



LES FONCTIONS HYDROLOGIQUES, BIOGEOCHIMIQUES ET BIOLOGIQUES DES ZONES HUMIDES

Éléments de connaissance

BASSINS RHÔNE-MÉDITERRANÉE ET DE CORSE

Janvier 2021

**SAUVONS
L'EAU!**

REMERCIEMENTS

L'agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse remercie vivement les nombreuses personnes qui ont contribué directement ou indirectement à l'élaboration de ce rapport.

Rédaction :

Anne Rapin, Fanny Fontanel, François Chambaud.

Suivi du projet :

François Chambaud, Jean-Louis Simonnot et Stéphane Stroffek

Contributeurs, relecteurs :

Ce travail a bénéficié des relectures et des contributions de Geneviève Chiapusio (CARTEL UMR INRA 042 Université Savoie Mont-Blanc), Jérôme Porteret (CEN Savoie), Laurent Cadilhac, Achille André, Kristell Astier-Cohu, Laurent Roy (Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse).

Le Conseil scientifique du Comité de bassin Rhône-Méditerranée a examiné les versions successives du document et formulé des propositions d'amélioration de son contenu et de sa forme. Le conseil scientifique a rédigé le préambule accompagnant ce bilan des connaissances sur les fonctions des zones humides.

Citation du document :

Rapin A., Fontanel F., Chambaud F., 2021. Fonctions hydrologique, biogéochimique et biologique des zones humides : éléments de connaissance. Collection « eau & connaissances ». Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse. 198 pages + annexes.

AVERTISSEMENT

Ce document de connaissance des zones humides essentiellement continentales est rédigé dans une démarche de synthèse bibliographique construite principalement à partir de la littérature scientifique. Des références techniques, d'instances de bassin par exemple, sont rapportées. Pour simplifier la lecture et les dissocier de la documentation scientifique, les références techniques sont présentées en note de bas de page.

Cette synthèse n'a pas pour ambition d'être exhaustive au regard des thématiques « fonctions des zones humides », puisque certains sujets ne sont pas développés notamment pour ce qui concerne les services écosystémiques (sociaux et économiques par exemple). Ces choix assumés sont précisés dans le texte et renvoient vers de la documentation complémentaire quand elle est disponible.

PREAMBULE

Même si les zones humides ont été les premiers milieux naturels à faire l'objet d'une convention internationale de protection adoptée en 1971 dans la ville iranienne de Ramsar, même si ces milieux longtemps mal perçus ont depuis fait l'objet de nombreuses recherches scientifiques, et malgré des assertions reprises dans nombre de publications, des questions paraissent encore sans réponse scientifiquement établie et des incertitudes demeurent parfois sur les effets attendus d'opérations de gestion ou de restauration. Par exemple : jouent-elles vraiment un rôle d'éponges susceptibles d'atténuer les crues puis de soutenir les débits d'étiage ? Sont-elles des écosystèmes capables de stocker de grandes quantités de carbone ou, au contraire, peuvent-elles émettre, dans certaines conditions, des gaz à effet de serre (gaz carbonique, méthane) ? Ces controverses sur leurs fonctions et les services susceptibles d'être rendus par les zones humides résultent notamment de leur diversité et de la complexité de leur fonctionnement.

En effet, la dénomination de zones humides regroupe une grande variété de milieux : depuis les tourbières d'altitude jusqu'aux bordures des lagunes, marais littoraux aux eaux plus ou moins salées, en passant par les annexes fluviales des plaines alluviales, les forêts riveraines, les prairies humides, les étangs, les bords de lacs. Ce sont quasiment tous les types de zones humides qui sont présents dans les bassins Rhône-Méditerranée et de Corse. Situées dans des environnements très différents, d'origines très diverses, elles diffèrent donc aussi par leurs modes de fonctionnement et offrent une multitude de conditions d'habitat à des biodiversités végétales, animales mais aussi microbiennes.

Dans le but d'éclairer les gestionnaires, les maîtres d'ouvrage, les élus, et d'élaborer un argumentaire en faveur de l'intérêt de la préservation et de la restauration des zones humides, ce document propose un bilan actualisé des connaissances du fonctionnement de ces écosystèmes en réalisant une synthèse des résultats de recherches à partir des revues scientifiques internationales ainsi que des retours d'expériences de restaurations.

Afin de comprendre les processus et mécanismes internes aux écosystèmes, il est nécessaire d'analyser ces processus en disséquant ces écosystèmes puis en classant ces processus en fonctions hydrologiques, biogéochimiques et biologiques. Mais il est tout aussi nécessaire de bien garder à l'esprit que chaque zone humide est un système complexe dans lequel tous ces processus interfèrent les uns avec les autres, en se déroulant à différentes échelles spatiales et temporelles, comme le montre le dernier chapitre à l'aide d'exemples concrets.

Les membres du Conseil scientifique du Comité de bassin Rhône-Méditerranée le 14 octobre 2020

LISTE DES PRINCIPALES ABREVIATIONS

DCE : Directive cadre sur l'eau adoptée le 23 octobre 2000

EBF : Espace de bon fonctionnement

MO : matière organique

OF : Orientations fondamentales du SDAGE

PDM : Programme de mesures

PGSZH : Plan de gestion stratégique des zones humides

PNRZH : Programme national de recherche sur les zones humides

RhoMéO : Rhône Méditerranée Outils

RMC : Rhône Méditerranée Corse

SAGE : Schéma d'aménagement et de gestion des eaux

SDAGE : Schéma directeur d'aménagement et de gestion des eaux

TVB : Trame Verte et Bleue

ZH : zone humide

NB : ici sont présentées les principales abréviations qui reviennent régulièrement dans le document. Les abréviations et les termes techniques plus spécifiques sont expliqués au fil du document.

SOMMAIRE

CHAPITRE 1 : CE QU'IL FAUT RETENIR	5
1.Fonction hydrologique	5
2. Fonction biogéochimique	7
2.1 Carbone	7
2.2 Azote	10
2.3 Phosphore	12

3. Fonction biologique	12
4. Les fonctions des zones humides en quelques exemples	14

CHAPITRE 2 : ELEMENTS DE CONNAISSANCE	17
1. INTRODUCTION.....	17
1.1 Contexte du projet	17
1.2 Objectifs	21
1.3 Eléments clefs du chapitre	22

2. Généralités et définitions	23
2.1 Zones humides : definition, délimitations, cadre réglementaire.....	23
2.2 Les zones humides, une grande variété d'écosystèmes.....	27
2.3 Fonctions, processus, fonctionnement et services	34
2.4 Eléments clefs	40

3. Fonction hydrologique	43
3.1 Introduction	43
3.2 Entrées et sorties d'eau dans les zones humides : bilan hydrologique	47
3.3 Capacité de stockage et de restitution	50
3.4 Rétention de sédiments et recharge du débit solide	62
3.5 Services associés.....	62
3.6 Eléments clefs associés à la fonction hydrologique	64

4. Fonction biogéochimique	66
4.1 Introduction	66
4.2 Production primaire, décomposition de la matière organique et engorgement des sols	69

4.3 Sous-fonctions biogéochimiques liées au carbone	72
4.4 Sous-fonctions biogéochimiques liées à l'azote.....	91
4.5 Sous-fonctions biogéochimiques liées au phosphore	110
4.6 Services.....	121
4.7. Eléments clefs associés à la fonction biogéochimique	122

5. Fonction biologique 123

5.1 La sous-fonction Habitat.....	124
5.2. La sous-fonction connectivité	131
5.3. Services	143
5.4. Eléments clefs associés à la fonction biologique	145

6. Interactions des fonctions et espace de bon fonctionnement..... 146

6.1. Les interdependances entre les fonctions.....	146
6.2. L'espace de bon fonctionnement.....	157
6.3. Les services rendus pour le territoire.....	160

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 163

LISTE DES TABLEAUX..... 192

LISTE DES FIGURES 193

ANNEXES

CHAPITRE 1 : CE QU'IL FAUT RETENIR

La compréhension du fonctionnement et l'analyse des fonctions des zones humides est une démarche prônée par le SDAGE Rhône-Méditerranée 2016-2021. Elle permet une approche factuelle de la zone humide au sein de l'hydrosystème et non plus seulement une prise en compte de celle-ci majoritairement fondée sur sa valeur biologique ou son appartenance à une typologie. Ce chapitre propose un rapide aperçu du contenu de la synthèse des connaissances illustré de quelques exemples concrets de préservation et de restauration dans les territoires. Il est important de penser globalement les zones humides avant de les panser localement.

1. FONCTION HYDROLOGIQUE

Cette fonction est illustrée par des extraits de quelques études réalisées dans les bassins métropolitains ou au niveau international. Ceux-ci rendent compte qualitativement ou quantitativement de l'intérêt des zones humides dans le bon fonctionnement de l'hydrosystème.

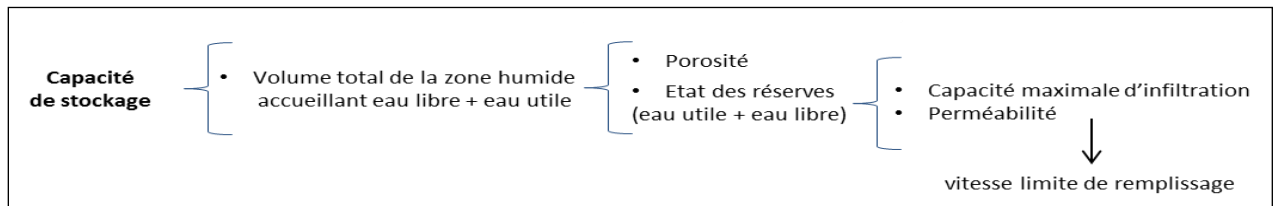
Une étude a été réalisée par l'Agence de l'eau Seine-Normandie, dans la moyenne vallée de l'Oise qui possède une zone humide alluviale de 5 000 ha. Celle-ci joue un rôle de soutien des étiages compris entre 12 et 23 millions de m³ d'eau (soit 2 400 à 4 600 m³/ha). Il a été estimé que remplacer ce service de régulation du débit moyen par un ouvrage de soutien d'étiage reviendrait à investir entre 18 et 35 millions d'euros (Laurans et al. 1996).

Pour un tronçon de la Loire allant du barrage de Villerest (en Amont de Roanne) au bec d'Allier (aval de Nevers), le stockage de la plaine alluviale (zones humides inondables) est estimé entre 500 à 700 millions de m³ d'eau, ce qui contribue à une diminution de la hauteur d'eau en aval du bec d'Allier estimée entre 18 à 50 cm pour une crue de référence trentennale.

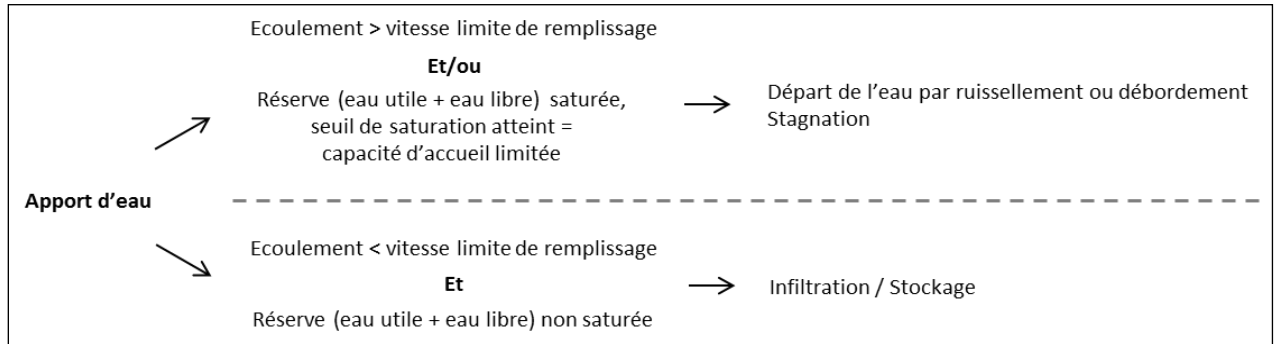
Une étude portant sur le service d'atténuation de crue rendu par les plaines d'inondation situées aux Etats-Unis au Nord de l'Etat de Virginie a estimé celui-ci à une valeur de 77\$ (68€) par hectare de plaine inondable et par an (Lawrence et al. 2019).

A retenir

- Le régime hydrologique est le paramètre principal contrôlant la présence des zones humides (Barnaud et Fustec 2007 ; NWWG 1997), ce qui en fait un critère essentiel pour les actions de préservation ou de restauration.
- Six sous-fonctions hydrologiques ont été distinguées (Barnaud et Fustec, 2007 ; Bouzillé 2014 ; Gayet et al. 2016 ; PNRZH 2014 ; Smith et al. 1995, 2013) : le stockage d'eau, le ralentissement de la vitesse d'écoulement, la recharge de la nappe, la rétention de sédiments, la recharge du débit solide et le soutien des étiages.
- Seule l'eau dite « libre » ou « gravitaire », qui circule librement sous l'action de la gravité, peut soutenir les étiages. L'eau retenue à la surface des particules du sol par la force capillaire est utile car absorbable par les végétaux. Celle retenue par adsorption est dite « liée » et son temps de renouvellement est supérieur à un cycle hydrologique.
- La réalisation de la fonction hydrologique d'une zone humide dépend aussi de sa géométrie (i.e. taille, forme et épaisseur), du contexte géomorphologique dans laquelle elle se trouve, de sa position dans le paysage et des caractéristiques intrinsèques de la zone humide à un instant donné (saturation en eau par exemple). La réalisation de cette fonction varie ainsi au cours des saisons (Bullock et Acreman 2003). La capacité de stockage de l'eau dans une zone humide dépend de caractéristiques qui lui sont propres et des paramètres d'écoulement liés à l'apport :



Ci-dessus : paramètres et variables impliqués dans la capacité de stockage d'une zone humide. Les accolades peuvent être remplacées par "dépend de/du".



Ci-dessus : configurations favorables ou non au stockage d'eau dans la zone humide.

- L'analogie de l'éponge attribuée aux tourbières « tire probablement son origine dans la confusion qui est communément faite entre la présence (ou l'absence) d'eau et sa disponibilité pour les autres compartiments de l'hydrosystème. En d'autres termes, il s'agit de distinguer l'eau qui circule de manière effective et qui est renouvelée à l'échelle d'un cycle hydrologique, de l'eau qui est stockée et non renouvelée à l'échelle de temps saisonnière. » Graillet et al. (2017).
- Bien que le stockage de l'eau par les tourbières peut atteindre jusqu'à 90% de son volume, le niveau élevé de la nappe varie peu, ce qui limite le volume disponible pour un stockage complémentaire d'eau, même temporaire. Ceci est particulièrement vrai en période humide. Ainsi, la sous-fonction de stockage par infiltration est limitée en volume et pour des fenêtres de temps restreintes.
- En présence de couvert végétal, le ralentissement de l'écoulement est reconnu (Holden, 2008). Lorsque la topographie le permet, dans les plaines alluviales et dans les zones de dépressions, les zones humides stockent en surface, de manière temporaire, des lames d'eau qui favorisent l'écêtement ou le laminage des crues. Les échanges avec la nappe sont fortement dépendants du contexte hydrogéomorphologique et de la perméabilité des aquifères (granulométrie). Enfin, comme le conclut l'étude hydrologique de plusieurs tourbières de petite taille à l'échelle d'un bassin, les tourbières « ont un impact indéniable pour la régulation des écoulements » et il est nécessaire d'« envisager l'effet cumulé de la présence de près d'un millier d'hectares de tourbières à l'échelle du massif du Forez » (Graillet et al., 2017).
- Ceci invite donc à adopter une vision plus globale qui prend en compte les effets d'un ensemble de tourbières à l'échelle d'un bassin. Ce constat rejoint la mise en œuvre de plans de gestion stratégique prônée par le SDAGE à l'échelle du sous-bassin.
- La revue bibliographique menée par Bullock et Acreman (2003) sur 169 études, incluant au total 400 sites de zones humides réparties dans le monde, tire les conclusions suivantes :
 - ❖ dans 81% des études citées, la présence d'une zone humide influence le cycle hydrologique. Ces systèmes possèdent donc des liens et interactions avec les différents compartiments de l'hydrosphère ;
 - ❖ 82% des zones humides de plaines d'inondation et 41 % des zones humides de têtes de bassins réalisent la fonction de stockage d'eau de surface à court terme, décalant ainsi les pics de crue ou lissant les hydrogrammes ;
 - ❖ dans 46% des cas rapportés, la recharge de la nappe par la zone humide a lieu, mais l'intensité des interactions n'est pas précisée ;
 - ❖ 20% des milieux observés jouent un rôle de recharge du débit fluvial en phase d'étiage.

- Les rôles associés à la fonction hydrologique sont des services de régulations : laminage, écrêtement de crues et régulation du débit moyen, maintien de la ressource en eau et recharge sédimentaire aval. Il s'agit de conséquences directes de la réalisation des sous-fonctions hydrologiques. Ces services peuvent également être nommés comme suit : protection des populations et des biens, bon fonctionnement des cours d'eau, disponibilité de la ressource en eau.

2. FONCTION BIOGEOCHIMIQUE

Dans le temps et l'espace, les zones humides dans leur diversité jouent le rôle de puits, de sources et de transformation pour les éléments associés à la dynamique de la matière organique (carbone, azote, phosphore, soufre ...). La fonction hydrologique est indispensable pour que les différents processus biogéochimiques puissent avoir lieu. La prise en compte des échelles de temps ainsi que des suivis à long terme sont nécessaires pour évaluer la résultante des sous-fonctions de puits ou de source d'une zone humide par rapport à un élément donné (Hoffmann et al. 2009).

2.1 CARBONE

Carbone sous-fonction de puits

- Les zones humides couvrent moins de 10% des terres de la planète. A superficie équivalente, c'est le biome qui présente la capacité de stockage du carbone la plus importante (Villa et Bernal 2018) et qui possède donc la plus grande densité de carbone (quantité de C rapportée à la superficie couverte) (Kayranli et al. 2010).
- Les zones humides stockent près de deux fois plus de carbone que l'ensemble des forêts de la planète (Ciais et al. 2013 ; Shvidenko et al. 2005).
- Les zones humides contribuent à environ 20% des 2 500 Gt de carbone mondiale stockées dans les sols (Gorham 1995 ; Lal 2008). A titre comparatif, cet ordre de grandeur est similaire à celui de la quantité de carbone piégée dans les ressources pétrolières (230 Gt C) et représente près des deux tiers des teneurs en carbone atmosphérique (720 Gt C, année 1990) (Falkowski et al. 2000; Mitra et Vlek 2005).
- Le carbone est piégé principalement dans le sol des zones humides, sous la forme organique. Les sols des zones humides constituent le compartiment majeur de stockage de carbone à l'échelle globale (Mira et al. 2005).
- L'accumulation de carbone dans les zones humides est possible car la production primaire est excédentaire au regard de la minéralisation de la matière organique (Mitsch et Gosselink 2007). La saturation en eau et une forte inertie thermique sont propices au stockage de carbone.
- Les zones humides naturelles, et plus particulièrement les tourbières, peuvent être considérées comme des puits de carbone sur une longue période de temps (Kayranli et al. 2010). L'accrétion annuelle des tourbières constituée par l'incorporation de matière organique est comprise en moyenne entre 1 et 2 mm par an (10 à 20 m³/ha). D'après Villa et Bernal (2018), à raison de 20 grammes de carbone fixés par m²/an on obtient 200 kilos de carbone stockés pour 10 m³ de tourbe par ha et par an.
- La saturation en eau des zones humides favorise l'anaérobiose qui ralentit la dégradation de la matière organique et favorise le stockage du carbone organique dans le sol (Holden 2005).

Carbone sous-fonction de source

- La température et le niveau d'eau dans les sols des zones humides sont deux paramètres environnementaux clefs dans la production de dioxyde de carbone (CO₂) et de méthane (CH₄) (Mitsch 2016).
- La production de méthane est plus importante dans les milieux d'eau douce que dans les milieux salins, en raison des fortes concentrations en sulfate dans ces derniers (Mitsch et al. 2016).
- Les zones humides couvrent jusqu'à 25% des émissions atmosphériques globales, toutes sources naturelles ou anthropogéniques confondues (Melton et al. 2013 ; Bloom et al. 2010; Whalen 2005). Elles sont ainsi considérées comme la source naturelle la plus importante de méthane vers l'atmosphère (Mitsch et Mander 2018).

- Les zones humides d'eau douce émettent entre 170 et 448 Tg-C-CH₄.an-1 (1Tg = 1012g). Plus de 60% provenant des régions tropicales et subtropicales (Bloom et al. 2010 ; Mitsch et al. 2013).

Le bon fonctionnement hydrologique des zones humides est essentiel car il favorise la sous-fonction de puits en stockant le carbone et limite la sous-fonction de source donc la minéralisation de la matière organique stockée dans le sol (tourbe, humus). Ci-après l'exemple du marais de Chautagne.

Stockage et émission de carbone : cas du marais de Chautagne

Localisé au Nord du lac du Bourget, sur la rive gauche du fleuve Rhône, le marais de Chautagne (Figure A) s'étend sur 1 700 ha pour sa partie tourbeuse et constitue ainsi le plus grand marais de Savoie (Porteret 2019). Son occupation du sol est multiple. Une parcelle de 60 ha a notamment été exploitée en maïsiculture pendant plus de 30 ans, d'autres parties sont utilisées comme des prairies, et près de 800 ha sont couverts par la forêt domaniale de Chautagne, valorisée en peupleraie.

Outre sa capacité de stockage d'eau temporaire en surface lors des crues du Rhône, ce marais est aussi un exemple de stockage de carbone dans le bassin Rhône-Méditerranée. La quantité de carbone stockée dans le sol est hétérogène à l'échelle du site, comme le suggère les différentes occupations du sol qui reflètent également des altérations d'origine humaines avec des intensités variables (drains, labours). Ainsi les premières données de stockage de carbone présentées ci-après sont à utiliser comme des estimations moyennes, réalisées par le CEN-Savoie dans le cadre de la restauration hydrologique terminée fin 2019.



Figure A. D'après Ecosphère (2014) : carte thématique du marais de Chautagne

Actuellement, le marais de Chautagne stocke au minimum 17 millions de tonnes de carbone, pour une masse de tourbe estimée à plus de 41 millions de tonnes (Porteret 2019). Cependant, cette capacité de stockage est altérée depuis plusieurs décennies par une baisse du niveau de la nappe consécutive aux aménagements hydro-électriques successifs sur le Rhône et à la création de fossés d'assainissement dans le marais. Depuis 60 ans, le dysfonctionnement hydrologique du marais de Chautagne favorise un assèchement régulier du sol et la minéralisation de la tourbe. Ainsi, pour l'étude de réhabilitation des grands marais du haut Rhône (Burgeap, 2001¹), une carte altimétrique du marais a été construite à partir de données Lidar. Elles furent ensuite comparées avec le niveau altimétrique connu à différentes périodes depuis les années 1950. Ceci a permis d'estimer un

¹ Burgeap, 2001. Réhabilitation des grands marais du haut Rhône - étude du fonctionnement hydrogéologique des marais et plaines de Lavours et de Chautagne - Rapport de phase II : investigations complémentaires. Annexe 1. Volume 1.

affaissement moyen de la tourbe de 1,5 m dans les secteurs drainés. Le volume de minéralisation de la tourbe associé à l'affaissement global observé sur le site est de 8 à 11 millions de m³ (Figure B). En termes d'altitude, dans les secteurs drainés, un affaissement moyen de 1,5 m est observé. En comparant, les faibles teneurs en matière organique dans les horizons superficiels minéralisés du sol avec celles obtenues dans des horizons tourbeux plus profonds, une perte d'au moins 1,4 million de tonnes de carbone a été évaluée (Porteret 2018).

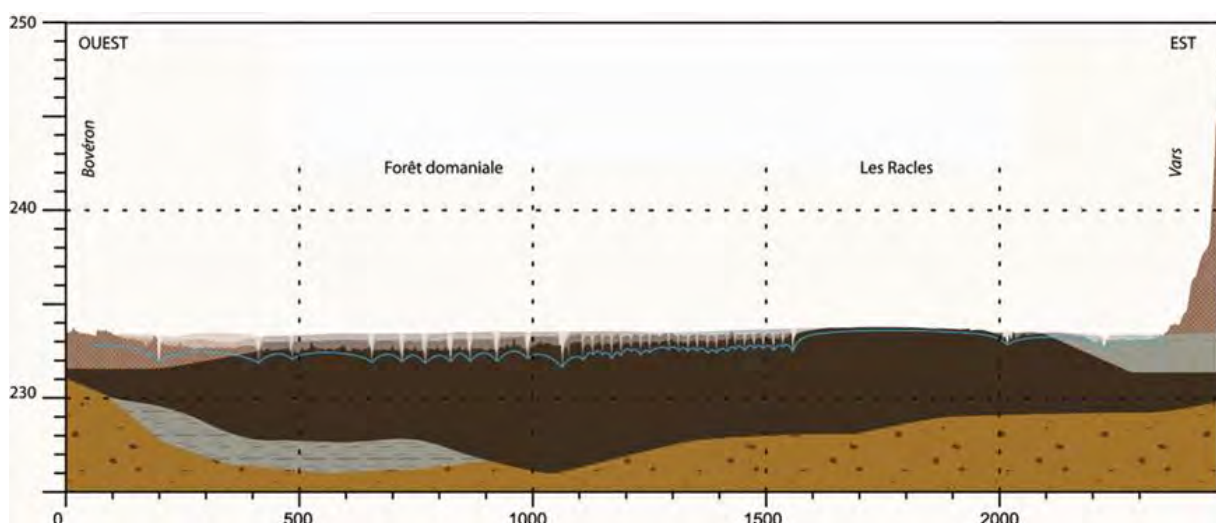


Figure B. D'après Porteret (2009) : coupe topographique du marais de Chautagne d'ouest en est. Le niveau en bleu correspond à l'altitude actuelle du marais, tel que déterminée par Lidar en 2001 (Burgeap, 2001). Les parties supérieures sont des reconstitutions faites à partir de cartes et photos aériennes anciennes (IGN)

Les données présentées ci-dessous (Figure C) se basent sur une relation entre émissions de CO₂ et niveau de la nappe (Hooijer et Couwenberg, 2012). Elles fournissent des ordres de grandeurs mais ne constituent pas un suivi *in situ*. Les émissions de CO₂ reflètent ici le carbone initialement stocké dans la matière organique qui est minéralisée suite au développement de conditions aérobies, lors de l'abaissement de la nappe.

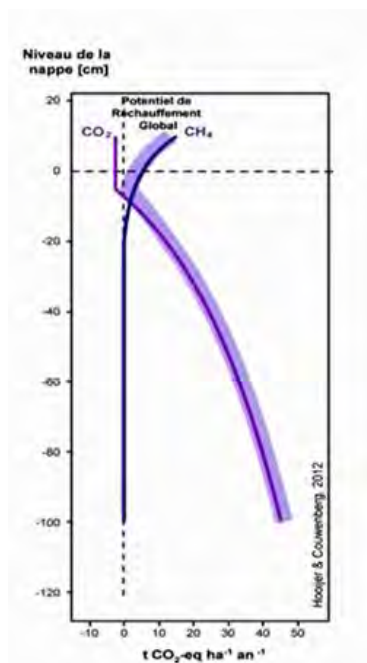


Figure C. D'après Hooijer et Couwenberg (2012) : Relation entre le niveau de la nappe et les émissions de CO₂ en t CO₂ eq.ha⁻¹.an⁻¹.

Pour le marais de Chautagne, en 2018, la valeur moyenne de l'ensemble des piézomètres situés dans la partie tourbeuse était de - 0,4 m. A partir de cette donnée, et en considérant la relation fournie par Hooijer et Couwenberg (2012), les émissions sont estimées à environ 25 t CO₂ eq.ha.an⁻¹ (Porteret 2019). La restauration du marais (2019) a conduit au comblement de 11 ha de fossés. En tenant compte de l'hypothèse d'une remontée consécutive de la nappe à la surface du sol, ce sont 42 500 t d'émissions de CO₂ par an qui pourraient être évitées, soit près de 25% de l'objectif de réduction de gaz à effet de serre de la métropole de Chambéry (i.e. 171 600 t CO₂ eq par an à l'horizon 2020).

Dans le cadre de sa restauration hydrologique et du programme RestHalp, une évaluation des services écosystémiques est proposée sur ce site (Porteret 2018). Le marais de Chautagne est associé aux sous-fonctions de puits et source de carbone et à la régulation du climat par la réduction des émissions de gaz à effet de serre (GES). La Commission de Haut Niveau sur les Prix du Carbone (2017) attribue une valeur économique à la tonne de carbone. Sur la base d'une valeur de 45€ par tonne en 2018, le stock de carbone du marais de Chautagne est évalué à plus de 770 millions d'euros (Porteret 2019).

2.2 AZOTE

Azote sous-fonction de puits

- Les zones humides retiennent une proportion plus élevée de la charge en azote total qui les traverse que les lacs ou les rivières (Saunders et Kalff 2001).
- L'élimination de l'azote a particulièrement été étudiée dans le cas de zones humides riveraines ou ripariennes (Clément 2001 ; Curie 2006). Qualifiées de « zones tampons » entre les apports de versants et les cours d'eau, elles limitent la détérioration des eaux en aval (Brinson et al. 1984 ; Jacobs et Gilliam 1985 ; Peterjohn et Correll 1984).
- Les marais salants réalisent également une sous-fonction de puits importante. Jordan et al. (2011) estiment qu'à l'échelle mondiale, ces écosystèmes éliminent 33% de la charge en azote réactif qu'ils reçoivent.
- Les processus majeurs qui soutiennent la sous-fonction de puits de l'azote sont la dénitrification et l'assimilation par les plantes (Hefting et al. 2005 ; Zhou et al. 2014).
- D'autres processus de rétention de l'azote dans les zones humides (i.e. oxydation anaérobie de l'ammonium, volatilisation, rétention par les sédiments, immobilisation bactérienne, réduction dissimilative des nitrates en ammonium) peuvent représenter une part importante de l'abattement de l'azote en fonction des conditions du milieu d'oxygénation du sol.

Azote sous-fonction de source

- Le protoxyde d'azote (N₂O) est le troisième gaz contribuant le plus au réchauffement climatique après le CO₂ et le CH₄ (Myhre et al. 2013). Sur une période de 100 ans, une molécule de protoxyde d'azote (N₂O) possède un potentiel radiatif global 265 fois supérieur à celui d'une molécule de CO₂ (Myhre et al. 2013). Sa durée de vie dans l'atmosphère est estimée à 114 ans (Montzka et al. 2003). C'est également la substance émise la plus impliquée dans la destruction de la couche d'ozone au 21ème siècle (Ravishankara et al. 2009).
- La dénitrification incomplète est le processus majeur impliqués dans la libération de N₂O.
- Une saturation des pores par l'eau comprise entre 70 et 80%, des teneurs en nitrates importantes, des températures élevées et un pH inférieur à 5 favorisent la production de N₂O par rapport au N₂ (Beetz et al. 2013, Butterbach-Bahl et al. 2013 ; Davidson et al. 2000 ; Hefting et al. 2013). L'alternance de saturation et d'assèchement contribue à l'augmentation des émissions de N₂O (Gilles Pinay communication Conseil scientifique du Comité de bassin 2020).
- La valorisation des zones humides (drainage, utilisation comme puits d'azote), peut favoriser les émissions en N₂O (Beetz et al. 2013).
- Dans les zones humides naturelles, les émissions de protoxyde d'azote sont négligeables (Mitsch et al. 2016).

Ci-après, quelques exemples illustrent les sous-fonctions de puits et de source d'azote remplies par les zones humides.

Dans un rapport de 2012², le CGDD fournit une estimation globale de la capacité de dénitrification de la plaine alluviale de la Bassée qui s'étend sur 12 787 hectares en amont de Paris dans la vallée de la Seine. Pour l'année 2007, la dénitrification est estimée à 200 kg-N par hectare et par an. Toutefois ces estimations se basent sur une baisse des teneurs sortantes en nitrates par rapport aux apports. Elles reflètent donc l'ensemble des processus actifs dans la fonction de puits de l'azote et non le seul processus de dénitrification.

Le marais de Kervigen au bord de la baie de Douarnenez a été utilisé pour réduire une partie des teneurs élevées en azote d'un ruisseau côtier, le Kerhazo, dont les eaux causaient des développements luxuriant d'algues sur les plages (Piriou et al. 1999). Entre les mois d'avril et d'août, ce marais de 22 ha éliminait en moyenne 60% des teneurs en nitrates, soit 175 kg par jour ou encore 4 kg-N.ha⁻¹.j⁻¹. Cette élimination serait supportée pour deux tiers par la dénitrification et un tiers par l'assimilation de la biomasse.

Dénitrification

- La dénitrification est un processus microbien majeur responsable de l'élimination des nitrates de manière permanente dans les zones humides sous forme de N₂ lorsqu'elle est complète.
- La mise en place de ce processus nécessite la présence de nitrates, l'absence d'oxygène ou des teneurs très faibles et la présence d'une source d'énergie (carbone organique facilement minéralisable) (Bernard-Jannin et al. 2017, Curie 2006).
- D'autres paramètres comme la température, le pH, le taux de saturation en eau, la texture du sol (i.e. granulométrie), la salinité influencent également la dénitrification.
- L'engorgement permanent d'un sol ne favorise pas l'élimination de l'azote par dénitrification. En revanche, des saturations en eau régulières et limitées dans le temps favorisent le recyclage de l'azote dans la zone humide (Pinay et al. 2002).
- Armentano et Verhoeven (1990) estiment qu'à l'échelle globale, le taux de dénitrification par les zones humides est de l'ordre de 18 Tg-N.an⁻¹, une part importante provenant des rizières.
- Toujours à l'échelle globale, Jordan et al. (2011) évaluent que l'élimination de l'azote s'élève à 11% des apports en azote naturels, 17% des apports anthropogéniques et 8% des apports totaux.
- D'après la littérature, à l'échelle d'une zone humide, les taux de dénitrification sont de l'ordre de quelques mg à centaines de mg d'azote par m² et par jour. Soit du gramme à la centaine de gramme par m² par an, ou encore de dizaines de kg à la tonne d'azote par hectare et par an.

Assimilation de l'azote

- L'assimilation de l'azote par la végétation est le second processus responsable de la rétention des nitrates dans les zones humides (Hefting et al. 2005 ; Zhou et al. 2014).
- Ce processus est temporaire puisqu'une restitution partielle de l'azote a lieu au cours de la sénescence des tissus végétaux. Il favorise toutefois une augmentation du temps de résidence des nutriments dans les zones humides, ce qui limite leur mobilité (Hefting et al. 2005).
- L'assimilation végétale de l'azote se chiffre entre quelques dizaines et centaines de g-N.m⁻².an⁻¹ (Clément 2001, Hefting et al. 2005).
- Les conditions hydrogéomorphologiques locales et le type de végétation pérenne influent sur l'intensité de l'assimilation (Clément 2001, Hefting et al. 2005).
- Outre l'absorption de composés chimiques azotés dissous, la présence de végétaux stimule l'élimination plus permanente de l'azote par la dénitrification (Castaldelli et al. 2018 ; He et al. 2016 ; Henry et al. 2008 ; Hinshaw et al. 2017).

² Commissariat général au développement durable. 2012. «Evaluation économique des services rendus par les zones humide. Le cas de la plaine alluviale de la Bassée.». Economie et évaluation. Etudes & Documents.

2.3 PHOSPHORE

Phosphore sous-fonction de puits

- Les processus de séquestration du phosphore sont physiques, géochimiques et biologiques (Hoffmann et al. 2009).
- Les principaux processus géochimiques liés à la séquestration du P dans les sols des zones humides sont l'adsorption ou la précipitation du P avec les oxy-hydroxydes de fer et d'aluminium dans les sols acides, et son association avec le calcium dans les sols calciques et calcaires (Giesler et al. 2005 ; Litaor et al. 2005 ; Mitsch et Gosselink 2015).
- L'immobilisation du phosphore dans les zones humides se réalise principalement par sorption ou précipitation pour des écoulements de subsurface et par sédimentation pour des écoulements de surface (Hoffmann et al. 2009).
- La capacité d'une zone humide à retenir le phosphore dépend de la forme du phosphore, des processus de rétention et des conditions physico-chimiques et hydrologiques du milieu (Dorizio et al. 2006 ; Hoffman et al. 2009).
- Les zones humides sont plus efficaces à retenir le phosphore particulaire que le phosphore dissous (Fisher et Acreman 2004).
- Les taux de rétentions de phosphore particulaire varient entre quelques kg P.ha-1.an-1 et plusieurs dizaines de kg P.ha-1.an-1 (Fisher et Acreman 2004 ; Hoffman et al. 2009).

Phosphore sous-fonction de source

- Seuls les orthophosphates sont directement biodisponibles pour les végétaux, les algues ou les bactéries. Toutefois certaines formes organique ou inorganique, colloïdale ou particulaire sont considérées comme fortement biodisponibles, du fait de leur instabilité dans les conditions du milieu (Li et Brett 2013). Ainsi, l'accumulation de P particulaire dans les sols constitue une charge interne en phosphore, dont une partie est potentiellement remobilisable à long terme vers la solution de sol (Girard et al. 2005).
- Les formes colloïdales du P possèdent un fort potentiel de biodisponibilité (Montalvo et al. 2015 ; Van Moorleghem et al. 2013), ce qui explique la nécessité de comprendre les mécanismes liés à leur production (Gu et al. 2018).
- Les processus de mobilisation du P vers la solution de sol sont la dissolution de phases redox-sensibles (i.e. oxy-hydroxyde de fer et manganèse), la dissolution liée au pH et la minéralisation de matière organique (Mitsch et Gosselink 2015).
- D'après Fisher et Acreman (2004), 10% des 57 zones humides naturelles étudiées réalisent la sous-fonction de source de P.

3. FONCTION BIOLOGIQUE

La biologie concerne l'étude du vivant. La fonction biologique intéresse autant les communautés, les espèces, que la génétique des populations ou encore leur organisation en habitats...

Le choix a été de retenir les sous-fonctions habitat et connectivité, en cohérence avec la méthode nationale d'évaluation de la fonction des zones humides de Gayet et al. (2016). Ces deux sous-fonctions sont pertinentes car elles intègrent à la fois la dimension biologique, le lien entre les fonctions hydrologique et biogéochimique mais aussi le lien avec l'aménagement du territoire qui est aujourd'hui un enjeu majeur dans la gestion des zones humides. La sous-fonction connectivité concerne de nombreuses espèces pour l'accomplissement de leur cycle biologique (dispersion, colonisation, alimentation, reproduction, brassage génétique ...).

A retenir :

- 12 types de zones humides existent dans les bassins Rhône-Méditerranée et de Corse (Chambaud et al. 2012) sur les 13 de la typologie du SDAGE (le type estuaire n'est pas présent dans le bassin). Selon le thésaurus Corine biotopes, 7 grands ensembles d'habitats sont reconnus : habitats littoraux et halophiles ; milieux aquatiques

non marins ; landes, fruticées, pelouses et prairies ; forêts ; marais et tourbières ; rochers continentaux, éboulis et sables ; terres agricoles et paysages artificiels.

- La structure de la végétation est le facteur principal de la diversité des habitats en zone humide. La succession écologique (Maire, 2010) correspond au développement de la végétation dans le temps et dans l'espace : le stade pionnier puis le stade herbacé, le stade arbustif et enfin le stade forestier (Figure D). La structure emboîtée des strates végétales dépend du temps, de la situation géographique mais aussi de l'humidité du sol (Barnaud, 1988). Deux types d'habitats sont ensuite perçus : les habitats ouverts (prairies, prés-salés, étangs, cultures...) et les habitats fermés (landes arbustives, prébois, forêts riveraines et alluviales...).

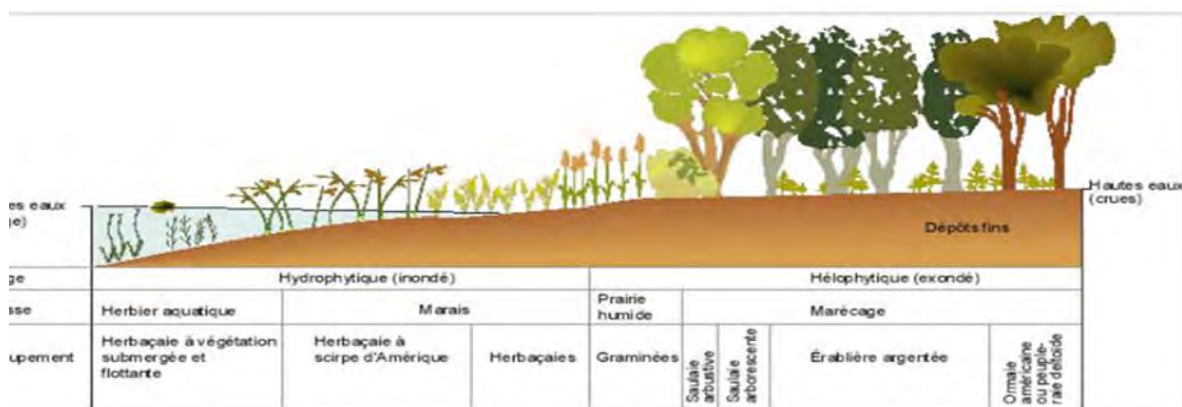


Figure D. d'après Barnaud (2009) : répartition de la végétation selon les gradients d'humidité des sols alluviaux.

- La zone humide abrite des habitats utilisés par la faune de manière permanente ou temporaire en fonction des exigences écologiques des espèces et du rôle des habitats pour l'accomplissement de leurs cycles biologiques (Gayet et al., 2016). Afin d'évaluer la qualité de ces habitats, plusieurs indicateurs ont été créés dans le bassin avec la boîte à outils RhoMéo :
 - Les indicateurs faunistiques :
 - ❖ le peuplement d'odonates avec d'importantes exigences écologiques ;
 - ❖ le peuplement d'orthoptères sensibles à l'humidité, la température et la morphodynamique.
 - Les indicateurs botaniques :
 - ❖ Indice floristique d'engorgement du sol ;
 - ❖ Indice floristique de fertilité du sol ;
 - ❖ Indice de qualité floristique.
- Les activités humaines impactent les zones humides et leurs habitats. Les infrastructures de transport et l'urbanisation croissante sont les principaux facteurs qui fragmentent les habitats. Cela peut entraîner une baisse de diversité écologique dans le milieu. Des choix de gestion sont faits selon les objectifs des gestionnaires : restaurer ou conforter la fonction hydrologique, chercher à favoriser les espèces à fort intérêt biologique, gérer les gradients d'ouverture et de fermeture, « laisser-faire la nature » ...

De nombreuses espèces vivant une partie de leur cycle en zone humide ont besoin que les habitats soient reliés entre eux pour favoriser la circulation : c'est la sous-fonction connectivité.

- La connectivité** concerne « tous les besoins de déplacement qui permettent de relier des fonctions vitales sont eux-mêmes vitaux » (Sordello, 2014). Si la fragmentation est trop importante, alors les espèces comme les amphibiens ne peuvent plus se déplacer pour se nourrir, se reproduire... Sordello, Ramade ou Triplet précisent que la fragmentation crée un « effet coupure » dans le paysage. Tandis que d'autres auteurs insistent sur l'isolement et la disparition de l'habitat suite à la trop forte fragmentation. Cet isolement entraîne alors la diminution du nombre d'espèces.

- Mesurer la connectivité permet d'analyser quelle gestion pourrait être proposée. Différents indicateurs et méthodes sont utilisés (Gayet et al. 2016) :

Pour la connectivité structurelle :

- ❖ les corridors : absences / présences ;
- ❖ la distance entre les réservoirs d'habitats ;
- ❖ la part de l'habitat disponible autour d'un réservoir.

Pour la connectivité structurelle et fonctionnelle :

- ❖ la théorie des graphes : pour connaître la quantité d'habitats atteignable par une espèce ;
- ❖ La modélisation pour une espèce précise (évolution de distribution).

- La Trame Verte et Bleue (TVB) est un outil qui prend en compte les connexions entre les différents réservoirs de biodiversité favorables à la capacité de circulation des espèces. Ce sont des corridors biologiques linéaires, paysagers ou en pas japonais favorables à la circulation des espèces (J. Brouard-Masson, 2013). Ces trames constituent une réponse à la fragmentation des territoires (Figure E) suite aux aménagements linéaires, à l'urbanisation, aux paysages agricoles ouverts, en préservant ou restaurant les corridors écologiques (OFB et Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire, 2020).

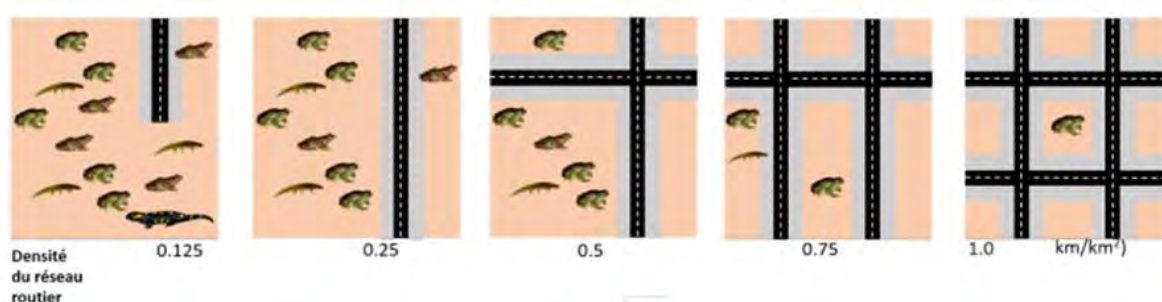


Figure E : OFB et MTES (2020) : impact sur les populations de batraciens de la fragmentation du paysage par les infrastructures linéaires.

4. LES FONCTIONS DES ZONES HUMIDES EN QUELQUES EXEMPLES

Il s'agit ici d'apporter des informations supplémentaires à l'aide d'exemples concrets de projets de restauration de zones humides qui concernent une ou plusieurs fonctions de la zone humide. Les choix de gestion et de restauration des zones humides (réalisés ou en cours) sont le plus souvent axés sur la fonction biologique (intérêt patrimonial des espèces et des habitats).

Le SDAGE recommande de qualifier les fonctions hydrologique, biogéochimique et biologique afin de comprendre le fonctionnement pour agir en conséquence. Les zones humides existent en raison de la présence d'eau temporaire ou permanente qui occasionne des engorgements plus ou moins intenses dans les sols propices à l'installation de communautés végétales caractéristiques dans des conditions hydrogéomorphologiques données. La connaissance de la fonction hydrologique et de son état est un préalable indispensable car d'elle dépendent les fonctions biogéochimique et biologique.

Les travaux actuellement conduits à l'agence de l'eau RMC pour localiser des zones humides à partir de critères factuels (pentes et formes du relief, propriétés des roches pour retenir l'eau) mettent en évidence un espace fonctionnel et continu favorable à la présence d'eau dans les sols de manière temporaire ou permanente. Cet espace supérieur à celui des inventaires montre, que les fonctions peuvent s'exprimer dans les sols alors même que les espèces végétales caractéristiques ne sont plus présentes (zones humides ordinaires voire banales). C'est le cas par exemple de cultures annuelles de maïs dans une plaine régulièrement inondée. Les zones humides peuvent jouer un rôle majeur dans la prévention des inondations en stockant les eaux de ruissellement (jusqu'à leur saturation) et en permettant l'expansion des crues qui régule les débits instantanés et réduit les vitesses d'écoulement. De nombreux gestionnaires portent en conséquence des projets de restauration hydraulique des zones humides, pour qu'elles retrouvent leurs fonctions et que la collectivité bénéficie de services de régulation en retour.

Pour illustrer ces propos, voici quelques exemples de projets de restauration hydraulique des zones humides ou de suivis concernant la fonction hydrologique :

❖ **La zone humide des Molières à Chanas (38)**

La restauration hydraulique de la zone humide des Molières a été réalisée entre 2008 et 2009 pour protéger la population du risque d'inondation de la rivière Lambroz. Cette zone humide majoritairement composée d'une peupleraie a été aménagée pour améliorer la rétention afin qu'elle puisse jouer un rôle de champ d'expansion des crues. Concrètement, lors d'une crue en 2009, la restauration de la zone humide a permis de stocker les eaux et de limiter les inondations à l'aval (CEN Rhône-Alpes, 2019).

❖ **La zone humide La Sauzaye à Chaponnay (69)**

La restauration de 47 hectares de la zone humide de La Sauzaye, traversée par la rivière Ozon a été engagée en 2000 pour l'acquisition foncière puis en 2005 avec l'expertise hydraulique. Le marais était anciennement consacré à l'activité agricole (cresson puis maïsiculture, peupleraie...) et des drains et remblais ont été réalisés pour favoriser un assèchement du marais qui a conduit à un déséquilibre physique de l'Ozon (incision...) aggravé par des endiguements qui ont favorisé une augmentation du pic de crue de la rivière. La restauration de la zone humide avec des travaux sur l'hydromorphologie de la rivière Ozon rétablissent une zone d'expansion des crues en amont qui permet de stocker environ 25 000 m³ d'eau et consécutivement d'étaler le pic de crue (Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse, 2018).

❖ **Les zones humides de tête de bassin versant du massif du Madres (11)**

Depuis 2019, l'Office national des forêts dans les bassins du Poutarrou et du Pinata (département de l'Aude), cherche à comparer un échantillon de quatre sous-bassins de taille et de structure sensiblement identiques. La recherche consiste à comparer le fonctionnement de deux sous-bassins constitués de nombreuses zones humides (plus de 25% de la surface) avec deux sous-bassins témoins pauvres en zones humides (moins de 20%). L'objectif est de mesurer l'hydrologie lors des épisodes pluvieux et des périodes sèches. Des sondes et des débitmètres ont donc été installés sur 4 zones humides du bassin de Poutarrou et du Pinata, équipés en sortie par des mesures de débits (stations de jaugeage). Ces installations ont pour objectif d'analyser et de comprendre les interactions entre les zones humides, les eaux souterraines et les cours d'eau. A plus long terme il s'agit d'appréhender à l'aide des données mesurées (précipitations, évapotranspiration, écoulements ...) la contribution des zones humides à la régulation hydrologique des cours d'eau (service rendu dans le stockage de l'eau et le soutien d'étiage).

❖ **La tourbière du Luitel (38)**

Dans le cadre du projet de la zone atelier bassin du Rhône (ZABR) sur les zones humides de tête de bassin versant (ZHTB), l'école des mines de Saint Etienne a retenu deux sites (Luitel, Frasné) en raison de leurs caractéristiques (tourbière, taille, situation, données historiques...) pour modéliser le fonctionnement hydrologique et développer des tests sur des indicateurs de soutien d'étiage. La tourbière de Luitel située au col éponyme à 1200 m d'altitude a comme principal exutoire le ruisseau de Fontfroide. Ce site est équipé d'instruments de mesures (station météo, piézomètres) et dispose de nombreuses chroniques de suivi (piézomètres depuis 2002, météorologie depuis 2006, jaugeage de l'exutoire depuis 2009). Les équipements ont été complétés dans le cadre du projet (piézomètres, station de jaugeage). Les travaux de recherche (2017-2021) disposent de nombreuses données : pédologiques, hydrologiques, géophysiques, hydrogéologiques et géochimiques pour analyser et comprendre le fonctionnement. Une modélisation a été réalisée (2019) pour simuler le comportement de la zone humide dans le stockage et le soutien d'étiage. D'après les résultats, la contribution des tourbières à l'étiage est faible avec moins de 10% du débit mesuré. Cela confirme l'importance d'avoir une vue d'ensemble des tourbières dans un sous-bassin, les modestes contributions mesurées à l'unité peuvent devenir significatives dans une approche systémique globale.

La notion de valeur patrimoniale est encore très ancrée dans la gestion de zones humides même si la prise en compte de la fonction hydrologique s'impose de plus en plus. La restauration des zones humides est bien souvent liée à la présence d'espèces remarquables, rares ou protégées. Néanmoins, la préservation et la restauration

fonctionnelle de ces écotones est primordiale pour le maintien de la biodiversité (réservoirs). Pour illustrer ces propos, voici quelques exemples de restauration qui cible la biodiversité :

❖ **La zone humide des Lagneux (73)**

L'enjeu de cette restauration à Yenne concerne la biodiversité et est passé par la signature de la première obligation réelle environnementale (ORE) pour attacher sa préservation au foncier. Les travaux terminés en 2019 sont l'aboutissement de 30 années de persévérance pour une acquisition foncière difficile car elle concernait plus de 170 propriétaires privés qu'il a fallu convaincre pour vendre ou échanger leur parcelle. En 2015 un acte notarié attache au foncier une ORE pour 30 ans dans le but de restaurer l'écosystème humides (CEN Rhône-Alpes, 2019). Cette ORE permet au propriétaire de signer une charte avec une collectivité pour mettre en place une protection environnementale. D'une superficie de 88 hectares, la restauration de la zone humide porte sur la création d'étang, de roselières et de réméandrement pour diversifier les habitats favorables à de nombreuses espèces d'oiseaux anciennement présentes sur ce site (CEN Savoie).

❖ **Le marais de Morlin à Montagny (69)**

Le marais de Morlin situé dans une dépression imperméable à l'Ouest de Montagny est aujourd'hui un site important pour sa biodiversité. Suite à l'abandon de l'agriculture (pâturage, fauche) dans les années 50, le site s'est fermé avec le développement de la forêt. Les gestionnaires du CEN Rhône-Alpes avec la commune de Taluyers décident d'engager un plan de restauration de la zone humide pour reconquérir les milieux ouverts favorables à une biodiversité remarquable : plus de 200 espèces animales inventoriées depuis 1996 (tritons, damiers, cuivrés des marais, libellules, criquets...) et plus de 200 espèces végétales recensées depuis 1999 dont la gratiole officinale, plante des prairies très humides protégée en France. L'objectif du plan de gestion 2017-2021 est de conforter les milieux ouverts pour pérenniser la forte diversité biologique restaurée (CEN Rhône-Alpes, 2017).

❖ **La zone humide de Charvas (38)**

La restauration du marais de Charvas a débuté en 1978 avec le comblement de drains pour saturer en eau le sol et dynamiser la reconquête des habitats humides du bas marais alcalin. Le recours au pâturage avec des chevaux de Camargue permet l'entretien des habitats ouverts tout en préservant les espèces de flore (Orchis des marais, Gentiane pneumonanthe...) et de faune (Azuré de la sanguisorbe, triton crêté, Leucorrhine à gros thorax...). En outre l'efficacité de cette gestion conduit à une résilience biologique avec le retour de la Rainette arboricole (2014), espèce qui avait disparue.

❖ **La zone humide La Sauzaye à Chaponnay (69)**

Ce projet global de restauration (2017) vise un meilleur fonctionnement de l'écosystème. Il conforte le corridor biologique de la rivière Ozon et améliore la diversité de la faune et de la flore (mares, prairies, verger, cressonnière...).

CHAPITRE 2 : ELEMENTS DE CONNAISSANCE

1. INTRODUCTION

1.1 CONTEXTE DU PROJET

En application de la **directive cadre sur l'eau** (DCE) adoptée par l'Union européenne le 23 octobre 2000 (DCE 2000/60/CE), transcrite par la loi du 21 avril 2004, la France applique les principes fondateurs de la gestion de l'eau pour l'atteinte **du bon état écologique et chimique des eaux de surface et souterraines**. Ceci se traduit par la planification et la mise en œuvre d'une série d'actions à différentes échelles, ainsi que par une obligation de résultats en relation avec l'élaboration d'indicateurs biologiques et physicochimiques (Dany 2016)³.

A l'échelle des bassins, ces engagements et les cadres réglementaires sont déclinés dans des **schémas directeurs d'aménagement et de gestion des eaux** (SDAGE) à l'échelle de chaque grand bassin hydrographique. Elaborés par les comités de bassin et approuvés par l'Etat par arrêté ministériel, les SDAGE sont établis pour une durée de 6 années. Ils fixent les objectifs environnementaux à atteindre et déterminent des **orientations fondamentales** (OF) et dispositions nécessaires, opposables aux décisions administratives dans le domaine de l'eau et aux documents de planification de l'urbanisme. Chaque SDAGE est accompagné d'un programme de mesures (PDM), identifiant les actions concrètes à mettre en œuvre sur chaque territoire, et d'un programme de surveillance de l'état des milieux afin d'évaluer l'atteinte des objectifs environnementaux. Les objectifs majeurs sont les suivants : l'atteinte du bon état des milieux aquatiques, la non-dégradation, l'inversion des tendances à la hausse des concentrations en polluants issus des activités anthropiques, la réduction ou la suppression des rejets de substances prioritaires et enfin les objectifs associés aux zones protégées, dont les sites Natura 2000.

Une attention particulière a rapidement été portée aux **zones humides** pour mener à bien l'objectif de bon état des cours d'eau. En effet, elles assurent des **fonctions fondamentales pour l'équilibre des milieux aquatiques, mais aussi pour l'activité humaine (services écosystémiques) et font parties des milieux les plus riches en biodiversité** (Barnaud et Fustec 2007 ; Fustec et Lefeuve 2000). Or, soumises à des pressions anthropiques grandissantes (urbanisation, agriculture, production forestière ...) et à un manque de considération associé à une image d'insalubrité, il est couramment rapporté que plus de la moitié des zones humides aurait disparu au cours du dernier siècle (OCDE 1996)⁴.

Davidson et al. (2014) se sont penchés sur l'origine de ce chiffre relatif au taux de disparition des zones humides et qui est repris de manière récurrente sans précision systématique quant à sa source. Il apparaît qu'il trouve sa première origine dans des estimations effectuées aux Etats-Unis au sein d'Etats soumis à de fortes pressions (drainage, agriculture, protections contre les inondations) et en lien seulement avec des marais (« *marshes and swamps* ») (Shaw et Fredine 1956). Pour ces régions uniquement, la perte (relative à l'altération ou disparition) de zones humides est estimée à 45,7% entre 1850 et 1953. Plus tard, les résultats de cette étude et de celle effectuée par Schrader (1955) sur la région des fondrières des Prairies (*i.e.* vaste étendue de zones humides dépressionnaires assimilées à des marres peu profondes, situées au Nord des Grandes Plaines d'Amérique du Nord) ont été repris mais en les attribuant à l'échelle globale qui n'était pas la leur. Malgré la précaution de certains auteurs face à cette donnée (Finlayson et al. 1999), son utilisation de manière répétitive a conduit à son acceptation générale. C'est face à ce constat que Davidson et al. (2014) ont effectué une analyse de l'étendue des zones humides sur plus de 189 faits rapportés dans des revues scientifiques et autres documents. Le cadre donné s'étend à la définition de « zone humide » fixé par la convention de Ramsar (contrairement à la définition française, elle inclut les cours d'eau, les milieux souterrains, les récifs coralliens et les herbiers marins ; Cf. Chapitre 2, section 2.1). Les résultats confirment une disparition et une altération à l'échelle mondiale, et ce avant les années **1900** (Figure 1). Depuis le 20^{ième} siècle, **les zones humides ont perdu entre 64% et 71% de leur superficie**.

³ Dany, Aude. 2016. « Accompagner la politique de restauration physique des cours d'eau ». Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse. 304 p.

⁴ Organisation de coopération et de développement économiques. 1996. « Guidelines for aid agencies for improved conservation and sustainable use of tropical and subtropical wetlands. » DAC Guidelines on Aid and Environment No. 9. Paris.

Du 18^{ème} siècle à nos jours, ce chiffre atteint jusqu'à 87%. De plus, les 20^{ème} et 21^{ème} siècles ont été les périodes les plus critiques pour ces systèmes, avec les vitesses de régression les plus rapides. Il est important de garder en mémoire que ce chiffre n'est représentatif que des lieux où les données sont fournies, son extrapolation à l'échelle mondiale reste hasardeuse. Les auteurs rappellent également que ces chiffres englobent, entre autres, certaines zones humides aujourd'hui exploitées de manière agricole et qui ne sont de fait pas totalement détruites mais dont l'ensemble des fonctions ne peut plus être assuré.

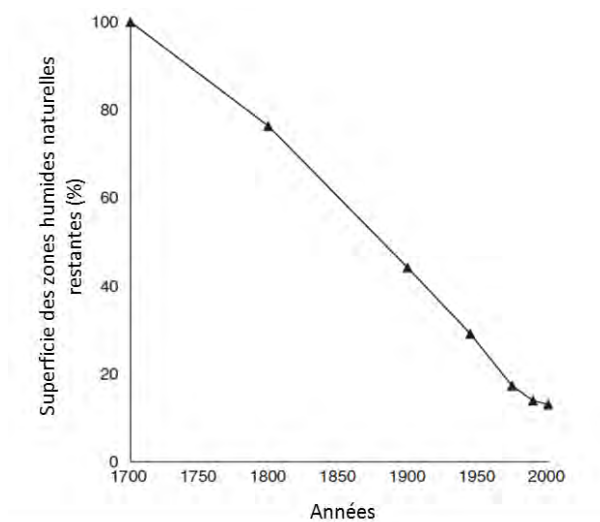


Figure 1. Dans Davidson et al. 2014 : Superficie des zones humides naturelles restantes depuis le 18^{ème} siècle. La tendance est obtenue à partir de l'extrapolation entre les taux moyens de perte issus de l'analyse de plus de 189 faits traités.

En France, ce chiffre de 50% de disparition des zones humides est également rapporté. Suivant les communications, il est attribué à la période du dernier siècle ou bien à une durée de trois décennies. Il trouve son origine dans le rapport du préfet Paul Bernard (1994) dont le suivi de 82 zones humides d'intérêt national, entre 1960 et 1992, révèle une régression de leur superficie pour plus de la moitié d'entre elles. Des données plus récentes indiquent que l'altération de ces milieux perdure. Un rapport du CGDD (2012)⁵ a montré que 48% des zones humides étudiées sur 152 sites français ont été dégradées entre 2000 et 2010. Les tourbières et les plaines alluviales intérieures sont les plus touchées (Figure 2. Evolution de sites français suivis entre 2000 et 2010 (CGDD 2012)). Dans le bassin Rhône-Méditerranée, un état des lieux a été réalisé en mars 2005. Il souligne que 40% des tourbières de l'ex-région Franche-Comté ont disparu au fil des deux derniers siècles et que 25% des milieux humides de Camargue ont été détruits depuis les années 50 (Etat des lieux, 2005)⁶.

⁵ Commissariat général au développement durable. 2012. « Résultats de l'enquête nationale à dire d'experts sur les zones humides : état en 2010 et évolution entre 2000 et 2010. » Observation et statistiques 70. Etudes & Documents.

⁶ Etat des lieux. 2005. « Bassin du Rhône et des cours d'eau côtiers méditerranéens. Caractérisation du district et registre des zones protégées ». Agence de l'eau Rhône-Méditerranée.

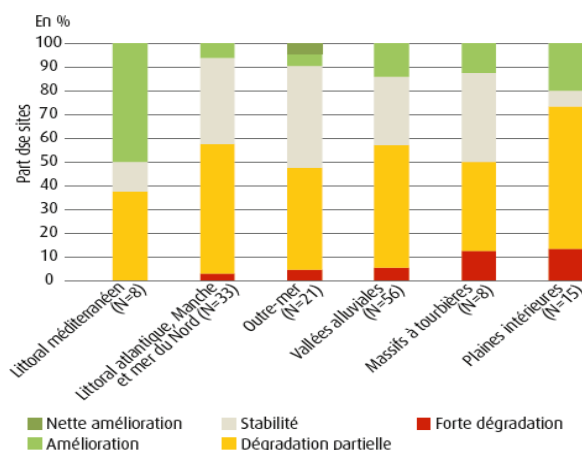


Figure 2. Evolution de sites français suivis entre 2000 et 2010 (CGDD 2012).

Paradoxalement, l'intérêt accru porté aux zones humides et l'amélioration des méthodes d'investigation (approches pédologique et fonctionnelle) tendent à augmenter les connaissances relatives à leurs superficies. En considérant la définition des zones humides établie par la Convention de Ramsar, leur surface à l'échelle mondiale est actuellement estimée entre **15,2 et 16,2 million de km²** (Davidson et Finlayson 2018) soit près de 1,5 fois la taille de l'Europe. Ces dernières estimations correspondent à environ **3% de la surface du globe**, ce qui contraste légèrement avec les données de 5 à 10% couramment relatées. Toutefois, les difficultés rencontrées pour inventorier et identifier les types de zones humides aboutissent avec certitude à une sous-estimation de ce chiffre. Parmi les zones humides, 54% d'entre elles sont inondées de manière permanente et 46% temporairement (plaine inondable active). Leur étendue en Asie, Amérique du Nord, Amérique latine et Caraïbes est respectivement de 32%, 27% et 16%. L'Europe, l'Afrique et l'Océanie en comptent respectivement 13%, 10% et 3% (Davidson et al. 2018) (F). L'ensemble des zones humides assurent un quart de la production primaire mondiale (Secrétariat de la Convention de Ramsar 2013).

En France métropolitaine, en se basant sur la définition du code de l'environnement français (article L211-1), les zones humides s'étendent sur approximativement 1,8 millions d'hectares, correspondant à 3% du territoire métropolitain (Eau France s.d.). Toujours à la même échelle, elles abritent **30% des espèces végétales remarquables et menacées, 100% des amphibiens et 50% des espèces d'oiseaux dépendant des habitats qu'elles fournissent** (Plan d'action en faveur des zones humides ; 1995)⁷.

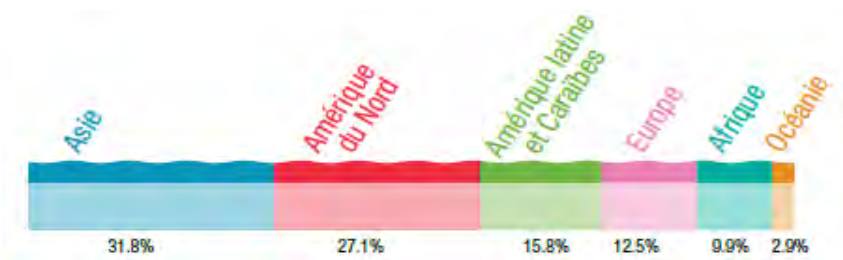


Figure 3. Dans Secrétariat de la Convention de Ramsar (2018) : Répartition des zones humides (en %) dans le monde, d'après Davidson et al., 2018. Les chiffres obtenus sont relatifs à la définition de « zone humide » établie par la Convention de Ramsar.

Néanmoins, **l'altération et la disparition actuelle** de ces écosystèmes est une tendance bien ancrée, qui touche **presque la totalité des types de zones humides** (Davidson et al. 2018 ; Davidson et Finlayson 2018). Il a également été établi par le Programme des Nations Unies pour l'environnement (2017) qu'entre 1990 et 2001, la disparition des zones humides est trois fois plus rapide que celle des forêts (Secrétariat de la Convention de

⁷ Les chiffres cités n'ont pas été trouvés dans le rapport mais sont cités ainsi sur le site de référence : <http://www.zones-humides.org/entre-terre-et-eau/diversite-des-milieux-humides>, consulté le 25.11.2018.

Ramsar 2018)⁸. Le dernier rapport de la Convention de Ramsar sur « les perspectives mondiales sur les zones humides » rappelle que :

- « *La perte de zones humides continue d'avoir des impacts négatifs directs et mesurables sur la qualité et la disponibilité de l'eau, la sécurité alimentaire, la biodiversité et le piégeage du carbone.*
- *Des zones humides saines et fonctionnelles sont essentielles pour atteindre un éventail d'objectifs mondiaux, notamment les objectifs de développement durable des Nations Unies, les objectifs d'Aichi pour la biodiversité, les Accords de Paris sur le changement climatique et la neutralité de la dégradation des sols.* » (Ramsar s. d.)⁹.

Dans ce contexte, ces écosystèmes ont été pris en compte dès le premier cycle de mise en œuvre de la DCE. Dans le bassin Rhône-Méditerranée, les schémas directeurs d'aménagement et de gestion des eaux successifs ont permis l'accomplissement d'un travail considérable d'inventaire des zones humides, de compréhension de leur fonctionnement et de production de documents et d'outils qui contribuent à leurs identifications. Pour le bassin de Corse, ce travail s'est traduit par l'acquisition de nombreuses connaissances et la réalisation d'opérations de gestion et restauration sur les secteurs prioritaires.

A la parution de cette synthèse bilan des connaissances, les deux **SDAGE 2016-2021** (second cycle de la DCE) sont en cours. Le premier s'étend sur l'ensemble du **bassin Rhône-Méditerranée**. Son territoire regroupe les bassins versants qui s'écoulent vers la Méditerranée et ainsi 5 régions (Provence-Alpes-Côte d'Azur en totalité, Bourgogne-Franche-Comté, Auvergne Rhône-Alpes et Occitanie pour partie, et Grand-Est pour une faible partie). Parmi les neuf orientations fondamentales (OF) du SDAGE, l'OF 6 s'attache au fonctionnement des milieux aquatiques et des zones humides. Elle est au croisement de trois questions importantes que sont l'eau et les effets du changement climatique, l'état physique et biologique des milieux aquatiques, et le lien entre les milieux continentaux et le milieu marin méditerranéen. Cette **OF 6** se divise en 3 parties, parmi lesquelles l'OF 6B porte sur la « **préservation, restauration et gestion des zones humides** » et souligne par conséquent leur rôle clef dans l'atteinte du bon état des eaux. Dans ce contexte, un **plan de gestion stratégique des zones humides** (PGSZH) est préconisé pour être appliqué durant 6 années dans les territoires pertinents. Ces PGSZH ont pour but de planifier l'action de restauration et de non-dégradation des zones humides. Ce document de planification s'applique à l'échelle des sous-bassins versants en considérant l'analyse des fonctions et des services rendus par les zones humides pour prioriser les actions de restauration (STB 2013)¹⁰. La première étape consiste à identifier les fonctions effectives et potentielles, ainsi que les pressions avérées et en devenir. Puis, le croisement de ces données localise les secteurs à enjeu examinés dans un cadre concerté. Un plan d'actions est alors élaboré pour identifier les mesures de préservation ou de restauration à appliquer dans les secteurs prioritaires définis lors de la concertation. Les actions retenues peuvent prendre différentes formes telles que limiter le prélèvement d'eau qui tend à assécher un milieu humide ou encore modifier des pratiques agricoles qui dégraderaient la qualité les fonctions épuratoires d'une zone humide sur l'aire d'alimentation d'un captage pour l'eau potable, voire restaurer une bonne alimentation en eau de la zone humide.

Le PGSZH offre aussi des possibilités pour accompagner les projets en application de la séquence **éviter – réduire – compenser** (F). Dans le cas où l'étude de plusieurs solutions alternatives d'un projet d'aménagement pour éviter et réduire l'impact sur la zone humide considérée n'aboutit pas suffisamment, une mesure compensatoire doit être proposée en conformité avec la réglementation et le SDAGE. La mise en œuvre de mesures compensatoires dans le cadre du PGSZH doit être conforme aux priorités fixées. Le SDAGE préconise une compensation dissuasive à hauteur d'au moins 200% des surfaces perdues. Ce principe de compensation et les critères associés sont précisés par la disposition 6B-04 du SDAGE. Elle instaure une mesure compensatoire à hauteur de 100% pour des fonctions équivalentes, idéalement situées dans la zone détériorée ou à proximité de celle-ci. Une compensation supplémentaire de 100% qui vise le rétablissement des fonctions des zones humides partiellement dégradées, situées prioritairement dans le même sous-bassin impacté, est également demandée. Les lignes directrices du PGSZH se concentrent sur les **fonctions hydrologique, biogéochimique et biologique** de la

⁸ Secrétariat de la Convention de Ramsar. 2018. « Perspectives mondiales des zones humides : état mondial des zones humides et de leurs services à l'humanité 2018 ». Gland, Suisse: Convention de Ramsar sur les zones humides.

⁹ Ramsar, s.d. The global wetland outlook. Disponible sur : <https://www.global-wetland-outlook.ramsar.org/>

¹⁰ Secrétariat technique de bassin. 2013. Note du secrétariat technique du SDAGE. Eléments de méthode pour la définition d'un plan de gestion stratégique des zones humides. Doctrine « zones humides » du bassin Rhône-Méditerranée, 21p.

zone humide (STB 2013)⁷.

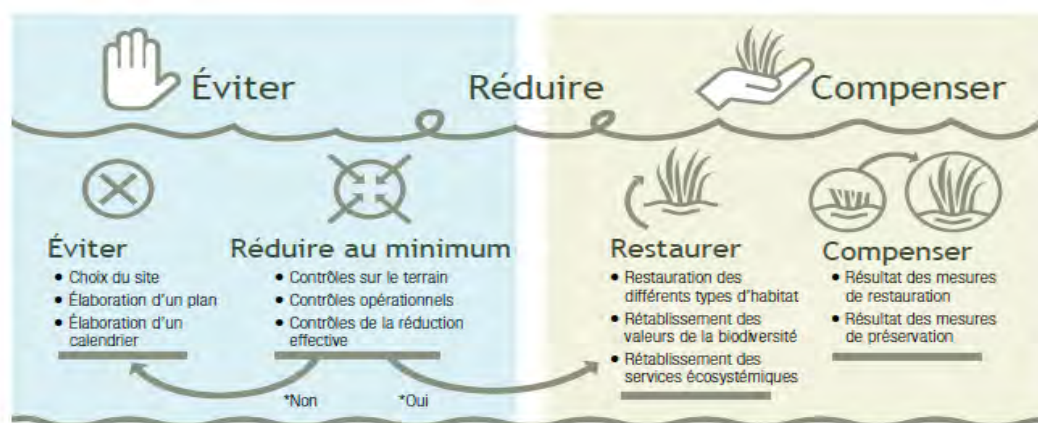


Figure 4. Séquence ERC : Éviter - Réduire – Compenser (Secrétariat de la Convention de Ramsar 2018)

Le **SDAGE 2016-2021** du bassin de **Corse** consacre une orientation fondamentale aux zones humides « préservation, restauration et gestion des zones humides » (**OF 3C**). Une gestion opérationnelle y est abordée, en optant pour « la définition d'une stratégie de préservation, restauration et de délimitation des zones humides naturelles prioritaires », « le développement de plans de gestions territoriaux », « le déploiement d'indicateurs de suivi de l'état des zones humides » et « l'enrayement de la dégradation des zones humides et de leur espace de bon fonctionnement ».

Ainsi, dans les deux SDAGE, la notion de « fonction » est au cœur de la problématique de préservation des zones humides et de l'élaboration de plans de gestions stratégiques.

1.2 OBJECTIFS

La préservation et la gestion des zones humides sont d'intérêt général (code de l'environnement article L211-1-1). Ces actions sont motivées le plus souvent par le maintien d'une biodiversité ciblée en raison du statut « d'espèce remarquable » ou « protégée ». Elles résultent d'un « héritage » construit et déterminé au fil du temps selon l'expression de fonctions naturelles qui favorisent un écosystème soutenant le développement de la biodiversité (habitats, espèces) (Gramond 2014). Aussi dans le cadre du PGSZH, une approche par les fonctions des zones humides (hydrologie, biogéochimie, biologie) est privilégiée, plutôt que celle habituellement basée sur la valeur patrimoniale des espèces. Cette démarche permet notamment la reconnaissance, la préservation et la restauration de zones humides impactées par des pressions, qui altèrent la réalisation des fonctions, le fonctionnement et les processus écologique des zones humides qui déterminent le développement de la biodiversité. Le PGSZH est un outil pour penser globalement le fonctionnement des zones humides et panser (restaurer) localement les zones humides en raison des services essentiels qu'elles rendent à la collectivité.

C'est dans ce contexte que ce bilan des connaissances sur les fonctions des zones humides s'ancre. Il a pour objectif d'élaborer une synthèse bibliographique sur les fonctions (hydrologique, biogéochimique et biologique) et certains services rendus par les zones humides, en se basant sur des articles de revues scientifiques et des documents techniques. Ces notions seront illustrées par des retours d'expérience relatifs à la restauration des zones humides. Ce travail vise aussi à mobiliser des connaissances factuelles pour construire un argumentaire en faveur de l'intérêt de la préservation et la restauration des zones humides qui cible les élus.

Débutant par la définition de généralités nécessaires à la compréhension du sujet, ce rapport aborde ensuite, dans une logique de fonctionnement du système naturel « zone humide », les fonctions hydrologique, biogéochimique puis biologique. Dans chacune de ces trois parties, les processus principaux mis en jeu sont expliqués et leur importance est illustrée par l'apport de chiffres concrets. Pour terminer, sont rapportés des retours d'expériences de restauration, de préservation et de compensation des fonctions, à l'échelle nationale et internationale.

1.3 ELEMENTS CLEFS DU CHAPITRE

Précaution

- Il est important de contextualiser les estimations relatives aux zones humides (*e.g.* superficie, taux de disparition, ...) par rapport à la définition de départ (Ramsar ou définition française) et à la période observée. De manière générale, les données utilisées à l'échelle planétaire font références à une vision de la zone humide établie par la Convention de Ramsar. Si les zones humides ne sont formellement pas des masses d'eau au sens de la DCE, la Convention de Ramsar inclut les cours d'eau, les milieux souterrains, les récifs coralliens et les herbiers marins jusqu'à une profondeur de -6 m sous le niveau de la mer.

Zones humides : des écosystèmes vulnérables sous pressions

- A l'échelle globale, d'après l'étude de Davidson et al. (2014) considérant les zones humides au sens large établi par la convention de Ramsar :
 - du 18^{ème} siècle à nos jours, l'altération et la disparition de zones humides atteint jusqu'à 87% de leurs superficies ;
 - depuis les années 1900, ce chiffre varie de 64% à 71% ;
 - les 20^{ème} et 21^{ème} siècles ont été les périodes les plus destructrices pour ces systèmes, avec les taux de disparition les plus rapides.
- Actuellement, leur superficie globale est estimée entre 15,2 et 16,2 million de km² (Davidson et Finlayson 2018) soit près de 1,5 fois la taille de l'Europe ou encore environ 3% de la surface du globe.
- En France, entre 2000 et 2010, un suivi sur 152 sites français montre que 48% d'entre elles ont été dégradées. Les massifs à tourbières et les plaines alluviales sont les plus touchés (CGDD 2012). Dans le bassin Rhône Méditerranée, 40% des tourbières de l'ex-région Franche-Comté ont disparu au fil des deux derniers siècles et 25% des milieux humides de Camargue ont été détruits depuis les années 50 (Etat des lieux 2005).
- Les zones humides des territoires français abritent 30% des espèces végétales remarquables et menacées, 100% des amphibiens et 50% des espèces d'oiseaux dépendent des habitats qu'elles fournissent (Plan d'action en faveur des zones humides ; 1995).

Cadre du rapport et objectifs

Les zones humides sont des infrastructures naturelles reconnues pour contribuer au bon état des masses d'eau. Bien que n'étant pas des masses d'eau au sens de la DCE, ces milieux ont été pris en compte dans les SDAGE. Actuellement les **SDAGE 2016-2021** des bassins Rhône Méditerranée et de Corse intègrent la préservation, la restauration et la gestion des zones humides dans leurs orientations fondamentales.

La notion de « fonction » se révèle être au cœur de la problématique de préservation des zones humides et de l'élaboration de plans de gestions stratégiques (PGSZH). Aussi, ce bilan des connaissances a pour objectif d'apporter une synthèse bibliographique pour l'ensemble des fonctions (hydrologique, biogéochimique et biologique) par les zones humides, qui se base sur des articles de revues scientifiques et des documents techniques. En conclusion, une synthèse met en perspectives les différents acquis pour les restituer dans le contexte de l'hydrosystème et aborde sommairement les services rendus.

2. GENERALITES ET DEFINITIONS

2.1 ZONES HUMIDES : DEFINITION, DELIMITATIONS, CADRE REGLEMENTAIRE

La première définition officielle et internationale du terme de « zone humide » est apparue suite à l'observation de perte d'habitat pour les oiseaux migrateurs et à la prise de conscience simultanée de la nécessité de protéger et de préserver ces écosystèmes. Dès lors, la Convention de Ramsar, en référence à la ville d'Iran où le traité fut signé, fut adoptée en 1971. Ce premier accord environnemental international désigne les zones humides comme « **des étendues de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres** ». Cette définition, plus large que la définition française, englobe des milieux comme les récifs coralliens et les herbiers, mais aussi les cours d'eau et les milieux aquatiques souterrains. Cette convention donne un premier cadre d'action pour ces systèmes et favorise la gestion de certains sites transfrontaliers ou localisés sur les voies migratoires d'espèces piscicoles ou d'oiseaux (Ramsar s.d.)¹¹.

Après son adhésion à la Convention de Ramsar en 1986, la France propose une première définition officielle des zones humides avec la loi sur l'eau du 3 janvier 1992. Cette définition est ensuite reprise dans le **code de l'environnement** par l'article L.211-1 qui acte les zones humides comme « **des terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre de façon permanente ou temporaire ; la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année** ». L'eau est placée comme le facteur principal expliquant l'existence d'une zone humide. Toutefois, sa présence peut être temporaire, aussi d'autres critères tels que la nature du sol doivent être pris en compte, notamment pour faciliter leur identification sur le terrain. Dès mars 2007, les précisions suivantes ont été apportées dans le Code de l'environnement, article R. 211-108 : « **les critères à retenir pour la définition des zones humides mentionnées au 1° du I de l'article L. 211-1 du Code de l'Environnement, sont relatifs à la morphologie des sols liée à la présence prolongée d'eau d'origine naturelle et à la présence éventuelle de plantes hygrophiles. Celles-ci sont définies à partir de listes établies par région biogéographique. En l'absence de végétation hygrophile, la morphologie des sols suffit à définir une zone humide** » (STB 2013)¹². L'arrêté ministériel du 24 juin 2008, modifié le 1^{er} octobre 2009, spécifie les critères de définition des sols hydromorphes¹³ et de la végétation hygrophile.

Aussi, les **zones humides** sont des **écosystèmes à l'interface** entre les milieux terrestres et les milieux aquatiques. Ils sont caractérisés par la présence, temporaire ou non, d'eau en excès et par conséquent de **sol hydromorphe** et/ou par une **végétation principalement hygrophile** (Rouwane 2016). Les notions de présence d'eau en excès, de saturation d'un sol ou d'**engorgement par l'eau** font référence à un état durant lequel ce liquide occupe l'ensemble de la porosité d'un horizon (MEDDE, GIS Sol. 2013)¹⁴. Cet engorgement engendre une circulation libre de l'eau, à la fois de manière horizontale et verticale dans l'horizon. Il diminue significativement les échanges gazeux avec l'atmosphère et limite ainsi la pénétration de l'oxygène dans le système. L'accumulation d'eau, et donc le développement de sols hydromorphes sont directement dépendants de la nature du substrat géologique, du climat et de la topographie du site. La combinaison de la présence de terrains en faible pente, tels que des fonds de vallée ou dépressions, de socle rocheux imperméable, ou d'horizons argileux et d'un ratio précipitation/évapotranspiration élevé sont des conditions optimales à leur établissement (Mathieu et Pedro 2009). Si le caractère « gorgé d'eau » d'un site reste difficile à évaluer pour déterminer la présence d'une zone humide, les conséquences de sa présence sont, elles, visibles dans les caractéristiques intrinsèques du sol (Bouzellé 2014). En effet, un sol est dit hydromorphe lorsqu'il présente des marques physiques liées à une saturation en eau

¹¹ RAMSAR. s.d. Histoire de la Convention de Ramsar. Disponible sur : <https://www.ramsar.org/fr/a-propos/la-convention-de-ramsar-et-sa-mission>. [Consulté le 14.09.2018].

¹² Secrétariat technique de bassin. 2013. Note du secrétariat technique du SDAGE. Eléments de méthode pour la définition d'un plan de gestion stratégique des zones humides. Doctrine « zones humides » du bassin Rhône-Méditerranée, 21p

¹³ Évolution d'un sol, dépendant du régime hydrique, marqué par un engorgement, au moins saisonnier, de certains horizons ou du profil entier, provoquant une privation d'oxygène (Dictionnaire Larousse).

¹⁴ MEDDE, GIS Sol. 2013. Guide pour l'identification et la délimitation des sols de zones humides. Ministère de l'Écologie du Développement Durable et de l'Énergie, Groupement d'Intérêt Scientifique Sol, 63 pages.

périodique ou permanente dénommées « **traits d'hydromorphie** » qui reflètent des phénomènes d'oxydo-réduction.

Le premier critère concerne les traits d'hydromorphie, éléments clefs permettant l'identification de sols hydromorphes qui peuvent être de type rédoxiques, réductiques ou histiques (MEDDE, QIS Sol 2013). Un engorgement de manière ponctuelle et la mise en place successive de conditions anoxiques suivies d'une ré-oxygénation du système engendre l'apparition de tâches de couleurs rouille alternées par des zones claires. Ces tâches rougeâtres ou noires sont associées à la précipitation localisée de fer (Fe) oxydé ou de nodules de fer et manganèse (Mn), tandis que les parties plus claires correspondent à des zones appauvries en fer qui engendrent une décoloration. Cet ensemble de marques fait référence aux traits dits **rédoxiques**.

Leur présence à plus de 5% de la surface observée sur une coupe verticale de sol permet la définition d'**horizons rédoxiques** (Mathieu et Pedro 2009 ; MEDDE, QIS Sol 2013). A l'opposé, des marques de couleurs grises, verdâtres ou bleuâtres sont révélatrices de la présence de fer réduit et donc d'une **saturation en eau plus permanente** (Baize 2012 ; Mathieu et Pedro 2009). Contrairement à la couleur bleuâtre donnée dans certains cas par la teinte de la roche mère, ces couleurs synonymes d'un milieu réducteur changent rapidement sous conditions oxygénées (quelques heures à quelques semaines suivant les milieux). Elles sont associées aux **traits réductiques** (Figure 5). Les horizons réductiques sont assez homogènes avec une coloration uniforme sur plus de 95% du volume (MEDDE, QIS Sol 2013). On considère que la présence de ces différents types de taches, révélatrices de la mise en place de processus d'oxydo-réduction, à moins de 25 cm de profondeur, est un critère suffisant à l'identification d'un sol hydromorphe et par conséquent de zone humide (Bouzellé 2014 ; Arrêté du 1^{er} octobre 2009). Toutefois les traces d'hydromorphie peuvent être peu visibles dans les cas suivants : en présence de sols pauvres en fer ou de fer peu mobile, de matière organique, de sols carbonatés (carbonatation) ou de matériaux fortement colorés (e.g. schistes bleu, argiles rouges). Enfin, les **horizons histiques** (Figure 6), composés entièrement de matière organique, se forment suite à la saturation en eau d'un milieu sur plus de six mois dans l'année. La saturation limite la réoxygénation du système et ralentit la dégradation de la matière organique. Ces horizons sont donc principalement composés de débris végétaux. Ils sont classés en fonction du type de matière organique et de leur taux de « fibres frottées » (MEDDE, QIS Sol 2013).

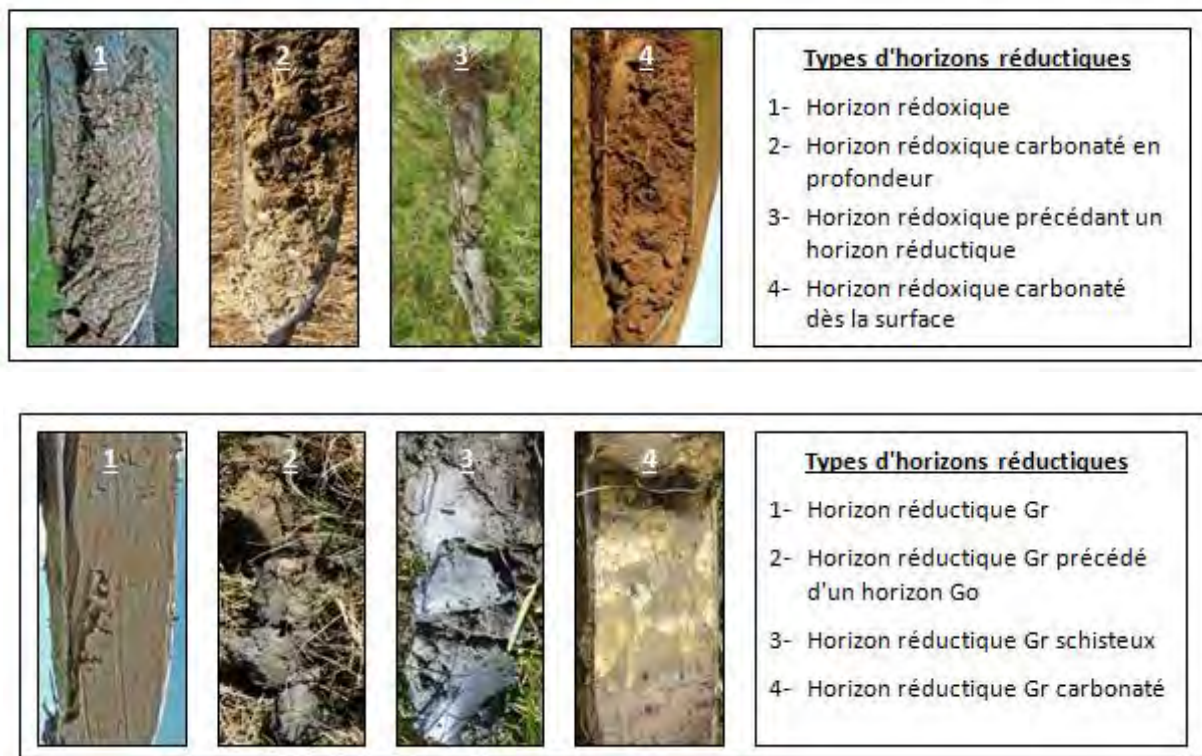


Figure 5. Horizons rédoxiques (en haut) et réductiques (en bas) caractéristiques de sols gorgés d'eau (d'après Chambaud et al. juin 2012).

Le second critère nécessaire à l'identification d'une zone humide est celui de la végétation composée d'espèces hygrophiles. Une végétation hygrophile fait référence aux plantes qui se développent en milieu humide car elles ont besoin d'une forte quantité d'eau tout au long de leur cycle de développement. Certaines dites halophiles sont rencontrées en milieu salé ou saumâtre. Les espèces végétales des zones humides, en fonction de leur écologie et de leur tolérance à l'engorgement du sol ou à sa saturation en sel, se développent le long d'un gradient hydrique ou salin. Elles peuvent être immergées en permanence, pousser au niveau de la surface de l'eau (plantes hydrophytes), ou bien s'établir dans des zones moins submergées et être adaptées aux milieux terrestres et aquatiques (hélrophytes) (Eau France 2015a ; Chambaud et al. 2012a)¹⁵. Quelques exemples de formations végétales et d'espèces sont présentés dans la Figure 8.



Habitat halophile à Salicorne



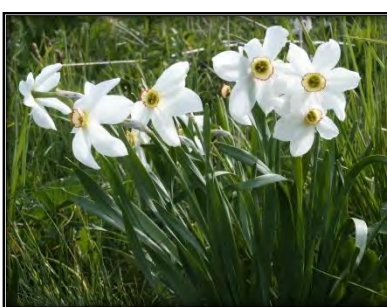
Lande humide à Molinie bleue



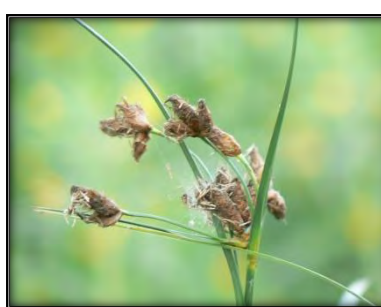
Bas marais à Droséra et Rhynchochlore blanc



Butome en ombelle



Narcisse des poètes



Scirpe lacustre

Figure 8 : Exemples de végétation hygrophile et d'espèces caractéristiques des zones humides (photos F. Chambaud).

La méthode d'identification à appliquer dans la démarche de reconnaissance d'une zone humide est celle précisée dans l'Arrêté Ministériel du 24 juin 2008. Le tableau A de son annexe II regroupe pas moins de 775 espèces associées aux milieux humides. L'utilisation de la classification EUNIS (European Nature Information System) au niveau européen permet une « *harmonisation des descriptions et des collectes de données à travers l'Europe* » relative aux « *espèces, types d'habitat ou les sites choisis* » (Eau France, 2015b)¹⁶. Elle remplace le thesaurus Corine Biotopes et permet notamment de souligner les habitats les plus menacés d'Europe. Dans le bassin Rhône-Méditerranée, le guide pour la reconnaissance des zones humides compile les habitats rencontrés lors des différentes prospections de terrain selon la nomenclature Corine Biotopes.

Avec l'arrêt du Conseil d'Etat n°386325 du 22 février 2017, ces critères de sol hydromorphe et de végétation hygrophile ne sont plus à considérer comme alternatifs mais comme cumulatifs. Cette vision peut réduire le

¹⁵ Eau France. 2015a. Critère relatif aux plantes hygrophiles. Disponible sur : <http://zones-humides.org/identifier/identifier-2/delimiter-pour-la-reglementation-2/critere-relatif-aux-plantes-hygrophil>. [Consulté le 19.09.2018].

¹⁶ Eau France. 2015b. Classification des habitats EUNIS. <http://www.zones-humides.org/identifier/inventorier-pour-connaître/typologies-d-habitats/classification-des-habitats-eunis>. [Consulté le 24/09/2018].

nombre de milieux humides à préserver, et ce malgré la réalisation de leurs fonctions hydrologiques, biogéochimiques ou écologique. Toutefois, la note technique du 26 juin 2017 du MTES précise qu'« *en l'absence de végétation, liée à des conditions naturelles (par exemple : certaines vasières, etc.) ou anthropiques (par exemple : parcelles labourées, etc.), ou en présence d'une végétation dite « non spontanée», une zone humide est caractérisée par le seul critère pédologique, selon les caractères et méthodes réglementaires mentionnés à l'annexe I de l'arrêté du 24 juin 2008* ». En janvier 2019, le rapport de mission parlementaire « *Terres d'eau, terres d'avenir* » mandaté par le Premier ministre sur les politiques relatives aux milieux humides rouvre les discussions sur la définition de ces milieux.

La loi du 26 juillet 2019 portant création de l'Office français de la biodiversité modifie, pour faire suite à la mission parlementaire, la définition des zones humides dans l'article L211-1 du code de l'environnement et rend caduque l'arrêt du Conseil d'Etat : « *on entend par zone humide les terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre de façon permanente ou temporaire, **ou dont** la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année* ». Cette définition conforte l'utilisation de critères alternatifs recourant au sol ou à la végétation.

Dans le guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée (Chambaud et al. 2012a, 2012b)¹⁷, soixante-deux écorégions sont décrites à partir des étages de végétation, de la géologie, du relief et du climat. Les écorégions correspondent à des « *territoires dotés de caractéristiques globales bien distinctes* » (Annexe 1). Pour chaque écorégion, sont examinées les propriétés du substratum géologique, les formes du relief (géomorphologie) et les caractéristiques climatiques dans lesquelles trouver des zones humides (rétention de l'eau). A partir de ces données, des modèles de terrains sont élaborés et permettent d'identifier des conditions favorables à la présence de zones humides au sein d'un espace de référence (Catteau, 2017; Bouscary 2020)¹⁸. En croisant des données de télédétection, topographique, géologique et pédologique, des aires à forte probabilité de présence de zones humides peuvent également être obtenues (Pierre 2002 ; TTI Production et ACER CAMPESTRE s. d.)¹⁹.

2.2 LES ZONES HUMIDES, UNE GRANDE VARIÉTÉ D'ÉCOSYSTÈMES

Le terme « zone humide » regroupe une large diversité d'écosystèmes continentaux ou littoraux, de nature variée comme les tourbières, les marais, les prairies humides, les lagunes, les rizières, les forêts alluviales, les plaines d'inondation, les lacs d'altitude, les vasières ou encore les marais salants (Figure 9). A l'échelle globale, ce large panel de milieux humides, dont les caractéristiques varient autant dans leur morphologie, leur fonctionnement hydrologique, leur végétation, ou leur faune, résultent de l'existence d'une variété de climats, de conditions hydrologiques, géologiques et biogéochimiques (Maillard 2014). Comme le rappelle le rapport de 2018 sur l'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques : « *Les climats froids ayant moins de perte d'eau par évapotranspiration et les climats humides ayant un excès de précipitations, les milieux humides sont présents principalement dans ces deux zones climatiques. Concernant la géomorphologie, les terrains très escarpés ont tendance à former moins de milieux humides que les zones plates ou à faible pente (Mitsch et Gosselink 2015)* ».

Pour le bassin Rhône-Méditerranée, les zones humides sont représentées à 63% par des milieux connexes aux rivières et des plaines alluviales (annexes fluviales, forêts alluviales, prairies humides, zones inondables ...), 21 % par des marais côtiers (lagunes littorales, salins), 13% par des tourbières, marais, étangs et 3% par des espaces périphériques aux plans d'eau (lacs, retenues) (SDAGE 2015b).

¹⁷ Chambaud, F, J Lucas, et D Oberti. 2012a. « Guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée. Volume 2 : fiches écorégions et clés d'identification ». Agence de l'eau Rhône-Méditerranée Corse. 264 p.

¹⁸ Catteau, S. 2017. « Tests méthodologiques pour la localisation des zones humides dans le bassin Rhône-Méditerranée et la qualification des fonctions et pressions ». Rapport de stage. Université de Rouen, Agence de l'eau Rhône-Méditerranée Corse.

¹⁹ Pierre, D. 2002. « Annexe de l'atlas cartographique du SAGE Rance Frémur Baie de Beausais. Prélocalisation des aires favorables à l'existence de zones humides dans le SAGE. » Note méthodologique & premiers résultats. Société Géo-Hyd pour le SAGE Rance Frémur Baie de Beausais. 13p. TTI PRODUCTION, ACER CAMPESTRE. 2012. « Etude de prélocalisation des zones humides sur le territoire du SAGE Nappe de Pays de Beauce et ses milieux aquatiques associés. Phase 2 : hiérarchisation des enveloppes de zones humides. » Syndicat du Pays de Beauce Gâtinais en Pithiverais. 142p.

Dans le bassin Corse, leur répartition n'est pas renseignée aussi finement. Toutefois, les principaux types de zones humides du SDAGE y sont représentés (SDAGE 2015a).



Zone humide dépressionnaire



Forêt riveraine et alluviale



Bordure humide de plan d'eau



Zone humide en milieu agricole



Zone humide de pente



Bas marais tourbeux sur arène gréseuse



Nappes de graviers et végétation pionnière alluviale



Habitat saumâtre à Salicornes (sansouïre)



Prairie de fauche alluviale inondable



Touradons de laïches et prairies sur plateau ondulé



Pozzine du Plateau de Coscione



Cultures en zone humide inondable de la basse vallée de l'Ouche

Figure 9 : Exemples de la diversité physionomique de zones humides (photos F. Chambaud).

En réponse aux cadres législatifs posés et pour faciliter l'identification des zones humides, plusieurs classifications ont été mise en place à travers le monde (Barnaud et Fustec 2007 ; Dahl et al. 2007 ; Graillot et al. 2017 ; Junk et al. 2013). A l'échelle internationale, la classification de la Convention Ramsar proposée en 1990, sépare en premier lieu les zones humides naturelles des zones humides artificielles. En effet, de nombreux milieux humides artificiels ont été construits dans le but de mimer les processus physiques, chimiques et biologiques naturels, les fonctions associées (*e.g.* sédimentation de particules fines, adsorption et dégradation de contaminants) ainsi que les services rendus (*e.g.* épuration de l'eau) (Ilyas et Masih 2017 ; Wang et al. 2018a, 2018b). Au sein des zones humides artificielles, se différencient notamment les zones humides spécifiquement aménagées pour améliorer la qualité de l'eau, grâce à leur capacité épuratoire (Fonder et Headley 2013). En 1991, l'Union Européenne propose le thesaurus Corine Biotopes, basé sur une typologie d'habitats (physionomie,

phytosociologie) ayant pour objectif de répertorier des habitats naturels, semi-naturels ou artificiels. L'outil de typologie EUNIS (Système d'information sur la nature en Europe) complète cette classification d'habitats (Louvel et al. 2013) en apportant notamment des précisions sur les habitats marins. Cette typologie est ensuite réutilisée pour l'élaboration de la classification proposée par la DCE.

En France, plusieurs systèmes ont été développés, dont la classification SDAGE (1996) en réponse à l'application de la loi sur l'eau du 3 janvier 1992. Elle se base notamment sur la chimie de l'eau et le régime hydrologique. Les zones humides y sont classées suivant 13 types, eux-mêmes précisés à l'échelle du SAGE (Bouzellé 2014) et en sous type dans la boîte à outils RhoMéo dont la vocation est le suivi des zones humides (RhoMéo 2014)²⁰ (Tableau 1).

Tableau 1. Classification des zones humides selon la typologie SDAGE, SAGE et les sous-types proposés dans l'outil RhoMéo

N°	SDAGE	SAGE	N° sous-type RhoMéo
1 2 3	Grands estuaires Baies et estuaires moyens plats Marais et lagunes côtiers	Herbier, récif Vasière Prés salés Arrière-dune Lagune	3.1 / lagune 3.2 / péri-lagunaire 3.3 / péri-lagunaire avec apport d'eau
4	Marais saumâtres aménagés	Marais salant Bassin aquacole	
5 6	Bordures de cours d'eau Plaines alluviales	Ripisylve Forêt alluviale Prairie inondable Roselière, cariçaie Végétation aquatique	
7	Zones humides de bas-fonds en tête de bassin	Marais d'altitude	7.1 / zone humide d'altitude 7.2 / tourbière acide 7.3 / tourbière alcaline 7.4 / zone humide de pente et source 7.5 / zone humide de combe et bordure de ruisseaux
8 9	Région d'étangs Bordures de plans d'eau (lacs, étangs)	Forêt inondable Prairie inondable Roselière, cariçaie Végétation aquatique	9.1 / zone humide acide 9.2 / zone humide alcaline
10	Marais et landes humides de plaine	Lande humide Prairie tourbeuse	10.1 / marais (tourbière) de plaine 10.2 / prairie humide 10.3 / pré salé continental
11	Zones humides ponctuelles	Petit lac Mare Tourbière Pré salé continental	11.1 / mare temporaire 11.11 / saumâtre 11.12 / alcaline 11.13 / acide 11.2 / mare permanente
12	Marais aménagés dans un but agricole	Rizière Prairie amendée Peupleraie	
13	Zones humides artificielles	Réservoir-barrage Carrière en eau Lagunage	

Parmi les zones humides naturelles, le régime hydrologique est considéré comme le paramètre principal contrôlant le fonctionnement de ces systèmes (Barnaud et Fustec 2007 ; NWWG 1997 ; Carter 1986). Il est le point

²⁰ RhoMéo, collectif. 2014. « La boîte à outils de suivi des zones humides. Version 1. » Conservatoire d'espaces naturels de Savoie. 147p.

de départ pour l'élaboration de **classifications fonctionnelles**, qui se sont ajoutées aux typologies d'habitat, de végétation ou de milieu précédemment citées. Ainsi, la classification hydrogéomorphologique (classification HGM), qui est la plus utilisée, se base sur l'origine des apports en eau dans le système, la configuration géomorphologique de la zone humide et l'hydrodynamisme (direction et variation des flux d'eau) (Brinson 2011). Elle est initialement réalisée pour classer des écosystèmes présents aux Etats-Unis (travaux de Brinson (1993) et (D. R. Smith et al. 1995)), puis reprise par Barnaud et Fustec (2007) (Figure 10).

D'une part, les milieux dits **perchés** (Figure 10 a) sont approvisionnés en eau uniquement par les précipitations directement sur la zone humide et sont caractérisés par la présence d'une formation géologique sous-jacente imperméable. Des sorties d'eau par débordement ou par infiltration vers une nappe sont possibles, tout comme par évapotranspiration. D'autre part, les milieux de **dépression** (Figure 10 b), possèdent des caractéristiques similaires et, une configuration topographique favorable à des apports par ruissellement. Les milieux de **transit de nappes** (Figure 10 c) ont des attributs topographiques semblables aux milieux dépressionnaires. Ils présentent cependant une forte interaction avec la nappe et une possibilité de perte d'eau par la surface et latéralement avec la pente. Lorsque la nappe et le cours d'eau sont directement connectés, les flux hydrologiques peuvent s'orienter dans toutes les directions spatiales, façonnant la création des **milieux riverains de cours d'eau** (Figure 10 d), où les couches géologiques sous-jacentes au cours d'eau sont perméables. Les **milieux estuariens ou côtiers** (Figure 10 e) présentent des échanges hydriques similaires à ceux des cours d'eau, avec toutefois une contrainte journalière supplémentaire liée à la marée (Barnaud et Fustec 2007). Sur les côtes françaises, la présence de couvertures argileuses ou de vasières provoque le débordement de la nappe présente en amont qui s'écoule vers la bordure littorale. Enfin, cette classification ne rend pas compte de cas particuliers du développement de zones humides en situation d'émergence de source en pied de coteaux par exemple, qui peuvent toutefois être associés aux milieux de transit de nappe.

Dans le guide de la méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides (Gayet et al. 2016), les cinq systèmes hydrogéomorphologiques retenus sont les suivants : alluvial, riverain des étendues d'eau, de dépression, de versant et bas-versant et de plateau (Tableau 2). Les zones littorales ne sont pas prises en compte et font l'objet de compléments en 2020.

Tableau 2 : apports majeurs d'eau et caractéristiques hydrodynamiques dominantes des classes hydrogéomorphologiques reportées par Barnaud et Fustec (2007) et Gayet et al. (2016)²¹ (Modifié de Gayet et al. 2016 selon Brinson 1995). Le symbole « - » signifie que ce cas précis n'est pas rapporté par l'une des deux références.

