.3.7 Net ecosystem carbon balance 110
4.3.8 Uncertainties estimation of the models in the annual cumulated NEE and FCH_4 110

4.3.9 Development of an annual drought index based on AT and WTD . . . 111
4.4 Results . . . 111
4.4.1 Environmental variables . . . 111
4.4.2 Observed CO_2 and CH_4 fluxes . . . 111
4.4.3 Modeled CO_2 and CH_4 fluxes . . . 113
4.4.4 Seasonal evolution and interannual variability of GPP ER NEE and FCH_4 fluxes . . . 114
4.4.5 Fluvial organic carbon exports . . . 115
4.4.6 Net annual ecosystem carbon balance . . . 115
4.4.7 Long term carbon accumulation rates . . . 116
4.4.8 Combined effect of AT and WTD on annual cumulated fluxes . . . 116
4.5 Discussion . . . 117
4.5.1 Fluxes modeling strategy : benefits from combining in situ and remote sensing data . . . 117
4.5.2 Beyond NEE : Contribution of under-studied fluxes in mountain peatland NECB . . . 118
4.5.3 Temperate mountain peatlands : from weak carbon sinks to potential carbon sources . . . 119
4.5.4 Impact of a severe drought on a mountain peatland carbon balance . . . 120
4.6 Conclusions . . . 121
4.7 References . . . 121

4.1 Introduction du chapitre

Ce chapitre constitue le deuxième chapitre de résultat. Il se présente sous la forme d'un article désormais en review.

Le chapitre présente une méthode d'intégration des flux de carbone mensuels, mesurés par des chambres à flux afin d'obtenir des flux horaires de CO_2 et CH_4. La combinaison d'indices de végétation satellites et le suivi horaire de variables environnementales permettent cette reconstruction. Ce travail présente une alternative à l'utilisation des tours à flux (couteuses et difficiles à installer en milieux montagnards et tourbeux) pour la réalisation de suivi régulier des flux de carbone des écosystèmes de tourbière. Cet article s'attache à réaliser le bilan carbone de la tourbière de Bernadouze sur les années 2017 à 2022, en se focalisant sur l'année de sécheresse 2022. Le bilan de carbone intègre les flux de photosynthèse, respiration de l'écosystème, méthane et de carbone organique particulaire. Le travail sur les flux de DOC (et la calibration des données de nappe) n'a pas été réalisé par mes soins durant cette thèse, nous avons utilisé des données déjà traitées et des méthodes déjà éprouvées lors de

travaux précédents Rosset et al (2019) et des suivis menés par le SNO tourbière. De même, j'ai bénéficié du travail antérieur à ma thèse sur les mesures de flux auxquelles j'ai participées, à partir de 2020. Les méthodes de traitements des données bruts de flux de chambres, décrites dans le chapitre 1 étaient également pré-existantes à cette thèse et déjà utilisées. J'ai participé à la rédaction de l'article, à la production des figures. J'ai développé les modèles statistiques permettant les reconstructions des flux de CO_2 et CH_4 en y intégrant les données satellitaires et contribué à l'analyse des résultats.

Mountain Peatlands and Drought: Carbon Cycling in the Pyrenees Amidst Global Climate Change

Raphael Garisoain[1,2], Adrien Jacotot[3,4], Christine Delire[1], Stephane Binet[5], Gael Le Roux[2], Simon Gascoin[6], Thomas Rosset[2], Sbastien Gogo[7], Franck Granouillac[2], Virginie Payre-Suc[2], Laure Gandois[2]

[1]CNRM, MeteoFrance, CNRS, Universite de Toulouse, Toulouse, France
[2]CRBE, Universite de Toulouse, CNRS, Toulouse, France
[3]Institut National de la Recherche en Agriculture, Alimentation et Environnement (INRAE), UMR 1069 SAS, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France
[4]Institut des Sciences de la Terre d'Orlans (ISTO), Universit dOrlans, UMR7327, CNRS, France.
[6]Centre dEtudes Spatiales de la BIOsphere, Universite de Toulouse, CNRS, CNES, IRD, INRA, Toulouse, France
[5]Agence de l'eau Adour Garonne
[7]UMR-CNRS 6553 ECOBIO, Universit de Rennes, Rennes, France

Key Points:

- Integrating carbon fluxes measurements, satellite imagery and statistical modeling to investigate the carbon balance in a mountain peatland.
- Annual carbon balances were highly variable and the peatland acted as a source of carbon on average over the period.
- Large carbon loss occurred during the extreme drought.

Corresponding author: Laure Gandois, `Laure.gandois@toulouse-inp.fr`

Abstract

This study provides a multi-year (2017-2022) Net Ecosystem Carbon Balance (NECB) of a Pyrenean mountainous peatland through the integration of field data, satellite imagery, and statistical modeling. Fluvial organic carbon export was measured at 30 minutes frequency, while gaseous (CO_2 and CH_4) exchanges were measured monthly using closed chambers. These measurements were combined with Sentinel-2 derived chlorophyll index and *in situ* high frequency (30 minutes) measurements of key environmental variables such as air temperature, photosynthetically active radiation, and water table level, to develop hourly gaseous carbon flux models ($R^2 = 0.69$ for GPP, $R^2 = 0.84$ for ER, $R^2 = 0.59$ for CH_4) . Over the 2017-2022 period, modeled average GPP (610±39 $gC.m^{-2}.year^{-1}$) and ER (641 ± 59 $gC.m^{-2}.year^{-1}$) showed that the peatland acted as a weak source of CO2 to the atmosphere, releasing 31 ± 73 $gC.m^{-2}.year^{-1}$. Considering fluvial carbon export and CH_4 exchanges, the loss of carbon from the peatland increased to 55± 73 $gC.m^{-2}.year^{-1}$. Dissolved organic carbon constituted 8 to 106% of the NECB. The estimated long-term organic accumulation rate indicated a steady carbon accumulation rate of 16.4 $gC.m^{-2}.year^{-1}$, contrasting with the contemporary NECB, suggesting a recent shift in ecosystem functioning from a carbon sink to a source. The study underscores the role of water availability and air temperature through a drought index (DI), in shaping the NECB. The DI correlated significantly with annual carbon gaseous fluxes, except for 2022, marked by an intense drought. During this year the peatland became a large source of carbon (189 $gC.m^{-2}.year^{-1}$) to the atmosphere.

Plain Language Summary

Peatlands contain large amounts of organic carbon that was accumulated during the Holocene. Mountain peatlands, although very numerous, are still poorly known because they are small and scattered in the landscape in valley bottoms often difficult to reach. Whether these systems currently accumulate carbon and may continue to do so in the future is largely unknown. Here we present a comprehensive assessment of the carbon balance of a mountain peatland in the French Pyrenees, based on field measurements including winter CH_4 fluxes and fluvial export of dissolved organic carbon, satellite imagery and statistical models. We show that on average over 2017-2022 the peatland acted as a weak source of carbon to the atmosphere and also lost carbon to the nearby stream. However, this weak source hides strong interannual variability: in 2018 the peatland acted as a carbon sink but in the year 2022 when an intense drought struck SW Europe, the peatland acted as a substantial source of carbon. Our study underscores the vulnerability of mountain peatlands to climatic fluctuations, emphasizing the necessity for comprehensive monitoring and modeling approaches to accurately assess their carbon balance under changing climatic conditions, including extreme events.

1 Introduction

Peatlands are central to the global carbon cycle (Gorham et al., 2012; Harenda et al., 2018; Parish et al., 2007). These huge carbon stock result from an unbalanced carbon budget over millennia (Nugent et al., 2018; Loisel et al., 2017). In peatlands, carbon inputs by primary productivity exceeds carbon losses in forms of CO_2 and CH_4 emissions to the atmosphere and fluvial carbon export (Abdalla et al., 2016; Billett et al., 2010; M. R. Turetsky et al., 2014), leading to negative NECB (Net Ecosystem carbon Balance, (Chapin et al., 2006)). Waterlogged conditions restrict oxygen to the topmost centimeters of the peat, limiting aerobic organic matter degradation emitting CO_2, but promoting methanogenesis. Then,peatlands constitute a large but underconstrained source of CH_4 to the atmosphere (Kirschke et al., 2013). Peatlands are also recognized as major sources of organic carbon to surface waters, at local (Rosset et al., 2019; Tunaley et al., 2017) and global scales (Rosset et al., 2022). Fluvial carbon export constitutes a sig-

nificant fraction of peatland carbon balance (Billett et al., 2010; Dinsmore et al., 2010), and is mainly in the form of (DOC) dissolved organic carbon (Dinsmore et al., 2010; Leach et al., 2016). If undisturbed peatlands have remained carbon sinks over millennia, It has been widely demonstrated that carbon uptake by peatlands is considerably reduced when disturbed (M. Turetsky et al., 2002; Fenner & Freeman, 2011). Worldwide, one of the main threat to the carbon accumulation capacity of peatland is drainage (Ramchunder et al., 2009; Hoyt et al., 2020). When peatlands are not directly affected by anthropogneic activities, ongoing global changes and drought events have the potential to strongly modify their carbon balances (Carter et al., 2012; Keane et al., 2021; Yan et al., 2022) and turn peatlands from a sink to a source of C (Loisel et al., 2021; Page & Baird, 2016). This hypothesis is still debated (Wang et al., 2015; Muhr et al., 2011), mainly due to the lack of field observations.

Climate change is expected to be particularly pronounced at high elevation, with direct impacts on mountain ecosystems (Rogora et al., 2018). At the scale of the Pyrenean range, recent downscaling projections predict a temperature increase for the next century, and if the precipitation amount variation is not clear, soil moisture might be reduced in relation to higher evapotranspiration (Amblar-Frances et al., 2020). Similarly, the snow season will be shortened due to the temperature increase. Klos et al. (2023) have shown that snow deficit in winter and drought lead to reduced soil surface saturation in a wetland area under a Mediterranean climate. Therefore, a strong impact on the carbon cycling within mountainous peatlands of the Pyrenees is expected.

The exceptional weather during summer and fall of 2022 in Western Europe might be a good example of such future disruption. July was the hottest on record in Spain since the 1970ies, and summer temperatures were on average 3°C higher than climatological values over large parts of S-W Europe (Serrano-Notivoli et al., 2023). Close to 30% of Europe was under severe summer drought (van der Woude et al., 2023). The flow of the Po River reached its lowest point in the last two centuries (Montanari et al., 2023). This unprecedented summer heat led to a general reduced carbon uptake by European forests (van der Woude et al., 2023) and a decreased greenness of the above tree-line ecosystems in the Alps (Choler, 2023).

While many studies focused on carbon dynamic in northern peatlands (Abdalla et al., 2016; M. R. Turetsky et al., 2014; Yu, 2012), there is still a great lack of measurement data on mountain peatlands, which are less accessible. Many mountain peatlands are still unknown and are not yet included in global peat maps (Xu et al., 2018). Their role in the local and global carbon cycles remains uncertain. Indeed, the few existing studies highlight their sensitivity to climate change (Fonseca et al., 2023), related to the specific ecological and hydrological condition shaping carbon cycling in these ecosystems (Pullens et al., 2016; Millar et al., 2017; Yao et al., 2022; Santoni et al., 2023). These include a short vegetation period, important carbon emissions during non-vegetation period (Pullens et al., 2016; Yao et al., 2022), the influence of altitude on ecosystem functioning (Millar et al., 2017), a strong inter-annual variability of carbon balance due to climate variability experienced by alpine peatlands (Pullens et al., 2016), or the major role of storm events in fluvial carbon export (Birkel et al., 2017; Rosset et al., 2019).

Investigating the role of climatic drivers on individual carbon fluxes and ultimately on peatlands NECB requires establishing pluri-annual inventories of carbon fluxes. Such studies are scarce (Roulet et al., 2007; Dinsmore et al., 2010; Nugent et al., 2018; DAngelo et al., 2021). More studies have established multiannual evolution of NEE (McDonald et al., 2023; Aurela et al., 2007; Nugent et al., 2018), with most studies being limited to the vegetation period. Multiannual studies allow identifying drivers for annual and seasonal fluxes, highlighting the role of all the components of the peatland C cycle, NEE, CH_4 fluxes and DOC exports (Roulet et al., 2007).

In this context, this study aims at quantifying the NECB (CO_2, CH_4 exchange and fluvial carbon export) in a mountain peatland located within the French Pyrenees over a six-year period (2017-2022). This study period includes the major drought event which occurred during the 2022 summer (Faranda et al., 2023). Our main objectives are to 1) model high-frequency CO_2 and CH_4 fluxes using monthly *in situ* chamber fluxes measurements combined with environmental variables monitored on-site and derived from satellite observations, 2) quantify the peatlands inter-annual NECB including the drought event, 3) identify the influence of the drought event on the components of the peatland C cycle (CO_2 and CH_4 fluxes, DOC exports).

2 Materials and methods

2.1 Study site description

Field work was conducted in the peatland of Bernadouze, a French mid-altitudinal north-facing peatland (N424810.4, E012526.1; 1,343m asl) located in the Pyrenees mountains (Fig. 1). This peatland, classified as a regional biological reserve since 1983 and a Natura 2000 site since 2007, is one of the four sites of the French National Peatland Observatory Service SNO-Tourbieres (Gogo et al., 2021). The peatland has developed for 10000 years as a part of an abrupt (slope = 50 %) 1.4 km^2 watershed. It covers an area of 4.7 ha, has an average depth of 2m, with some areas down to 9.5 m (Jalut et al., 1982; Reille, 1990). Its size and altitude are representative of peatlands in the East part of the Pyrenees. Vegetation consists of an ombrotophic area (*Sphagnum palustre* and *Sphagnum capillifolium*) and a minerotrophic area (herbaceous species such as *Carex demissa* and *Equisetum fluviatile*). (Henry et al., 2014; Garisoain et al., 2023) see Figure S1. The climate is temperate with a strong continental influence, classified Cfb following Koppen-Geiger typology (Rubel et al., 2017). Mean annual temperatures and precipitation over the 1959-2022 period ranged around 1478 $mm.year^{-1}$ and 7.5C, respectively (Rosset et al., 2019; Vidal et al., 2010; Vernay et al., 2022). The peatland is usually covered with snow from November to March.

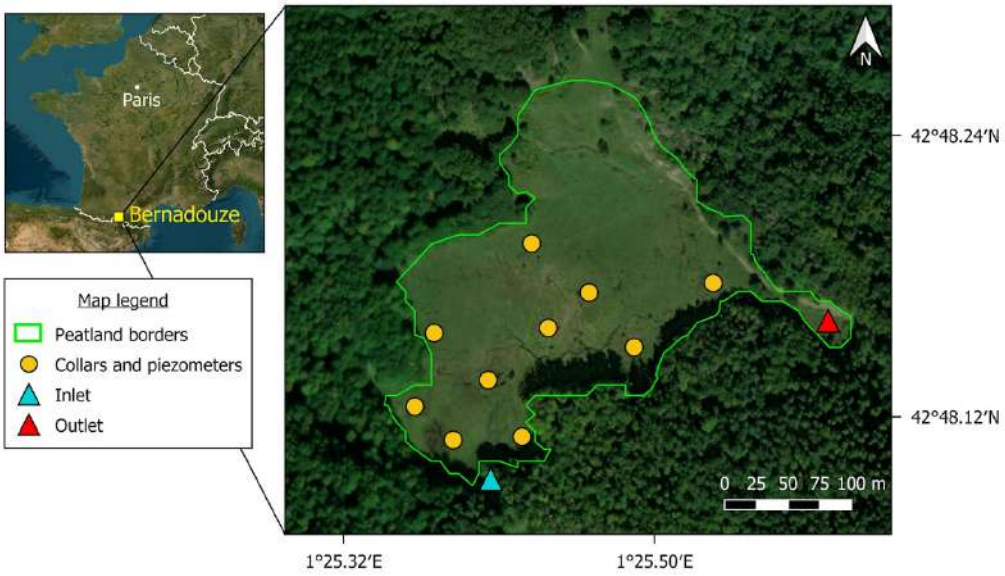


Figure 1. ***Map of the peatland of Bernadouze, in the Pyrenees (France). The yellow circles indicate the locations of the soil collars for GHG (greenhouse gas) flux measurements and of the automatic piezometers. The blue and red triangles indicate respectively the peatland inlet and outlet where measuring dissolved organic matter fluorescence in situ high frequency instrumentation has been deployed, including from sensors.***

2.2 Environmental monitoring

Air temperature (AT) and photosynthetically active radiation (PAR) were measured directly in the peatland, precipitation (P) at a weather station located $\sim$ 450m away, and water table depth (WTD) by 10 automatic piezometer probes (Orpheus Mini water level logger) (Figure 1). Piezometer wells are 50 mm diameter PVC buried tubes.

All data were recorded at a 1-hour frequency. However, AT and PAR sensors occasionally experienced disruptions due to periodic snowfall and battery losses, resulting in gaps in the time series. To overcome these gaps, AT and PAR derived from the S2M reanalysis was used, which combines the French weather service SAFRAN meteorological reanalysis (8 km resolution) with the SURFEX/ISBA-crocus snow cover model (Vernay et al., 2022). The S2M chain was applied in a local mode, i.e. at the scale of the "Couserans" massif, assuming homogeneous weather conditions across the massif for equivalent altitudes but accounting for local topographic mask in the calculation of the shortwave radiation. The vertical resolution of the S2M model is 300m, with an hourly frequency. Particularly for PAR, the site's topographical features were carefully considered, through altitude, slope, and aspect of the peatland. The S2M chain provided a time series from 2013 to 2022 corresponding to both direct and diffuse incident solar energy. We used a linear regression between the measured PAR radiation in the field and the total incident radiation from S2M to validate the PAR time series. Lastly, start and end dates of snow cover over the peatland were identified based on S2M snowfall records and Sentinel-2 image screening (Sentinel-hub Playground, `https://apps.sentinel-hub.com/sentinelplayground/`), respectively. The CI (chlorophyll index) vegetation index is commonly used as a proxy for the photosynthetic activity of vegetation. CI was calculated from Sentinel-2 level 2A products, i.e. bottom of atmosphere reflectances at a 20m resolution available in Google Earth Engine (S2 SR HARMONIZED dataset). The CI index was spatially averaged over the ombrotrophic zone of the peatland, where *Sphagnum* mosses predominate (Garisoain et al., 2023).

2.3 Development of an annual drought index based on AT and WTD

A Drought Index (DI) was developed (1) to evaluate the drought pressure on the site, combining temperature and water level, and (2) to compare the interannual variability of cumulated carbon fluxes to the combined variations of AT and WTD, the two main variables available for the site that influence these fluxes, analogous to ombrothermic diagrams. The index is defined as the the total area above zero and below the curve resulting from the subtraction of hourly $WTD_{normalized}$ from $AT_{normalized}$ time series (Figure S4), after data normalization.

2.4 Monthly monitoring of CO_2 and CH_4 fluxes

Monitoring of CO_2 and CH_4 exchanges between the peatland and the atmosphere started in 2017 for CO_2 and 2019 for CH_4 and was performed using the static chamber technique (with the use of custom-made transparent acrylic chambers, 30 cm in diameter and height placed on 30 cm diameter soil-collars). This strategy was adopted in 2016 since installation of an eddy covariance tower was impossible due to the modest size and topography (strong slopes) of the site. Collars were inserted in 10 locations close to the automatic piezometers, and spatially distributed to cover the vegetation mosaic (Figure 1). Despite the recognized potential for soil collars-induced biases in gas flux measurements (Heinemeyer et al., 2011; Jovani-Sancho et al., 2017; Ramirez et al., 2017), this approach is the sole method that could guarantee a perfect seal between the chamber and the peatland soil, featuring uneven microtopography and densely packed vegetation. Monthly measurements were conducted mostly during snow-free periods, resulting in 50 and 34 campaigns for CO_2 and CH_4, respectively. In each campaign, flux measurements were performed on five randomly selected collars, following the recommendation of ICOS network (Pavelka et al., 2018). Flux measurements at each selected location were taken around mid-day, first in day-light using the transparent chamber, yielding the net ecosystem exchange (NEE). The chamber was subsequently covered with an opaque aluminum cover to quantify the ecosystem respiration (ER). Each flux measurement for each location lasts 5 minutes, covering an overall measurement period of around 1 hour on the peatland. The chamber has an automatic fan. Between each 5 min mea-

surement the chamber is opened and ventilated, so as to reduce the headspace accumulation of gases. The evolution of CO_2 concentrations in the chamber was monitored with a CARBOCAP GMP 343 CO_2 probe (VAISALA) from 2017 to 2021, and to a LI-7810 (LI-COR) analyser from 2019 to 2022. From 2019 to 2022, concurrent monitoring was performed to confirm the similarity of the measurements from the two analyzers (Fig. S2 in Supplementary Data). For CH_4, all measurements were conducted with the LI-7810 since 2019.Flux measurements were carried out during the winter of 2021-2022. The chamber was positioned directly on the snow, as the collars were unavailable because they were buried under the snow. Additionally, manual measurements of AT, PAR and WTD were also conducted with each flux measurement.

Fluxes of CO_2 and CH_4 were then calculated from the linear regression of the concentrations inside the chamber over time, using the following equation:

$$F_{CO_2,CH_4} = \frac{d_{CO_2,CH_4}}{dt} \times \frac{h \times Pa}{R \times AT} \tag{1}$$

where F is the flux of CO_2 or CH_4 ($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$), $\frac{d_{CO_2,CH_4}}{dt}$ the slope of the evolution in gas concentrations within the chamber as a function of time ($ppm.s^{-1}$); h the total headspace height (chamber + soil collar; m); Pa the atmospheric pressure (J m^{-3}); R the ideal gas constant of 8.314 ($J.K^{-1}.mol^{-1}$); and AT the air temperature inside the chamber (K). Then, the gross primary productivity (GPP), was calculated as GPP = -NEE + ER.

Some collars were dominated by *Sphagnum* mosses, others by herbaceous vegetation or a mixture of the two. No significant differences in fluxes could be established when the collars were distinguished by dominant vegetation type (not shown). The fluxes considered below therefore correspond to the spatialised average over the entire peatland (*Sphagnum* mosses and herbaceous plants combined).

2.5 Modelling of hourly GPP, ER, NEE and CH_4

Hourly CO_2 and CH_4 fluxes across the studied period were determined for all combined plots, by fitting non-linear equations and empirical parameters to the in-situ measurements and the auxiliary data collected during each campaign. First, the GPP was derived using PAR, AT and a chlorophyll index (CI) (Gitelson & Merzlyak, 1994). The CI index was obtained every 3 to 4 days from Sentinel-2 L2A data and was then linearly interpolated to daily values. This index has been demonstrated to be an effective predictor of CO_2 exchanges in peatlands (Tucker et al., 2022). The dependence on a near infrared vegetation index (the CI here) facilitates the representation of GPP seasonality (Junttila et al., 2021), while the reliance on hourly AT and PAR allows describing the diurnal cycles. The equation for GPP is as follows:

$$GPP = a \times PAR \times AT \times CI \tag{2}$$

Here, GPP is in $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, with PAR in $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ and AT in K.

Then, ER was adapted from the equations of (Bortoluzzi et al., 2006; Leroy et al., 2017), with the inclusion of GPP following (Gao et al., 2015) :

$$ER = (b \times \frac{WTD}{WTD_{min}} + c) \times e^{d \times \frac{AT}{AT_{max}}} + f \times GPP - g \tag{3}$$

with ER in $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, WTD in m counted negative downward below ground and AT in K. WTD_{min} and AT_{max} represent the minimum and maximum values of WTD and AT observed throughout the study period, respectively.

The NEE ($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$) was then inferred from the calculated ER and GPP as follows:

$$NEE = ER - GPP \tag{4}$$

Lastly, CH_4 fluxes were estimated, from PAR, AT, CI, and WTD with the following equation:

$$FCH_4 = (h \times CI \times PAR + i \times CI \times AT + j \times AT) \times (l + m \times WTD) \quad (5)$$

Here, FCH_4 is in $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, PAR in $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, AT in K, and WTD in m. WTD is negative when the water table lies beneath the soil surface.

Empirical parameters a, b, c, d, f, g, h ,i, j, l and m (Eq. (2), (3) and (5)) were determined through an optimization process (curve fit function) from the python scipy.optimize library that uses non-linear least squares to fit a function to the *in situ* GHG data. A function was fitted for each flux (GPP, ER, CH_4) or each equation ((2),(3),(5)). Specific values of the empirical parameters can be found in Table S1 in Supplementary data. Hourly time-series of GPP, ER, NEE and FCH_4 were then computed using Eq. (2) to (5) with the 1-hour frequency auxiliary data from S2M, the WTD recorded on the site, and the daily CI time-series. Finally, GPP was set to zero during snow-covered periods.

2.6 Fluvial organic carbon export from the peatland

The fluvial organic carbon export (DOC) from the peatland was determined following the methodology described in (Rosset et al., 2019). The peatland area represents approximately 3% of the entire watershed. In order to ascertain the contribution of the peatland to the DOC flux (hereafter FDOC), a high frequency *in situ* protocol was developed at the inlet and outlet of the peatland (Figure 1). The DOC concentrations were estimated at a high temporal resolution (30 minutes) using an optical proxy (fluorescence of dissolved organic matter, fDOM) on a EXO-2 probe (YSI, USA), by following the signal correction and calibration described in Rosset et al. (2019). Inflow and outflow DOC fluxes were determined, which enabled the calculation of the specific contribution of the peatland area to the watersheds DOC flux (from 64 to 85% of the outlet flux). High frequency temporal fluxes were finally summed annually to calculate the specific DOC flux in g $m^{-2}.yr^{-1}$.

2.7 Peat core sampling and analysis

In September 2016, a one-meter monolith was extracted using a stainless steel Wardenaar peat corer, in the south and ombrotrophic section (Rosset et al., 2020) of the peatland. The core was kept frozen and then sliced at a 1 cm resolution following the protocol described in (De Vleeschouwer et al., 2010) and wet and dry mass were then determined for all subsamples to calculate the peat bulk density. Total carbon and nitrogen contents were analyzed for all samples using a Flask 20000 elemental analyzer (ThermoScientific, USA). In order to establish carbon accumulation rates at different timescales, seven samples (averages depths of -1.5, -3.3, -5.4, -7.4, -13.6, -28.7 and -67.7 cm, Table S2), plant macro-fossils were extracted and sent to Beta Analytic (USA) for 14C measurements (acid/alkali/acid treatment). Five samples contained radiocarbon from aerial nuclear weapon tests (so-called bomb 14C pulse). Based on the 14C bomb-pulse curve, we assigned precise date intervals (Spalding et al., 2005; Goodsite et al., 2001). We then combined these calibrated ages with the 2 conventional radiocarbon ages, interpolating the dates for each depth using Clam age depth model (Figure S5) (Blaauw, 2010). The carbon accumulation rate for each peat layer (1 cm resolution) was computed using the age model, bulk density and carbon content. The long-term apparent rate of carbon accumulation (LORCA, $gCm^{-2}.yr^{-1}$) was derived by dividing the total mass of accumulated carbon by the deepest 14C calibrated age (Turunen, 2003). Recent apparent rates of carbon accumulation (RERCA; $gC.m^{-2}.yr^{-1}$) were calculated by dividing the total mass of carbon accumulated in the acrotelm by three ages (1850 CE, 1900 CE and 1950 CE) up to the coring year (2016 CE).

2.8 Net ecosystem carbon balance

In order to assess the carbon dynamics of the peatland, the net annual ecosystem carbon balance (NECB) was computed for each year spanning 2017 to 2022. The NECB was determined as follows: $NECB = ER - GPP + FCH_4 + FDOC$, considering these variables as the primary sources and sinks within the peatland (Chapin et al., 2006). Loss of carbon by VOCs (volatile organic compounds) were not considered, as they could not be assessed. Regarding fluvial carbon export, dissolved CO_2, CH_4 and POC contribution, were not included due to lack of instrumentation In a previous study (Rosset et al., 2019), POC export had been estimated to represent 17% of the total organic fluvial export. Note that this sign convention is opposite to Chapin's original definition but simplifies the comparison with NEE. A negative value in the NECB signifies carbon uptake by the peatland, indicating its role as a carbon sink. We use modelled values for ER, GPP and FCH_4, and measured values for FDOC.

2.9 Uncertainties estimation of the models in the annual cumulated NEE and FCH_4

We established the models that fit best the observations for GPP, ER, NEE and CH_4 fluxes. To estimate the uncertainty related to this choice of models, we used the bootstrap function in the scipy.stats library to calculate "a two-sided bootstrap confidence interval of a statistic" (`https://docs.scipy.org/doc/scipy/reference/generated/scipy.stats.bootstrap.html`). This function first "takes a random sample of the original sample (with replacement)". Secondly, "Compute the bootstrap distribution of the statistic: for each set of resamples, compute the test statistic" and finally "Determine the confidence interval" δ. With this function, we have calculated the 95% confidence interval for the $coef_{director}$ coefficient of the linear regression between the best fit and the observations: $observations = coef_{director} \times bestfit$. Then by multiplying $coef_{director} \pm \delta$ (confidence interval) and the best fit time series, we obtain an estimate of the 95% confidence interval of the best fit of the GPP, ER, and CH_4 fluxes, and thus get an idea of the uncertainty of the models in relation to the observed data. To obtain the confidence interval of the NEE, the addition of the confidence interval of GPP and RE was used ($\delta_{NEE} = \delta_{GPP} + \delta_{RE}$).

3 Results

3.1 Environmental variables

The mean annual temperature ranged between 7.72 to 9.39°C, with 2022 being the warmest year of the entire study (Table 1). The growing season in Bernadouze extends from mid-April to late October due to low temperatures, limited light availability, and the regular presence of a snow cover. Annual accumulated precipitation ranged between 1224 and 1843 mm, with 2022 being the driest recorded year during the study (Table 1). The mean water table was $-0.21m$ below the soil surface during the entire measuring period, with slight mean WTD interannual variation (range -0.18m to -0.25m; Figure S3B). A large decrease in the WTD was observed each year during summer, supported by a concomitant decrease in rainfall and an increase in air temperature. Specifically, the mean interannual WTD for July and August was $-0.35\pm0.13m$. However, in 2019 and 2022, the WTD during these months was down to $-0.43\pm0.11m$ and $-0.53\pm0.10m$, respectively, compared to the four other years when the mean WTD stayed between -0.28 to -0.32 m.

Table 1. Mean annual air temperature (MAAT, °C), precipitation (MAP, $mm.year^{-1}$), flow of the stream (mm), range (min-max) for annual DOC export (gC $m^{-2}.year^{-1}$), and cumulated GPP, ER, NEE, FCH_4 and NECB (gC $m^{-2}.year^{-1}$) from 2017 to 2022 and associated uncertainties.

Year	**2017**	**2018**	**2019**	**2020**	**2021**	**2022**
MAAT °C	7.77	7.72	7.83	8.68	7.95	9.4
MAP (mm)	1444	1843	1603	1602	1385	1224
Flow (mm)	390	433	345	492	345	244
FDOC ($gC.m^{-2}.year^{-1}$)	$[15.9-21.2]$	$[14.5-19.3]$	$[17.9-23.9]$	$[31.2-41.6]$	$[16-21.3]$	$[13.4-17.2]$
GPP ($gC.m^{-2}.year^{-1}$)	645 ± 77	665 ± 79	556 ± 66	564 ± 67	615 ± 73	614 ± 73
ER ($gC.m^{-2}.year^{-1}$)	622 ± 93	603 ± 90	634 ± 95	620 ± 93	599 ± 89	770 ± 115
NEE ($gC.m^{-2}.year^{-1}$)	-23 ± 170	-62 ± 169	78 ± 161	56 ± 160	-16 ± 163	156 ± 188
FCH4 ($gC.m^{-2}.year^{-1}$)	20.5 ± 3.5	21.8 ± 3.8	16.9 ± 2.9	19.4 ± 3.4	20.7 ± 3.6	18 ± 3.1
NECB ($gC.m^{-2}.year^{-1}$)	15 ± 176	-23 ± 175	115 ± 167	111 ± 169	23 ± 169	189 ± 193

3.2 Observed CO_2 and CH_4 fluxes

Observed net ecosystem exchange (NEE), gross primary productivity (GPP), and ecosystem respiration (ER) exhibited clear seasonal variations throughout the years of measurements. Interannual variation was particularly pronounced for NEE, with peak measurements ranging from around -5 to around -12 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ in 2020 and 2022, respectively. This pattern of NEE was likely driven by the interannual variation of peak GPP, whose lower and higher values were also observed in 2020 (14.9 ± 3.21 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$)

and in 2022 (21.3 ± 3.92 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$), respectively. In contrast, interannual variations in ER fluxes were less clear, with peak values ranging from 9.77±2.37 to 13.6± 1.23 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$), with the largest flux observed in 2019. For methane (CH_4), stable emissions were observed throughout 2019, but a marked seasonal cycle was evident in the other three years, particularly in 2021 and 2022 (Figure 2D). Average CH_4 measurements over the four years of measurements were 52.9±37.8 $nmol.m^{-2}.s^{-1}$. Finally, measurements of ER and CH_4 conducted with a snow cover on the peatland ($> 1m$) during the 2021-2022 winter, averaged 0.64±0.17 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ and 22.8±8.55 $nmol.m^{-2}.s^{-1}$, respectively (Figure 2C and D).

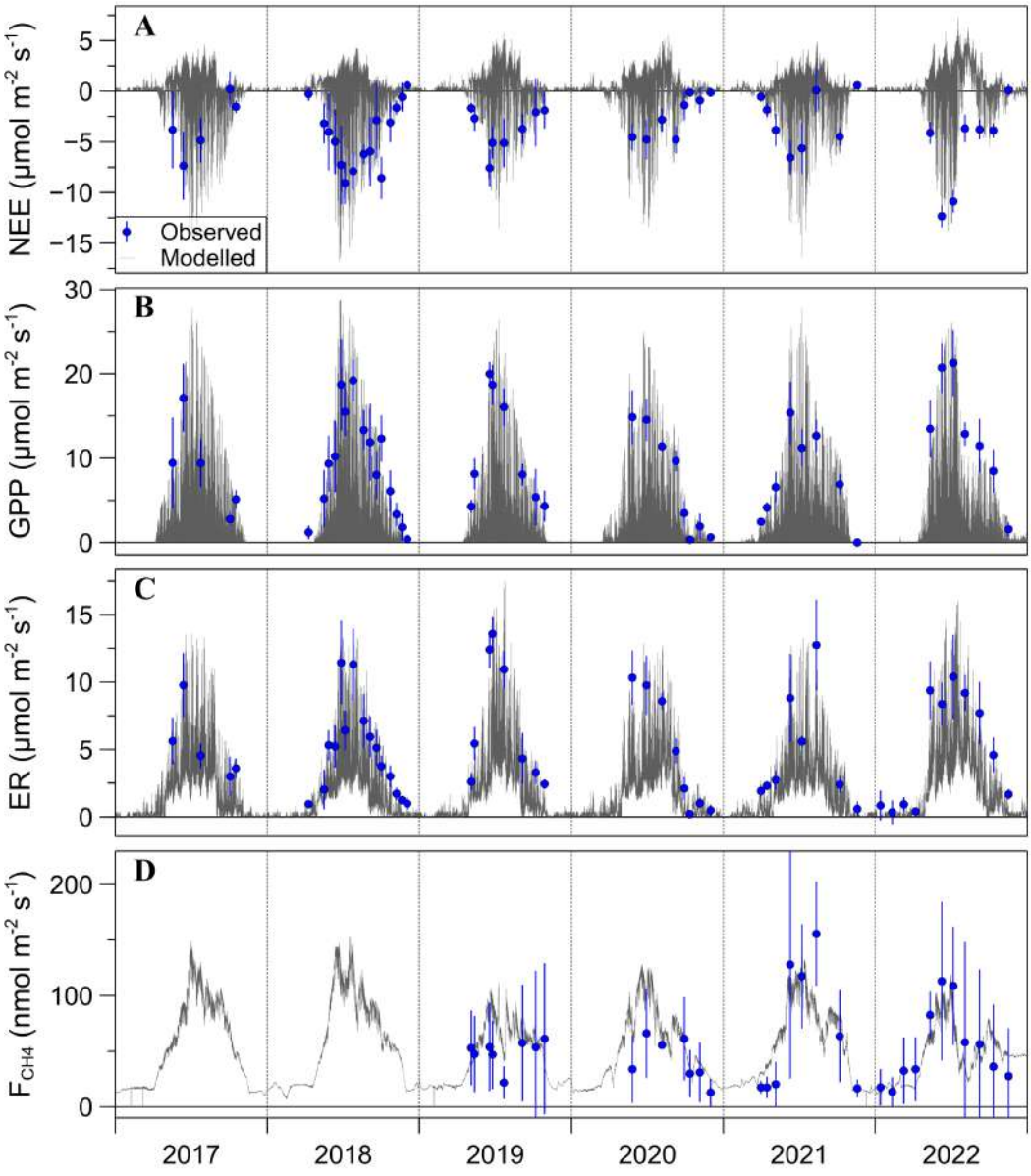


Figure 2. ***Observed (blue; mean SD, n=5) and modelled (grey) A) NEE*** *($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$)*, ***B) GPP*** *($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$)*, ***C) ER*** *($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$)*, ***and D) FCH$_4$*** *($nmol.m^{-2}.s^{-1}$)* ***fluxes from January 2017 to December 2022 in the peatland of Bernadouze.***

3.3 Modeled CO_2 and CH_4 fluxes

3). The degree of correlation between the modelled values of GPP and ER and the measured ones, was evaluated using the R^2 of the Pearson correlation coefficient (Figure S7 in Supplementary data). The obtained R^2 values of 0.69 and 0.84 for GPP and ER, respectively, indicated a satisfactory performance of the models to represent the underlying CO_2 flux processes. However, for CH_4 and NEE the correlation between the modelled values and measured values is weaker, with R^2 values of 0.59 and 0.45.

