

Université de Montréal

**Cycle des nutriments dans les mares d'une tourbière
ombrotrophe du sud du Québec**

par Julien Arsenault

Département de géographie
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté
en vue de l'obtention du grade de M.Sc.
en géographie

Janvier 2018

© Julien Arsenault, 2018

Résumé

Les mares sont abondantes dans les tourbières nordiques mais aucune recherche ne s'est penchée spécifiquement sur les cycles des nutriments dans ces environnements. Ce mémoire vise donc à comprendre les cycles de l'azote (N), du phosphore (P) et du carbone (C) dans les mares d'une tourbière ombrotrophe du sud du Québec, et à déterminer quels facteurs environnementaux contrôlent ces cycles. Pour ce faire, les relations entre la chimie des mares et leurs caractéristiques physiques et biologiques ont été étudiées. Les caractéristiques des mares expliquaient 28.2% de la variation dans la chimie de l'eau entre les mares. De cette variation, 81.9% et 14.8% étaient expliqués respectivement par la profondeur et le type de végétation entourant les mares. Les mares les moins profondes présentaient des concentrations en C et en N beaucoup plus élevées que les mares les plus profondes. Le C organique des mares où la végétation était dominée par des conifères était en outre plus récalcitrant à la décomposition que celui des mares où la végétation était composée majoritairement de mousses. L'influence de la profondeur a été confirmée par un suivi saisonnier de mares de tailles différentes. Au cours de la saison de croissance 2016, la biogéochimie des mares de faible profondeur et des mares les plus profondes a évolué de façon significativement différente. Les concentrations en P étaient minimales dans toutes les mares et tout au long de l'été, confirmant l'aspect limitatif de cet élément dans ces environnements. Mes travaux ont démontré que la chimie d'une tourbière ombrotrophe n'est pas seulement dictée par les intrants atmosphériques, mais aussi par des processus biogéochimiques internes. Cette étude a donc permis de mettre en lumière la complexité de ces environnements.

Mots-clés : Biogéochimie, mares, tourbières, nutriments, azote, phosphore, carbone, limnologie

Abstract

Open-water pools are common features in northern peatlands but their nutrient biogeochemistry has seldom been studied. The goal of this thesis is to understand the nitrogen (N), phosphorus (P) and carbon (C) cycles in pools of an ombrotrophic peatland located in southern Québec and to determine the environmental factors controlling such cycles. The relationship between pool water chemistry and their physical and biological characteristics were studied. Pool characteristics significantly explained 28.2% of the variation in water chemistry. Of this, 81.9% and 14.8% were respectively explained by pool depth and the dominant vegetation type surrounding the pools. Shallow pools had higher C and N concentrations than deep pools. Organic C (OC) from pools where vegetation was dominated by coniferous trees was also more recalcitrant to decomposition than OC from pools where vegetation was mainly composed of mosses. The influence of depth on pool biogeochemistry was confirmed by a seasonal survey of pools of different sizes. Over the course of the 2016 growing season, nutrient biogeochemistry from shallow and deep pools significantly evolved differently. All summer long, P concentrations were low in all pools, indicating that ombrotrophic peatland pools are P-limited. My work has shown that water chemistry in a rain-fed peatland is not only determined by atmospheric inputs, but also by internal biogeochemical processes. This study highlights the complexity of these environments.

Keywords : Biogeochemistry, open-water pools, peatlands, nutrients, nitrogen, phosphorus, carbon, limnology

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Table des matières.....	iii
Liste des tableaux.....	v
Liste des figures.....	vi
Liste des sigles et abréviations.....	viii
Remerciements.....	xiii
Introduction générale.....	1
Chapitre 1. Contexte de recherche.....	3
1.1 Les processus biogéochimiques.....	3
1.1.1 L'azote.....	5
1.1.2 Le phosphore.....	8
1.2 Les mares : biogéochimie des lacs ou des tourbières?.....	10
1.2.1 Les mares de tourbières.....	10
1.2.2 Caractéristiques des tourbières ombrotrophes boréales.....	13
1.2.3 Caractéristiques des lacs boréaux.....	15
1.3 Profils et limitations en nutriments dans les tourbières et lacs boréaux.....	16
1.4 Interactions entre C, N et P.....	20
1.5 Biogéochimie des mares de tourbières.....	22
1.6 Objectifs de recherche.....	23
Chapitre 2. Environmental controls of C, N and P biogeochemistry in peatland pools.....	24
2.1 Avant-propos.....	24
2.2 Abstract.....	25
2.3 Introduction.....	26
2.4 Methodology.....	27
2.4.1 Site description.....	27
2.4.2 Pool measurements and sampling scheme.....	29

2.4.3 Sample collection and analysis	31
2.4.4 Statistical analysis	32
2.5 Results	33
2.5.1 Environmental controls on pool water chemistry	33
2.5.2 Temporal patterns of pool biogeochemistry	35
2.6 Discussion	39
2.6.1 Environmental controls on pool biogeochemistry	39
2.6.2 Temporal patterns of pool biogeochemistry	41
2.7 Conclusion	42
Chapitre 3. Discussion générale.....	44
3.1 Distinctions entre les mares et la tourbe	44
3.2 Distinctions entre les mares et les lacs.....	45
3.3 Implications de l'étude.....	46
Conclusion générale.....	48
Bibliographie.....	50
Annexe A. Données physico-chimiques des mares, de mai à octobre 2016.....	65
Annexe B. Photos du site de recherche.....	75

Liste des tableaux

Table I. Physical and chemical properties of the pools (n = 62) surveyed on July 26th, 2016. TP concentrations were near or below the detection limit of the analyzer..... 33

Table II. Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes (n = 9). Data shown here are those of July 26th, 2016 and were taken the same day as the data taken to assess the environmental controls on water chemistry (Table I). Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer. 38

Liste des figures

- Figure 1. Cycle simplifié du N dans les milieux d'eau ouverte. Les intrants issus du bassin versant ne sont pas intégrés pour refléter la réalité des tourbières ombrotrophes. L'azote total représente l'azote organique et inorganique, particulaire ou dissout. Figure originale par Julien Arsenault (2018). 7
- Figure 2. Cycle simplifié du P dans les milieux d'eau ouverte. Les intrants issus du bassin versant ne sont pas intégrés pour refléter la réalité des tourbières ombrotrophes. Le phosphore total représente le phosphore organique et inorganique, particulaire ou dissout. Figure originale par Julien Arsenault (2018). 9
- Figure 3. Arrangement des mares de tourbières ombrotrophes. (A) Hammarmossen, Suède : le patron de distribution des mares est influencé par la pente de la tourbière. Photo tirée de Foster et al. (1988). (B) Grande plée Bleue, Canada (détail) : le complexe de mares ne présente pas d'arrangement spatial spécifique. Photo aérienne numérisée du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, (2004: HMQ-120 ; 191). 12
- Figure 4. Profils estivaux typiques du N et du P dans les écosystèmes nordiques. Les données utilisées pour les profils de tourbières sont issues de Wang et al. (2015), les profils de lacs sont modifiés de Wetzel (2001). Figure originale par Julien Arsenault (2018). 18
- Figure 5. Location of the study site, pool distribution and mean depth at the Grande plée Bleue peatland. Map based on a DigitalGlobe® remote sensing photo. 28
- Figure 6. Distribution of the 156 pools measured at the study site according to their depth and area. The enlarged pictograms represent the pools that were sampled 10 times from mid-May to late October 2016. 30
- Figure 7. Redundancy analysis showing the influence of environmental characteristics on the surveyed pools. Depth and vegetation significantly explained variations in pool water. 34