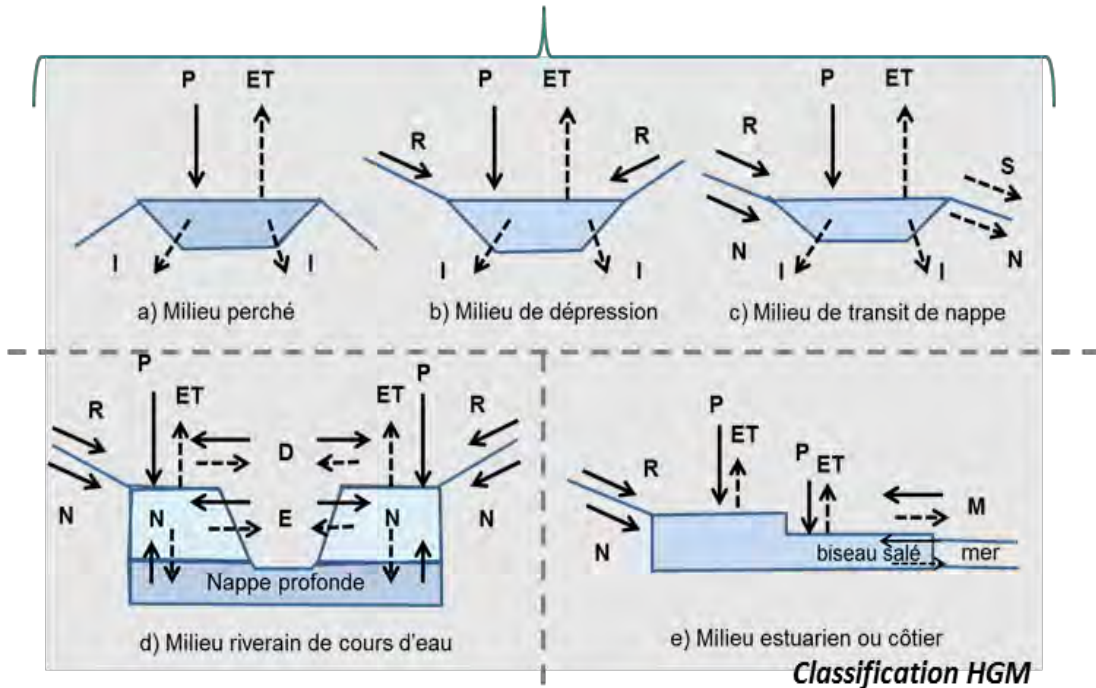
Système hydrogéomorphologique tel que rapporté par Barnaud et Fustec (2007)	Système hydrogéomorphologique tel que rapporté par Gayet et al. (2016)	Source dominante	Hydrodynamique dominante
Milieu riverain de cours d'eau	Alluvial	Débordement de cours d'eau	Unidirectionnelle, horizontale
-	Riverain des étendues d'eau	Débordement des étendues d'eau	Bidirectionnelle, horizontale
Dépression	Dépression	Décharge de nappe et apports de subsurface	Verticale
Transit de nappe	Versant et bas-versant	Décharge de nappe	Unidirectionnelle, horizontale
Milieux perché	Plateau	Précipitation	Verticale
Milieux estuarien ou côtiers	-	Apports salins et/ou cours d'eau	Multidirectionnelle, horizontale

²¹ Gayet, G., F. Baptist, L. Baraille, P. Caessteker, J-C. Clément, J. Gaillard, S. Gaucherand, et al. 2016. « Guide de la méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides. Version 1. » Guides et protocoles. Onema, Coll. Guides et protocoles, 186p.

Milieux humides d'altitudes
Tourbières, tourbières acides, hauts marais
Bas marais
Bordures de lacs

Milieux humides de plaines
Marais de plaines
Tourbières de plaines, tourbières basiques
Landes humides
Etangs, mares

Milieux humides continentaux déconnectés des cours d'eau



Milieux humides continentaux connectés aux cours d'eau

Milieux humides de bas-fond
 en tête de bassin
Développement de ZH sur alluvions plutôt grossiers

Plaines alluviales
Forêts alluviales
Ripisylve

Milieux humides de zones littorales influencés par les cours d'eau et la marée

Vasières et marais salés
Vasières, slikkes
Marais salés, schorres
Sansouïres
Mangroves

Lagunes et étangs d'arrière dunes
Lagunes
Etangs saumâtres
Etangs
Marais d'arrière-dunes

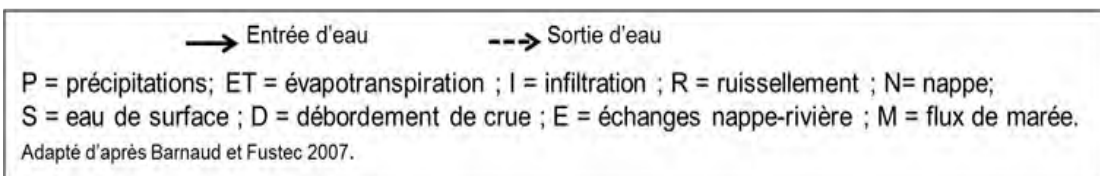


Figure 10 : Classification des zones humides d'après des critères hydrogéomorphologiques (HGM) (Modifiée d'après Barnaud et Fustec (2007) et Brinson (1993)) et distinction de milieux continentaux connectés ou non aux cours d'eau.

Ainsi, les zones humides sont réparties sur l'ensemble du continuum fluvial (Figure 11). Aussi, deux grands groupes de fonctionnement se distinguent de ces quatre premiers types de systèmes (Figure 10 a, b, c, d) : **les zones humides continentales connectées ou déconnectées des cours d'eau** (Barnaud et Fustec 2007) (Figure 10, Figure 11).

Tout d'abord, les milieux perchés, de dépressions ou de transit de nappes possèdent la particularité de ne pas être connectés et donc influencés par l'hydrodynamique des cours d'eau. Ils sont représentés par les **milieux humides d'altitude** et les **milieux humides de plaine**, ils se localisent dans des milieux dépressionnaires, sur des pentes ou des surfaces planes (Barnaud et Fustec 2007). La différence d'altitude entre ces systèmes est importante car elle est synonyme de conditions climatiques différentes, influençant directement les processus (Barnaud et Fustec 2007). De plus, en **altitude, les milieux humides restent de manière générale gorgés d'eau tout au long de l'année**, ce qui n'est pas le cas des systèmes de plaine où les précipitations sont moins importantes. En altitude et dans des zones de dépressions ou de pentes, s'installent notamment des tourbières (*i.e.* milieu à fort potentiel de production en tourbes) ombrotrophes ou tourbières acides, qui sont des milieux saturés en eau, acides et oligotrophes caractérisés par la présence de bryophytes (Manneville et Matthey 1999). Se trouvent ensuite, sur des systèmes de pentes ou en bordures de lacs, des marais qui peuvent être recouverts ou non de forêts et qui tendent également à l'accumulation de tourbe. Ces écosystèmes sont généralement moins oligotrophes que les tourbières d'altitude puisque des apports en eau plus riches en nutriments par ruissellement sont possibles (Barnaud et Fustec 2007). Les milieux humides de plaine sont aussi représentés par des marais, tourbières ou landes de plaine. On peut les retrouver également sous la forme d'étangs ou de mares ou en bordure de lacs.

Ensuite, se différencient les milieux humides continentaux influencés par l'hydrologie des cours d'eau. Ils se distribuent entre les **milieux de bas-fond en tête de bassin** où les zones humides s'établissent sur des dépôts alluvionnaires plus ou moins grossiers, et les **plaines alluviales** qui se développent plus en aval sur des dépôts sédimentaires à tendance fine (Barnaud et Fustec 2007). Les zones humides de plaines alluviales, et plus particulièrement leur végétation s'établissent selon un transect transversal allant du chenal principal vers les limites de la plaine inondable (Figure 12). Selon ce transect, les caractéristiques hydrodynamiques varient : les systèmes ne sont pas saturés en eau à la même fréquence et durée (Barnaud et Fustec 2007). Se succèdent ainsi, depuis le chenal principal, des zones humides aux espèces végétales aquatiques (hydrophytes, héliophytes), puis des systèmes composés d'arbustes et d'arbres soumis régulièrement à des inondations (ripisylve) et enfin des forêts alluviales inondées de manière ponctuelle et des prairies. Des tourbières alcalines peuvent aussi s'installer dans les plaines alluviales. Leur hydrodynamique est influencée par des échanges avec la nappe libre, enrichissant le milieu en eau alcaline ou oligotrophe (Manneville et Matthey 1999).

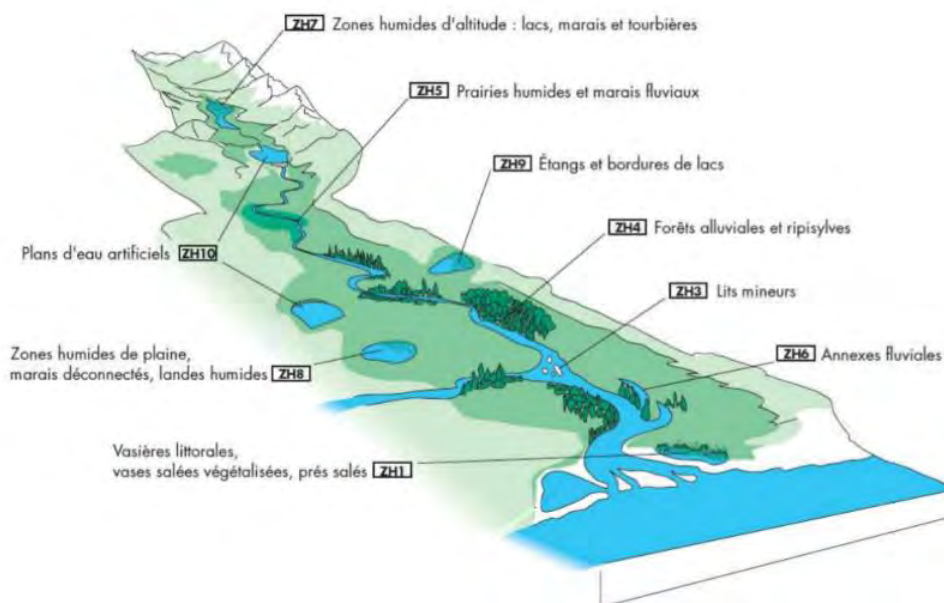


Figure 11. Répartition des principaux types de zones humides continentales naturelles ou anthropisées le long du continuum fluvial, modifiée (Agence de l'eau, 2013).

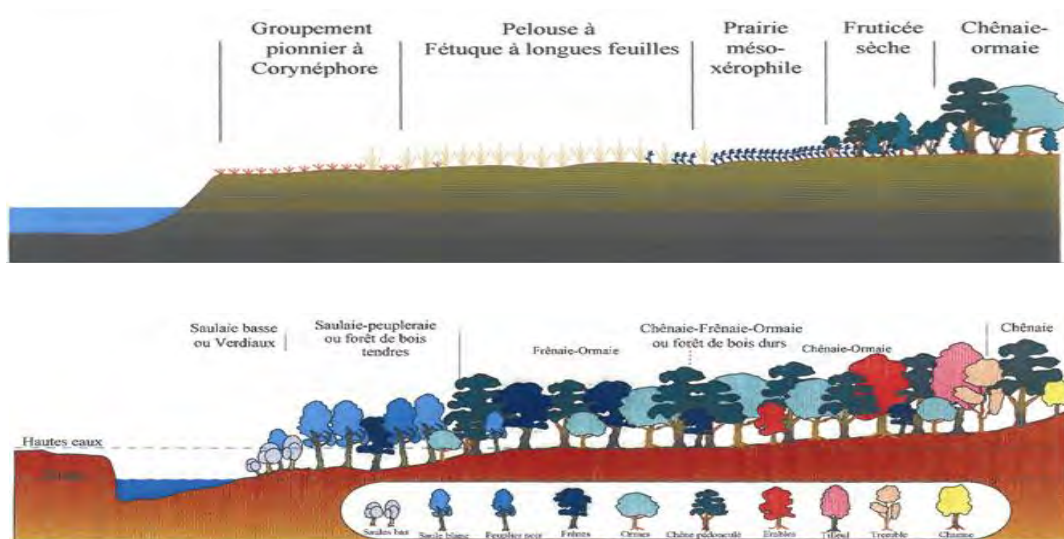


Figure 12. Exemple de distribution des communautés végétales dans la plaine alluviale inondable de la Loire (Audry et Forest, document d'objectifs "vallée de la Loire entre Fourchambault et Neuvy-sur-Loire, 2005).

Ces milieux continentaux se différencient **des zones humides littorales** où l'hydrodynamisme est rythmé par les mouvements du front salin résultant de l'intensité du débit du cours d'eau et des courants de marée ou de la proximité du biseau salé. Ils se présentent sous la forme de **vasières et marais salés** ou de **lagunes et d'étangs d'arrière-dune**. Les environnements de vasières se développent dans la zone de battement des marées et sont recouverts à chaque nouveau cycle. Ils sont également connus sous le nom de slikkes et sont des milieux propices à l'installation d'herbiers à zostères ou encore de salicornes et spartines (Barnaud et Fustec 2007). Les marais salés, schorres ou prés salés, s'établissent dans une partie topographique supérieure à celle des vasières, et ne sont, de ce fait, inondés que lors de grands coefficients de marées. Sur la côte méditerranéenne à marées centimétriques, ces milieux sont connus sous le nom de sansouïres et sont principalement alimentés par des nappes d'eaux salées. Ensuite, les lagunes et étangs saumâtres d'arrière-dune, principalement présents sur les rivages méditerranéens, sont directement connectés à la mer par des chenaux ou approvisionnés par des nappes salines. Du côté atlantique, ces mêmes systèmes d'étangs ou de marais d'arrière dunes sont des milieux d'eaux douces déconnectés de la dynamique océanique (Barnaud et Fustec 2007) (Figure 13).

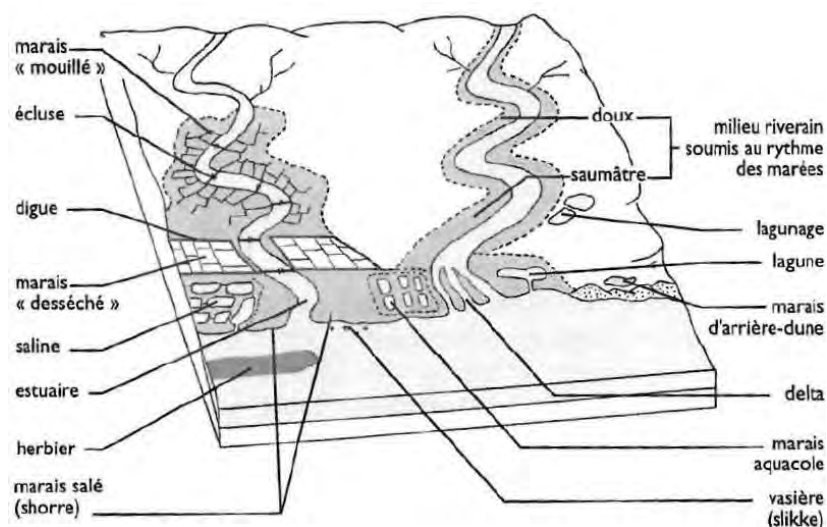


Figure 13. Répartition des principaux types de zones humides littorales naturelles ou anthropisées (Barnaud et Fustec 2007)

L'existence de nombreux types de zones humides révèle des fonctionnements hydrologiques spécifiques à chaque système. Pour un milieu humide considéré, l'évolution propre du niveau d'eau dans le temps fait référence à l'**hydropériode du système** (Barnaud et Fustec 2007 ; Bouzillé 2014 ; Cowardin et al. 1979 ; Mitsch et Gosselink 2000) (Figure 14). En d'autres termes, il s'agit de la hauteur d'eau au-dessus du sol et dans le sol au cours du temps (Barnaud et Fustec 2007). Cette hauteur peut être suivie à l'aide de sondes, d'échelles limnimétrique ou de piézomètres. Lorsque la fréquence et la durée de la période de suivi de la zone le permet, les hydropériodes révèlent les variations annuelles ou interannuelles du niveau d'engorgement ou de submersion du système (Barnaud et Fustec 2007). Typiquement, les courbes possédant un maximum en période hivernale et un minimum en période sèche sont caractéristiques des milieux dépressionnaires ou des surfaces planes dont l'hydrologie est principalement dépendante de la pluviométrie (Barnaud et Fustec 2007). Dans les zones influencées à la fois par les apports en eau de surface et par la nappe, l'hydropériode présente des fluctuations plus régulières, qui peuvent être marquées par les périodes de crue et d'étiage. L'hydropériode des milieux dont la dynamique est soumise au forçage de la marée est caractérisée par des variations journalières. Mitsch et Gosselink (2000) parlent d'une « **signature hydrologique** » du milieu.

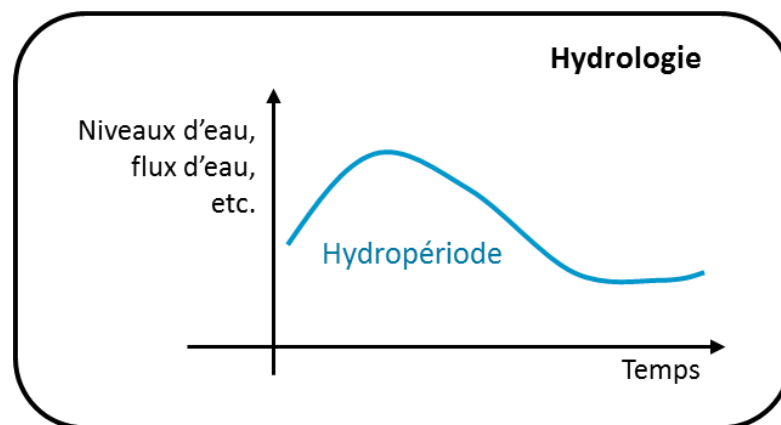


Figure 14. Représentation schématique d'une hydropériode. Inspiré de Gayet et al. (2016).

2.3 FONCTIONS, PROCESSUS, FONCTIONNEMENT ET SERVICES

2.3.1 Fonction et processus

Plusieurs auteurs se sont appliqués à définir le terme de « fonction » associé aux systèmes naturels. Dans le guide de la méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides (Gayet et al. 2016), seules les définitions fournies par Maltby et al. (1996) et Smith et al. (1995) sont considérées. Maltby et al. (1996) précisent que les fonctions sont les « **actions qui ont lieu naturellement dans les zones humides, résultantes d'interactions entre la structure de l'écosystème et les processus physiques, chimiques et biologiques** ». Cette définition délimite des actions qui se réalisent au sein du système lui-même. Smith et al. (1995) soulignent que les fonctions sont « **les activités normales, caractéristiques de l'écosystème ou simplement ce que font les zones humides.** ».

Dans l'ouvrage de Barnaud et Fustec (2007), le terme de fonction est désigné comme « **l'action propre d'un élément ou d'un organe dans un ensemble dont il fait partie** ». Ces mêmes auteurs précisent que « **le maintien d'un écosystème dépend de multiples fonctions qui découlent de sa structure et des processus réalisés par une ou plusieurs de ses composantes.** ». De la même manière, Aidoud et Clément (2014) le définissent comme « **un ensemble d'interactions naturelles mettant en jeu des organismes et l'environnement physique en vue de répondre à un besoin particulier de cet écosystème** ». Pour illustrer cela, prenons pour exemple la fonction biogéochimique. L'expression de cette fonction est dépendante de la recharge en eau (qui varie suivant les apports et les caractéristiques physiques du milieu), des caractéristiques géochimiques du sol, de ses communautés microbiennes, de sa microflore et de la végétation présente. De plus, l'accomplissement de cette fonction fait intervenir des **processus** dit « **fonctionnels** » (Aidoud et Clément 2014) (Figure 15). Ainsi, la sous-fonction « **élimination des nitrates** », composante de la fonction biogéochimique, est possible grâce à la réalisation de processus de dénitrification et d'assimilation par les plantes. Dès lors, les processus réfèrent à « **des modifications, changements ou réactions qui se produisent naturellement dans les écosystèmes saturés en eau dont les zones humides. Ils peuvent être physiques, chimiques ou biologiques.** » (Maltby et al. 1996).

La réalisation des fonctions dans une zone humide est dépendante de la structure de la zone humide (organisation dans l'espace), des processus physiques, chimiques et biologiques ainsi que de sa position dans le bassin versant et de ses critères hydrogéomorphologiques (Aidoud et Clément 2014 ; Gayet et al. 2016).

Pour simplifier le discours, ces mêmes auteurs ainsi que le SDAGE 2016-2021 et la note technique de septembre 2013 sur les plans de gestion stratégique proposent de distinguer trois grands groupes de fonctions : hydrologique, biogéochimique et écologique, au sein desquelles des « sous-fonctions », plus précises sont réalisées par l'intermédiaire de processus fonctionnels (Figure 15).

Groupes de fonctions	Fonctions	Processus fonctionnels	Services rendus Pouvant impliquer plusieurs fonctions et processus
Hydrologiques	- Flux hydriques de surface - Recharge/décharge de nappes - Rétention de sédiments		<i>(Liste non exhaustive)</i> - Disponibilité des ressources en eau - Épuration de l'eau - Ecrêtement des crues - Puits de carbone - Produit de pêche - Produit de chasse de gibier d'eau - Pâturage - Tourisme, loisirs - Production de foin - Exploitation de la végétation par fauche
Biogéochimiques	- Rétention de nutriments	- Dans les végétaux - Dans le sol - Par adsorption - Sous forme de particules	
	- Export de nutriments	- Par dénitrification - Sous forme d'ammoniac - Par exploitation de la végétation - Par l'eau et le vent	
	- Rétention de carbone	- Rétention de matière organique - De C organique dans l'eau - Introduction de C dissous	
	- Rétention d'éléments traces	- Par voie physique - Par voie biogéochimique - Par prélèvement végétal	
	- Export d'éléments traces	- Par exploitation de la végétation - Par voie physique - Par voie biogéochimique	
Ecologiques	- Biodiversité	- Etablissement d'une diversité structurale globale - Disposition du système à arbriter une diversité animale de : - macro-invertébrés - poissons - batraciens/reptiles - oiseaux - mammifères - Etablissement et maintien d'un végétation et d'habitats variés	
	- Réseau trophique	- Production de biomasse - Import de biomasse par les cours d'eau - Import de biomasse par ruissellement - Import de biomasse par le vent - Import de biomasse par processus biologiques - Export de biomasse par les cours d'eau - Export de biomasse par ruissellement de surface - Export de biomasse par le vent - Export de biomasse par processus biologiques - Export de biomasse par les animaux - Export anthropique de biomasse	

Figure 15. Fonctions et processus fonctionnels d'une zone humide. D'après Bouzillé (2014).

Pour préserver ou restaurer un bon fonctionnement de ces écosystèmes, et pour répondre aux attendus de la directive cadre sur l'eau, le SDAGE Rhône-Méditerranée 2016-2021 préconise la non-dégradation (préservation) des zones humides et la restauration de leurs fonctions. Dans ce contexte, pour mettre en évidence l'utilité des actions déjà menées, respecter le principe de non-dégradation, et si nécessaire adapter la gestion, il est préconisé d'employer les outils RhoMéO (Rhône Méditerranée Outils) pour suivre l'état de leurs fonctions et des pressions auxquelles elles sont soumises. Ces outils ont été développés dans le respect de l'arrêté du 24 juin 2008 modifié et ont vu le jour suite à l'élaboration du programme RhoMéO, entre 2009 et 2013, associant un grand nombre de partenariats (Agence de l'eau RMC, Région Rhône-Alpes, Conservatoire d'espaces naturels Rhône-Alpes, régions PACA, Bourgogne-Franche-Comté et Languedoc-Roussillon, départements de la Savoie et la Haute-Savoie, réserve naturelle de l'île du Beure, Conservatoires botaniques alpin et de Franche-Comté,...). La boîte à outils qui en résulte regroupe 13 indicateurs dont 11 indicateurs d'état (5 hydrologiques, 2 biogéochimiques, et 4 biologiques) et 2 indicateurs de pressions (artificialisation et pratiques agricoles) (RhoMéO 2014). L'approche proposée par cet outil est très opérationnelle. Elle fournit d'abord les clefs pour cibler les indicateurs les plus appropriés au suivi et à la problématique du site. Ensuite, pour chaque indicateur, des fiches détaillent ce qu'il est, son mode d'utilisation (protocole), et l'analyse et l'interprétation des données recueillies sont fournies. Une calculatrice produite en février 2017 permet de réaliser, à partir des données brutes acquises sur le terrain, l'ensemble des calculs nécessaires et

de gérer les listes de références à utiliser. Cette boîte à outils RhoMéo (2014) est au service des gestionnaires et acteurs de différents conservatoires d'espaces naturels, collectivités et porteurs de projets pour caractériser l'état des fonctions et de certaines pressions des zones humides, suivre et évaluer les actions de restauration. Le Ministère de la transition écologique et solidaire a initié le transfert de RhoMéo au plan national en confiant ce travail à la Fédération nationale des conservatoires d'espaces naturels.

Le guide d'évaluation des fonctions des zones humides réalisé par le Muséum national d'histoire naturelle et l'agence française pour la biodiversité (Gayet et al. 2016) a été publié en 2016. Il a été réalisé dans un objectif d'évaluation de l'équivalence fonctionnelle dans le cadre de mesures compensatoires appliquées aux zones humides impactées. Le guide propose d'évaluer les trois fonctions principales. La fonction hydrologique est déclinée en trois sous-fonctions (ralentissement des ruissellements ; écoulements d'eau ; recharge des nappes ; rétention des sédiments). La fonction biogéochimique est conjuguée en cinq sous-fonctions (dénitrification ; assimilation végétale de l'azote ; adsorption, précipitation du phosphore ; assimilation végétale des ortho-phosphates ; séquestration du carbone). Enfin, la fonction d'accomplissement du cycle biologique des espèces se réfère à deux sous-fonctions (support et connexion des habitats). Les zones humides littorales, non concernées par ce guide, seront prises en compte dans la version 2 qui doit être publiée en 2021.

L'inventaire et l'évaluation des fonctions directement sur le terrain reste réalisable à petit échelle mais peu extrapolable à l'ensemble d'un bassin aussi grand que celui de Rhône-Méditerranée. C'est pourquoi, des études visant une évaluation fonctionnelle avec des outils géomatiques, qui mobilisent des bases de données (modèle numérique de terrain, géologie harmonisée au 1/50 000...), la télédétection, et des systèmes d'information géographiques sont développées (Bouscary 2020, Catteau 2017 ; Rapinel 2012). Une thèse CIFRE (Suzanne Catteau 2018-2021), accompagnée par l'agence de l'eau Rhône-Méditerranée Corse et réalisée à l'Université Bordeaux Montaigne, en collaboration avec la Tour du Valat, concerne le sujet de la « spatialisation géomatique des fonctions des zones humides »

2.3.2 Fonctionnement, espace de bon fonctionnement et bon état

Le terme de fonction ne doit pas être confondu avec celui de **fonctionnement** d'une zone humide. D'après Aidoud et Clément (2014), le fonctionnement est défini comme « **la réalisation de plusieurs fonctions permettant l'établissement, le développement, la résilience (capacité à s'adapter aux pressions extérieures) et la dynamique de cet écosystème. Autrement dit, le fonctionnement correspond à l'organisation de l'écosystème dans le temps, par opposition à l'organisation dans l'espace qui se définit comme sa structure** ». Par suite logique, le bon état des zones humides est dépendant de son fonctionnement (organisation du système dans le temps), de sa structure (organisation dans l'espace) et donc de sa capacité à réaliser ses fonctions dans le temps (« vigueur »), mais aussi à s'adapter aux pressions extérieures (« résilience ») (Aidoud et Clément 2014).

Dans cette vision le fonctionnement est présenté comme une conséquence de l'expression des fonctions hydrologique, biogéochimique et biologique. Le sens de cette relation de cause à effet ne semble pas aujourd'hui encore très clair. Le rapport du STB (2018) présente cette relation de la manière suivante : « *Il est nécessaire que la zone humide soit dans un bon état de fonctionnement pour qu'elle puisse assurer durablement une ou plusieurs de ses fonctions* ». Ainsi la réalisation de fonctions est ici avancée comme la conséquence d'un bon fonctionnement de l'écosystème. Il est également rappelé que l'expression, de manière durable, d'une ou plusieurs de ces fonctions est un critère indispensable à l'atteinte des objectifs fixés par la DCE.

Dans tous les cas, l'eau est considérée comme le moteur du fonctionnement d'une zone humide. De fait, sa présence, de manière temporaire ou non, est la condition nécessaire à l'établissement d'un sol hydromorphe, au développement de la faune et de la flore et donc d'une zone humide (Figure 16) (Barnaud 2013). Une fois le biotope établi, il pourra influencer sur les caractéristiques physico-chimiques tout comme sur la circulation d'eau et donc l'hydrologie de la zone humide. L'ensemble de ces trois paramètres (hydrologique, physico-chimique et relatif au biotope) est bien sûr soumis aux facteurs climatiques et aux conditions hydrogéomorphologiques du bassin.

La pérennisation d'un fonctionnement hydrologique non impacté par des pressions favorise « l'intégrité structurelle et fonctionnelle des milieux humides » (CGDD 2018 ; Mitsch et Gosselink 2015).

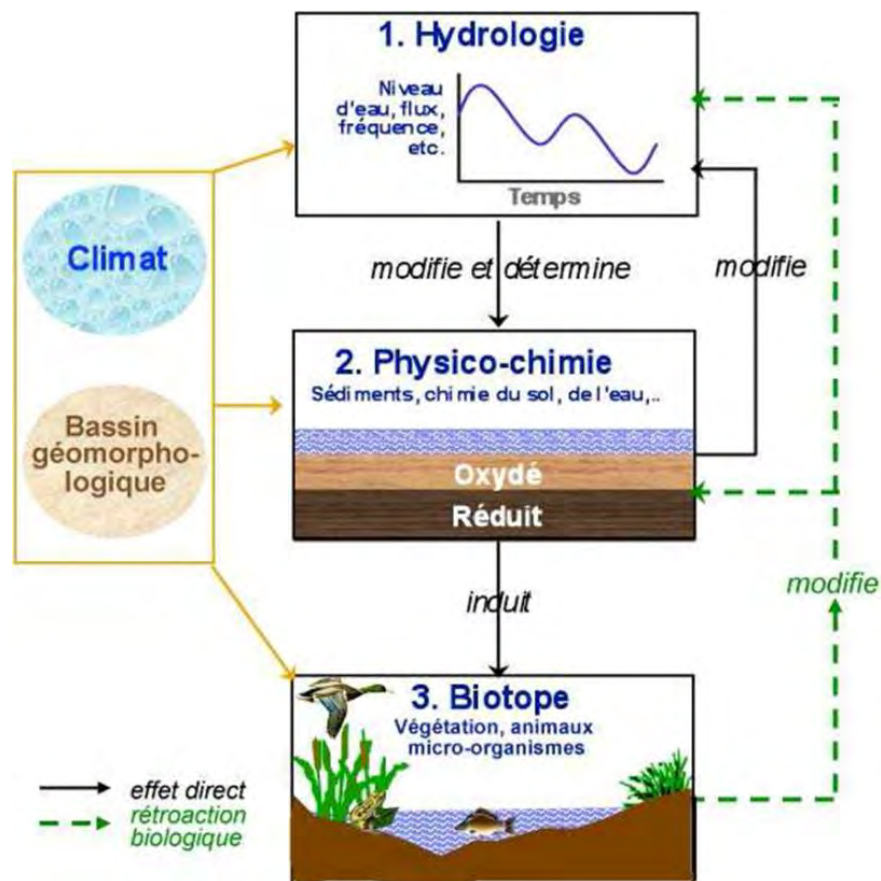


Figure 16. Fonctionnement d'une zone humide, adaptée de Barnaud (2013) d'après Mitsch et Gosselink (2015).

De plus, le fonctionnement d'une zone humide est circonscrit dans ce que les SDAGE 2016-2021 des bassins RMC nomment **l'espace de bon fonctionnement (EBF)**. Cet EBF est un périmètre proche de la zone humide dans lequel la réalisation des processus indispensables au fonctionnement a lieu et permet l'expression des fonctions dans le périmètre de la zone humide. En effet, la réalisation de processus permet l'accomplissement de fonctions, puis de services, qui ne s'arrêtent pas spatialement aux limites fixées par les inventaires de zones humides. Par exemple, dans le cas de crues associées à un événement exceptionnel, l'infiltration et la rétention d'eau dans le sol se réalisent dans la zone humide mais également au sein de son espace de bon fonctionnement. Introduit par le SDAGE 2010-2015 et développé dans le SDAGE 2016-2021, l'espace de bon fonctionnement correspond à « *une étendue périphérique à la zone humide, au sein de laquelle se déroulent des processus écologiques qui garantissent la pérennisation de cette dernière* » (STB 2018). L'EBF est donc une entité nécessaire au bon état des milieux humides et sa préservation permet un maintien plus durable des écosystèmes humides en favorisant leur capacité de résilience. Le guide réalisé par l'agence de l'eau en 2018 permet de délimiter cet espace de bon fonctionnement des zones humides dans un contexte de mise en œuvre du SDAGE.

La confusion entre fonction, fonctionnement et fonctionnalité est persistante dans le langage courant. La fonctionnalité renvoie à la capacité d'une zone humide à accomplir ses fonctions et processus et donc à une capacité de fonctionnement du système (Aidoud et Clément 2014). Dans l'esprit général, ce terme fait référence à la capacité du milieu à fournir des services pour l'homme. Ceci renvoie à une vision anthropocentrée et tend à justifier la protection et la préservation de zones humides dans l'attente d'un service fourni. Dès lors, le choix a été fait de ne pas utiliser ce terme dans ce rapport où une vision « *hydrocentrée voire hygrocentrée* » est privilégiée.

2.3.3 Usages et services écosystémiques

La notion de fonction est également couramment assimilée au service. Le service est pourtant la perception humaine de l'effet et de la résultante de la fonction. Par exemple, la fonction « *épuration des eaux* » est en réalité

le produit et sa perception par la société (le service rendu) de la fonction « rétention des nutriments » (Figure 15) (STB 2013)²². Ainsi, l'ensemble des fonctions réalisées au sein des zones humides engendre de nombreux services pour l'Homme (e.g. production de bois, régulation de la qualité des eaux, attrait touristique) expliquant l'intérêt suscité pour la préservation et la gestion de ces systèmes qualifiés « d'intérêt général » par la loi française (Code de l'environnement, Art. L. 211-1-1) (MEDDE et GIS Sol. 2013). Ces services peuvent s'exprimer *in situ* ou en aval de la zone humide (D. R. Smith et al. 1995). Contrairement aux fonctions qui s'étendent depuis la zone humide vers l'extérieur, les services sont centripètes et tournés vers la zone humide sans laquelle ils n'existent pas.

Le service rendu est défini comme « **un bénéfice que les humains obtiennent des écosystèmes directement ou indirectement, pour assurer leur bien-être** » selon l'évaluation des écosystèmes pour le millénaires (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Ce programme de travail d'évaluation des écosystèmes est établi entre 2000 et 2005, à l'échelle internationale, pour illustrer de manière scientifique la conséquence de l'évolution des écosystèmes face aux pressions et sur le bien-être humain.

L'évaluation économique des services rendus par les écosystèmes a fait émerger la notion de services écosystémiques, considérant à la fois des éléments d'économie, d'écologie et de sciences sociales (Costanza et al. 1997, 2014). Cette approche permet de revendiquer, chiffrer et d'apporter des éléments plus concrets en faveur de la préservation des écosystèmes pour les décideurs et ce à différentes échelles d'actions (Hein et al. 2006). L'intérêt de ce chiffrage est aussi de comparer et de souligner l'importance de conserver des services naturels par rapport à ceux rendus par des systèmes artificiels ou anthropisés (Costanza et al. 2014). Ceci justifie en partie l'importance d'une estimation économique même pour des biens jugés comme d'intérêt public et qui rentrent difficilement dans les systèmes de marchés traditionnels. Il est d'ailleurs préconisé, dans le contexte du Plan stratégique Ramsar, d'évaluer les services écosystémiques des sites inclus dans la Convention Ramsar (Secrétariat de la Convention de Ramsar 2018).

Selon la classification fonctionnelle la plus utilisée, ces services se déclinent en services d'approvisionnement ou de production (nourriture, eau, bois ...), de régulation (stockage de carbone, écrêtage des crues ...), de soutien ou d'habitat (biodiversité ...), et de services culturels (tourisme, diversité de paysage, ...) (Agence de l'eau Loire Bretagne 2011²³ ; De Groot et al. 2002 ; Millenium Ecosystem Assessment 2005 ; Russi et al. 2013). L'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (EFESE) retient comme bénéfices la production de biens et décline les services écosystémiques en services de régulation et culturels (Figure 17).

De manière succincte, l'estimation d'une valeur économique de service se base sur la distinction entre une valeur d'usage direct (estimation d'un produit (e.g. poissons, bois), bénéfice tiré d'activités de loisirs) ou indirect (épuration de l'eau, rétention de contaminants, ...) et de non-usage (e.g. conserver le bon état d'un milieu naturel pour les générations futures) (CGDD 2010)²⁴. Ensuite, une des méthodes d'évaluation existante est appliquée par étude. Ces méthodes peuvent prendre la forme d'enquêtes où une valeur est déduite suite à la concertation d'usagers familiers au site ou au service en question. Cela peut également s'apparenter à une évaluation par coûts évités (e.g. coût de mise en service et fonctionnement d'une station d'épuration si la zone humide ne peut plus remplir ses fonctions) (CGDD 2010). Des services écosystémiques peuvent être fournis par différents types d'écosystèmes. **Toutefois, la valeur des services écosystémiques des zones humides a été estimée comme la plus élevée en comparaison à tout autre milieu** (Costanza et al. 2014 ; Russi et al. 2013). Cette estimation se base sur une définition de zones humides incluant les récifs coralliens dans la classification de la Convention Ramsar. De plus, à l'échelle mondiale, de manière qualitative, les services d'approvisionnement en aliments et en eau douce,

²² Secrétariat technique de bassin. 2013. Note du secrétariat technique du SDAGE. Eléments de méthode pour la définition d'un plan de gestion stratégique des zones humides. Doctrine « zones humides » du bassin Rhône-Méditerranée. 21p.

²³ Agence de l'eau Loire Bretagne. 2011. « Zones humides : évaluation économique des services rendus ». Guide d'analyse économique. 75 p.

²⁴ CGDD. 2010. « L'évaluation économique des services rendus par les zones humides, un préalable à leur préservation ». Economie et Evaluation. Commissariat général au développement durable, Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie. 4 p.

les services de régulation liés au climat et les services d'appui à la biodiversité sont particulièrement considérables dans les zones humides continentales.

	Biens et services principaux produits par les milieux humides
	Biens et services secondaires produits par les milieux humides
	Biens et services peu produits par les milieux humides
	Biens et services non produits (ou de manière très marginale) ou non-pertinents pour les milieux humides
Biens	Animaux (poissons, crustacés, mollusques, amphibiens, gibiers d'eau)
	Bois
	Fourrage et pâturage
	Alimentation pour l'aquaculture
	Végétaux pour l'alimentation
	Végétaux à usage non alimentaire et produits issus des végétaux
	Ressources nutritives pour la fertilisation des cultures et prairies
	Peaux et fourrures
Services de régulation	Enzymes, huiles, substances médicinales
	Régulation de la qualité de l'eau
	Régulation des débits de crues
	Régulation du débit d'étiage
	Régulation du climat local
	Régulation du climat global
	Filtration naturelle des niveaux de bruit
	Réduction des nuisances olfactives
	Ecran aux nuisances visuelles
	Régulation du vent
	Qualité des sols et fertilité
	Régulation de la qualité de l'air
	Contrôle des ravageurs et des agents pathogènes
	Régulation des espèces exotiques envahissantes
Services culturels	Pollinisation
	Sports d'eau douce, baignade, promenade
	Tourisme fluvial
	Chasse de loisir
	Pêche de loisir
	Education
	Expérimentation, science
	Aménités paysagères

Figure 17. Biens et services écosystémiques rendus par les zones humides en France, d'après CGDD (2018).

Pour donner un ordre d'idée du chiffrage que peut atteindre l'évaluation économique des services écosystémiques, prenons le cas de bénéfices obtenus suite à une acquisition foncière de milieux humides. Dans le contexte de la loi Grenelle I du 3 août 2009, qui vise à enrayer la perte de biodiversité, le Conservatoire du littoral et les Agences de l'Eau ont planifié l'acquisition de 20 000 ha de zones humides. Le bénéfice de la préservation des services rendus par les zones humides a été estimé entre 400 et 1 400 millions d'€ pour une période de 50 ans, au regard d'un achat compris entre 200 à 300 millions d'euros (CGDD 2010).

Néanmoins, ce chiffrage est ambivalent puisqu'il affecte implicitement une valeur à un écosystème complexe pour les services qu'il rend alors que cet écosystème pourrait être considéré de fait comme inaliénable. L'attribution d'un coût à un service écosystémique conduit à admettre que son altération peut être dédommée par une soulte financière jugée équivalente (Maris 2014) et le déprécie *in fine*. En effet, la réalité du fonctionnement écologique et de son équivalence sont difficilement monnayables. Tous les services ne sont pas appropriés à l'évaluation économique notamment les services non-marchands (celui de la préservation) c'est pourquoi cette dimension monétaire est souvent critiquée. Dès lors, de nouvelles évaluations produisant des ordres de priorisation de conservation s'établissent (Sy et al. 2018).

Pour résoudre ces difficultés, de nouvelles pistes de recherche pour les systèmes d'aide à la décision ont mis l'accent sur le rôle de l'évaluation des services écosystémiques dans l'établissement des priorités de conservation en évitant les approches de monétarisation. Ces approches, parce qu'elles aplatissent les différentes valeurs de la nature en les projetant sur la seule dimension monétaire, sont en effet souvent rejetées par certaines parties prenantes. Enfin, l'usage est précisé comme un « **état d'utilisation de la zone humide à un moment donné quel que soit son niveau de pression sur les fonctions de la zone humide** » (STB 2018). Les pressions en question peuvent être agricoles, urbaines ou dues aux loisirs. Ce bilan des connaissances sur les fonctions ne procède pas à une synthèse sur l'évaluation économique des services écosystémiques.

2.4 ELEMENTS CLEFS

Ce chapitre précise la sémantique utilisée dans ce rapport et les liens établis entre ces différents termes. Les principaux dispositifs réglementaires et outils de préservation et restauration des zones humides sont mis en exergue. Ci-dessous sont présentés les éléments clefs de ce chapitre qui servent de base de réflexion pour la suite de ce travail.

- ➔ **Zones humides** : « *terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre de façon permanente ou temporaire, ou dont la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année* ». Article L.211-1 du code de l'environnement.
- ➔ **Typologie** : en raison de la diversité des zones humides existantes, de nombreuses typologies d'habitats, de milieux et de végétation ont été construites (Graillot et al. 2017). Toutefois, la plus utilisée reste la classification hydrogéomorphologique (classification HGM), dite fonctionnelle. Elle se base sur l'origine des apports en eau dans le système, la configuration géomorphologique de la zone humide et l'hydrodynamisme (direction et variation des flux d'eau) (Brinson 2011). Reprise dans le guide national d'évaluation des fonctions des zones humides (Gayet et al. 2016), elle met en exergue cinq systèmes hydrogéomorphologiques : alluvial, riverain des étendues d'eau, de dépression, de versant et bas-versant et de plateau.
- ➔ Le **bon fonctionnement** d'une zone humide résulte de la réalisation de fonctions hydrologiques, biogéochimiques et écologiques soutenues par des processus hydrologiques, biogéochimiques, biologiques. L'eau est le moteur du fonctionnement d'une zone humide.
- **Fonctionnement** : « *réalisation de plusieurs fonctions permettant l'établissement, le développement, la résilience (capacité à s'adapter aux pressions extérieures) et la dynamique de cet écosystème. Le fonctionnement correspond à l'organisation de l'écosystème dans le temps, par opposition à l'organisation dans l'espace qui se définit comme sa structure* » (Aidoud et Clément 2014). L'hydrologie est considérée comme le paramètre principal contrôlant le fonctionnement de ces systèmes (Barnaud et Fustec 2007 ; Carter 1986 ; NWWG 1997).
 - **Fonctions** : « *actions qui ont lieu naturellement dans les zones humides, résultantes d'interactions entre la structure de l'écosystème et les processus physiques, chimiques et biologiques* » (Maltby et al. 1996). Les trois fonctions principales sont les fonctions hydrologique, biogéochimique et biologique.
 - **Processus** : « *modifications, changements ou réactions qui se produisent naturellement dans les écosystèmes de zones humides. Ils peuvent être physiques, chimiques ou biologiques* » (Maltby et al. 1996).
 - **Fonctionnalité** : renvoie à la capacité d'une zone humide à accomplir ses fonctions et processus et donc à une capacité de fonctionnement du système (Aidoud et Clément 2014). Dans l'esprit général, ce terme fait référence à la capacité du milieu à fournir des services pour l'Homme. **Pour éviter toute confusion avec les fonctions ou le fonctionnement des zones humides, ce terme n'est pas repris dans ce document.**
- ➔ La réalisation des fonctions au sein des zones humides est perçue en termes de services écosystémiques pour la société et les acteurs du territoire. Ainsi, une valeur économique peut être attribuée aux effets de la réalisation des fonctions des zones humides. Les usages et les pressions affectés aux systèmes peuvent diminuer la capacité du système à rendre des services.
- **Service** : « *bénéfice que les humains obtiennent des écosystèmes directement ou indirectement, pour assurer leur bien-être* » (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Il peut s'agir par exemple d'autoépuration des eaux ou de lutte contre le réchauffement climatique.
 - **Services écosystémiques** : appréciés par l'évaluation économique des services rendus par les écosystèmes en terme de coût-bénéfice et mêlant à la fois des éléments d'économie, écologie et sociale (Costanza et al. 1997, 2014). Ils se décomposent en services de production, régulation, d'habitat et culturels.
 - **Usage** : pratique d'utilisation de la zone humide. Les usages peuvent évoluer dans le temps (STB 2018).
 - **Pressions** : peuvent être dues aux usages tels que le développement de zones urbanisées, les pratiques agricoles, les loisirs ou la fréquentation touristique.

Tableau 3. Courte synthèse sur les dispositifs réglementaires et outils de préservation et restauration des zones humides.

Politique internationale et européenne Convention de Ramsar, 1971 – <i>International premier cadre législatif attribué aux zones humides</i> <i>Objectif : favoriser la gestion de sites de zones humides transfrontaliers ou localisés sur des voies migratoires d'espèces piscicoles et/ou d'oiseaux</i> Directive Habitats-Faune-Flore (92/43/CEE) – <i>Européenne</i> <i>Objectif : désigner et préserver des espèces de la faune, de la flore et des habitats naturels à valeur patrimoniale.</i> <i>Création du réseau de sites protégés Natura 2000 permettant le développement d'actions de préservation</i> Directive cadre sur l'eau (2000/60/CE) – <i>Européenne</i> <i>Objectif : atteinte du bon état écologique et chimique des masses d'eau superficielles et souterraines</i> Directive Oiseaux (79-409 CE, 2009/147/CE) – <i>Européenne</i> <i>Objectif : protection d'espèces d'oiseaux et de leurs habitats</i>
Politique nationale Code de l'environnement Articles L122-1 à L122-3-4, principe à appliquer : Eviter, Réduire, Compenser <i>Etudes d'impact des projets de travaux, d'ouvrages et d'aménagements</i> Code de l'environnement Article L211-1 <i>Définition du système « zones humides »</i> Code de l'environnement Article L211-108 <i>Précision des critères à retenir pour la définition des zones humides, détaillés dans les arrêtés du 24 juin 2008 modifié au 1^{er} octobre 2009</i> Code de l'environnement Article L371-1 : trame verte et bleue <i>Enrayer la perte de biodiversité par la préservation et atteinte du bon état des milieux et de la continuité écologique</i>
Outils d'aide à la mise en place de la politique nationale <i>Guide pour la délimitation et identification des sols de zones humides (MEDDE, GIS Sol 2013)</i> <i>Guide de la méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides (Gayet et al. 2016)</i>
Politique de bassin hydrographique Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion de l'eau <i>D'une durée de 6 ans, il décline la DCE et définit des orientations fondamentales et dispositions opposables aux décisions administratives dans le domaine de l'eau et documents d'urbanisme pour préserver ou restaurer le bon état de toutes les eaux. A ce titre, les zones humides font l'objet de mesure car elles sont reconnues comme contribuant au bon état des masses d'eau.</i> Programme de mesures <i>Il identifie les mesures territorialisées, ciblées et prioritaires, à mettre en œuvre pour atteindre les objectifs fixés par le SDAGE dont le bon état et les objectifs propres aux sites Natura 2000 en lien avec la gestion de l'eau.</i>
Politique de sous-bassin Schéma d'Aménagement et de Gestion de l'eau <i>Ce document de planification fixe des dispositions et règles déclinant le SDAGE sur un territoire hydrographique cohérent.</i> Outils d'aide à la mise en place des politiques de bassins Rhône-Méditerranée Corse et des sous-bassins associés <i>Guide juridique d'accompagnement des bassins de Rhône-Méditerranée et de Corse pour la protection et gestion des espaces humides et aquatiques (Cizel, GHZH 2010)²⁵</i> <i>Guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône - Méditerranée, Volume 1 : Méthode et clés d'identification (Chambaud et al. 2012)</i> <i>Guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône - Méditerranée, Volume 2 : Fiches écorégions et clés d'identification (Chambaud et al. 2012)</i> <i>Note technique : « Eléments de méthode pour la définition d'un plan de gestion stratégique des zones humides » (STB 2013)</i> <i>Boîte à outils de suivi des zones humides RhoMéO (RhoMéO 2014)</i> <i>Note technique : « Comment mettre en œuvre les mesures compensatoires aux atteintes sur les zones humides ? » (STB 2017)²⁶</i> <i>Guide technique : « Délimiter l'espace de bon fonctionnement des zones humides » (STB 2018)</i> <i>Thèse de doctorat en cours : « Spatialisation géomatique des fonctions des zones humides, pour un pilotage renouvelé des politiques zones humides » réalisée par Suzanne Catteau, l'Université Bordeaux MONTAIGNE en collaboration avec la Tour du Valat et un financement CIFRE (ANRT, AE RMC)</i>

²⁵ CIZEL O. / Groupe d'histoire des zones humides. 2010. « Protection et gestion des espaces humides et aquatiques, Guide juridique d'accompagnement des bassins de Rhône-Méditerranée et de Corse ». Agence de l'eau RM&C, Pôle relais lagunes méditerranéennes. 566 p.

²⁶ Secrétariat technique de bassin RM. 2017. « Comment mettre en œuvre les mesures compensatoires aux atteintes sur les zones humides ? » Note technique du SDAGE. Agence de l'eau Rhône-Méditerranée et Corse. 16 p + annexes.

- ➔ Aux échelles mondiale, nationale et régionale, différents outils réglementaires et d'évaluation sont utilisés pour définir, préserver et restaurer les zones humides. Initialement axées sur la biodiversité, les nouvelles politiques de préservation et restauration s'orientent maintenant vers la préservation et restauration des fonctions, piliers du fonctionnement des écosystèmes humides et de l'expression de la biodiversité. A l'échelle du SDAGE, les zones humides font l'objet de mesures car elles sont reconnues comme contribuant au bon état des masses d'eau. Le tableau ci-dessus (Tableau 3) présente un court résumé des dispositifs et outils réglementaires, de préservation des zones humides. Un schéma plus complet, tiré des travaux de (Cizel 2010) est disponible en Annexe 2.

3. FONCTION HYDROLOGIQUE

3.1 INTRODUCTION

L'hydrologie est le facteur principal et indispensable à l'origine du développement et de la pérennisation d'une zone humide (Mitsch et Gosselink 2000). Elle affecte à la fois le fonctionnement de l'écosystème in-situ mais aussi l'ensemble de ceux présents aux alentours et en aval. Ainsi, dans une logique de fonctionnement global du système « zone humide », nous débutons l'étude des fonctions par celles associées à l'hydrologie. En effet, la ressource en eau et sa circulation influence directement la dynamique sédimentaire et les processus biogéochimiques. Elle favorise par conséquent le développement d'habitats, de végétations (l'eau est un vecteur de nutriments sous formes dissoute et particulaire pour les plantes) et la prolifération de la biodiversité.

D'après le glossaire international d'hydrogéologie (1992), le terme **hydrologie** fait référence à :

- « une science qui traite des eaux que l'on trouve à la surface de la Terre, ainsi qu'au-dessus et au-dessous, de leur formation, de leur circulation et de leur distribution dans le temps et dans l'espace, de leurs propriétés biologiques, physiques et chimiques et de leur interaction avec leur environnement, y compris avec les êtres vivants. » ;
- ou encore à « une science qui étudie les processus qui régissent les fluctuations des ressources en eau des terres émergées et traite des différentes phases du cycle hydrologique. ».

En d'autres termes, l'**hydrologie** renvoie à une branche des sciences de la terre qui étudie le cycle global de l'eau dans l'hydrosphère, c'est-à-dire les échanges terrestres entre l'atmosphère et les compartiments d'eau de surface et souterrains. Le terme hydraulique fait référence à l'étude de la mécanique des fluides dont les applications peuvent être assimilées à l'analyse des conditions de débits d'écoulements de l'eau dans les milieux naturels ou dans des canalisations par exemple. En résumé « l'hydrologie est la science des apports et l'hydraulique celle des écoulements » (Bernard Chastan, Conseil Scientifique du Comité de bassin Rhône-Méditerranée. 2020).

Dès lors, nous parlerons de la **fonction hydrologique** et non hydraulique puisque nous ferons référence à la réalisation de processus qui influencent les échanges d'eau entre les différents compartiments de l'hydrosphère. Nous pourrions néanmoins parler de **régulation hydraulique** en référence, par exemple, au ralentissement d'écoulement des eaux assuré par certains milieux humides.

Le rôle des zones humides dans le cycle global de l'eau fut longtemps considéré comme un aspect clef dans les politiques de préservation de ces écosystèmes (Bullock et Acreman 2003). Impliquant directement la sécurité de certaines habitations ou la protection de terres agricoles par exemple, le rôle des zones humides dans l'écroulement des crues ou le soutien des étiages est aujourd'hui connu du grand public.

Pour fixer et définir le vocabulaire adéquat, nous nous basons à la fois sur la définition des termes concernés (section 2.4), en tenant compte de la sémantique instaurée au niveau national (e.g. Gayet et al. 2016) et par les auteurs de référence travaillant sur les fonctions (Tableau 4). L'utilisation de vocabulaire inadapté peut en effet engendrer par exemple une politique de gestion, de préservation et de restauration mal orientée, dont l'objectif serait de rétablir un service plutôt que la restauration d'une fonction.

D'après l'ouvrage de Barnaud et Fustec (2007) la fonction hydrologique se décline en six points :

- Le stockage à court terme des eaux de crue ;
- Le stockage à plus long terme des eaux de crue ;
- La recharge des nappes ;
- Le soutien des étiages ;
- La dissipation des forces érosives ;
- La recharge du débit solide des cours d'eau.

Le laminage et la désynchronisation des pics de crue sont présentés comme des services rendus, en adéquation avec la notion d'une conséquence de la fonction de stockage à court terme des eaux de crue. Aidoud et Clément (2014) relèvent eux quatre fonctions :

- Rétention des eaux de surface (crue et ruissellement) ;
- Recharge de nappe ;
- Décharge de nappe ;
- Rétention des sédiments.

Dans le guide national d'évaluation des fonctions des zones humides, l'ensemble des sous-fonctions n'a pas pu être évalué et abordé. Les fonctions hydrologiques nommées sont les suivantes (Gayet et al. 2016) :

- Ralentissement des ruissellements, qui peut être assimilé à la dissipation des forces érosives citée par Barnaud et Fustec (2007)
- Recharge des nappes ;
- Soutien des étiages ;
- Rétention des sédiments.

D'un point de vue purement fonctionnel et hydrologique, la notion de rétention des sédiments transportés par le ruissellement est la conséquence du stockage d'eau à court terme et de la dissipation de forces érosives. Toutefois, ne pouvant pas être considéré seulement comme un service ou un bénéfice pour les hommes (*i.e.* fertilisation des sols), nous associons la notion de rétention des sédiments au terme de fonction. Le même raisonnement est accordé à la recharge du débit solide des cours d'eau cité par Barnaud et Fustec.

Dans le cadre du cahier thématique « *Eau et zones humides* » élaboré par le programme national de recherche sur les zones humides (PNRZH), les fonctions hydrologiques associées notamment aux petites zones humides de fond de vallée sont rappelées (PNRZH, 2004a). Elles y sont distribuées entre :

- Fonction de stockage-déstockage, répartie en deux points :
 - Transversal, stockage d'eau provenant du versant (apports par la nappe et le ruissellement) ;
 - Longitudinal, stockage d'eau issue du débordement des cours d'eau.
- Fonction de transfert : notion de zone humide comme entité de transfert. Cette fonction est assurée par l'intermédiaire de différents types d'écoulements : ruissellement, infiltration et écoulement dans le milieu, écoulement depuis la nappe voisine, écoulement de surface.

Aux Etats-Unis, les travaux de Smith et al. (1995 ; 2013) portent sur l'élaboration d'un guide qui utilise l'approche hydrogéomorphologique pour évaluer les fonctions des zones humides. Ils réfèrent les fonctions de :

- Stockage temporaire des eaux de surface ;
- Stockage sur le long terme des eaux de surface ;
- Stockage d'eau de subsurface ;
- Régulation du courant et du débit des eaux souterraines ;
- Soutien d'étiage ;
- Dissipation d'énergie.

Aussi, de manière synthétique, nous parlons dans la suite de ce document des sous-fonctions hydrologiques définies comme suit :

- Stockage à court terme et moyen terme des eaux de surface (apports par ruissellement et débordement) et des eaux souterraines ;
- Ralentissement de la vitesse d'écoulement (ou dissipation de la force érosive) ;
- Rétention des sédiments ;
- Recharge de la nappe ;
- Déstockage ou soutien des étiages ;
- Recharge du débit solide des cours d'eau.

La notion de sous-fonction de transfert est peu utilisée et fait référence à un concept global regroupant les différents types d'écoulements intervenant dans la zone humide. Ainsi ce terme ne sera pas conservé dans la suite de ce document.

Les processus assurant ces fonctions et les services qui leurs sont liés sont présentés dans le Tableau 5. Les quatre premières sous-fonctions citées ci-dessus sont étroitement liées. En effet, le ralentissement de la vitesse d'écoulement et la dissipation des forces érosives permettent le dépôt et la rétention de particules solides. Cette même fonction de ralentissement de la vitesse d'écoulement favorise le stockage des eaux à court et moyen terme (Tableaux 4 et 5).

Le fonctionnement hydrologique des zones humides est dépendant « *du climat, de leur localisation au sein du bassin versant, de leur forme, de leur taille et de l'importance de leurs connexions avec les eaux de surface et souterraines* » (CGDD 2018²⁷ ; Mitsch et Gosselink 2015). La réalisation de fonctions hydrologiques est dépendante du type de zone humide, de ses caractéristiques physiques à un moment précis (*e.g.* engorgement en eau) et varie saisonnièrement en fonction de l'intensité des flux d'eau entrant et sortant (Aidoud et Clément 2014).

Ainsi, pour appréhender les processus permettant l'accomplissement de fonctions hydrologiques, nous commençons par détailler le bilan hydrologique d'une zone humide, en précisant les types d'écoulements qui y prennent place et les formes de l'eau dans le milieu. Puis, les sous-fonctions hydrologiques sont détaillées. Enfin, les services liés à ces fonctions sont abordés.

Tableau 4. Énumération et sémantique des fonctions hydrologiques retenues dans ce rapport et de leurs services associés.

Fonction hydrologique			
Processus	Sous-fonctions	Conséquences	Services
Friction, infiltration	Stockage des eaux de surface (précipitations, ruissellement, débordement) et souterraines à court terme et long terme	Laminage et écrêtement des crues	Protection des populations et des biens
Friction, dissipation	Ralentissement de la vitesse d'écoulement, dissipation de la force érosive		
Friction, dépôt	Rétention de sédiments	Stockage potentiel de polluant	
Erosion	Recharge du débit solide	Contribution à la recharge sédimentaire aval	Bon fonctionnement des cours d'eau
Infiltration	Recharge de la nappe	Contribution à la ressource en eau	Disponibilité de la ressource en eau (quantité)
Exfiltration	Soutien des étiages	Régulation du débit annuel moyen	

²⁷ CGDD. 2018. « Les milieux humides et aquatiques continentaux ». Théma Analyse. Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques. Commissariat général au développement durable. 196 p + annexes.

Tableau 5. Enumération et sémantique utilisées par plusieurs auteurs pour définir les fonctions hydrologiques des zones humides

Barnaud et Fustec (2007)	Bouzillé (2014)	Gayet <i>et al.</i> (2016)	PNRZH (2004)	Smith et al. (1995, 2013)
• Stockage à court terme des eaux de crue • Stockage à plus long terme des eaux de crue	• Rétention des eaux de surface (crue, ruissellement)		• Stockage-déstockage : transversal (apports par la nappe et le ruissellement) longitudinal (apport par débordement des cours d'eau)	• Stockage temporaire des eaux de surface, • Stockage à long terme des eaux de surface • Stockage d'eau de subsurface
			• Transfert : notion de zone humide comme entité de transfert. Fonction assurée par l'intervention de différents types d'écoulements	
• Dissipation des forces érosives		• Ralentissement des ruissellements		• Dissipation d'énergie
• Recharge des nappes	• Recharge de la nappe • Décharge de nappe (formation de zones humides dans des zones de sources de nappe)	• Recharge des nappes		• Régulation du courant et du débit des eaux souterraines
• Soutien des étiages		• Soutien des étiages		• Soutien d'étiage
• Recharge du débit solide des cours d'eau				
	• Rétention des sédiments	• Rétention des sédiments		

3.2 ENTREES ET SORTIES D'EAU DANS LES ZONES HUMIDES : BILAN HYDROLOGIQUE

Dans la littérature (e.g. CGDD 2018 ; Graillot et al. 2017), deux expressions sont utilisées pour caractériser et quantifier la variation du volume d'eau dans la zone humide au cours du temps : les bilans hydrologiques et hydriques. D'après le glossaire Eau France, le terme « bilan hydrologique » est associé à un constat réalisé à l'échelle d'un bassin versant, ou du moins dans une démarche hydrologique. Il peut être également estimé à l'échelle d'un sous-bassin versant ou d'un aquifère. L'expression « bilan hydrique » est plutôt utilisée dans une approche agronomique, où l'on pourrait réaliser un bilan hydrique à l'échelle d'une parcelle agricole ou d'un sol. Le terme de bilan hydrologique sera donc utilisé pour parler des flux d'eau entrants et sortants dans la zone humide.

Les entrées et sorties d'eau sont notamment détaillées dans divers ouvrages (Barnaud et Fustec 2007, Cosandey 2007, Price 2001, Mitsch et Gosselink 2015), dans le rapport Théma sur les milieux humides et aquatiques continentaux (CGDD 2018), dans le rapport phase 1 ZABR-ZHTB de Graillot et al. (2017) et dans la thèse de Porteret (2008). Ces derniers documents ont largement contribué à l'écriture de cette section 3.

De manière générale, les différents flux peuvent se présenter sous la forme de : précipitations, évapotranspiration, entrées et sorties d'eau de surface (ruissellement, débordement du cours d'eau, intrusion d'eau saline), de nappe libre de surface et de nappe profonde (PNRZH, 2004b; CGDD, 2018; Gilvear et Bradley, 2009) (Figure 18, Figure 19). Comme l'atteste la typologie hydrogéomorphologique, l'ensemble de ces flux n'est pas pris en compte dans le calcul du bilan hydrologique de toutes les zones humides (Tableau 6) et l'importance relative des différentes entrées et sorties d'eau dépend de la topographie, de la géomorphologie et de la géologie du système. En plus de varier selon les types considérés et en fonction de leur localisation dans le paysage, l'intensité, les entrées et les sorties en eau varient au cours des saisons, en fonction du climat durant le cycle hydrologique annuel (Mitsch et Gosselink 2015) (Tableau 6).

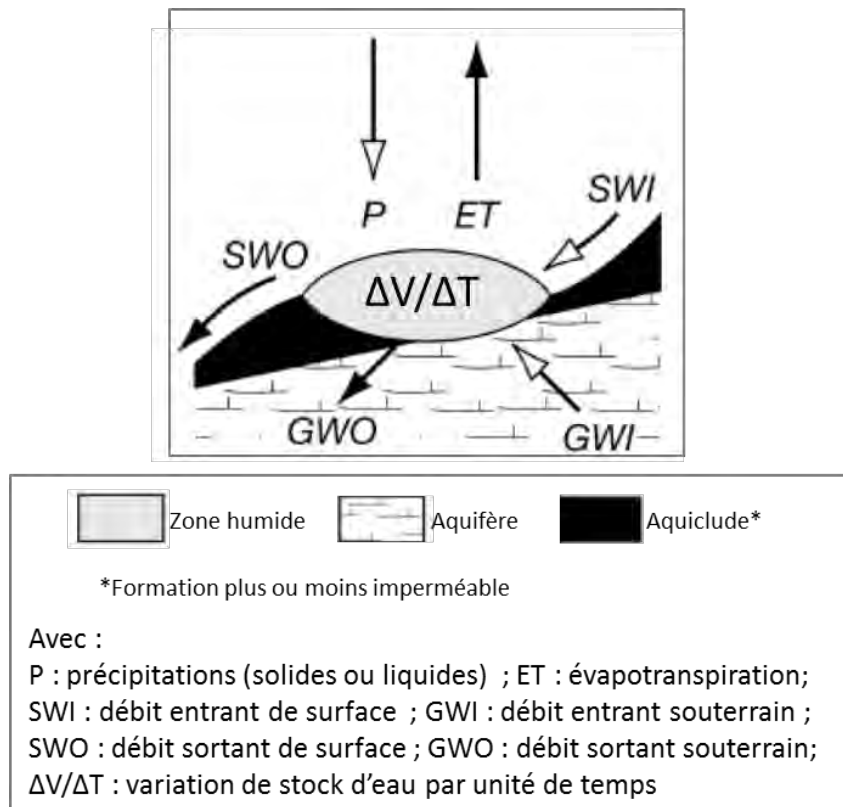


Figure 18. Dans Graillot et al. (2017) : « schéma du bilan hydrologique appliqué à une zone humide (Gilvear et Bradley 2009). Cas de figure le plus complexe qui tient compte de l'ensemble des flux et des interactions possibles entre la zone humide, l'atmosphère, les compartiments souterrain et superficiel ».

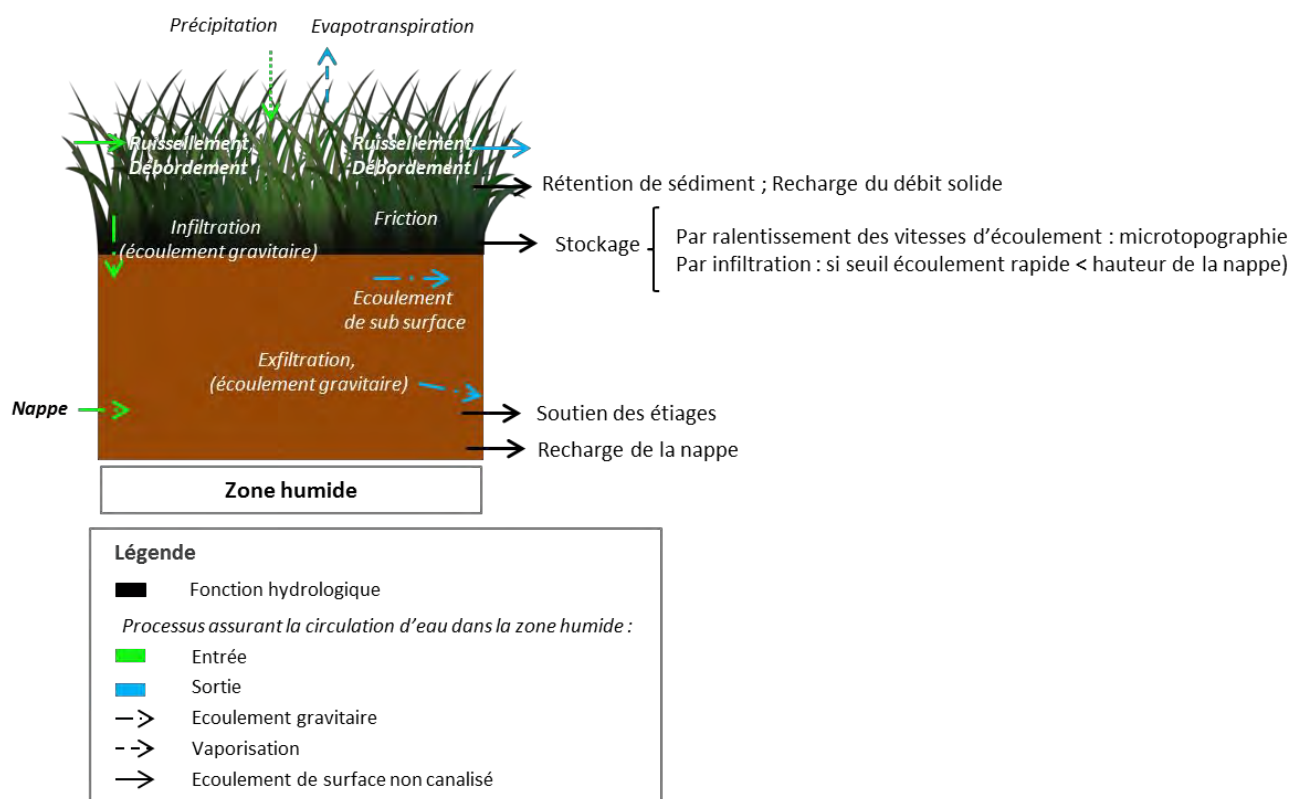


Figure 19. Schéma simplifié des processus assurant la circulation d'eau au sein d'une zone humide et les fonctions hydrologiques associées.

Par exemple, les précipitations et les chutes de neige couvrent la totalité des flux entrant des tourbières ombrotrophes (ombrogènes) mais peuvent représenter des apports mineurs pour d'autres types de tourbières, comme celles qualifiées de minérotrophes (Gilvear et McInnes 1994 ; Verry et Timmons 1982 ; Porteret 2008), telles que les tourbières fluviogènes, limnogènes, soligènes ou topogènes (Manneville et al. 2006). Dans le cas de zones humides à couvert végétal important (e.g. forêt riveraine), les taux d'interception par la végétation atteignent jusqu'à 35% des précipitations (Cosandey 2007), ce qui nécessite de les prendre en compte dans le calcul du bilan hydrologique. La part d'eau apportée par les précipitations ou la neige est généralement plus conséquente pour des systèmes situés sur des plateaux, des collines ou des régions montagneuses que pour des milieux de type dépressions qui sont alimentés par d'autres apports latéraux (ruissellement, nappe) (Veyret 2013).

Les entrées d'eau dans la zone humide se réalisent par des ruissellements, débordements, apport chenalisé puis par infiltration ou depuis la nappe. Les **ruissellements** sont des écoulements non canalisés (apports diffus) provenant du versant et se développant principalement à la suite de pluie ou de fonte de neige. La contribution des ruissellements dans le bilan hydrologique est fonction « du volume, de la durée et de l'intensité des pluies sur le versant mais également du mode d'occupation des sols, de leur état de surface et de leur niveau de saturation » (Barnaud 2007 ; CGDD 2018). Une alimentation plus canalisée liée au **réseau hydrographique** peut également être rencontrée. Le **débordement** est un phénomène important dans la dynamique hydrologique des plaines alluviales. Tout comme les précipitations, sa fréquence, son intensité et son étendue fluctuent au cours des saisons et des années. Que ce soit suite à un apport d'eau par ruissellement ou débordement, son infiltration dans le sol de la zone humide considérée est fonction de la porosité et de la perméabilité du milieu, de son état de saturation à l'instant donné, de son couvert végétal et de la microtopographie (qui peut ralentir l'écoulement de l'eau et favoriser l'infiltration). L'intensité des écoulements est également à prendre en compte, ces notions sont détaillées dans la section 3.3.1. En ce qui concerne les **eaux souterraines**, les entrées vers la zone humide se réalisent par apports latéraux ou verticaux visibles (apports concentrés en surface correspondant aux sources) ou masqués (apports diffus en profondeur) et dans une moindre mesure par remontée capillaire lorsque les conditions s'y prêtent (texture des sols). Les paramètres de porosité et le degré de saturation en eau sont à prendre en compte dans ce type d'apports. Alors que dans certains milieux naturels humides les échanges avec la nappe sont limités (plancher imperméable), dans d'autres ils contribuent à une part importante des entrées (période hivernale) et des sorties d'eau (période

estivale) dans la zone humide (CGDD 2018; Raisin et al. 1999). Dans le cas des petites zones humides de fond de vallée, l'apport par la nappe peut atteindre 20 à 25% des flux entrants d'eau (PNRZH 2004b) et jusqu'à 92% dans le cas de la tourbière minérotrophe des Dauges (Massif Central) (Duranel 2016).

Les sorties d'eau depuis la zone humide peuvent se réaliser d'une part sous forme de **débordements, ruissellement et exfiltration** vers le réseau hydrographique (Mitsch et Gosselink 2015). D'autre part, **l'évapotranspiration** est la somme des volumes d'eau évacués par évaporation (du sol vers l'atmosphère) et transpiration (depuis les stomates des plantes vers l'atmosphère). Les sorties par évapotranspiration sont « *proportionnelles à la différence de pression entre la vapeur à la surface du sol ou de la feuille et la vapeur d'eau atmosphérique environnante* » (CGDD 2018). Initiée par les rayonnements solaires, la capacité de l'atmosphère à évaporer est fonction de la température, de l'humidité de l'air et de la vitesse du vent (Cosandey et Robinson 2000). La contribution respective de l'évaporation et de la transpiration est dépendante de la densité de la végétation recouvrant le sol qui limite le transfert d'eau depuis le sol vers l'atmosphère mais aussi de la présence ou non de nappe d'eau libre qui alimente la demande d'évapotranspiration. En outre, le temps de résidence des eaux dans les zones humides est en conséquence plus important (Bullock et Acreman 2003). En période sèche et lorsque les taux d'évapotranspiration sont importants, la dessiccation des horizons de surface de la zone humide crée une remontée d'eau capillaire de la profondeur vers la surface. Cet apport est d'autant plus efficace dans le cas de la présence d'une nappe d'eau libre et d'un sol limoneux ou argileux (Duchaufour et Blum 2001). En effet, les sols à texture sableuse ne favorisent pas les mouvements d'eau par capillarité. La végétation joue un rôle indispensable à l'évapotranspiration en favorisant les échanges entre le sol et l'atmosphère sous forme de vapeur d'eau qui s'échappe par les stomates des feuilles. En période de végétation et en cas de stress important (température élevée), la plante ferme ses stomates et ne permet pas de satisfaire la demande climatique de l'EPT (Evaporation Transpiration Potentielle).

Enfin, des départs d'eau vers les **eaux souterraines** ont également lieu. Ils se font le plus souvent par percolation gravitaire des eaux dans les sols de la zone humide. L'intensité des échanges est alors fonction de la porosité des sols (granulométrie, texture) et de leur conductivité hydraulique. Toutefois lorsque la perméabilité des terrains à l'aval ou à l'aplomb du système est suffisante, les flux qui transitent par la zone humide peuvent contribuer à alimenter un autre aquifère en connexion (cas en particulier des zones humides en vallées alluviales).

Pour les milieux marins, les entrées et sorties d'eau sont similaires à ceux des cours d'eau avec toutefois une composante supplémentaire liée aux eaux salines et donc à la marée (Barnaud et Fustec 2007). L'importance de l'influence de la marée varie en fonction de la localisation de la zone humide sur le littoral (voir Chapitre 2.3).

Tableau 6. Paramètres constitutifs du bilan hydrologique d'une zone humide. Modifié d'après CGGD (2018), selon (Mitsch et Gosselink 2015).

Paramètres	Comportements	Milieux humides concernés
Précipitations	Varie avec le climat et dépend des saisons (humide ou sèche)	Tous, tenir compte du taux d'interception par la végétation dans les milieux très boisés
Entrées et sorties d'eau de surface	Varie selon les saisons, souvent identifiées avec les précipitations ou la fonte des neiges. Peut se trouver sous une forme canalisée comme l'écoulement fluvial ou libre comme le ruissellement	Potentiellement tous les milieux humides, excepté certaines tourbières
Entrées et sorties d'eaux souterraines	Moins saisonnières que les flux de surface, et pas toujours présentes dans le milieu	Potentiellement tous les milieux humides, excepté ceux situés en haute altitude
Evapotranspiration (évaporation + transpiration)	Saisonnière avec des pics en été et plus faible en hiver. Dépend des conditions météorologiques, physiques et biologiques dans le milieu	Tous sous condition de présence de végétation

3.3 CAPACITE DE STOCKAGE ET DE RESTITUTION

3.3.1 Paramètres et variables impliqués

Comme dans tous milieux poreux, l'eau circule de manière gravitaire, par capillarité ou suivant un gradient de pression entre l'eau de la zone humide et celle de la nappe (équation de Richards). Selon cette équation, l'infiltration ou l'exfiltration de l'eau est fonction de la teneur en eau, de la géométrie de la section d'écoulement, de la pente et de la conductivité hydraulique (Porteret 2008). L'écoulement gravitaire peut se produire selon un plan préférentiel lié à la structure géologique (horizons ou chenaux plus perméables et favorables aux écoulements par rapport à d'autres compartiments moins perméables ou étanches) ou comme dans le cas des tourbières suivant des « *hétérogénéités de la matrice tourbeuse, des macropores ou des conduits souterrains* » (Duranel 2016 ; Graillot et al. 2017). On parle alors d'un écoulement préférentiel.

Cette circulation de l'eau et l'addition des flux entrants et sortants qui en résultent permettent l'estimation de la variation du stock d'eau (Figure 18) et donc du rôle de stockage (emmagasinement) ou de restitution (drainage) d'eau de la zone humide (Graillot et al. 2017).

Les capacités de stockage et de restitution relèvent à la fois du volume de la zone humide mais aussi de sa porosité qui influence la quantité d'eau accueillie par le milieu. La porosité est une caractéristique physique du sol propre au système qui correspond aux vides présents. Ils sont connectés ou non et de taille macro à micro. Au travers des pores moyens à grossiers (compris entre 10 μm et 50 μm), l'eau circule par gravité et est qualifiée « d'eau libre » ou « d'eau gravitaire » (Duchaufour et Blum 2001). Elle se renouvelle à l'échelle d'un cycle hydrologique, constitue le drainage profond (percolation) quand la pédologie ou les couches géologiques le permettent et peut soutenir le débit d'étiage (Duchaufour et Blum 2001 ; Graillot et al. 2017). Dans les pores de petites tailles (inférieure à 10 μm), les forces capillaires (interactions physiques par forces de tension superficielle) et d'adsorption (phénomène chimique de surface au cours duquel une molécule se lie à un solide) exercées par les particules sont supérieures à la force de gravité et empêchent la circulation de l'eau désignée comme « retenue ». Il faut distinguer la part de cette eau retenue par force capillaire dite « utile » car restant disponible et absorbable par la végétation, de la part adsorbée à la surface des particules du sol dite « liée » non disponible pour la végétation et non-drainable dont le renouvellement nécessite plus d'un cycle hydrologique (Duchaufour et Blum 2001) (Figure 20). La limite de capacité d'une plante à absorber l'eau utile du sol correspond au point de flétrissement permanent (aussi nommé $P_f 4.2^{28}$), qui s'exprime en hauteur d'eau. Au-dessous de ce seuil, les forces de rétention de l'eau par les particules du sol, les macromolécules humiques ou la tourbe sont supérieures à la capacité de succion des plantes. Il est atteint en période de sécheresse et dans ces conditions, la plante ne possède plus l'aptitude de se procurer la quantité d'eau restant dans le milieu (Graillot et al. 2017). Enfin, l'eau piégée au sein des végétaux est nommée *eau de constitution* (Figure 20). Dans le cas de tourbières à sphaignes, la quantité d'eau contenue dans cette végétation peut atteindre jusqu'à 70 kg d'eau pour 1 m^2 de sphaignes sur 20 cm d'épaisseur, soit 15 à 30 fois leur poids sec en eau (Graillot et al. 2017 ; Manneville et al. 1999). Ceci est possible grâce aux cellules hyalocystes qui les composent.

²⁸ Le potentiel matriciel caractérise l'état énergétique de l'eau dans un sol. Il existe une relation forte entre le potentiel de pression et l'humidité (quantité d'eau) ; plus un sol sera sec, plus son potentiel sera bas (succion forte). Exemple de valeurs : $pF_2 = 10 \text{ kPa}$ (humide), $pF_{3.7} = 300 \text{ kPa}$ (sec), $pF_{4.2} = 1500 \text{ kPa}$ (point de flétrissement).

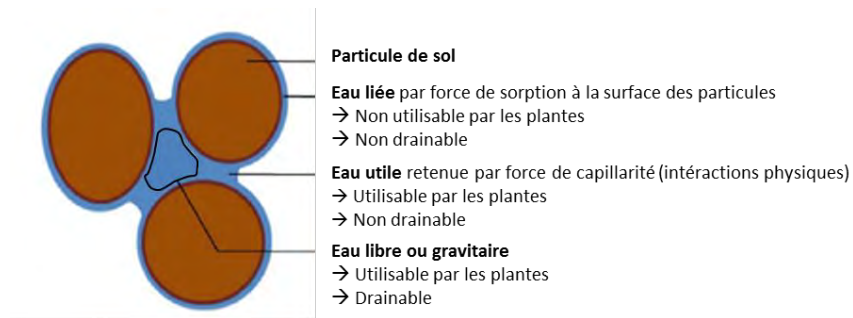


Figure 20. Modifiée d'après Bregmestre (2015) : représentation schématique de l'eau dans le sol.

Ainsi, pour une zone humide donnée, sa **capacité de stockage et de restitution** est fonction, dans un premier temps, du **volume total du système disponible pour stocker de l'eau libre et de l'eau utile**. Toutefois, cette capacité varie au cours du temps en fonction de **l'état des réserves** d'eau libre et d'eau utile. Comme le rappelle Graillot et al. (2017), la fonction de stockage se réalise pleinement dans la mesure où les réserves sont vides et où le seuil de saturation n'est pas atteint. A l'opposé, lorsque le milieu est saturé, l'eau ne s'infiltre plus et circule par ruissellement, débordement ou stagne à la surface du sol. De plus, cette fonction de stockage et son efficacité sont conditionnées par les **capacités maximales d'infiltration** et les **perméabilités** de la structure des sols de la zone humide, qui instaurent de fait une **vitesse limite de remplissage** (Tableau 7, Figure 21). Ainsi, un événement pluvieux intense dépassant la capacité d'infiltration ne présente pas une condition favorable au stockage des précipitations par la zone humide.

De la même manière que la capacité de stockage, la restitution d'eau depuis le sol de la zone humide vers les milieux voisins **dépend des caractéristiques intrinsèques du milieu et de paramètres variables**, comme la capacité du milieu à drainer l'eau ou la morphologie du substratum rocheux (Figure 21). Une **perméabilité** intermédiaire est nécessaire au soutien d'étiage, tandis qu'une perméabilité trop forte favorise un stockage à très court terme, par opposition à une perméabilité faible. La présence de macropores produits par le développement de fissures ou de racines dans le sol, ou encore l'existence de cavités plus larges diminue la résistance du milieu à l'écoulement de l'eau, c'est à dire qu'elle augmente la conductivité hydraulique et donc les vitesses d'écoulement. Il a été montré que les macropores du sol peuvent augmenter la conductivité hydraulique de plusieurs ordres de grandeurs (Bromley et al. 2004). Ensuite, la combinaison de la **pente et de la morphologie du substratum imperméable** peut engendrer un gradient de charge hydraulique favorable à un écoulement gravitaire de l'**eau libre** vers l'exutoire. L'existence de ces gradients, leur répartition et leur intensité sont variables car dépendant de l'état de la charge en eau de la zone humide. L'altitude de l'exutoire par rapport à la hauteur d'eau stockée ainsi que le type d'exutoire contribuent à la restitution. Dans le cas d'échanges avec la nappe, Barnaud et Fustec (2007) rappellent que, par principe, tout milieu de niveau plus élevé par rapport la nappe peut contribuer à sa recharge. Il faut toutefois que les conditions de perméabilités (granulométrie et texture des matériaux constitutifs du sol) des couches sous-jacentes aux zones humides, ou la présence de discontinuité des structures sédimentaires autorisent la circulation de l'eau.

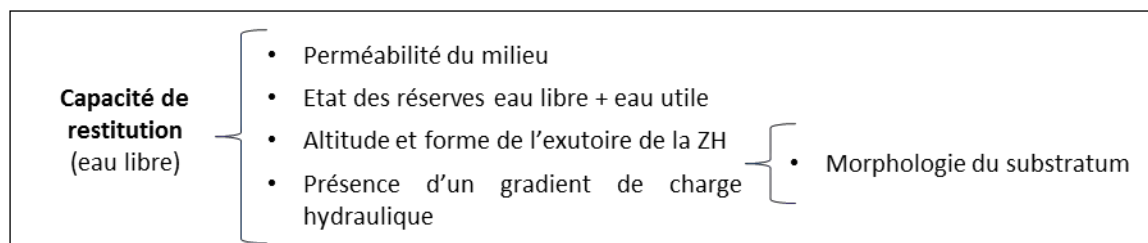


Figure 21. Paramètres et variables impliqués dans la capacité de stockage d'une zone humide. Les accolades peuvent être remplacées par "dépend de/du".

Tableau 7. Dans Graillet et al. (2017) : synthèse des paramètres et variables d'intérêt pour le stockage et la restitution des eaux

	Stockage	Restitution
Paramètres ou caractéristiques intrinsèques au milieu	Proportion « d'eau libre » Proportion « d'eau utile » Volume de la zone humide	Perméabilité Pente du substratum Proportion « d'eau libre »
Variables	État des réserves (« eau libre » + « eau utile ») Vitesse de remplissage	Gradients hydrauliques dans la zone humide Conditions limites au niveau de l'exutoire

Le stockage d'eau à court terme à la surface des zones humides est possible dans un milieu saturé qui ne possède pas d'exutoire ou dont la capacité d'évacuation est réduite. Les capacités de stockage des eaux de surface des zones humides augmentent de l'amont vers l'aval où les plaines alluviales plus larges se font plus nombreuses et où les milieux escarpés et pentus se raréfient (Barnaud et Fustec 2007). Dans les zones d'expansion de crues, ce stockage superficiel à court terme est favorisé par un **ralentissement de la vitesse d'écoulement** qui limite les apports vers les milieux voisins. Outre l'augmentation des superficies ouvertes à l'écoulement de l'eau, ce ralentissement s'opère avec la **rugosité** du milieu dû à la **complexité topographique** qui s'exprime sous forme d'anciens méandres, chenaux et autres dépressions, et à la présence de végétation (Barnaud et Fustec 2007). Une part des eaux superficielles est ensuite évacuée (*e.g.* écoulement vers un milieu voisin, évapotranspiration), tandis qu'un volume beaucoup plus faible est infiltré et stocké à plus long terme. La durée de ce stockage dépend en partie de la perméabilité du milieu. Dès lors, dans les zones d'expansion de crues à faible perméabilité, une rétention de l'eau de plusieurs semaines à plusieurs mois à lieu, avant une sortie de la nappe, par exfiltration vers le cours d'eau ou par évapotranspiration (Barnaud et Fustec 2007). Un stockage à long terme d'eau superficielle est également possible dans les zones dépressionnaires.

Pour le cas des **tourbières**, on considère dans une vision simplifiée que la circulation d'eau se fait à deux vitesses, selon deux compartiments distincts : l'« **acrotelme** » et le « **catotelme** » (INGRAM 1978) (Figure 22). L'acrotelme ou *couche active* en surface de la tourbière peut atteindre 70 cm d'épaisseur, elle est sujette aux variations du niveau de la nappe. Sa limite basse correspond au niveau maximal d'abaissement de la nappe libre. La matière organique constituant cet horizon est de faible masse volumique tandis que sa porosité et sa conductivité hydraulique sont élevées. Ces deux dernières caractéristiques diminuent, en général, avec la profondeur dans cette couche mais aussi dans le temps (Porteret 2008). Le catotelme ou *couche inactive* est saturé en eau de manière permanente et est composé principalement de végétaux morts dont la minéralisation est limitée par les conditions d'anaérobies présentes. Cette couche peut ainsi se développer sur plusieurs mètres d'épaisseur. La circulation d'eau y est lente et n'est pas renouvelée à l'échelle d'un cycle hydrologique. La capacité de stockage est alors dépendante du niveau de la nappe libre, de l'épaisseur de l'acrotelme et du volume de la couche non saturée. Le volume d'eau stocké fluctue également d'une tourbière à une autre. Dans les tourbières hautes, les variations du niveau de nappe sont plus faibles et la nappe se situe à une profondeur plus importante que dans le cas des tourbières basses, induisant des différences de capacité de stockage (Porteret 2008).

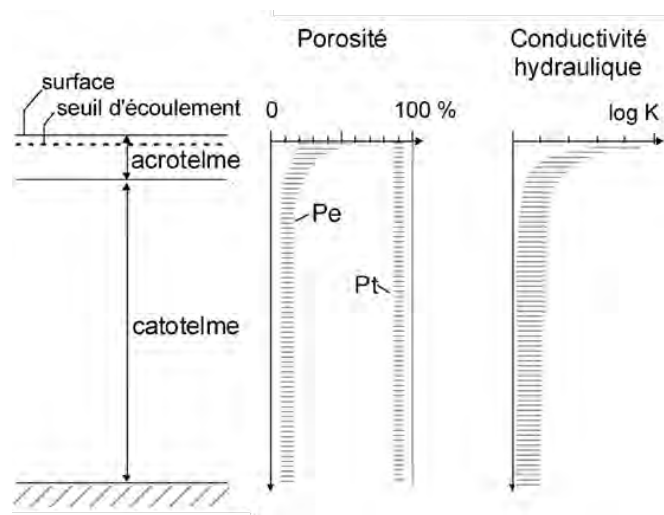


Figure 22. Modifiée d'après Wastiaux (2008) : Profil schématisé d'une tourbière haute et de quelques paramètres hydro-physiques. K : conductivité hydraulique à saturation. Pt : porosité totale. Pe : porosité efficace.

Pour finir, dans l'ensemble des zones humides, les capacités de stockage et de restitution ont un impact direct sur le taux de renouvellement de l'eau dans le milieu, qui correspond à la somme des flux entrant et sortant rapportée au volume moyen du stock d'eau dans le milieu (CGDD 2018). L'inverse de ce taux de renouvellement correspond au **temps de résidence**, qui se réfère à un temps moyen de l'eau passé au sein de la zone humide (William J. Mitsch et Gosselink 2015). Ce paramètre, influence directement les processus biogéochimiques et écologiques se réalisant dans ces systèmes.

3.3.2 Stockage des eaux de surface, recharge de la nappe, ralentissement de la vitesse d'écoulement, soutien des étiages : idées reçues contre données disponibles

La fonction hydrologique et les services qui lui ont été associés constituent un des leviers utilisés pour justifier l'importance de la préservation des zones humides. Aussi, la réalisation de la fonction hydrologique est présentée comme étant principalement assurée, par les plaines alluviales lors de stockages à court terme des eaux de débordement d'une part et d'autre part, par le rôle « d'éponge » des tourbières qui stockent les eaux pluviales ou de crues puis qui les restituent en période sèche aux cours d'eau (Graillot et al. 2017 ; Wastiaux 2008). L'application d'un discours simplifié qui se perpétue tend à généraliser, depuis de nombreuses années déjà, la réalisation de cette fonction de stockage de l'eau dans l'ensemble des zones humides. Or, comme nous l'avons souligné section 2.3, le fonctionnement hydrologique des zones humides connectées ou non au cours d'eau n'est pas le même. Il existe autant de variétés de zones humides que de fonctionnements hydrologiques associés (PNRZH 2004). Dès lors, les processus et la fonction hydrologique s'accomplissent de manière plus ou moins intense suivant le milieu humide considéré (Bullock et Acreman 2003). La portée des services rendus par ces dernières, localement et à l'aval, fluctue entre différents systèmes.

- Le cas particulier des tourbières : l'analogie de l'« éponge » et leurs rôles dans le cycle hydrologique

L'image d'éponge attribuée aux tourbières semble ancrée depuis les années 40, mais son introduction remonte au moins du 18^{ème} siècle (Acreman et Holden 2013 ; Turner 1757). Elle a été « *entretenu par certains ouvrages de vulgarisation, parfois cautionnée par des personnalités scientifiques* » mais également par les groupes de personnes plaidant en faveur de la préservation et de la non-exploitation des tourbières (Wastiaux 2008). Or, comme Martin et Didon-Lescot (2007), Porteret (2008) souligne que « *la réalité et l'importance de ces processus restent très mal connus* » et « *peu de travaux ont considéré la question (i.e. le rôle hydrologique des tourbières) dans sa globalité à l'échelle du bassin versant* », ce qui sera réaffirmé plus récemment par Bacon et al. (2017).

Tout comme dans la synthèse bibliographique de Graillot et al. (2017), ou dans la thèse de doctorat de Porteret (2008), les conclusions scientifiques ne doivent pas conduire à minimiser ou réfuter le rôle des tourbières dans le cycle de l'eau, mais à se baser sur des faits et des données d'observation attestant ou non de la réalisation d'un stockage important de l'eau dans ces systèmes.

Quel est le rôle des tourbières dans le stockage des eaux par infiltration ?

En 2017, Graillot et al. concluent d'après l'étude des documents disponibles relatifs à l'impact des tourbières dans le cycle hydrologique que « **le rôle de stockage est assez modeste et très ponctuel dans l'année** ». En effet, les études de Wastiaux (2008) et Holden (2006) montrent que le niveau de la nappe est haut une majeure partie de l'année et particulièrement durant les périodes pluvieuses, limitant leurs capacités d'emménagement. Dans les tourbières de Hautes Fagnes (Belgique), le niveau piézométrique descend à 40 mm sous le seuil d'écoulement rapide seulement une dizaine de jours par an, au moment de la période sèche lorsque l'évapotranspiration est importante (Wastiaux 2008). Dans les tourbières de couvertures du Yorkshire étudiées par Holden (2006, Royaume-Uni), « pour 75% du temps, la nappe se trouve à moins de 10 cm de la surface » (Graillot et al. 2017). Or, pour ce même type de tourbière, il a été montré qu'un niveau de nappe situé à 50 cm sous la surface pouvait atteindre la saturation seulement quelques minutes après le début des précipitations (Price 1992).

Ainsi, comme le rappelle Porteret et al. (2010) dans le suivi de la tourbière basse minérotrophe de la Prenarde (tête de bassin versant du Chantereine - Massif du Forez) : « **Pour qu'elle (la capacité d'emménagement) soit effective, il faut que les précipitations se produisent après une période sèche où la nappe s'est abaissée, comme ce peut être le cas durant l'été. Or, durant les mois chauds au cours desquels les orages sont plus fréquents, l'intensité des précipitations peut devenir un facteur limitant du rôle hydrologique des tourbières, parce que le ruissellement se déclenche par dépassement du seuil d'infiltration de la tourbe avant que l'acrotelme soit totalement saturé.** ». Dans l'étude de cette même zone humide, il a été montré que pour une position médiane de la nappe, 1 547 m³ d'eau peuvent être stockés, pour une superficie de 2,42 ha et un volume d'acrotelme de 13 396 m³. Ceci correspondrait à une capacité de stockage de 64,5 mm d'eau dans le cas où les précipitations s'infiltreraient totalement (pas de perte par ruissellement). Or, les résultats de cette même étude ont affirmé que dans le cas où les précipitations dépassaient la capacité d'infiltration (ce qui était le cas pour ce site pour une pluie de 9 mm.h⁻¹ en 2003), « **le ruissellement a pu se déclencher avant la saturation totale de l'acrotelme** ». Une évaluation de la capacité de stockage des tourbières à l'échelle du massif du Forez de l'ordre de 225 000 m³ d'eau pour 670 ha (335 m³ par ha) est également proposée. En complément, en 2010, il est estimé que « **31 % des averse n'entraînent aucune augmentation du débit à l'exutoire, alors qu'elles entraînent une hausse du niveau de la nappe dans la tourbière.** ». Ainsi, le stockage par infiltration n'est effectif que pour des précipitations de faible intensité (≤ 3 mm.h⁻¹), correspondant à des accumulations « *modestes* » (< 7 mm). En comparaison avec un bassin voisin ne possédant pas de zone humide, « *la sensibilité aux petits épisodes pluvieux est beaucoup plus forte puisque, sur la même période, 9 % seulement des averse n'entraînent pas d'augmentation du débit.* », reflétant une capacité de stockage moins importante en absence de zones humides tourbeuses. Enfin, l'auteur rappelle, que **la capacité de stockage est efficiente « de manière ponctuelle et aléatoire au cours de l'année hydrologique »** (Porteret 2010). Dès lors, ces systèmes sont favorables à la création de ruissellements également appelés de manière plus précise « infiltration excess overland flow » (Acreman et Holden 2013).

L'indice WRAP – Water Rain Acceptance Potential, développé en Angleterre, signifie littéralement le « potentiel d'acceptation des eaux de pluie » (CEH 1999 ; NERC 1975). Il met en évidence la capacité d'un sol à infiltrer l'eau de pluie. Le potentiel matriciel caractérise l'état énergétique de l'eau dans un sol. Il existe une relation forte entre le potentiel de pression et l'humidité (quantité d'eau) ; plus un sol sera sec, plus son potentiel sera bas (suction forte). Exemple de valeurs : pF2 = 10 kPa (humide), pF3.7 = 300 kPa (sec), pF 4.2 1500 k Pa (point de flétrissement). De nombreux sols de zones humides, et plus particulièrement de tourbières sont classés comme des sols peu drainés, en catégorie 5 par rapport à l'indice WRAP, en raison de leur caractère saturé. La catégorie 1 correspond, elle, à un sol drainé. Au sein d'un bassin hydrologique, il est considéré que plus les sols possèdent un indice WRAP élevé, plus le pic de crue du bassin sera important.

→ Le devenir de l'eau au sein des zones humides tourbeuses « **varie en fonction de sa position dans le paysage et bien évidemment de son état hydrique.** » (PNRZH 2004). Toutefois, **le niveau élevé de la nappe, qui est à l'origine du développement de ces systèmes, limite la capacité de stockage d'eau par infiltration dans les tourbières (Acreman et Holden 2013). Ceci est particulièrement vrai en période humide. Ainsi, les moments où l'infiltration est effective s'établissent sur des fenêtres de temps restreint.** Cet effet de stockage existe même s'il est modeste. Certaines zones humides dites de dépressions ou de fond de vallée, alimentées par des eaux souterraines, remplissent la fonction de stockage de manière plus significative (Graillot et al. 2017). Il est néanmoins difficile de mesurer dans ce cas la contribution relative de l'emménagement de la zone humide ou de la nappe (Graillot et al. 2017).

Quel est le rôle des tourbières dans le soutien du débit d'étiage ?

Les idées reçues concernant la fonction de soutien des étiages doivent également être analysées à partir des données disponibles. Dans les tourbières, l'épaisseur de l'acrotelme est faible (50 cm en moyenne) et le niveau principalement haut de la nappe favorise la captation d'eau par les systèmes racinaires de la végétation directement dans la nappe (Graillot et al. 2017), tant que le point de flétrissement permanent (Pf 4.2) n'est pas atteint. La quantité d'eau liée qui n'est plus disponible pour le soutien des étiages est sujette à l'évapotranspiration. Ce phénomène favorise l'augmentation de l'humidité de l'air, la condensation et la création de conditions microclimatiques locales, particulièrement dans le cas de tourbières à sphaignes (Manneville et al. 1999 ; Cholet, Cubizolle et al. 2010).

Porteret (2008) complète l'étude bibliographique de Bullock et Acreman (2003) relative à la contribution des zones humides dans le cycle de l'eau et en se focalisant sur les données liées aux tourbières. A partir de l'analyse de 65 études, l'importance de la part de l'évapotranspiration dans le bilan hydrologique des tourbières et son rôle comme paramètre limitant au soutien des étiages (21 cas sur 27) sont avérés. Ceci confirme l'hypothèse avancée par Martin et Didon-Lescot (2007) dans l'étude de bassins versants à caractéristiques semblables avec et sans tourbières (i.e. tourbière des Sagnes, Mont Lozère). La présence de la tourbière n'est pas propice au soutien des étiages, l'hypothèse avancée étant celle de la perte par évapotranspiration. La même conclusion est tirée de l'étude de Riddell et al. (2013) sur une zone humide de tête de bassin versant (Craigieburn-Manalana, Afrique du Sud) où les taux d'évapotranspiration en période sèche sont estimés entre 2,3 et 3,5 mm.j⁻¹, en comparaison avec des taux de **0,9 et 2,2 mm.j⁻¹** en dehors de la zone humide. Cela reflète l'effet oasis pour lequel les zones humides sont fortement sollicitées pour fournir la demande climatique locale en ETP et celle des masses d'air environnantes. D'autres ordres de grandeurs sont disponibles dans la littérature (Tableau 8), mais en pratique l'estimation directe de ce paramètre reste compliquée à mettre en place et les valeurs associées à un même site peuvent fluctuer considérablement (Porteret 2008).

Tableau 8. Dans Porteret (2008) : Valeur d'évapotranspiration associées aux tourbières

Type de tourbière	Auteur(s)	Date	Pays et région géographique	ET (mm.j ⁻¹)	
				moyenne	maximum
exploitée	Van Seters	2001	Canada Québec	2.9	
	Roulet and Woo	1986	Canada Arctique	4.5	6.0 à 7.0
basse	Lafleur	1990	Canada Lowland coast	2.9	5.0 à 6.0
	Price et Maloney	1994	Canada Labrador	3.1	4.5
	Lafleur et al.	1997	Canada Manitoba	1.8	
	Eaton et Rouse	2001	Canada Baie de l'Hudson	1.9 à 4.0	
	Weiss	2006	Finland	1.0 à 5.0	
bombée	Price et Maloney	1994	Canada Labrador	2.2	
	Heljman et Berendse	2001	Pays Bas Dwingeloo	2.3	3.2
	Nieveen et Jacobs	2002	Pays Bas Nord	1.8 à 2.1	
	Shimoyama et al.	2004	Russie Sibérie de l'Est	≈ 2.0	4.5
	Hember et al.	2005	Canada Ottawa		6.0
	Wilcox	2006	USA Indiana	1.8	
de couverture	Price	1991	Canada Newfoundland	2.5	
boisée	Munro	1979	Canada Ontario	3.5	4.6
	Woo et Valverde	1981	Canada Ontario	3.8	
	Campbell et Williamson	1997	Nouvelle Zélande	1.5	2.1
	Lafleur	2006	Canada Ontario	2.2 à 3.3	4.0 à 5.0

Sur les 27 études rapportées par Porteret (2008), seules 4 d'entre elles (datant de 1967 à 1988) attestent de la réalisation de cette fonction de soutien d'étiage. Trois ne montrent pas d'impact de la présence de la tourbière sur le volume d'écoulement en période d'étiage (ni de rétention ni de restitution). Dans les cas où l'existence de ce phénomène est attestée, il reste moindre. Dans ce sens, les suivis de Holden et Burt (2003) et Wastiaux (2000), réalisés respectivement sur des tourbières minérotrophes et ombrotrophes estiment un apport part écoulement lent, c'est-à-dire depuis l'acrotelme, allant de 8% à 17% du volume d'eau écoulé à l'exutoire, la majeure partie de l'eau écoulée à l'exutoire se faisant par ruissellement. Une des visions amenée par certains auteurs en faveur du soutien des étiages, s'appuie sur les faits relatant une évapotranspiration plus élevée dans le cas du passage d'une tourbière à une forêt, limitant le volume disponible pour l'écoulement (Robinson et al. 1998). Il est également suggéré que le rôle des tourbières ombrotrophes dans le soutien « *des débits d'étiage est relativement abondant*

dans la partie apicale de certains ruisseaux » (Martin et al. 2002), ce rôle devant être plus amplement confirmé (Martin et al. 2008).

La réalisation de la fonction de soutien d'étiage est ainsi limitée. De plus, dans 12 cas sur 19 rapportés par Porteret (2008), les tourbières diminuent « *le volume d'eau total qui s'écoule dans les bassins versants au cours de l'année* », donc elles stockent de l'eau. La question est de savoir quel est le volume restitué durant l'étiage aux milieux aquatiques ?

➔ **En conclusion, même si dans quelques cas, la fonction de soutien des étiages par les tourbières se réalise, il ressort que la diversité des contextes hydrogéomorphologiques rencontrés ne permet pas de généraliser une situation mais plutôt de statuer sur le faible rôle des tourbières dans le soutien des étiages.**

Quel est le rôle des tourbières dans la recharge de la nappe ?

L'étude de documents menée par Bullock et Acreman (2003) et complétée par Porteret (2008) en se focalisant sur les tourbières souligne que la relation nappe/tourbière est avérée dans 7 cas sur 15. A l'échelle d'un bassin versant, Porteret (2008) note que les tourbières suivies « *peuvent constituer des verrous hydrologiques qui limitent les débits de vidange des nappes* ». Les échanges avec la nappe sont fortement dépendants du contexte géomorphologique du site. Ajouté à la faible quantité de données disponibles, ce constat ne permet pas de conclure sur la réalisation de cette sous-fonction.

Quel est le rôle des tourbières dans le ralentissement de la vitesse d'écoulement ?

Une autre des fonctions attribuée aux tourbières est leur capacité à ralentir la vitesse d'écoulement (Oberlin 2000). Elle est principalement associée aux tourbières de fond de vallée (Martin et Didon-Lescot 2007). Cette fonction se réalise notamment grâce à la microtopographie de surface qui correspond aux microreliefs établis par la végétation et la structure du terrain et qui façonnent ainsi une rugosité de surface (Porteret 2008). L'eau est par conséquent ralentie ou bloquée dans les micro-dépressions. Les vitesses d'écoulement lentes de l'acrotelme lui confèrent également cette fonction (Porteret 2010).

Peu de données semblent disponibles sur cet aspect. L'étude de la tourbière du bassin versant du Peschio (Mont-Lozère, Cévennes) de Martin et al. (2007) montre que « *la tourbière ralentit l'évacuation des eaux, mais ne provoque pas une diminution des écoulements* ». Pour la tourbière de Prenarde, en période sèche, le délai de retour à un débit d'avant crue suggère la réalisation de la fonction de ralentissement des vitesses d'écoulement (Porteret 2010). Holden et al. (2008) montrent que le caractère rugueux de la sphaigne permet de réduire significativement la vitesse d'écoulement en comparaison avec d'autres couvertures végétales herbacées (« *peatland grasses* »).

