

JACINTHE LETENDRE

**FLUX DE CO₂, CONDITIONS HYDRIQUES, ET
LEURS RELATIONS AVEC DIVERS INDICES
SPECTRAUX EN TOURBIÈRE OMBROTROPHE
BORÉALE**

Mémoire présenté
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de maîtrise en Biologie Végétale
pour l'obtention du grade de maître ès Sciences (M. Sc.)

DÉPARTEMENT DE PHYTOLOGIE
FACULTÉ DES SCIENCES DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

2007

Résumé

Les relations unissant divers indices spectraux aux flux de CO₂ et aux conditions hydriques ont été testées au sol pour une diversité de communautés végétales de tourbière ombrotrophe boréale. Les résultats indiquent que l'indice spectral NDVI est faiblement explicatif de la variation de l'échange écosystémique net et de la photosynthèse brute alors que les combinaisons d'indices NDVI/WI et NDVI*sPRI le sont modérément et que l'indice CI est le plus prometteur pour une caractérisation à plus grande échelle. En plus de permettre la correction de l'indice NDVI (c.-à-d. NDVI/WI) dans la modélisation des flux de CO₂, l'investigation des relations entre la réflectance spectrale et les conditions hydriques a permis de montrer que la réflectance spectrale au sol (WI) était indicatrice de la teneur en eau en surface dans les platières à sphaignes et de la profondeur de la nappe phréatique pour une plus grande gamme de communautés végétales.

Avant-propos

Le corps de ce mémoire de maîtrise est composé du texte intégral d'une publication scientifique, rédigée en anglais et constituant le chapitre 3 de l'actuel document. Cette publication est bâtie conformément aux règles d'usage en science et inclut une introduction, des méthodes, des résultats, une discussion et une conclusion. Afin d'intégrer ce mémoire dans un contexte plus général et d'avoir l'opportunité d'exposer de façon exhaustive la méthodologie employée, trois chapitres rédigés en français ont été greffés à la publication scientifique. Le chapitre 1 contient une introduction générale, le chapitre 2 reprend les mêmes méthodes que la publication scientifique mais de façon plus complète et finalement, le chapitre 4 est constitué d'une conclusion générale.

Pour la rédaction de la publication scientifique, trois coauteures ont été impliquées soit mesdames Monique Poulin (directrice) et Line Rochefort (co-directrice), professeures au département de phytologie de l'Université Laval, de même que madame Jacinthe Letendre, auteure de l'actuel mémoire. Jacinthe Letendre, auteure principale, a effectué l'ensemble de la prévision de l'échantillonnage, a récolté à l'aide d'une assistante de terrain toutes les données provenant du site d'étude ou de l'expérience en laboratoire et a effectué seule la rédaction. Madame Monique Poulin a effectué la révision de la publication, de même que des trois autres chapitres. Madame Line Rochefort a également révisé une version préliminaire de la publication scientifique. L'article sera ultérieurement soumis pour publication.

Remerciements

En tout premier lieu le plus grand des mercis à madame Monique Poulin qui m'a accordé sa confiance en m'acceptant sous sa direction pour effectuer mes études de 2^e cycle. Son soutien dans ce projet et son temps, sans compter, dédié à répondre à mes interrogations et à réfléchir avec moi à ce projet ont été grandement appréciés. Merci également à madame Line Rochefort qui, au début de tout, répondit à mon courriel et m'invita à me joindre à son laboratoire de recherche. Je sais aujourd'hui que ce courriel devait être un parmi des centaines d'autres qu'elle reçoit hebdomadairement et je lui sais gré de conserver toujours ce même intérêt vif pour les travaux de ses étudiants.

Je tiens également, sans plus de délais, à remercier Marie-Ève Lemieux qui récolta les données avec moi sur le terrain pendant deux années consécutives, assise entre une chambre à carbone et un spectroradiomètre, à courir après des batteries et des pompes à eau, alors qu'elle aurait pu planter de jolies fleurs dans le cadre d'un autre projet; merci d'avoir été là. Dans le même ordre d'idée, je tiens à remercier Patrick Faubert qui répondit à des dizaines de courriels pour m'aider à comprendre le complexe monde des flux de carbone tout en m'encourageant à garder le cap; son aide a été essentielle. Merci aussi à tous les étudiants du groupe de recherche en écologie des tourbières. Je souhaite à tout étudiant qui débute des études supérieures de se retrouver dans un laboratoire avec des collègues aussi solidaires, compétents et attachants. Merci également aux professionnelles de recherche Stéphanie Boudreau et Claire Boismenu dont le travail est essentiel au dynamisme des travaux de recherche des étudiants.

Thanks also to Mike Waddington, Jason Campagan and Melissa Greenwood for the carbon fluxes equipment and their help to plan field season and for the sampling in the field. Thanks to Patrick Cliche, Lori Wickert, Robert G. Bryant and Jill Bubier for the valuable help in planning that project. Thank you again to M. Waddington, J. Bubier, M. Poulin and L. Rochefort for their evaluation of this master thesis.

En tout dernier lieu, merci à Frédéric Vinet, un assistant toujours prêt à consacrer du temps sur le terrain, un collègue ouvert à des dizaines de discussions sur le coin de la table de cuisine et surtout, un conjoint exceptionnel qui m'a soutenue à chaque instant.

Ce projet a été supporté financièrement par la Chaire de recherche industrielle du CRSNG en aménagement des tourbières subventionnée par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, le Ministère des Ressources Naturelles du Nouveau-Brunswick, la Canadian Sphagnum Peat Moss Association / Tourbe de Sphaigne Canadienne, La Mousse Acadienne (1979) Ltée, ASB Greenworld Ltd, Les Tourbières Berger Ltée, Fafard & frères Ltée, Fafard Peat Moss, Tourbières Lambert inc., Lamèque Quality Group Ltd, Les Tourbes Nirom inc., Modugno-Hortibec inc., Premier Horticulture et Sun Gro Horticulture Canada Ltd. Je remercie également le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada pour le support financier qu'ils m'ont accordé via l'attribution d'une bourse d'étude personnelle.

Table des matières

Résumé	ii
Avant-propos	iii
Remerciements	iv
Table des matières	vi
Liste des tableaux	viii
Liste des figures	ix

Chapitre 1 : Introduction générale..... **1**

1.1 Le cycle du dioxyde de carbone (CO ₂) en tourbière.....	2
1.1.1 Fondements.....	2
1.1.2 L'influence des facteurs hydriques.....	3
1.2 La réflectance spectrale.....	5
1.2.1 La réflectance spectrale de la végétation.....	5
1.2.2 L'estimation des échanges de CO ₂ en milieu naturel à l'aide du NDVI.....	7
1.2.3 L'estimation de la teneur en eau de la végétation par la réflectance spectrale.....	8
1.3 Limites et portée du projet d'étude.....	10
1.4 Objectifs.....	12

Chapitre 2 : Méthodologie détaillée..... **13**

2.1 Expérience sur le terrain au site de Pointe-Lebel.....	13
2.1.1 Site d'étude.....	13
2.1.2 Dispositif expérimental.....	15
2.1.3 Paramètres mesurés.....	20
2.1.4 Analyses statistiques.....	32
2.2 Expérience en laboratoire.....	33
2.2.1 Matériel végétal.....	34
2.2.2 Paramètres mesurés.....	35
2.2.3 Analyses statistiques.....	39

Chapitre 3 : Estimation of CO₂ fluxes and hydrological conditions in a boreal bog with spectral indices..... **40**

3.1 Abstract.....	41
3.2 Introduction.....	41
3.3 Methods.....	45
3.3.1 Field survey.....	45
3.3.2 Laboratory experiment.....	52

3.3.3 Data analyses	54
3.4 Results.....	56
3.4.1 Hydrological conditions.....	56
3.4.2 CO ₂ fluxes and relationships with ground-based reflectance	61
3.5 Discussion.....	68
3.5.1 Association between hydrological conditions and spectral indices both in laboratory and in field.....	68
3.5.2 Relationships between spectral indices and CO ₂ fluxes	69
3.6 Conclusion	71
Chapitre 4 : Conclusion générale	72
Bibliographie.....	74

Liste des tableaux

Tableau 1 : General description of sampled plots.....	48
Tableau 2 : Pearson coefficients of correlation (r) and equality test of correlation (based on William statistics) between volumetric water content (VWC) of <i>Sphagnum</i> cores and spectral indices WI, NDWI and RDI, measured in the laboratory.....	57
Tableau 3 : Pearson coefficients of correlation (r) between the index WI and surface volumetric water content (VWC) and water table depth (WT) for each collar separately.	61

Liste des figures

Figure 1 : Schéma à l'échelle du dispositif expérimental au site de Pointe-Lebel.	17
Figure 2 : Photographies des 14 unités expérimentales (collets) à la mi-août 2005.....	19
Figure 3 : Fréquence de l'indice de surface foliaire pour les 14 unités expérimentales (collets).	20
Figure 4 : Développement de l'équation de calibration pour les sphaignes de Pointe-Lebel.	24
Figure 5 : Échantillonnage de l'échange écosystémique net (NEE) à l'aide de la chambre claire (haut) et de respiration totale (R_{TOT}) en couvrant la chambre d'une toile opaque (bas).	26
Figure 6 : Échantillonnage de la réflectance spectrale en maintenant le spectroradiomètre en position nadir à une hauteur de 1 mètre et centré sur le collet.	30
Figure 7 : Échantillons de sphaignes positionnés aléatoirement dans un cabinet de croissance pour contrôler leur séchage.	35
Figure 8 : Disposition des appareils dans la chambre noire..	37
Figure 9 : Schématisation de la disposition des appareils dans la chambre noire.	37
Figure 10 : Daily mean air temperature ($^{\circ}C$) in solid line and total daily precipitation (water equivalent, mm) with vertical bars from June to September as recorded by Environment Canada	46
Figure 11 : Relationships between <i>Sphagnum</i> volumetric water content (VWC) of <i>Sphagnum</i> cores and spectral index WI measured in the laboratory.	59
Figure 12 : Field spectral reflectance for a collar largely dominated by <i>S. rubellum</i> (collar 1; full black line), a collar characterized by a medium cover of vascular plants and by mainly <i>S. fuscum</i> underlying (collar 6; full grey line), and a collar essentially dominated by <i>Picea mariana</i> (collar 8; dotted black line), all measured on July 9, a hot and dry day.....	65
Figure 13 a-b : Net ecosystem exchange (NEE, a,b,c,d) and gross photosynthesis (P_G ; e,f,g,h) as a function of spectral indices.	66

Chapitre 1 : Introduction générale

Les tourbières tiennent un rôle significatif dans le cycle du carbone terrestre (Moore, 2001). En effet, la réserve de 455 Pg de carbone accumulée dans les tourbières subarctiques et boréales depuis la dernière glaciation (Gorham, 1991) représente près de 30 % du carbone contenu dans les sols à l'échelle du globe (Post *et al.*, 1982). Cette réserve témoigne du rôle indéniable de milieu accumulateur de carbone tenu par les tourbières dans le passé. Aujourd'hui, les tourbières de l'hémisphère nord demeurent essentiellement des milieux accumulateurs de carbone quoiqu'elles puissent être tout autant des puits ou des sources de gaz à effet de serre en regard au « potentiel de réchauffement de la planète » des différents gaz (Roulet, 2000).

En dépit de l'importante réserve de carbone accumulée dans les tourbières, le cycle du carbone y est variable spatialement et temporellement. Une part importante de cette variabilité repose sur les flux de dioxyde de carbone (CO₂) puisque les échanges de CO₂ dominant le cycle du carbone en tourbière (Alm, 1997; Moore, 2001). Les flux de CO₂ des écosystèmes tourbeux sont soumis à l'interaction de plusieurs facteurs notamment, la radiation photosynthétiquement active (RPA), la densité et la nature du couvert végétal, la profondeur de la nappe phréatique ou la température de l'air et du sol (Shurpali *et al.*, 1995; Frokling *et al.*, 1998; Bubier *et al.*, 2003a; Bubier *et al.*, 2003b). Les échanges de dioxyde de carbone étant facilement sujets aux fluctuations, ils exigent une surveillance accrue. En outre, la littérature scientifique souligne le besoin d'améliorer nos connaissances sur la distribution et sur le cycle de CO₂ des tourbières boréales (Lafleur *et al.*, 1997).

Au cours des dernières décennies, la télédétection a été intégrée aux études portant sur le cycle du carbone dans les écosystèmes boréaux à travers divers procédés tels que la cartographie de la végétation (*e.g.* Zarco-Tejada et Miller, 1999; Fuentes *et al.*, 2001) ou celle des flux de CO₂ sur la base de relations entre les flux et des indices spectraux (*e.g.* Rahman *et al.*, 2001). Également, la télédétection a été proposée comme outil pour caractériser la distribution spatiale des conditions hydriques intimement liées au cycle du carbone (*e.g.* Harris *et al.*, 2006). Le potentiel d'utilisation de la télédétection pour l'étude

de fonctions écosystémiques est d'autant plus fort que le développement des capteurs imageurs en hyperspectral est grandissant (Gamon *et al.*, 2004; Ustin *et al.*, 2004).

En résumé, les tourbières boréales tiennent un rôle notable dans le cycle du carbone terrestre, les flux de CO₂ sont variables et importants dans le cycle du carbone en tourbière et la télédétection a connu des avancées récentes intéressantes pour l'étude de processus écosystémiques. Conséquemment, la présente étude s'intéresse aux applications potentielles de la télédétection dans l'étude des flux de CO₂ et des conditions hydriques en tourbière boréale. À cette fin, elle a pour objectif général de tester, à l'aide d'appareillage au sol et à l'échelle des communautés végétales, les relations entre différents indices spectraux et les flux de CO₂, la teneur en eau en surface et la profondeur de la nappe phréatique pour une tourbière ombrotrophe de la Côte-Nord du Québec. Afin d'illustrer la pertinence de la problématique et des objectifs de la présente étude, ce chapitre abordera les thèmes suivants : 1) le cycle du CO₂ en tourbière et l'importance des facteurs hydriques; 2) la réflectance spectrale, les indices spectraux et leur application pour l'estimation des échanges de CO₂ et des paramètres hydriques; 3) les limites et la portée de la présente étude et, 4) l'énoncé de l'objectif général et des objectifs spécifiques.

1.1 Le cycle du dioxyde de carbone (CO₂) en tourbière

1.1.1 Fondements

Le cycle du CO₂ s'amorce par le passage du dioxyde de carbone de l'atmosphère vers la biosphère via la photosynthèse des plantes. En tourbière, le CO₂ est ensuite réémis vers l'atmosphère à divers stades du cycle, essentiellement au niveau du sol par la respiration des racines, la respiration hétérotrophe et la décomposition de la tourbe, auxquels s'ajoute la respiration de la partie aérienne des plantes vasculaires et des mousses se produisant en obscurité, soit essentiellement la nuit (Shurpali *et al.*, 1995; Alm *et al.*, 1999).

La majeure partie de la matière organique produite par la végétation est retournée à l'atmosphère sous forme de CO₂ suite à la décomposition dans l'acrotelme. L'acrotelme est la partie supérieure du dépôt de tourbe qui est soumis aux fluctuations de la nappe phréatique (Ingram, 1978). Il surplombe la partie en anaérobie, le catotelme, et se

différentie de ce dernier notamment par un riche contenu en microorganismes (Ingram, 1978). La part restante (0-10 %) de matière organique qui échappe à la décomposition en aérobie se déplace vers le catotélme permettant ainsi l'accumulation de tourbe (Alm, 1997). Ce processus est au cœur de l'accumulation du carbone en tourbière. La tourbe accumulée s'expose par ailleurs à d'autres processus de minéralisation, notamment à la production de méthane qui pourra par la suite être oxydé lors de sa remontée dans l'acrotélme pour produire du CO₂ (Alm, 1997).

À l'échelle des saisons, la période de croissance de la végétation est associée à une dominance du processus de séquestration de CO₂. Toutefois, une part importante du CO₂ séquestré est retourné vers l'atmosphère en hiver (Lafleur *et al.*, 2003); le début de la séquestration du CO₂ par une tourbière ayant été, par exemple, observé en avril (Moore *et al.*, 2006). Par ailleurs, en dépit du bilan annuel des échanges de CO₂ et de l'importante réserve de carbone accumulée dans ces milieux, les tourbières de l'hémisphère nord sont caractérisées par de faibles valeurs de flux dans leurs échanges de CO₂ par rapport à un ensemble de terres hautes (Frolking *et al.*, 1998).

La différence entre l'absorption brute de CO₂ par la photosynthèse et le total des émissions produites par l'ensemble de l'écosystème est nommé : l'échange écosystémique net (Alm, 1997). L'échange écosystémique net ainsi que les émissions totales sont souvent mesurés directement sur le terrain tandis que l'absorption brute est dérivée mathématiquement des deux autres composantes des échanges de CO₂. Les variables de photosynthèse brute, respiration totale et échange écosystémique net employées dans ce mémoire font appel à ces concepts.

1.1.2 L'influence des facteurs hydriques

Quoique l'influence de la profondeur de la nappe phréatique ait été démontrée à maintes reprises pour les émissions de méthane (Bubier *et al.*, 1993; Bubier, 1995; Bubier *et al.*, 1995), il n'en reste pas moins que les conditions hydriques sont également très importantes pour les échanges de dioxyde de carbone.

D'une part, l'abaissement de la nappe phréatique entraîne une augmentation de la zone aérobie et par conséquent une augmentation des émissions de CO₂ provenant de la tourbe (Shurpali *et al.*, 1995; Silvola *et al.*, 1996; Lafleur *et al.*, 1997; Alm *et al.*, 1999). L'augmentation des émissions atteint néanmoins un plateau lorsque la nappe descend en deçà de 30-40 cm de profondeur (Silvola *et al.*, 1996). D'autre part, des conditions de nappe phréatique plus basses s'accompagnent aussi d'une réduction de la captation de CO₂ par l'ensemble de la végétation (Shurpali *et al.*, 1995; Lafleur *et al.*, 1997; Alm *et al.*, 1999). Ainsi, au sommaire, des conditions d'assèchement entraînent une réduction de l'échange écosystémique net.

Également, des conditions de faible teneur en eau dans l'organisme, tout comme des conditions de saturation, sont défavorables à la photosynthèse des sphaignes. En effet, plusieurs études ont montré l'existence d'une teneur en eau optimale pour le potentiel à la photosynthèse des sphaignes (*e.g.* Silvola et Aaltonen, 1984; Murray *et al.*, 1989; Gerdol *et al.*, 1996; Kurets *et al.*, 1998; McNeil et Waddington, 2003). Cet optimum varie entre 600 % et 1500 % (Silvola et Aaltonen, 1984; Murray *et al.*, 1989; Gerdol *et al.*, 1996). Pour des communautés mixtes incluant des sphaignes et des espèces vasculaires, Kurets *et al.*, (1998) ont déterminé que des conditions optimales étaient rencontrées lorsque la teneur en eau des mousses étaient de 2031 % et la nappe phréatique était à 6 cm de profondeur. Toutefois, il est à noter que les résultats de cette dernière étude divergent par leurs fortes valeurs par rapport aux études préalables.

La teneur en eau des sphaignes répond fortement aux événements de précipitations (Murray *et al.*, 1989). Elle peut également présenter des cycles diurnes et, en conséquence, affecter les échanges de CO₂ au sein d'une même journée. En effet, plusieurs études ont observé un pic dans la captation de CO₂ en tourbière en fin de matinée (Neumann *et al.*, 1994; Shurpali *et al.*, 1995; Suyker *et al.*, 1997). Le déclin qui suit pourrait être associé à un stress hydrique de la végétation, notamment chez les lichens et les mousses qui répondent aux conditions atmosphériques par une augmentation de leur teneur en eau la nuit et une diminution le jour (Neumann *et al.*, 1994).

En définitive, les conditions hydriques telles que la profondeur de la nappe phréatique et la teneur en eau de la végétation, notamment celle des sphaignes, influencent les échanges de CO₂ en tourbière.

1.2 La réflectance spectrale

L'énergie incidente arrivant sur toute surface terrestre peut être soit réfléchi, absorbée ou transmise par celle-ci. L'énergie réfléchi équivaut à l'énergie incidente moins l'énergie absorbée et transmise. Elle varie d'une surface à l'autre en fonction de la nature et de la condition de cette dernière et diffère en puissance pour une même surface en regard aux différentes longueurs d'onde. La proportion d'énergie réfléchi par rapport à l'énergie incidente en fonction des longueurs d'onde se nomme la *réflectance spectrale* et s'exprime en pourcentage. La réflectance spectrale est la mesure donnée par la plupart des instruments de télédétection. L'illustration de la réflectance spectrale d'un objet en fonction des longueurs d'ondes est nommée *courbe de luminance spectrale*. La forme de la courbe de luminance spectrale renseigne sur les propriétés spectrales de l'objet d'étude et oriente le choix des longueurs d'ondes qui sont d'intérêt pour l'objectif poursuivi (Lillesand et Kiefer, 2000).

1.2.1 La réflectance spectrale de la végétation

En télédétection, lorsque la surface à l'étude est végétale, on observe certaines caractéristiques générales dans les propriétés de réflectance spectrale.

En présence de végétation, l'absorption de l'énergie par les pigments photosynthétiques domine la région du visible (400 à 700 nm; Ustin *et al.*, 2004). Les zones d'absorption par les différents pigments se superposent. Ainsi, la chlorophylle entraîne l'absorption d'énergie dans le rouge (630-690 nm) et dans le bleu (450-520 nm; Tucker, 1979; Gitelson et Merzlyak, 1994). Dans la zone de bleu, l'absorption d'énergie causée par les caroténoïdes se superpose à celle de la chlorophylle (Sims et Gamon, 2002). L'absorption causée par les anthocyanines chevauche quand à elle le pic de réflectance dans le vert (550

nm; Sims et Gamon, 2002) commun à la réflectance de la végétation et formé par le fait que la chlorophylle entraîne peu d'absorption à ces longueurs d'ondes.

Par opposition au visible, le proche infrarouge (700 à 1100 nm) est une région de forte réflectance et de transmission où peu de zones d'absorption sont présentes (Lillesand et Kiefer, 2000; Ustin *et al.*, 2004). Ces dernières sont essentiellement liées à la teneur en eau dans l'organisme et à la biomasse morte (cellulose, lignine, et autres hydrates de carbone). La forte réflectance est causée par la diffusion de la lumière à l'intérieur des feuilles et entre les feuilles (Tucker, 1979; Ustin *et al.*, 2004). La structure interne des feuilles et celle de la canopée sont donc déterminantes de la réflectance dans le proche infrarouge (Tucker, 1979; Lillesand et Kiefer, 2000).

L'infrarouge courte longueur d'onde (1100 à 2500 nm) connaît des zones d'absorption liées sensiblement aux mêmes paramètres que le proche infrarouge; c'est-à-dire au paramètre de la teneur en eau lorsque les feuilles demeurent vertes et à plusieurs composés carbonés et autres composantes biochimiques des feuilles mortes (Ustin *et al.*, 2004). Toutefois, la force de l'absorption y est beaucoup plus importante, ce qui fait de l'infrarouge courte longueur d'onde une zone de réflectance plus faible que le proche infrarouge.

La mise en commun de l'information contenue à différentes longueurs d'ondes d'intérêt, par l'utilisation de ratios, additions ou toutes autres opérations mathématiques appliquées aux valeurs de réflectance, se nomme *indice spectral* et permet l'exploration des multiples relations entre la végétation et la réflectance spectrale. Les indices spectraux utilisant le ratio entre le proche infrarouge et le rouge, dont le NDVI (*indice de la différence normalisée*) créé par Rouse *et al.*, (1974) est le plus célèbre représentant, sont les indices les plus utilisés dans les études portant sur la végétation. Dans la littérature scientifique, on a tôt fait de reconnaître la pertinence du NDVI pour l'étude de la photosynthèse et même de l'échange écosystémique net de CO₂ (Sellers, 1985; Sellers, 1987; Bartlett *et al.*, 1990). L'établissement de la relation entre le NDVI et la photosynthèse reposait sur l'observation suivante : la photosynthèse et le NDVI sont tous deux sensibles à la portion de radiation photosynthétiquement active interceptée, donc potentiellement absorbée, par la végétation. En effet, l'énergie absorbée par un pigment photosynthétique peut être réémise, libérée, dissipée ou transférée de diverses façons et/ou par ailleurs servir à la photosynthèse. De

même, on observe une relation quasi-linéaire entre la radiation interceptée par les tissus photosynthétiques et le NDVI (Bartlett *et al.*, 1990).