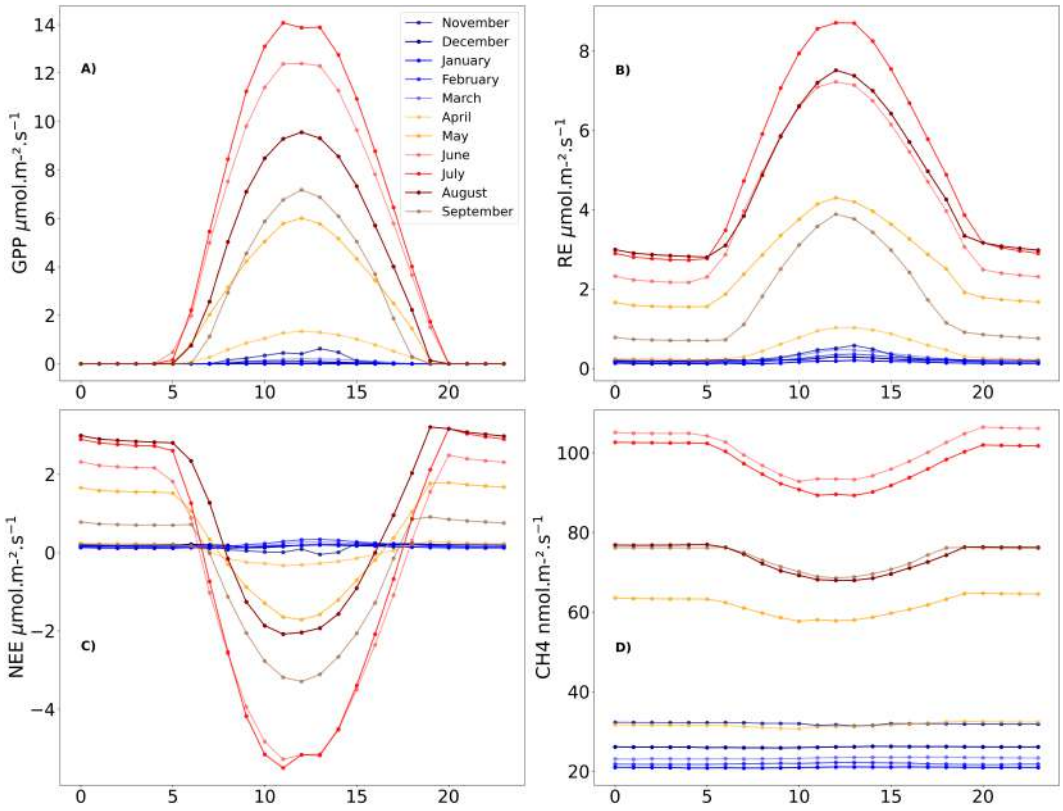


Figure 3. ***Monthly average diurnal cycle of modelled GPP, ER, NEE and CH_4 over the 2017-2022 period***

3.4 Seasonal evolution and interannual variability GPP, ER and NEE fluxes

The annual cumulated GPP ranged from 556 to 665 gC.m^{-2}.yr^{-1} with a mean of 610 ± 39 gC.m^{-2}.yr^{-1} (Figure 4A). For ER, the annual cumulated value remained relatively consistent from 2017 to 2021, ranging from 599 to 634 gC.m^{-2}.yr^{-1}; however a notable increase of the annual cumulated ER of 22% was observed in 2022, reaching 770 gC.m^{-2}.yr^{-1} (Figure 4B). This interannual variability of GPP and ER resulted in very large differences in annual NEE, ranging from -62 gC.m^{-2}.yr^{-1} in 2018 to 156 gC.m^{-2}.yr^{-1} in 2022. These large differences can be explained by the seasonal cycle of these fluxes and their cumulated values. During winter, from November to April, the peatland is covered in snow, resulting in zero GPP and low but constant ER, resulting in positive NEE. Then, starting from April, both GPP and ER increased significantly, producing a sharp increase in the cumulated values. During this period, the increase in NEE was faster (larger ER than GPP) in years 2017 to 2019 but remained stable from 2020 to 2022. This is related to a later start of photosynthesis in 2017 to 2019. Then, in early June, the cumulated NEE started to decrease, driven by an uptake of C by the peatland (GPP $\geq$ ER). For all years except 2017 and 2018, cumulated NEE increased again from mid-July to August or September, indicating lower GPP than ER. This mid-summer periods with lower GPP than ER corresponded to low levels of the WT in mid-summer in the last 4 years (Figure S3). This peak in the NEE value was specifically marked for 2019, 2020 and 2022, for which the system fully turned into a source of C, while it remained a C sink for the other years. After that, cumulated NEE decreased again due to higher GPP than ER until September (for 2019, 2020 and 2022) and October (for 2017, 2018, 2021).

Finally, uncertainties have been established for all fluxes and are presented in Figures S8 and S9. These allow us to take into account biases due to statistical modelling, as well as biases due to the spatialization of measurements on the peatland. Although the uncertainties associated with the cumulated fluxes are significant, the general trend remains the same.

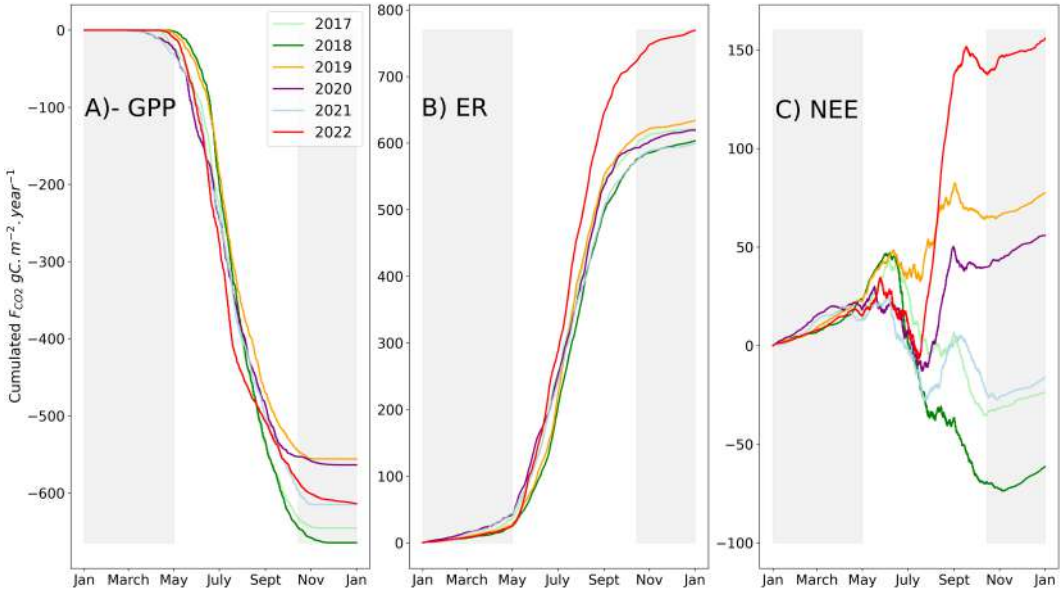


Figure 4. ***Cumulative values ($gC.m^{-2}.yr^{-1}$) of A) -GPP, B) ER and C) NEE over the period 2017 to 2022. The shaded area correspond to the time periods when the peatland is covered with snow.***

3.5 Fluvial organic carbon exports

The DOC export from the peatland exhibited a high interannual variability, with values ranging from [13.4-17.2] to [31.2-41.6] $gC.m^{-2}.yr^{-1}$ over the reported period (Table 1). The range provided here for the specific DOC flux covers the uncertainties related to the water inflow due to the karstic nature of the watershed (Rosset et al., 2019). For annual carbon balance, an annual mean value is considered.

3.6 Net annual ecosystem carbon balance

. The peatland NECB showed a large interannual variability, ranging from -23 to 189 $gC.m^{-2}.yr^{-1}$ (mean of 55 $gC.m^{-2}.yr^{-1}$) (Figure 5). The peatland was a net source of C for all years except 2018. FCH_4 and FDOC fluxes constituted an equivalent contribution to NECB. Cumulated FCH_4 remained stable for all years with a mean value of 20±1.7 $gC.m^{-2}.yr^{-1}$, which represented 36% of the mean NECB during the whole studied period. FDOC with an average value of 21.2 ± 7.1 $gC.m^{-2}.yr^{-1}$, accounted for 38 % of mean NECB over the entire period.

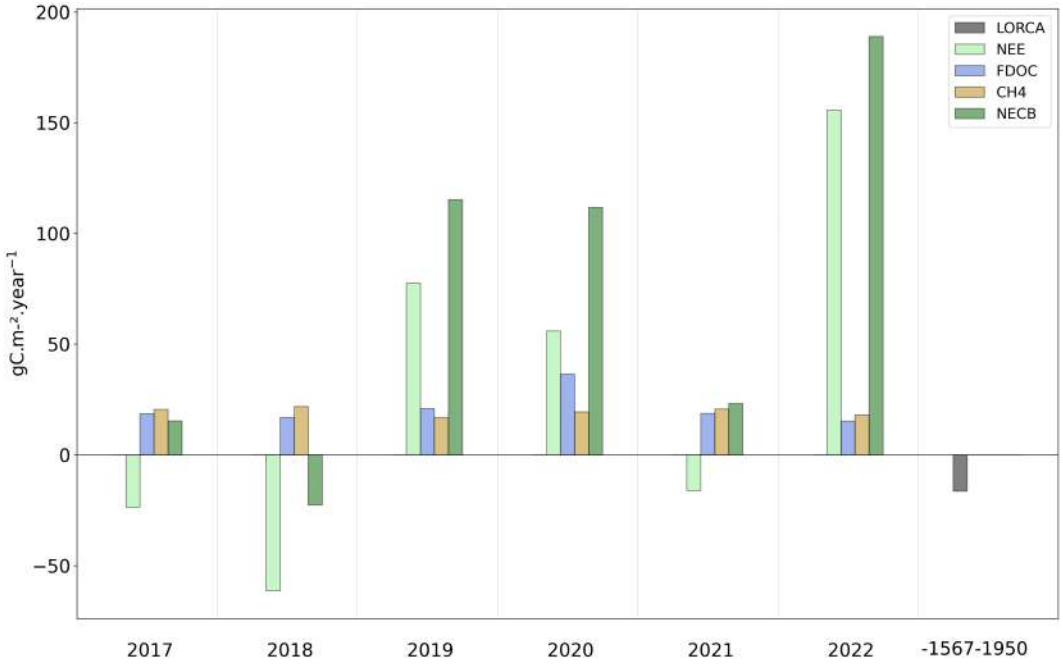


Figure 5. ***Annual values of NEE, FCH_4, FDOC and NECB between 2017 and 2022 ($gC.m^{-2}.yr^{-1}$), and LORCA ($gC.m^{-2}.yr^{-1}$).***

3.7 Long term carbon accumulation rates

The analyzed peat core showed a high density of the peat below 10 cm depth, with a peak of 0.37 g.cm^{-3} at 30 cm and an average value of 0.22±0.06 g.cm^{-3} for the whole core below 10 cm. The carbon content was consistently high and uniform along the entire core, with an average of 43.9±2.6 % C. A decrease of carbon content (down to 33 % C) was observed around 30 cm, consistent with the increase of bulk density. The peat is dating back to 4088 Yr BP at a depth of 73 cm. The 14C data are summarized in the Table S2. The LORCA was calculated at 16.4 gC.m^{-2}.yr^{-1}, while larger values were observed for RERCA, with 48.5, 59.2 and 72.1 gC.m^{-2}.yr^{-1} since 1850 CE, 1900 CE and 1950 CE, respectively.

3.8 Combined effect of AT and WTD on annual cumulated fluxes

For the 2017-2021 period only, a strong correlation between the annual values of GPP, ER, NEE, FCH_4 and the Drought Index (DI) was evidenced (Figure 6). A rising drought index, i.e. an increase in AT and/or a decrease in WTD, led to a reduction in GPP (Figure 6A). Conversely, this rise resulted in an increase in ER and NEE (Figure 6B and C). Additionally, a decrease in FCH_4 with increased DI could also be observed (Figure 6D). The year 2022 was characterized by a strong drought (DI value of 53). For this 2022, the annual carbon fluxes did not follow the linear regression established with DI for the preceding years (Figure 6).

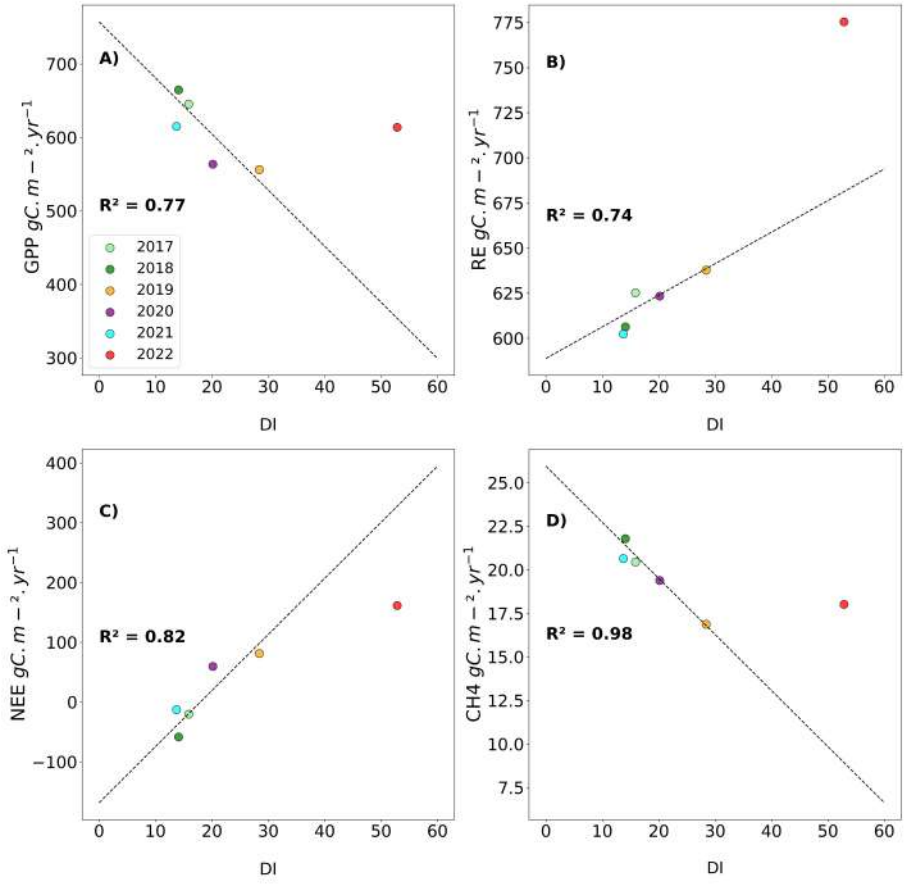


Figure 6. ***Relationships between annual cumulated values*** *($gCm^{-2}.year^{-1}$)* ***of A) GPP, B) ER, C) NEE and D)*** *FCH_4* ***and the drought index DI. Black linear regression corresponds to the 2017-2021 period.***

4 Discussion

4.1 Fluxes modeling strategy : benefits from combining *in situ* and remote sensing data

The inclusion of the CI vegetation index to the GPP, CH_4 and indirectly ER flux models significantly improved their reliability (Table S3). Other studies have previously included satellite vegetation indices to model peatland GPP (Lees et al., 2021; Schubert et al., 2010; Harris & Dash, 2011; Ingle et al., 2023; Junttila et al., 2021) (see equation (1)). As presented by Gao et al. (2015) and again by Junttila et al. (2021), the inclusion of GPP in the respiration equation (2) improved the ecosystem respiration model. This is because ecosystem respiration includes vegetation respiration that is on average proportional to GPP (see for instance (Collalti & Prentice, 2019)).

We chose to model NEE as the difference between ER and GPP instead of directly modeling NEE. Since our NEE measurements were all taken at midday, they were all negative (see Figure 2). As a result, direct modeling of NEE, even if it leads to a stronger correlation coefficient ($R^2 = 0.69$), did not enable us to reconstruct meaningful diurnal NEE fluxes. The separation between photosynthesis and respiration fluxes therefore appeared to be of prime importance to reproduce a positive NEE flux during the night and negative ones when photosynthesis exceeds respiration during the day (D Acunha et al., 2019; Lafleur et al., 2001)

Methane fluxes are usually modeled using temperature and water table fluctuations (Baird et al., 2019). Only a limited number of studies have used vegetation indices (Tucker et al., 2022; Sjogersten et al., 2023; Rasanen et al., 2021). In our study, the chlorophyll index is key for CH_4 exchanges modelling. In particular, observed CH_4 fluxes correlated very well with the CI $\times$ PAR product at our site, enabling the reproduction of the diurnal cycle described by other studies (Long et al., 2010; Lhosmot et al., 2022). Our statistical CH_4 model shows nighttime methane emissions being higher than daytime ones. Recent publications on methane emissions from peatlands have highlighted the links observed between photosynthesis fluxes, PAR and methane fluxes. In particular, Lhosmot et al. (2022); Knox et al. (2021) showed that for temperate Sphagnum peatlands, diurnal methane fluxes reach their minimum when PAR and photosynthesis are at their maximum. In our model, The CI $\times$ AT product modulates the seasonality of CH_4 fluxes, the latter widely documented and linked to soil and air temperature (Chi et al., 2020; Chang, 2022).

This approach is promising in the perspective of studying carbon cycling in mountainous peatland sites where installation of EC tower is difficult if not impossible. Optical remote sensing can also serve to acquire spatialized proxies for peatland like plant biomass (Pang et al., 2023) or water table depth (Burdun et al., 2023) These proxies can then be utilized to derive spatialized carbon balances for peatlands, offering valuable data for broader-scale studies.

4.2 Beyond NEE : Contribution of under-studied fluxes in mountain peatland NECB

While the NEE continues to be the primary factor influencing the NECB, our study revealed the relative importance, for a mountainous peatland site, of usually under-considered fluxes in peatland carbon studies, winter CH_4 and fluvial organic carbon fluxes. CH_4 fluxes are in the high range of those reported by (Abdalla et al., 2016) for northern peatlands. The annual cumulative CH_4 emissions represented 78% of total NEE emissions. If methane emissions are the highest during the summer, our study revealed that methane winter fluxes (when the peatland is covered with snow) accounted for 17% of annual methane emissions, whereas winter CO_2 fluxes accounted only for 5% of total respiration fluxes. This is not particularly surprising, knowing that the temperature in the peat remains

above freezing for the whole winter. This underlines the importance of winter fluxes, particularly methane , and the importance of the non-vegetation season during snow covered periods for mountain peatlands. Similar contributions (10-30%) of winter fluxes to annual CH_4 emissions had previously been reported for boreal peatlands (Dise, 1992; Strack et al., 2008; Webster et al., 2018; Pelletier et al., 2007) and mountain wetlands (Mast et al., 1998). Changes in winter fluxes have been shown to influence then annual carbon balance (Nugent et al., 2018). In addition to winter fluxes, our study of the carbon balance of the Bernadouze mountain peatland showed that fluvial carbon exports were crucial when estimating the ecosystem NECB. For the studied period (6 years), carbon export of fluvial organic carbon (127 $gC.m^{-2}$) was equivalent to the CH_4 emissions (117 $gC.m^{-2}$).

The annual DOC exports represented from 8% (2022) to 106% (2021) of NECB. When all years are combined, the fluvial organic carbon export represented 38% of the peatland carbon loss (NECB over 6 years). This proportion would even increase if POC was included. At this peatland, it could represent 17% of the fluvial carbon export (Rosset et al., 2019). The fluvial export represented 66% of the carbon emitted as CO_2 (NEE). This is more than what has been reported by (Dinsmore et al., 2010) in Scotland, where DOC represented 24% of NEE C uptake and by (Roulet et al., 2007) for the Mer Bleue peatland in Canada, where DOC represented on average 37% of mean NEE. This average value hides a strong interannual variability. In 2022, because of the drought, fluvial export (13-17 $gC.m^{-2}$) was small compared to carbon release as CO_2 (156 $gC.m^{-2}$). Contrastingly, in 2021, the fluvial export of carbon (16-21 $g.m^2$) was rather equivalent to the carbon uptake of CO_2 by the peatland (16 $g.m^2$) presumably attributed to the mountainous terrain, the peatland's relatively modest size in relation to the watershed, and episodes of heavy precipitation which tend to accentuate the contribution of fluvial exports (Rosset et al., 2019).

4.3 Temperate mountain peatlands : from weak carbon sinks to potential carbon sources

The Bernadouze peatland has been a slow but constant carbon sink in the past millenium. The LORCA value reported for this site is lower than the average value reported for temperate peatlands, 26.1 ± 1.47 $gCm^{-2}.yr^{-1}$ (Charman et al., 2013), or more recently for several peatlands in central-Eastern Europe with an average of 21 $gCm^{-2}.yr^{-1}$ (Longman et al., 2021). This mountain peatland show similar LORCA to boreal peatlands, that exhibit values ranging from 13 to 35 $gCm^{-2}.yr^{-1}$ (Loisel et al., 2014; Loisel & Yu, 2013; Primeau & Garneau, 2021; Ratcliffe et al., 2018; Turunen, 2003). In contrast to LORCA, the RERCA values for Bernadouze reveal much higher rates of C accumulation, ranging from 48.5 to 72.1 $gCm^{-2}.yr^{-1}$. However, the elevated values of C accumulation rates at the top of the core, as highlighted by Payne et al. (2019); Young et al. (2019) are due to the presence of undecomposed acrotelm peat, and underestimation of respiration fluxes. In contrast with the above results, our integrated study indicates that this peatland acted as a net source of carbon between 2017 and 2022, with an average positive NECB value of 55 $gCm^{-2}.yr^{-1}$ over this period. The few existing peatland NECB report mostly carbon sink, with a significant interannual variability, including emissions during certain years (Roulet et al., 2007). In Bernadouze, the annual NECB variability mainly resulted from the variation in the annual NEE, while both DOC and CH_4 fluxes remained relatively stable over the studied period, and the peatland alternated between acting as a CO_2 sink and source for the atmosphere (Figure 5). This is inline with the 6 years study at Mer Bleue (Roulet et al., 2007) and the synthesis of Carter et al. (2012) when comparing CO_2 and CH_4 fluxes. The positive average NEE of 32 $gCm^{-2}.yr^{-1}$, contrasts with most of the reported values for temperate peatlands in the literature (ranging from 0 to -200 $gCm^{-2}.yr^{-1}$ (Alekseychik et al., 2021; Peichl et al., 2014; Nugent et al., 2018)).

This discrepancy between long term and recent carbon balance for the Bernadouze peatland might suggest that the peatland has turned from a sink to a source of C. However, the timing and processes behind such a switch, are uncertain. A change in the carbon balance of the peatland can be expected from the ongoing climate change. Mean annual temperatures in the peatland increased by 1 degree since the early 1960ies and maximum temperatures by $8°C$ for instance. Knowing the sensitivity of ecosystem respiration to temperature (Sun et al., 2023; Ben & Thompson, 2010), it is likely that the ER increased in the last 50 years. It has been observed that drier conditions in summer were associated with lower carbon uptake in Canadian boreal peatlands (McDonald et al., 2023). Similarly, higher temperatures also mean higher evapotranspiration that may reduce soil water content and deepen the water table even if the precipitation remain stable. This also tends to increase C release to the atmosphere by promoting oxic decomposition. However, higher temperatures may also mean a longer growing season that favors GPP. Our results for the last 6 years indicate that the balance between C release and uptake was more in favor of C release, whether directly to the atmosphere as CO_2 or CH_4, or to the river system as DOC.

4.4 Impact of a severe drought on a mountain peatland carbon balance

Few studies have explored the impacts of severe drought on peatlands (Sterk et al., 2023). This is largely due to the lack of opportunities to conduct measurements on a peatland before, during, and after such an extreme event. Mesocosm studies have been conducted to compensate for this scarcity (Sterk et al., 2023; Dieleman et al., 2015; X. Kang et al., 2018; Robroek et al., 2024). While these are valuable initial approaches, they do not fully replicate *in situ* conditions, including the influence of topography, hydrology, and microhabitats, all of which can modify gas exchanges. Our study stands out as one of the very few *in situ* investigations into extreme drought in a peatland. The severity of the 2022 drought on the peatland, quantified by the DI drought index, stands out from the interannual variability of the site, at least over the 2017-2021 period. Recent climate studies based on the observational record showed that the summer of 2022 was exceptional compared to the last 50 years (Serrano-Notivoli et al., 2023; van der Woude et al., 2023). Paleoclimatic reconstructions for the Central Pyrenees even show that this summer was likely the driest in the last 280 years and the hottest in the last 700 years (Serrano-Notivoli et al., 2023). These studies reinforce our hypothesis that 2022 was not merely interannual variability.

The combination of higher temperatures and the significant drop in the water table, likely driven by intense soil water evaporation due to high vapor pressure deficit and a lack of precipitation, resulted in the emergence of this extreme drought. It led to premature vegetation senescence, thereby shortening the growing season. In this study, our primary focus was on understanding how *Sphagnum* mosses responded to drought, as they constitute the dominant plant community in the studied peatland area. Therefore, we are operating under Grime's hypothesis (Grime, 1998), which suggests that the significance of each plant community is proportional to its relative biomass. In peatlands, *Sphagnum* mosses indeed represent the most substantial portion of green biomass within all plant communities (Laine et al., 2012). *Sphagnum* mosses, lacking stomata, are particularly vulnerable to drought compared to vascular plants since they cannot regulate their own water content. In equation 2, the decline in the CI vegetation index is responsible for the decrease in GPP during the 2022 drought (Figure S10) (Bragazza, 2008). Simultaneously, rising air temperatures and high evaporation rates have caused the peat to desiccate, permitting oxygen to infiltrate the soil. This, in turn, promoted the decomposition and oxidation of organic matter, as observed by (Kuiper et al., 2014; Fenner & Freeman, 2011). While autotrophic respiration associated with GPP declined, heterotrophic respiration increased more significantly, leading to a rise in ecosystem respiration (Keane et al., 2021; Fenner & Freeman, 2011). Some studies present contrasted findings regarding respiration's response to drought, which may differ from our observations in 2022.

Some suggest that if soil water content drops too low, CO_2 producing bacteria are unable to break down organic matter because they require water for survival (E. Kang et al., 2022). Others propose that microorganisms exhibit stability in the face of drought, making GPP reduction the primary mechanism behind NEE destabilization (Yan et al., 2022). In any case, drought disrupted the peatland's carbon balance, as evidenced by the significant increase in NEE. Similar observations have been made in all other relevant studies (Yan et al., 2022; Keane et al., 2021; Sterk et al., 2023). The years 2019 and 2022, which have a higher DI index compared to the others (specifically, 28 and 53), exhibit the lowest annual cumulated CH_4 fluxes (16,9 $gC.m^{-2}$ and 18 $gC.m^{-2}$). As reported in the literature (Perryman et al., 2023; Wu et al., 2020; X. Kang et al., 2018; Goodrich et al., 2017), the drying of the soil, which allows oxygen to infiltrate and oxidize methane, reduced surface CH_4 flux sources. The effect is not as strong on annual DOC, although it can be noticed that the lowest exports are recorded in 2022, in relation to the reduction of the annual discharge.

This study opens up opportunities for longer-term investigations into the effects of extreme drought on peatlands. The next step would involve examining post-drought years to analyze the peatland's short-term response to a drought. As droughts are likely to occur more frequently in the future (Dai, 2013), they will have a lasting impact on peatland ecosystems. Questions about how plant communities will adapt and the carbon sequestration capacity of peatlands will become increasingly important.

5 Conclusions

This study provides unique insights into the carbon dynamics of temperate mountain peatlands. It provided the an interannual NECB for a mountain peatland. It highlighted the importance of taking into account winter CH_4 fluxes and fluvial export of DOC when establishing annual carbon balance for these ecosystems. The study's novel approach, combining field flux measurements, chlorophyll index derived from satellite images and statistical modeling, improved the reliability of flux modeling for GPP, CH_4, and ER for remote sites. It provided a comprehensive understanding of CO_2 and CH_4 exchanges on an hourly timescale, describing diurnal cycles consistent with the literature and allowing a better prediction of carbon fluxes. If the LORCA report slow but consistent carbon accumulation at our site, the 6 years NECB reveals that the peatland acted as a net source of carbon. However, this trend still needs confirmation over the longer term, as the peatland may currently be in an exceptionally dry state, not reflecting its behavior over longer timescales.

Our study focuses on carbon fluxes and their driving factors, particularly emphasizing their response during a severe drought in 2022. It underscores the pivotal role played by water availability, air temperature, and their interplay, represented by the drought index (DI), in determining the net ecosystem carbon balance (NECB) of the peatland. The peatland exhibited pronounced seasonality in carbon exchanges, resulting in varying net ecosystem exchange (NEE) over the years. The shift from being a carbon sink to a carbon source is contingent upon the prevailing environmental conditions. Mountain peatlands are likely to face exceptional climatic events in the future. Our record for the year 2022 stands out due to exceptionally severe drought conditions, might represent what will become non-exceptional years in the future. During this period, the peatland experienced a shortened growing season, primarily because of substantial water stress. Consequently, this disturbance disrupted the equilibrium between gross primary productivity (GPP) and ecosystem respiration (ER), causing NEE to shift towards becoming a carbon source.

The findings underscore the need for comprehensive monitoring and modeling approaches to accurately assess carbon balances of peatland ecosystems in different climatic condition, including remote sites. The observations from 2022 further highlight the vul-

nerability of mountain peatlands to climatic fluctuations and the potential for shifts in their carbon balance under extreme conditions.

Data Availability statement

The data presented here are available at https://doi.org/10.5281/zenodo.10492398 (Garisoain, 2024).

The S2M dataset is freely available on the AERIS data center on the following `https://doi.org/10.25326/37#v2020.2` (Vernay et al., 2023). The S2M data are provided by Meteo-France CNRS, CNRM, Centre d'tudes de la Neige, through AERIS.

Acknowledgments

This work is a contribution to the REPLIM-OPCC project and has been partially supported by the FEDER funds through the INTERREG V-A Spain-France-Andorra (POCTEFA 2014-2020-503 (REPLIM project, ref. EFA056/15) and ANR-15-CE01-0008, Observatoire Homme-Milieu Pyrenees Haut Vicdessos - LABEX DRIIHM ANR-11-LABX0010. The carbon survey was undertaken in the framework of the "Service National d Observation des Tourbieres" (SNO-French Peatland Observatory), part of the research infrastructure OZCAR, accredited by the INSU/CNRS.

References

Abdalla, M., Hastings, A., Truu, J., Espenberg, M., Mander, U., & Smith, P. (2016). Emissions of methane from northern peatlands: a review of management impacts and implications for future management options. *Ecology and Evolution*, *6*(19), 7080–7102. doi: 10.1002/ece3.2469

Alekseychik, P., Korrensalo, A., Mammarella, I., Launiainen, S., Tuittila, E.-S., Korpela, I., & Vesala, T. (2021, August). Carbon balance of a Finnish bog: temporal variability and limiting factors based on 6 years of eddy-covariance data. *Biogeosciences*, *18*(16), 4681–4704. (Publisher: Copernicus GmbH) doi: 10.5194/bg-18-4681-2021

Amblar-Frances, M. P., Ramos-Calzado, P., Sanchis-Llado, J., Hernanz-Lazaro, A., Peral-Garcia, M. C., Navascues, B., ... Rodriguez-Camino, E. (2020, September). High resolution climate change projections for the Pyrenees region. In *Advances in Science and Research* (Vol. 17, pp. 191–208). Copernicus GmbH. doi: 10.5194/asr-17-191-2020

Aurela, M., Riutta, T., Laurila, T., Tuovinen, J.-P., Vesala, T., Tuittila, E.-S., ... Laine, J. (2007, January). CO2 exchange of a sedge fen in southern Finland-the impact of a drought period. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, *59*(5), 826–837. doi: 10.1111/j.1600-0889.2007.00309.x

Baird, A., Green, S., Brown, E., & Dooling, G. (2019, June). Modelling time-integrated fluxes of CO2 and CH4 in peatlands: A review. *Mires and Peat*(24), 1–15. doi: 10.19189/MaP.2019.DW.395

Ben, B.-L., & Thompson, A. (2010). Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, *464*, 579-582.

Billett, M., Charman, D., Clark, J., Evans, C., Evans, M., Ostle, N., ... Rose, R. (2010, December). Carbon Balance of UK Peatlands: Current State of Knowledge and Future Research Challenges. *Climate Research*, *45*, 13–29. doi: 10.3354/cr00903

Birkel, C., Broder, T., & Biester, H. (2017). Nonlinear and threshold-dominated runoff generation controls DOC export in a small peat catchment. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *122*(3), 498–513. doi: 10.1002/2016JG003621

Blaauw, M. (2010, October). Methods and code for classical age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology*, *5*(5), 512–518. doi: 10.1016/j.quageo.2010.01.002

Bortoluzzi, E., Epron, D., Siegenthaler, A., Gilbert, D., & Buttler, A. (2006). Carbon balance of a European mountain bog at contrasting stages of regeneration. *New Phytologist*, *172*(4), 708–718. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01859.x

Bragazza, L. (2008). A climatic threshold triggers the die-off of peat mosses during an extreme heat wave. *Global Change Biology*, *14*(11), 2688–2695. (_eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2486.2008.01699.x) doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01699.x

Burdun, I., Bechtold, M., Aurela, M., De Lannoy, G., Desai, A. R., Humphreys, E., ... Rautiainen, M. (2023, October). Hidden becomes clear: Optical remote sensing of vegetation reveals water table dynamics in northern peatlands. *Remote Sensing of Environment*, *296*, 113736. doi: 10.1016/j.rse.2023.113736

Carter, M. S., Larsen, K. S., Emmett, B., Estiarte, M., Field, C., Leith, I. D., ... Beier, C. (2012, October). Synthesizing greenhouse gas fluxes across nine European peatlands and shrublands responses to climatic and environmental changes. *Biogeosciences*, *9*(10), 3739–3755. doi: 10.5194/bg-9-3739-2012

Chang, K.-Y. (2022, November). Warming reshapes methane fluxes. *Nature Climate Change*, *12*(11), 971–972. (Number: 11 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/s41558-022-01511-5

Chapin, F. S., Woodwell, G. M., Randerson, J. T., Rastetter, E. B., Lovett, G. M., Baldocchi, D. D., ... Schulze, E.-D. (2006, November). Reconciling Carbon-cycle Concepts, Terminology, and Methods. *Ecosystems*, *9*(7), 1041–1050. doi: 10.1007/s10021-005-0105-7

Charman, D. J., Beilman, D. W., Blaauw, M., Booth, R. K., Brewer, S., Chambers, F. M., ... Zhao, Y. (2013, February). Climate-related changes in peatland carbon accumulation during the last millennium. *Biogeosciences*, *10*(2), 929–944. (Publisher: Copernicus GmbH) doi: 10.5194/bg-10-929-2013

Chi, J., Nilsson, M. B., Laudon, H., Lindroth, A., Wallerman, J., Fransson, J. E. S., ... Peichl, M. (2020). The Net Landscape Carbon BalanceIntegrating terrestrial and aquatic carbon fluxes in a managed boreal forest landscape in Sweden. *Global Change Biology*, *26*(4), 2353–2367. doi: 10.1111/gcb.14983

Choler, P. (2023, October). Above-treeline ecosystems facing drought: lessons from the 2022 European summer heat wave. *Biogeosciences*, *20*(20), 4259–4272. (Publisher: Copernicus GmbH) doi: 10.5194/bg-20-4259-2023

Collalti, A., & Prentice, I. C. (2019, August). Is NPP proportional to GPP? Warings hypothesis 20 years on. *Tree Physiology*, *39*(8), 1473–1483. doi: 10.1093/treephys/tpz034

D Acunha, B., Morillas, L., Black, T. A., Christen, A., & Johnson, M. S. (2019). Net Ecosystem Carbon Balance of a Peat Bog Undergoing Restoration: Integrating CO2 and CH4 Fluxes From Eddy Covariance and Aquatic Evasion With DOC Drainage Fluxes. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *124*(4), 884–901. doi: 10.1029/2019JG005123

Dai, A. (2013, January). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, *3*(1), 52–58. (Number: 1 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/nclimate1633

De Vleeschouwer, F., Chambers, F., & Swindles, G. (2010). Coring and subsampling of peatlands for palaeoenvironmental research. *Mires and Peat*, *7*, 10.