Les tourbières sont-elles des réservoirs d'eau ?

Le rôle des tourbières dans le stockage de l'eau sur le long terme est avéré et de nombreux chiffres illustrent ce propos. Par exemple, les données fournies par le PNRZH (2004) montrent des teneurs en eau rapportées au volume de la tourbe fluctuant autour de 87% (Tableau 9). Dans le cas des tourbières de Hautes-Fagnes (Belgique), le volume d'eau emmagasiné pour un volume de tourbe de 30 millions de m³ est de 27 millions de m³ (Wastiaux 2008). La quantité d'eau stockée par les zones humides tourbeuses du massif du Forez a été estimée au minimum à 7,5 millions de m³ d'eau pour une superficie totale de 875 ha soit 8,75 millions de m² (Porteret 2008). Localisé au Nord du lac du Bourget, le marais de Chautagne couvre une superficie de 1700 ha (superficie tourbeuse) et possède un volume d'eau de plus de 100 millions de m³ pour un volume de tourbe de 127 millions de m³ (Porteret 2018).

Toutefois, la notion de réservoir, tout comme l'image d'éponge attribuée aux tourbières sous-entend également une capacité d'absorption et de restitution de l'eau. Ainsi, comme l'estiment Graillet et al. (2017), l'attribution aux tourbières du « *rôle de régulation hydrologique tire probablement son origine dans la confusion qui est communément faite entre la présence (ou l'absence) d'eau et sa disponibilité pour les autres compartiments de l'hydrosystème* ». « *En d'autres termes, il s'agit de distinguer l'eau qui circule de manière effective et qui est renouvelée à l'échelle d'un cycle hydrologique, de l'eau qui est stockée et non renouvelée à l'échelle de temps saisonnière* ». ».

Dans cette même logique, Grégoire et Cubizolle (2011) rappellent qu'il est important de distinguer la capacité de stockage potentielle des tourbières de la capacité de stockage dynamique. La capacité de stockage potentielle fait référence au volume total qu'elles peuvent contenir, et qui est conséquent. La capacité de stockage dynamique se réfère au volume non-saturé en eau de l'acrotelme ou des horizons superficiels. Ce stockage dynamique est similaire à la capacité de stockage par infiltration présentée précédemment, qui est limitée dans le temps et dans l'espace par un faible volume non saturé en eau. En effet, une fois les horizons superficiels saturés en eau, en général à la fin de l'automne, les tourbières n'ont plus la capacité de stocker. De plus, les données actuelles ne permettent pas de conclure sur un soutien d'étiage effectif de la part des tourbières. Dès lors, comparer ces systèmes avec des réservoirs n'est pas recommandé (Wastiaux, 2008).

→ **Le volume d'eau stocké dans les tourbières atteint rapidement l'ordre du million de m³. Toutefois, la fluctuation de ce stock au cours d'un cycle hydrologique reste faible, sous entendant une capacité d'emménagement ou de restitution limitée.** Dans cette logique, **la comparaison des tourbières avec un réservoir n'est pas préconisée** (Wastiaux 2008).

Tableau 9. Dans PNRZH (2004) : Volume d'eau stocké dans 3 tourbières.

	Tourbière des Saisies (Beaufortain)	Tourbière de Logné (Bretagne)	Tourbière de la Sangsurière (Normandie)
Type de tourbières	De pente	De dépression	De vallée
Superficie (ha)	293	61	396
Volume de tourbe (milliers de m ³)	304	3 000	48 000
Volume d'eau (milliers de m ³)	263	2 595	41 520
Eau en % du volume de la tourbe	87	86,5	86,5

Quel est le rôle des tourbières dans le stockage des eaux de débordement ?

Même si la capacité de stockage dynamique des tourbières est limitée, les tourbières situées en plaine alluviale peuvent devenir des zones d'étalement de crue et stocker des quantités importantes d'eau en surface. Par exemple, le marais de Chautagne a été recouvert au cours du mois de janvier 2018 d'une lame d'eau de plus de 70 cm. Ceci correspondrait pour ce marais de plus de 1500 ha, à un stockage à court terme de 415 millions de m³ (Porteret 2018). De plus, ce stockage de surface révèle le caractère saturé de la zone humide, sous entendant une capacité de stockage totale encore plus importante. En face de cette zone, de l'autre côté du Rhône, le marais de Lavours (tourbière de 2 000 ha alimentée principalement par le Seran) peut également retenir un volume d'eau important en période de crue. Toutefois, la combinaison de la topographie et des systèmes de drainage présents impliquent un stockage de surface moindre par rapport au marais de Chautagne (Jezequel 2007).

De même, le PNRZH (2004) souligne que « *les grandes tourbières situées dans le lit majeur de fleuves peuvent jouer un rôle réel d'écêtement lors des crues* ». L'écêtement ou le laminage de crues est un phénomène d'atténuation du débit de pointe de crue aval par stockage d'eau en amont. Ce stockage dans les milieux naturels se réalise par débordement d'une lame de l'eau stockée au-dessus du sol (inondation). Cette conclusion tirée par le cahier du PNRZH suggère que la réalisation de la fonction de stockage à court terme dans les tourbières de plaines alluviales est attestée. **Or, dans ces systèmes tout comme dans les dépressions ou cuvettes, c'est bien la topographie qui est à l'origine du stockage de surface** (Bacon et al. 2017).

Dans les systèmes de plaine alluviale, les aquifères possèdent des capacités de stockages.

→ La fonction de stockage d'une lame d'eau suite aux inondations, dans les plaines alluviales et les dépressions, s'établit principalement grâce à la topographie de la plaine inondable. En effet, les zones humides présentent déjà un degré de saturation en eau élevé, ce qui limite leur capacité de stockage. Toutefois, la synthèse de Porteret (2008), souligne dans les **5 cas sur 7 rapportés dans la littérature, les zones humides (sans distinctions) permettent un retardement du pic de crue et donc un stockage d'eau à court terme**. Comme présenté précédemment, ce stockage à court terme peut se réaliser également par diminution de la vitesse d'écoulement.

Pour résumer, Porteret (2008) synthétise le rôle hydrologique des tourbières de la manière suivante :

- « Elles stockent l'eau des précipitations, du fait de leur capacité d'emménagement intrinsèque (dans l'acrotelme et dans les dépressions de surface), lorsque les niveaux de nappe, qui fluctuent au cours de l'année, sont favorables ;
- Elles opposent une résistance et ralentissent les écoulements superficiels du fait de la rugosité de leur surface (terrain irrégulier, structure de la végétation, etc.) et des faibles vitesses d'écoulement dans la tourbe ;
- Elles influent, par leurs caractéristiques morphologiques (superficie de la tourbière au regard du bassin versant) et leur position au sein du bassin versant (situations topographiques de stockage, rôle de verrou) sur le fonctionnement des nappes phréatiques locales ;
- Elles consomment une part importante de l'eau pour l'évapotranspiration, réduisant ainsi le volume d'eau qui s'écoule dans les bassins versants et alimentent l'atmosphère ».

Pour terminer sur les fonctions hydrologiques supportées par les tourbières, reprenons la conclusion de Porteret (2008) qui souligne que, quoi qu'il en soit, les tourbières « ont un impact indéniable pour la régulation des écoulements » et qu'il est **nécessaire « d'envisager l'effet cumulé de la présence de près d'un millier d'hectares de tourbières à l'échelle du massif du Forez »**. Nous pouvons présumer que cette notion d'effet cumulé, rappelée également par le PNRZH, est valable pour l'ensemble des bassins, et qu'il est important de considérer une vision plus globale (hydrosystème) malgré les cas d'études isolés fournissant des premières clefs sur le fonctionnement hydrologique de ces systèmes. Ainsi, même si l'importance en termes de services rendus à l'échelle locale semble devoir être minimisée par rapport aux idées reçues, les tourbières n'en restent pas moins des systèmes d'importance à considérer dans le maintien de la biodiversité et l'effet cumulé de ces systèmes doit être étudié.

Des données sur cette dernière notion et sur le soutien des étiages sont à venir dans le cadre du projet zones humides de têtes de bassins (ZHTB) - *Étude et compréhension du rôle hydrologique et hydrogéologique des zones humides de têtes de bassins dans le soutien d'étiage des cours d'eau*. Ce projet est mis en œuvre par l'Ecole des Mines de Saint-Etienne et soutenu par l'Agence de l'Eau RMC et le programme Zone Atelier Bassin du Rhône. Des échanges survenus dans ce cadre ont rappelé que les études réalisées jusqu'à présent se sont faites sur des tourbières drainées ou du moins détériorées, situations moins favorables pour leurs capacités de stockage en eau ou de soutien des étiages puisque leur fonctionnement est altéré. Un second projet sur le fonctionnement hydrologique des ZHTB de l'Aude, répondant aux attentes de l'AE RMC et du département de l'Aude, est également en cours. Il est réalisé par l'Office National des Forêts et les suivis devraient couvrir au minimum une période allant de 2017 à 2021.

Qu'en est-il des autres types de zones humides ?

La revue de littérature de Bullock et Acreman (2003) citée précédemment regroupe 169 études allant de 1930 à 2002 et basées pour 54% en Amérique du Nord, 20% en Europe, 16% en Afrique et 10% couvrant plusieurs régions comme l'Australie, la Nouvelle Zélande, le Brésil, l'Inde, l'Indonésie, la Malaisie. Elle inclut au total plus de 400 sites de zones humides répartis dans le monde. Cette revue s'intéresse à la capacité des milieux à influencer le cycle hydrologique global des bassins en raison de leurs échanges avec la nappe, leurs impacts sur le débit moyen annuel des cours d'eau et ses variations, et plus particulièrement sur les crues et les inondations.

Pour rappel, le terme d'inondation fait référence à la présence d'une lame d'eau en surface sur une étendue habituellement émergée. Ce phénomène peut se produire suite à plusieurs processus hydrologiques : grand

coefficient de marée, précipitation directe, augmentation du niveau de la nappe ou encore lorsque la rivière sort de son lit majeur (précipitation ou fonte de neige) (Acreman et Holden 2013). Les zones humides peuvent impacter plusieurs paramètres liés aux crues (Figure 23, Figure 24) : le volume d'eau écoulé, l'intensité du pic de crue, le temps de réponse. Les capacités à faire fluctuer ces paramètres dépend du type de zone humide et de son état hydrologique.

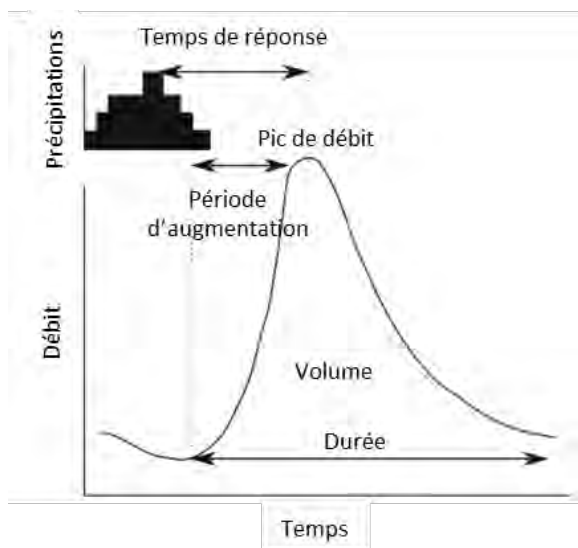


Figure 23 (gauche). D'après Acreman et Holden (2013), hydrogramme théorique d'un épisode de crue.

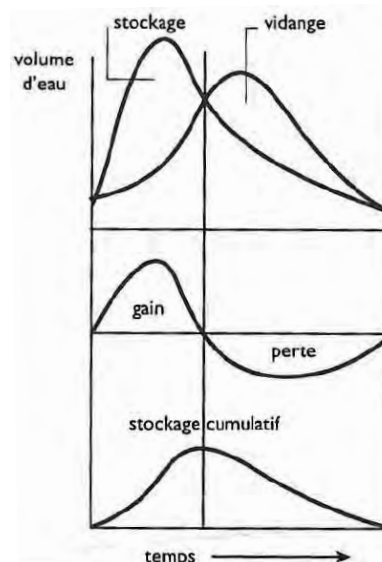


Figure 24 (droite). Dans Barnaud et Fustec (2007), évolution du stockage de l'eau dans un milieu humide lors d'une crue à partir des hydrogrammes obtenus en entrée et sortie du milieu.

L'étude de Bullock et Acreman (2003) souligne avant tout la difficulté de formuler un principe général qui attribuerait une fonction hydrologique à un type de zone humide. D'une part, comme illustré dans le chapitre 2.3, un type de zone humide (e.g. marais) peut être le siège de plusieurs fonctionnements hydrologiques différents : les marais salants sont influencés par les courants de marée et la dynamique fluviale tandis que certains marais sont déconnectés des cours d'eau. D'autre part, au vu de l'éventail de milieux inclus dans le terme « zone humide », certains types de zones humides mais aussi certaines fonctions sont plus étudiées que d'autres. Dès lors, les faits apportés par cette revue de littérature fournissent une première vision d'ensemble liée aux cas d'études isolés déjà étudiés et ne permet pas d'apporter un fait scientifique intangible. Il est également rappelé que les résultats sont rapportés comme des faits (e.g. la zone humide augmente ou réduit le débit) qui ne sont pas exprimés en termes de bénéfice ou non, ceci dépendant du point de vue adopté (écologiste, hydrologue, acteur ...). C'est cette démarche qui est également favorisée dans l'ensemble du présent document.

Tout d'abord, Bullock et Acreman (2003) confirme de manière significative l'impact des zones humides sur le cycle global de l'eau. En effet, **81% des études citées montrent une influence de la présence de ces écosystèmes sur le cycle hydrologique. Ceci affirme comme point de départ la réalisation de processus et de fonctions hydrologiques dans ces milieux.** Ce rôle dans le cycle global et local est également rappelé dans le rapport TEEB (« *The Economics of Ecosystems and Biodiversity* ») de 2013 initié par le secrétariat de la Convention de Ramsar (Russi et al. 2013). Par conséquent, ces systèmes possèdent des liens et des interactions étroites avec les cours d'eau, les nappes phréatiques et les autres compartiments de l'hydrosphère.

L'étude de Bullock et Acreman (2003) révèle que :

- Pour la fonction de stockage des eaux de pluies ou de débordement :
 - Les zones humides de plaines d'inondation considérées favorisent le lissage de l'hydrogramme ou son décalage dans le temps (23 cas sur 66), qui se traduit par une réduction des pics de crues. A noter que le rôle de la végétation dans la rugosité et donc le stockage d'eau de surface en plaine alluviale est crucial (Acreman et Holden 2013). Pour une même superficie inondée, la hauteur de la lame d'eau stockée peut être doublée en passant d'une couverture de type prairie à une forêt (Świątek et al. 2008). Cette

augmentation de la rugosité peut évidemment se traduire par une diminution de la vitesse d'écoulement. Dans les Everglades (Etats-Unis), il a été estimé que la vitesse d'écoulement était 29% plus élevée dans les zones strictement marécageuses que dans les secteurs à couverture végétale plus dense (Harvey et al. 2009). Toutefois, au-delà de la rugosité et de la capacité de la plaine d'inondation à stopper les écoulements, la topographie et la connexion de la plaine d'inondation au cours d'eau sont des paramètres plus importants qui impactent directement la fonction de stockage (Acreman et Holden 2013).

- Ces mêmes effets sur les phénomènes de crues sont également relatés pour 46% (30 cas sur 66) des **zones humides de têtes de bassin** étudiées, alors que pour **41%** d'entre elles (27 cas sur 66), leur présence augmente les pics de crues. Ce point fait certainement référence à une situation où les zones humides sont déjà saturées en eau. De plus, dans 11 cas sur 20 (55%), ces zones humides de tête de bassins généralement saturées, augmentent les volumes écoulés vers les cours d'eau durant les crues. Ceci s'explique par une saturation rapide du sol, propice au développement de ruissellement (« infiltration excess overland flow ») (Acreman et Holden 2013).

Au regard de la disparité des données, Bullock et Acreman (2003) concluent qu'une même catégorie de zone humide, peut atténuer ou augmenter les effets de crues, en fonction des saisons et des différents contextes géomorphologiques rencontrés pour ces catégories. Une exception est apportée pour les zones humides de plaines alluviales qui réalisent dans la majorité des cas la fonction de stockage des eaux de surface (débordement dans le lit majeur). Acreman et Holden (2013) rappelle également que le couvert végétal a une importance non négligeable dans le temps de réponse du bassin hydrologique pendant les crues (Ballard et al. 2011; S. N. Lane et Milledge 2013). Plus la densité du couvert est importante, plus la forme de l'hydrogramme sera étendue (Grayson et al. 2010) en raison de la réduction des vitesses d'écoulement et de l'augmentation du temps de séjour (étalement des crues).

- 65% des suivis (48 cas sur 74) montrent que la présence d'une zone humide augmente le taux moyen annuel d'évapotranspiration ou diminue le débit moyen annuel des rivières. Ainsi, en comparaison avec des milieux forestiers ou des plaines, les milieux humides sont plus favorables à l'évapotranspiration et ce, sans distinction de type de zone humide ou de région.
- En période sèche, deux tiers des zones humides (47 cas sur 71) limitent les débits sortant vers les cours d'eau aval. En complément, pour ces mêmes périodes de l'année, les taux d'évapotranspiration sont plus élevés dans 22 cas sur 23 par rapport aux secteurs exempts de milieux humides. L'augmentation du taux d'évapotranspiration dans les zones humides s'explique d'une part par le fait que ces systèmes sont bien alimentés en eau, cette condition étant la base de leur développement. D'autre part, elles contribuent à satisfaire la demande climatique par évapotranspiration qui dans certains contextes paysagers peut être plus importante en raison d'une demande climatique alentours non remplie par les secteurs périphériques plus secs (Riou 1990). Toutefois, **20% des milieux observés jouent un rôle de recharge du débit fluvial en phase d'étiage**. De plus, les vitesses d'écoulements des eaux souterraines sont beaucoup plus faibles que celles des eaux de surface. Ainsi, le déversement d'eau depuis la zone humide vers le cours d'eau ou vers la nappe est lent mais peut s'étaler sur une grande période (Barnaud et Fustec 2007). Les difficultés techniques rencontrées pour quantifier ces flux expliquent la faible quantité de données d'observations disponibles pour décrire ce processus.
- 32 des 69 études (46%) s'intéressant à la recharge de la nappe concluent que cette fonction a lieu, sans qualifier son intensité en comparaison avec d'autres systèmes. A l'inverse, 26% d'entre eux concluent qu'il n'y a pas d'interaction avec la nappe. Ces échanges sont dépendants des contextes géomorphologiques dans lesquelles les zones humides se trouvent. Ainsi, dans le cas de zones humides alimentées par la nappe, ce sont les eaux souterraines qui alimentent la zone humide (Duranel, 2015). Même si les conditions dans lesquelles la sous-fonction de recharge de nappe sont limitées, des infiltrations lentes depuis la zone humide vers la nappe peuvent se mettre en place (Barnaud et Fustec 2007).
- Pour finir, excepté dans le cas de zones humides de plaines inondables, cet article souligne de nouveau l'impossibilité de conclure sur une relation entre type de zone humide et réalisation de fonction hydrologique et décourage la généralisation de propos. Il renvoie également vers la nécessité de mettre en œuvre des procédures de diagnostics simples et rapides.

→ D'après la revue de Bullock et Acreman (2003), un même type de zone humide peut à la fois limiter ou augmenter les pics de crues et les risques d'inondation en fonction du contexte environnementale dans lequel elle se trouve et selon les saisons. En revanche, la réalisation de la fonction de stockage des eaux de surface dans la majeure partie des plaines d'inondation confère à 82% d'entre elles la capacité de minimiser l'intensité des crues. La réalisation de la fonction de soutien des étiages est effective dans 20% des milieux observés. Dans 46% des cas, une recharge de la nappe a lieu.

Plus récemment, Acreman et Holden (2013) se sont penchés sur l'impact des modes de gestions sur la fonction hydrologique des zones humides et plus particulièrement sur son rôle par rapport aux crues. La construction de drains dans les zones humides de tête de bassin alimentées par les précipitations engendre deux conséquences hydrologiques principales. D'une part, l'augmentation de la capacité de stockage par les drains, supposant une aptitude du milieu à limiter les pics de crues. D'autre part, le drainage augmente la connectivité des zones humides avec le réseau hydrographique, supposant une augmentation du volume et de l'intensité des crues. Même si la résultante de ces conséquences devrait fluctuer suivant le type de zone humide, la densité et l'orientation des drainages ou encore la pente et le couvert végétal, le drainage d'une zone humide occasionne principalement, à l'échelle d'un bassin versant, une augmentation du pic de crue (Acreman et Holden, 2005 ; Holden 2005). La construction de digues coupe la connexion entre le cours d'eau et la plaine d'inondation et augmente le risque d'inondation en aval dû à la perte de capacité de stockage le long du continuum fluvial. Le long de la rivière Cherwell (Royaume-Uni), un modèle a permis de déterminer que l'implantation de digues augmenterait le pic de débit en aval de 57% (Acreman et al. 2003). Au contraire, une gestion raisonnée, par plantation d'arbustes et d'arbres et le développement de structures ralentissant le retour de l'eau à la rivière limite l'intensité des crues (Acreman et Holden 2013).

Acreman et Holden (2013) propose également un schéma pour synthétiser les différents paramètres et conditions influençant la capacité des zones humides à impacter l'intensité relative des crues à l'échelle d'un bassin hydrologique (Figure 25). En absence de zones humides, ce sont les caractéristiques propres du bassin, comme le type de sol, qui influence l'intensité des crues. Dans les bassins possédant des sols imperméables, l'incidence de la présence de zones humides est plus significative au regard des phénomènes de crues que pour le cas de sols perméables. Dans une perspective plus large, les auteurs soulignent qu'en cas de crue majeure liée à un événement extrême, la saturation en eau du bassin versant ne pourrait ni être contrôlée par le mode de gestion ni être impactée par la présence de zones humides dont la superficie à l'échelle d'un bassin reste faible.

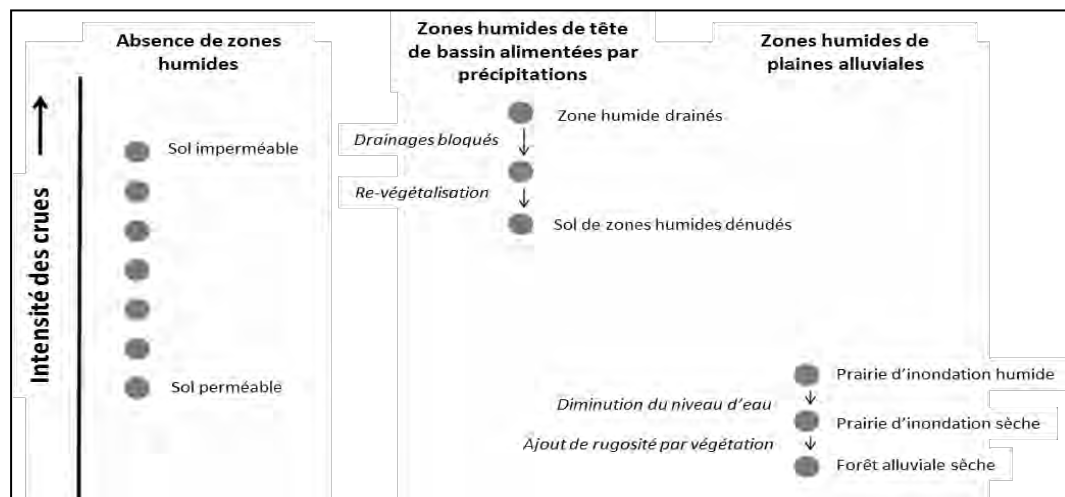


Figure 25. Dans Acreman et Holden (2013) : Rôle et impact relatifs des zones humides et des modes de gestion sur l'intensité des inondations. Les cercles à gauche de la figure montrent la variation naturelle de l'intensité des inondations entre les bassins hydrographiques résultant des différences de type de sol (les autres caractéristiques du bassin étant égales), sans zones humides. Les autres cercles montrent l'ampleur relative des inondations dans les bassins hydrographiques présentant différents types de zones humides et différents modes de gestions.

3.4 RETENTION DE SEDIMENTS ET RECHARGE DU DEBIT SOLIDE

Le ralentissement de la vitesse d'écoulement des eaux de surface (ruissellement, débordement, courant de marée) dans les milieux humides et le stockage d'eau à court terme favorisent la **dissipation des forces érosives**, la sédimentation de matières en suspension (MES) et de particules plus grossières. Tout comme les sols ou les sédiments, les MES sont composées de matières inorganiques minérales, de matières organiques et de complexes organo-minérales (Barnaud et Fustec 2007). Dans les eaux continentales, les processus physiques tel que le frottement, sont à l'origine de la sédimentation. Dans les estuaires, s'ajoute un processus chimique de floculation qui se déroule à l'interface entre eaux douces et salines. Dans les deux cas, les taux de sédimentations varient en fonction de « *la concentration et la taille des particules, l'épaisseur de la lame d'eau et de sa vitesse* » (Barnaud et Fustec 2007). De manière générale, un classement de granulométrie (taille des particules) s'établit suivant le gradient de diminution de la vitesse d'écoulement : les particules les plus grosses se déposent en premier, tandis que les sédiments fins se déposent sous de faibles conditions d'hydrodynamisme (turbulence). Dans les zones humides alluviales, comme le montre une étude réalisée sur les bords de Seine (Fustec et al. 1998), des dépôts de types sableux s'accumulent dans la zone proche du chenal principal, pour laisser place à des sédiments limoneux à argileux en s'éloignant du chenal.

Cette sous-fonction est principalement dépendante du régime d'alimentation en eau des zones humides. Elle se réalise ainsi principalement dans les zones humides sujettes aux inondations saisonnières, et dans une moindre mesure dans les dépressions ou alimentées par des ruissellements d'eau provenant de surfaces cultivées (C. A. Johnston 1991). En Europe, les taux moyens de sédimentations des zones humides alluviales fluctuent entre 7 et 40 mm/an⁻¹ (Bravard et al. 2000). Les systèmes estuariens sont également des milieux propices à ce stockage, variant entre 20 et 40 mm/an à l'échelle globale (Barnaud et Fustec 2007). Dans les deux cas, l'accumulation de sédiments contribue à la stabilisation des berges (lacs, estuaires, ...) et du trait de côte.

Toutefois, une partie de ce dépôt est repris par érosion dans les milieux riverains. Ce flux de sédiment depuis les zones humides vers les cours d'eau fait référence à la **fonction de recharge du débit solide des cours d'eau**, faisant des zones humides des secteurs de transit de sédiments. En effet, suite au dépôt de sédiments, la masse d'eau auparavant ralentie regagne de la compétence favorisant le processus d'érosion des sédiments, dont une fraction sera redéposée plus en aval, contribuant ainsi directement à l'hydrogéomorphologie des cours d'eau (Barnaud et Fustec 2007). Le processus d'érosion peut également être conduit par l'action du vent, notamment dans les zones possédant une végétation peu développée. C'est un processus naturel qui, couplé aux activités humaines (e.g. drainage), s'accélère et tend à dégrader la structure des zones humides (Parry et al. 2014).

Depuis 1990, le nombre de recherches scientifiques sur l'érosion des zones humides et plus particulièrement des tourbières a connu une croissance significative (Li et al. 2018). Ce constat souligne une inquiétude grandissante quant à la pérennisation future de ces systèmes, de leurs fonctions et des services qu'ils rendent. C'est particulièrement le cas pour les tourbières de couverture qui se développent majoritairement sur des terrains pentus et qui sont ainsi plus vulnérables à l'action de l'eau (Li et al. 2017). Les tourbières sont des pièges à carbone efficaces. Toutefois, l'augmentation du taux d'érosion dans ces systèmes augmentera la perte de carbone particulaire stocké (Li et al. 2018).

Comme nous le verrons de manière détaillée dans le Chapitre 4 sur les fonctions biogéochimiques, l'importance de l'hydrodynamisme sédimentaire dans les milieux humides est majeure puisque ces particules sont vectrices à la fois d'éléments nutritifs, de polluants et de matières organiques.

3.5 SERVICES ASSOCIES

Les services ou bénéfices que les humains perçoivent du bon fonctionnement des zones humides sont étroitement liés à la réalisation de fonctions, ce qui explique que certains d'entre eux aient été cités auparavant.

Les services associés aux fonctions hydrologiques sont des services de régulations : laminage, écrêtement de crues et régulation du débit moyen, maintien de la ressource en eau et recharge sédimentaire aval. Ce type de service peut être également perçu comme une conséquence directe d'une sous-fonction hydrologique. Ils font ainsi également référence aux services de protection des populations et des biens, du bon fonctionnement des cours d'eau, et de la disponibilité de la ressource en eau. Le service de stockage de polluant est en partie une conséquence de la fonction de stockage des sédiments (Tableau 10).

Tableau 10 : Les services associés à la fonction hydrologique.

Fonction hydrologique			
Processus	Sous-fonctions	Conséquences	Services
Frottement, infiltration	Stockage des eaux de surface (précipitations, ruissellement, débordement) et souterraines à court terme et long terme	Laminage et écrêtement des crues	Protection des populations et des biens
Frottement	Ralentissement de la vitesse d'écoulement, dissipation de la force érosive		
Frottement, dépôt	Rétention de sédiments	Stockage potentiel de polluant	
Erosion	Recharge du débit solide	Contribution à la recharge sédimentaire aval	Bon fonctionnement des cours d'eau
Infiltration	Recharge de la nappe	contribution à la ressource en eau	Disponibilité de la ressource en eau (quantité)
Exfiltration	Soutien des étiages	Régulation du débit annuel moyen	

Ci-dessous sont présentés des quelques exemples concrets de services associés aux fonctions hydrologiques.

En 2008, des études d'évaluations des services rendus par les zones humides ont été confiées aux bureaux d'études Ecowhat et Acteon, par l'Agence de l'eau Adour-Garonne. Elles se basent sur une approche par scénario, c'est-à-dire une évaluation des revenus et coûts associés à des usages différents sur un même territoire. Un des cas d'études est celui du bassin de la Charente, qui a subi une forte artificialisation (urbanisation et transformation des prairies en cultures) depuis les années 80. L'étude met en avant les services perdus par la dégradation des zones humides sur ce bassin. Par exemple, les bassins versants sur lesquels se situent les villes de Cognac et Saintes ont subi trois crues en 1982, 1994 et 2000, causant l'inondation d'habitations. En présence de zones humides non impactées sur ces bassins, la lame d'eau aurait pu être plus basse d'au moins 15 cm et épargner environ 180 maisons. Sur cette période de 18 années et pour les deux villes citées, un total de 14 millions d'euros de dommages aurait pu être évité par cette baisse du niveau d'eau (Agence de l'eau Adour-Garonne 2009).

Dans une même logique, une étude a été réalisée par l'Agence de l'eau Seine-Normandie, sur la moyenne vallée de l'Oise possédant une zone humide alluviale de 5 000 ha, et jouant un rôle de soutien des étiages de l'Oise compris entre 12 et 23 millions de m³ d'eau. Il a été estimé que remplacer ce service de régulation du débit moyen par un ouvrage de soutien d'étiage reviendrait à investir entre 18 et 35 millions d'euros (Laurans et al. 1996).

Dans le secteur de la Loire Bourguignonne, considérant une zone allant de Villerest au bec d'Allier, il est estimé que la plaine alluviale stocke 500 à 700 millions de m³ d'eau, diminuant la hauteur d'eau en aval de 18 à 50 cm en période de crue de référence trentenaire en 2003.

Récemment, une étude portant sur le service d'atténuation de crue rendu par les plaines d'inondation situées aux Etats-Unis au Nord de la Virginie a estimé une valeur de 77\$ (68€) par hectare de plaine d'inondation par an (Lawrence et al. 2019).

3.6 ELEMENTS CLEFS ASSOCIES A LA FONCTION HYDROLOGIQUE

- ➔ Le régime hydrologique est le paramètre principal contrôlant l'établissement des zones humides (Barnaud et Fustec 2007 ; NWWG 1997), ce qui en fait une clef d'entrée pour les actions de préservations ou de restauration.
- ➔ 6 sous-fonctions hydrologiques ont été identifiées (Barnaud et Fustec, 2007 ; Bouzillé 2014 ; Gayet et al. 2016 ; PNRZH 2014 ; Smith et al. 1995, 2013) : les sous-fonctions de stockage, de ralentissement de la vitesse d'écoulement, de recharge de la nappe, de rétention de sédiments, de recharge du débit solide et de soutien des étiages.
- ➔ Seule l'eau dite « libre » ou « gravitaire », qui circule librement sous l'action de la gravité peut soutenir les étiages. L'**eau retenue** à la surface des particules du sol par force capillaire est **utile** car absorbable par les végétaux. Celle retenue par adsorption (phénomène chimique de surface au cours duquel une molécule se lie à un solide) est dite « **liée** » et son renouvellement est supérieur à un cycle hydrologique.
- ➔ Dans un souci de langage, le raccourci associant une fonction hydrologique à un type de zone humide est couramment appliqué. Il n'est toutefois pas défendu par les données actuelles. En effet, la réalisation d'une fonction au sein d'une zone humide dépend de sa géométrie (*i.e.* taille, forme et épaisseur), du contexte géomorphologique dans laquelle elle se trouve, de sa position dans le paysage et des caractéristiques intrinsèques de la zone humide à un instant donné. La réalisation de cette fonction varie ainsi au cours des saisons (Bullock et Acreman 2003). De même, la capacité de stockage de l'eau dans une zone humide dépend de caractéristiques qui lui sont propres et des paramètres d'écoulement lié à l'apport (Figure 26, Figure 27) :

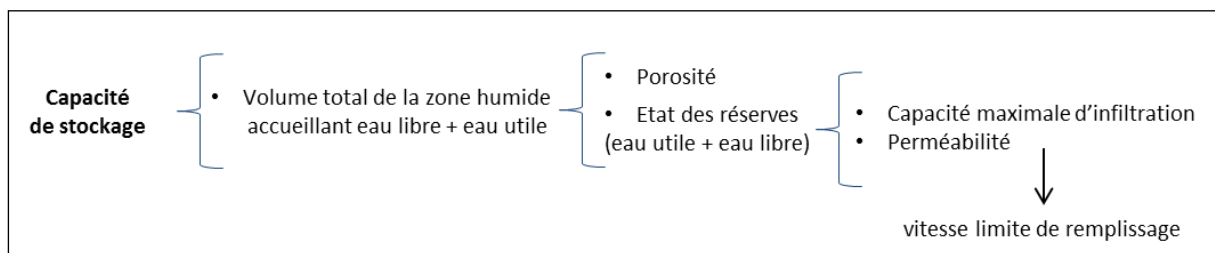


Figure 26. Paramètres et variables impliqués dans la capacité de stockage d'une zone humide. Les accolades peuvent être remplacées par "dépend de/du".

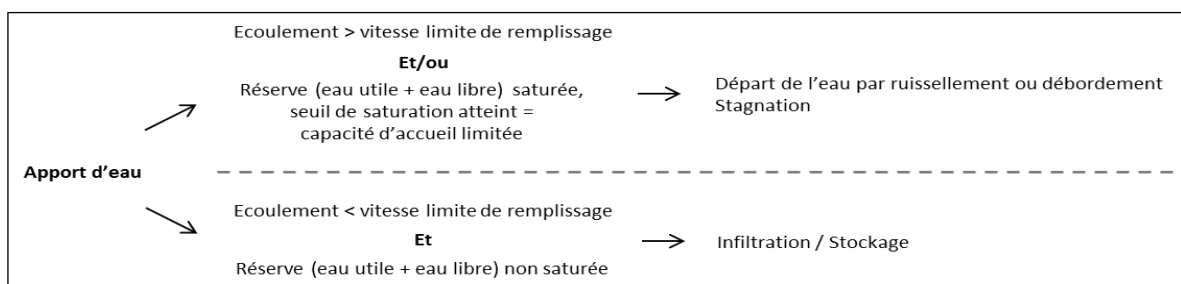


Figure 27. Configurations favorables ou non au stockage d'eau dans la zone humide.

- ➔ L'analogie de l'éponge attribuée aux tourbières « *tire probablement son origine dans la confusion qui est communément faite entre la présence (ou l'absence) d'eau et sa disponibilité pour les autres compartiments de l'hydrosystème. En d'autres termes, il s'agit de distinguer l'eau qui circule de manière effective et qui est renouvelée à l'échelle d'un cycle hydrologique, de l'eau qui est stockée et non renouvelée à l'échelle de temps saisonnière.* » Graillot et al. (2017).

- ➔ Même si la capacité d'accueil de l'eau par les tourbières peut atteindre jusqu'à 90% de son volume, le niveau élevé de la nappe qui permet leur développement présente peu de variations. Ceci est particulièrement vrai en période humide. **Ainsi, la sous-fonction de stockage par infiltration est limitée en volume et sur des fenêtres de temps restreintes.** En ce qui concerne la sous-fonction de soutien des étiages, à l'échelle globale, les données tendent à statuer sur le faible rôle des tourbières dans le soutien des étiages, quand il existe (Porteret, 2008 ; Acreman et Holden 2013). Ceci s'explique par des sorties d'eau par évapotranspiration en période sèche (Bullock et Acreman 2013). Dans cette logique, **la comparaison des tourbières avec un réservoir n'est pas préconisée** (Wastiaux 2008).
- ➔ Les auteurs s'accordent également pour souligner le manque de données et de considération du rôle des tourbières dans l'hydrologie des bassins versants (Porteret, 2008 ; Bacon et al. 2017). Toutefois, leur rôle dans le ralentissement de la vitesse d'écoulement est reconnu et est plus efficace en présence de sphaignes par exemple (Holden, 2008). Lorsque la topographie le permet, dans les plaines alluviales et dans les zones de dépressions, les zones humides stockent en surface, de manière temporaire, des lames d'eau, favorisant l'écêtement ou le laminage des crues. Les échanges avec la nappe sont fortement dépendants du contexte hydrogéomorphologique. Enfin, comme le conclut l'étude hydrologique de plusieurs tourbières de petites tailles à l'échelle d'un bassin, les tourbières « *ont un impact indéniable pour la régulation des écoulements* » et il est **nécessaire d' « envisager l'effet cumulé de la présence de près d'un millier d'hectares de tourbières à l'échelle du massif du Forez »**. Ceci invite donc à adopter une vision plus globale qui prend en compte les effets d'un ensemble de tourbières à l'échelle d'un bassin. Ce constat rejoint la pertinence de la mise en œuvre de plan de gestion stratégique prônée par le SDAGE à l'échelle de sous-bassin.
- ➔ La revue bibliographique menée par Bullock et Acreman (2003) sur 169 études, incluant au total 400 sites de zones humides répartis dans le monde tire les conclusions suivantes :
 - dans **81% des études citées, la présence d'une zone humide impacte le cycle hydrologique**. Ces systèmes possèdent donc des liens et interactions avec les différents compartiments de l'hydrosphère ;
 - 82% des zones humides de plaines d'inondation et 41 % des zones humides de têtes de bassins réalisent la fonction de stockage d'eau de surface à court terme, décalant ainsi les pics de crue ou lissant son hydrogramme ;
 - dans 46% des cas rapportés, la recharge de la nappe par la zone humide a lieu, mais l'intensité des interactions n'est pas précisée ;
 - 20% des milieux observés jouent un rôle de recharge du débit fluvial en phase d'étiage.
- ➔ Les services associés aux fonctions hydrologiques sont des services de régulations : laminage, écêtement de crues et régulation du débit moyen, maintien de la ressource en eau et recharge sédimentaire aval. Il s'agit ici de conséquences directes de la réalisation des sous-fonctions hydrologiques. Ces services peuvent également être nommés comme suit : protection des populations et des biens ; bon fonctionnement des cours d'eau ; disponibilité de la ressource en eau.

4. FONCTION BIOGEOCHIMIQUE

4.1 INTRODUCTION

Les flux d'eau entrant et sortant d'une zone humide varient au cours d'une année hydrologique. Ce fonctionnement hydrologique conditionne directement le cycle de la matière organique, la dynamique des nutriments et de certains contaminants dans ces écosystèmes. Par exemple, l'inondation d'une zone humide en plaine alluviale impacte la dynamique des sédiments et des éléments minéraux et organiques associés qui s'y déposent.

Ce chapitre débute par une définition des termes (e.g. biogéochimie, identification des sous-fonctions) qui seront utilisés par la suite. Les fonctions assimilées à la dynamique d'éléments chimiques dissous, particuliers ou gazeux font appel à la fonction biogéochimique globale.

La biogéochimie renvoie à l'étude de la dynamique de la matière organique dans l'environnement (production, transformation, dégradation) et des éléments majeurs biogènes associés tels que le carbone (C), l'azote (N), ou le phosphore (P). Les processus biogéochimiques affectent également la dynamique des éléments métalliques et des polluants organiques et métalliques. Un cycle biogéochimique correspond au passage d'un élément chimique entre l'hydrosphère, l'atmosphère, la biosphère ou encore la lithosphère. Au cours d'un cycle et suite à l'intervention de processus chimique, biologique ou physique, l'élément concerné peut se présenter sous différentes phases : dissoute (taille inférieure à 0,45 μm soit 10^{-6} m), particulaire (taille supérieure à 0,45 μm), organique ou inorganique.

Dans le dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité, François Ramade (2008) définit le cycle biogéochimique comme « *un processus qui caractérise la transformation de la matière et la circulation des éléments dans les écosystèmes et entre les différents compartiments de la biosphère. Les êtres vivants interviennent de façon déterminante dans les cycles dont ils sont les agents moteurs, à tout le moins à une phase ou à une autre* ».

Le type de zone humide, son fonctionnement hydrologique et la nature du sol influencent directement les processus biogéochimiques, qui eux-mêmes conditionnent la productivité de ces écosystèmes (Mitsch et Gosselink 2015). En effet, les nutriments sont apportés par précipitations, inondations, ruissellement ou remontée de nappe. Le cycle des éléments biogènes au sein de la zone humide est ensuite lié principalement à la production et la décomposition de la matière organique (notions détaillées ci-après dans la section 4.2). Lorsque la production primaire et les taux de décomposition de la matière organique sont élevés et que le temps de résidence de l'eau est court, alors le cycle de l'élément est rapide, et inversement (Mitsch et Gosselink 2015).

Les processus biogéochimiques permettent d'une part la circulation d'éléments entre les différents compartiments biotique et abiotique du sol de la zone humide par le biais des processus de transformations. D'autre part, ils assurent les échanges d'éléments chimiques avec les milieux environnants. Les zones humides, tout comme d'autres écosystèmes, sont ainsi des puits, des sources ou des supports de transformation des nutriments et autres éléments chimiques (Figure 28). C'est le bilan entre les quantités stockées ou émises qui déterminent les caractéristiques de puits (stockage > émission) ou de source (émission > stockage). Ce comportement dépend du type de zone humide, des conditions hydrologiques et de la charge en éléments à laquelle le système a été soumis (Mitsch et Gosselink 2015). Leur rôle peut varier spatialement et temporellement. Par exemple une zone humide peut agir comme un puits vis-à-vis de certains nutriments durant un temps donné, puis être soumis à des apports importants et devenir ainsi, par saturation, une source pour les milieux alentours.

Pour les sous-fonctions biogéochimiques réalisées dans les zones humides, l'ouvrage de Barnaud et Fustec (2007) détaille les processus impliqués mais la sémantique attribuée n'est pas précisée. Gayet et al (2016) distinguent les sous-fonctions par élément (C, N, P) et les nomment de la manière suivante : séquestration du carbone, assimilation végétale de l'azote, élimination des nitrates par dénitrification, assimilation végétale des orthophosphates, adsorption et précipitation du phosphore (Tableau 11). Excepté pour la séquestration du carbone, les autres termes renvoient directement à un processus précis (e.g. assimilation de l'azote) plutôt qu'à une sous-fonction (e.g. puits d'azote). Bouzillé (2014) référence les sous-fonctions de rétention des nutriments, export de nutriments, contrôle de la concentration de carbone organique (Corg), rétention d'éléments traces et export des

éléments traces. Or, le contrôle de la concentration de carbone organique résulte d'un équilibre entre rétention, transformation et exportation. La revue de Lane et al. (2018) est un travail conséquent de synthèse sur les fonctions physique et chimique réalisées dans les zones humides autre que les plaines d'inondation. Cette étude regroupe principalement des données issues des milieux présents aux Etats-Unis et désigne les sous-fonctions biogéochimiques comme des **sous-fonctions de source, de puits et de transformation**. Ces termes plus globaux et valables pour l'ensemble des éléments biogènes, métalliques ou contaminants organiques sont ceux conservés dans ce document. Ils pourront être également nommés « fonction de rétention » ou « fonction d'export ». Comme pour les sous-fonctions hydrologiques, chaque sous-fonction biogéochimique est assurée par un ou plusieurs processus qui sont détaillés par la suite.

Pour faciliter la lecture et la compréhension, les sous-fonctions biogéochimiques ne sont pas présentées dans l'ordre « puits, transformation, source » mais par élément chimique.

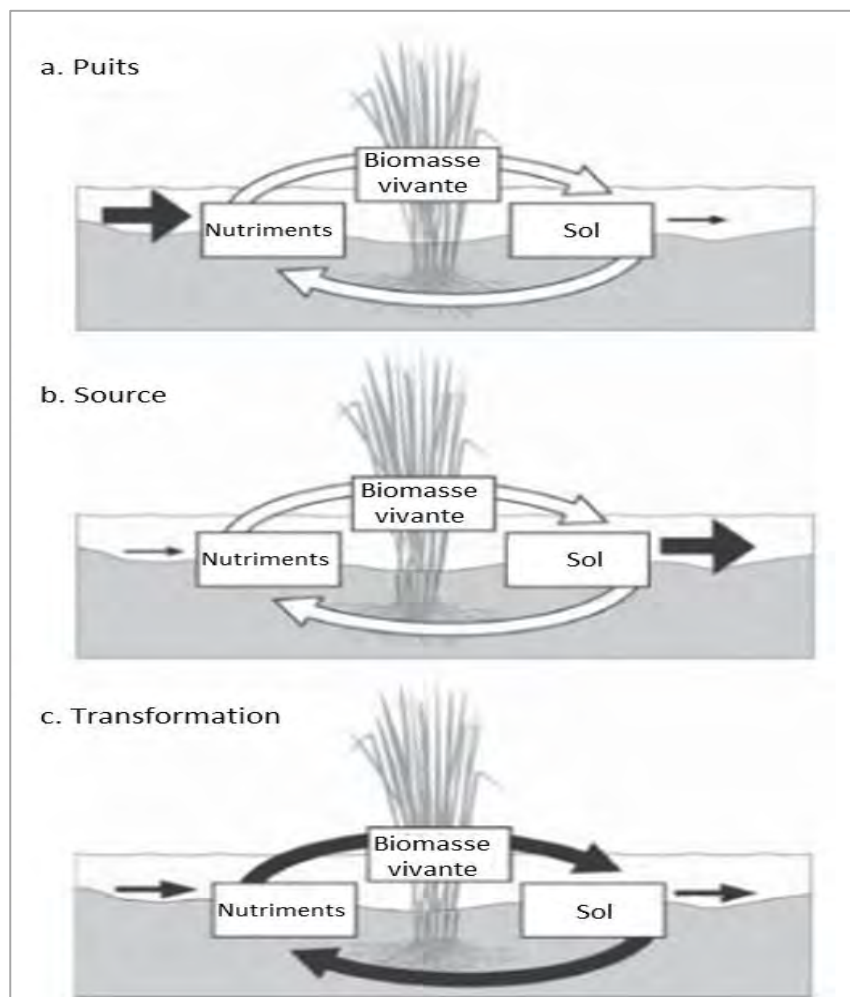


Figure 28. D'après Mitsch et Gosselink (2015). Une zone humide peut être (a) un puits de nutriments inorganiques, (b) une source de nutriments organiques et inorganiques, (c) une transformation des nutriments inorganiques en nutriments organiques.

Tableau 11. Sémantique utilisée par plusieurs auteurs pour définir les sous-fonctions biogéochimiques.

Bouzillé (2014)	Gayet <i>et al.</i> (2016)	Lane et al. 2018
• Rétention des nutriments soutenus par les processus : - rétention (N et P) à long terme dans les végétaux - rétention (N et P) dans la matière organique du sol - rétention sous forme de particule (N et P) - adsorption de N sous forme d'ammonium - adsorption et précipitation de P dans le sol	• Sous-fonctions associés au cycle de l'azote : - assimilation végétale de l'azote - élimination des nitrates par dénitrification	• Source
• Export de nutriments, réalisée par les processus qui suivent : - export de N sous forme gazeuse par dénitrification - export de N sous forme de gaz ammoniacal - export de nutriments par prélèvement de la végétation - export de nutriment par l'eau et le vent	• Sous-fonction associées au cycle du phosphore : - assimilation végétale des orthophosphates - adsorption et précipitation du phosphore	• Puits
• Contrôle de la concentration de carbone organique : - rétention de carbone in situ dans la matière organique - incorporation de carbone organique dans l'eau via la chute de feuilles - introduction de carbone dissous dans la masse d'eau	• Sous-fonction de séquestration du carbone	• Transformation
• Rétention d'éléments traces par : - processus physique - processus biogéochimique - adsorption par les végétaux	-	-
• Export des éléments traces - prélèvement par matériel végétal exporté - remobilisation par voie aérienne et hydrique - remobilisation par voie biogéochimique	-	-

4.2 PRODUCTION PRIMAIRE, DECOMPOSITION DE LA MATIERE ORGANIQUE ET ENGORGEMENT DES SOLS

La matière organique est produite en premier lieu par les organismes autotrophes. Pour synthétiser leurs propres composés organiques, ces producteurs primaires (e.g. plantes, algues, bactéries) :

- utilisent le carbone atmosphérique sous forme de dioxyde de carbone combiné à l'énergie de la lumière (photosynthèse)²⁹ ou le dioxyde de carbone dissous et l'énergie issue de réactions chimiques (chimiosynthèse),
- absorbent par les racines (dans le cas des plantes vasculaires ou par fixation symbiotique) des éléments inorganiques issus du sol, tel que l'azote, le phosphore, ou encore des éléments sulfurés.

Une fois produite, la matière organique est incorporée dans le réseau trophique ou peut directement se déposer sur le sol. La matière organique fraîche (MOF) ou litière qui recouvre le sol est composée majoritairement de feuilles mortes et de débris végétaux. Elle subit rapidement une première décomposition³⁰ en surface puis est incorporée dans le sol. La décomposition de la matière organique se réalise au travers de différents processus que sont la minéralisation³¹ primaire ou secondaire, et l'humification. Les processus enzymatiques de décomposition et d'humification conduisent à la production de molécules assimilables pour la nutrition minérale des végétaux et des micro-organismes ou incorporable aux agrégats du sol (Figure 29).

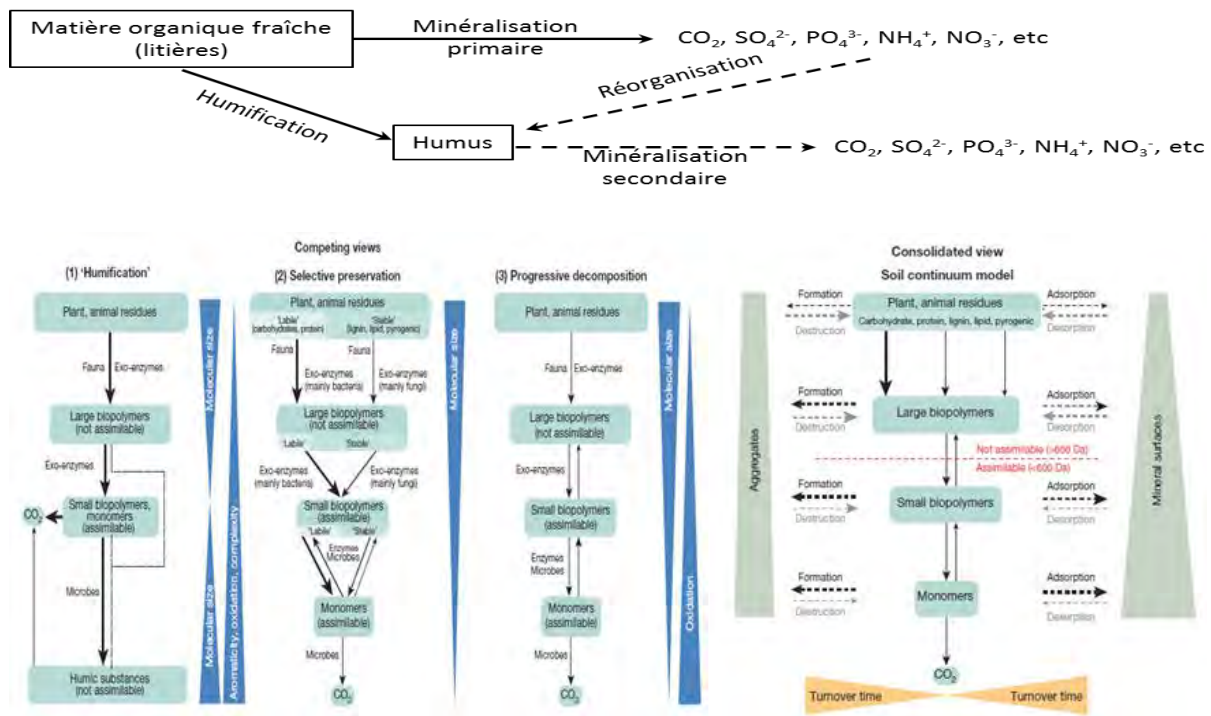


Figure 29 : En haut dans Duchaufour et Blum (2001) : schématisation très simplifiée de la matière organique dans le sol (décomposition, humification et minéralisation) ; en bas dans Lehmann et Kleber (2015) schéma présentant une vision classique du cycle de la matière organique dans le sol (humifications, conservation, décomposition) et une approche consolidée de dégradation de la matière organique de manière continue et progressive.

²⁹ Réaction de la photosynthèse : $6\text{H}_2\text{O} + 6\text{CO}_2 + \text{énergie solaire} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$

³⁰ Dans Ramade (2008) : **Décomposition** : « processus par lequel s'effectue la dégradation et la minéralisation des matières organiques mortes dans les écosystèmes terrestres ou aquatiques, leur transformation en molécules plus simples et cela jusqu'à leur minéralisation complète. »

³¹ Dans Ramade (2008) : **Minéralisation** : « processus biogéochimique transformant des matières organiques en substances minérales, au travers de divers mécanismes de dégradation. »

La **minéralisation** de la matière organique correspond à une réaction d'oxydation de cette dernière, permettant la transformation du carbone organique en carbone inorganique (CO_2 , CH_4). La minéralisation de la matière organique se réalise par le biais de respiration autotrophe ou hétérotrophe, aérobie ou anaérobie, soutenus par les micro-organismes du sol. La **respiration des autotrophes** concerne les végétaux alors que la **respiration hétérotrophe** est réalisée par les micro-organismes ou même les animaux. Dans les deux cas, le carbone organique est consommé et donc la matière organique est dégradée pour obtenir de l'énergie pour leur développement et leur métabolisme (Villa et Bernal, 2018). Cette minéralisation provoque la libération des éléments nutritifs sous formes dissoutes ou gazeuses inorganiques et même d'éléments métalliques initialement incorporés à la matière organique. La respiration aérobie libère du dioxyde de carbone (CO_2), tandis que la respiration anaérobie produit du CO_2 et du méthane (CH_4).

La part de matière organique ayant échappée au processus de minéralisation primaire peut subir le processus d'humification. L'humification³² permet l'élaboration de molécules plus complexes et de taille colloïdales, c'est-à-dire allant de quelques micromètres (10^{-6} m) au nanomètre (10^{-9} m). Les composés formés constituent l'humus³³ du sol. L'humus subit ensuite la minéralisation dite secondaire qui sera beaucoup plus lente que pour la matière organique qualifiée de « fraîche » (Duchaufour et Blum 2001) (Figure 29). En fonction de l'intensité du processus d'humification, différents types d'humus se forment. Ici le terme d'humus renvoie au sens d'horizons du sol humifères. Se distinguent ainsi les mulls où la disparition des litières est rapide, des moders, mors et amphimulls où l'activité biologique est variable et la transformation de la matière organique plus lente (accumulation des litières de plusieurs années par exemple). Les caractéristiques (e.g. structure, profondeur d'incorporation des litières) de ces différentes formes d'humus sont précisés dans Jabiol et al. (2008). Lorsque les sols sont engorgés par l'eau, les processus de décomposition sont ralentis par l'établissement de conditions anaérobies. Les formes d'humus sont qualifiées, pour les principaux types, d'hydromull (décomposition rapide et complète), d'hydromoder (décomposition moyennement lente), d'hydromor (décomposition lente), anmoor et tourbe (décomposition très lente et incomplète).

C'est l'ensemble de la biomasse du sol qui participe aux processus de décomposition de la matière organique. Cette biomasse est constituée de (Duchaufour et Blum 2001) :

- bactéries qui sont les seules à supporter les processus d'oxydo-réduction détaillés ci-après ;
- actinomycètes et autres champignons ;
- faune du sol (protozoaires, arthropodes, lombrics).

Le pH est un des paramètres qui influence leur présence ou non dans le sol. De plus, les champignons et la faune du sol sont absents dans les milieux anaérobies.

Les principaux paramètres qui limitent la dégradation de la matière organique et favorisent son accumulation dans le sol ou à sa surface sont (Villa et Bernal 2018):

- l'absence d'oxygène ;
- les faibles températures qui limitent l'activité microbienne (Baptist et al 2010). On considère généralement que le stockage d'échantillons de sols ou liquide à 4°C suffit à stopper l'activité microbienne ;

³² Dans Ramade (2008) : **Humification** : « processus par lequel la matière organique morte d'un sol se transforme en humus. Son rythme dépend de l'activité microbiologique du milieu. Rapide dans les sols dont l'horizon supérieur est un mull, elle est au contraire lente lorsqu'il s'agit d'un mor. Elle comporte à la fois une décomposition des matières organiques mortes de la litière et leur transformation en de nouvelles molécules (néoformation) qui forment l'humus proprement dit. Le rapport C/N décroît rapidement dans la première phase de l'humification, marquée par la décomposition des macromolécules : cellulose, protéines puis lignine, puis il se stabilise. Les molécules constitutives de l'humus (humines) proviennent soit de la néoformation de molécules nouvelles à partir de précurseurs solubles, soit de la transformation incomplète de ces matières organiques (humine « héritée »).

³³ Dans Ramade (2008) : **Humus** : « Mélange complexe de composés organiques provenant de la dégradation microbiologique de la matière organique morte des sols. Associé aux argiles des horizons supérieurs des sols, il leur confère leur fertilité en assurant la rétention des éléments minéraux nutritifs et leur disponibilité pour les plantes ».

- des concentrations faibles en nutriments qui limitent le développement des micro-organismes (Kuzakov 2010; 2002) et leurs capacité de minéralisation de la matière organique. Le ratio C/N relatif à la solution du sol est généralement utilisé pour en rendre compte. Un rapport C/N supérieur à 20 diminue l'utilisation de l'azote par les microorganismes qui rentrent en compétition avec les végétaux ;
- plus le pH est acide plus la décomposition de la MO est lente (Duchaufour et Blum 2001) ;
- la présence de matière organique faiblement dégradable (e.g. lignine, cellulose) ;
- la formation d'agrégats composés de MO la rend inaccessible à l'action des micro-organismes
- la protection de la matière organique face aux micro-organismes par formation d'agrégats (Six et al. 2002).

A l'inverse, les processus de minéralisation de la matière organique sont particulièrement efficaces en présence :

- d'oxygène (Stumm et Morgan 1996) ;
- de températures plus élevées. La vitesse de décomposition de matière organique du sol peut jusqu'à doubler tous les 10°C d'augmentation (Davidson et Janssens 2006) ;
- d'un rapport C/N inférieur à 20 ;
- de matière organique « fraîche » ou « labile ». La matière organique est constituée de composés facilement dégradables par les micro-organismes (e.g. sucres) ainsi que d'autres composés récalcitrants que sont les polyphénols comme la lignine ou les tannins. Ainsi, tous les composés organiques ne sont pas égaux face aux processus de dégradation. La matière organique fraîche ou labile accumulée en surface est minéralisée au plus tard dans les quelques jours ou mois après son dépôt (Wolf et Wagner 2005). Parmi cette matière organique fraîchement déposée, les vitesses de décompositions varient en fonction de leurs compositions. Des faibles teneurs en azote et des ratios C/N élevés, la présence de lignine, tannins dits condensés, sont peu minéralisables. La réciproque est également valable, ainsi les sucres, polysaccharides mais aussi les hautes teneurs en hydrate de carbone sont plutôt favorables à la minéralisation. Par exemple, les feuilles de chênes se décomposent beaucoup plus rapidement que les feuilles de hêtres (Duchaufour et Blum 2001). La partie la plus « réfractaire ou récalcitrante », c'est-à-dire les composés de MO que les micro-organismes ne peuvent plus dégrader efficacement, s'accumule dans le sol (Villa et Bernal 2018).

Ainsi, cette dégradation peut être plus ou moins complète, en fonction des caractéristiques de la matière organique, de la quantité d'éléments oxydants disponibles (oxygène, oxydes de fer, ...), des micro-organismes présents.

Les réactions associées aux processus de respiration sont des réactions d'oxydo-réduction au cours desquelles des électrons sont échangés. La matière organique est un donneur d'électrons, qui vont être acceptés ou reçus par des oxydants (e.g. oxygène, nitrate, oxydes de fer, ...). Dans les sols hydromorphes des zones humides, la saturation en eau limite les échanges gazeux avec l'atmosphère et la pénétration de l'oxygène dans le sol.

L'oxygène étant l'oxydant le plus efficace au plan énergétique, il est le premier à être consommé au cours de la respiration microbienne qui dégrade la matière organique. Lorsque l'oxygène manque, différents oxydants sont utilisés par les bactéries, toujours dans un ordre établi en fonction d'un rendement énergétique avantageux (Stumm et Morgan 1996). Ainsi, les nitrates (NO_3^-), le manganèse (Mn(IV)), le fer ferrique Fe(III) , les sulfates (SO_4^{2-}) et parfois le CO_2 sont successivement réduits et consommés pour assurer la respiration les microorganismes (Figure 30) (Ponnamperuma 1972; Reddy et DeLaune 2008) (Figure 30). Ces oxydants peuvent être présents sous forme dissoute (e.g. nitrates), ou sous forme de minéraux (e.g. oxy-hydroxydes de fer ou de manganèse). Leurs consommations engendrent la libération de solutés réduits associés (e.g. N_2 , Mn^{2+} , Fe^{2+} , S^{2-}) (Figure 30).

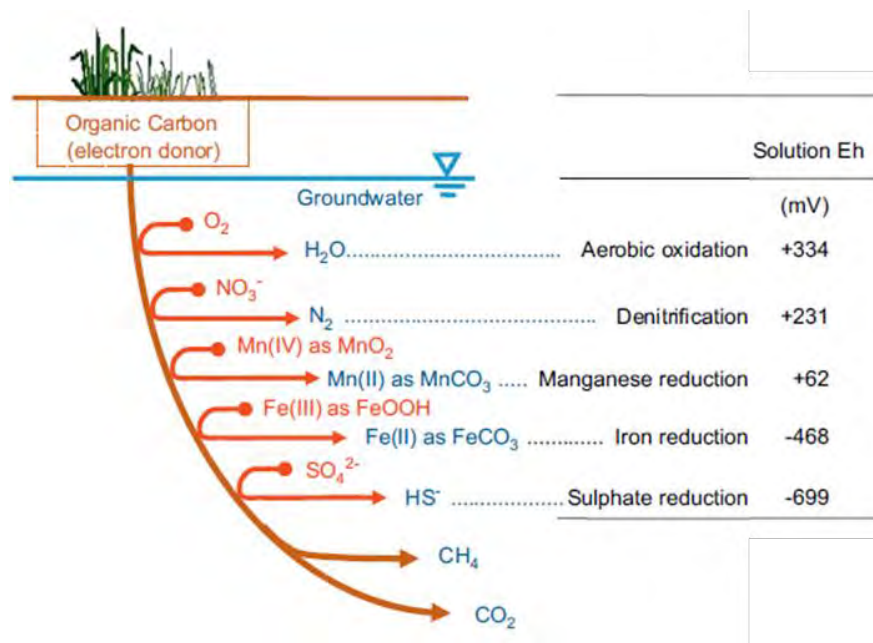


Figure 30. Dans Rivett et al. (2008) : Séquence de consommation d'oxydants permettant l'oxydation (i.e. la dégradation) de la matière organique par respiration microbienne dans un sol saturé en eau. Modifié d'après (Korom 1992).

Ainsi l'augmentation de la saturation en eau d'un sol influence le potentiel d'oxydo-réduction (Eh), qui reflète sa capacité à réduire ou oxyder, mais aussi son pH. Ces deux paramètres influencent la disponibilité des éléments chimiques pour les plantes par exemple, ainsi que leur mobilité (Mitsch et Gosselink, 2015).

Enfin, le lien entre fonctionnement hydrologique et dégradation de la matière organique étant établi, les substances humiques sont utilisées comme indicateur de la dynamique hydrologique globale de la nappe dans la boîte à outils RhoMÉO (Collectif RhoMÉO 2014; Grasset et al. 2017). Les substances humiques sont une partie de la matière organique réfractaire, qui se décompose en fraction fulvique, fraction humique et l'humine. L'humine correspond à la fraction la plus réfractaire, la fraction fulvique l'étant le moins. Brièvement, le pourcentage d'humine correspond à la part de carbone issue de la fraction d'acides humiques, relativement à la part de carbone de l'ensemble des substances humiques. Cet indice varie au rythme des variations piézométriques, et signe des processus de moyen et long terme. Une diminution significative de cet indice peut être traduite comme une augmentation de la variabilité de la hauteur d'eau et des périodes hors eau. Excepté dans le cas des phragmitaies, il permet également une discrimination entre les systèmes de prairies humides et les tourbières et marais (Grasset et al. 2017). Le ratio acide humique/acide fulvique reflète lui la quantité relative de carbone issue de chacune de ces fractions dans les conditions globales de dégradation de la matière organique : oxygène, température, pH et fraction de la MO plus ou moins dégradée des végétaux constitutifs de la matière organique. Un ratio faible caractérise des milieux propices à la minéralisation de la matière organique tandis qu'un ratio élevé traduit un milieu favorable à l'accumulation de la matière organique. Cet indice reste toutefois difficile à mettre en œuvre en raison des méthodes analytiques nécessaires pour le calculer.

4.3 SOUS-FONCTIONS BIOGEOCHIMIQUES LIEES AU CARBONE

Le carbone dans les zones humides se présente sous la forme de : biomasse vivante associée aux végétaux, biomasse microbienne, matière organique morte, carbone organique du sol, carbone organique dissous (COD), formes gazeuses inorganiques (dioxyde de carbone et méthane) (Bartholomée et al. 2018 ; Kayranli et al. 2010). Excepté pour la biomasse végétale, ces réservoirs sont présents dans l'eau et le sol (Figure 31).

De manière générale : la matière organique contient entre 45 et 50% de carbone et le carbone organique dissous représente moins de 1% du carbone organique total contenu dans le sol. En revanche, ce dernier, qui représente un paramètre important de la qualité des eaux, couvre environ 90% du carbone organique total dans les eaux de surface (Kayranli et al. 2010). Les zones humides contiennent par conséquent une quantité importante de carbone organique dissous, stimulant l'activité microbienne.

Les teneurs en carbone contenus dans les différents compartiments varient en fonction des systèmes et des saisons. Par exemple, sous nos climats tempérés, à la fin des saisons à forte croissance végétale, environ 15% du carbone associé aux plantes est perdu par lessivage des sols et autres actions physique de dégradation des sols (Kadlec et Knight 1996). La part restante se décompose durant l'année et alimente le reste des réservoirs.

Comme pour l'azote et le phosphore, le cycle du carbone sera dans un premier temps brièvement détaillé pour assurer les bases de compréhension pour la suite. La description de ce cycle peut être assimilée à la fonction de transformation.

Les chiffres globaux présentés ci-après englobent une définition des zones humides plus large que celle définie par le code de l'environnement français.

4.3.1 Sous-fonction de transformation : cycle du carbone dans les zones humides

La dynamique du carbone dans les zones humides est présentée dans la Figure 31. Cette partie est largement inspirée de l'ouvrage « Wetlands » rédigé par Mitsch et Gosselink (2015).

Les processus principaux responsables de la dynamique du carbone dans les **horizons oxygénés** sont la photosynthèse et la respiration aérobie³⁴. La **photosynthèse**, assurée par les producteurs primaires (*i.e.* végétaux) permet le passage du carbone inorganique (CO₂) au carbone organique particulaire (COP). La **respiration aérobie** autotrophe et hétérotrophe favorise le passage du carbone organique particulaire ou dissous (DOC) à la forme inorganique.

En raison de la nature saturée en eau des sols des zones humides, des conditions anaérobies se développent rapidement dans les cinquante premiers centimètres du sol. Dans les milieux très réducteurs, deux modes majeurs de respirations anaérobies prennent alors le relais pour la dégradation de la matière organique : la fermentation et la méthanogenèse. La fermentation de la matière organique est une réaction au cours de laquelle la matière organique est elle-même utilisée comme oxydant (accepteur final d'électron) et permet le passage de glucide à divers acides de faibles poids moléculaires, alcool et dioxyde de carbone. La méthanogenèse correspond à la réduction du dioxyde de carbone en méthane. Elle peut également être assurée en utilisant du carbone organique sous forme de molécules à faible poids moléculaire. Le méthane produit peut être libéré depuis le sol ou les sédiments vers l'atmosphère. Une part du méthane libéré peut être également réoxydé sous forme de méthanol (CH₃OH), formaldéhyde (HCHO) puis dioxyde de carbone (CO₂). L'ensemble de ces réactions sont soutenues par des bactéries spécifiques et nécessitent donc leur présence dans le sol pour être réalisées. L'oxydation du carbone organique vers du dioxyde de carbone peut être également réalisée à partir des sulfates, notamment dans les milieux salins où les concentrations y sont élevées.

³⁴ Dans Ramade (2008) : **Respiration** : « Phénomène antagoniste de la photosynthèse dont l'objet est de produire l'énergie nécessaire aux cellules vivantes par oxydation d'un substrat biochimique, en dernière analyse le glucose avec production d'ATP. »

L'oxydation d'un substrat fait référence à un élément organique. Le terme respiration utilisé dans ce rapport fait bien référence à ce processus, de minéralisation de la matière organique, sans distinction de l'oxydant consommé (e.g. oxygène, nitrates, oxydes de manganèse, etc.). Ainsi, de manière plus précise, la respiration pourra être qualifiée d'aérobie lorsqu'elle se produit dans un environnement oxygéné, ou d'anaérobie, lorsqu'elle a lieu sans l'intervention de l'oxygène.

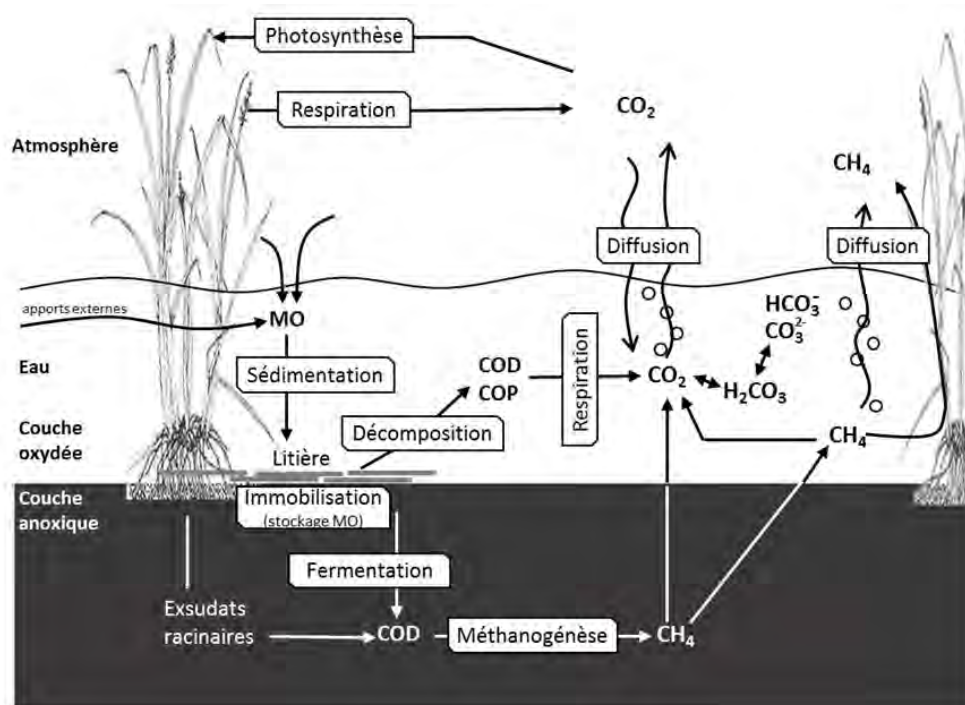


Figure 31. Dans Gayet et al. (2016) : Représentation simplifiée du cycle du carbone dans une zone humide. CH₄ = méthane, COD = carbone organique dissout, COP = carbone organique particulaire, MO = matière organique (adaptée de Mitsch et Gosselink (2007), Rydin et Jeglum (2013)).

4.3.2 Sous-fonction puits : accumulation de carbone organique

- Quantité de carbone organique accumulée

Le terme de « séquestration du carbone » fait référence à la fixation du CO₂ atmosphérique par les producteurs primaires, qui permet la création d'un stock sous forme de matière organique dans le sol.

Tout comme pour l'ensemble des chiffres globaux, fournir une estimation du carbone stocké dans les sols, au niveau mondial, en synthétisant des données existantes présente des obstacles car (i) la densité de carbone dans le sol doit être estimée pour une profondeur donnée qui n'est pas toujours la même, (ii) la superficie utilisée n'est pas systématiquement renseignée, (iii) diverses définitions du terme « zone humide » sont utilisées dans les études (Mitra et Vlek 2005). Même si ces résultats engendrent de grandes incertitudes (Mitra et Vlek 2005), ils permettent d'estimer des ordres de grandeur.

De plus, définir un stockage de carbone rapporté à la surface globale couverte par les zones humides se confronte aux différentes valeurs de superficies rencontrées dans la littérature. D'après les estimations faites par Matthews et Fung (1987) et Finlayson et al. (1999), Zedler et Kercher (2005) reportent que la superficie globale des zones humides varie entre 5.3 et 12.8 million de km², soit entre 530 et 1 280 million (.10⁶) d'hectares. Ces chiffres sont proches des estimations apportées par Davidson et Finlayson (2018), qui sont de **15,2 à 16,2 million de km²**. Ainsi les zones humides recouvriraient entre 3,6 et 8,6% des 148,9 millions de km² des terres émergées. Zedler et Kercher (2005) rappellent également que ces superficies sont très probablement sous-estimées si l'on tient compte des difficultés rencontrées pour comptabiliser les zones humides de petite taille.

Les premières estimations globales de carbone stocké et émis dans différents écosystèmes ont fait suite au protocole de Kyoto signé en 1997. En 1998, le conseil consultatif allemand sur le changement planétaire (WBGU) a évalué la superficie et la quantité de carbone stocké pour différents types de biomes (macroécosystèmes) (Mitra et Vlek 2005 ; WBGU, 1988). Ces données ont mis en avant l'importante quantité de carbone piégé dans les zones humides (**240 Gt** ; 1 gigatonne = 1 péta g = 1 milliard de g = 1 million de milliards de g = 10¹⁵ g) malgré la petite superficie couverte (ici 3.5.10⁶ km², soit 350.10⁶ ha), en comparaison avec d'autres biomes tel que les forêts boréales

ou tropicales (Figure 32). Gorham (1995) estime que les zones humides pourraient contenir entre **350 et 535 Gt** de carbone, ce qui souligne la grande part d'incertitude associée à ces estimations (Mitra et Vlek 2005). En d'autres termes, **les zones humides pourraient contenir environ 20% des 2 500 Gt de carbone mondiale contenu dans les sols** (Gorham 1995; Lal 2008). A titre comparatif, cet ordre de grandeur est similaire à celui de la quantité de C piégé dans les ressources pétrolières (230 Gt C) et représente près des deux tiers des teneurs en carbone atmosphérique (720 Gt C, année 1990) (Falkowski et al. 2000 ; Mitra et Vlek 2005).

Les données de séquestration du carbone par biomes indiquent également que les quantités de carbone piégées dans les sols sont considérablement supérieures à celles piégées dans la végétation. En effet, on dénombre entre 1 500 et 2 400 Gt-C dans les sols, sans compter les 1700 Gt-C issu du permafrost, contre 450 à 650 Gt-C dans les végétaux et forêts (Ciais et al. 2013 ; Moomaw et al. 2018).

Il n'existe pas de chiffres par type de zones humides permettant de distinguer des stocks spécifiques par classe (Villa et Bernal 2018). Toutefois, certains chiffres par région climatique ou grand groupe de zones humides sont dégagés. Par exemple, en appliquant une densité de 1 099 MC.ha⁻¹ pour 1,5m de profondeur (Armentano et Menges 1986) et en considérant une superficie de 357.10⁶ ha, Maltby et Immirzi (1993) ont estimé un stockage de carbone de 392 Gt pour les zones humides de climat tempéré (Mitra et Vlek 2005). Il apparaît également d'après la Figure 32 b que les tourbières septentrionales (régions boréales et subarctiques, incluant le pergélisol) et les zones humides côtières sont d'importants stocks de carbone, tout comme le cumul de carbone des zones humides d'eau douce sous climats tempéré et tropical.

Habituellement, ce sont les tourbières qui sont mises en avant pour leurs capacités à séquestrer du carbone. Ceci s'explique par leur épaisse couche de tourbe, qui contient en moyenne 50 à 60 % de carbone (Joosten et al. 2016). Ces écosystèmes possèdent ainsi la plus grande densité de carbone parmi les écosystèmes terrestres, avec approximativement 1 125 tonnes de carbone par hectares (Joosten et al. 2016). Cette estimation est calculée à partir d'un stock de 450 Gt-C pour une superficie de 400.10⁶ ha.

Les hautes latitudes Nord supérieures à 45° ont vu se développer des systèmes de tourbières après la dernière glaciation, dont le rôle dans la dynamique globale du carbone est avéré (Gorham 1991). De nombreuses estimations de carbone issues de ces écosystèmes existent dans la littérature (Gorham 1991 ; Joosten et al. 2016 ; Turunen et al. 2002). Dans une revue regroupant différentes méthodes pour déterminer le stock de carbone dans ces tourbières et les incertitudes associées, Yu (2012) estime un stock de 500 +/- 100 giga tonnes de carbone (Gt C) dans les tourbières nordiques.

Ainsi, les zones humides possèdent d'importantes quantités de carbone, accumulées durant plusieurs milliers d'années (Lloyd 2006). Même si la productivité de certaines tourbières peut être qualifiée de faible, leur rôle de stockage s'est établi sur de grandes périodes de temps, permettant une accumulation de carbone par hectare significative et importante en comparaison avec d'autres écosystèmes. Dès lors, les zones humides naturelles peuvent être considérées comme des puits de carbone sur une grande période de temps (Kayranli et al. 2010).

Les teneurs en carbone piégées dans la biomasse terrestre végétale mondiale sont comprises entre 450 et 650 Gt-C (Ciais et al. 2013) et sont estimées entre 335 et 365 Gt-C dans la biomasse forestière mondiale (Shvidenko et al. 2005). En comparant ces chiffres aux différentes estimations globales reportées ci-dessous, et comme mentionné par le Secrétariat de la Convention de Ramsar (2018), **les tourbières et les zones humides stockent ainsi près de deux fois plus de carbone que l'ensemble des forêts de la planète.**

Les zones humides dégradées³⁵ possèdent généralement des capacités de stockage moins importantes. Après leur restauration plusieurs décennies sont nécessaires pour retrouver des capacités de piégeage de carbone dans les sols similaires à celles des systèmes naturels (Kayranli et al. 2010).

³⁵ La dégradation de zones humides peut être une altération du fonctionnement hydrique dû à la construction de drain. Une des conséquences directes, en plus de la minéralisation de la matière organique, est la perte de la fonction écologique, les végétaux et micro-organismes associés.

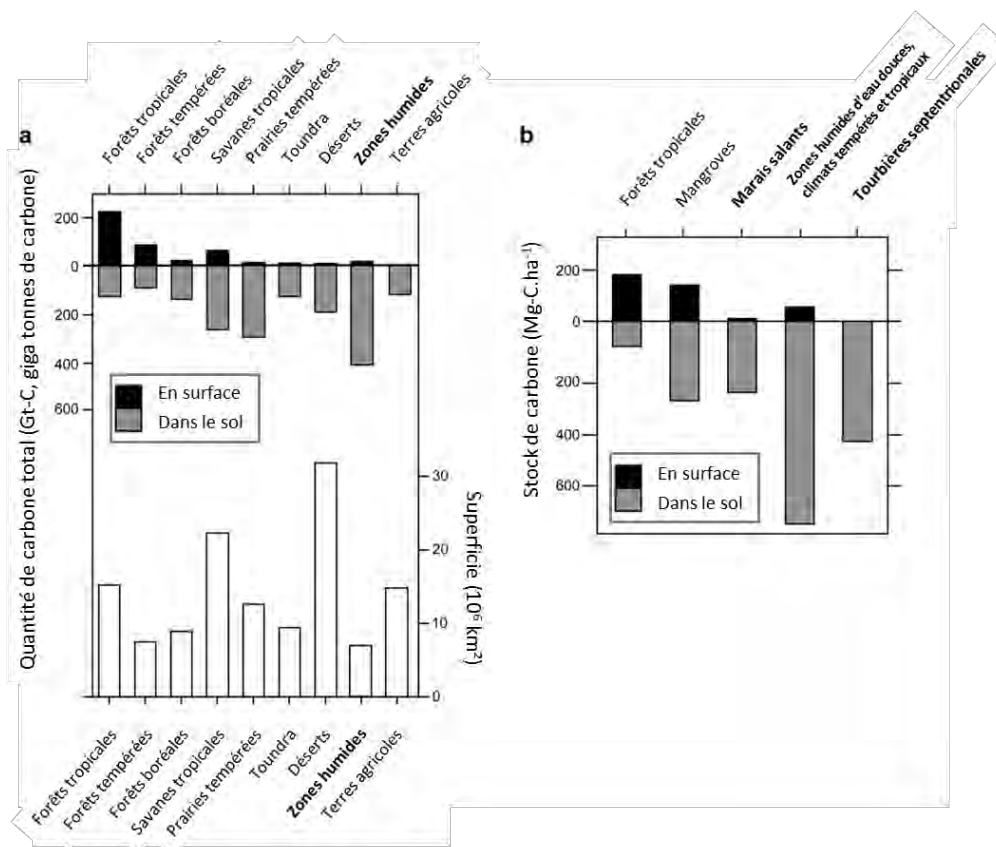


Figure 32. Dans Villa et Bernal (2018) : (a) Superficie (exprimée en 10^6 km²) et quantité de carbone total (exprimée en Pg - C (Péta gramme de C) = 10^{15} g-C = 1 Gt-C (gigatonnes de C) = 10^9 t-C) dans les premiers mètres de certains biomes sélectionnés suivant leur grandes teneurs en carbone. Le biome « zones humides » ne fait pas de distinction de type et réfère ainsi à l'ensemble des zones humides à travers le monde. Cette figure est modifiée d'après Zedler et Kercher (2005). (b) Stocks de carbone (exprimé en Mg-C.ha⁻¹ soit 10^6 g-C.ha⁻¹) estimés dans certains types de zones humides, en comparaison avec les forêts tropicales. Les estimations relatives aux forêts tropicales sont issues de Brown et Lugo (1982). Les chiffres associés aux mangroves, marais salants et zones humides intertidales, zones humides boisées intertidales et marais intertidaux (définis selon la classification de Ramsar) sont tirées respectivement de McLeod et al. (2011), Pendleton et al. (2012) et Hopkinson et al. (2012). Les estimations du stock de C dans les tourbières septentrionales proviennent de Eville Gorham (1991), Mitra et Vlek (2005) et Zedler et Kercher (2005). La catégorie des zones humides d'eau douce couvrent tous les types de milieux rencontrés sous les climats tempérés et tropicaux calculé en soustrayant le stock et la superficie de carbone des zones humides côtières et des tourbières du Nord des estimations mondiales du stock et de la superficie de carbone des zones humides calculé en soustrayant le stock et la superficie de carbone des zones humides côtières et des tourbières du Nord à partir des estimations mondiales du stock de carbone et de la superficie des zones humides (Gorham, 1991; Mitra et al., 2005; Zedler et Kercher, 2005).

En 2002, à la demande du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, l'INRA a réalisé, dans un rapport d'expertise collective, une carte de stockage de carbone dans les sols de France (Arrouays et al. 2002). Les données utilisées sont issues de plusieurs bases de données, et synthétisent les quantités de carbone contenues dans les horizons entre 0 et 30 cm de profondeur. A partir de ces données, des densités de stockage de carbone par nature d'occupation du sol sont fournies (Figure 33). Elles montrent que les pelouses d'altitude possèdent des densités de carbone aussi importantes que les zones humides, ce qui s'explique par des températures basses qui limitent la minéralisation de la matière organique.

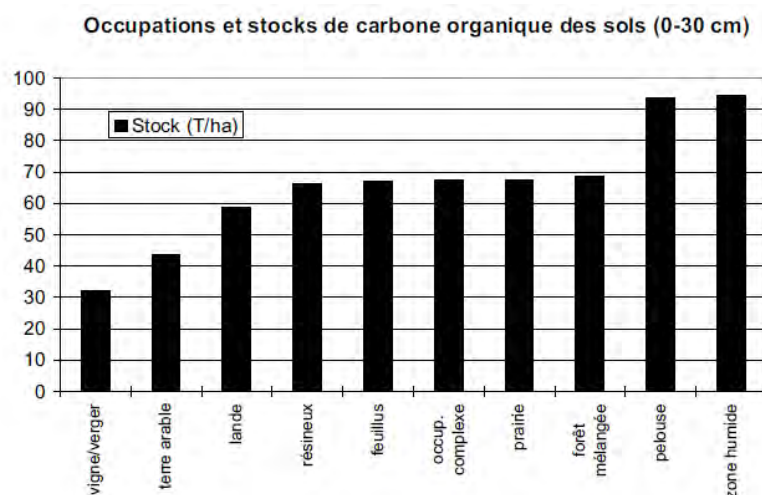


Figure 33. Dans Arrouyas et al. (2002) : Stocks de carbone des sols et occupations du sol. Les stocks de carbone déterminés ne sont pas à l'équilibre avec l'occupation du sol, mais correspondent à des moyennes mesurées. Les chiffres excluent la litière.

Concernant les taux net globaux d'accumulation, Mitsch et al. (2013) proposent dans un premier temps d'étudier 7 sites de zones humides naturelles ou artificielles et localisées dans les régions tropicales, tempérées et boréales et de comparer ces résultats avec 14 autres études réalisées sur les zones humides. Les taux de piégeage de carbone par les zones humides mises en avant sont environ 5 fois plus élevés dans les sites tempérés ($320 \pm 51 \text{ g-C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, $n=7$) et tropicaux ($214 \pm 66 \text{ g-C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, $n=6$) que dans les régions boréales ($49 \pm 18 \text{ g-C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, $n=8$), ce qui est concomitant avec les autres données de la littérature.

Dans un second temps, un modèle est développé et appliqué aux 21 zones humides. A partir de ces résultats et des chiffres globaux présentés dans la littérature, Mitch et al. (2013) proposent d'extrapoler ces données à l'échelle globale. Ils estiment ainsi que **le piégeage net de carbone s'élève à 830 Tg-C.an^{-1}** (soit $0,83 \text{ Gt-C.an}^{-1}$, $1 \text{ Tg} = 10^{12} \text{ g}$), à un flux moyen de carbone depuis l'atmosphère vers les zones humides de $118 \text{ g-C-CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Mitch et al. 2013). A titre de comparaison, **Mitch et al. (2013) soulignent que cette accumulation nette de carbone correspond à 12% des 7.0 Gt.an^{-1} de carbone émis par la combustion de ressources fossiles et couvre 75% de la capacité de rétention du carbone par les océans. Ces chiffres font des zones humides des écosystèmes aux taux de piégeage de carbone parmi les plus élevés de la planète** (Mitsch et Mander 2018). Une grande part de ce stockage se réalise dans les régions tropicales et subtropicales, très probablement due plus à la lenteur de décomposition de matière organique réfractaire qu'à la productivité des écosystèmes (Mitch et al. 2016). Parmi les trois régions climatiques étudiées, Mitch et al. (2013) soulignent que les flux de séquestrations les plus importants sont obtenus pour les zones humides de climats tempérés. Brix et al. (2001) déterminent un flux de l'ordre de $500 \text{ g-C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour des marais à phragmites.

Plus récemment, Villa et Berna (2018) ont déterminé des taux moyens d'accrétion de sols et d'accumulation de carbone par classes de zones humides (classification Ramsay) et de climat, à partir de l'étude de plus de 110 articles scientifiques. La représentativité des données pour chaque milieu est la suivante : les données collectées dans cette synthèse sont réparties de manière équitables entre zones humides côtières et marines (52,9%) et continentales (47,1%). Suivant les catégories de zones humides, les marais salants intertidaux représentent 43,7% des données, suivis par les marais d'eau douce permanents (19,1%), des tourbières non-boisées (14,3%), des zones humides arborées (11,3%) et des marais intertidaux boisées (7,7%).

Les moyennes géométriques des taux d'accrétion de sol (en mm.an^{-1}) sont plus élevées pour les marais d'eaux douces permanents, suivis des zones humides d'eau douce arborées, des marais intertidaux, des marais intertidaux boisées et des tourbières non-boisées (Tableau 12).

Les taux de piégeage du carbone sont issus à 40,5% de sites en climat boréal, 35,4% en climats tempérés, 22,2% en climat tropical et 1,8% en climat aride. Les zones humides pour lesquelles ces taux de séquestration sont disponibles sont majoritairement représentées par des tourbières non boisées en climat boréal, des marais intertidaux et des zones humides boisées en climat tempéré. Cette synthèse montre que **les taux médians de**

piégeage de carbone dans les milieux tempérés sont de l'ordre 89,8 gC.m⁻².an⁻¹. Ils sont de 126,5 gC.m⁻².an⁻¹ en climat tropical et 20,8 gC.m⁻².an⁻¹ sous climat boréal (Villa et Bernal 2018). Sans distinction de région climatique, la moyenne géométrique des taux de séquestration par milieux est de l'ordre 130 gC.m⁻².an⁻¹, excepté pour les tourbières non-boisées qui accumulent 26,1 gC.m⁻².an⁻¹ (Tableau 12). Même si les données suggèrent un lien entre taux d'accumulation du sol et taux de séquestration du carbone, la variation des paramètres hydro géomorphologiques et la végétation semblent être plus adaptées pour expliquer les variabilités d'accumulation entre les milieux (Villa et Bernal 2018).

Tableau 12. Dans Villa et Bernal (2018) : Taux d'accumulation de sol et taux de piégeage du carbone reportés dans 110 études. Les données sont présentées suivant les classes du système Ramsar. Q1-Q3 correspond à l'écart interquartile. N correspond au nombre de milieu.

	Accrétion du sol en (mm/an-1)				Séquestration du carbone (gC/m ² /an-1)			
	Moyenne	Médiane	Qi-Q3	effective	Moyenne	Médiane	Qi-Q3	effective
Marais interdidaux	4.5	5.1	2.6-8.2	449	113.2	100	66.6-155	77
Marais interdidaux boisés	3.7	3.7	2.6-6.0	65	102.7	100	60-156.5	37
Marais permanents d'eau douce	14.8	22.1	4.6-4.9	186	122.6	143	86.5-209.3	62
Tourbière non-boisées	0.7	0.5	0.3-1.3	88	26.1	20.0	15.1-38	130
Zones humides d'eau douce arborées	9.2	12.0	5.0-20.4	117	176	186	89.5-563.3	14

Les plaines d'inondation sont généralement reconnues pour les taux d'accrétion sédimentaire et d'accumulation de carbone. A partir d'analyses statistiques effectuées sur des données obtenues depuis 1948 dans différentes parties du Rhin, Hoffmann et al. (2009) estiment des taux d'accrétions moyens de l'ordre de 5,3 à 17,7 gC.m⁻².an⁻¹.

Bartholomé et al. 2018 se basent sur un modèle d'états-et-transitions et une méthode rapide d'estimation des stocks de carbone pour mettre en évidence le lien entre mode de gestion des zones humides et les variations de stocks de carbone dans ces systèmes. Les modèles d'états-et-transitions appliqués aux zones humides révèlent entre autre l'état d'un écosystème, à un instant donné, au cours d'un processus de restauration ou conservation (Bartholomé et al. 2018 ; CGDD 2018). Les analyses ont été effectuées sur 24 parcelles situées en Isère entre Grenoble et Chambéry, dans des espaces naturels sensibles (ENS) et étant à des stades de gestion différents. Les parcelles sont distribuées entre la tourbière du Grand Lemps, le marais de Chirens, l'espace alluvial de la Rolande et du Maupas, l'étang de Mai, le marais de Montford et le marais des Engenières. Les stocks de carbone sont déterminés dans différents compartiments : carbone organique du sol (45 premiers cm), biomasse aérienne, biomasse souterraine, litière, bois mort et stock total. Les teneurs sont comparées entre (i) zones humides herbacées non drainées et drainées dont la transition se fait soit par action de drainage soit par augmentation du niveau d'eau (ii) zones humides herbacées non drainées et zones humides forestières dont le passage du premier cas au deuxième suit une évolution naturelle de reforestation, la déforestation et la coupe à blanc engendre la transition inverse (Figure 34).

Pour chaque type de zones humides, le compartiment piégeant le plus de carbone organique est le sol, couvrant entre 54% et 92% de leur carbone total. Cette quantité de carbone organique du sol est similaire pour les

trois types de milieux étudiés. Ces travaux montrent que les différents modes de gestion comme le drainage ou la libre évolution du système n'impactent pas le stockage du carbone organique dans le compartiment sol.

Or, ces mêmes auteurs modulent cette conclusion car plusieurs points nécessitent plus de matière :

- Le drainage appliqué ici est qualifié de « modéré », un drainage plus intense aurait pu impacter de manière significative la quantité de carbone organique du sol ;
- La sensibilité de la méthode utilisée pour quantifier le carbone n'était sans doute pas adaptée à la problématique ;
- Une estimation globale du carbone a été effectuée, or des données estimant les différences de qualité de la matière organique du sol (e.g. facilement dégradable, stable) auraient pu souligner des différences ;
- Cette étude n'apporte pas de flux de carbone organique entrant/sortant de la zone humide ;
- Un suivi diachronique de la dynamique du carbone sur un même site avant et après l'application de mode de gestion apporterait plus de précision.

Ainsi, si les différences de stockage entre écosystèmes drainés et non drainés ne sont pas mises en évidence, **les stocks totaux de carbone sont deux fois plus élevés dans les zones humides forestières (près de 400 t C/ha) que dans les zones humides herbacées non drainées (environ 200 t C/ha)**. Cette différence est due essentiellement à la quantité de C incluse dans la biomasse aérienne des zones forestières, qui représente 36% de leur carbone total contre 4% du carbone total des zones humides herbacées non drainées (Figure 34). Ceci suggère que la libre évolution des zones humides herbacées vers des zones forestières est un mode de gestion favorisant de manière importante le stockage de carbone à court terme (Bartholomée et al. 2018).

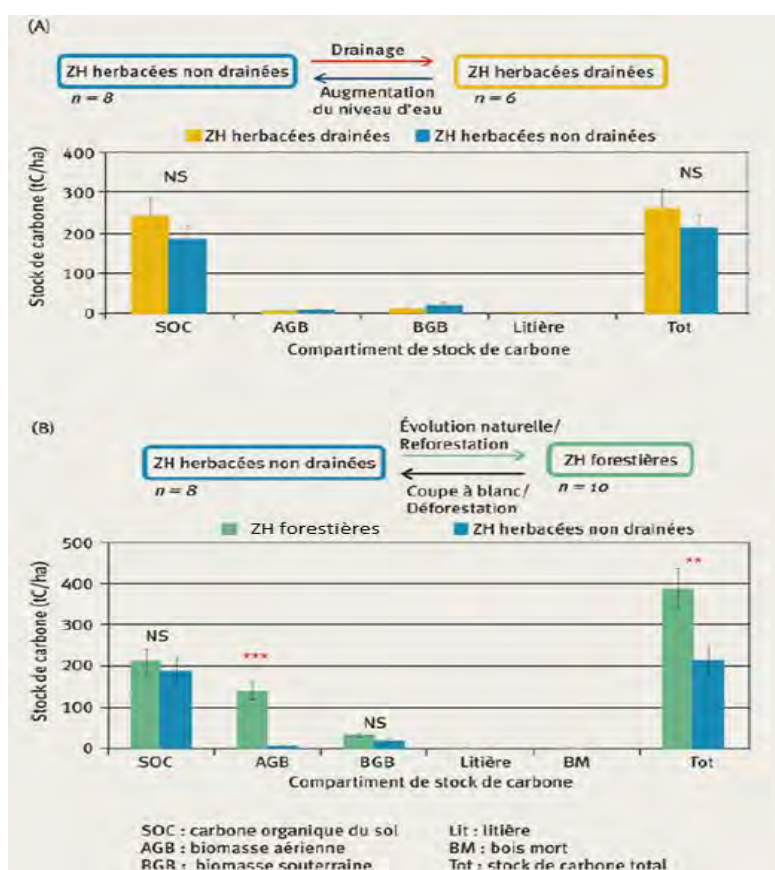


Figure 34 : dans Bartholomée et al. (2018) : Comparaison des stocks de C (exprimés en tonne (10^6 g) par hectares) de carbone par compartiment : (A) ZH herbacées non drainées et drainées ; (B) ZH herbacées non drainées et forestières. Les résultats des comparaisons des stocks de C par compartiment sont indiqués au-dessus des barres correspondantes : les différences non significatives sont indiquées par « NS », les différences significatives par des étoiles rouges. Les résultats sont issus de 24 parcelles localisées en Isère.

- Paramètres influençant le stockage de carbone organique

Ainsi, les zones humides sont reconnues pour leur fonction d'accumulation de carbone organique, ce qui s'explique principalement par trois raisons (Gayet et al. 2016) :

- une productivité primaire élevée, favorisant le stockage de carbone organique dans les végétaux (Mitsch et Gosselink 2007 ; Odum et al. 1995) ;
- une décomposition de la matière organique lente, due au développement de conditions anaérobies qui diminue considérablement les taux de dégradation (Holden 2005; Mitra et Vlek 2005 ; Mitsch et Gosselink 2007). Dans les marais à sphaignes, la combinaison d'un milieu faiblement oxygéné, de la présence de sphaignes qui acidifient le milieu et libèrent des molécules antiseptiques limitent l'activité bactérienne (Girard et al. 2005) ;
- un apport important de matières organiques, notamment dans le cas de milieux dépressionnaires (Mitra et Vlek 2005).

Le rôle des zones humides dans le stockage de carbone varie de manière importante en fonction du contexte hydrogéomorphologique et de sa position dans le bassin (Bernal et Mitsch 2012). Il est également fonction (Gayet et al. 2016) :

- **du degré d'hydromorphie des sols**, l'absence d'oxygène dans un sol hydromorphe limite la minéralisation de la matière organique (Mitra et Vlek 2005 ; Mitsch et Gosselink 2007) ;
- **des conditions thermiques**, l'activité microbienne responsable de la dégradation de la matière organique est fortement limitée sous de faibles températures (Baptist et al. 2010). A l'inverse, les taux de dégradation doublent tous les 10°C lorsque la température augmente (Davidson et Janssens 2006). De plus, les sols gorgés d'eau sont plus lents à se réchauffer ;
- **de l'épaisseur et du type d'horizon supérieur contenant la matière organique** ;
- **de la présence d'horizon tourbeux**, les couches de tourbe sont constituées de matière organique peu dégradée, la concentration moyenne en carbone peut atteindre 60% de la masse sèche.

Bacon et al. (2017) résument les variables influençant le stockage de carbone dans les tourbières suivant la Figure 35. Ces paramètres peuvent également se généraliser à l'ensemble des zones humides. L'accumulation nette de carbone organique résulte de la somme des entrants et sortants en carbone dans le système considéré. Les entrants se font principalement par fixation du carbone atmosphérique par les producteurs primaires (photosynthèse), mais aussi par entrée d'eau, vecteur de carbone organique sous forme dissoute (COD) ou associé à des particules en suspension. De la même manière, les sorties de carbone organique depuis la zone humide se font sous forme de COD ou sous forme particulaire. Les flux principaux sortants sont sous la forme gazeuse inorganique (CO₂ et CH₄), après minéralisation de la matière organique (Villa et Bernal 2018). Ainsi, le carbone organique s'accumule quand la production primaire est plus rapide et importante que les processus de décomposition (Mitsch et Gosselink 2007).

La minéralisation de la matière organique se réalise par processus de respiration autotrophe (*i.e.* par les végétaux) et hétérotrophe (*e.i.* par les microorganismes). L'humidité du sol et le niveau piézométrique impactent directement la vitesse de décomposition de la matière organique et favorise le développement de végétations hygrophiles. Ceci instaure une notion de seuil limite d'humidité dans le sol en-dessous duquel la décomposition de matière organique est accélérée et la synthèse de matière organique limitée. Néanmoins, la productivité globale de l'écosystème et la dégradation de matière organique ne sont pas influencées seulement par le taux d'humidité du sol (Figure 35). Par exemple, dans des conditions d'humidité du sol suffisantes au développement de la végétation, la température conditionne d'avantage la fixation du carbone que le niveau piézométrique (Charman et al. 2013). Dès lors, l'équilibre entre fixation du carbone et décomposition de la matière organique est complexe et est également dépendant de facteurs externes au site même, tel que le climat (*i.e.* taux de précipitations, températures moyennes) ou la gestion du milieu (*e.g.* drainage, restauration hydrologique) (Bacon et al. 2017).

Lors des processus de décomposition, les micro-organismes libèrent des enzymes pour casser les molécules organiques. Freeman et al. (2001, 2004) ont montré que l'inactivation en condition anaérobie d'un groupe d'enzymes complexes (phénol-oxydase) qui sont les seules capables de casser les molécules récalcitrantes (*i.e.* polyphénols) comme la lignine, préserve le stock de carbone de la plupart des zones humides continentales.

L'activité de ces enzymes augmente avec la température, diminue avec le pH et est fonction du type de végétation et de sol (Kayranli et al. 2010).

Enfin, **une étude sur les zones humides de la région des fondrières des Prairies (Prairie Pothole Région, Nord des Etats-Unis) suggère que les zones humides stockent environ deux fois plus de carbone organique que les terres cultivées non labourées (Euliss et al. 2006).** Le mode de gestion de la zone humide, qui perturbe les fonctions hydrologique, biogéochimique et écologique, est donc un paramètre clef dans son rôle de puits ou de source de carbone. Une zone humide peut ainsi passer d'une fonction puits à source suite à la création de drains par exemple.

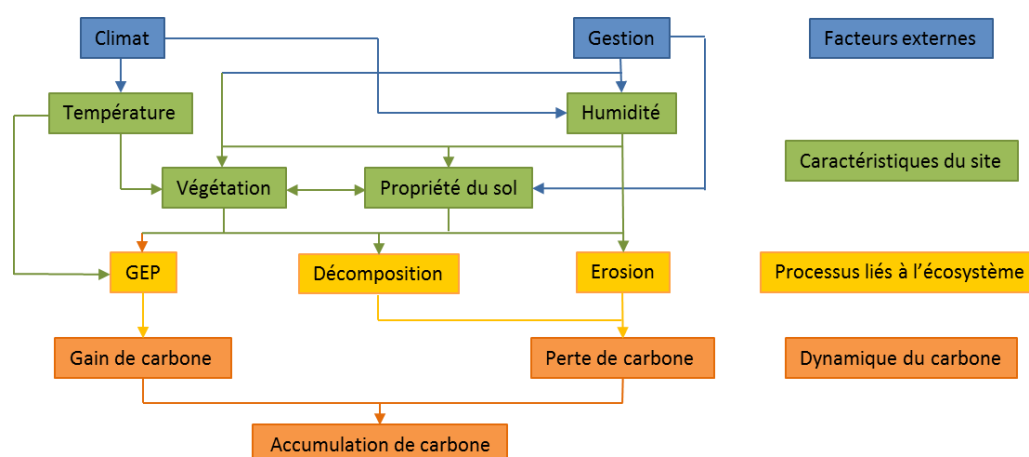


Figure 35. D'après Bacon et al. (2017) : schéma conceptuel des paramètres et variables influençant l'accumulation de carbone dans les zones humides. GEP : productivité globale de l'écosystème.

- ➔ Les zones humides couvrent moins de 10% des terres de la planète. A superficie équivalente, c'est le biome qui présente la capacité de stockage du carbone la plus importante (Villa et Bernal 2018) et qui possède donc la plus grande densité de carbone (quantité de C rapportée à la superficie couverte) (Kayranli et al. 2010) ;
- ➔ Les zones humides stockent près de deux fois plus de carbone que l'ensemble des forêts de la planète (Ciais et al. 2013 ; Shvidenko et al. 2005) ;
- ➔ Les zones humides contiennent environ 20% des 2 500 Gt de carbone mondiale stockés dans les sols (Gorham 1995 ; Lal 2008) ;
- ➔ A titre comparatif, cet ordre de grandeur est similaire à celui de la quantité de C piégé dans les ressources pétrolières (230 Gt C) et représente près des deux tiers des teneurs en carbone atmosphérique (720 Gt C, année 1990) (Falkowski et al. 2000 ; Mitra et Vlek 2005) ;
- ➔ Dans les zones humides, le carbone est piégé principalement dans le sol, sous forme organique. Ce compartiment des zones humides est un pôle majeur de stockage de carbone à l'échelle globale (Mira et al. 2005) ;
- ➔ Les zones humides naturelles, et plus particulièrement les tourbières, peuvent être considérées comme des puits de carbone sur une grande période de temps (Kayranli et al. 2010) ;
- ➔ L'accumulation de carbone dans les zones humides est possible car la production primaire est plus rapide et importante que les processus de dégradation de la MO (Mitsch et Gosselink 2007) ;
- ➔ La saturation en eau des zones humides engendre le développement de conditions anaérobies qui ralentissent la dégradation de la matière organique et favorise le stockage du carbone organique (Holden 2005).