Figure 8. Relationships between pool water chemistry and environmental variables. **(A, B, C)** Pearson’s correlation coefficient (r) between pool depth and DOC, pH and TN. **(D)** One-way ANOVA and post-hoc test showed a significant difference in SUVA depending on the vegetation surrounding the pools ($P = 0.001$). Boxes are delimited by the 25th and 75th percentiles, middle black bars are the median data, whiskers the most extreme data within 1.5 interquartile range and dots are outlier pools..... 35

Figure 9. Temporal changes in **(A)** DOC, **(B)** TN, **(C)** pH and **(D)** TP of pools of different sizes during the 2016 growing season. 36

Figure 10. Seasonal changes in the biogeochemistry of pools of different size according to the Principal Response Curve. The control group is the 0.0 dotted line. The variable weight scale shows all the variables that were included in the analysis. High variable weight suggests strong positive (+) or negative (-) correlations with both pool size and time. D.O. = dissolved oxygen; T = temperature..... 39

Liste des sigles et abréviations

ADN	Acide désoxyribonucléique
ANOVA	Analyse de variance
ATP	Adénosine triphosphate
C	Carbone
CH₄	Méthane
Cl⁻	Chlorure
CO₂	Dioxyde de carbone ou gaz carbonique
DOC	Carbone organique dissout (de l'anglais <i>dissolved organic carbon</i>)
DON	Azote organique dissout (de l'anglais <i>dissolved organic nitrogen</i>)
DOP	Phosphore organique dissout (de l'anglais <i>dissolved organic phosphorus</i>)
DP	Phosphore dissout (de l'anglais <i>dissolved phosphorus</i>)
e.g.	Par exemple (du latin <i>exempli gratia</i>)
g C m⁻² an⁻¹	Gramme de carbone par mètre carré par année
g m⁻² an⁻¹	Gramme par mètre carré par année
H⁺	Ion hydrogène
H₂SO₄	Acide sulfurique
HCl	Acide chlorhydrique
kJ e⁻¹	Kilojoule par électron transféré
M	Concentration molaire (mole/litre)
mg L⁻¹	Milligramme par litre
mg L⁻¹ an⁻¹	Milligramme par litre par année
MO	Matière organique
N	Azote
n	Taille de l'échantillon
N₂O	Protoxyde d'azote ou oxyde nitreux
NH₄⁺	Ammonium

NO₂⁻	Nitrite
NO₃⁻	Nitrate
O₂	Oxygène
P	Phosphore
<i>P</i>	Seuil de signification (p-value)
PES	Polyéthersulfone
PH₃	Phosphine
PO₄³⁻	Orthophosphate
ppm	Parties par million
PRC	Principal response curve
<i>r</i>	Coefficient de corrélation de Pearson (r de Pearson)
RDA	Analyse de redondance
SI	Indice de rondeur (de l'anglais <i>Shape index</i>)
SO₄³⁻	Sulfate
SUVA	Absorbance UV spécifique (de l'anglais <i>Specific UV Absorbance</i>)
T	Température
TDN	Azote dissout (de l'anglais <i>total dissolved nitrogen</i>)
TN	Azote total (de l'anglais <i>total nitrogen</i>)
TOC	Carbone organique total (de l'anglais <i>total organic nitrogen</i>)
TP	Phosphore total (de l'anglais <i>total phosphorus</i>)
v.w.	Contribution de la variable (de l'anglais <i>variable weight</i>)
µg L⁻¹	Microgramme par litre
<i>ρ</i>	Coefficient de corrélation de Spearman (rhô de Spearman)

Ayoye

Offenbach (Gerry Boulet / André Saint-Denis)

Remerciements

Voici donc la fin d'une extraordinaire aventure qui, je l'espère, sera également le début d'une nouvelle tout aussi merveilleuse. En ce sens, je tiens à exprimer tout d'abord mes remerciements les plus sincères et sentis à ma directrice, Julie Talbot. Julie, mille mercis pour l'opportunité que tu m'as offerte (on peut tutoyer dans les remerciements, n'est-ce pas ?), merci de m'avoir permis de travailler avec toi, merci de m'avoir aidé à élaborer et à concrétiser un projet de recherche qui me ressemble et, surtout, merci pour la confiance que tu m'as accordée dès le départ. Je n'aurais jamais pu espérer une meilleure directrice !

De profonds remerciements aussi à mon codirecteur, Tim Moore, sans qui je me serais probablement perdu plus souvent qu'autrement dans ma recherche. Merci, Tim, de ta rigueur et de l'intérêt que tu as démontré envers mon projet dès notre première rencontre. Je suis infiniment reconnaissant d'avoir pu compter sur ta présence et ta disponibilité tout au long du projet.

Je tiens évidemment à remercier mes amis du labo : Philou, Andy, Jules, Evrard, Jordan, Léa, notre petite voisine Lara, Roxane, Zeinab, et j'en passe. Merci de votre aide et de votre présence, parfois forcée, lors de mes nombreux échantillonnages. Merci aussi pour nos nombreux fous rires et nos discussions toujours très sérieuses. Bien entendu, je ne saurais passer sous silence l'influence qu'ont eue Mademoiselle Bonbons, la Useless Box d'Olivier et les quelques cubis de rouge sur le maintien constant d'un haut niveau de concentration au laboratoire.

Je remercie tous les Peatmeeters de McGill pour les discussions et les questionnements qui ont suivi nos échanges et pour leur enthousiasme à en apprendre toujours davantage sur les mares de tourbières. Je remercie aussi Mike Dalva et Hélène Lalande pour leur aide dans mes analyses en laboratoire, Pierre Legendre pour ses judicieux conseils et la révision de mes

analyses statistiques et Andrée Giroux, du MDDELCC, pour son aide dans l'exploration et l'échantillonnage des mares de la Grande plée Bleue.

Je tiens de plus à exprimer ma gratitude envers les membres de la Société de conservation et de mise en valeur de la Grande plée Bleue de m'avoir permis d'étudier leur extraordinaire tourbière, la plus belle du Québec. Enfin, des remerciements particuliers à Luc Pelletier sans qui le merveilleux monde des mares (surtout celles de GPB) ne serait qu'un mystère pour moi.