1.2.2 L'estimation des échanges de CO₂ en milieu naturel à l'aide du NDVI

La relation entre l'*indice de la différence normalisée* (NDVI) et les flux de CO₂ a été démontrée dans maintes études. Dès 1986, Tucker *et al.* ont démontré la relation entre le NDVI et les variations mensuelles des concentrations de CO₂ de l'atmosphère à l'échelle du globe qui sont inversement proportionnelles à la photosynthèse terrestre. Néanmoins, les travaux que l'on retrouve dans la littérature s'efforcent davantage d'établir des relations statistiques entre le NDVI et les flux de CO₂ à l'échelle d'écosystèmes individuels afin d'évaluer plus en détails l'influence de la composition de la canopée et de certains facteurs environnementaux.

Ainsi, la relation entre le NDVI et les flux de CO₂ a été démontrée pour de multiples écosystèmes naturels s'apparentant aux tourbières lors d'expériences menées avec des appareils de réflectance au sol. Bartlett *et al.* (1990) ont montré la relation entre l'échange écosystémique net de CO₂ et le NDVI pour une canopée d'herbacées de milieu humide de la zone intertidale en Virginie et au Delaware (États-unis). De plus, plusieurs études ont développé la relation pour l'écosystème de la toundra : Whiting *et al.* (1992) ont démontré la relation entre l'échange écosystémique net de CO₂ et le NDVI; McMichael *et al.* (1999) ont plutôt développé séparément les modèles pour les deux composantes de l'échange écosystémique net, c'est-à-dire la photosynthèse brute et la respiration totale, en améliorant l'ajustement des relations par l'ajout de variables environnementales; et, Boelmann *et al.* (2003) ont inclus dans la même étude la relation entre le NDVI et l'échange écosystémique net, la photosynthèse brute et la respiration totale. Quoique certains remettent en question la nature linéaire de la relation statistique entre le NDVI et les flux de CO₂ (Cihlar *et al.*, 1992), les études ci-haut ont toutes obtenu des relations probantes en appliquant une régression linéaire entre les deux variables.

Dans plusieurs cas, l'objectif poursuivi par l'établissement de ces relations statistiques est de fournir des estimés des échanges de CO₂ à grande échelle à partir de support de

télétection par la production de cartographies des flux gazeux en substituant les valeurs d'indices sur les images par celles des flux. Pour être appliquée à grande échelle, cette approche nécessite que ces relations statistiques soient développées pour une grande diversité d'écosystèmes afin, ultimement, de pouvoir correspondre à la mosaïque de milieux naturels observée en nature. En raison de l'importance des tourbières pour le cycle du carbone mondial, leur intégration dans ces évaluations du dioxyde de carbone est primordiale. À ce titre, Whiting (1994) a testé la relation entre l'indice NDVI et l'échange écosystémique net en tourbière minérotrophe et ombrotrophe à l'aide d'appareillage au sol et conclut sur la difficulté d'appliquer cet indice en présence de sphaignes. En effet, le couvert élevé de sphaignes (62 %) pour une unité expérimentale de la tourbière ombrotrophe entraînait une valeur de NDVI très élevée nuisant à l'ajustement de la relation; une situation non rencontrée en présence de mousses autres que les sphaignes. Il est à noter que cette étude ne comportait qu'une seule unité expérimentale avec un important couvert de sphaignes.

Dans la présente étude, nous reprenons la démonstration de la relation statistique entre le NDVI et les flux de CO₂ en tourbière à l'aide d'appareillage au sol. Nous proposons l'utilisation de données de réflectance à fine résolution spectrale pour calculer le NDVI de même que plusieurs autres indices et combinaisons d'indices. Nous reprenons le NDVI car il s'agit d'un indice bien connu pour cette application et proposons d'autres options à la lumière des développements récents dans la littérature sur les indices spectraux. La nature et la pertinence des différents indices sélectionnés dans le présent mémoire pour l'étude des flux de CO₂ sont exposées dans le chapitre 3.

1.2.3 L'estimation de la teneur en eau de la végétation par la réflectance spectrale

En plus des informations liées à la fonction écosystémique des flux de carbone, la réflectance spectrale peut également fournir des informations sur les conditions hydriques des milieux. Lorsque la surface à l'étude est végétale, certaines zones du spectre électromagnétique sont caractérisées par l'absorption d'énergie liée à la teneur en eau des plantes. De fait, on a observé que le NDVI pouvait être influencé par la teneur en eau de la végétation (Tucker, 1979). Toutefois, certains indices spectraux ont été spécifiquement

développés pour correspondre aux zones d'absorption d'énergie liée à l'eau contenue dans la végétation (*e.g.* Peñuelas *et al.*, 1993b; Gao, 1996; Rollin et Milton, 1998).

Les zones d'absorption liées à la teneur en eau des plantes sont notamment localisées autour de 970, 1200, 1400 et 1900 nm (Peñuelas *et al.*, 1993b; Gao, 1996; Rollin et Milton, 1998; Lillesand et Kiefer, 2000). Les sphaignes quand à elles ont une énorme capacité de rétention d'eau grâce à leurs nombreuses et larges cellules hyalines ce qui leur permet d'atteindre 20 à 30 fois leur masse sèche (Vitt, 2000; Yoshikawa *et al.*, 2004), si bien que les caractéristiques spectrales propres à l'eau sont aisément identifiables dans leur courbe de luminance spectrale. Deux zones d'absorption d'eau très prononcées pour les sphaignes se localisent à 1000 nm et 1200 nm (Volgemann et Moss, 1993; Bubier *et al.*, 1997). On attribue également principalement à leur importante teneur en eau la réflectance plus faible des sphaignes dans le proche infrarouge (Bubier *et al.*, 1997), de même que dans l'infrarouge courte longueur d'onde (Volgemann et Moss, 1993; Bubier *et al.*, 1997), par rapport aux plantes vasculaires.

Lors d'expériences de séchage contrôlé en laboratoire, les indices spectraux basés sur ces zones d'absorption ont permis de déterminer avec succès la teneur en eau des sphaignes (Bryant et Baird, 2003; Harris *et al.*, 2005). Les conditions hydriques de surface (c'est-à-dire la teneur en eau en surface et la profondeur de la nappe phréatique) des communautés de sphaignes sur le terrain ont également pu être corrélées avec les indices spectraux pour une tourbière ombrotrophe et ce, au sol et par imagerie aérienne (Harris *et al.*, 2006). L'évaluation des conditions hydriques à grande échelle a pour principal objectif d'apporter de l'information sur les processus liés au cycle du carbone de la tourbière (Bryant et Baird, 2003; Harris *et al.*, 2005; Harris *et al.*, 2006). Dans la présente étude, cette approche est testée pour la tourbière ombrotrophe boréale.

Par ailleurs, outre le développement de méthodes d'estimation des conditions hydriques ou encore la cartographie des flux gazeux sur la base de relations statistiques entre ces derniers et des indices spectraux, la télédétection peut être utile pour mieux caractériser spatialement le cycle du carbone dans le cadre de diverses approches. Mentionnons notamment la classification et la cartographie de la végétation produites à l'aide de télédétection, approches très présentes dans la littérature (voir les travaux du groupe *BOREAS* résumés

dans Gamon *et al.*, 2004 notamment Zarco-Tejada et Miller, 1999 et Fuentes *et al.*, 2001). Également, mentionnons la recherche d'une meilleure distinction des bryophytes sur les images de télédétection considérant que ces derniers peuvent être perçus comme des indicateurs de la zone d'aérobie/anaérobie en raison de leur position stratégique dans le gradient microtopographique et ainsi comme des indicateurs des flux de CH₄ (Bubier, 1995; Bubier *et al.*, 1995; Bubier *et al.*, 1997; Thomas *et al.*, 2002).

1.3 Limites et portée du projet d'étude

La présente étude teste la relation entre divers indices spectraux et les flux de CO₂, la profondeur de la nappe phréatique et la teneur en eau en surface pour une tourbière ombrotrophe boréale. L'échantillonnage est effectué au sol, à l'aide notamment d'un appareil de réflectance se tenant dans la main (spectroradiomètre), et de chambres de mesures de CO₂. La relation statistique est produite à l'échelle des communautés végétales correspondant essentiellement aux micro-habitats de la tourbière.

Grâce à l'échantillonnage au sol, il nous est possible d'obtenir des données avec une bonne résolution spatiale (< 1 m) et spectrale (courbe de luminance spectrale continue). L'acquisition de mesures spectrales au sol comme première approche permet d'acquérir des connaissances générales sur les propriétés spectrales d'une surface qui pourront, ultimement, être transposées à l'échelle d'images de télédétection (Laidler et Treitz, 2003). Hope *et al.* (1993) présentent trois avantages de l'utilisation d'appareils de réflectance portables au sol soit : « 1) l'établissement de relations statistiques sans l'effet confondant de l'atmosphère; 2) la définition claire de la cible d'étude et 3) les surfaces couvertes sont assez petites pour être uniformes et ainsi représenter des données adéquates de référence au sol ». Dans le cas de la présente recherche, le contrôle accru sur les cibles dû à l'utilisation d'un appareil au sol permet de tester les effets d'un couvert graduel de sphaignes et de plantes vasculaires sur le calcul des indices spectraux. De plus, la grande résolution spectrale de l'appareil permet une pleine liberté pour le calcul des indices spectraux.

Toutefois, du fait que nous avons limité notre investigation à des mesures au sol, nous ne pouvons que spéculer sur la possibilité de produire des cartes à grande échelle des flux de CO₂ en tourbière. Également, nous avons limité nos investigations, et ainsi nos conclusions, à un seul milieu soit la tourbière ombrotrophe boréale à sphaignes. Nous avons fait ces choix du fait que très peu d'essais portant sur la relation entre les flux de CO₂ et des indices spectraux avaient été effectués en tourbière et que les sphaignes semblaient apporter une complexité supplémentaire à l'établissement de la relation qui justifiait d'accorder plus d'attention aux communautés végétales.

Par ailleurs, nous reconnaissons les limites inhérentes à l'approche de la cartographie des flux gazeux pour la caractérisation du cycle du CO₂ d'une tourbière. Les flux de CO₂ connaissent d'importantes fluctuations temporelles et il est difficilement possible de résumer le cycle du CO₂ d'un milieu par une mesure ponctuelle dans le temps (Gamon *et al.*, 2004). Les mesures traditionnelles de flux de CO₂ par tours météorologiques sont continues dans le temps mais réduites dans l'espace. En revanche, les images de télédétection fournissent des estimés des flux de CO₂ en continu dans l'espace mais instantanés dans le temps (Rhaman *et al.*, 2001). Par conséquent, la cartographie des flux gazeux à l'aide d'indices spectraux présente un grand avantage pour son échelle spatiale d'application mais représente une approche pertinente essentiellement que pour obtenir une mesure relative des flux de CO₂ soit dans le temps ou encore d'une tourbière par rapport à une autre. De plus, à l'exception de McMichael *et al.* (1999) qui démontrèrent qu'une couverture nuageuse n'avait pas d'impact pour l'établissement de relations entre le NDVI et les flux de CO₂, la plupart des études reliant la réflectance spectrale au dioxyde de carbone acquièrent leurs observations de réflectance sous des conditions sans nuage. Ainsi, la détermination des flux de CO₂, ou plus généralement des paramètres biophysiques, par des mesures de réflectance se limite aux valeurs obtenues sous des conditions de radiation photosynthétiquement active près de la saturation pour la végétation et exclut les périodes plus critiques. En bref, la pertinence d'établir des relations statistiques entre des mesures de flux et des indices spectraux est davantage un soutien à la caractérisation des flux à grande échelle pour un écosystème donné qu'une mesure directe et autonome de valeurs d'échanges gazeux.

1.4 Objectifs

La présente étude a pour objectif général l'exploration des liens unissant la réflectance spectrale aux échanges de CO₂ et aux propriétés hydriques en tourbière ombrotrophe. Les communautés végétales incluses dans cette étude représentent une mosaïque de mousses et de plantes vasculaires avec des couverts relatifs variables.

Plus précisément, cette étude vise d'abord à tester l'application de divers indices spectraux pour estimer les flux de CO₂ pour une tourbière ombrotrophe boréale à sphaignes de la Côte-Nord du Québec, lors de la période estivale. Parmi les diverses propositions d'indices spectraux, l'une d'entre elles est une combinaison impliquant un indice lié à la teneur en eau de la végétation afin d'améliorer la relation avec les flux de CO₂ en présence de sphaignes. La présente étude intègre donc une expérience en laboratoire visant à sélectionner l'indice le plus fortement associé à la teneur en eau des espèces de sphaignes dominant la tourbière à l'étude. Également, l'échantillonnage effectué sur le terrain permet facilement de tester les possibilités d'utilisation d'indices spectraux pour évaluer la teneur en eau en surface et la profondeur de la nappe phréatique dans la tourbière à l'étude; les conditions hydriques tenant par ailleurs un rôle important dans le cycle du CO₂.

Ce projet a donc pour objectifs plus spécifiques :

1. de sélectionner à l'aide d'une expérience en laboratoire l'indice le plus fortement corrélé à la teneur en eau des sphaignes caractérisant le site d'étude;
2. de tester la relation entre les conditions hydriques (la teneur en eau volumique en surface et la profondeur de la nappe phréatique) sur le terrain et l'indice spectral lié à la teneur en eau sélectionné en laboratoire;
3. de tester la relation entre les flux de CO₂ (photosynthèse brute et échange écosystémique net) et divers indices spectraux, dont le NDVI, et certaines combinaisons de ces indices (voir chapitre 3). L'une de ces combinaisons intègre l'indice spectral lié à la teneur en eau sélectionné en laboratoire.

Chapitre 2 – Méthodologie détaillée

La présente étude vise à explorer le potentiel d'application de divers indices spectraux pour estimer les flux de CO₂ et leur adéquation aux conditions hydriques d'une tourbière ombrotrophe. La démonstration repose sur les relations statistiques directes entre ces variables. Sur le terrain, des mesures de teneur en eau en surface, de profondeur de la nappe phréatique, de flux de CO₂ et de réflectance spectrale ont été acquises en tourbière naturelle. Les méthodes propres à cette expérimentation sont présentées à la section 2.1. Une première sélection de l'indice offrant le plus de potentiel pour estimer la teneur en eau des sphaignes a été effectuée en laboratoire. L'indice retenu par cette expérimentation est utilisé pour les données de terrain. Les méthodes relatives à l'expérience en laboratoire sont présentées à la section 2.2.

2.1 Expérience sur le terrain au site de Pointe-Lebel

2.1.1 Site d'étude

2.1.1.1 Localisation géographique

Le site d'étude est une tourbière ombrotrophe nommée Pointe-Lebel localisée à proximité de la rive nord du fleuve Saint-Laurent, au Sud de la ville de Baie-Comeau (49°07'N, 68°15'O) dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de la zone de végétation boréale (MRNF, 21/02/2007). D'une superficie de 2600 hectares, la tourbière de Pointe-Lebel s'inscrit dans un complexe tourbeux couvrant l'ensemble de la Péninsule Manicouagan (Buteau, 1989). La tourbière contient de nombreuses mares, certaines pouvant atteindre des tailles de l'ordre de dizaines de mètres. La strate arborée est représentée en dominance par l'épinette noire (*Picea mariana* P. Mill. B.S.P.). Les éricacées sont nettement plus présentes et plus étendues que les herbacées. Sommairement, l'assemblage d'éricacées et d'épinettes noires rabougries recouvre l'essentiel du site d'étude qui conserve une végétation ouverte. La strate muscinale se compose principalement de *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. dans les buttes, combinés aux

éricacées, et de *Sphagnum rubellum* Wils. et *Sphagnum magellanicum* Brid., près des mares. La présence importante de lichens du genre *Cladonia* est révélatrice de la sécheresse relative des buttes (Foster et Glaser, 1986). L'exploitation de la tourbe à des fins horticoles y est toujours active sur la moitié de la tourbière. Toutefois, les installations nécessaires à la présente étude étaient localisées dans une vaste superficie demeurant naturelle, à plus de 1,5 km de la zone exploitée par aspirateurs et à plusieurs centaines de mètres d'un canal de drainage.

2.1.1.2 Climat et périodes d'échantillonnage

La température moyenne annuelle de l'air au site de Pointe-Lebel est de 1,5 °C selon la normale climatique 30-ans (1971-2000; station météo localisée à 49°07'N, 68°12'O). Les précipitations annuelles totales sont de 1014,4 mm pour cette même période toujours selon la normale climatique (Environnement Canada, 06/03/2006).

L'échantillonnage au site de Pointe-Lebel a été effectué en trois périodes réparties entre juillet (6 au 11), août (9 au 15) et septembre (11 au 16) afin de couvrir l'essentiel de la saison de croissance (cf. Figure 10, chapitre 3). En 2005, pour les mois de juillet, août et septembre, les températures moyennes ont été de 16,8 °C, 15,4 °C et 12,1 °C respectivement (cf. Figure 10, chapitre 3). Ces moyennes de températures estivales sont légèrement plus élevées que celles observées pour ces trois même mois au cours de la période allant de 1971 à 2000 (15,6 °C juillet; 14,5 °C août; 9,7 °C septembre). Les températures lors de l'été 2005 se distinguent nettement des normales climatiques quant aux maximums quotidiens atteints. La moyenne des valeurs maximales atteintes quotidiennement en juillet et septembre 2005 excède de près de 3 degrés celles obtenues pour ces deux mois selon la normale climatique.

Les précipitations totales en 2005 pour les mois de juillet (73,0 mm) et septembre (58,5 mm) sont moindres que pour les normales climatiques (89,4 mm juillet; 92,3 mm septembre). Toutefois, le mois d'août a été nettement plus humide : les précipitations mensuelles totales en août étant de 81,7 mm en moyenne entre 1971 et 2000 comparativement à 209 mm obtenu en 2005. Toutefois, un important événement de pluie a grandement affecté ce total pour l'année 2005 (84,5 cm le 31 du mois).

En résumé, la période estivale 2005 a été particulièrement chaude et sèche. Seul le mois d'août a été plus humide que la normale climatique. Le mois de septembre a été le mois le plus chaud et le plus sec par rapport aux normales climatiques.

2.1.2 Dispositif expérimental

Afin d'analyser, d'une part, les relations entre les flux de CO₂ et les indices spectraux et, d'autre part, celles entre les conditions hydriques et les indices, l'ensemble des variables ont été évaluées dans les mêmes unités expérimentales. Chaque unité expérimentale correspond à un collet. On désigne par collet le cadre de métal de forme carrée (58 cm par 58 cm) servant de support à une chambre lors de mesure des flux gazeux.

2.1.2.1 Mise en place

Le dispositif d'expérimentation est un plan entièrement aléatoire composé de 14 unités expérimentales (collet). Les 14 collets ont été insérés dans le sol les 27-28-29 avril 2005 et sont restés en place pour toute la saison de croissance. L'aménagement du site a été effectué immédiatement suite à la fonte des neiges mais préalablement au dégel du sol afin de minimiser les perturbations causées à la végétation par nos déplacements et par l'installation des collets. Également, l'utilisation d'une scie mécanique a permis l'insertion des collets sans compaction de la tourbe et du tapis muscinal. Des planches de bois ont été installées autour des collets et le long de sentiers reliant ces derniers afin de réduire l'impact de nos déplacements lors de la saison de mesure. Les collets dépassaient du sol de 1,5 cm en moyenne. Tous les collets étaient insérés dans le sol à une profondeur allant de 9 à 23 cm.

Les 14 unités expérimentales ont été distribuées fidèlement au plan aléatoire à l'aide d'une répartition aléatoire stratifiée. Une mare dont les rives étaient suffisamment douces pour permettre la présence de platières de sphaignes a d'abord été sélectionnée par un sondage visuel sur le terrain. Par la suite, dix transects d'une longueur de 30 mètres ont été tracés perpendiculairement à la mare ou à la zone inondée qui la juxtaposait au moment de l'installation du dispositif. L'eau de cette zone s'est retirée avant le début des mesures. De ces dix transects, trois ont été tirés aléatoirement. La végétation à chaque mètre le long des

trois transects a été catégorisée selon son affiliation aux six communautés végétales suivantes : 1) dominance de *Picea mariana*; 2) couvert d'éricacées supérieur à 75 %; 3) couvert d'éricacées entre 25 % et 50 %; 4) couvert d'éricacées entre 10 % et 20 %; 5) sphaignes et herbacées; 6) sphaignes. Les communautés végétales comportant du lichen, une forte mortalité ou ayant une pente importante ont été éliminées. En dernier lieu, 14 positions parmi les 61 potentielles le long des trois transects ont été sélectionnées par pige. Lorsqu'une des six communautés végétales était déjà représentée par deux localisations, ou trois selon la représentativité de cette communauté sur le site, les numéros tirés subséquentment correspondant à cette même communauté étaient rejetés. Les communautés servaient ainsi de strates à l'échantillonnage aléatoire. Les collets ont été installés aux 14 positions sélectionnées. Le schéma du site d'étude est présenté à la Figure 1.

L'échantillonnage aléatoire stratifié a été appliqué afin de s'assurer que la végétation présente dans le dispositif soit représentative de l'ensemble de la tourbière et qu'elle inclut un gradient dans la proportion du couvert d'espèces vasculaires et bryophytes. Considérant les particularités des propriétés spectrales des sphaignes, l'application des indices spectraux en présence d'un couvert graduel de sphaignes pourra ainsi être testée. La présente étude utilise une approche d'analyse par régression. L'organisation du dispositif visait à obtenir le plus grand nombre de niveaux de végétation possible à travers ce gradient. Les strates, ou communautés, ne sont pas incluses dans l'analyse. Chacun des 14 collets sont considérés comme un niveau de végétation différent.

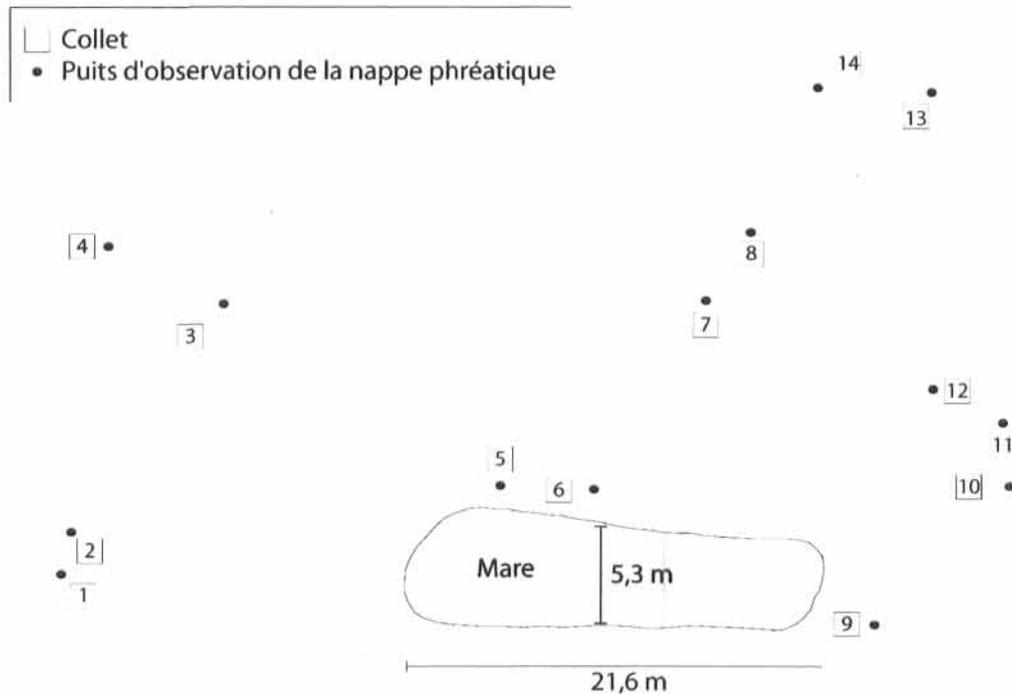


Figure 1 : Schéma à l'échelle du dispositif expérimental au site de Pointe-Lebel.