4.3.3 Sous-fonction source

- *Formes et quantités de carbone émises par les zones humides*

Les sorties de carbone depuis la zone humide se font sous plusieurs formes : particulaire, dissoute ou gazeuse. Les particules de carbone organique peuvent être transportées en dehors de la zone humide par érosion ou lessivage des sols, suite à de fortes précipitations par exemple. Cette voie de sortie peut être importante dans les tourbières de couverture, par exemple, qui s'établissent sur des terrains de pentes (Li et al. 2017). Les zones humides peuvent également être sources majeures de COD pour les réservoirs d'eaux qu'elles alimentent (Lane et al. 2018). Au-delà de l'apport énergétique que présente cette forme dissoute pour les communauté bactériennes (Reddy et DeLaune 2008), le carbone organique dissous peut être vecteur d'éléments métalliques qualifiés de contaminants (*e.g.* Driscoll et al. 1995) et contribuer à acidifier l'eau des systèmes en aval (Gorham et al. 1986). Les zones humides sont aussi une source de substances humiques pour certains systèmes d'eau douce (Stern et al. 2007). Elles sont à l'origine de près de 15% de la matière organique terrestre transportée vers les océans (Hedges et al. 1997 ; Kayranli et al. 2010 ; Stern et al. 2007).

Le carbone organique dissous ou particulaire qui est minéralisé passe sous forme gazeuse. Les gaz produits depuis les zones humides sont émis vers l'atmosphère : (i) par diffusion, flux diffusive ou « bullés » dans la colonne d'eau depuis les sols ou les sédiments, (ii) par échange avec le système vasculaire des plantes émergentes, ce qui est une voie importante pour l'émission du méthane (CH_4) dans les zones humides à couvert végétal (Mitsch et Gosselink 2015). Les milieux salins possèdent de fortes teneurs en sulfates, ce qui limite la production de méthane.

Mitsch et al. (2013) cités précédemment soulignent que les **émissions de méthane** dans les zones humides considérées ($n=21$) sont **3 à 6 fois moins importantes dans les zones boréales** ($19 \pm 7 \text{ g-C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, $n=8$) **que dans les régions tempérées** ($58 \pm 15 \text{ g-C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, $n=7$) **et tropicales/subtropicales** ($119 \pm 40 \text{ g-C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, $n=6$). A partir de 21 études, Mitsch et al. (2013) extrapolent les émissions de méthane à la superficie des zones humides estimées par régions climatique (Lehner et Döll 2004), pour un total d'une superficie mondiale très probablement sous-estimée de 7 millions de km^2 . Ils déterminent de cette manière une émission nette de méthane globale depuis les zones humides de **448 Tg-C- $\text{CH}_4.\text{an}^{-1}$** ($1\text{Tg} = 10^{12}\text{g}$), 78% provenant des zones humides tropicales ou subtropicales.

Cette estimation est plus de deux fois supérieure à celle déterminée par Bloom et al. (2010), qui est de **170 Tg-C- $\text{CH}_4.\text{an}^{-1}$** , soit **227 Tg-C- $\text{CH}_4.\text{an}^{-1}$** . Parmi ces flux de méthane, 69 Tg-C. an^{-1} sont émis par des systèmes qualifiés de naturels et 40 Tg-C. an^{-1} par des rizières (Cao et al. 1998). Bloom et al. (2010) attribuent aux zones humides tropicales entre 52 et 58% des émissions globales, même si les systèmes de mangroves possèdent des taux d'émission de méthane particulièrement faibles (Cabezas et al. 2018).

Concernant les zones humides artificielles, les quantités de méthane produites sont similaires à supérieures à celles retrouvées dans des zones humides naturelles à forte production primaire (Kayranli et al. 2010). Mitsch et al. (2013) montrent d'après un suivi terrain de deux zones humides artificielles et un modèle, que les émissions de méthane deviennent comparables à celles des systèmes naturels après 15 ans environ.

D'après les estimations de Bloom et al. (2010), **les zones humides naturelles couvrent jusqu'à 25% des émissions atmosphériques globales, toutes sources naturelles ou anthropogéniques confondues** (Bloom et al. 2010 ; Melton et al. 2013 ; Whalen 2005). A titre de comparaison, la part des océans dans les émissions totales de CH_4 atmosphérique sont de 1 à 2%, parmi lesquels les régions côtières assurent 75% de ces émissions (Bange et al. 1994). Les systèmes salins sont considérés comme une source négligeable de méthane vers l'atmosphère. Les systèmes d'eau douce sont ainsi la source naturelle de méthane vers l'atmosphère la plus importante (Mitsch et Mander 2018). Toutefois, différentes méthodes sont utilisées pour mesurer les flux de méthane, ce qui rend la comparaison des émissions issues de différents milieux (intra ou extra zones humides) difficile. De plus, tout comme le stock de carbone varie de manière considérable entre différents types de zones humides, les taux de décomposition de la matière organique et les flux de carbone émis varient dans l'espace et dans le temps (Mittra et Vlek 2005). Dès lors, les zones humides peuvent être à la fois puits ou source de carbone, en fonction de leur contexte hydrogéomorphologique, de leur couvert végétal, de leur âge, du mode de gestion appliqué et de la saison (Kayranli et al. 2010).

- Paramètres influençant les émissions de dioxyde de carbone et méthane

Facteurs environnementaux

Les émissions de méthane sont la résultante de la méthanogénèse et de l'oxydation du méthane. La méthanogénèse se produit dans les zones les plus réductrices du sol, en profondeur, en conditions strictement anaérobies, dans la partie correspondant au catotélme³⁶ dans les tourbières. La production de dioxyde de carbone se réalise dans les parties supérieures (acrotélme³⁷ pour les tourbières), en conditions aérobie et anaérobie, là où une part du méthane produit peut être oxydée.

La quantité de méthane émise dépend directement de processus microbiens, principalement influencés par la température, le niveau de la nappe, le degré de saturation en eau du sol et par conséquent le potentiel réducteur du sol (Kayranli et al. 2010). D'autres paramètres tels que le climat, le pH, l'hydropériode, la qualité de la matière organique et le couvert végétal rentrent également en compte (Mitsch et Gosselink 2015).

Un niveau élevé de la nappe favorise la mise en place de la méthanogénèse. L'abaissement de la nappe soutient le développement de conditions aérobies et l'oxydation du méthane par des bactéries méthanotrophes dans la zone oxygénée de surface ou au niveau de la rhizosphère (Kayranli et al. 2010) (Figure 36). Il a été montré que dans certains cas, les variations du niveau de la nappe peuvent ainsi faire passer la zone humide de source à puits de méthane. Moore et Dalva (1993) et Moore et Roulet (1993) concluent que la hauteur d'eau dans les zones humides est le meilleur indicateur du potentiel d'émission de méthane.

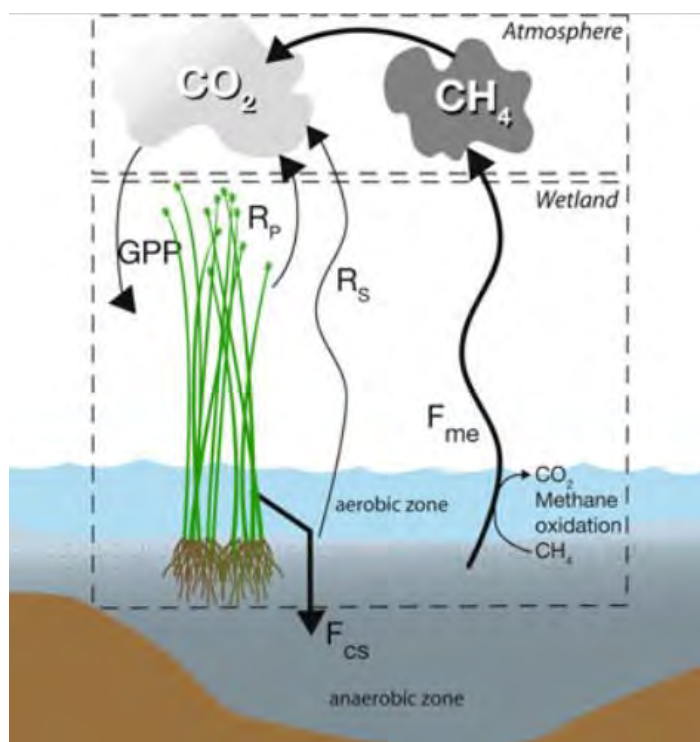


Figure 36. Dans Mitsch et al. (2013): Modèle conceptuel du cycle du carbone dans les zones humides, en tenant compte des échanges avec l'atmosphère. Fcs : flux de séquestration du carbone ; Fme : flux d'émissions du méthane ; GPP : productivité primaire ; Rp : respiration par les plantes ; Rs : respiration par le sol.

³⁶ Dans Graillot et al. (2017), **Acrotelm(e)** : « Couche supérieure de l'histosol, de quelques décimètres d'épaisseur, où l'eau, plus ou moins abondante suivant les saisons, circule latéralement et très lentement et où il y a une certaine décomposition ».

³⁷ Dans Graillot et al. (2017), **Catotelm(e)** : « Couche inférieure de l'histosol, très épaisse, où l'eau est piégée en permanence et où il n'y a presque plus de dégradation de la tourbe, mais un fort tassement ».

La revue de Turetsky et al. (2014) regroupe des données de 71 zones humides pour déterminer les facteurs qui contrôlent les flux de méthane. Ils confirment ainsi le rôle important de la température, du niveau d'eau et de la végétation dans ces émissions et soulignent le lien avec le type de zones humides, de région et les pressions qui leur ont été appliquées. Les flux de méthane depuis les tourbières minérotrophes (fen) sont plus influencés par la végétation et moins sensibles à la température que les flux émis par les tourbières acides (bog). Le niveau de nappe favorisant les flux de méthane se trouve en dessous de la surface de la tourbe pour les tourbières acides, proche de la surface pour les tourbières minérotrophes oligotrophes (poor fen) et au-dessus de la surface pour les tourbières minérotrophes riches en nutriments (rich fen). Par exemple, les flux les plus importants observés pour les tourbières acides se font lorsque des conditions humides se rétablissent après 30 jours de conditions sèches. Pour les tourbières minérotrophes, ils interviennent après 30 jours de conditions humides. Cette durée de 30 jours du niveau moyen de la nappe est sélectionnée en accord avec de précédentes études. Ils montrent également que le lien entre flux de méthane et paramètres environnementaux n'est pas le même pour des zones humides naturelles et des zones humides perturbées (*i.e.* drainées). Ces dernières ne montrent pas de flux majeurs à la suite de changement de conditions humides ou sèches.

La production de méthane peut être limitée par la présence d'accepteurs d'électrons plus avantageux au niveau énergétique pour les bactéries. Par exemple, la revue réalisée par Poffenbarger et al. (2011) suggère que dans les marais tidaux, une salinité supérieure à 18 g/kg limite significativement les émissions de méthane dû aux concentrations élevées en sulfate dans les eaux salées. De plus, la présence de sulfure limiterait, au niveau thermodynamique, la décomposition des composés organiques (Boye et al. 2017). Les zones humides salines, ou de milieux saumâtres, seraient ainsi plus efficaces à piéger le carbone que les zones humides d'eau douce (Hopkinson et al. 2012 ; Pendleton et al. 2012) et à émettre des quantités de méthane négligeables (Villa et Bernal 2018).

Les plantes à aérénchymes³⁸ jouent un rôle essentiel dans la régulation des émissions de méthane (Whiting et Chanton 1996). Leur tissu aérénchyme (tissus à cavités remplis de gaz) leur permettent de croître dans des sols saturés en eau. Ils facilitent le transport du méthane depuis les zones anoxiques jusqu'à l'atmosphère, évitant ainsi la zone d'oxydation (Chanton et Whiting 1995). Jusqu'à 90% de la quantité de méthane émise depuis les zones humides peut migrer vers l'atmosphère à travers ces plantes à aérénchyme (Askaer et al. 2011 ; van der Nat et Middelburg 2000). Outre le transport de méthane, ces plantes peuvent contrôler les flux de méthane en entretenant la décomposition anaérobie par l'apport d'exsudat racinaire ou en apportant de l'oxygène dans des horizons anoxiques (Saarnio et al. 2004). Ce contrôle de flux de méthane par les plantes induit un signal d'émission saisonnier, où les flux élevés sont liés à l'augmentation de la productivité des plantes. L'ampleur des variations saisonnières dépend des espèces de plantes (Koebsch et al. 2013). Ainsi, le type de végétation présente est également un facteur important qui influence les flux de méthane (Koebsch et al. 2013). Par exemple, le monitoring sur une année (2008-2009) d'un marais côtier du Nord-Est de l'Allemagne, remis en eau, montrent que les flux de méthane étaient plus importants depuis les parcelles de scirpe maritime (*Bolboschoenus maritimus*, $31.8 \pm 5.7 \text{ kg-CH}_4 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$) que depuis celles de laïche des marais (*Carex acutiformis*, $4.3 \pm 1.2 \text{ kg-CH}_4 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$) et de scirpes des chaisiers glauques (*Schoenoplectus tabernaemontani*, $5.7 \pm 2.4 \text{ kg-CH}_4 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$) (Koebsch et al. 2013).

Effets du drainage et de la restauration hydraulique

Une diminution des émissions de méthane est observée suite à la mise en place de fossés. Toutefois, la conversion de zones humides en terres agricoles conduit à une augmentation de l'effet du forçage radiatif atmosphérique (Petrescu et al. 2015). En effet, le changement de fonctionnement hydrologique de la zone humide diminue les capacités de piégeage du CO₂ et augmente les taux de minéralisation de la matière organique et les émissions de CO₂ associés (Moomaw et al. 2018). En ce sens, Beetz et al. 2013 ont suivi trois zones humides au degré de culture différents. Ces sites font partis d'un complexe de tourbières acides situé à 80 km nord-ouest de Hamburg en Allemagne. Un des trois sites est qualifié de prairie intensive enrichie par des apports de fertilisant minéraux et de fumier. Aucun de ces deux modes de fertilisation n'est appliqué au second site de prairie extensive qui a été restauré (remise en eau) 4 ans avant le suivi. Enfin le dernier site est considéré comme naturel, préservé de toute culture,

³⁸ Un aérénchyme, appelé aussi parenchyme aérifère, est un tissu à lacunes remplies de gaz formant un canal dans les racines et les tiges de certaines plantes aquatiques, ayant un rôle de flotteur et de réserve potentielle de gaz nécessaires à la photosynthèse et à la respiration.

drainage ou autre pression anthropique. Le potentiel de réchauffement global (PRG ou GWP pour *global warming potential* en anglais) pour l'année 2018 est de 441 ± 201 g C-CO₂ équivalents .m⁻².an⁻¹ pour la prairie intensive fertilisée, 14 ± 162 g C-CO₂ équivalents .m⁻².an⁻¹ pour la prairie extensive restaurée, et de 31 ± 75 g C-CO₂ équivalents .m⁻².an⁻¹ pour le site naturel. Malgré les fluctuations interannuelles observées, la remise en eau de la zone humide exploitée par la suite de manière extensive réduit sensiblement les émissions de gaz à effet de serres. La prairie peu drainée utilisée de façon extensive possède également un potentiel de piégeage de carbone proche de celui de la zone humide naturelle (Beetz et al. 2013).

Toutefois, la remise en eau de zones humides drainées favorise le développement de conditions réductrices et entraîne une augmentation des émissions de méthane (e.g. Cooper et al. 2014 ; Tuittila et al. 2000), sur une période de temps supposée courte (e.g. Villa et Mitsch 2014).

L'étude de Villa et Mitsch (2014) suggère que les flux de méthane augmentent progressivement pendant deux mois après la saturation du sol, après quoi la quantité de méthane émis dans le temps diminue. D'autres études reportent des pics d'émission de méthane dans les premières années après la restauration hydrologique (Hahn et al. 2015 ; Wilson et al. 2009). Comme le reporte Bacon et al. (2017) dans leur synthèse sur les questions communément posées autour des tourbières, les suivis des flux de carbone sur le long terme, après restauration, sont peu nombreux. Ainsi, des hypothèses sont émises concernant l'évolution des émissions de CO₂ et CH₄, exprimées en équivalent de CO₂, reflétant le potentiel de réchauffement global (PRG). Augustin et Joosten (2007) et Bain et al. (2011) soutiennent l'hypothèse selon laquelle, dans une première phase, le PRG augmente juste après la restauration, en réponse à une augmentation des émissions de méthane et une baisse du piégeage du CO₂ qui s'explique par un milieu déséquilibré. Dans un second temps, une baisse significative du PRG serait observée, due à une baisse des émissions de CH₄ et à augmentation de la séquestration du CO₂. Enfin la dernière phase correspond à un retour à l'équilibre, avec un PRG faible, voire négatif, comme observé dans les milieux naturels. Les deux modèles proposés par ces études estiment des temps pour la phase 1 allant de 1 à 50 ans et de 1 à 15 ans pour la phase 2, suggérant un temps nécessaire au milieu pour rétablir ses fonctions (Bacon et al. 2017). D'autres ordres de grandeurs similaires sont retrouvés dans la littérature. Le suivi d'une tourbière acide à sphaigne située dans les montagnes du Jura Suisse montre qu'une cinquantaine d'années seraient nécessaires au rétablissement de la séquestration du CO₂ (Samaritani et al. 2011). Le suivi effectué par Vanselow-Algan et al. (2015) sur une tourbière acide au Nord de la ville d'Hamburg (Allemagne) permet également de conclure que dans le cas de tourbières fortement perturbées (ici depuis le 17^{ème} siècle), les émissions de méthane sont toujours une importante part du budget des émissions de gaz à effet de serre, 30 ans après la remise en eau de l'écosystème. Comme le rappelle Bacon et al. (2017), d'autres suivis sont nécessaires pour améliorer la compréhension de ces phénomènes.

Enfin, une expérience conduite sur des sols hydromorphes prélevés en Allemagne (Central Black Forest) montre que pour des sols profondément drainés puis remis en eau, la moyenne annuelle de la hauteur de la nappe devait être à 5 cm en dessous de la surface pour atténuer la production de CO₂ et CH₄ (Jungkunst et al. 2008). Des études réalisées dans des marais ont montré que pour un même site, les flux de méthane étaient plus importants dans les zones submergées de manière permanente, en comparaison avec des zones inondées ponctuellement (Altör et Mitsch 2006, 2008). Ces résultats suggèrent que les inondations ponctuelles minimisent les émissions de méthane et soulignent l'importance de la libre circulation de l'eau dans le réseau hydrographique où les variations de débits sont marquées (Mitsch 2016).

Outre les aspects d'émission de GES, le drainage de zones humides crée des conditions favorables à l'abaissement de la tourbe par effet de compaction et minéralisation de la matière organique (Couwenberg et al. 2009 ; Hooijer et al. 2012).

Pour plus d'information sur la ré-humidification des sols organiques, voir Blain et al. (2014).

Evolution des pratiques agricoles pour des émissions de GES limitées

L'exploitation agricole des tourbières est reconnue comme constituant une part majeure des émissions de GES agricoles, en relation avec le développement du drainage et de la fertilisation de la tourbe (Couwenberg et al. 2009 ; Günther et al. 2015 ; Maljanen et al. 2010). Dans ces conditions, des pratiques agricoles alternatives adaptées aux milieux gorgés en eau et la promotion de l'utilisation plus durable de ces écosystèmes se développent (Anke Günther et al. 2015). La paludiculture est une culture agricole permettant de produire de la biomasse dans un milieu humide tout en préservant les sols. Elle est reconnue par le GEIC comme une alternative possible de l'utilisation des sols

organiques humides (Blain et al. 2014). La biomasse produite peut être utilisée pour la génération de bioénergie (élaboration de « briquettes ») ou en horticulture et a pour intérêt de minimiser les quantités importantes de gaz à effet de serre émises lors de pratiques agricoles plus conventionnelles sur des sols profondément drainés (Günther et al. 2015, 2017).

L'impact de la coupe de ces plantes sur le bilan net des échanges de gaz à effet de serre reste peu étudié. Dans ce contexte, une tourbière alcaline du Nord-Est de l'Allemagne remise en eau depuis 15 ans a été suivie sur deux années. Pour cette étude, le développement de paludiculture a été simulé pour apprécier la pertinence de ce type de culture dans le contexte climatique actuel. Les végétaux cultivés dans cette expérience, sans ajouts de fertilisants, sont le *Phragmites australis* (Roseau commun), *Typha latifolia* (Massette à larges feuilles), et le *Carex acutiformis* (Laïche des marais). La moitié de la biomasse est retirée chaque année pour mimer la moisson. Durant les deux années, les bilans des flux de gaz à effet de serre des parcelles suivies étaient neutres, hormis pour la parcelle de *Carex* où un flux de 18 t – équivalent $\text{CO}_2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ a été mesuré. Les auteurs concluent ainsi que **15 années après la restauration hydraulique, le bilan des flux de GES sont proches de ceux retrouvés dans les milieux naturels. Sur une courte échelle de temps, la paludiculture qui utilise des plantes locales et « naturelles » et la moisson associée ne semble pas influencer ces flux. Enfin, la restauration du fonctionnement hydrologique de cette tourbière après drainage évite une émission de 17 t – équivalent $\text{CO}_2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$, sans compter la quantité évitée par le remplacement d'énergie fossile** (Günther et al. 2015).

Une autre variante de la paludiculture récemment développée est la production de sphaignes pour l'horticulture (e.g. Pouliot et al. 2015). Toujours localisé dans la partie Nord-Est de l'Allemagne, Günther et al. (2017) ont observé sur deux ans, l'évolution des émissions de GES sur une parcelle précédemment drainée et au démarrage de son exploitation, en culture de sphaignes. Dans la phase de développement des mousses, les parcelles concernées ont agi comme puits de GES (5 à 9 t- CO_2 équivalents. $\text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$), tandis que les fossés drainants étaient des sources de CO_2 et CH_4 , émettant 11 t- CO_2 équivalents. $\text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$, confirmant l'intérêt d'une exploitation appropriée des zones humides

- ➔ La production de méthane est plus importante dans les milieux d'eau douce que salins en raison des fortes concentrations en sulfate dans ces derniers (Mitsch et al. 2016) ;
- ➔ Les zones humides d'eau douces émettent entre 170 et 448 Tg-C- $\text{CH}_4 \cdot \text{an}^{-1}$ (1Tg = 10^{12} g). Plus de 60% provenant des régions tropicales et subtropicales (Bloom et al. 2010 ; Mitsch et al. 2013) ;
- ➔ Les zones humides couvrent jusqu'à 25% des émissions atmosphériques globales, toutes sources naturelles ou anthropogéniques confondues (Melton et al. 2013 ; Bloom et al. 2010 ; Whalen 2005). Ces systèmes d'eau douces sont ainsi considérés comme la source naturelle de méthane vers l'atmosphère la plus importante (Mitsch et Mander 2018) ;
- ➔ La température et le niveau d'eau dans les zones humides sont deux paramètres abiotiques clefs dans la production de CO_2 et CH_4 (Mitsch 2016). La végétation et les pratiques agricoles régulent également ces flux ;
- ➔ L'engorgement des sols entraîne le développement d'un milieu réducteur et crée des conditions favorables à la production de méthane. Ceci suggère, en considérant les quantités de méthane émises depuis les zones humides, que la création ou restauration de zones humides favoriserait l'émission de gaz à effet de serre (Bridgman et al. 2006). Toutefois il est nécessaire de prendre en compte (i) l'évolution des flux gazeux dans le temps après restauration mais peu de données sont disponibles à ce sujet ; (ii) l'effet de la restauration sur la dynamique de l'ensemble des principaux GES (i.e. CO_2 , CH_4 , N_2O).

Localisé au Nord du lac du Bourget, sur la rive gauche du fleuve Rhône, le marais de Chautagne s'étend sur 1700 ha pour sa partie tourbeuse et constitue ainsi le plus grand marais de Savoie (Porteret 2019). Son occupation du sol est multiple. Une parcelle de 60 ha a notamment été exploitée en maïsiculture pendant plus de 30 ans, d'autres parties sont utilisées comme des prairies, et près de 800 ha sont couverts par la forêt domaniale de Chautagne, utilisée comme peupleraie (Figure 37).

Cité précédemment pour sa capacité de stockage d'eau temporaire en surface, ce marais est également un exemple de stockage de carbone dans le bassin RM. La quantité de carbone stockée dans le sol est hétérogène à l'échelle du site, comme le suggère les différentes occupations du sol qui reflètent également des altérations d'intensités variables (*e.g.* présence de drains, labours). Ainsi les premières données présentées ci-après sont à utiliser comme des estimations moyennes, réalisées actuellement par le CEN-Savoie dans le cadre du projet de restauration qui est en cours.

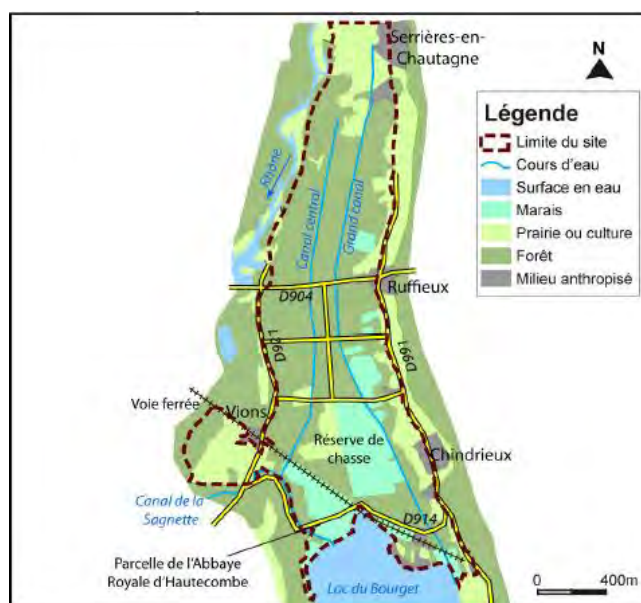


Figure 37. Dans Ecosphère (2014)³⁹ : carte schématique du marais de Chautagne.

Actuellement, le marais de Chautagne stocke **au minimum 17 millions de tonnes de carbone**, pour une masse de tourbe de plus de 41 millions de tonnes (Porteret 2019). Toutefois, cette capacité de stockage est altérée depuis plusieurs décennies par une baisse du niveau de la nappe suite aux aménagements hydro-électriques successifs du Rhône et à la création de réseaux de drains dans le marais. Outre le développement d'espèces invasives et du dysfonctionnement écologique, cet assèchement engendre la minéralisation de la tourbe. Ainsi, dans l'étude de réhabilitation des grands marais du haut Rhône réalisée par le bureau d'étude Burgeap en 2001⁴⁰, une carte altimétrique du marais a été obtenue par suivi lidar et comparée avec le niveau altimétrique sur plusieurs époques, en partant des **années 1950**. Ceci a permis d'estimer en **volume d'abaissement de la tourbe**, qui est compris entre **8 et 11 millions de m³** (Figure 38). En termes de hauteur de tourbe, dans les secteurs drainés, un tassement d'environ 1,5 m peut être observé. De plus, en comparant, les faibles teneurs en matière organique dans les horizons superficiels avec celles obtenues dans des horizons plus profonds, **une perte d'au moins 1,4 millions de tonnes de carbone** a été évaluée (Porteret 2018).

³⁹ Ecosphère, 2014. Restauration des marais de Chautagne. Retour d'expérience des plans de gestion de zones humides sur les bassins Rhône Méditerranée et Corse. Agence de l'eau RMC. 4 p.

⁴⁰ Burgeap, 2001. Réhabilitation des grands marais du haut Rhone - étude du fonctionnement hydrogéologique des marais et plaines de Lavours et de Chautagne - Rapport de phase II : investigations complémentaires. Annexe 1. Volume 1.

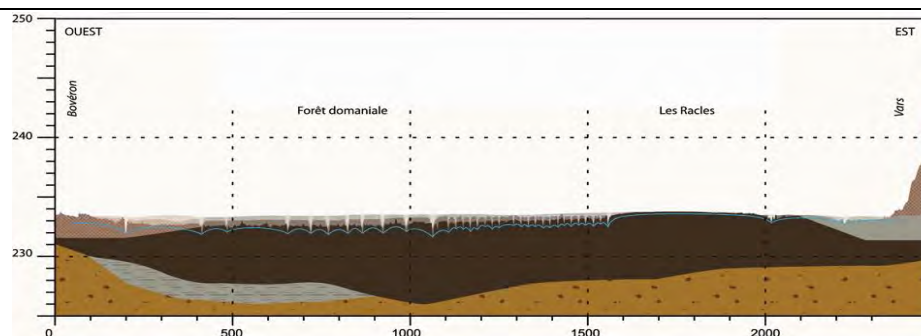


Figure 38. Issue de Porteret (2009), coupe topographique du marais de Chautagne d'ouest en est. Le niveau en bleu correspond à l'altitude actuelle du marais, tel que déterminée par Lidar en 2001 (Burgeap, 2001). Les parties supérieures sont des reconstitutions faites à partir de cartes et photos aériennes anciennes (IGN).

Les données présentées ci-après se basent sur une relation entre émissions de CO_2 et niveau de la nappe, fournie par Hooijer et Couwenberg (2012) (Figure 39). Elles permettent de fournir des ordres de grandeurs mais ne constituent pas un suivi *in situ*. Les émissions de CO_2 reflètent ici le carbone initialement stocké dans la matière organique qui est minéralisée suite au développement de conditions aérobies, lors de l'abaissement de la nappe. En 2018, la valeur moyenne de l'ensemble des piézomètres situés dans la partie tourbeuse de la Chautagne était de 0,4 m en dessous de la surface. A partir de cette donnée, et en considérant la relation fournie par Hooijer et Couwenberg (2012), les émissions de CO_2 sont estimées à environ **25 t CO_2 eq.ha.an⁻¹** (Porteret 2019). Des projets de restauration du marais sont en cours et le comblement de nombreux drains est envisagé. En considérant une remontée de la nappe de 40 cm jusqu'à la surface, ce sont 42 500 t d'émissions de CO_2 par an qui pourraient être évitées, soit près de **25% de l'objectif de réduction de gaz à effet de serre de la métropole de Chambéry** (i.e. 171 600 t CO_2 eq par an à l'horizon 2020)⁴¹.

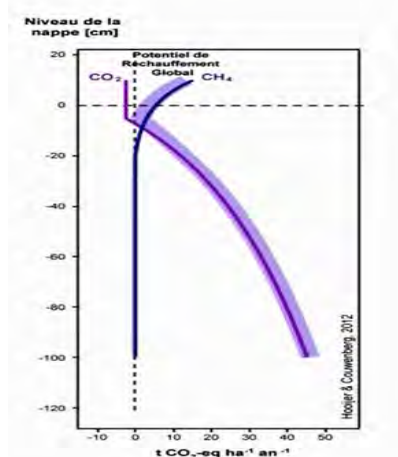


Figure 39. Relation entre le niveau de la nappe et les émissions de CO_2 en t CO_2 eq.ha⁻¹.an⁻¹, d'après Hooijer et Couwenberg (2012).

Toujours dans le cadre du projet de restauration de cette zone humide, et du programme RestHalp, une évaluation des services écosystémiques rendus est proposée (Porteret 2018). Le service associé aux sous-fonctions de puits et source de carbone est la régulation du climat par la réduction des émissions de gaz à effet de serre (GES). La commission de haut niveau sur les prix du carbone (2017)⁴² attribue une valeur économique au carbone, ce qui permet l'association d'une valeur à ce service. Pour une valeur du carbone à 45€ par tonne en France en 2018, le stock de carbone du marais de Chautagne est évalué à plus de 770 millions d'euros (Porteret 2019).

⁴¹ Direction générale des services, Chambéry métropole, 2013. Plan climat Air Energie Territorial : Programme de politique énergétique et climatique & plan d'actions. 41 p. Disponible sur : https://www.grandchambery.fr/cms_viewFile.php?idtf=1883&path=plan-climat-revise-octobre-2013.pdf, consulté le 27/05/2019.

⁴² Commission de haut niveau sur les prix du carbone, 2017. Rapport de la commission de haut niveau sur les prix du carbone, 10p. Disponible sur : https://www.connaissancedesenergies.org/sites/default/files/pdf-actualites/rapport_prixducARBONE_final_29mai.pdf. Consulté le 03/06/2019.

4.3.4 Comparaison de l'intensité des fonctions de puits et de source de carbone dans le contexte du changement climatique

- Fonctions de puits et de source de carbone : quelle résultante ?

Dans le contexte climatique actuel, les échanges gazeux entre zones humides et atmosphère deviennent d'intérêt sociétal, notamment au regard du potentiel de séquestration et d'émission de gaz à effet de serre (GES) des zones humides. Les GES traités dans cette section seront le dioxyde de carbone (CO₂) et le méthane (CH₄).

Pour rappel, **les zones humides apportent jusqu'à 25% des émissions atmosphériques globales de méthane, toutes sources naturelles ou anthropogéniques confondues** (Bloom et al. 2010 ; Melton et al. 2013 ; Whalen 2005). Elles sont ainsi la source naturelle de méthane vers l'atmosphère la plus importante (Mitsch et Mander 2018). Le méthane est le troisième gaz à effet de serre contribuant le plus au changement climatique, après le CO₂ et la vapeur d'eau (Myhre et al. 2013). Sa durée de vie dans l'atmosphère, avant oxydation vers le dioxyde de carbone, est de 8 à 10 ans (Fuglestad et al. 2003). Sur une période de 100 ans, une molécule de CH₄ possède un potentiel de gaz à effet de serre ou radiatif global 34 fois plus élevé que celui d'une molécule de dioxyde de carbone (Etminan et al. 2016 ; Hartmann et al. 2013). L'étude par Mitsch et al. (2013) de données issues de 21 zones humides a conclu sur un ratio moléculaire moyen de piégeage de CO₂ rapporté à l'émission de CH₄ de 19,5 : 1 (séquestration de CO₂ : émission de CH₄). Considérant ce ratio et la capacité de forçage radiatif d'une molécule de méthane, nous pourrions conclure sur la fonction source de GES des zones humides. De ce point de vue, au regard de gestionnaires ou décideurs non spécialistes, les zones humides sont vues seulement comme une source de forçage radiatif (Mitsch et Mander 2018).

Les zones humides possèdent toutefois **des taux de piégeage de carbone parmi les plus élevés de la planète** (Mitsch et Mander 2018). Les estimations globales de Mitsch et al. (2013) suggèrent que les taux nets d'émissions et de stockage de carbone sont respectivement de **448 Tg-C-CH₄.an⁻¹** et **830 Tg-C-CO₂.an⁻¹** (Mitsch et al. 2013). Ceci correspond à un captage de 1 280 Tg-C-CO₂.an⁻¹ dont 448 Tg-C-CH₄.an⁻¹ sont ensuite réémis vers l'atmosphère (Figure 40). De plus, le développement de modèle de flux de carbone a permis d'estimer que les émissions de méthane des zones humides deviennent négligeables au bout de 300 ans, en comparaison avec le stockage de carbone (Mitsch et al. 2013). Ensuite, différents auteurs suggèrent que si les zones humides étaient des écosystèmes majeurs de production de méthane, leur disparition massive à l'échelle mondiale au cours du dernier siècle aurait entraîné une diminution des émissions de CH₄. Or, les concentrations en CH₄ atmosphérique ont plus que doublé depuis le début de l'air industrielle (Mitsch 2016 ; Whalen 2005).

Même si des modes de gestion, tel que le drainage, semblent dans un premier temps diminuer les émissions de méthane par l'établissement de conditions aérobies, la non préservation et/ou non restauration des zones humides menace avant tout leurs stocks de carbone conséquents, établis sur des milliers d'années, ainsi que leurs capacités de piégeage de carbone actuelles élevées (Kayranli et al. 2010). De plus, plusieurs études s'accordent pour dire que la remise en eau des zones humides diminue nettement les émissions globales de GES (Beetz et al. 2013 ; Günther et al. 2015, 2017). En d'autres mots, les tourbières non drainées sont des sources de méthane importantes (*e.g.* Melloh et Crill 1996). Toutefois, si l'on tient compte de la capacité de séquestration du C, la résultante nette sur le climat est un léger refroidissement ou réchauffement (Frolking et al. 2006 ; Franzén et al. 2012).

Mitsch et al. (2013) concluent que la majorité des zones humides prises en compte dans leur étude sont des puits nets de carbone et que « **les zones humides peuvent être créées et restaurées pour permettre la séquestration du C et le maintien d'autres services écosystémiques sans trop craindre la création de sources radiatives nettes sur le climat vis à vis du méthane** ». Le modèle utilisé dans cette étude et les résultats obtenus suggèrent que « *si le fonctionnement hydrologique naturel d'une zone humide est intact et qu'elle séquestre du CO₂ atmosphérique, il ne fait aucun doute qu'elle réalisera une fonction de puits de gaz à effet de serre et sera donc bénéfique pour le climat* » (Mitsch 2016).

Ainsi, comme le rappelle Moomaw et al. (2018), pour restreindre le réchauffement auquel nous faisons face, il est nécessaire de réduire les émissions anthropiques et limiter la perte des zones humides dont le rôle dans la réduction des émissions de GES est important.

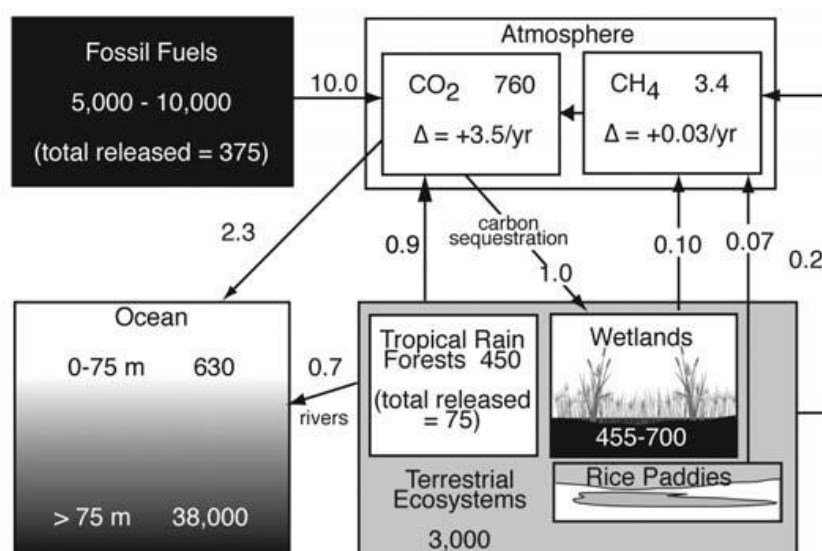


Figure 40. Dans Mitsch 2016 : Bilan global du carbone. Les flux (flèches) entre les différents compartiments sont exprimés en Pg.an-1 (1 Pg = 1 Gt = 10¹⁵ g) et les stocks en Pg. Les données concernant les émissions de méthane provenant des zones humides et des rizières sont extraites de Bloom et al. 2010, celles à propos des écosystèmes terrestres et combustibles fossiles sont issues du rapport du GIEC 2013. Enfin, le flux de piégeage du carbone par les zones humides est issu de Mitsch et al. 2013.

- Changement climatique et pérennité des stocks de carbone actuels

La pérennité des stocks importants de carbone dans les zones humides et plus particulièrement dans les tourbières nordiques (situé au-dessus de la latitude 45°N) est remise en question par le réchauffement climatique actuel (Bacon et al. 2017). D'ici 2100, l'augmentation continue de la température devrait libérer entre 130 et 160 Gt de carbone issu de la fonte du permafrost (Schuur et al. 2015). Le point de discussion qui suit est construit en grande partie grâce à l'étude de synthèse fournie par Bacon et al. (2017).

L'augmentation de la température peut stimuler la décomposition de la matière organique pour deux raisons (Figure 41). D'une part une forte corrélation existe entre température et taux de carbone organique dans les sols. Les taux de décomposition de la matière organique doublent tous les 10°C lorsque la température augmente (Hartel 2005). D'autre part, un accroissement de la température stimule l'évapotranspiration et favorise la baisse du niveau d'eau dans les zones humides simultanément avec la diminution des précipitations. Ceci augmente l'oxygénation du sol et la rapidité de la minéralisation de la matière organique (Fenner et Freeman 2011). Ce phénomène conduirait à la déstabilisation des stocks de carbone (e.g. Elberling et al. 2013), accélérant le phénomène de réchauffement climatique (Dorrepaal et al. 2009). La raréfaction de la ressource en eau dans un contexte de réchauffement climatique suggère également des modifications de pratiques telles que l'augmentation du drainage des zones humides qui auraient pour conséquence de favoriser la production de GES. Dans le cas de la fonte du permafrost, les tourbières deviendraient très probablement des sources de CH₄ (Olefeldt et al. 2013), mais les teneurs en eau élevées devraient également limiter la décomposition et favoriser la production primaire (Swindles et al. 2016). Les effets du changement climatique sont difficiles à prévoir avec précision. De plus, la réponse des écosystèmes à l'augmentation des températures dépend de leur capacité de résilience et du degré avec lequel les systèmes ont été modifiés par les pratiques, qui conditionneront leur capacité d'adaptation (Petrescu et al. 2015).

L'effet de rétroaction positif d'accélération du réchauffement climatique dû aux émissions de carbone est discuté. Il est possible que l'augmentation de la température stimule la productivité des écosystèmes, augmentant les capacités de séquestration des zones humides (Davidson et Janssens 2006). L'équilibre entre ces deux scénarios est difficile à prédire (Hartmann et al. 2013) car la décomposition de la matière organique et les émissions associées sont en partie dépendantes du type de matière organique contenu dans les sols et de la fonction écologique. L'accumulation de carbone dans les zones humides semble principalement liée à la longueur de la période de croissance des végétaux et aux « rayonnement photosynthétique actif » (Charman et al. 2006).

Outre le changement climatique, la durabilité des stocks de carbone dans les zones humides est menacée par les incendies, l'exploitation de la ressource et la conversion en parcelles agricoles (Bacon et al. 2017).

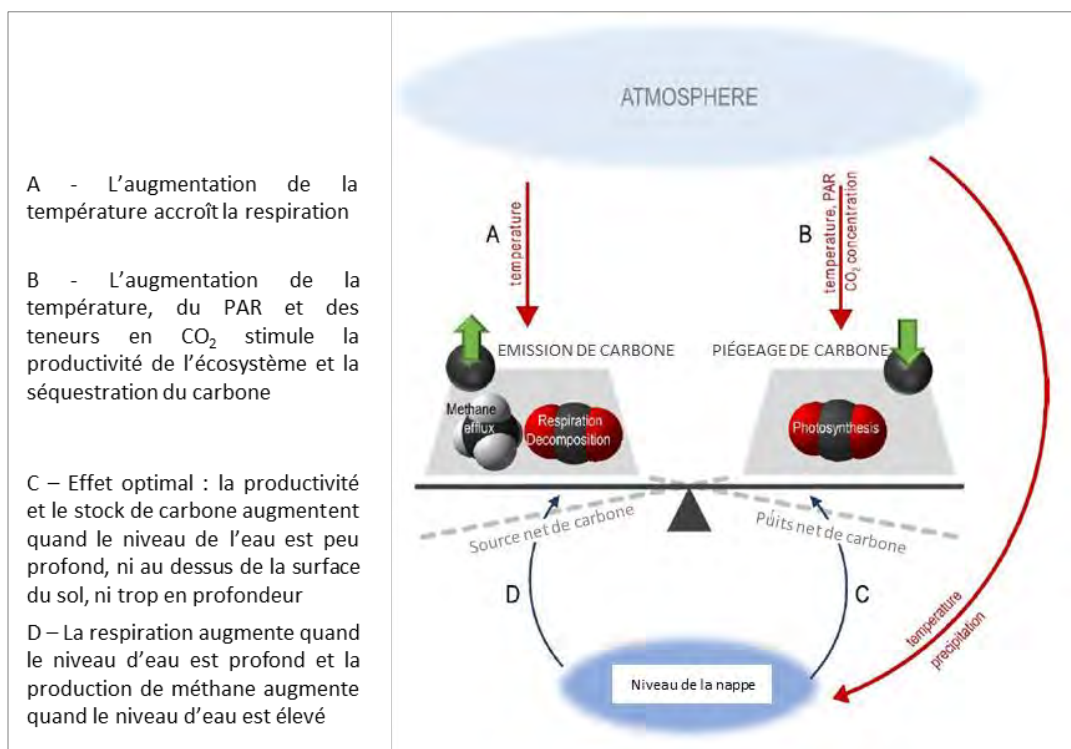


Figure 41. Dans Bacon et al. (2017) : Dynamique et effet rétroactif du bilan du carbone dans les tourbières et zones humides. PAR : rayonnement photosynthétique actif.

- ➔ Les zones humides peuvent être à la fois puits et sources de carbone, en fonction de leur âge, mode d'exploitation et du contexte environnemental dans lequel elles se trouvent (Kayranli et al. 2010). Toutefois, à l'échelle globale, la résultante des fonctions source et puits de carbone est un léger refroidissement ou réchauffement (Franzén et al. 2012 ; Frohking et al. 2006).
- ➔ Mitsch et al. (2013) : « les zones humides peuvent être créées et restaurées pour permettre la séquestration du C et le maintien d'autres services écosystémiques sans trop craindre la création de sources radiatives nettes sur le climat vis à vis du méthane ».
- ➔ Tout comme les incendies, l'exploitation de la ressource et la conversion en parcelles agricoles, le changement climatique menace la durabilité des stocks de carbone dans les zones humides (Bacon et al. 2017).

4.4 SOUS-FONCTIONS BIOGEOCHIMIQUES LIEES A L'AZOTE

L'azote présent dans les zones humides se trouve sous forme organique et inorganique, particulaire, dissoute ou gazeuse. Les formes inorganiques dissoutes sont les nitrites (NO_2^-), nitrates (NO_3^-), et l'ammonium (NH_4^+). Ces deux dernières formes solubles sont celles assimilables par les producteurs primaires. L'ammoniac (NH_3) et le diazote (N_2), le monoxyde d'azote (NO) et le protoxyde d'azote (N_2O) sont ses constituants gazeux. L'azote se retrouve également sous forme de composés organiques (e.g. protéines, acides aminés, acides nucléiques) dans les sols, les végétaux et les êtres vivants. Les formes les plus abondantes d'azote dans les zones humides varient en fonction des types de milieux. Toutefois, dans ces systèmes où les sols sont saturés en eau, la forme ammoniacale est principalement présente et résulte de la dégradation de la matière organique. Dans les sols à fortes teneurs en matière organique, une part importante de l'azote peut être associée au compartiment organique (Mitsch et Gosselink 2015).

Sa présence en grande quantité dans les eaux sous forme de nitrates, provient principalement de son utilisation sous forme d'engrais dans les parcelles agricoles et de son lessivage. Les nitrates sont à l'origine de plusieurs problématiques environnementale et sociale (Canfield et al. 2010 ; Erismann et al. 2013). Dans l'eau, associée à des concentrations suffisantes en phosphore, la présence de nitrates favorise le phénomène d'eutrophisation des masses d'eau qui détériore la qualité des milieux aquatiques et engendre une baisse de la biodiversité (Erismann et al. 2013). Il est couramment rapporté que l'azote est l'élément limitant de la production primaire et donc du processus d'eutrophisation dans les eaux côtières ou marines (Nixon et al. 1996 ; Ryther et Dunstan 1971). Dans les

écosystèmes d'eau douce, le phosphore est limitant (Schindler et al. 2008). Toutefois cette dualité est parfois remise en question et les conditions physico-chimiques de chaque milieu semblent conditionner le facteur limitant (Le Moal et al. 2019 ; Yang et al. 2008). Des concentrations élevées en nitrates dans l'organisme présentent aussi des risques sanitaires pour les nourrissons (*i.e.* méthémoglobinémie) et les adultes chez qui cela favoriserait, entre particulier, le développement de cancers de l'estomac.

Pour rappel, l'azote sous forme de nitrates occupe une place importante dans les processus de dégradation de la matière organique. Au plan thermodynamique, il est consommé après l'oxygène comme accepteur d'électron.

4.4.1 Sous-fonction de transformation : cycle de l'azote dans les zones humides

Les principales étapes qui aboutissent au cycle fermé de l'azote sont la fixation de l'azote, l'assimilation par les végétaux et les animaux, la nitrification, la dénitrification, l'ammonification et la réduction dissimilative des nitrates en ammonium (*i.e.* DNRA) (Figure 42). La volatilisation sous forme d'ammoniac (NH_3) et l'oxydation anaérobie de l'ammonium par les nitrites (*i.e.* anammox) participent également à sa dynamique (Mitsch et Gosselink 2015).

Les entrées en azote dans une zone humide se réalisent de différentes manières (Figure 42). La fixation de l'azote atmosphérique est assurée par certaines bactéries présentes dans le sol et possédant un complexe enzymatique appelé nitrogénase, par des cyanobactéries présentes dans l'eau ou par des bactéries (du genre *Rhizobium*) vivant en symbiose dans les racines de plantes de la famille des Fabacées (*e.g.* légumineuses : haricot, luzerne, pois, Soja, trèfle...) mais également par certains actinomycètes (du genre *Frankia*) chez les angiospermes (aulne, arbousier par exemple) (Curie 2006). Ce phénomène de fixation par certains micro-organismes est favorisé dans les milieux contraints à faibles teneurs en oxygène et constitue une voie importante de fixation de l'azote dans les marais salants (Mitsch et Gosselink 2015).

Des dépôts d'azote atmosphérique sous forme d'oxydes d'azote issu de la combustion d'énergies fossiles ou d'ammoniaque pour l'agriculture sont des apports significatifs pour certains milieux, notamment ceux qualifiés d'oligotrophes (Barnaud et Fustec 2007). Le lessivage des sols et les remontées d'eau souterraine sont des vecteurs importants de nitrates et d'ammoniaque. De plus, les eaux de surface drainent dans leur bassin versant des composés azotés sous toutes leurs formes.

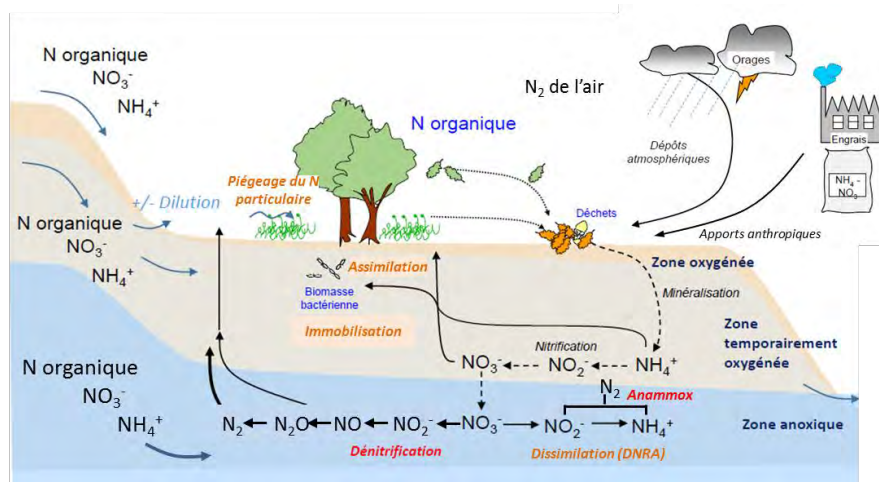


Figure 42. Modifiée d'après Dausse 2018⁴³. Cycle simplifié de l'azote dans les zones humides. Les éléments en rouge font références aux processus d'élimination permanent de l'azote. Les termes en orange correspondent aux processus d'élimination temporaire de l'azote, la dilution y participe également indirectement. Le terme de dissimilation fait référence à la réduction dissimilative des nitrates en ammonium (DNRA). L'anammox (*i.e.* « anaerobie ammonium oxidation ») est le processus au cours duquel l'ammonium est oxydé par les nitrites en conditions anaérobie.

⁴³ Dausse, A. 2018. Cycle et abattement de l'azote dans les zones humides. Support de présentation de journée technique. Forum des marais atlantiques. http://www.forum-zones-humides.org/iso_album/fma_formation_dans_zh_2018.pdf

Au sein de la zone humide, les végétaux **absorbent** l'azote dissous, principalement sous forme de nitrates ou d'ammonium, avant d'être transformés en azote organique par des processus enzymatiques (Figure 42). Les déchets végétaux ingérés ou non par les animaux sont minéralisés. Grâce à l'activité de microorganismes, en conditions aérobies ou non, cette **minéralisation** libère de l'ammonium dans l'eau contenu dans le sol : c'est l'**ammonification**. Cet ion ammonium, de charge positive, est moins mobile que l'ion nitrate car il peut être immobilisé par adsorption à la surface de particules chargées négativement (*e.g.* argiles, matière organique). Dans le milieu naturel, l'équilibre chimique entre ammoniaque et ammonium dépend des conditions de température et de pH (Anthonisen et al. 1976). Dans les milieux à pH élevé ($\text{pH} > 8$), l'ammonium est converti en ammoniaque puis libéré par **volatilisation** vers l'atmosphère. Cette gamme de pH se retrouve dans certains marais où les développements algaux sont importants (Mitsch et Gosselink 2015). En présence d'oxygène, l'ion ammonium est oxydé en nitrite puis en nitrate au cours du processus de **nitrification**, par le biais de bactéries nitrifiantes et nitratantes.

En absence d'oxygène ou dans les milieux où les concentrations en oxygène dissous descendent au moins entre 1 à 2 mg/l, les nitrates subissent le processus de **dénitrification**, permis par des bactéries anaérobies facultatives. Au cours de ce processus, les nitrates sont réduits en plusieurs composés intermédiaires avant d'être libérés du milieu sous forme de diazote gazeux. C'est la dénitrification complète (Figure 43). La dénitrification partielle se stoppe après la réduction du NO_2^- , libérant du protoxyde d'azote (N_2O) (Hénault et Germon 1995). Il existe deux types de dénitrification (Curie 2006). La dénitrification hétérotrophe qui utilise le carbone organique comme source d'énergie et la dénitrification autotrophe qui tire son énergie d'un composé oxydable du soufre comme la pyrite (FeS_2).

Dans les milieux strictement anaérobies, la réduction dissimilative des nitrates en ammonium provoque le passage des nitrates en nitrites puis en ammonium. L'ammonium est rapidement transformé en nitrate lorsque le milieu est réoxydé. L'ammonium produit peut diffuser dans le milieu et être disponible pour l'assimilation, des processus de nitrification ou être adsorbés à la surface de particules de charges négatives (*e.g.* complexe adsorbant organominéral, argilo humique) (Curie 2006).

Ainsi, comme pour la dynamique du carbone, la concentration en oxygène dans la solution du sol des zones humides est le point de départ des différents processus d'oxydo-réduction qui régissent une grande partie des processus de transformation de l'azote. La plupart des schémas conceptuels des zones humides représentent les profils de sols dans lesquels une zone oxygénée surplombe une zone anoxique (Figure 43). Cette variation de teneur en oxygène en profondeur est à l'origine de gradients de concentration des formes solubles de l'azote dans la solution de sol. Dans les couches oxygénées, la nitrification et la minéralisation de la matière organique favorisent l'accumulation de nitrates qui vont migrer selon un gradient de concentration vers les couches anoxiques. Dans ces horizons anoxiques, les conditions sont favorables à l'élimination des nitrates par dénitrification et à l'accumulation de l'ammonium par réduction dissimilative des nitrates. L'ammonium migre ainsi vers les horizons oxygénés et alimente le processus de nitrification (Curie 2006). Les vitesses de diffusions dépendent en partie de l'intensité du gradient de concentration. Toutefois, le coefficient de diffusion des nitrates dans le sol étant sept fois plus élevé que celui de l'ammonium, la diffusion de ce dernier et sa nitrification apparaît comme limitant à l'élimination de l'azote par dénitrification (Mitsch et Gosselink 2015).

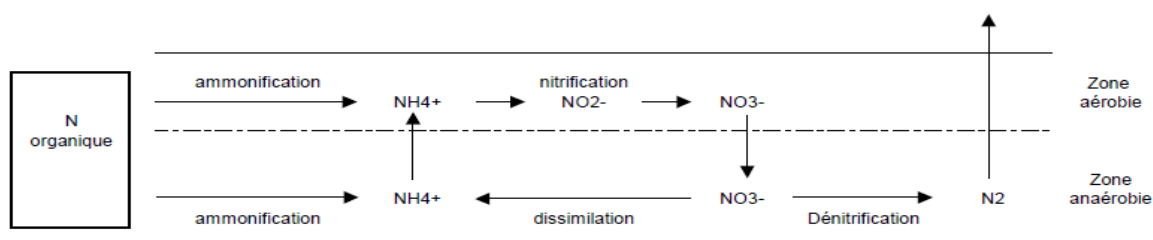


Figure 43. Dans Curie (2006) : schéma conceptuel du cycle de l'azote dans une zone humide alluviale (d'après Pinay et Decamps 1988).

4.4.2 Sous-fonction de puits : rétention et élimination de l'azote : assimilation et dénitrification

L'activité humaine (*e.g.* agriculture, collecte et assainissement des eaux usées ...) a considérablement augmenté les entrants en azote dans les milieux naturels (Galloway et al. 2008). Ainsi, les mécanismes de rétention de l'azote par les écosystèmes présentent un intérêt majeur dans la préservation de la qualité des milieux.

- Estimations globales associées à la sous-fonction de puits de l'azote

La revue de Saunders et Kalff (2001), basée sur les études de 23 zones humides, 23 lacs et 5 rivières réparties en Amérique du nord et en Europe, synthétise les capacités de rétention ($\text{g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) de chaque milieu. Pour lisser les variations de charges dues aux différences de débit auxquels sont soumis les milieux, les taux de rétention ont été normalisés par ce dernier. Les résultats montrent qu'en moyenne, la rétention de l'azote par les zones humides couvre jusqu'à **64% de la charge totale en azote, contre 34% pour les lacs et 2% pour les rivières** (Saunders et Kalff 2001). Ainsi, **les zones humides sont reconnues comme des réacteurs biogéochimiques agissant de manière temporaire ou permanente comme puits d'azote (Kadlec et Knight 1996)**. Une autre analyse bibliographique qui s'appuie sur 190 observations estime qu'**en moyenne, 47% de la charge en azote réactif⁴⁴ qui entre dans les eaux est éliminée**, toutes conditions environnementales confondues (Jordan et al. 2011). Ces mêmes auteurs rappellent que la perte et l'altération des zones humides depuis plusieurs décennies suggère une baisse de l'intensité de cette sous-fonction de piégeage. Plus récemment, la synthèse fournie par Land et al. (2016) de 93 articles relatifs à 203 zones humides, rapporte que **les taux médians de rétention (qui peuvent être très longs) de l'azote total sont de $93 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, soit une efficacité médiane de 38%**. Les types de zones humides concernées dans cette dernière synthèse sont à 80% ($n = 163$) qualifiées de « surface d'eau libre », correspondant aux zones humides où un écoulement horizontal est visible. Trois pour cent d'entre elles ($n = 5$) sont des zones humides ripariennes⁴⁵. L'ensemble de ces estimations sont résumées dans le Tableau 16, proposé en synthèse à la fin de cette partie 4.4.2.

En 2004, Fisher et Acreman fournissent une synthèse bibliographique basée sur 57 zones humides réparties dans 16 pays différents. Près de la moitié des sites d'études se situent en Amérique du Nord, au moins 30% sont localisées en Europe et les autres concernent l'Australie, l'Afrique et l'Asie. Les études sélectionnées font références aux zones humides qualifiées de « naturelles », par opposition aux zones humides artificielles, et sont distribuées selon la classification fournie par la Convention Ramsar. Les auteurs précisent que le terme de rétention est attribué aux milieux dont la charge de nutriments contenue dans l'eau entrant est supérieure à celle contenue dans l'eau sortant. Les flux étudiés sont relatifs aux eaux souterraines et/ou de surface. Compte tenu de l'ambiguïté du rôle de l'azote et du phosphore dans la production primaire et dans le processus d'eutrophisation, ces deux nutriments sont étudiés dans cette synthèse. Les résultats associés au phosphore seront présentés dans la partie 4.5 de ce rapport. Les données relatives à l'azote peuvent concerner différentes formes de l'azote. En effet, parmi les études sélectionnées, certaines ont étudiés l'azote total et d'autres seulement certaines formes de l'azote. La synthèse de données montre que **80% des 57 zones humides étudiées retiennent une partie de l'azote entrant** (Tableau 13). Le taux moyen de rétention est de l'ordre de $67 \pm 27\%$ de la charge, ce qui est similaire à l'ordre de grandeur du taux d'élimination fourni par Jordan et al. (2011). Le taux moyen de restitution, associés aux zones humides qui augmentent la charge en azote dans les eaux présente, lui, une forte variabilité.

⁴⁴ Dans l'étude de la dynamique globale de l'azote dans l'environnement, l'expression « azote réactif, Nr », telle que définie et utilisée par Galloway et al. (2004), fait généralement référence aux « *composés d'azote biologiquement actifs, photochimiquement réactifs et actifs de manière radiative dans l'atmosphère et la biosphère de la Terre.* ». Cette notion englobe donc « *les formes inorganiques réduites de N (par exemple, NH_3 , NH_4^+), les formes inorganiques oxydées (par exemple, NO_x , HNO_3 , N_2O , NO_2) et les composés organiques (par exemple, l'urée, les amines, les protéines, les acides nucléiques).* » (Galloway et al. 2004).

⁴⁵ Dans Ramade (2008) : **riparien(ne)**, adj. (riparian) : « *Se rapporte aux espèces ou à tout autre caractéristique écologique propre aux rives des biotopes d'eaux continentales qu'ils soient lenticques ou lotiques.* »

zone ~ (riparian zone) : « *désigne dans un écosystème limnique la partie située à la limite des rives qui est occupée par une végétation amphibie ou hydrophytique.* »

D'après ces définitions, les zones humides ripariennes font donc parties des zones humides alluviales. Ces dernières sont caractérisées, selon un axe perpendiculaire au cours d'eau, par une succession de communautés végétales fonction de la fréquence d'inondation. Dans Mayer et al. (2007), les zones ripariennes sont définies comme « *des zones de végétation adjacentes au cours d'eau, rivières, ou zones humides* ». Cette description diffère légèrement de celle proposée par Groffman et al. (2009), explicitée par Naiman et al. (2005), où la distinction entre zone humide et zone riparienne n'est pas imposée. Les zones ripariennes y sont définies comme « *des zones semi-terrestres régulièrement influencées par les eaux douces et s'étendant normalement depuis les plans d'eau ou cours d'eau jusqu'aux communautés localisées plus en amont* », Vidon (2017) suggère que « *toutes les zones ripariennes ne sont pas des zones humides* ». Schoumans et al. (2014) distinguent les « *bandes tampons enherbées* » des zones humides ripariennes par le caractère hydrologique non saturé du premier, et saturé du second.

Tableau 13. Dans Fisher et Acreman (2004) : nombre et pourcentage relatif d'études de zones humides qui réduisent, augmentent ou n'impactent pas la charge en azote contenue dans les eaux de surface et souterraines.

Rôle des zones humides dans la rétention et restitution de l'azote	Azote			
	Nombre de zones humides	% de zones humides	% moyen du flux affecté par la zone humide (restitué ou retenue)	Ecart type associé au % moyen du flux affecté par la zone humide
Rétention	43	80	67	27
Restitution	7	13	351	432
Bilan nul	4	7	-	-

Les types de zones humides les plus représentées dans les données de Fisher et Acreman (2004) sont les marais/marécages (N =20) et les zones humides ripariennes (N =22). En comparant les suivis effectués sur ces dernières, il apparaît que **toutes les zones humides ripariennes ont la capacité de réduire la charge en azote totale entrant, contre 90% des marais/marécages** (Figure 44). Toutefois, ces derniers ont une plus grande capacité à retenir l'ammonium (100% des cas), contre 60% pour les zones humides ripariennes. **Ces données suggèrent une différence d'actions des zones humides en fonction de leur typologie, ce qui n'est pas soutenu par l'analyse de données de Jordan et al. (2011) qui conclut que la charge en azote entrant est le paramètre qui conditionne principalement le taux d'élimination.**

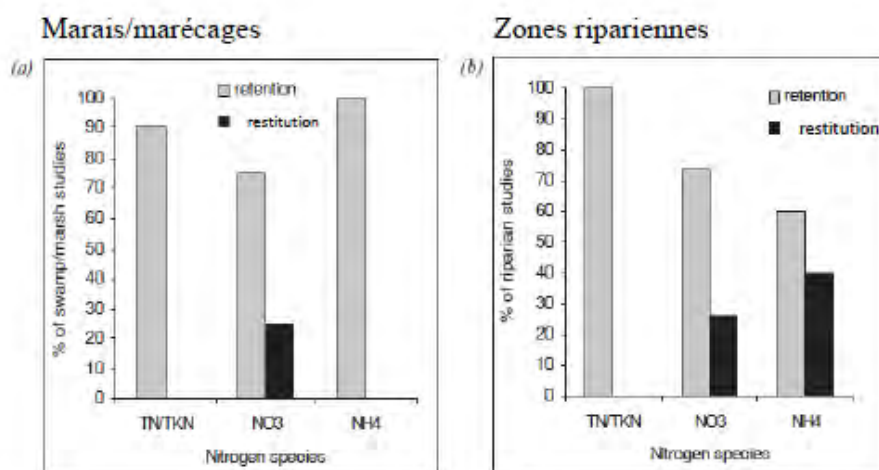


Figure 44. Dans Fisher et Acreman (2004) : Taux (en pourcentage) des zones humides étudiées qui diminuent ou augmentent les charges en azote en fonction de leur type. TN/TKN fait référence à l'azote total ou l'azote Kjeldahl. L'azote Kjeldahl fait référence à une méthode analytique de détermination de l'azote dans les eaux, qui dose principalement les formes organiques et ammoniacal.

Le cycle de l'azote dans les zones humides et son élimination a particulièrement été étudié dans le cas de zones humides de bas fond ou riveraines (*i.e.* ripariennes) (Clément 2001; Curie 2006) et donc pour des zones humides connectées au cours d'eau (Zhou et al. 2014). Les zones humides ripariennes occupent une position clef dans le paysage, entre versants et cours d'eau. En réponse aux apports en excès d'azote dans les parcelles agricoles (Galloway et al. 2008), elles permettraient une baisse considérable des teneurs en nitrates dans les flux de subsurface provenant du versant ou des nappes phréatiques et de limiter la détérioration des eaux en aval (Brinson

et al. 1984 ; Jacobs et Gilliam 1985 ; Peterjohn et Correll 1984). Cette rétention peut aller jusqu'à 90% des entrants en azote (e.g. Haycock et Pinay 1993 ; Lowrance 1992 ; Hill 1996 ; Vidon et Hill 2006). Certains suivis soulignent également que le rôle de ces écosystèmes dans la rétention de l'azote de peut être parfois limité (Burt et al. 1999), indiquant que l'intensité de piégeage peut être variable (Vidon et Hill 2006). Ces écosystèmes à l'interface entre parcelles agricoles et cours d'eau ont donc suscité un fort intérêt pour leur capacité dite de « zone tampon », justifiant une gestion et préservation active de ces écosystèmes pour limiter les entrants azotés dans les cours d'eau (Mayer et al. 2007).

Toutefois, ce ne sont pas les seuls types de zones humides qui impactent la qualité de l'eau en aval. En effet, les marais salants sont reconnus comme des écosystèmes primordiaux dans la réduction des charges en azote déversées vers les milieux côtiers. Par exemple, à **l'échelle mondiale, les marais salants éliminent 33% de la charge en azote réactif qu'ils reçoivent** (Jordan et al. 2011). Un point concernant la rétention des nutriments N et P par les zones humides non connectées au cours d'eau est détaillé avant la section sur les éléments clefs du chapitre 4.

- *Processus mineurs impliqués dans la sous-fonction de puits*

Plusieurs processus sont impliqués dans la sous-fonction de puits qui correspond à la rétention et à l'élimination de l'azote, plus particulièrement sous forme de nitrates. Les **processus mineurs** intervenant sont précisés ci-après.

La **dilution** correspond à une diminution de la concentration en nitrates dans les eaux suite à un apport d'eau pauvres en nitrates (e.g. nappe profonde) (Martin et al. 2004).

L'**immobilisation bactérienne** de l'azote est l'assimilation de nitrates et d'ammonium par la biomasse bactérienne. Ceci correspond à une rétention temporaire de l'azote qui est restitué après la mort des micro-organismes (Sun et al. 2005).

Réalisée en conditions anaérobies strictes, la **réduction dissimilative des nitrates en ammonium (DNRA)** est assurée par des bactéries anaérobies, aérobies strictes ou facultatives (Mitsch et Gosselink 2015). L'ammonium produit n'assure pas un abattement de l'azote puisqu'il est rapidement transformé en nitrate en présence d'oxygène. Toutefois cette réaction permet la transformation de l'azote sous une forme moins mobile. Des études révèlent que l'équilibre entre dénitrification et réduction dissimilative dépend de la présence de matière organique facilement labile (i.e. facilement dégradable) ainsi que des concentrations en nitrates et en fer réduit (Fe^{2+}) dans l'eau (Rahman et al. 2019).

L'azote associé aux particules peut également être retenu par **sédimentation** (Van Oostrom 1995). Ce processus peut être important lors d'érosion en amont ou dans les zones humides alluviales. Son efficacité est augmentée en présence de végétation qui favorise les dépôts.

Le passage de l'ammonium à l'ammoniac et sa **volatilisation** vers l'atmosphère est une voie d'élimination de l'azote qui reste restreinte dans nos milieux tempérés en raison de pH et de température élevés nécessaires à cette réaction (Reddy et Patrick 1984).

L'**anammox** est l'oxydation anaérobie de l'ammonium par les nitrites qui libère du N_2 . C'est une voie de transformation clef dans le cycle global de l'azote (Arrigo 2005) qui peut participer à 50% des émissions de N_2 depuis les océans (Kuypers et al. 2006). Des études récentes démontrent la présence d'une importante diversité de bactéries qui réalisent ce processus dans les milieux d'eau douce à l'interface entre les eaux de surface et les eaux souterraines (Wang et al. 2012). Ceci suggèrent qu'une part importante du N_2 peut être produite par cette réaction (Zhu et al. 2013), comme cela a été observé dans une zone humide artificielle où 24% des émissions de N_2 étaient issues de ce processus (Erler et al. 2008). Plus récemment, la contribution de l'anammox dans un marais d'eau douce d'Est de la Chine a été estimé entre 4,3% et 38,5% des émissions total en N_2 (Shen et al. 2018). Cette forte amplitude s'explique par les variations temporelles du processus en partie liées aux variations de concentrations en nitrates. Un des avantages de ce moyen d'élimination de l'azote par production de N_2 est qu'il ne nécessite pas d'apports externes en carbone comme source d'énergie (Saeed et Sun 2012). Ainsi, l'élimination de l'azote par anammox semble devenir importante dans les milieux où la dénitrification est limitée par les faibles teneurs en carbone organique (Megonigal et al. 2003). La découverte de ce processus étant relativement récente (Devol 2003), d'autres données devraient être disponible sur le sujet dans un futur proche (Zhou et al. 2014).

Les processus majeurs qui réalisent la sous-fonction de rétention et d'élimination de l'azote sont, respectivement, l'assimilation par les plantes et la dénitrification (Hefting et al. 2005 ; Zhou et al. 2014). L'intensité de ces processus et les paramètres qui les influencent sont détaillés ci-après.

Chiffres globaux et processus majeurs associés à la sous-fonction de puits d'azote

- Les zones humides retiennent une proportion plus élevée de la charge en azote total qui les traverse que les lacs ou les rivières (Saunders et Kalff 2001) ;
- D'après la synthèse bibliographique de Fisher et Acreman en 2004, 80% (43 cas sur 57) des zones humides diminuent les flux en azote total ;
- L'élimination de l'azote a particulièrement été étudiée dans le cas de zones riveraines (*i.e.* ripariennes) (Clément 2001; Curie 2006) qualifiées de « *zone tampon* » entre les versants et les cours d'eau qui limitent la détérioration des eaux en aval (Brinson et al. 1984 ; Jacobs et Gilliam 1985 ; Peterjohn et Correll 1984) ;
- Toutefois, les marais salants réalisent également une sous-fonction de puits importante, Jordan et al. (2011) estiment qu'à **l'échelle mondiale, ces écosystèmes éliminent 33% de la charge en azote réactif qu'ils reçoivent** (Jordan et al. 2011) ;
- Les processus majeurs qui soutiennent la sous-fonction de puits de l'azote sont la dénitrification et l'assimilation par les plantes (Hefting et al. 2005 ; Zhou et al. 2014) ;
- D'autres processus de rétention de l'azote dans les zones humides (*i.e.* anammox, volatilisation, rétention par les sédiments, immobilisation bactérienne, réduction dissimilative des nitrates en ammonium) peuvent représenter une part importante de l'abattement de l'azote en fonction des conditions du milieu.

- **Dénitrification**

La dénitrification est le processus majeur responsable de l'élimination permanente des nitrates dans les zones humides (Pinay et al. 2007 ; Saunders et Kalff 2001), plus particulièrement dans les zones humides boisées, les marais salants, les marais d'eau douce et les rizières (Mitsch and Gosselink 2015). Réalisée principalement grâce à l'activité de bactéries anaérobies facultatives (Knowles 1990), la dénitrification assure le passage de l'azote depuis la lithosphère et l'hydrosphère vers l'atmosphère (Knowles 1982 ; Mitsch et Gosselink 2015).

Paramètres impliqués et influençant le processus de dénitrification

Les **trois facteurs primordiaux** dans la mise en place de la dénitrification (Bernard-Jannin et al. 2017, Curie 2006) sont présentés ci-après.

La **présence de nitrates** en quantité suffisante et un état hydrique du sol adéquat sont le point de départ (Jordan et al. 2011 ; Poe et al. 2003). L'étude statistique de Jordan et al. (2011) basée sur 190 observations rapportées dans la littérature montre que **la quantité d'azote réactif éliminée dans les zones humides est proportionnelle et positivement corrélée à la charge en azote réactif entrant**. Toutefois, comme cela peut être le cas lorsque les zones humides sont utilisées comme zones tampon face aux apports agricoles chargés en nutriments, **des quantités en nitrates trop importantes peuvent impacter la biodiversité du système**. En effet, l'augmentation de la production primaire accroît la compétitivité des espèces végétales entre elles et favorise le développement d'espèces nitratophiles plus compétitives, ce qui modifie l'équilibre du milieu (Hefting et al. 2013). Les zones humides n'ont pas toutes la même sensibilité face à l'augmentation de la charge azotée. Leur vulnérabilité dépend de leur charge « initiale » en nutriment, qui correspond à celle trouvée à l'état « naturel ». Pour les milieux oligotrophes ou mésotrophes (*e.g.* tourbières), des détériorations de la biodiversité sont présumées pour des charges supérieures à $4 \text{ gN.m}^{-1}.\text{an}^{-1}$ et $0.5 \text{ gP.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Les charges en phosphore doivent être prises en compte simultanément car ces deux espèces chimiques peuvent être importantes dans le développement du phénomène d'eutrophisation. Pour des milieux avec des concentrations en nutriments naturellement plus élevées, les seuils de détériorations avancés sont de l'ordre de $50 \text{ gN.m}^{-1}.\text{an}^{-1}$ et $4 \text{ gP.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Ces limites ont été établies à partir de plusieurs études scientifiques et peuvent être amenées à être réévaluées. Dans les deux cas, des limites de tolérance plus élevées en azote par rapport au phosphore s'explique par la forte activité dénitrifiante dans ces milieux (Hefting et al. 2013).

De faibles teneurs en oxygène dissous sont également nécessaires. En présence d'oxygène les bactéries l'utilisent car il est plus efficace énergétiquement. Toutefois, la dénitrification peut s'enclencher dans des conditions à faibles teneurs en oxygène dissous, comprise entre 0.2 et 2 mg/l (Focht et Chang 1975; Nakajima, Hayamizu, et Nishimura 1984; Trevor 1985). Les teneurs en oxygène dissous dans le sol dépendent de la saturation en eau. Un seuil à 60% d'humidité en dessous duquel la dénitrification n'a pas lieu a été établi à partir de plusieurs études (Clément 2001).

La présence d'une source d'énergie sous forme de composé carboné dégradable par les micro-organismes hétérotrophes est primordiale (Groffman et al. 1991). Plus cette source est importante et disponible, plus l'activité de dénitrification est susceptible de se mettre en place (Hill et Cardaci 2004 ; Paul et Clark 1996). Ce carbone minéralisable est plutôt présent dans les horizons supérieurs du sol les plus riches en matière organique. Les bactéries autotrophes utilisent, elles, des substrats minéraux comme source d'énergie pour la réduction des nitrates.

D'autres paramètres physico-chimiques comme la température et le pH conditionnent le développement et l'intensité de la dénitrification. Ils sont détaillés ci-après.

La dénitrification est le premier processus à se déclencher après la consommation de l'oxygène. C'est une étape dans la séquence de réduction présentée en section 4.2 qui s'établit au cours de l'oxydation (*i.e.* dégradation) de la matière organique. Lors de cette séquence de réduction, le **potentiel d'oxydoréduction diminue**. Le **potentiel d'oxydoréduction** couramment appelé potentiel redox ou Eh exprime le pouvoir oxydant ou réducteur d'un milieu. Plus l'Eh est élevé, plus le milieu possède des composés chimiques oxydés. De manière théorique, il est admis que la dénitrification se déroule pour une gamme de Eh comprise entre +100 et +400 mV (Reddy et D'Angelo 1994). Toutefois, les mesures réalisées dans les milieux reflètent la grande diversité de couples redox et de réactions associées en fonction de la température et du pH.

La gamme de **pH** optimale pour la dénitrification est comprise entre 7 et 8 mais peut se produire également pour un pH compris entre 4 et 11 (Knowles 1982). Les pH faibles limitent la densité bactérienne et la nitrification (Clément 2001). Ainsi, dans les sols acides (*e.g.* tourbières), la dénitrification est limitée.

La température possède un rôle important dans la régulation de la dénitrification (Jordan et al. 2011). Des conditions comprises entre 0 et 5°C limitent le processus. Son intensité augmente jusqu'à 25°C puis évolue peu jusqu'à 60°C (Curie 2006). La température influence également d'autres paramètres comme la solubilité de l'oxygène. Plus la température est élevée, plus la solubilité de l'oxygène diminue, ce qui favorise la mise en place de la dénitrification.

L'hydropériode influence la dynamique du carbone et par conséquent celle de l'azote (Pinay et al. 2002). L'alternance de conditions oxygénée et anaérobie par la fluctuation de l'engorgement du sol augmente l'intensité de dénitrification dans un sol (Groffman et al. 1987). Les zones de dénitrification et de nitrification sont ainsi proches et la nitrification de l'ammonium en nitrate en condition aérobie permet l'élaboration d'un stock de nitrates potentiellement disponible pour être dénitrifié après le rétablissement de conditions anaérobies. Ainsi les zones saturées en eau de manière permanente ne sont pas des sites où la dénitrification est la plus importante (Pinay et al. 1993). Toutefois la fluctuation de l'engorgement ne doit pas être trop rapide car un temps de contact suffisant entre l'eau et les solutés qu'elle contient est nécessaire pour favoriser et augmenter leur utilisation par les micro-organismes (Pinay et al. 2002). La synthèse de Hefting et al. (2004) basée sur 13 zones humides ripariennes d'Europe de l'Est et d'Europe centrale, montre que la dénitrification est favorisée quand le niveau de la nappe est entre -10 et -30 cm. Pour une profondeur de -10 cm, les conditions sont propices à l'accumulation du NH_4^+ par le processus d'ammonification. En revanche, une profondeur inférieure à -30 cm est bénéfique à la nitrification et à l'accumulation de nitrates.

Castaldelli et al. (2018) déterminent que les taux de dénitrification sont plus élevés dans le cas de sédiments colonisés par des **végétaux** (ici *Phragmites australis*, roseau commun), en comparaison avec un système qui en est dépourvu. La présence de végétaux soutient l'accroissement et l'activité des micro-organismes notamment au niveau de la rhizosphère et des biofilms épiphytes. Ce même constat est observé par Hinshaw et al. (2017) où le suivi d'un marais salant dans la partie Nord du golfe du Mexique a souligné **une capacité de dénitrification quatre fois plus importante dans des sédiments avec un couvert végétal**. Ceci s'explique d'une part par des conditions plus favorables au couplage nitrification-dénitrification en présence de végétaux. En effet, les racines des plantes transportent de l'oxygène dans les horizons anoxiques. D'autre part, l'exsudat provenant des racines et la matière

organique sont des formes de carbone organique labile facilement utilisable comme source d'énergie pour les bactéries hétérotrophes (He et al. 2016 ; Henry et al. 2008). La comparaison de taux de dénitrification entre des zones humides avec des couverts végétaux de prairie ou de forêt par Hefting et al. (2004) souligne qu'il n'y a pas de différence significative entre ces deux types de végétation.

Les sols ou les sédiments de **texture**⁴⁶ fine, composés d'argiles (taille inférieure à 2 µm) et/ou de limons (taille comprise entre 50 µm et 2 µm) possèdent une surface spécifique⁴⁷ importante qui fournit un grand nombre d'habitat microbiens (Ranjard et al. 2000 ; Pinay et al. 2002). Les taux de dénitrification les plus élevés sont mesurés dans des matrices fines. Par exemple, pour les plaines d'inondation, un seuil de 65% d'argile et de limon en dessous duquel la dénitrification n'a pas lieu a été déterminé (Pinay et al. 2002).

L'augmentation de la **salinité** réduit l'activité et la quantité de bactéries dénitrifiantes, diminuant la capacité dénitrifiante des zones humides dans un contexte où les intrusions salines se font toujours plus menaçantes (Wang et al. 2018).

Enfin, Castaldelli et al. (2018) ont réalisés des expérimentations en laboratoire à partir de sédiments prélevés dans des drains du Nord de l'Italie. Les résultats montrent que dans des systèmes où la **vitesse du courant** est faible, la dénitrification est limitée par des apports en nitrates trop lents et donc trop faibles vers la zone humide.

Les communautés bactériennes dénitrifiantes dans le sol sont nombreuses et leur présence n'est pas un facteur limitant de ce processus. Cette diversité de communauté explique que les conditions optimums de leur développement soient variées (Curie 2006).

Même si certains paramètres semblent prévaloir devant d'autres, leur importance relative est encore discutée (e.g. He et al. 2016 ; Pinay et al. 2007). L'analyse statistique de Pinay et al. (2007) met en avant, par ordre d'importance, que l'humidité du sol, la température et la présence de nitrates sont trois paramètres clefs dans l'établissement de la dénitrification dans les zones humides alluviales.

Quantité d'azoté abattue par dénitrification

Il a été déterminé au début des années 90 que le taux de dénitrification à l'**échelle mondiale** était de 18 Tg-N.an⁻¹ (1Tg = 10¹²g) (Armentano et Verhoeven 1990), une part importante étant soutenue par les rizières. Rapporté aux apports globaux en azote réactif dans les milieux (Galloway et al. 2003 ; Galloway et al. 2004), Jordan et al. (2011) évaluent que l'élimination de l'azote s'élève à 11% des apports naturels, 17% des apports anthropogéniques (agriculture, déchets lors de combustion d'énergie fossile) et 8% des apports totaux.

Les taux de dénitrification varient de manière importante entre chaque zone humide (Tableau 14). Ils fluctuent également suivant les années et les saisons, en fonction des conditions physico-chimiques du milieu, mais aussi spatialement (Clément 2001). L'étude de Pinay et al. (2007) rapporte, entre autres, les taux de dénitrifications mesurés tous les mois ou tous les deux mois pendant trois années dans les sols de plaines d'inondation adjacentes à sept rivières localisées en Europe. Ces taux varient de manière importante, entre 0 et 30 g-N.m⁻². mois⁻¹. Ils montrent également une tendance à l'augmentation dans les hautes (jusqu'à 62°N) et moyennes latitudes. Un suivi de zones ripariennes dans le bassin du fleuve Scorff en Bretagne, souligne que pour les cours d'eau d'ordre 6 (classification de Strahler), 53% des flux annuels en nitrates sont éliminés suite au drainage de ces eaux dans les zones humides et rivières, soit 21.1 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ (Montreuil et al. 2010).

⁴⁶ La texture d'un sol est déterminée à partir de la proportion relative en éléments fins qui le composent (Ramade, 2008). Les éléments fins sont par définition de granulométrie inférieure à 2 mm, qui correspond à la limite supérieure de la classe des sables. Les sables sont compris entre 2 mm et 50 µm, les limons entre 50 µm et 2 µm et les argiles en dessous de 2 µm. Le triangle de textures des sols, donne à partir de la proportion relative en sables, limons et argiles une représentation graphique de leur texture.

⁴⁷ Superficie de la surface d'une particule par unité de volume ou de poids.

Tableau 14. Dans Curie (2006) : Taux de dénitrification mesurés dans différents milieux (modifié d'après Fustec et Thibert, 1996).

Milieux	Pertes d'azote (N-NO ₃) en mg/m ² /jour	Auteurs
Ripisylve	0 à 3.46	Comin et al. (1997)
	71.28	Cooper et Cooke (1984)
	5.75	Emmet et al. (1994)
	2 à 53	Pinay (1986)
	102 à 122	Reddy et al. (1989)
	0.2 à 7.6	Warwick et Hill (1988)
Prairie	0.7	Schnabel et Stout (1994)
	30	
Estuaires	28.8	Jenkins et Kemp (1984)
	11.06 à 108	Weston et al. (1996)
Marais salé	67.5	Kaplan et al. (1979)
	20 à 20.8	White et Howes (1994)
Lacs	0.67 à 57.6	Seitzinger (1988)
	3.7	Smith et Delaune (1983)
Sédiments de rivière	10 à 59	Hill (1983)
	33.6 à 470	Christensen et al. (1990)
Sols (65 sols différents)	0 à 35	Eichner (1990)
	22.5	Ryden et al. (1984)
	8 à 27	Liang et MacKenzie (1994)

Dans un rapport de 2012⁴⁸, le CGDD fournit une estimation globale de la capacité de dénitrification de la plaine alluviale de la Bassée qui s'étend sur 12 787 hectares en amont de Paris dans la vallée de la Seine. Ces données, pour l'année 2007, suggèrent une capacité « dénitrifiante » de 200 kg-N par hectare et par an. Toutefois ces estimations se basent sur une baisse des teneurs sortantes en nitrates par rapport aux teneurs entrantes. Elles reflètent donc l'ensemble des processus actifs dans la fonction de puits de l'azote et non le seul processus de dénitrification.

Le marais de Kervigen au bord de la baie de Douarnenez a été utilisé pour abattre une partie des teneurs élevées en azote d'un ruisseau côtier, le Kerhazo, dont les eaux causaient des développements algaux intensifs sur les plages (Piriou et al. 1999). Entre les mois d'avril et d'août, ce marais de 22 ha éliminait en moyenne 60% des teneurs en nitrates, soit 175 kg par jour ou encore 4 kg-N.ha⁻¹.j⁻¹. Cette élimination serait supportée pour 2/3 par la dénitrification et un tiers par l'assimilation de la biomasse. Les résultats montrent également que les teneurs en azote retenues sont faibles en période de fort débit, mais peuvent atteindre jusqu'à 90% quand les conditions hydrologiques optimales sont réunies.

Dénitrification

- ➔ La dénitrification est un processus microbien qui permet l'élimination des nitrates de manière permanente, sous forme de N₂ lorsqu'elle est complète ;
- ➔ **C'est le processus majeur responsable de l'élimination permanente des nitrates dans les zones humides** (Pinay et al. 2007 ; Saunders et Kalff 2001) ;
- ➔ La mise en place de ce processus nécessite la présence de nitrates, l'absence d'oxygène ou des teneurs très faibles et la présence d'une source d'énergie (carbone organique facilement minéralisable) (Bernard-Jannin et al. 2017, Curie 2006) ;
- ➔ D'autres paramètres comme la température, le pH, le taux de saturation en eau, la texture du sol (*i.e.* granulométrie), la salinité influencent également la dénitrification ;
- ➔ L'engorgement permanent d'un sol ne favorise pas l'élimination de l'azote par dénitrification. En revanche, des saturations en eau régulières et limitées dans le temps favorisent le recyclage de l'azote dans la zone humide (Pinay et al. 2002) ;
- ➔ Armentano et Verhoeven (1990) estiment qu'à l'échelle globale, le taux de dénitrification par les zones humides est de l'ordre de 18 Tg-N.an⁻¹, une part importante étant soutenue par les rizières.

⁴⁸ Commissariat général au développement durable. 2012. «Evaluation économique des services rendus par les zones humide. Le cas de la plaine alluviale de la Bassée.». Economie et évaluation. Etudes & Documents.

- ➔ Toujours à l'échelle globale, Jordan et al. (2011) évaluent que l'élimination de l'azote s'élève à 11% des apports en azote naturels, 17% des apports anthropogéniques et 8% des apports totaux.
- ➔ D'après la littérature, à l'échelle d'une zone humide, les taux de dénitrification sont de l'ordre de quelques mg à centaines de mg d'azote par m² et par jour. Soit du gramme à la centaine de gramme par m² par an, ou encore de dizaines de kg à la tonne d'azote par hectare et par an.

- Assimilation végétale et bactérienne

A travers leurs racines, les végétaux absorbent l'azote sous forme de nitrate et dans une moindre mesure sous forme d'ammonium. Dans la plante, la transformation de l'azote inorganique en azote organique se réalise par une série de processus enzymatique. L'enzyme nommée nitrate réductase agit pour réduire les nitrates en nitrites. Elle serait l'enzyme limitant l'absorption des nitrates par les plantes (Curie 2006). Ensuite, la nitrite réductase réduit les nitrites en ammonium qui sont dans une dernière étape synthétisés sous forme organique (*e.g.* amines) (Curie 2006).

L'assimilation par les végétaux est la seconde voie principale de rétention de l'azote dans les zones humides. Contrairement à la dénitrification, cette absorption est temporaire puisque que la sénescence des végétaux libère progressivement une partie de l'azote accumulé, au cours du processus d'incorporation au sol puis de minéralisation de la matière organique (Groffman et al. 1991). Toutefois, durant les périodes de croissance végétale, l'assimilation de l'azote limite les flux sortants de la zone humide, augmente le temps de résidence des nutriments dans le milieu (Hefting et al. 2005) et diminue pour une échelle de temps restreinte, les risques d'eutrophisation en aval. De plus, dans le cas de fauche et d'exportation de la biomasse végétale, la rétention de l'azote par les plantes est permanente (Dhondt et al. 2006 ; Lin et al. 2002).

L'assimilation par les micro-organismes du sol représente à certaines périodes de l'année une part importante de l'azote immobilisé dans la litière (*e.g.* Clément 2001).

Paramètres impliqués et influençant le processus d'assimilation par les plantes

Deux paramètres principaux influencent la capacité d'absorption de l'azote par les plantes (Mitsch et Gosselink 1993) :

- la **concentration en azote** dans le milieu, issu d'apports externes ou du recyclage interne ;
- le **type de formation végétale**.

L'influence réelle du type de végétation sur la capacité d'assimilation de l'azote est discutée (Hefting et al. 2005). Comme le synthétise Hefting et al. (2005) et Gayet et al. (2016), certains auteurs considèrent que les zones humides boisées ont une capacité de rétention de l'azote plus importante que les couverts herbacés, et ce pour plusieurs raisons. D'une part, leur biomasse totale est plus importante et plus permanente que les couverts végétaux herbacés (Hefting et al. 2005). En effet, la durée de stockage de l'azote dans les tissus végétaux ligneux est élevée (Maltby 2009). D'autre part, leur enracinement plus profond leur permettrait d'assimiler de l'azote sur un plus grand volume, tout en libérant des exsudats (*i.e.* matière organique) disponible pour soutenir la dénitrification (He et al. 2016 ; Henry et al. 2008). En revanche, d'autres études ont souligné soit des capacités de rétention de l'azote plus élevées dans des zones humides herbacées (Kuusemets et al. 2001 ; Groffman et al. 1991 ; Schnabel et al. 1996), soit une immobilisation de l'azote similaire pour différents types de couverts végétaux (Clément et al. 2003 ; Clément et al. 2003 ; Clément et al. 2002 ; Lyons et al. 2000 ; Mayer et al. 2007 ; Sabater et al. 2003 ; Vought et al. 1994).

D'autres paramètres doivent être considérés :

- le taux de production primaire au sein de la zone humide dont l'intensité est saisonnière ;
- la vitesse de minéralisation de la matière organique ;
- le mode de gestion (*e.g.* récolte).

Ainsi, l'équilibre entre le taux d'assimilation et le taux de décomposition de la matière organique influence la capacité de rétention de l'azote par les végétaux, en fonction de l'intensité de la translocation⁴⁹, du lessivage⁵⁰ et de la durée de vie des tissus végétaux (Johnston 1991).

L'assimilation végétale montre une forte **variabilité annuelle**. Cette temporalité est explicitement mise en avant par l'étude de Clément (2001). La dynamique de l'azote a été étudiée au cours d'un cycle végétatif complet, dans une zone humide riparienne localisée à 10 km au sud-ouest de la baie du Mont-Saint-Michel. Cette zone humide est située au bord d'un cours d'eau d'ordre 4 (Le Petit Hermitage), couvre 5,2 ha (650 m de long pour 80 m de large) et possèdent trois secteurs de couverts végétatifs distincts : forêt, arbuste et prairie. Les données associées au suivi sont synthétisées dans la Figure 45 et montrent que différents processus temporels se succèdent durant l'année. Au cours de la période printemps-été, la croissance végétale immobilise une quantité importante d'azote, soit 150 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. Une fraction significative de l'azote (44 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹) stockée dans les tissus végétaux par translocation est préservée du processus de vieillissement des tissus (*i.e.* sénescence). Dès le début de l'automne, la décomposition de la litière libère par lessivage de l'azote dans le milieu (22 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹), dont une partie est immobilisée par les bactéries (37 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹). L'immobilisation bactérienne de l'azote est un processus important de rétention pendant l'hiver. Ensuite, la minéralisation de la matière organique transforme progressivement et lentement l'azote organique en azote inorganique (27 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹) (Clément 2001). Une variabilité interannuelle existe également. Lors d'hivers secs, les nitrates s'accumulent dans le sol et ne sont pas lessivés, ce qui constitue un reliquat d'azote (Figure 45). En revanche, lors d'hivers pluvieux, le lessivage du sol limite la présence de ce reliquat (Girard et al. 2005).

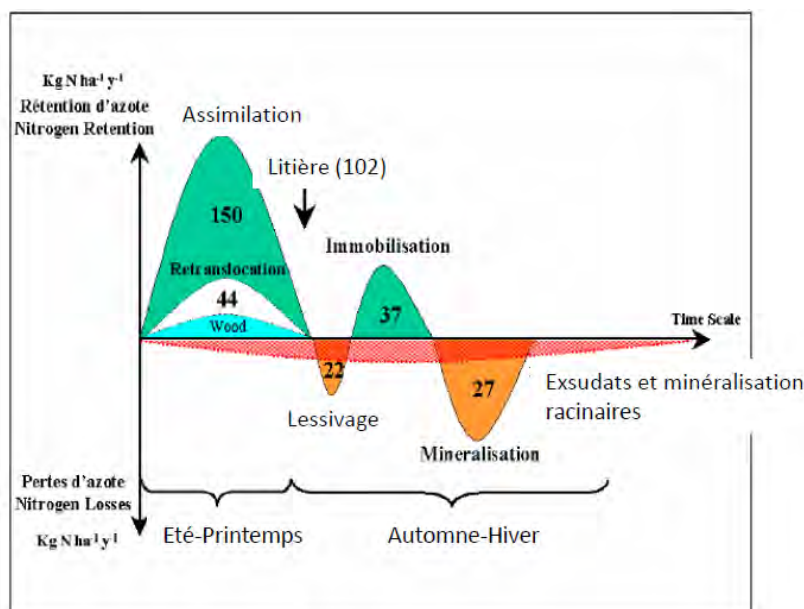


Figure 45. Dans Clément (2001), schéma résumant la rétention et la perte d'azote moyenne mesurée sur les 3 sites d'étude lors d'un cycle végétatif complet.

Quantité d'azote retenue par assimilation

Le Tableau 15 synthétise les résultats de l'étude de Clément 2001. Les données soulignent que l'assimilation annuelle de l'azote fluctue entre 90 Kg.ha⁻¹.an⁻¹ (soit 9,0 g-N.m⁻².an⁻¹) et 252 Kg.ha⁻¹.an⁻¹ (soit 25,2 g-N.m⁻².an⁻¹). Ce dernier chiffre correspond à celui de la zone en Friche et comme le souligne Clément (2001), ce taux d'assimilation

⁴⁹ Dans Ramade (2008) : **Translocation** ~ radiculaire (radicular translocation) : « phénomène d'absorption des substances minérales ou organiques contenues dans les sols par les végétaux suivie de leur passage dans les parties aériennes par suite de la circulation de la sève brute ».

⁵⁰ Dans Ramade (2008) : **Lessivage** (de la matière organique) : « Phénomène de dissolution et d'entraînement des particules insolubles propres aux dépôts foliaires ou sur les autres parties aériennes des végétaux ».

élevé est semblable à celui retrouvé dans des sites naturels à Phragmites, dont la productivité est importante (Oorschot 1994). Parmi la quantité d'azote piégée de manière temporaire, entre 41% et 82% sont restitués sous forme de litière, tandis que la translocation permet un stockage plus permanent de l'azote, allant de 18 à 59% de l'azote accumulé (Clément 2001).

Tableau 15. Dynamique de l'azote pour trois types de couverts dans une zone humide localisée en Bretagne, à 10 km au sud-ouest de la baie du Mont-Saint-Michel (Clément 2001). Tableau mis en forme par Dausse (2018)⁵¹.

	Friche	Forêt	Prairie
Production primaire annuelle (kg/ha)	19400	5000	6000
Assimilation d'azote annuelle (kgN/ha)	252	90	95
Azote restitué au sol dans l'année sous forme de litière (kgN/ha) (a)	204 (82 %)	63 (66 %)	39 (41 %)
Azote conservé par la plante (kgN/ha)	48 (18 %)	27 (33 %)	56 (59 %)
Minéralisation (kgN/ha) (b)	123,8	9,1	14,5
Immobilisation (kgN/ha) (c)	96	6	8
Pourcentage d'azote de la litière libéré la première année ((b-c)/a*100)	13,7 %	4,5 %	16,5 %

L'étude de Hefting et al. (2005) sur 10 zones humides ripariennes à couverts herbacés ou forestiers localisées en Europe, souligne que le taux d'azote assimilé par les plantes est de l'ordre d'une dizaine de g-N.m⁻².an⁻¹ (Tableau 16). Ils concluent ainsi que même si l'assimilation est parfois considérée comme un processus secondaire dans les zones humides ripariennes, il est responsable annuellement de 13% à 99% de l'immobilisation de l'azote.

Tableau 16. a) Taux d'absorption et libération de l'azote par la végétation et les micro-organismes dans les zones humides riveraines herbacées (les données sont des moyennes, les écarts types sont entre parenthèses, n = 3). b) Taux d'absorption et libération de l'azote par la végétation et les micro-organismes dans les zones humides riveraines forestières (les données sont des moyennes, les écarts types sont entre parenthèses, n = 3). Dans Hefting et al. 2005.

a						
Country	The Netherlands	Netherlands mown	France	Switzerland mown	Romania	
Vegetation (living)						
N uptake (g N m ⁻² yr ⁻¹)	9.51 (0.86)	14.61 (2.57)	10.01 (0.87)	14.21 (0.53)	8.30 (0.68)	
N retranslocation (g N m ⁻² yr ⁻¹)	1.83 (0.10)	0.33 (0.06)	2.51 (0.18)	0.86 (0.50)	3.19 (0.61)	
N export—mowing (g N m ⁻² yr ⁻¹)		13.61 (2.42)		12.06 (0.98)		
Litter						
N leaching (g N m ⁻² yr ⁻¹)	—	—	0.12 (0.1)	—	2.51 (0.15)	
N immobilization (g N m ⁻² yr ⁻¹)	1.86 (0.52)	0.16 (0.08)	0.88 (0.86)	—	0.19 (0.51)	
N mineralization (g N m ⁻² yr ⁻¹)	4.71 (1.58)	0.33 (0.07)	1.94 (0.74)	1.13 (0.04)	1.61 (0.45)	
Retention (g N m ⁻² yr ⁻¹)	4.83 (2.67)	0.51 (0.34)	6.32 (2.38)	0.16 (0.04)	1.19 (0.50)	
b						
Country	Poland	The Netherlands	France	Switzerland	Romania	Spain
Vegetation (living)						
N uptake (g N m ⁻² yr ⁻¹)	15.65 (0.87)	14.87 (1.12)	12.83 (1.86)	11.51 (2.24)	17.35 (2.29)	12.28 (0.60)
N retranslocation (g N m ⁻² yr ⁻¹)	2.97 (1.40)	3.37 (0.41)	5.43 (0.88)	2.66 (1.26)	1.34 (0.80)	2.57 (0.58)
Litter						
N leaching (g N m ⁻² yr ⁻¹)	1.30 (0.16)	0.29 (0.35)	0.09 (0.03)	—	2.12 (1.90)	0.54 (0.36)
N immobilization (g N m ⁻² yr ⁻¹)	6.03 (1.30)	0.32 (0.22)	0.84 (0.15)	0.39 (0.16)	1.64 (0.43)	2.95 (1.10)
N mineralization (g N m ⁻² yr ⁻¹)	1.83 (0.63)	4.97 (0.78)	1.21 (0.41)	5.16 (0.79)	4.42 (1.00)	3.22 (1.11)
Total retention (g N m ⁻² yr ⁻¹)	15.62 (1.40)	6.56 (1.31)	6.95 (0.78)	4.08 (1.80)	11.11 (1.36)	8.89 (0.59)

⁵¹ Dausse, A. 2018. Cycle et abattement de l'azote dans les zones humides. Support de présentation de journée technique. Forum des marais atlantiques. http://www.forum-zones-humides.org/iso_album/fma_formation_n_dans_zh_2018.pdf

Assimilation par la végétation

- L'assimilation de l'azote par la végétation est le deuxième processus majeur responsable de la rétention des nitrates dans les zones humides (Hefting et al. 2005 ; Zhou et al. 2014) ;
- Ce processus est temporaire puisqu'une restitution partielle de l'azote a lieu au cours de la sénescence des tissus végétaux. Il favorise toutefois une augmentation du temps de résidence des nutriments dans les milieux humides, ce qui limite leur mobilité (Hefting et al. 2005) ;
- L'assimilation végétale de l'azote se chiffre entre quelques dizaines et centaines de $\text{g-N.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Clément 2001, Hefting et al. 2005) ;
- Le type de végétation peut influencer l'intensité de l'assimilation mais ce point reste encore discuté aujourd'hui (Clément 2001, Hefting et al. 2005) ;
- Outre l'absorption de composés chimiques azotés dissous, la présence de végétaux stimule l'élimination plus permanente de l'azote par la dénitrification (Castaldelli et al. 2018 ; He et al. 2016 ; Henry et al. 2008 ; Hinshaw et al. 2017).

- Complémentarité temporelle des processus

La contribution relative des processus de dénitrification et d'assimilation végétale dans la rétention de l'azote par les zones humides présente une variabilité temporelle (Curie 2006). L'activation de ces processus dans les milieux naturels et leur intensité maximale respective sont décalés dans le temps, ce qui permet leur complémentarité.

L'étude de ces deux processus par Pinay et al. (1995) sur deux forêts ripariennes situées le long de la Garonne montre un maximum du processus de dénitrification au printemps et un pic d'assimilation par les plantes depuis la fin du printemps jusqu'au début de l'été. En revanche, les études de Michelin (2001) et Moneron (1999), dont les suivies sont effectués respectivement en Champagne Crayeuse et dans le bassin de l'Essonne, mettent en évidence que l'activité dénitrifiante a lieu en période estivale jusqu'à la fin de l'automne (Figure 46).

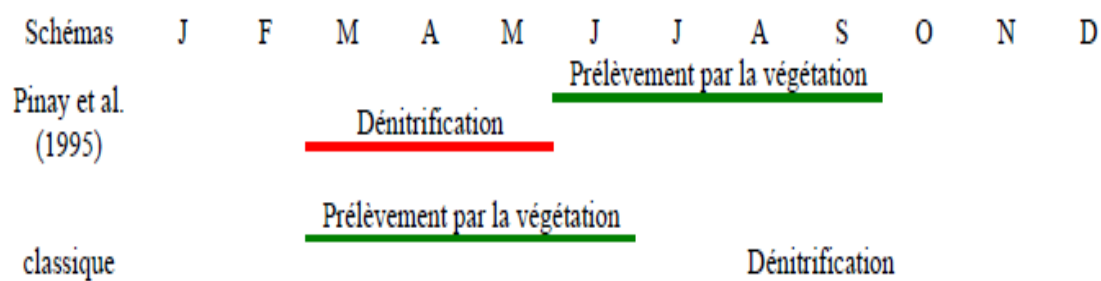


Figure 46. Dans Curie (2006) : Localisation temporelle des processus de rétention et d'élimination d'azote au cours de l'année en climat tempéré. Le schéma qualifié de classique est celui mis en avant par les études de Michelin (2001) et Moneron (1999).

- Dans les zones humides ripariennes, les flux de nitrates sont contrôlés au cours d'un cycle annuel par la complémentarité des processus de rétention et d'élimination de l'azote.