Finalement, merci à toi, ma Marie. Tu es la raison pour laquelle j'écris ces remerciements. Sans toi, ton soutien et ton amour, je ne serais même jamais arrivé à entreprendre des études universitaires. C'est grâce à toi si je termine aujourd'hui ce mémoire et je t'en serai éternellement reconnaissant.

Introduction générale

Couvrant $3,81 \times 10^6$ km² ou environ 2,6% de la surface planétaire, les tourbières forment la majeure partie des milieux humides de la zone boréale (Rydin & Jeglum, 2013). Elles sont d'une importance capitale dans l'équilibre chimique planétaire. En effet, les tourbières, parce que saturées en eau et couvertes d'une végétation peu sujette à la décomposition, favorisent l'accumulation de la matière organique dans leur sol, parfois sur plusieurs mètres (Gorham, 1991). Les tourbières nordiques auraient donc, depuis la dernière glaciation, emmagasiné environ 450 Pg de carbone (C) dans leurs sols (Loisel et al., 2017). À titre de comparaison, l'ensemble de la végétation terrestre mondiale stockerait 650 Pg de C dans ses tissus et l'atmosphère contiendrait 750 Pg de C (Saugier et al., 2001; Schlesinger & Bernhardt, 2013). Cette séquestration du C est liée à la disponibilité des nutriments dans l'environnement. De ceux-ci, l'azote (N) et le phosphore (P) sont les principaux parce qu'ils sont essentiels à la croissance végétale et à la décomposition de la matière organique. Leurs cycles biogéochimiques sont contrôlés par une suite de réactions fondamentales, influencées principalement par la présence ou non d'oxygène dans l'environnement.

Les mares qui parsèment les tourbières ombrotrophes boréales sont quant à elles des milieux émettant plus de C qu'ils n'en captent (e.g. Hamilton et al. 1994; McEnroe et al. 2009; Pelletier et al. 2014; Waddington and Roulet 2000). Ces mares sont confinées dans la tourbe et se forment par l'accumulation différentielle de celle-ci en comparaison avec le sol environnant. Par l'influence du brassage par le vent et par la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau, et contrairement à la tourbe, elles peuvent être soumises à des processus biogéochimiques s'apparentant à ceux ayant cours dans les lacs.

Bien que les tourbières ombrotrophes et les lacs boréaux présentent des caractéristiques semblables, la circulation de N et du P dans ces écosystèmes est différente. Ceci est démontré par la productivité primaire principalement limitée par le N dans les tourbières et par le P dans les lacs. Ainsi, même si les cycles du N et du P ont été indépendamment étudiés en milieux lacustres et en tourbières, les interactions complexes qui existent entre l'atmosphère, le sol, l'eau et les organismes vivants dans les tourbières ombrotrophes rendent très difficile la prédiction de la biogéochimie des nutriments dans les mares. L'influence générale des mares sur les rôles et fonctions des tourbières demeure aussi mal connue et la circulation du N et du P dans ces environnements n'a jamais été étudiée de façon approfondie.

Cette recherche vise donc à évaluer la circulation du N et du P dans les mares d'une tourbière ombrotrophe subboréale en intégrant les théories biogéochimiques issues de la limnologie à celles des tourbières. Ce mémoire est divisé en trois chapitres. Le chapitre 1 est une revue de la littérature qui offre un survol de la biogéochimie du N et du P dans les lacs et dans les tourbières et présente l'état des connaissances sur l'étude des mares de tourbière. Le chapitre 2 porte sur les contrôles environnementaux de la biogéochimie des nutriments dans les mares d'une tourbière ombrotrophe du sud du Québec. Ce chapitre, un article scientifique écrit en anglais et soumis pour publication à une revue spécialisée, constitue le cœur de ma recherche et reprend certains éléments présentés au chapitre 1. Avant de conclure, le chapitre 3 est une courte discussion générale où j'effectue un retour sur les différents thèmes abordés dans le mémoire et traite des implications de mes travaux.

Chapitre 1. Contexte de recherche

1.1 Les processus biogéochimiques

La capacité qu'ont les tourbières à séquestrer le C atmosphérique est liée à l'interaction de facteurs biotiques et abiotiques particuliers. Les tourbières ombrotrophes nordiques sont recouvertes d'une végétation récalcitrante à la décomposition, composée majoritairement de bryophytes et, dans une moindre mesure, d'herbacées, d'éricacées ou de conifères clairsemés. L'affleurement de la nappe phréatique à la surface et la saturation en eau qui en résulte y réduit grandement la présence d'oxygène dans les sols et freine la décomposition de la matière organique (MO). La MO s'accumule alors, parfois sur plusieurs mètres, et confère aux tourbières leur fonction de puits de carbone (Gorham, 1991).

Le N et le P sont des éléments fondamentaux de la vie. Le N constitue en effet une partie de l'ADN, les bases azotées, tandis que le P forme les membranes cellulaires et est l'élément central de la molécule fournissant l'énergie à toutes les cellules vivantes, l'adénosine triphosphate (ATP) (Campbell & Reece, 2004). Ainsi, le N et le P sont des éléments indispensables à l'activité métabolique, à la croissance végétale et à la décomposition de la MO par les microorganismes. Ces éléments jouent donc un rôle plus qu'essentiel dans la séquestration du C atmosphérique par les tourbières.

Les microorganismes (bactéries, *fungi* et algues, entre autres), participent aux transformations des espèces chimiques du N et du P et facilitent leur biodisponibilité. Par exemple, les bactéries fixatrices de N permettent la production d'une forme assimilable de N autrement indisponible aux producteurs primaires. De même, les organismes décomposeurs favorisent la remise en circulation du N et du P par minéralisation.

Les différentes transformations chimiques que subissent les nutriments dans l'environnement sont liées aux réactions abiotiques acides/bases et aux réactions d'oxydoréductions (rédox). Ces dernières peuvent être associées à la photochimie ou encore aux phénomènes impliqués dans l'activité métabolique (Williams & Frausto da Silva, 1996). La photochimie regroupe l'ensemble des réactions chimiques dirigées par la lumière, telle la dégradation de molécules organiques par les rayons ultraviolets (Lindell et al., 1995). Dans l'activité métabolique, les réactions rédox agissent lors du transfert successif d'électrons et de protons dans les cellules, entre autres lors de la respiration et la digestion (Schlesinger & Bernhardt, 2013). Par exemple, dans la respiration aérobie, l'O₂ est utilisé comme ultime récepteur d'électrons lors de l'oxydation du glucose (Campbell & Reece, 2004).

Les processus d'oxydoréduction liés à l'activité biologique libèrent de l'énergie qui est utilisée par ces organismes. La quantité d'énergie, ou le potentiel rédox de ces réactions, dépend de la circulation des électrons entre les composés oxydés et réduits des éléments impliqués, et donc de la nature même de ces éléments (Schlesinger & Bernhardt, 2013). Par exemple, la respiration aérobie génère 125 kJ e⁻¹ tandis que la méthanogenèse, un processus par lequel est produit le méthane (CH₄), ne produit que 14 kJ e⁻¹ (Rydin & Jeglum, 2013).