Dieleman, C. M., Branfireun, B. A., McLaughlin, J. W., & Lindo, Z. (2015). Climate change drives a shift in peatland ecosystem plant community: Implications for ecosystem function and stability. *Global Change Biology*, *21*(1), 388–395. doi: 10.1111/gcb.12643

Dinsmore, K. J., Billett, M. F., Skiba, U. M., Rees, R. M., Drewer, J., & Helfter, C.

(2010). Role of the aquatic pathway in the carbon and greenhouse gas budgets of a peatland catchment. *Global Change Biology*, *16*(10), 2750–2762. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02119.x

Dise, N. B. (1992, January). Winter fluxes of methane from Minnesota peatlands. *Biogeochemistry*, *17*(2), 71–83. doi: 10.1007/BF00002641

DAngelo, B., Leroy, F., Guimbaud, C., Jacotot, A., Zocatelli, R., Gogo, S., & Laggoun-Defarge, F. (2021, February). Carbon Balance and Spatial Variability of CO2 and CH4 Fluxes in a Sphagnum-Dominated Peatland in a Temperate Climate. *Wetlands*, *41*. doi: 10.1007/s13157-021-01411-y

Faranda, D., Pascale, S., & Bulut, B. (2023). Persistent anticyclonic conditions and climate change exacerbated the exceptional 2022 european-mediterranean drought. *Environmental Research Letters*, *18*(3). doi: 10.1088/1748-9326/acbc37

Fenner, N., & Freeman, C. (2011, December). Drought-induced carbon loss in peatlands. *Nature Geoscience*, *4*(12), 895–900. (Number: 12 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/ngeo1323

Fonseca, A., Santos, J., Padua, L., & Santos, M. (2023, December). Unveiling the future of relict Mediterranean mountain peatlands by integrating the potential response of ecological indicators with environmental suitability assessments. *Ecological Indicators*, *157*, 111206. doi: 10.1016/j.ecolind.2023.111206

Gao, Y., Yu, G., Li, S., Yan, H., Zhu, X., Wang, Q., ... Zhang, J. (2015, May). A remote sensing model to estimate ecosystem respiration in Northern China and the Tibetan Plateau. *Ecological Modelling*, *304*, 34–43. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.03.001

Garisoain, R. (2024, January). *In situ mean GPP, ER, CH4 from 2017-01-01 to 2022-12-31 on the Bernadouze peatland and hourly temperature, water table depth, PAR, precipitation, sentinel-2 chlorophyll index.* [Dataset]. Zenodo. doi: 10.5281/zenodo.10492398

Garisoain, R., Delire, C., Decharme, B., Ferrant, S., Granouillac, F., Payre-Suc, V., & Gandois, L. (2023). A Study of Dominant Vegetation Phenology in a Sphagnum Mountain Peatland Using In Situ and Sentinel-2 Observations. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *128*(10). doi: 10.1029/2023JG007403

Gitelson, A., & Merzlyak, M. N. (1994, March). Quantitative estimation of chlorophyll-a using reflectance spectra: Experiments with autumn chestnut and maple leaves. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, *22*(3), 247–252. doi: 10.1016/1011-1344(93)06963-4

Gogo, S., Paroissien, J.-B., Laggoun-Defarge, F., Antoine, J.-M., Bernard-Jannin, L., Bertrand, G., ... Toussaint, M.-L. (2021). The information system of the French Peatland Observation Service: Service National d'Observation Tourbires A valuable tool to assess the impact of global changes on the hydrology and biogeochemistry of temperate peatlands through long term monitoring. *Hydrological Processes*, *35*(6). doi: 10.1002/hyp.14244

Goodrich, J. P., Campbell, D. I., & Schipper, L. A. (2017, October). Southern Hemisphere bog persists as a strong carbon sink during droughts. *Biogeosciences*, *14*(20), 4563–4576. (Publisher: Copernicus GmbH) doi: 10.5194/bg-14-4563-2017

Goodsite, M. E., Rom, W., Heinemeier, J., Lange, T., Ooi, S., Appleby, P. G., ... Hansen, T. S. (2001, January). High-Resolution AMS 14C Dating of Post-Bomb Peat Archives of Atmospheric Pollutants. *Radiocarbon*, *43*(2B), 495–515. (Publisher: Cambridge University Press) doi: 10.1017/S0033822200041163

Gorham, E., Lehman, C., Dyke, A., Clymo, D., & Janssens, J. (2012, December). Long-term carbon sequestration in North American peatlands. *Quaternary Science Reviews*, *58*, 77–82. doi: 10.1016/j.quascirev.2012.09.018

Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and

founder effects. *Journal of Ecology*, *86*(6), 902–910. doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x

Harenda, K. M., Lamentowicz, M., Samson, M., & Chojnicki, B. H. (2018). The Role of Peatlands and Their Carbon Storage Function in the Context of Climate Change. In T. Zielinski, I. Sagan, & W. Surosz (Eds.), *Interdisciplinary Approaches for Sustainable Development Goals: Economic Growth, Social Inclusion and Environmental Protection* (pp. 169–187). Cham: Springer International Publishing. doi: 10.1007/978-3-319-71788-3_12

Harris, A., & Dash, J. (2011). A new approach for estimating northern peatland gross primary productivity using a satellite-sensor-derived chlorophyll index. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *116*(G4). doi: 10.1029/2011JG001662

Heinemeyer, A., Di Bene, C., Lloyd, A. R., Tortorella, D., Baxter, R., Huntley, B., ... Ineson, P. (2011). Soil respiration: implications of the plant-soil continuum and respiration chamber collar-insertion depth on measurement and modelling of soil CO2 efflux rates in three ecosystems. *European Journal of Soil Science*, *62*(1), 82–94. doi: 10.1111/j.1365-2389.2010.01331.x

Henry, E., Infante Sanchez, M., & Corriol, G. (2014). *Tourbire de Bernadouze (Suc-et-Sentenac, 09). Exprimentation d'une cartographie fine des vgtations* (Tech. Rep.). Conservatoire botanique national des Pyrnes et de Midi-Pyrnes, Bagnres de Bigorre.

Hoyt, A. M., Chaussard, E., Seppalainen, S. S., & Harvey, C. F. (2020, June). Widespread subsidence and carbon emissions across Southeast Asian peatlands. *Nature Geoscience*, *13*(6), 435–440. (Number: 6 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/s41561-020-0575-4

Ingle, R., Bhatnagar, S., Ghosh, B., Gill, L., Regan, S., Connolly, J., & Saunders, M. (2023, January). Development of Hybrid Models to Estimate Gross Primary Productivity at a Near-Natural Peatland Using Sentinel 2 Data and a Light Use Efficiency Model. *Remote Sensing*, *15*(6), 1673. (Number: 6 Publisher: Multidisciplinary Digital Publishing Institute) doi: 10.3390/rs15061673

Jalut, G., Delibrias, G., Dagnac, J., Mardones, M., & Bouhours, M. (1982, December). A palaeoecological approach to the last 21 000 years in the pyrenees: The peat bog of Freychinede (alt. 1350 m, Ariege, South France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *40*(4), 321–359. doi: 10.1016/0031-0182(82)90033-5

Jovani-Sancho, A. J., Cummins, T., & Byrne, K. A. (2017, August). Collar insertion depth effects on soil respiration in afforested peatlands. *Biology and Fertility of Soils*, *53*(6), 677–689. doi: 10.1007/s00374-017-1210-4

Junttila, S., Kelly, J., Kljun, N., Aurela, M., Klemedtsson, L., Lohila, A., ... Eklundh, L. (2021, January). Upscaling Northern Peatland CO2 Fluxes Using Satellite Remote Sensing Data. *Remote Sensing*, *13*(4), 818. (Number: 4 Publisher: Multidisciplinary Digital Publishing Institute) doi: 10.3390/rs13040818

Kang, E., Li, Y., Zhang, X., Yan, Z., Zhang, W., Zhang, K., ... Kang, X. (2022, May). Extreme drought decreases soil heterotrophic respiration but not methane flux by modifying the abundance of soil microbial functional groups in alpine peatland. *CATENA*, *212*, 106043. doi: 10.1016/j.catena.2022.106043

Kang, X., Yan, L., Cui, L., Zhang, X., Hao, Y., Wu, H., ... Wang, J. (2018, November). Reduced Carbon Dioxide Sink and Methane Source under Extreme Drought Condition in an Alpine Peatland. *Sustainability*, *10*(11), 4285. (Number: 11 Publisher: Multidisciplinary Digital Publishing Institute) doi: 10.3390/su10114285

Keane, J. B., Toet, S., Ineson, P., Weslien, P., Stockdale, J. E., & Klemedtsson, L. (2021). Carbon Dioxide and Methane Flux Response and Recovery From Drought in a Hemiboreal Ombrotrophic Fen. *Frontiers in Earth Science*, *8*.

Kirschke, S., Bousquet, P., Ciais, P., Saunois, M., Canadell, J. G., Dlugokencky, E. J., ... Zeng, G. (2013, October). Three decades of global methane sources and sinks. *Nature Geoscience*, *6*(10), 813–823. (Number: 10 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/ngeo1955

Klos, P. Z., Lucas, R. G., & Conklin, M. H. (2023). Influence of Critical Zone Architecture and Snowpack on Streamflow Generation Processes: A Mountain-Meadow Headwater System in a Mediterranean Climate. *Water Resources Research*, *59*(7), e2023WR034493. doi: 10.1029/2023WR034493

Knox, S. H., Bansal, S., McNicol, G., Schafer, K., Sturtevant, C., Ueyama, M., ... Jackson, R. B. (2021). Identifying dominant environmental predictors of freshwater wetland methane fluxes across diurnal to seasonal time scales. *Global Change Biology*, *27*(15), 3582–3604. (_eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/gcb.15661) doi: 10.1111/gcb.15661

Kuiper, J. J., Mooij, W. M., Bragazza, L., & Robroek, B. J. M. (2014). Plant functional types define magnitude of drought response in peatland CO2 exchange. *Ecology*, *95*(1), 123–131. doi: 10.1890/13-0270.1

Lafleur, P. M., Roulet, N. T., & Admiral, S. W. (2001). Annual cycle of CO2 exchange at a bog peatland. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *106*(D3), 3071–3081. doi: 10.1029/2000JD900588

Laine, A. M., Bubier, J., Riutta, T., Nilsson, M. B., Moore, T. R., Vasander, H., & Tuittila, E.-S. (2012, January). Abundance and composition of plant biomass as potential controls for mire net ecosytem CO2 exchange. *Botany*, *90*(1), 63–74. (Publisher: NRC Research Press) doi: 10.1139/b11-068

Leach, J. A., Larsson, A., Wallin, M. B., Nilsson, M. B., & Laudon, H. (2016). Twelve year interannual and seasonal variability of stream carbon export from a boreal peatland catchment. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *121*(7), 1851–1866. doi: 10.1002/2016JG003357

Lees, K. J., Khomik, M., Quaife, T., Clark, J. M., Hill, T., Klein, D., ... Artz, R. R. (2021, April). Assessing the reliability of peatland GPP measurements by remote sensing: From plot to landscape scale. *Science of The Total Environment*, *766*, 142613. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.142613

Leroy, F., Gogo, S., Guimbaud, C., Bernard-Jannin, L., Hu, Z., & Laggoun-Defarge, F. (2017, April). Vegetation composition controls temperature sensitivity of CO2 and CH4 emissions and DOC concentration in peatlands. *Soil Biology and Biochemistry*, *107*, 164–167. doi: 10.1016/j.soilbio.2017.01.005

Lhosmot, A., Jacotot, A., Steinmann, M., Binet, P., Toussaint, M.-L., Gogo, S., ... Bertrand, G. (2022, December). Biotic and Abiotic Control Over Diurnal CH4 Fluxes in a Temperate Transitional Poor Fen Ecosystem. *Ecosystems*. doi: 10.1007/s10021-022-00809-x

Loisel, J., Gallego-Sala, A. V., Amesbury, M. J., Magnan, G., Anshari, G., Beilman, D. W., ... Wu, J. (2021, January). Expert assessment of future vulnerability of the global peatland carbon sink. *Nature Climate Change*, *11*(1), 70–77. (Number: 1 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/s41558-020-00944-0

Loisel, J., van Bellen, S., Pelletier, L., Talbot, J., Hugelius, G., Karran, D., ... Holmquist, J. (2017, February). Insights and issues with estimating northern peatland carbon stocks and fluxes since the Last Glacial Maximum. *Earth-Science Reviews*, *165*, 59–80. doi: 10.1016/j.earscirev.2016.12.001

Loisel, J., & Yu, Z. (2013, June). Holocene peatland carbon dynamics in Patagonia. *Quaternary Science Reviews*, *69*, 125–141. doi: 10.1016/j.quascirev.2013.02.023

Loisel, J., Yu, Z., Beilman, D. W., Camill, P., Alm, J., Amesbury, M. J., ... Zhou, W. (2014, September). A database and synthesis of northern peatland soil properties and Holocene carbon and nitrogen accumulation. *The*

Holocene, *24*(9), 1028–1042. (Publisher: SAGE Publications Ltd) doi: 10.1177/0959683614538073

Long, K. D., Flanagan, L. B., & Cai, T. (2010). Diurnal and seasonal variation in methane emissions in a northern Canadian peatland measured by eddy covariance. *Global Change Biology*, *16*(9), 2420–2435. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02083.x

Longman, J., Veres, D., Haliuc, A., Finsinger, W., Ersek, V., Pascal, D., ... Begy, R. (2021, December). Carbon accumulation rates of Holocene peatlands in centraleastern Europe document the driving role of human impact over the past 4000 years. *Climate of the Past*, *17*(6), 2633–2652. (Publisher: Copernicus GmbH) doi: 10.5194/cp-17-2633-2021

Mast, M. A., Wickland, K. P., Striegl, R. T., & Clow, D. W. (1998). Winter fluxes of CO2 and CH4 from subalpine soils in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Global Biogeochemical Cycles*, *12*(4), 607–620. doi: 10.1029/98GB02313

McDonald, R. M., Moore, P. A., Helbig, M., & Waddington, J. M. (2023). Reduced Net CO2 Uptake During Dry Summers in a Boreal Shield Peatland. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *128*(2). doi: 10.1029/2022JG006923

Millar, D. J., Cooper, D. J., Dwire, K. A., Hubbard, R. M., & von Fischer, J. (2017, March). Mountain Peatlands Range from CO2 Sinks at High Elevations to Sources at Low Elevations: Implications for a Changing Climate. *Ecosystems*, *20*(2), 416–432. doi: 10.1007/s10021-016-0034-7

Montanari, A., Nguyen, H., Rubinetti, S., Ceola, S., Galelli, S., Rubino, A., & Zanchettin, D. (2023, August). Why the 2022 Po River drought is the worst in the past two centuries. *Science Advances*, *9*(32), eadg8304. (Publisher: American Association for the Advancement of Science) doi: 10.1126/sciadv.adg8304

Muhr, J., Hohle, J., Otieno, D. O., & Borken, W. (2011). Manipulative lowering of the water table during summer does not affect CO2 emissions and uptake in a fen in Germany. *Ecological Applications*, *21*(2), 391–401. doi: 10.1890/09-1251.1

Nugent, K. A., Strachan, I. B., Strack, M., Roulet, N. T., & Rochefort, L. (2018). Multi-year net ecosystem carbon balance of a restored peatland reveals a return to carbon sink. *Global Change Biology*, *24*(12), 5751–5768. doi: 10.1111/gcb.14449

Page, S., & Baird, A. (2016, November). Peatlands and Global Change: Response and Resilience. *Annual Review of Environment and Resources*, *41*(1), 35–57. doi: 10.1146/annurev-environ-110615-085520

Pang, Y., Rasanen, A., Juselius-Rajamaki, T., Aurela, M., Juutinen, S., Variranta, M., & Virtanen, T. (2023, July). Upscaling field-measured seasonal ground vegetation patterns with Sentinel-2 images in boreal ecosystems. *International Journal of Remote Sensing*, *44*(14), 4239–4261. doi: 10.1080/01431161.2023.2234093

Parish, F., Silvius, M., Reed, M., Stringer, L., Joosten, H., Suryadiputra, N., & Lin, C. (2007, December). Management of peatlands for biodiversity and climate change. In F. Parish, A. Sirin, D. Charman, H. Joosten, T. Minaeva, & M. Silvius (Eds.), *Assessment on peatlands, biodiversity and climate change* (pp. pp.9–1 —-9–23).

Pavelka, M., Acosta, M., Kiese, R., Altimir, N., Brummer, C., Crill, P., ... Kutsch, W. (2018, December). Standardisation of chamber technique for CO2, N2O and CH4 fluxes measurements from terrestrial ecosystems. *International Agrophysics*, *32*(4), 569–587. doi: 10.1515/intag-2017-0045

Payne, R. J., Ring-Hrubesh, F., Rush, G., Sloan, T. J., Evans, C. D., & Mauquoy, D. (2019, May). Peatland initiation and carbon accumulation in the Falkland Islands. *Quaternary Science Reviews*, *212*, 213–218. doi: 10.1016/j.quascirev.2019.03.022

Peichl, M., Oquist, M., Lofvenius, M. O., Ilstedt, U., Sagerfors, J., Grelle, A., ... Nilsson, M. B. (2014, May). A 12-year record reveals pre-growing season temperature and water table level threshold effects on the net carbon dioxide exchange in a boreal fen. *Environmental Research Letters*, *9*(5), 055006. (Publisher: IOP Publishing) doi: 10.1088/1748-9326/9/5/055006

Pelletier, L., Moore, T. R., Roulet, N. T., Garneau, M., & Beaulieu-Audy, V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Rivire watershed, James Bay lowland, Canada. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *112*(G1). doi: 10.1029/2006JG000216

Perryman, C. R., McCalley, C. K., Shorter, J. H., Perry, A. L., White, N., Dziurzynski, A., & Varner, R. K. (2023, August). Effect of Drought and Heavy Precipitation on CH4 Emissions and δ13CCH4 in a Northern Temperate Peatland. *Ecosystems*. doi: 10.1007/s10021-023-00868-8

Primeau, G., & Garneau, M. (2021, May). Carbon accumulation in peatlands along a boreal to subarctic transect in eastern Canada. *The Holocene*, *31*(5), 858–869. (Publisher: SAGE Publications Ltd) doi: 10.1177/0959683620988031

Pullens, J. W. M., Sottocornola, M., Kiely, G., Toscano, P., & Gianelle, D. (2016, April). Carbon fluxes of an alpine peatland in Northern Italy. *Agricultural and Forest Meteorology*, *220*, 69–82. doi: 10.1016/j.agrformet.2016.01.012

Ramchunder, S., Brown, L., & Holden, J. (2009, February). Environmental effects of drainage, drain-blocking and prescribed vegetation burning in UK upland peatlands. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, *33*(1), 49–79. (Publisher: SAGE Publications Ltd) doi: 10.1177/0309133309105245

Ramirez, J. A., Baird, A. J., & Coulthard, T. J. (2017). The effect of sampling effort on estimates of methane ebullition from peat. *Water Resources Research*, *53*(5), 4158–4168. doi: 10.1002/2017WR020428

Rasanen, A., Manninen, T., Korkiakoski, M., Lohila, A., & Virtanen, T. (2021, April). Predicting catchment-scale methane fluxes with multi-source remote sensing. *Landscape Ecology*, *36*(4), 1177–1195. doi: 10.1007/s10980-021-01194-x

Ratcliffe, J., Payne, R., Sloan, T., Smith, B., Waldron, S., Mauquoy, D., ... Andersen, R. (2018, October). Holocene carbon accumulation in the peatlands of northern Scotland. *Mires and Peat*(23), 1–30. doi: 10.19189/MaP.2018.OMB.347

Reille, M. (1990, March). The peat-bog of La Borde (eastern Pyrenees, France): a key site for the study of the Lateglacial in southern France. La tourbiere de La Borde (Pyrenees orientales, France): un site de pour l'etude du Tardiglaciaire sud-europeen. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Serie 2; (France)*, *310:6*.

Robroek, B. J. M., Devilee, G., Telgenkamp, Y., Harlin, C., Steele, M. N., Barel, J. M., & Lamers, L. P. M. (2024, January). More is not always better: peat moss mixtures slightly enhance peatland stability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *291*(2014), 20232622. (Publisher: Royal Society) doi: 10.1098/rspb.2023.2622

Rogora, M., Frate, L., Carranza, M. L., Freppaz, M., Stanisci, A., Bertani, I., ... Matteucci, G. (2018, May). Assessment of climate change effects on mountain ecosystems through a cross-site analysis in the Alps and Apennines. *Science of The Total Environment*, *624*, 1429–1442. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.12.155

Rosset, T., Binet, S., Antoine, J.-M., Lerigoleur, E., Rigal, F., & Gandois, L. (2020, July). Drivers of seasonal- and event-scale DOC dynamics at the outlet of mountainous peatlands revealed by high-frequency monitoring. *Biogeosciences*, *17*(13), 3705–3722. (Publisher: Copernicus GmbH) doi: 10.5194/bg-17-3705-2020

Rosset, T., Binet, S., Rigal, F., & Gandois, L. (2022). Peatland Dissolved Organic Carbon Export to Surface Waters: Global Significance and Effects

of Anthropogenic Disturbance. *Geophysical Research Letters*, *49*(5). doi: 10.1029/2021GL096616

Rosset, T., Gandois, L., Le Roux, G., Teisserenc, R., Durantez Jimenez, P., Camboulive, T., & Binet, S. (2019). Peatland Contribution to Stream Organic Carbon Exports From a Montane Watershed. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *124*(11), 3448–3464. doi: 10.1029/2019JG005142

Roulet, N. T., Lafleur, P. M., Richard, P. J. H., Moore, T. R., Humphreys, E. R., & Bubier, J. (2007). Contemporary carbon balance and late Holocene carbon accumulation in a northern peatland. *Global Change Biology*, *13*(2), 397–411. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01292.x

Rubel, F., Brugger, K., Haslinger, K., & Auer, I. (2017, April). The climate of the European Alps: Shift of very high resolution Koppen-Geiger climate zones 18002100. *Meteorologische Zeitschrift*, 115–125. (Publisher: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung) doi: 10.1127/metz/2016/0816

Santoni, S., Garel, E., Gillon, M., Babic, M., Spangenberg, J. E., Bomou, B., ... Huneau, F. (2023, March). The role of groundwater in CO2 production and carbon storage in Mediterranean peatlands: An isotope geochemistry approach. *Science of The Total Environment*, *866*, 161098. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.161098

Schubert, P., Eklundh, L., Lund, M., & Nilsson, M. (2010, June). Estimating northern peatland CO2 exchange from MODIS time series data. *Remote Sensing of Environment*, *114*(6), 1178–1189. doi: 10.1016/j.rse.2010.01.005

Serrano-Notivoli, R., Tejedor, E., Sarricolea, P., Meseguer-Ruiz, O., de Luis, M., Saz, M. A., ... Olcina, J. (2023, September). Unprecedented warmth: A look at Spain's exceptional summer of 2022. *Atmospheric Research*, *293*, 106931. doi: 10.1016/j.atmosres.2023.106931

Sjogersten, S., Ledger, M., Siewert, M., de la Barreda-Bautista, B., Sowter, A., Gee, D., ... Boyd, D. S. (2023, March). Capabilities of optical and radar Earth observation data for up-scaling methane emissions linked to subsidence and permafrost degradation in sub-Arctic peatlands. *Biogeosciences Discussions*, 1–30. (Publisher: Copernicus GmbH) doi: 10.5194/bg-2023-17

Spalding, K. L., Buchholz, B. A., Bergman, L.-E., Druid, H., & Frisen, J. (2005, September). Age written in teeth by nuclear tests. *Nature*, *437*(7057), 333–334. (Number: 7057 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/437333a

Sterk, H. P., Marshall, C., Cowie, N. R., Clutterbuck, B., McIlvenny, J., & Andersen, R. (2023). Blanket bog CO2 flux driven by plant functional type during summer drought. *Ecohydrology*, *16*(2), e2503. doi: 10.1002/eco.2503

Strack, M., Waddington, J. M., Bourbonniere, R. A., Buckton, E. L., Shaw, K., Whittington, P., & Price, J. S. (2008). Effect of water table drawdown on peatland dissolved organic carbon export and dynamics. *Hydrological Processes*, *22*(17), 3373–3385. doi: 10.1002/hyp.6931

Sun, W., Luo, X., Fang, Y., Shiga, Y. P., Zhang, Y., Fisher, J. B., ... Michalak, A. M. (2023). Biome-scale temperature sensitivity of ecosystem respiration revealed by atmospheric co2 observations. *Nature Ecology & Evolution*, *7*, 1199 – 1210. doi: 10.1038/s41559-023-02093-x

Tucker, C., ONeill, A., Meingast, K., Bourgeau-Chavez, L., Lilleskov, E., & Kane, E. S. (2022). Spectral Indices of Vegetation Condition and Soil Water Content Reflect Controls on CH4 and CO2 Exchange in Sphagnum-Dominated Northern Peatlands. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *127*(7). doi: 10.1029/2021JG006486

Tunaley, C., Tetzlaff, D., & Soulsby, C. (2017, June). Scaling effects of riparian peatlands on stable isotopes in runoff and DOC mobilisation. *Journal of Hydrology*, *549*, 220–235. doi: 10.1016/j.jhydrol.2017.03.056

Turetsky, M., Wieder, K., Halsey, L., & Vitt, D. (2002). Current disturbance and

the diminishing peatland carbon sink. *Geophysical Research Letters*, *29*(11), 21–1–21–4. doi: 10.1029/2001GL014000

Turetsky, M. R., Kotowska, A., Bubier, J., Dise, N. B., Crill, P., Hornibrook, E. R. C., ... Wilmking, M. (2014). A synthesis of methane emissions from 71 northern, temperate, and subtropical wetlands. *Global Change Biology*, *20*(7), 2183–2197. doi: 10.1111/gcb.12580

Turunen, J. (2003, January). Past and present carbon accumulation in undisturbed boreal and subarctic mires: A review. *Suo*, *54*, 15–28.

van der Woude, A. M., Peters, W., Joetzjer, E., Lafont, S., Koren, G., Ciais, P., ... Luijkx, I. T. (2023, October). Temperature extremes of 2022 reduced carbon uptake by forests in Europe. *Nature Communications*, *14*(1), 6218. (Number: 1 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/s41467-023-41851-0

Vernay, M., Lafaysse, M., & Hagenmuller, P. (2023). *The s2m meteorological and snow cover reanalysis in the french mountainous areas (1958 - present)* [Dataset]. Aeris. doi: 10.25326/37#v2020.2

Vernay, M., Lafaysse, M., Monteiro, D., Hagenmuller, P., Nheili, R., Samacoits, R., ... Morin, S. (2022, April). The S2M meteorological and snow cover reanalysis over the French mountainous areas: description and evaluation (19582021). *Earth System Science Data*, *14*(4), 1707–1733. (Publisher: Copernicus GmbH) doi: 10.5194/essd-14-1707-2022

Vidal, J.-P., Martin, E., Franchisteguy, L., Baillon, M., & Soubeyroux, J.-M. (2010). A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology*, *30*(11), 1627–1644. doi: 10.1002/joc.2003

Wang, H., Richardson, C. J., & Ho, M. (2015, June). Dual controls on carbon loss during drought in peatlands. *Nature Climate Change*, *5*(6), 584–587. (Number: 6 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/nclimate2643

Webster, K. L., Bhatti, J. S., Thompson, D. K., Nelson, S. A., Shaw, C. H., Bona, K. A., ... Kurz, W. A. (2018, September). Spatially-integrated estimates of net ecosystem exchange and methane fluxes from Canadian peatlands. *Carbon Balance and Management*, *13*(1), 16. doi: 10.1186/s13021-018-0105-5

Wu, H., Yan, L., Li, Y., Zhang, K., Hao, Y., Wang, J., ... Kang, X. (2020, April). Drought-induced reduction in methane fluxes and its hydrothermal sensitivity in alpine peatland. *PeerJ*, *8*, e8874. (Publisher: PeerJ Inc.) doi: 10.7717/peerj.8874

Xu, J., Morris, P. J., Liu, J., & Holden, J. (2018, January). PEATMAP: Refining estimates of global peatland distribution based on a meta-analysis. *CATENA*, *160*, 134–140. doi: 10.1016/j.catena.2017.09.010

Yan, Z., Kang, E., Zhang, K., Hao, Y., Wang, X., Li, Y., ... Kang, X. (2022, November). Asynchronous responses of microbial CAZymes genes and the net CO2 exchange in alpine peatland following 5 years of continuous extreme drought events. *ISME Communications*, *2*(1), 1–12. (Number: 1 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/s43705-022-00200-w

Yao, H., Peng, H., Hong, B., Guo, Q., Ding, H., Hong, Y., ... Chi, J. (2022). Environmental Controls on Multi-Scale Dynamics of Net Carbon Dioxide Exchange From an Alpine Peatland on the Eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Frontiers in Plant Science*, *12*.

Young, D. M., Baird, A. J., Charman, D. J., Evans, C. D., Gallego-Sala, A. V., Gill, P. J., ... Swindles, G. T. (2019, November). Misinterpreting carbon accumulation rates in records from near-surface peat. *Scientific Reports*, *9*(1), 17939. (Number: 1 Publisher: Nature Publishing Group) doi: 10.1038/s41598-019-53879-8

Yu, Z. C. (2012, October). Northern peatland carbon stocks and dynamics: a review. *Biogeosciences*, *9*(10), 4071–4085. (Publisher: Copernicus GmbH) doi: 10.5194/bg-9-4071-2012

Supporting Information for "Mountain Peatlands and Drought: Carbon Cycling in the Pyrenees Amidst Global Climate Change"

Raphael Garisoain[1,2], Adrien Jacotot[3,4], Christine Delire[1], Stephane Binet[5], Gael Le Roux[2], Simon Gascoin[6], Thomas Rosset[2],Sébastien Gogo[7], Franck Granouillac[2], Virginie Payre-Suc[2], Laure Gandois[2]

[1]CNRM, Meteo-France, CNRS, Universite de Toulouse, Toulouse, France

[2]LEFE, Universite de Toulouse, CNRS, Toulouse, France

[3]Institut National de la Recherche en Agriculture, Alimentation et Environnement (INRAE), UMR 1069 SAS, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France

[4]Institut des Sciences de la Terre d'Orléans (ISTO), Université d'Orléans, UMR7327, CNRS, France.

[6]Centre d'Etudes Spatiales de la BIOsphere, Universite de Toulouse, CNRS, CNES, IRD, INRA, Toulouse, France

[5]Agence de l'eau Adour Garonne

[7]UMR-CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes, Rennes, France

Table S1. Values of the empirical parameters used to fit the models to the data.