2.1.2.2 Description des unités expérimentales (collets)

Les unités expérimentales étaient positionnées dans des communautés végétales variées. Un gradient dans la proportion entre les plantes vasculaires et les mousses était visible dans le couvert de végétation. Le couvert d'épinette, d'éricacées et d'herbacées, allait de 2 à 88 % pour les différents collets et celui des mousses et des hépatiques variait de 32 à 100 % (Figure 2; cf. Tableau 1, chapitre 3). Les éricacées composaient la plus large part des espèces vasculaires. Au niveau muscinal, *S. rubellum* et *S. fuscum* était dominants.

Afin de s'assurer de la présence d'un gradient dans le couvert de végétation vasculaire, l'indice de surface foliaire a été évalué à la mi-septembre. Ce dernier a été mesuré à l'aide d'un *SunScan Canopy Analysis System* (SS1-UM-1.05; *Delta-T Devices Ltd*). La sonde de l'appareil, d'une longueur de 1 mètre, était glissée sous la canopée en diagonale du collet. Ces derniers ayant une diagonale de 82 cm, une certaine proportion de la lecture était effectuée hors collet. Dans la majorité des cas, la végétation environnante au collet représentait la continuité de la végétation dans le collet. Lorsque la végétation

immédiatement proximale au collet différenciat de celle à l'intérieur, la lecture était alors effectuée complètement à l'extérieur du cadre de métal, dans une étendue continue de végétation similaire à celle propre au collet. Pour six collets, la mesure d'indice de surface foliaire a été effectuée hors du cadre de métal. En définitive, les indices de surface foliaire des collets de la tourbière de Pointe-Lebel variaient de 0,0 à 1,2 (Figure 3; cf. Tableau 1, chapitre 3). Les valeurs les plus hautes étaient atteintes pour les collets dominés par *Picea mariana* (8 et 11). Ces valeurs sont conformes à celles obtenues par Whiting (1994) dans une tourbière ombrotrophe et Kuusk *et al.* (2004) dans un bog de transition dominé par *Ledum palustre* L.

De fait, les unités expérimentales étaient également positionnées à divers niveaux du gradient microtopographique. Les collets localisés dans les platières à sphaignes étaient inondés lors de l'installation du site en avril. Plusieurs collets étaient positionnés dans des buttes, soit de larges buttes en plateau ou de petites buttes bien définies et principalement circonscrites dans le collet (cf. Tableau 1, chapitre 3). La profondeur de la nappe phréatique était conforme au gradient de végétation et de microtopographie. Sa valeur moyenne pour toutes les périodes d'échantillonnage varie de près de 15 cm dans les platières à sphaignes à près de 40 cm dans une butte d'épinette (cf. Tableau 1, chapitre 3).

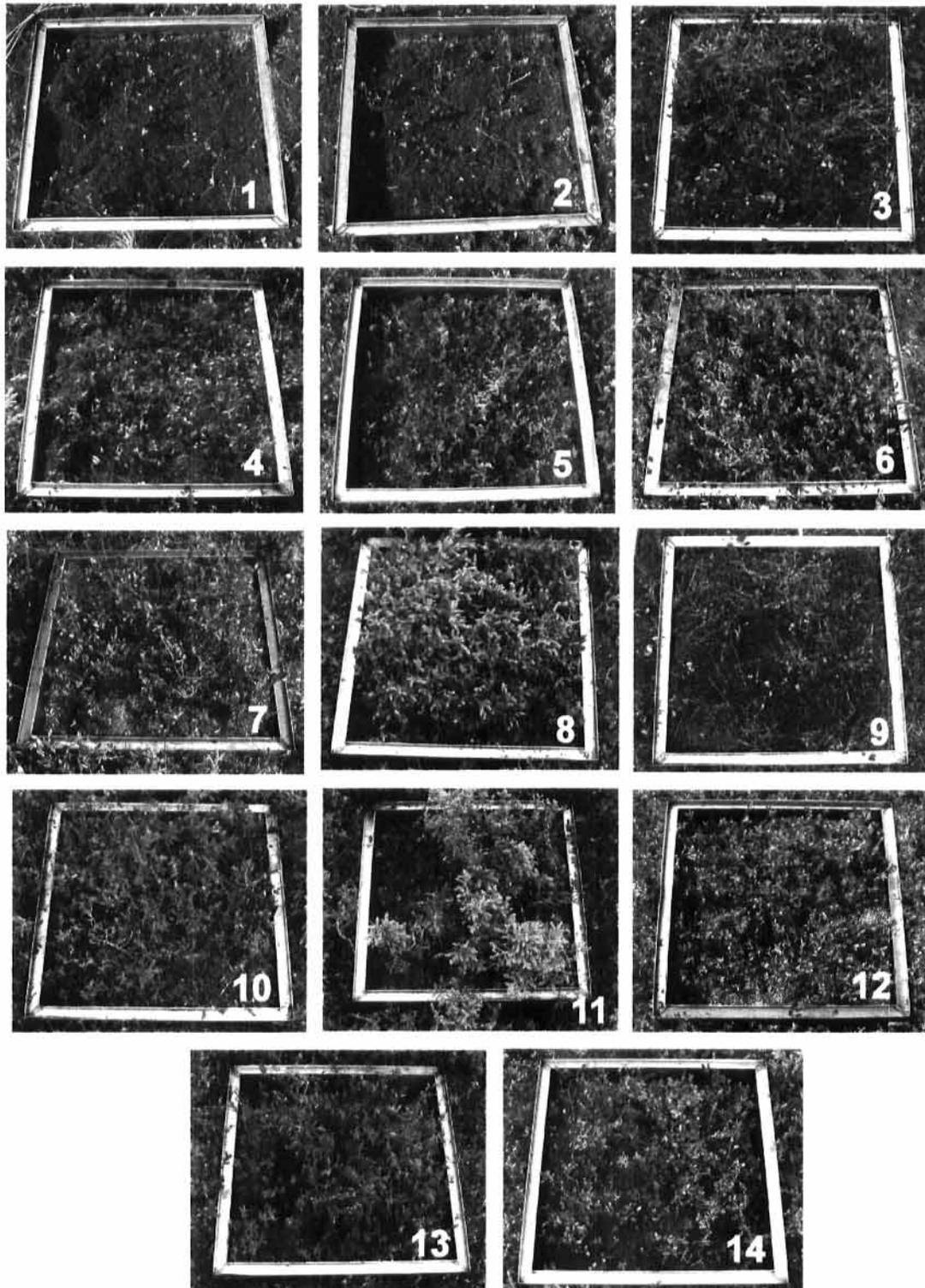


Figure 2 : Photographies des 14 unités expérimentales (collets) à la mi-août 2005.

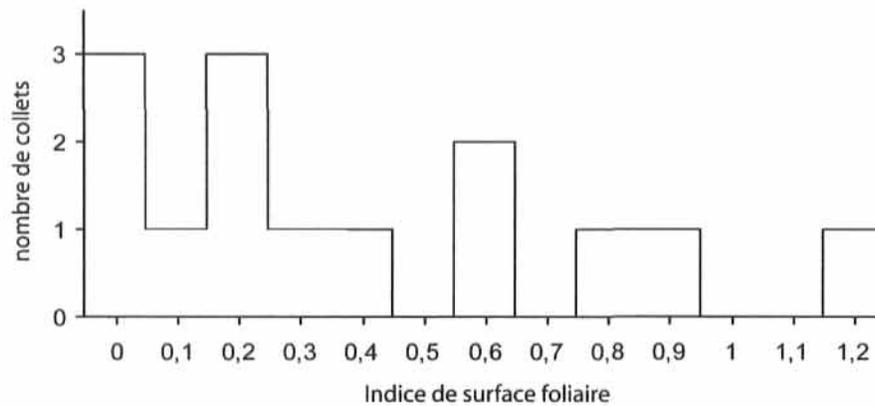


Figure 3 : Fréquence de l'indice de surface foliaire pour les 14 unités expérimentales (collets).

2.1.3 Paramètres mesurés

Pour les trois périodes d'échantillonnage réparties sur la saison de croissance (6 au 11 juillet, 9 au 15 août, 11 au 16 septembre), la profondeur de la nappe phréatique, la teneur en eau, les flux de CO₂, et la réflectance spectrale ont été mesurés sur les 14 collets du site lors des journées de plein soleil. Au total, les différentes variables ont été mesurées pour chaque collet lors de 10 ou 11 jours répartis sur 14 jours ensoleillés permettant l'échantillonnage (cinq jours en juillet, quatre en août et cinq en septembre); pour un total de 146 observations. L'expression *période d'échantillonnage* sera utilisée en référence au moment dans la saison (juillet, août et septembre) et celle de *séance de mesure* fera référence à l'échantillonnage effectué pour chaque journée au cours de ces périodes.

2.1.3.1 Conditions hydriques et température du sol

a) Nappe phréatique

Un puits d'observation, constitué d'un tuyau de PVC de 3,4 ou 4,7 cm de diamètre perforé sur toute sa longueur et recouvert de nylon, a été placé en proximité de chacun des 14 collets (Figure 1). La distance maximale entre un collet et le puits qui lui est attribué est de 1,37 mètre (soit pour le collet 3). Le respect de la communauté végétale et de la microtopographie propres au collet a été observé dans le positionnement du puits.

Les mesures de profondeur de la nappe phréatique ont été prises à l'aide d'un ruban à mesurer accolé à un tube mou en caoutchouc de faible diamètre et une tige rigide. En soufflant dans le tube tout en le descendant dans le puits d'observation, il est possible de positionner la profondeur de l'eau.

La mesure de la profondeur de la nappe phréatique était effectuée lors de chaque séance de mesure sans regard aucun sur les précipitations des derniers jours. C'est pourquoi, la vitesse de réponse des puits d'observation aux fluctuations de la nappe phréatique a été testée. Un test de contact hydraulique a donc été effectué en date du 17 septembre 2005. La profondeur de la nappe phréatique était mesurée, préalablement au retrait et suite au retrait d'une quantité d'eau déterminée, afin de mesurer le temps nécessaire au retour de la profondeur de la nappe phréatique à son niveau initial. À l'exception des collets 8 et 12 pour lesquels la présence de tourbe dans le puits d'observation n'a permis de retirer qu'une quantité plus réduite d'eau, 400 mL ont été retirés des puits de chaque collet. Le test de contact hydraulique a été concluant, 10 collets ont vu le niveau de leur nappe revenir à la valeur initiale (± 1 cm) en une heure, deux autres collets ayant, à ce même moment, une différence de 1,5 et 2,5 cm avec le niveau initial. Les deux collets (8 et 12) pour lesquels la présence de tourbe dans le puits était importante avaient atteint une stabilité 210 minutes plus tard (± 1 cm). Le diamètre du tuyau n'a pas eu d'impact sur la rapidité de réponse du puits.

b) Teneur en eau volumique

La teneur en eau volumique du sol a été mesurée *in situ* à l'aide d'une sonde de type *WET Sensor* (version 1.2) de la compagnie *Delta-T Devices Ltd* jumelée à l'appareil de lecture *Moisture meter type HH2* (version 3.0) de la même compagnie. La sonde a été insérée dans la tourbe ou la sphaigne à l'intérieur du collet en évitant les marges immédiates de celui-ci. Quatre mesures ont été prises en quatre positions différentes re-déterminées aléatoirement à chaque séance de mesure. La moyenne de ces quatre points a été utilisée dans les analyses. À quelques rares reprises, deux autres points d'échantillonnage ont été ajoutés pour pallier à une très grande variabilité dans les mesures. La sonde était laissée dans le sol 10 secondes avant la lecture afin de laisser l'appareil s'équilibrer avec le milieu. Yoshikawa *et al.* (2004), ont démontré l'influence de l'angle d'insertion de la sonde (verticalement ou

horizontalement) dans le tapis de sphaigne sur la mesure de teneur en eau volumique. De plus, l'insertion de la sonde verticalement peut mener à la compaction des sphaignes, donc à un changement de masse volumique apparente, et ainsi à la modification de la lecture de la teneur en eau volumique. À la lumière de ces informations, la sonde a été insérée dans les sphaignes ou la tourbe selon un angle diagonal à la surface (environ 45°). Ainsi, la mesure représentait une moyenne entre celle obtenue verticalement et horizontalement et la sonde était glissée sous les capitula évitant, par le même temps, de les compacter. La lecture était relative aux six premiers centimètres du substrat environ, étant donné la longueur des branches de lecture de la sonde de 6,8 cm et l'angle d'insertion diagonal.

La nature du substrat, sphaigne ou tourbe, a été notée lors de chaque mesure. En très grande majorité, les mesures de teneur en eau volumique ont été effectuées dans la sphaigne. L'équation de calibration développée pour les sols organiques fournie avec l'appareil de lecture a été utilisée pour les mesures prises dans un substrat de tourbe. Par contre, nous avons opté pour le développement d'une équation de calibration spécifique dans le cas des sphaignes. À cette fin, dix échantillons de sphaignes ont été récoltés à la mi-juillet au site de Pointe-Lebel et transportés frais au laboratoire de l'Université Laval. Afin de conserver la masse volumique apparente des sphaignes sur le terrain, des moules circulaires d'un volume de 842,8 cm³ ont été directement insérés dans le tapis de sphaignes pour retirer un échantillon conservé dans ce moule pour toute la durée des manipulations. Quatre moules contenaient uniquement *Sphagnum rubellum*, trois autres uniquement *Sphagnum fuscum* et trois moules étaient composés d'un mélange équitable de *Sphagnum rubellum* et *Sphagnum fuscum*. Ce choix d'espèces a été déterminé pour être représentatif des sphaignes présentes dans les collets. Les échantillons ont été placés à l'étuve à 35 °C (20 °C la première nuit) pendant 120 heures afin d'obtenir un séchage constant. À 11 : 30 AM et 4 : 30 PM quotidiennement, la constante diélectrique était mesurée à l'aide de la sonde. La constante diélectrique constitue sommairement la lecture brute de l'appareil, avant transposition en teneur en eau selon une équation de calibration. Conjointement, la masse des échantillons était mesurée. Suite à cette période, les masses sèches ont été obtenues en plaçant les échantillons à l'étuve à 60 °C pour 72 heures. La teneur en eau pondérale a été calculée puis, transposée en teneur en eau volumique selon les équations suivantes :

Teneur en eau pondérale : $\Theta_g = (\text{masse fraîche} - \text{masse sèche}) / \text{masse sèche}$

Teneur en eau volumique : $\Theta_v = \frac{\Theta_g * \text{masse volumique apparente sèche}}{\rho_{\text{eau}}}$

ou

$$\Theta_v = \frac{[(\text{masse fraîche} - \text{masse sèche}) / \text{Volume total}]}{\rho_{\text{eau}}}$$

où ρ_{eau} est égale à 1 g cm^{-3}

(Bilskie, 2001)

L'équation de calibration spécifique pour les sphaignes de Pointe-Label a été développée en mettant en relation la racine carrée de la constante diélectrique (ϵ_b) et la teneur en eau volumique tirée de la méthode pondérale (Figure 4). L'ordonnée à l'origine et la pente de cette relation constituent les deux paramètres de l'équation de calibration (b_0 et b_1). Selon le guide d'utilisation de la sonde, la valeur de b_0 devrait normalement se situer entre 1,0 et 2,3 et celle de b_1 entre 6,0 et 12,0. Pour l'équation spécifique aux sphaignes, b_0 avait une valeur de 1,16 et b_1 de 6,51. Les paramètres pour les sphaignes se situaient donc dans les limites recommandées d'utilisation de l'appareil. La teneur en eau volumique tirée de la méthode pondérale est considérée comme la mesure vraie de la teneur en eau de l'échantillon. En comparant cette valeur à celle obtenue par la sonde, il est possible d'évaluer l'amélioration de la précision apportée par l'équation spécifique par rapport à celle fournie avec l'appareil. La différence absolue entre la lecture de l'appareil et celle transposée de la méthode pondérale est exprimée en pourcentage. Cette erreur relative était en moyenne de 3,17 % pour l'équation spécifique alors qu'elle était de 12,72 % pour l'équation fournie avec l'appareil. L'utilisation de l'équation spécifique pour les sphaignes de Pointe-Label est donc hautement légitime.

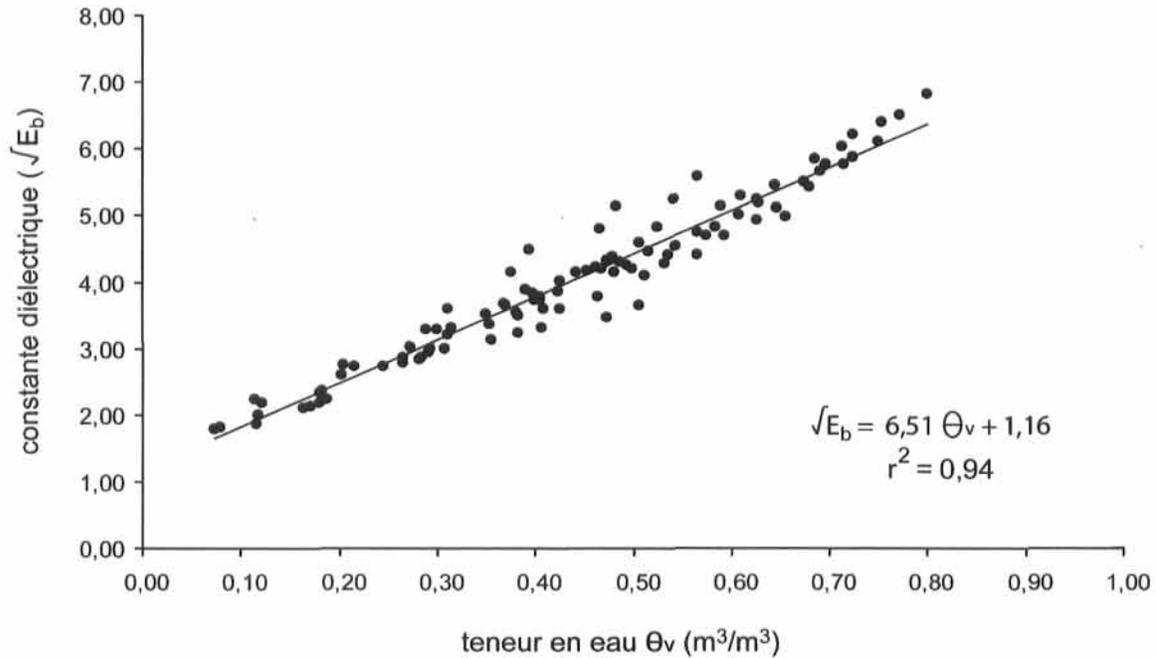


Figure 4 : Développement de l'équation de calibration pour les sphaignes de Pointe-Label.

c) Température du sol

En effectuant la lecture de la teneur en eau à l'aide de la sonde (*WET sensor*, version 1.2, *Delta-T Devices Ltd*), l'appareil fournit également la mesure de la température du sol. La valeur de température obtenue correspondait donc à la celle des premiers six cm du substrat.

2.1.3.2 Flux de CO_2

a) Échantillonnage

Les mesures ont été effectuées à l'aide d'une chambre similaire à celle rapportée par Tuittila and Komulainen (1995) et Alm *et al.*, (1997; 1999), utilisée en système fermé. La chambre ($0,110 \text{ m}^3$ de volume) était constituée de plastique transparent transmettant environ 86 % de la radiation photosynthétiquement active (RPA) incidente (testé en date du 13/08/2005; 5 : 00 PM). Le mélange de l'air à l'intérieur de la chambre était assuré par la présence d'un ventilateur. La chambre était également munie d'un système de

refroidissement basé sur la circulation d'eau glacée et la ventilation. Celui-ci a pour objectif de maintenir les températures à l'intérieur de la chambre le plus près possible de celles à l'extérieur. Lors des mesures, la chambre a été scellée à l'aide d'eau versée dans le rebord du collet. Les concentrations de CO₂ (ppm) ont été mesurées à l'intérieur de la chambre à l'aide d'un analyseur infrarouge de gaz (modèle EGM-2, *PP Systems*).

Les mesures d'échange écosystémique net (NEE¹) ont été acquises en laissant la chambre exposée à la lumière ambiante (Figure 5), pour une durée de 135 secondes à 150 secondes. La concentration en CO₂ a été notée toutes les 15 secondes. Au même moment, les températures à l'intérieur et à l'extérieur de la chambre ont été notées. Dans le cas de l'échange écosystémique net (NEE), la radiation photosynthétiquement active a également été notée. La mesure de la radiation photosynthétiquement active a été assurée par un photomètre (modèle PAR-1, *PP Systems*) installé sur le dessus de la chambre. Les mesures de respiration totale (R_{TOT}) ont été effectuées successivement à l'aide du même procédé mais en couvrant la chambre d'une toile opaque de plastique vert (Figure 5). Entre ces deux mesures, la chambre était retirée et secouée afin d'équilibrer les concentrations de gaz (Alm *et al.*, 1999; Vourlitis *et al.*, 1993).

Toutes les mesures ont été acquises de jour, sous des conditions de plein soleil et de luminosité stable. La présence de nuage a été évitée afin d'assurer le bon fonctionnement de l'appareil de mesure de réflectance (section suivante). La radiation photosynthétiquement active (RPA), lors des mesures, était en moyenne de 1435 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (± 241 ; écart-type).

¹ Afin de conserver une uniformité avec le chapitre 3 rédigé en anglais, les abréviations désignant les flux gazeux sont les mêmes que celles utilisées en langue anglaise.

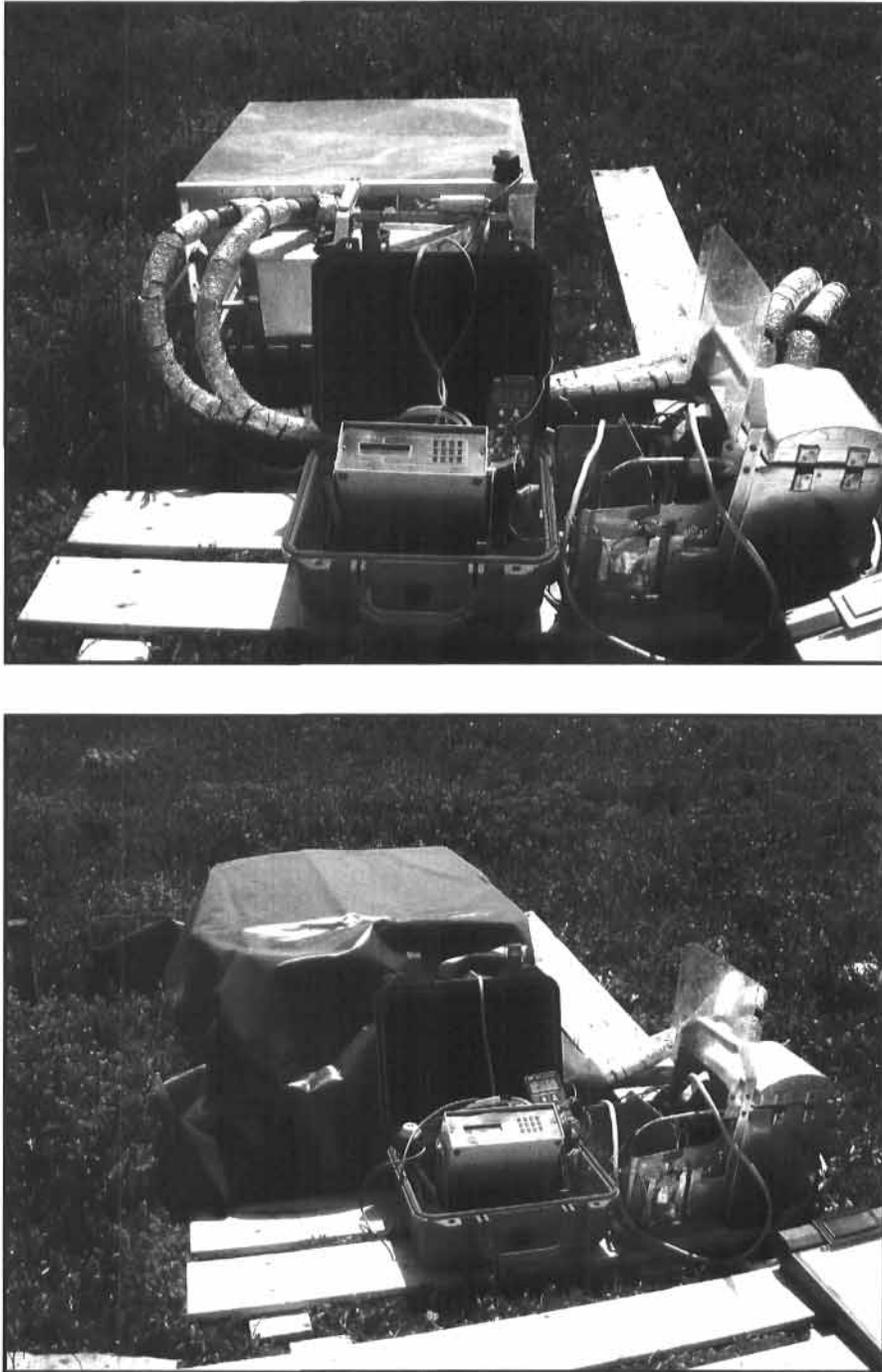


Figure 5 : Échantillonnage de l'échange écosystémique net (NEE) à l'aide de la chambre claire (haut) et de respiration totale (R_{TOT}) en couvrant la chambre d'une toile opaque (bas).

b) Traitement

Les flux de CO₂ ont été calculés à partir de la pente de la régression appliquée aux concentrations de CO₂ dans la chambre en fonction du temps, de la surface couverte, du volume de la chambre, et du volume d'une mole de CO₂ à la température de l'air à l'intérieur de la chambre. La surface de la végétation variant à l'intérieur du collet dû à la microtopographie, le volume pour lequel la mesure de flux gazeux a été effectuée ne correspond pas directement au volume de la chambre. Pour chaque collet, le volume exact de l'espace libre à l'intérieur de la chambre a été déterminé lors de chaque période d'échantillonnage (juillet, août, septembre). À cette fin, la hauteur du sol a été mesurée en 36 points le long d'une grille systématique. Effectuer cette mesure à chaque période a permis de tenir compte de l'effet de la croissance des sphaignes sur le volume.