Tant en milieu aquatique que dans les sols, les réactions de réduction de l'O₂ sont les premières à survenir parce que l'O₂ libre est l'une des espèces chimiques les plus oxydantes en nature (Schlesinger & Bernhardt, 2013). Pour cette raison, les réactions d'oxydoréduction impliquant l'O₂ sont parmi les plus efficaces énergétiquement (Atkins & de Paula, 2001). La réduction des nitrates, via dénitrification, ou celle du fer, une réaction strictement anaérobie, suivent dans la séquence de réduction lorsque les taux d'O₂ sont faibles ou nuls (Rydin & Jeglum, 2013).

La présence ou non d'O₂ dans un environnement donné est ainsi capitale pour comprendre les cycles biogéochimiques des nutriments et évaluer les formes chimiques en présence. Il s'agit en effet d'un élément limitant la décomposition de la matière organique (Chapin III et al., 2011). Considérant donc l'importance de l'O₂, de la lumière et des autres conditions d'oxydoréduction dans les cycles biogéochimiques, les transformations que subissent le N et le P sont sensiblement les mêmes dans tous les milieux lenticques, que ce soit dans un lac ou dans une tourbière (Rydin & Jeglum, 2013; Wetzel, 2001). Seulement, ces processus agissent dans une zone limitée aux premiers centimètres dans le sol des tourbières mais, en fonction de la pénétration de la lumière, de plusieurs mètres dans les lacs. Les deux prochaines sous-sections présentent ainsi des modèles généraux de la biogéochimie du N et du P dans les milieux lenticques, liés à ces processus d'oxydoréduction.

1.1.1 L'azote

Les principales formes, dissoutes, de N consommé par les producteurs primaires sont inorganiques – l'ammonium (NH₄⁺), les nitrates (NO₃⁻), les nitrites (NO₂⁻) – ou, dans une moindre mesure, organiques - l'azote organique dissout (DON) (Figure 1). La forme non dissoute, le N particulaire, est principalement composée de microorganismes vivants ou morts plus grands que 0,2 µm (Jorgensen, 2009). Le N inorganique complexé à différents composés, ne participe quant à lui que très peu au stock total de N particulaire (Keefe, 1994). L'ensemble de ces formes de N est réuni sous le terme d'azote total (TN).

Le DON, dérivé de microorganismes ou excrété par ceux-ci, représente plus de 50% de tout l'azote soluble dans les tourbières et lacs nordiques (Bronk, 2002; Rattle, 2006). Le DON est cependant très peu consommé dans les lacs boréaux et sédimente rapidement. Néanmoins, si les concentrations en azote inorganique sont faibles, le DON peut être absorbé par les

macrophytes (Wetzel, 2001). Finalement, bien que le diazote (N_2) soit un gaz inerte et peu soluble, sa fixation par des microorganismes rend le N disponible pour les autres producteurs primaires.

La présence de cyanobactéries, tant en milieux lacustres que dans les tourbières, favorise la fixation du N_2 (DeLuca et al., 2002; Howarth, Marino, Lane, et al., 1988). Cette fixation est particulièrement dépendante de la lumière (Stewart et al., 1967). C'est donc dans la zone photique que s'effectue la majorité de cette transformation chimique. Malgré tout, la fixation de l'azote a été démontrée dans les zones aphotiques et peu oxygénées des milieux lenticques (Flett et al., 1980; Larmola et al., 2014). En effet, l'oxydation du CH_4 par les organismes méthanotrophes mène aussi à la fixation du N_2 dans les sols inondés des tourbières ombrotrophes boréales (Larmola et al., 2014). La nitrogénase, enzyme responsable de la fixation de l'azote, étant particulièrement sensible à l'oxydation, les taux de fixation sont plus faibles dans les eaux oxygénées que dans les zones hypo- ou anoxiques (Howarth, Marino, Lane, et al., 1988). Ces taux seraient aussi positivement corrélés aux concentrations en matière organique dans l'environnement (Horne & Fogg, 1970).

La minéralisation du N est le processus qui remet en circulation le N organique sous forme de NH_4^+ dans l'environnement (Campbell & Reece, 2004). Ce NH_4^+ peut par la suite être assimilé à nouveau par les producteurs primaires ou, en présence d'oxygène, être transformé en NO_3^- par des bactéries nitrifiantes. Ceci étant dit, les taux de nitrification seraient particulièrement faibles dans les tourbières, en raison notamment de la forte acidité de ces milieux, de la faible disponibilité de O_2 et de l'aspect colimitatif du P et du N sur la productivité primaire (Rosswall & Granhall, 1980; Walbridge & Navaratnam, 2006; Wang et al., 2014).