Parameter	Value	Equation number	Associated variable	Unit
a	$2.1795\ 10^{-5}$	2	GPP	K^{-1}
b	$1.2986\ 10^{-7}$	3	ER	$\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$
c	$8.4524\ 10^{-8}$	3	ER	$-$
d	1.7902	3	ER	$-$
f	$2.9199\ 10^{-1}$	3	ER	$-$
g	1.4^{*} / 0.0	3	ER	$\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$
$\boldsymbol{WTD_{min}}$	-0.70	3	ER	m
$\boldsymbol{AT_{max}}$	360.2	3	ER	K
h	$-1.1743e-1$	5	$FCH4$	$-$
i	2.6570	5	$FCH4$	$K^{-1}\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$
j	$9.6778\ 10^{-1}$	5	$FCH4$	$K^{-1}\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$
l	$9.3287\ 10^{-5}$	5	$FCH4$	$-$
m	$9.3851\ 10^{-5}$	5	$FCH4$	m^{-1}

* 1.4 for all months except May, June, July and August when $\mathbf{g} = 0.0$

Table S2. Depths (cm), 14C data and calibrated age for the selected samples

Sample depth	Code BETA	Fraction of modern Carbon
1.5	476107	1.0329 ±0.0039
3.3	476111	1.0393 ±0.0039
5.4	476108	1.0524 ±0.0039
7.4	476110	1.0883 ±0.0041
13.6	479471	1.2496 ±0.0047
28.7	476109	0.9455 ±0.0035
67.7	476112	0.6639 ±0.0025

Table S3. R^2 of models with and without CI index

Modelled fluxes	R^2 with CI	R^2 without CI
GPP	0.69	0.25
ER	0.84	0.75
CH4	0.59	0.26



Figure S1. ***Aerial photograph of the Bernadouze peatland taken with a drone (Crédit : A. Séjourné). The white areas indicate the several Sphagnum-dominated areas from Henry et al (2014).***

,

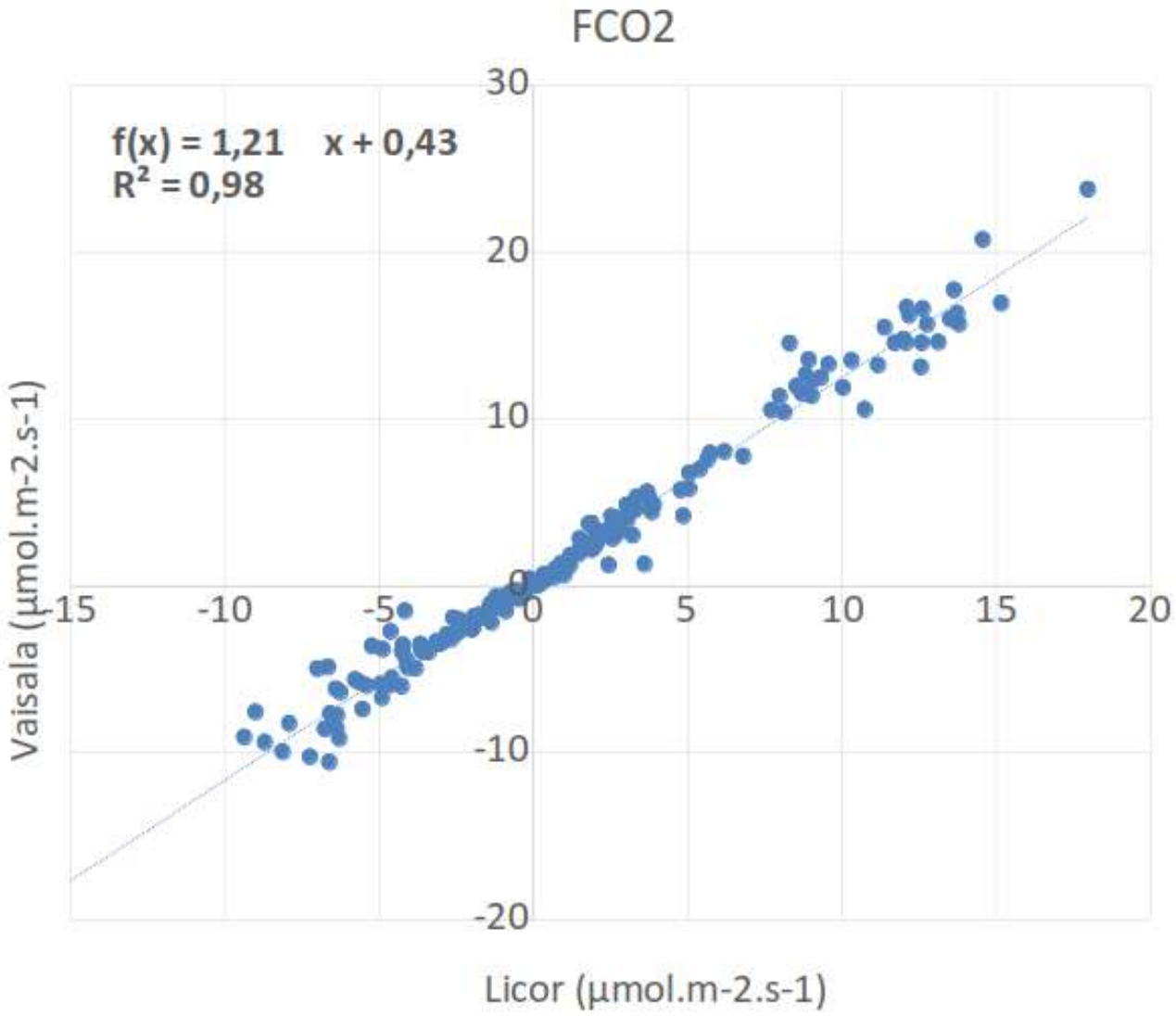


Figure S2. ***Comparison of CO2 fluxes conducted simultaneously by a VAISALA GMP343 probe and a LI-COR LI-7810 analyser.***

,

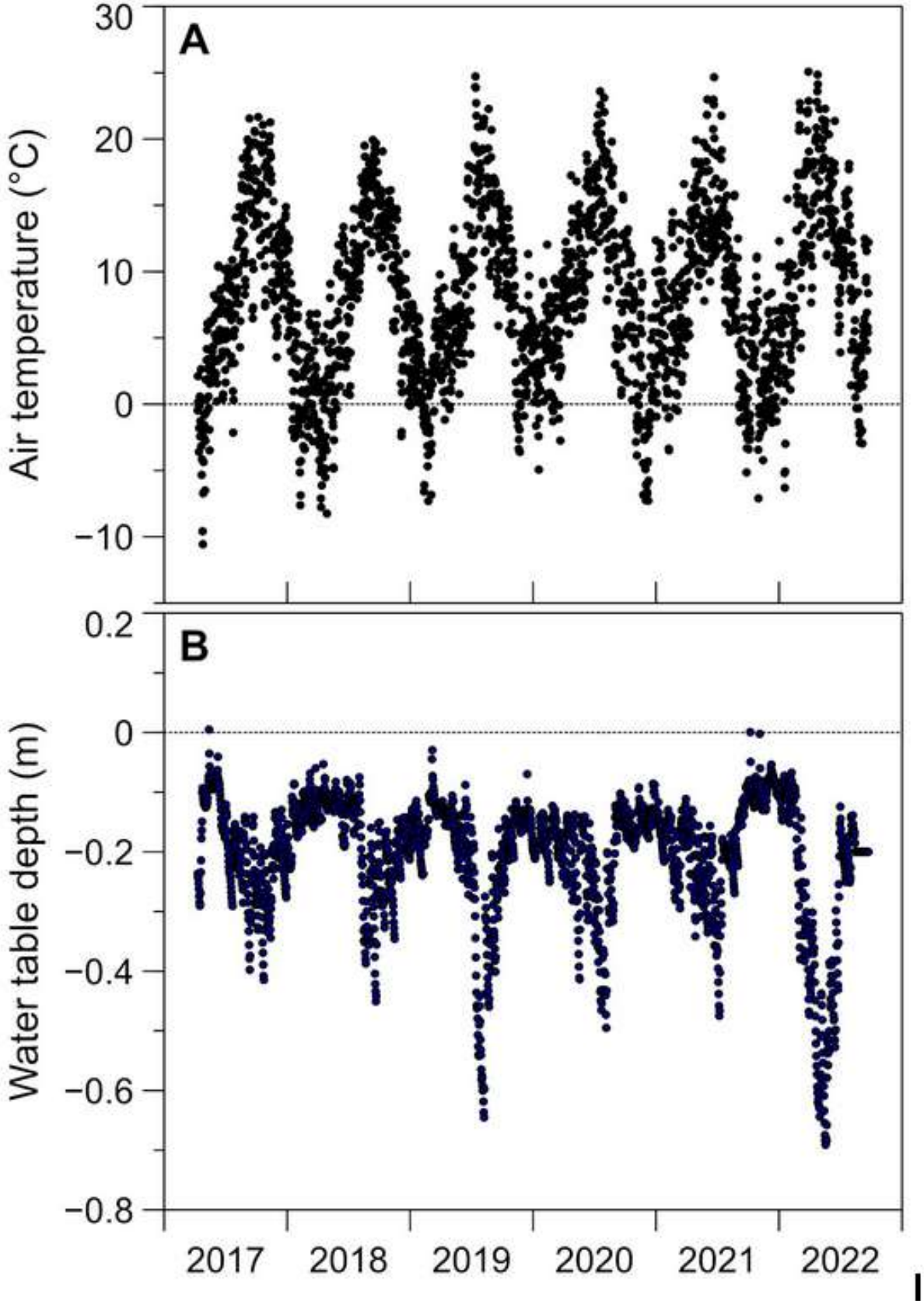


Figure S3. *Mean diurnal A) air temperature (°C) and B) water table depth (m) from January 2017 to December 2022 in the Bernadouze peatland.*

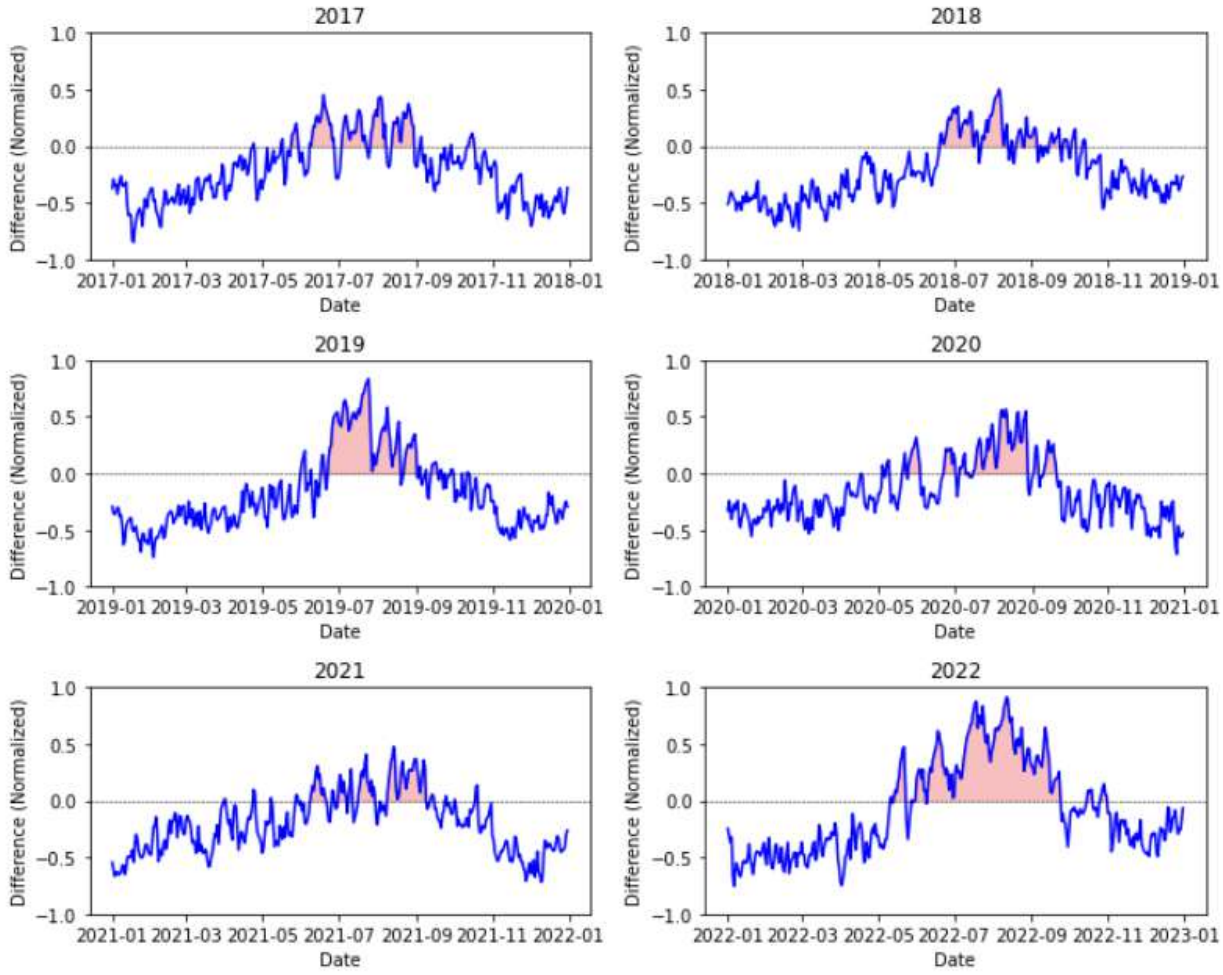


Figure S4. ***Time series of the difference between normalized AT and normalized WTD values, for each year. Normaliszation of each variable (X) was done following*** $X_{normalized} = \frac{X - X_{min}}{X_{max} - X_{min}}$. ***Then DI is derived from the calculation oh the area under the curve (in pink) when the*** $AT_{normalized} - WTD_{normalized}$ ***difference is positive.***

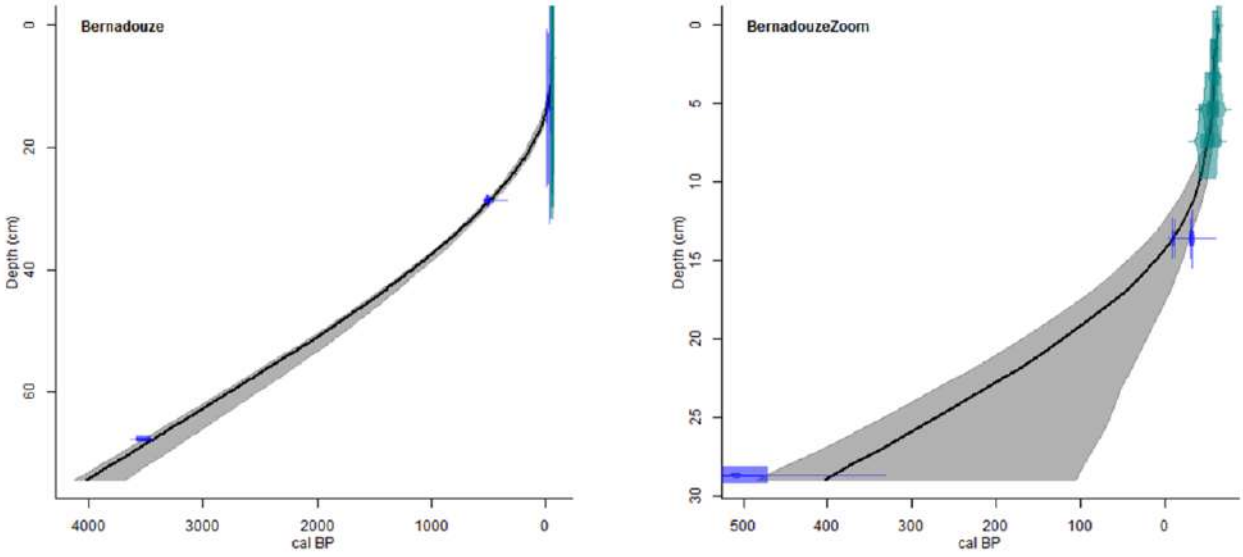


Figure S5. ***Clam parameters: calibration curves: IntCal*13.14*C, postbomb*$_N$*H*1.14*C for postbomb dates; smooth spline (type 4) with spar of 0.3 (smooth).***

,

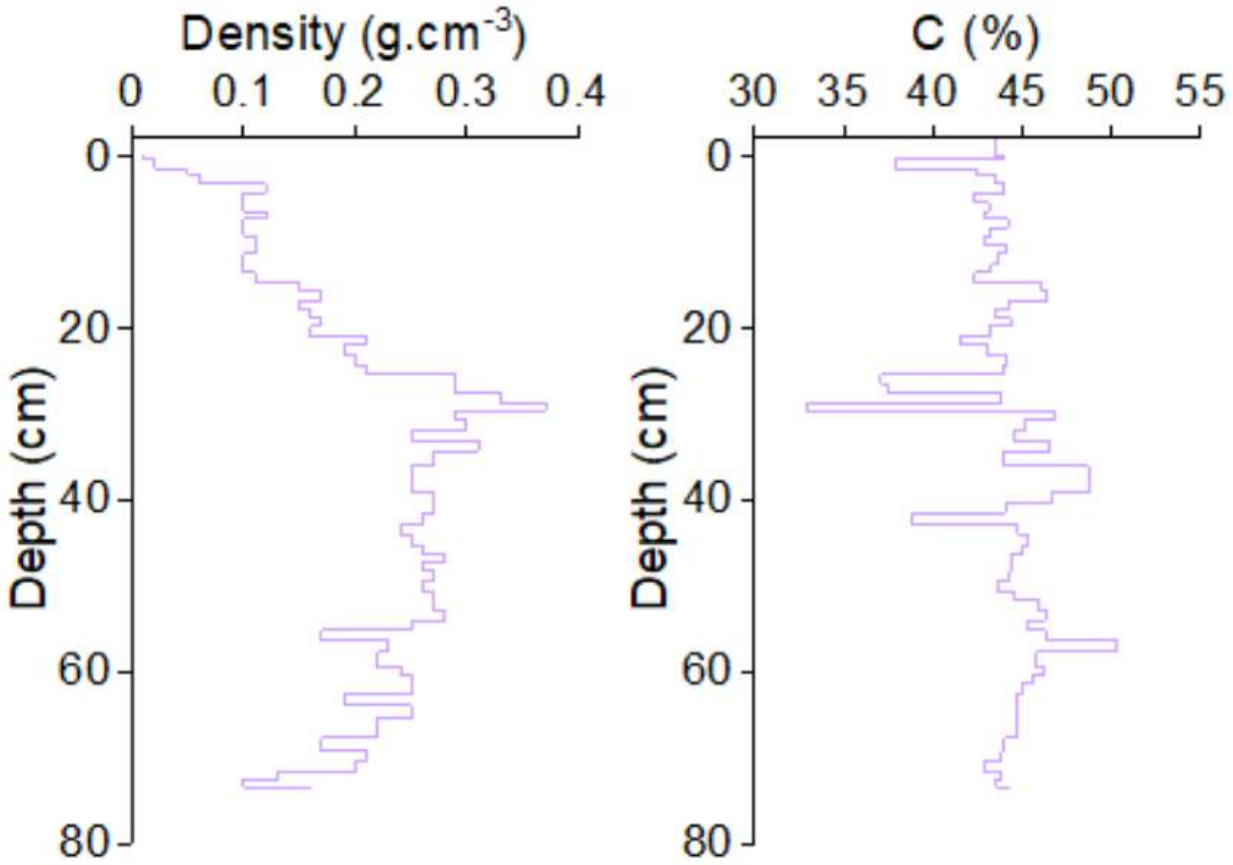


Figure S6. ***Profiles of dry density and carbon content for the analysed peat core.***

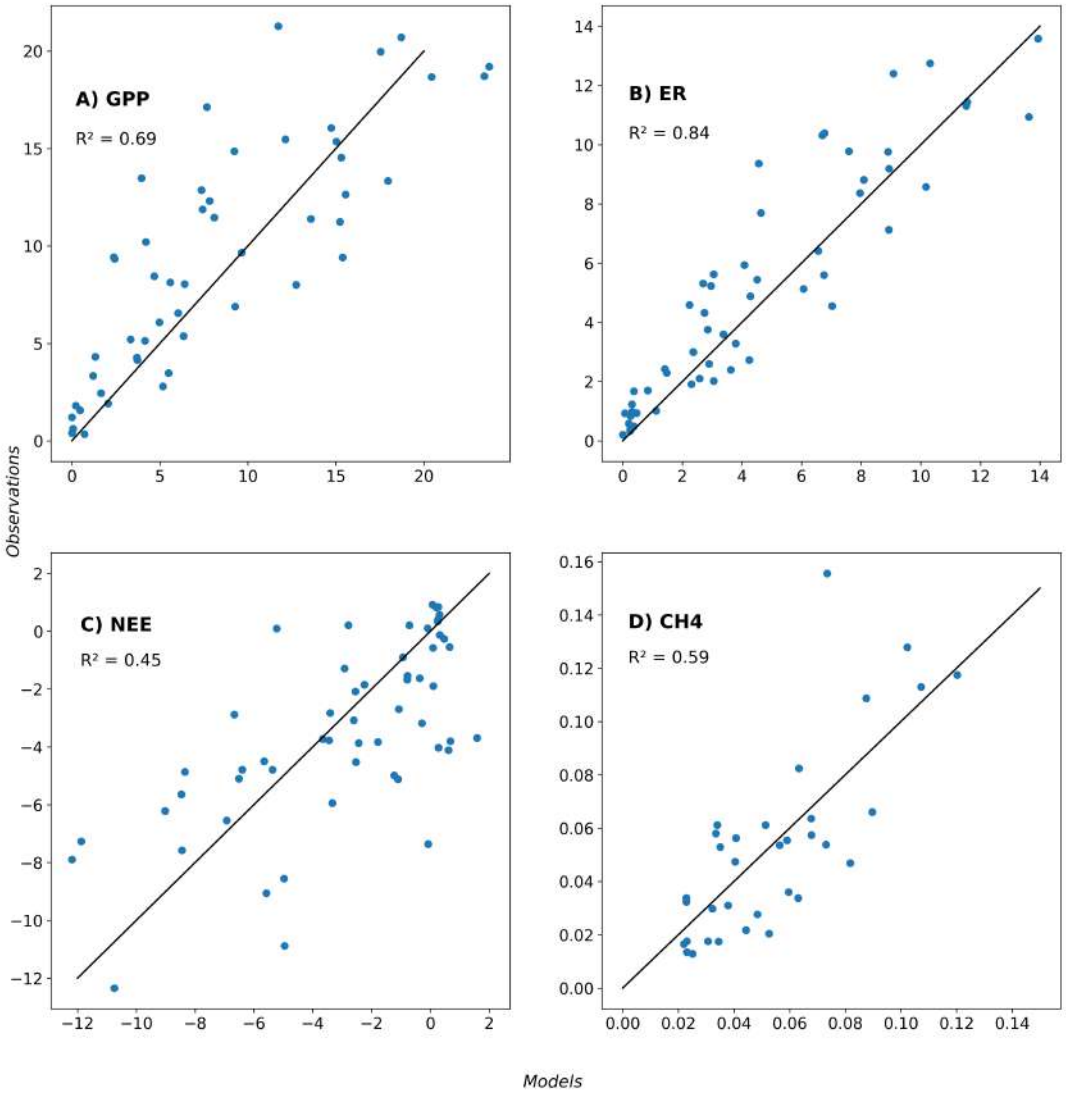


Figure S7. ***Observations fluxes versus models fluxes***

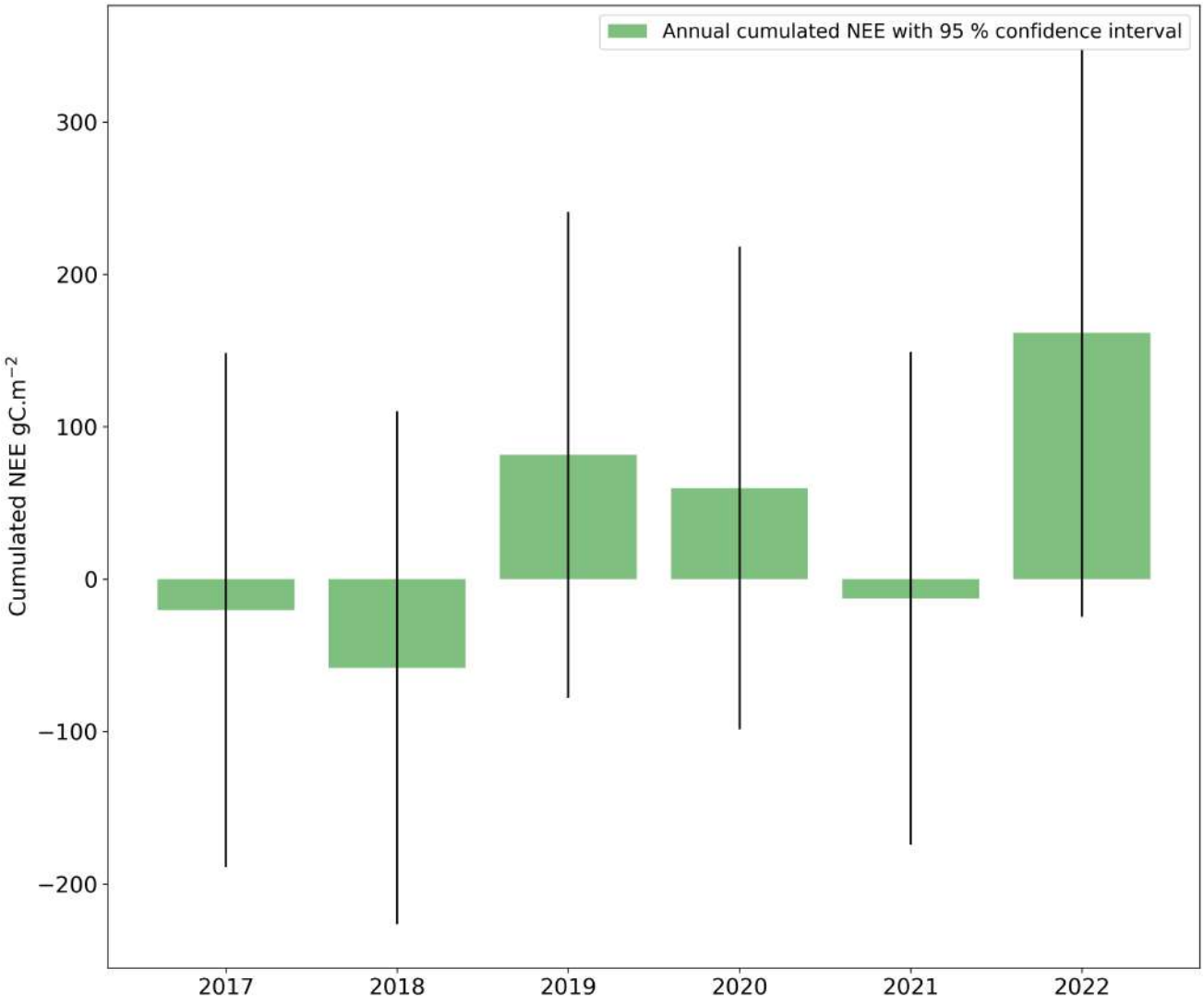


Figure S8. ***Cumulated NEE fluxes over the 2017-2022 period with associated uncertainties***

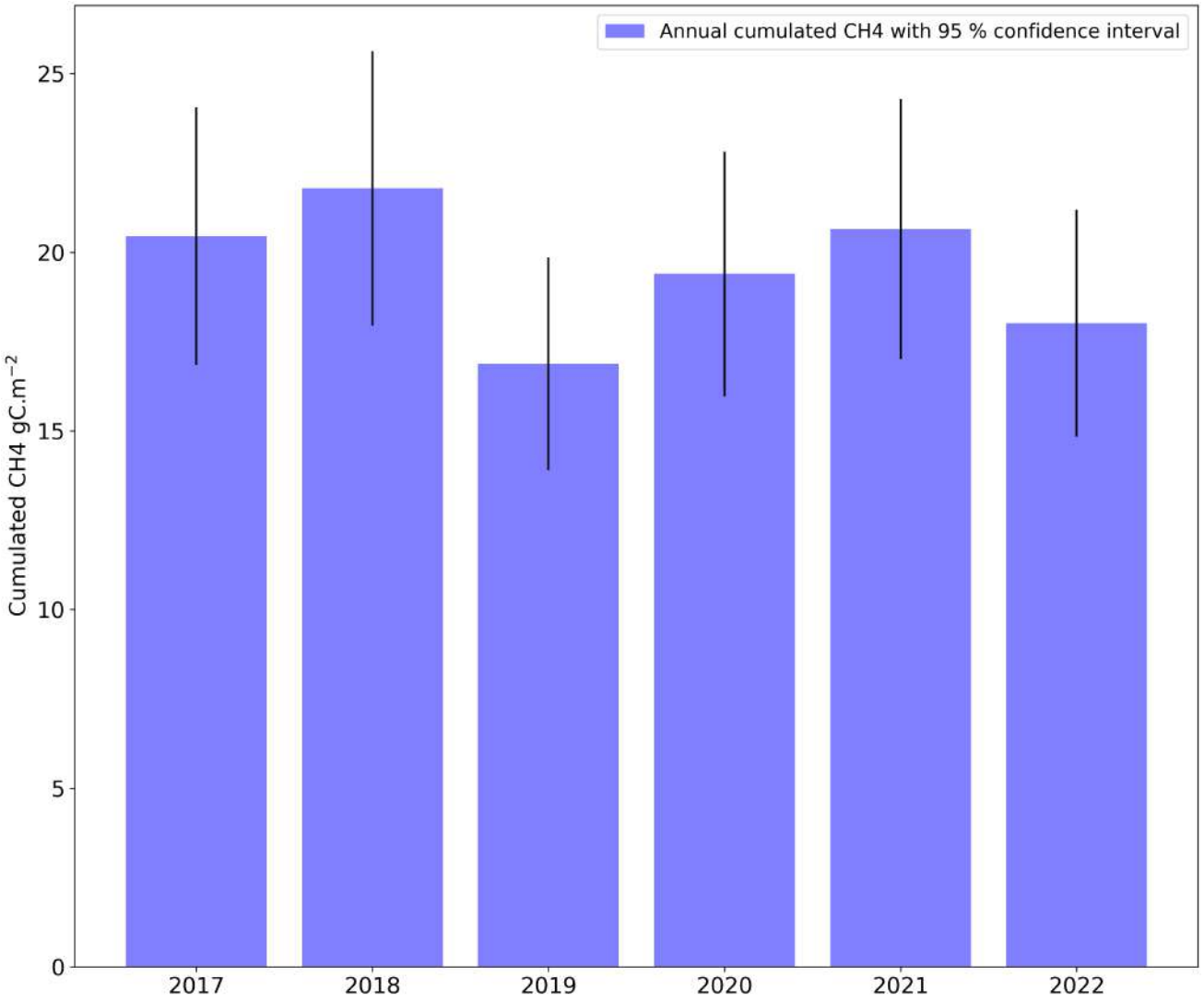


Figure S9. ***Cumulated FCH4 fluxes over the 2017-2022 period with associated uncertainties***

,

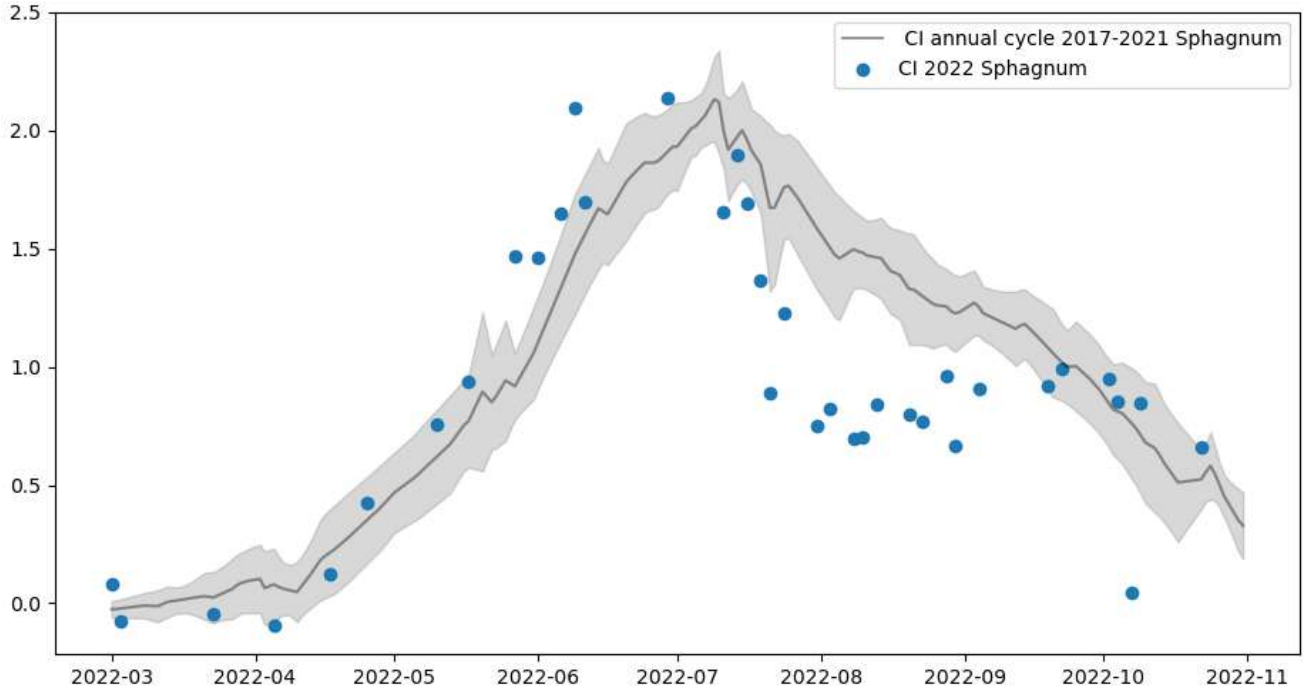


Figure S10. ***Comparison of the chlorophyll index during the 2022 drought with the period from 2017 to 2021.***

Chapitre 5

Vers la modélisation des Sphaignes dans les modèles de surfaces continentales

Sommaire

5.1 Introduction du chapitre 145
5.2 Description du nouveau PFT : introduction des sphaignes 145
5.2.1 Photosynthèse des Sphaignes et LAI 145
5.2.2 Contenu en eau des sphaignes 147
5.2.3 Flux de chaleur latente de la canopée de sphaignes 147
5.2.4 Flux de chaleur sensible de la canopée de sphaignes . . . 148
5.2.5 Carbone du sol 148
5.3 Résultats : Apport de la modélisation des sphaignes dans *ISBA* 150
5.3.1 Protocole expérimental 150
5.3.2 Comparaison des flux du PFT herbacées aux données in-situ 151
5.3.3 Comparaison des flux du PFT sphaignes aux données in-situ 153
5.3.4 Flux en moyenne journalière 155
5.4 Étude de l'évolution de la NEE des sphaignes et des herbacées de 1959 à 2022 157
5.4.1 Tendances générales 157
5.4.2 Tendances mensuelles 161
5.4.3 Vers une déstabilisation du système ? 163

5.1 Introduction du chapitre

Ce chapitre présente les travaux relatifs à l'implémentation du nouveau PFT sphaignes dans $ISBA$. Il s'agit à l'heure actuelle d'un PFT en développement, nécessitant des ajustements futurs, ainsi que davantage de validation et confrontation à des données in-situ. La première partie de ce chapitre présente les nouveaux éléments relatifs au PFT sphaignes par rapport à la représentation des herbacées. Une deuxième partie concerne la validation du modèle, enfin une dernière partie explore une application pratique de ce nouveau PFT sur la tourbière de Bernadouze.

5.2 Description du nouveau PFT : introduction des sphaignes

5.2.1 Photosynthèse des Sphaignes et LAI

On repart de l'équation 2.10 et de l'équation 2.11 nous donnant respectivement l'assimilation nette en condition de lumière saturante et l'assimilation nette.

$$A = A_{max} \times (1 - e^{\frac{-gm(C_i - \gamma)}{Amax}}) \tag{5.1}$$

$$A_n = (A + R_d) \times (1 - e^{\frac{-\epsilon I_a}{A + R_d}}) - R_d \tag{5.2}$$

Afin de modéliser la photosynthèse des sphaignes, seule la conductance mésophylienne a été considérée comme participant à la photosynthèse, même si le transfert de CO_2 au sein des cellules hyalines est encore mal connu (Weston et al, 2015). Les sphaignes n'ayant pas de stomates, la conductance stomatique n'intervient pas au sein des différents processus. C'est donc à travers gm que le lien entre photosynthèse des sphaignes et contenu en eau des sphaignes est pris en compte. Shi et al (2021); Walker et al (2017) ont décrit la photosynthèse des sphaignes en utilisant le concept de conductance totale au CO_2 des sphaignes, découlant des mesures réalisées par Williams and Flanagan (1998) reliant le contenu en eau des sphaignes à la conductance du CO_2 des sphaignes. Dans notre cas, on assimile alors conductance mésophylienne des sphaignes et conductance totale des sphaignes au CO_2. Même s'il ne s'agit pas de la même grandeur physique, dans la description de Jacobs, c'est bien gm qui s'apparente le mieux à la conductance totale au CO_2 dans notre cas. Une partie du travail a donc consisté en la paramétrisation de l'équation de Williams and Flanagan (1998) afin de lier gm et g_{tot} selon l'équation 5.3, où g_{tot} est défini comme la conductance totale au CO_2 des sphaignes.

$$gm = \begin{cases} \alpha \times \underbrace{\begin{array}{r}(-0.195 + 0.134 \times W_s - 0.0256 \times W_s^2 \\ + 0.00228 \times W_s^3 - 0.0000984 \times W_s^4 + 0.00000168 \times W_s^5)\end{array}}_{g_{tot}} & \text{if } W_s \leq 2.3 \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \tag{5.3}$$

où W_s est le contenu en eau des sphaignes ($g.g^{-1}$), $g_{tot}(mol.m^{-2}.s^{-1})$ la conductance totale et α ($mol^{-1}.m^3$) est un coefficient donné à la table 5.2.

Le stress hydrique des sphaignes étant traité directement dans l'équation de dépendance de gm au contenu en eau des sphaignes. Ainsi lorsque gm tend vers 0 (lorsque que le contenu en eau des sphaignes est minimum), alors A tend vers 0 et lorsque gm tend vers gm_{max} (le contenu en eau des sphaignes est maximum) alors A tend vers A_{max}.

Ensuite, l'évolution de la biomasse des sphaignes résulte de la balance entre assimilation de carbone par photosynthèse et mortalité des sphaignes, calculée selon l'équation 5.4 :

$$\frac{\Delta B_1}{\Delta t} = A - R1 - \frac{B_1}{\Delta t} exp(\frac{-t}{\tau}) \tag{5.4}$$

Avec, B_1 la biomasse active des sphaignes en $Kg.m^{-2}$, $\frac{B_1}{\Delta t} e^{\frac{-\delta t}{\tau}}$ est la mortalité de la biomasse de sphaignes et τ le temps caractéristique de mortalité, Δt est le pas de temps du modèle, R_1 la respiration des sphaignes. Ici, la biomasse de structure n'intervient plus contrairement à ce qui est décrit avec l'utilisation du modèle standard. L'hypothèse faite est que chaque partie de la sphaigne participe à la photosynthèse, la différenciation des tiges et des feuilles n'a plus de sens ici.

Le LAI est toujours calculé à partir de la biomasse active comme décrit dans le chapitre 2. Le SLA a été paramétrisé afin de faire augmenter le LAI des sphaignes pour obtenir des valeurs proches de celles obtenues suite aux relevés de végétation et aux observations satellites. Les nouvelles valeurs sont résumées dans la table 5.1. On passe d'un SLA de 15 $m^2.Kg^{-1}$ pour les C3 à un SLA de 18 $m^2.Kg^{-1}$ pour les sphaignes. Dans la littérature, les valeurs de SLA sont comprises entre 100 et 200 $cm^2.g^{-1}$ (soit 10 à 20 $m^2.Kg^{-1}$) (Laine et al, 2021; Bond-Lamberty and Gower, 2007) même si certaines valeurs de SLA peuvent atteindre les 500 $cm^2.g^{-1}$. D'après nos mesures sur la tourbière de Bernadouze (non montrées), le SLA moyen mesuré est d'environ 18 $m^2.Kg^{-1}$.

5.2.2 Contenu en eau des sphaignes

Afin de modéliser l'évolution du contenu en eau des sphaignes, nous avons suivi les travaux de St-Hilaire et al (2010) en considérant l'existence d'une relation linéaire entre contenu en eau du sol à 10 cm et contenu en eau des sphaignes.

$$W_s = b \times W_{soil} + c \tag{5.5}$$

W_s est le contenu en eau des sphaignes en $g.g^{-1}$ et W_{soil} est le contenu en eau du sol à 10 cm en $m^3.m^{-3}$. b et c sont des coefficients empiriques données à la table 5.2.

Le réservoir d'interception des précipitations est considéré comme nul. Les sphaignes sont donc alimentées en eau à la fois par action capillaire (eau disponible sur 10 cm de sol) et par interception directe des précipitations, bien que ce dernier phénomène ne soit pas directement modélisé. Les précipitations qui auraient été interceptées par le module d'interception pénètrent directement dans le sol et modifient donc le contenu en eau du sol et par conséquent le contenu en eau des sphaignes.