- Cas particuliers des zones humides connectées au cours d'eau

Zone active, zone potentielle et longueur d'interface avec le versant

Dans le cas d'élimination de nitrates provenant d'une nappe phréatique drainant un versant agricole par exemple, et selon un modèle conceptuel appliqué dans le cas de zones humides ripisylves, deux zones de capacités dénitrifiantes distinctes sont identifiées (Figure 47). La première, dite « zone active », est la partie de la zone humide à l'interface avec le versant qui réceptionne en premier les écoulements du versant. Les conditions sont favorables à

la dénitrification et la majeure partie des nitrates allochtones (*i.e.* provenant du versant) peut être éliminée par dénitrification ou absorbée par la végétation (Haycock et al. 1997). Comme le rapporte Clément (2001), l'écoulement de la nappe phréatique sur une dizaine de mètres sous la zone ripisylve soutient un abattement de 70 à 100% de l'azote (Cooper 1990 ; Peterjohn et Correll 1984 ; G. Pinay et Labroue 1986). La seconde, dite « zone potentielle » est le secteur de la zone humide localisé plus en aval par rapport à l'écoulement. C'est une zone de dénitrification potentielle car ce processus est généralement restreint par les faibles teneurs en nitrates. Les processus de dénitrification et d'absorption sont principalement soutenus par les nitrates issus de composés organiques du milieu. Ainsi, l'efficacité de la zone humide à dénitrifier dépend de la longueur de l'interface entre la zone humide et le versant terrestre (Clément 2001 ; Pinay et al. 2002). Dès lors, la longueur de l'interface est plus importante que la superficie de la zone humide dans la capacité d'élimination des nitrates (Clément 2001). Or, les zones ripariennes de tête de bassin possèdent des interfaces avec le bassin versant adjacent plus grandes et les apports en azote se font principalement sous forme de nitrates. Ceci leur offrent une capacité de dénitrification plus élevée que les zones riveraines aval dont la longueur d'interface est moins importante et dont les apports en azote se font plutôt sous forme particulaire (Clément 2001).

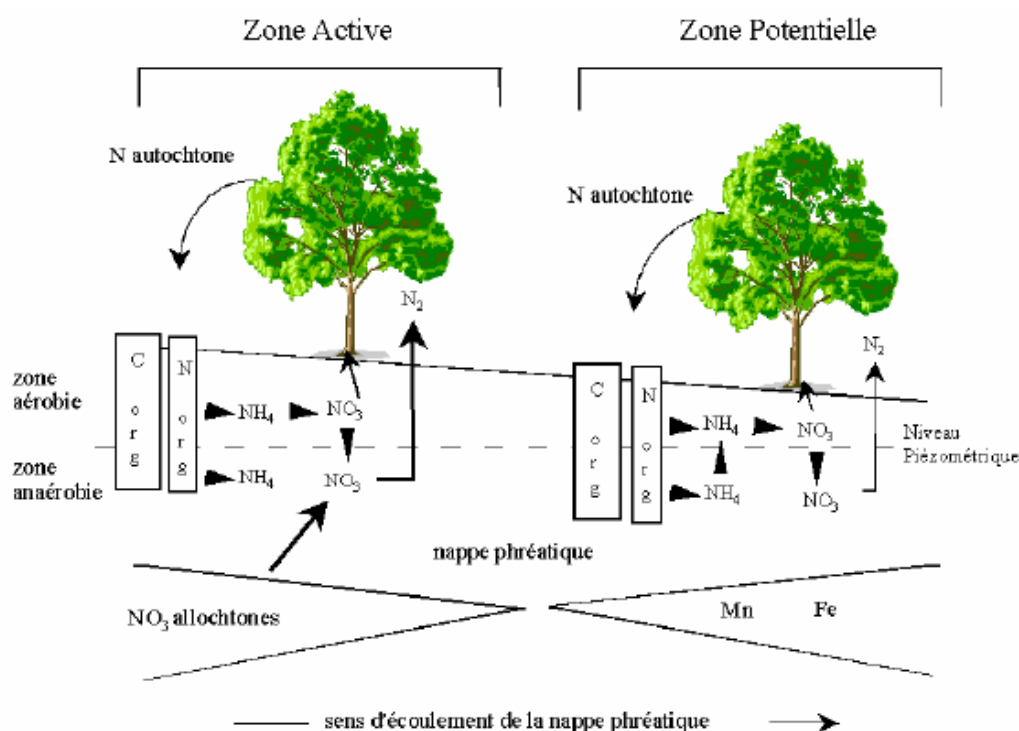


Figure 47. Dans Clément (2001), modèle conceptuel de la régulation des flux d'azote provenant des nappes phréatiques. D'après Pinay et Décamps (1988).

Importance de la largeur riveraine

Comme précisé auparavant, les zones humides ripariennes sont considérées et présentées comme un moyen précieux de préventions contre les apports en excès de nutriments vers les cours d'eau, ce qui explique que leur protection soit particulièrement recommandée et appliquée à travers le monde (Groffman et al. 2009). Un paramètre couramment discuté est celui de la largeur riveraine nécessaire à une rétention maximale de l'azote.

D'après plusieurs études localisées aux Etats-Unis et en Europe, Vidon et Hill (2006) concluent qu'une « **largeur riveraine inférieure à 20 m est souvent suffisante pour éliminer efficacement les nitrates, à moins que les sédiments riverains soient de granulométrie grossière ou que le transport des nitrates se produise principalement dans des suintements d'eaux souterraines alimentées en surface** ». Vidon et Hill (2006) proposent également que les caractéristiques hydrogéomorphologiques soient utilisées pour évaluer la capacité de piégeage de la zone humide. De plus amples exemples, détails et paramètres contrôlant la variabilité du potentiel de rétention des nitrates dans l'espace et dans le temps dans les zones humides ripariennes sont rapportés dans Groffman et al. (2009). Ces derniers rapportent que de nombreux cas, la plus grande part de nitrates est éliminée dans les 10 à 20 m

depuis sa limite avec l'écosystème strictement terrestre. La quantité de nitrates peut également être éliminée de manière plus soudaine lors de la traversée d'une couche riche en matière organique (Groffman et al. 2009).

L'étude de Mayer et al. (2007) synthétise des données sur 89 zones ripariennes, extraites de 45 publications. Mayer et al. (2007) concluent que dans le cas des zones ripariennes, la largeur de la zone tampon est un paramètre important dans l'élimination des nitrates dans le sol. Cette synthèse suggère que les bandes de largeur supérieure à 50 m éliminent de manière plus systématique des quantités importantes d'azote que les bandes de largeur inférieure à 25 m. Les données indiquent également que le type de végétation n'influence pas la quantité d'azote piégée. Pinay et al. (2015), Mc Clain et al. (2003) montrent que le temps de résidence (durée de transit) des nitrates dans les zones ripariennes est un paramètre majeur pour leur élimination. Des facteurs complémentaires tels que la pente (vitesse du flux), la texture du sol (conductivité hydraulique) et la largeur de la zone riparienne sont aussi à considérer. Les conditions hydromorphologiques au sein des bandes ripariennes sont donc essentielles pour l'élimination des nitrates (dénitrification, assimilation par les végétaux).

De Sosa et al. (2018) s'intéressent aux évolutions de la dynamique de l'azote dans une zone humide riparienne exploitée comme pâturage, **le long d'un transect de 25 m perpendiculaire** au cours d'eau. Ce site se situe le long de la rivière Conwy, (Galles du Nord, Royaume-Uni). Les résultats indiquent une importante variation spatiale des caractéristiques physico-chimique et biologique du sol (*i.e.* végétation, micro-organismes). Comme suggéré par d'autres études (*e.g.* Wierda et al. 1997), ces auteurs soulignent que le gradient hydrodynamique influence directement la répartition des plantes. Dans cet exemple, deux zones distinctes de Jonc (*Juncus effusus*) à sphaignes et callune (*Calluna vulgaris*) sont présentes en partant du cours d'eau. Entre les deux, une zone de transition de prairie est présente. Ces deux paramètres (*i.e.* plantes et caractéristiques du sol) contrôlent et influencent directement le type de bactéries présentes dans le sol, qui se distribuent également en fonction des concentrations en nutriments dans le milieu (Six et al. 2002). Ainsi, cette variation de distribution de communautés bactériennes est supposée influencer la dynamique des nutriments. Les résultats indiquent dans ce cas que la dénitrification a lieu proche du cours d'eau.

Sous-fonction puits : synthèse des chiffres globaux et processus associés à la rétention et à l'élimination de l'azote (Tableau 17 et 18)

Tableau 17: Chiffres globaux associés à la sous-fonction de puits

Sous-fonction de puits				
Références	Echelle / Localisation des sites d'études	Types de zone humides	Processus	Résultats principaux - Estimation du taux de rétention et /ou d'élimination
Armentano et Verhoeven 1990	Revue bibliographique : Echelle globale	-	Dénitrification	18 Tg-N.an ⁻¹
Fisher et Acreman 2004	Revue bibliographique : Echelle globale : - 57 zones humides - 16 pays - Principalement Amérique du Nord, au moins 30% d'Europe puis Australie, Afrique et Asie.	Majoritairement marais/marécages et zones ripariennes	Tout processus confondus	- 80% des 57 zones humides étudiées retiennent une partie de l'azote entrant - Taux moyen de rétention : 67 ± 27% de la charge entrante
	Revue bibliographique : Echelle globale	20 marais/marécages et 22 zones humides ripariennes	Tout processus confondus	- 100% des zones humides ripariennes réduisent la charge en azote totale - 90% des marais/marécages
Jordan et al. 2011	Echelle globale (Calculs basés sur deux autres études)	Tous types confondus	Dénitrification (Basée sur l'estimation de dénitrification globale de Armentano et Verhoeven 1990 et les	Elimination : 11% des apports naturels 17% des apports anthropogéniques

			apports globaux en azote de Galloway et al. (2003)	8% des apports totaux
	Revue bibliographique : Echelle globale 109 observations	Tous types confondus	Tout processus confondus	47%
	Revue bibliographique : Echelle globale	Marais salants	Tout processus confondus, la dénitrification est toutefois mise en avant	33%
Land et al. 2016	Revue bibliographique : Echelle globale : - Principalement Amérique du Nord et Europe - 93 articles - 203 zones humides	- 80 % (n = 163) sont qualifiées de « surface d'eau libre », correspondant aux zones humides où un écoulement horizontal est visible - 3 % sont des zones humides ripariennes	Tout processus confondus	- taux médians de piégeage de l'azote total 93 g.m ⁻² .an ⁻¹ - soit une efficacité médiane de 37%.
Saunders et Kaff 2001	Revue bibliographique : - 23 zones humides, 23 lacs et 5 rivières - Amérique du Nord et Europe	Non spécifié	Trois processus confondus : - Dénitrification - Assimilation par les plantes - Sédimentation	Moyenne de rétention de la charge totale en azote : - ZH : 64% - Lacs : 34% - Rivières : 2%

Tableau 18 : Synthèse des processus biologique et physico-chimiques impliqués dans la sous-fonction de puits d'azote. L'ensemble de ces processus et les références associées sont détaillés dans le texte ci-dessus. De plus amples détails sont notamment disponibles dans Mitsch et Gosselink (2015) et Saeed et al. (2012). N_{org} correspond à l'azote organique. Les processus en italique sont également impliqués dans la sous-fonction de source détaillée dans le paragraphe suivant. Les réactions sont données dans une version simplifiée et vulgarisée et non dans une version chimique complète.

Processus biologique et physico-chimiques impliqués dans la sous-fonction de puits d'azote					
Processus	Voie	Condition physico-chimique	Réaction (simplifiée)	Piégeage permanent (P.) ou non permanent (N.P.)	Autres paramètres clefs
Processus majeurs					
<i>Dénitrification</i>	Microbiologique	Conditions anaérobies ou teneurs en oxygène dissous de 0.2 à 2mg/L	$NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$	P.	- Présence de nitrates - Présence d'une source de carbone organique labile
Assimilation par les plantes	Biologique	-	-	Fauche : P. Absence de fauche : N.P.	
Processus secondaires					
Dilution	Physico-chimique	-	-	N.P.	-
Immobilisation bactérienne	Microbiologique	-	$NO_3^- / NH_4^+ \rightarrow N_{org}$	N.P.	-
DNRA : Réduction dissimilative des nitrates en ammonium	Microbiologique	Conditions anaérobies strictes	$NO_3^- \rightarrow NH_4^+$	N.P.	Bactéries
Sédimentation	Physique	-	-	N.P.	Favorisé en présence de végétation

Volatilisation	Physico-chimique	pH > 8, température élevée	$\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NH}_3$	P.	-
Anammox	Microbiologique	Conditions anaérobies strictes	$\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2$	P.	-
Adsorption	Physico-chimique	-	Adsorption de NH_4^+ à la surface de particules chargées négativement (argiles, matière organique)	N.P.	-
Autres processus également impliqués dans la fonction de transformation qui influence donc le cycle de l'azote et indirectement la sous-fonction de puits					
Fixation	Microbiologique	-	$\text{N}_2 \rightarrow \text{N}_{\text{org}}$	-	-
Ammonification	Microbiologique	Conditions aérobies ou anaérobies	$\text{N}_{\text{org}} \rightarrow \text{NH}_4^+ / \text{NH}_3$	-	-
Nitrification	Microbiologique	Condition aérobie	$\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$	-	Bactéries nitrifiantes et nitratantes.

4.4.3 Sous-fonction de source

Les formes d'azote sortant des zones humides peuvent être multiples. Par exemple, les zones ripariennes, aux faibles teneurs en MO et forte conductivité hydraulique, sujettes à des apports importants en nitrates par les eaux souterraines ne permettent pas l'élimination des entrants en nitrates (voir Groffman et al. 2009).

Dans le cas de cette sous-fonction de source, seules les formes associées aux phases gazeuses de l'azote seront traitées. L'impact de leur présence dans l'atmosphère est multiple. Sur une période de 100 ans, une molécule de protoxyde d'azote (N_2O) possède un potentiel radiatif global 265 fois supérieur à celui d'une molécule de CO_2 (Myhre et al. 2013). Sa durée de vie dans l'atmosphère est estimée à 114 ans (Montzka et al. 2003). Il est le troisième gaz contribuant le plus au réchauffement climatique après le CO_2 et le CH_4 (Myhre et al. 2013). En 2011, les teneurs en N_2O , CO_2 et CH_4 atteignent respectivement 324,2 ppb ($\pm 0,2$ ppb), 390,5 ppm ($\pm 0,2$ ppm), 1803,2 ppm ($\pm 0,2$ ppm)⁵² (Hartmann et al. 2013). Ensemble, ils constituent les principaux GES (Wayne 2006). Naturellement présent en faible quantité dans l'atmosphère, l'augmentation des émissions en protoxyde d'azote est due aux activités anthropiques, liées principalement à l'utilisation de fertilisant azoté ou à l'utilisation d'énergie fossile (Erisman et al. 2013). De plus, les émissions de N_2O , à l'origine de sa présence en grande quantité dans la stratosphère, en font la source principale d'oxydes d'azote (Ravishankara et al. 2009). En effet, l'élimination du protoxyde d'azote par le rayonnement solaire (*i.e.* photodissociation) favorise la production d'oxydes d'azote⁵³. Ces composés sont reconnus comme catalyseur de la destruction de la couche d'ozone stratosphérique⁵⁴, cette dernière favorisant l'absorption des rayons UV solaires. Ainsi, non pris en compte dans le protocole de Montréal (1987)⁵⁵, le N_2O est reconnu comme favorisant la destruction de la couche d'ozone (Ravishankara et al. 2009) ou encore comme « *substance dominante émise appauvrissant la couche d'ozone au 21^{ème} siècle* » (Ravishankara et al. 2009). A l'échelle globale, la somme des émissions de N_2O dû à l'utilisation d'engrais azotés et de fumier (4,3 à 5,8 Tg $\text{N}_2\text{O-N.an}^{-1}$), et des émissions depuis les sols qualifiés de « naturels » (6 à 7 Tg $\text{N}_2\text{O-N.an}^{-1}$) atteint 56 à 70% de l'ensemble des sources (Syakila et Kroeze 2011). Les processus de dénitrification et nitrification dans les sols anthropisés et sols naturels participent à environ 70% des émissions globale en protoxydes d'azote (Braker et Conrad 2011 ; Syakila et Kroeze 2011).

⁵² ppm signifie part par million (10^{-6}) et ppb part par billion (10^{-9}). Dans ce contexte, ils sont exprimés en volume.

⁵³ Les oxydes d'azotes sont composés de NO et NO_2 et sont regroupés sous le terme de NO_x (*i.e.* $\text{NO}_x = \text{NO} + \text{NO}_2$).

⁵⁴ Dans Ravishankara, et al. (2009) , d'après les travaux de Crutzen (1970) et Johnston (1971) : $\text{NO} + \text{O}_3 \rightarrow \text{NO}_2 + \text{O}_2$; $\text{O} + \text{NO}_2 \rightarrow \text{NO} + \text{O}_2$; Net : $\text{O} + \text{O}_3 \rightarrow 2\text{O}_2$

⁵⁵ Le protocole de Montréal (1987) a réussi à limiter les émissions et concentrations atmosphériques en chlore et brome, et plus spécifiquement en halocarbones, reconnus comme composés favorisant la destruction de la couche d'ozone.

- Paramètres impliqués dans la production de NO et N₂O

Le protoxyde d'azote est un sous-produit des processus de nitrification et de dénitrification (Kasimir-Klemetsson et al. 1997), ce qui explique qu'il puisse être produit dans les zones humides (Meronigal et al. 2003). Dans les environnements oxygénés, le N₂O est libéré comme produit intermédiaire de la nitrification, lors de l'oxydation de l'ammonium vers les nitrates. Une part de NO peut également être accessoirement libérée. Cette voie de production par nitrification est supposée mineure dans les sols (L. Liu et Greaver 2009). En effet, la dénitrification réalisée en conditions anaérobies, est principalement responsable des émissions de N₂O, produit au cours de la réduction des nitrates ou des nitrites. Butterbach-Bahl et al. (2013) rappellent que cette vision est simplifiée et ils détaillent dans leur revue les multiples voies métaboliques microbiennes impliquées.

Plusieurs paramètres favorisent une dénitrification non complète et la production de N₂O. Ils sont présentés par ordre d'importance ci-après (Butterbach-Bahl et al. 2013).

Le **degré de saturation en eau du sol** conditionne la disponibilité de l'oxygène pour les micro-organismes. Une saturation en eau des pores comprise entre 70 et 80% correspond à une condition particulièrement favorable à la production de N₂O (Davidson et al. 2000). Au-delà de ce seuil, l'établissement de conditions strictement anaérobies favoriserait la production de diazote. Dans ce sens, les études de Beetz et al. (2013), Jacinthe et al. (2000) et Ullah et al. (2005) suggèrent que le meilleur compromis pour favoriser une élimination des nitrates élevée et limiter la production de N₂O est le maintien d'un niveau de nappe élevé sur une longue durée. Ullah et al. (2005) concluent plus particulièrement que la restauration de zones humides boisées (ici États-Unis, le long du Mississippi) ne conduit pas de manière significative à l'augmentation des émissions en N₂O. Le suivi réalisé par Beetz et al. 2013 soutient également l'intérêt de la remise en eau des tourbières pour la diminution des émissions de gaz à effet de serre (ici CH₄ et N₂O).

L'augmentation de la **température** stimule l'activité microbienne, la minéralisation de la matière organique et donc l'établissement de conditions anaérobies favorables à la dénitrification. Les émissions de protoxyde d'azote ne varient pas de manière linéaire avec les variations de températures car elles sont également fonction des caractéristiques du sol, comme la disponibilité du substrat organique par exemple (Butterbach-Bahl et al. 2013).

Les variations dans le temps de ces deux paramètres (*i.e.* teneur en eau et température) sont principalement responsables des fluctuations temporelles d'émission de N₂O (*e.g.* Kitzler et al. 2006). La revue de Pärn et al. (2018) sur des sols organiques montre, elle, que les variations de température et de concentration en azote expliquent 69% des émissions en protoxyde d'azote. D'autres paramètres comme la diversité microbienne et le manque d'enzyme réductase catalysant le passage du N₂O en N₂ interviennent également (Butterbach-Bahl et al. 2013).

Lorsque les conditions favorables sont réunies (*i.e.* teneur en O₂ dissous, température, présence de carbone organique), de nombreuses études suggèrent que l'**apport d'azote**, initialement sous forme d'engrais ou de fumier, favorise les émissions de N₂O (*e.g.* Jassal et al. 2011 ; Liu et Gevear 2009), particulièrement dans les zones humides ripariennes utilisées comme puits d'azote (Hefting et al. 2013). L'étude expérimentale de Chmura et al. (2016) sur des sols canadiens de marais salants suggère que « *avec une fertilisation chronique, le potentiel de réchauffement planétaire dû à l'augmentation des émissions de N₂O peut suffire à compenser le potentiel de refroidissement global du C séquestré par les marais salants.* ». Ce qui sous-entend que les zones humides deviennent des sources de N₂O seulement lorsqu'elles reçoivent des quantités trop importantes en azote réactif (Moomaw et al. 2018).

La présence d'azote sous forme de nitrates semble soutenir d'avantage la production de protoxyde d'azote que d'ammonium, soutenant le postulat selon lequel la dénitrification est le processus principal impliqué dans les sols (Liu et Gevear 2009). Toutefois, Liu et Gevear (2009) rappellent dans leur étude bibliographique que cette distinction doit être prise avec précaution, car les conditions environnementales influencent de manière importante ce phénomène. Enfin, de façon plus globale, plusieurs études sur différents écosystèmes ont montré que la quantité d'azote est un paramètre important qui conditionne l'intensité des émissions de l'ensemble des trois principaux GES (voir Liu et Greaver 2009). Même si l'augmentation des teneurs en azote stimule la croissance végétale et donc l'accumulation de carbone, sa présence favorise également la minéralisation de la MO, dont la vitesse de décomposition augmente plus rapidement lorsque les tissus végétaux possèdent des teneurs en N élevées (Berg et Laskowski 2005). Ainsi, l'augmentation des teneurs en N dans la litière pourrait stimuler indirectement la perte de carbone au travers des processus de respiration (Liu et Greaver 2009).

Hefting et al. (2013) ont étudié les émissions de N_2O depuis les sols de zones humides ripariennes situées sur les bassins du Rhin et de l'Escaut et réparties le long de cours d'eau de différents ordres. Leur suivi montre que le **pH** est le paramètre expliquant le mieux les différences de flux de N_2O observés. De plus, leurs expérimentations soulignent une augmentation des teneurs en protoxyde d'azote pour un seuil de pH inférieur à 5. Les émissions sont considérées comme négligeables pour un pH de 7. D'autres études avaient aussi soulignées auparavant l'importance des pH acides inférieurs à 6 dans les émissions de N_2O (Koskinen et Keeney 1982; Van Cleemput, Patrick, et Mc ilhenny 1975). Pour des pH élevés, la vitesse de conversion du N_2O en N_2 est favorisée et peut être plus rapide que la production de N_2O (Focht 1974), ce qui explique que les émissions associées soient faibles.

- Quantités de N_2O émises

Peu d'études qui s'intéressent aux échanges de GES entre les zones humides et l'atmosphère suivent simultanément les trois principaux GES, et le protoxyde d'azote est le principal oublié. En effet, comme le rappelle Beetz et al. (2013), les émissions de N_2O depuis les zones humides naturelles et plus particulièrement les tourbières acides sont faibles, du fait des faibles teneurs en azote contenues dans le milieu. Ainsi, les zones humides soumises à des apports anthropiques d'azote mais aussi au drainage sont potentiellement plus favorables aux émissions de N_2O (Beetz et al. 2013). Mitsch (2006) souligne que le protoxyde d'azote représente habituellement une faible part des produits issus de la dénitrification.

Ullah et al. 2005 estiment des flux respectivement de $0,25 \pm 0,09 \text{ mg N-N}_2\text{O.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $0,11 \pm 0,03 \text{ mg N-N}_2\text{O.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour des sols de zones humides boisées ou cultivés le long du Mississippi et pour un pourcentage de saturation en eau des pores (WFPS) de 70%. Dans le cas de sols totalement saturés en eau (WFPS), les émissions sont de $0,15 \pm 0,02 \text{ mg N-N}_2\text{O.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $0,29 \pm 0,20 \text{ mg N-N}_2\text{O.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Flessa et al. (1998) présentent des flux émis depuis des sols de tourbières minérotrophes drainées et utilisées comme prairies dans le sud de l'Allemagne. Les quantités annuelles d'azote émises sous forme de N_2O varient entre $4,2 \text{ kg N-N}_2\text{O.ha}^{-1}$ et $56,4 \text{ kg N-N}_2\text{O.ha}^{-1}$.

- ➔ Le protoxyde d'azote (N_2O) est le troisième gaz contribuant le plus au réchauffement climatique après le CO_2 et le CH_4 (Myhre et al. 2013). Sur une période de 100 ans, une molécule de protoxyde d'azote (N_2O) possède un potentiel radiatif global 265 fois supérieur à celui d'une molécule de CO_2 (Myhre et al. 2013). Sa durée de vie dans l'atmosphère est estimée à 114 ans (Montzka et al. 2003). C'est également la substance émise la plus impliquée dans la destruction de la couche d'ozone au 21^{ème} siècle (Ravishankara et al. 2009) ;
- ➔ La dénitrification est le processus majeur impliqués dans la libération de N_2O ;
- ➔ Une saturation des pores par l'eau comprise entre 70 et 80%, des teneurs en nitrates importantes, des températures élevées et un pH inférieur à 5 favorisent la production de N_2O par rapport au N_2 (Beetz et al. 2013, Butterbach-Bahl et al. 2013 ; Davidson et al. 2000 ; Hefting et al. 2013) ;
- ➔ Ainsi, la gestion des zones humides (e.g. drainage, utilisation comme puits d'azote), peut favoriser les émissions en N_2O (Beetz et al. 2013) ;
- ➔ Depuis les zones humides naturelles, les émissions de protoxyde d'azote sont négligeables (Mitsch et al. 2016).

4.5 SOUS-FONCTIONS BIOGEOCHIMIQUES LIEES AU PHOSPHORE

Les différentes formes de **phosphore (P) inorganique dissous (PID)** (Figure 48) sont connues sous le nom d'orthophosphates. Ce terme regroupe les PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$ et le H_3PO_4 dont les proportions entre les différents ions varient en fonction du pH. Dans les milieux naturels, les espèces ioniques HPO_4^{2-} et $H_2PO_4^-$ sont les principales présentes. Par abus de langage, l'utilisation de la formule PO_4^{3-} peut faire référence à l'ensemble du PID. Le **phosphore organique dissous (POD)** est constitué de divers sous-produits liés à la dégradation de la matière organique ou à la mort de bactéries par exemple (e.g. trioses phosphates, acides nucléique, phospholipides). Le dissous contient également la fraction colloïdale⁵⁶, comprise entre 1 et 1000 nm, composée de matière organique, d'oxy-hydroxydes de fer et d'aluminium, et de particules d'argiles auxquelles le phosphore est associé (Jiang et al. 2015 ; Missonig et al. 2018). Le rôle de cette fraction dans le transfert du phosphore dans les sols et les eaux de surface est important (Baken et al. 2016 ; Gottselig et al. 2014 ; 2017).

⁵⁶ Les fractions colloïdales font références aux fractions inorganique et/ou organique dont la taille est comprise entre 1 et 1000 nm. Elles peuvent donc être à la fois présentes dans la fraction particulaire, définie de manière opérationnelle comme de taille supérieure à $0,45 \mu\text{m}$, et dans la fraction dissoute, de taille inférieure à $0,45 \mu\text{m}$.

Le phosphore est retrouvé dans les milieux naturels principalement sous forme particulaire (Richardson 1985). Dès lors, les concentrations de P en solution sont globalement très inférieures aux teneurs associées à la fraction solide. La fraction dissoute reste tout de même plus réactive d'un point de vue chimique et biologique (Duchaufour et Blum 2001). Le phosphore particulaire fait référence au phosphore adsorbé à la surface de particules, entrant directement dans la composition de phases minérales phosphatées, ou complexé et/ou incorporé à la matière organique (Girard et al. 2005).

Concernant les formes de **phosphore inorganique particulaire** (PIP), plus d'une centaine de minéraux phosphatés ont été reconnus (Nriagu 1984). Le P possède une forte affinité avec le calcium, le fer et l'aluminium. Ainsi, se distinguent d'une part les phosphates de calcium, principalement représentés par l'apatite ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{X})$, X = F⁻, Cl⁻ ou OH⁻) et regroupés sous le nom de **phosphore inorganique apatitique** (PIA) (Figure 48). Ils sont particulièrement présents en contexte carbonatés. D'autre part, le **phosphore inorganique non-apatitique** (PINA) réfère au phosphore lié aux autres phases, composées essentiellement de Fe, Al et Mn avec lesquels ils constituent des minéraux secondaires (e.g. vivianite ($\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$), variscite ($\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$)). Il peut également être adsorbé à la surface de phase minérale existante ou co-précipité avec d'autres éléments chimiques, et en particulier avec les oxydes, hydroxydes et oxyhydroxydes de Fe, Mn et Al en milieu acide. Ces différentes phases sont regroupées sous le terme d'oxy-hydroxydes par la suite. Ces derniers peuvent être cristallins (e.g. goethite ($\alpha\text{-FeOOH}$), hématite ($\alpha\text{-Fe}_2\text{O}_3$), wavellite ($\text{Al}_3(\text{PO}_4)_2(\text{OH})_3 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$), manganite (MnOOH)) ou amorphes⁵⁷ (e.g. ferrihydrite ($5\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$), lépidocrocite ($\gamma\text{-FeOOH}$)). Dans les sols, ces oxy-hydroxydes forment des complexes avec la matière organique et les argiles, il s'agit du complexe d'altération (Duchaufour et Blum 2001). Enfin, le **phosphore organique particulaire** (POP) regroupe le phosphore organique compris dans les tissus végétaux ou animaux vivants ou non. Les phases les plus représentées sont les inositols hexaphosphates (i.e. phytines ou phytates) (De Groot et Golterman 1993 ; Girard et al. 2005). Le phosphore organique représente de 20 à 70% du phosphore total contenu dans les sols organiques (Dorioz et al. 2006).

Contrairement au carbone ou à l'azote, le phosphore **ne possède pas de phase gazeuse** significative. Ainsi, cet élément chimique se trouve sous forme soluble et insoluble dans les sols des zones humides, complexé à la fois aux composés organique et inorganique. Il y est principalement retrouvé sous forme organique particulaire dans la litière et dans les sols organiques des tourbières ou bien sous forme inorganique particulaire dans les sols de zones humides à faibles teneurs en MO (Mitsch et Gosselink 2015).

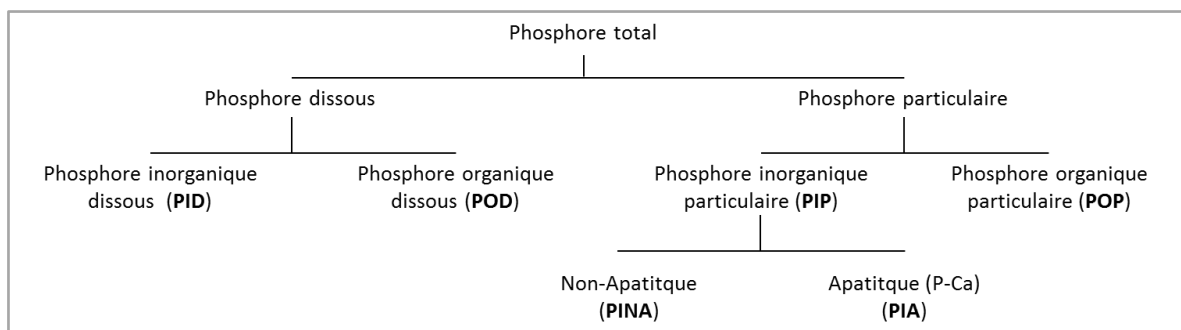


Figure 48. Distribution du phosphore dans l'environnement. La distinction entre les différentes formes particulaire du phosphore particulaire est représentée selon la version simplifiée initialement proposée par Williams et al. (1976). La fraction dissoute inclue également la fraction colloïdale, comprise entre 1 nm et 1 µm, parmi laquelle le phosphore est associé à des composés argileux, d'oxy-hydroxydes de fer et aluminium et à la matière organique (Jiang et al. 2015 ; Missong et al. 2018).

Élément essentiel du vivant, il est naturellement présent en faible quantité dans les milieux naturels et est un des principaux facteurs limitant de la croissance végétale et algale (Elser 2012 ; Redfield 1934 ; Vitousek et al. 2010). Seuls les orthophosphates, forme inorganique dissoute, sont directement **biodisponibles** pour les plantes, les bactéries ou les algues. Van Moorlehem et al. (2013) rappellent que « *Le P biodisponible (BAP) est généralement défini comme la somme du P immédiatement disponible et du P pouvant être transformé en une forme disponible par des processus naturels (Boström et al. 1988).* ». Les différentes formes de phosphore biodisponible, ainsi que la part

⁵⁷ Dans Ramade (2008) : **amorphe**, adj. (*amorphous*) : « Désigne une substance minérale qui n'est pas à l'état cristallin. ».

Par opposition à un état cristallin, les molécules qui constituent une phase amorphe ne sont pas arrangées dans l'espace de façon régulière.

du phosphore dissous biodisponible présente dans les solutions de sols et réellement mesurée par les différentes méthodes analytiques restent discutées (Li et Brett 2013)⁵⁸. Cette notion est détaillée dans la section 4.5.3.

L'activité humaine a significativement changé le cycle du phosphore (Filippelli 2008). A l'échelle globale, depuis près de 50 ans, son extraction depuis les roches phosphatées a introduit près d'un demi-milliard de tonnes de P dans l'hydrosphère (Cordell et al. 2011). Il est utilisé dans les milieux industriels, agro-alimentaires, domestiques mais surtout agricoles sous forme de fertilisant minéral (fumure de fond), organique (lisier, purin) ou d'amendement organique (fumier, compost) pour améliorer la fertilité des sols. Il et peut être retrouvé dans les rejets de stations d'épuration. Ceci a conduit à augmenter le transport en phosphore particulaire dans les rivières et à doubler la charge globale en phosphore dissous transportée depuis les terres jusqu'aux océans, dont l'ensemble est estimé entre 4 et 6 Tg-P.an⁻¹ (Compton et al. 2000; Filippelli 2008).

Le phosphore est considéré comme l'un des principaux macronutriments limitant le processus d'eutrophisation, essentiellement en eau douce (Schindler et al. 2008 ; Le Moal et al. 2019), mais aussi dans certains écosystèmes salins (e.g. Krom et al. 2010). Présent en quantité suffisante, il stimule la production primaire. Une prolifération trop importante engendre une diminution de la qualité des milieux (eutrophisation), qui se traduit par exemple par une augmentation de la turbidité, des proliférations de cyanobactéries, une baisse des teneurs en oxygène dissous et la mort de population piscicoles (Smith et al. 1999). Ce processus peut avoir des impacts sur les réserves en eau potables et être à l'origine de risques sanitaires. Les cyanobactéries, dont certaines sont capables de fixer l'azote atmosphérique, renferment des toxines qui sont libérées après leur mort et génèrent, entre autre, des irritations ou dommages au foie (Backer et al. 2015 ; Buratti et al. 2017).

4.5.1 Sous-fonction de transformation

Les **principales voies de transformations** du phosphore dans les zones humides sont citées ci-après (Fustec et Lefeuvre 2018) (Figure 49).

Majoritairement présent sous forme particulaire, l'apport de phosphore dans les eaux permet, dans certaines conditions hydrodynamiques favorables, son accumulation par **sédimentation**. Une partie du phosphore particulaire piégé peut repasser sous forme directement biodisponible par l'action de plusieurs processus. Par exemple la **désorption** de DIP initialement adsorbé à la surface de phase porteuse minérale, ou la **dissolution** de ces dernières soutiennent son passage vers la solution de sol.

Une fois libéré, le DIP peut **précipiter** et former différentes phases minérales (e.g. vivianite) en fonction des conditions physico-chimiques du milieu. Son **adsorption** à la surface de phases minérales (e.g. oxy-hydroxydes d'aluminium, de fer ou de manganèse, argiles) soutient à nouveau son passage vers la fraction particulaire. Sa diffusion vers des horizons oxygénés favorise sa co-précipitation ou **adsorption** à la surface d'oxy-hydroxydes de Fer et Mn. Sa libération sous forme biodisponible permet également son **assimilation** par les plantes et les micro-organismes et donc le passage du phosphore inorganique dissous vers une forme particulaire organique (POP). Inversement, lors de la **minéralisation** de la matière organique produite (végétaux, litière) transforme les phases organiques particulières ou dissoutes vers une forme inorganique dissoute (DIP) (Zhao et al. 2012).

Par conséquent, comme le rappelle Dorioz et al. (2006), la sorption - désorption et précipitation -dissolution sont les principaux processus impliqués dans la transformation du phosphore inorganique contenu dans les sols. Ils impliquent des échelles de temps différentes. Les réactions d'adsorption à la surface de particules sont rapides, s'effectuent en quelques heures ou jours. Elles sont réversibles, mais la vitesse de désorption est fonction du type de liaison chimique impliquée. Les processus de dissolution et de précipitation se réalisent sur des échelles de temps comprises entre plusieurs semaines ou mois (Dorioz et al. 2006).

⁵⁸ Pour plus de détails sur les méthodes analytiques liées au dosage du phosphore dans les eaux et aux formes associées, ou encore sur la notion de « phosphore soluble réactif » (i.e. « Soluble Reactive Phosphorus, SRP), voir Worsfold et al. (2016).

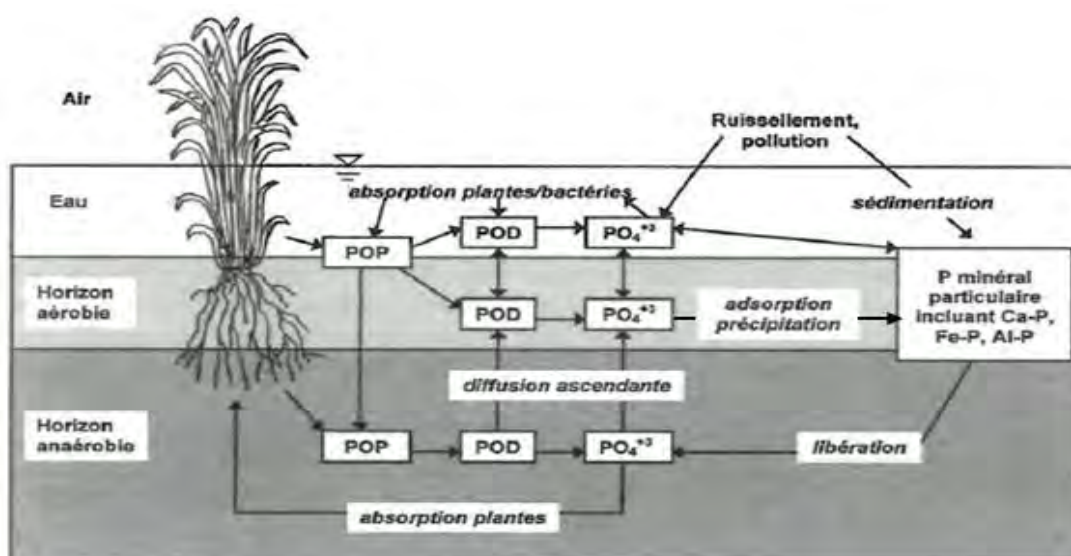


Figure 49. Dans Fustec et Lefevre (2000). D'après Mitsch et Gosselink 1993. Représentation schématique du cycle du phosphore dans les zones humides. PO_4^{3-} : phosphates. POD : phosphore organique dissous. POP : phosphore organique particulaire. Ca-P : phosphates de calcium. Fe-P : phosphates de fer. Al-P : phosphates d'aluminium.

→ La dynamique du phosphore dans les zones humides est contrôlée par des processus physiques (sédimentation) et biogéochimiques (sorption – désorption, précipitation -dissolution, assimilation – minéralisation). (Mitsch et Gosselink 2015).

4.5.2 Sous-fonction de puits

- Processus impliqués dans la sous-fonction de puits

Le phosphore inorganique dissous devient inaccessible pour la production primaire, de manière temporaire ou permanente, par trois processus principaux (Hoffman 2009 ; Mitsch et Gosselink 2015) : la précipitation et l'adsorption, qui correspondent au piégeage du phosphore vers la fraction particulaire, et l'absorption par les végétaux et micro-organismes. Un quatrième processus, la sédimentation, permet la rétention du phosphore particulaire apporté vers la zone humide (Hoffmann et al. 2009 ; Kronvang et al. 2009).

Piégeage particulaire du phosphore

La **précipitation** du phosphore avec des phases minérales insolubles, composées de fer (Fe^{3+}), manganèse et aluminium constitue un premier processus d'immobilisation. En conditions anaérobies, lorsque la saturation en eau du sol est importante, le phosphore s'associe avec la forme réduite du fer pour constituer de la vivianite ($Fe_3(PO_4)_2 \cdot 8H_2O$). Ceci constitue une phase minérale stable en conditions anaérobies, excepté en présence de sulfures (Rothe et al. 2014). Il peut également précipiter sous forme d'apatite, ou de manière plus générale sous forme de phosphates de calcium dont la solubilisation est faible. La fixation du P avec les phases de calcium et manganèse s'effectue dans des sols basiques. La co-précipitation avec les phases de calcite (carbonate de calcium), c'est-à-dire son adsorption au moment de leur formation, ou la formation de phosphates de calcium, sont stimulés dans les zones humides où la production algale est importante dans les eaux de surface (Liptak 2000). En effet, la consommation de CO_2 provoque une augmentation du pH qui peut aller au-delà de 9 unités de pH. L'étude de Liptak (2000), dans un marais artificiel localisé en Ohio, aux Etats-Unis, montre que ce phénomène de co-précipitation, dû à une forte production primaire, piège jusqu'à 47% du phosphore assimilé par les algues.

L'adsorption du phosphore à la surface de particules d'argiles se réalise par la liaison entre les phosphates chargés négativement et les parties argileuses chargées positivement (e.g. pont calcique). Ce lien peut également s'effectuer directement dans la matrice argileuse, par substitution avec la silice. L'adsorption du P à la surface de particules d'argiles se réalise principalement dans les milieux acides à légèrement acides (Mitsch et Gosselink 2015).

L'association du phosphore avec les oxy-hydroxydes de fer, de manganèse et d'aluminium se réalisent dans des sols acides (Giesler et al. 2005). Plusieurs études ont souligné une corrélation positive entre les teneurs en Fe et Al d'un sol et ses capacités de piégeage du P (voir Hoffman et al. 2009). Ces liaisons se présentent également sous forme de complexes liés à la matière organique (e.g. Yan et al. 2016). Plus particulièrement, la biogéochimie du phosphore est étroitement liée à celle du fer dans les milieux aquatiques (Filippelli 2008; van der Grift et al. 2016 ; Voegelin et al. 2013) et dans les sols (Bol et al. 2018 ; Gu et al. 2018). En condition aérobie, le phosphore possède une forte affinité avec les oxy-hydroxydes de fer (Filippelli 2008). Il peut être à la fois co-précipiter avec ces particules ou être adsorbé à leurs surfaces (Filippelli 2008; Griffioen 2006; van der Grift et al. 2016 ; Voegelin et al. 2010). La stabilité de ces phases porteuses est dépendante des conditions d'oxydo-réduction⁵⁹ du milieu. En effet, les variations du potentiel d'oxydo-réduction (Eh) influencent la formation de particules riches en Fe. La diffusion de fer réduit vers les horizons oxygénés favorise l'oxydation du Fe^{2+} et Fe^{3+} qui précipite sous forme d'oxy-hydroxydes de fer en piégeant le phosphore présent dans la solution de sol. La formation de ces composés et l'immobilisation du phosphore dissous est favorisée, d'une part, lors d'infiltration d'eau de nappe anoxique riche en fer réduit vers un milieu oxygéné (Griffioen 2006; van der Grift et al. 2014) mais aussi lors de l'exposition à l'air de composés de sulfures ferreux qui s'oxydent vers des formes amorphes d'oxy-hydroxydes de Fe (Schönbrunner et al. 2012). Aussi l'engorgement des zones humides peut conduire à relarguer le phosphore adsorbé sur le Fe^{3+} qui se réduit en Fe^{2+} , ce qui fait des zones humides de piètre piège à phosphore..

Ces composés amorphes fraîchement formés possèdent un degré de cristallinité faible, une surface spécifique élevée et une charge de surface positive qui leur confère une forte capacité de sorption du P (Parfitt 1989). Le taux de saturation des sites de sorption de ces phases minérales, par rapport au phosphore, est renseigné par les ratios molaires Fe/P. Les capacités maximales de sorption sont rapportées pour des ratios Fe/P approximatifs de 2 (Gunnars et al. 2002 ; Voegelin et al. 2013 ; van der Grift et al. 2016). Cela signifie, qu'en dessous ce seuil, les oxy-hydroxydes de fer ne piègent plus le DIP présent dans la solution de sol. Dans une moindre mesure, ces phases peuvent également adsorber des composés phosphorés organiques dissous (Ruttenberg et Sulak 2011).

L'association du phosphore avec les oxy-hydroxydes de fer est également sensible au pH. L'augmentation du pH entre 5 et 8 diminue les capacités de rétentions du P par effet de compétition avec les ions hydroxydes (HO^-) (Lijklema 1980). Les variations de pH influencent également la dynamique du P associée au calcium. Un pH élevé favorise l'**adsorption** ou la **co-précipitation** du P avec le calcium lors de la formation de carbonate de calcium (calcite) (Hupfer & Lewandowski, 2008). Inversement, ces phases se dissolvent pour des pH plus acides.

Certains auteurs suggèrent que la teneur en matière organique semble limiter la capacité de sorption du sol vis-à-vis du phosphore (Daly et al. 2001) tandis que d'autres montrent que la formation de complexes entre les particules de Fe et d'Al et de substances humiques peuvent augmenter les capacités de sorption de ces composés (Gerke et Hermann 1992).

La capacité de sorption d'un sol, et donc sa capacité à piéger le P issu de la solution de sol, dépend des caractéristiques physico-chimiques du sol et de sa solution, du degré de saturation des sites de sorption, de la surface spécifique ou réactivité des particules qui le constitue, de la capacité des différents cations présents en solutions à précipiter avec le P (e.g. Ca, Fe, Al) ou à former des complexes et du temps de résidence de l'eau dans la zone humide (Doriz et al. 2006). Au-delà du seuil de saturation des sites de sorption du sol (i.e. capacité de fixation), la capacité de piégeage du P dans le sol est limité et sa mobilité augmente (Sharpley 1995).

Sédimentation

La forte affinité du phosphore avec la phase particulaire fait de la sédimentation un processus majeur de rétention du phosphore contenu dans les eaux de ruissellement, écoulement de surface et inondation (Hoffmann et al. 2009). Dans les marais salants, la part des processus de sédimentation et de suspension dans la dynamique du phosphore est importante (Mitsch et Gosselink 2015). L'apport de phosphore adsorbé à la surface d'argiles par les crues et les marées, explique que cette forme minérale du P soit conséquente dans ces environnements (Mitsch et Gosselink 2015). La dynamique sédimentaire est également importante dans les zones humides ripariennes où le

⁵⁹ Les conditions d'oxydo-réduction d'un milieu sont suivies par le potentiel redox ou potentiel d'oxydo-réduction, Eh. Le Eh reflète le pouvoir réducteur ou oxydant d'un milieu, c'est-à-dire sa capacité à céder des électrons ou à en capter. Un potentiel élevé renvoi à un milieu oxydant. Les milieux réducteurs, à faible Eh, sont des milieux anaérobies.

piégeage du phosphore particulaire est un des principaux processus visés par leur création ou restauration. En effet, ces zones humides sont à l'interface entre les cours d'eau et les parcelles agricoles et joueraient ainsi un rôle clef dans la réduction de transfert de P dans les eaux de surfaces (Hoffmann et al. 2009 ; Schoumans et al. 2014 ; Vidon 2017). La présence de végétation favorise l'accumulation des phases particulaire (Dorioz et al. 2006 ; Eck 2000). La topographie et les caractéristiques d'écoulement influencent l'immobilisation du P. Le piégeage diminue lorsque la pente augmente ou lorsque le volume d'eau apporté augmente (Hoffmann et al. 2009). Sans tenir compte du rapport entre la surface de la zone tampon et la superficie de la zone agricole drainée, la revue de Liu et al. (2008) permet de conclure sur une largeur de 10 m et une pente de 9% pour maximiser la capacité d'immobilisation du P. La capacité de rétention varie au cours des saisons, en fonction du développement du couvert végétal qui favorise le ralentissement de la vitesse d'écoulement et donc la sédimentation (Hoffmann et al. 2009). Le type de végétation semble aussi rentrer en compte (e.g. Smith et al. 1999).

En se basant sur les classifications proposées par Eck (2000) et Schmitt et al. (1999), Dorioz et al. (2006) distinguent, dans une revue sur l'effet des zones tampons enherbées dans la dynamique du phosphore, deux types de facteurs influençant la rétention du phosphore :

- « Les facteurs « externes », qui contrôlent les propriétés des flux entrants, leur nature (subsurface /surface, concentré / diffus) et leur charge totale en P dissous et en sédiments. Ces facteurs dépendent des conditions météorologiques, des pratiques agricoles affectant le sol et la végétation, et de la topographie du bassin versant.
- Les facteurs « internes », qui régulent la durée de rétention de l'eau par la zone tampon enherbée et son taux d'infiltration dans le sol. Ceux-ci incluent des facteurs topographiques, notamment la largeur et la pente de la bande, ainsi que l'état de la végétation et du sol. La relation entre les facteurs internes et externes détermine le bilan entrées-sorties et donc la quantification de l'effet tampon en termes d'atténuation de P. ».

La revue bibliographique de Hoffmann et al. (2009) synthétise l'effet de différents types d'écoulements sur la capacité de rétention du phosphore dans les zones ripariennes. Ils soulignent que les processus de sorption et désorption sont prédominants dans le cas d'écoulement de subsurface, tandis qu'un écoulement de surface favorise la rétention par sédimentation.

Assimilation par les plantes et les micro-organismes

L'**assimilation** du phosphore contenu dans les sols par les végétaux est particulièrement significative en période de croissance. Toutefois, cette rétention est temporaire, une partie est ensuite libérée lors de la dégradation des végétaux (Mitsch et Gosselink 2015). Les mécanismes impliqués dans l'absorption du phosphore par les plantes sont détaillés dans Bucher (2007). Le prélèvement de la biomasse dans les zones humides sujettes aux apports élevés en P favorise l'élimination de P de manière permanente et limite la saturation du sol, ce qui améliore les capacités de piégeage sur le long terme (Lee et al. 2000).

Les micro-organismes assimilent des quantités moins importantes de phosphore. Or, leur rôle est important dans la dynamique du phosphore dans les sols du fait des processus rapides d'assimilation et de libération dans lesquels ils sont impliqués (Dorioz et al. 2006).

- Quantité de phosphore piégé dans les zones humides

Hoffman et al. (2009) synthétisent des données existantes relatives à la rétention du phosphore dans les zones tampons ripariennes. Le taux de rétention maximal rapporté dans cette synthèse, relatives aux zones humides ripariennes et de plaine d'inondation recevant des eaux de parcelles agricoles par chenal est de $24 \text{ kg P ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ (Koskiaho et al. 2003), les autres sont de l'ordre de quelques $\text{kg P ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Ce taux atteint jusqu'à $128 \text{ kg P}.\text{ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ dans les autres types de plaines d'inondations (Brunet et Astin 1998). Parmi l'ensemble des études examinées, la rétention du phosphore dans les zones tampons varient entre 41 et 93% du phosphore total entrant. L'immobilisation du phosphore dissous ne dépasse pas $0,5 \text{ kg P ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. L'assimilation par les plantes piège de manière temporaire jusqu'à $15 \text{ kg P ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ et la concentration en P dans les tissus végétaux des zones humides peut aller jusqu'à 0,5% de la masse sèche (Hoffmann et al. 2009; Mason et Bryant 1975). L'incorporation par les micro-organismes est estimée jusqu'à $5 \text{ kg-P}.\text{ha}^{-1}$ par l'étude de Richardson et Marshall (1985). Ceci souligne notamment l'importance de la forme du P entrant dans la capacité de la zone humide à le retenir (Hoffmann 2009). Ainsi, Hoffmann et al. (2009) montrent que la sédimentation est le principal processus de rétention du phosphore

dans ces systèmes. En effet, ces écosystèmes retiennent préférentiellement le phosphore particulaire que le phosphore dissous. La rétention augmente avec le temps de résidence et la capacité de sorption vis-à-vis du P (Hoffmann et al. 2009). De plus, tout comme les entrants en P vers la zone humide, les capacités de rétention ou de restitution du P varient au cours des saisons. Enfin, sur huit études concernant des zones humides restaurées et remises en eau, cinq d'entre elles agissent comme des puits de P, ce qui s'explique par un taux de sédimentation supérieur au taux de mobilisation de P dissous depuis le sol.

Contrairement à l'azote dont les processus biogéochimiques peuvent soutenir une élimination durable vers l'atmosphère, l'accumulation de phosphore dans les bandes enherbées ne permet pas, malgré les transformations biogéochimiques, son élimination significative et durable (Dorioz et al. 2006) (la notion de source est développée dans la section suivante). Alors, la rétention de phosphore dans ces systèmes est effective jusqu'à un seuil de saturation, au-delà duquel ni le sol, ni la végétation, ne le prélèvent (Dorioz et al. 2006). La stratégie de réduction de phosphore depuis les parcelles agricoles, par les zones tampons/bandes enherbées, est donc effective à court terme et peu efficace sur de grandes périodes de temps. De plus, la complexité des interactions entre les différents types d'écoulements (e.g. infiltration souterraine, inondation, écoulement de surface) et les réactions biogéochimiques limitent les possibilités de prédictions des capacités de rétention de ce type d'écosystèmes (Hoffmann et al. 2009). Ensuite, l'efficacité de rétention du P dans les zones tampons est principalement étudiée sur de courtes périodes de temps Schoumans et al. (2014).

La revue bibliographique de Fisher et Acreman (2004), synthétise les résultats d'études réalisées sur 57 zones humides « naturelles ». Les résultats montrent que 84% des zones humides ont une capacité de rétention du phosphore, les apports d'eau de surface et souterrains sont ici confondus. Les taux de piégeage par les zones humides ripariennes et marais/marécages sont similaires. Néanmoins, dans 37% des cas de plus que les marais/marécages, les zones humides ripariennes émettent du P dissous. De plus, ces dernières semblent être plutôt des sources de phosphore dissous que des puits pour cette forme de P. Toujours selon Fisher et Acreman (2004), les paramètres le plus fréquemment cités comme influençant l'immobilisation du P sont la teneur en oxygène puis le temps de résidence hydrique, la charge hydrique et les processus biologiques. La charge en P entrant est faiblement inversement corrélée avec l'efficacité de rétention du P, suggérant une limite dans la capacité de piégeage.

Certaines études montrent des capacités de rétention du P de l'ordre de 100% des entrants (e.g. Kellog and Bridgeham, 2003). Or, Fisher et Acreman (2004) soulignent l'importance de prendre en compte la durée durant laquelle le suivi a été réalisé pour mettre en évidence une capacité de rétention sur le long terme. En effet, des suivis annuels et pluriannuels intègrent les variations de conditions hydriques entre les années, et la remobilisation du P par minéralisation de la MO, la remise en suspension des sédiments ou autres mécanismes. Les études notant un piégeage proche de 100% sont peu communément réalisées sur plus de deux ans (Fisher et Acreman 2004).

- ➔ Les processus de séquestration du phosphore sont physiques, géochimique et biologiques (Hoffmann et al. 2009) ;
- ➔ Les principaux processus géochimiques liés à la séquestration du P dans les sols des zones humides sont l'adsorption et/ou la co-précipitation du P avec les oxy-hydroxydes de fer et d'aluminium dans les sols acides, et son association avec le calcium dans les sols basiques (Giesler et al. 2005 ; Litaor et al. 2005 ; Mitsch et Gosselink 2015) ;
- ➔ L'immobilisation du phosphore dans les zones humides se réalise principalement par sorption ou précipitation pour des écoulements de subsurface et par sédimentation pour des écoulements de surface (Hoffmann et al. 2009) ;
- ➔ La capacité d'une zone humide à retenir le phosphore dépend de la forme du phosphore, des processus de rétention et des conditions physico-chimiques et hydrologiques du milieu (Dorioz et al. 2006 ; Hoffman et al. 2009) ;
- ➔ Les zones humides sont plus efficaces à retenir le phosphore particulaire que le phosphore dissous (Fisher et Acreman 2004) ;
- ➔ Les taux de rétentions de phosphore particulaire varient entre quelques $\text{kg P} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ et plusieurs dizaines de $\text{kg P} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ (Fisher et Acreman 2004 ; Hoffman et al. 2009).

4.5.3 Sous-fonction de source

Certaines formes de phosphore organique ou inorganique, colloïdale ou particulaire sont considérées comme fortement biodisponible, de par leur instabilité dans les conditions du milieu. C'est notamment le cas de certaines

formes de phosphore organique dissous (e.g. adénosine-triphosphate, adénosine monophosphate), qui peuvent représenter un stock important de phosphore dans les sols et les eaux de surface, et repasser rapidement sous la forme inorganique par l'action d'hydrolyse enzymatique (Hedley et al. 1982 ; Monbet et al. 2007; Li et Brett 2013). L'étude expérimentale de Li et Brett (2013) révèle que plusieurs composés organiques (e.g. ATP, phosphatidylcholine) et inorganiques dissous (i.e. tripolyphosphate de sodium et pentoxyde de phosphore) considérés comme non réactifs⁶⁰ s'avèrent biodisponibles. Enfin, l'accumulation de P particulaire dans les sols constitue une charge interne en phosphore, dont une partie correspond à une source de P remobilisable à long terme vers la solution de sol (Girard et al. 2005). Cela signifie que le phosphore associé à ces fractions n'est pas piégé de manière permanente, et que des processus physico-chimique ou biologique de déstabilisation de phases porteuses favorisent le passage du phosphore vers la phase aqueuse, sous forme de DIP. Le phosphore dissous est ensuite redistribué au sein de la zone humide, ou peut être transporté dans les écosystèmes en aval. Le degré de disponibilité du phosphore particulaire est fonction de la phase porteuse, des conditions physico-chimiques du milieu (pH, conditions d'oxydo-réduction, température ...) et de l'activité biologique (Duchaufour et Blum 2001; Dorioz et al. 2006 ; Fisher et Acreman 2004 ; Fustec et Lefeuvre 2000 ; Hoffmann et al. 2009). Le compartiment particulaire représente dans certaines conditions un piégeage permanent du phosphore, et dans d'autres un piégeage temporaire. Ainsi, la biodisponibilité du phosphore dépend de sa concentration dans le milieu, de sa forme chimique et physique mais aussi de la plante ou de l'algue considérée.

- *Processus*

Processus de déstabilisation de phases porteuses minérales liés au potentiel d'oxydoréduction

Le potentiel d'oxydo-réduction n'affecte pas directement la dynamique du phosphore mais celle des phases minérales avec lesquelles il est associé, notamment les oxy-hydroxydes de Fe (Mitsch et Gosselink 2015). Comme rappelé dans la section 4.2, la condition saturée des sols des zones humides favorise l'établissement de **conditions anaérobies**. Selon la séquence de réduction théorique qui s'en suit, après la consommation de l'oxygène comme accepteur d'électrons, ce sont successivement les nitrates, le manganèse puis le fer qui sont réduits. Cette réduction est soutenue par les micro-organismes du sol et provoque la **dissolution réductrice** des oxydes de fer, soit la libération de fer réduit (Fe^{2+}) et du phosphore associé (Boström 1984 ; Mitsch and Gosselink 2015). Cette dissolution peut être partielle ou non et ce sont principalement les phases amorphes qui interviennent dans ce type de réaction (Bonneville et al. 2004 ; Postma et Jakobsen 1996 ; Roden 2003). La réduction du fer ferrique (Fe^{3+}) qui lie le DIP aux argiles ou à la matière organique permet également la libération du DIP.

Néanmoins, en conditions anaérobies, le phosphore mobilisé depuis la phase particulaire peut être redistribué au sein de la fraction solide. D'une part, il peut être ré-adsorbé à la surface d'oxy-hydroxydes de fer non dissous et non saturés, ou encore s'associer aux phases non sensibles au potentiel d'oxydo-réduction (i.e. oxy-hydroxydes d'aluminium, argile, calcite) (Darke et Walbridge 2000 ; Hoffmann et al. 2009 ; Murray et Hesterberg 2006). D'autre part, toujours en conditions anaérobies, le phosphore peut précipiter avec du fer réduit pour former de la vivianite ($\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$) (Roden et Edmonds 1997; Rothe et al. 2014). La précipitation de vivianite est limitée en présence de sulfures (i.e. dans les milieux réducteurs soumis à des apports en sulfates), avec lesquels le fer réduit précipite sous forme de pyrite (Nriagu 1972). Le même phénomène se réalise, en fonction des paramètres physico-chimique de la solution de sol, lors de la formation de sidérite (FeCO_3) en condition anaérobie (Hoffmann et al. 2009). La formation de ces deux derniers composés limite la capacité de rétention du sol par deux mécanismes. Le piégeage par la vivianite est limité par la précipitation du fer réduit avec d'autres éléments. De plus, le fer réduit précipité avec les sulfures ou les carbonates ne diffusera pas vers des horizons oxygénés, réduisant l'immobilisation du P par formation d'oxy-hydroxydes de fer. Ainsi, le P peut être mobilisé en conditions anaérobie, par dissolution réductrice des oxy-hydroxyde de Fer, puis être ré-adsorbé et/ou précipiter en conditions anaérobie et aérobie (Hoffman et al. 2009). L'absence de phases stables telles que les oxy-hydroxydes d'aluminium ou les argiles dans un horizon du sol favorise en revanche la mobilisation du P (Meisnner et al. 2008).

Le long du continuum fluvial, les conditions hydrologiques qui influencent les réactions biogéochimiques dans les zones humides connectées au cours d'eau varient (Hoffmann et al. 2009). Par exemple, les conditions aérobies se développent dans les zones ripariennes pentues, situées le long des cours d'eau classés dans les

⁶⁰ La réactivité fait ici référence aux composés dosés phosphorés dissous par la méthode colorimétrique au bleu de molybdène (Murphy et Riley 1962), supposés biodisponibles (Worsfold et al. 2016).

premiers ordres selon la classification de Strahler (1952). Tandis qu'une topographie plane favorise l'établissement de conditions anaérobies (Hoffman et al. 2009). Ce lien entre topographie, processus biogéochimique, physique et fonction source de P a récemment été réaffirmé dans une étude sur des zones humides ripariennes en France (Bretagne, bassin versant du Kervidy-Naizin) (Gu et al. 2017). Cette étude affirme dans un premier temps la mobilisation de phosphore dissous suite à la remise en eau d'un sol sec mais également par la dissolution réductrice des oxy-hydroxydes de Fe en condition saturée. Les différences de topographie, des caractéristiques du sol entre les sites expliquent les différentes formes chimiques de P émises (Figure 50). Ensuite, ce suivi réalisé sur trois années, met en évidence des variations spatiales et temporelles des émissions de P.

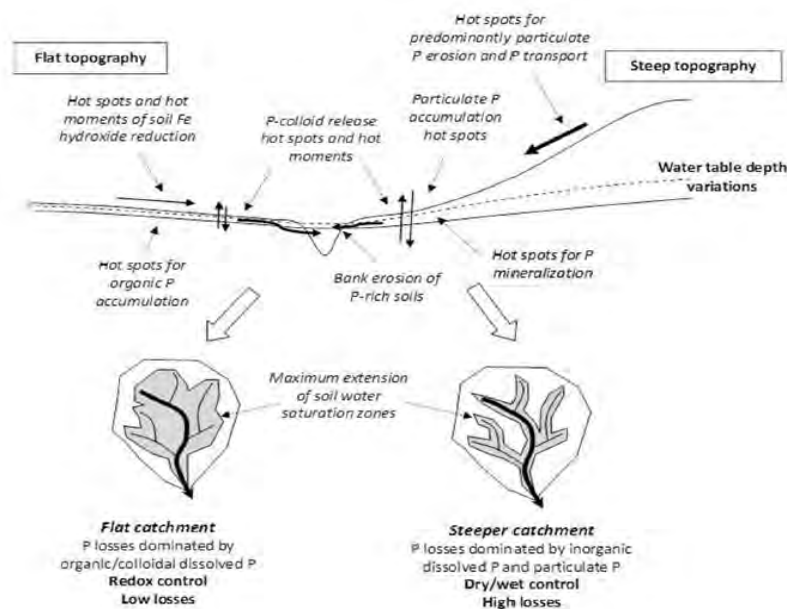


Figure 50. Dans Bol et al. (2018) : Schéma illustrant le concept de biogéochimie du paysage appliqué aux émissions de P dissous, colloïdal et particulaire dans les bassins versants (adapté de Gu et al. 2017).

Processus de déstabilisation de phases porteuses minérales liés au pH

Les oxy-hydroxydes d'aluminium et les phosphate de calcium sont sensibles au pH. Un pH supérieur à 8,5 provoque la dissolution des oxy-hydroxydes d'aluminium (Reitzel et al. 2013). De plus, l'augmentation du pH, possible dans le cas de forte production primaire, est synonyme de hausse des concentrations en ions HO^- qui entrent en compétition sur les sites de sorption du phosphore des oxy-hydroxydes de Fe, Mn et Al (Lijklema 1977).

Minéralisation de la matière organique et lyse cellulaire

Par l'action des micro-organismes, la **minéralisation** de la matière organique (végétaux, litière) permet le passage du phosphore organique particulaire ou dissoute vers une forme inorganique dissoute (Bucher 2007; Zhao et al. 2012). La vitesse de décomposition dépend de la qualité de la matière organique et des conditions physico-chimiques du milieu (pH, Eh, température, degré de saturation en eau) (Koerselman et al. 1990). Certaines formes intermédiaires, issu de la dégradation de la matière organique deviennent rapidement biodisponible. Par exemple certains champignons vivant en symbiose avec les plantes sécrètent des enzymes (*i.e.* phosphatas) capables de libérer le P inorganique, depuis la fraction organique, vers la solution de sol (Bucher 2007; Smith et al. 2003). D'autres formes comme les acides humiques sont plus complexes et peu accessibles pour les plantes ou micro-organismes (Reynolds et Davies 2007).

Les variations du niveau de la nappe et la succession de conditions sèches puis humides des sols sont fréquentes dans les zones humides. Ces cycles sec/humide présentent un stress osmotique pour les micro-organismes du sol, lors de la remise en eau du sol qui conduit à l'explosion de leurs cellules. Ce phénomène de lyse cellulaire conduirait à la libération de phosphore organique dissous, rapidement biodisponible (Blackwell et al. 2009 ; Turner et al. 2003), pouvant couvrir jusqu'à 88% du P libéré vers la solution de sol lors de la remise en eau d'un sol sec (Turner et al. 2003) ou encore être responsable de 70% de la perte de la biomasse microbienne (Blackwell et al.

2009). Les cycles sec/humide favorise également la mobilisation de phosphore colloïdale (voir ci-après), ce qui semble remettre en question l'importance de la part de la lyse cellulaire dans l'augmentation du phosphore dissous suite à la remise en eau (Gu et al. 2018). En effet, la méthode analytique actuellement utilisée ne permet pas de distinguer la fraction de phosphore dissous réellement organique de la fraction inorganique liée aux phases colloïdales.

Formation de colloïdes

Une partie des formes colloïdales du phosphore sont présentes dans la solution de sol, au même titre que les orthophosphates, phosphore inorganique dissous qualifié de « libre » et directement assimilable par les plantes et les algues. Ces phases colloïdales sont d'importants vecteur de phosphore dans les sols et dans les eaux (e.g. Gottselig et al. 2014 ; Gu et al. 2018).

Le phosphore colloïdal peut prendre la forme de complexes où les oxy-hydroxydes de fer et d'aluminium sont associés à la matière organique (Gu et al. 2018), ou de particules inorganique d'oxy-hydroxydes de Fe et Al (Benedetti et al. 2003). Certaines formes colloïdales, comme les oxydes de fer et d'aluminium auxquels le P est associé, contribuent à la croissance végétale et algale (Montalvo et al. 2015 ; Van Moorlegghem et al. 2013). Par exemple, la désorption de P sous forme libre depuis la surface de ces colloïdes (e.g. nanoparticules d'oxydes d'aluminium) réapprovisionnent la solution de sol pour l'absorption par les racines (Santner et al. 2012).

Ainsi les processus de production de P colloïdales et les formes minérales que prennent ces colloïdes font le sujet de nombreuses publications récentes (Gottselig et al. 2017 ; Haygarth et al. 2006 ; Jiang et al. 2017). Différentes études montrent le rôle de l'alternance de conditions sèches et humides dans la mobilisation de formes dissoutes et colloïdales de P du sol vers la phase aqueuse (Blackwell, et al. 2013 ; Gu et al. 2018). Le processus physique en cause serait la fragilisation des agrégats du sol lors de périodes sèches puis la mobilisation de phosphore particulaire au moment de la ré-humidification. Les zones de rencontres entre les eaux souterraines et les eaux de surface sont également favorables à la formation de P colloïdale (Bol et al. 2018 ; van der Grift et al. 2014).

Remise en suspension et érosion

Les zones humides sont principalement considérées comme des puits à phosphore particulaire (Hoffmann et al. 2009). Ainsi, dans les environnements où l'hydrodynamique est importante, la part de phosphore particulaire remis en suspension et érodé peut représenter une importante source de P particulaire pour les cours d'eau (Quinton et al. 2010).

Les zones humides : « relai biogéochimique dans les paysages agricoles sur socle »

L'étude de Dupas et al. (2015) de zones humides ripariennes localisées dans le bassin versant de Kervidy-Naizin, confirme dans un premier temps l'influence de la nappe dans la remobilisation de P dissous lors de sa remontée, expliquée par lyse cellulaire ou par la destruction d'agrégats du sol après une période sèche. Ensuite, la stagnation de la nappe et la libération simultanée de P et Fe^{2+} suggère une dissolution réductrice des oxy-hydroxydes de Fe (Figure 51). Ainsi, même si les zones humides ripariennes utilisées comme zone tampons enherbées permettent le piégeage du P particulaire issu de l'érosion de parcelles agricole, Dupas et al. (2017) concluent que dans le temps, ces écosystèmes peuvent passer de puits de phosphore particulaire à source de phosphore dissous, directement biodisponible. Ces auteurs qualifient ainsi les zones humides de « relai biogéochimique dans les paysages agricoles sur socle » et précisent que le P dissous apporté au cours d'eau peut repasser sous forme particulaire. Cette notion de relai sous-entend clairement que les principales sources de P sont les terres agricoles amont d'où le P particulaire a été érodé Bol et al. (2018).

Une autre des causes de la réalisation de la sous-fonction source peut être la saturation en P des sites de sorption. Elle peut être atteinte lorsque la formation du sol et de nouveau site de sorption est plus lente que l'apport en P dans la zone humide (Gehrels et Mulamootil 1989). Le ratio P/Fe peut être un indicateur de cette saturation, et doit être considéré dans la prise compte de transfert de P depuis le sol (Bol et al. 2018).

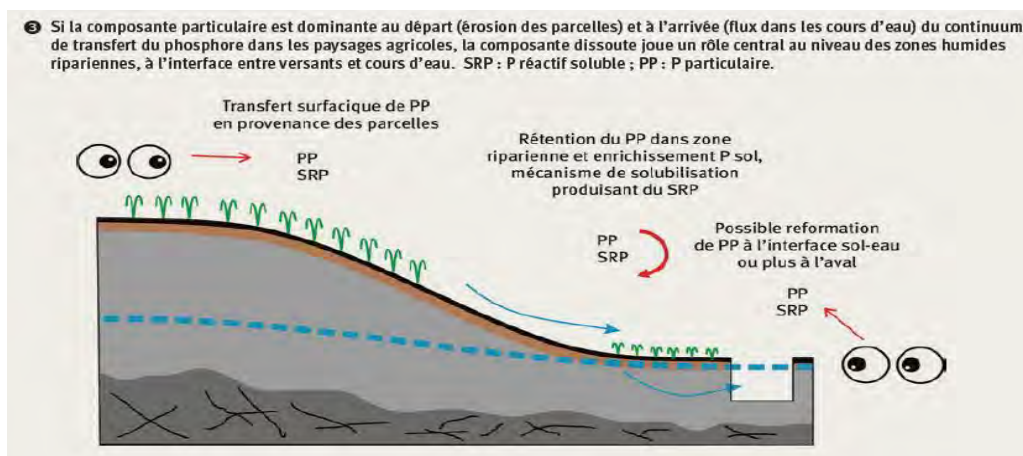


Figure 51. Dynamique du phosphore dans les zones humides ripariennes utilisées comme bande tampon enherbée (d'après Dupas et al. 2017).

- Quantité de P émis depuis les zones humides

La revue bibliographique de Fisher et Acreman (2004) montre que 10% des zones humides « naturelles » rapportées remobilisent du phosphore (toute espèce chimique confondue). Contrairement aux marais et marécages, les zones humides ripariennes libèrent en moyenne plus de phosphore dissous qu'elles n'en retiennent, même si l'ensemble de ces zones humides piègent efficacement le phosphore particulaire.

Concernant l'apport de P depuis la matière organique, l'étude de Verhoeven et Arts (1987) sur deux tourbières minérotrophes rapporte des taux de minéralisation du P de 2,3 et 34,1 kg-P.ha⁻¹.an⁻¹.

La revue bibliographique de 2006 réalisée par Dorioz et al. sur l'effet tampon des bandes enherbées montrent dans certains cas que l'efficacité de rétention du P issu des eaux de surface se réalise sur le court terme (*i.e.* cycles saisonniers) et que des études à plus long termes manquent.

La libération du P suite à l'établissement de conditions anaérobies est particulièrement préoccupante lorsque d'anciennes parcelles agricoles fertilisées sont restaurées en zone humide (*e.g.* Meissner et al. 2008 ; Pant et al. 2002 ; Rupp et al. 2004 ; Scalenghe et al. 2002). Ces émissions varient entre quelques mg-P.m⁻².jour⁻¹ à plusieurs dizaines de mg-P.m⁻².jour⁻¹, ou encore vont jusqu'à 20 kg P.ha⁻¹.an⁻¹ (Hoffmann et al. 2009). La variabilité des taux d'émissions suggère la nécessité de prendre en compte l'échelle de temps sur laquelle les mesures de P sont estimées (Hoffmann et al. 2009). Pour plus de détails concernant la diminution de la pollution diffuse en P, la remise en eau de zone humide et les préconisations associées, voir les revues de Bol et al. (2018), Meissner et al. (2008) et Vidon et al. (2019).

- ➔ Seuls les orthophosphates sont directement biodisponibles pour les végétaux, les algues ou les bactéries. Toutefois certaines formes organique ou inorganique, colloïdale ou particulaire sont considérées comme fortement biodisponible, de par leur instabilité dans les conditions du milieu (Li et Brett 2013). Ainsi, l'accumulation de P particulaire dans les sols constitue une charge interne en phosphore, dont une partie est potentiellement remobilisable à long terme vers la solution de sol (Girard et al. 2005) ;
- ➔ Les formes colloïdales du P possèdent un fort potentiel de biodisponibilité (Montalvo et al. 2015 ; Van Moorleghe et al. 2013), ce qui explique la nécessité de comprendre les mécanismes liés à leur production (Gu et al. 2018) ;
- ➔ Les processus de mobilisation du P vers la solution de sol sont la dissolution de phases redox-sensibles (*i.e.* oxyhydroxyde de fer et manganèse), la dissolution liée au pH et la minéralisation de matière organique (Mitsch et Gosselink 2015) ;
- ➔ D'après Fisher et Acreman (2004), 10% des 57 zones humides naturelles rapportées réalisent la sous-fonction de source de P ;
- ➔ Il est nécessaire de prendre en compte les échelles de temps de l'évaluation des fonctions, et des suivis à long termes sont nécessaires pour réellement qualifier une zone humide de puits ou de source (Hoffmann et al. 2009).

Zones humides isolées ou non connectées directement au cours d'eau et fonction biogéochimique : revue de Lane et al. 2018

Les sous-fonctions de transformation, puits et source associées à l'azote et au phosphore sont particulièrement étudiés dans le contexte de zones humides connectées au cours d'eau. Néanmoins, les autres zones humides s'avèrent être également biogéochimiquement actives.

Les zones humides autres que les plaines d'inondations ou « Non-Foodplain Wetlands » (NFWs) sont définies comme les zones humides où l'écoulement des eaux de surfaces ou souterraines vers le réseau hydrographique est principalement unidirectionnel et latéral (Lane et al. 2018). Ces écosystèmes sont donc éloignés des plaines alluviales ou des zones ripariennes. Elles sont regroupées sous le nom de *zones humides géographiquement isolées* ou « Geographically Isolated Wetlands » dans la revue de Marton et al. (2015).

Sous-fonction de puits

Ces zones humides sont essentiellement de petites tailles (Cohen et al. 2016) et localisées en secteur amont ou sur des pentes. Malgré leurs petites superficies, Lane et al (2018) soulignent qu'elles remplissent de manière significatives la **sous-fonction de puits**, que ce soit au regard du cycle du carbone, du phosphore ou de l'azote. Dans la région des fondrières des Prairies (*i.e.* vaste étendue de zones humides dépressionnaires assimilées à des marres peu profondes, situées au Nord des Grandes Plaines d'Amérique du Nord), un taux de disparition important de ce type de zones humides a été relevé, impactant les systèmes aval. Les quantités de sédiments transportées en aval ont augmentées de 5 à 140 Tg.an⁻¹ (1Tétra=10¹²g). Les parts de carbone et de phosphore stockées dans ces NFWs, tout comme le potentiel de dénitrification, ont diminués respectivement de 0,84 à 13 TCg.an⁻¹, 0,00040 à 0,20 TPg.an⁻¹ et 0,032 à 0,21 TNg.an⁻¹ (Marton et al. 2015). La réalisation de cette sous-fonction de puits est plus efficiente lorsque la zone humide est localisée à l'aval de la source de nutriments ou de polluants et lorsqu'elles sont localisées en amont du réseau hydrographique (Lane et al. 2018). Cheng et Basu (2017) ont réalisé un modèle quantifiant l'élimination des nutriments, à partir de données issues d'environ 600 sites d'études, répartis principalement entre l'Amérique du Nord et l'Europe et sous climats tempérés. Les résultats montrent la grande réactivité des zones humides de petites tailles : 50% de la charge totale en azote est éliminée par les zones humides de taille inférieure à 0.03 ha, soulignant la nécessité de préservation de ces écosystèmes au regard du maintien du potentiel d'élimination des nutriments à plus grande échelle.

Sous-fonction de transformation

Les contours des zones humides sont considérés comme les secteurs les plus actifs en termes de processus biogéochimiques (Lane et al. 2018). Compte tenu de l'importante longueur de zones périphériques par unité de surface des zones humides de petites tailles, leur rôle en tant que réacteur biogéochimique est significatif (Cohen et al. 2016). L'intensité de cette sous-fonction dépend de paramètres physico-chimiques (température, concentration en oxygène, pH ...), de la quantité de source d'énergie disponible, et de la concentration en nutriments dans le milieu (Lane et al. 2018).

Sous-fonction de source

Tout comme pour les zones humides connectées au cours d'eau, la mise en place de la sous-fonction de source dépend du contexte hydrogéomorphologique dans lequel la zone humide est établie, et de paramètres physico-chimiques. De courtes hypodermes dans ces écosystèmes favoriseraient la mobilisation de nitrates (Hoos et al. 2013).

Concernant les NFWs, Lane et al. 2018 concluent, suite à leur revue de littérature sur les NFWs, que les fonctions hydrologiques et biogéochimiques qui s'y produisent influence les échanges de matières entre les autres systèmes aquatiques mais aussi entre les zones humides. Ils soulignent également l'importance de l'effet cumulé de nombreux NFWs à l'échelle des bassins versants et vers les réseaux aval.

4.6 SERVICES

Les principaux services liés à la fonction biogéochimique des zones humides sont la régulation climatique et la régulation de la qualité de l'eau. Ils sont brièvement illustrés ci-après.

- **Régulation climatique**

Selon le Millenium Ecosystem Assessment (2005), le service de régulation du climat est considéré comme un des services majeurs apportés par les zones humides. Même si ces systèmes sont des sources des trois principaux gaz à effet de serre que sont le dioxyde de carbone, le méthane et le protoxyde d'azote, ce sont avant tout des stocks majeurs de carbone qui doivent être préservés et protégés, tout particulièrement dans le contexte de changement climatique actuel (Moomaw et al. 2018).

La sous-fonction de stockage de carbone dans les zones humides, associée au service de régulation face au changement climatique, a reçu une attention particulière depuis quelques années. Des études scientifiques ont en effet mis en évidence l'importance des zones humides dans le bilan radiatif de l'atmosphère terrestre (Roulet et al. 2007). Ceci a engendré des politiques de gestions des zones humides comme moyen pour atténuer le changement climatique. Dans ce contexte, la notion de « Blue Carbon » a vu le jour. Le blue carbon fait référence au carbone piégé dans les écosystèmes marin et plus précisément dans les milieux côtiers (mangroves, marais côtiers, herbiers) (Thebluecarboninitiative, n.d.; Lovelock et McAllister 2013). Ces zones humides côtières (définition Ramsar) recouvrent 0.2% de la surface des océans et la quantité de carbone présente équivaut à 50% du stock de carbone piégé dans les sédiments océaniques (Duarte et al. 2013). Ce stock important de C piégé dans ces écosystèmes et la grande quantité qui pourrait être remobilisée vers l'atmosphère si leur destruction n'est pas enrayée sont des arguments clefs dans la préservation de ces systèmes.

Il a été démontré que le piégeage et le stockage du carbone par les écosystèmes est la méthode la plus efficace et rentable pour limiter les émissions de gaz à effet de serre (Hartmann et al. 2013). Dans ce sens, et pour augmenter l'efficacité du service de régulation du climat offert par la grande capacité de stockage de carbone dans les sols (tous types de milieux confondus), un projet visant à augmenter ce stock de 4 pour 1000 (0,4%) dans les parcelles agricoles en changeant les pratiques agricoles est envisagé (Minasny et al. 2017).

- **Régulation de la qualité de l'eau**

Depuis plusieurs décennies, les zones humides ripariennes, sont créées ou restaurées dans le but de limiter le transfert des nutriments depuis les parcelles agricoles vers les cours d'eau. Plusieurs études récentes font le point sur ces méthodes de gestions et suggèrent de nouvelles perspectives (Vidon et al. 2019 ; Stutter et al. 2019).

La gestion et préservation du fonctionnement des champs de captage de la ville de Clermont-Ferrand leur permet de limiter fortement les traitements de potabilisation de l'eau et d'avoir une eau potable la moins onéreuse de France (CEN, 2018)⁶¹. Les zones humides de la plaine alluviale de la Bassée couvrent 12 878 ha. Elles éliminent approximativement chaque année 200 kg de nitrates par hectares, ou encore 2 600 tonnes par an, soit 590 tonnes d'azote. D'après le CGDD 2015⁶², la valeur du traitement d'un kilo d'azote dans les milieux aquatiques est comprise entre 70 et 106 euros. La régulation de la qualité de l'eau par ces zones humides est donc estimée entre 41 à 62 millions d'euros par an.

4.7. ELEMENTS CLEFS ASSOCIES A LA FONCTION BIOGEOCHIMIQUE

Les éléments clefs associés à chaque élément chimique (carbone, azote, phosphore) sont précisés dans les sections 4.3, 4.4 et 4.5 de ce chapitre sous forme d'encadrés. De manière globale, l'ensemble du chapitre 4 révèle que les zones humides sont des réacteurs biogéochimiques (Mitsch et Gosselink 2015) qui peuvent réaliser l'ensemble des sous-fonctions de transformation, de puits et de source. Toutefois, l'intensité de ces fonctions varie au cours des saisons mais aussi de manière pluriannuelle, soulignant l'intérêt de suivi sur le long terme (e.g. Hoffmann et al. 2009). Les revues bibliographiques réalisés (e.g. Fisher et Acreman 2004), permettent non seulement de dégager de grandes tendances, mais mettent également en exergue qu'en fonction des thématiques, certains types de zones humides sont beaucoup plus étudiés que d'autres (e.g. zones humides connectées au cours d'eau pour l'étude de la dynamique de l'azote et du phosphore).

⁶¹ CEN. 2018. CEN Auvergne-Rhône-Alpes « STOP aux idées reçues sur la gestion des espaces naturels ». Arguments et exemples. 20 p.

⁶² CGDD. 2015. « Les pollutions par les engrais azotés et les produits phytosanitaires : coûts et solutions ». Etudes et documents. Rapport n° 136. 30p.

5. FONCTION BIOLOGIQUE

Les fonctions hydrologiques et biogéochimiques conditionnent directement le développement des biocénoses (faune, flore, microorganismes dont champignons, bactéries, mycorhizes). Par exemple, la reproduction du brochet est fortement liée aux conditions hydrologiques. Les inondations régulières en période de hautes eaux (hiver) sont essentielles pour connecter le chenal aux prairies humides et bras morts (lieu de reproduction du brochet). Il faut donc une synchronisation entre la fonction biologique (espèce et habitat) et la fonction hydrologique. Autre exemple, la renoncule flammette est une espèce hygrophile stricte qui se développe sur des sols engorgés dès la surface (Réductisol).

La fonction biologique peut se traduire par les processus et les structures qui permettent aux espèces végétales et animales d'accomplir leur cycle de vie (habitat, connexion ...).

La biodiversité et l'étude des fonctions biologiques constituent une thématique très vaste. Elles peuvent être abordées depuis la génétique jusqu'à un niveau beaucoup plus global : la biosphère. On peut donc traiter de la biodiversité à différentes échelles. L'échelle intéressante pour un gestionnaire des milieux humides sera d'étudier la fonction biologique dans l'espace nécessaire au fonctionnement de cet écosystème. Selon Ramade (2008) la biodiversité à l'échelle de l'écosystème, est constituée par « les propriétés découlant de l'assemblage des espèces qui constituent sa communauté prise en tant que telle. De cet assemblage d'espèces interconnectées propre à un écosystème déterminé, résultent des particularités qui différencient l'écosystème considéré des autres types analogues ».

Mais qu'est-ce que la biodiversité ? Selon Ramade (2008), le terme biodiversité serait apparu dès les années 1970 au sein de l'Alliance Mondiale pour la nature (UICN), au moment même de la prise de conscience environnementale dans de nombreux pays. Ce terme s'est ensuite propagé vingt ans plus tard lors de la Conférence de Rio en 1992. Pour Ramade, la biodiversité c'est « la variété des espèces vivantes qui peuplent la biosphère ». Néanmoins, en raison de la complexité des systèmes écologiques, il cite 2 définitions sélectionnées comme les plus pertinentes : « La diversité biologique se rapporte à la variété et à la variabilité parmi les diverses formes de vie et dans les complexes écologiques dans lesquels elles se rencontrent ». [OTA, 1987]. « La diversité biologique englobe l'ensemble des espèces de plantes, d'animaux et de micro-organismes ainsi que les écosystèmes et les processus écologiques dont ils sont un des éléments, c'est un terme général qui désigne le degré de variété naturelle incluant à la fois le nombre et la fréquence des écosystèmes, des espèces et des gènes dans un ensemble donné » [McNeely (UICN) 1990].

En revanche, Primark (2008) insiste sur le fait que la biodiversité évolue. Il cite « Au cours de son histoire, la biodiversité a été façonnée par des processus évolutifs résultant d'interactions au sein et entre ses différents niveaux d'intégration et avec les conditions abiotiques environnantes. [...] La biodiversité résulte donc de processus écologiques évolutifs, structurels et conjoncturels ».

Les zones humides sont des milieux qui accueillent une importante biodiversité qui dépendent du fonctionnement hydrologique puis biogéochimique et des conséquences qui résultent des excès temporaires ou permanents de l'eau dans le sol. Ce sont des réservoirs de biodiversité (forêts, landes, tourbières, ceintures amphibies ...).

« La composition et la structure des communautés végétales et animales d'une zone humide résultent d'interactions entre les conditions abiotiques du milieu (par ex. variables climatiques, hydrologiques, géomorphologiques, trophiques, édaphiques) et les perturbations naturelles ou les activités humaines. En retour, ces communautés affectent les caractéristiques hydrologiques et biogéochimiques de la zone humide notamment via des rétroactions biotiques, aussi appelées « *feedback* » (Gayet et al. 2016).

Cette biodiversité est plus ou moins présente en fonction du degré d'altération du fonctionnement des zones humides et des modifications du paysage (remblai, drainage, imperméabilisation par l'urbanisation, structure du paysage...). Lorsque la biodiversité est relativement altérée, cela ne veut pas dire que les zones humides n'assurent plus aucune fonction. Un milieu humide dont seule la fonction hydrologique est opérationnelle peut rester bénéfique pour l'Homme pour d'autres objectifs qu'un objectif patrimonial expansion et écrêtement des crues par exemple).

Pour ce qui concerne l'étude de la fonction biologique d'un milieu humide, elle peut être complexe selon l'échelle considérée. L'objectif ici est de traiter cette fonction des zones humides au cas par cas afin de réaliser une analyse transversale comprenant l'ensemble des fonctions pour comprendre en quoi il est essentiel de restaurer et de préserver ces zones humides.

Il n'est pas question d'aborder ici tous les concepts biologiques. L'échelle intéressante pour un gestionnaire des milieux humides sera d'étudier la fonction biologique dans l'espace de bon fonctionnement de la zone humide (cf. paragraphe 6.2). En adéquation avec la méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides (Gayet et al. 2016), le choix a été fait d'analyser les sous-fonctions habitat et connectivité des habitats. Il s'agit donc maintenant d'aborder la sous-fonction habitat dans sa dynamique d'évolution et sa structure (horizontale et verticale) et, un peu plus loin la sous-fonction connectivité.

5.1 LA SOUS-FONCTION HABITAT

5.1.1. Définition

Dans la littérature, différentes définitions existent pour caractériser l'habitat d'un organisme vivant. Certains auteurs caractérisent l'habitat comme simple lieu de vie. Selon Odum et al. (1971), un habitat est le lieu de vie d'un organisme vivant. Ramade (2008) souligne aussi que c'est le lieu où vit l'espèce avec les dimensions biotiques. Il souligne qu'un « *même biotope peut enfermer un nombre d'autant plus important de micro-habitats qu'il est plus hétérogène. A l'opposé, les macro-habitats propres aux biotopes homogènes, sont de ce fait très étendus* ». Dans la Directive Habitats de 1992, l'habitat est défini comme : « *des zones terrestres ou aquatiques se distinguant par leurs caractéristiques géographiques, abiotiques et biotiques, qu'elles soient entièrement naturelles ou semi-naturelles* ». La convention de Bonn sur la conservation des espèces migratrices (1979) définit l'habitat comme constitué de « *toute zone à l'intérieur de l'aire de répartition d'une espèce migratrice qui offre les conditions de vie nécessaires à l'espèce en question* » (Triplet 2020).

Selon Gayet et al. (2016) « *l'habitat d'une espèce se définit par des facteurs abiotiques et biotiques spécifiques, où vit l'espèce à l'un des stades de son cycle biologique* ». Cette définition est celle retenue dans ce bilan car elle englobe l'ensemble des facteurs ainsi que la durée de vie de l'espèce.

5.1.2. Les grands types d'habitats de zones humides des bassins Rhône-Méditerranée Corse

- **Les catégories d'habitats**

Les différents habitats de zones humides ont un rôle majeur dans le maintien de la biodiversité avec leur interface terre-mer et eau-terre et sont rencontrés dans les différents étages de végétation (collinéen, montagnard, subalpin et alpin). Le développement des habitats humides est sous l'influence de gradients climatiques : pression atmosphérique, température de l'air, nombre de jour de gelée, rayonnements solaire et terrestre, température du sol et réchauffement, luminosité, précipitations annuelles, humidité de l'air, durée de l'enneigement, vitesse des vents, durée de la période de végétation) (Rameau et al. 1993). Cette grande variété de facteurs abiotique est à l'origine de la diversité des habitats humides adaptés aux différentes situations du territoire.

En cohérence avec l'arrêté ministériel du 24 juin 2008 modifié le 1 octobre 2009, le guide d'identification des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée de Chambaud et al. (2012)⁶³ donne les clefs pour identifier les différentes zones humides en fonction des caractéristiques structurelles des écorégions, à partir de facteurs physiques « *conditions propices à l'expression des zones humides* » (Duffy et al. 2013)⁶⁴ dans le bassin Rhône-Méditerranée.

⁶³ Chambaud F. Lucas J. et Oberti D. 2012. « Guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée. Volume 1 : méthode et clés d'identification. » Agence de l'eau Rhône-Méditerranée & Corse. 138 pages + annexes.

⁶⁴ Duffy L. Simonnot J-L. Stroffek S. Chambaud F. 2013. Note du secrétariat technique du SDAGE. Eléments de méthode pour la définition d'un plan de gestion stratégique des zones humides. SDAGE Rhône-Méditerranée. 22p.

Ce sont 8 grands types d'habitats humides qui sont recensés selon le thesaurus Corine Biotope de Bissardon et al. 2003 avec 68 sous-habitats hydromorphes (cf. annexe 4) de l'arrêté ministériel du 24 juin 2008 (Chambaud et al. 2012) (Figure 52).

Code Corine biotope	Dénomination
1	Les habitats littoraux et halophiles
2	Les milieux aquatiques non-marins
3	Les landes, fruticées, pelouses et prairies
4	Les forêts
5	Les marais et tourbières
6	Les rochers continentaux, éboulis et sables
8	Les terres agricoles et paysages artificiels

Figure 52. Dans Chambaud et al. (2012), les catégories d'habitats dans le bassin RMC

Ces grandes catégories d'habitats humides peuvent être rapidement présentées :

- **Les habitats littoraux et halophiles**, ils se rencontrent sur la façade maritime avec une végétation halophile adaptées aux conditions salines ;
- **Les milieux aquatiques non marins** (cours d'eau, marais et gouilles, zones humides périlagunaires, lacs, étangs naturels ou artificiels), ils abritent des habitats variés, distribués en fonction des caractéristiques des eaux douces (stagnantes, courantes) mais aussi de la dynamique morphologique (bancs de sables et de galets) ;
- **Les landes, fruticées, pelouses et prairies**, ces habitats sont différenciés selon la structure horizontale et verticale du tapis végétal avec la présence possible de différentes strates avec des degrés de fermeture variés (herbacée ouverte, herbacée rase, herbacée haute, arbustive ouverte, arbustive fermée) ;
- **Les forêts** : l'habitat forestier se caractérise par la présence d'une strate arborée qui domine les strates arbustive, herbacée voire muscinale selon les caractéristiques abiotiques (calcaire, granite, sols hydromorphes, tourbe, lumière ...) et le degré de fermeture de la strate dominante. Les étages d'altitude influent sur les caractéristiques des peuplements (feuillus, résineux) et la présence ou l'absence de certaines essences (Charme absent de l'étage montagnard, Hêtre essence montagnarde qui peut être présente en plaine lorsque les précipitations sont suffisantes (> 700 mm/an). Les zones humides sont le siège de forêts pionnières de bois tendre (saulaie, boulaie par exemple) et de forêt alluviale de bois (chênaie-ormie-frênaie de grands cours d'eau par exemple) ;
- **Les marais et tourbières** : ils sont gorgés d'eau en permanence. Les tourbières hautes concernent des milieux oligotrophes pauvres en nutriments et alimentés uniquement par les précipitations (tourbière ombrotrophe). D'autres milieux humides comme les bas marais se développent en pied de versant ou en position basse, alimentés par des sources, des ruissellements, une nappe d'eau. La végétation rencontrée est fonction des contextes géologiques et géographiques ;
- **Les rochers continentaux, éboulis et sables** : avec l'infiltration de l'eau et la circulation dans la roche et les éboulis, les suintements sont propices à des habitats hygrophiles constitués les plus souvent de bryophytes (mousses) et de ptéridophytes (fougères) ou e boisement arbustifs à Aulne vert par exemple. Les substrats sableux d'arrière dune, gorgés d'eau accueillent une végétation et une faune particulière selon que l'eau est douce ou plus ou moins salée (Salicornes, Liparis de Loesel, Crapaud calamite très peu tolérant à la salinité de l'eau ...) ;
- **Les habitats agricoles et les paysages artificiels** : très représentés dans le bassin ce sont aussi des habitats favorables pour certaines espèces en situation inondable ou de rétention d'eau permanente ou temporaire (versant argilo-calcaire ou marneux, dépression imperméables ...). Ils sont plus ou moins ouverts (culture et prairies inondables) ou structurés au sein d'un maillage bocager (mares et petits marais par exemple).

Aujourd'hui la classification des habitats EUNIS est préférée au thesaurus Corine biotopes pour caractériser les habitats de zones humides. Ce référentiel est promu dans le guide de la méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides de Gayet (2016). D'une part, il apporte des précisions importantes sur les habitats marins et d'autre part, il propose une clef de détermination (Figure 53) facilement utilisable pour un public non expert en botanique (Gayet et al. 2016). La méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides requiert d'utiliser le niveau 3 du référentiel EUNIS (composition des habitats) pour être suffisamment précis car les deux premiers niveaux concernent les grands types de paysages.

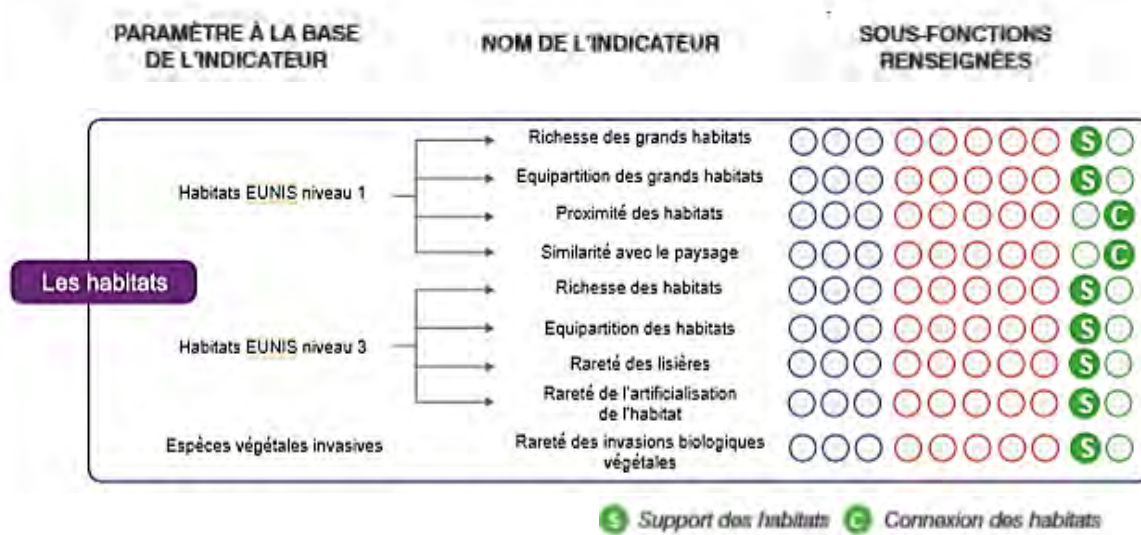


Figure 53. Dans Gayet et al. (2016), méthode Eunis pour décrire un habitat en ZH

Sont observées différents critères sur une même zone humide : la richesse et la diversité des habitats, l'équipartition des habitats, la rareté des lisières et les pressions anthropiques. Chaque grand type d'habitats de zones humides vu précédemment présente des habitats à échelle plus fine. Dans une zone humide quel que soit l'habitat majeur (landes, forêts, marins ...), on trouve différents lieux de vie, habitats pour les espèces. Par exemple, les structures végétales peuvent constituer un habitat pour plusieurs espèces de faune comme les prairies, les ripisylves ou les forêts alluviales. Différents types de prairies existent dans le bassin Rhône-Méditerranée et cela caractérise des habitats différents (pâturages mésotrophes permanents, prairies de fauches montagnardes, prairies mésiques⁶⁵ non gérées etc.). D'autres structures comme les bancs de galets en rivière, les éboulis peuvent aussi être considérés comme un habitat. La clef d'identification des habitats de la méthode EUNIS est complète et présente dans le détail tous les types d'habitats qui peuvent être présents en zone humide. On remarque alors que les habitats sont principalement diversifiés en fonction la structure végétale.

- **La structure végétale, paramètre majeur de l'habitat en zone humide**

Afin de structurer ces différents habitats en zone humide, on peut différencier deux systèmes : les habitats dits « ouverts » et les habitats dits « fermés ». L'habitat est donc avant tout conditionné à la structure végétale. C'est l'évolution de ces strates végétales qui participent au maintien de la biodiversité, que ce soit au niveau de la flore ou de la faune. La dynamique végétale dépend fortement du climat, de l'hydrologie, du substrat ainsi que de l'implantation dans le paysage (Barnaud 1998). En zone humide, ce qui va conditionner principalement les structures végétales est le gradient d'humidité du sol (Figure 54) ainsi que la localisation géographique dans le bassin (climat, pédologie).

⁶⁵ Désigne des valeurs moyennes des facteurs écologiques propres à un biotope donné ou une espèce vivant dans des habitats humides (Ramade 2008).

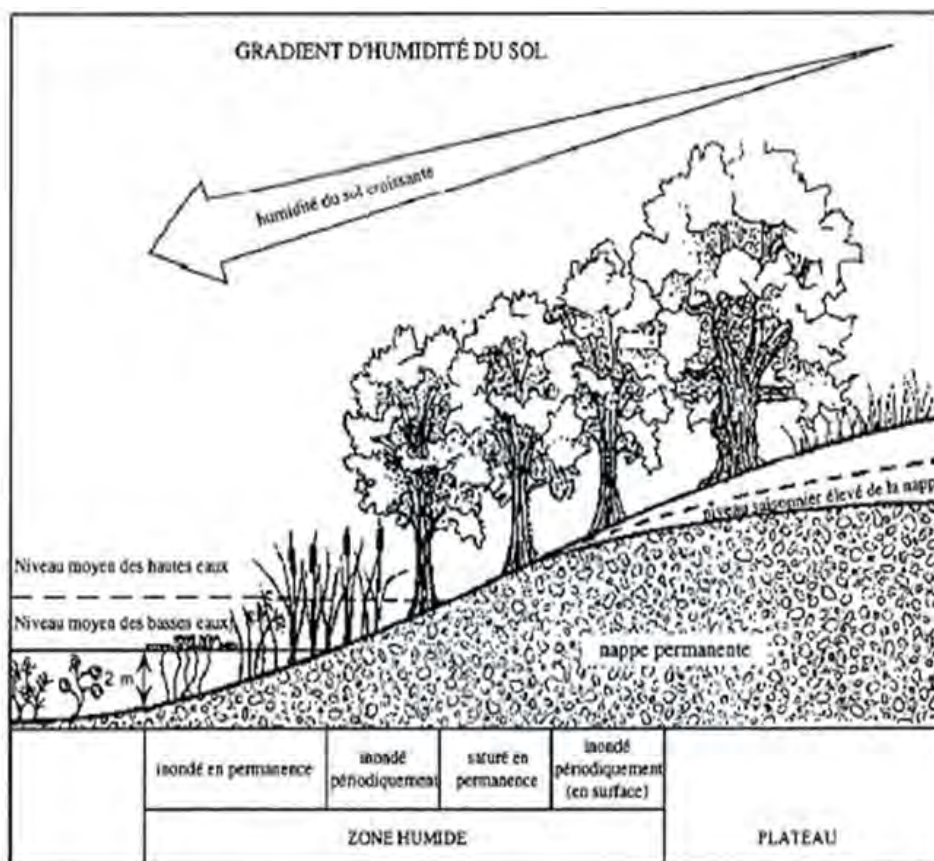


Figure 54. Distribution de la végétation des zones humide le long d'un gradient d'humidité (Tiner 1991).

La dynamique écologique en zone humide va donc dépendre des crues et du taux d'humidité dans le sol. Il convient de distinguer les crues qui se caractérisent par une vitesse d'écoulement, donc de l'énergie cinétique générant érosion et alluvionnement, des inondations qui peuvent se limiter à des élévations du niveau de l'eau sans vitesse, donc sans énergie cinétique. Ce sont ces habitats qui assurent une biodiversité et ce, en fonction de la couverture minérale et végétale. Le développement de la zone humide, dépend donc de la succession écologique qui est un processus naturel d'évolution de l'écosystème (Maire 2010)⁶⁶. Différents stades de végétation vont se succéder dans le temps et dans l'espace pour former des habitats différents (Figure 55) :

- **Le stade pionnier** : les espèces pionnières se développent sur un sol nu comme par exemple un socle rocheux (plantes annuelles, mousses, lichens). Elles se développent aussi dans les zones de dépôts alluvionnaires, galets, sables et limons (plantes annuelles, saules) soumises aux crues qui rajeunissent constamment le substrat minéral et la couverture végétale ;
- **Le stade herbacé** : d'autres types de végétaux (plantes pérennes, espèces post pionnières de cicatrisation par ex.) stabilisent le substrat minéral et l'enrichissent en matière organique. Le sol se structure et se différencie avec l'apport de matière organique. Le tapis végétal est recouvrant et se développe en strates herbacées (rases et plus ou moins hautes selon les espèces présentes) ;
- **Le stade arbustif** : les arbustes colonisent la strate herbacée soit à partir d'un front de colonisation (lisière forestière par exemple) ou par nucléation au sein d'une prairie ou d'une pelouse. Ces arbres et arbustes vivent relativement peu longtemps (15-20 ans) mais produisent beaucoup de biomasse ce qui va permettre le développement des forêts à bois durs (Lemoine 2018) ;

⁶⁶ Maire O. 2010. Les successions écologiques. Cours développement et évolution des écosystèmes. Université de Bordeaux. 61p.

- **Le stade forestier** : les arbres se développent et des milieux fermés se forment tels que les forêts alluviales de bois tendre (peupleraie noire, saulaie blanche) puis de bois dur (chênaie-ormaise-frênaie) composées d'espèces longévives (Lemoine 2018).