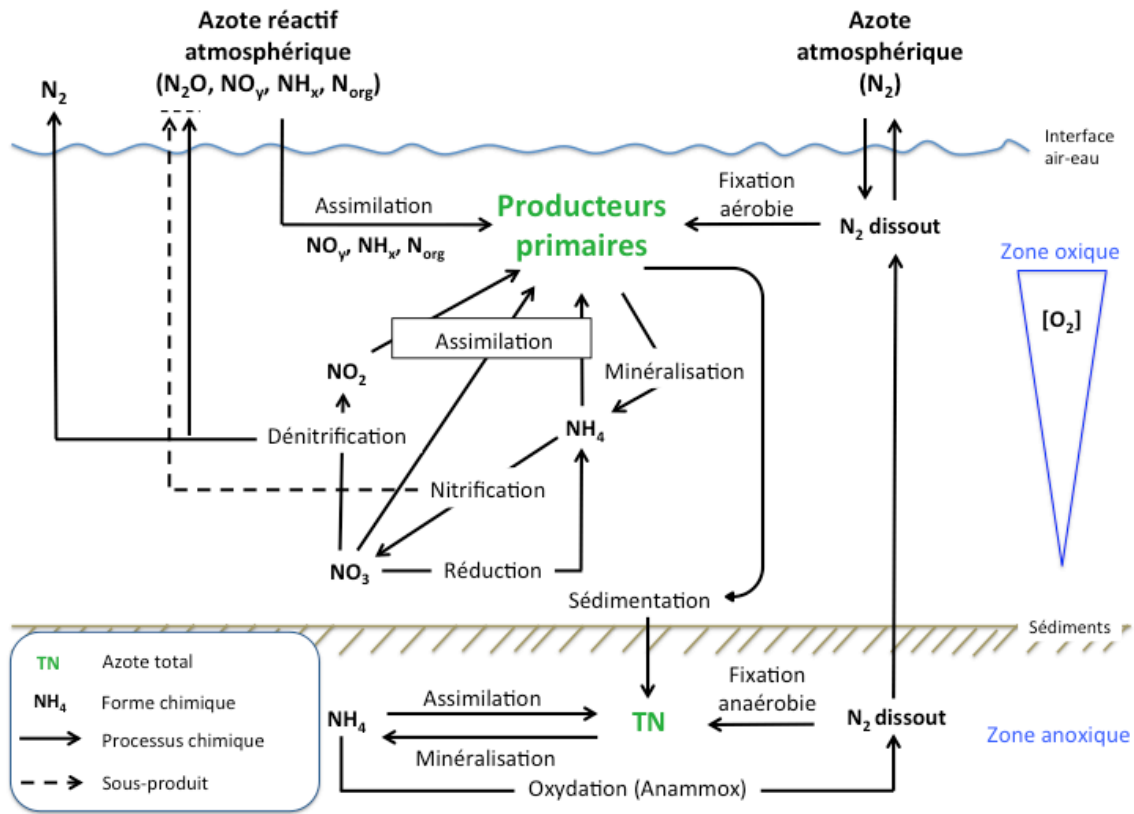


Figure 1. Cycle simplifié du N dans les milieux d'eau ouverte. Les intrants issus du bassin versant ne sont pas intégrés pour refléter la réalité des tourbières ombrotrophes. L'azote total représente l'azote organique et inorganique, particulaire ou dissout. Figure originale par Julien Arsenault (2018).

À son tour, le NO_3^- peut être assimilé par les organismes photosynthétiques ou, en milieu hypo- ou anoxique (Christensen et al., 1989), subir une dénitrification. Notons que la nitrification et la dénitrification libèrent tous deux du N_2O , un puissant gaz à effet de serre. Finalement, le NO_3^- peut aussi être réduit en NH_4^+ lorsque les concentrations en oxygène sont faibles et que la demande en N est élevée (Tiedje, 1988). En zone strictement anaérobie, l'azote particulaire et dissout, associé à la sédimentation des composés organiques et des organismes morts, aux communautés bactériennes benthiques ou simplement lié à des particules minérales, peut aussi subir une minéralisation. Le NH_4^+ produit peut par la suite être assimilé à nouveau

par les microorganismes ou être oxydé par les bactéries *Anammox* (Hu et al., 2011). Le produit final de cette transformation est du N_2 dissout. Celui-ci diffusera vers la surface ou subira dans les sédiments une fixation anaérobie, qui permettra la remise en circulation d'une forme assimilable de N.

1.1.2 Le phosphore

Le cycle biogéochimique du P est beaucoup plus simple que le cycle du N. En effet, le P organique compose plus de 80% du P total des lacs (Currie & Kalff, 1984) et 95% du P des sols organiques (Vepraskas & Faulkner, 2001), mais seule une forme, inorganique, est facilement assimilable par les producteurs primaires : les orthophosphates (PO_4^{3-}) (Wetzel, 2001).

Les orthophosphates, ou phosphates réactifs, représentent l'ensemble des espèces chimiques issues de l'acide phosphorique (H_3PO_4 , $H_2PO_4^-$ et HPO_4^{2-} et PO_4^{3-}). La spéciation des orthophosphates est principalement liée à l'acidité du milieu dans lequel ils se trouvent (Lindsay, 1979). Ainsi, le P sous forme de PO_4^{3-} libre domine lorsque le pH de la solution est supérieur à 12,4. Au pH de la majorité des tourbières ombrotrophes et des lacs boréaux, les formes $H_2PO_4^-$ et HPO_4^{2-} dominant (Lindsay, 1979; Wetzel, 2001). Cependant, pour simplifier le cycle du P, la dénomination PO_4^{3-} est régulièrement utilisée pour représenter l'ensemble de la famille des orthophosphates. Cette désignation est ici utilisée.

En milieu lentique, le PO_4^{3-} est directement assimilé par les organismes photosynthétiques. La minéralisation des organismes morts, via la décomposition, remet par la suite en circulation le PO_4^{3-} . En zone anoxique, le PO_4^{3-} peut rapidement diffuser vers les zones oxygénées, être assimilé ou encore être réduit en phosphine (PH_3) (Roels & Verstraete, 2001). Ce gaz est extrêmement volatile et diffuse très rapidement vers la surface (Figure 2).

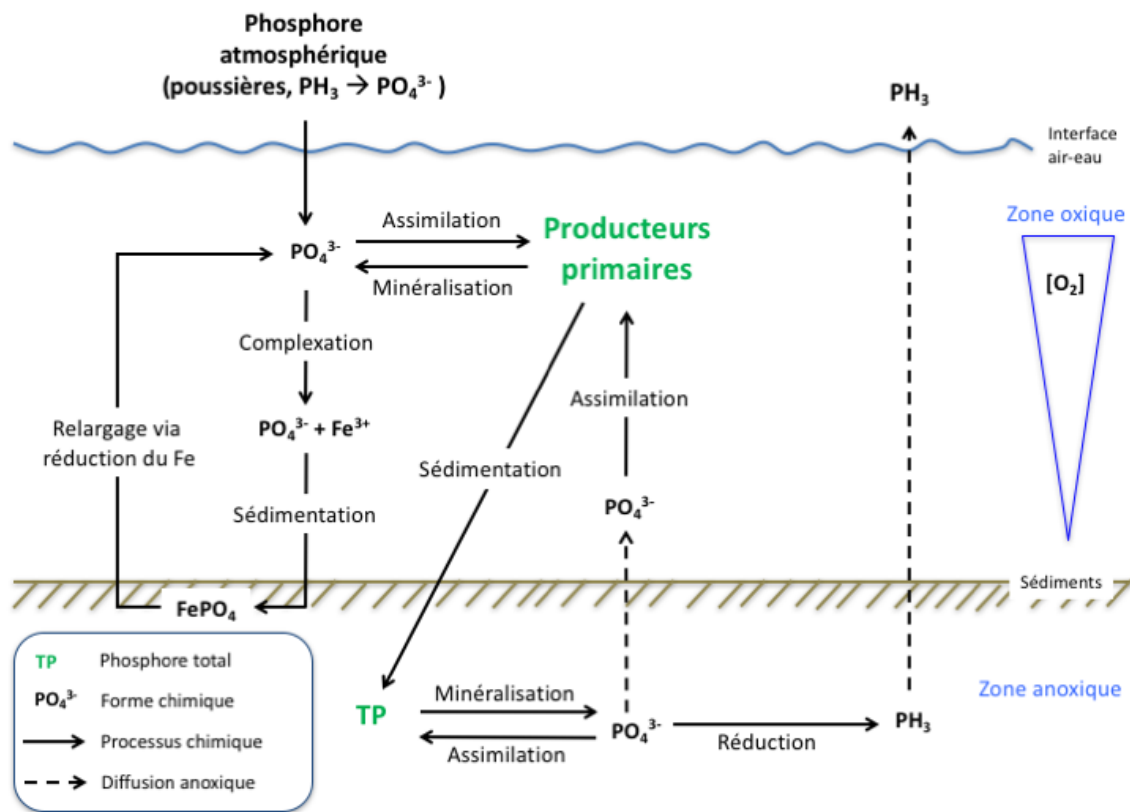


Figure 2. Cycle simplifié du P dans les milieux d'eau ouverte. Les intrants issus du bassin versant ne sont pas intégrés pour refléter la réalité des tourbières ombrotrophes. Le phosphore total représente le phosphore organique et inorganique, particulaire ou dissout. Figure originale par Julien Arsenault (2018).