5.2.3 Flux de chaleur latente de la canopée de sphaignes

Étant donné que les sphaignes ne possèdent pas de stomates, nous considérons que le flux de chaleur latente est uniquement dû à l'évaporation de l'eau des sphaignes. Le phénomène de transpiration des plantes contrôlé par les stomates est donc éliminé ici. Nous avons donc :

$$E = \frac{(1-\delta_w)}{R_a + R_s} \times (q_{sat}(T_s) - q_a) \times \rho_a \qquad \text{with } R_a = \frac{1}{C_H V_a} \tag{5.6}$$

Ici, $\delta_w = 0$, car l'eau n'est pas considérée comme étant interceptée par la végétation. E est le flux de chaleur latente en $Kg.m^{-2}.s^{-1}$. R_a, R_s la résistance à l'air et à la canopée de sphaignes. $q_{sat}(T_s)$ Humidité spécifique de saturation à la température T_s et q_a l'humidité spécifique de l'air à l'altitude de référence z_a. ρ_a est la densité de l'air à l'altitude z_a, C_H le coefficient de drag et V_a la vitesse du vent à z_a.

R_s a été modélisé en suivant les travaux de Bond-Lamberty et al (2011) et Gong et al (2020) qui ont expérimentalement établi une relation entre la résistance du couvert de sphaignes et la teneur en eau des sphaignes. La résistance des sphaignes à l'eau tend vers des valeurs faibles lorsque la teneur en eau des sphaignes est élevée, ce qui entraîne une forte évaporation. En dessous d'une valeur limite, lorsque la sphaigne s'assèche, la résistance des sphaignes augmente linéairement, ce qui permet de retenir un seuil minimal d'eau dans les sphaignes.

$$R_s = \frac{1}{SWI/d} \tag{5.7}$$

voir la définition du SWI au chapitre 2, équation 2.18. voir table 5.2 pour d.

On a ainsi, une résistance à l'eau des sphaignes inversement proportionnelle à la disponibilité en eau dans les couches de surface du sol. Plus il y a d'eau dans les couches de surfaces, plus la résistance est faible, avec une valeur minimale atteinte pour $R_s = 1$. La résistance augmente ensuite selon la fonction inverse lorsque le contenu en eau du sol diminue.

L'eau évaporée par les sphaignes est ensuite retirée sur les 10 premiers centimètres du sol, de manière homogène sur chaque couche concernée.

5.2.4 Flux de chaleur sensible de la canopée de sphaignes

Le flux de chaleur sensible est directement lié à la rugosité de surface de la végétation au sol, et donc dans $ISBA$ à la hauteur de végétation, par le biais du LAI. Pour les sphaignes, la hauteur de la végétation a été fixée à 5 cm. Cela nous permet de garder un LAI important, tout en ayant une faible rugosité de surface, limitant les flux de chaleurs sensibles.

5.2.5 Carbone du sol

En ce qui concerne le module du carbone organique du sol, nous avons utilisé le module décrit en section 2.2.9. Comme précisé en sous-section 2.2.9.2, les sphaignes constituent la première couche de sol sur une profondeur de 1 cm, influençant, notamment, la porosité du sol, les conductivités thermiques et hydrauliques du sol.

Table 5.1 – Changements entre les PFT herbacées C3 et sphaignes dans $ISBA$

Paramètres	C3 herbacées	Sphagnum	Commentaires
A_{max}	$2.2e^{-6}$	$1e^{-6}$	hypothèse de Jacob : $A_{max} = Vc_{max}/2$. ValeursVc_{max} des sphaignes d'après Walker et al (2021)
C_i	$C_i = fC_a + \gamma(1-f)$	$C_i = fC_a + \gamma(1-f)$	
f	$f = f0(1 - \frac{D_s}{D_{max}}) + f_{min}\frac{D_s}{D_{max}}$	$f = f0$	f ne varie pas avec l'humidité de l'air
$f0$	$f0 = 0.85$	$f0 = 0.8$	Valeur f0 des sphaignes d'après Walker et al (2017)
gm	$gm^* = e^{2.381-0.6103\times ln(D^*_{max})}$	$gm = \alpha g_{tot}$ $eq5.3$	$SWI = 1$
	$gm = e^{2.381-0.6103\times ln(D_{max})}$	$gm = \alpha g_{tot}$ $eq5.3$	$SWI_c < SWI < 1$
	$gm = gm^* SWI$	$gm = \alpha g_{tot}$ $eq5.3$	$SWI \leq SWI_c$
D_{max}	$D^*_{max} = 45$	D_{max} not $used$	$SWI = 1$
	$D_{max} = D^X_{max} + (D^*_{max} - D^X_{max})\frac{SWI - SWI_c}{1 - SWI_c}$	D_{max} not $used$	$SWI_c < SWI < 1$
	$D_{max} = D^X_{max}\frac{SWI}{SWI_c}$	D_{max} not $used$	$SWI \leq SWI_c$
τ	360	50	
SLA	$e = 3.79; f = 9.84; Nm = 1.3$	$e = 10; f = 5; Nm = 1.3$	

$SWI_c = 0.3\ m^3.m^{-3}$

Paramètres	$\alpha = 7.9e^{-3} mol^{-1}.m^3$	b =25 $g.g^{-1}$	c =-0.5 $g.g^{-1}$	d = 1 $s.m^{-1}$
Équations	5.3	5.5	5.5	5.7

Table 5.2 – Table des paramètres du PFT sphaigne

5.3 Résultats : Apport de la modélisation des sphaignes dans $ISBA$

5.3.1 Protocole expérimental

Sur le site de Bernadouze, nous avons récupéré une série de données météorologiques couvrant 64 ans (1959-2022) à partir de la réanalyse S2M SAFRAN. L'expérience a été menée en utilisant ces données pour atteindre un équilibre contemporain du carbone dans la tourbière pour les différents compartiments de carbone. C'est comme si le modèle avait été exécuté pendant 10 000 ans (spin-up de 10 000 ans), c'est-à-dire l'âge de la tourbière, de manière que les réservoirs de carbone du sol comprennent une accumulation réaliste de carbone, ce qui est nécessaire pour modéliser correctement les flux de respiration hétérotrophe du sol.

Les simulations ont été réalisées en prenant $f_{veg} = 1$, c'est-à-dire en considérant que la végétation couvre entièrement le sol nu. D'après l'équation 2.19 en section 2.2.7 du chapitre 2 l'évaporation du sol nu n'est donc pas prise en compte.

5.3.1.1 Validation du forçage atmosphérique

Les forçages atmosphériques sont responsables d'une partie des incertitudes relatives à la modélisation des flux de GPP et de respiration (Hardouin et al, 2022). Accorder une importance à ces derniers n'est donc pas négligeable. Comme nous utilisons des données issues de la réanalyse S2M, des multiples comparaisons ont été faites entre les données atmosphériques provenant de la station météo de Bernadouze et le forçage S2M. Des biais existent. Les plus importants concernent le rayonnement solaire direct en hiver, sous-estimé par S2M et les précipitations, sous-estimées également par S2M. Cependant, les données de la station météo étant parcellaires, il est difficile de dégager des tendances statistiques claires. Un forçage atmosphérique construit à partir des données de la station météo et complété par S2M quand les données sont manquantes a été généré. Il donne des résultats très similaires à ceux obtenus avec S2M seul, cependant comme une part importante des données vient de S2M, cela est plutôt normal.

5.3.2 Comparaison des flux du PFT herbacées aux données in-situ

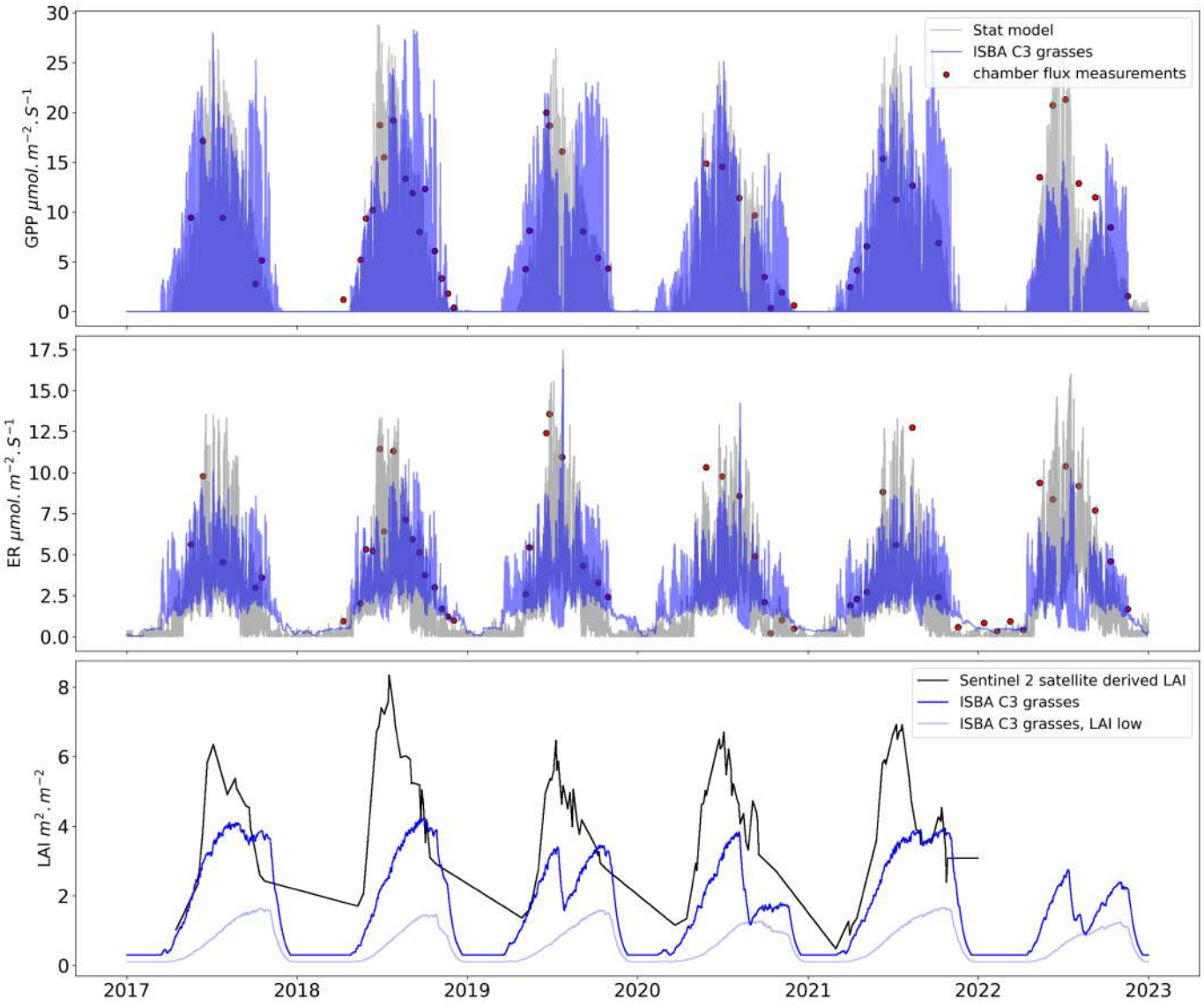


Figure 5.1 – Comparaison des flux horaires de GPP et ER obtenus entre les mesures de chambres, les modèles statistiques et $ISBA$ pour la PFT herbacées fonctionnant en mode habituel. Comparaison des LAI Sentinel-2 de Fernandes et al (2021) avec les LAI calculés par $ISBA$ en fonctionnement normal et en forçant l'obtention de LAI faibles.

La figure 5.1 présente la comparaison des résultats obtenus pour les flux de GPP, ER et le LAI entre observations, modèle statistique et modèle $ISBA$ pour les herbacées.

Le modèle de flux de méthane développé par Morel et al (2019) a été construit pour fonctionner sur les tourbières arctiques. Pour obtenir une idée du LAI de la végétation se développant à ces latitudes, une comparaison avec des produits satellites basse résolution avait été faite, donnant des LAI oscillant autour de 1. Ainsi dans $ISBA$ le modèle a été forcé afin de représenter des faibles LAI. Afin de compa-

rer les résultats obtenus durant cette thèse à ceux de départ, le LAI dénommé "low LAI" a été représenté sur la figure 5.1. Les flux obtenus dans cette configuration ne sont pas montrés, ils sont très sous-évalués étant donné la différence de LAI notable par rapport aux mesures in-situ et satellite. Bernadouze. Le modèle herbacé normal correspond à la PFT herbacées non modifiée de $ISBA$. On observe que le LAI des herbacées en configuration normale est sous-estimé par rapport aux mesures par satellite. Il démarre lentement en début de saison et ne chute pas assez rapidement en fin de saison. Cela entraine une sur-estimation systématique des flux de GPP en fin de saison, et donc également des flux de respiration.
Les flux de GPP paraissent bien reproduits par $ISBA$, malgré les problèmes décrits plus haut. L'amplitude du signal est bonne, ainsi que la variabilité annuelle. On note une différence importante de GPP sur l'année de sécheresse 2022, surtout en début de saison. Les flux de respiration sont sous-estimés par $ISBA$, laissant penser que les stocks de carbone dans le sol sont sous-évalués. En 2022, le modèle statistique donne des flux de respiration de l'écosystème qui s'amplifie avec la sécheresse, c'est le contraire pour ceux évalués par $ISBA$ herbacées. Les données in-situ donnent des valeurs de respirations autour de la variabilité interannuelle de la série 2017-2022, la respiration de l'écosystème n'est donc pas favorisée par la sécheresse en 2022 d'après les mesures de chambre, même si ces dernières sont parcellaires.

5.3.3 Comparaison des flux du PFT sphaignes aux données in-situ

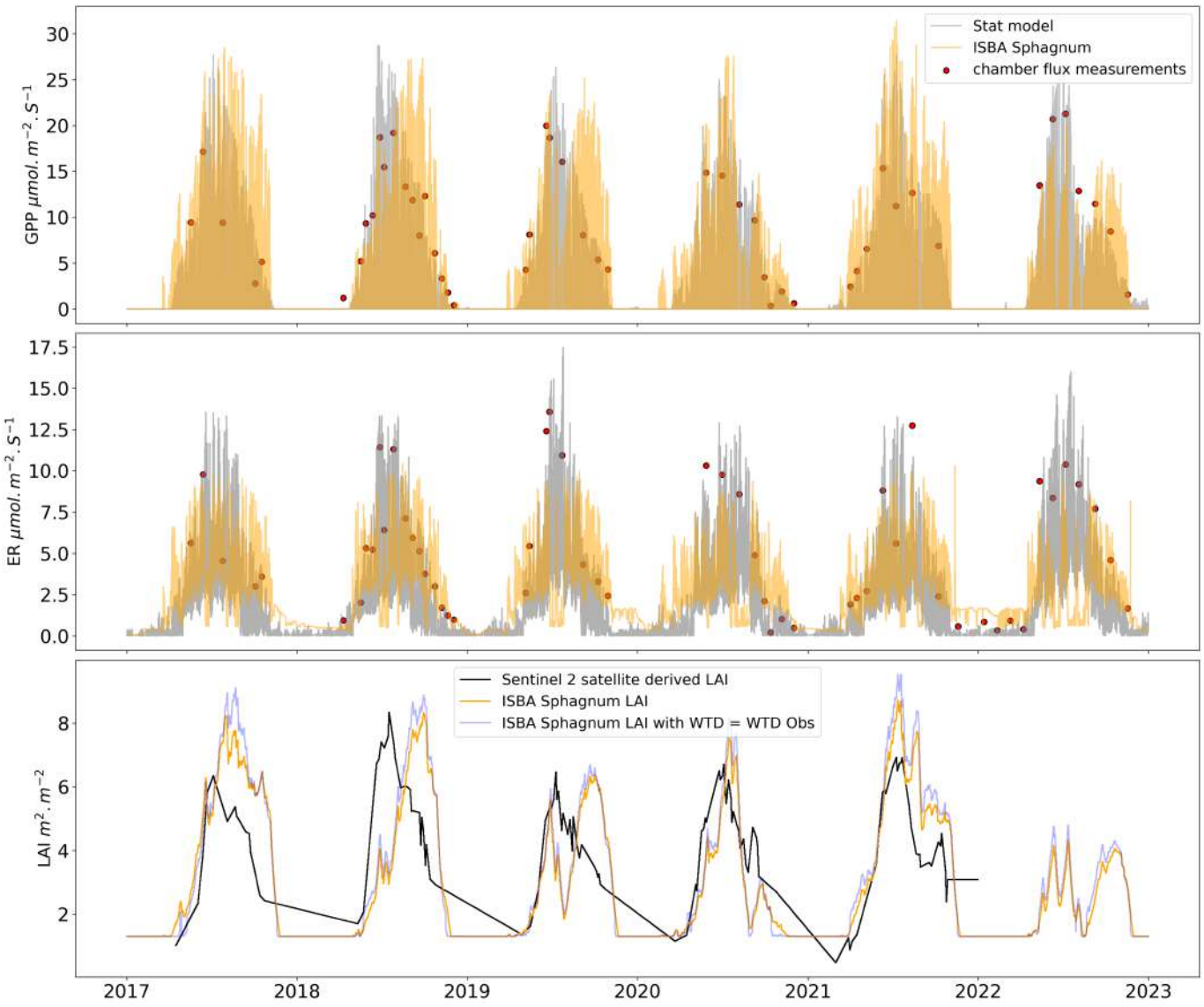


Figure 5.2 – Comparaison des flux horaires de GPP et ER obtenus entre les mesures de chambres, les modèles statistiques et $ISBA$ pour la PFT sphaignes. Comparaison des LAI Sentinel-2 de Fernandes et al (2021) avec les LAI calculés par $ISBA$ du PFT sphaignes, sans imposer de nappe et en prenant en entrée du modèle la hauteur de nappe observée à Bernadouze

La figure 5.2 présente la comparaison des résultats obtenus pour les flux de GPP, ER et le LAI entre observations, modèle statistique et modèle $ISBA$ avec le PFT sphaignes.

Afin de valider le modèle hydrologique d'$ISBA$ sur la tourbière de Bernadouze, nous avons utilisé les observations de hauteur de nappe observées à Bernadouze. Ainsi, les hauteurs de nappe journalière observées ont été données en entrée du modèle

hydrologique. En plus des précipitations du forçage, les hauteurs de nappe rentrent maintenant en jeu dans le calcul du contenu en eau du sol. On observe que les LAI obtenus dans cette configuration sont plus forts que ceux obtenus sans imposer de nappe, même si ils restent très proches ($R^2 = 0.98$, RMSE = 0.6 $m^2.m^{-2}$). Cela nous permet donc de valider indirectement la modélisation de l'hydrologie de la tourbière et de son influence sur le développement de la végétation.

En ce qui concerne la photosynthèse, les flux d'$ISBA$ sphaignes et $ISBA$ herbacées sont très similaires ($R^2 = 0.74$, RMSE = 2.5 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$). Les analyses précédemment établies pour les flux d'$ISBA$ herbacées par rapport au modèle statistique sont les mêmes pour $ISBA$ sphaignes. Les flux de respiration de l'écosystème sont fortement corrélés entre $ISBA$ sphaignes et $ISBA$ herbacées avec $R^2 = 0.76$ et RMSE = 0.95 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$. La respiration d'$ISBA$ sphaignes est tout de même plus forte qu'$ISBA$ herbacées. On constate que pour les sécheresses de 2019 et 2022, les flux entre modèle statistique et $ISBA$ n'ont pas la même réponse. Pour le modèle statistique, la sécheresse augmente le flux de respiration de l'écosystème alors que c'est le contraire pour $ISBA$. Le modèle statistique ayant été entrainé sur l'ensemble des données de 2017 à 2022, ne fournit qu'un comportement moyen de la respiration de l'écosystème. $ISBA$ cependant, représente les différents processus de respiration, comme détaillé dans le chapitre 2. La figure 2.7 du chapitre 2 montre que lorsque le contenu en eau du sol devient trop faible, la respiration hétérotrophe est réduite. C'est ce que nous observons notamment en 2019 et 2022. $ISBA$ semble avoir du mal à reproduire les maximums de flux atteint dans la journée, cependant le flux journalier reste correct et très similaire à ceux donnés par les modèles statistiques hormis lors des sécheresses.

5.3.4 Flux en moyenne journalière

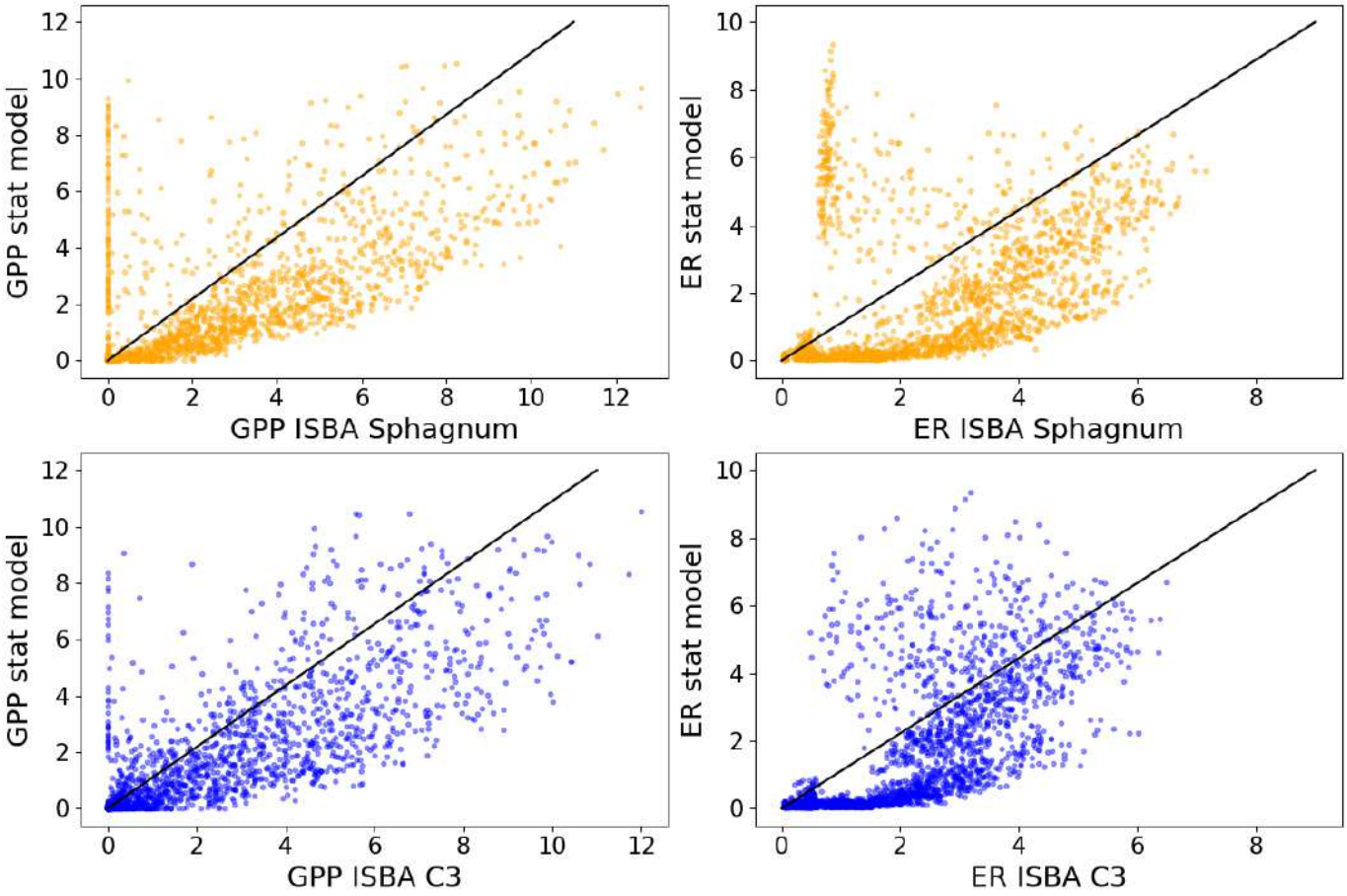


Figure 5.3 – Comparaison des flux journaliers moyens ($\mu mol.m^2.s^{-1}$) de GPP et ER obtenus entre les modèles statistiques et $ISBA$ pour la PFT sphaignes et herbacées C3.

La Figure 5.3 compare les flux journaliers moyens de GPP et ER entre les modèles statistiques et $ISBA$ pour les PFT sphaignes et herbacées C3.

On observe que les flux de photosynthèse sont plus forts en moyenne journalière pour $ISBA$ sphaignes/herbacées que pour le modèle statistique. Les deux nuages de points sont très similaires, cependant le nuage de point du modèle sphaignes est légèrement plus compact que celui du modèle herbacées. Pour les herbacées et les sphaignes, $ISBA$ donne des valeurs de GPP à zéro alors que le modèle statistique non, c'est la ligne verticale présente sur les deux graphes. Cela correspond aux périodes de sécheresse en été pour lesquelles, $ISBA$ sphaignes et herbacées sont plus sensibles à la diminution du contenu en eau du sol que le modèle statistique. Les flux de respiration de l'écosystème journaliers sont quant à eux un peu surestimés par $ISBA$ (sphaignes et herbacées) en comparaison avec le modèle statistique. Comme pour la GPP, une barre verticale pour des respirations entre 0 et 1 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ pour $ISBA$ sphaignes est présente. C'est aussi le cas pour $ISBA$ herbacées, mais dans une moindre mesure. L'explication reste la même, lors des sécheresses, $ISBA$

réduit le flux de respiration de l'écosystème, $ISBA$ sphaignes étant plus sensible à l'humidité du sol qu'$ISBA$ herbacées, la barre verticale est plus marquée. C'est la composante autotrophe de la respiration (directement calculée à partir de la GPP) de l'écosystème qui est responsable de ce phénomène. Comme d'autres composantes de la respiration entre en jeu (respiration du sol, respiration de la litière, diffusion du CO_2, etc) la barre verticale est moins marquée pour la respiration de l'écosystème que pour la GPP. On note enfin qu'un nombre de points significatifs où la respiration de l'écosystème était plus forte pour le modèle statistique pour le modèle $ISBA$ herbacées ont disparu lorsque que l'on compare $ISBA$ sphaignes au modèle statistique. $ISBA$ sphaignes donne en moyenne des flux de respiration plus forts qu'$ISBA$ herbacées.

5.4 Étude de l'évolution de la NEE des sphaignes et des herbacées de 1959 à 2022

5.4.1 Tendances générales

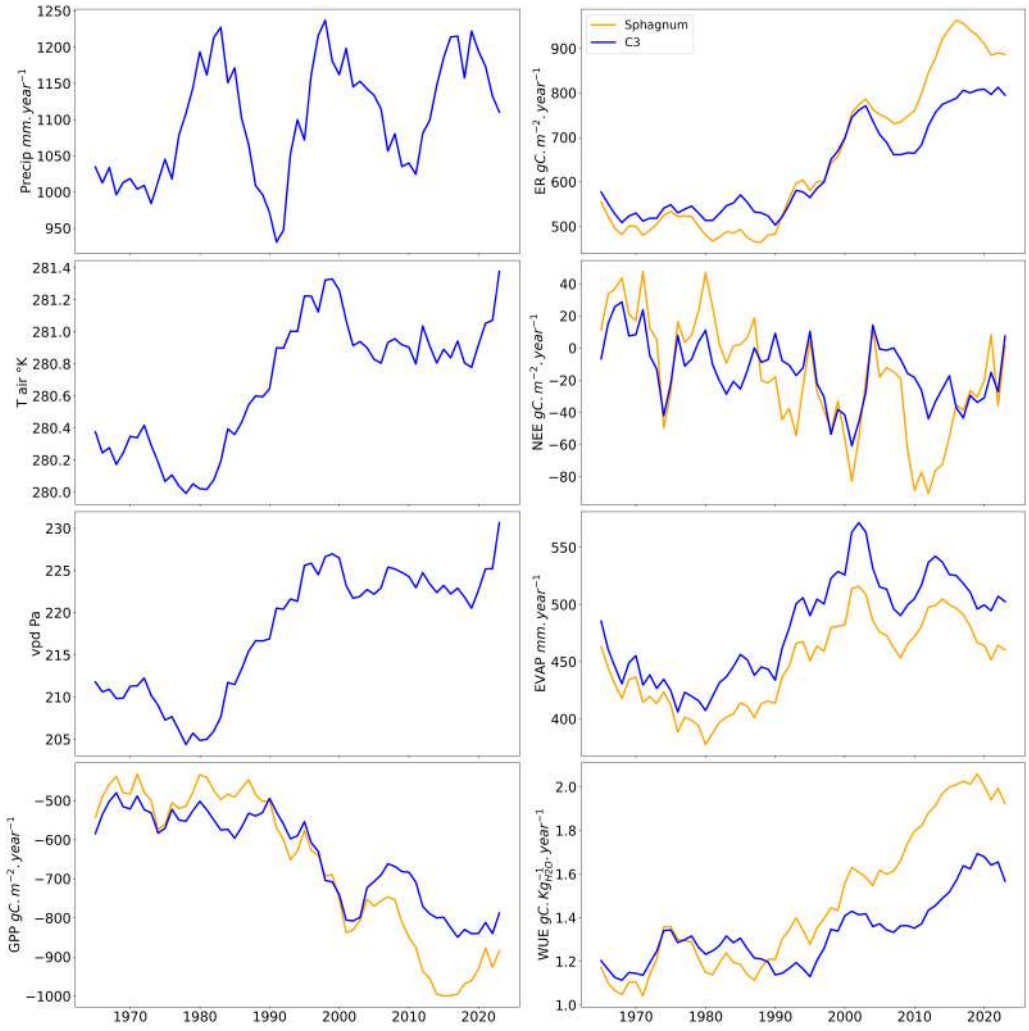


Figure 5.4 – Évolution de la précipitation annuelle cumulée, de la température annuelle moyenne, de la NEE annuelle cumulée, de la GPP annuelle cumulée, de la respiration ER annuelle cumulée, de l'évapotranspiration annuelle cumulée, de la WUE de l'écosystème (water use efficiency) annuelle cumulée de 1959 à 2022, en bleu pour le PFT herbacées et en orange pour le PFT sphaignes. Des moyennes mobiles sur six ans ont permis de lisser les signaux. Les cumuls sont réalisés par année.

Les précipitations présentent une variabilité multidécennale marquée, avec trois maximums atteints en 1985, 2000 et 2015. Une tendance à l'augmentation des précipitations se dégage depuis les années 1990. Les précipitations sont faibles au début de la série temporelle, de 1959 à 1980. Un minimum de précipitation est atteint en 1990. La température de l'air, stable de 1959 à 1980, augmente ensuite jusqu'à l'an 2000, avant de diminuer légèrement jusqu'en 2020. Sur les deux ou trois

dernières années, la température de l'air augmente très fortement. La pression de vapeur saturante évolue comme la température. On observe que la GPP, comptée négativement ici, et la respiration de l'écosystème comptée positivement, ont une évolution similaire sur la série temporelle 1959-2022. De 1959 à 1990, les deux flux sont stables avant d'augmenter linéairement de 1990 à 2000 avant de connaitre une légère diminution jusqu'en 2010. Enfin, de 2010 à 2020 les flux augmentent à nouveau en atteignant une saturation/un nouveau point d'inflexion autour de 2015. De 1970 à 1990 la GPP/ER des herbacées est plus importante que celle des sphaignes. De 1990 à 2000, elles sont très similaires puis de 2000 à 2022, la GPP/ER des sphaignes devient plus forte que la GPP/ER des herbacées. La NEE (NEE = -GPP + ER) affiche une forte variation interannuelle. Une tendance faible de 1990 à 2022 indique que cette dernière augmente négativement. Les NEE des sphaignes et des herbacées sont différentes même si elles présentent une évolution similaire. L'évaporation diminue de 1959 à 1980, puis augmente de 1980 à 2005. Enfin, de 2005 à 2022 l'évaporation diminue à nouveau. L'évapotranspiration des herbacées est plus importante que l'évaporation des sphaignes sur la série temporelle entière. Cela est responsable de l'augmentation plus forte de la "water use efficiency" (WUE) à partir des années 1990 pour les sphaignes que pour les herbacées. La WUE de l'écosystème est calculée ici comme le rapport entre la GPP et l'évapotranspiration (Fatichi et al, 2023). Notre modèle montre donc que les sphaignes ont une tendance à produire davantage de carbone par volume d'eau disponible que les herbacées. Les tendances sont d'ailleurs similaires entre la WUE et la GPP, qui saturent à partir des années 2010 après avoir augmenté régulièrement depuis 1959 malgré quelques fluctuations. Récemment, Li et al (2023) ont mis en évidence la possible saturation de la WUE pour différents écosystèmes à l'échelle globale. Après avoir bénéficié des effets dits de fertilisation du CO_2 sur l'écosystème (stimulation de la photosynthèse causée par l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2), les effets propres au changement climatique (hausse des températures, hausse du déficit de pression de vapeur saturante, etc...) ont un effet antagoniste sur la photosynthèse des plantes. Effectivement, l'augmentation du déficit de pression de vapeur saturante (étant identifié comme le facteur de contrôle le plus important après la hausse de la concentration en CO_2 (Yuan et al, 2019; Song et al, 2022)) encourage la fermeture des stomates des herbacées, limitant dès lors la photosynthèse. Cette rétroaction n'existe pas sur les sphaignes. Dans notre cas, un effet conjoint de l'augmentation de l'humidité du sol (avec l'augmentation des précipitations) et de l'augmentation de la VPD explique la divergence croissante entre les flux de photosynthèse des herbacées et des sphaignes au cours des 64 ans étudiés.

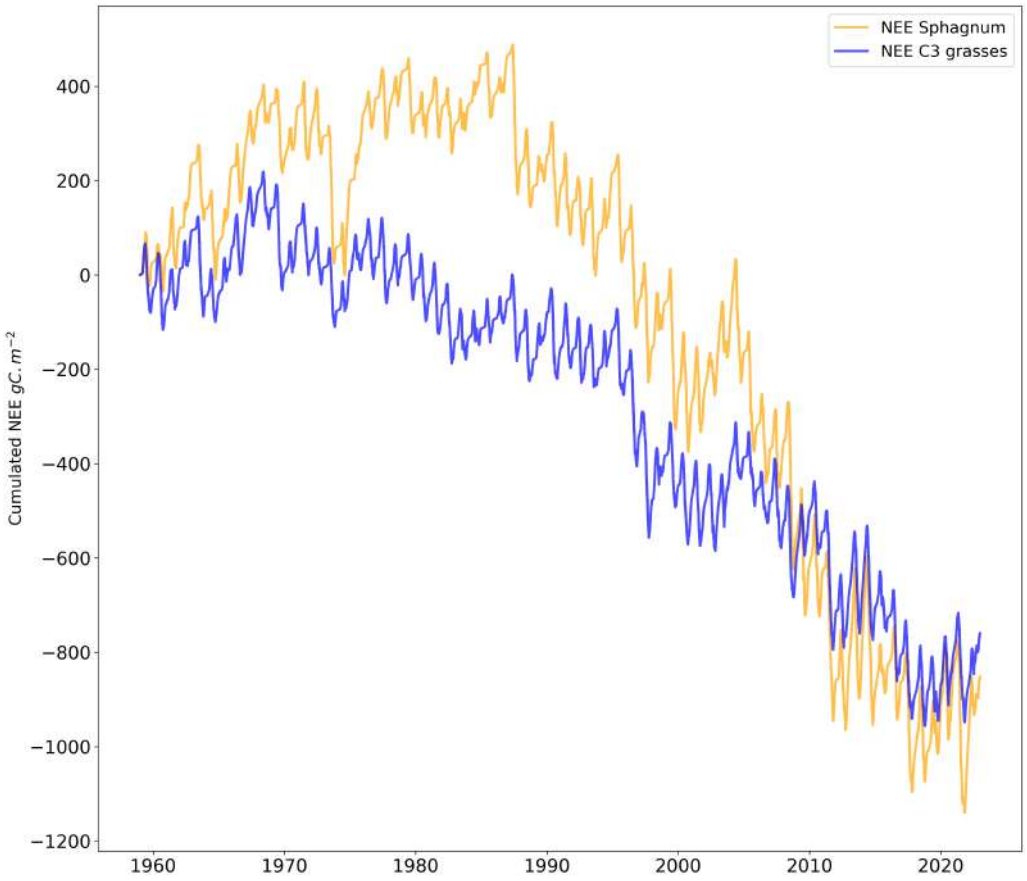


Figure 5.5 – Évolution de la NEE cumulée en $gC.m^{-2}$ de 1959 à 2022. Le cumul est réalisé sur la série entière, on conserve donc les déséquilibres de chaque année en avançant dans le temps.