Les flux seront présentés en milligrammes de CO₂ par mètres cube par heure (mg CO₂ m⁻² h⁻¹). La photosynthèse brute (P_G) a été calculée *a posteriori* sur la base que l'échange écosystémique net (NEE) représente la différence entre la photosynthèse brute et la respiration totale (R_{TOT}) dans l'instantané. La convention acceptée dans le présent mémoire est de présenter la séquestration de CO₂ par l'écosystème avec le signe positif (+) et la perte de CO₂ vers l'atmosphère avec le signe négatif (-).

Certains flux de CO₂ ont été calculés sur un temps d'échantillonnage réduit. Seules des concentrations de CO₂ en début ou en fin de mesure ont été éliminées. D'abord, la notation des concentrations débutait dès l'installation de la chambre terminée. Ceci a pour effet que la notation pouvait commencer avant la stabilisation dans la chambre, qui peut prendre 30 secondes (Vourlitis *et al.*, 1993). Dans ces cas, les premières valeurs de concentration ont été éliminées. Ensuite, à quelques occasions, lorsque la température à l'intérieur de la chambre avait connu une augmentation de plus de 3 degrés, les valeurs de concentration en CO₂ mesurées au-delà de cette limite ont été éliminées. Le retrait de valeur en fin de mesure a été utilisé par Bubier *et al.* (2003a). En définitive, le temps d'échantillonnage le plus court a été de 1 : 00 minute, 5 points composant la régression (nombre de points minimal correspondant à Bellisario *et al.*, (1998); temps minimal correspondant à Faubert (2004) et Tuittila *et al.* (1999)). Les coefficients des régressions appliquées aux concentrations de

CO₂ sont très élevés pour l'ensemble des flux : les r^2 s'étendent de 0,85 à 1 avec une moyenne de 0,99.

Quatre mesures de flux ont dû être complètement éliminées du fichier de données. Une de ces mesures a été éliminée car la radiation photosynthétiquement active (RPA) était plus basse que celle connue lors des autres échantillonnages ($< 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Deux autres mesures ont été éliminées car la variation dans la concentration de CO₂ dans la chambre était fortement instable. La température extrême connue lors de l'échantillonnage du 9 juillet est possiblement la cause de l'instabilité de l'un de ces deux flux. D'ailleurs, le quatrième flux éliminé avait également été mesuré cette même date. Il s'agissait de la seule situation où l'échange écosystémique net représentait une émission vers l'atmosphère. Cette situation n'a pas été observée pour ce collet, ni la veille ni le lendemain, sous des conditions pourtant relativement comparables. La température de l'air le 9 juillet représente le maximum atteint pour les périodes d'échantillonnage, soit 30,4 °C (Environnement Canada, 06/03/2006).

2.1.3.3 Réflectance spectrale

a) Échantillonnage

Les mesures de réflectance spectrale ont été effectuées à l'aide d'un spectroradiomètre de type *ASD FieldSpec Pro* (Analytical Spectral Devices Inc.). L'appareil couvre le domaine spectral allant de 350 à 2500 nm avec un intervalle d'échantillonnage de 1,4 nm entre 350 à 1050 nm et de 2 nm entre 1050 et 2500 nm. La résolution spectrale est de 3 nm autour de 700 nm et de 10 à 12 nm entre 900 et 2500 nm. Sur le terrain, l'instrument de lecture était maintenu en position nadir directement au centre du collet, à une hauteur de 1 mètre au dessus du sol (Figure 6; Bartlett *et al.*, 1990; Peñuelas *et al.*, 1993a; McMichael *et al.*, 1999); la chambre à CO₂ ayant été préalablement retirée du collet. L'angle de champ étant de 25°, la cible au sol couvrait une superficie en forme de cercle d'environ 43 cm de diamètre. L'utilisation d'une seule cible positionnée au centre du collet produit des résultats hautement corrélés à ceux fournis par l'utilisation de quatre cibles plus petites, acquises plus près de la surface et permettant de couvrir une plus grande superficie du collet

(données préliminaires; 2004). L'échantillonnage à l'aide d'une seule cible a donc été favorisé en raison de la simplicité technique qu'il représente.

L'appareil a été placé en mode réflectance sur le terrain. Les paramètres du spectroradiomètre pour la production des spectres ont été fixés à : 10 prélèvements d'échantillons pour la cible, 10 pour la référence blanche et 25 pour le courant d'obscurité. Trois séries de trois spectres ont été récoltées pour chaque cible, pour un total de 9 spectres. Une surface de référence (spectralon) a été placée sous l'appareil entre chacune des trois séries, dans les secondes précédant l'acquisition des mesures de réflectance du collet.

Afin de maintenir des valeurs de luminosités similaires, les mesures de réflectance spectrale ont été acquises dans un délai de 15 minutes avant ou après les mesures de flux de CO₂ pour un même collet. L'échantillonnage a été effectué entre 9 : 00 AM et 4 : 30 PM. Toutes les mesures ont été acquises sous des conditions de plein soleil. La réflectance spectrale et les flux de CO₂ de chaque collet ont été mesurés à différents moments de la journée d'une séance de mesure (jour) et d'une période d'échantillonnage (mois) à l'autre. La réflectance spectrale acquise au sol est sensible à la géométrie angulaire entre le soleil, la cible et le capteur (Duggin et Philipson, 1982). La prise de mesures à différents moments de la journée permet de répartir l'échantillonnage à différents angles solaires zénithaux, donc à différentes géométries entre ces trois éléments.

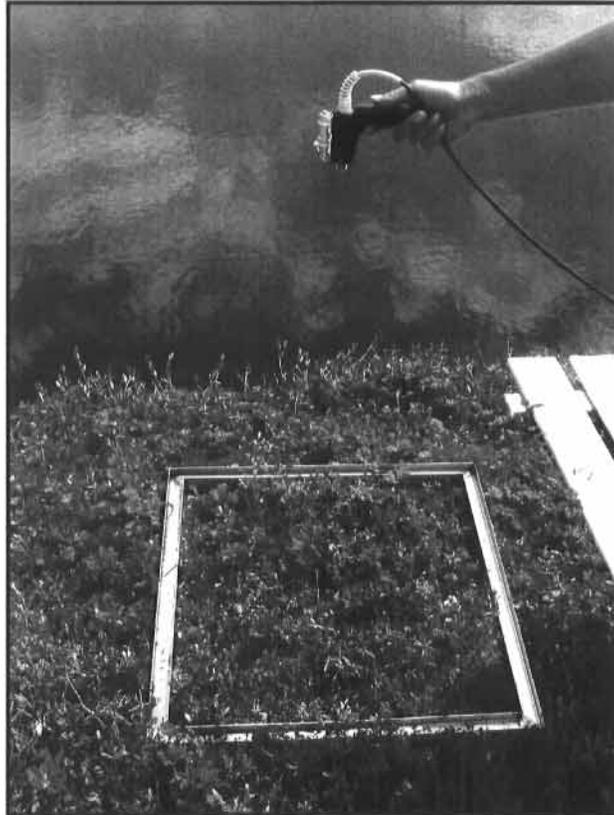


Figure 6 : Échantillonnage de la réflectance spectrale en maintenant le spectroradiomètre en position nadir à une hauteur de 1 mètre et centré sur le collet.

b) Traitement

Les neuf spectres servant à produire le spectre unique moyen pour chaque cible ont été évalués visuellement en les affichant de façon superposée. Cette exploration visuelle des données visait à déceler des erreurs potentielles dans le classement des fichiers et la détection de bruit. La moyenne des neuf spectres acquis pour chaque cible a été produite directement dans le logiciel *ViewSpec Pro* (version 4.02 *Analytical Spectral Devices Inc*) avant l'exportation en format texte. En définitive, l'utilisation d'un nombre réduit de spectres pour le calcul du spectre moyen ne s'est produite qu'en quelques rares occasions. Aucune correction supplémentaire n'a été apportée aux spectres.

c) Indices spectraux

Différents indices spectraux servant à l'expérimentation sur les flux de CO₂ ont été extraits des courbes de luminance spectrale selon les formulations suivantes. Dans la formulation, le *R* fait référence à la valeur de réflectance et les chiffres en indices correspondent aux longueurs d'onde en nanomètres.

NDVI	$(R_{800} - R_{660}) / (R_{800} + R_{660})$	modifié de Rouse <i>et al.</i> (1974)
PRI	$(R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$	Gamon <i>et al.</i> (1992)
CI	$(R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705})$	Gitelson et Merzlyak (1994)
CIm	$(R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705} - 2R_{445})$	Sims et Gamon (2002)

Les fondements théoriques des indices, ainsi que la justification de leur utilisation dans le cadre de la présente étude, seront présentés dans le chapitre 3. Nous présentons ici uniquement le descriptif des formules employées. Les résultats présentés dans le chapitre 3 concernent les indices ou combinaisons entre les indices suivantes: 1) NDVI; 2) NDVI / indice de teneur en eau; 3) NDVI * sPRI; 4) CI et 5) CIm.

L'indice de la différence normalisée (NDVI)

Utilisé en lien avec la verdure de la canopée, le NDVI est basé sur la zone de maximum d'absorption dans le rouge et sur une référence dans le proche infrarouge. Ici, NDVI a été utilisé seul et en ratio avec un indice fortement corrélé à la teneur en eau des sphaignes (NDVI / indice de teneur en eau). La formule de NDVI à bandes étroites (660 nm, 800 nm) a été préconisée ici suite aux résultats obtenus dans d'autres études portant sur une végétation similaire à celle des tourbières boréales (Boelman *et al.*, 2003; Rahman *et al.*, 2001).

Indice « Photochemical Reflectance Index » PRI

Liée aux pigments xanthophylles, la longueur d'onde 531 nm (Gamon *et al.*, 1990) a été intégrée dans une formule normalisée utilisant 550 nm, et plus tard 570 nm, en référence pour former l'indice PRI (Gamon *et al.*, 1992; Peñuelas *et al.*, 1995). Dans la présente étude, on multiplie sPRI par NDVI, le premier étant considéré comme substitut au

rendement photosynthétique et le second à la portion de radiation photosynthétiquement active absorbée par la végétation. sPRI est calculé à partir de PRI selon la formule suivante : $(PRI+1)/2$ dans le but d'obtenir une estimation du rendement photosynthétique allant de 0 à 1 (Rahman *et al.*, 2001).

L'indice « Chlorophyll Index » CI

L'indice de chlorophylle (CI) est basé sur les valeurs de réflectance en marge de la zone d'absorption de la chlorophylle et sur une référence à 750 nm (Gitelson and Merzlyak, 1994; Stylinski, 2002). Sa version modifiée (CI_m) qui intègre en plus la valeur de réflectance à 445 nm, permet de compenser pour les types de feuilles ayant une très forte réflectance (Sims et Gamon, 2002).

2.1.4 Analyses statistiques

Le degré d'association entre les conditions hydriques (teneur en eau, profondeur de la nappe phréatique) et l'indice spectral a été testé à l'aide de corrélations de Pearson pour chaque collet individuellement. Le postulat de normalité multivariée des données brutes nécessaire à l'application de test de signification du coefficient de corrélation Pearson a été rencontré.

Le potentiel d'application de divers indices spectraux pour estimer les flux de CO₂ a été testé à l'aide de régressions linéaires simples. Chaque indice spectral a été testé pour expliquer la variation à la fois de l'échange écosystémique net (NEE) et de la photosynthèse brute (P_G). L'ensemble des mesures a été effectué à plusieurs dates sur les mêmes unités expérimentales (14 collets). Il s'agit donc, en théorie, de mesures répétées. Afin de confirmer la présence de mesures répétées, le test du rapport de vraisemblance maximale a été appliqué. Ce test fonctionne sur la comparaison de la statistique du « -2 Log Likelihood » produit à l'aide du modèle sans l'option de mesures répétées avec celle produite avec le modèle incluant l'option de mesures répétées. Cette différence entre les deux valeurs répond à une loi de khi-carré. Il est possible de tester sa signification avec un test de probabilité. Les résultats du test du rapport de vraisemblance maximale pour les différentes régressions ont confirmé la présence de mesures répétées pour la majorité

d'entre elles (χ^2 allant de 2,4 à 62,3; p allant de $<0,0001$ à 0,1213; d.l. = 1). Par conséquent, l'analyse utilisée a été une ANOVA à mesures répétées avec une dépendance temporelle de type autorégressif. L'analyse a été effectuée à l'aide du logiciel SAS (version 8, *SAS Institute*) avec la procédure PROC MIXED. Le respect des postulats d'homogénéité et de normalité des résidus a été rencontré pour toutes les régressions.

L'analyse par régression a porté sur les observations individuelles ($n = 146$). Pour chaque relation, l'interaction avec la période d'échantillonnage (juillet, août, septembre) a été testée afin de déterminer s'il serait préférable de traiter les observations séparément pour chaque période. L'interaction avec la période a été testée à l'aide du même énoncé de modèle et sous la même procédure que l'analyse principale avec mesures répétées. Dans tous les cas, l'interaction avec la saison d'échantillonnage était non significative. La période d'échantillonnage n'a donc pas été considérée dans l'analyse.

L'ajustement des régressions a été évalué à l'aide du coefficient de régression (r^2). La procédure PROC MIXED de SAS utilisée en maximum de vraisemblance ne permettant pas le calcul de ce coefficient, les r^2 présentés ont été estimés à l'aide des formulations développées pour les modèles linéaires à effets mixtes proposés par Xu (2003). La moyenne du coefficient obtenue à l'aide de deux formulations (celles correspondant au calcul de « r^2 » et « R^2 » selon les appellations de l'auteur) est utilisée. La première formulation se base sur une utilisation directe de la variance estimée alors que la seconde se base sur la somme des carrés résiduelle de façon analogue à une régression linéaire simple.

2.2 Expérience en laboratoire

Plusieurs indices spectraux sont disponibles dans la littérature pour la détermination de la teneur en eau de la végétation. Afin de faire une première sélection de l'indice le plus approprié en tourbière, l'application des indices dans le cas de sphaignes a été testée. Cette expérimentation répond à l'objectif 1 du présent mémoire. Pour ce faire, une expérience sur des échantillons de pure sphaigne a été menée en laboratoire. L'indice retenu par cette

expérimentation est utilisé pour les données de terrain. Les méthodes propres à cette expérience en laboratoire sont présentées ici.

2.2.1 Matériel végétal

L'expérience a été menée sur 16 échantillons, quatre répétitions pour chacune des quatre espèces de sphaignes suivantes : *Sphagnum rubellum*, *S. fuscum*, *S. magellanicum* et *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. Les échantillons ont été récoltés au site de Pointe-Label afin de maintenir une correspondance avec les mesures prises lors de l'expérience de terrain. La récolte du matériel a été effectuée le 17 septembre 2005. Dans le cas de *S. rubellum* et *S. fuscum*, la densité naturelle de la communauté a été maintenue; pour la récolte, des moules circulaires ont été directement enfoncés dans le couvert de sphaignes. Pour *S. magellanicum* et *S. fallax*, l'arrangement des individus dans les moules a été fait à la main. Les sphaignes étaient disposées avec le capitula vers le haut de façon à conserver leur position de croissance naturelle (Volgemann et Moss 1993; Bubier *et al.*, 1997). Les échantillons ont été maintenus frais et transportés dans les moules placés dans des sacs de plastique.

Les moules étaient de forme circulaire avec un diamètre de 10 cm et une hauteur de 3,7 cm. La potentiel de rétention d'eau varie avec la profondeur chez les sphaignes, même à l'intérieur des premiers centimètres (Hayward and Clymo, 1982; Yoshikawa *et al.*, 2004). Des moules peu profonds ont été choisis afin de réduire le gradient d'humidité entre la surface et le bas des échantillons. Faits de métal flexible, ils ont été peints de noir opaque afin de ne pas nuire lors des mesures de réflectance (Volgemann et Moss 1993; Bubier *et al.*, 1997). L'arrangement des sphaignes dans les moules a été vérifié avant le début de l'expérience afin de s'assurer que la surface et le bas de l'échantillon soient planes et correspondent aux limites supérieures et inférieures du moule; les irrégularités du couvert de sphaignes influençant fortement les mesures de réflectance. De plus, le volume des échantillons devait être mesuré avec le plus de précision possible pour le calcul ultérieur de la teneur en eau volumique.

2.2.2 Paramètres mesurés

Avant de débiter l'expérience, les échantillons ont été immergés dans de l'eau déionisée pour une durée de 60-90 minutes afin d'atteindre leur capacité de rétention d'eau maximale. Par la suite, ils ont été laissés à sécher pour 180 heures dans un cabinet de croissance (Figure 7). Le cabinet de croissance a été maintenu à 19-20 °C et à une humidité relative entre 57 % et 60 %. L'éclairage aux néons a été maintenu en continu dans le cabinet. Toutes les 12 heures (8 : 30 AM; 8 : 30 PM), la réflectance spectrale et la masse humide des échantillons ont été mesurées. La répartition selon un plan entièrement aléatoire dans le cabinet a été effectuée à l'aide de la procédure PROC PLAN de SAS (version 8, *Sas Institute*). Elle a été re-déterminée à chaque 12 heures, lorsque les échantillons étaient replacés dans le cabinet de croissance suite aux mesures.



Figure 7 : Échantillons de sphaignes positionnés aléatoirement dans un cabinet de croissance pour contrôler leur séchage.

2.2.2.1 Teneur en eau

Les masses fraîches des échantillons ont été déterminées lors de chaque séance de mesure de réflectance. À la fin de l'expérience, les échantillons ont été placés à l'étuve à 60 °C jusqu'à l'obtention d'une masse constante afin de déterminer les masses sèches. La teneur en eau pondérale a été calculée à partir des masses humides et sèches (voir section 2.1.3.1b, p. 23). La teneur en eau dans cette expérience a été exprimée en volume afin de faire une correspondance avec la teneur en eau volumique mesurée avec la sonde sur le terrain. Pour obtenir la teneur en eau volumique (Θ_V) à partir de la détermination gravimétrique, se référer à la section 2.1.3.1b, p. 23.

2.2.2.2 Réflectance spectrale

a) Échantillonnage

Les mesures de réflectance ont été acquises à l'aide du même appareil que celui utilisé sur le terrain. Toutefois, les paramètres du spectroradiomètre pour la production des spectres ont été fixés à : 20 prélèvements d'échantillons pour la cible, 10 pour la référence blanche et 25 pour le courant d'obscurité. Les mesures ont été effectuées dans une chambre noire où la seule source de lumière était fournie par une lampe halogène de 600 W. L'angle d'incidence de la lampe avec la surface de l'échantillon était de 45° et la distance les séparant de 40 cm (Figures 8 et 9; Volgemann et Moss 1993; Bryant et Baird, 2003). Le spectroradiomètre a été positionné à une hauteur de 15 cm au-dessus de la surface de l'échantillon. Avec un angle de champ de 25°, la cible couvrait une surface circulaire de 6,65 cm de diamètre. Le spectralon, servant à acquérir la référence blanche, a été placé à la même hauteur que la surface des échantillons. Quatre spectres ont été acquis pour chaque échantillon lors de chaque séance de mesure (toutes les 12 heures). Une rotation de 90° a été appliquée entre chaque acquisition (Bubier *et al.*, 1997; Bryant et Baird, 2003; Harris *et al.*, 2005). La référence blanche a été reprise entre chaque échantillon.



Figure 8 : Disposition des appareils dans la chambre noire. Lors de l'échantillonnage, la seule lumière était celle fournie par une lampe halogène de 600 W.

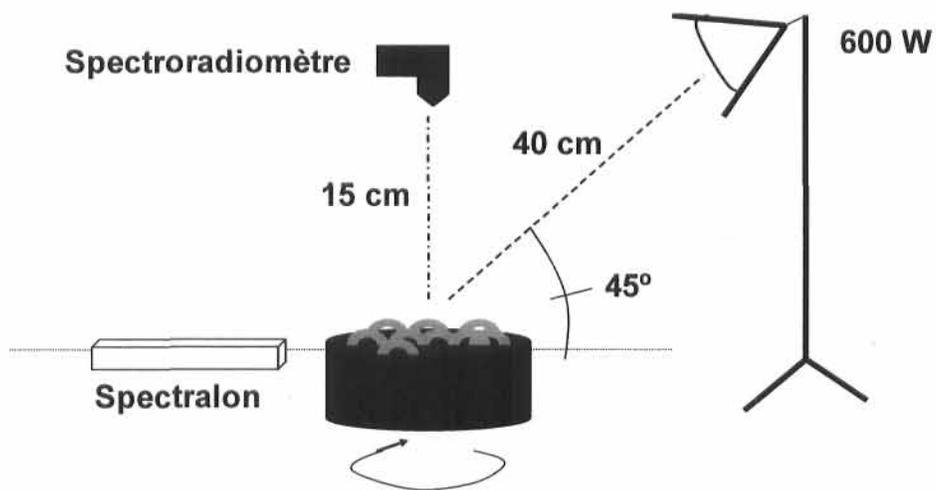


Figure 9 : Schématisation de la disposition des appareils dans la chambre noire.

b) Traitement

Les quatre spectres servant à produire le spectre unique moyen pour chaque cible ont été évalués visuellement en les affichant de façon superposée. Cette exploration visuelle des données visait à déceler des erreurs potentielles dans le classement des fichiers et la détection de bruit. La moyenne des quatre spectres acquis pour chaque cible a été produite directement dans le logiciel *ViewSpec Pro* (version 4.02 *Analytical Spectral Devices Inc*) avant l'exportation en format texte. En définitive, l'utilisation d'un nombre réduit de spectres pour le calcul du spectre moyen ne s'est produite qu'en 3 occasions sur 256. Aucune correction supplémentaire n'a été apportée aux spectres.

c) Indices spectraux

Différents indices spectraux ont été extraits des données spectrales selon les formulations suivantes. Dans la formulation, le R fait référence à la valeur de réflectance et les chiffres en indices correspondent aux longueurs d'onde en nanomètres. Le R_{min} fait référence à la valeur de réflectance minimale connue dans l'intervalle de longueur d'onde présenté.