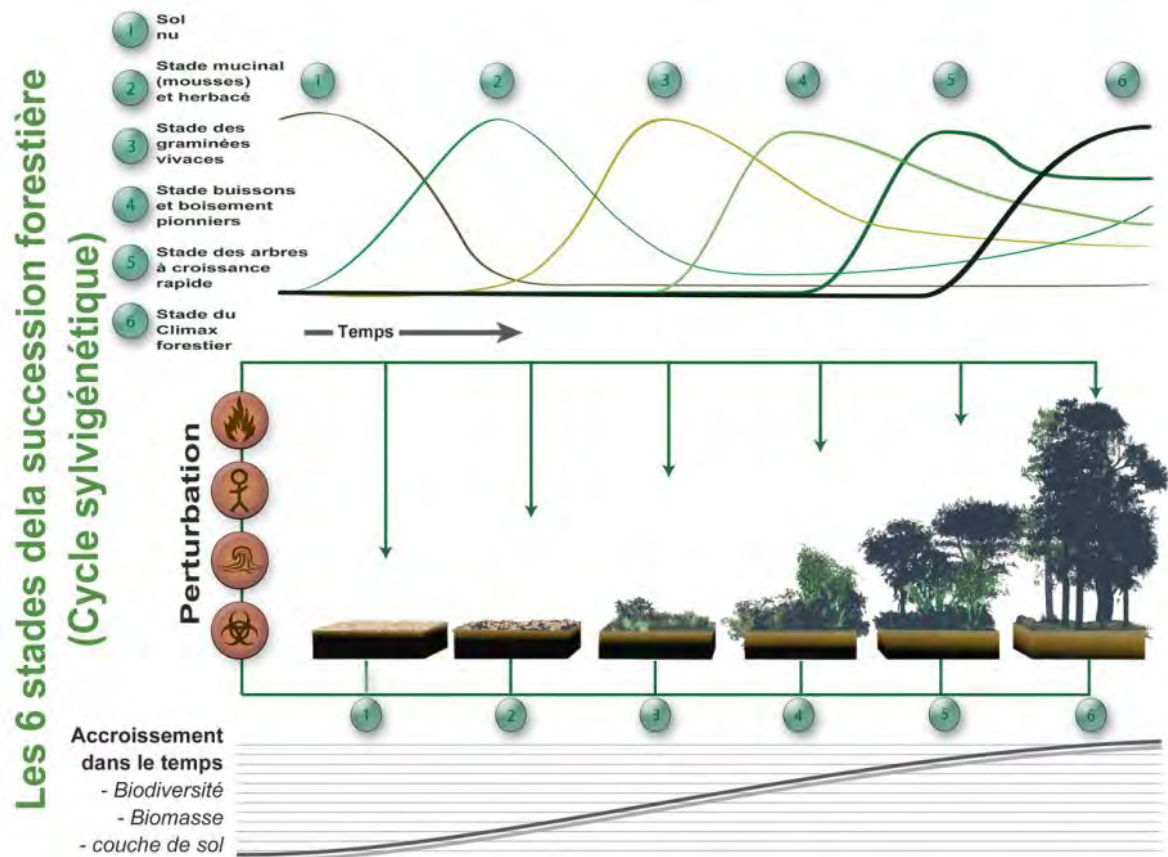


Figure 55. Succession végétale forestière et cycle sylvigénétique (d'après Luca, Martin, Frey. 2011)

En climat tempéré, les successions de végétations conduisent à un milieu boisé dans toutes les situations qui ne sont pas influencées par un ou plusieurs facteurs limitants : eau, température, vent, substrat géologique ... Les premiers stades de colonisation sont réalisés par les lichens et les mousses, les espèces herbacées ; les suivants par les arbustes et les arbres, ces espèces pouvant anticiper certains stades et apparaître en mélange sans toutefois dominer. La réalité est une intrication plus ou moins importante de ces stades.

Différents paramètres physiques ou chimiques induisent la présence ou l'absence de telle ou telle espèce : la lumière (héliophile, sciaphile), la température (thermophile, mésophile), l'eau dans le sol (hygrophile, mésophile, xérophile), le pH (acidophile, neutrocline, calcicole...), le substrat (calcaricole, calcifuge). Les différentes espèces végétales, leur structuration et leur évolution dynamique vers des stades plus complexes vont être assujetties à des perturbations naturelles (incendies, crues, vent, morts des végétaux...) qui induisent des dynamiques régressives permettant de renouveler les écosystèmes (Maire 2010).

5.1.3 Le rôle des habitats pour les espèces

L'accomplissement du cycle biologique d'une espèce

De nombreuses espèces ont besoin des zones humides pour tout ou partie de leur cycle biologique. Certaines espèces animales ou végétales sont inféodées en totalité de leur cycle de vie aux zones humides, tandis que pour d'autres, ce sont des espaces temporaires mais essentiels à « l'exécution de leurs cycles biologiques : alimentation (eau, éléments nutritifs, proies), reproduction (diversité des habitats, ressources alimentaires, territoire de ponte...), fonction d'abris, de refuge, de repos pour un grand nombre d'espèces animales (amphibiens, oiseaux, poissons, mammifères...) » (Duffy et al. 2013). D'autres espèces utilisent même ces zones humides comme des habitats supports (Gayet et al. 2016, SPN) pour les haltes migratoires, l'hivernage ou pour s'y reproduire.

Les exemples d'indicateurs de l'état des habitats

A titre d'exemple, trois indicateurs de la boîte à outils RhoMéo sont construits spécifiquement pour établir un état de référence des fonctions des zones humides et suivre leur évolution dans le temps et l'espace (CEN Rhône-Alpes, 2014)⁶⁷ :

- Un indicateur qui recourt à **la flore**. Le principe est de réaliser un inventaire sur des transects avec des points de relevés réguliers. Les principaux habitats sont préalablement identifiés sur carte topographique ou d'habitats. Deux paramètres sont donc calculés : la tendance globale calculée par la médiane des valeurs diagnostics de ces placettes ainsi que la variabilité : soit en comptant le nombre de placettes ayant une valeur diagnostic comprise entre la borne supérieure et inférieure d'une classe ou bien en comptant le nombre de fois où les espèces indiquant le niveau d'engorgement ont été contactées.
- Un indicateur qui mobilise les **peuplements d'odonates**. Ce sont des espèces dites parapluies « dont les exigences écologiques sont telles que, si elles sont satisfaites, elles garantissent aussi celles d'un grand nombre d'autres espèces » (Chambaud et Simonnot 2018)⁶⁸. Trois points de suivis par habitats seront installés et ce, en fonction des faciès du chenal (radier, mouille). Si la richesse détectée en fonction du ratio richesse observée / richesse estimée est supérieure à 75% alors l'indicateur et l'échantillonnage est fiable. Cet indicateur permet de conclure sur le bon état des habitats et donc de la fonction biologique en zone humide.
- Un indicateur qui utilise les **peuplements d'orthoptères** (criquets, sauterelles et grillons). Ils sont sensibles à la température moyenne, l'humidité et à la végétation ce qui permet d'identifier le degré d'humidité moyen de la zone humide. Deux à trois points sont réalisés pour les habitats de plus de 5 hectares. Sont additionnées ensuite les espèces de classe 0 « espèces liés aux milieux secs » puis de la classe 1 « espèces mésophiles », classe 2 « espèces mésohygrophiles ou hygrophiles » et de classe 3 « espèces strictement hygrophiles et écologiquement exigeantes ». Cette somme totale est ajoutée à la somme « espèces attendues » multipliée par 100. Les résultats sont interprétés de la manière suivante : moins de 15% signifie qu'il y a absence d'espèces inféodées et donc dégradation de la zone humide, entre 15-35% signifie que l'état de conservation de la zone humide est moyen et plus de 35% signifie que l'état est bon avec une humidité du sol importante.

Les SDAGE 2016-2021 du bassin Rhône-Méditerranée et du bassin de Corse font référence à ces outils RhoMéo pour les utiliser afin de caractériser l'état des zones humides. Deux indicateurs de pression de la boîte à outils, l'un concernant l'urbanisation et l'artificialisation et l'autre les pratiques agricoles intensives, qui influent plus ou moins intensément sur les fonctions des zones humides, sont intégrés dans le tableau de bord du SDAGE pour le suivi des zones humides.

D'autres indices sont utilisés pour distinguer indirectement la qualité de la zone humide et des habitats, toujours sur le principe de la diversité biologique. Par exemple, la diversité se mesure à l'aide de la richesse : c'est le nombre d'espèces présentes dans l'unité d'habitat de manière permanente ou temporaire, en fonction de son cycle biologique (Gayet et al. SPN 2016). L'équitabilité prend en compte l'abondance d'une espèce ainsi que le nombre d'espèces d'une communauté. On peut ainsi distinguer les espèces dominantes dans tel ou tel habitat et voir lesquelles sont en compétition (Gayet et al. SPN 2016). Ces deux indices peuvent aussi être calculés pour les habitats répertoriés sur une zone humide donnée. Ils permettent alors d'établir la diversité des habitats ainsi que l'abondance ou non de certains. C'est le même principe de calcul que pour les espèces, mais sont retenus les habitats observés et théoriques plutôt que les espèces.

⁶⁷ CEN Savoie. 2014. La boîte à outils de suivis des zones humides. Programme RhoMéo. 254p.

⁶⁸ Chambaud F. Simonnot J.L. 2018. Délimiter l'espace de bon fonctionnement des zones humides. Guide technique du SDAGE. 56p.

Autre exemple, l'indice de Shannon permet de mesurer à la fois la diversité spécifique et la dominance de certaines espèces. Cet indice prend en compte le nombre d'espèces dans le relevé étudié ainsi que l'abondance relative. Plus le résultat est proche de 0 plus la diversité spécifique est faible et plus une espèce domine (Vanpeene Bruhier et al. 2010). Cet indice peut être pertinent pour calculer la diversité spécifique dans les unités d'habitats (zones humides) et même au niveau du paysage, c'est-à-dire à échelle beaucoup plus large.

La structure de l'habitat et les pressions anthropiques

Outre les indicateurs de diversité, la structure de l'habitat est essentielle pour les espèces animales en proposant des niches écologiques variées. La structure des habitats joue un rôle majeur dans le maintien de la biodiversité (Gayet et al. SPN 2016). Si ces habitats subissent des pressions, alors la biodiversité sera impactée.

D'une part, la structure physique comprend la topographie, la forme de l'habitat et tous les paramètres physiques qui peuvent soit offrir dans un même habitat des niches écologiques différentes, soit limiter celles-ci.

Par exemple, un bras mort avec des profondeurs différentes, la végétation des berges avec la présence de bois morts, vont constituer différentes niches écologiques dans la ripisylve (gîtes à chauve-souris, ressource alimentaire pour les pics, bain de soleil pour la cistude, cache pour les poissons ...) et permettre la présence de nombreuses espèces en fonction de leur profession : production, prédation... (Odum et al. 1959). Un habitat n'a donc pas obligatoirement une structure homogène et cela permet d'assurer sa sous-fonction de support d'habitat.

D'autre part, l'artificialisation des habitats a souvent un impact sur les espèces et sur la fonction biologique d'une zone humide. La modification plus ou moins forte des habitats d'une zone humide se répercute sur les espèces et peut entraîner une diminution de la biodiversité ou favoriser la dominance d'espèces opportunistes ou envahissantes (exotiques ou non) et conduire au déséquilibre de l'habitat et de sa fonction biologique initiale. Néanmoins, l'utilisation par les activités humaines d'une zone humide ne signifie pas que celle-ci ne remplit plus aucune fonction biologique et peut parfois être favorable pour certaines espèces autochtones (Gayet et al. SPN 2016) comme par exemple le vanneau huppé qui niche sur des sols cultivés en plaine inondable.

Dans le cadre du programme de préservation en faveur de la biodiversité (2013-2022) de la tourbière de Cerin dans l'Ain, la fauche de la prairie tourbeuse alcaline est de nouveau programmée. L'objectif est de limiter le boisement de la tourbière qui « banalise » la flore et la faune pour restaurer et conserver un milieu ouvert avec des prairies variées. Cette intervention est essentielle pour diversifier la flore et de la faune grâce à des perturbations anthropiques (Duret 2012)⁶⁹ sans lesquelles la dynamique d'évolution naturelle conduirait à des habitats ligneux qui ne sont pas ceux recherchés par les gestionnaires de la biodiversité.

5.1.3. La diversité des habitats, un enjeu majeur pour les espèces

Une multitude d'habitats existent en zone humide et tous sont aujourd'hui facilement identifiables grâce au référentiels EUNIS ou Corine Biotopes. Il ne s'agit pas ici de lister tous les types d'habitats existants mais plutôt de proposer des exemples pour illustrer la sous-fonction habitat dans le maintien de la biodiversité et du fonctionnement d'une zone humide :

- **Les étangs, marais** : ces milieux aquatiques sont le principal habitat de la cistude d'Europe, une tortue aquatique menacée, inscrite aux annexes II et IV de la directive habitats faune flore et protégée en France. La cistude, se nourrit principalement dans l'eau d'insectes, de mollusques, de crustacés, d'œufs d'amphibiens ou encore de poissons. La présence de bois mort (chablis) dans les plans d'eau est un support pour les baignades de la cistude qui sont très convoitées (compétition intra-spécifique). La vase est aussi essentielle à la cistude lors de son hibernation pour maintenir une température en adéquation avec sa biologie. La cistude accomplit la majeure partie de son cycle biologique en zone humide sauf pour sa reproduction : elle pond ses œufs « dans des lieux secs contigus avec une végétation rase qui permettront l'incubation des œufs » (Chambaud et Simonnot 2018). L'accès à ces habitats de reproduction est indispensable pour sa survie.

⁶⁹ Duret S. La tourbière de Cerin. 2012. Programme de préservation en faveur de la biodiversité 2013-2022. CEN Rhône-Alpes. 8p.

- **Les prairies inondables** : ces milieux ouverts sont importants pour de nombreuses espèces d'oiseaux qui les utilisent comme lieu d'escale, de reproduction, d'alimentation. Le courlis cendré, oiseau migrateur du Sud-Ouest de l'Europe et du nord de l'Afrique utilise les prairies inondables du val de Saône pour se nourrir et se reproduire. Cette espèce exige pour la réalisation de son cycle biologique un habitat ouvert qui lui permet de voir les prédateurs possibles des couvées et des jeunes (corneille, milan noir par exemple). Le cloisonnement de la prairie par des haies ou des bosquets masque la vue et augmente les risques de prédation, ce qui n'est plus compatible avec les exigences écologiques du courlis cendré et avec sa présence.
- **Les prés-salés méditerranéens** : inclus dans les habitats littoraux et halophiles situés en façade maritime, ces habitats développent une végétation spécifique notamment le jonc maritime, le jonc aigu ou encore le jonc de Gérard.
- **Les bras morts, lônes** : ces habitats sont des relais essentiels à la vie du brochet (alimentation, grossissement des alevins ...). Le brochet se nourrit principalement de crustacés, alevins mais aussi de grenouilles et mammifères aquatiques qu'il capture dans les cours d'eau ainsi qu'aux abords de ceux-ci (bras morts, lacs). Il est un des prédateurs au sommet de la chaîne trophique. Il a besoin de lieux très végétalisés notamment pour servir de support à ses pointes lors du frai. Pour se reproduire à la fin de l'hiver, à la faveur d'une crue le brochet gagne les frayères telles que les lônes, bras morts, prairies humides, là où la profondeur est moindre (inférieure à 1 mètre) avec une végétation dense pour pondre. (Clère 2006).
- **La ripisylve** : cette forêt alluviale en bordure de cours d'eau est essentielle pour les chauves-souris, petits mammifères nocturnes et insectivores qui utilisent une méthode de prédation spécifique : l'écholocation (Buono 2019). La chauve-souris se déplace beaucoup pour chasser et a besoin de gîtes tels que les arbres creux ou fissurés, ou des ouvrages tels que les ponts ou les murs de pierre. La ripisylve conforte des connexions entre les différents habitats de gîtes et les sites de chasse. Les milieux ouverts ne sont pas adaptés à toutes les espèces de chauve-souris. Certaines espèces comme le murin de Capaccini ou le murin de Daubenton chassent seulement en zone humide, soit près des cours d'eau (Buono 2019 ; Chambaud et Simonnot 2018). A noter que les ripisylves sénescentes offrent plus d'arbres à cavités et donc de gîtes pour la chauve-souris que les ripisylves jeunes d'où l'enjeu majeur de conservation des ripisylves avec des arbres âgés. Des oiseaux d'eau tels que les harles ou les canards colvert nichent aussi dans les troncs de vieux arbres.

Ces exemples montrent la forte dépendance des espèces aux milieux humides et à leurs habitats pour combler leurs besoins vitaux. Néanmoins, même si les habitats sont en bon état dans l'espace et dans le temps, l'agencement spatial des habitats joue un rôle majeur dans le maintien de la biodiversité et sa circulation. La fonction biologique en zone humide dépend à la fois l'habitat mais aussi la connexion entre ces unités d'habitats (cf. ci-après).

5.2. LA SOUS-FONCTION CONNECTIVITE

Des unités d'habitats en bon état ne peuvent pas assurer une diversité durable d'espèces si leur fragmentation est trop forte. De nombreuses espèces accomplissent une partie seulement de leur cycle biologique au sein des zones humides. Pour y parvenir elles doivent y avoir accès par la terre ou les airs, ce qui implique la présence d'une trame paysagère (verte et bleue) pour mettre en relation les différents compartiments (cœur de biodiversité, corridors biologiques, réservoirs biologique) entre eux et satisfaire les déplacements (nourriture, reproduction et échanges de gènes au sein d'une population ...). La connexion entre ces habitats est alors essentielle.

Les habitats sont essentiels à la survie des espèces, mais une espèce a aussi besoin de se déplacer lors de son cycle biologique. Il est nécessaire pour elle de se déplacer d'un milieu à un autre, d'une niche écologique à une autre que ce soit pour les animaux ou les végétaux (alimentation, reproduction, brassage génétique...). C'est pourquoi, l'étude de la sous-fonction habitat ne peut être dissociée de la sous-fonction connectivité. Les habitats doivent être connectés entre eux pour assurer la diversité écologique. La connexion entre les réservoirs de biodiversité tels que les zones humides est donc essentielle à la survie des espèces qui utilisent la zone humide durant leur cycle de vie, qu'elles soient inféodées ou non.

Mais qu'est-ce que la connectivité ? Comment peut-on définir cette sous-fonction ? Ramade (2008) aborde cette notion d'écologie du paysage en associant les interactions des territoires et des sous-populations : « *la connectivité c'est la mesure du degré de liaison (interconnexion) entre des sous-populations occupant des territoires* ».

disjoints qui appartiennent à une même métapopulation. La stabilité d'une population est d'autant plus grande que sa connectivité est plus élevée. À l'opposé, la probabilité d'extinction d'une sous-population sera d'autant plus élevée que sa ségrégation spatiale sera plus importante (faible connectivité). Le concept de connectivité peut s'étendre à une association de plusieurs habitats et même à une mosaïque d'écosystèmes ».

Etudier la connectivité, c'est procéder à une analyse paysagère : on parle d'écologie du paysage. De nombreuses définitions existent en fonction de la spécialisation de chacun (écologue, géographe, littéraire...). Mais l'écologie du paysage est aujourd'hui essentielle pour étudier la connectivité. Selon Forman et Godron (1986), « un paysage est une portion de territoires hétérogènes, composée d'ensembles d'écosystèmes en interactions dont l'agencement se répète de manière similaire dans l'espace », (Tatoni).

Selon plusieurs auteurs, la connectivité se présente sous deux formes :

- **la connectivité structurelle** : c'est la configuration spatiale des habitats favorables à l'espèce (Le Roux, Luque, 2014) ; c'est une analyse paysagère (contiguïté, proximité des habitats) qui ne prend pas en compte le comportement et les besoins de l'espèce (Avon et al. 2014 ; Gayet et al. 2016) ;
- **la connectivité fonctionnelle** : elle prend en compte le comportement et le besoin des espèces et leur mobilité spécifique (les besoins de la loutre sont différents de ceux du cuivré de la bistorte). Selon, Le Roux et Luque (2014), la connectivité fonctionnelle c'est « la combinaison entre le comportement de dispersion de l'espèce et son environnement ». Elle considère les réponses comportementales ou génétiques (échanges de gènes lors de la reproduction) en fonction du paysage (Gayet et al. 2016).

Le Roux et Luque (2014) soulignent que l'étude de ces deux types de connectivité est nécessaire pour évaluer la connectivité du paysage de manière pertinente. Selon Avon et Bergès (2014), « le degré de connectivité d'un paysage varie ainsi selon l'espèce considérée et sa capacité à l'utiliser ». Ils soulignent qu'en fonction d'un même paysage si une espèce à une faible capacité de dispersion et une autre une forte capacité, alors le paysage n'aura pas la même connectivité (perméabilité). Sans prendre en compte véritablement les comportements et exigences des espèces, l'analyse paysagère reste donc assez restrictive.

Toutefois, la connectivité fonctionnelle reste moins étudiée que la connectivité structurelle. Sordello et al. (2014) soulignent que « la connectivité fonctionnelle dépend donc du potentiel de mouvement dû à la connectivité structurelle mais aussi de la dynamique des populations locales ». Certains auteurs, tels qu'Avon et al. (2014) détaillent la connectivité fonctionnelle en deux types :

- **La connectivité réelle** : étudie les déplacements des individus (corridors) entre les habitats favorables (réservoirs de biodiversité) ;
- **La connectivité potentielle** : étudie la capacité de dispersion de l'espèce. Il s'agit d'étudier la quantité et structure de l'habitat dans le paysage ainsi que la capacité de l'espèce à l'utiliser. La connectivité potentielle est étudiée à l'échelle d'une espèce ou de groupes d'espèces qui présentent les mêmes caractéristiques de déplacement.

Pour les écologues, le paysage, c'est l'organisation de systèmes écologiques englobant plusieurs écosystèmes. Le paysage prend donc en compte les éléments physiques, chimiques, biologiques et socio-économiques et leurs interactions qui influencent les conditions de vie. Le paysage est marqué par une hétérogénéité avec l'assemblage de ces éléments (tâches, corridors, matrice ...) (Clergeau, Désiré 1999) (Figure 56). L'écologie du paysage se réfère à l'organisation des systèmes écologiques, à l'influence de l'hétérogénéité spatiale sur les organismes et au rôle des perturbations (naturelles et anthropiques). Plus la connectivité est forte, moins les espèces sont perturbées, notamment dans leur déplacement.

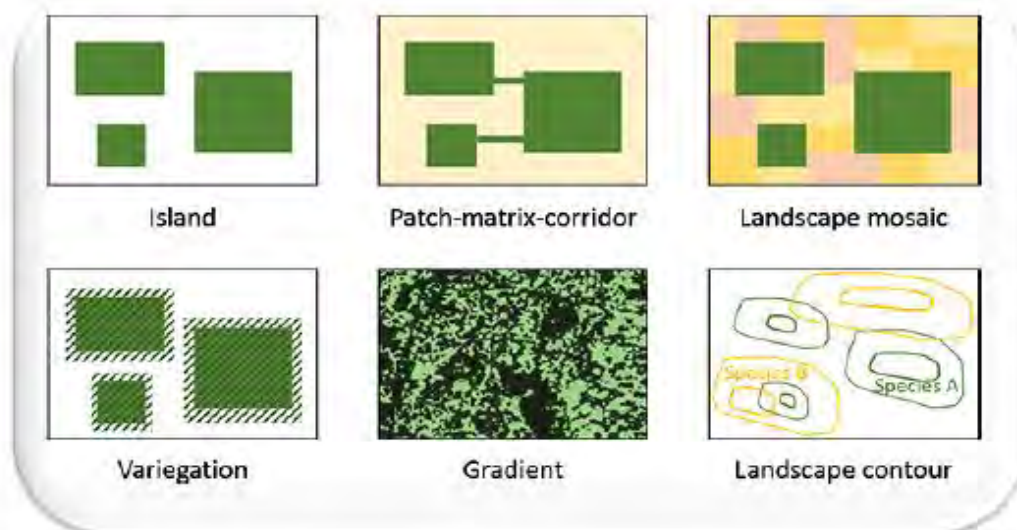


Figure 56. Dans Simari (2016), les différents modèles pour décrire l'hétérogénéité spatiale du paysage

La mosaïque paysagère) qui rend compte de l'agencement se compose de 4 éléments principaux (Beldjilali, 2016 (Figure 57) :

- **La matrice** : c'est le support du paysage, l'élément qui domine le paysage donné à une échelle donnée (Forman et Godron 1986) ;
- **La tâche** : c'est une structure non linéaire organisée en tâche (d'où son nom) avec des formes différentes et un nombre différent dans le paysage. Les tâches sont des structures paysagères ponctuelles et isolées dans un espace dominant qui est la matrice (Clergeau et Désiré 1999). Par exemple, une zone nodale réservoir de biodiversité telle qu'un bosquet en zone agricole ;
- **Le corridor** : c'est une structure linéaire du paysage reliant les tâches entre elles. Par exemple, des haies en zone agricole ou encore un ruisseau entre deux étangs (Clergeau et Désiré 1999) ;
- **La lisière** : c'est la limite entre un habitat et la matrice que les espèces vont percevoir.

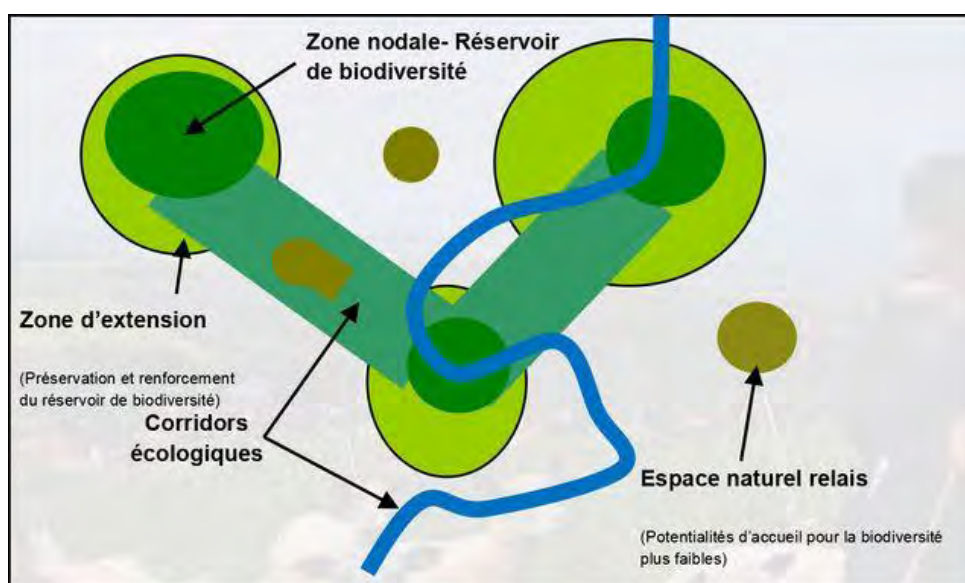


Figure 57. Dans Beldjilali (2016), organisation paysagère simplifiée.

Afin d'assurer la propagation des espèces végétales et animales et de maintenir la diversité écologique, la connectivité joue donc un rôle majeur notamment avec les corridors. L'écologie du paysage permet d'identifier les connexions structurelles entre les réservoirs de biodiversité et d'appréhender l'organisation spatiale d'un paysage donné. Néanmoins, les paysages sont souvent impactés par de fortes pressions anthropiques entraînant la destruction partielle ou totale des habitats ou encore des réseaux de connexion. Il est important d'étudier le rôle de la connectivité et de la fragmentation spatiale aujourd'hui très présente.

5.2.2. La connectivité : un enjeu majeur pour le maintien de la biodiversité

La fragmentation des habitats peut engendrer leur disparition et impacter la faune sauvage (Sordello, et al. 2014). Selon Le Roux et Luque (2014), « la réponse d'une espèce à la perte d'un habitat dépend de deux paramètres : l'utilisation des ressources disponibles dans cet habitat et la répartition spatiale des habitats utilisés ». En revanche, même si l'habitat ne disparaît pas totalement, la fragmentation impacte la mobilité des espèces qui est essentielle pour accomplir leur cycle biologique. Il peut donc y avoir fragmentation sans disparition totale de l'habitat (Figure 58).

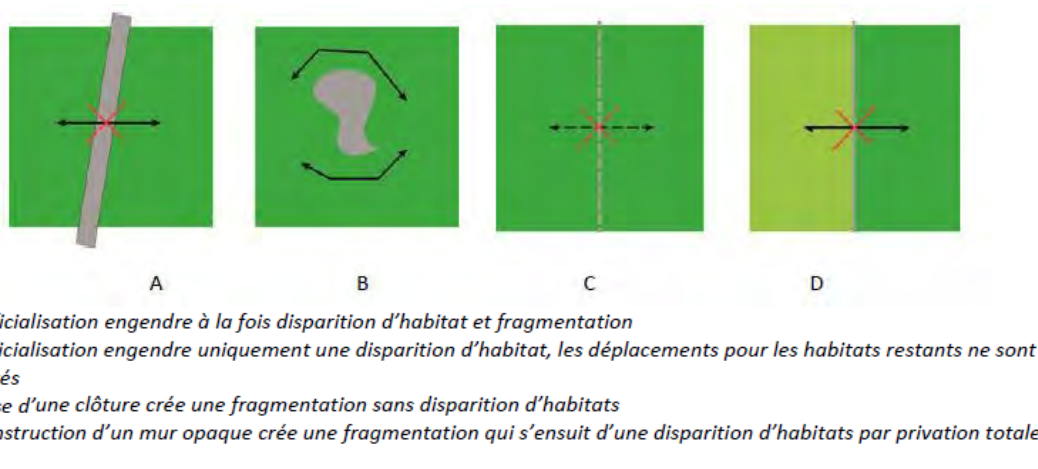


Figure 58. Dans Sordello et al., (2014), Schéma du type de fragmentation du paysage

Ce processus n'est pas défini de la même façon selon les auteurs. Certains prennent en compte à la fois la coupure des habitats et la disparition, tandis que d'autres abordent la fragmentation seulement comme l'effet de coupure dans le paysage (Sordello et al. 2014).

Par exemple, Ramade (2008) ne parle en aucun cas de disparition d'habitats mais plutôt d'isolement et d'effet de coupure du paysage. Il précise « c'est une action par laquelle les phénomènes naturels et plus souvent anthropiques réduisent en isolant les habitats d'un écosystème qui ne présentaient initialement aucune discontinuité ». Il souligne aussi que les espèces rares et dispersées sont les plus susceptibles d'être menacées et que les espèces parasites et prédatrices sont favorisées lors d'une fragmentation. Autre exemple, celui de Triplet (2020) qui parle d'un « processus dynamique de réduction de la superficie d'un habitat et de sa séparation en plusieurs fragments [...]. La fragmentation implique à la fois la diminution de la surface totale de l'habitat et consécutivement l'isolement des différentes taches les unes par rapport aux autres. Elle est aussi associée à une diminution de la zone intérieure des taches d'habitat par rapport à la zone lisière qui est en contact avec les taches occupées par l'agriculture, l'industrie ou l'urbanisation ». Il précise que la fragmentation des habitats comprend cinq phénomènes : la réduction de la surface totale de l'habitat, la diminution du rapport surface/lisière, l'isolement de l'habitat, l'éclatement d'une surface d'habitats en différentes surfaces restreintes et la diminution de la surface moyenne de chaque habitat. Cet auteur prend en compte l'effet de coupure et la disparition possible des habitats.

Fahrig (2003) insiste sur la disparition des habitats. Selon lui, même si l'isolement et la diminution de la superficie d'habitat sont deux concepts différents, si l'habitat devient trop petit, il ne répondra plus aux exigences des espèces et perdra donc sa fonction d'habitat (Sordello et al. 2014).

Une autre limite vient s'ajouter à ces définitions, celle des nuisances induites par les activités humaines. Par exemple, les nuisances lumineuses réduisent la trame noire qui peut être indispensable à certaines espèces de chauve-souris pour se déplacer comme le grand rhinolophe. Cette nuisance « *sans faire disparaître l'habitat au sens physique du terme* » rend impossible l'accès à celui-ci (Sordello et al. 2014).

La fragmentation de l'habitat est la principale cause d'extinction des espèces animales et végétales qui elle-même est due aux fortes pressions anthropiques. Certaines espèces aux exigences fortes comme le besoin d'une mosaïque d'habitats sont plus impactées par la fragmentation que d'autres, cas du brochet et de la cistude pour accéder à leurs sites de reproduction (Triplet 2020).

Les principaux mécanismes qui contribuent de manière significative au processus de fragmentation du paysage sont (Berthoux 2010) :

- La multiplication de vastes zones agricoles (openfield) dont les biocénoses sont soumises à des stress écologiques importants. Elles peuvent néanmoins assurer une relation entre des réservoirs de biodiversité mais n'ont aucun rôle dans le fonctionnement des réseaux écologiques. Elles sont biologiquement dégradées.
- L'augmentation du trafic routier (rail, routes...) et les nuisances accompagnatrices. Cela engendre l'effet de coupure entre les habitats (Figures 59 et 60) (Clauzel et al. 2017). Cette coupure est principalement due aux clôtures de sécurité qui entraînent l'effet de dérivation des espèces. C'est dû au fait que les espèces vont le plus loin possible pour tenter de contourner cet obstacle tout en longeant les structures végétales (effet lisière).



Figure 59. Dans Clauzel et al. (2017), l'effet coupure

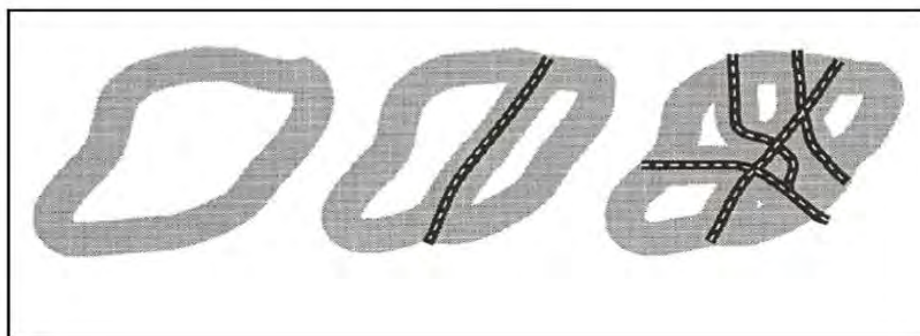


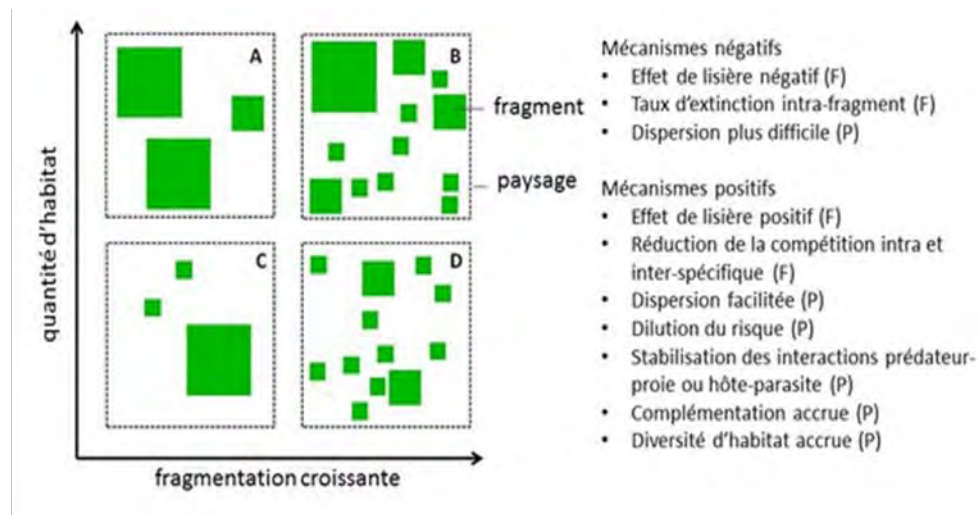
Figure 60. Dans Clauzel et al. (2017), la diminution des surfaces non-perturbées due à l'anthropisation. Le rapport de surface des zones centrales non-perturbées (en blanc) et des zones marginales perturbées (en gris) diminue rapidement avec la densité des infrastructures linéaires (effet coupure).

Les conséquences d'une fragmentation de l'habitat sont donc multiples :

- plus la fragmentation est forte, plus les habitats favorables ont la probabilité d'être trop petits face aux exigences de certaines espèces, notamment celles ayant une mobilité réduite ;

- la mobilité des espèces est restreinte pour accomplir leur cycle biologique notamment pour la reproduction (phénomène de dispersion). Si les flux de gènes sont rompus, cela peut entraîner un isolement génétique (Sordello et al. 2014) ;
- l'isolement de l'habitat est une perturbation de l'équilibre des espèces, parfois, certaines espèces rares peuvent même devenir dominantes (Berthoux 2010) ;
- les habitats devenus trop petits poussent certaines espèces à passer plus de temps en-dehors de leurs habitats provoquant une augmentation de la mortalité due aux prédateurs et à l'incapacité de maintenir leurs activités (nourriture, reproduction...), (Sordello et al. 2014).

La fragmentation reste le principal facteur d'érosion de la biodiversité, mais il est important de ne pas négliger les fragments d'habitats. Ces fragments permettent de maintenir une certaine biodiversité, notamment la protection d'espèces rares et patrimoniales. Certains auteurs du monde entier, dans la revue scientifique *Biological Conservation* en 2019, intitulé *Is habitat fragmentation bad for biodiversity?* ont montré qu'à l'échelle d'un paysage, les fragments d'habitats peuvent avoir un effet positif ponctuel sur la biodiversité (Figure 61). Il est important de relativiser ce constat car ces habitats relictuels sont particulièrement vulnérables en l'absence de brassage génétique.



Pour une quantité d'habitat donnée (ici 30% dans les paysages A et B et 15% dans les paysages C et D), la fragmentation de l'habitat *per se* augmente avec l'accroissement du nombre de fragments dans un paysage de taille donnée. (de 3 à 12 fragments pour A versus. B, et C versus. D). A noter que la taille du paysage et la qualification de l'habitat vont être contextes et espèces focales dépendant. Différents mécanismes liés soit au fragment (F) soit au paysage (P) peuvent avoir des effets positifs ou négatifs sur les espèces. Les résultats de notre étude suggèrent qu'à l'échelle du paysage les mécanismes positifs compensent voire peuvent excéder les effets négatifs.

Figure 61. Dans *Biological Conservation* (2019), l'effet parfois positif de la fragmentation.

Malgré tout, le maintien de la connectivité reste une priorité pour garantir la stabilité des populations animales ou végétales (Le Roux et Luque 2014). Sans connexion entre les habitats, les espèces ne peuvent pas toutes survivre sauf les espèces inféodées aux zones humides par exemple. Or, de nombreuses espèces accomplissent leur cycle biologique en zone humide et dans d'autres milieux ou habitats. Les conditions permettant la mobilité effective sont donc essentielles pour leur survie.

- **La mobilité des espèces pour assurer leur cycle biologique**

Selon Sordello et al. (2014) « tous les besoins de déplacement qui permettent de relier des fonctions vitales sont eux-mêmes vitaux ». Les besoins divergent selon les espèces animales et / ou végétales. De multiples espèces vivent en cohabitation dans un paysage. Ainsi le but n'est pas d'étudier ici la mobilité de chaque espèce.

Néanmoins, il faut souligner que certaines espèces ont beaucoup plus d'exigences que d'autres. Par exemple, la loutre d'Europe vivant principalement en zone humide a de fortes exigences : végétation structurée sur les berges, absences de barrages, de routes ou de moulins entravant le cours d'eau etc. Les aménagements anthropiques sont donc un obstacle à cet animal. D'autres espèces moins exigeantes seront logiquement préservées dans leurs déplacements si ces obstacles n'existent pas. Les espèces parapluies⁷⁰ deviennent aujourd'hui de bons indicateurs pour la connectivité (Sordello et al. 2014).

Par exemple, les oiseaux migrateurs se déplacent sur des centaines voire milliers de kilomètres lors de la migration pour l'hiver. Ils ont donc besoins d'habitats différents pour leur nourriture en zone humide et pour leurs instants de repos. C'est pourquoi la qualité de l'habitat est importante ainsi que la faible part d'obstacles proches des habitats (poteaux électriques, entreprises vitrées ...).

Autre exemple, des espèces comme les amphibiens se déplacent sur des distances beaucoup plus courtes : de quelques mètres à quelques kilomètres. Ils occupent des milieux d'interface avec l'eau lorsque ce sont des larves, puis ensuite, la terre lorsqu'ils sont jeunes et adultes notamment pour la chasse et leurs zones refuges et enfin de nouveau l'eau pour la reproduction. La connexion entre les différents habitats et notamment les zones humides est donc nécessaire à la survie des amphibiens tels que la grenouille verte ou le triton alpestre. Ils utilisent des habitats différents pour la reproduction, l'alimentation, le refuge estival et hivernal. Ils utilisent aussi les nouveaux habitats découverts. Ils restent tout de même très dépendants à l'eau d'où les faibles distances de déplacements. Ils sont aujourd'hui menacés par la fragmentation avec notamment les zones agricoles faisant barrière à leur déplacement ou encore les infrastructures de transport augmentant le taux de mortalité (Morand et Carsignol, 2019).

Plus la fragmentation est forte, plus augmente le morcellement de l'habitat, l'isolement des populations, l'allongement des lisières, l'augmentation des distances entre les différents habitats utiles (reproduction, hivernage...), la dispersion limitée... Il en résulte une diminution des populations d'amphibiens (Figure 62) (Morand, Carsignol 2019).

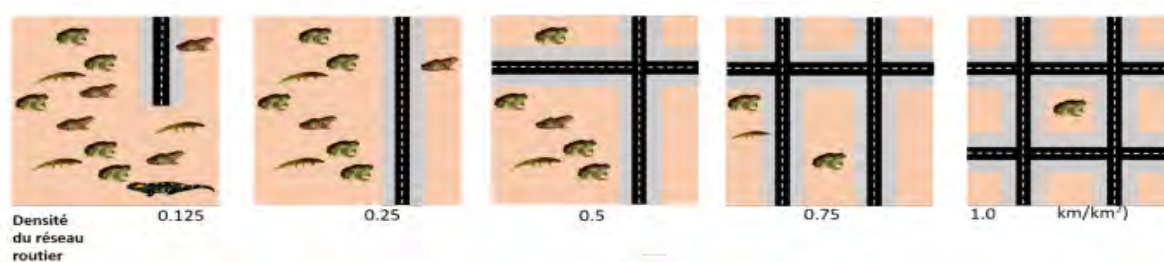


Figure 62. Dans Morand et Carsignol (2019), la diminution de la population d'amphibiens due à la fragmentation

Pour certaines espèces, la connectivité est essentielle. C'est le cas des chauves-souris pour la prédation. Par exemple, le Petit Rhinolophe est très exigeant. Les réseaux linéaires tels que les corridors sont essentiels pour sa survie car les étendues « vides » sans structure végétale comme les zones agricoles sont un réel obstacle pour leurs déplacements (Le Roux et Luque 2014). Les ripisylves ont un rôle majeur pour la connectivité et servent de gîtes aux

⁷⁰ D'après Ramade (2002), c'est une espèce dont le domaine vital est assez large pour que sa protection assure celle des autres espèces appartenant à la même communauté (INPN, 2002).

Petits Rhinolophe. Pour d'autres espèces la connectivité n'est pas une condition primordiale pour leur survie sauf en cas d'isolement à long terme. C'est le cas par exemple du Myrtil (Villemey et Archaux 2018), papillon dont la diversité génétique de la population est conditionnée par la qualité et la structure de l'habitat.

Aussi, la qualité de l'habitat est toute aussi importante que sa connectivité, d'où la création des trames vertes et bleues présentées plus loin (cf. 5.2.3), après avoir abordé les indicateurs de connectivité.

- **Mesurer la connectivité :**

On manque d'indicateurs exhaustifs et généralisés pour mesurer la connectivité. Aujourd'hui peu d'indicateurs sont présents pour mesurer la connectivité conjuguant la connectivité structurelle et fonctionnelle. La connectivité dépend beaucoup des espèces considérées d'où la difficulté pour la mesurer. Certains outils ont été développés pour mesurer la connectivité structurelle (G. Gayet et al. 2016) :

- **L'absence / présence / configuration des corridors** : les corridors entraînent trois effets sur la connectivité des habitats : la fonction de conduit (transition), la fonction de barrière (certaines espèces ne peuvent pas traverser) et la fonction de filtre (sélection d'espèces pouvant traverser). Ces fonctions peuvent donc être un obstacle pour certaines espèces et cela dépend de leurs exigences. Mais, analyser le paysage pour savoir s'il existe ou non des corridors et quelles sont leurs fonctions, permet de mesurer la connectivité structurelle dans un paysage donné.
- **La distance entre les tâches (habitats)** : l'objectif ici est de mesurer l'isolement en distinguant la distance bord à bord, entre le périmètre d'unité d'habitat et le périmètre de celle la plus proche. Souvent, les tâches les moins isolées sont celles ayant une proximité avec d'autres tâches.
- **La part de l'habitat disponible dans le paysage autour d'une unité d'habitat** : il s'agit ici de voir quelle part d'habitat est disponible dans le paysage en fonction de l'homogénéité du paysage. Gayet et al. (2016) donnent l'exemple d'une forêt, qui dans un paysage constitué à 90% de forêt est moins isolée que si le paysage est constitué que de 10% de forêt.

Les corridors représentent donc un élément essentiel pour mesurer la connectivité dans un paysage donné. Pour les zones humides il sera question d'étudier la distance entre les unités d'habitats des zones humides et d'observer les similarités entre l'habitat d'une zone humide avec les éléments dominant du paysage (la matrice).

D'autres méthodes ont été abordées pour mesurer cette connectivité structurelle et fonctionnelle notamment **la théorie des graphes**, indicateur construit par des membres d'IRSTEA (aujourd'hui INRAE) sous le logiciel libre Conefor. « La **théorie des graphes** intègre à la fois des indices d'habitat spatialement explicites et des données sur la dispersion des espèces, permettant l'étude de la connectivité potentielle. L'habitat de l'espèce est représenté par un ensemble de nœuds qui sont reliés entre eux par des liens » (Avon, Berges 2012-2014).

Le graphe qui va être élaboré par cette méthode représente « un ensemble de nœuds qui représente les tâches de l'habitat d'une espèce donné dans un paysage donné », (Avon et Bergès 2014). Lorsque les nœuds sont reliés entre eux, on parle de graphes dirigés ou directionnels. Le calcul prend donc en compte la distance d'une lisière à une autre des unités d'habitats ainsi que la probabilité de dispersion influencée par la distance entre ces unités. Or, ces calculs se limitaient à un seul chemin possible pour les espèces et les indices ne prenaient pas en compte les différents aspects de la connectivité.

Certaines modélisations viennent même jusqu'à prendre en compte le comportement de l'espèce en question. Par exemple, pour le choix de l'espèce d'opter pour un chemin plus coûteux ou non pour avoir une meilleure qualité d'habitat. Ces graphes présentaient dans un premier temps, la connectivité à échelle très locale avec la connaissance de dispersion des espèces. Il a ensuite été proposé de superposer ces graphes pour en faire une analyse à une échelle beaucoup plus large pour mieux prendre en compte la question des corridors (le choix des espèces dans les chemins de dispersion). De nouveaux indicateurs ont donc ensuite été créés :

- **L'indice IIC (Indice Intégral de Connectivité)** : il prend en compte la taille des tâches et le nombre de liens dans le chemin le plus court les reliant. C'est un indice pertinent pour les études à long terme « pour voir si les populations peuvent se mélanger et constituer [...] des métapopulations. [...] il permet aussi de repérer les tâches les plus importantes » (Avon et Bergès 2014).

- **L'indice PC (Probabilité de connectivité)** : il prend en compte la probabilité de dispersion entre les tâches. Cet indice est pertinent pour étudier les flux de manière globale sans se focaliser sur leurs origines (distance des tâches).
- **L'indice BCK (indice mixte construit selon IIC ou PC)**: il représente la quantité de chemins les plus courts reliant les tâches i et j. Il permet de voir l'importance de la tâche k comme relais entre les deux tâches i et j.

Une extension de la théorie des graphes nommée « théorie du circuit » est venue compléter cette théorie avec un nouveau logiciel intitulé Circuitscape. Le but était de préciser la théorie des graphes en particulier sur le choix des chemins pris par les espèces d'une tâche à une autre, pour se disperser.

Enfin, d'autres outils sont utilisés pour mesurer cette connectivité en fonction d'une espèce spécifique. Nous pouvons citer par exemple :

- **La modélisation pour le Petit Rhinolophe** : Selon Roux et Luque (2014), Cette modélisation a pour objectif de voir la distribution de ces chauves-souris dans un paysage donné. Les résultats sont sous forme cartographique (Annexe 3). Les données recueillies précisent la présence de ces chauves-souris en activité nocturne et les données environnementales spatialisées représentent les besoins écologiques de l'espèce (distances aux zones humides, types de forêts...).
- **L'étude de la communauté et génétique du paysage pour les papillons** : le but de cette étude est d'évaluer l'influence de la connectivité des habitats sur les papillons. Un échantillonnage des communautés a donc été réalisé sur un paysage donné et l'étude de la génétique du paysage a été faite pour voir quels sont les éléments permettant le déplacement et ceux faisant barrière (Villemey et Archaux 2018). Pour ce qui concerne la connectivité, on remarque le rôle des linéaires et donc des corridors dans la dispersion des papillons. Plus la prairie est éloignée, plus la diversité des papillons diminue car ils se dispersent le long des linéaires (Figure 63). En revanche, pour l'étude génétique faite sur le papillon Myrtil en prenant en compte 6 marqueurs génétiques, seulement 5% de la structuration génétique de ce papillon dépendrait du paysage. A. Villemey et F. Archaux (2018) concluent donc que la connectivité des habitats a peu d'impact sur la diversité génétique du Myrtil. La qualité de l'habitat semble essentielle pour la diversité génétique des communautés de papillons.

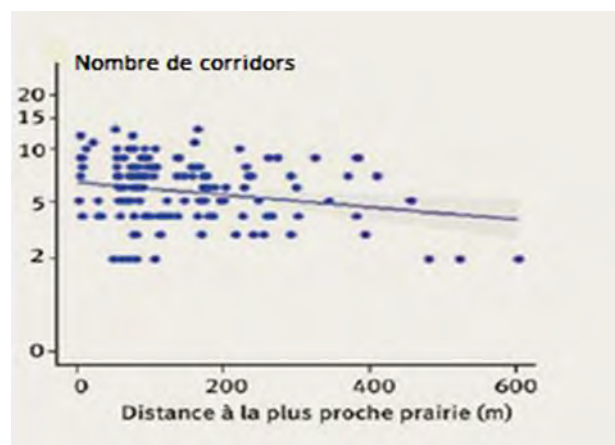


Figure 63. Dans Villemey et Archaux (2018), dispersion des papillons en fonction des corridors.

La connectivité permettant la mobilité et la dispersion des espèces a été de plus en plus étudiée par les gestionnaires. Les corridors permettent la connexion entre les habitats, ils sont maintenant intégrés dans un outil alliant à la fois la préservation de la biodiversité et l'aménagement du territoire : la trame verte et bleue.

5.2.3. L'outil principal pour garantir la connectivité : les trames.

La connectivité permet d'assurer les continuités écologiques pour les espèces animales et végétales. Cela signifie qu'elle assure la circulation des espèces avec, notamment, la prise en compte des dimensions amont-aval pour les milieux aquatiques. La notion de réseau intervient donc dans l'aménagement des paysages pour concilier le maintien de la biodiversité et l'activité anthropique, et ce, en Europe, depuis les années 1970.

En 1995, les pays membres du Conseil de l'Europe dont la France, signent une stratégie para européenne pour la diversité biologique et la diversité du paysage, en créant un réseau : La Trame Verte et Bleue (TVB) en France⁷¹.

La Trame Verte et Bleue (TVB) est « un réseau formé de continuités écologiques terrestres et aquatiques identifiées par les Schémas Régionaux de Cohérence Ecologique (SRCE) ainsi que par les documents de l'Etat, des collectivités territoriales et de leurs groupements auxquels des dispositions législatives reconnaissent cette compétence, et le cas échéant, celle de délimiter ou de localiser ces continuités » (Brouard-Masson et al. 2013).

« Les documents d'urbanisme aident à identifier les TVB comprenant des réservoirs de biodiversité (comme une zone humide) et les corridors écologiques », (Brouard-Masson et al. 2013). Il existe différents types de corridors : ceux de types linéaires, ceux en « pas japonais » ou corridors discontinus permettant le passage des espèces entre différents espaces naturels ou semi-naturels et les corridors de type paysager.

Les trames vertes et bleues sont, selon Forman et Godron (1986), structurées en 5 sous-trames dans le paysage avec toujours le modèle « matrice, tâche, corridor ». Les 5 sous-trames peuvent être distinguées en 2 parties : les sous-trames aquatiques et les sous-trames terrestres (Figure 64).

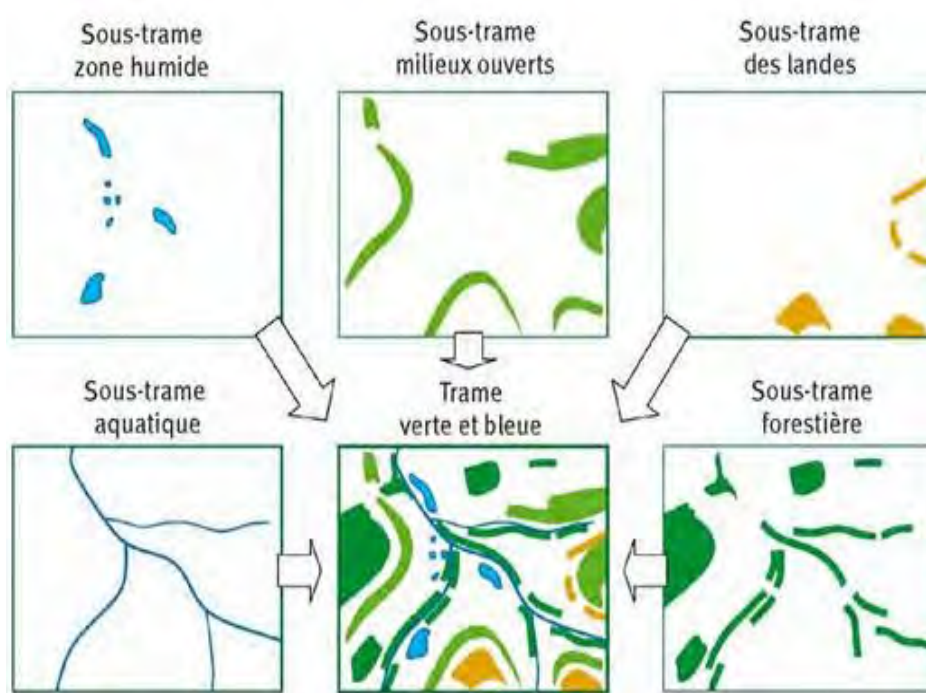


Figure 64. Les cinq sous-trames nationales (INPN, 2020)

⁷¹ OFB et Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire, 2020

Pour les sous-trames aquatiques :

- La sous-trame zone humide ;
- La sous-trame aquatique.

Pour les sous-trames terrestres :

- La sous-trame milieux ouverts ;
- La sous-trame des landes ;
- La sous-trame forestière.

A cela, s'ajoute la trame noire ou sombre qui regroupe l'ensemble des corridors caractérisés par l'obscurité sans pollution lumineuse favorable aux déplacements de certaines espèces nocturnes telles que certaines espèces de chauves-souris.

En 2017, à l'occasion de son premier appel à projet en faveur de la biodiversité, l'agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse a par ailleurs fait apparaître le concept de trame turquoise pour focaliser sur l'interface fonctionnelle entre les milieux aquatiques et les milieux secs. Cette trame turquoise concerne des espèces particulières, notamment celles inféodées aux zones humides ou celles utilisant à la fois l'espace terrestre et aquatique en fonction de leur cycle biologique. Par exemple, les amphibiens utilisent à la fois les milieux terrestres et les milieux aquatiques, notamment les sous-trames humides. De nombreuses espèces accomplissent leur cycle biologique dans ces différents milieux, d'où l'importance des corridors écologiques et de l'existence de ces trames pour préserver cette biodiversité face aux pressions induites par les travaux d'aménagement du territoire. Les perturbations générées par les grands aménagements linéaires (autoroutes, voies ferrées) sur les déplacements des espèces sont contrecarrées par la mise en place de corridors artificiels (passages à grande faune, batracoduques ...) pour restituer de la perméabilité, favoriser les déplacements et limiter l'isolement.

Les principaux objectifs des trames sont de prévenir la fragmentation des habitats pour permettre le déplacement des espèces à plus ou moins grandes distances, l'amélioration de la qualité et de la diversité des paysages ainsi que la préservation et la création de corridors écologiques servant de relais (Figure 65) pour faciliter les échanges génétiques indispensables à la survie des espèces⁷².



Figure 65. Trame verte dans le bocage ligérien d'Artaix en Saône et Loire (photo F. Chambaud, 2010).

⁷² OFB et Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire, 2020

Ces trames maintiennent la connexion entre les différents réservoirs de biodiversité mais aussi entre ces réservoirs et les espaces de transit tels que les corridors.

Une trame verte limite par exemple le taux de mortalité des espèces animales dues aux collisions le long des infrastructures de transports. La création de corridors assure le déplacement des espèces en toute sécurité par exemple d'une zone humide à une autre pour la grenouille rousse.

La trame bleue favorise la continuité écologique dans les milieux aquatiques. Par exemple, le maintien de la continuité des cours d'eau mais aussi des petits ruisseaux ou encore des zones humides limitent l'érosion de la biodiversité. De nombreuses mesures sont mises en place face pour satisfaire la mobilité des amphibiens lors de leur migration vers les sites de reproduction :

- **La fermeture temporaire des axes routiers** : par exemple, pour les amphibiens, lors des périodes de migration au printemps des axes routiers sont déviés ou fermés (la nuit) temporairement. C'est le cas dans le département du Haut-Rhin où un arrêté préfectoral a été mis en place pour fermer une voie secondaire de 20h à 7h du matin.
- **Des panneaux de signalisations** : ce sont des moyens moins contraignants mis en place informant sur le risque de présence d'amphibiens et d'une chaussée glissante pour inciter les automobilistes à ralentir (Morand et Carsignol 2019).
- **Des ouvrages de franchissement permanents** : ce sont des aménagements sur la voirie ou alors à l'intérieur de certaines voiries dans les nouveaux projets : on les appelle les crapauducs. Par exemple, sur les routes départementales des conduits sont réalisés. Soit deux conduits pour la migration allée et la migration retour propre aux amphibiens, soit un conduit à double-sens permettant le passage de la microfaune dans son ensemble (reptiles, amphibiens...) (Figures 66).

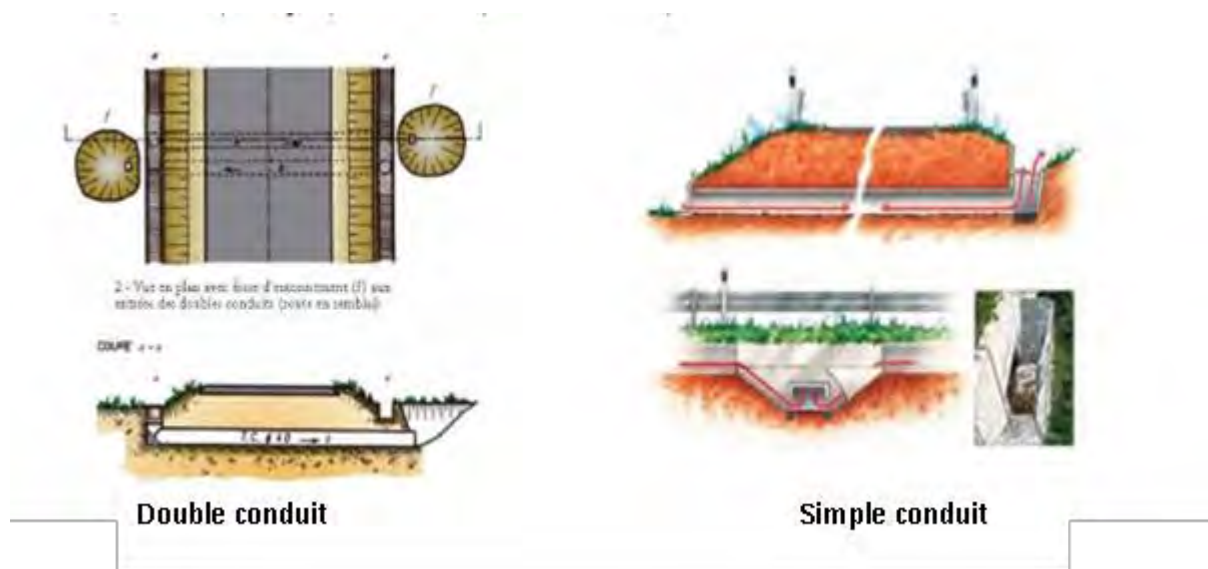


Figure 66 : Dans Morand et Carsigno (2019), ouvrages de franchissement permanents pour les amphibiens face aux réseaux routiers.

Ces passages font partie intégrante des trames vertes, bleues pour rétablir la mobilité des espèces. En revanche, ce ne sont que des mesures de réduction partielle ou de compensation des impacts négatifs des aménagements sur la connectivité.

5.3. SERVICES

De nombreux services écosystémiques sont rendus par les zones humides grâce à la fonction biologique du milieu. Ces services sont présentés en trois catégories :

La régulation

- **La régulation des crues** : les champs d'expansion de crues (prairies et cultures inondables...) permettent de limiter les inondations notamment dans les zones urbanisées. La végétation présente dans ces champs d'expansion de crues (lit majeur du cours d'eau) crée un « *effet de peigne* », qui permet de dissiper l'énergie hydraulique et de favoriser le dépôt des alluvions.
- **L'épuration** : les végétaux contribuent à l'assimilation de l'azote et peuvent piéger une grande partie des polluants tels que les métaux lourds. Les bactéries, levures, champignons, mycorhizes transforment d'autres polluants organiques (pesticides, insecticides) et assurent les processus de fixation symbiotique de l'azote et de son recyclage (Figure 67). Les forêts alluviales sont extrêmement importantes pour capter les polluants issus des zones agricoles avant leur arrivée dans le cours d'eau. Par exemple, dans les forêts alluviales très productives de la Garonne, la capacité de dénitrification a été évaluée à 50mg/m²/j d'azote selon Pinay (1986). Autre exemple, selon Lefeuvre (1994), une ripisylve de moins de 30 mètres de large peut déjà abattre 80% de la teneur en nitrate provenant du bassin versant. Ces exemples montrent la capacité de la végétation des zones humides pour recycler les nutriments azotés à condition toutefois que le fonctionnement hydrologique soit effectif. Ainsi, préconiser une largeur de ripisylve ne suffit pas pour favoriser une bonne épuration des eaux, qui doit être associée à une saturation en eau de la zone humide (caractéristiques hydrogéomorphologiques).



Figure 67. Dans Agence de l'eau Loire-Bretagne (2011), le cycle de l'azote en milieu humide.

- **L'atténuation de la chaleur** : la présence des forêts alluviales, et ripisylves le long des cours d'eau permet de diminuer l'effet de chaleur pour la faune et les poissons. Elles permettent d'offrir des zones d'ombres aux espèces et donc de diminuer la température de l'eau en plein été et maintenir la diversité des espèces.
- **L'atténuation du changement climatique** avec la production de biomasse végétale qui stocke du carbone sur des périodes plus ou moins longues (prairies, forêts) et sont incorporation durable dans les sols (humus, tourbe).

L'alimentation

- **La production de biomasse** : la végétation en zone humide assure un approvisionnement renouvelable tels que les combustibles avec le bois (forêts alluviales). S'ajoute aussi la production de biomasse animale élevage, conchyliculture, pêche ...).
- **L'agriculture** : les prairies humides se prêtent aux activités de pâturage et à la production de fourrage pour le bétail. A titre d'exemple, le Marais breton sert d'espace fourrager grâce aux vannes et canaux mis en place pour réguler l'inondation et favoriser la production de biomasse (Agence de l'eau Loire-Bretagne

2011). Aussi, dans les zones humides du bassin versant de la Cadière, les roseaux des étangs sont exploités pour les toitures, les haies brises vents ou encore les clôtures (Maughan 2011).

Les services culturels et sociaux

- **Le tourisme et les loisirs** : les zones humides attirent de nombreux touristes mais aussi des habitants de proximité lors d'activités récréatives telles que les promenades dans les sentiers dédiés à l'observation de la faune, la flore et du paysage parfois peu commun.

Par exemple, la Camargue offre de nombreux loisirs comme les randonnées et les promenades à cheval. D'autres activités ludiques sont mises en place comme par exemple aux étangs de Villepay avec l'exploitation de la canne de Provence pour en faire des clôtures de canisses ou autres objets décoratifs⁷³.

Autre exemple, dans le projet de restauration de la zone humide de la Sauzaye du bassin versant de l'Ozon (sud lyonnais), des sentiers ont été aménagés sur pilotis, passerelles pour « relier le centre culturel « Jean Gabin » au centre du bourg de Chaponnay et fait le bonheur des promeneurs et joggers » (Figure 68) (Agence de l'eau RMC 2018).



Figure 68 : aménagement piétons en zone humide (Agence de l'eau RMC 2018).

- **L'éducation, la sensibilisation, le partage** : de nombreux étudiants de tout âge visitent des sites de zones humides pour comprendre les processus biologiques, être sensibilisés à la préservation environnementale et comprendre quels services rendus offrent ces zones humides.

La tourbière de Cerin (Ain) présente une mosaïque d'habitats, exceptionnelle avec zone alcaline et une zone acide. Cette tourbière est reconnue pour sa faune et flore remarquable. Nombreux sont ceux qui se rendent sur ce site pour sa flore remarquable.

Les services de soutien ou services de support

Ce sont les principaux services nécessaires pour tous les autres services. Ils concernent l'écosystème dans son ensemble, voire la biosphère. Par exemple, le cycle de l'eau, le cycle du carbone, le cycle de l'oxygène, tous, sont des cycles absolument nécessaires pour la vie sur Terre et conditionnent l'ensemble des processus d'une zone humide. Ils ont donc un rôle sur l'Homme tant pour sa survie que pour les services rendus par une zone humide. Par exemple, le cycle de l'eau soutient le développement de la biodiversité et assure des services d'approvisionnement, culturels et de régulation pour l'Homme. Les organismes vivant interviennent dans le cycle du carbone et la régulation de la teneur de l'atmosphère en gaz carbonique que ce soit lors de la photosynthèse des végétaux chlorophylliens ou lors de la dégradation et du stockage de la matière organique dans les sols par les tourbières par exemple.

⁷³ Conservatoire du littoral, 2013.

Cependant, l'évaluation des écosystèmes par l'ONU en 2000 montre que les écosystèmes sont fortement dégradés à échelle planétaire, y compris en France. Ce rapport insiste aussi sur la très forte vulnérabilité des zones humides face aux activités anthropiques (modifications, suppression des zones humides...). Ces dégradations modifient la biodiversité dont les espèces tributaires des zones humides qui sont très vulnérables (Secrétariat de la Convention Ramsar). Moins il y a de zones humides, moins l'Homme peut bénéficier de leurs services. Plus les zones humides sont dégradées, plus l'usage est restreint ou complexe et engendre des coûts conséquents pour pallier le déficit de service.

Les biens prélevés dans les milieux humides et aquatiques continentaux, principalement des poissons, représentent une valeur commerciale de l'ordre de 240 millions d'euros. Le prélèvement de poissons réalisé par les professionnels de la pêche est à l'origine d'une activité économique qui génère un chiffre d'affaires supérieur à 10 millions d'euros. À cela s'ajoute la valeur des prélèvements réalisés dans un cadre de loisir et non-commercialisés, qui peut être estimée à près de 105 millions d'euros. Par ailleurs, la pisciculture continentale donne lieu à la production de biens dont la valeur s'élève à plus de 125 millions d'euros. À ces chiffres s'ajoutent des biens qui peuvent revêtir une forte valeur patrimoniale malgré une valeur commerciale plus faible (certains gibiers d'eau, osier, etc.) (CGDD 2018).

Tous ces bénéfices sont menacés par les pressions telles que l'urbanisation, la simplification des écosystèmes agricoles, le drainage ... qui privent les sociétés humaines de services gratuits ou peu coûteux apportés par les zones humides. Il peut paraître contradictoire que toutes ces activités dégradent les écosystèmes alors qu'ils offrent de nombreux services. C'est pourquoi il faut prendre conscience de cette richesse naturelle, de ses fonctionnements complexes, des rôles qu'ils assurent dans le cycle de l'eau et de la nature pour préserver ces milieux tout en se les réappropriant. En France, cette dégradation impacte à la fois la diversité écologique mais aussi l'usage que peut en avoir l'Homme et cela de manière durable.

Certains usages ont disparu. Par exemple une zone humide du sous-bassin versant de la Cadière, dans les Bouches-du-Rhône, rendait aux habitants de nombreux bénéfices liés à la rivière et aux étangs de ce territoire. L'eau servait de force hydraulique pour les moulins, elle garantissait les besoins en eau (puits, lavoirs) et ceux des cultures maraîchères. Les zones humides fournissaient du sel (salin du Lion) pour conserver les aliments et des roseaux pour les toitures d'habitation. Avec l'urbanisation croissante durant les années 1960, de nombreux usages ont disparu en raison de la pollution, des modifications de la morphologie du cours d'eau et de son embouchure. Aujourd'hui, seule subsiste la dimension récréative et le service de régulation des crues (Maughan 2011).

5.4. ELEMENTS CLEFS ASSOCIES A LA FONCTION BIOLOGIQUE

La fonction biologique est traitée à partir des deux sous-fonctions habitat et connectivité, complémentaires pour satisfaire toute ou partie des besoins écologiques des espèces qui dépendent des zones humides. Les zones humides constituent des réservoirs biologiques très riches, indispensables à de très nombreuses espèces (totalité des amphibiens, 50% des espèces d'oiseaux, 30% des espèces végétales protégées en France (CGDD 2018). La flore avec sa structure verticale et horizontale est un relai essentiel pour la faune (production primaire, support de reproduction, abris ...). Les réservoirs de biodiversité que sont les zones humides assurent d'autant mieux leur fonction qu'elles sont efficacement connectées entre elles. La présence de corridors fonctionnels favorise le déplacement des espèces. Cette connectivité rend de services à la société et trouve des applications dans la mise en œuvre de mesures compensatoires opérationnelles pour la trame verte et bleue et les communautés biologiques qui en dépendent.

6. INTERACTIONS DES FONCTIONS ET ESPACE DE BON FONCTIONNEMENT

6.1. LES INTERDEPENDANCES ENTRE LES FONCTIONS HYDROLOGIQUE, BIOGÉOCHIMIQUE ET BIOLOGIQUE

La logique respectée dans ce rapport est celle basée sur la définition du fonctionnement et de la fonction, selon respectivement Aidoud et Clément (2014), Maltby et al. (1996). Ce sont la réalisation de plusieurs processus, physiques, chimiques ou biologiques, qui permettent l'expression d'une sous-fonction (*e.g.* piégeage du carbone). A leurs tours, plusieurs sous-fonctions soutiennent la réalisation des trois fonctions majeures : hydrologique, biogéochimique, et écologique. Enfin, l'ensemble des fonctions hydrologique, biogéochimique et écologique sont à l'origine du fonctionnement de la zone humide (Aidoud et Clément 2014) (Figure 69). Ce raisonnement souligne l'inter-connectivité entre les fonctions. Ainsi, la présentation compartimentée des trois fonctions hydrologiques, biogéochimique et biologique proposée dans ce rapport ne doit pas faire oublier la complexité du fonctionnement de ces écosystèmes et le fait que la préservation de l'ensemble des fonctions est nécessaire pour soutenir la biodiversité et pour préserver ou restaurer les fonctions qui soutiennent les services offerts par les zones humides.

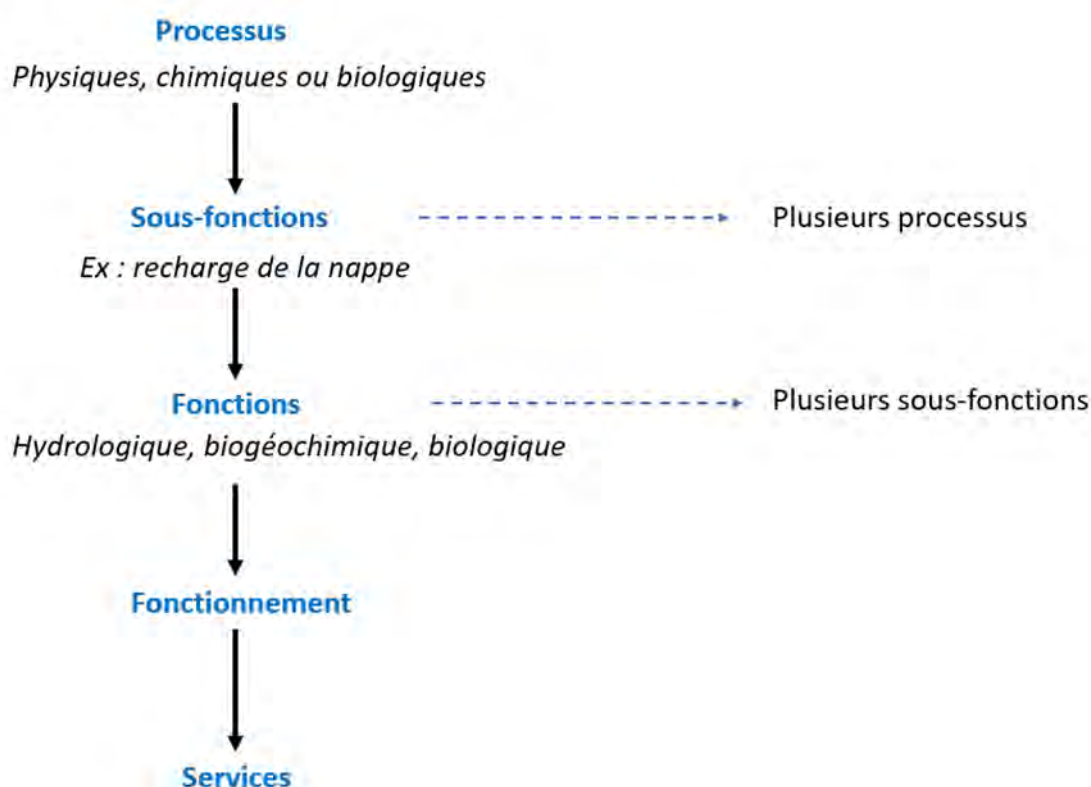


Figure 69. Hiérarchisation de la terminologie utilisée selon Aidoud et Clément (2014), (Anne Rapin, 2019).

L'hydrologie est l'élément clef nécessaire à l'établissement d'une zone humide (Barnaud et Fustec 2007). Tout comme les fonctions biogéochimique et biologique, l'hydrologie d'une zone humide est dépendante du climat et des conditions hydrogéomorphologiques dans lesquelles la zone humide s'inscrit. Les différentes caractéristiques physico-chimiques de la zone humide influent les processus biogéochimiques, impliqués dans la dynamique des éléments biogènes (carbone, azote et phosphore). Ces processus biogéochimiques interagissent avec la fonction biologique, qui en retour interfère sur eux, tout comme les biocénoses dépendent des conditions hydrologiques du milieu. Ceci suggère que la modification d'une fonction peut impacter l'ensemble du fonctionnement de la zone humide. Pour illustrer cela, la figure 70 présentée précédemment est rappelée ci-dessous.

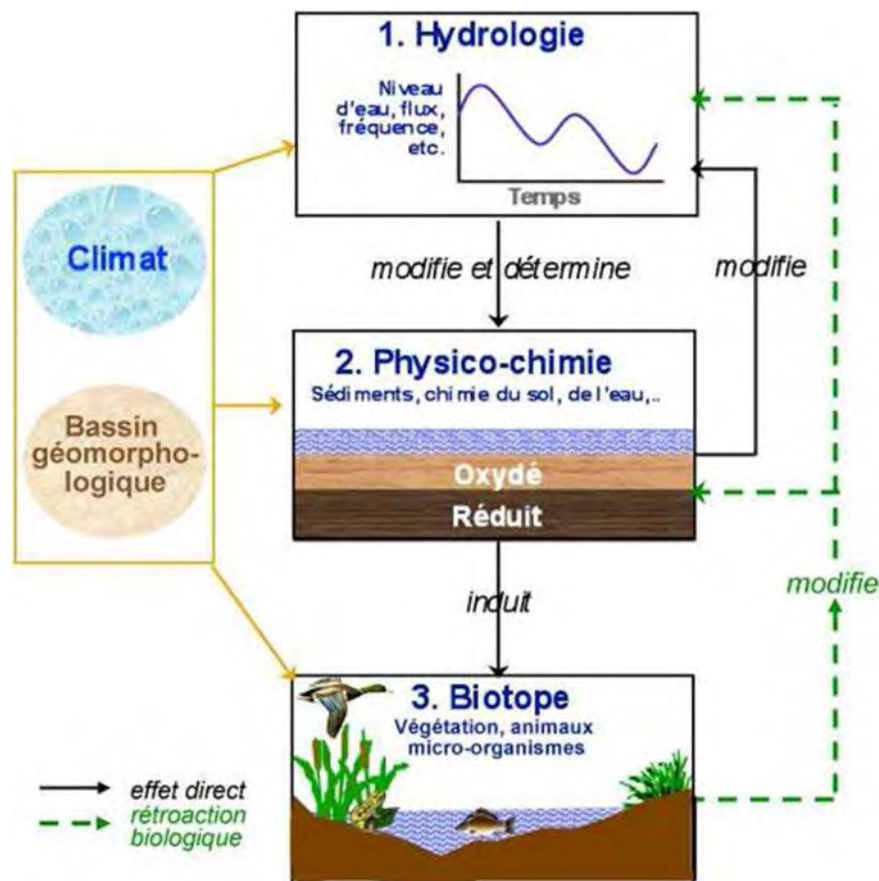


Figure 70. Adaptée de Barnaud (2013), d'après Mitsch et Gosselink (2013), fonctionnement d'une zone humide.

Les trois fonctions qui s'expriment dans les zones humides sont permises par les processus physiques, chimiques et biologiques qui s'opèrent dans ce milieu. En revanche, une zone humide ne présente pas nécessairement l'expression pleine et entière de chaque fonction selon l'intensité des pressions auxquelles elle est soumise et de son degré d'atteinte. La fonction biologique est souvent mise en avant par les gestionnaires comme le révélateur de la valeur remarquable et de l'intérêt patrimonial (espèces, habitats). Toutes les zones humides ne sont pourtant pas remarquables, or elles participent directement et activement au cycle hydrologique (cas des cultures annuelles en plaine inondable par exemple). Pour l'agence de l'eau, comprendre le fonctionnement des zones humides à partir de leurs fonctions constitue le fondement d'une politique tournée vers l'action.

Les champs d'expansion des crues constituent de vastes zones humides dont l'intégrité spatiale est essentielle pour la prévention du risque d'inondation, la protection des personnes et des biens. Les plans de gestion stratégique des zones humides sont des outils de planification, concertés localement, qui fixent les objectifs de réduction de pression, de préservation et de restauration de leur fonctionnement. La fonction hydrologique indispensable pour l'existence des zones humides est sous la dépendance directe de facteurs climatiques (précipitation, température), géologiques (matériaux propices à la rétention de l'eau), géomorphologiques (forme du relief participant à la rétention et à la circulation de l'eau). L'eau dans le sol conditionne le recyclage de la matière organique, permis par les microorganismes (fonction biogéochimique), ce qui profite aux végétaux (producteurs primaires) et aux animaux (fonction biologique) qui les consomment avant de retourner au sol. Ces trois fonctions sont interdépendantes et interagissent ensemble dans l'écosystème.

L'objectif ici est d'apporter une vision d'ensemble sur la complexité du fonctionnement de l'écosystème en étudiant l'interdépendance des fonctions de manière globale, dans l'espace de bon fonctionnement.

Selon la définition réglementaire de la zone humide donnée par l'article L211-1 n°23 du Code de l'Environnement modifiée le 24 juillet 2019, l'hydromorphie des sols constitue une des conditions pour que la zone humide existe. Elle résulte d'un excès temporaire ou permanent d'eau. Une zone humide existe, dès que des phénomènes d'oxydo-réduction permanents ou temporaires se manifestent dans les sols hydromorphes entre 0 et -50 cm et

exceptionnellement pour les Fluviosols entre 0 et -80 cm voire -120 cm. Cet engorgement du sol et son intensité ont des répercussions directes sur sa morphologie, sur la vie dans le sol et le cycle de la matière organique et minérale en présence ou non d'oxygène (bactéries, mycorhizes, champignons, annélides, arthropodes, micromammifères), qui favorise le développement de communautés végétales plus ou moins complexes adaptées au milieu et révélatrices de son fonctionnement.

6.1.1. L'hydropériode

La fonction biologique est très liée à la fonction hydrologique. La végétation en zone humide s'avère plus ou moins strictement dépendante de l'eau dans le sol (espèces hygrophiles, mésohygrophiles, hydroclines) alors que la faune, selon les cas, y accomplit tout son cycle de vie (Cuivré des marais par exemple) ou une partie seulement (reproduction des batraciens, hivernage des certaines espèces d'oiseaux, alimentation de la faune ...). Les formations végétales et leurs habitats, le paysage qu'ils créent sont directement dépendants des processus hydrologiques alors que la faune remarquable ou ordinaire est liée aux habitats humides et à leur connexion avec la trame verte et bleue.

L'interface que représente la zone humide, entre les milieux terrestres et aquatiques, conduit à distinguer différents types de formations végétales avec des communautés aquatiques liées à la permanence de l'eau, des plantes amphibies adaptées aux périodes d'inondation et d'exondation (végétation des mares temporaires méditerranéennes par exemple) et des communautés végétales terrestres spécialisées (hygrophiles, mésohygrophiles) ou plus ubiquistes (mésophiles) en fonction de l'intensité et de la durée de l'engorgement du sol. Les formations végétales se distribuent, en fonction de leur affinité pour l'eau, le long d'un gradient hydrique en ceintures concentriques des plus hygrophiles aux plus mésophiles. La zone humide se caractérise donc par la présence d'une végétation avec une capacité d'adaptation différente autour du gradient d'humidité et de salinité (Porteret, 2008). A cela, s'ajoute un autre paramètre qui est la disponibilité de l'oxygène dans le sol. Les plantes hygrophiles sont adaptées aux sols anoxiques alors que d'autres espèces sont intolérantes au manque d'oxygène. Par exemple, le roseau est une plante amphibie dont le système racinaire peut être cycliquement immergé et émergé. Pendant les phases d'immersion, l'oxygène nécessaire à sa survie est apporté par ses cannes. Elles sont constituées d'un aérénchyme qui stocke l'oxygène pour satisfaire les échanges gazeux pour la respiration des organes souterrains.

Le niveau d'eau, la proximité du cours d'eau ou de la nappe et l'hydropériode conditionnent donc l'implantation des structures végétales dans le paysage et donc les habitats pour les espèces animales (Figure 71).

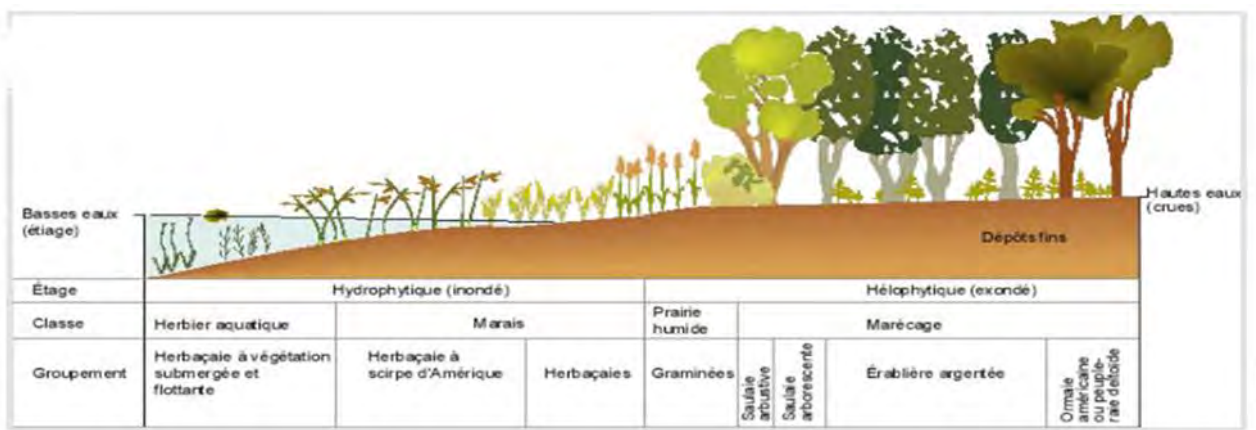


Figure 71. La répartition des végétaux selon des gradients d'humidité en zone fluviale (Barnaud, 2009).

Certains de ces indicateurs biologiques utilisent la flore qui, par son autoécologie, révèle des processus écologiques (gradients trophiques, hydriques, texturaux) du fonctionnement des sols. Pour les zones humides, ces indicateurs utilisent les espèces végétales (hygrophiles, mésohygrophiles), intimement liés à la présence de l'eau dans le sol (marécageux, humide). La boîte à outil RhoMéo utilise par exemple la flore pour « évaluer le niveau de la nappe à travers un indice d'intensité de l'engorgement du sol », (Porteret, 2008).

Un autre indicateur se base sur la présence de quelques renoncules des prairies pour diagnostiquer l'intensité des phénomènes d'oxydo-réduction des sols. La présence simultanée des espèces conforte le diagnostic et précise la profondeur d'apparition des horizons hydromorphes du sol. Elle conduit à traduire des nuances fonctionnelles dans la partie médiane la moins contrastée du gradient hydrique (Chambaud et al. 2003). La distribution de ces espèces est fonction de la profondeur des phénomènes d'oxydo-réduction : hydromorphie de surface (0 et -15 cm), de faible profondeur (-15 et -30 cm), de moyenne profondeur (-30 et -50 cm) et profonde (-50 et -80 cm). Ces seuils présentent des convergences avec ceux utilisés par le référentiel pédologique (AFES 2008). L'intensité de la fonction hydrologique dans les sols influe sur les profondeurs d'apparition des phénomènes d'oxydoréduction.

La figure 72 fonctionne comme une clé de diagnostic pour statuer si l'espace dans lequel on se situe est une zone humide ou pas (critère de l'AM 24 juin 2008 modifié). Ce diagnostic précise l'état hydrique du milieu (marécageux, humide, très frais, frais, sec à très sec, les communautés végétales présentes (hygrophiles, mésohygrophiles, hygroclines, mésophiles, mésoxérophiles à xérophiles) et rend compte du fonctionnement dynamique de l'écosystème (relation entre les fonctions hydrologique et biologique). Cet outil prédictif simple et robuste est transférable vers un large public (techniciens agricoles, conservateurs et gestionnaires d'espaces naturels, enseignants, chercheurs ...).

Pour illustrer l'importance de la fonction hydrologique, l'exemple du Val de Saône est utilisé avec une modélisation qui considère l'intensité de l'hydromorphie des sols (critères du référentiel pédologique), révélée par le caractère indicateur de quelques renoncules. L'usage du sol, l'intérêt agronomique et taxonomique des prairies inondables est localisé au regard des caractéristiques des sols selon les critères du référentiel pédologique au sein d'une séquence alluviale sableuse complètement perméable (Figure 73).

ESPECES PRESENTES	TACHES DE ROUILLE	TACHES ROUILLE GLEY OU PSEUDOGLEY	MILIEUX	FLORE	BILAN
Renoncule flammette		entre 0 et -15 cm	marécageux	hygrophile	zone humide
Renoncule flammette Renoncule rampante	dès la surface	entre -15 et -30 cm	humide	mésogyrophile	
Renoncule rampante Renoncule âcre	entre -15 et -30 cm	entre -30 et -50 cm	très frais	hygrocline	
Renoncule âcre Renoncule bulbeuse	absente ou présente entre -15 et -50 cm	absente au delà de -50 cm	frais	mésophile	zone non humide
Renoncule bulbeuse	absente	absente	sec très sec	mésoxérophile xérophyle	

Figure 72. Dans Chambaud et al. (2003), diagnostic du degré d'hydromorphie des sols des zones humides avec la présence de quelques renoncules de prairies.

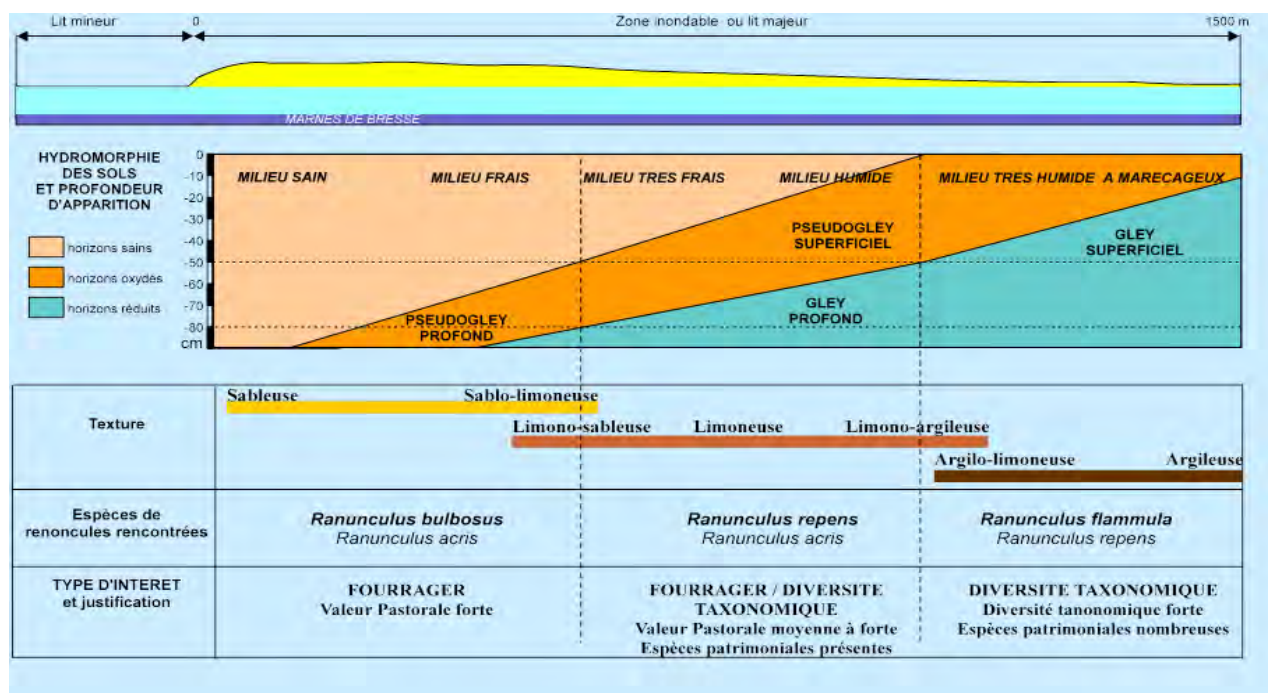


Figure 73. Schématisation de la localisation de l'intérêt fourragers et de la diversité taxonomique dans le val de Saône en fonction de la texture des sols et de leurs degrés d'hydromorphie révélés par quelques renoncules (Chambaud 2001).

L'hydrologie et sa conséquence sur le sol déterminent le développement des communautés végétales spécifiques à la zone humide et à son état de fonctionnement selon l'intensité et la temporalité de l'engorgement. Plusieurs exemples peuvent être cités :

- **Le marais de Lavours** dans l'Ain est composé de quatre parties : massif de tourbe (Histosols), secteur limoneux (Réductisols, Rédoxisols), secteur sud surélevé sur Fluviosols (alluvionnement du Rhône) et partie nord humide du marais. Pour le secteur surélevé, le sol est principalement argileux ce qui favorise la présence d'une nappe perchée. Cette zone rarement inondée supporte le développement d'une forêt alluviale à bois dur de type chênaie ormaie frênaie (Jezequel 2007). Cet auteur précise aussi que dans l'ensemble du marais, il y a une nette évolution de la végétation avec un développement et homogénéisation de la forêt (évolution dynamique de la végétation vers le boisement). Cela s'explique par l'arrêt des pratiques de fauche et de pâturage et par un temps de résidence des eaux d'inondation plus court.

- **Le Marais Breton-Vendéen** connaît des différences de niveaux de saturation en eau une mosaïque d'hydropériodes et des niveaux différents de salinité qui là aussi entraîne une diversité importante de la végétation. Bonis et al. (2014) précise que « le modelé topographique abrupt conduit à un fort gradient de niveau d'eau et de durée d'inondation sur une très faible extension spatiale qui conduit à la mise en place de ceintures de végétations concentriques différentes » (Figure 74).

- **Le marais communal des Mottes** dans le Cotentin présente une vaste dépression de prairies hygrophiles et de bas marais. Les bas marais se situent plus bas topographiquement que les prairies hygrophiles ce qui repousse l'exondation dans le temps et entraîne alors une modification de la végétation. Bonis et al. (2014), précise que « les résultats montrent que les proportions relatives des espèces végétales sont modifiées dans toutes les stations avec le changement de régime hydrique » notamment dans les bas marais. « Deux espèces marqueurs d'inondation longue, *Oenanthe fistulosa* et *Hydrocotyle vulgaris*, augmentent nettement leur abondance-dominance dans la végétation ».

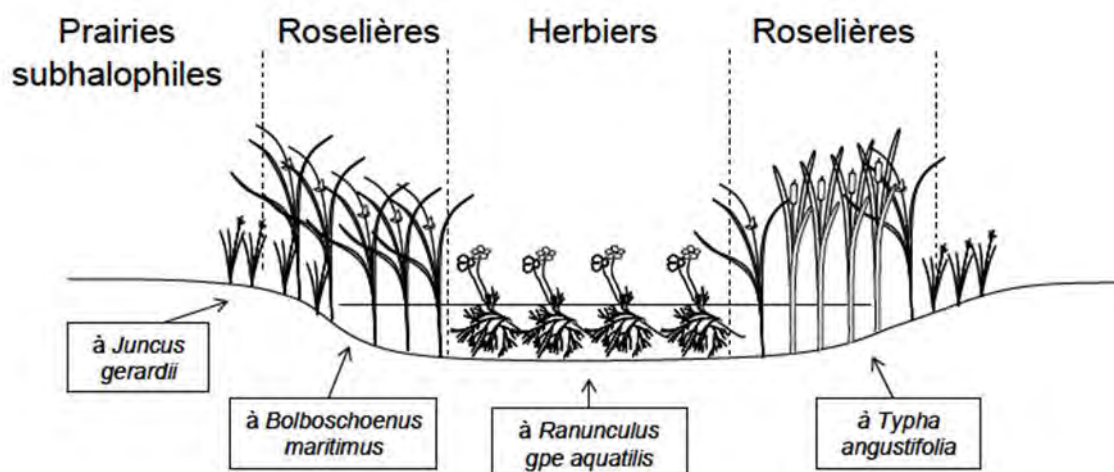


Figure 74. Dans Bonis et al. (2014), exemple de mosaïque de végétation qui peut se trouver au sein d'un seul ancien bassin salicole dans le Marais Breton-Vendéen.

Les plantes des zones humides se développent dans une gamme variée de sols hydromorphes. Le guide pour la reconnaissance des zones humides a recensé, durant les prospections de terrains (2011 et 2012) pour caractériser les 62 écorégions, 9 grandes familles de sol : Réductisols, Rédoxisols, Histisols, Fluviosols, Thalassosols, sols Salsodiques, Podzosols humiques, Luvisols Rédoxisols, Colluviosols-Rédoxisols. Ces sols montrent de nombreuses nuances fonctionnelles (hydrique, trophique, texturale) qui sont autant de situations propices au développement d'une végétation (hygrophile, mésohygrophile, hygrocline) tirant profit des interactions entre les processus hydrologiques, biogéochimiques et biologiques.

Le développement de la végétation et la fonction hydrologique contribuent à satisfaire les besoins écologiques de la faune dans la zone humide. C'est le cas du brochet qui a besoin pour se reproduire à la fois de zones humides telles que les bras morts et les prairies basses inondées dont la végétation est utilisée pour y fixer les œufs. Les zones humides sont des zones relais propices au développement d'une végétation dense nécessaire au brochet pour son frai hivernal. Le marais de la Motte « joue le rôle d'une véritable annexe piscicole de la Douve, en permettant la montaison des géniteurs puis la dévalaison de nombreux brochetons » (Bonis et al. 2014).

En revanche, le régime hydrique peut lui aussi être influencé par la fonction biologique. Cette interaction se présente dans les deux sens. D'une part, les végétaux puisent l'eau dans le sol et la nappe pour se développer et transpirent aussi. C'est le processus d'évapotranspiration. Cette eau transpirée par les végétaux dans l'atmosphère interagit avec le niveau des nappes phréatiques (J. Porteret, 2008). Ce battement de la nappe entraîne parfois l'absence de saturation d'eau dans le sol, l'oxygénation qui en résulte caractérise les Rédoxisols. D'autre part, la végétation peut avoir un impact sur les crues en ralentissant la vitesse de l'eau par « l'effet tapis » (Duffy et al. 2013) ou encore stockant une partie des sédiments transportés par la crue (accrétion).

De nombreuses sous-fonctions hydrologique et biologique sont interdépendantes comme la sous-fonction habitat (végétation), stockage de l'eau, ralentissement des vitesses (effet tapis ou peigne), rétention de sédiments etc. Cette synergie montre la dépendance de chaque sous-fonction qu'elle soit hydrologique ou biologique. En l'occurrence la fonction hydrologique induit la réponse de la fonction biologique qui s'exprime au travers de la diversité des espèces, des formations végétales et de leur structure verticale en équilibre avec le sol (climax édaphique).

6.1.2. Décomposition de la matière organique

La végétation et les espèces animales produisent de la biomasse sous forme de matière organique, qui est ensuite transformée. En raison des interactions qu'elles induisent avec le sol, la microfaune, la flore, les champignons et les bactéries sont indispensables à la réalisation de la fonction biogéochimique et de ses sous-fonctions.

Avec la décomposition de la matière organique, sa réorganisation et son assimilation, la fonction biogéochimique et les processus qui la régissent, jouent un rôle majeur dans la formation et la différenciation des sols et de leurs horizons (Figure 75).

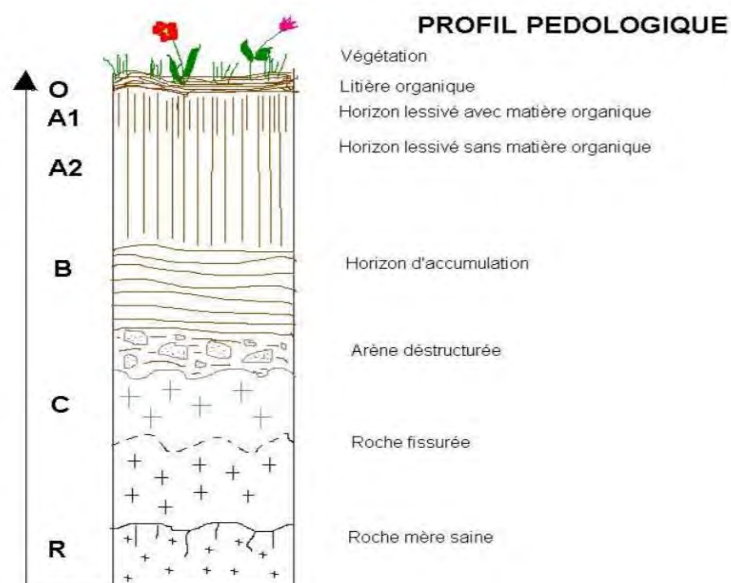


Figure 75 : profil pédologique type d'un LUVISOL (sol brun lessivé) d'après Lemoine 2018.

Selon les conditions ambiantes des sols (humidité, température, pH, texture...), la vitesse de recyclage de la matière organique est révélée par les formes d'humus (mull, moder, anmor, tourbe) et dépend des organismes intervenant dans le cycle (vers de terre, collemboles, champignons et moisissures, bactéries...). Les paramètres hydrologiques, leur intensité et la présence ou non d'oxygène conditionnent les cycles biogéochimiques. Le cycle de la matière organique dépend à la fois des paramètres biotiques mais aussi abiotiques. En fonction de leur préférence écologique, les espèces végétales s'adaptent à la saturation du sol en eau et aux contrastes hydriques, telles que les plantes mésophiles alors que les plantes hygrophiles plus exigeantes, ont besoin d'un engorgement permanent.

Une partie de cette dégradation de la matière organique forme l'humus qui est la couche supérieure du sol. Sa minéralisation transforme les composants organiques en forme minérale assimilable. Différents types d'humus existent et correspondent à des fonctionnements biologiques particuliers (Figure 76). Ils sont écrits en différents horizons de référence organique (OL, OF, OH⁷⁴) et organo-minéral (A) dont la transition et l'incorporation de la matière organique permet le diagnostic des principales formes d'humus décrits

⁷⁴ OL pour litière reconnaissable, OF pour fibreuses résultat de la dégradation de la litière, OH pour humus avec une matière organique transformée qui n'est plus reconnaissable (boulettes fécales).

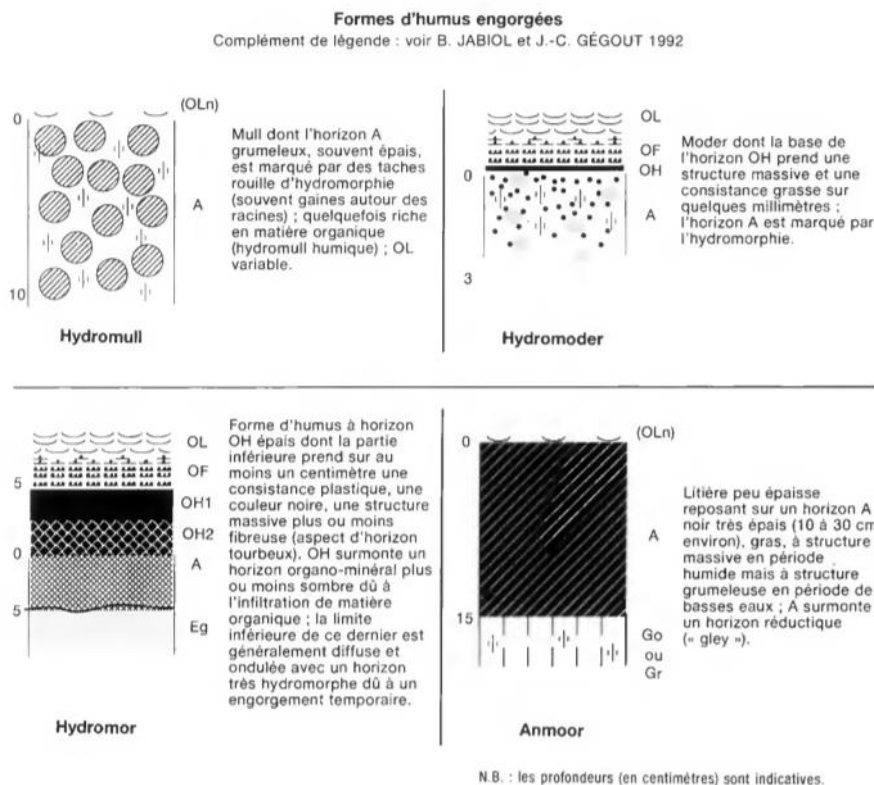


Figure 76. Dans Jabiol, Brêthes, Brun, Ponge, Toutain (1992), une classification morphologique et fonctionnelle des formes d'humus.

Cette matière organique est produite par les végétaux ou les animaux. La matière organique fraîche est constituée par les litières (feuilles mortes), les cadavres et les déjections animales. Ensuite, l'activité biologique dans le sol va enclencher le processus de décomposition de la matière organique). La fonction biologique est donc essentielle ici pour : fabriquer de la matière organique à partir de la photosynthèse des végétaux chlorophylliens (production primaire) puis de protéines animales (consommateur primaires, secondaires ...) mais également pour décomposer cette matière organique fraîche dont l'activité est en partie dépendante du niveau d'engorgement du sol et des phénomènes d'anoxie que cela génère (Eau France 2015).

Les microorganismes ont un rôle essentiel dans le recyclage de la matière organique et la libération des éléments minéraux indispensables au développement des végétaux. La matière organique fraîche est fragmentée par le piétinement, par les vers de terre et les micros arthropodes, puis elle va être décomposée par les organismes saprophytiques (moisissures, les champignons, les bactéries) pour satisfaire leurs besoins en énergie et en nutriments (Marsden et al. n-d). L'action biologique est intimement liée à la fonction biogéochimique.

La décomposition de la matière organique est « le fruit d'une série de réactions mécaniques, biologiques et chimiques qui aboutit à la transformation des composés organiques complexes en composés minéraux simples » (AgroParisTech. 2004) (Figure 77). Il existe différents composés végétaux qui peuvent être classés en deux catégories : les substances humiques et les substances non-humiques (Grasset 2011). La minéralisation peut être influencée par la saisonnalité, les températures, l'humidité du sol... Par exemple, en été, le niveau d'eau dans une zone humide due aux fortes chaleurs diminue et la température du sol stimule les réactions biogéochimiques. Les sols gorgés d'eau toute l'année ont plus de difficultés à se réchauffer au printemps (inertie thermique liée à l'eau), l'engorgement permanent favorise le stockage du carbone sous forme d'humus et de tourbe.

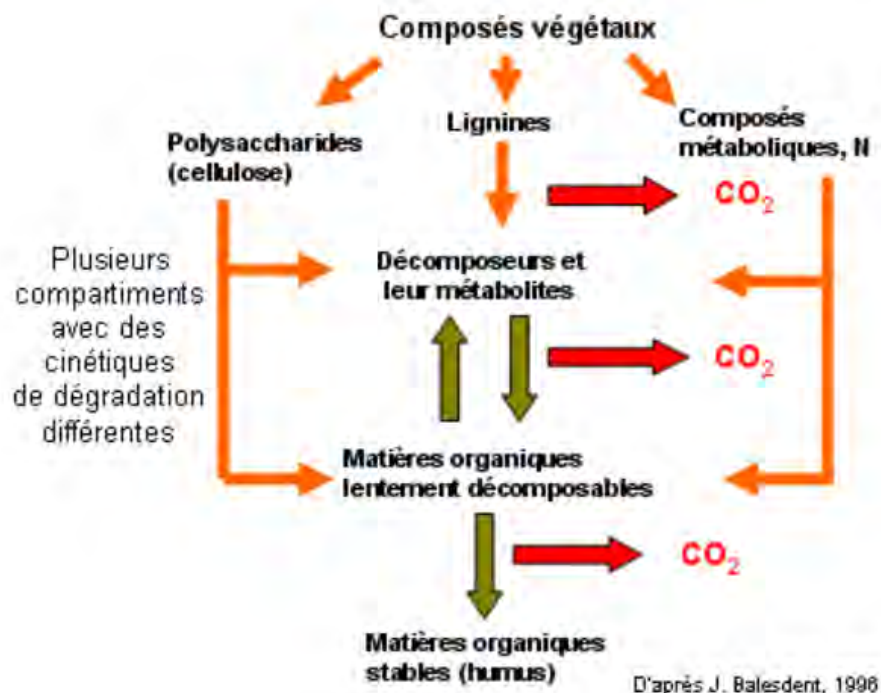


Figure 77. Décomposition de la matière organique (d'après Balesdent, 1996, dans AgroParisTech 2004).