On observe une tendance générale au cumul de carbone sur la série 1959-2022. De 1959 à 1985, le cumul de NEE pour les herbacées est à l'équilibre, avec un cumul moyen proche de zéro. Pour les sphaignes de 1959 à 1990, le cumul de NEE est positif, évoluant en cloche, avec un maximum positif atteint en 1985. À partir de 1990, une accélération de l'accumulation de carbone se produit (pour les herbacées et les sphaignes), même s'il subsiste des périodes temporelles durant lesquelles le rejet de carbone vers l'atmosphère est plus important que son absorption par la végétation (entre 2000 et 2005 par exemple). À partir de 1990 et jusqu'à 2022, les sphaignes captent davantage de CO_2 que les herbacées en moyenne. Cela correspond à une forte augmentation des précipitations à ce moment précis ainsi qu'à une hausse des températures ayant débuté en 1980. Par construction du PFT sphaignes, ces dernières sont plus sensibles que les herbacées au contenu en eau du sol, ces observations sont donc cohérentes. Enfin, de 2010 à 2020, l'accumulation de carbone semble s'infléchir, avec un retour du système à l'équilibre, voir-même basculant vers une période de rejet de carbone atmosphérique. Il faudrait observer la suite de la série temporelle pour conclure sur la tendance actuelle.

La figure 5.5 permet de mettre en perspective les résultats mis en évidence dans

le chapitre 4. On constate, effectivement, que des années similaires à la sécheresse sévère de 2022 se sont produites durant la période 1959-2022. Pour autant, des phases de captation importantes de carbone se sont aussi succédées, faisant tendre le système vers un puits de carbone atmosphérique.

Dans la suite de l'analyse des résultats, les PFT herbacées et sphaignes ont été combinés. La tourbière de Bernadouze est effectivement constituée de ces deux types majoritaires de végétation. La Figure 1 du chapitre 3 nous permet de donner une estimation en première approximation d'une partition comptant pour 70 % d'herbacées et 30 % de sphaignes. La NEE prochainement évoquée sera donc la suivante :
$\mathbf{NEE = 0.7NEE_{herbes} + 0.3NEE_{sphaignes}.}$

5.4.2 Tendances mensuelles

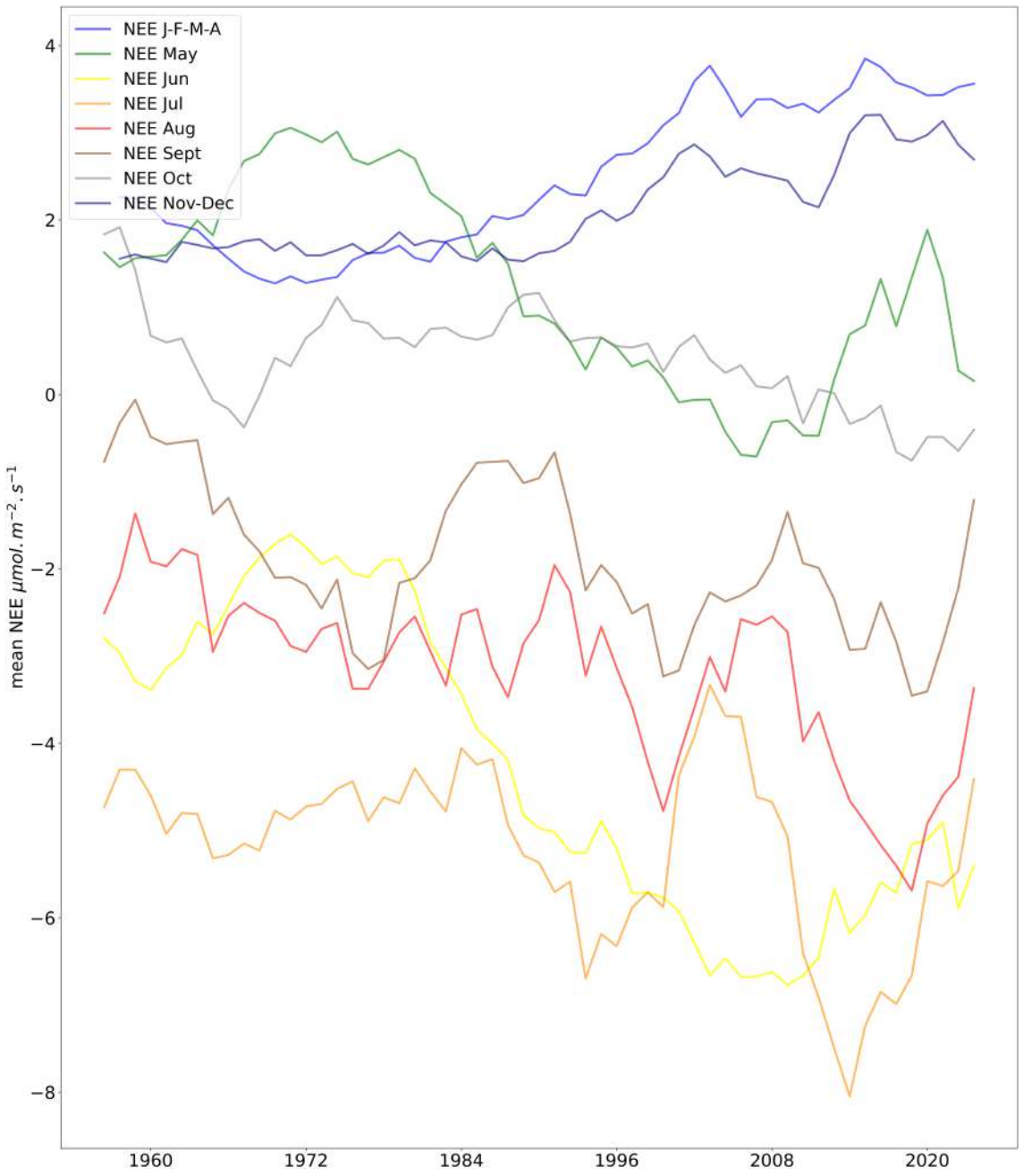


Figure 5.6 – Moyenne mensuelle de la NEE en $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ sur la période 1959-2022. Un rolling-mean sur un an permet de lisser les données horaires de NEE.

La figure 5.6 présente l'évolution mensuelle de NEE en $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ sur la période 1959-2022. Après avoir analysé la tendance globale annuelle vers l'accumulation de carbone par la tourbière, l'idée est de comprendre si cette réponse est équivalente à l'échelle mensuelle ou non, et de dégager les périodes de l'année les plus impactantes sur le bilan de carbone annuel. Rafat et al (2022) insiste notamment sur l'importance de la saison de non-végétation, susceptible de prendre davantage d'importance avec l'augmentation des températures qui favorisent l'augmentation des flux de respira-

tion. L'influence du changement de la durée de la saison de végétation est discutée par Gao et al (2023) en comparaison à l'augmentation du maximum d'intensité de la photosynthèse, cette dernière étant plus impactante sur la tendance moyenne du flux de photosynthèse. L'analyse à l'échelle mensuelle permet dans une certaine mesure d'apporter des éléments de réflexion vis-à-vis des recherches actuelles et de comprendre la réponse du modèle ISBA.

Pour les mois de novembre à avril, lorsque la saison de végétation n'a pas encore débuté, on constate une augmentation régulière de la NEE à partir des années 1980. La NEE est positive sur l'ensemble de la période avec des valeurs oscillantes entre 2 et 4 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$. Les mois de mai et juin présentent une évolution similaire avec une certaine stabilité de 1959 à 1980, puis une forte diminution de la NEE de 1980 à 2008, avant d'augmenter à nouveau sur la fin de la période. Le mois de mai est une source de carbone vers l'atmosphère, mis à part vers les années 2000 où de manière transitoire, il est à l'équilibre. Le mois de juin reste un puits de NEE sur l'ensemble de la période. Les mois de juillet et aout sont des puits de NEE sur toute la période. Ils présentent des oscillations autour d'une valeur moyenne de NEE qui diminue tendanciellement. Le mois de septembre connait une évolution similaire aux mois de juillet et aout, mais présente une valeur moyenne de NEE plus faible. Le mois d'octobre est une source de NEE. De 1959 à 2000, la NEE se stabilise vers 1 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, puis diminue pour se rapprocher de 0 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$.

Ainsi, les mois les plus importants en termes de captation de carbone sont juin et juillet (et août dans une moindre mesure) avec des valeurs moyennes de NEE oscillant autour de -6 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ sur la fin de la période. Le mois d'aout semble prendre une importance plus marquée depuis 1990. On note pour autant une forte augmentation de NEE pour juillet, aout et septembre de 2016 à 2022. Les mois de mai, septembre et la tendance finale sur le mois d'octobre, montre une transition entre source de NEE à puits de NEE. Les mois sans présence de végétation voient leur comportement de sources s'amplifier.

L'effet de fertilisation du CO_2, ainsi que l'augmentation de la température de l'air, favorisent l'augmentation de la durée de saison de végétation et l'augmentation de l'intensité de la photosynthèse d'une part, mais provoque également l'augmentation de la respiration de l'écosystème d'autre part. C'est ce qui pourrait expliquer en grande partie les comportements de NEE par mois décrit plus haut.

5.4.3 Vers une déstabilisation du système ?

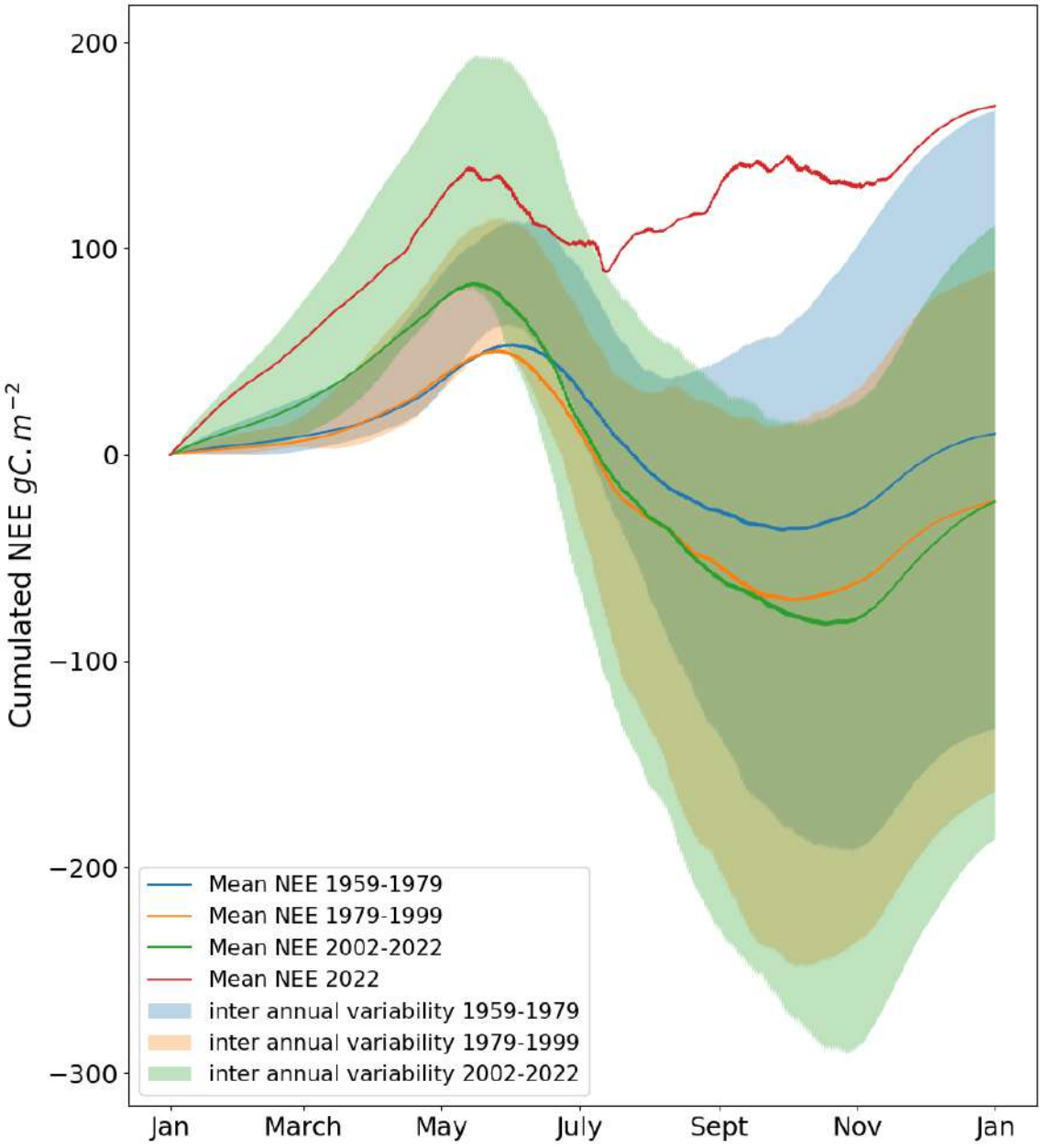


Figure 5.7 – Dynamique de la NEE cumulée ($gC.m^{-2}$) à travers trois périodes temporelles, 1959-1979, 1979-1999 et 2002-2022. La variabilité interannuelle a été calculée sur un intervalle de confiance à 95%

La figure 5.7 présente la dynamique de NEE (-GPP + ER) cumulée sur trois périodes temporelles distinctes de 20 ans : 1959-1979, 1979-1999 et 2002-2022. On observe des changements de la dynamique d'accumulation du carbone entre les trois périodes temporelles observées. La première période 1959-1979 se distingue par une saison de végétation réduite par rapport aux deux autres. La végétation se développe plus tardivement, moins vite et la sénescence se déclenche plus tôt. On constate également qu'à partir du mois de juillet, la variabilité interannuelle augmente, c'est-à-dire que le rejet de carbone vers l'atmosphère s'amplifie par rapport aux deux autres périodes.

De 1979 à 1999, la durée de la saison de végétation augmente, davantage de carbone est capté par la végétation et la variabilité interannuelle se déplace vers les valeurs négatives de NEE, soit vers une absorption de carbone atmosphérique par la tourbière. De 2002 à 2022, la saison de végétation est la plus grande et l'accumulation de carbone en moyenne la plus forte. Cette tendance à l'augmentation de la durée de saison de végétation causée par le changement climatique corrobore des études menées dans d'autres régions, notamment en arctique (Myers-Smith et al, 2020) ou dans les montagnes du Qinling-Daba (Ren et al, 2023). Contrairement aux deux autres périodes pour lesquelles la variabilité interannuelle de janvier à juillet était similaire, ici, on observe une différence très claire, avec une hausse des rejets de CO_2 vers l'atmosphère, avec un maximum atteint mi-mai. C'est également pour cette période que la variabilité interannuelle est la plus grande, avec des valeurs importantes positives et négatives de NEE. On constate aussi que l'année 2022 se détache de chacune des variabilités interannuelles des trois périodes, avec des valeurs de NEE hors variabilité et positives de juillet jusqu'à décembre. Le constat tiré durant le chapitre 4, faisant référence à la sécheresse sévère de 2022 et exceptionnelle, est ici confirmé. Même si $ISBA$ a tendance à sous-estimer les flux de respiration durant les périodes de sécheresse, la NEE est tout de même réduite, notamment à cause de la forte chute de GPP au même moment. Comme indiqué par Frank et al (2015) et Yang et al (2023a) les anomalies négatives extrêmes de croissance de la végétation sont causées majoritairement par des extrêmes climatiques. Ces auteurs insistent également sur l'importance des effets combinés des facteurs environnementaux sur le développement de la végétation. En 2022, de faibles précipitations en été, se traduisant par la baisse de la hauteur de nappe, combinées à hausse de la température de l'air, conduisent à une anomalie négative extrême de croissance de la végétation.

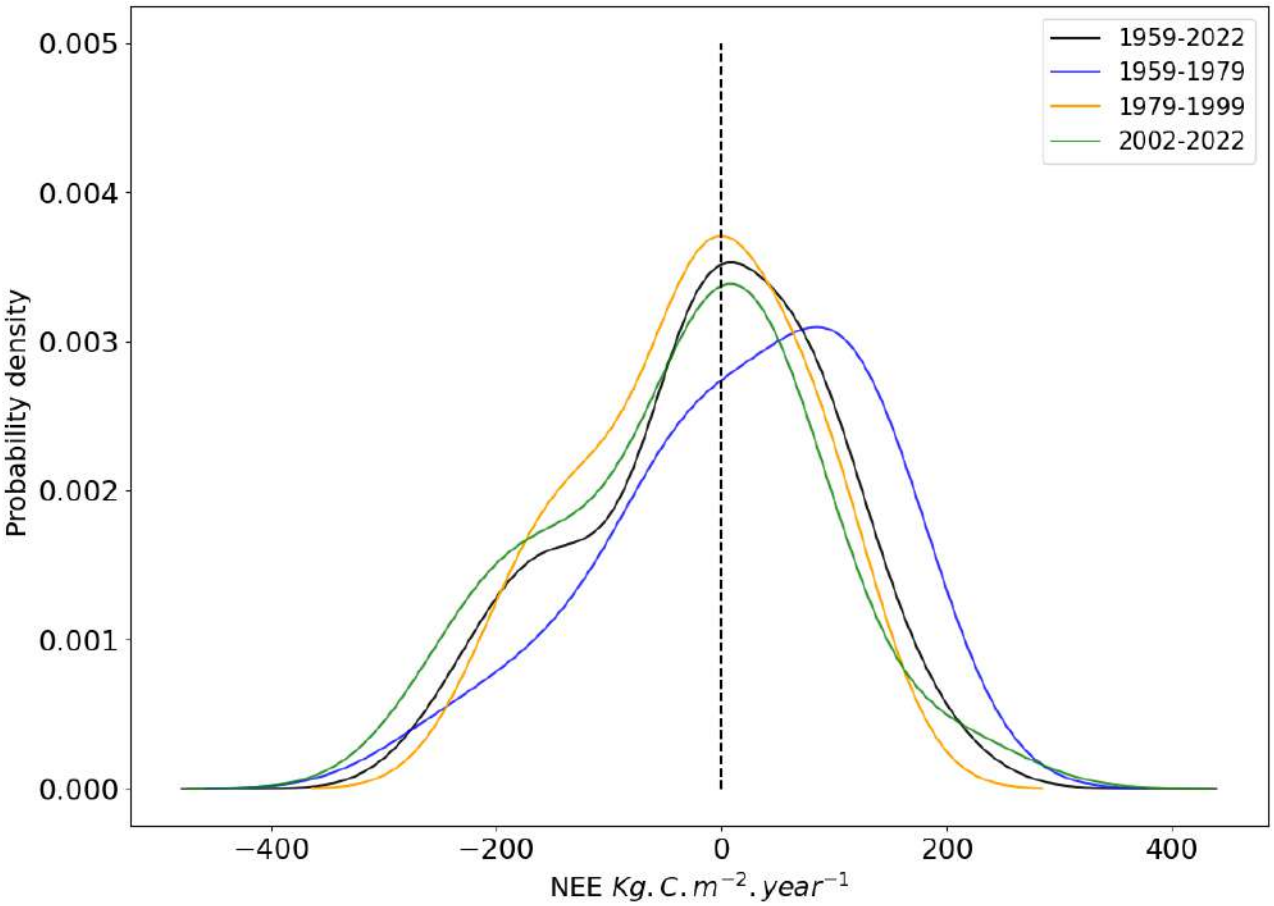


Figure 5.8 – Fonction de densité de probabilité de la NEE annuelle cumulée pour les périodes 1959-1979, 1979-1999 et 2002-2022.

La figure 5.8 présente les fonctions de densité de probabilité de NEE en $Kg.C.m^{-2}.year^{-1}$ pour trois périodes distinctes : 1959-1979, 1979-1999, 2002-2022. Plus la fonction de densité de probabilité est forte, plus la valeur de NEE correspondante a eu une chance d'apparaitre sur la période considérée. La courbe noire représente la période entière de 64 ans, de 1959 à 2022. On observe un pic, autour de la valeur 0 pour la NEE. Une bosse est également présente autour d'une NEE de -200. La densité de probabilité n'est pas symétrique, l'aire sous la courbe du côté des NEE négatives est plus importante que celle du côté des NEE positives. Ainsi, la NEE totale est négative sur l'ensemble de la période, ce qui traduit une captation de carbone par la végétation de tourbière plus importante que la respiration de l'écosystème. La période de 1959 à 1979 présente un pic vers 100 $KgC.m^{-2}.year^{-1}$. Une partie importante de la courbe bleue, par rapport aux trois autres, se situe dans les valeurs positives de NEE, suggérant que cette période a été une période de plus grande émission de carbone vers l'atmosphère que les autres. On voit également que les valeurs extrêmes (autour de -400 et +400 $KgC.m^{-2}.year^{-1}$) ont des densités de probabilité plus importantes que pour l'ensemble de la période (1959-2022). La courbe jaune représentative de la période 1979-1999 présente le pic de densité de probabilité le plus haut. En conséquence, c'est également cette période qui enregistre des extrêmes de NEE cumulée annuelle les plus faibles, autant en valeurs positives que

négatives. Enfin, la courbe verte ressemble à la courbe noire, mais avec des valeurs plus importantes de densité de probabilité pour les NEE négatives de -100 à - 200 $KgC.m^{-2}.year^{-1}$.Les valeurs de NEE positives de 0 à environ 180 $KgC.m^{-2}.year^{-1}$ sont les plus faibles toute période confondue. Par contre, la courbe verte présente les densités de probabilités les plus fortes concernant les extrêmes de NEE (NEE avoisinant -300 et + 300 $KgC.m^{-2}.year^{-1}$). On retrouve les résultats de la Figure 5.7 montrant une très grande variabilité interannuelle pour les années 2002-2022, où des années de NEE fortement négatives alternent avec des années de NEE fortement positives. En moyenne, cette période est vue comme étant une période d'activité importante de captation de carbone par la tourbière par rapport à l'ensemble de la série temporelle, même si davantage d'événements extrêmes se produisent et notamment de rejet de CO_2 vers l'atmosphère.

Chapitre 6

Conclusions & Perspectives

6.1 Conclusions

Dans cette section, je reprends les questions posées au long des chapitres d'introduction, afin d'y apporter des réponses, mises en évidence, notamment en rouge dans le texte.

Comment réaliser un suivi de végétation pour les tourbières ? Quelles sont les méthodes principalement utilisées ?

Comment, à partir des suivis mis en place, établir des bilans, étudier la saisonnalité et les facteurs de contrôle des flux de photosynthèse, de respiration et de méthane ?

La première partie de la thèse s'est concentrée sur l'étude d'une tourbière de montagne dans les Pyrénées et a révélé un cycle annuel robuste de l'Indice de Surface Foliaire (LAI) des sphaignes, avec des valeurs de pointe d'environ 7 à 10 $m^2.m^{-2}$ se produisant au début de l'été. Ce schéma a été systématiquement observé à la fois grâce à des mesures destructives au laboratoire et à l'analyse de cinq années d'images satellites Sentinel-2. De plus, nous avons démontré l'efficacité de l'Indice d'Humidité des Sols (MSI), dérivé des données Sentinel-2, pour distinguer les sphaignes des plantes vasculaires sur le site de Bernadouze, en faisant un outil précieux pour la possible identification et la cartographie des tourbières dominées par les sphaignes, notamment dans les sites inaccessibles en montagne. De plus, notre étude a mis en évidence le potentiel des indices d'Indice de Chlorophylle (CI) et de Coordonnée Chromatique Verte (GCC) pour décrire la physiologie et la phénologie des sphaignes. Combinés au LAI, ces indices permettent de fournir une représentation complète de la phénologie et de la photosynthèse des sphaignes. Les cycles saisonniers du CI, du GCC et du LAI sont également fortement corrélés avec le flux de Production Primaire Brute (GPP) en milieu de journée sur la période de cinq ans. *De ce fait, la première étude a mis en évidence des méthodes efficaces pour réaliser des suivis de*

végétation sur la tourbière de Bernadouze. Grâce à celles-ci, les facteurs de contrôle ont été identifiés, et la saisonnalité des flux de photosynthèse a été investiguée.

La deuxième étude de la thèse fournit des perspectives uniques sur la dynamique du carbone dans une tourbière de montagne tempérée. Elle offre le premier bilan interannuel du NECB (Bilan Net de Carbone de l'Écosystème) pour une tourbière de montagne, révélant l'importance de prendre en compte les flux hivernaux de CH_4 et l'export fluvial de DOC lors de l'établissement du bilan carbone annuel pour ces écosystèmes. L'approche novatrice de l'étude, combinant des mesures de flux sur le terrain, un indice de chlorophylle dérivé d'images satellites Sentinel-2 et une modélisation statistique, améliore la fiabilité de la modélisation des flux de GPP, de CH_4 et de ER. Elle permet une compréhension complète des échanges de CO_2 et de CH_4 à l'échelle horaire, décrivant des cycles journaliers conformes à la littérature et permettant une meilleure prédiction des flux de carbone. C'est notamment grâce au travail préliminaire mené dans la première étude de cette thèse (chapitre 3), mêlant observation de terrain, travail en laboratoire et familiarisation avec les outils de modélisation ($ISBA$) que les idées ont pu germer afin de développer les modèles statistiques simples pour les flux de GPP, ER et CH_4, alimentés par les indices satellites. Si le taux d'accumulation de carbone organique à long terme (LORCA) rapporte une accumulation de carbone lente, mais constante sur notre site, le bilan NECB de six ans révèle que la tourbière agissait comme une source nette de carbone. Cependant, cette tendance doit encore être confirmée sur le plus long terme, car la tourbière peut actuellement se trouver dans un état exceptionnellement sec, ne reflétant pas son comportement sur des échelles de temps plus longues. Notre étude s'est concentrée sur les flux de carbone et leurs facteurs déterminants, mettant particulièrement l'accent sur leur réponse lors d'une sécheresse sévère. Elle souligne le rôle central de la disponibilité en eau, de la température de l'air et de leur interaction, représentée par l'indice de sécheresse (DI), dans la détermination du bilan net de carbone de l'écosystème (NECB) de la tourbière. L'indice DI montre d'ailleurs une très forte augmentation lors de l'été 2022, permettant de mettre en évidence l'existence d'un point de basculement dans le fonctionnement de la tourbière. La tourbière présente une saisonnalité marquée dans les échanges de carbone, ce qui se traduit par des variations du bilan net d'échange d'écosystème (NEE) au fil des ans. Le passage d'un puits de carbone à une source de carbone dépend des conditions environnementales dominantes. En particulier, l'année 2022 se distingue en raison de conditions de sécheresse exceptionnellement sévère. Pendant cette période, la tourbière a connu une saison de croissance raccourcie, principalement en raison du stress hydrique important. Par conséquent, cette perturbation a rompu l'équilibre entre la productivité primaire brute (GPP) et la respiration de l'écosystème (ER), provoquant un déplacement du NEE vers une source de carbone. Ces résultats soulignent la nécessité d'approches de surveillance et de modélisation complètes pour évaluer avec précision les bilans carbonés dans différentes tourbières. Les observations de 2022 mettent en lumière la vulnérabilité des tourbières aux fluctuations

climatiques et le potentiel de changements dans leur bilan carbone dans des conditions extrêmes. *La deuxième étude aura donc permis d'établir un bilan de carbone complet de la tourbière de Bernadouze, s'appuyant sur l'étude et la reconstruction des flux de photosynthèse, de respiration de l'écosystème et de méthane au pas de temps horaire.*

Comment modéliser le fonctionnement des sphaignes, en termes de photosynthèse, respiration et évapotranspiration ?
Quelle influence exerce la phénologie des sphaignes sur les différents flux de carbone ?
Quelles utilisations est-il possible de faire des modèles statistiques et des modèles de surfaces continentales ?
Comment les tourbières évoluent-elles dans un contexte de changement climatique ?

Le travail de modélisation dans $ISBA$ s'est construit en interaction et dans le même temps que les deux autres études. Un aller-retour constant entre travail de terrain, observation et modélisation a permis de structurer une stratégie de modélisation d'un nouveau PFT de sphaignes pour $ISBA$. *La photosynthèse des sphaignes a donc été intégrée au modèle de Jacobs d'ISBA et modélisée en fonction du contenu en eau des sphaignes. Le contenu en eau des sphaignes est quant à lui dépendant du contenu en eau du sol. L'évapotranspiration des sphaignes a été découplée de la photosynthèse, dépendant alors seulement du contenu en eau des sphaignes. On ne modélise donc plus que l'évaporation des sphaignes, sans transpiration, car les stomates ne sont pas présents chez les sphaignes.* Une première validation du nouveau PFT de sphaignes a été menée en utilisant les données in-situ et observées sur la tourbière de Bernadouze. L'utilisation du niveau nappe observé à Bernadouze en entrée du modèle hydrologique a permis de mettre en avant la bonne modélisation du contenu en eau de la tourbe en mode nappe libre (niveau de nappe non imposée), ce qui implique une bonne modélisation des flux de CO_2 dans cette configuration. La comparaison entre les données de flux mesurés par chambres, reconstruits statistiquement et modélisés par le PFT sphaignes met en évidence la bonne performance de $ISBA$ pour le calcul des flux de GPP. Les flux de respiration sont un peu sous-estimés par $ISBA$. Le nouveau PFT montre également une bonne performance pour la modélisation de LAI des sphaignes, meilleure et plus fidèle aux observations qu'avant, lorsque le LAI était modélisé en utilisant la PFT des herbacés. Le nouveau PFT est construit de façon à être plus sensible au contenu en eau du sol que le PFT herbacé, la réponse aux sécheresses est donc différente pour le PFT sphaignes que pour les PFT herbacés. Ces différences ont été plus visibles lorsque le modèle a été amené à fonctionner sur la période de temps 1969-2022. *Effectivement, le PFT sphaignes permet de modéliser un stock de carbone plus important dans le sol, notamment, car bénéficiant d'une GPP plus sensible à l'augmentation du contenu en eau dans le sol durant les années 1959-2022. Les LAI des sphaignes plus élevés que*

ceux des herbacés jouent également un rôle sur la différence de photosynthèse entre herbacés et sphaignes sur l'ensemble de la période 1959-2022 et donc sur les stocks de carbone. Le modèle statistique et ISBA identifie tous deux l'année 2022 comme étant une année de sécheresse sévère, et donc d'émission importante de CO_2 vers l'atmosphère. Le modèle statistique, seul, ne nous permettait pas de conclure quant à la sévérité de l'événement de sécheresse de 2022 sur un temps long. Effectivement, six années de mesures mensuelles ne permettent pas d'établir des tendances fortes quant à l'évolution de la capacité d'absorption de carbone de la tourbière. Le modèle ISBA nous permet de mettre en perspective ces résultats obtenus sur six ans, sur une échelle de temps de 70 ans, et c'est en ce sens que les efforts de modélisation sont pertinents. A première vue, on pourrait penser qu'un modèle aura plus de mal à reproduire des flux statistiques basés sur des observations. Cependant, la modélisation statistique présente, elle aussi, des biais et ne permet pas de prendre en compte autant de processus qu'un modèle de surfaces continentales. Ces approches sont donc complémentaires, permettent de représenter des flux de manières différentes et enrichissent par cette diversité notre compréhension des phénomènes à l'œuvre. D'ailleurs, aujourd'hui, de nouvelles méthodes consistent à combiner les deux approches en utilisant la puissance des outils statistiques afin "d'émuler" des modèles climatiques régionaux basés sur des équations physiques (Doury et al, 2023). Le chapitre 5 permet d'appréhender la réponse de deux types de végétation différents face au changement climatique à Bernadouze : les herbacés et les bryophytes. On a montré que les processus de photosynthèse et d'évaporation ne connaissent pas la même évolution sur les 70 dernières années. La WUE de l'écosystème diverge fortement entre les sphaignes et les herbacés, elle est plus forte chez les sphaignes en fin de période et pourrait indiquer que le fonctionnement des sphaignes est favorisé par les conditions climatiques actuelles (notamment suite à une augmentation du déficit de pression de vapeur saturante). Ces résultats restent à être confortés, mais quoi qu'il en soit, ce travail aura permis de montrer que la modélisation et la prise en compte de deux types de végétation a un impact important sur les processus intervenant dans le cycle du carbone des tourbières, pouvant notamment modifier les stocks de carbones cumulés sur le long terme de façon significative. Enfin, la troisième étude permet de calculer le bilan de NEE sur la période 1959-2022 et donc d'étudier l'évolution temporelle de la NEE sur 64 ans. Trois périodes temporelles sont analysées : 1959-1979, 1979-1990 et 2002-2022. La dernière période est celle présentant une tendance à l'accumulation de carbone la plus forte, cependant, c'est une période dans laquelle existe une variabilité interannuelle très forte. Cela suggère que des années de captation importante de carbone se succèdent avec des années d'émissions de CO_2 fortes. L'année 2022 sort de la variabilité interannuelle, suggérant une possible transition vers un régime de fonctionnement de la tourbière moins en faveur de la captation de carbone par l'écosystème. *Pour conclure, l'augmentation des températures due à la hausse du taux de dioxyde de carbone dans l'atmosphère ainsi que l'évolution des régimes de précipitations dominent l'évolution de la NEE au cours du temps. Ainsi la photosynthèse se voit favorisée par l'augmentation de température, les saisons de végétation sont plus longues et l'activité photosynthétique exacerbée. Cependant, les*

sécheresses dans le même temps déstabilisent la NEE, créant un système à forte variabilité où les extrêmes de NEE sont plus fréquents.

6.2 Perspectives

Le travail de terrain et les observations in-situ apparaissent comme étant fondamentales lorsque l'on s'intéresse à la description d'un écosystème complexe et en évolution. Le travail réalisé sur l'année 2021, de comparaisons des données de phénologie satellites et provenant de la mesure au planimètre bénéficierait du fait d'être prolongé sur une série temporelle plus longue. Aussi, la validité des produits satellites lors de sécheresse n'a pas été évaluée. De la même manière, perpétuer les mesures de flux de carbone (CO_2, CH_4, DOC) encore quelques années pourraient permettre d'évaluer l'état de la tourbière de Bernadouze a plus long terme et donnerait un peu de perspective aux résultats trouvés jusqu'alors. L'analyse des données de l'année 2023, ainsi que la reconstruction des flux sur 2023, en suivant les mêmes méthodes présentées dans le chapitre 4 permettrait de réaliser un bilan de NECB sur une année post-sécheresse, et de comprendre ainsi, comment la tourbière répond à des événements extrêmes. Le niveau de nappe revient-il à la normale ? le développement de la végétation est-il impacté ? La végétation change-t-elle vers des espèces mieux adaptées aux sécheresses ?

Aussi, la réalisation de cycles diurnes complets avec des mesures de chambres, sur quelques périodes clés dans l'année, en été et en hiver par exemple, permettrait de valider ou non la proposition d'intégration des flux au pas de temps horaire décrite en chapitre 4. Cela permettrait notamment d'affiner ou de proposer des relations statistiques différentes entre le jour et la nuit pour la respiration de l'écosystème et les flux de méthane. La possibilité d'installation d'une phénocam sur la tourbière pourrait permettre aussi d'accéder à des indices de végétation d'une meilleure résolution spatiale. On pourrait ainsi certainement distinguer les sphaignes des herbacés avec plus de précision. Cela permettrait dans le même temps d'avoir une meilleure résolution temporelle de l'activité photosynthétique et de la phénologie sur le terrain. En effet, les phénocams sont la plupart du temps de simples caméras qui permettent de voir dans le visible suivant trois plages de longueur d'ondes correspondant à la palette RGB (red, blue, green). Il est possible de jouer sur la sélection de la bande dans le rouge afin d'avoir accès aux ondes infrarouges qui captent l'activité photosynthétique. On pourrait également se pencher sur la possibilité d'exploiter d'autres gammes de longueurs d'ondes que celles utilisées dans le chapitre 3 et 4 afin de suivre phénologie et activité photosynthétique des sphaignes. On pourrait aussi s'intéresser aux nouvelles missions satellites prévoyant de produire des images à une meilleure résolution spatiale, afin de comparer les résultats et de comprendre s'il est utile ou non de continuer à produire des indices de végétation à des résolutions toujours plus haute, dans le cadre de ce type d'étude.