RDI	$(R_{1116} - R_{\min(1120-1250)}) / R_{1116}$	Rollin et Milton (1998)
NDWI	$(R_{860} - R_{1240}) / (R_{860} + R_{1240})$	Gao (1996)
WI	(R_{900} / R_{970})	Peñuelas <i>et al.</i> (1993b)

Ces trois indices sont basés sur des zones d'absorption de l'eau dans la région du proche infrarouge et de l'infrarouge courte longueur d'onde.

L'indice « Relative Depth Index » RDI

L'indice RDI est basé sur la zone d'absorption localisée à 1200 nm. Il utilise la réflectance près du maximum du pic principal (1116 nm) et la réflectance minimale connue entre 1120 et 1250 nm (Rollin et Milton, 1998).

L'indice « Normalized Difference Water Index » NDWI

NDWI est basé sur la même zone d'absorption de l'eau que le RDI et utilise les longueurs d'ondes 860 et 1240 nm dans une formule normalisée similaire au NDVI (Gao, 1996).

L'indice « Water Index » WI

L'indice WI se rapporte à une autre zone d'absorption de l'eau (950 - 970 nm). Calculé selon la formule R_{900} / R_{970} , il est associé à la teneur en eau (Peñuelas *et al.*, 1997) et non au déficit en eau tel que prévu par sa formule originale dans laquelle le ratio est inversé (Peñuelas *et al.*, 1993b).

2.2.3 Analyses statistiques

Dans un premier temps, l'ajustement entre les différents indices spectraux et la teneur en eau volumique a été évalué à l'aide de corrélations de Pearson. Les corrélations ont porté sur chaque espèce individuellement et pour toutes les espèces confondues. Le test de signification des corrélations de Pearson est construit sous l'hypothèse que les données brutes sont normales multivariées. La normalité multivariée des données brutes a été vérifiée pour chaque corrélation à l'aide d'une macro fournie par le Bureau d'aide statistique de l'Université Laval (G. Daigle, M. Sc., P. Stat). La normalité multivariée n'était pas atteinte pour toutes les corrélations entre les différentes espèces et les différents indices spectraux. Afin de pouvoir utiliser la corrélation de Pearson en dépit du non respect du postulat de normalité multivariée, la signification des corrélations a été testée sous un test non paramétrique (corrélation de Spearman). Les résultats hautement similaires entre les corrélations de Pearson et de Spearman ont permis d'affirmer que le non respect du postulat n'avait pas d'impact. La corrélation de Pearson a donc été utilisée pour l'analyse.

Dans un second temps, l'indice spectral le plus efficace pour estimer la teneur en eau des sphaignes, c'est-à-dire l'indice présentant la plus forte corrélation avec la teneur en eau, a été identifié. À cette fin, des tests d'égalité de corrélations basés sur la statistique de William ont été utilisés (Neill et Dunn, 1975). Ces tests comparent entre eux les coefficients des différentes corrélations et permettent d'établir si un ou des coefficients sont significativement plus élevés que les autres.

Chapitre 3 :

Estimation of CO₂ fluxes and hydrological conditions in a boreal bog with spectral indices

3.1 Abstract

The relationship between spectral indices and CO₂ fluxes was tested in a boreal bog for fluxes measured with a portable climate-controlled chamber simultaneously with reflectance acquired with handheld spectroradiometer. Association between reflectance and hydrological conditions was also explored in the field and with a laboratory experiment based on *Sphagnum* samples. Laboratory experiment results showed a strong correlation between *Sphagnum* water content and spectral indices WI, NDWI and RDI ($r = 0.753$ to 0.993). In the field, WI was correlated to surface water content for *Sphagnum* lawns only and to water table depth for a larger range of communities. For CO₂ fluxes, results showed that NDVI is a poor predictor of net ecosystem exchange and gross photosynthesis ($r^2 = 0.12$ and 0.15), NDVI/WI and NDVI*sPRI offer moderate adjustment to flux variability ($r^2 = 0.26$ to 0.43) and finally the relationships between fluxes and CI were rather well adjusted (CI_m: $r^2 = 0.38$ and 0.57).

3.2 Introduction

The postglacial carbon accumulation in boreal and subarctic peatlands represents approximately 30% (*ca* 455 Pg; Gorham, 1991) of the actual world pool of soil carbon (Post *et al.*, 1982). Yet, the actual carbon balance of peatlands in north hemisphere is variable in space and time (Roulet, 2000). CO₂ fluxes are partly responsible of this variability as the largest carbon flows occurring in peatlands are fluxes associated to the CO₂ cycle (Alm, 1997). CO₂ fluxes in peatlands vary according to many factors such as photosynthetically active radiation (PAR), vegetation type and biomass, water table depth or air and soil temperature (Shurpali *et al.*, 1995; Frokling *et al.*, 1998; Bubier *et al.*, 2003a; Bubier *et al.*, 2003b). The importance of the carbon pool in peat deposits and the great variability of CO₂ fluxes call for better estimates of CO₂ exchange in peatlands.

For the last few decades, remote sensing has been proposed as a useful tool to acquire information on carbon cycling in boreal ecosystems by means of different techniques such as land cover mapping (e.g. Zarco-Tejada and Miller, 1999; Fuentes *et al.*, 2001) or gross CO₂ fluxes mapping by the use of direct relationships between fluxes and spectral indices (e.g. Rahman *et al.*, 2001). Another promising avenue for characterizing spatial variation of the carbon balance in remote peatlands is the assessment of near-surface hydrological conditions by remote sensing (e.g. Harris *et al.*, 2006). Hydrological conditions are recognized as controlling variables for carbon balance in peatlands. For instance, dryer hydrological conditions tend to reduce CO₂ uptake by both *Sphagnum* and vascular plants and raise CO₂ emissions (Murray *et al.*, 1989; Neumann *et al.*, 1994; Silvola *et al.*, 1996; Gerdol *et al.*, 1996). There is thus increasing interest for further developing remote sensing applications for assessing spatial distribution of both the components of the carbon balance such as CO₂ fluxes and the underlying factors such as hydrological conditions.

Numerous spectral indices have been developed based on their association with vegetation parameters. The normalized difference vegetation index (NDVI), developed by Rouse *et al.* (1974), and other indices related to the ratio of near infrared / red, are the most widely used indices in vegetation studies. NDVI has been associated with both structural (biomass) and physiological (chlorophyll content, water stress) properties of vegetation (Tucker, 1979; Peñuelas *et al.*, 1993a) as well as to photosynthetically active radiation absorbed (APAR) by green vegetation (Sellers, 1985; Bartlett *et al.*, 1990). Since APAR is linked to vegetation photosynthetic capacity, NDVI has further seemed promising for CO₂ flux inference (Sellers, 1985; Tucker *et al.*, 1986; Bartlett *et al.*, 1990). In natural ecosystems dominated by vegetation structurally similar to peatland vegetation, ground-based NDVI has been directly linked to CO₂ fluxes measured with chamber techniques. For instance, Bartlett *et al.*, (1990) showed that NDVI was near-linearly related to net ecosystem exchange (NEE) of CO₂ for a homogeneous canopy of *Spartina alterniflora*, a wetland grass. As well, for tundra, NDVI has been shown to be a good predictor of net ecosystem exchange, gross photosynthesis, and total respiration (Whiting *et al.*, 1992; McMichael *et al.*, 1999; Boelmann *et al.*, 2003). However, broadband NDVI was an inadequate predictor of NEE when measured along a minerotrophic-ombrotrophic gradient in a peatland area, as one plot with high *Sphagnum* cover had particularly high NDVI values compared to other

plots characterized by vascular plants and even by brown mosses (Whiting, 1994). However, distinct spectral properties of *Sphagnum* could be beneficial for hydrological condition assessments with remote sensing. Indeed, the spectral reflectance of *Sphagnum* is strongly influenced by their water content (Volgemann and Moss, 1993; Bubier *et al.*, 1997) and it has been shown that spectral indices developed to track leaf water content were strongly correlated to near-surface *Sphagnum* water content in both *Sphagnum* cores analysed in the laboratory (Bryant and Baird, 2003; Harris *et al.*, 2005) and in *Sphagnum* patches in the field (Harris *et al.*, 2006).

In the present study, we were interested in the remote sensing approach which attempts to directly link spectral indices to CO₂ fluxes with the aim of mapping spatial distribution of CO₂ fluxes. Our objective was to use ground-based sampling to present an initial assessment of the possibility to use spectral indices to estimate CO₂ fluxes in bogs. To achieve this, we tested different spectral indices and combinations of indices. One of the combinations included an index related to water content as we hypothesised that it would improve the relationship with CO₂ fluxes when *Sphagnum* are present. We therefore conducted a laboratory experiment on the correlation between *Sphagnum* water content and several spectral indices known to respond to water content. We hence broadened the scope of our study and explored the effectiveness of remote sensing for hydrological conditions assessment among boreal bog communities.

Our specific objectives were:

- 1) To conduct a laboratory experiment for selecting the water related index most correlated with *Sphagnum* water content for the particular species found at the study site.
- 2) To use the index selected in the laboratory to investigate the potential of ground-based reflectance for assessing *in situ* hydrological conditions (surface water content and water table depth) for various peatland vegetation communities.
- 3) To test the relationship between CO₂ fluxes (net ecosystem exchange, gross photosynthesis) and ground-based reflectance (via spectral indices: 1. NDVI, 2. NDVI/index related to water content, 3. NDVI*sPRI, 4. CI, 5. CIm) measured concurrently

during summer, among diverse vegetation communities of a boreal bog. The index related to water content used to normalize NDVI will be the one selected in the laboratory experiment.

This third objective was based on the following rationale. At first, we tested the relationship between a narrowband NDVI and CO₂ fluxes. Few studies investigated NDVI for predicting CO₂ fluxes for communities characterized by *Sphagnum*. As the relationship between NDVI and CO₂ fluxes is well known, we aimed to test it for *Sphagnum* dominated peatlands. Second, we normalized NDVI by an index related to water content. *Sphagnum* have a strong water holding capacity (Vitt, 2000) which could be used to correct their high NDVI values such as revealed by Whiting (1994). We also explored the combination of NDVI with the photochemical reflectance index (PRI). PRI is based on the correlation between the epoxidation state of the xanthophyll pigment cycle and the associated changes in the green reflectance (Gamon *et al.*, 1990; Gamon *et al.*, 1992). It is an indicator of the photosynthetic radiation-use efficiency (Peñuelas *et al.*, 1995; Gamon *et al.*, 1997) as xanthophyll pigments are involved in the dissipation of the extra-energy absorbed by chlorophyll for photosynthetic uses. Unlike NDVI which is related to “stable” green canopy structure and biomass, PRI has been proposed to detect fine temporal changes in photosynthetic activity occurring under fluctuating light conditions (Gamon *et al.*, 1990; Gamon *et al.*, 1992). From a model determining net primary productivity from photosynthetically active radiation absorbed (APAR) and light-use efficiency (LUE), Rhaman *et al.* (2001) proposed to replace the two parameters by NDVI and PRI indices; this last combination was well correlated to uptake and net fluxes of CO₂ for fen and boreal forested stands. Also, close correspondence was demonstrated in a bog between spring-time productivity estimates from tower measures and from MODIS which are calculated with LUE, the fraction of absorbed PAR, and a global network station (Moore *et al.*, 2006). At last, we tested the chlorophyll index (CI) which has been essentially developed for chlorophyll content assessments (Gitelson and Merzlyak, 1994) using the original (CI) or slightly modified (CI_m) formula. CI has already been shown to be a good estimator of chlorophyll content at both the leaf and canopy level and for a wide range of species, including bog vascular plants and mosses (Gamon and Surfus, 1999; Sims et Gamon 2002; Kuusk *et al.*, 2004). Therefore, even if the link between CI and CO₂ uptake has been shown

to be weak so far (Stylinski *et al.*, 2002), we believe that CI may be promising as a surrogate of CO₂ fluxes in bog vegetation.

3.3 Methods

3.3.1 Field survey

3.3.1.1 Site description

The study was conducted in an open raised bog named Pointe-Label which is located on the north shore of the St-Lawrence River, Canada (49°07' N, 68°15' O). The bog is part of a peatland complex covering a peninsula in the bioclimatic domain of fir and white birch of the boreal vegetation zone (MRNF, 21/02/2007). Pointe-Label peatland covers 2600 ha with an average peat depth of 4.8 m (Buteau, 1989). Mean annual air temperature and precipitation are 1.5°C and 1014 mm (30-year normal; Environment Canada, 06/03/2006). In 2005, during the sampling months of July, August and September, air temperatures were warmer than normal by 1.2°C, 0.9°C and 2.4°C, respectively (Figure 10). July and September were also drier, with 18% and 37% less precipitations than normal. In contrast, August was wetter with more than two times the normal amount of rainfall. However, nearly half of the rainfall occurred in a single event (31/08/2006); otherwise, August can be considered comparable to the normal.

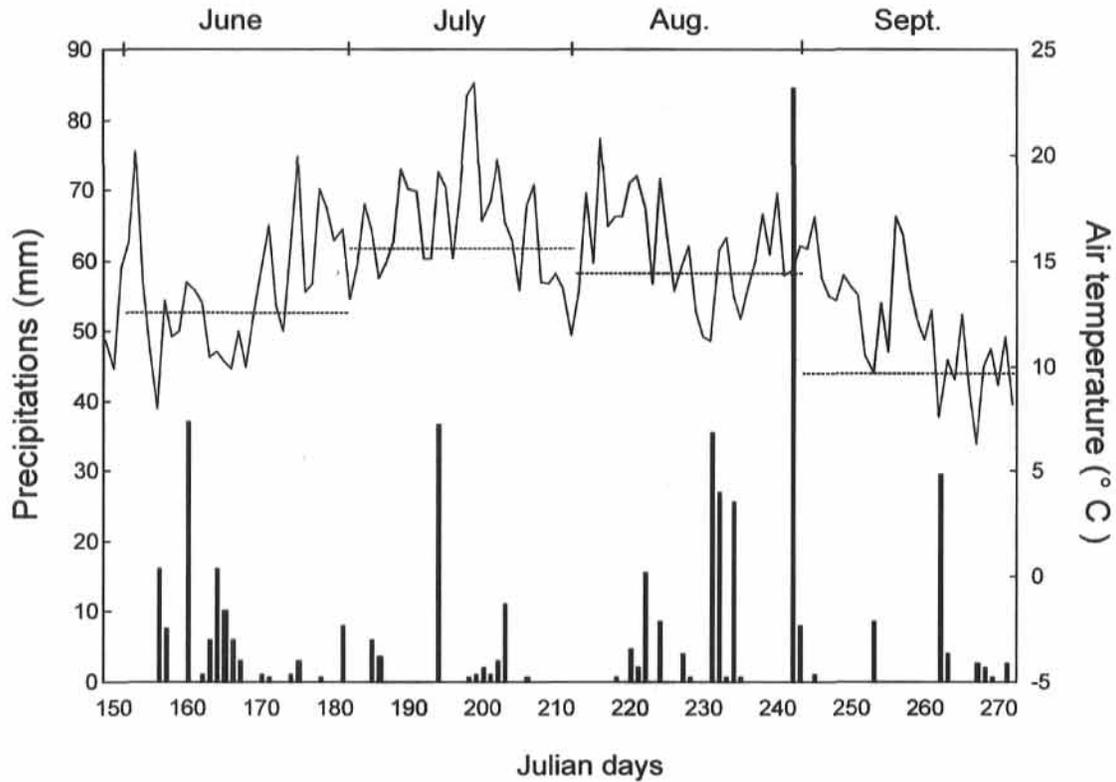


Figure 10: Daily mean air temperature ($^{\circ}\text{C}$) in solid line and total daily precipitation (water equivalent, mm) with vertical bars from June to September as recorded by Environment Canada ($49^{\circ}07'\text{N}$, $68^{\circ}12'\text{O}$). Horizontal dashed lines indicate monthly means for air temperature (30 years-normal). Sampling periods are indicated with vertical grey bands (July 6-11, August 9-15, and September 11-16).

Pointe-Label peatland is dominated by a more or less uniform cover of ericaceous shrubs (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Kalmia angustifolia* L.) and *Sphagnum* (mainly *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. and *S. rubellum* Wils.) interspaced with pools. Thickets dominated by *Picea mariana* (P. Mill) B.S.P, of different height, are also present at many locations on the site. Graminoids such as *Trichophorum caespitosum* (L.) Hartman and *Eriophorum vaginatum* var. *spissum* (Fern.) Boivin are very sparse and are mainly found near by ponds. *Rubus chamaemorus* L. is the only herbaceous species that becomes abundant by the middle of the growing season. Hummocks cover an important proportion of the site. Some of them were large (> 1 m laterally) and flat and others were small (< 1 m

laterally) and high. Abundant and well distributed *Cladonia* lichens are an indication of hummock dryness (Foster and Glaser, 1986).

A total of 14 plots were established following a randomized design stratified to represent a continuous gradient of both total vascular plant and bryophyte covers. The stratification was based on vascular plant cover. At first, three parallel transects (30 m) extending from a pond were randomly chosen and vegetation along those transects (every 1 m) was associated to one of six predetermined vascular cover classes. Areas with lichens were discarded to limit ground reflectance to mosses only. The 14 plots locations were randomly chosen along these transects and the stratification was applied to select two to three plots in each vascular cover classes. The real plant cover was measured afterwards and varied from 2 to 88% for vascular plants and from 32 to 100% for mosses and liverworts beneath the vascular canopy (Table 1). Ericaceous species were the main vascular plants and mosses were dominated by *S. rubellum* and *S. fuscum*. *Sphagnum* was present in all plots but we will here refer to *Sphagnum* dominated plots when *Sphagnum* cover was high and vascular cover was low. To quantify the gradual increase in vascular plant cover among plots, the leaf area index (LAI) was measured in each plot in mid-September using a *SunScan Canopy Analysis System* (SS1-UM-1.05; *DeltaT Devices Ltd*). LAIs ranged from 0.0 in *Sphagnum* lawns to 1.2 in spruce tickets (Table 1). Water table depth followed the vegetation gradient (Table 1). Water table depth averaged for all sampling periods ranged from 15 cm in moss dominated plots to nearly 40 cm in plots characterized by spruce thickets and hummocks.

Table 1 : General description of sampled plots. Vegetation covers correspond to percent covers averaged over all three sampling periods (July, August, and September). Darker grey squares and circles correspond to dominant species and lighter grey to co-dominant species for both vasculars and mosses (in July/August). Leaf area index (LAI) was measured in mid-September. Water table depths (WT) in cm are averaged from all combined CO₂/reflectance measurements (± 1 SE). Plots are ordered from shallow to deep WT relatively to the surface.

Collar	Species														% cover		Habitat	LAI	WT			
	Vasculars											Mosses + liverworts			Vasc.	Moss						
	<i>Picea mariana</i> (P. Mill.) B.S.P.	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	<i>Kalmia angustifolia</i> L.	<i>Ledum groenlandicum</i> Oeder	<i>Kalmia polifolia</i> Wangelh.	<i>Andromeda polifolia</i> var. <i>glaucoophylla</i> (Link) DC.	<i>Empetrum nigrum</i> L.	<i>Vaccinium oxycoccos</i> L.	<i>Vaccinium angustifolium</i> Ait.	<i>Rubus chamaemorus</i> L.	<i>Sarracenia purpurea</i> L.	<i>Trichophorum caespitosum</i> (L.) Hartman	<i>Eriophorum vaginatum</i> var. <i>spissum</i> (Fern.) Bolvin	<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	<i>Sphagnum rubellum</i> ¹	<i>Dicranum</i> Hedw. spp.	Liverworts					
1		■												●				2	100	<i>Sphagnum</i> lawn	0	15.2 \pm 1.1
2														●				6	100	<i>Sphagnum</i> lawn	0	17.8 \pm 1.5
9														●				7	98	<i>Sphagnum</i> lawn	0	20.6 \pm 1.4
4		■												●	●			11	97	eric. and sph. flat hummock	0.1	22.9 \pm 1.3
11	■	■	■											●	○	○		70	43	spruce shrub hollow	0.9	27.1 \pm 1.6
6														●	○			47	85	eric. and sph. flat hummock	0.4	27.6 \pm 1.4
3														●	○			20	93	eric., herb. and sph. flat hummock	0.2	29.7 \pm 1.3
14														●	○			33	95	eric. and sph. flat hummock	0.6	30.3 \pm 2.4
7														○	●			23	93	eric. and sph. flat hummock	0.2	30.9 \pm 2.2
5														●	○			30	98	eric. and sph. flat hummock	0.3	31.1 \pm 1.5
12														●	○			37	91	eric. and sph. peak hummock	0.2	33.9 \pm 3.5
10														●	●			70	60	ericaceous peak hummock	0.8	34.7 \pm 1.6
13														●	●			78	72	ericaceous peak hummock	0.6	35.2 \pm 2.1
8														●	○			88	32	spruce shrub peak hummock	1.2	38.1 \pm 2.7

¹: Collars 1, 2 and 9 = *Sphagnum rubellum* Wils. For other collars, distinction between *Sphagnum rubellum* Wils. and *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. was impossible as picking plants would disturb carbon flux measurements. Nevertheless, we are confident that most individuals were *S. rubellum* Wils.

3.3.1.2 CO₂ flux measurements

Sample plots were surrounded with aluminium collars (58 cm x 58 cm) which were installed in late April. Wooden boards were placed around and between collars to avoid disturbance of vegetation and peat compaction. Collars were inserted to a depth of 9 to 23 cm depending on the micro-topography after first cutting slits in the frozen peat with a chainsaw. Data were collected for three sampling periods: July 6-11, August 9-15, and September 11-16 (Figure 10). Each collar was sampled for 10 or 11 days within a total of

14 sampling days throughout the growing season (5 days in July; 4 in August and 5 in September). All measurements were made during daylight hours only for sunshine days.

CO₂ exchange measurements were taken with a ventilated and climate-controlled transparent plastic chamber (0.110 m³) which was similar to the one of Tuittila and Komulainen (1995) and Alm *et al.*, (1997; 1999) and which was used in a closed system. The chamber transmits approximately 86% of photosynthetically active radiation (PAR). The chamber was placed into a groove around the rim of the collar which was filled with water before sampling to ensure an air-tight seal. Chamber CO₂ concentrations were measured with a portable infrared gas analyser (IRGA; Model EGM-2; *PP Systems*, Hitchin, UK). Net ecosystem exchange (NEE) was measured under stable prevailing light conditions generally within 135 to 150 s. Measurements of total respiration (R_{TOT}) were made after the NEE measurements by covering the chamber with an opaque plastic lid. As it was not relevant to build NEE-PAR relationship for this project, we did not simulate fractional light (shrouded chamber) during CO₂ sampling. Between NEE and R_{TOT} measurements, the chamber was removed for a few minutes to permit equilibration of gas concentration in the plot (Vourlitis *et al.*, 1993; Alm *et al.*, 1999). During flux sampling, CO₂ concentrations were recorded every 15 s along with temperature inside and outside the chamber, soil temperature, and, additionally for NEE measurement, along with PAR (PAR-1; *PP Systems*). Gross photosynthesis (P_G) was calculated *a posteriori* as net ecosystem exchange (NEE) is the instantaneous difference between gross photosynthesis (P_G) and total respiration (R_{TOT}). The sign convention adopted here is CO₂ uptake as positive (+) and CO₂ release to the atmosphere as negative (-).

CO₂ fluxes were calculated with linear regressions of CO₂ concentration changes as a function of time, base area, chamber volume and the molar volume of CO₂ at chamber air temperature. Regressions r² ranged from 0.85 to 1 with a mean value of 0.99. On some occasions, CO₂ flux calculations were performed on a shorter period than 150 s although never less than 60 s (or 5 points). We examined fluxes in detail and discarded four sampling runs out of 150 runs due to awkward behaviour of fluxes. Decisions follow this rationale: in one case, the PAR (< 500 μmol m⁻² s⁻¹) was a lot lower than for others sampling runs; this sampling run should have simply not been taking place. In a second case, we

observed CO₂ release during the NEE sampling, which was an isolated case in the database; this situation was not observed during previous or following days for this same collar. In the two last cases, three conditions were met: the progression of gas concentration was truly unstable, the r^2 was lower than 0.85 and the fluxes values were dissimilar than what was obtained the previous or following days.