Contrairement au DON, le phosphore organique dissout (DOP), associé entre autres aux molécules d'ATP nécessaires aux réactions métaboliques, joue un rôle minime dans la biogéochimie du phosphore en milieu aquatique. Le bactérioplancton, qui est très abondant dans les lacs nordiques, ne consomme que très peu de DOP parce que leur métabolisme serait plutôt limité par la disponibilité du carbone organique et des autres nutriments (Cotner & Wetzel, 1992). Dans les milieux où la demande en P est très élevée, le DOP peut par contre être consommé par le phytoplancton lorsque les concentrations de PO_4^{3-} sont faibles (Bentzen et al.,

1992). Cependant, une grande portion de ce DOP pourrait ne pas être disponible pour les organismes (Cotner & Wetzel, 1992).

Une importante transformation chimique que peut subir le PO_4^{3-} , tant en milieu lacustre que tourbicole, est une complexation avec le fer oxydé (Fe^{3+}) (Pearsall & Mortimer, 1939). Le complexe ainsi formé précipite rapidement vers les sédiments, ce qui réduit la disponibilité du P en surface. L'absence attendue d'oxygène en profondeur réduit par la suite le Fe^{3+} en Fe^{2+} et le PO_4^{3-} est relargué dans la colonne d'eau (Mortimer, 1941). Il faut cependant noter que ce phénomène n'est pas régulier et que la remise en circulation du PO_4^{3-} n'est pas assurée, même en anoxie (Caraco et al., 1991).

1.2 Les mares : biogéochimie des lacs ou des tourbières?

Autant en tourbières qu'en lacs, les cycles du N et du P sont régis par les mêmes processus. Cependant, l'ampleur de ces processus varie entre ces environnements, entre autres en fonction des concentrations en oxygène, de la pénétration de la lumière sous la surface et de la température. À cet effet, la circulation des nutriments dans les mares de tourbières pourrait se situer à la jonction de ces deux types de milieux.

1.2.1 Les mares de tourbières

Les mares couvrent un grand nombre de tourbières nordiques. Bien que le recouvrement des tourbières mondiales par des mares soit inconnu (Loisel et al., 2017), certaines tourbières des basses-terres de la baie d'Hudson sont couvertes à > 45% par des mares (Roulet et al., 1994). Le fait qu'elles soient intégrées à la tourbe suggère qu'elles se formeraient après le développement de la tourbière elle-même (Loisel et al., 2017). Leurs mécanismes d'initiation demeurent toutefois peu connus. Différentes hypothèses ont été suggérées pour expliquer leur

formation, allant de l'inondation et à l'élargissement subséquent de dépressions là où peu de tourbe s'est accumulée (Foster & Fritz, 1987; Foster & Wright Jr, 1990), à des variations aléatoires dans la microtopographie des tourbières (Swanson & Grigal, 1988) ou encore à des changements dans le couvert végétal (Rietkerk et al., 2004). Néanmoins, peu importe le mécanisme responsable de leur initiation, les mares et les complexes qu'elles forment se développent dans une dynamique qui s'étale sur une échelle temporelle allant de la décennie au millénaire (Foster & Fritz, 1987; Koutaniemi, 1999; Seppala & Koutaniemi, 1985).

Une fois initiées, les mares se développent par une accumulation différentielle de la matière organique en comparaison avec la tourbe qui l'entoure. L'accumulation de la tourbe dans les sols adjacents excéderait ainsi les taux de sédimentation dans les mares (Foster et al., 1988). La présence d'oxygène dans l'eau aurait aussi un effet de rétroaction positive en favorisant la décomposition de la matière organique dans les mares (Belyea & Lancaster, 2002). Ceci permettrait alors aux mares de prendre de l'expansion, tant en profondeur qu'en superficie. L'expansion latérale des mares mènerait à la coalescence de mares adjacentes et la formation de mares de grande superficie (Foster & Fritz, 1987). Notons de plus que l'oxygénation des mares pourrait être favorisée par le brassage de l'eau sous l'effet du vent. D'un autre côté, la contraction des mares d'une tourbière peut s'opérer lorsque la dynamique d'accumulation différentielle de matière organique entre les mares et la tourbe disparaît. Ceci serait déclenché par une baisse soudaine de la nappe phréatique en lien avec un drainage excessif de la tourbière et la perte subséquente de conditions favorables à la décomposition dans les mares (Belyea, 2007).

La présence et l'abondance des mares seraient principalement contrôlées par des variables topographiques (Belyea, 2007). En effet, les mares se développent dans des zones

plutôt plates des tourbières (Foster et al., 1988). Ainsi, les tourbières en pentes contraindraient les mares à se développer sur une plus faible superficie, favorisant ainsi la formation de mares allongées perpendiculairement à la pente. La topographie des tourbières aurait donc une influence sur la forme et l'arrangement des mares (Figure 3). Dans les tourbières pentues, les mares pourraient aussi être connectées par des conduits naturels (Foster et al., 1983; Price, 1992), ce qui favoriserait la circulation de l'eau et les échanges biogéochimiques entre les mares et la tourbe.