En ce qui concerne le modèle $ISBA$, la prochaine étape importante consistera à approfondir la validation du modèle. D'autres sites de tourbières (NuuK, Zacken-

berg...), sous d'autres latitudes sur lesquelles nous possédons déjà les données atmosphériques seraient de bons candidats de validation du modèle. Un point significatif étant la validation de la modélisation de l'évaporation des sphaignes. Des hypothèses fortes ont été posées, notamment en omettant de prendre en compte l'évaporation du sol nu. Des questions se posent également quant à la validité de la relation linéaire entre contenu en eau du sol et contenu en eau des sphaignes. D'autres types de relations, de fonctions pourraient être testées. Shi et al (2021) utilisent par exemple une relation linéaire pour les contenus en eau moyens avec deux asymptotes vers les contenus en eau faibles et forts. On pourrait aussi envisager des relations exponentielles ou polynomiales. Des mesures en laboratoires supplémentaires seraient nécessaires afin de renforcer la validité de ces relations empiriques, notamment pour des contenus en eau du sol faibles et en sécheresse. On pourrait aussi envisager d'utiliser l'imagerie satellitaire pour établir ces relations à l'échelle d'un écosystème en accédant au contenu en eau du sol, en passant à travers la végétation grâce aux longueurs d'ondes centimétriques (imagerie radar) et en s'intéressant au contenu en eau de la végétation avec de l'imagerie infrarouge. Concernant l'hydrologie d'$ISBA$, l'apport des récents travaux de Sobaga et al (2023) pourraient permettre d'améliorer la modélisation du contenu en eau du sol, notamment lorsque le sol est saturé en eau. Par ailleurs, le passage de deux réservoirs de biomasse à un seul pourrait également être évalué grâce aux relevés de sphaignes réalisés lors des campagnes de mesure à Bernadouze. Il reste également à évaluer les stocks de carbone dans le sol par rapport à des mesures de terrain, notamment des carottages. En lien avec les stocks de carbone dans le sol, la modification du taux de décomposition de la matière organique serait nécessaire. La paramétrisation actuelle ne prend pas en compte l'effet de ralentissement de décomposition de la matière organique du sol sous l'effet des sphaignes. La modélisation et l'amélioration de la représentation de l'ensemble de la végétation propre aux tourbières est également un axe de recherche qui mériterait un certain approfondissement. Par exemple, l'inclusion de la dynamique de la végétation, c'est-à-dire des processus de compétition entre les types de végétation permettrait d'améliorer la représentation actuelle où les types de végétations sont considérés comme étant indépendants. Les modèles, une fois construit, nous permettent aussi d'analyser les processus, notamment en fonction des évolutions climatiques. Cela pourrait donc aussi nous permettre d'affiner notre compréhension des phases d'expansion et de disparition des sphaignes au cours du temps. Enfin, les flux de méthane calculés par $ISBA$ sur Bernadouze n'ont pas été analysés. Il serait intéressant de confronter le modèle statistique et $ISBA$ pour le méthane, ainsi que d'examiner l'influence du nouveau PFT sphaignes sur les flux de méthane.

Bibliographie

Abrams J (2016) Impacts of Indonesian peatland degradation on the coastal ecosystems and the global carbon cycle. PhD thesis

Amblar-Francés MP, Ramos-Calzado P, Sanchis-Lladó J, Hernanz-Lázaro A, Peral-García MC, Navascués B, Dominguez-Alonso M, Pastor-Saavedra MA, Rodríguez-Camino E (2020) High resolution climate change projections for the Pyrenees region. In : Advances in Science and Research, Copernicus GmbH, vol 17, pp 191–208, DOI 10.5194/asr-17-191-2020, URL https://asr.copernicus.org/articles/17/191/2020/, iSSN : 1992-0628

Arroyo-Mora JP, Kalacska M, Soffer R, Ifimov G, Leblanc G, Schaaf ES, Lucanus O (2018) Evaluation of phenospectral dynamics with Sentinel-2A using a bottom-up approach in a northern ombrotrophic peatland. Remote Sensing of Environment 216 :544–560, DOI 10.1016/j.rse.2018.07.021, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425718303547

Baird A, Green S, Brown E, Dooling G (2019) Modelling time-integrated fluxes of CO2 and CH4 in peatlands : A review. Mires and Peat (24) :1–15, DOI 10.19189/MaP.2019.DW.395, URL https://doi.org/10.19189/MaP.2019.DW.395

Baird AJ, Comas X, Slater LD, Belyea LR, Reeve AS (2009) Understanding Carbon Cycling in Northern Peatlands : Recent Developments and Future Prospects. In : Carbon Cycling in Northern Peatlands, American Geophysical Union (AGU), pp 1–3, DOI 10.1029/2008GM000875, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2008GM000875, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2008GM000875

Bao K, Wang G, Xing W, Shen J (2015) Accumulation of organic carbon over the past 200 years in alpine peatlands, northeast China. Environmental Earth Sciences 73(11) :7489–7503, DOI 10.1007/s12665-014-3922-1, URL https://doi.org/10.1007/s12665-014-3922-1

Belyea LR, Clymo RS (2001) Feedback control of the rate of peat formation. Proceedings of the Royal Society of London Series B : Biological Sciences 268(1473) :1315–1321, DOI 10.1098/rspb.2001.1665, URL https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rspb.2001.1665, publisher : Royal Society

Boelter DH (1969) Physical Properties of Peats as Related to Degree of Decomposition. Soil Science Society of America Journal 33(4) :606–609, DOI 10.2136/sssaj1969.03615995003300040033x, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2136/sssaj1969.03615995003300040033x, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2136/sssaj1969.03615995003300040033x

Bond-Lamberty B, Gower ST (2007) Estimation of stand-level leaf area for boreal bryophytes. Oecologia 151(4) :584–592, DOI 10.1007/s00442-006-0619-5, URL https://doi.org/10.1007/s00442-006-0619-5

Bond-Lamberty B, Gower ST, Amiro B, Ewers BE (2011) Measurement and modelling of bryophyte evaporation in a boreal forest chronosequence. Ecohydrology 4(1) :26–35, DOI 10.1002/eco.118, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/eco.118, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/eco.118

Boone A, Etchevers P (2001) An Intercomparison of Three Snow Schemes of Varying Complexity Coupled to the Same Land Surface Model : Local-Scale Evaluation at an Alpine Site. Journal of Hydrometeorology 2(4) :374–394, DOI 10.1175/1525-7541(2001)002⟨0374:AIOTSS⟩2.0.CO;2, URL https://journals.ametsoc.org/view/journals/hydr/2/4/1525-7541_2001_002_0374_aiotss_2_0_co_2.xml, publisher : American Meteorological Society Section : Journal of Hydrometeorology

Boone A, Masson V, Meyers T, Noilhan J (2000) The Influence of the Inclusion of Soil Freezing on Simulations by a Soil–Vegetation–Atmosphere Transfer Scheme. Journal of Applied Meteorology and Climatology 39(9) :1544–1569, DOI 10.1175/1520-0450(2000)039⟨1544:TIOTIO⟩2.0.CO;2, URL https://journals.ametsoc.org/view/journals/apme/39/9/1520-0450_2000_039_1544_tiotio_2.0.co_2.xml, publisher : American Meteorological Society Section : Journal of Applied Meteorology and Climatology

van Breemen N (1995) How Sphagnum bogs down other plants. Trends in Ecology & Evolution 10(7) :270–275, DOI 10.1016/0169-5347(95)90007-1, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0169534795900071

Brooks RH, Corey AT (1966) Properties of Porous Media Affecting Fluid Flow. Journal of the Irrigation and Drainage Division 92(2) :61–88, DOI 10.1061/JRCEA4.0000425, URL https://ascelibrary.org/doi/10.1061/JRCEA4.0000425, publisher : American Society of Civil Engineers

Calvet JC, Soussana JF (2001) Modelling CO2-enrichment effects using an interactive vegetation SVAT scheme. Agricultural and Forest Meteorology 108(2) :129–152, DOI 10.1016/S0168-1923(01)00235-0, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192301002350

Calvet JC, Noilhan J, Roujean JL, Bessemoulin P, Cabelguenne M, Olioso A, Wigneron JP (1998) An interactive vegetation SVAT model tested against data from six contrasting sites. Agricultural and Forest Meteorology 92(2) :73–95, DOI 10.1016/S0168-1923(98)00091-4, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192398000914

Calvet JC, Gibelin AL, Roujean JL, Martin E, Le Moigne P, Douville H, Noilhan J (2008) Past and future scenarios of the effect of carbon dioxide on plant growth and transpiration for three vegetation types of southwestern France. Atmospheric Chemistry and Physics 8(2) :397–406, DOI 10.5194/acp-8-397-2008, URL https://acp.copernicus.org/articles/8/397/2008/, publisher : Copernicus GmbH

Carrer D, Roujean JL, Lafont S, Calvet JC, Boone A, Decharme B, Delire C, Gastellu-Etchegorry JP (2013) A canopy radiative transfer scheme with explicit FAPAR for the interactive vegetation model ISBA-A-gs : Impact on carbon fluxes. Journal of Geophysical Research : Biogeosciences 118(2) :888–903, DOI 10.1002/jgrg.20070, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/jgrg.20070, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/jgrg.20070

Chadburn S, Burke E, Essery R, Boike J, Langer M, Heikenfeld M, Cox P, Friedlingstein P (2015) An improved representation of physical permafrost dynamics in the JULES land-surface model. Geoscientific Model Development 8(5) :1493–1508, DOI 10.5194/gmd-8-1493-2015, URL https://gmd.copernicus.org/articles/8/1493/2015/, publisher : Copernicus GmbH

Chapin FS, Woodwell GM, Randerson JT, Rastetter EB, Lovett GM, Baldocchi DD, Clark DA, Harmon ME, Schimel DS, Valentini R, Wirth C, Aber JD, Cole JJ, Goulden ML, Harden JW, Heimann M, Howarth RW, Matson PA, McGuire AD, Melillo JM, Mooney HA, Neff JC, Houghton RA, Pace ML, Ryan MG, Running SW, Sala OE, Schlesinger WH, Schulze ED (2006) Reconciling Carbon-cycle Concepts, Terminology, and Methods. Ecosystems 9(7) :1041–1050, DOI 10.1007/s10021-005-0105-7, URL https://doi.org/10.1007/s10021-005-0105-7

Chaudhary N, Westermann S, Lamba S, Shurpali N, Sannel ABK, Schurgers G, Miller PA, Smith B (2020) Modelling past and future peatland carbon dynamics across the pan-Arctic. Global Change Biology 26(7) :4119–4133, DOI 10.1111/gcb.15099, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.15099, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/gcb.15099

Clapp RB, Hornberger GM (1978) Empirical equations for some soil hydraulic properties. Water Resources Research 14(4) :601–604, DOI 10.1029/WR014i004p00601, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/WR014i004p00601, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/WR014i004p00601

Clymo RS, Hayward PM (1982) The Ecology of Sphagnum. In : Smith AJE (ed) Bryophyte Ecology, Springer Netherlands, Dordrecht, pp 229–289, DOI 10.1007/

978-94-009-5891-3$_$8, URL https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3$_$8

Collalti A, Prentice IC (2019) Is NPP proportional to GPP ? Waring's hypothesis 20 years on. Tree Physiology 39(8) :1473–1483, DOI 10.1093/treephys/tpz034, URL https://doi.org/10.1093/treephys/tpz034

Collatz GJ, Ribas-Carbo M, Berry JA (1992) Coupled Photosynthesis-Stomatal Conductance Model for Leaves of C4 Plants. Functional Plant Biology 19(5) :519–538, DOI 10.1071/pp9920519, URL https://www.publish.csiro.au/fp/pp9920519, publisher : CSIRO PUBLISHING

Costantini M, Colin J, Decharme B (2023) Projected Climate-Driven Changes of Water Table Depth in the World's Major Groundwater Basins. Earth's Future 11(3) :e2022EF003,068, DOI 10.1029/2022EF003068, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2022EF003068, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2022EF003068

Davidson SJ, Goud EM, Malhotra A, Estey CO, Korsah P, Strack M (2021) Linear Disturbances Shift Boreal Peatland Plant Communities Toward Earlier Peak Greenness. Journal of Geophysical Research : Biogeosciences 126(8) :e2021JG006,403, DOI 10.1029/2021JG006403, URL http://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2021JG006403, _eprint : https ://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2021JG006403

Decharme B (2005) Développement et validation d'une modélisation hydrologique globale incluant les effets sous maille et la représentation des zones inondées. phdthesis, Université Paul Sabatier - Toulouse III, URL https://theses.hal.science/tel-00518491

Decharme B, Brun E, Boone A, Delire C, Le Moigne P, Morin S (2016) Impacts of snow and organic soils parameterization on northern Eurasian soil temperature profiles simulated by the ISBA land surface model. The Cryosphere 10(2) :853–877, DOI 10.5194/tc-10-853-2016, URL https://tc.copernicus.org/articles/10/853/2016/, publisher : Copernicus GmbH

Delire C, Séférian R, Decharme B, Alkama R, Calvet JC, Carrer D, Gibelin AL, Joetzjer E, Morel X, Rocher M, Tzanos D (2020) The Global Land Carbon Cycle Simulated With ISBA-CTRIP : Improvements Over the Last Decade. Journal of Advances in Modeling Earth Systems 12(9) :e2019MS001,886, DOI 10.1029/2019MS001886, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2019MS001886, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2019MS001886

Dieleman CM, Branfireun BA, McLaughlin JW, Lindo Z (2015) Climate change drives a shift in peatland ecosystem plant community : Implications for ecosystem function and stability. Global Change Biology 21(1) :388–395, DOI 10.1111/gcb.12

643, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.12643, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/gcb.12643

Dinsmore KJ, Skiba UM, Billett MF, Rees RM, Drewer J (2009) Spatial and temporal variability in CH4 and N2O fluxes from a Scottish ombrotrophic peatland : Implications for modelling and up-scaling. Soil Biology and Biochemistry 41(6) :1315–1323, DOI 10.1016/j.soilbio.2009.03.022, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S003807170900131X

Dinsmore KJ, Billett MF, Skiba UM, Rees RM, Drewer J, Helfter C (2010) Role of the aquatic pathway in the carbon and greenhouse gas budgets of a peatland catchment. Global Change Biology 16(10) :2750–2762, DOI 10.1111/j.1365-2486.2009.02119.x, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2486.2009.02119.x, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2486.2009.02119.x

Dommain R, Couwenberg J, Joosten H (2011) Development and carbon sequestration of tropical peat domes in south-east Asia : links to post-glacial sea-level changes and Holocene climate variability. Quaternary Science Reviews 30(7) :999–1010, DOI 10.1016/j.quascirev.2011.01.018, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0277379111000333

Doury A, Somot S, Gadat S, Ribes A, Corre L (2023) Regional climate model emulator based on deep learning : concept and first evaluation of a novel hybrid downscaling approach. Climate Dynamics 60(5) :1751–1779, DOI 10.1007/s00382-022-06343-9, URL https://doi.org/10.1007/s00382-022-06343-9

Druel A, Peylin P, Krinner G, Ciais P, Viovy N, Peregon A, Bastrikov V, Kosykh N, Mironycheva-Tokareva N (2017) Towards a more detailed representation of high-latitude vegetation in the global land surface model ORCHIDEE (ORC-HL-VEGv1.0). Geoscientific Model Development 10(12) :4693–4722, DOI 10.5194/gmd-10-4693-2017, URL https://gmd.copernicus.org/articles/10/4693/2017/gmd-10-4693-2017-relations.html, publisher : Copernicus GmbH

D'Angelo B, Gogo S, Laggoun-Défarge F, Le Moing F, Jégou F, Guimbaud C (2016) Soil temperature synchronisation improves representation of diel variability of ecosystem respiration in Sphagnum peatlands. Agricultural and Forest Meteorology 223 :95–102, DOI 10.1016/j.agrformet.2016.03.021, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192316302088

Erudel T, Fabre S, Houet T, Mazier F, Briottet X (2017) Criteria Comparison for Classifying Peatland Vegetation Types Using In Situ Hyperspectral Measurements. Remote Sensing 9(7) :748, DOI 10.3390/rs9070748, URL https://www.mdpi.com/2072-4292/9/7/748, number : 7 Publisher : Multidisciplinary Digital Publishing Institute

Faranda D, Pascale S, Bulut B (2023) Persistent anticyclonic conditions and climate change exacerbated the exceptional 2022 European-Mediterranean drought. Environmental Research Letters 18(3) :034,030, DOI 10.1088/1748-9326/acbc37, URL https://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/acbc37, publisher : IOP Publishing

Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980) A biochemical model of photosynthetic CO2 assimilation in leaves of C3 species. Planta 149(1) :78–90, DOI 10.1007/BF00386231, URL https://doi.org/10.1007/BF00386231

Fatichi S, Paschalis A, Bonetti S, Manoli G, Pappas C (2023) Water use efficiency : A review of spatial and temporal variability. In : Goss MJ, Oliver M (eds) Encyclopedia of Soils in the Environment (Second Edition), Academic Press, Oxford, pp 527–542, DOI 10.1016/B978-0-12-822974-3.00166-X, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B978012822974300166X

Fenner N, Freeman C (2011) Drought-induced carbon loss in peatlands. Nature Geoscience 4(12) :895–900, DOI 10.1038/ngeo1323, URL https://www.nature.com/articles/ngeo1323, number : 12 Publisher : Nature Publishing Group

Fernandes R, Baret F, Brown L, Canisius F, Dash J, Djamai N, Hong G, Latifovic R, MacDougall C, Shah H, Weiss M, Harvey K, Sun L (2021) LEAF toolbox. Canada Centre for Remote Sensing DOI 10.5281/zenodo.4321298, URL https://github.com/rfernand387/LEAF-Toolbox/wiki

Foken T, Aubinet M, Leuning R (2012) The Eddy Covariance Method. In : Aubinet M, Vesala T, Papale D (eds) Eddy Covariance : A Practical Guide to Measurement and Data Analysis, Springer Atmospheric Sciences, Springer Netherlands, Dordrecht, pp 1–19, DOI 10.1007/978-94-007-2351-1$_$1, URL https://doi.org/10.1007/978-94-007-2351-1$_$1

Frank D, Reichstein M, Bahn M, Thonicke K, Frank D, Mahecha MD, Smith P, van der Velde M, Vicca S, Babst F, Beer C, Buchmann N, Canadell JG, Ciais P, Cramer W, Ibrom A, Miglietta F, Poulter B, Rammig A, Seneviratne SI, Walz A, Wattenbach M, Zavala MA, Zscheischler J (2015) Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle : concepts, processes and potential future impacts. Global Change Biology 21(8) :2861–2880, DOI 10.1111/gcb.12916, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcb.12916, publisher : John Wiley & Sons, Ltd

Frolking S, Roulet NT, Tuittila E, Bubier JL, Quillet A, Talbot J, Richard PJH (2010) A new model of Holocene peatland net primary production, decomposition, water balance, and peat accumulation. Earth System Dynamics 1(1) :1–21, DOI 10.5194/esd-1-1-2010, URL https://esd.copernicus.org/articles/1/1/2010/, publisher : Copernicus GmbH

Gallego-Sala AV, Charman DJ, Brewer S, Page SE, Prentice IC, Friedlingstein P, Moreton S, Amesbury MJ, Beilman DW, Björck S, Blyakharchuk T, Bochicchio C, Booth RK, Bunbury J, Camill P, Carless D, Chimner RA, Clifford M,

Cressey E, Courtney-Mustaphi C, De Vleeschouwer F, de Jong R, Fialkiewicz-Koziel B, Finkelstein SA, Garneau M, Githumbi E, Hribjlan J, Holmquist J, Hughes PDM, Jones C, Jones MC, Karofeld E, Klein ES, Kokfelt U, Korhola A, Lacourse T, Le Roux G, Lamentowicz M, Large D, Lavoie M, Loisel J, Mackay H, MacDonald GM, Makila M, Magnan G, Marchant R, Marcisz K, Martínez Cortizas A, Massa C, Mathijssen P, Mauquoy D, Mighall T, Mitchell FJG, Moss P, Nichols J, Oksanen PO, Orme L, Packalen MS, Robinson S, Roland TP, Sanderson NK, Sannel ABK, Silva-Sánchez N, Steinberg N, Swindles GT, Turner TE, Uglow J, Väliranta M, van Bellen S, van der Linden M, van Geel B, Wang G, Yu Z, Zaragoza-Castells J, Zhao Y (2018) Latitudinal limits to the predicted increase of the peatland carbon sink with warming. Nature Climate Change 8(10) :907–913, DOI 10.1038/s41558-018-0271-1, URL https://www.nature.com/articles/s41558-018-0271-1/, number : 10 Publisher : Nature Publishing Group

Gao X, McGregor IR, Gray JM, Friedl MA, Moon M (2023) Observations of Satellite Land Surface Phenology Indicate That Maximum Leaf Greenness Is More Associated With Global Vegetation Productivity Than Growing Season Length. Global Biogeochemical Cycles 37(3) :e2022GB007,462, DOI 10.1029/2022GB007462, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2022GB007462, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2022GB007462

Gao Y, Yu G, Li S, Yan H, Zhu X, Wang Q, Shi P, Zhao L, Li Y, Zhang F, Wang Y, Zhang J (2015) A remote sensing model to estimate ecosystem respiration in Northern China and the Tibetan Plateau. Ecological Modelling 304 :34–43, DOI 10.1016/j.ecolmodel.2015.03.001, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380015000940

Garisoain R, Delire C, Decharme B, Ferrant S, Granouillac F, Payre-Suc V, Gandois L (2023) A Study of Dominant Vegetation Phenology in a Sphagnum Mountain Peatland Using In Situ and Sentinel-2 Observations. Journal of Geophysical Research : Biogeosciences 128(10), DOI 10.1029/2023JG007403

Gascoin S, Fanise P (2018) Bernadouze meteorological data DOI 10.6096/DV/UQITZ4, URL https://doi.org/10.6096/DV/UQITZ4

Gibelin AL, Calvet JC, Viovy N (2008) Modelling energy and CO2 fluxes with an interactive vegetation land surface model-Evaluation at high and middle latitudes. Agricultural and Forest Meteorology 148(10) :1611–1628, DOI 10.1016/j.agrformet.2008.05.013, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016819230800155X

Giles M (2020) Crossing the bog. In : Bog bodies, Manchester University Press, pp 72–118, URL https://www.manchesterhive.com/display/9781526150196/9781526150196.00010.xml, section : Bog bodies

Gitelson AA, Viña A, Ciganda V, Rundquist DC, Arkebauer TJ (2005) Remote estimation of canopy chlorophyll content in crops. Geophysical Research Letters 32(8), DOI 10.1029/2005GL022688, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2005GL022688, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2005GL022688

Golaz JC, Caldwell PM, Van Roekel LP, Petersen MR, Tang Q, Wolfe JD, Abeshu G, Anantharaj V, Asay-Davis XS, Bader DC, Baldwin SA, Bisht G, Bogenschutz PA, Branstetter M, Brunke MA, Brus SR, Burrows SM, Cameron-Smith PJ, Donahue AS, Deakin M, Easter RC, Evans KJ, Feng Y, Flanner M, Foucar JG, Fyke JG, Griffin BM, Hannay C, Harrop BE, Hoffman MJ, Hunke EC, Jacob RL, Jacobsen DW, Jeffery N, Jones PW, Keen ND, Klein SA, Larson VE, Leung LR, Li HY, Lin W, Lipscomb WH, Ma PL, Mahajan S, Maltrud ME, Mametjanov A, McClean JL, McCoy RB, Neale RB, Price SF, Qian Y, Rasch PJ, Reeves Eyre JEJ, Riley WJ, Ringler TD, Roberts AF, Roesler EL, Salinger AG, Shaheen Z, Shi X, Singh B, Tang J, Taylor MA, Thornton PE, Turner AK, Veneziani M, Wan H, Wang H, Wang S, Williams DN, Wolfram PJ, Worley PH, Xie S, Yang Y, Yoon JH, Zelinka MD, Zender CS, Zeng X, Zhang C, Zhang K, Zhang Y, Zheng X, Zhou T, Zhu Q (2019) - the doe e3sm coupled model version 1 : Overview and evaluation at standard resolution. Journal of Advances in Modeling Earth Systems 11 :1942–2466, DOI doi.org/10.1029/2018MS001603, URL https://doi.org/10.1029/2018MS001603

Gong J, Roulet N, Frolking S, Peltola H, Laine AM, Kokkonen N, Tuittila ES (2020) Modelling the habitat preference of two key *Sphagnum* species in a poor fen as controlled by capitulum water content. Biogeosciences 17(22) :5693–5719, DOI 10.5194/bg-17-5693-2020, URL https://bg.copernicus.org/articles/17/5693/2020/, publisher : Copernicus GmbH

Gorham E (1991) Northern Peatlands : Role in the Carbon Cycle and Probable Responses to Climatic Warming. Ecological Applications 1(2) :182–195, DOI 10.2307/1941811, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/1941811, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2307/1941811

Goudriaan J (1986) A simple and fast numerical method for the computation of daily totals of crop photosynthesis. Agricultural and Forest Meteorology 38(1) :249–254, DOI 10.1016/0168-1923(86)90063-8, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0168192386900638

Grant RF, Desai AR, Sulman BN (2012) Modelling contrasting responses of wetland productivity to changes in water table depth. Biogeosciences 9(11) :4215–4231, DOI 10.5194/bg-9-4215-2012, URL https://bg.copernicus.org/articles/9/4215/2012/, publisher : Copernicus GmbH

Guenet B, Eglin T, Vasilyeva N, Peylin P, Ciais P, Chenu C (2013) The relative importance of decomposition and transport mechanisms in accounting for soil

organic carbon profiles. Biogeosciences 10(4) :2379–2392, DOI 10.5194/bg-10-2379-2013, URL https://bg.copernicus.org/articles/10/2379/2013/, publisher : Copernicus GmbH

Hagelskjaer O, Roux GL, Sonke JE (2023) Using ombrotrophic peat archives to determine the evolution of atmospheric microplastic deposition patterns. GOLDSCHMIDT, URL https://conf.goldschmidt.info/goldschmidt/2023/meetingapp.cgi/Paper/16749

Hamard S, Céréghino R, Barret M, Sytiuk A, Lara E, Dorrepaal E, Kardol P, Küttim M, Lamentowicz M, Leflaive J, Le Roux G, Tuittila ES, Jassey VEJ (2021) Contribution of microbial photosynthesis to peatland carbon uptake along a latitudinal gradient. Journal of Ecology 109(9) :3424–3441, DOI 10.1111/1365-2745.13732, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2745.13732, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2745.13732

Hansson SV, Claustres A, Probst A, De Vleeschouwer F, Baron S, Galop D, Mazier F, Le Roux G (2017) Atmospheric and terrigenous metal accumulation over 3000 years in a French mountain catchment : Local vs distal influences. Anthropocene 19 :45–54, DOI 10.1016/j.ancene.2017.09.002, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2213305417300449

Hansson SV, Grusson Y, Chimienti M, Claustres A, Jean S, Le Roux G (2019) Legacy Pb pollution in the contemporary environment and its potential bioavailability in three mountain catchments. Science of The Total Environment 671 :1227–1236, DOI 10.1016/j.scitotenv.2019.03.403, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969719314020

Hardouin L, Delire C, Decharme B, Lawrence DM, Nabel JEMS, Brovkin V, Collier N, Fisher R, Hoffman FM, Koven CD, Séférian R, Stacke T (2022) Uncertainty in land carbon budget simulated by terrestrial biosphere models : the role of atmospheric forcing. Environmental Research Letters 17(9) :094,033, DOI 10.1088/1748-9326/ac888d, URL https://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/ac888d, publisher : IOP Publishing

Harris A (2008) Spectral reflectance and photosynthetic properties of Sphagnum mosses exposed to progressive drought. Ecohydrology 1(1) :35–42, DOI 10.1002/eco.5, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/eco.5, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/eco.5

Harris A, Dash J (2011) A new approach for estimating northern peatland gross primary productivity using a satellite-sensor-derived chlorophyll index. Journal of Geophysical Research : Biogeosciences 116(G4), DOI 10.1029/2011JG001662, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2011JG001662, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2011JG001662

Harris A, Bryant RG, Baird AJ (2006) Mapping the effects of water stress on Sphagnum : Preliminary observations using airborne remote sensing. Remote Sensing of Environment 100(3) :363–378, DOI 10.1016/j.rse.2005.10.024, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425705003809

Henry E, Infante Sanchez M, Corriol G (2014) Tourbière de Bernadouze (Suc-et-Sentenac, 09). Expérimentation d'une cartographie fine des végétations. Tech. rep., Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, Bagnères de Bigorre, URL GoogleScholar

Holden J, Gascoign M, Bosanko NR (2007) Erosion and natural revegetation associated with surface land drains in upland peatlands. Earth Surface Processes and Landforms 32(10) :1547–1557, DOI 10.1002/esp.1476, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/esp.1476, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/esp.1476

Ingle R, Bhatnagar S, Ghosh B, Gill L, Regan S, Connolly J, Saunders M (2023) Development of Hybrid Models to Estimate Gross Primary Productivity at a Near-Natural Peatland Using Sentinel 2 Data and a Light Use Efficiency Model. Remote Sensing 15(6) :1673, DOI 10.3390/rs15061673, URL https://www.mdpi.com/2072-4292/15/6/1673, number : 6 Publisher : Multidisciplinary Digital Publishing Institute

Intergovernmental Panel on Climate Change (2022) Climate Change and Land : IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and Greenhouse Gas Fluxes in Terrestrial Ecosystems, 1st edn. Cambridge University Press, DOI 10.1017/9781009157988, URL https://www.cambridge.org/core/product/identifier/9781009157988/type/book

Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. Oecologia 108(3) :389–411, DOI 10.1007/BF00333714, URL https://doi.org/10.1007/BF00333714

Jacobs C (1994) Direct impact of atmospheric CO2 enrichment on regional transpiration | PhD Theses. URL https://library.wur.nl/WebQuery/wda/599197

Jacobs CMJ, van den Hurk BMM, de Bruin HAR (1996) Stomatal behaviour and photosynthetic rate of unstressed grapevines in semi-arid conditions. Agricultural and Forest Meteorology 80(2) :111–134, DOI 10.1016/0168-1923(95)02295-3, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0168192395022953

Janssens IA, Lankreijer H, Matteucci G, Kowalski AS, Buchmann N, Epron D, Pilegaard K, Kutsch W, Longdoz B, Grunwald T, Montagnani L, Dore S, Rebmann C, Moors EJ, Grelle A, Rannik U, Morgenstern K, Oltchev S, Clement R, Guomundsson J, Minerbi S, Berbigier P, Ibrom A, Moncrieff J, Aubinet M,

Bernhofer C, Jensen NO, Vesala T, Granier A, Schulze ED, Lindroth A, Dolman AJ, Jarvis PG, Ceulemans R, Valentini R (2001) Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests : RESPIRATION ACROSS EUROPEAN FORESTS. Global Change Biology 7(3) :269–278, DOI 10.1046/j.1365-2486.2001.00412.x, URL http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2486.2001.00412.x

Jassey VE, Chiapusio G, Binet P, Buttler A, Laggoun-Défarge F, Delarue F, Bernard N, Mitchell EA, Toussaint ML, Francez AJ, Gilbert D (2013) Above- and belowground linkages in Sphagnum peatland : climate warming affects plant-microbial interactions. Global Change Biology 19(3) :811–823, DOI 10.1111/gcb.12075, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.12075, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/gcb.12075

Jassey VEJ, Hamard S, Lepère C, Céréghino R, Corbara B, Küttim M, Leflaive J, Leroy C, Carrias JF (2022) Photosynthetic microorganisms effectively contribute to bryophyte CO2 fixation in boreal and tropical regions. ISME Communications 2(1) :1–10, DOI 10.1038/s43705-022-00149-w, URL https://www.nature.com/articles/s43705-022-00149-w, number : 1 Publisher : Nature Publishing Group

Joetzjer E, Delire C, Douville H, Ciais P, Decharme B, Carrer D, Verbeeck H, De Weirdt M, Bonal D (2015) Improving the $ISBA_{cc}$ land surface model simulation of water and carbon fluxes and stocks over the Amazon forest. Geoscientific Model Development 8(6) :1709–1727, DOI 10.5194/gmd-8-1709-2015, URL https://gmd.copernicus.org/articles/8/1709/2015/, publisher : Copernicus GmbH

Johnsson H, Lundin LC (1991) Surface runoff and soil water percolation as affected by snow and soil frost. Journal of Hydrology 122(1) :141–159, DOI 10.1016/0022-1694(91)90177-J, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/002216949190177J

Jones MC, Yu Z (2010) Rapid deglacial and early Holocene expansion of peatlands in Alaska. Proceedings of the National Academy of Sciences 107(16) :7347–7352, DOI 10.1073/pnas.0911387107, URL https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.0911387107, publisher : Proceedings of the National Academy of Sciences

Joosten H, Clarke D (2002) Wise use of mires and peatlands, jyväskylä : greifswald : international peat society edn. International Mire Conservation Group., URL GoogleScholar

Junttila S, Kelly J, Kljun N, Aurela M, Klemedtsson L, Lohila A, Nilsson MB, Rinne J, Tuittila ES, Vestin P, Weslien P, Eklundh L (2021) Upscaling Northern Peatland CO2 Fluxes Using Satellite Remote Sensing Data. Remote Sensing 13(4) :818, DOI 10.3390/rs13040818, URL https://www.mdpi.com/2072-4292/13/4/818, number : 4 Publisher : Multidisciplinary Digital Publishing Institute

Justes E, Mary B, Meynard JM, Machet JM, Thelier-Huche L (1994) Determination of a Critical Nitrogen Dilution Curve for Winter Wheat Crops. Annals of Botany 74(4) :397–407, DOI 10.1006/anbo.1994.1133, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0305736484711334

Kilian R, Biester H, Behrmann J, Baeza O, Fesq-Martin M, Hohner M, Schimpf D, Friedmann A, Mangini A (2006) Millennium-scale volcanic impact on a superhumid and pristine ecosystem. Geology 34(8) :609–612, DOI 10.1130/G22605.1, URL https://doi.org/10.1130/G22605.1

Klos PZ, Lucas RG, Conklin MH (2023) Influence of Critical Zone Architecture and Snowpack on Streamflow Generation Processes : A Mountain-Meadow Headwater System in a Mediterranean Climate. Water Resources Research 59(7) :e2023WR034,493, DOI 10.1029/2023WR034493, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2023WR034493, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2023WR034493

van der Knaap WO, Lamentowicz M, van Leeuwen JFN, Hangartner S, Leuenberger M, Mauquoy D, Goslar T, Mitchell EAD, Lamentowicz L, Kamenik C (2011) A multi-proxy, high-resolution record of peatland development and its drivers during the last millennium from the subalpine Swiss Alps. Quaternary Science Reviews 30(23) :3467–3480, DOI 10.1016/j.quascirev.2011.06.017, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0277379111001892

Korhola A, Ruppel M, Seppa H, Valiranta M, Virtanen T, Weckstrom J (2010) The importance of northern peatland expansion to the late-Holocene rise of atmospheric methane. Quaternary Science Reviews 29(5) :611–617, DOI 10.1016/j.quascirev.2009.12.010, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0277379109004235

Kostka JE, Weston DJ, Glass JB, Lilleskov EA, Shaw AJ, Turetsky MR (2016) The Sphagnum microbiome : new insights from an ancient plant lineage. New Phytologist 211(1) :57–64, DOI 10.1111/nph.13993, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/nph.13993, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/nph.13993

Koven C, Friedlingstein P, Ciais P, Khvorostyanov D, Krinner G, Tarnocai C (2009) On the formation of high-latitude soil carbon stocks : Effects of cryoturbation and insulation by organic matter in a land surface model. Geophysical Research Letters 36(21), DOI 10.1029/2009GL040150, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2009GL040150, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2009GL040150

Laine AM, Lindholm T, Nilsson M, Kutznetsov O, Jassey VEJ, Tuittila ES (2021) Functional diversity and trait composition of vascular plant and Sphagnum moss communities during peatland succession across land uplift regions. Journal of Ecology 109(4) :1774–1789, DOI 10.1111/1365-2745.13601, URL https://on

linelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2745.13601, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2745.13601

Lang SI, Cornelissen JHC, Klahn T, Van Logtestijn RSP, Broekman R, Schweikert W, Aerts R (2009) An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. Journal of Ecology 97(5) :886–900, DOI 10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x

Lawrence DM, Slater AG (2008) Incorporating organic soil into a global climate model. Climate Dynamics 30(2) :145–160, DOI 10.1007/s00382-007-0278-1, URL https://doi.org/10.1007/s00382-007-0278-1