3.3.1.3 Hydrological conditions

Water table positions (WT) and soil volumetric water content (VWC) were recorded for each collar on every CO₂ sampling run. Water table position was monitored manually in nylon-covered PVC slotted wells located next to each collar within a maximum distance of 1.4 m and in similar vegetation and micro-topography. Following each gas exchange measurement, the VWC of the first 6 cm depth inside the collar (average of four measurements randomly positioned) was measured with a *WET Sensor* (Model 1.2, *Delta-T Devices Ltd*) connected to a *Moisture meter type HH2* (Model 3.0, *Delta-T Devices Ltd*). The probe was inserted at a 45° angle to the surface to protect *Sphagnum capitula* from compaction. As *Sphagnum* cover is extensive and well developed at the site, collar soil volumetric water content corresponded generally to the living moss layer water content rather than to peat water content. Commercial probe can be used to measure *Sphagnum* water content following results from Yoshikawa *et al.* (2004). To adjust VWC readings of the sensor to Pointe-Lebel *Sphagnum* mat, a specific calibration equation was developed. A total of 10 samples representing the dominant *Sphagnum* species (*S. rubellum*, *S. fuscum*) within collars were used to build the equation. Using this specific calibration equation ($\sqrt{\epsilon_b} = 6.51 \Theta_v + 1.16$), the absolute error on volumetric water content was 3% on average for *Sphagnum* samples.

3.3.1.4 Canopy reflectance

Ground-based reflectance was measured concurrently to CO₂ fluxes over the 14 permanent collars, similarly to Whiting *et al.*, 1992. The reflectance measurements were made within 15 min after or before CO₂ flux measurements in order to sample both parameters under the same light conditions. Sampling was done between 9:00 AM and 4:30 PM under clear sky. Within and between sampling periods of July, August and September, combined

measurements of reflectance and CO₂ for a given collar were obtained at different times of the day. Reflectance measurements were acquired with an *Analytical Spectral Device* (ASD) FieldSpec Pro Spectroradiometer (Boulder, CO, USA) which record data in the 350 to 2500 nm spectral region. The instrument has a spectral resolution of approximately 3 nm around 700 nm and of 10 to 12 nm between 900 and 2500 nm. The head of the optic fiber was hand-held at 1 m over the ground surface (even in presence of a dense canopy), at the center of the collars, in a nadir position (Bartlett *et al.*, 1990; Peñuelas *et al.*, 1993a; McMichael *et al.*, 1999). The instrument had a field of view of 25°. Consequently, the target surface at the ground level within the collar was a circle of nearly 0.45 m of diameter.

Three series of three spectra were collected for each target, on each sampling run, for a total of nine spectra per collar per daily sampling. Data were recorded in reflectance mode. The white reference was acquired using a 99%-reflective white reference panel (Spectralon, *LabSphere Inc*) a few seconds before each series. Results presented here are postprocessed averages of the nine spectra for each collar daily sampling, which was directly calculated in *View Spec Pro* software (version 4.02, *Analytical Spectral Devices Inc.*) after first checking visually for consistency between replicates. Reflectance spectra were automatically interpolated to one nm intervals by the software. No further data corrections were done. Several reflectance indices were then calculated from the reflectance data as follows:

Formulae:

NDVI	$(R_{800} - R_{660}) / (R_{800} + R_{660})$	modified from Rouse <i>et al.</i> (1974)
PRI	$(R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$	Gamon <i>et al.</i> (1992)
CI	$(R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705})$	Gitelson et Merzlyak (1994)
CIm	$(R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705} - 2R_{445})$	Sims et Gamon (2002)

All indices are narrowband and use normalized formulae similar to NDVI. NDVI is related to canopy greenness and uses the maximum absorption feature in the red region (660 nm) and the reflectance in the near infrared region (800 nm) as a reference. This particular narrowband formula with 660 and 800 nm has already been used for vegetation types similar to peatland vegetation (Rahman *et al.*, 2001; Boelman *et al.*, 2003). We also tested a combined index where NDVI was divided by an index related to water content, which was

selected with a laboratory experiment (see section 3.3.2 below). This ratio, reversed, has already been applied by Peñuelas *et al.*, (1997) who used the ratio between the water index (WI) and the NDVI for better estimating vegetation water content. We also tested the combination of NDVI*sPRI. The wavelength 531 nm is related to xanthophyll pigments (Gamon *et al.*, 1990) and has been integrated in a normalized formula using 550, and later 570 nm, as a reference to give the photochemical reflectance index (PRI; Gamon *et al.*, 1992; Peñuelas *et al.*, 1995). Rhaman *et al.*, (2001) proposed to combine NDVI and a rescaled PRI (hence sPRI). sPRI is calculated from PRI as follows: $(PRI+1)/2$ to ensure to obtain a measure of radiation-use efficiency between 0 and 1. We also tested the chlorophyll index (CI) which is calculated from the reflectance at the edge of the chlorophyll absorption feature (705 nm) and with the reflectance at 750 nm as a reference (Gitelson and Merzlyak, 1994; Styliniski *et al.*, 2002). Finally, we tested a modified version of the chlorophyll index (CI_m) which takes into consideration the reflectance at shorter wavelengths (445 nm). CI_m has been developed to compensate for high reflectance associated to certain leaf types (Sims and Gamon, 2002).

3.3.2 Laboratory experiment

The aim of this laboratory experiment was to select a spectral index strongly correlated with *Sphagnum* water content for *Sphagnum* species of boreal peatlands. This index was further needed for field applications: 1) to try to improve the relationship in peatlands between CO₂ fluxes and NDVI by normalizing NDVI by an index related to *Sphagnum* water content and, 2) to determine the potential of ground-based reflectance to assess *in situ* hydrological conditions.

Pure *Sphagnum* samples were collected at Pointe-Lebel peatland. Four species (*S. rubellum*, *S. fuscum*, *S. magellanicum* Brid. and *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr.) were studied with four replicates for a total of 16 samples. Samples were collected in metal circular cores of 10 cm in diameter and 3.7 cm in height, and which were matt black painted (Volgemann and Moss 1993; Bubier *et al.*, 1997). Water holding capacity of *Sphagnum* varies with depth, even in the first centimetres (Hayward and Clymo, 1982; Yoshikawa *et al.*, 2004). Thus a relatively low core height was chosen to reduce humidity gradient between the top

and bottom of the *Sphagnum* cores. For *S. rubellum* and *S. fuscum*, samples were collected by inserting the core in the *Sphagnum* carpet. For *S. magellanicum* and *S. fallax*, the carpets were looser, so *Sphagnum* stems were collected and re-organized individually in the cores in slightly denser communities than in natural carpets. In all cores, *Sphagnum* stems were orientated vertically with capitula on top (Volgemann and Moss 1993; Bubier *et al.*, 1997). The top and bottom of the stems were made flat and levelled with the core to avoid problems associated with microtopography for reflectance measurements in laboratory. Samples were kept moist for their transport to the laboratory. Before starting the experiment, *Sphagnum* cores were immersed in deionised water for 60-90 min to reach maximum water content. For the experiment, *Sphagnum* cores were left to dry for 180 h in a growth cabinet (19-20°C; 57-60% RH) under constant neon lighting. Every 12 hours, spectral reflectance and wet weight were taken for all *Sphagnum* cores. Sample positions were randomized in the growth cabinet after each measurement. At the end of the experiment, *Sphagnum* were oven dried (60°C) until constant weight. Wet and dry weights were used to calculate gravimetric water content at each stage of the drying process. The gravimetric water contents were then converted to volumetric water contents for a better correspondence with field water content units. To obtain values in volumetric water content (VWC), the following equation was used:

$$(1) \text{ VWC} = [(\text{wet weight} - \text{dry weight}) / \text{total } Sphagnum \text{ core volume}] / \rho_{\text{water}}$$

$$\text{where } \rho_{\text{water}} \text{ is considered to be } = 1 \text{ g cm}^{-3}$$

Spectral measurements were made with the same instrument as the one used for field measurements (ASD, FieldSpec Pro Spectroradiometer). They were done in a dark room where the only light was provided by a halogen lamp (600 W) orientated at 45° with the core surface at a distance of 40 cm. The head of the optic fiber was held by a fixed stand at 15 cm from the core surface leading to a circular target of 6.7 cm in diameter. The spectralon was placed at the same height as the core surface. For each sampling run (every 12 h), four spectra were taken per sample by rotating the core by 90° between each spectrum (Bubier *et al.*, 1997; Bryant and Baird, 2003; Harris *et al.*, 2005). Data were recorded in reflectance mode. The white reference (Spectralon, LabSphere Inc) was taken before each series of four spectra. Results presented here are postprocessed averages of the

four spectra taken for each core every 12 h. Averages were directly calculated in *View Spec Pro* software (version 4.02, *Analytical Spectral Devices Inc.*) after first checking for consistency between replicates. Reflectance spectra were automatically interpolated to 1 nm intervals by the software. No further data corrections were done. Several reflectance indices were then calculated from the reflectance data as follows:

RDI	$(R_{1116} - R_{\min(1120-1250)}) / R_{1116}$	Rollin et Milton (1998)
NDWI	$(R_{860} - R_{1240}) / (R_{860} + R_{1240})$	Gao (1996)
WI	(R_{900} / R_{970})	Peñuelas <i>et al.</i> (1993b)

The absorption features in the region of 700 to 2500 nm are largely related to water content for vegetation (Ustin *et al.*, 2004). Many spectral indices have therefore been developed from wavelengths in that region to assess vegetation water content. Like other mosses, *Sphagnum* has a strong absorption feature at 1200 nm (Bubier *et al.*, 1997). The relative depth index (RDI) is based on that particular water absorption feature and was built by using the reflectance value near the maximum of the leading shoulder (1116 nm) and the minimal reflectance value between 1120 and 1250 nm (Rollin and Milton, 1998). The normalized difference water index (NDWI) is related to the same water absorption feature as it uses 860 nm and 1240 nm wavelengths in a normalized formula similar to NDVI (Gao, 1996). The water index (WI) refers to another water absorption feature (950-970 nm). Calculated as R_{900} / R_{970} , it is associated to plant water content (Peñuelas *et al.*, 1997) as opposed to the original formula which was reversed and thus indicative of plant water stress (Peñuelas *et al.*, 1993b).

3.3.3 Data analyses

For the laboratory experiment, the association between spectral indices (RDI, WI, NDWI) and *Sphagnum* volumetric water content (VWC) was first tested with Pearson correlations for each species separately (4 replicates x 16 measurements: n=64) and for all species together (4 species x 4 replicates x 16 measurements: n=256). The signification of Pearson coefficient should be tested under the hypothesis of multi-normality for raw data. Here, despite the non-respect of this hypothesis for all correlations, Pearson correlations were

used after confirming that the results were similar to those resulting from non parametric Spearman correlations (same P -values). Finally, the index best correlated with water content was identified with a test of equality between correlation coefficients based on William's statistic (Neill and Dunn, 1975). The statistical test compares the coefficients obtained with two indices. If the coefficients for the two indices are significantly different, the highest coefficient indicates which index is best correlated to VWC.

For the field survey, at first, the association between hydrological condition variables (surface volumetric water content, water table depth) and the index pre-selected from the laboratory experiment was tested with Pearson correlations. The hypothesis of multi-normality for raw data was met. Each collar was analysed separately to be able to track changes in hydrological conditions independently of vegetation cover variations between collars, which could affect the relationship between reflectance and measured hydrological variables.

Secondly, the relationship between paired spectral measurements (spectral indices) and CO_2 fluxes (NEE , P_G) was studied on a collar-by-collar basis with simple linear regressions. Considering that these variables were measured on the same collars on repeated occasions, non independence of error terms was presumed and tested with Likelihood Ratio Chi-square Test. Non independence of error terms was confirmed at $p < 0.01$ for eight regressions out of ten (χ^2 ranging from 2.4 to 62.3; p ranging from < 0.0001 to 0.1213; d.f = 1). Subsequently, all regressions have been conducted under the PROC MIXED procedure of SAS (version 8.0, *SAS Institute*) following a repeated measure ANOVA with first-order autoregressive error structure. Residuals were homogeneously and normally distributed for all regressions. Sampling took place in three different periods (July, August and September) to maximize the variation for both reflectance and CO_2 fluxes during the growing season. By adding an interaction term to each model, we tested whether the period (July, August, and September) had to be considered in the relationship between spectral indices and CO_2 fluxes. As this term was not significant for all regressions, data from all the three sampling periods were pooled together for analyses ($n=146$). The adjustments of the regressions were evaluated with the regression coefficient (r^2). As r^2 cannot be calculated with the PROC MIXED procedure, we estimated the

coefficients by averaging the coefficients resulting from two formulae proposed by Xu (2003) for linear mixed effect models. It should be noted that our work did not focus on producing daily or seasonal estimation of NEE. Thus models for NEE were not investigated and real measured fluxes were directly used for testing relationships with spectral indices.

3.4 RESULTS

3.4.1 Hydrological conditions

3.4.1.1 Selection of an index correlated to *Sphagnum* volumetric water by a laboratory experiment

There were strong correlations between spectral indices and *Sphagnum* volumetric water content (VWC) for all four species and all three indices tested (Table 2). Correlations were stronger for species taken separately than for all species considered together (Table 2). The following conclusions can be drawn from the conducted tests of equality between coefficients of correlation. RDI was better correlated to volumetric water content than were WI and NDWI when all species were considered together. However, when considering each species separately, VWC was better correlated to WI for both *S. fallax* and *S. magellanicum*. For *S. rubellum*, WI and NDWI were not significantly different but WI was better correlated to VWC than RDI. Finally, all three indices gave similar results for *S. fuscum*.

Table 2 : Pearson coefficients of correlation (r) and equality test of correlation (based on William statistics) between volumetric water content (VWC) of *Sphagnum* cores and spectral indices WI, NDWI and RDI (see methods for formulae), measured in the laboratory. $n=64$ for each species (4 replicates x 16 measurements) and 256 for all species together (4 species x 4 replicates x 16 measurements). All coefficients of correlation are significant at $p < 0.0001$.

Spectral index	<i>S. fallax</i>		<i>S. fuscum</i>		<i>S. magellanicum</i>		<i>S. rubellum</i>		<i>All species</i>	
	r		r		r		r		r	
WI	0.990		0.950		0.993		0.958		0.753	
NDWI	0.982		0.941		0.980		0.947		0.773	
RDI	0.975		0.927		0.970		0.924		0.855	
	William	p	William	p	William	p	William	p	William	p
WI vs. NDWI	2.583	0.0122	0.651	0.5173	3.982	0.0002	0.921	0.3607	0.956	0.3401
WI vs. RDI	4.521	<0.0001	1.74	0.0869	7.418	<0.0001	2.876	0.0055	4.721	<0.0001
NDWI vs. RDI	1.933	0.0579	1.088	0.2810	3.414	0.0011	1.952	0.0555	3.756	0.0002

As mentioned earlier, the best index associated with *Sphagnum* volumetric water content needed to be selected from the laboratory experiment in order to 1) normalize field-derived NDVI used in the relationship with CO₂ fluxes and 2) to assess *in situ* hydrological conditions. Yet, no index appeared to be significantly better correlated to VWC for both *S. fuscum* and *S. rubellum* which count for almost all *Sphagnum* diversity and cover in the collars at the Pointe-Lebel study site. As these two species are dominant, using the RDI index which showed to be better adapted for pooled species (so probably to mixed communities in field) would not be beneficial here because it is associated with lower coefficients values. Also, according to the literature, WI should be more appropriate than the two other indices for estimating water content of a whole canopy, with ground level measurements (Peñuelas *et al.*, 1993b; Peñuelas and Filella, 1998). Even if near-infrared reflectance really samples only the surface water content, using 970 nm which penetrates deeper into the vegetation than middle infrared radiation (Bull, 1991; Peñuelas *et al.*, 1993b) would presents an advantage for *Sphagnum* which usually shows a vertical moisture gradient (Hayward and Clymo, 1982; Harris *et al.*, 2006). Therefore, WI is the index selected for normalizing NDVI and for assessing hydrological conditions in the field survey. As a matter of fact, WI is the index used by the study which we referred to for combining NDVI with an index of water content (Peñuelas *et al.*, 1997).

Accordingly, correlations between the selected WI and VWC for the four *Sphagnum* species are shown in Figure 11. Differences occur for initial water content and drying rates among species. Cores of *S. fuscum* and *S. rubellum* began the experiment with higher volumetric water content and dried more slowly than those of *S. fallax* and *S. magellanicum*. This can be explained by the morphology of the species and the structure of the community. In a *Sphagnum* carpet, water is mainly retained by external capillary space between individuals and species of the taxonomic *Acutifolia* section, such as *S. fuscum* and *S. rubellum*, are smaller and grow in denser mats which optimize their capillarity capacity and thus compensate for their small hyaline cells (Hayward and Clymo, 1982). For *S. fuscum*, results also showed that as the VWC fell below approximately 0.2, the spectral index (WI) stabilized at a constant value. This can be explained by the presence of a gradient of water content in the cores. Capitula dried faster than the bottom of the samples because their capacity to retain water is lower than further down the stem (Hayward and Clymo, 1982). Water content at four cm depth in a *Sphagnum* hummock colony, which is nearly the height of our sample cores, has been shown to be higher than at the surface by one order of magnitude during dry periods (Murray *et al.*, 1989). It thus appears that the characteristics of different *Sphagnum* species and the structure of their community do not affect only the ability of the species to retain water but also influences the relationship between water content and WI.

It follows that the relationship between *Sphagnum* volumetric water content and WI was similar between *S. fuscum* and *S. rubellum* as well as between *S. fallax* and *S. magellanicum* (Figure 11). The same association between species was also observed with NDWI but less markedly with RDI (data not shown). The discrepancies between species are in accordance with previous studies. Detailed studies concluded on species-specific relationships between spectral indices and *Sphagnum* water content (Bryant and Baird, 2003; Harris *et al.*, 2005) which detailed the initial strong relationship between TM5:TM4 and water content of mixed species of *Sphagnum* showed by Volgemman and Moss (1993). This is unfortunate because a unique relationship between spectral indices and volumetric water content for all *Sphagnum* species would make the applications in the field easier as species are often inter-mixed spatially. In the present study however, species grouping in the response of spectral indices to volumetric water content can facilitate water content

assessment in the field compared to when the relationship is strictly species-specific. Collars at the Pointe-Label study site are mainly dominated by a mixture of *S. fuscum* and *S. rubellum*, two species that showed a similar response in the relationship between WI and VWC. For that reason, significant correlations between WI and volumetric water content can thus be expected for collars dominated by a mixture of *S. fuscum* and *S. rubellum* at the Pointe-Label study site. It can also be expected for collars composed of either pure *S. fuscum* or *S. rubellum* carpet (Table 2).

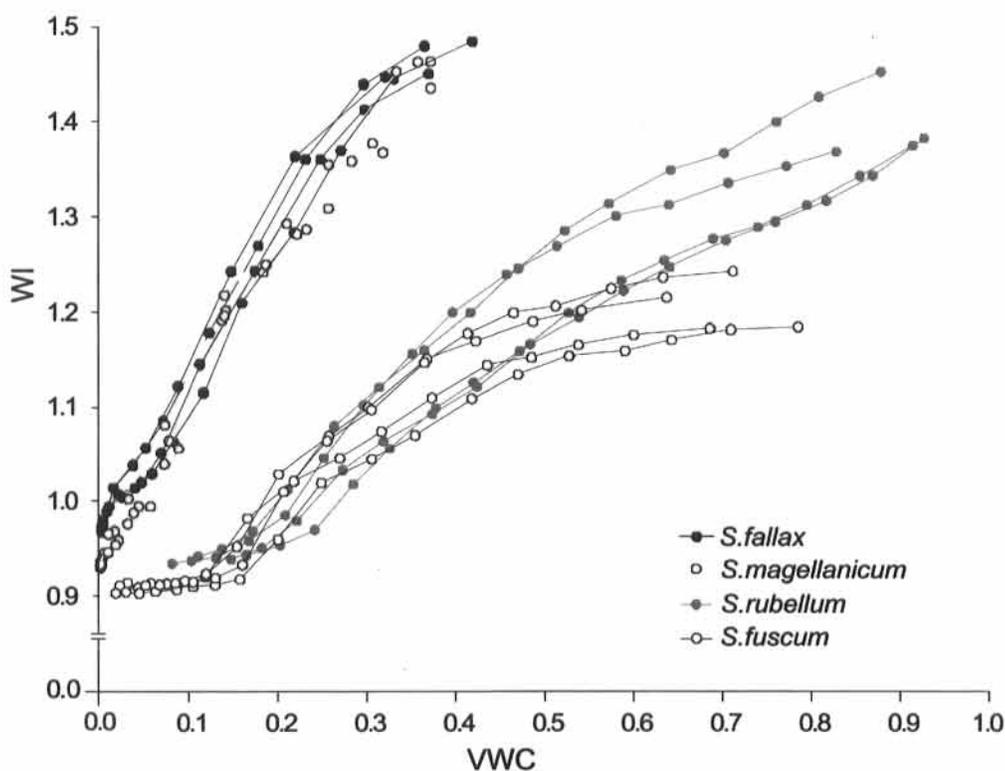


Figure 11: Relationships between *Sphagnum* volumetric water content (VWC) of *Sphagnum* cores and spectral index WI measured in the laboratory. Data for each sample (4) for each *Sphagnum* species (4) are joined together.

3.4.1.2 Testing the association between *in situ* hydrological conditions and the index pre-selected in the laboratory experiment

The index WI was extracted from field spectral data and correlated to surface volumetric water content (VWC) and water table depth (WT) for each collar separately (Table 3). The surface water content was correlated to WI only for two collars dominated by *S. rubellum* and characterized by very sparse vascular plants (see collars 1 and 2 in Table 1; Table 3). This can be partly explained by methodological applications. In fact, as the spectroradiometer is hand-held at 1 m height from the ground surface, the reflectance is influenced by either the canopy or the mosses at the ground level, or both. Thus WI can be associated with either of or both vascular plants and *Sphagnum* water contents. Under low vascular cover, the correlation describes the association between *Sphagnum* WI and *Sphagnum* VWC. The strong correlations obtained for collars 1 and 2 indicate that WI responded to *S. rubellum* water content in the field such as observed in the laboratory experiment. Yet, as the cover of vascular plants increased, their water content influenced more strongly WI whereas VWC measured in the ground kept being influenced by *Sphagnum* volumetric water content only. Therefore, it seems that canopy WI is not an appropriate indicator for ground surface VWC. Moreover, even for some collars with a relatively low abundance of vascular plants (*e.g.* collars 4, 9), the surface volumetric water content was not significantly correlated to WI. On the other hand, water table depth was correlated to WI for more collars (8 out of 14) and thus a larger range of vascular plant covers (Table 3) than for VWC. Significant strong correlations were obtained for collars in lawns dominated by *S. rubellum* but also for collars in hummocks with more important cover of ericaceous shrubs. Those results indicate that water table depth is more easily associated with reflectance data than volumetric water content in multi-layer communities of a bog.

Table 3 : Pearson coefficients of correlation (r) between the index WI and surface volumetric water content (VWC) and water table depth (WT) for each collar separately ($n=10$ or 11 days). Water table depth corresponds to the distance from the surface in positive value (collars are ordered from lower to higher values of WT). * indicates significant correlations at $p < 0.05$. See Table 1 for a description of the vegetation at each collar.