La vitesse de décomposition dépend donc à la fois des propriétés de biodégradation des différents composés organiques (Grasset 2011), de la disponibilité en azote (AgroParisTech. 2004) pour dégrader par exemple, du carbone et des températures saisonnières.

Dans les tourbières, la saturation en eau est telle, que la minéralisation de la matière organique est très partielle (sucres simples et complexes). Le manque d'oxygène des sols saturés en eau (anoxie permanente) limite la présence des microorganismes. Les conditions asphyxiantes ralentissent le processus de minéralisation d'où l'accumulation de la litière végétale sous forme de tourbe (FCEN 2020). L'accumulation de la tourbe (1 à 2 mm par an en moyenne soit 10 à 20 m³ /ha/an) dans les tourbières stocke le carbone durablement (200 kg de C/ha/an). « *Les tourbières, les forêts, les pelouses d'altitude, les prairies jouent un rôle majeur pour la régulation du cycle global du carbone. [...] A l'échelle mondiale, les tourbières stockent 1.4 Gt de carbone, l'équivalent des trois quarts du carbone atmosphérique* » (Laggoun-Défarge, Muller 2008).

6.1.3. Les cycles de la matière : un processus biogéochimique étroitement lié aux deux autres fonctions

La biogéochimie qui est le processus de transformation de la matière organique et de la circulation des éléments dans l'écosystème (Ramade 2008) est logiquement lié à l'eau. La fonction biogéochimique est complètement dépendante de la fonction hydrologique :

- **La décomposition de la matière organique :**

La fonction hydrologique que ce soit par l'inondation, le temps de résidence, le ruissellement ou encore les précipitations, conditionne dans les sols le cycle de la matière organique, sa minéralisation et de la production de biomasse. La matière organique fraîche accumulée sur le sol est incorporée et décomposée par la faune et les microorganismes du sol. L'activité biologique est certes le principal processus à l'origine de la décomposition mais la fonction hydrologique la régule et la conditionne selon la disponibilité de l'oxygène, les produits de dégradation (CO₂ ou CH₄, pour le carbone, NO₃⁻ ou N₂O pour l'azote par exemple).

Si les nitrates solubles ne sont pas tous assimilés rapidement par les végétaux ou les bactéries, alors les phénomènes de lixiviation les concentrent dans les eaux souterraines ou superficielles. (Marsden et al. n-d) (Figure 78).

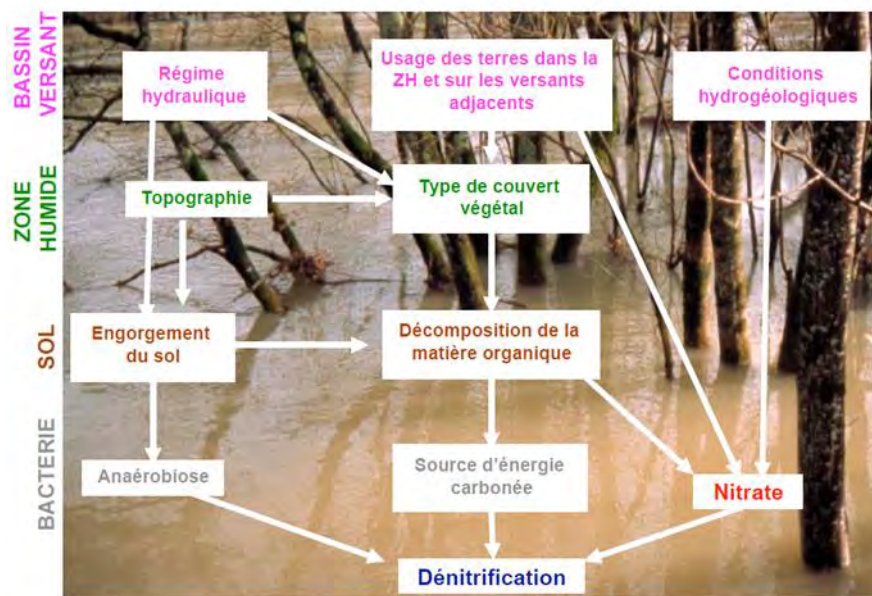


Figure 78 : la dénitrification (Barnaud, 2009).

- **La réduction des flux de polluants potentiels dans le milieu :**

Les précipitations ont une forte influence en amont, sur les processus biogéochimiques. Elles permettent de transporter les nitrates, les métaux lourds ou encore les matières en suspensions jusqu'au milieu humide qui grâce à ses fonctions biologique et biogéochimique vont fixer ou recycler ces apports. Ces processus biogéochimiques sont donc liés à la fonction biologique comme par exemple pour :

- Le stockage du carbone est très important en zone humide en raison de la forte production de matière organique et sa faible dégradation notamment dans les tourbières acides. L'excès d'eau et les antiseptiques sécrétés des molécules réduisent l'activité bactérienne donc la minéralisation de la matière organique. Plus l'intensité de la fonction hydrologique dans le sol de la zone humide est forte, plus la zone humide jouera son rôle de puits de carbone car les processus hydrologiques favorisent à la fois l'activité biologique et l'activité biogéochimique (Figure 79).

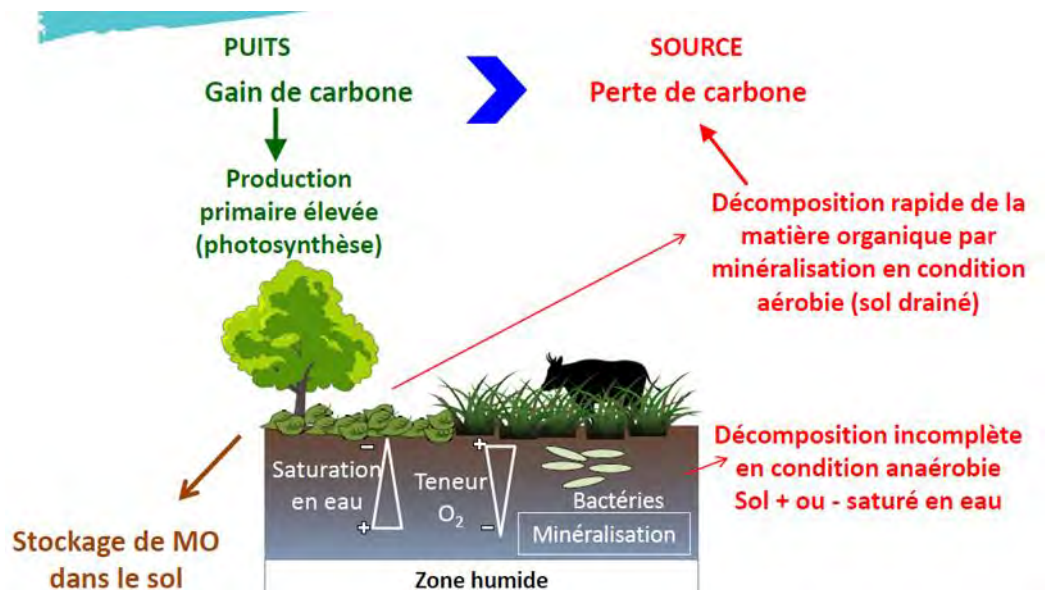


Figure 79 : le carbone : puits et source (Barnaud 2009).

- La dénitrification : d'une part, les précipitations entraînent les nitrates en excès provenant par exemple des surfaces agricoles, jusqu'au cours d'eau et zones humides. De ce fait, la fonction hydrologique et principalement le cycle de l'eau permet le transfert des polluants vers les milieux capables de les accumuler voire de les traiter. On peut citer les ripisylves ou encore les bandes enherbées qui sont très efficaces. Par exemple, une bande enherbée de plus de 50 mètres peut traiter jusqu'à 100% des intrants transférés par les zones agricoles. L'apport de ces nitrates peut ensuite être recyclé de manière naturelle grâce l'activité biologique dans et au-dessus du sol (Figure 80).

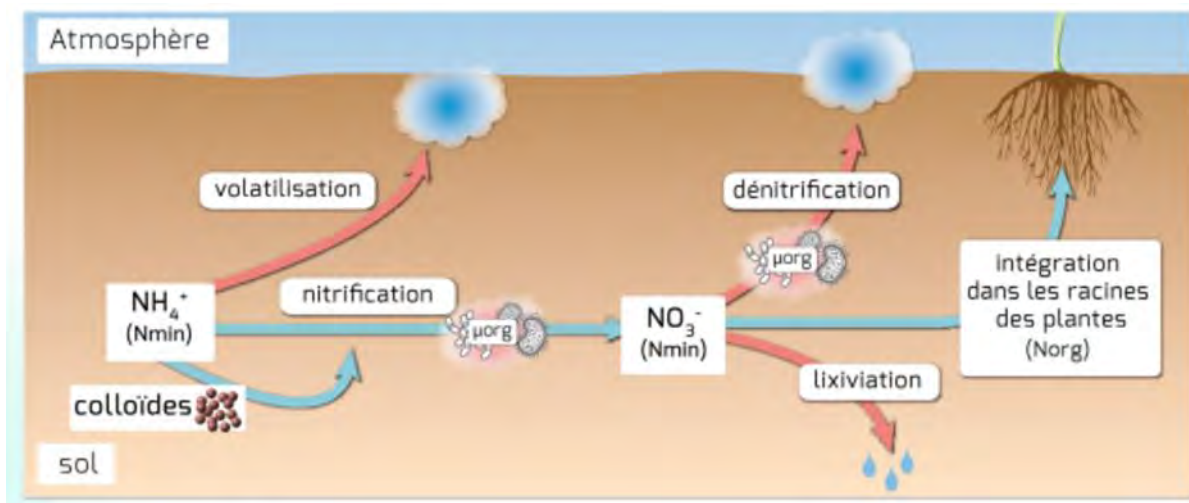


Figure 80 : dans Evolution des formes d'azote minéral dans le sol (Educagri 2020).

La complémentarité entre la fonction hydrologique et biogéochimique ici, se fait en amont des processus de dénitrification. Ce sont les précipitations, les inondations et le de ruissellement qui permettent de limiter avec l'activité biologique la présence de nitrates dans les sols (Figure 81).



Figure 81 : exemple du fonctionnement hydrologique et biogéochimique en prairies humides et marais (Eau France 2015).

Lors de projets de gestion et de restauration des zones humides, il est souvent question d'agir sur la fonction hydrologique pour pérenniser le fonctionnement de la zone humide. Elle conditionne pour une grande part les autres fonctions. L'hydrologie est nécessaire à la présence et au bon fonctionnement des zones humides dans le contexte global de l'hydrosystème.

6.2. L'ESPACE DE BON FONCTIONNEMENT

La réalisation des fonctions est indispensable au bon fonctionnement de la zone humide. Elle dépend de la continuité et de la connectivité des différents compartiments du territoire. On parle d'espace de bon fonctionnement dans le SDAGE 2016-2021, défini comme « une étendue périphérique à la zone humide, au sein de laquelle se déroulent des processus écologiques qui garantissent la pérennisation de cette dernière. Cet espace s'avère déterminant pour la résilience écologique de la zone humide, c'est-à-dire sa capacité à conserver ou retrouver un bon état de fonctionnement écologique à la suite de perturbations » (SDAGE Rhône-Méditerranée 2016-2021).

Les zones humides sont souvent inventoriées par rapport à l'expression d'une valeur biologique et donc en fonction du critère patrimonial de la végétation et des espèces remarquables. Les inventaires sont basés plus sur la notion de valeur que celle de fonction. Or, certains milieux (cultures annuelles inondables par exemple) sont des zones humides (fonction hydrologique avérée avec les crues récurrentes) même si la diversité écologique est faible ou qu'ils ne sont pas composés d'espèces remarquables ou protégées. C'est pourquoi le guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée Corse (2018) a été élaboré afin d'identifier l'ensemble des zones humides à partir des sols, caractéristiques des zones humides selon l'arrêté ministériel du 24 juin 2008 modifié (Eau France 2016), pour protéger ou restaurer les fonctions des zones humides, indispensables ou nécessaires à l'équilibre des territoires et ainsi mettre en œuvre les orientations et les dispositions des SDAGE.

Un arrêt du Conseil d'Etat en date du 22 février 2017 dit en substance que les zones humides sont définies par le cumul du critère pédologique et de la végétation. La loi du 24 juillet 2019 portant création de l'Office français de la biodiversité rétablit l'utilisation alternative des critères sol ou végétation (introduction des termes « ou dont ») dans l'article L211-1 du code de l'environnement : « La prévention des inondations et la préservation des écosystèmes aquatiques, des sites et des zones humides ; on entend par zone humide les terrains, exploités ou non,

habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre de façon permanente ou temporaire, **ou dont** la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année ⁷⁵».

Le fonctionnement d'une zone humide peut se traduire comme le résultat d'interactions dynamiques dans le temps et dans l'espace entre les composantes physiques (climat, circulation de l'eau, substratum géologique, relief, sol ...), chimiques (pH, nutriments, cycles biogéochimiques : minéralisation, fermentation...) et biologiques (tout ou une partie des cycles de vie des espèces inféodées aux zones humides).

Dans la perspective d'une politique globale de gestion des zones humides, il est donc pertinent de s'interroger, non pas sur la seule notion de valeur mais plutôt sur les notions de fonctions et du fonctionnement de l'écosystème. Différents processus s'opèrent dans l'écosystème mais ils ne sont pas propres à la zone humide. Certes ils s'effectuent en zone humide mais leurs espaces de bon fonctionnement contribuent à l'accomplissement des différents processus : hydrologiques, biogéochimiques et biologiques (Figure 82).

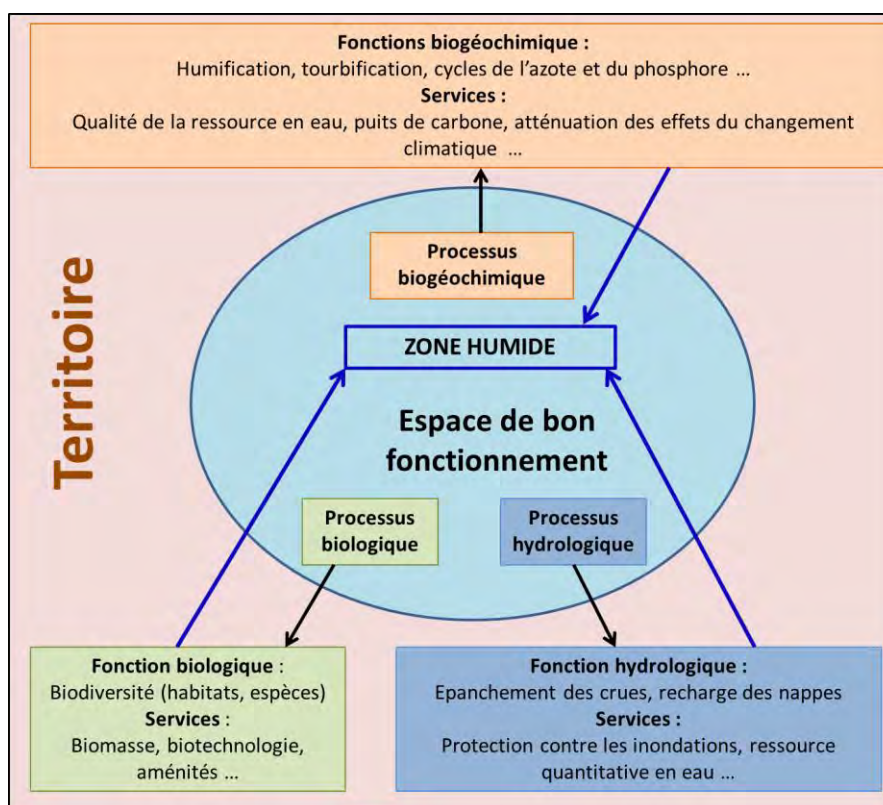


Figure 82 : Modifié d'après Chambaud et Simonnot (2018), processus, fonctions et espace de bon fonctionnement.

L'espace de bon fonctionnement est analysé voire délimité dans le cadre d'un plan de gestion « pour comprendre les processus qui interagissent avec la zone humide et améliorer les actions de préservation ou de restauration. [...] L'espace de bon fonctionnement est défini comme une étendue périphérique à la zone humide, au sein de laquelle se déroulent des processus écologiques qui garantissent la pérennisation de cette dernière. Cet espace s'avère déterminant pour la résilience écologique⁷⁶ de la zone humide, c'est-à-dire sa capacité à conserver ou recouvrer un bon état de fonctionnement écologique à la suite de perturbations (événements naturels, effets du changement climatique, pressions de natures diverses d'origine humaine) ».

⁷⁵ Loi n°2019-773 du 24 juillet 2019 portant sur la création de l'Office français de la biodiversité, modifiant les missions des fédérations des chasseurs et renforçant la police de l'environnement (1).

⁷⁶ **Résilience**, n. f. (*resilience*). Désigne l'aptitude de toute communauté et de tout écosystème pris dans son ensemble à survivre à des altérations et des perturbations dans sa structure et (ou) son fonctionnement, et de retrouver après la disparition de ces dernières un état comparable à la situation initiale. In RAMADE, dictionnaire sciences nature et biodiversité.

« L'espace de bon fonctionnement n'a pas de portée réglementaire autre que celle des espaces qu'il englobe (réserve naturelle, arrêté préfectoral de protection de biotope, plan de prévention des risques d'inondation par exemple). Lorsqu'il est délimité et porté à connaissance d'un maître d'ouvrage, l'espace de bon fonctionnement doit être pris en compte lors de la conception du projet d'aménagement relevant du domaine de l'eau. La prise en compte porte sur le périmètre et les enjeux de préservation des processus qui assurent le bon fonctionnement de la zone humide. Le maître d'ouvrage doit rechercher à appliquer la logique éviter-réduire et au besoin ajuster ou déplacer l'emprise de son projet ou les zonages dans les documents de planification et schémas. Le périmètre de l'espace de bon fonctionnement, qui est conçu en général à l'échelle du 1/25 000ème, a valeur d'alerte et permet au maître d'ouvrage ou à la collectivité porteuse du projet (PLU, PLUi par exemple) de vérifier si des processus sont concernés par les emprises » (SDAGE Rhône-Méditerranée 2016-2021).

Le guide consacré à la délimitation de l'espace de bon fonctionnement des zones humides prend pour exemple la tourbière de la grande Pile située en Haute-Saône avec la construction des 3 cartes :

- hydrologique, origine de l'eau, écoulement spatial et temporel ... ;
- biogéochimique, transformation, assimilation minérale et organique, séquestration du carbone ... ;
- biologique, structure des habitats, capacité d'accueil des espèces, connectivités des populations et brassage génétique, influence locale d'espèce ingénieure comme le castor.

La superposition des cartes de l'analyse de chaque processus permet de proposer les contours du périmètre de l'espace de bon fonctionnement (Figure 83). Celui-ci est soumis à la concertation et enrichi des connaissances vernaculaires des acteurs locaux pour validation. L'étude des fonctions hydrologiques, biologiques et biogéochimiques dans la zone humide et dans les espaces contributifs est essentielle pour comprendre le fonctionnement global de l'écosystème.



Figure 83. Dans Chambaud et Simonnot (2018), exemple de délimitation d'un espace de bon fonctionnement de la Tourbière de la grande Pile (d'après Ecosphère 2015).

6.3. LES SERVICES RENDUS POUR LE TERRITOIRE

Les fonctions hydrologiques, biogéochimiques et biologiques, offrent de nombreux services écosystémiques qui constituent des arguments forts pour une meilleure prise en compte des zones humides dans les territoires. Ces services, récapitulés ci-après, s'inscrivent dans sept grands thèmes incluant :

- **La régulation des crues** : les zones humides contribuent principalement aux champs d'expansion des crues. Elles jouent le rôle à la fois de régulateur des vitesses grâce à la végétation, d'abaissement des niveaux d'eau et de l'inondation en aval grâce à leur superficie, de captation des eaux de ruissellement mais aussi de recharge de la nappe et du débit solide dans les cours d'eau. Par exemple, les parcelles cultivées du val de Saône inondable remplissent le rôle d'écêtement des crues au même titre qu'une parcelle de prairies ou de peuplier dans le lit majeur. Elles contribuent directement au champ d'expansion des crues. Les zones humides ont parfois de telles capacités de stockage de l'eau, qu'elles permettent d'éviter la construction d'ouvrages hydrauliques comme des barrages pour écêter les crues. Par exemple, la plaine alluviale de la Loire entre Roanne et le bec d'Allier peut stocker de 500 à 700 millions de m³ alors que le barrage de Villerest écète jusqu'à 165 millions de m³ d'eau. Ces zones humides alluviales qui limitent les dégâts liés aux inondations sont de réels enjeux économiques pour les territoires.
- **La qualité de l'eau** : les zones humides piègent les nitrates avant leur arrivée dans le cours d'eau et servent de filtre pour la qualité de l'eau. Les évaluations économiques sont principalement axées sur les nitrates et sur l'usage, d'alimentation en eau potable. La valorisation de ce service varie dans une fourchette allant de quelques centaines à près de 2 000 euros par hectare de zone humide (Untermaier 2015).
- **La biodiversité** : la préservation des zones humides bénéficie aux espèces de flore ou de faune. De nombreuses espèces remarquables, rares ou protégées sont présentes dans ces milieux. Ces écotones entre l'eau et la terre sont particulièrement riches en biodiversité. Leur protection est un enjeu fort pour atteindre les objectifs environnementaux affichés dans les SDAGE. L'Homme peut bénéficier directement de cette biodiversité : services récréatifs et culturels (patrimoine naturel et paysager, éducation à l'environnement), des services économiques comme la pêche, la chasse, les plantes médicinales... (Agence de l'eau Loire-Bretagne 2012). Il est encore difficile aujourd'hui de mesurer la valeur de la biodiversité pour une valorisation économique. Les valeurs d'usage et de non-usage (valeur patrimoniale, durabilité...) doivent pour ce faire être clairement identifiées (Agence de l'eau Loire-Bretagne, 2012).
- **Le changement climatique** : les zones humides offrent un service de régulation indispensable avec le stockage du carbone à long terme. Ce stockage limite les rejets de gaz à effet de serre dans l'atmosphère et contribue à atténuer le réchauffement climatique. Les tourbières stockent aujourd'hui un tiers du stock de carbone total des sols (Bernard et Le Nagard 2019).
- **L'économie (tourisme, loisirs, agriculture)** : les zones humides sont utilisées par la population. Elles génèrent des flux économiques dans un territoire (tourisme, loisirs, chasse, pêche). L'éco-tourisme en zone humide est durable et adapté aux milieux naturels. Par exemple, la zone humide du Plan de La Garde à Toulon est valorisée par des sentiers de promenades et par une maison de l'environnement destinée à l'éducation environnementale. L'agriculture est aussi une des principales activités en zones humides que ce soit l'élevage ou la culture. L'élevage reste la principale activité en zone humide (Untermaier 2013). Ces pratiques d'élevage favorables au maintien de prairies sont encouragées par des certifications de productions agricoles, des labels, des marques afin d'assurer une agriculture raisonnée dans ces milieux fragile et produire d'autres services (qualité gustative, qualité des eaux, qualité paysagère...) (Untermaier 2013). On compte aussi des cultures en zones humides comme le riz en Camargue ou le maïs en plaine inondable saônoise. Ces cultures préservent la fonction hydrologique mais portent atteinte aux fonctions biologique et biogéochimique.
- **Le lien social** : une zone humide est un espace de partage entre les riverains, elle crée des aménités environnementales. Les réserves naturelles attirent chaque année 5,5 millions de visiteurs (Untermaier 2014). De nombreux riverains, botanistes, ornithologues, entomologues, étudiants ... se rendent chaque année dans ces zones humides. Par exemple, le Plan de La Garde de Toulon est « un poumon vert » lieu

de rencontre, de partage, de sortie en famille les weekends pour fuir les ilots de chaleur de la ville en période estivale.

- **Les finances locales** : la préservation des zones humides apporte des bénéfices par les importantes économies qu'elles génèrent en termes d'argent public mieux utilisé dès lors qu'il s'agit de restaurer ou protéger les services rendus gratuitement ou à moindre coût par les zones humides. Par exemple, il est souvent plus avantageux de restaurer et préserver une zone humide pour l'expansion des crues plutôt que d'avoir recours à la construction de bassins de rétention d'eau, de digues, de barrages écrêteurs... En outre, après une inondation, la résilience en zone urbaine sera beaucoup plus rapide avec des dégâts moindres et un impact économique plus faible qu'en l'absence de zones humides. Un hectare de zone humide préservé représente entre 37 et 617 euros économisés par an au titre de la lutte contre les inondations (Union Nationale des Centres Permanents d'Initiatives Pour l'Environnement 2013).

Ces constats sont partagés bien au-delà des bassins Rhône-Méditerranée et de Corse : globalement, selon l'Agence de l'eau Seine Normandie (2011), il coûterait cinq fois moins cher de préserver les zones humides que de compenser la perte de service qu'elles rendent. A l'échelle nationale, les dégâts causés par les inondations coûtent environ 265 millions d'euros par an et donc bien plus cher que la préservation des zones humides (Agence de l'eau Loire-Bretagne 2011).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

- Acreman, M. C., R. Riddington, et D. J. Booker. 2003. « Hydrological Impacts of Floodplain Restoration: A Case Study of the River Cherwell, UK ». *Hydrology and Earth System Sciences* 7 (1): 75-85. <https://doi.org/10.5194/hess-7-75-2003>.
- Acreman, M., et J. Holden. 2013. « How Wetlands Affect Floods ». *Wetlands* 33 (5): 773-86. <https://doi.org/10.1007/s13157-013-0473-2>.
- Actualités | RhoMeO [Internet]. [Cité 20 mai 2020]. Disponible sur : <http://rhomeo-bao.fr/>
- Agence de l'eau Adour-Garonne. 2009. « Evaluation économique des zones humides. Volume 2 : études de cas sur le bassin Adour-Garonne ». Agence de l'eau Adour-Garonne.
- Agence de l'eau Loire-Bretagne. Zones humides : évaluation économique des services rendus : Analyse sur sept sites tests du bassin Loire-Bretagne. 2011, 74p.
- AE RMC. 2018. Restauration et valorisation de la zone humide stratégique de la Sauzaye. Fiches REX. 6p.
- AE RMC. 2015a. « SDAGE, schéma directeur d'aménagement et de gestions des eaux Bassin de Corse ». Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse.
- AE RMC. 2015b. « SDAGE, schéma directeur d'aménagement et de gestions des eaux Rhône-Méditerranée ». Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse.
- AFES. 2008. Référentiel pédologique. Editions Quae, 405 p.
- Aidoud, A., et B. Clément. 2014. « Chapitre 5 : Evaluation fonctionnelle des zones humides ». In *Ecologie des zones humides. Concepts, méthodes, et démarches*, Lavoisier.
- Altor, Anne E., et William J. Mitsch. 2006. « Methane Flux from Created Riparian Marshes: Relationship to Intermittent versus Continuous Inundation and Emergent Macrophytes ». *Ecological Engineering* 28 (3): 224-34. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2006.06.006>.
- Altor, Anne E., et William J. Mitsch. 2008. « Methane and Carbon Dioxide Dynamics in Wetland Mesocosms: Effects of Hydrology and Soils ». *Ecological Applications* 18 (5): 1307-20. <https://doi.org/10.1890/07-0009.1>.
- Anthonisen, A.C., R.C. Loehr, T.B.S. Prakasam, et E.G. Srinath. 1976. « Inhibition of nitrification by ammonia and nitrous acid » 48 (5): 835-52.
- Armentano, T. V., et E. S. Menges. 1986. « Patterns of Change in the Carbon Balance of Organic Soil-Wetlands of the Temperate Zone ». *The Journal of Ecology* 74 (3): 755. <https://doi.org/10.2307/2260396>.
- Armentano, TV, et JTA Verhoeven. 1990. « Biogeochemical cycles: global. » In *Wetlands and shallow continental water bodies, Vol. 1.*, Patten BC, Ed, 281-311. The Hague, Netherlands: SPB Academic Publishing.
- Arrigo, Kevin R. 2005. « Marine Microorganisms and Global Nutrient Cycles ». *Nature* 437 (7057): 349-55. <https://doi.org/10.1038/nature04159>.
- Arrouays, D., J. Balesdent, J.-C. Germon, P.A. Jayet, J.F. Soussana, et P. Stengel. 2002. « Stocker du carbone dans les sols agricoles de France ? » Rapport d'expertise collective, réalisé par l'INRA à la demande du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable. Paris.
- Askaer, Louise, Bo Elberling, Thomas Friberg, Christian J. Jørgensen, et Birger U. Hansen. 2011. « Plant-Mediated CH₄ Transport and C Gas Dynamics Quantified in-Situ in a Phalaris Arundinacea-Dominant Wetland ». *Plant and Soil* 343 (1-2): 287-301. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0718-x>.
- Audry L., Forest C. 2005. Vallée de la Loire entre Fourchambault et Neuvy-sur-Loire. Document d'objectifs de gestion, site FR2600965. Ministère de l'écologie et du développement durable. 78p.
- Augustin, J., et H. Joosten. 2007. « Peatland rewetting and the greenhouse effect. » *International Mire Conservation Group Newsletter*, 29-30 2007, Couwenberg, J. & Joosten, H. édition.

- Avon C, Bergès L, Roche P. 2014. Comment analyser la connectivité écologique des trames vertes ? Cas d'étude en région méditerranéenne. *Sci Eaux Territ.* Numéro 14 (2) 14p.
- Avon C. Bergès L. (2012-2014). Outils pour l'analyse de la connectivité des habitats. Projet J Diacofor. Convention cadre Irstea - MEDDE DEB. 30p.

B

- Backer, Lorraine, Deana Manassaram-Baptiste, Rebecca LePrell, et Birgit Bolton. 2015. « Cyanobacteria and Algae Blooms: Review of Health and Environmental Data from the Harmful Algal Bloom-Related Illness Surveillance System (HABISS) 2007–2011 ». *Toxins* 7 (4): 1048-64. <https://doi.org/10.3390/toxins7041048>.
- Bacon, K.L., A.J. Baird, A. Blundell, M-A. Bourgault, P.J. Chapman, G. Dargie, G.P. Dooling, et al. 2017. « Questioning ten common assumptions about peatlands. », *University of Leeds Peat Club*, 12 (19): 1-23.
- Bain, C.G., A. Bonn, R. Stoneman, S. Chapman, A. Coupar, M. Evans, B. Gearey, et al. 2011. « IUCN UK Commission of Inquiry on Peatlands. »
- Baize, D., et Ch. Ducommun. 2014. « Reconnaître les sols de zones humides - Difficultés d'application des textes réglementaires » 21: 85-101.
- Baize, Denis, et Bernard Jabiol. 1995. *Guide pour la description des sols*. Techniques et pratiques. Paris: INRA.
- Baize, Denis, et MC Girard. 2008. *Référentiel pédologique 2008*. Quae. Association française pour l'étude du sol. Versailles. <http://sbiproxy.uqac.ca/login?url=http://international.scholarvox.com/book/41001066>.
- Baize, Denis. 2012. *Guide pour la description des sols*. Versailles: Quae.
- Baken, Stijn, Inge C. Regelink, Rob N.J. Comans, Erik Smolders, et Gerwin F. Koopmans. 2016. « Iron-Rich Colloids as Carriers of Phosphorus in Streams: A Field-Flow Fractionation Study ». *Water Research* 99 (août): 83-90. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2016.04.060>.
- Ballard, C.E., N. McIntyre, H.S. Wheater, J. Holden, et Z.E. Wallage. 2011. « Hydrological Modelling of Drained Blanket Peatland ». *Journal of Hydrology* 407 (1-4): 81-93. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2011.07.005>.
- Bange, H. W., U. H. Bartell, S. Rapsomanikis, et M. O. Andreae. 1994. « Methane in the Baltic and North Seas and a Reassessment of the Marine Emissions of Methane ». *Global Biogeochemical Cycles* 8 (4): 465-80. <https://doi.org/10.1029/94GB02181>.
- Baptist, Florence, Nigel G. Yoccoz, et Philippe Choler. 2010. « Direct and Indirect Control by Snow Cover over Decomposition in Alpine Tundra along a Snowmelt Gradient ». *Plant and Soil* 328 (1-2): 397-410. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0119-6>.
- Barbault R. 2005. Biodiversité, écologie et société. *Ecol Polit.* N°30, 27p.
- Barbier, Edward B., Ioannis Y. Georgiou, Brian Enchelmeyer, et Denise J. Reed. 2013. « The Value of Wetlands in Protecting Southeast Louisiana from Hurricane Storm Surges ». Édité par Gil Bohrer. *PLoS ONE* 8 (3): e58715. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058715>.
- Barnaud G. 1998. Conservation des zones humides : concepts et méthodes appliqués à leur caractérisation. Thèse MNHN. 451p.
- Barnaud, G. 2013. « Spécificités des têtes de bassin cours d'eau et zones humides associées ». présenté à Rencontres Eau, Espaces, Espèces « Préservation des zones humides, de la continuité écologique et de la biodiversité », Tours. http://centrederesources-loirenature.com/sites/default/files/ged/at2_1_MNHN.pdf.
- Barnaud, Geneviève, et Éliane Fustec. 2007. *Conserver les milieux humides: pourquoi? comment?* Dijon; Versailles: Educagri éditions ; ÉditionsQuae.
- Bartholomée, Océane, Sandra Lavorel, Dorothée Labarraque, et Stéphanie Gaucherand. 2018. « Évolution des stocks de carbone en fonction des trajectoires de gestion en zone humide » Article hors série n°50.
- Beetz, S., H. Liebersbach, S. Glatzel, G. Jurasinski, U. Buczek, et H. Höper. 2013. « Effects of Land Use Intensity on the Full Greenhouse Gas Balance in an Atlantic Peat Bog ». *Biogeosciences* 10 (2): 1067-82. <https://doi.org/10.5194/bg-10-1067-2013>.
- Beldjilali F. Z. 2016. L'étude de la dynamique de la structure du couvert végétal dans l'exposition sud des monts

- Benedetti, M.F., J.F. Ranville, T. Allard, A.J. Bednar, et N. Menguy. 2003. « The Iron Status in Colloidal Matter from the Rio Negro, Brasil ». *Colloids and Surfaces A: Physicochemical and Engineering Aspects* 217 (1-3): 1-9. [https://doi.org/10.1016/S0927-7757\(02\)00553-8](https://doi.org/10.1016/S0927-7757(02)00553-8).
- Berg, Björn, et Ryszard Laskowski. 2005. « Litter Decomposition: A Guide to Carbon and Nutrient Turnover ». In *Advances in Ecological Research*, 38:1-17. Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(05\)38001-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(05)38001-9).
- Bergès L, Roche P, Avon C. 2010. Corridors écologiques et conservation de la biodiversité, intérêts et limites pour la mise en place de la Trame verte et bleue. *Sci Eaux Territ. Numéro 3 (3)* 34p.
- Bernal, Blanca, et William J. Mitsch. 2012. « Comparing Carbon Sequestration in Temperate Freshwater Wetland Communities ». *Global Change Biology* 18 (5): 1636-47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02619.x>.
- Bernard, P. 1994. « Les zones humides, rapport d'évaluation ». Comité interministériel de l'évaluation des politiques publiques, premier ministre, commissariat général du plan.
- Bernard-Jannin, Léonard, Xiaoling Sun, Samuel Teissier, Sabine Sauvage, et José-Miguel Sánchez-Pérez. 2017. « Spatio-Temporal Analysis of Factors Controlling Nitrate Dynamics and Potential Denitrification Hot Spots and Hot Moments in Groundwater of an Alluvial Floodplain ». *Ecological Engineering* 103 (juin): 372-84. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.12.031>.
- Berthou G. 2010. Guide méthodologique des réseaux écologiques hiérarchisés. Dix années d'expériences en Isère. Isère Conseil Général, 149p.
- Blackwell, M. S. A., P. C. Brookes, N. de la Fuente-Martinez, P. J. Murray, K. E. Snars, J. K. Williams, et P. M. Haygarth. 2009. « Effects of Soil Drying and Rate of Re-Wetting on Concentrations and Forms of Phosphorus in Leachate ». *Biology and Fertility of Soils* 45 (6): 635-43. <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0375-x>.
- Blackwell, Martin S. A., Alison M. Carswell, et Roland Bol. 2013. « Variations in Concentrations of N and P Forms in Leachates from Dried Soils Rewetted at Different Rates ». *Biology and Fertility of Soils* 49 (1): 79-87. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0700-7>.
- Blain, D, D Murdiyarso, J Couwenberg, et et al. 2014. « J et al. (2014) Rewetted organic soils. Chapter 3. In : , pp. 3.1–3.43. , . » In *2013 Supplement to the 2006 Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories: Wetlands* (eds Hiraishi T, Krug T, Tanabe K, Srivastava N, Jamsranjav B, Fukuda M, Troxler T), Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Geneva, Switzerland.
- Bloom, A. A., P. I. Palmer, A. Fraser, D. S. Reay, et C. Frankenberg. 2010. « Large-Scale Controls of Methanogenesis Inferred from Methane and Gravity Spaceborne Data ». *Science* 327 (5963): 322-25. <https://doi.org/10.1126/science.1175176>.
- Bol, Roland, Gerard Gruau, Per-Erik Mellander, Rémi Dupas, Marianne Bechmann, Eva Skarbøvik, Magdalena Bierzoza, et al. 2018. « Challenges of Reducing Phosphorus Based Water Eutrophication in the Agricultural Landscapes of Northwest Europe ». *Frontiers in Marine Science* 5 (août). <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00276>.
- Bonneville, Steeve, Philippe Van Cappellen, et Thilo Behrends. 2004. « Microbial Reduction of Iron(III) Oxyhydroxides: Effects of Mineral Solubility and Availability ». *Chemical Geology* 212 (3-4): 255-68. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2004.08.015>.
- Bonis Anne. 2014. L'hydropériode des zones humides : un déterminant écologique fondamental de la dynamique de la biodiversité. pp. 102-151 In *Ecologie des zones humides*, Aidoud A, Bonis A., Clément N, Hubert-Moy L., Paillisson J-M. & Bouzillé J-B (eds), Lavoisier coll Tec & Doc
- Boström, Bengt, Gunnar Persson, et Brita Broberg. 1988. « Bioavailability of Different Phosphorus Forms in Freshwater Systems ». *Hydrobiologia* 170 (1): 133-55. <https://doi.org/10.1007/BF00024902>.
- Boström, Bengt. 1984. « Potential Mobility of Phosphorus in Different Types of Lake Sediment ». *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 69 (4): 457-74. <https://doi.org/10.1002/iroh.19840690402>.
- Bouscary, Pierre. 2020. localisation de l'espace de référence des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée. Mémoire master 2 Gestion Territoriale du Développement Durable. Université Bordeaux Montaigne.
- Bouzillé, Jan-Bernard. 2014. *Écologie des zones humides: concepts, méthodes, démarches*. Paris: Tec & doc-Lavoisier.

- Boye, Kristin, Vincent Noël, Malak M. Tfaily, Sharon E. Bone, Kenneth H. Williams, John R. Bargar, et Scott Fendorf. 2017. « Thermodynamically controlled preservation of organic carbon in floodplains ». *Nature Geoscience* 10 (6): 415-19. <https://doi.org/10.1038/ngeo2940>.
- Braker, Gesche, et Ralf Conrad. 2011. « Diversity, Structure, and Size of N₂O-Producing Microbial Communities in Soils—What Matters for Their Functioning? » In *Advances in Applied Microbiology*, 75:33-70. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387046-9.00002-5>.
- Bravard, J.-P., P. Lesueur, et L. Marion. 2000. « La dynamique des flux, la rétention et le renouvellement des sédiments ». In *FUSTEC E., LEFEUVRE J.-Cl. (éd.), « Fonctions et valeurs des zones humides »*, Dunod, 107-28. Paris.
- Bridgham, Scott D., J. Patrick Megonigal, Jason K. Keller, Norman B. Bliss, et Carl Trettin. 2006. « The Carbon Balance of North American Wetlands ». *Wetlands* 26 (4): 889-916. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2006\)26\[889:TCBONA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2006)26[889:TCBONA]2.0.CO;2).
- Brinson, M.-M. 1993. « A hydrogeomorphic classification for wetlands ». USAGE, Water-ways, Experiment Station Technical report WRP-DE-4.
- Brinson, Mark M. 2011. « Classification of Wetlands ». In *Wetlands*, édité par Ben A. LePage, 95-113. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0551-7_5.
- Brinson, Mark M., H. David Bradshaw, et Emilie S. Kane. 1984. « Nutrient Assimilative Capacity of an Alluvial Floodplain Swamp ». *The Journal of Applied Ecology* 21 (3): 1041. <https://doi.org/10.2307/2405066>.
- Brix, Hans, Brian K. Sorrell, et Bent Lorenzen. 2001. « Are Phragmites-Dominated Wetlands a Net Source or Net Sink of Greenhouse Gases? » *Aquatic Botany* 69 (2-4): 313-24. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00145-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00145-0).
- Bromley, J., M. Robinson, et J. A. Barker. 2004. « Scale-Dependency of Hydraulic Conductivity: An Example from Thorne Moor, a Raised Mire in South Yorkshire, UK ». *Hydrological Processes* 18 (5): 973-85. <https://doi.org/10.1002/hyp.1341>.
- Brouard-Masson J., Cheret M., Letessier L. 2013. Trame verte et bleue et documents d'urbanisme. Guide méthodologique. 54p.
- Brown, Sandra, et Ariel E. Lugo. 1982. « The Storage and Production of Organic Matter in Tropical Forests and Their Role in the Global Carbon Cycle ». *Biotropica* 14 (3): 161. <https://doi.org/10.2307/2388024>.
- Brunet, R.C., et K. Astin. 1998. « Variation in phosphorus flux during a hydrological season: The river Adour. » *Water Res.* 32: 547-58.
- Bucher, Marcel. 2007. « Functional Biology of Plant Phosphate Uptake at Root and Mycorrhiza Interfaces: *Tansley Review* ». *New Phytologist* 173 (1): 11-26. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01935.x>.
- Bullock, A., et M. Acreman. 2003. « The Role of Wetlands in the Hydrological Cycle ». *Hydrology and Earth System Sciences* 7 (3): 358-89. <https://doi.org/10.5194/hess-7-358-2003>.
- Buono L. Bruhat L. Acca A. Antoine J. Cosson E. 2019. Ripisylves méditerranéennes et chauves-souris : enjeux et conservation. Groupe Chiroptères de Provence (GCP). Agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse, EDF. 68p.
- Buratti, Franca M., Maura Manganelli, Susanna Vichi, Mara Stefanelli, Simona Scardala, Emanuela Testai, et Enzo Funari. 2017. « Cyanotoxins: Producing Organisms, Occurrence, Toxicity, Mechanism of Action and Human Health Toxicological Risk Evaluation ». *Archives of Toxicology* 91 (3): 1049-1130. <https://doi.org/10.1007/s00204-016-1913-6>.
- Burt, T. P., L. S. Matchett, K. W. T. Goulding, C. P. Webster, et N. E. Haycock. 1999. « Denitrification in Riparian Buffer Zones: The Role of Floodplain Hydrology ». *Hydrological Processes* 13 (10): 1451-63. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(199907\)13:10<1451::AID-HYP822>3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(199907)13:10<1451::AID-HYP822>3.0.CO;2-W).
- Butterbach-Bahl, K., E. M. Baggs, M. Dannenmann, R. Kiese, et S. Zechmeister-Boltenstern. 2013. « Nitrous Oxide Emissions from Soils: How Well Do We Understand the Processes and Their Controls? » *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368 (1621): 20130122-20130122. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0122>.

C

- Cabezas, Alvaro, W.J. Mitsch, Conor MacDonnell, Li Zhang, Franciszek Bydątek, et Ana Lasso. 2018. « Methane Emissions from Mangrove Soils in Hydrologically Disturbed and Reference Mangrove Tidal Creeks in Southwest Florida ». *Ecological Engineering* 114 (avril): 57-65. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.08.041>.
- Canfield, Donald E., Alexander N. Glazer, et Paul G. Falkowski. 2010. « The Evolution and Future of Earth's Nitrogen Cycle ». *Science* 330 (6001): 192-96. <https://doi.org/10.1126/science.1186120>.
- Cao, Mingkui, Keith Gregson, et Stewart Marshall. 1998. « Global Methane Emission from Wetlands and Its Sensitivity to Climate Change ». *Atmospheric Environment* 32 (19): 3293-99. [https://doi.org/10.1016/S1352-2310\(98\)00105-8](https://doi.org/10.1016/S1352-2310(98)00105-8).
- Carter, V. 1986. « An overview of the hydrological concerns related to wetlands in the United States. » 64: 363–374.
- Casas S. Clergeot-Tomasini C. Huau M-C. Konitz A. Sauvage P. Bazin P. 2013. Les zones humides littorales. Des écosystèmes utiles pour les territoires. Guide d'application. Rivage de France. Conservatoire du littoral. Veolia. 48p.
- Castaldelli, Giuseppe, Vassilis Aschonitis, Fabio Vincenzi, Elisa Anna Fano, et Elisa Soana. 2018. « The Effect of Water Velocity on Nitrate Removal in Vegetated Waterways ». *Journal of Environmental Management* 215 (juin): 230-38. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.03.071>.
- Catteau, Suzanne. 2017. « Tests méthodologiques pour la localisation des zones humides dans le bassin Rhône-Méditerranée et la qualification des fonctions et pressions ». Stage. Université de Rouen, Agence de l'eau Rhône-Méditerranée Corse.
- CEH. 1999. « Flood estimation handbook. » Wallingford: Centre for Ecology and Hydrology.
- CEN Bourgogne. 2011. La Cistude d'Europe, une tortue menacée en Bourgogne. 6p.
- CEN Savoie. 2014. La boîte à outils de suivis des zones humides. Programme Rhoméo. 254p.
- CEREMA. 2019. Amphibiens et dispositifs de franchissement des infrastructures de transport terrestre. Collection Connaissances. 58p.
- CGDD. 2012. « Résultats de l'enquête nationale à dire d'experts sur les zones humides : état en 2010 et évolution entre 2000 et 2010. » Observation et statistiques 70. Etudes & Documents.
- CGDD. 2018. « Les milieux humides et aquatiques continentaux. Théma Analyse. Evaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques. »
- Chambaud F. 2001. Influence du milieu, de la fauche et de la pâture sur la biodiversité et la valeur fourragère des prairies inondables du Val de Saône bourguignon. Mémoire d'ingénieur diplômé par l'Etat. Spécialité agriculture. ENESAD. 51 p. + annexes.
- Chambaud F. Oberti D. Godreau V. 2003. Utilisation de quelques renoncules prairiales comme indicateur biologique d'hydromorphie des sols. Fourrages. 11p.
- Chambaud, F, J Lucas, et D Oberti. 2012a. « Guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée. Volume 1 : méthode et clés d'identification. » Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse. 153 p.
- Chambaud, F, J Lucas, et D Oberti. 2012b. « Guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée. Volume 2 : fiches écorégions et clés d'identification ». Agence de l'eau Rhône-Méditerranée Corse. 264 p.
- Chanton, J.P., et G.J. Whiting. 1995. « Trace gas exchange in freshwater and coastal marine environments: ebullition and transport by plants. » In *Biogenic trace gases: measuring emissions from soil and water*, Blackwell Science, 98-125. Oxford: Matson P.A. & Harris R.C.
- Charman, D. J., D. W. Beilman, M. Blaauw, R. K. Booth, S. Brewer, F. M. Chambers, J. A. Christen, et al. 2013. « Climate-Related Changes in Peatland Carbon Accumulation during the Last Millennium ». *Biogeosciences* 10 (2): 929-44. <https://doi.org/10.5194/bg-10-929-2013>.

- Cheng, Frederick Y., et Nandita B. Basu. 2017. « Biogeochemical Hotspots: Role of Small Water Bodies in Landscape Nutrient Processing: NUTRIENT REMOVAL IN SMALL WATER BODIES ». *Water Resources Research* 53 (6): 5038-56. <https://doi.org/10.1002/2016WR020102>.
- Chmura, Gail L., Lisa Kellman, Lee van Ardenne, et Glenn R. Guntenspergen. 2016. « Greenhouse Gas Fluxes from Salt Marshes Exposed to Chronic Nutrient Enrichment ». Édité par Just Cebrian. *PLOS ONE* 11 (2): e0149937. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149937>.
- Cholet, J., H. Cubizolle, et Fatima Laggoun-Défarge. 2010. « Chapitre 2 : Tourbières et climat ». In *CHOLET, J. ; MAGNON, G. Tourbières des montagnes françaises - Nouveaux éléments de connaissance, de réflexion & de gestion.*, Pôle-relais Tourbières / Fédération des Conservatoires d'Espaces Naturels, 188.
- Ciais, P., C Sabine, G Bala, L Bopp, V Brovkin, J Canadell, A Chhabra, et al. 2013. « Carbon and other biogeochemical cycles, Chapter 6. » In *Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds) Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*, Cambridge University Press. Cambridge.
- Cizel, O. 2010. « Protection et gestion des espaces humides et aquatiques, Guide juridique d'accompagnement des bassins de Rhône-Méditerranée et de Corse, Agence de l'eau RM&C, Pôle relais lagunes méditerranéennes ». Groupe d'histoire des zones humides.
- Clauzel C. Jeliaskov A., Raymond R., Simon L., Mimet A. 2017. Combiner une approche paysage-centrée et la théorie des graphes pour évaluer la connectivité multi-spécifique. Université Paris-Diderot, 25p.
- Clément, J.-C. 2001. « Les zones humides de fonds de vallée et la régulation des pollutions azotées diffuses. » Thèse de doctorat, Rennes : Université de Rennes 1.
- Clément, Jean-Christophe, Gilles Pinay, et Pierre Marmonier. 2002. « Seasonal Dynamics of Denitrification along Topohydrosequences in Three Different Riparian Wetlands ». *Journal of Environment Quality* 31 (3): 1025. <https://doi.org/10.2134/jeq2002.1025>.
- Clément, Jean-Christophe, Luc Aquilina, Olivier Bour, Kristelle Plaine, Tim P. Burt, et Gilles Pinay. 2003. « Hydrological Flowpaths and Nitrate Removal Rates within a Riparian Floodplain along a Fourth-Order Stream in Brittany (France): HYDROLOGICAL FLOWPATHS AND NITRATE REMOVAL RATES ». *Hydrological Processes* 17 (6): 1177-95. <https://doi.org/10.1002/hyp.1192>.
- Clément, Jean-Christophe, Robert M. Holmes, Bruce J. Peterson, et Gilles Pinay. 2003. « Isotopic Investigation of Denitrification in a Riparian Ecosystem in Western France ». *Journal of Applied Ecology* 40 (6): 1035-48. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00854.x>.
- Clère J-L. 2006. Le brochet. Rev. sci. Bourgogne-Nature, Numéro 4, 33p.
- Clergeau P. Désiré G. 1999. Biodiversité, paysage, aménagement : du corridor à la zone biologique. Mappemonde 55. p.19-23.
- Cohen, Matthew J., Irena F. Creed, Laurie Alexander, Nandita B. Basu, Aram J. K. Calhoun, Christopher Craft, Ellen D'Amico, et al. 2016. « Do Geographically Isolated Wetlands Influence Landscape Functions ? » *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (8): 1978-86. <https://doi.org/10.1073/pnas.1512650113>.
- Collectif RhoMéO, s.d. s.d. « Le programme RhoMéO. <http://rhomeo-bao.fr/?q=programme>. [Consulté le 25/09/2018] ».
- Collectif RhoMéO. 2014. « La boîte à outils de suivi des zones humides. Version 1. » Conservatoire d'espaces naturels de Savoie.
- Comité de Bassin Rhône Méditerranée. 2005. « Bassin du Rhône et des cours d'eau côtiers méditerranéens. Caractérisation du district et registre des zones protégées ». Etat des lieux.
- Compton, J., D. Mallinson, C.R. Glenn, G.M. Filipelli, K. Follmi, G. Shields, et Y. Zanin. 2000. « Variations in the global phosphorus cycle. » *SMPMK Special Publication* 66: 21-33.
- Cooper, A.B. 1990. « Nitrate depletion in the riparian zone and stream channel of a small headwater catchment. » *Hydrobiologia* 202: 13-26.

- Cooper, Mark. D. A., Christopher. D. Evans, Piotr Zielinski, Peter. E. Levy, Alan Gray, Mike Peacock, David Norris, Nathalie Fenner, et Christopher Freeman. 2014. « Infilled Ditches Are Hotspots of Landscape Methane Flux Following Peatland Re-Wetting ». *Ecosystems* 17 (7): 1227-41. <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9791-3>.
- Cordell, D., A. Rosemarin, J.J. Schröder, et A.L. Smit. 2011. « Towards Global Phosphorus Security: A Systems Framework for Phosphorus Recovery and Reuse Options ». *Chemosphere* 84 (6): 747-58. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.02.032>.
- Cosandey, C., et M. Robinson. 2000. *Hydrologie continentale*. Armand Colin. Collection U Géographie. Paris.
- Cosandey, Claude. 2007. *Les Eaux courantes*. Paris: Belin.
- Costanza, Robert, Ralph d'Arge, Rudolf de Groot, Stephen Farber, Monica Grasso, Bruce Hannon, Karin Limburg, et al. 1997. « The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital ». *Ecological Economics* 25 (1): 3-15. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(98\)00020-2](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(98)00020-2).
- Costanza, Robert, Rudolf de Groot, Paul Sutton, Sander van der Ploeg, Sharolyn J. Anderson, Ida Kubiszewski, Stephen Farber, et R. Kerry Turner. 2014. « Changes in the Global Value of Ecosystem Services ». *Global Environmental Change* 26 (mai): 152-58. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>.
- Couwenberg, John, René Dommain, et Hans Joosten. 2009. « Greenhouse Gas Fluxes from Tropical Peatlands in South-East Asia: GREENHOUSE GAS FLUXES FROM TROPICAL PEATLANDS ». *Global Change Biology* 16 (6): 1715-32. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02016.x>.
- Cowardin, L.M., V. Carter, F.C. Golet, et E.T. LaRoe. 1979. « Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States. » Washington DC: U.S. Fish and Wildlife Service.
- Crutzen, P. J. 1970. « The Influence of Nitrogen Oxides on the Atmospheric Ozone Content ». *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 96 (408): 320-25. <https://doi.org/10.1002/qj.49709640815>.
- Curie, F. 2006. « Rétention de nitrates dans les zones humides riveraines : Rôle des facteurs hydrologiques, géomorphologiques et biogéochimiques. Approche multi échelle dans le bassin de la Seine. » Thèse de doctorat, Paris : Paris VI - Pierre et Marie Curie.

D

- Dahl, M., B. Nilsson, J.H. Langhoff, et J.C. Refsgaard. 2007. « Review of Classification Systems and New Multi-Scale Typology of Groundwater-Surface Water Interaction ». *Journal of Hydrology* 344 (1-2): 1-16. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2007.06.027>.
- Daly, K., D. Jeffrey, et H. Tunney. 2001. « The effect of soil type on phosphorus sorption capacity and desorption dynamics in Irish grassland soils ». *Soil use manage*, n° 17: 12-20.
- Darke, A.K., et M.R. Walbridge. 2000. « Al and Fe biogeochemistry in a floodplain forest: Implications for P retention. » *Biogeochemistry* 51: 1-32.
- Davidson, Eric A., et Ivan A. Janssens. 2006. « Temperature Sensitivity of Soil Carbon Decomposition and Feedbacks to Climate Change ». *Nature* 440 (7081): 165-73. <https://doi.org/10.1038/nature04514>.
- Davidson, Eric A., Michael Keller, Heather E. Erickson, Louis V. Verchot, et Edzo Veldkamp. 2000. « Testing a Conceptual Model of Soil Emissions of Nitrous and Nitric Oxides ». *BioScience* 50 (8): 667. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0667:TACMOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0667:TACMOS]2.0.CO;2).
- Davidson, N. C., E. Fluet-Chouinard, et C. M. Finlayson. 2018. « Global Extent and Distribution of Wetlands: Trends and Issues ». *Marine and Freshwater Research* 69 (4): 620. <https://doi.org/10.1071/MF17019>.
- Davidson, Nick C. 2014. « How Much Wetland Has the World Lost? Long-Term and Recent Trends in Global Wetland Area ». *Marine and Freshwater Research* 65 (10): 934. <https://doi.org/10.1071/MF14173>.
- Davidson, Nick C., et C. Max Finlayson. 2018. « Extent, Regional Distribution and Changes in Area of Different Classes of Wetland ». *Marine and Freshwater Research* 69 (10): 1525. <https://doi.org/10.1071/MF17377>.
- De Groot, C. J., et H. L. Golterman. 1993. « On the Presence of Organic Phosphate in Some Camargue Sediments: Evidence for the Importance of Phytate ». *Hydrobiologia* 252 (1): 117-26. <https://doi.org/10.1007/BF00000133>.

- De Groot, Rudolf S, Matthew A Wilson, et Roelof M.J Boumans. 2002. « A Typology for the Classification, Description and Valuation of Ecosystem Functions, Goods and Services ». *Ecological Economics* 41 (3): 393-408. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(02\)00089-7](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(02)00089-7).
- Devol, Allan H. 2003. « Solution to a Marine Mystery ». *Nature* 422 (6932): 575-76. <https://doi.org/10.1038/422575a>.
- Dhondt, Karel, Pascal Boeckx, Niko E. C. Verhoest, Georges Hofman, et Oswald Van Cleemput. 2006. « Assessment of Temporal and Spatial Variation of Nitrate Removal in Riparian Zones ». *Environmental Monitoring and Assessment* 116 (1-3): 197-215. <https://doi.org/10.1007/s10661-006-7403-1>.
- Dorizio, J.M., D. Wang, J. Poulenard, et D. Trévisan. 2006. « The Effect of Grass Buffer Strips on Phosphorus Dynamics—A Critical Review and Synthesis as a Basis for Application in Agricultural Landscapes in France ». *Agriculture, Ecosystems & Environment* 117 (1): 4-21. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.03.029>.
- Dorrepaal, Ellen, Sylvia Toet, Richard S. P. van Logtestijn, Elferra Swart, Martine J. van de Weg, Terry V. Callaghan, et Rien Aerts. 2009. « Carbon Respiration from Subsurface Peat Accelerated by Climate Warming in the Subarctic ». *Nature* 460 (7255): 616-19. <https://doi.org/10.1038/nature08216>.
- Driscoll, C. T., V. Blette, C. Yan, C. L. Schofield, R. Munson, et J. Holsapple. 1995. « The Role of Dissolved Organic Carbon in the Chemistry and Bioavailability of Mercury in Remote Adirondack Lakes ». *Water, Air, & Soil Pollution* 80 (1-4): 499-508. <https://doi.org/10.1007/BF01189700>.
- Duarte, Carlos M., Iñigo J. Losada, Iris E. Hendriks, Inés Mazarrasa, et Núria Marbà. 2013. « The Role of Coastal Plant Communities for Climate Change Mitigation and Adaptation ». *Nature Climate Change* 3 (11) : 961-68. <https://doi.org/10.1038/nclimate1970>.
- Duchauffour, Philippe, et Winfried E. H Blum. 2001. *Introduction à la science du sol: sol. végétation, environnement*. Paris: Dunod.
- Duffy L. Simmonot J-L. Stroffek S. Chambaud F. 2013. Note du secrétariat technique du SDAGE. Eléments de méthode pour la définition d'un plan de gestion stratégique des zones humides. SDAGE Rhône-Méditerranée. 22p.
- Dupas, Rémi, Gérard Gruau, Sen Gu, Guillaume Humbert, Anne Jaffrézic, et Chantal Gascuel-Oudou. 2015. « Groundwater Control of Biogeochemical Processes Causing Phosphorus Release from Riparian Wetlands ». *Water Research* 84 (novembre): 307-14. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2015.07.048>.
- Duranel, A. 2016. « Hydrologie et modélisation hydrologique des tourbières acides du Massif Central (France) ». Doctorat, Saint-Etienne.

E

- Eau France, s.d. s. d. « Les zones humides. Entre terre et eau. Diversité des milieux humides. <http://www.zones-humides.org/entre-terre-et-eau/diversite-des-milieux-humides>. [Consulté le 01/11/2018] ».
- Eau France. 2015a. « Classification des habitats EUNIS. <http://www.zones-humides.org/identifier/inventorier-pour-connaître/typologies-d-habitats/classification-des-habitats-eunis>. [Consulté le 24/09/2018] ».
- Eau France. 2015b. « Critère relatif aux plantes hygrophiles. <http://zones-humides.org/identifier/identifier-2/delimiter-pour-la-reglementation-2/critere-relatif-aux-plantes-hygrophil>, [Consulté le 19/09/2018] ».
- Eck, K.J. 2000. « Vegetated filter strips for improved water quality. » *Agronomy Guide, 2000. Soil and Water Conservation Education Program, Indianan Department of Natural Resources, Division of Soil Conservation*.
- ECOSPHERE. Agence de l'eau Rhône-Méditerranée Corse. 2015. Fonctions et services des zones humides. 16p.
- Elberling, Bo, Anders Michelsen, Christina Schädel, Edward A. G. Schuur, Hanne H. Christiansen, Louise Berg, Mikkel P. Tamstorf, et Charlotte Sigsgaard. 2013. « Long-Term CO₂ Production Following Permafrost Thaw ». *Nature Climate Change* 3 (10): 890-94. <https://doi.org/10.1038/nclimate1955>.
- Elser, James J. 2012. « Phosphorus: A Limiting Nutrient for Humanity? » *Current Opinion in Biotechnology* 23 (6): 833-38. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2012.03.001>.
- Erismann, J. W., J. N. Galloway, S. Seitzinger, A. Bleeker, N. B. Dise, A. M. R. Petrescu, A. M. Leach, et W. de Vries. 2013. « Consequences of Human Modification of the Global Nitrogen Cycle ». *Philosophical Transactions of*

the Royal Society B: Biological Sciences 368 (1621): 20130116-20130116.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0116>.

Erler, Dirk V., Bradley D. Eyre, et Leigh Davison. 2008. « The Contribution of Anammox and Denitrification to Sediment N₂ Production in a Surface Flow Constructed Wetland ». *Environmental Science & Technology* 42 (24): 9144-50. <https://doi.org/10.1021/es801175t>.

Etminan, M., G. Myhre, E. J. Highwood, et K. P. Shine. 2016. « Radiative Forcing of Carbon Dioxide, Methane, and Nitrous Oxide: A Significant Revision of the Methane Radiative Forcing: Greenhouse Gas Radiative Forcing ». *Geophysical Research Letters* 43 (24): 12,614-12,623. <https://doi.org/10.1002/2016GL071930>.

Euliss, Ned H., R.A. Gleason, A. Olness, R.L. McDougal, H.R. Murkin, R.D. Robarts, R.A. Bourbonniere, et B.G. Warner. 2006. « North American Prairie Wetlands Are Important Nonforested Land-Based Carbon Storage Sites ». *Science of The Total Environment* 361 (1-3): 179-88. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.06.007>.

F

Falkowski, P., R.J. Scholes, E. Boyle, J. Canadell, D. Canafield, J. Elser, N. Gruber, et al. 2000. « The Global Carbon Cycle: A Test of Our Knowledge of Earth as a System ». *Science* 290 (5490): 291-96. <https://doi.org/10.1126/science.290.5490.291>.

Fenner, Nathalie, et Chris Freeman. 2011. « Drought-Induced Carbon Loss in Peatlands ». *Nature Geoscience* 4 (12): 895-900. <https://doi.org/10.1038/ngeo1323>.

Filippelli, G. M. 2008. « The Global Phosphorus Cycle: Past, Present, and Future ». *Elements* 4 (2): 89-95. <https://doi.org/10.2113/GSELEMENTS.4.2.89>.

Finlayson, C. M., N. C. Davidson, A. G. Spiers, et N. J. Stevenson. 1999. « Global Wetland Inventory - Current Status and Future Priorities ». *Marine and Freshwater Research* 50 (8): 717. <https://doi.org/10.1071/MF99098>.

Fisher, J., et M. C. Acreman. 2004. « Wetland Nutrient Removal: A Review of the Evidence ». *Hydrology and Earth System Sciences* 8 (4): 673-85. <https://doi.org/10.5194/hess-8-673-2004>.

Flessa, H., U. Wild, M. Klemisch, et J. Pfadenhauer. 1998. « Nitrous Oxide and Methane Fluxes from Organic Soils under Agriculture ». *European Journal of Soil Science* 49 (2): 327-35. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.1998.00156.x>.

Focht, D.D. 1974. « The effect of temperature, pH and aeration on the production of nitrous oxide and gaseous nitrogen : a zero order kinetic model. » *Soil Science* 118 (173-179).

Focht, D.D., et A. Chang. 1975. « Nitrification and denitrification processes related to waste water treatment. » *Advanced Applied Microbiology*. 19: 153-86.

Fonder, Nat, et Tom Headley. 2013. « The Taxonomy of Treatment Wetlands: A Proposed Classification and Nomenclature System ». *Ecological Engineering* 51 (février): 203-11. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.011>.

Franzén, LG, F Lindberg, V Viklander, et A Walther. 2012. « The potential peatland extent and carbon sink in Sweden as related to the peatland/ice age hypothesis. » *Mires and Peat* 10 (1-19).

Freeman, C., N.J. Ostle, N. Fenner, et H. Kang. 2004. « A Regulatory Role for Phenol Oxidase during Decomposition in Peatlands ». *Soil Biology and Biochemistry* 36 (10): 1663-67. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.07.012>.

Freeman, Chris, Nick Ostle, et Hojeong Kang. 2001. « An Enzymic "latch" on a Global Carbon Store ». *Nature* 409 (6817): 149-149. <https://doi.org/10.1038/35051650>.

Frolking, Steve, Nigel Roulet, et Jan Fuglestad. 2006. « How Northern Peatlands Influence the Earth's Radiative Budget: Sustained Methane Emission versus Sustained Carbon Sequestration ». *Journal of Geophysical Research* 111 (G1). <https://doi.org/10.1029/2005JG000091>.

Fuglestad, JS, TK Bernsten, O Godal, R Sausen, KP Shine, et T Skodvin. 2003. « Metrics of climate change: assessing radiative forcing and emission indices. » 58: 267-331.

Fustec, E., S. Olga, I. Greiner, S. Gaillard, et J.G. Dzana. 1998. « Les zones humides riveraines : des milieux divers aux fonctions multiples. » In *Meybeck M., de Marsilly G., Fustec E., La Seine en son bassin : fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé*, Elsevier, 211-62.

Fustec, Éliane, et Jean-Claude Lefeuvre. 2000. *Fonctions et valeurs des zones humides*. Paris: Dunod.

G

- Galloway, J. N., A. R. Townsend, J. W. Erisman, M. Bekunda, Z. Cai, J. R. Freney, L. A. Martinelli, S. P. Seitzinger, et M. A. Sutton. 2008. « Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions ». *Science* 320 (5878): 889-92. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>.
- Galloway, J. N., F. J. Dentener, D. G. Capone, E. W. Boyer, R. W. Howarth, S. P. Seitzinger, G. P. Asner, et al. 2004. « Nitrogen Cycles: Past, Present, and Future ». *Biogeochemistry* 70 (2): 153-226. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-0370-0>.
- Galloway, James N., John D. Aber, Jan Willem Erisman, Sybil P. Seitzinger, Robert W. Howarth, Ellis B. Cowling, et B. Jack Cosby. 2003. « The Nitrogen Cascade ». *BioScience* 53 (4): 341. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0341:TNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0341:TNC]2.0.CO;2).
- Gayet G, Baptist F, Baraille L, Caessteker P, Clément C, Gaillard J, et al. 2016. Méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides. 312p.
- Gayet, G., Baptist, F., Baraille, L., Caessteker, P., Clément, J.-C., Gaillard J., Gaucherand, S., Isselin-Nondedeu, F., Poinot C., Quétier, F., Touroult, J., Barnaud, G. 2016. Guide de la méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides. ONEMA. 186p.
- Gayet, G., F. Baptist, L. Baraille, P. Caessteker, J.-C. Clément, J. Gaillard, S. Gaucherand, et al. 2016. « Guide de la méthode nationale d'évaluation des fonctions des zones humides. Version 1. » Guides et protocoles. Onema.
- Gehrels, Jim, et George Mulamootil. 1989. « The Transformation and Export of Phosphorus from Wetlands ». *Hydrological Processes* 3 (4): 365-70. <https://doi.org/10.1002/hyp.3360030407>.
- Gerke, J., et R. Hermann. 1992. « Adsorption of orthophosphate to humic-Fecomplexes and to amorphous Fe-oxide. » *Z. Pfl anzenernähr. Bodenkd* 155: 233-36.
- Giesler, R., T. Andersson, L. Lövgren, et P. Persson. 2005. « Phosphate sorption in aluminum- and iron-rich humus soils. » *Soil Sci. Soc. Am. J.* 69: 77-86.
- Gilvear, D.J., et R.J. McInnes. 1994. « Wetland hydrological vulnerability and the use of classification procedures: a Scottish case study. », n° 42: 403-14.
- Gilvear, Dave J., et Chris Bradley. 2009. « Hydrological Dynamics II: Groundwater and Hydrological Connectivity ». In *The Wetlands Handbook*, édité par Edward Maltby et Tom Barker, 169-93. Oxford, UK: Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9781444315813.ch7>.
- Girard, M-C, C Walter, J-C Rémy, J. Berthelin, et J-L Morel. 2005. *Sols et environnement*. Paris: Dunod.
- Gorham, E. 1995. « In Biotic Feedbacks in the Global Climatic System ». In , Woodwell, G. M. and MacKenzie, F. T., 169-87. Oxford University Press, New York.
- Gorham, Evile, John K. Underwood, Frank B. Martini, et J. Gordon Ogden. 1986. « Natural and Anthropogenic Causes of Lake Acidification in Nova Scotia ». *Nature* 324 (6096): 451-53. <https://doi.org/10.1038/324451a0>.
- Gorham, Evile. 1991. « Northern Peatlands: Role in the Carbon Cycle and Probable Responses to Climatic Warming ». *Ecological Applications* 1 (2): 182-95. <https://doi.org/10.2307/1941811>.
- Gottselig, Nina, Roland Bol, Volker Nischwitz, Harry Vereecken, Wulf Amelung, et Erwin Klumpp. 2014. « Distribution of Phosphorus-Containing Fine Colloids and Nanoparticles in Stream Water of a Forest Catchment ». *Vadose Zone Journal* 13 (7): 0. <https://doi.org/10.2136/vzj2014.01.0005>.
- Gottselig, Nina, Volker Nischwitz, Thomas Meyn, Wulf Amelung, Roland Bol, Cynthia Halle, Harry Vereecken, Jan Siemens, et Erwin Klumpp. 2017. « Phosphorus Binding to Nanoparticles and Colloids in Forest Stream Waters ». *Vadose Zone Journal* 16 (3): 0. <https://doi.org/10.2136/vzj2016.07.0064>.
- Graillot, D., Frédéric Paran, et Ré-Bahuaud Jordan. 2017. « Étude et compréhension du rôle hydrologique et hydrogéologique des Zones Humides de Têtes de Bassins (ZHTB) dans le soutien d'étiage des cours d'eau. Recherche de références dans les contextes très contrastés du bassin du Rhône. » Projet Zabr/AE-RMC-ZHTB phase 1 (2016-2017). Saint-Etienne: UMR Environnement, ville, société.

- Gramond, Delphine. 2014. « Géohistoire environnementale : contours sémantiques et conceptuels. Discussions sur les héritages et patrimoines reconnus aux zones humides fluviales ». *Développement durable et territoires*, n° Vol. 5, n°3 (décembre). <https://doi.org/10.4000/developpementdurable.10585>.
- Grasset, Charlotte, Célia Rodriguez, Cécile Delolme, Pierre Marmonier, et Gudrun Bornette. 2017. « Can Soil Organic Carbon Fractions Be Used as Functional Indicators of Wetlands? » *Wetlands* 37 (6): 1195-1205. <https://doi.org/10.1007/s13157-017-0951-z>.
- Grayson, R., J. Holden, et R. Rose. 2010. « Long-Term Change in Storm Hydrographs in Response to Peatland Vegetation Change ». *Journal of Hydrology* 389 (3-4): 336-43. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.06.012>.
- Grégoire, F., et H. Cubizolle. 2011. « Le rôle tampon des tourbières en hydrologie ». *La lettre eau*, Hydrologie et hydrogéologie, 54: 14-15.
- Griffioen, Jasper. 2006. « Extent of Immobilisation of Phosphate during Aeration of Nutrient-Rich, Anoxic Groundwater ». *Journal of Hydrology* 320 (3-4): 359-69. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.07.047>.
- Grift, B. van der, J. C. Rozemeijer, J. Griffioen, et Y. van der Velde. 2014. « Iron Oxidation Kinetics and Phosphate Immobilization along the Flow-Path from Groundwater into Surface Water ». *Hydrology and Earth System Sciences* 18 (11): 4687-4702. <https://doi.org/10.5194/hess-18-4687-2014>.
- Grift, B. van der, T. Behrends, L.A. Osté, P.P. Schot, M.J. Wassen, et J. Griffioen. 2016. « Fe Hydroxyphosphate Precipitation and Fe(II) Oxidation Kinetics upon Aeration of Fe(II) and Phosphate-Containing Synthetic and Natural Solutions ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 186 (août): 71-90. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2016.04.035>.
- Groffman, P.M., E.A. Axelrod, J.L. Lemunyon, et W.M. Sullival. 1991. « Denitrification in grass and forest vegetated filter strips. » *Journal of Environmental Quality* 20 (3): 671-74.
- Groffman, P.M., J.M. Tiedje, G.P. Robertson, et S. Christensen. 1987. « Denitrification at different temporal and geographical scales: Proximal and distal controls. in J. R. Wilson (editor). *Advances in Nitrogen Cycling in Agricultural Ecosystems*. CAB International, Wallingford, UK. » In .
- Gu, S., G. Gruau, F. Malique, R. Dupas, P. Petitjean, et C. Gascuel-Oudou. 2018. « Drying/Rewetting Cycles Stimulate Release of Colloidal-Bound Phosphorus in Riparian Soils ». *Geoderma* 321 (juillet): 32-41. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.01.015>.
- Gunnars, Anneli, Sven Blomqvist, Peter Johansson, et Christian Andersson. 2002. « Formation of Fe(III) Oxyhydroxide Colloids in Freshwater and Brackish Seawater, with Incorporation of Phosphate and Calcium ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 66 (5): 745-58. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(01\)00818-3](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(01)00818-3).
- Günther, A., G. Jurasinski, K. Albrecht, G. Gaudig, M. Krebs, et S. Glatzel. 2017. « Greenhouse Gas Balance of an Establishing Sphagnum Culture on a Former Bog Grassland in Germany ». *Mires and Peat*, n° 20 (avril): 1–16. <https://doi.org/10.19189/MaP.2015.OMB.210>.
- Günther, Anke, Vytas Huth, Gerald Jurasinski, et Stephan Glatzel. 2015. « The Effect of Biomass Harvesting on Greenhouse Gas Emissions from a Rewetted Temperate Fen ». *GCB Bioenergy* 7 (5): 1092-1106. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12214>.
- Guy B. 2010. Guide méthodologique des réseaux écologiques hiérarchisés. Isère conseil général. 149p.

H

- Hahn, Juliane, Stefan Köhler, Stephan Glatzel, et Gerald Jurasinski. 2015. « Methane Exchange in a Coastal Fen in the First Year after Flooding - A Systems Shift ». Édité par Lisa Kellman. *PLOS ONE* 10 (10): e0140657. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140657>.
- Hartel, PG. 2005. « The soil habitat. » In *Principles and applications of soil microbiology*, Zuberer DA, 26-53. 2nd edn. Upper Saddle River,: Prentice Hall.
- Hartmann, D.L., A.M.G. Klein Tank, M. Rusticucci, L.V. Alexander, S. Brönnimann, Y.A.R. Charabi, F. J. Dentener, et al. 2013. « Climate Change 2013:The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the FifthAssessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. » In:Stocker, T.F., Qin, D.,

- Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M. (Eds.). Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Hartmann, D.L., M.G.K. Tank, et M. Rusticucci. 2013. « Climate Change 2013: The Physical Science Basis. », 31–39. » IPCC Fifth Assessment Report. IPCC AR5.
- Harvey, Judson W., Raymond W. Schaffranek, Gregory B. Noe, Laurel G. Larsen, Daniel J. Nowacki, et Ben L. O'Connor. 2009. « Hydroecological Factors Governing Surface Water Flow on a Low-Gradient Floodplain: FLOODPLAIN FLOW VELOCITIES ». *Water Resources Research* 45 (3). <https://doi.org/10.1029/2008WR007129>.
- Haycock, N.E., T.P. Burt, K. W. T. Goulding, et G. Pinay. 1997. « Buffer Zones: Their Processes and Potential in Water Protection. » Quest Environmental. Harpenden, UK.
- Haycock, N.E., et G. Pinay. 1993. « Groundwater Nitrate Dynamics in Grass and Poplar Vegetated Riparian Buffer Strips during the Winter ». *Journal of Environment Quality* 22 (2): 273. <https://doi.org/10.2134/jeq1993.00472425002200020007x>.
- Haygarth, P. M., G. S. Bilotta, R. Bol, R. E. Brazier, P. J. Butler, J. Freer, L. J. Gimbert, et al. 2006. « Processes Affecting Transfer of Sediment and Colloids, with Associated Phosphorus, from Intensively Farmed Grasslands: An Overview of Key Issues ». *Hydrological Processes* 20 (20): 4407-13. <https://doi.org/10.1002/hyp.6598>.
- He, Yanlong, Sarah Widney, Michelle Ruan, Ellen Herbert, Xiuzhen Li, et Christopher Craft. 2016. « Accumulation of Soil Carbon Drives Denitrification Potential and Lab-Incubated Gas Production along a Chronosequence of Salt Marsh Development ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 172 (avril): 72-80. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.02.002>.
- Hedges, J.I., R.G. Keil, et R. Benner. 1997. « What Happens to Terrestrial Organic Matter in the Ocean? » *Organic Geochemistry* 27 (5-6): 195-212. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(97\)00066-1](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(97)00066-1).
- Hedley, M.J., J.W.B. Stewart, et B.S. Chauhan. 1982. « Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. » *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46 (5): 970-76.
- Hefting, M., J.C. Clément, D. Dowrick, A.C. Cosandey, S. Bernal, C. Cimpian, A. Tatur, T.P. Burt, et G. Pinay. 2004. « Water Table Elevation Controls on Soil Nitrogen Cycling in Riparian Wetlands along a European Climatic Gradient ». *Biogeochemistry* 67 (1): 113-34. <https://doi.org/10.1023/B:BIOG.0000015320.69868.33>.
- Hefting, Mariet M., Jean-Christophe Clement, Piotr Bienkowski, David Dowrick, Claire Guenat, Andrea Butturini, Sorana Topa, Gilles Pinay, et Jos T.A. Verhoeven. 2005. « The Role of Vegetation and Litter in the Nitrogen Dynamics of Riparian Buffer Zones in Europe ». *Ecological Engineering* 24 (5): 465-82. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2005.01.003>.
- Hefting, Mariet M., Ronald N. van den Heuvel, et Jos T.A. Verhoeven. 2013. « Wetlands in Agricultural Landscapes for Nitrogen Attenuation and Biodiversity Enhancement: Opportunities and Limitations ». *Ecological Engineering* 56 (juillet): 5-13. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.05.001>.
- Hein, Lars, Kris van Koppen, Rudolf S. de Groot, et Ekko C. van Ierland. 2006. « Spatial Scales, Stakeholders and the Valuation of Ecosystem Services ». *Ecological Economics* 57 (2): 209-28. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2005.04.005>.
- Hénault, C., et J.-C. Germon. 1995. « Quantification de la dénitrification et des émissions de protoxyde d'azote (N₂O) par les sols. » 15: 321-35.
- Henry, S., S. Texier, S. Hallet, D. Bru, C. Dambreville, D. Chèneby, F. Bizouard, J. C. Germon, et L. Philippot. 2008. « Disentangling the Rhizosphere Effect on Nitrate Reducers and Denitrifiers: Insight into the Role of Root Exudates ». *Environmental Microbiology* 10 (11): 3082-92. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01599.x>.
- Hill, Alan R. 1996. « Nitrate Removal in Stream Riparian Zones ». *Journal of Environment Quality* 25 (4): 743. <https://doi.org/10.2134/jeq1996.00472425002500040014x>.
- Hill, Alan R., et Mia Cardaci. 2004. « Denitrification and Organic Carbon Availability in Riparian Wetland Soils and Subsurface Sediments ». *Soil Science Society of America Journal* 68 (1): 320. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0320>.

- Hinshaw, Sarra E., Corianne Tatariw, Nikaela Flournoy, Alice Kleinhuizen, Caitlin Taylor, Patricia A. Sobecky, et Behzad Mortazavi. 2017. « Vegetation Loss Decreases Salt Marsh Denitrification Capacity: Implications for Marsh Erosion ». *Environmental Science & Technology* 51 (15): 8245-53. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b00618>.
- Hoffmann, Carl Christian, Charlotte Kjaergaard, Jaana Uusi-Kämppe, Hans Christian Bruun Hansen, et Brian Kronvang. 2009. « Phosphorus Retention in Riparian Buffers: Review of Their Efficiency ». *Journal of Environment Quality* 38 (5): 1942. <https://doi.org/10.2134/jeq2008.0087>.
- Hoffmann, Thomas, Stephan Glatzel, et Richard Dikau. 2009. « A Carbon Storage Perspective on Alluvial Sediment Storage in the Rhine Catchment ». *Geomorphology* 108 (1-2): 127-37. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2007.11.015>.
- Holden, J. 2006. « Peatland hydrology. » In *Peatlands: Evolution and records of environmental and climate changes*, I.P. Martini, A. Martinez Cortizas & W. Chesworth, 319–346. Amsterdam, The Netherlands.: Elsevier.
- Holden, J., M.J. Kirkby, S.N. Lane, D.J. Milledge, C.J. Brookes, V. Holden, et A.T. McDonald. 2008. « Factors affecting overland flow velocity in peatlands. » 44 (W06415). <https://doi.org/10.1029/2007WR006052>.
- Holden, Joseph. 2005. « Peatland Hydrology and Carbon Release: Why Small-Scale Process Matters ». *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 363 (1837): 2891-2913. <https://doi.org/10.1098/rsta.2005.1671>.
- Holden, Joseph, et Tim P. Burt. 2003. « Runoff Production in Blanket Peat Covered Catchments: BLANKET PEAT RUNOFF ». *Water Resources Research* 39 (7). <https://doi.org/10.1029/2002WR001956>.
- Hooijer, A., S. Page, J. Jauhiainen, W. A. Lee, X. X. Lu, A. Idris, et G. Anshari. 2012. « Subsidence and Carbon Loss in Drained Tropical Peatlands ». *Biogeosciences* 9 (3): 1053-71. <https://doi.org/10.5194/bg-9-1053-2012>.
- Hoos, A.B., R.B. Moore, A.M. Garcia, G.B. Noe, S.E. Terziotti, C.M. Johnston, et R.L. Dennis. 2013. « Simulating Stream Transport of Nutrients in the Eastern United States, 2002, Using a Spatially- Referenced Regression Model and 1:100,000-Scale Hydrography. » U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 5102. <http://pubs.usgs.gov/sir/2013/5102/>.
- Hopkinson, Charles S, Wei-Jun Cai, et Xinping Hu. 2012. « Carbon Sequestration in Wetland Dominated Coastal Systems—a Global Sink of Rapidly Diminishing Magnitude ». *Current Opinion in Environmental Sustainability* 4 (2): 186-94. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.03.005>.
- I
- Ilyas, Huma, et Ilyas Masih. 2017. « The Performance of the Intensified Constructed Wetlands for Organic Matter and Nitrogen Removal: A Review ». *Journal of Environmental Management* 198 (août): 372-83. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.04.098>.
- INGRAM, H.A.P. 1978. « Soils layers in mires : Function and terminology. », n° 29: 224-27.
- Jabiol, B., A. Brêthes, J.J. Brun, J-F Ponge, F. Toutain, Zanella Augusto, Michaël Aubert, et F. Bureau. 2008. « Annexe 1 : Typologie des formes d’humus forestières ». In *Référentiel pédologique*, Quae. Versailles, France: Denis Baize, Michel-Claude Girard.
- J
- Jacinthe, P, A. D. Warren, et L.C. Brown. 2000. « Bioremediation of nitrate-contaminated shallow soils and waters via water table management techniques: evolution and release of nitrous oxide ». *Soil Biology and Biochemistry* 32 (3): 371-82. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00163-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00163-7).
- Jacobs, T. C., et J. W. Gilliam. 1985. « Riparian Losses of Nitrate from Agricultural Drainage Waters¹ ». *Journal of Environment Quality* 14 (4): 472. <https://doi.org/10.2134/jeq1985.00472425001400040004x>.
- Jassal, Rachhpal S., T. Andrew Black, Real Roy, et Gilbert Ethier. 2011. « Effect of Nitrogen Fertilization on Soil CH₄ and N₂O Fluxes, and Soil and Bole Respiration ». *Geoderma* 162 (1-2): 182-86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.02.002>.
- Jezequel, C. 2007. « Etude du fonctionnement hydrologique superficiel de la Réserve Naturelle du marais de Lavours (01) ». Rapport de stage. Réserve Naturelle du Marais de Lavours.

- Jiang, Xiaoqian, Roland Bol, Barbara J. Cade-Menun, Volker Nischwitz, Sabine Willbold, Sara L. Bauke, Harry Vereecken, Wulf Amelung, et Erwin Klumpp. 2017. « Colloid-Bound and Dissolved Phosphorus Species in Topsoil Water Extracts along a Grassland Transect from Cambisol to Stagnosol ». *Biogeosciences* 14 (5): 1153-64. <https://doi.org/10.5194/bg-14-1153-2017>.
- Jiang, Xiaoqian, Roland Bol, Volker Nischwitz, Nina Siebers, Sabine Willbold, Harry Vereecken, Wulf Amelung, et Erwin Klumpp. 2015. « Phosphorus Containing Water Dispersible Nanoparticles in Arable Soil ». *Journal of Environment Quality* 44 (6): 1772. <https://doi.org/10.2134/jeq2015.02.0085>.
- Johnston, Carol A. 1991. « Sediment and Nutrient Retention by Freshwater Wetlands: Effects on Surface Water Quality ». *Critical Reviews in Environmental Control* 21 (5-6): 491-565. <https://doi.org/10.1080/10643389109388425>.
- Johnston, H. 1971. « Reduction of Stratospheric Ozone by Nitrogen Oxide Catalysts from Supersonic Transport Exhaust ». *Science* 173 (3996): 517-22. <https://doi.org/10.1126/science.173.3996.517>.
- Joosten, Hans, Andrey Sirin, John Couwenberg, Jukka Laine, et Pete Smith. 2016. « The role of peatlands in climate regulation ». In *Peatland Restoration and Ecosystem Services*, édité par Aletta Bonn, Tim Allott, Martin Evans, Hans Joosten, et Rob Stoneman, 63-76. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139177788.005>.
- Jordan, Stephen J., Jonathan Stoffer, et Janet A. Nestlerode. 2011. « Wetlands as Sinks for Reactive Nitrogen at Continental and Global Scales: A Meta-Analysis ». *Ecosystems* 14 (1): 144-55. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9400-z>.
- Jungkunst, Hermann F., Heiner Flessa, Christoph Scherber, et Sabine Fiedler. 2008. « Groundwater Level Controls CO₂, N₂O and CH₄ Fluxes of Three Different Hydromorphic Soil Types of a Temperate Forest Ecosystem ». *Soil Biology and Biochemistry* 40 (8): 2047-54. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.04.015>.
- Junk, Wolfgang J., Shuqing An, C. M. Finlayson, Brij Gopal, Jan Květ, Stephen A. Mitchell, William J. Mitsch, et Richard D. Robarts. 2013. « Current State of Knowledge Regarding the World's Wetlands and Their Future under Global Climate Change: A Synthesis ». *Aquatic Sciences* 75 (1): 151-67. <https://doi.org/10.1007/s00027-012-0278-z>.

K

- Kadlec, R.H., et R.L. Knight. 1996. « Treatment wetlands. » *Lewis Publishers, Boca Raton*.
- Kasimir-Klemetsson, Å., L. Klemetsson, K. Berglund, P. Martikainen, J. Silvola, et O. Oenema. 1997. « Greenhouse Gas Emissions from Farmed Organic Soils: A Review ». *Soil Use and Management* 13 (s4): 245-50. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.1997.tb00595.x>.
- Kayranli, Birol, Miklas Scholz, Atif Mustafa, et Åsa Hedmark. 2010. « Carbon Storage and Fluxes within Freshwater Wetlands: A Critical Review ». *Wetlands* 30 (1): 111-24. <https://doi.org/10.1007/s13157-009-0003-4>.
- Kitzler, B., S. Zechmeister-Boltenstern, C. Holtermann, U. Skiba, et K. Butterbach-Bahl. 2006. « Nitrogen Oxides Emission from Two Beech Forests Subjected to Different Nitrogen Loads ». *Biogeosciences* 3 (3): 293-310. <https://doi.org/10.5194/bg-3-293-2006>.
- Knowles, R. 1982. « Denitrification ». *Microbiological Reviews* 46 (1): 43-70, 315-329.
- Knowles, Roger. 1990. « Acetylene Inhibition Technique: Development, Advantages, and Potential Problems ». In *Denitrification in Soil and Sediment*, édité par Niels Peter Revsbech et Jan Sørensen, 151-66. Boston, MA: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9969-9_9.
- Koebisch, Franziska, Stephan Glatzel, et Gerald Jurasinski. 2013. « Vegetation Controls Methane Emissions in a Coastal Brackish Fen ». *Wetlands Ecology and Management* 21 (5): 323-37. <https://doi.org/10.1007/s11273-013-9304-8>.
- Koerselman, W., S.A. Bakker, et M. Blom. 1990. « Nitrogen, phosphorus and potassium budgets for two small fens surrounded by heavily fertilized pastures. » *J. Ecol.* 78: 428-42.
- Korom, Scott F. 1992. « Natural Denitrification in the Saturated Zone: A Review ». *Water Resources Research* 28 (6): 1657-68. <https://doi.org/10.1029/92WR00252>.

- Koskiaho, Jari, Petri Ekholm, Mari Rätty, Juha Riihimäki, et Markku Puustinen. 2003. « Retaining Agricultural Nutrients in Constructed Wetlands—Experiences under Boreal Conditions ». *Ecological Engineering* 20 (1): 89-103. [https://doi.org/10.1016/S0925-8574\(03\)00006-5](https://doi.org/10.1016/S0925-8574(03)00006-5).
- Koskinen, W.C., et D.R. Keeney. 1982. « Effect of pH on the rate of gaseous products of denitrification in a silt loam soil. » *Soil Science Society of America journal*. 46: 1165-67.
- Krom, M.D., K-C Emeis, et P. Van Cappellen. 2010. « Why Is the Eastern Mediterranean Phosphorus Limited? » *Progress in Oceanography* 55 (3-4): 236-44. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.03.003>.
- Kronvang, Brian, Carl C. Hoffmann, et Rianne Dröge. 2009. « Sediment Deposition and Net Phosphorus Retention in a Hydraulically Restored Lowland River Floodplain in Denmark: Combining Field and Laboratory Experiments ». *Marine and Freshwater Research* 60 (7): 638. <https://doi.org/10.1071/MF08066>.
- Kuusemets, V., ü Mander, K. Lõhmus, et M. Ivask. 2001. « Nitrogen and Phosphorus Variation in Shallow Groundwater and Assimilation in Plants in Complex Riparian Buffer Zones ». *Water Science and Technology* 44 (11-12): 615-22. <https://doi.org/10.2166/wst.2001.0888>.
- Kuypers, Marcel M.M., Gaute Lavik, et Bo Thamdrup. 2006. « ANAEROBIC AMMONIUM OXIDATION IN THE MARINE ENVIRONMENT ». In *Past and Present Water Column Anoxia*, édité par Lev N. Neretin, 64:311-35. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/1-4020-4297-3_13.
- Kuzyakov, Yakov. 2002. « Review: Factors affecting rhizosphere priming effects ». *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165 (4): 382. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-#](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-#).
- Kuzyakov. 2010. « Priming Effects: Interactions between Living and Dead Organic Matter ». *Soil Biology and Biochemistry* 42 (9): 1363-71. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.003>.

L

- . 1980. « Interaction of orthophosphate with iron(III) and aluminum hydroxides. » *Environ Sci Technol* 14: 537-41.
- La fragmentation des habitats est-elle nécessairement mauvaise pour la biodiversité ? | INEE [Internet]. [cité 20 mai 2020]. Disponible sur: <https://www.inee.cnrs.fr/fr/cnrsinfo/la-fragmentation-des-habitats-est-elle-necessairement-mauvaise-pour-la-biodiversite>
- Lal, Rattan. 2008. « Carbon Sequestration ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363 (1492): 815-30. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2185>.
- Lamotte M. 1979. La niche écologique, des concepts théoriques aux utilisations pratiques. *Terre vie, Rev. Ecol.*, vol. 33, p. 510-520.
- Land, Magnus, Wilhelm Granéli, Anders Grimvall, Carl Christian Hoffmann, William J. Mitsch, Karin S. Tonderski, et Jos T. A. Verhoeven. 2016. « How Effective Are Created or Restored Freshwater Wetlands for Nitrogen and Phosphorus Removal? A Systematic Review ». *Environmental Evidence* 5 (1). <https://doi.org/10.1186/s13750-016-0060-0>.
- Lane, Charles R., Scott G. Leibowitz, Bradley C. Autrey, Stephen D. LeDuc, et Laurie C. Alexander. 2018. « Hydrological, Physical, and Chemical Functions and Connectivity of Non-Floodplain Wetlands to Downstream Waters: A Review ». *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 54 (2): 346-71. <https://doi.org/10.1111/1752-1688.12633>.
- Lane, Stuart N., et David G. Milledge. 2013. « Impacts of Upland Open Drains upon Runoff Generation: A Numerical Assessment of Catchment-Scale Impacts: IMPACTS OF UPLAND OPEN DRAINS UPON RUNOFF GENERATION ». *Hydrological Processes* 27 (12): 1701-26. <https://doi.org/10.1002/hyp.9285>.
- Laurans, Cattan, et Dubien. 1996. « Les services rendus par les zones humides à la gestion des eaux : évaluation économiques pour le bassin Seine-Normandie ». Agence de l'eau Seine-Normandie.
- Lawrence, Collin B., Emily J. Pindilli, et Dianna M. Hogan. 2019. « Valuation of the Flood Attenuation Ecosystem Service in Difficult Run, VA, USA ». *Journal of Environmental Management* 231 (février): 1056-64. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.10.023>.

- Le Moal, Morgane, Chantal Gascuel-Oudou, Alain Ménesguen, Yves Souchon, Claire Étrillard, Alix Levain, Florentina Moatar, et al. 2019. « Eutrophication: A New Wine in an Old Bottle? » *Science of The Total Environment* 651 (février): 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.139>.
- Le Roux M, Luque S, Vincent S, Planckaert O. 2014. Intégration de la connectivité dans la gestion et la conservation des habitats. *Sci Eaux Territ.* Numéro 14 (2), 20p.
- Lee, K.-H., T.M. Isenhardt, R.C. Schultz, et S.K. Mickelson. 2000. « Multispecies riparian buffers trap sediment and nutrients during rainfall simulations. » *J. Environ. Qual.* 29: 1200-1205.
- Lehmann J. et Kleber M. 2012. The contentious nature of soil organic matter. *Perspectives in Nature*, vol 528, 60-68
- Lehner, Bernhard, et Petra Döll. 2004. « Development and Validation of a Global Database of Lakes, Reservoirs and Wetlands ». *Journal of Hydrology* 296 (1-4): 1-22. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2004.03.028>.
- Lemoine D. 2018. Pédologie, pédogenèse et zones humides. Cours universitaires.
- Li, Bo, et Michael T. Brett. 2013. « The Influence of Dissolved Phosphorus Molecular Form on Recalcitrance and Bioavailability ». *Environmental Pollution* 182 (novembre): 37-44. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.06.024>.
- Li, Changjia, Richard Grayson, Joseph Holden, et Pengfei Li. 2018. « Erosion in Peatlands: Recent Research Progress and Future Directions ». *Earth-Science Reviews* 185 (octobre): 870-86. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.08.005>.
- Li, Pengfei, Joseph Holden, Brian Irvine, et Xingmin Mu. 2017. « Erosion of Northern Hemisphere Blanket Peatlands under 21st-Century Climate Change: Peat Erosion Under Climate Change ». *Geophysical Research Letters* 44 (8): 3615-23. <https://doi.org/10.1002/2017GL072590>.
- Lijklema, L. 1977. « The role of iron in the exchange of phosphate between water and sediments. -In H. L. Golterman (ed.) Interactions between sediments and fresh water. Dr. W. Junk B.V. » *The Hague*, 313-17.
- Lin, Ying-Feng, Shuh-Ren Jing, Tze-Wen Wang, et Der-Yuan Lee. 2002. « Effects of Macrophytes and External Carbon Sources on Nitrate Removal from Groundwater in Constructed Wetlands ». *Environmental Pollution* 119 (3): 413-20. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00299-8](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00299-8).
- Liptak, M.A. 2000. « Water column productivity, calcite precipitation and phosphorus dynamics in freshwater marshes. » PhD dissertation, Columbus: The Ohio State University.
- Litaor, M. I., O. Reichmann, A. Haim, K. Auerswald, et M. Shenker. 2005. « Sorption Characteristics of Phosphorus in Peat Soils of a Semiarid Altered Wetland ». *Soil Science Society of America Journal* 69 (5): 1658. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0068>.
- Liu, Lingli, et Tara L. Greaver. 2009. « A Review of Nitrogen Enrichment Effects on Three Biogenic GHGs: The CO₂ Sink May Be Largely Offset by Stimulated N₂O and CH₄ Emission ». *Ecology Letters* 12 (10): 1103-17. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01351.x>.
- Liu, Xingmei, Xuyang Zhang, et Minghua Zhang. 2008. « Major Factors Influencing the Efficacy of Vegetated Buffers on Sediment Trapping: A Review and Analysis ». *Journal of Environment Quality* 37 (5): 1667. <https://doi.org/10.2134/jeq2007.0437>.
- Lloyd, C.R. 2006. « Annual Carbon Balance of a Managed Wetland Meadow in the Somerset Levels, UK ». *Agricultural and Forest Meteorology* 138 (1-4): 168-79. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.04.005>.
- Lofti M. Di Pietro F. 2015. Estimation de la mise en connectivité écologiques des zones humides artificielles à la trame verte et bleue. *River Borders*, p1-3.
- Louvel, J., V. Gaudillat, et L. Poncet. 2013. « Eunis, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce. » Paris: MNHN-DIREV-SPN, MEDDE.
- Lovelock, Catherine E, et Ryan RJ McAllister. 2013. « 'Blue Carbon' Projects for the Collective Good ». *Carbon Management* 4 (5): 477-79. <https://doi.org/10.4155/cmt.13.50>.
- Lowrance, Richard. 1992. « Groundwater Nitrate and Denitrification in a Coastal Plain Riparian Forest ». *Journal of Environment Quality* 21 (3): 401. <https://doi.org/10.2134/jeq1992.00472425002100030017x>.

Lucas, Martin, Frey. 2011. Cycle sylvogénétique.

Lyons, John, Stanley W. Thimble, et Laura K Paine. 2000. « GRASS VERSUS TREES: MANAGING RIPARIAN AREAS TO BENEFIT STREAMS OF CENTRAL NORTH AMERICA ». *Journal of the American Water Resources Association* 36 (4): 919-30. <https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2000.tb04317.x>.

M

———. 2007. *Wetlands*. 4. ed. Hoboken, NJ: Wiley.

———. 2015. *Wetlands*. 5. ed. Environmental/Water Supply. Hoboken, NJ: John Wiley and Sons, Inc.

MAAF. 2015. « Maîtriser les notions de zones humides et milieux humides en lien avec l'activité agricole – Guide à l'usage des conseillers des Chambres d'agriculture ». Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la forêt.

Maillard, E. 2014. « Transport and degradation of pesticides in wetland systems : a downscaling approach ». Doctorat, Strasbourg: Strasbourg.

Maire O. 2010. Les successions écologiques. Cours développement et évolution des écosystèmes. Université de Bordeaux. 61p.

Maire O. 2010. Les successions écologiques. Cours universitaires - UMR 5805 « EPOC » ECOBIOC.

Maljanen, M., B. D. Sigurdsson, J. Guðmundsson, H. Óskarsson, J. T. Huttunen, et P. J. Martikainen. 2010. « Greenhouse Gas Balances of Managed Peatlands in the Nordic Countries – Present Knowledge and Gaps ». *Biogeosciences* 7 (9): 2711-38. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2711-2010>.

Maltby, E., D. V. Hogan, R. J. McInnes, et Europäische Kommission, éd. 1996. *Functional Analysis of European Wetland Ecosystems Phase 1 (FAEWE): The Function of River Marginal Wetland Ecosystems ; Improving the Science Base for the Development of Procedures of Functional Analysis ; Final Report EC DG XII STEP-CT90-0084*. Ecosystems Research Report 18. Luxembourg: Off. for Official Publ. of the European Communities.

Maltby, E., et P. Immirzi. 1993. « Carbon Dynamics in Peatlands and Other Wetland Soils Regional and Global Perspectives ». *Chemosphere* 27 (6): 999-1023. [https://doi.org/10.1016/0045-6535\(93\)90065-D](https://doi.org/10.1016/0045-6535(93)90065-D).

Maltby, Edward, éd. 2009. *Functional Assessment of Wetlands: Towards Evaluation of Ecosystem Services*. Woodhead Publishing in Environmental Management. Boca Raton, Fla.: CRC Press.

Manneville, O., V. Vergne, et O. Villepoux. 1999. *Le monde des tourbières et des marais*. Ed. Lausanne (Switzerland). Delachaux et Niestlé. Paris.

Manneville, Olivier, et Willy Matthey, éd. 1999. *Le monde des tourbières et des marais: France, Suisse, Belgique et Luxembourg*. Juin 1999. La bibliothèque du naturaliste. Lausanne: Delachaux et Niestlé.

Maresca B, Mordret X, Ughetto AL, Blancher P. 2011. Évaluation des services rendus par les écosystèmes en France. Les enseignements d'une application du Millennium Ecosystem Assessment au territoire français. *Dév Durable Territ Économie Géographie Polit Droit Sociol.* [Internet]. 5 déc 2011 [cité 20 mai 2020] ; (Vol. 2, n° 3). Disponible sur : <http://journals.openedition.org/developpementdurable/9053>

Maris, V. 2014. *Nature à vendre : Limites des services écosystémiques*. Editions Quae GIE. Sciences en questions.

Martin, C., et J.-F. Didon-Lescot. 2007. « Influence d'une tourbière de moyenne montagne sur les écoulements : le cas de la tourbière des Sagnes sur le Mont-Lozère. » 34: 27-41.

Martin, C., F. Dugueperoux, et J.-F. Didon-Lescot. 2008. « Fonctionnement hydrologique d'une tourbière drainée: la plaine de la Sénagrière (Lozère). », n° 35: 3-23.

Martin, C., J.-F. Didon-Lescot, et M. Vincent. 2002. « Étude du fonctionnement hydrologique des zones humides du mont-lozère : l'exemple de la tourbière des sagnes. », n° 29: 15-43.

Martin, C., L. Aquilina, C. Gascuel-Oudou, J. Molénat, M. Fauchoux, et L. Ruiz. 2004. « Seasonal and Interannual Variations of Nitrate and Chloride in Stream Waters Related to Spatial and Temporal Patterns of Groundwater Concentrations in Agricultural Catchments ». *Hydrological Processes* 18 (7): 1237-54. <https://doi.org/10.1002/hyp.1395>.