Lees KJ, Quaife T, Artz RRE, Khomik M, Clark JM (2018) Potential for using remote sensing to estimate carbon fluxes across northern peatlands – A review. Science of The Total Environment 615 :857–874, DOI 10.1016/j.scitotenv.2017.09.103, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969717324464

Lees KJ, Artz RRE, Khomik M, Clark JM, Ritson J, Hancock MH, Cowie NR, Quaife T (2020) Using Spectral Indices to Estimate Water Content and GPP in Sphagnum Moss and Other Peatland Vegetation. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing 58(7) :4547–4557, DOI 10.1109/TGRS.2019.2961479, conference Name : IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing

Lees KJ, Khomik M, Quaife T, Clark JM, Hill T, Klein D, Ritson J, Artz RRE (2021) Assessing the reliability of peatland GPP measurements by remote sensing : From plot to landscape scale. Science of The Total Environment 766 :142,613, DOI 10.1016/j.scitotenv.2020.142613, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969720361428

Leifeld J, Menichetti L (2018) The underappreciated potential of peatlands in global climate change mitigation strategies. Nature Communications 9(1) :1071, DOI 10.1038/s41467-018-03406-6, URL https://www.nature.com/articles/s41467-018-03406-6, number : 1 Publisher : Nature Publishing Group

Lemaire G, Gastal F (1997) N Uptake and Distribution in Plant Canopies. In : Lemaire G (ed) Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops, Springer, Berlin, Heidelberg, pp 3–43, DOI 10.1007/978-3-642-60684-7_1, URL https://doi.org/10.1007/978-3-642-60684-7_1

Letendre J, Poulin M, Rochefort L (2008) Sensitivity of spectral indices to CO2 fluxes for several plant communities in a Sphagnum-dominated peatland. Canadian Journal of Remote Sensing 34(sup2) :S414–S425, DOI 10.5589/m08-053, URL https://doi.org/10.5589/m08-053, publisher : Taylor & Francis _eprint : https ://doi.org/10.5589/m08-053

Letts MG, Roulet NT, Comer NT, Skarupa MR, Verseghy DL (2000) Parametrization of peatland hydraulic properties for the Canadian land surface scheme. Atmosphere-Ocean 38(1) :141–160, DOI 10.1080/07055900.2000.9649643, URL https://doi.org/10.1080/07055900.2000.9649643, publisher : Taylor & Francis _eprint : https ://doi.org/10.1080/07055900.2000.9649643

Lhosmot A, Jacotot A, Steinmann M, Binet P, Toussaint ML, Gogo S, Gilbert D, Coffinet S, Laggoun-Deffarge F, Bertrand G (2022) Biotic and Abiotic Control Over Diurnal CH4 Fluxes in a Temperate Transitional Poor Fen Ecosystem. Ecosystems DOI 10.1007/s10021-022-00809-x, URL https://doi.org/10.1007/s10021-022-00809-x

Li F, Xiao J, Chen J, Ballantyne A, Jin K, Li B, Abraha M, John R (2023) Global water use efficiency saturation due to increased vapor pressure deficit. Science 381(6658) :672–677, DOI 10.1126/science.adf5041, URL https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.adf5041, publisher : American Association for the Advancement of Science

Linkosalmi M, Tuovinen JP, Nevalainen O, Peltoniemi M, Taniş CM, Arslan AN, Rainne J, Lohila A, Laurila T, Aurela M (2022) Tracking vegetation phenology of pristine northern boreal peatlands by combining digital photography with CO_2 flux and remote sensing data. Biogeosciences 19(19) :4747–4765, DOI 10.5194/bg-19-4747-2022, URL https://bg.copernicus.org/articles/19/4747/2022/, publisher : Copernicus GmbH

Lloyd J, Taylor JA (1994) On the Temperature Dependence of Soil Respiration. Functional Ecology 8(3) :315–323, DOI 10.2307/2389824, URL https://www.jstor.org/stable/2389824, publisher : [British Ecological Society, Wiley]

Loisel J, Bunsen M (2020) Abrupt Fen-Bog Transition Across Southern Patagonia : Timing, Causes, and Impacts on Carbon Sequestration. Frontiers in Ecology and Evolution 8, URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2020.00273

Loisel J, Gallego-Sala AV, Amesbury MJ, Magnan G, Anshari G, Beilman DW, Benavides JC, Blewett J, Camill P, Charman DJ, Chawchai S, Hedgpeth A, Kleinen T, Korhola A, Large D, Mansilla CA, Müller J, van Bellen S, West JB, Yu Z, Bubier JL, Garneau M, Moore T, Sannel ABK, Page S, Väliranta M, Bechtold M, Brovkin V, Cole LES, Chanton JP, Christensen TR, Davies MA, De Vleeschouwer F, Finkelstein SA, Frolking S, Gałka M, Gandois L, Girkin N, Harris LI, Heinemeyer A, Hoyt AM, Jones MC, Joos F, Juutinen S, Kaiser K, Lacourse T, Lamentowicz M, Larmola T, Leifeld J, Lohila A, Milner AM, Minkkinen K, Moss P, Naafs BDA, Nichols J, O'Donnell J, Payne R, Philben M, Piilo S, Quillet A, Ratnayake AS, Roland TP, Sjögersten S, Sonnentag O, Swindles GT, Swinnen W, Talbot J, Treat C, Valach AC, Wu J (2021) Expert assessment of future vulnerability of the global peatland carbon sink. Nature Climate Change 11(1) :70–77, DOI 10.1038/s41558-020-00944-0, URL

https://www.nature.com/articles/s41558-020-00944-0, number : 1 Publisher : Nature Publishing Group

Magnan G, van Bellen S, Davies L, Froese D, Garneau M, Mullan-Boudreau G, Zaccone C, Shotyk W (2018) Impact of the Little Ice Age cooling and 20th century climate change on peatland vegetation dynamics in central and northern Alberta using a multi-proxy approach and high-resolution peat chronologies. Quaternary Science Reviews 185 :230–243, DOI 10.1016/j.quascirev.2018.01.015, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0277379117306431

Melton JR, Chan E, Millard K, Fortier M, Winton RS, Martín-López JM, Cadillo-Quiroz H, Kidd D, Verchot LV (2022) A map of global peatland extent created using machine learning (Peat-ML). Geoscientific Model Development 15(12) :4709–4738, DOI 10.5194/gmd-15-4709-2022, URL https://gmd.copernicus.org/articles/15/4709/2022/, publisher : Copernicus GmbH

Millar DJ, Cooper DJ, Dwire KA, Hubbard RM, von Fischer J (2017) Mountain Peatlands Range from CO2 Sinks at High Elevations to Sources at Low Elevations : Implications for a Changing Climate. Ecosystems 20(2) :416–432, DOI 10.1007/s10021-016-0034-7, URL https://doi.org/10.1007/s10021-016-0034-7

Minasny B, Berglund O, Connolly J, Hedley C, de Vries F, Gimona A, Kempen B, Kidd D, Lilja H, Malone B, McBratney A, Roudier P, O'Rourke S, Rudiyanto, Padarian J, Poggio L, ten Caten A, Thompson D, Tuve C, Widyatmanti W (2019) Digital mapping of peatlands – A critical review. Earth-Science Reviews 196 :102,870, DOI 10.1016/j.earscirev.2019.05.014, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S001282521830360X

Monna F, Galop D, Carozza L, Tual M, Beyrie A, Marembert F, Chateau C, Dominik J, Grousset FE (2004) Environmental impact of early Basque mining and smelting recorded in a high ash minerogenic peat deposit. Science of The Total Environment 327(1) :197–214, DOI 10.1016/j.scitotenv.2004.01.010, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969704000518

Monteith JL, Moss CJ, Cooke GW, Pirie NW, Bell GDH (1997) Climate and the efficiency of crop production in Britain. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences 281(980) :277–294, DOI 10.1098/rstb.1977.0140, URL https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.1977.0140, publisher : Royal Society

Morel X (2018) Observations et modélisation in-situ du carbone des sols boréaux et des émissions de méthane associées. phd, Université de Toulouse, Université Toulouse III - Paul Sabatier, URL http://thesesups.ups-tlse.fr/4318/

Morel X, Decharme B, Delire C, Krinner G, Lund M, Hansen BU, Mastepanov M (2019) A New Process-Based Soil Methane Scheme : Evaluation Over Arctic Field Sites With the ISBA Land Surface Model. Journal of Advances in

Modeling Earth Systems 11(1) :293–326, DOI 10.1029/2018MS001329, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2018MS001329, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2018MS001329

Moy CM, Seltzer GO, Rodbell DT, Anderson DM (2002) Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. Nature 420(6912) :162–165, DOI 10.1038/nature01194, URL https://www.nature.com/articles/nature01194, number : 6912 Publisher : Nature Publishing Group

Myers-Smith IH, Kerby JT, Phoenix GK, Bjerke JW, Epstein HE, Assmann JJ, John C, Andreu-Hayles L, Angers-Blondin S, Beck PSA, Berner LT, Bhatt US, Bjorkman AD, Blok D, Bryn A, Christiansen CT, Cornelissen JHC, Cunliffe AM, Elmendorf SC, Forbes BC, Goetz SJ, Hollister RD, de Jong R, Loranty MM, Macias-Fauria M, Maseyk K, Normand S, Olofsson J, Parker TC, Parmentier FJW, Post E, Schaepman-Strub G, Stordal F, Sullivan PF, Thomas HJD, Tømmervik H, Treharne R, Tweedie CE, Walker DA, Wilmking M, Wipf S (2020) Complexity revealed in the greening of the Arctic. Nature Climate Change 10(2) :106–117, DOI 10.1038/s41558-019-0688-1, URL https://www.nature.com/articles/s41558-019-0688-1

Müller J, Joos F (2020) Global peatland area and carbon dynamics from the Last Glacial Maximum to the present – a process-based model investigation. Biogeosciences 17(21) :5285–5308, DOI 10.5194/bg-17-5285-2020, URL https://bg.copernicus.org/articles/17/5285/2020/, publisher : Copernicus GmbH

Nichols JE, Peteet DM (2019) Rapid expansion of northern peatlands and doubled estimate of carbon storage. Nature Geoscience 12(11) :917–921, DOI 10.1038/s41561-019-0454-z, URL https://www.nature.com/articles/s41561-019-0454-z, number : 11 Publisher : Nature Publishing Group

Niu S, Fu Z, Luo Y, Stoy PC, Keenan TF, Poulter B, Zhang L, Piao S, Zhou X, Zheng H, Han J, Wang Q, Yu G (2017) Interannual variability of ecosystem carbon exchange : From observation to prediction. Global Ecology and Biogeography 26(11) :1225–1237, DOI 10.1111/geb.12633, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/geb.12633, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/geb.12633

Pang Y, Huang Y, Zhou Y, Xu J, Wu Y (2020) Identifying spectral features of characteristics of Sphagnum to assess the remote sensing potential of peatlands : A case study in China. Mires and Peat 26(25) :1–19, DOI 10.19189/MaP.2019.OMB.StA.1834, URL http://mires-and-peat.net/media/map26/map$_$26$_$25.pdf, publisher : International Mire Conservation Group and International Peat Society

Park H, Launiainen S, Konstantinov PY, Iijima Y, Fedorov AN (2018) Modeling the Effect of Moss Cover on Soil Temperature and Carbon Fluxes at a

Tundra Site in Northeastern Siberia. Journal of Geophysical Research : Biogeosciences 123(9) :3028–3044, DOI 10.1029/2018JG004491, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2018JG004491, _eprint : https ://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2018JG004491

Parmentier FJW, van Huissteden J, van der Molen MK, Schaepman-Strub G, Karsanaev SA, Maximov TC, Dolman AJ (2011) Spatial and temporal dynamics in eddy covariance observations of methane fluxes at a tundra site in northeastern Siberia. Journal of Geophysical Research : Biogeosciences 116(G3), DOI 10.1029/2010JG001637, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2010JG001637, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2010JG001637

Parton WJ, Stewart JWB, Cole CV (1988) Dynamics of C, N, P and S in grassland soils : a model. Biogeochemistry 5(1) :109–131, DOI 10.1007/BF02180320, URL https://doi.org/10.1007/BF02180320

Peichl M, Gažovič M, Vermeij I, de Goede E, Sonnentag O, Limpens J, Nilsson MB (2018) Peatland vegetation composition and phenology drive the seasonal trajectory of maximum gross primary production. Scientific Reports 8(1) :8012, DOI 10.1038/s41598-018-26147-4

Peters-Lidard CD, Blackburn E, Liang X, Wood EF (1998) The Effect of Soil Thermal Conductivity Parameterization on Surface Energy Fluxes and Temperatures. Journal of the Atmospheric Sciences 55(7) :1209–1224, DOI 10.1175/1520-0469(1998)055⟨1209:TEOSTC⟩2.0.CO;2, URL https://journals.ametsoc.org/view/journals/atsc/55/7/1520-0469_1998_055_1209_teostc_2.0.co_2.xml, publisher : American Meteorological Society Section : Journal of the Atmospheric Sciences

Pirk N, Mastepanov M, Parmentier FJW, Lund M, Crill P, Christensen TR (2016) Calculations of automatic chamber flux measurements of methane and carbon dioxide using short time series of concentrations. Biogeosciences 13(4) :903–912, DOI 10.5194/bg-13-903-2016, URL https://bg.copernicus.org/articles/13/903/2016/, publisher : Copernicus GmbH

Pirk N, Mastepanov M, López-Blanco E, Christensen LH, Christiansen HH, Hansen BU, Lund M, Parmentier FJW, Skov K, Christensen TR (2017) Toward a statistical description of methane emissions from arctic wetlands. Ambio 46(Suppl 1) :70–80, DOI 10.1007/s13280-016-0893-3

Plancher C, Galop D, Houet T, Lerigoleur E, Marquer L, Sugita S, Mazier F (2022) Spatial and temporal patterns of upland vegetation over the last 200 years in the northern pyrenees : Example from the Bassiès valley, Ariège, France. Quaternary Science Reviews 294 :107,753, DOI 10.1016/j.quascirev.2022.107753, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0277379122003845

Porada P, Ekici A, Beer C (2016) Effects of bryophyte and lichen cover on permafrost soil temperature at large scale. The Cryosphere 10(5) :2291–2315, DOI 10.5194/tc-10-2291-2016, URL https://tc.copernicus.org/articles/10/2291/2016/, publisher : Copernicus GmbH

Pullens JWM, Sottocornola M, Kiely G, Toscano P, Gianelle D (2016) Carbon fluxes of an alpine peatland in Northern Italy. Agricultural and Forest Meteorology 220 :69–82, DOI 10.1016/j.agrformet.2016.01.012, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192316300144

Qiu C, Zhu D, Ciais P, Guenet B, Peng S, Krinner G, Tootchi A, Ducharne A, Hastie A (2019) Modelling northern peatland area and carbon dynamics since the Holocene with the ORCHIDEE-PEAT land surface model (SVN r5488). Geoscientific Model Development 12(7) :2961–2982, DOI 10.5194/gmd-12-2961-2019, URL https://gmd.copernicus.org/articles/12/2961/2019/, publisher : Copernicus GmbH

Quinton WL, Roulet NT (1998) Spring and Summer Runoff Hydrology of a Subarctic Patterned Wetland. Arctic and Alpine Research 30(3) :285–294, DOI 10.1080/00040851.1998.12002902, URL https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00040851.1998.12002902, publisher : Taylor & Francis _eprint : https ://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/00040851.1998.12002902

Rafat A, Byun E, Rezanezhad F, Quinton WL, Humphreys ER, Webster K, Cappellen PV (2022) The definition of the non-growing season matters : a case study of net ecosystem carbon exchange from a Canadian peatland. Environmental Research Communications 4(2) :021,003, DOI 10.1088/2515-7620/ac53c2, URL https://dx.doi.org/10.1088/2515-7620/ac53c2, publisher : IOP Publishing

Raghoebarsing AA, Smolders AJP, Schmid MC, Rijpstra WIC, Wolters-Arts M, Derksen J, Jetten MSM, Schouten S, Sinninghe Damsté JS, Lamers LPM, Roelofs JGM, Op den Camp HJM, Strous M (2005) Methanotrophic symbionts provide carbon for photosynthesis in peat bogs. Nature 436(7054) :1153–1156, DOI 10.1038/nature03802, URL https://www.nature.com/articles/nature03802, number : 7054 Publisher : Nature Publishing Group

Räsänen A, Manninen T, Korkiakoski M, Lohila A, Virtanen T (2021) Predicting catchment-scale methane fluxes with multi-source remote sensing. Landscape Ecology 36(4) :1177–1195, DOI 10.1007/s10980-021-01194-x, URL https://link.springer.com/10.1007/s10980-021-01194-x

Ren H, Chen C, Li Y, Zhu W, Zhang L, Wang L, Zhu L (2023) Response of Vegetation Coverage to Climate Changes in the Qinling-Daba Mountains of China. Forests 14(2) :425, DOI 10.3390/f14020425, URL https://www.mdpi.com/1999-4907/14/2/425, number : 2 Publisher : Multidisciplinary Digital Publishing Institute

Richy 2021) Rôle de la diversité des micro-organismes sur le fonctionnement des tourbières dans un contexte de changement climatique. These de doctorat, Pau, URL https://www.theses.fr/2021PAUU3005

Rigal F, Richy E, Gandois L, Baldy A, Le Roux G, Lauga B (2022) L'influence de l'hétérogénéité environnementale dans les variations de la diversité et de la composition des communautés microbiennes dans une tourbière de l'étage montagnard pyrénéen. In : ohmpyr 2022 : Séminaire de restitution des projets 2019-2021 de l'OHM Pyrénées Haut Vicdessos 2022, CNRS UMR 5602 GEODE, Toulouse, France, URL https://hal.science/hal-03818216

Rosset T (2019) Transfert de carbone organique des tourbières vers les eaux de surfaces : quantification, identification des mécanismes de contrôles et détermination de l'influence des activités anthropiques locales. These de doctorat, Toulouse, INPT, URL https://theses.fr/2019INPT0103

Rosset T, Gandois L, Le Roux G, Teisserenc R, Durantez Jimenez P, Camboulive T, Binet S (2019) Peatland Contribution to Stream Organic Carbon Exports From a Montane Watershed. Journal of Geophysical Research : Biogeosciences 124(11) :3448–3464, DOI 10.1029/2019JG005142, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2019JG005142, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2019JG005142

Rosset T, Binet S, Antoine JM, Lerigoleur E, Rigal F, Gandois L (2020) Drivers of seasonal- and event-scale DOC dynamics at the outlet of mountainous peatlands revealed by high-frequency monitoring. Biogeosciences 17(13) :3705–3722, DOI 10.5194/bg-17-3705-2020, URL https://bg.copernicus.org/articles/17/3705/2020/

Rosset T, Binet S, Rigal F, Gandois L (2022) Peatland Dissolved Organic Carbon Export to Surface Waters : Global Significance and Effects of Anthropogenic Disturbance. Geophysical Research Letters 49(5) :e2021GL096,616, DOI 10.1029/2021GL096616, URL https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2021GL096616

Rydin H, Gunnarsson U, Sundberg S (2006) The Role of Sphagnum in Peatland Development and Persistence. In : Wieder RK, Vitt DH (eds) Boreal Peatland Ecosystems, Ecological Studies, Springer, Berlin, Heidelberg, pp 47–65, DOI 10.1007/978-3-540-31913-9_4, URL https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9_4

Schubert P, Eklundh L, Lund M, Nilsson M (2010) Estimating northern peatland CO2 exchange from MODIS time series data. Remote Sensing of Environment 114(6) :1178–1189, DOI 10.1016/j.rse.2010.01.005, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425710000271

Shi X, Thornton PE, Ricciuto DM, Hanson PJ, Mao J, Sebestyen SD, Griffiths NA, Bisht G (2015) Representing northern peatland microtopography and hydrology within the Community Land Model. Biogeosciences 12(21) :6463–6477, DOI 10.5194/bg-12-6463-2015, URL https://bg.copernicus.org/articles/12/6463/2015/, publisher : Copernicus GmbH

Shi X, Ricciuto DM, Thornton PE, Xu X, Yuan F, Norby RJ, Walker AP, Warren JM, Mao J, Hanson PJ, Meng L, Weston D, Griffiths NA (2021) Extending a land-surface model with *Sphagnum* moss to simulate responses of a northern temperate bog to whole ecosystem warming and elevated CO_2. Biogeosciences 18(2) :467–486, DOI 10.5194/bg-18-467-2021, URL https://bg.copernicus.org/articles/18/467/2021/, publisher : Copernicus GmbH

Silvola J, Alm J, Ahlholm U, Nykanen H, Martikainen PJ (1996) CO_2 Fluxes from Peat in Boreal Mires under Varying Temperature and Moisture Conditions. Journal of Ecology 84(2) :219–228, DOI 10.2307/2261357, URL https://www.jstor.org/stable/2261357, publisher : [Wiley, British Ecological Society]

Smith LC, MacDonald GM, Velichko AA, Beilman DW, Borisova OK, Frey KE, Kremenetski KV, Sheng Y (2004) Siberian Peatlands a Net Carbon Sink and Global Methane Source Since the Early Holocene. Science 303(5656) :353–356, DOI 10.1126/science.1090553, URL https://www.science.org/doi/10.1126/science.1090553, publisher : American Association for the Advancement of Science

Sobaga A, Decharme B, Habets F, Delire C, Enjelvin N, Redon PO, Faure-Catteloin P, Le Moigne P (2023) Assessment of the interactions between soil–biosphere–atmosphere (ISBA) land surface model soil hydrology, using four closed-form soil water relationships and several lysimeters. Hydrology and Earth System Sciences 27(13) :2437–2461, DOI 10.5194/hess-27-2437-2023, URL https://hess.copernicus.org/articles/27/2437/2023/, publisher : Copernicus GmbH

Song Y, Jiao W, Wang J, Wang L (2022) Increased Global Vegetation Productivity Despite Rising Atmospheric Dryness Over the Last Two Decades. Earth's Future 10(7) :e2021EF002,634, DOI 10.1029/2021EF002634, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2021EF002634, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2021EF002634

St-Hilaire F, Wu J, Roulet NT, Frolking S, Lafleur PM, Humphreys ER, Arora V (2010) McGill wetland model : evaluation of a peatland carbon simulator developed for global assessments. Biogeosciences 7(11) :3517–3530, DOI 10.5194/bg-7-3517-2010, URL https://bg.copernicus.org/articles/7/3517/2010/

Stoy PC, Katul GG, Siqueira MBS, Juang JY, Novick KA, Uebelherr JM, Oren R (2006) An evaluation of models for partitioning eddy covariance-measured net

ecosystem exchange into photosynthesis and respiration. Agricultural and Forest Meteorology 141(1) :2–18, DOI 10.1016/j.agrformet.2006.09.001, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192306002413

Swindles GT, Morris PJ, Mullan DJ, Payne RJ, Roland TP, Amesbury MJ, Lamentowicz M, Turner TE, Gallego-Sala A, Sim T, Barr ID, Blaauw M, Blundell A, Chambers FM, Charman DJ, Feurdean A, Galloway JM, Galka M, Green SM, Kajukalo K, Karofeld E, Korhola A, Lamentowicz L, Langdon P, Marcisz K, Mauquoy D, Mazei YA, McKeown MM, Mitchell EAD, Novenko E, Plunkett G, Roe HM, Schoning K, Sillasoo U, Tsyganov AN, van der Linden M, Valiranta M, Warner B (2019) Widespread drying of European peatlands in recent centuries. Nature Geoscience 12(11) :922–928, DOI 10.1038/s41561-019-0462-z, URL https://www.nature.com/articles/s41561-019-0462-z, number : 11 Publisher : Nature Publishing Group

Treat CC, Jones MC, Brosius L, Grosse G, Walter Anthony K, Frolking S (2021) The role of wetland expansion and successional processes in methane emissions from northern wetlands during the Holocene. Quaternary Science Reviews 257 :106,864, DOI 10.1016/j.quascirev.2021.106864, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0277379121000718

Tucker C, O'Neill A, Meingast K, Bourgeau-Chavez L, Lilleskov E, Kane ES (2022) Spectral Indices of Vegetation Condition and Soil Water Content Reflect Controls on CH4 and CO2 Exchange in Sphagnum-Dominated Northern Peatlands. Journal of Geophysical Research : Biogeosciences 127(7) :e2021JG006,486, DOI 10.1029/2021JG006486, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2021JG006486, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2021JG006486

Turetsky MR (2003) The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. The Bryologist 106(3) :395–409, URL https://www.jstor.org/stable/3244721, publisher : American Bryological and Lichenological Society

Turunen J (2003) Past and present carbon accumulation in undisturbed boreal and subarctic mires : A review. Suo 54 :15–28

Vergnes JP (2012) Développement d'une modélisation hydrologique incluant la représentation des aquifères : évaluation sur la France et à l'échelle globale. phdthesis, Institut National Polytechnique de Toulouse - INPT, URL https://theses.hal.science/tel-00989151

Voldoire A, Sanchez-Gomez E, Salas y Mélia D, Decharme B, Cassou C, Sénési S, Valcke S, Beau I, Alias A, Chevallier M, Déqué M, Deshayes J, Douville H, Fernandez E, Madec G, Maisonnave E, Moine MP, Planton S, Saint-Martin D, Szopa S, Tyteca S, Alkama R, Belamari S, Braun A, Coquart L, Chauvin F (2013) The CNRM-CM5.1 global climate model : description and basic evaluation.

Climate Dynamics 40(9) :2091–2121, DOI 10.1007/s00382-011-1259-y, URL https://doi.org/10.1007/s00382-011-1259-y

Walker AP, Carter KR, Gu L, Hanson PJ, Malhotra A, Norby RJ, Sebestyen SD, Wullschleger SD, Weston DJ (2017) Biophysical drivers of seasonal variability in Sphagnum gross primary production in a northern temperate bog. Journal of Geophysical Research : Biogeosciences 122(5) :1078–1097, DOI 10.1002/2016JG003711, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/2016JG003711, _eprint : https ://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/2016JG003711

Walker AP, Johnson AL, Rogers A, Anderson J, Bridges RA, Fisher RA, Lu D, Ricciuto DM, Serbin SP, Ye M (2021) Multi-hypothesis comparison of Farquhar and Collatz photosynthesis models reveals the unexpected influence of empirical assumptions at leaf and global scales. Global Change Biology 27(4) :804–822, DOI 10.1111/gcb.15366, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.15366, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/gcb.15366

Wania R, Ross I, Prentice IC (2009) Integrating peatlands and permafrost into a dynamic global vegetation model : 2. Evaluation and sensitivity of vegetation and carbon cycle processes. Global Biogeochemical Cycles 23(3), DOI 10.1029/2008GB003413, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2008GB003413, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2008GB003413

Wania R, Melton JR, Hodson EL, Poulter B, Ringeval B, Spahni R, Bohn T, Avis CA, Chen G, Eliseev AV, Hopcroft PO, Riley WJ, Subin ZM, Tian H, van Bodegom PM, Kleinen T, Yu ZC, Singarayer JS, Zürcher S, Lettenmaier DP, Beerling DJ, Denisov SN, Prigent C, Papa F, Kaplan JO (2013) Present state of global wetland extent and wetland methane modelling : methodology of a model intercomparison project (WETCHIMP). Geoscientific Model Development 6(3) :617–641, DOI 10.5194/gmd-6-617-2013, URL https://gmd.copernicus.org/articles/6/617/2013/, publisher : Copernicus GmbH

Weiss M, Baret F, Jay S (2020) ATBD - S2ToolBox Level 2 products : LAI, FAPAR, FCOVER. Tech. Rep. Version 2.0, URL http://step.esa.int/docs/extra/ATBD_S2ToolBox_V2.0.pdf

Weston DJ, Timm CM, Walker AP, Gu L, Muchero W, Schmutz J, Shaw AJ, Tuskan GA, Warren JM, Wullschleger SD (2015) Sphagnum physiology in the context of changing climate : emergent influences of genomics, modelling and host–microbiome interactions on understanding ecosystem function. Plant, Cell & Environment 38(9) :1737–1751, DOI 10.1111/pce.12458, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/pce.12458, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/pce.12458

Williams TG, Flanagan LB (1998) Measuring and modelling environmental influences on photosynthetic gas exchange in Sphagnum and Pleurozium. Plant,

Cell & Environment 21(6) :555–564, DOI 10.1046/j.1365-3040.1998.00292.x, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1365-3040.1998.00292.x, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1046/j.1365-3040.1998.00292.x

Worrall F, Rowson JG, Evans MG, Pawson R, Daniels S, Bonn A (2011) Carbon fluxes from eroding peatlands – the carbon benefit of revegetation following wildfire. Earth Surface Processes and Landforms 36(11) :1487–1498, DOI 10.1002/esp.2174, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/esp.2174, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/esp.2174

Wu Y, Blodau C (2013) PEATBOG : a biogeochemical model for analyzing coupled carbon and nitrogen dynamics in northern peatlands. Geoscientific Model Development 6(4) :1173–1207, DOI 10.5194/gmd-6-1173-2013, URL https://gmd.copernicus.org/articles/6/1173/2013/, publisher : Copernicus GmbH

Wu Y, Verseghy DL, Melton JR (2016) Integrating peatlands into the coupled Canadian Land Surface Scheme (CLASS) v3.6 and the Canadian Terrestrial Ecosystem Model (CTEM) v2.0. Geoscientific Model Development 9(8) :2639–2663, DOI 10.5194/gmd-9-2639-2016, URL https://gmd.copernicus.org/articles/9/2639/2016/, publisher : Copernicus GmbH

Xu J, Morris PJ, Liu J, Holden J (2018) PEATMAP : Refining estimates of global peatland distribution based on a meta-analysis. CATENA 160 :134–140, DOI 10.1016/j.catena.2017.09.010, URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0341816217303004

Yang H, Munson SM, Huntingford C, Carvalhais N, Knapp AK, Li X, Peñuelas J, Zscheischler J, Chen A (2023a) The detection and attribution of extreme reductions in vegetation growth across the global land surface. Global Change Biology 29(8) :2351–2362, DOI 10.1111/gcb.16595, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.16595, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/gcb.16595

Yang Q, Liu Z, Bai E (2023b) Comparison of carbon and nitrogen accumulation rate between bog and fen phases in a pristine peatland with the fen-bog transition. Global Change Biology n/a(n/a), DOI 10.1111/gcb.16915, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.16915, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/gcb.16915

Yin X (2002) Responses of leaf nitrogen concentration and specific leaf area to atmospheric CO2 enrichment : a retrospective synthesis across 62 species. Global Change Biology 8(7) :631–642, DOI 10.1046/j.1365-2486.2002.00497.x, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1365-2486.2002.00497.x, _eprint : https ://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1046/j.1365-2486.2002.00497.x

Yu Z, Loisel J, Brosseau DP, Beilman DW, Hunt SJ (2010) Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. Geophysical Research Letters 37(13), DOI 10.1029/2010GL043584, URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2010GL043584, _eprint : https ://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2010GL043584

Yu ZC (2012) Northern peatland carbon stocks and dynamics : a review. Biogeosciences 9(10) :4071–4085, DOI 10.5194/bg-9-4071-2012, URL https://bg.copernicus.org/articles/9/4071/2012/, publisher : Copernicus GmbH

Yuan W, Zheng Y, Piao S, Ciais P, Lombardozzi D, Wang Y, Ryu Y, Chen G, Dong W, Hu Z, Jain AK, Jiang C, Kato E, Li S, Lienert S, Liu S, Nabel JE, Qin Z, Quine T, Sitch S, Smith WK, Wang F, Wu C, Xiao Z, Yang S (2019) Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. Science Advances 5(8) :eaax1396, DOI 10.1126/sciadv.aax1396, URL https://www.science.org/doi/10.1126/sciadv.aax1396, publisher : American Association for the Advancement of Science

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté Égalité Fraternité

Université de Toulouse

Titre : Évolution du cycle du carbone des tourbières pyrénéennes dans un contexte de changement climatique global. Observation et Modélisation.

Mots clés : changement climatique, tourbières, écosystèmes montagnards, cycle du carbone, approche multi-échelle, modélisation

Résumé : Depuis leur formation durant l'Holocène, Les tourbières sont des écosystèmes agissant comme de véritables régulateurs du climat et du cycle du carbone. Elles sont responsables du stockage d'une part importante de dioxyde de carbone atmosphérique dans les sols, notamment, car la matière organique présente s'y dégrade très lentement. Le changement climatique entraîne avec lui la modification de multiples phénomènes météorologiques. Le changement de régimes de précipitations ainsi que la multiplication des sécheresses sont susceptibles d'affecter durablement les tourbières, faisant peser le risque d'une accélération de la décomposition de la matière organique présente dans la tourbe et jusqu'alors préservée. Les tourbières pourraient ainsi basculer de sources à puits de carbone, émettant vers l'atmosphère des quantités importantes de méthane et de dioxyde de carbone, tous deux de puissants gaz à effet de serre.
L'étude des tourbières relève donc d'une importance particulière. Cette thèse s'articule sur la compréhension des liens entre facteurs environnementaux et flux de CO_{2} des tourbières dans le cas particulier d'une tourbière pyrénéenne. Dans un premier temps, une importance particulière est accordée à l'étude de la phénologie de la végétation des tourbières, les sphaignes qui réalisent la photosynthèse et sont responsables de l'accumulation du carbone organique dans le sol.
La combinaison de mesures de la phénologie des sphaignes, par télédétection, de variables environnementales in situ et de mesures des flux de gaz par chambre, permet dans un second temps l'établissement de modèles statistiques robustes pour les flux de CO2 et de méthane. L'influence de la sécheresse de 2022 est alors évaluée. Comparativement aux années 2017-2021, l'année 2022 se détache de la variabilité interannuelle et correspond à une année pour laquelle la tourbière bascule en source de carbone vers l'atmosphère.
Enfin, un des objectifs de cette thèse vise l'amélioration du cycle du carbone des tourbières du modèle de surface continentale ISBA. Ainsi, de nouveaux développements en rapport avec l'inclusion de la représentation de la photosynthèse et de l'évapotranspiration des sphaignes dans le modèle sont présentés. Les conséquences, en termes de modifications des flux et des stocks de carbone, de la prise en compte de ce nouveau type de végétation, sont satisfaisants. Finalement, l'étude de l'évolution des flux de carbone de la tourbière de Bernadouze sur les années 1960-2022, permet d'identifier une transition du régime de fonctionnement de la tourbière, d'un puits du bilan net de carbone de l'écosystème, vers une potentielle source de carbone, notamment durant les années de sécheresse.

Title: Carbon cycling in Pyrenean peatlands within the Anthropocene. Observation and Modelling

Key words: mountain ecosystems, modelling, climate change, multi-scale approach, peatlands, carbon cycle

Abstract: Since their formation during the Holocene, peatlands have been ecosystems that act as true regulators of climate and the carbon cycle. They are responsible for storing a significant portion of atmospheric carbon dioxide in their soils, primarily because the organic matter present there decomposes very slowly. Climate change brings about changes in various meteorological phenomena. Alterations in precipitation patterns and an increase in droughts have the potential to significantly impact peatlands, posing the risk of accelerating the decomposition of organic matter preserved in peat. Peatlands could thus shift from being carbon sinks to carbon sources, releasing significant amounts of methane and carbon dioxide, both potent greenhouse gases, into the atmosphere.
The study of peatlands is, therefore, of particular importance. This thesis focuses on understanding the relationships between environmental factors and CO2 fluxes in peatlands with a focus on a Pyrenean peatland. Initially, significant emphasis is placed on studying the phenology of peatland vegetation, specifically Sphagnum mosses, which perform photosynthesis and are responsible for the accumulation of organic carbon in the soil.
The combination of Sphagnum phenology measurements through remote sensing, in-situ environmental variables, and gas flux measurements using chambers allows the establishment of robust statistical models for CO2 and methane fluxes. The influence of the 2022 drought is then evaluated. In comparison to the years 2017-2021, 2022 stands out from interannual variability and corresponds to a year in which the peatland transitions from being a carbon sink to a carbon source to the atmosphere.
Finally, one of the objectives of this thesis is to improve the carbon cycle of peatlands in the ISBA continental surface model. Thus, new developments related to the inclusion of the representation of Sphagnum photosynthesis and evapotranspiration in the model are presented. The consequences in terms of changes in carbon fluxes and stocks due to the incorporation of this new type of vegetation are promising. Ultimately, the study of the carbon flux evolution in the Bernadouze peatland from 1960 to 2022 identifies a shift in the ecosystem's carbon balance regime from being a carbon sink to potentially becoming a carbon source, particularly during dry years.