Collar	WI			
	VWC		WT	
	r	p	r	p
1	0.81	0.0045 *	-0.79	0.0062 *
2	0.96	<0.0001 *	-0.85	0.0019 *
9	0.55	0.0772	-0.81	0.0024 *
4	0.21	0.5622	-0.95	<0.0001 *
11	0.37	0.2614	0.14	0.6835
6	-0.14	0.6902	0.21	0.5359
3	0.09	0.7977	-0.64	0.0451 *
14	0.33	0.3576	-0.13	0.724
7	0.37	0.2956	-0.64	0.0459 *
5	-0.02	0.9573	-0.38	0.245
12	-0.08	0.8212	-0.68	0.0218 *
10	0.14	0.6796	-0.69	0.0198 *
13	0.07	0.8428	-0.49	0.15
8	-0.31	0.3856	0.01	0.9699

3.4.2 CO₂ fluxes and relationships with ground-based reflectance

3.4.2.1 CO₂ exchange

Net ecosystem exchange (NEE) ranged from 53 to 858 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ at the study site during the sampling periods of 2005 on a collar/day basis (positive values indicate net uptake). Gross photosynthesis (P_G) ranged from 375 to 1339 mg CO₂ m⁻² h⁻¹. P_G was approximately twice as high as total respiration (R_{TOT}). It follows that all collars acted as

sinks of CO₂ on each sampling day of July, August and September. Communities characterized by ericaceous hummocks (either large and flat or small and peaked) seemed to act as stronger sinks than *Sphagnum* lawns or spruce thickets. Similarly, Waddington and Roulet (1996) showed microtopographical differences on a summer basis: hummocks act as CO₂ sinks while hollows act as CO₂ sources.

All measurements of CO₂ fluxes were obtained under full sunshine summer days (PAR average: 1435 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 241$; SD). When comparing our data to what has been reported in the literature, Pointe-Lebel NEE values were similar or somewhat rather higher than maximum NEE uptake (+) or NEE at high PAR (1500; 1800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) reported for bog vegetation, which range from approximately 250 to 585 $\text{mg CO}_2 \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ (Neumann *et al.*, 1994; Frokling *et al.*, 1998; Alm *et al.*, 1999; Moore *et al.*, 2002; Lafleur *et al.*, 2003). P_G at the Pointe-Lebel site were in accordance with other studies where gross photosynthesis over bog vegetation peaked or reached at maximum PAR values ranges from nearly 850 to more than 1600 $\text{mg CO}_2 \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ (Shurpali *et al.*, 1995; Bellisario *et al.*, 1998; Bubier *et al.*, 2003a).

The relatively high fluxes values for Pointe-Lebel study site can be partly explained by the nature of the data presented. In order to be used in relationships with indices, values of CO₂ fluxes correspond to measurements done on each collar on each day. Consequently, the data presented for CO₂ fluxes include all the variation in measurements, from low to high NEE values, as opposed to time-averages of fluxes values frequently presented in the literature or to fluxes extracted from models. Theoretically, slightly higher fluxes can also be expected by sampling under optimal weather conditions. However, weather conditions occurring at Pointe-Lebel during the sampling periods were warmer and dryer than normal (Figure 10) with air temperature at ground level exceeding 30°C on some days such as measured by chambers sensors. *Sphagnum* showed desiccation signs (white capitula) on some occasions as well. This should have reduce net uptake of CO₂ which generally decreases under dry and hot conditions as the water table drops and as the total respiration increases and photosynthesis decreases for both vascular plants and *Sphagnum* (Murray *et al.*, 1989; Shurpali *et al.*, 1995; Silvola *et al.*, 1996; Alm *et al.*, 1999; Bubier *et al.*, 2003a). Indeed, air temperature above 30°C along with moisture stress has been shown to affect

CO₂ uptake for bog vegetation (Whiting 1994; Shurpali *et al.*, 1995). Nonetheless, dry and hot weather conditions did not seem to reduce CO₂ uptake in collars of Pointe-Lebel study site. It is also possible that we were not able to show a reduction effect in CO₂ uptake by dry and hot conditions simply because our sampling did not cover optimal conditions which would have been slightly wetter and colder.

3.4.2.2 Spectral indices as predictors of CO₂ fluxes

Reflectance measurements (Figure 12) were taken concurrently with CO₂ fluxes on a total of 146 occasions (total of 14 collars measured 10 to 11 times during July, August and September periods). Regressions of both P_G and NEE with spectral indices were all significant but adjustments varied across indices from weak to moderate (Figure 13a-b). Regression adjustments with P_G were stronger than with NEE in all cases. Many authors proposed to normalize NEE by PAR in the relationship with spectral indices to account for different lighting conditions (Bartlett *et al.*, 1990; Whiting *et al.*, 1992; McMichael *et al.*, 1999). We did not consider that worthwhile in our case as, on the first hand, PAR variations should not greatly affect fluxes since NEE was measured under PAR (average 1435 μmol m⁻² s⁻¹ ± 241; SD) probably near saturation (Froking *et al.*, 1998) and, on the other hand, considering that once included as an additional parameters, PAR would become a variable that should essentially be known to further use the models.

NDVI values measured at Pointe-Lebel site ranged from 0.57 to 0.81. Its relationship with CO₂ fluxes was quite weak (NEE $p=0.0003$ $r^2=0.12$; P_G $p=0.0018$ $r^2=0.15$) which is in accordance with Whiting (1994). The latter used a broadband NDVI, but our narrowband NDVI was highly correlated with broadband NDVI (630-690 nm for red and 760-900 nm for NIR; $p<0.0001$ $r=0.99670$; data not shown). We thus show that substituting broadband NDVI by narrowband NDVI without further modifications does not improve adjustments to CO₂ fluxes. Yet, we did not find clear outlier associated to *Sphagnum* plots as in Whiting (1994). This can be explained by the fact that all collars in our study had an important cover of *Sphagnum* which was gradually perceptible by the spectroradiometer according to the continuous gradient of vascular plant cover. By contrast, the study site from Whiting (1994) encompassed only one plot out of 14 with a high *Sphagnum* cover.

The ratio NDVI/WI was moderately adjusted to CO₂ fluxes (Figure 13a-b; NEE $p < 0.0001$ $r^2 = 0.3$; P_G $p < 0.0001$ $r^2 = 0.43$). Still this combined index was better correlated with CO₂ fluxes than was NDVI alone. Field-derived WI for all collars ranged from 0.96 to 1.33 with most values around 1 (median: 1.04; data not shown). The higher was WI in the ratio NDVI/WI, the more pronounced was its normalizing effect. Highest values of WI at the site, ranging from 1.04 to 1.33, were obtained in *Sphagnum* dominated collars since *Sphagnum* can reach higher water content than vascular plants. Therefore, a better adjustment between CO₂ fluxes and spectral indices can be partly obtained by using the normalizing effect of WI for lowering *Sphagnum*'s NDVI. Moreover, the use of these two indices combined may have improved the regression adjustments for all communities since greenness and moisture are strongly related (Peñuelas *et al.*, 1997; Rollin and Milton, 1998).

Using sPRI in combination with NDVI also led to better adjustments for NEE and P_G than did NDVI alone although the adjustments were moderate (NEE $p < 0.0001$ $r^2 = 0.26$; P_G $p < 0.0001$ $r^2 = 0.38$). Still, the improvement in the adjustments indicates that using the complementary nature of NDVI and sPRI is beneficial. NDVI is related to photosynthetic active radiation absorbed (APAR) and sPRI is associated to photosynthetic light-use efficiency (LUE). Their complementarity also comes from the fact that NDVI responds to changes in the vegetation spectral properties over the season while PRI rather responds to daily changes (Gamon *et al.*, 1992).

Finally, the relationship between CO₂ fluxes and chlorophyll indices CI (NEE $p < 0.0001$ $r^2 = 0.37$; P_G $p < 0.0001$ $r^2 = 0.55$) and CIm (NEE $p < 0.0001$ $r^2 = 0.38$; P_G $p < 0.0001$ $r^2 = 0.57$) were rather well adjusted. Only the results for CIm are illustrated on Figure 13 as they were closely similar to those for CI. Those two indices were the only indices tested that did not include in their formula the reflectance at 660 nm and 800 nm used in NDVI.

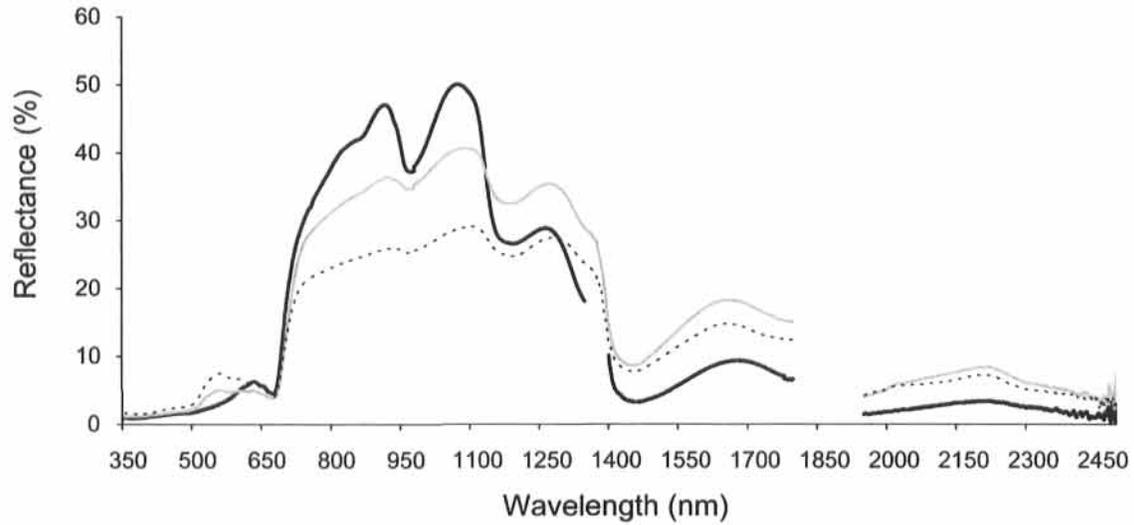


Figure 12 : Field spectral reflectance (average of 3 series of 3 spectra) for a collar largely dominated by *S. rubellum* (collar 1; full black line), a collar characterized by a medium cover of vascular plants and by mainly *S. fuscum* underlying (collar 6; full grey line), and a collar essentially dominated by *Picea mariana* (collar 8; dotted black line), all measured on July 9, a hot and dry day.

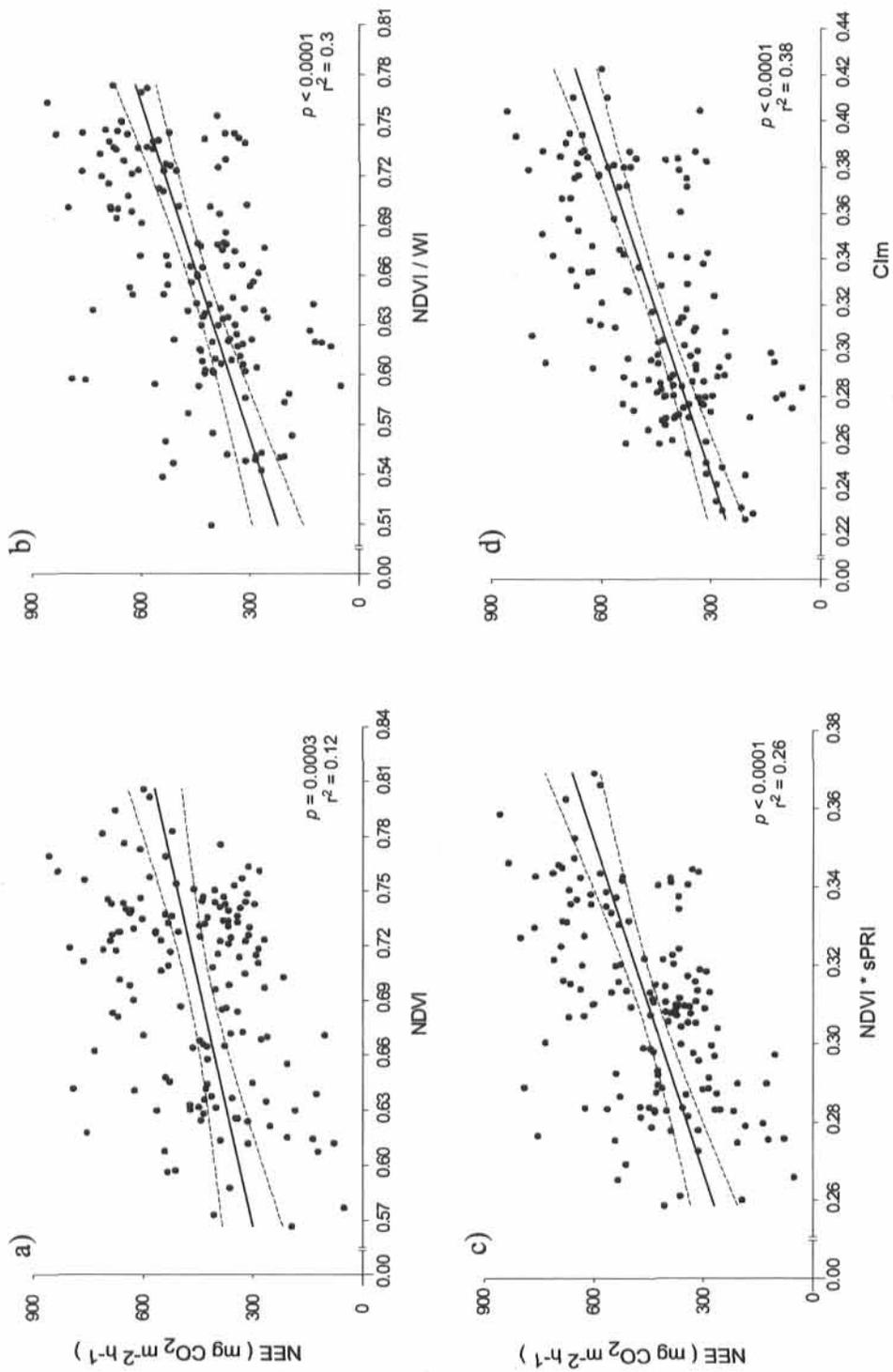


Figure 13a: Net ecosystem exchange (NEE, a,b,c,d) as a function of spectral indices. R-squares were computed according to Xu (2003). Full line is linear regression. Dotted lines show confidence belt ($\alpha=0.05$).

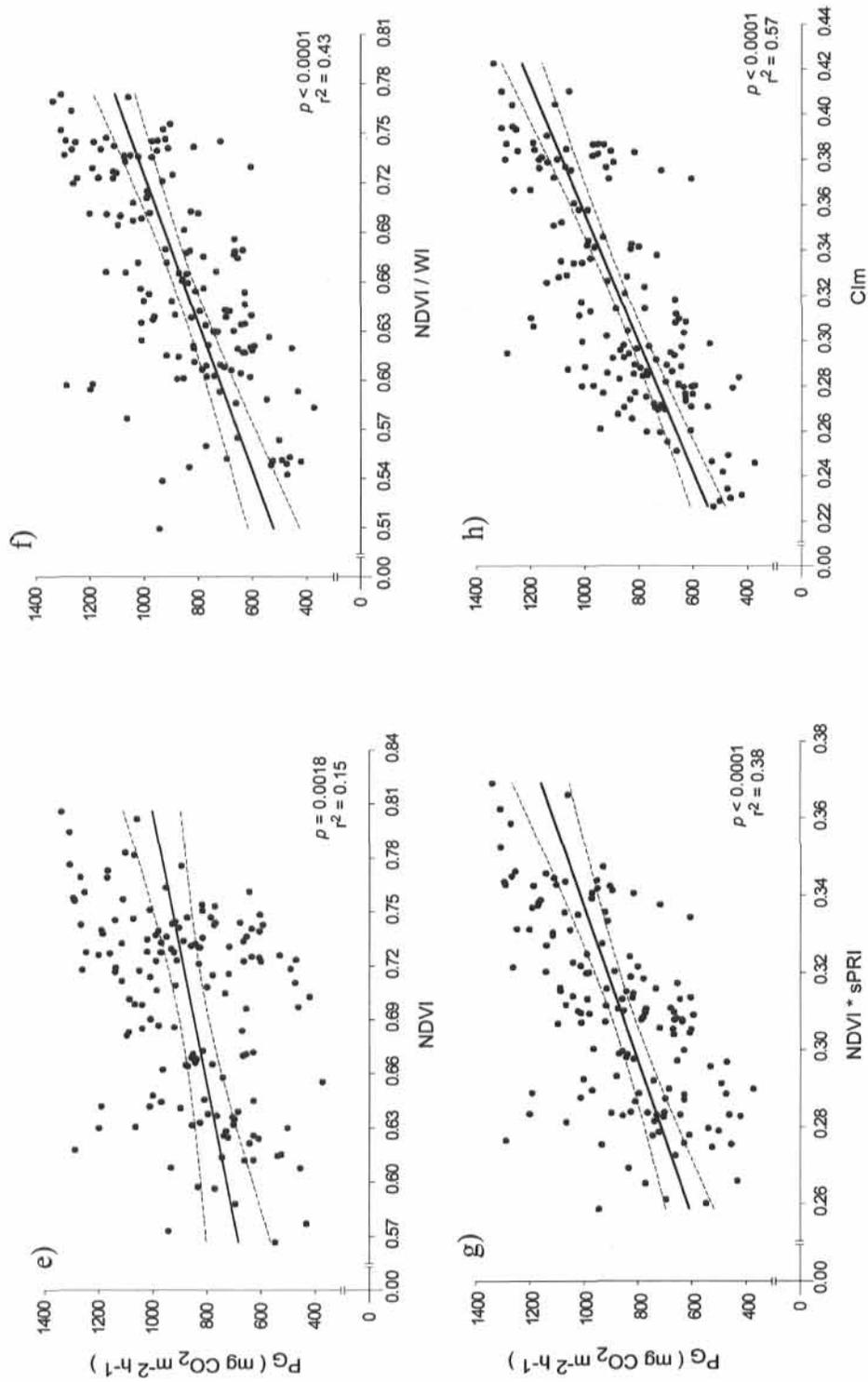


Figure 13b: Gross photosynthesis (P_G ; e,f,g,h) as a function of spectral indices. R-squares were computed according to Xu (2003). Full line is linear regression. Dotted lines show confidence belt ($\alpha=0.05$).

3.5 Discussion

3.5.1 Association between hydrological conditions and spectral indices both in laboratory and in field

All three indices (WI, NDWI and RDI) were strongly correlated to volumetric water content (VWC) of *Sphagnum* cores in the laboratory, on a species basis. In natural *Sphagnum* mats, species can be mixed. In presence of a large diversity of species, the use of RDI could be advantageous as it was best correlated to VWC when all species were considered together. In that case however, the correlation coefficients were lower than those obtained when considering each species separately. Therefore, if only a few species are present at a site, investigations for finding the index most adapted to these species should be worthwhile. For instance, in the present study, WI was significantly more correlated with VWC for *S. fallax* and *S. magellanicum* than other indices.

However, moss cover in collars of the study site was dominated by *S. fuscum* and *S. rubellum* for which no index obtained significantly stronger correlations with VWC in the laboratory experiment. Still, the strong correlations obtained for WI with *S. fuscum* and *S. rubellum* VWC suggest that it should be correlated with VWC for pure mats of either species in the field. Moreover, the similar relationship between WI and VWC for those two species suggests that strong correlation between those two variables for mixed mats of *S. rubellum* and *S. fuscum* in the field could be expected. Yet, for field data, correlations between WI and surface VWC for the two collars dominated by *S. rubellum* alone were significant and as strong as those obtained in the laboratory, but correlations were not significant for collars dominated by *S. fuscum* or both *S. fuscum* and *S. rubellum*. As already discussed in the result section, this could be explained by the higher vascular cover associated to these last collars. The results of the present study indicate that, within the communities tested, assessing surface volumetric water content with WI seems limited to pure *Sphagnum* lawns.

Within these *S. rubellum* lawns, correlation was also significant and strong between WI and water table depth. Thus, as reported by Harris *et al.*, (2006) for *S. pulchrum*, both surface water content and water table depth in communities dominated by *S. rubellum* were

correlated with great accuracy to ground-based reflectance data. Surface hydrological conditions in bogs are valuable indicators of CO₂ emissions, of *Sphagnum* photosynthesis rates and of CH₄ fluxes, which are important components of the total C balance in peatlands. Using remote sensing to map bryophytes has been proposed to indirectly assess hydrological conditions as bryophytes represent long-term indicators of water table level and accordingly of methane emissions (Bubier 1995; Bubier *et al.*, 1995; 1997; Thomas *et al.*, 2002). The fact that bryophytes species had specific niche relatively to water table depth has been largely demonstrated (e.g. Andrus *et al.*, 1983; Gignac, 1992). Moreover, it has been shown that moss and lichen ground cover of boreal ecosystems can be analysed regionally along with multiresolution satellite data (Rapalee *et al.*, 2001). Still, quantifying hydrological conditions directly with spectral data would give information on shorter term variations. Further work has to be undertaken to refine relationships between hydrological conditions and spectral data for dryer habitats such as ericaceous hummocks. However, even though the assessment of surface water content with ground-based reflectance seems problematic for hummocks, ground-based reflectance could still be linked to leaf water content of vascular plants, which was not evaluated here. Indeed, as leaf wetness of hummock shrubs is also important for CO₂ fluxes (Neumann *et al.*, 1994), using the association between ground-based reflectance and leaf water content could be relevant for hummocks in carbon fluxes studies.

3.5.2 Relationships between spectral indices and CO₂ fluxes

Several spectral indices and combinations of indices were tested to find good predictors of summer CO₂ fluxes in a boreal bog. The literature suggests that broadband NDVI is poorly associated to CO₂ fluxes with *Sphagnum*, although results are sparse. In the present study, narrowband NDVI (800, 660 nm) also gave poor adjustments to CO₂ fluxes. We thus reaffirm that NDVI is inadequate for assessing CO₂ fluxes in peatlands. NDVI is a canopy greenness index related to vegetation structure. In peatlands, vegetation structure is multi-layer with standing vascular plants and underlying mosses which can show different spectral properties. Indeed, the spectral reflectance measured in the present study varied considerably along the gradient of mosses and vascular plant covers (Figure 12).

According to the literature, *Sphagnum* genus has spectral properties distinct from green vascular plants. *Sphagnum* reflectance is lower than for vasculars in the NIR (Bubier *et al.*, 1997) and in the shortwave-infrared and shows pronounced water absorption features at approximately 1000 and 1200 nm (Volgemann and Moss, 1993; Bubier *et al.*, 1997). Also, *Sphagnum* reflectance in the visible part of the spectrum can be characterized by a peak in the green, the red or the brown according to the dominant color of the species. For instance, a broad peak centered between 570 and 640 nm, was observed for brown *S. fuscum* (Bubier *et al.*, 1997) and red individuals of *S. capillifolium* or *S. magellanicum* showed a red peak centered at 630 nm and no green peak (Volgemann and Moss, 1993; Bubier *et al.*, 1997). The red color of *Sphagnum*, and likely the reflectance peak in the red region, results partly from sphagnorubin (Rudolph and Jöhnk, 1982), a cell wall pigment associated to anthocyanins (Vowinkel, 1975). In our study, those spectral characteristics of *Sphagnum* genus were noticeable except for the lower reflectance in the NIR for *Sphagnum* than for vascular plants (Figure 12). However, the reflectance values reached in the NIR for collars dominated by *S. rubellum* were similar to the one obtained by Harris *et al.*, (2006) for field patches of *S. pulchrum* on their driest sampling period. As well, the reflectance of *Picea mariana* in the NIR has been shown in the literature to be lower (Fuentes *et al.*, 2001) than for vascular species involved in the studies mentioned above.

Actually, the particular spectral characteristics of *Sphagnum* were apparent in the spectral reflectance curves throughout the gradient of moss and vascular covers as well as among the different species of *Sphagnum* (Figure 12). Along this gradient, the NDVI extracted from the spectra did not follow the same pattern as CO₂ fluxes which led to poor adjustments between these two parameters across different bog communities. Additionally, PRI (hence sPRI) could have also been affected by the spectral properties of *Sphagnum*. Indeed, PRI formula (531, 570 nm) is centered on the green peak which simply did not appear for a lot of collars in the present study as *Sphagnum* were often red. Those two indices used in combination (NDVI*sPRI) gave moderate adjustments to CO₂ fluxes. Comparable results were obtained for the combination NDVI/WI.