- Marton, John M., Irena F. Creed, David B. Lewis, Charles R. Lane, Nandita B. Basu, Matthew J. Cohen, et Christopher B. Craft. 2015. « Geographically Isolated Wetlands Are Important Biogeochemical Reactors on the Landscape ». *BioScience* 65 (4): 408-18. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv009>.
- Mason, C. F., et R. J. Bryant. 1975. « Production, Nutrient Content and Decomposition of *Phragmites Communis* Trin. and *Typha Angustifolia* L. ». *The Journal of Ecology* 63 (1): 71. <https://doi.org/10.2307/2258843>.
- Mathieu, Clément, et G. Pedro. 2009. *Les principaux sols du monde: voyage à travers l'épiderme vivant de la planète Terre*. Paris: Tec & Doc.
- Matthews, E., et I. Fung. 1987. « Methane emissions from natural wetlands: global distribution, area, and environmental characteristics of sources. » 1: 61–86.
- Maughan P.N. 2011. La notion de « services écosystémiques » : une perspective d'avenir pour la gestion et la valorisation des cours d'eau et des zones humides en zones urbaines ? Journée d'échanges « Services rendus par les zones humides ». 26p.
- Mayer, Paul M., Steven K. Reynolds, Marshall D. McCutchen, et Timothy J. Canfield. 2007. « Meta-Analysis of Nitrogen Removal in Riparian Buffers ». *Journal of Environment Quality* 36 (4): 1172. <https://doi.org/10.2134/jeq2006.0462>.
- McClain M.E., Boyer E.W., C. Dent C.L., Gergel S.E., Grimm N.B., Groffman P.M., Hart S.C., Harvey J.W., Johnston C.A., Mayorga E., McDowell W.H., Pinay G. 2003. Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems*, 6: 301-312
- McLeod, Elizabeth, Gail L. Chmura, Steven Bouillon, Rodney Salm, Mats Björk, Carlos M. Duarte, Catherine E. Lovelock, William H. Schlesinger, et Brian R. Silliman. 2011. « A Blueprint for Blue Carbon: Toward an Improved Understanding of the Role of Vegetated Coastal Habitats in Sequestering CO₂ ». *Frontiers in Ecology and the Environment* 9 (10): 552-60. <https://doi.org/10.1890/110004>.
- MEDDE, et GIS Sol. 2013. « Guide pour l'identification et la délimitation des sols de zones humides ». Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie, Groupement d'Intérêt Scientifique Sol.
- Megonigal, J.P., M.E. Hines, et P.T. Visscher. 2003. « Anaerobic Metabolism: Linkages to Trace Gases and Aerobic Processes ». In *Treatise on Geochemistry*, 317-424. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-08-043751-6/08132-9>.
- Meissner, R., P. Leinweber, H. Rupp, M. Shenker, M. I. Litaor, S. Robinson, A. Schlichting, et J. Koehn. 2008. « Mitigation of Diffuse Phosphorus Pollution during Rewetting of Fen Peat Soils: A Trans-European Case Study ». *Water, Air, and Soil Pollution* 188 (1-4): 111-26. <https://doi.org/10.1007/s11270-007-9528-4>.
- Melloh, Rae A., et Patrick M. Crill. 1996. « Winter Methane Dynamics in a Temperate Peatland ». *Global Biogeochemical Cycles* 10 (2): 247-54. <https://doi.org/10.1029/96GB00365>.
- Melton, J. R., R. Wania, E. L. Hodson, B. Poulter, B. Ringeval, R. Spahni, T. Bohn, et al. 2013. « Present State of Global Wetland Extent and Wetland Methane Modelling: Conclusions from a Model Inter-Comparison Project (WETCHIMP) ». *Biogeosciences* 10 (2): 753-88. <https://doi.org/10.5194/bg-10-753-2013>.
- Michelin, J. 2001. « Dénitrification naturelle en Champagne crayeuse : rôle des zones humides. Approche à l'échelle d'un petit bassin versant. » Institut national agronomique de Paris-Grignon.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2005. « Ecosystem and human well-being : wetlands en water synthesis ». Washington DC: World Ressources Institute.
- Minasny, Budiman, Brendan P. Malone, Alex B. McBratney, Denis A. Angers, Dominique Arrouays, Adam Chambers, Vincent Chaplot, et al. 2017. « Soil Carbon 4 per Mille ». *Geoderma* 292 (avril): 59-86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>.
- Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire, OFB, Centre de ressources trame verte et bleue. 2020. Trame verte et bleue : centre de ressources. Présentation de la TVB. [Internet]. 2020. [Cité 28 avril 2020]. Disponible sur : <http://www.trameverteetbleue.fr/presentation-tvb>
- Misong, Anna, Stefan Holzmann, Roland Bol, Volker Nischwitz, Heike Puhlmann, Klaus v. Wilpert, Jan Siemens, et Erwin Klumpp. 2018. « Leaching of Natural Colloids from Forest Topsoils and Their Relevance for

- Phosphorus Mobility ». *Science of The Total Environment* 634 (septembre): 305-15. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.265>.
- Mitra, S., et P.L.G. Vlek. 2005. « An appraisal of global wetland area and its organic carbon stock. 88 : 25. » 88 (25).
- Mitsch, W.J., et J.G. Gosselink. 1993. *Wetlands*. New York, USA: Van Nostrand Reinhold Company.
- Mitsch, William J., Blanca Bernal, Amanda M. Nahlik, Ülo Mander, Li Zhang, Christopher J. Anderson, Sven E. Jørgensen, et Hans Brix. 2013. « Wetlands, Carbon, and Climate Change ». *Landscape Ecology* 28 (4): 583-97. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9758-8>.
- Mitsch, William J., et James G. Gosselink. 2000. *Wetlands*. 3. ed. New York, NY: Wiley.
- Mitsch, William J., et Ülo Mander. 2018. « Wetlands and Carbon Revisited ». *Ecological Engineering* 114 (avril): 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.12.027>.
- Mitsch, WJ. 2016. « Wetlands and climate change. » 38 (1): 5-11.
- Monbet, Phil, Ian D. McKelvie, Asep Saefumillah, et Paul J. Worsfold. 2007. « A Protocol to Assess the Enzymatic Release of Dissolved Organic Phosphorus Species in Waters under Environmentally Relevant Conditions ». *Environmental Science & Technology* 41 (21): 7479-85. <https://doi.org/10.1021/es070573c>.
- Moneron, C. 1999. « Processus biogéochimiques et transfert de nutriments à l'interface eau-milieu riverain application au cours amont de l'Essone. » Ecole nationale des ponts et chaussées.
- Montalvo, Daniela, Fien Degryse, et Mike J. McLaughlin. 2015. « Natural Colloidal P and Its Contribution to Plant P Uptake ». *Environmental Science & Technology* 49 (6): 3427-34. <https://doi.org/10.1021/es504643f>.
- Montreuil, Olivier, Philippe Merot, et Pierre Marmonier. 2010. « Estimation of Nitrate Removal by Riparian Wetlands and Streams in Agricultural Catchments: Effect of Discharge and Stream Order: *Nitrate Removal in Wetlands: Effect of Discharge and Stream Order* ». *Freshwater Biology* 55 (11): 2305-18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02439.x>.
- Montzka, S.A., P.J. Fraser, J.H. Butler, P.S. Connell, D.M. Cunnold, J.S. Daniel, R.G. Derwent, et al. 2003. « Controlled substances and other source gases. S.A. Montzka P.J. Fraser Coauthors: J.H. Butler P.S. Connell D.M. Cunnold J.S. Daniel R.G. Derwent S. Lal A. McCulloch D.E. Oram C.E. Reeves E. Sanhueza L.P. Steele G.J.M. Velders R.F. Weiss R.J. Zander ». In *Scientific Assessment of Ozone Depletion: 2002.*, World Meteorological Organization, 1.1–1.83. Geneva.
- Moomaw, William R., G. L. Chmura, Gillian T. Davies, C. M. Finlayson, B. A. Middleton, Susan M. Natali, J. E. Perry, N. Roulet, et Ariana E. Sutton-Grier. 2018. « Wetlands In a Changing Climate: Science, Policy and Management ». *Wetlands* 38 (2): 183-205. <https://doi.org/10.1007/s13157-018-1023-8>.
- Moore, TR, et M Dalva. 1993. « The influence of temperature and water table position on carbon dioxide and methane emissions from laboratory columns of peatland soils. » 44: 651-64.
- Moore, TR, et NT Roulet. 1993. « Methane flux: water table relations in northern wetlands. » 20: 587-90.
- Morand A. Carsignol J. 2019. Amphibiens et dispositifs de franchissement des infrastructures de transport terrestre. CEREMA, 55p.
- Murphy, J., et J.P. Riley. 1962. « A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters ». *Anal. Chim. Acta* 36: 27-31.
- Murray, G. Christopher, et Dean Hesterberg. 2006. « Iron and Phosphate Dissolution during Abiotic Reduction of Ferrihydrite-Boehmite Mixtures ». *Soil Science Society of America Journal* 70 (4): 1318. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0292>.
- Myhre, G.D., F.M. Shindell, W. Bréon, J. Collins, J. Fuglestedt, D. Huang, J.-F. Koch, et al. 2013. « Anthropogenic and Natural Radiative Forcing ». In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]*, 659-740. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

N

- Naiman, Robert J., Henri Décamps, Michael E. McClain, et Gene E. Likens. 2005. « Catchments and the Physical Template ». In *Riparia*, 19-48. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012663315-3/50003-4>.
- Nakajima, M., T. Hayamizu, et H. Nishimura. 1984. « Effect of oxygen concentration on the rates of denitrification and denitritification in the sediments of an eutrophic lake. » *Water Research*. 18: 335-38.
- Nat, FW van der, et JJ Middelburg. 2000. « Methane emission from tidal freshwater marshes. », n° 49: 103-21.
- Natural Environment Research Council. 1975. « Flood studies report. » Institute of Hydrology, Wallingford, Five volumes.
- Nixon, S. W., J. W. Ammerman, L. P. Atkinson, V. M. Berounsky, G. Billen, W. C. Boicourt, W. R. Boynton, et al. 1996. « The Fate of Nitrogen and Phosphorus at the Land-Sea Margin of the North Atlantic Ocean ». *Biogeochemistry* 35 (1): 141-80. <https://doi.org/10.1007/BF02179826>.
- Nriagu, J.O. 1972. « Stability of vivianite and ion-pair formation in the system $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2\text{--H}_3\text{PO}_4\text{--H}_2\text{O}$. » *Geochim. Cosmochim. Acta* 36: 459-70.
- . 1984. « Phosphate minerals : their properties and general modes of occurrence. » In *Phosphate minerals*, J.O. Nriagu and P.B. Moore, Eds., 1-136. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer Verlag.
- NWWG. 1997. *The Canadian Wetland Classification System*. Warner, B.G., Rubec, C.D.A. Waterloo, Ont.: National Wetlands Working Group, Wetlands Research Branch, University of Waterloo.

O

- Oberlin, G. 2000. « Le contrôle des crues. » In *Fonctions et valeurs des zones humides (FUSTEC E., LEFEUVRE J.C. et coll.)*, Dunod, 83-105. Paris.
- Ocampo CJ., Oldham CE., Sivapalan M. 2006. Nitrate attenuation in agricultural catchments : shifting balances between transport and reaction. *Water Resour Res* 42 .
- Odum, William E., Eugene P. Odum, et Howard T. Odum. 1995. « Nature's Pulsing Paradigm ». *Estuaries* 18 (4): 547. <https://doi.org/10.2307/1352375>.
- Olefeldt, David, Merritt R. Turetsky, Patrick M. Crill, et A. David McGuire. 2013. « Environmental and Physical Controls on Northern Terrestrial Methane Emissions across Permafrost Zones ». *Global Change Biology* 19 (2): 589-603. <https://doi.org/10.1111/gcb.12071>.
- Oorschot, M. M. P. v. 1994. « Plant production, nutrient uptake and mineralisation in river marginal wetlands: the impact of nutrient additions due to former land-use. » In *Global Wetlands: Old World and New.*, W. J. Mitsch (editor), 133-50. New York, USA.: Elsevier Science.

P

- . 2004b. « Les zones humides et l'eau. Fiche : Petites zones humides de fond de vallée ». Cahier thématique - Programme National de Recherche sur les zones humides.
- Pant, H.K., V.D. Nair, K.R. Reddy, D.A. Graetz, et R.R. Villapando. 2002. « Influence of Flooding on Phosphorus Mobility in Manure-Impacted Soil ». *Journal of Environment Quality* 31 (4): 1399. <https://doi.org/10.2134/jeq2002.1399>.
- Parfitt, D.L. 1989. « Phosphate reactions with natural allophane, ferrihydrite and goethite. » *J. Soil Sci.* 40: 359-69.
- Pärn, Jaan, Jos T. A. Verhoeven, Klaus Butterbach-Bahl, Nancy B. Dise, Sami Ullah, Anto Aasa, Sergey Egorov, et al. 2018. « Nitrogen-Rich Organic Soils under Warm Well-Drained Conditions Are Global Nitrous Oxide Emission Hotspots ». *Nature Communications* 9 (1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03540-1>.
- Parry, Lauren E., Joseph Holden, et Pippa J. Chapman. 2014. « Restoration of Blanket Peatlands ». *Journal of Environmental Management* 133 (janvier): 193-205. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.11.033>.
- Paul, E.A., et F.E. Clark. 1996. *Soil Microbiology and Biochemistry (second edition)*. Academic Press.
- Pendleton, Linwood, Daniel C. Donato, Brian C. Murray, Stephen Crooks, W. Aaron Jenkins, Samantha Sifleet, Christopher Craft, et al. 2012. « Estimating Global "Blue Carbon" Emissions from Conversion and

- Degradation of Vegetated Coastal Ecosystems ». Édité par Simon Thrush. *PLoS ONE* 7 (9): e43542. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043542>.
- Peterjohn, William T., et David L. Correll. 1984. « Nutrient Dynamics in an Agricultural Watershed: Observations on the Role of A Riparian Forest ». *Ecology* 65 (5): 1466-75. <https://doi.org/10.2307/1939127>.
- Petrescu, Ana Maria Roxana, Annalea Lohila, Juha-Pekka Tuovinen, Dennis D. Baldocchi, Ankur R. Desai, Nigel T. Roulet, Timo Vesala, et al. 2015. « The Uncertain Climate Footprint of Wetlands under Human Pressure ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (15): 4594-99. <https://doi.org/10.1073/pnas.1416267112>.
- Pierre, D. 2002. « Annexe de l'atlas cartographique du SAGE Rance Frémur Baie de Beaussais. prélocalisation des aires favorables à l'existence de zones humides dans le SAGE. note méthodologique & premiers résultats. »
- Pinay, G., B. Gumiero, E. Tabacchi, O. Gimenez, A. M. Tabacchi-Planty, M. M. Hefting, T. P. Burt, et al. 2007. « Patterns of Denitrification Rates in European Alluvial Soils under Various Hydrological Regimes ». *Freshwater Biology* 52 (2): 252-66. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01680.x>.
- Pinay, G., C. Ruffinoni, et A. Fabre. 1995. « Nitrogen Cycling in Two Riparian Forest Soils under Different Geomorphic Conditions ». *Biogeochemistry* 30 (1): 9-29. <https://doi.org/10.1007/BF02181038>.
- Pinay, G., et H. Decamps. 1988. « The Role of Riparian Woods in Regulating Nitrogen Fluxes between the Alluvial Aquifer and Surface Water: A Conceptual Model ». *Regulated Rivers: Research & Management* 2 (4): 507-16. <https://doi.org/10.1002/rrr.3450020404>.
- Pinay, G., et L. Labroue. 1986. « Une station d'épuration naturelle des nitrates transportés dans les nappes alluviales : l'aulnaie glutineuse. » *C. R. de l'Acad. Des SC. Paris*. 302 III: 629-32.
- Pinay, G., L. Roques, et A. Fabre. 1993. « Spatial and temporal patterns of denitrification in a riparian forest. » *Journal of Applied Ecology* 30: 581-91.
- Pinay, Gilles, Jean Christophe Clément, et Robert J. Naiman. 2002. « Basic Principles and Ecological Consequences of Changing Water Regimes on Nitrogen Cycling in Fluvial Systems ». *Environmental Management* 30 (4): 481-91. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2736-1>.
- Pinay G., Peiffer S., De Dreuz J.R., Krause S., Hannah D.M., Fleckenstein J.H., Sebilo M., Bishop K., Hubert-Moy L. 2015. Upscaling nitrogen removal capacity from hot spot to the landscape. *Ecosystems*, 18 (6): 1101-1120
- Piriou, J-Y, D. Coïc, et M. Merceron. 1999. « Abattement de l'azote par le marais côtier de Kervigen et potentiel breton ». *Actes du colloque : Pollutions diffuses : du bassin versant au littoral Ploufragan, 23-24 septembre 1999*. <http://www.ifremer.fr/envlit/documentation/documents.htm>.
- PNRZH. 2004a. « Les zones humides et l'eau ». Cahier thématique - Programme National de Recherche sur les zones humides.
- Poe, Amy C., Michael F. Piehler, Suzanne P. Thompson, et Hans W. Paerl. 2003. « Denitrification in a Constructed Wetland Receiving Agricultural Runoff ». *Wetlands* 23 (4): 817-26. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2003\)023\[0817 : DIACWR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2003)023[0817 : DIACWR]2.0.CO;2).
- Poffenbarger, Hanna J., Brian A. Needelman, et J. Patrick Megonigal. 2011. « Salinity Influence on Methane Emissions from Tidal Marshes ». *Wetlands* 31 (5): 831-42. <https://doi.org/10.1007/s13157-011-0197-0>.
- Ponnamperuma, F.N. 1972. « The Chemistry of Submerged Soils ». In *Advances in Agronomy*, 24:29-96. Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60633-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60633-1).
- Porteret, J. 2010. « Capacité de stockage de l'eau et rôle des tourbières basses minérotrophes dans le fonctionnement des têtes de bassin versant. », *Tourbières*, n° 15 (2009-2010): 207-29.
- Porteret, Jérôme. 2008. « Fonctionnement hydrologique des têtes de bassin versant tourbeuses du Nord-Est du Massif Central ». Saint-Etienne : Université Jean Monnet Centre de Recherche sur l'ENvironnement et l'AMénagement.
- Porteret. 2018. « Les SE des zones humides de Savoie : cas d'étude du projet RestHAlp. » Congrès National des Conservatoires d'espaces naturels présenté à Le sol de zone humide au service des sociétés. Evaluer les services écosystémiques. CTT n°9 : « Sol de zones humides ». CEN Savoie., Le Havre, Normandie, octobre 3.

Porteret. 2019. « Les services écosystémiques des zones humides de Savoie : cas d'étude du projet RestHalp. » CEN Savoie présenté à Services écosystémiques et restauration des habitats dans les Alpes : Concept et retour d'expériences., Le Bourget du lac, février 11.

Postma, Dieke, et Rasmus Jakobsen. 1996. « Redox Zonation: Equilibrium Constraints on the Fe(III)/SO₄-Reduction Interface ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60 (17) : 3169-75. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(96\)00156-1](https://doi.org/10.1016/0016-7037(96)00156-1).

Pouliot, Rémy, Sandrine Hugron, et Line Rochefort. 2015. « Sphagnum Farming: A Long-Term Study on Producing Peat Moss Biomass Sustainably ». *Ecological Engineering* 74 (janvier): 135-47. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.10.007>.

Price, J.S. 2001. « L'hydrologie (Chapitre 5) ». In *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*, Presses Université Laval, 621.

Price, Jonathan S. 1992. « Blanket Bog in Newfoundland. Part 2. Hydrological Processes ». *Journal of Hydrology* 135 (1-4): 103-19. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(92\)90083-8](https://doi.org/10.1016/0022-1694(92)90083-8).

Q

Quinton, John N., Gerard Govers, Kristof Van Oost, et Richard D. Bardgett. 2010. « The Impact of Agricultural Soil Erosion on Biogeochemical Cycling ». *Nature Geoscience* 3 (5): 311-14. <https://doi.org/10.1038/ngeo838>.

R

Rahman, Md. Moklesur, Keryn L. Roberts, Michael R. Grace, Adam J. Kessler, et Perran L.M. Cook. 2019. « Role of Organic Carbon, Nitrate and Ferrous Iron on the Partitioning between Denitrification and DNRA in Constructed Stormwater Urban Wetlands ». *Science of The Total Environment* 666 (mai): 608-17. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.225>.

Raisin, G., J. Bartley, et R. Croome. 1999. « Groundwater influence on the water balance and nutrient budget of a small natural wetland in North Eastern Victoria, Australia. », n° 12: 133-47.

Ramade F. 2008. Dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité. Edition Dunod. 737p.

Rameau J.-C., Mansion D., Demé G. 1993. Flore forestière française. Guide écologique illustré.

Ramsar, s.d. s. d. « <https://www.global-wetland-outlook.ramsar.org/> ». Montagne. Institut pour le développement forestier, Ministère de l'agriculture et de la pêche, Ecole nationale du génie rural des eaux et forêts. 2421p.

Ramsar. s.d. « Histoire de la Convention de Ramsar. <https://www.ramsar.org/fr/a-propos/la-convention-de-ramsar-et-sa-mission>. [Consulté le 14/09/2018] ».

Ranjard, L., F. Poly, J. Combrisson, A. Richaume, F. Gourbière, J. Thioulouse, et S. Nazaret. 2000. « Heterogeneous cell density and genetic structure of bacterial pools associated with various soil microenvironments as determined by enumeration and DNA fingerprinting approach (RISA). » *Microbial Ecology* 39: 263-72.

Rapinel, S. 2012. « Contribution de la télédétection à l'évaluation des fonctions des zones humides : de l'observation à la modélisation prospective. » Doctorat, Rennes: Rennes 2.

Ravishankara, A. R., J. S. Daniel, et R. W. Portmann. 2009. « Nitrous Oxide (N₂O): The Dominant Ozone-Depleting Substance Emitted in the 21st Century ». *Science* 326 (5949): 123-25. <https://doi.org/10.1126/science.1176985>.

Reddy, K. Ramesh, et Ronald D. DeLaune. 2008. *Biogeochemistry of Wetlands: Science and Applications*. Boca Raton London New York: CRC Press, Taylor & Francis Group.

Reddy, K.R., et E.M. D'Angelo. 1994. « Soil processes regulating water quality in wetlands. » In *Global Wetlands : Old World and New.*, W. J. Mitsch (Ed.) Elsevier Science, 309-24.

Reddy, K.R., et W.H. Patrick. 1984. « Nitrogen transformations and loss in flooded soils and sediments. » *CRC Crit. Rev. Environ. Control* 13: 273-309.

Redfield, A.C. 1934. « On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. » *James Johnstone Memorial Volume, University Press of Liverpool*, 176-92.

- Reitzel, Kasper, Henning S. Jensen, et Sara Egemose. 2013. « PH Dependent Dissolution of Sediment Aluminum in Six Danish Lakes Treated with Aluminum ». *Water Research* 47 (3): 1409-20. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2012.12.004>.
- Réseau Partenarial Des Acteurs du Patrimoine Naturel (RPAPN), n.d. Une espèce, son habitation et sa niche écologique. La biodiversité en Poitou-Charentes. [Internet], [Cité 26 juin 2020], Disponible sur : <http://www.biodiversite-poitou-charentes.org/Une-espece-son-habitat-et-sa-niche-ecologique.html>
- Reynolds, C. S., et P. S. Davies. 2007. « Sources and Bioavailability of Phosphorus Fractions in Freshwaters: A British Perspective ». *Biological Reviews* 76 (1): 27-64. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2000.tb00058.x>.
- Richardson, C. J. 1985. « Mechanisms Controlling Phosphorus Retention Capacity in Freshwater Wetlands ». *Science* 228 (4706): 1424-27. <https://doi.org/10.1126/science.228.4706.1424>.
- Riddell, Es, C Everson, A Clulow, et M Mengistu. 2013. « The hydrological characterisation and water budget of a South African rehabilitated headwater wetland system ». *Water SA* 39 (1). <https://doi.org/10.4314/wsa.v39i1.8>.
- Riou, C. 1990. « Bioclimatologie des oasis. » In *Les systèmes agricoles oasiens.*, Dollé V. (ed.), Toutain G. (ed.), 11:207-20. Option s Méditerranéen nes : Série A. Séminaires Méditerranéen. Montpellier : CIHEAM.
- Rivett, Michael O., Stephen R. Buss, Philip Morgan, Jonathan W.N. Smith, et Chrystina D. Bemment. 2008. « Nitrate Attenuation in Groundwater: A Review of Biogeochemical Controlling Processes ». *Water Research* 42 (16): 4215-32. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.07.020>.
- Robinson, M., R.E. Moore, T.R. NISBET, et J.R. BLACKIE. 1998. « From moorland to forest: the Coalburn catchment experiment. » 133. Wallingford: Institute of Hydrology.
- Roden, E.E., et J.W. Edmonds. 1997. « Phosphate mobilization in iron-rich anaerobic sediments: microbial Fe(III) oxide reduction versus iron-sulfide formation. » *Arch. Hydrobiol.* 139: 347-78.
- Roden, Eric E. 2003. « Fe(III) Oxide Reactivity Toward Biological versus Chemical Reduction ». *Environmental Science & Technology* 37 (7): 1319-24. <https://doi.org/10.1021/es026038o>.
- Rothe, M., T. Frederichs, M. Eder, A. Kleeberg, et M. Hupfer. 2014. « Evidence for Vivianite Formation and Its Contribution to Long-Term Phosphorus Retention in a Recent Lake Sediment: A Novel Analytical Approach ». *Biogeosciences* 11 (18): 5169-80. <https://doi.org/10.5194/bg-11-5169-2014>.
- Roulet, Nigel T., Peter M. Lafleur, Pierre J. H. Richard, Tim R. Moore, Elyn R. Humphreys, et Jill Bubier. 2007. « Contemporary Carbon Balance and Late Holocene Carbon Accumulation in a Northern Peatland ». *Global Change Biology* 13 (2): 397-411. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01292.x>.
- Rouwane, Asmaa. 2016. « Mobilité de l'arsenic (As) et de l'antimoine (Sb) d'origine géogénique dans un sol hydromorphe d'une zone humide agricole ». Doctorat, Limoges: Limoges.
- Rupp, Holger, Ralph Meissner, et Peter Leinweber. 2004. « Effects of Extensive Land Use and Re-Wetting on Diffuse Phosphorus Pollution in Fen Areas—Results from a Case Study in the Drömling Catchment, Germany ». *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 167 (4): 408-16. <https://doi.org/10.1002/jpln.200421395>.
- Russi, D., P. ten Brink, A. Farmer, T. Badura, D. Coates, J. Förster, R. Kumar, et N. Davidson. 2013. « The Economics of Ecosystems and Biodiversity for Water and Wetlands. » IEEP, London and Brussels. Gland: Ramsar Secretariat.
- Ruttenberg, K.C., et D.J. Sulak. 2011. « Sorption and Desorption of Dissolved Organic Phosphorus onto Iron (Oxyhydr)Oxides in Seawater ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 75 (15): 4095-4112. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2010.10.033>.
- Rydin, H., et J. Jeglum. 2013. *The biology of peatlands*. OUP Oxford.
- Ryther, J. H., et W. M. Dunstan. 1971. « Nitrogen, Phosphorus, and Eutrophication in the Coastal Marine Environment ». *Science* 171 (3975): 1008-13. <https://doi.org/10.1126/science.171.3975.1008>.

S

- . 2018. « Perspectives mondiales des zones humides : état mondial des zones humides et de leurs services à l'humanité 2018 ». Gland, Suisse: Convention de Ramsar sur les zones humides.

- Saarnio, S., L. Wittenmayer, et W. Merbach. 2004. « Rhizospheric Exudation of *Eriophorum Vaginatum* L. — Potential Link to Methanogenesis ». *Plant and Soil* 267 (1-2): 343-55. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-0140-3>.
- Sabater, Sergi, Andrea Butturini, Jean-Christophe Clement, Tim Burt, David Dowrick, Mariet Hefting, Véronique Matre, et al. 2003. « Nitrogen Removal by Riparian Buffers along a European Climatic Gradient: Patterns and Factors of Variation ». *Ecosystems* 6 (1): 0020-0030. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0183-8>.
- Saeed, Tanveer, et Guangzhi Sun. 2012. « A Review on Nitrogen and Organics Removal Mechanisms in Subsurface Flow Constructed Wetlands: Dependency on Environmental Parameters, Operating Conditions and Supporting Media ». *Journal of Environmental Management* 112 (décembre): 429-48. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.08.011>.
- Sébilo M., Mariotti A., Mayer B., Pinay G. 2013. Long term release of nitrate from agricultural plant-soil system. *Proceeding of the National Academy of Science*, 110 (45): 18185-18189.
- Samaritani, Emanuela, Andy Siegenthaler, Mika Yli-Petäys, Alexandre Buttler, Pascal-Antoine Christin, et Edward A. D. Mitchell. 2011. « Seasonal Net Ecosystem Carbon Exchange of a Regenerating Cutaway Bog: How Long Does It Take to Restore the C-Sequestration Function? » *Restoration Ecology* 19 (4): 480-89. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00662.x>.
- Santner, Jakob, Erik Smolders, Walter W. Wenzel, et Fien Degryse. 2012. « First Observation of Diffusion-Limited Plant Root Phosphorus Uptake from Nutrient Solution: First Observation of Diffusion-Limited P Uptake ». *Plant, Cell & Environment* 35 (9): 1558-66. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02509.x>.
- Saunders, D.L., et J. Kalff. 2001. « Nitrogen retention in wetlands, lakes and rivers ». *Hydrobiologia* 443: 205-12.
- Scalenghe, R., A. C. Edwards, F. Ajmone, et E. Barberis. 2002. « The Effect of Reducing Conditions on the Solubility of Phosphorus in a Diverse Range of European Agricultural Soils ». *European Journal of Soil Science* 53 (3): 439-47. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2002.00462.x>.
- Schaller, Jörg, Jan Vymazal, et Carsten Brackhage. 2013. « Retention of Resources (Metals, Metalloids and Rare Earth Elements) by Autochthonously/Allochthonously Dominated Wetlands: A Review ». *Ecological Engineering* 53 (avril): 106-14. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.021>.
- Schindler, D. W., R. E. Hecky, D. L. Findlay, M. P. Stainton, B. R. Parker, M. J. Paterson, K. G. Beaty, M. Lyng, et S. E. M. Kasian. 2008. « Eutrophication of Lakes Cannot Be Controlled by Reducing Nitrogen Input: Results of a 37-Year Whole-Ecosystem Experiment ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (32): 11254-58. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805108105>.
- Schmitt, T. J., M. G. Dosskey, et K. D. Hoagland. 1999. « Filter Strip Performance and Processes for Different Vegetation, Widths, and Contaminants ». *Journal of Environment Quality* 28 (5): 1479. <https://doi.org/10.2134/jeq1999.00472425002800050013x>.
- Schnabel, R. R., L. F. Cornish, W. L. Stout, et J. A. Shaffer. 1996. « Denitrification in a Grassed and a Wooded, Valley and Ridge, Riparian Ecotone ». *Journal of Environment Quality* 25 (6): 1230. <https://doi.org/10.2134/jeq1996.00472425002500060009x>.
- Schönbrunner, Iris M., Stefan Preiner, et Thomas Hein. 2012. « Impact of Drying and Re-Flooding of Sediment on Phosphorus Dynamics of River-Floodplain Systems ». *Science of The Total Environment* 432 (août): 329-37. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.06.025>.
- Schoumans, O.F., W.J. Chardon, M.E. Bechmann, C. Gascuel-Oudoux, G. Hofman, B. Kronvang, G.H. Rubæk, B. Ulén, et J.-M. Dorioz. 2014. « Mitigation Options to Reduce Phosphorus Losses from the Agricultural Sector and Improve Surface Water Quality: A Review ». *Science of The Total Environment* 468-469 (janvier): 1255-66. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.08.061>.
- Schrader, T.A. 1955. « Waterfowl and the potholes of the North Central States. In 'Yearbook of Agriculture, 1955.' pp. 596–604. (US Department of Agriculture: Washington, DC.) ».
- Schuur, E. A. G., A. D. McGuire, C. Schädel, G. Grosse, J. W. Harden, D. J. Hayes, G. Hugelius, et al. 2015. « Climate Change and the Permafrost Carbon Feedback ». *Nature* 520 (7546): 171-79. <https://doi.org/10.1038/nature14338>.
- Secrétariat de la Convention de Ramsar. 2013. « Le Manuel de la Convention de Ramsar, 6e édition ».

Secrétariat de la convention de Ramsar. N-d. Réservoirs de biodiversités. Fiche N°6, 2p.

- Sharpley, Andrew N. 1995. « Soil Phosphorus Dynamics: Agronomic and Environmental Impacts ». *Ecological Engineering* 5 (2-3): 261-79. [https://doi.org/10.1016/0925-8574\(95\)00027-5](https://doi.org/10.1016/0925-8574(95)00027-5).
- Shaw, S.P., et C.G. Fredine. 1956. « Wetlands of the United States: Their extent and values to Waterfowl and other wildlife. » Washington D. C. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Office of River Basin Studies. Circular 39.
- Shen, L.-D., X. Liu, et H.-S. Wu. 2018. « Importance of Anaerobic Ammonium Oxidation as a Nitrogen Removal Pathway in Freshwater Marsh Sediments ». *Journal of Applied Microbiology* 125 (5): 1423-34. <https://doi.org/10.1111/jam.14042>.
- Six, J., R.T. Conant, E.A. Paul, et K. Paustian. 2002. « Stabilization mechanisms of soilorganic matter: implications for C-saturation of soils. » 241: 155-76.
- Smith, D.R., A. Ammann, C. Bartoldus, et M.M. Brinson. 1995. « An approach for assessing wetland functions, using hydrogeomorphic classification, reference wetlands, and functional indices ». Wetlands Research Program Technical Report WRP-DE-9. Washington, DC 20314-1000: U.S. Army Corps of Engineers.
- Smith, D.R., C.V. Noble, et J.F. Berkowitz. 2013. « Hydrogeomorphic (HGM) Approach to Assessing Wetland Functions: Guidelines for Developing Guidebooks (Version 2) ». Wetlands Regulatory Assistance Program. Environmental Laboratory U.S. Army Engineer Research and Development Center.
- Smith, Sally E., F. Andrew Smith, et Iver Jakobsen. 2003. « Mycorrhizal Fungi Can Dominate Phosphate Supply to Plants Irrespective of Growth Responses ». *Plant Physiology* 133 (1): 16-20. <https://doi.org/10.1104/pp.103.024380>.
- Smith, V.H., G.D. Tilman, et J.C. Nekola. 1999. « Eutrophication: Impacts of Excess Nutrient Inputs on Freshwater, Marine, and Terrestrial Ecosystems ». *Environmental Pollution* 100 (1-3): 179-96. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(99\)00091-3](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00091-3).
- Sordello R. Rogeon G. Touroult J. 2014. La fonctionnalité des continuités écologiques – Premiers éléments de compréhension. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle. 32p.
- Sosa, Laura L. de, Helen C. Glanville, Miles R. Marshall, A. Pryor Williams, Maïder Abadie, Ian M. Clark, Aimeric Bland, et Davey L. Jones. 2018. « Spatial Zoning of Microbial Functions and Plant-Soil Nitrogen Dynamics across a Riparian Area in an Extensively Grazed Livestock System ». *Soil Biology and Biochemistry* 120 (mai): 153-64. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.004>.
- STB. 2018. « Délimiter l'espace de bon fonctionnement des zones humides ». Agence de l'eau Rhône-Méditerranée Corse.
- Stern, J., Y. Wang, B. Gu, et J. Newman. 2007. « Distribution and Turnover of Carbon in Natural and Constructed Wetlands in the Florida Everglades ». *Applied Geochemistry* 22 (9): 1936-48. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2007.04.007>.
- Stumm, W., et J.J Morgan. 1996. « Chemical equilibria and rates in natural waters. », 521– 531.
- Stutter, Marc, Brian Kronvang, Daire Ó hUallacháin, et Joachim Rozemeijer. 2019. « Current Insights into the Effectiveness of Riparian Management, Attainment of Multiple Benefits, and Potential Technical Enhancements ». *Journal of Environment Quality* 48 (2): 236. <https://doi.org/10.2134/jeq2019.01.0020>.
- Sun, Guangzhi, Yaqian Zhao, et Stephen Allen. 2005. « Enhanced Removal of Organic Matter and Ammoniacal-Nitrogen in a Column Experiment of Tidal Flow Constructed Wetland System ». *Journal of Biotechnology* 115 (2): 189-97. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2004.08.009>.
- Świątek, Dorota, Sylwia Szporak, Jarosław Chormański, et Tomasz Okruszko. 2008. « Hydrodynamic Model of the Lower Biebrza River Flow - A Tool for Assessing the Hydrologic Vulnerability of a Floodplain to Management Practices ». *Ecohydrology & Hydrobiology* 8 (2-4): 331-37. <https://doi.org/10.2478/v10104-009-0026-8>.
- Swindles, Graeme T., Paul J. Morris, Donal Mullan, Elizabeth J. Watson, T. Edward Turner, Thomas P. Roland, Matthew J. Amesbury, et al. 2016. « The Long-Term Fate of Permafrost Peatlands under Rapid Climate Warming ». *Scientific Reports* 5 (1). <https://doi.org/10.1038/srep17951>.

Sy, Mariam Maki, Hélène Rey-Valette, Monique Simier, Vanina Pasqualini, Charles Figuières, et Rutger De Wit. 2018. « Identifying Consensus on Coastal Lagoons Ecosystem Services and Conservation Priorities for an Effective Decision Making: A Q Approach ». *Ecological Economics* 154 (décembre): 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2018.07.018>.

Syakila, A., et C. Kroeze. 2011. « The global nitrogen budget revisited. » In *Greenhouse Gas Meas. Manage.*, 17-26. 1.

T

Tatoni T. N-d. Apports de l'écologie du paysage à la notion Trame Verte et Bleue. IMEP.

Tatoni T. N-d. Ecologie du paysage, Fragmentation, Corridors... IMEP. 49p.

Thebluecarboninitiative. n.d. « Blue carbon. <http://thebluecarboninitiative.org/>. [Consulté le 07/02/2019] ».

Tiner, R.W. 1991. The concept of hydrophyte for wetland identification. Individual plants adapt to we environments. *BioScience*, 41 : 236-247

Tournebize, Julien, Cedric Chaumont, et Ülo Mander. 2017. « Implications for Constructed Wetlands to Mitigate Nitrate and Pesticide Pollution in Agricultural Drained Watersheds ». *Ecological Engineering* 103 (juin): 415-25. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.02.014>.

Trevor, J.T. 1985. « The influence of oxygen concentrations on denitrification in soils. » *Applied Micobiology and Biotechnology*. 23: 152-55.

Triplet P. 2020. Dictionnaire de la diversité écologique et de la conservation de la nature. Edition n°6. 1216p.

TTI Production, et ACER CAMPESTRE. 2011. « Etude de prélocalisation des zones humides sur le territoire du SAGE Nappe de Pays de Beauce et ses milieux aquatiques associés. Phase 2 : hiérarchisation des enveloppes des zones humides. » Syndicat du Pays de Beauce Gâtinais en Pithiverais.

Tuittila, E.S., V.M. Komulainen, H. Vasander, H. Nykanen, P.J. Martikainen, et J. Laine. 2000. « Methane dynamics of a restored cut-away peatland. » *Global Change Biology* 6: 569-81.

Turetsky, Merritt R., Agnieszka Kotowska, Jill Bubier, Nancy B. Dise, Patrick Crill, Ed R. C. Hornibrook, Kari Minkinen, et al. 2014. « A Synthesis of Methane Emissions from 71 Northern, Temperate, and Subtropical Wetlands ». *Global Change Biology* 20 (7): 2183-97. <https://doi.org/10.1111/gcb.12580>.

Turner, Benjamin L, Jennifer P Driessen, Philip M Haygarth, et Ian D Mckelvie. 2003. « Potential Contribution of Lysed Bacterial Cells to Phosphorus Solubilisation in Two Rewetted Australian Pasture Soils ». *Soil Biology and Biochemistry* 35 (1): 187-89. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00244-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00244-4).

Turner, N. 1757. *An essay on draining and improving peat bogs; in which their nature and properties are fully considered*. Baldwin and Pew. London.

Turunen, Jukka, Erkki Tomppo, Kimmo Tolonen, et Antti Reinikainen. 2002. « Estimating Carbon Accumulation Rates of Undrained Mires in Finland—Application to Boreal and Subarctic Regions ». *The Holocene* 12 (1): 69-80. <https://doi.org/10.1191/0959683602hl522rp>.

U

Ullah, Sami, G.A. Breitenbeck, et S.P. Faulkner. 2005. « Denitrification and N₂O Emission from Forested and Cultivated Alluvial Clay Soil ». *Biogeochemistry* 73 (3): 499-513. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-1565-0>.

V

Van Cleemput, O., W.H.J. Patrick, et R.C. Mc ilhenny. 1975. « Formation of chemical and biological denitrification end products in flooded soil at controlled pH and redox potential. » *Soil Biology and Biochemistry* 7: 329-32.

Van Moorleghe, Christoff, Nynke De Schutter, Erik Smolders, et Roel Merckx. 2013. « The Bioavailability of Colloidal and Dissolved Organic Phosphorus to the Alga *Pseudokirchneriella Subcapitata* in Relation to Analytical Phosphorus Measurements ». *Hydrobiologia* 709 (1): 41-53. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1442-8>.

- Van Oostrom, A. J. 1995. « Nitrogen removal in constructed wetlands treating nitrified meat processing effluent. » *Wat. Sci. Technol.* 32: 137-47.
- Vanpeene Bruhier S. Moyne M.L., Brun J.J., 1998. La richesse spécifique : un outil pour la prise en compte de la biodiversité dans la gestion de l'espace. Application en Haute-Maurienne (Aussois, Savoie). Ingénieries eau-agriculture-territoires, Lavoisier ; IRSTEA ; CEMAGRED, p.47-59.
- Vanselow-Algan, M., S. R. Schmidt, M. Greven, C. Fiencke, L. Kutzbach, et E.-M. Pfeiffer. 2015. « High Methane Emissions Dominated Annual Greenhouse Gas Balances 30 Years after Bog Rewetting ». *Biogeosciences* 12 (14): 4361-71. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4361-2015>.
- Verhoeven, J.T.A., et H.H.S. Arts. 1987. « Nutrient dynamics in small mesotrophic fens surrounded by cultivated land. II. N and P accumulation in plant biomass in relation to the release of inorganic N and P in the peat soil. » *Oecologia* 72: 557-61.
- Verry, E.S., et D.R. Timmons. 1982. « Waterborne nutrient flow through an upland-peatland watershed in Minnesota » 63: 1456-67.
- Veyret, Yvette. 2013. *La France: milieux physiques et environnement*. Paris: Armand Colin.
- Vidon, Philippe G. 2017. « Not All Riparian Zones Are Wetlands: Understanding the Limitation of the "Wetland Bias" Problem ». *Hydrological Processes* 31 (11): 2125-27. <https://doi.org/10.1002/hyp.11153>.
- Vidon, Philippe G., et Alan R. Hill. 2006. « A LANDSCAPE-BASED APPROACH TO ESTIMATE RIPARIAN HYDROLOGICAL AND NITRATE REMOVAL FUNCTIONS ». *Journal of the American Water Resources Association* 42 (4): 1099-1112. <https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2006.tb04516.x>.
- Vidon, Philippe G., Molly K. Welsh, et Yasaman T. Hassanzadeh. 2019. « Twenty Years of Riparian Zone Research (1997–2017): Where to Next? » *Journal of Environment Quality* 48 (2): 248. <https://doi.org/10.2134/jeq2018.01.0009>.
- Villa, Jorge A., et Blanca Bernal. 2018. « Carbon Sequestration in Wetlands, from Science to Practice: An Overview of the Biogeochemical Process, Measurement Methods, and Policy Framework ». *Ecological Engineering* 114 (avril): 115-28. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.06.037>.
- Villa, Jorge A., et William J. Mitsch. 2014. « Methane Emissions from Five Wetland Plant Communities with Different Hydroperiods in the Big Cypress Swamp Region of Florida Everglades ». *Ecohydrology & Hydrobiology* 14 (4): 253-66. <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2014.07.005>.
- Villemey A, Archaux F. 2018. Quel est le rôle de la connectivité des habitats sur les papillons en contexte agricole ? *Sci Eaux Territ.* Numéro 25 (1) 72p.
- Vitousek, Peter M., Stephen Porder, Benjamin Z. Houlton, et Oliver A. Chadwick. 2010. « Terrestrial Phosphorus Limitation: Mechanisms, Implications, and Nitrogen–Phosphorus Interactions ». *Ecological Applications* 20 (1): 5-15. <https://doi.org/10.1890/08-0127.1>.
- Voegelin, Andreas, Anna-Caterina Senn, Ralf Kaegi, Stephan J. Hug, et Stefan Mangold. 2013. « Dynamic Fe-Precipitate Formation Induced by Fe(II) Oxidation in Aerated Phosphate-Containing Water ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 117 (septembre): 216-31. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2013.04.022>.
- Voegelin, Andreas, Ralf Kaegi, Jakob Frommer, Delphine Vantelon, et Stephan J. Hug. 2010. « Effect of Phosphate, Silicate, and Ca on Fe(III)-Precipitates Formed in Aerated Fe(II)- and As(III)-Containing Water Studied by X-Ray Absorption Spectroscopy ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 74 (1): 164-86. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2009.09.020>.
- Vought, L.B.M., J. Dahl, C.L. Pedersen, et J.O. LaCoursiere. 1994. « Nutrient Retention in riparian ecotones. » *Ambio* 23: 342-48.

W

- Wang, Haitao, Jack A. Gilbert, Yongguan Zhu, et Xiaoru Yang. 2018. « Salinity Is a Key Factor Driving the Nitrogen Cycling in the Mangrove Sediment ». *Science of The Total Environment* 631-632 (août): 1342-49. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.102>.

- Wang, Mo, Dongqing Zhang, Jianwen Dong, et Soon Keat Tan. 2018b. « Application of Constructed Wetlands for Treating Agricultural Runoff and Agro-Industrial Wastewater: A Review ». *Hydrobiologia* 805 (1): 1-31. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3315-z>.
- Wang, Qian, Yanbiao Hu, Huijun Xie, et Zhongchen Yang. 2018a. « Constructed Wetlands: A Review on the Role of Radial Oxygen Loss in the Rhizosphere by Macrophytes ». *Water* 10 (6): 678. <https://doi.org/10.3390/w10060678>.
- Wang, Ziyuan, Yun Qi, Jun Wang, et Yuansheng Pei. 2012. « Characteristics of Aerobic and Anaerobic Ammonium-Oxidizing Bacteria in the Hyporheic Zone of a Contaminated River ». *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 28 (9): 2801-11. <https://doi.org/10.1007/s11274-012-1090-6>.
- Wastiaux, 2008. 2008. « Les tourbières sont-elles des éponges régularisant l'écoulement ? », n° 50: 57-66.
- Wastiaux, C. 2000. « Facteurs hydrologiques de la dégradation des tourbières hautes à sphaignes (Hautes-Fagnes, Belgique). » Doctorat, Université de Liège.
- Wayne, Richard P. 2006. *Chemistry of Atmospheres: An Introduction to the Chemistry of the Atmospheres of Earth, the Planets, and Their Satellites*. 3. ed., reprint. Oxford: Oxford Univ. Press.
- WBGU. s. d. « Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung Globale Umweltveränderungen: Die Anrechnung biologischer Quellen und Senken im Kyoto-Protokoll: Fortschritt oder Rückschlag für den globalen Umweltschutz. Sondergutachten 1998, Bremerhaven, Germany, p. 76 (available in English). »
- Whalen, S.C. 2005. « Biogeochemistry of Methane Exchange between Natural Wetlands and the Atmosphere ». *Environmental Engineering Science* 22 (1): 73-94. <https://doi.org/10.1089/ees.2005.22.73>.
- Whiting, Gary J., et Jeffrey P. Chanton. 1996. « Control of the Diurnal Pattern of Methane Emission from Emergent Aquatic Macrophytes by Gas Transport Mechanisms ». *Aquatic Botany* 54 (2-3): 237-53. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(96\)01048-0](https://doi.org/10.1016/0304-3770(96)01048-0).
- Wierda, A., L.F.M. Fresco, A.P. Grootjans, et R. Diggelen. 1997. « Numerical Assessment of Plant Species as Indicators of the Groundwater Regime ». *Journal of Vegetation Science* 8 (5): 707-16. <https://doi.org/10.2307/3237376>.
- Williams, J. D. H., J-M. Jaquet, et R. L. Thomas. 1976. « Forms of Phosphorus in the Surficial Sediments of Lake Erie ». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33 (3): 413-29. <https://doi.org/10.1139/f76-063>.
- Wilson, David, Jukka Alm, Jukka Laine, Kenneth A. Byrne, Edward P. Farrell, et Eeva-Stiina Tuittila. 2009. « Rewetting of Cutaway Peatlands: Are We Re-Creating Hot Spots of Methane Emissions? » *Restoration Ecology* 17 (6): 796-806. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00416.x>.
- Wolf, DC, et GH Wagner. 2005. « Carbon transformations and soil organic matter formation. » In Sylvia DM, Fuhrman J, Hartel PG, Zuberer DA (eds) *Principles and applications of soil microbiology*, 2nd edn. Prentice Hall, Upper Saddle River, 285-332.
- Worsfold, Paul, Ian McKelvie, et Phil Monbet. 2016. « Determination of Phosphorus in Natural Waters: A Historical Review ». *Analytica Chimica Acta* 918 (avril): 8-20. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2016.02.047>.

Y

- Yan, Jinlong, Tao Jiang, Ying Yao, Song Lu, Qilei Wang, et Shiqiang Wei. 2016. « Preliminary Investigation of Phosphorus Adsorption onto Two Types of Iron Oxide-Organic Matter Complexes ». *Journal of Environmental Sciences* 42 (avril): 152-62. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2015.08.008>.
- Yang, Xiao-e, Xiang Wu, Hu-lin Hao, et Zhen-li He. 2008. « Mechanisms and Assessment of Water Eutrophication ». *Journal of Zhejiang University SCIENCE B* 9 (3): 197-209. <https://doi.org/10.1631/jzus.B0710626>.
- Yu, Z. C. 2012. « Northern Peatland Carbon Stocks and Dynamics: A Review ». *Biogeosciences* 9 (10): 4071-85. <https://doi.org/10.5194/bg-9-4071-2012>.

Z

- Zedler, Joy B., et Suzanne Kercher. 2005. « WETLAND RESOURCES: Status, Trends, Ecosystem Services, and Restorability ». *Annual Review of Environment and Resources* 30 (1): 39-74. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.30.050504.144248>.

- Zhao, Guiying, Jingjing Du, Yong Jia, Yanna Lv, Guomin Han, et Xingjun Tian. 2012. « The Importance of Bacteria in Promoting Algal Growth in Eutrophic Lakes with Limited Available Phosphorus ». *Ecological Engineering* 42 (mai): 107-11. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.02.007>.
- Zhou, Nianqing, Shan Zhao, et Xinping Shen. 2014. « Nitrogen Cycle in the Hyporheic Zone of Natural Wetlands ». *Chinese Science Bulletin* 59 (24): 2945-56. <https://doi.org/10.1007/s11434-014-0224-7>.
- Zhu, Guibing, Shanyun Wang, Weidong Wang, Yu Wang, Leiliu Zhou, Bo Jiang, Huub J. M. Op den Camp, et al. 2013. « Hotspots of Anaerobic Ammonium Oxidation at Land–Freshwater Interfaces ». *Nature Geoscience* 6 (2): 103-7. <https://doi.org/10.1038/ngeo1683>.

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Classification des zones humides selon la typologie SDAGE, SAGE et les sous-types proposés dans l'outil RhoMéo.....	29
Tableau 2 : apports majeurs d'eau et caractéristiques hydrodynamiques dominantes des classes hydrogéomorphologiques reportées par Barnaud et Fustec (2007) et Gayet et al. (2016) (Modifié de Gayet et al. 2016 selon Brinson 1995). Le symbole « - » signifie que ce cas précis n'est pas rapporté par l'une des deux références.....	30
Tableau 3. Courte synthèse sur les dispositifs réglementaires et outils de préservation et restauration des zones humides.	41
Tableau 4. Enumération et sémantique des fonctions hydrologiques retenues dans ce rapport et de leurs services associés.	45
Tableau 5. Enumération et sémantique utilisées par plusieurs auteurs pour définir les fonctions hydrologiques des zones humides	46
Tableau 6. Paramètres constitutifs du bilan hydrologique d'une zone humide. Modifié d'après CGGD (2018), selon (Mitsch et Gosselink 2015).....	49
Tableau 7. Dans Graillot et al. (2017) : synthèse des paramètres et variables d'intérêt pour le stockage et la restitution des eaux.....	52
Tableau 8. Dans Porteret (2008) : Valeur d'évapotranspiration associées aux tourbières.....	55
Tableau 9. Dans PNRZH (2004) : Volume d'eau stocké dans 3 tourbières.....	57
Tableau 10 : Les services associés à la fonction hydrologique.....	63
Tableau 11. Sémantique utilisée par plusieurs auteurs pour définir les sous-fonctions biogéochimiques.	68
Tableau 12. Dans Villa et Berna (2018) : Taux d'accumulation de sol et taux de piégeage du carbone reportés dans 110 études. Les données sont présentées suivant les classes du système Ramsar. Q1-Q3 correspond à l'écart interquartile. N correspond au nombre de milieu.	78
Tableau 13. Dans Fisher et Acreman (2004) : nombre et pourcentage relatif d'études de zones humides qui réduisent, augmentent ou n'impactent pas la charge en azote contenue dans les eaux de surface et souterraines. ...	95
Tableau 14. Dans Curie (2006) : Taux de dénitrification mesurés dans différents milieux (modifié d'après Fustec et Thibert, 1996).....	100
Tableau 15. Dynamique de l'azote pour trois types de couverts dans une zone humide localisée en Bretagne, à 10 km au sud-ouest de la baie du Mont-Saint-Michel (Clément 2001). Tableau mis en forme par Dausse (2018).....	103
Tableau 16. a) Taux d'absorption et libération de l'azote par la végétation et les micro-organismes dans les zones humides riveraines herbacées (les données sont des moyennes, les écarts types sont entre parenthèses, n = 3). b) Taux d'absorption et libération de l'azote par la végétation et les micro-organismes dans les zones humides riveraines forestières (les données sont des moyennes, les écarts types sont entre parenthèses, n = 3). Dans Hefting et al. 2005.	103
Tableau 17: Chiffres globaux associés à la sous-fonction de puits	106
Tableau 18 : Synthèse des processus biologique et physico-chimiques impliqués dans la sous-fonction de puits d'azote. L'ensemble de ces processus et les références associées sont détaillés dans le texte ci-dessus. De plus amples détails sont notamment disponibles dans Mitsch et Gosselink (2015) et Saeed et al. (2012). N _{org} correspond à l'azote organique. Les processus en italique sont également impliqués dans la sous-fonction de source détaillée dans le paragraphe suivant. Les réactions sont données dans une version simplifiée et vulgarisée et non dans une version chimique complète.	107

LISTE DES FIGURES

Figure A : d'après Ecosphère (2014) : carte thématique du marais de Chautagne.....	8
Figure B : d'après Porteret (2009) : coupe topographique du marais de Chautagne d'ouest en est. Le niveau en bleu correspond à l'altitude actuelle du marais, tel que déterminée par Lidar en 2001 (Burgeap, 2001). Les parties supérieures sont des reconstitutions faites à partir de cartes et photos aériennes anciennes (IGN) ...	9
Figure C : d'après Hooijer et Couwenberg (2012) : Relation entre le niveau de la nappe et les émissions de CO2 en t CO2 eq.ha-1.an-1.	9
Figure D : d'après Barnaud (2009) : répartition de la végétation selon les gradients d'humidité des sols alluviaux. ...	13
Figure E : OFB et MTES (2020) : impact sur les populations de batraciens de la fragmentation du paysage par les infrastructures linéaires.	14
Figure 1. Dans Davidson et al. 2014 : Superficie des zones humides naturelles restantes depuis le 18 ^{ème} siècle. La tendance est obtenue à partir de l'extrapolation entre les taux moyens de perte issus de l'analyse de plus de 189 faits traités.....	18
Figure 2. Evolution de sites français suivis entre 2000 et 2010 (CGDD 2012).	19
Figure 3. Dans Secrétariat de la Convention de Ramsar (2018) : Répartition des zones humides (en %) dans le monde, d'après Davidson et al., 2018. Les chiffres obtenus sont relatifs à la définition de « zone humide » établie par la Convention de Ramsar.....	19
Figure 4. Séquence ERC : Eviter - Réduire – Compenser (Secrétariat de la Convention de Ramsar 2018).....	21
Figure 5. Horizons rédoxiques (en haut) et réductiques (en bas) caractéristiques de sols gorgés d'eau (d'après Chambaud et al. juin 2012).	24
Figure 6. Horizons histiques caractéristiques des sols gorgés d'eau (d'après Chambaud et al. juin 2012)	25
Figure 7. Caractéristiques morphologiques des sols hydromorphes caractéristiques de zones humides, modifié par CAEi d'après les classes d'hydromorphie du Geppa ; comparatif avec les Arrêtés Ministériels de 2008 et 2009 (d'après Chambaud et al. juin 2012).	25
Figure 8 : Exemples de végétation hygrophile et d'espèces caractéristiques des zones humides (photos F. Chambaud).	26
Figure 9 : Exemples de la diversité physionomique de zones humides (photos F. Chambaud).	28
Figure 10 : Classification des zones humides d'après des critères hydrogéomorphologiques (HGM) (Modifiée d'après Barnaud et Fustec (2007) et Brinson (1993)) et distinction de milieux continentaux connectés ou non aux cours d'eau.	31
Figure 11. Répartition des principaux types de zones humides continentales naturelles ou anthropisées le long du continuum fluvial, modifiée (Agence de l'eau, 2013).	32
Figure 12. Exemple de distribution des communautés végétales dans la plaine alluviale inondable de la Loire (Audry et Forest, document d'objectifs "vallée de la Loire entre Fourchambault et Neuville-sur-Loire, 2005).	33
Figure 13. Répartition des principaux types de zones humides littorales naturelles ou anthropisées (Barnaud et Fustec 2007)	33

Figure 14. Représentation schématisée d'une hydropériode. Inspiré de Gayet et al. (2016).....	34
Figure 15. Fonctions et processus fonctionnels d'une zone humide. D'après Bouzillé (2014).	35
Figure 16. Fonctionnement d'une zone humide, adaptée de Barnaud (2013) d'après Mitsch et Gosselink (2015).	37
Figure 17. Biens et services écosystémiques rendus par les zones humides en France, d'après CGDD (2018). ...	39
Figure 18. Dans Graillot et al. (2017) : « schéma du bilan hydrologique appliqué à une zone humide (Gilvear et Bradley 2009). Cas de figure le plus complexe qui tient compte de l'ensemble des flux et des interactions possibles entre la zone humide, l'atmosphère, les compartiments souterrain et superficiel ».	47
Figure 19. Schéma simplifié des processus assurant la circulation d'eau au sein d'une zone humide et les fonctions hydrologiques associées.	48
Figure 20. Modifiée d'après Bregmestre (2015) : représentation schématisée de l'eau dans le sol.	51
Figure 21. Paramètres et variables impliqués dans la capacité de stockage d'une zone humide. Les accolades peuvent être remplacées par "dépend de/du".	51
Figure 22. Modifiée d'après Wastiaux (2008) : Profil schématisée d'une tourbière haute et de quelques paramètres hydro-physiques. K : conductivité hydraulique à saturation. Pt : porosité totale. Pe : porosité efficace...	53
Figure 23 (gauche). D'après Acreman et Holden (2013), hydrogramme théorique d'un épisode de crue.....	59
Figure 24 (droite). Dans Barnaud et Fustec (2007), évolution du stockage de l'eau dans un milieu humide lors d'une crues à partir des hydrogrammes obtenus en entrée et sortie du milieu.....	59
Figure 25. Dans Acreman et Holden (2013) : Rôle et impact relatifs des zones humides et des modes de gestion sur l'intensité des inondations. Les cercles à gauche de la figure montrent la variation naturelle de l'intensité des inondations entre les bassins hydrographiques résultant des différences de type de sol (les autres caractéristiques du bassin étant égales), sans zones humides. Les autres cercles montrent l'ampleur relative des inondations dans les bassins hydrographiques présentant différents types de zones humides et différents modes de gestions.	61
Figure 26. Paramètres et variables impliqués dans la capacité de stockage d'une zone humide. Les accolades peuvent être remplacées par "dépend de/du".	64
Figure 27. Configurations favorables ou non au stockage d'eau dans la zone humide.	64
Figure 28. D'après Mitsch et Gosselink (2015). Une zone humide peut être (a) un puits de nutriments inorganiques, (b) une source de nutriments organiques et inorganiques, (c) une transformation des nutriments inorganiques en nutriments organiques.	67
Figure 29 : En haut dans Duchaufour et Blum (2001) : schématisation très simplifiée de la matière organique dans le sol (décomposition, humification et minéralisation) ; en bas dans Lehmann et Kleber (2015) schéma présentant une vision classique du cycle de la matière organique dans le sol (humifications, conservation, décomposition) et une approche consolidée de dégradation de la matière organique de manière continue et progressive.	69
Figure 30. Dans Rivett et al. (2008) : Séquence de consommation d'oxydants permettant l'oxydation (<i>i.e.</i> la dégradation) de la matière organique par respiration microbienne dans un sol saturé en eau. Modifié d'après (Korom 1992).....	72
Figure 31. Dans Gayet et al. (2016) : Représentation simplifiée du cycle du carbone dans une zone humide. CH ₄ = méthane, COD = carbone organique dissout, COP = carbone organique particulaire, MO = matière organique (adaptée de Mitsch et Gosselink (2007), Rydin et Jeglum (2013)).	74

Figure 32. Dans Villa et Bernal (2018) : (a) Superficie (exprimée en 10^6 km²) et quantité de carbone total (exprimée en Pg -C (Péta gramme de C) = 10^{15} g-C = 1 Gt-C (gigatonnes de C) = 10^9 t-C) dans les premiers mètres de certains biomes sélectionnés suivant leur grandes teneurs en carbone. Le biome « zones humides » ne fait pas de distinction de type et réfère ainsi à l'ensemble des zones humides à travers le monde. Cette figure est modifiée d'après Zedler et Kercher (2005). (b) Stocks de carbone (exprimé en Mg-C.ha⁻¹ soit 10^6 g-C.ha⁻¹) estimés dans certains types de zones humides, en comparaison avec les forêts tropicales. Les estimations relatives aux forêts tropicales sont issues de Brown et Lugo (1982). Les chiffres associés aux mangroves, marais salants et zones humides intertidales, zones humides boisées intertidales et marais intertidaux (définis selon la classification de Ramsar) sont tirées respectivement de McLeod et al. (2011), Pendleton et al. (2012) et Hopkinson et al. (2012). Les estimations du stock de C dans les tourbières septentrionales proviennent de Eville Gorham (1991), Mitra et Vlek (2005) et Zedler et Kercher (2005). La catégorie des zones humides d'eau douce couvrent tous les types de milieux rencontrés sous les climats tempérés et tropicaux calculé en soustrayant le stock et la superficie de carbone des zones humides côtières et des tourbières du Nord des estimations mondiales du stock et de la superficie de carbone des zones humides côtières et des tourbières du Nord à partir des estimations mondiales du stock de carbone et de la superficie des zones humides (Gorham, 1991; Mitra et al., 2005; Zedler et Kercher, 2005). 76

Figure 33. Dans Arrouyas et al. (2002) : Stocks de carbone des sols et occupations du sol. Les stocks de carbone déterminés ne sont pas à l'équilibre avec l'occupation du sol, mais correspondent à des moyennes mesurées. Les chiffres excluent la litière. 77

Figure 34 : dans Bartholomée et al. (2018) : Comparaison des stocks de C (exprimés en tonne (10^6 g) par hectares) de carbone par compartiment : (A) ZH herbacées non drainées et drainées ; (B) ZH herbacées non drainées et forestières. Les résultats des comparaisons des stocks de C par compartiment sont indiqués au-dessus des barres correspondantes : les différences non significatives sont indiquées par « NS », les différences significatives par des étoiles rouges. Les résultats sont issus de 24 parcelles localisées en Isère. 79

Figure 35. D'après Bacon et al. (2017) : schéma conceptuel des paramètres et variables influençant l'accumulation de carbone dans les zones humides. GEP : productivité globale de l'écosystème. 81

Figure 36. Dans Mitsch et al. (2013): Modèle conceptuel du cycle du carbone dans les zones humides, en tenant compte des échanges avec l'atmosphère. Fcs : flux de séquestration du carbone ; Fme : flux d'émissions du méthane ; GPP : productivité primaire ; Rp : respiration par les plantes ; Rs : respiration par le sol. 83

Figure 37. Dans Ecosphère (2014) : carte schématique du marais de Chautagne. 87

Figure 38. Issue de Porteret (2009), coupe topographique du marais de Chautagne d'ouest en est. Le niveau en bleu correspond à l'altitude actuelle du marais, tel que déterminée par Lidar en 2001 (Burgeap, 2001). Les parties supérieures sont des reconstitutions faites à partir de cartes et photos aériennes anciennes (IGN). 88

Figure 39. Relation entre le niveau de la nappe et les émissions de CO₂ en t CO₂ eq.ha⁻¹.an⁻¹, d'après Hooijer et Couwenberg (2012). 88

Figure 40. Dans Mitsch 2016 : Bilan global du carbone. Les flux (flèches) entre les différents compartiments sont exprimés en Pg.an-1 (1 Pg = 1 Gt = 10^{15} g) et les stocks en Pg. Les données concernant les émissions de méthane provenant des zones humides et des rizières sont extraites de Bloom et al. 2010, celles à propos des écosystèmes terrestres et combustibles fossiles sont issus du rapport du GIEC 2013. Enfin, le flux de piégeage du carbone par les zones humides est issu de Mitsch et al. 2013. 90

Figure 41. Dans Bacon et al. (2017) : Dynamique et effet rétroactif du bilan du carbone dans les tourbières et zones humides. PAR : rayonnement photosynthétique actif. 91

Figure 42. Modifiée d'après Dausse 2018. Cycle simplifié de l'azote dans les zones humides. Les éléments en rouge font références aux processus d'élimination permanent de l'azote. Les termes en orange correspondent aux processus d'élimination temporaire de l'azote, la dilution y participe également indirectement. Le terme de dissimilation fait référence à la réduction dissimilative des nitrates en ammonium (DNRA). L'anammox (*i.e.*

« anaérobie ammonium oxidation ») est le processus au cours duquel l'ammonium est oxydé par les nitrites en conditions anaérobie.....92

Figure 43. Dans Curie (2006) : schéma conceptuel du cycle de l'azote dans une zone humide alluviale (d'après Pinay et Decamps 1988).93

Figure 44. Dans Fisher et Acreman (2004) : Taux (en pourcentage) des zones humides étudiées qui diminuent ou augmentent les charges en azote en fonction de leur type. TN/TKN fait référence à l'azote total ou l'azote Kjeldahl. L'azote Kjeldahl fait référence à une méthode analytique de détermination de l'azote dans les eaux, qui dose principalement les formes organiques et ammoniacal.95

Figure 45. Dans Clément (2001), schéma résumant la rétention et la perte d'azote moyenne mesurée sur les 3 sites d'étude lors d'un cycle végétatif complet.102

Figure 46. Dans Curie (2006) : Localisation temporelle des processus de rétention et d'élimination d'azote au cours de l'année en climat tempéré. Le schéma qualifié de classique est celui mis en avant par les études de Michelin (2001) et Moneron (1999).104

Figure 47. Dans Clément (2001), modèle conceptuel de la régulation des flux d'azote provenant des nappes phréatiques. D'après Pinay et Décamps (1988).105

Figure 48. Distribution du phosphore dans l'environnement. La distinction entre les différentes formes particulaire du phosphore particulaire est représentée selon la version simplifiée initialement proposée par Williams et al. (1976). La fraction dissoute inclue également la fraction colloïdale, comprise entre 1 nm et 1 µm, parmi laquelle le phosphore est associé à des composés argileux, d'oxy-hydroxydes de fer et aluminium et à la matière organique (Jiang et al. 2015 ; Missong et al. 2018).111

Figure 49. Dans Fustec et Lefeuvre (2000). D'après Mitsch et Gosselink 1993. Représentation schématique du cycle du phosphore dans les zones humides. PO_4^{3-} : phosphates. POD : phosphore organique dissous. POP : phosphore organique particulaire. Ca-P : phosphates de calcium. Fe-P : phosphates de fer. Al-P : phosphates d'aluminium.....113

Figure 50. Dans Bol et al. (2018) : Schéma illustrant le concept de biogéochimie du paysage appliqué aux émissions de P dissous, colloïdal et particulaire dans les bassins versants (adapté de Gu et al. 2017).118

Figure 51. Dynamique du phosphore dans les zones humides ripariennes utilisées comme bande tampon enherbée (d'après Dupas et al. 2017).120

Figure 52. Dans Chambaud et al. (2012), les catégories d'habitats dans le bassin RMC125

Figure 53. Dans Gayet et al. (2016), méthode Eunis pour décrire un habitat en ZH126

Figure 54. Distribution de la végétation des zones humide le long d'un gradient d'humidité (Tiner 1991).127

Figure 55. Succession végétale forestière et cycle sylvigénétique (d'après Luca, Martin, Frey. 2011)128

Figure 56. Dans Simari (2016), les différents modèles pour décrire l'hétérogénéité spatiale du paysage.....133

Figure 57. Dans Beldjilali (2016), organisation paysagère simplifiée.133

Figure 58. Dans Sordello et al., (2014), Schéma du type de fragmentation du paysage134

Figure 59. Dans Clauzel et al. (2017), l'effet coupure135

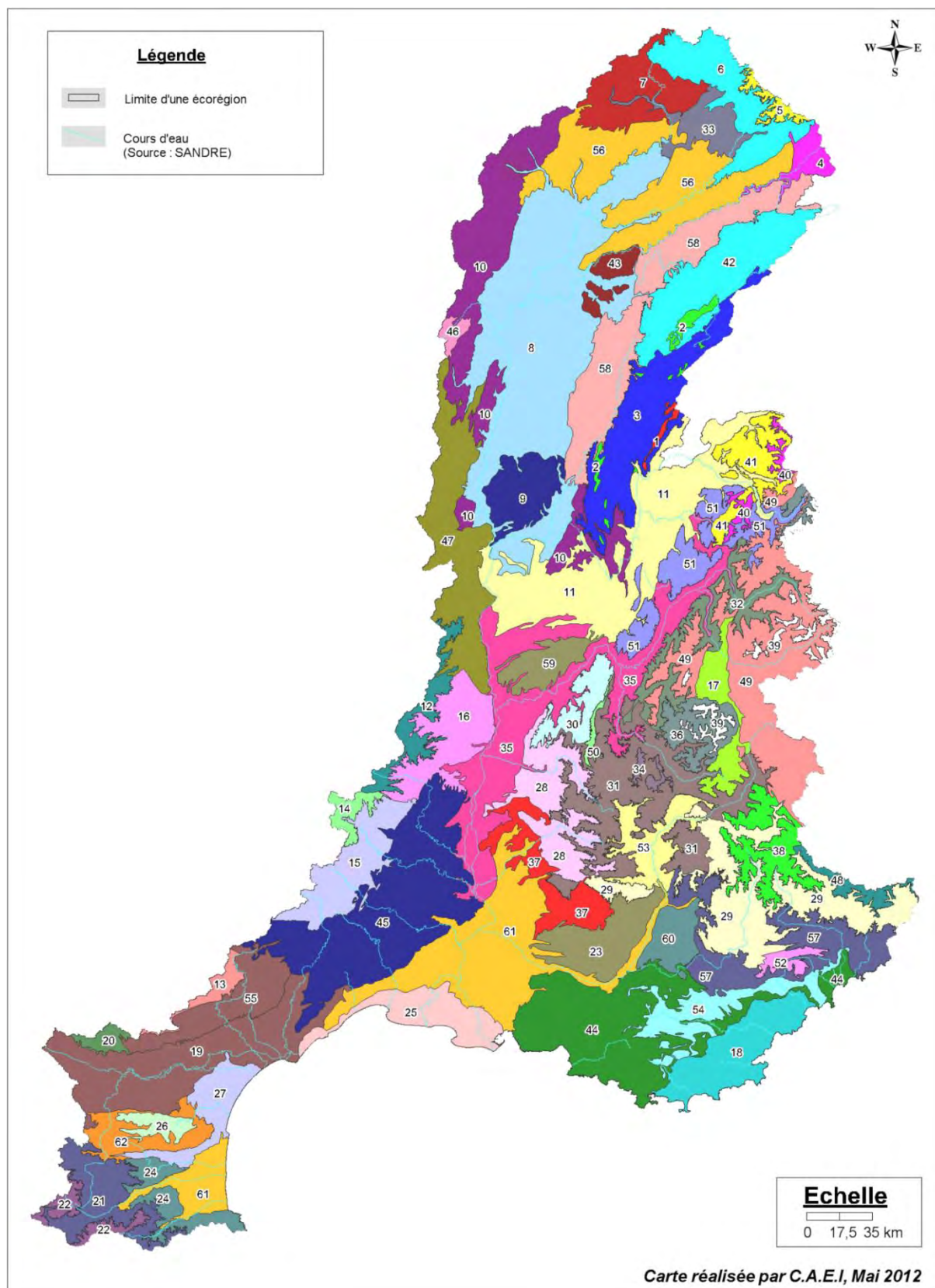
Figure 60. Dans Clauzel et al. (2017), la diminution des surfaces non-perturbées due à l'anthropisation. Le rapport de surface des zones centrales non-perturbées (en blanc) et des zones marginales perturbées (en gris) diminue rapidement avec la densité des infrastructures linéaires (effet coupure).135

Figure 61. Dans Biological Conservation (2019), l'effet parfois positif de la fragmentation.	136
Figure 62. Dans Morand et Carsignol (2019), la diminution de la population d'amphibiens due à la fragmentation.....	137
Figure 63. Dans Villemey et Archaux (2018), dispersion des papillons en fonction des corridors.	139
Figure 64. Les cinq sous-trames nationales (INPN, 2020)	140
Figure 65. Trame verte dans le bocage ligérien d'Artaix en Saône et Loire (photo F. Chambaud, 2010).	141
Figure 66 : Dans Morand et Carsigno (2019), ouvrages de franchissement permanents pour les amphibiens face aux réseaux routiers.	142
Figure 67. Dans Agence de l'eau Loire-Bretagne (2011), le cycle de l'azote en milieu humide.....	143
Figure 68 : aménagement piétons en zone humide (Agence de l'eau RMC 2018).	144
Figure 69. Hiérarchisation de la terminologie utilisée selon Aidoud et Clément (2014), (Anne Rapin, 2019). ...	146
Figure 84. Adaptée de Barnaud (2013), d'après Mitsch et Gosselink (2013), fonctionnement d'une zone humide.	147
Figure 71. La répartition des végétaux selon des gradients d'humidité en zone fluviale (Barnaud, 2009).	148
Figure 72. Dans Chambaud et al. (2003), diagnostic du degré d'hydromorphie des sols des zones humides avec la présence de quelques renoncules de prairies.	149
Figure 73. Schématisation de la localisation de l'intérêt fourragers et de la diversité taxonomique dans le val de Saône en fonction de la texture des sols et de leurs degrés d'hydromorphie révélés par quelques renoncules (Chambaud 2001).	150
Figure 74. Dans Bonis et al. (2014), exemple de mosaïque de végétation qui peut se trouver au sein d'un seul ancien bassin salicole dans le Marais Breton-Vendéen.....	151
Figure 75 : profil pédologique type d'un LUVISOL (sol brun lessivé) d'après Lemoine 2018.....	152
Figure 76. Dans Jabiol, Brêthes, Brun, Ponge, Toutain (1992), une classification morphologique et fonctionnelle des formes d'humus.	153
Figure 77. Décomposition de la matière organique (d'après Balesdent, 1996, dans AgroParisTech 2004).	154
Figure 78 : la dénitrification (Barnaud, 2009).	155
Figure 79 : le carbone : puits et source (Barnaud 2009).	156
Figure 80 : dans Evolution des formes d'azote minéral dans le sol (Educagri 2020).	156
Figure 81 : exemple du fonctionnement hydrologique et biogéochimique en prairies humides et marais (Eau France 2015).	157
Figure 82 : Modifié d'après Chambaud et Simonnot (2018), processus, fonctions et espace de bon fonctionnement.....	158
Figure 83. Dans Chambaud et Simonnot (2018), exemple de délimitation d'un espace de bon fonctionnement de la Tourbière de la grande Pile (d'après Ecosphère 2015).	159

ANNEXES

Annexe 1 : les écorégions

(dans guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée. 2012)



Annexe 1 : Tableau descriptif des caractéristiques des écorégions du bassin Rhône-Méditerranée

N°	Dénomination de l'écorégion	Etages	Composition géologique dominante	Relief
1	Jura subalpin	Subalpin	Calcaires massifs	Moyennes montagnes
2	Dépôts glaciaires jurassiens	Montagnard	Dépôts glaciaires	Dépressions en pied de versants ou sur plateaux
3	Haute - Chaîne du Jura	Montagnard	Calcaires massifs et séries carbonatées	Petites montagnes avec cluses, reculées et dépressions
4	Collines belfortaines	Collinéen	Roches détritiques non carbonatées et alluvions	Basses collines aux pentes douces
5	Vosges cristallines	Montagnard	Roches magmatiques, schistes métamorphiques et grès	Petites à moyennes montagnes
6	Dépression périvosgienne	Collinéen	Roches détritiques non carbonatées (grès)	Petits plateaux et vallées
7	Collines sous-vosgiennes	Collinéen	Marnes et évaporites	Alternance petits plateaux et collines
8	Plaine de la Saône et de la Bresse	Collinéen	Alluvions fluviales et quaternaires, Marnes	Plaine et terrasses alluviales
9	Dombes	Collinéen	Dépôts glaciaires	Plateau légèrement surélevé
10	Côtes calcaires Est	Collinéen	Calcaires massifs	Côtes festonnées
11	Rhône amont	Collinéen	Alluvions quaternaires, fluviales et molasses	Basses et hautes collines très denses bordant la plaine du Rhône
12	Monts d'Ardèche et Pilat	Montagnard	Roches métamorphiques et magmatiques	Petites montagnes
13	Massifs de Caroux et de l'Espinouse	Montagnard	Roches et schistes métamorphiques	Petites montagnes au relief variable
14	Mont Lozère et Hautes-Cévennes	Montagnard et Subalpin	Roches magmatiques et métamorphiques	Petites à moyennes montagnes au relief contrasté
15	Basses Cévennes schisteuses	Collinéen	Schistes métamorphiques	Forte densité de basses et hautes collines aux pentes accentuées
16	Vallées des Basses Cévennes et bordure rhodanienne	Collinéen	Roches métamorphiques et cristallines magmatiques	Basses et hautes collines avec vallées encaissées
17	Alpes subalpines	Subalpin et Alpin	Socle cristallin, flyschs et autres roches sédimentaires	Moyennes à hautes montagnes
18	Collines des Maures et l'Estérel	Collinéen	Roches métamorphiques et cristallines	Basses et hautes collines avec plaines et littoral
19	Plaines de l'Aude et de l'Hérault	Collinéen	Molasses et alluvions quaternaires	Plaine alluviale avec terrasses voire basses collines
20	Montagne noire audoise	Montagnard	Roches métamorphiques et cristallines magmatiques	Hautes collines à petites montagnes
21	Pyrénées orientales	Montagnard	Roches magmatiques, métamorphiques et sédiments primaires	Petites montagnes, chaînons accentués, quelques vallées
22	Hautes-Pyrénées orientales	Subalpin et Alpin	Roches magmatiques, métamorphiques et sédiments primaires	Hautes montagnes avec dépressions
23	Collines et massif du Luberon	Collinéen	Molasses calcaires et séries carbonatées	Basses et hautes collines accompagnées de petites plaines
24	Collines pyrénéennes	Collinéen	Schistes sédimentaires primaires et roches cristallines magmatiques	Basses et hautes collines avec un relief accentué
25	Plaine littorale méditerranéenne	Collinéen	Alluvions fluviales récentes et dépôts marins	Plaine littorale saumâtre
26	Corbières	Collinéen	Flyschs et roches sédimentaires	Basses et hautes collines
27	La Narbonnaise	Collinéen	Calcaires massifs, séries carbonatées et alluvions fluvio-marins	Plaine alluviale et basses collines
28	Val de Drôme et autres affluents	Collinéen	Alternance de marnes et de calcaires	Basses et hautes collines
29	Préalpes du Sud	Montagnard	Calcaires massifs, séries carbonatées et roches détritiques	Petites montagnes très érodées traversées par de nombreuses vallées
30	Massif calcaire du Vercors	Montagnard	Calcaires massifs	Petites montagnes, plateaux surélevés et vallées encaissées

				(gorges)
31	Préalpes du Dauphiné	Montagnard	Marnes	Petites montagnes avec relief accentué, vallées et dépressions
32	Préalpes schisteuses	Montagnard	Schistes métamorphiques	Petites montagnes aux sommets accentués avec des vallées encaissées
33	Collines de Haute-Saône	Collinéen	Marnes à évaporites, alluvions et séries carbonatées	Basses collines et petites plaines
34	Massif du Dévoluy	Subalpin et Alpin	Marnes et séries carbonatées	Moyennes montagnes, relief accentué et érodé, vallées encaissées
35	Plaine alluviale du Rhône et de l'Isère	Collinéen	Alluvions fluviatiles et quaternaires	Plaine avec terrasses alluviales
36	Massif des Ecrins - Mont-Blanc	Subalpin et Alpin	Roches cristallines et métamorphiques	Moyennes à hautes montagnes avec vallées encaissées et dépressions
37	Collines calcaires méditerranéennes	Collinéen	Calcaires massifs	Basses collines et plateaux
38	Massifs alpins sédimentaires	Subalpin et Alpin	Flyschs sédimentaires et séries carbonatées	Moyennes et hautes montagnes avec relief accentué et vallées encaissées
39	Neiges éternelles alpines	Nival	Roches cristallines magmatiques et métamorphiques	Hautes montagnes (glaciers, dépressions importantes)
40	Hautes-Préalpes calcaires	Subalpin et Alpin	Séries et roches carbonatées	Moyennes à hautes montagnes très érodées avec vallées encaissées
41	Massifs Chablais-Aravis	Montagnard	Flyschs sédimentaires et séries carbonatées	Petites à moyennes montagnes érodées, vallées encaissées et dépressions
42	Plateaux surélevés du Jura	Montagnard	Calcaires massifs et séries carbonatées	Plateaux tabulaires
43	Forêts alluviales de Saône	Collinéen	Marnes et alluvions quaternaires	Plaine
44	Collines calcaires de Basse Provence	Collinéen	Calcaires massifs, séries et roches détritiques carbonatées	Basses et hautes collines à petites montagnes
45	Garrigues subcévenoles	Collinéen	Calcaires massifs	Plaine, collines et petites montagnes
46	Bassins périphériques du Morvan	Collinéen	Roches cristallines magmatiques et alluvions récentes	Basses collines et vallées
47	Bordure orientale du Massif Central	Collinéen	Roches métamorphiques et cristallines magmatiques	Alternance de basses et de hautes collines
48	Mercantour	Subalpin et Alpin	Roches métamorphiques (gneiss)	Moyennes à hautes montagnes, vallées encaissées et dépressions
49	Massifs des Alpes internes	Subalpin et Alpin	Schistes métamorphiques	Hautes montagnes, dépressions et relief accentué
50	Hauts-plateaux et chaîne du Vercors	Subalpin	Calcaires massifs	Hauts-plateaux et moyennes montagnes
51	Préalpes du Nord	Montagnard	Calcaires massifs, marnes et séries carbonatées	Petites montagnes (monts) érodées avec vallées et dépressions
52	Plateaux calcaires de Provence	Montagnard	Calcaires massifs	Plateaux surélevés et petites montagnes
53	Confluence Vallées Buech et Durance	Collinéen	Marnes et alluvions fluviatiles	Vallées, coteaux et petites montagnes
54	Collines marneuses de Basse Provence	Collinéen	Marnes et évaporites	Basses collines très denses
55	Avant-monts du Languedoc	Collinéen	Schistes sédimentaires et roches détritiques cristallines	Basses et hautes collines avec petites plaines
56	Plateaux haut-Saônois	Collinéen	Calcaires massifs et séries carbonatées	Plateaux
57	Bordure dignoise	Collinéen	Calcaires massifs et séries carbonatées	Petites montagnes et plateaux localisées
58	Plateaux jurassiens	Collinéen	Calcaires massifs et marnes	Plateaux peu élevés et vallées encaissées
59	Collines molassiques entre Rhône et Isère	Collinéen	Molasses	Basses et hautes collines avec petites vallées

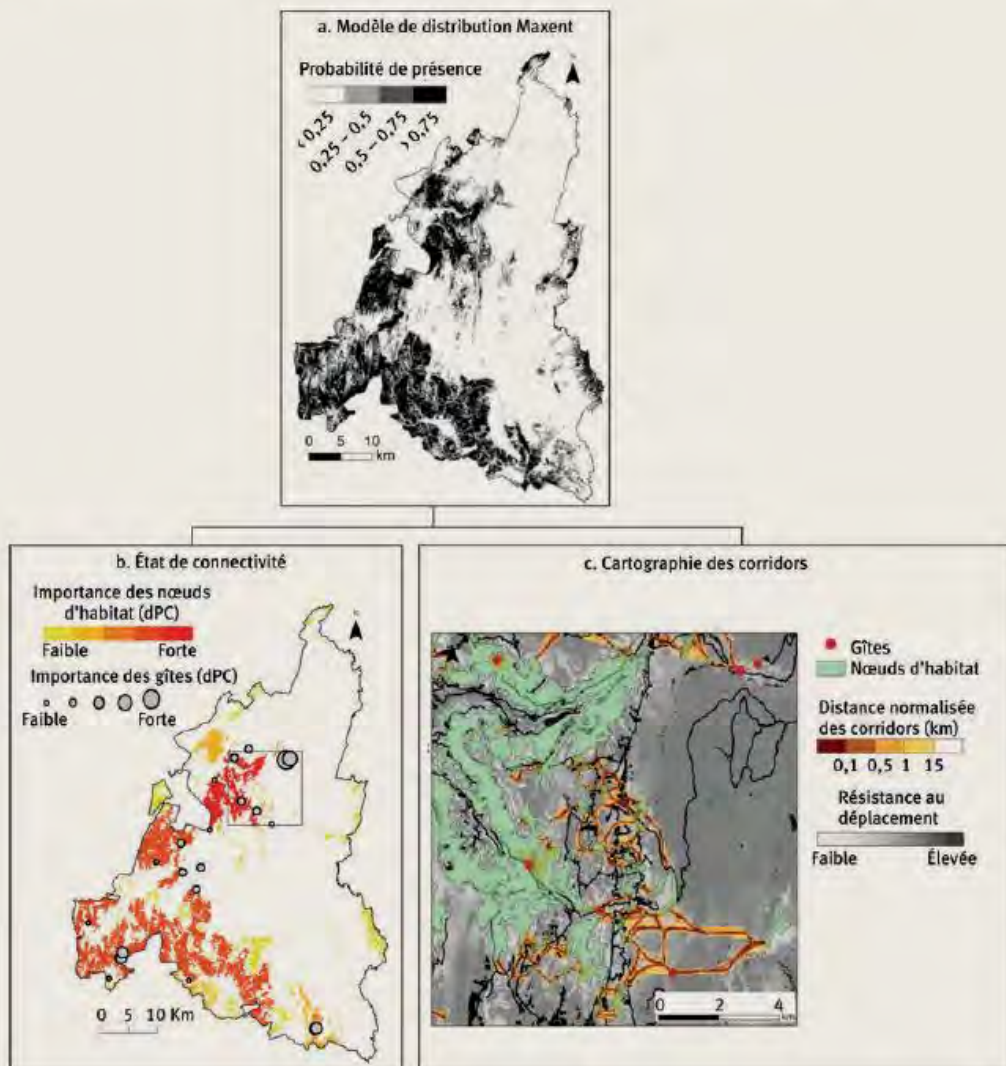
60	Valensole	Collinéen	Roches détritiques carbonatées	Plateaux tabulaires dominés par des collines et des coteaux
61	Plaine alluviale méditerranéenne	Collinéen	Alluvions fluviales et quaternaires	Plaine avec terrasses alluviales bordées par de basses collines
62	Bordure orientale des Pyrénées	Collinéen	Calcaires massifs et séries carbonatées	Hautes et basses collines avec vallées encaissées

Annexe 2 : Outils de protection des zones humides. Dans (MAAF 2015), d'après les travaux de Cizel (2010).



Annexe 3 : Projections spatiales du modèle de distribution et de connectivité du Petit Rhinolophe sur le massif du Vercors (M. Le Roux et S. Luque, 2014).

③ Projections spatiales du modèle de distribution et de connectivité du Petit Rhinolophe sur le massif du Vercors.



Annexe 4

Principaux habitats humides Corine Biotopes, rencontrés dans le bassin Rhône-Méditerranée avec précision de leur composition botanique et de leurs sols caractéristiques

(dans guide pour la reconnaissance des zones humides du bassin Rhône-Méditerranée. 2012)

1. HABITATS LITTORAUX ET HALOPHILES

- ❖ 11.4 Herbiers des eaux saumâtres : Ruppie maritime
- ❖ 15. Marais, communautés continentales et côtières halophiles. SALISOLS, SODISOLS et THALASS
- ❖ 15.113 Herbiers des eaux saumâtres : salicornes. SALISOLS, SODISOLS et THALASSOSOLS.
- ❖ 15.5 Prés salés méditerranéens : Jonc maritime, Jonc aigu, Jonc de Gérard, Aster maritime, Laiteron maritime, Laîche étirée, Puccinellie distante, Elurope des grèves. REDUCTISOLS, REDOXISOLS.
- ❖ 15.61 Fourrés des marais salés méditerranéens : Salicornes glauque, Obione, Pourpier marin. SALISOLS, SODISOLS et THALASSOSOLS.

2. MILIEUX AQUATIQUES NON MARINS

- ❖ 22.2 Galets ou vasières non végétalisés : FLUVIOSOLS, THALASSOSOLS, SALSISOLS
- ❖ 22.3 Communautés amphibies :
- ❖ 22.31 Communautés amphibies pérennes septentrionales : Scirpe épingle, Isoètes, Littorelle à une fleur, Rubanier à larges feuilles, Scirpe à nombreuses tiges, Scirpe flottant. FLUVIOSOLS-REDOXISOLS, REDUCTISOLS.
- ❖ 22.32 Gazons amphibies annuels septentrionaux : Scirpe à inflorescence ovoïdes, Jonc bulbeux, Jonc des crapauds, Renoncule flammette, Hydrocotyle, Jonc des vasières, Souchet étalé, Souchet brun, Souchet comestible, Laîche de bohème, Limoselle aquatique, Elatine à six étamines, Lindernie couchée, Cicendie filiforme... REDUCTISOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS
- ❖ 22.33 Groupements à Bidens tripartitus : bidents, Rorippe des marais, Patience maritime, Renoncule rampante, Renoncule scélérate, Léersie faux riz... REDUCTISOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.
- ❖ 22.34 Groupements amphibiens méridionaux : Marsilée à quatre feuilles, Marsilée pubescente, Pilulaire, Jonc des crapauds, Jonc nain, Jonc à inflorescences globuleuses... REDUCTISOLS.
- 22.4 Végétation s aquatiques :
- ❖ 22.43 Végétations enracinées flottantes.
- 24 Eaux courantes :
- ❖ 24.21 Bacs de graviers des cours d'eau sans végétation : FLUVIOSOLS.
- ❖ 24.22 Bacs de graviers végétalisés : Epilobe de Fleischer, Saxifrage des ruisseaux, Myricaire d'Allemagne, aulnes, Reine des prés, Pétaite... FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.
- ❖ 24.31 Bacs de sables des rivières sans végétation : FLUVIOSOLS
- ❖ 24.32 Bacs de sables des rivières pourvus de végétation : aulnes, Orme champêtre, Frêne à feuilles étroites, Saule blanc, Peuplier noir... FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.
- ❖ 24.5 Dépôts d'alluvions fluviales limoneuses avec ou sans végétation : Bidents, Rorippe amphibie, Chénopode rouge, Paspale à deux épis, Souchet brun, Polypogon vert. FLUVIOSOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.

3 LANDES, FRUTICEES, PELOUSES ET PRAIRIES

- ❖ 31.1 Landes humides : Bruyère à quatre angles, sphaignes, Molinie bleuâtre. HISTOSOLS, PODZOSOLS humiques et humodoriques.
- ❖ 31.4 Landes alpines et boréales : Airelle des marais. HISTOSOLS leptiques, PODZOSOLS humiques et humodoriques.
- ❖ 31.6 Fourrés subalpins et communautés de hautes herbes
- ❖ 31.6211 Brousses à saules bas des alpes : Saule hastée. FLUVIOSOLS-REDOXISOLS
- ❖ 31.6212 Brousses alpines à saules prostrées : Saule bleuâtre. COLLUVIOSOLS-REDOXISOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.

❖ 31.63 Mégaphorbiaies subalpines avec buissons : Aconit casque de Jupiter, Trolle d'Europe, Cirse à feuille différentes, Pédiculaire feuillée, Valériane des Pyrénées, Tozzie des alpes. REDUCTISOLS, REDOXISOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.

37. Prairies humides et mégaphorbiaies

❖ 37.1 Communautés à Reine des prés et communautés associées : Reine des prés, Angélique des bois, Cirse des marais, Canche cespiteuse, Epilobe poilu, Géranium des marais, Scutellaire à feuilles hastées, Eupatoire chanvrine, Lysimaque commune, Salicaire, Baldingère, Bistorte. REDUCTISOLS, REDOXISOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS, FLUVIOSOLS-REDUCTISOLS.

❖ 37.2 Prairies humides eutrophes : Populage des marais, Cirse des marais, Cirse des ruisseaux, Cirse des maraîchers, Scirpe des bois, Epiaire des marais, Brome en grappes, Lychnis fleur de coucou, Cardamine des prés, Gratiola officinale, Fritillaire pintade, Benoîte des ruisseaux, Bistorte, Séneçon aquatique, Myosotis des marais, Trolle d'Europe, Canche cespiteuse, Angélique des bois, Jonc diffus, Jonc filiforme, Jonc aggloméré, Jonc infléchi, Vulpin genouillé... REDUCTISOLS.

❖ 37.3 Prairies humides oligotrophes : Molinie, Succise des prés, Canche cespiteuse, Ail à tige anguleuse, Cirse anglais, Trolle d'Europe, Gentiane à feuilles d'Asclépiade, Gentiane pneumonanthe, Silaüs des prés, Sélin à feuilles de Carvi, Iris de Sibérie, Laîche faux panic, Parnassie des marais, Gaillet des fanges, Crépides des marais, Inule des fleuves, Ophioglosse commun, Jonc aggloméré, Scirpe cespiteux. REDUCTISOLS, REDUCTISOLS histiques, REDOXISOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.

❖ 37.4 prairies humides méditerranéennes à grandes herbes : Molinie bleuâtre, Scirpe en jonc, Agrostide stolonifère, Souchet long, Choin noir, Jonc maritime, Jonc aigu, Millepertuis tomenteux, Millepertuis à quatre angles, Pulicaire dysentérique, Succise des prés, Silaüs des prés, Pimprenelle officinale, Cirse de Montpellier, Séneçon doré, Dorycnie dressée. REDUCTISOLS, REDOXISOLS.

❖ 37.5 Prairies méditerranéennes rases : Canche moyenne, Brunelle à feuille d'Hysope, Plantain maritime. REDUCTISOLS.

❖ 37.7 Ourlets des cours d'eau : Liseron des haies, Angélique officinale, Guimauve officinale, Pétaïte hybride, Cirse des maraîchers, Eupatoire chanvrine, Epilobe poilu, Laiteron des marais. FLUVIOSOLS-REDUCTISOLS, FLUVIOSOL-REDOXISOL.

❖ 37.8 Mégaphorbiaies alpines et subalpines : Cirse à feuilles différentes, Aconit casque de Jupiter, Trolle d'Europe, Doronique d'Autriche, Pédiculaire feuillée, Valériane des Pyrénées, Tozzie des alpes. REDUCTISOLS, REDUCTISOLS histiques, FLUVIOSOLS-REDUCTISOLS.

38.3 Prairies de fauche de montagne : Crépides des Pyrénées, Bistorte, Valériane rampante, Trolle d'Europe, Cerfeuil hérissé. REDUCTISOLS, REDUCTISOLS histiques, REDOXISOLS.

4 FORETS

❖ 41.B11 : Bois de Bouleau humides : Molinie bleuâtre, Canche cespiteuse. REDUCTISOLS, REDOXISOLS, LUVISOLS-REDOXISOLS, PLANOSOLS.

❖ 42.213, 42.225 Pessières subalpines et montagnardes intra-alpines à sphaignes (42.213, 42.225) : sphaignes, Prêle des bois. REDUCTISOLS histiques, HISTOSOLS.

❖ 44.1 Formations riveraines à saules : Myricaie d'Allemagne, Argousier, Saule pourpre, Saule prunieux, Saule blanc, Saule fragile, Peuplier noir, Frêne à feuilles étroites. FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.

❖ 44.2 Galeries d'Aulne blanc : Aulne blanc. FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.

❖ 44.3 Forêt de frênes et d'aulnes des fleuves médio-européens : Aulne glutineux, Aulne blanc, Merisier à grappes, groseilliers, Laîche espacée, Laîche pendante, Laîche maigre, Patience sanguine, Cardamine amère, Dorines à feuilles alternes, Dorine à feuilles opposées, Impatience ne me touchez pas, Reine des prés... FLUVIOSOLS-REDUCTISOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS, REDUCTISOLS, REDOXISOLS.

❖ 44.4 Forêts mixtes de chênes, d'ormes et de frênes des grands fleuves : Orme lisse, Frêne à feuilles étroites, Peuplier blanc, Peuplier noir, Aulne glutineux, Houblon. FLUVIOSOLS-REDOXISOLS.

❖ 44.5 Galeries méridionales d'aulnes et de bouleaux : Aulne glutineux, Aulne de Corse, Frêne à feuilles étroite, Osmonde royale. FLUVIOSOLS-REDUCTISOLS.

❖ 44.6 Forêts méditerranéennes de peupliers, d'ormes et de frênes : Peuplier blanc, Peuplier noir, Frêne à feuilles étroites, Saule blanc, Aulne glutineux, Ronce bleuâtre, Houblon, Laîche pendante. FLUVIOSOLS-REDOXISOL.

❖ 44.8 Galerie et fourrés riverains méridionaux : Laurier rose, Gattilier, Canne de Ravenne, Canne de Provence. FLUVIOSOLS-REDOXISOLS

❖ 44.9 Bois marécageux d'Aulne, de Saule et de Myrte des marais : Aulne glutineux, Laîche allongée, Polystic des marécages, Fougère spinuleuse, Osmonde royale, Morelle douce-amère, Liseron des haies, Groseillier noir, Laîche paniculée, Laîche élevée, Laîche des marais, Bourdaine, sphaignes, Saule à oreillettes, Saule cendré, Saule à cinq étamines. REDUCTISOLS, REDUCTISOLS histiques, REDOXISOLS, HISTOSOLS.

❖ 44.A Forêts marécageuses de bouleaux et de conifères : Bouleau nain, Molinie bleuâtre, sphaignes, Myrtille, Canneberge, Airelle des marais, Airelle rouge, Linaigrette vaginée, Andromède à feuille de Polium, Laîche à bec, Laîche étoilée, Laîche noire, Jonc à tépales aigus, Narthécie des marais, Lysimaque commune. HISTOSOLS, HISTOSOLS-REDUCTISOLS.

5 TOURBIÈRES ET MARAIS

51 Tourbières hautes

❖ 51.11 Buttes, bourrelets et pelouses tourbeuses : sphaignes, Canneberge, Andromède à feuille de Polium, Scirpe cespiteux, Airelle rouge, Airelle des marais, Polytric dressé. HISTOSOLS.

❖ 51.12 Tourbières basses : sphaignes, Scheuchzérie des marais, Linaigrette à feuille étroite, Rhynchosporées, Menyanthe, Laîche pauciflore, Laîche des boursiers, Lycopode inondé. HISTOSOLS.

❖ 51.14 Suintement et rigoles de tourbières : Narthécie des marais, Myrte des marais. HISTOSOLS.

❖ 51.15 Garnitures de bordures : Linaigrette à feuilles étroites, Linaigrette vaginée, Linaigrette des alpes, Laîche à bec, Laîche jaunâtre, Parnassie des marais. HISTOSOLS, HISTOSOLS-REDUCTISOLS.

❖ 51.2 Tourbière à Molinie bleue : Molinie bleuâtre. HISTOSOLS, HISTOSOLS-REDUCTISOLS.

52 Tourbière de couverture : sphaignes, Narthécie des marais, Scirpe cespiteux, Choin noir, Linaigrette à feuille étroite, Linaigrette vaginée, Scheuchzérie des marais. HISTOSOLS.

53 Végétation de ceinture des bords des eaux

❖ 53.1 Végétation de ceinture des bords des eaux : Phragmite, Scirpe des marais, Baldingère, Glycérie, Sagittaire, Rubanier, Massettes, Sagittaire, Acore odorant, Butome en ombelles, Scirpe des marais, Jonc maritime, Scirpe triquètre, Scirpe du littoral, Scirpe piquant. REDUCTISOLS.

❖ 53.2 Communautés à grandes Laîches : Laîche aigue, Laîche distique, Laîche des marais, Laîche paniculée, Laîche vésiculeuse, Laîche des rives, Laîche des renards, Laîche élevée, Laîche cespiteuse, Laîche paradoxale, Laîche de Buxbaum, Laîche cuivrée. HISTOSOLS, HISTOSOLS-REDUCTISOLS, REDUCTISOLS.

❖ 53.3 Végétation à Cladium mariscus : Cladium marisque. REDUCTISOLS, REDUCTISOLS histiques.

❖ 53.4 Bordures à Calamagrostis des eaux courantes : glycérie, Leersie faux riz, rubaniers, Catabrose aquatique, cressons, Véronique des chevaux, Véronique mouron d'eau, Berle dressée. REDUCTISOLS.

❖ 53.5 Jonçaie hautes : Jonc diffus, jonc infléchi, Jonc aggloméré. REDUCTISOLS, REDOXISOLS.

❖ 53.6 Formations riveraines de cannes : Canne de Provence, Canne de Plin, Canne de Ravenne. FLUVIOSOLS-REDOXISOL.

54 Bas marais, tourbières de transition et sources.

❖ 54.1 Sources : Montie des fontaines, Saxifrage étoilé, Saxifrage aquatique, Saxifrage des ruisseaux, Epilobe à feuilles de mouron, Céraistre à trois styles, Cardamine amère, Cardamine flexueuse, Dorine à feuilles alternes, Dorine à feuilles opposées, Grande Prêle, Arabette à feuilles de pâquerette, Grassette commune, Laîche de Davall. REDUCTISOLS et sol brut gorgé d'eau.

❖ 54.2 Bas marais alcalins : Choin noirâtre, Choin ferrugineux, Laîche de Davall, Molinie, Laîche jaunâtre, Laîche de Host, Laîche faux panique, Jonc à tépales obtus, Scirpe pauciflore, Tofieldie à calicules, Orchis incarnata, Orchis de Traunsteiner, Orchis couleur de sang, Liparis de Loesel, Epipactis des marais, Grassette commune, Primevère farineuses, Linaigrette à larges feuilles, Scirpe cespiteux, Parnassie des marais, Swertie pérenne, Phragmite, Eupatoire chanvrine, Lysimaque commune, Cladium marisque... HISTOSOLS, HISTOSOLS-REDUCTISOLS, REDUCTISOLS histiques, REDUCTISOLS.

❖ 54.3 Gazons riverains artico-alpins : Laîche bicolore, Laîche à petites soies, Laîche maritime, Laîche noir-brunâtre, Kobrésie simple, Scirpe nain, Jonc arctique, Jonc à trois glumes, Petite massette, Massette de Shuttleworth, Laîche de Davall, Laîche dioïque, Laîche capillaire, Laîche noire, Blysme comprimée, Scirpe pauciflore, Scirpe cespiteux, Primevère farineuse, Tofieldie à calicules. REDUCTISOLS et Sol brut gorgé d'eau.

❖ 54.4 Bas marais acides : sphaignes, Laîche noire, Laîche à bec, Laîche de Lachenal, Laîche étoilée, Jonc filiforme, Linaigrette à feuilles étroites, Linaigrette de Scheuchzer, Linaigrette vaginée, Scirpe cespiteux, Violette des marais, Renoncule flammée, Parnassie des marais, Pédiculaire des marais. HISTOSOLS.

- ❖ 54.5 Tourbières de transition : sphaignes, Laîche filiforme, Linaigrette grêle, Menyanthe, Laîche à bec, Laîche noire, Laîche faux panic, Narthécie des marais, Canneberge, Laîche pauciflore, Laîche des boursiers, Pédiculaire des marais, Hydrocotyle commun, Scheuchzérie des marais, Linaigrette à larges feuilles, Andromède à feuille de Polium, Rhynchospora blanche, diverses Droséra... HISTOSOLS.
- ❖ 54.6 Communautés à Rhynchospora alba : Rhynchospora blanche, Rhynchospora fauve, Droséra à feuilles rondes, Droséra intermédiaire, Lycopode des marais... HISTOSOLS.

6 ROCHERS CONTINENTAUX, EBOULIS ET SABLES

- ❖ 62.51 Falaises continentales humides méditerranéennes : Capillaire de Montpellier, Grassette à grandes fleurs, Violette des marais. Sol brut humide.

8 TERRES AGRICOLES ET PAYSAGES ARTIFICIELS

- ❖ 81.2 Prairies humides améliorées. REDOXISOLS, REDUCTISOLS, FLUVISOLS-REDOXIQUES
- ❖ 82.4 Cultures inondées. REDOXISOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS
- ❖ 83.3211 Plantations de peupliers avec strate herbacée élevée (Mégaphorbiaie) : Reine des prés, Laîche des marais, Populage des marais, Renoncule rampante, Renoncule à feuilles d'ophioglosse, Euphorbe des marais, Angélique des bois, Cirse des marais, Canche cespiteuse, Epilobe poilu, Géranium des marais, Scutellaire à feuilles hastées, Eupatoire chanvrine, Lysimaque commune, Salicaire, Baldingère... REDUCTISOLS, REDOXISOLS, FLUVIOSOLS-REDOXISOLS, FLUVIOSOLS-REDUCTISOLS.



FONCTIONS HYDROLOGIQUES, BIOGEOCHIMIQUES ET BIOLOGIQUES DES ZONES HUMIDES

Éléments de connaissance

Ce document rassemble les principales connaissances scientifiques sur les fonctions hydrologiques, biogéochimiques et biologiques des zones humides. Il est illustré par des retours d'expérience de restauration étudiés dans les bassins Rhône-Méditerranée et de Corse, ainsi que dans d'autres bassins en France et à l'étranger.

Il met à disposition des gestionnaires de milieux et services techniques des collectivités, de l'État et de ses établissements publics, les connaissances les plus actuelles sur ces fonctions des zones humides dont la restauration ou la protection sont indispensables pour atteindre le bon état des eaux, une gestion équilibrée de la ressource en eau et préserver la biodiversité.

Connaître ces fonctions et comprendre leurs interactions permet de mieux les protéger pour tirer tous les bénéfices des services offerts par ces milieux, comme invitent à le faire les schémas directeurs d'aménagement et de gestion des eaux (SDAGE) Rhône-Méditerranée et de Corse.

© illustration couverture : François Chambaud (Zone humide de bas fond dans le Diois)