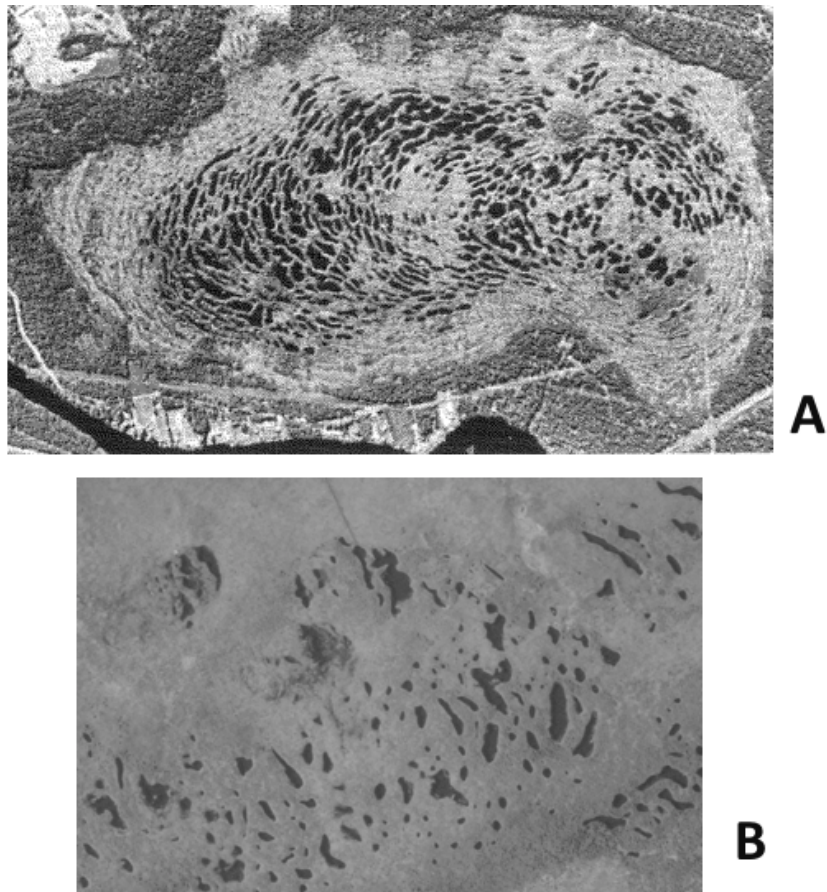


Figure 3. Arrangement des mares de tourbières ombrotrophes. (A) Hammarmossen, Suède : le patron de distribution des mares est influencé par la pente de la tourbière. Photo tirée de Foster et al. (1988). (B) Grande plée Bleue, Canada (détail) : le complexe de mares ne présente pas d'arrangement spatial spécifique. Photo aérienne numérisée du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, (2004: HMQ-120 ; 191).

Le développement des mares est aussi dépendant du régime hydrique des tourbières et des conditions climatiques. Les intrants en eau – via les précipitations ou l’écoulement du bassin versant – doivent ainsi excéder les extrants pour maintenir une nappe phréatique suffisamment élevée (Foster et al., 1988) et favoriser le maintien de conditions optimales de décomposition de la tourbe. Ces conditions sont, tel que mentionné précédemment, liées aux concentrations en O₂ dissout dans les mares. C’est l’O₂ qui limiterait la profondeur des mares à un maximum d’environ 2,0 m (e.g. Foster & Fritz, 1987; Hamilton et al., 1994; Karofeld & Tõnisson, 2014; Pelletier et al., 2014; Repo et al., 2007), alors que les concentrations en oxygène seraient trop faibles au-delà pour soutenir une décomposition efficace de la tourbe sous-jacente (McEnroe et al., 2009).

C’est d’ailleurs l’importance de l’O₂ dans le développement des mares qui pousse la réflexion de la présente recherche. Sachant que la présence d’oxygène dans les sols des tourbières se limite aux premiers centimètres, les mares seraient soumises à des processus biogéochimiques différents de ceux observés dans la tourbe. De plus, considérant le rôle que jouent le brassage induit par le vent dans l’oxygénation de l’eau et l’influence de la lumière dans les réactions biogéochimiques, les mares pourraient être soumises à des processus normalement observés dans des lacs. Néanmoins, ces mares sont intégrées dans une matrice organique formée de matériel végétal non décomposé et où l’eau peut circuler horizontalement de façon libre. Les échanges entre la tourbe et les mares sont donc plausibles. Les cycles des nutriments dans les mares pourraient alors être dictés par des processus liés autant aux tourbières qu’aux lacs.

1.2.2 Caractéristiques des tourbières ombrotrophes boréales

Les tourbières ombrotrophes sont caractérisées par leur isolement au territoire environnant. En effet, l’accumulation de tourbe forme souvent un dôme au centre d’un terrain

plutôt plat, réduisant les échanges latéraux avec l'extérieur. Les apports allochtones ne s'effectuent alors que via les précipitations. La localisation géographique influence donc grandement les conditions chimiques qui prévalent dans ces tourbières en ayant un impact sur les intrants atmosphériques en eau et en éléments de toutes sortes (Bragazza et al., 2006). Les tourbières ombrotrophes présentent aussi généralement une acidité importante et des concentrations très faibles en nutriments (Rydin & Jeglum, 2013). L'acidité des tourbières ombrotrophes proviendrait d'ailleurs de diverses sources : des précipitations elles-mêmes, de l'activité des bactéries soufrées ou de la sécrétion d'acides organiques par les mousses du genre *Sphagnum* (Clymo, 1964).

La végétation des tourbières ombrotrophes varie beaucoup et donne une indication de la disponibilité des nutriments dans les sols organiques (Rydin & Jeglum, 2013). D'ailleurs, les ratios N:P de la biomasse reflèteraient l'abondance relative du N et du P dans les sols des milieux humides (Güsewell et al., 2003). Ainsi, un ratio N:P > 20 dans la biomasse aérienne de la végétation des tourbières indiquerait une faible disponibilité du P dans l'environnement. La végétation des tourbières donne aussi des indices quant aux conditions physiques du milieu (Jeglum, 1971; Smiljanić et al., 2014). La végétation des tourbières ombrotrophes des zones boréales est caractérisée par une dominance notée des bryophytes, des plantes favorisant les zones très humides (Vitt, 1990). Les zones plus sèches de ces tourbières peuvent permettre quant à elles la croissance de conifères (Boggie, 1972).

Les faibles températures des écosystèmes nordiques couplées à la constante saturation en eau des sols limitent la décomposition de la matière organique dans les tourbières boréales (Gorham, 1991). Par conséquent, ces environnements présentent à long terme une accumulation nette de N et de P dans la tourbe (Damman, 1988; Wang et al., 2015). D'ailleurs, des recherches

effectuées dans des tourbières de l'Ontario (Canada), ont déterminé que les taux d'accumulation du N et du P dans la tourbe étaient respectivement d'environ $0.8 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et $0.016 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Wang et al., 2015). Wang et al. (2015) notent aussi que le P des tourbières nordiques subit un recyclage rapide de la tourbe vers les producteurs primaires. Ainsi, les demandes en P de la végétation en place seraient comblées par la consommation immédiate des ressources, issues de la décomposition des tissus végétaux en condition aérobie (Bridgham et al., 1998).

1.2.3 Caractéristiques des lacs boréaux

Les lacs boréaux, majoritairement oligotrophes, présentent une stratification thermique en périodes estivales et hivernales et subissent un brassage à l'automne et au printemps (Wetzel, 2001). La stratification elle-même ne joue pas un rôle direct dans les transformations chimiques du N et du P. Cependant, les mouvements de convection associés aux brassages saisonniers peuvent faciliter le mouvement des éléments dans la colonne d'eau (MacIntyre et al., 1999). Bien qu'une diminution des températures en profondeur soit possible, les mares des tourbières ne sauraient présenter une véritable stratification estivale due à leurs très faibles profondeurs.