As a matter of fact, this study showed that the use of an index more centered on the red-edge (680 - 750 nm; Horler *et al.*, 1983), like CI, was well associated to CO₂ fluxes and

thus seems to be more appropriate for assessing CO₂ fluxes along a gradient of *Sphagnum* and vascular plant covers in peatland. The better performance of CI over NDVI is somehow surprising since both indices are closely related. Indeed, the chlorophyll index CI (750, 705 nm) can be considered as a modified version of NDVI: CI is the result of investigations to find new wavelengths for the NDVI formula in order to avoid saturation in chlorophyll determination at high pigment concentrations (Gitelson and Merzlyak, 1994). Moreover, in the present study, CI and NDVI were strongly correlated ($p < 0.0001$ $r = 0.75$; data not shown). Still, the relationships between CI (or CI_m) and CO₂ fluxes at Pointe-Lebel site were rather good, namely for gross photosynthesis. Those results suggest that it could be a promising index in CO₂ fluxes studies over bog vegetation communities.

3.6 Conclusion

Our results show that a narrowband index like the Chlorophyll Index (CI) can be used as an indicator of CO₂ fluxes (*i.e.* both gross photosynthesis and net ecosystem exchange) across the different communities of a boreal bog. Also, the adjustment between CO₂ fluxes and both NDVI/WI and NDVI*sPRI was moderate. No consideration is needed for the timing of measurement within a growing season as the sampling period was not significant in the analyses. However, we can not conclude on the possibility of producing continuous maps of CO₂ fluxes across a whole biome including different ecosystems since we based our work on a single type of ecosystem: the boreal bog. We also make the assumption that the best index at the stand level would also be the best index at the landscape level for mapping the different components of CO₂ fluxes across bog vegetation types. Further work needs to be done to test the application of CI with a larger range of peatland communities. This is particularly true if we wish to include fens and bogs within the same relationship, as both peatland types are frequently mixed over large areas. We also suggest that the Water Index (WI) can be a valuable index to investigate as an indicator of water table depth among bog communities. However, reliably linking surface water content and spectral indices in the field seems to be limited to pure *Sphagnum* lawns.

Chapitre 4 : Conclusion générale

Ce projet de maîtrise avait pour objectif principal de tester la relation entre divers indices spectraux et les flux de CO₂ pour une diversité de communautés végétales de tourbière ombrotrophe. Également, l'intégration à ce projet de maîtrise d'expérimentations portant sur les conditions hydriques s'est avérée pertinente afin, d'une part, de tester la performance d'une combinaison d'indices tenant compte de la teneur en eau pour prédire la variation des flux de CO₂ et, d'autre part, évaluer la corrélation entre la réflectance spectrale et les propriétés hydriques sur le terrain.

Les résultats de ces travaux montrent que certains indices spectraux combinés ou seuls, dont tout spécialement l'indice CI, présentent un ajustement appréciable à la variation des flux de CO₂ au sein de diverses communautés végétales de tourbière lorsque l'échantillonnage est effectué à l'aide d'appareils au sol. Ils indiquent également que le calcul d'indices spectraux à partir de la réflectance mesurée par un spectroradiomètre tenu au-dessus de la canopée de la végétation n'est pertinent que dans une certaine mesure pour caractériser les conditions hydriques de surface. En effet, l'indice WI qui présentait une forte corrélation à la teneur en eau des sphaignes en laboratoire ne montrait sur le terrain une corrélation significative à la teneur en eau qu'avec des communautés de sphaignes pures dans des platières. Par ailleurs, la relation entre l'indice WI et la profondeur de la nappe phréatique était significative pour environ la moitié des communautés à l'étude, présageant de plus de possibilités.

Les objectifs et la méthodologie de ce projet de maîtrise contiennent plusieurs éléments innovateurs. En effet, malgré le rôle significatif des tourbières dans le cycle mondial du carbone, très peu d'études ont tenté de lier les flux de CO₂ à des données de télédétection pour ces écosystèmes. De plus, la présentation de données sur l'indice CI ou des combinaisons NDVI*sPRI ou NDVI/WI obtenues pour de la végétation de tourbière est rare, voire nulle pour la combinaison NDVI/WI. D'autre part, la relation entre la réflectance spectrale des sphaignes et la teneur en eau est bien documentée en laboratoire mais demeure peu étudiée sur le terrain. Ainsi, étant donné les nombreuses innovations de ce

projet de maîtrise, il était nécessaire d'appliquer une méthodologie permettant de bien caractériser la végétation impliquée, tout particulièrement en ce qui a trait à la présence de sphaignes. À cet égard, l'usage d'un appareil de réflectance spectrale tel que le spectroradiomètre, et de mesure de flux de CO₂ à l'aide de chambres, a été bénéfique.

Toutefois, l'établissement des relations statistiques à l'aide d'appareils au sol a grandement limité l'étendue spatiale des mesures acquises. En conséquence, les conclusions de ce projet de maîtrise se limitent à proposer les meilleurs indices pour caractériser les flux de CO₂ à plus grande échelle mais ne permettent pas cette caractérisation pour la tourbière de Pointe-Label ou de se prononcer sur la possibilité de le faire, en regard notamment à la mosaïque complexe de la végétation des tourbières. À la lumière des propositions indiquées dans la littérature et des résultats de ce projet de maîtrise, deux problématiques demeurent à explorer. Premièrement, l'étape subséquente serait de tester les relations statistiques à plus grande échelle en favorisant une échelle intermédiaire (Gamon *et al.*, 2004), par exemple, en combinant aux mesures de flux de CO₂ acquises par une tour météorologique des mesures de réflectance acquises à partir de cette même tour. Deuxièmement, les recherches devraient être entreprises pour plus d'un site de tourbière (minérotrophe et ombrotrophe) afin de déterminer si les relations statistiques établies peuvent être comparables pour un même écosystème ou si elles sont plutôt spécifiques à un site.

Une meilleure évaluation du cycle du carbone ayant cours dans les nombreuses et éloignées tourbières boréales, à l'aide notamment de la récolte de données sur les flux de CO₂ ou les propriétés hydriques, est essentielle et la télédétection offre, à travers diverses approches, des possibilités uniques et incontournables dans le contexte des changements climatiques.

Bibliographie

- Alm, J., A. Talanov, S. Saarnio, J. Silvola, E. Ikkonen, H. Aaltonen, H. Nykänen & P.J. Martikainen. 1997. Reconstruction of the carbon balance for microsites in a boreal oligotrophic fen, Finland. *Oecologia* **110**: 423-431.
- Alm, J. 1997. CO₂ and CH₄ fluxes and carbon balance in the atmospheric interaction of boreal peatlands. Joensuu: Summary of Ph.D thesis, University of Joensuu Publications in Sciences. No 44. 34 p.
- Alm, J., L. Schulman, J. Walden, H. Nykänen, P.J. Martikainen & J. Silvola. 1999. Carbon balance of a boreal bog during a year with an exceptionally dry summer. *Ecology* **80**: 161-174.
- Andrus, R. E., D. J. Wagner & J. E. Titus. 1983. Vertical zonation of *Sphagnum* mosses along hummock-hollow gradients. *Canadian Journal of Botany* **61**: 3128-3139.
- Bartlett, D. S., G. J. Whiting & J. M. Hartman. 1990. Use of vegetation indices to estimate intercepted solar radiation and net carbon dioxide exchange of a grass canopy. *Remote Sensing of Environment* **30**: 115-128.
- Bellisario, L. M., T. R. Moore & J. L. Bubier. 1998. Net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland, northern Manitoba. *Écoscience* **5**: 534-541.
- Bilskie, J. 2001. Soil water status: content and potential. Campbell Scientific Inc, Application Note: 2S-I, 1 p.
- Boelman, N. T., M. Stieglitz, H. M. Rueth, M. Sommerkorn, K. L. Griffin, G. R. Shaver & J. A. Gamon. 2003. Response of NDVI, biomass, and ecosystem gas exchange to long-term warming and fertilization in wet sedge tundra. *Oecologia* **135**: 414-421.
- Bryant, R. G. & A. J. Baird. 2003. The spectral behaviour of *Sphagnum* canopies under varying hydrological conditions. *Geophysical Research Letters* **30**: 1134-1137.
- Bubier, J. L., T. R. Moore & N. T. Roulet. 1993. Methane emissions from wetlands in the midboreal region of northern Ontario, Canada. *Ecology* **74**: 2240-2254.
- Bubier, J. L. 1995. The relationship of vegetation to methane emission and hydrochemical gradients in northern peatlands. *Journal of Ecology* **83**: 403-420.
- Bubier, J. L., T. R. Moore & S. Juggins. 1995. Predicting methane emission from bryophyte distribution in northern Canadian peatlands. *Ecology* **76**: 677-693.

- Bubier, J. L., B. N. Rock & P. M. Crill. 1997. Spectral reflectance measurements of boreal wetland and forest mosses. *Journal of Geophysical Research* **102**: 29 483-29 494.
- Bubier, J. L., G. Bhatia, T. R. Moore, N. T. Roulet & P. M. Lafleur. 2003a. Spatial and temporal variability in growing-season net ecosystem carbon dioxide exchange at a large peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems* **6**: 353-367.
- Bubier, J., P. Crill, A. Mosedale, S. Froking & E. Linder. 2003b. Peatland responses to varying interannual moisture conditions as measured by automatic CO₂ chambers. *Global Biogeochemical Cycles* **17**: 1066.
- Bull, C. R. 1991. Wavelength selection of near-infrared reflectance moisture meters. *Journal of Agricultural Engineering Research* **49**: 113-125.
- Buteau, P. 1989. Atlas des tourbières du Québec méridional. Québec : Direction générale de l'exploration géologique et minérale, Ministère de l'Énergie et des Ressources (Mines). DV 89-02. 304 p. : 149 cartes géographiques.
- Cihlar, J., P. H. Caramori, P. H. Schuepp, R. L. Desjardins & I. MacPherson. 1992. Relationship between satellite-derived vegetation indices and aircraft-based CO₂ measurements. *Journal of Geophysical Research* **97**: 18 515-18 521.
- Duggin, M. J. & W. R. Philipson. 1982. Field measurement of reflectance: some major considerations. *Applied Optics* **21**: 2833-2840.
- Environnement Canada, Moyennes et normales climatiques au Canada, [En ligne le 21/16/2002], < www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html >, (Page consultée le 06/03/2006).
- Faubert, P. 2004. The effect of long-term water level drawdown on the vegetation composition and CO₂ fluxes of a boreal peatland in central Finland. 67 p. Mémoire de maîtrise, Département de phytologie, Université Laval, Québec.
- Foster, D. R. & P. H. Glaser. 1986. The raised bogs of south-eastern Labrador, Canada: classification, distribution, vegetation and recent dynamics. *Journal of Ecology* **74**: 47-71.
- Froking, S. E., J. L. Bubier, T. R. Moore, T. Ball, L. M. Bellisario, A. Bhardwaj, P. Carroll, P. M. Crill, P. M. Lafleur, J. H. McCaughey, N. T. Roulet, A. E. Suyker, S. B. Verma, J. M. Waddington & G. J. Whiting. 1998. Relationship between ecosystem productivity and photosynthetically active radiation for northern peatlands. *Global Biogeochemical Cycles* **12**: 115-126.
- Fuentes, D., J. A. Gamon, H.-I. Qiu, D. A. Sims & D. A. Roberts. 2001. Mapping Canadian boreal forest vegetation using pigment and water absorption features derived from the AVIRIS sensor. *Journal of Geophysical Research* **106**: 33 565-33 577.

- Gamon, J. A., C. B. Field, W. Bilger, O. Bjorkman, A. L. Fredeen & J. Peñuelas. 1990. Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia* **85**: 1-7.
- Gamon, J. A., J. Peñuelas & C. B. Field. 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment* **41**: 35-44.
- Gamon, J. A., L. Serrano & J. S. Surfus. 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* **112**: 492-501.
- Gamon, J. A. & J. S. Surfus. 1999. Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist* **143**: 105-117.
- Gamon, J. A., K. F. Huemmrich, D. R. Peddle, J. Chen, D. Fuentes, F. G. Hall, J. S. Kimball, S. Goetz, J. Gu, K. C. McDonald, J. R. Miller, M. Moghaddam, A. F. Rahman, J.-L. Roujean, E. A. Smith, C. L. Walthall, P. Zarco-Tejada, B. Hu, R. Fernandes & J. Cihlar. 2004. Remote sensing in BOREAS: Lessons learned. *Remote Sensing of Environment* **89**: 139-162.
- Gao, B.-C. 1996. NDWI: A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sensing of Environment* **58**: 257-266.
- Gerdol, R., A. Bonora, R. Gualandri & S. Pancaldi. 1996. CO₂ exchange, photosynthetic pigment composition, and cell ultrastructure of *Sphagnum* mosses during dehydration and subsequent rehydration. *Canadian Journal of Botany* **74**: 726-734.
- Gignac, L. D. 1992. Niche structure, resource partitioning, and species interactions of mire bryophytes relative to climatic and ecological gradients in Western Canada. *The Bryologist* **95**: 406-418.
- Gitelson, A. & M. N. Merzlyak. 1994. Spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. *Journal of Plant Physiology* **143**: 286-292.
- Gorham, E. 1991. Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* **1**: 182-195.
- Harris, A., R. G. Bryant & A. J. Baird. 2005. Detecting near-surface moisture stress in *Sphagnum* spp. *Remote Sensing of Environment* **97**: 371-381.
- Harris, A., R. G. Bryant & A. J. Baird. 2006. Mapping the effects of water stress on *Sphagnum*: Preliminary observations using airborne remote sensing. *Remote Sensing of Environment* **100**: 363-378.

- Hayward, P. M. & R. S. Clymo. 1982. Profiles of water content and pore size in *Sphagnum* and peat, and their relation to peat bog ecology. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences **215**: 299-325.
- Hope, A. S., J. S. Kimball & D. A. Stow. 1993. The relationship between tussock tundra spectral reflectance properties and biomass and vegetation composition. International Journal of Remote Sensing **14**: 1861-1874.
- Horler, D. N. H., M. Dockray & J. Barber. 1983. The red edge of plant leaf reflectance. International Journal of Remote Sensing **4**: 273-288.
- Ingram, H. A. P. 1978. Soil layers in mires: function and terminology. Journal of Soil Science **29**: 224-227.
- Kurets, V. K., E. N. Ikkonen, J. Alm, A. V. Talanov, S. N. Drozdov, J. Silvola & E. G. Popov. 1998. Effects of light and temperature regimes and groundwater level on CO₂ exchange in an open plot of oligotrophic bog. Russian Journal of Ecology **29**: 11-15.
- Kuusk, A., M. Lang & T. Nilson. 2004. Simulation of the reflectance of ground vegetation in sub-boreal forests. Agricultural and Forest Meteorology **126**: 33-46.
- Lafleur, P. M., J. H. McCaughey, D. W. Joiner, P. A. Bartlett & D. E. Jelinski. 1997. Seasonal trends in energy, water, and carbon dioxide fluxes at a northern boreal wetland. Journal of Geophysical Research **102**: 29 009-29 020.
- Lafleur, P. M., N. T. Roulet, J. L. Bubier, S. Frolking & T. R. Moore. 2003. Interannual variability in the peatland-atmosphere carbon dioxide exchange at an ombrotrophic bog. Global Biogeochemical Cycles **17**: 1036-1049.
- Laidler, G. J. & P. Treitz. 2003. Biophysical remote sensing of arctic environments. Progress in Physical Geography **27**: 44-68.
- Lillesand, T. M. & R. W. Kiefer. 2000. Remote sensing and image interpretation. Fourth edition. New-York: John Wiley & Sons Inc. 724 p.
- McMichael, C. E., A. S. Hope, D. A. Stow, J. B. Fleming, G. Vourlitis & W. Oechel. 1999. Estimating CO₂ exchange at two sites in Arctic tundra ecosystems during the growing season using vegetation index. International Journal of Remote Sensing **20**: 683-698.
- McNeil, P. & J. M. Waddington. 2003. Moisture controls on *Sphagnum* growth and CO₂ exchange on a cutover bog. Journal of Applied Ecology **40**: 354-367.

- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF). Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec, [En ligne en 2003], < www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire-zones-carte.jsp >, (Page consultée le 21/02/2007).
- Moore, T. R. 2001. Les processus biogéochimiques liés au carbone. Dans *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Payette, S. & L. Rochefort (éd.). Québec : Les Presses de l'Université Laval. p. 183-197.
- Moore, T. R., J. L. Bubier, S. E. Frolking, P. M. Lafleur & N. T. Roulet. 2002. Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog. *Journal of Ecology* **90**: 25-36.
- Moore, T. R., P. M. Lafleur, D. M. I. Poon, B. W. Heumann, J. W. Seaquist & N. T. Roulet. 2006. Spring photosynthesis in a cool temperate bog. *Global Change Biology* **12**: 1-13.
- Murray, K. J., P. C. Harley, J. Beyers, H. Walz & J. D. Tenhunen. 1989. Water content effects on photosynthetic response of *Sphagnum* mosses from the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. *Oecologia* **79**: 244-250.
- Neill, J. J. & O. J. Dunn. 1975. Equality of dependent correlations coefficients. *Biometrics* **31**: 531-543.
- Neumann, H. H., G. D. Hartog, K. M. King & A. C. Chipanshi. 1994. Carbon dioxide fluxes over a raised open bog at the Kinosheo Lake tower site during the Northern Wetlands Study (NOWES). *Journal of Geophysical Research* **99**: 1529-1538.
- Peñuelas, J., J. A. Gamon, K. L. Griffin & C. B. Field. 1993a. Assessing community type, plant biomass, pigment composition, and photosynthetic efficiency of aquatic vegetation from spectral reflectance. *Remote Sensing of Environment* **46**: 110-118.
- Peñuelas, J., I. Filella, C. Biel, L. Serrano & R. Savé. 1993b. The reflectance at the 950-970 nm region as an indicator of plant water status. *International Journal of Remote Sensing* **14**: 1887-1905.
- Peñuelas, J., I. Filella & J. A. Gamon. 1995. Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytologist* **131**: 291-296.
- Peñuelas, J., J. Pinol, R. Ogaya & I. Filella. 1997. Estimation of plant water concentration by the reflectance Water Index WI (R900/R970). *International Journal of Remote Sensing* **18**: 2869-2875.
- Peñuelas, J. & I. Filella. 1998. Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends in Plant Science* **3**: 151-156.

- Post, W. M., W. R., Emanuel, P. J. Zinke & A. G. Stangenberger. 1982. Soil carbon pool and world life zones. *Nature* **298**: 156-159.
- Rahman, A. F., J. A. Gamon, D. A. Fuentes, D. A. Roberts & D. Prentiss. 2001. Modeling spatially distributed ecosystem flux of boreal forest using hyperspectral indices from AVIRIS imagery. *Journal of Geophysical Research* **106**: 33 579-33 591.
- Rapalee, G., L. T. Steyaert & F. G. Hall. 2001. Moss and lichen cover mapping at local and regional scales in the boreal forest ecosystem of central Canada. *Journal of Geophysical Research* **106**: 33 551-33 563.
- Rollin, E. M. & E. J. Milton. 1998. Processing of high spectral resolution reflectance data for the retrieval of canopy water content information. *Remote Sensing of Environment* **65**: 86-92.
- Roulet, N. T. 2000. Peatlands, carbon storage, greenhouse gases, and the Kyoto protocol: prospects and significance for Canada. *Wetlands* **20**: 605-615.
- Rouse, J. W. Jr., R. H. Haas, J. A. Schell & D. W. Deering. 1974. Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. Dans NASA, Goddard Space Flight Center 3d ERTS-1 Symp. Vol. 1. Sect. A. p. 309-317.
- Rudolph, H. & A. Jöhnk. 1982. Physiological aspects of phenolic compounds in the cell walls of *SPHAGNA*. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **53**: 195-203.
- Sellers, P. J. 1985. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. *International Journal of Remote Sensing* **6**: 1335-1372.
- Sellers, P. J. 1987. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration II. The role of biophysics in the linearity of their interdependence. *Remote Sensing of Environment* **21**: 143-183.
- Shurpali, N. J., S. B. Verma, J. Kim & T. J Arkebauer. 1995. Carbon dioxide exchange in a peatland ecosystem. *Journal of Geophysical Research* **100**: 14 319-14 326.
- Silvola, J. & H. Aaltonen. 1984. Water content and photosynthesis in the peat mosses *Sphagnum fuscum* and *S. angustifolium*. *Annales Botanici Fennici* **21**: 1-6.
- Silvola, J., J. Alm, U. Ahlholm, H. Nykänen & P. J. Martikainen. 1996. CO₂ fluxes from peat in boreal mires under varying temperature and moisture conditions. *Journal of Ecology* **84**: 219-228.
- Sims, D. A. & J. A. Gamon. 2002. Relationship between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment* **81**: 337-354.

- Stylinski, C. D., Gamon, J. A. & W. C. Oechel. 2002. Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia* **131**: 366-374.
- Suyker, A. E., S. B. Verma & T. J. Arkebauer. 1997. Season-long measurement of carbon dioxide exchange in a boreal fen. *Journal of Geophysical Research* **102**: 29 021-29 028.
- Thomas, V., P. Treitz, D. Jelinski, J. Miller, P. Lafleur & J. H. McCaughey. 2002. Image classification of a northern peatland complex using spectral and plant community data. *Remote Sensing of Environment* **84**: 83-99.
- Tucker, C. J. 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment* **8**: 127-150.
- Tucker, C. J., I. Y. Fung, C. D. Keeling & R. H. Gammon. 1986. Relationship between atmospheric CO₂ variations and a satellite-derived vegetation index. *Nature* **319**: 195-199.
- Tuittila, E.-S. & V.-M. Komulainen. 1995. Vegetation and CO₂ balance in an abandoned harvested peatland in Aitoneva, southern Finland. *Suo* **46**: 69-80.
- Tuittila, E.-S., V.-M. Komulainen, H. Vasander & J. Laine. 1999. Restored cut-away peatland as a sink for atmospheric CO₂. *Oecologia* **120**: 563-574.
- Ustin, S. L., D. A. Roberts, J. A. Gamon, G. P. Asner & R. O. Green. 2004. Using imaging spectroscopy to study ecosystem processes and properties. *BioScience* **54**: 523-534.
- Vitt, D. H. 2000. Peatlands: ecosystems dominated by bryophytes. Dans *Bryophyte Biology*. A.J. Shaw et B. Goffinet (éds). Cambridge: Cambridge University Press. p. 312-343.
- Vogelmann, J. E. & D. M. Moss. 1993. Spectral reflectance measurements in the genus *Sphagnum*. *Remote Sensing of Environment* **45**: 273-279.
- Vourlitis, G. L., W. C. Oechel, S. J. Hastings & M. A. Jenkins. 1993. A system for measuring *in situ* CO₂ and CH₄ flux in unmanaged ecosystems: an arctic example. *Functional Ecology* **7**: 369-379.
- Vowinkel, E. 1975. Cell wall pigments of peat mosses, 2: The structure of sphagnorubin. *Chemische Berichte* **108**: 1166-1181.
- Waddington, J. M. & N. T. Roulet. 1996. Atmosphere-wetland carbon exchanges: Scale dependency of CO₂ and CH₄ exchange on the developmental topography of a peatland. *Global Biogeochemical Cycles* **10**: 233-245.

- Whiting, G. J., D. S. Bartlett, S. Fan, P. S. Bakwin & S. C. Wofsy. 1992. Biosphere/atmosphere CO₂ exchange in tundra ecosystems: community characteristics and relationships with multispectral surface reflectance. *Journal of Geophysical Research* **97**: 16 671-26 680.
- Whiting, G. J. 1994. CO₂ exchange in the Hudson Bay lowlands: Community characteristics and multispectral reflectance properties. *Journal of Geophysical Research* **99**: 1519-1528.
- Xu, R. 2003. Measuring explained variation in linear mixed effects models. *Statistics in Medicine* **22**: 3527-3541.
- Yoshikawa, K., P. P. Overduin & J. W. Harden. 2004. Moisture content measurements of moss (*Sphagnum* spp.) using commercial sensors. *Permafrost and Periglacial Processes* **15**: 309-318.
- Zarco-Tejada, P. J. & J. Miller. 1999. Land cover mapping at BOREAS using red-edge spectral parameters from CASI imagery. *Journal of Geophysical Research* **104**: 27 291-27 933.