La stratification photique des lacs pourrait par contre s'appliquer aux mares les plus profondes. En effet, des concentrations élevées en C organique dissout (DOC) dans les mares, tel que démontré par Pelletier et al. (2014) où les concentrations moyennes en DOC de mares de la Côte-Nord du Québec oscillaient entre $16,7$ et $21,4 \text{ mg L}^{-1}$, pourraient créer un filtre aux rayons solaires et diminuer la profondeur de la zone photique (Scully & Lean, 1994). Cette zone étant le principal lieu de productivité primaire dans les lacs, les concentrations et profils de O_2 des lacs seraient intimement liés à la profondeur de pénétration de la lumière dans les étendues d'eau (e.g. Seekell et al., 2015). Néanmoins, considérant la faible profondeur des mares ($< 2 \text{ m}$),

il serait surprenant que les rayons solaires ne parviennent pas aux sédiments. L'intensité de cette pénétration pourrait toutefois varier en fonction de la turbidité de l'eau.

Les concentrations en O₂ de l'eau sont aussi associées au brassage subi par les strates supérieures des lacs. En effet, l'agitation de la surface de l'eau par le vent et les précipitations favorise les échanges gazeux entre les lacs et l'atmosphère. Ceci permet l'émission de gaz carbonique (CO₂) et de CH₄ (Vachon & del Giorgio, 2014), mais contribue aussi à réduire les concentrations en O₂ dans les profils d'eau (Jennings et al., 2012). Cette baisse des taux d'oxygène pourrait alors être attribuable à la désoxygénation de l'hypolimnion, favorisant la diffusion de l'oxygène de la profondeur vers la surface, ou au réarrangement des communautés phytoplanctoniques et à la diminution des taux de productivité primaire qui y sont associés (Jennings et al., 2012).

1.3 Profils et limitations en nutriments dans les tourbières et lacs boréaux

Tel que présenté précédemment, la circulation du N et du P dans les lacs et tourbières boréaux est contrôlée par une suite de réactions biochimiques fondamentales. Ceci étant dit, parce que ces éléments sont les principaux nutriments permettant la croissance végétale, leur biodisponibilité est souvent limitée. Divers mécanismes participent à cette limitation dans les écosystèmes nordiques. Walker et Syers (1976) mentionnent que les limitations en P seraient tout d'abord liées au fait que cet élément provienne originellement de la météorisation des minéraux, qui s'effectue sur de très grandes échelles temporelles. La moindre perte de P d'un écosystème ne pourrait alors être compensée immédiatement. De même, la complexation du PO₄³⁻ avec le Fe³⁺ limite la disponibilité du P dans les lacs et les milieux humides et y réduit la productivité primaire (Hutchinson, 1941; Mortimer, 1941; Rydin & Jeglum, 2013).

D'un autre côté, le N serait limitant dans l'environnement parce que quasi absent de la plupart des roches ignées et métamorphiques, matériel parental de nombreux écosystèmes (Holloway & Dahlgren, 2002). La majorité des écosystèmes seraient donc dépourvus de N au début de leur développement et seraient dépendants des apports atmosphériques. Les régions boréales, des environnements jeunes parce qu'influencés par les cycles glaciaires, seraient donc toujours à la recherche de N et de P (Vitousek et al., 2010). Dans une tourbière, la disponibilité des nutriments serait de plus initialement limitée par le régime hydrique particulier qui les caractérise (Rydin & Jeglum, 2013). En effet, la saturation en eau influence, en plus du type de végétation, les taux de décomposition et donc la remise en circulation des nutriments.

La mise en opposition des profils typiques de concentrations en nutriments dans les tourbières ombrotrophes et les lacs des régions boréales indique une différence notable entre ces deux environnements (Figure 4).

Les lacs boréaux riches en DOC présenteraient des concentrations en TP, principalement sous forme organique, plus élevées que les lacs pauvres en DOC (Wetzel, 2001). Del Giorgio & Peters (1994) ont d'ailleurs démontré que les lacs du sud du Québec, de différents niveaux trophiques, présentaient des concentrations en TP de 4,9 à 45,7 $\mu\text{g L}^{-1}$ positivement corrélées à des concentrations en DOC variant de 3,3 à 7,5 mg L^{-1} . Ceci serait dû à l'aspect limitatif du P dans ces environnements. En effet, une grande disponibilité du P favoriserait la productivité primaire des algues et l'augmentation de la biomasse aquatique (Schindler, 1974). Les lacs boréaux seraient donc, à moins d'apports externes en nutriments, majoritairement oligotrophes où la production de biomasse serait limitée par la biodisponibilité du P.

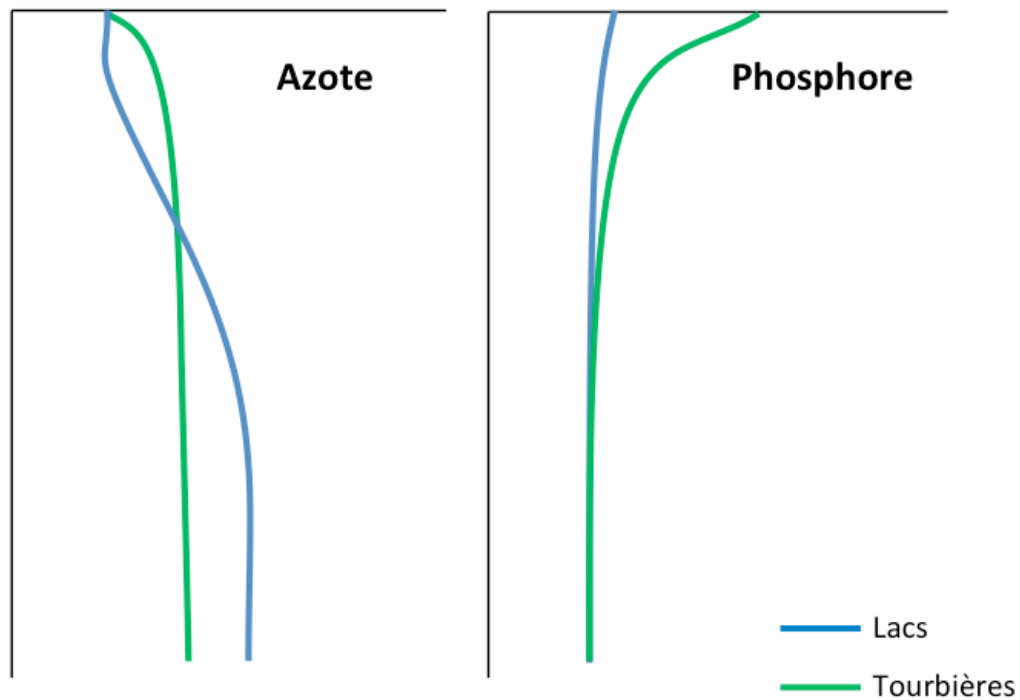


Figure 4. Profils estivaux typiques du N et du P dans les écosystèmes nordiques. Les données utilisées pour les profils de tourbières sont issues de Wang et al. (2015), les profils de lacs sont modifiés de Wetzel (2001). Figure originale par Julien Arsenault (2018).

Les concentrations plus élevées en P dans les couches supérieures des sols des tourbières ombrotrophes qu'en profondeur dans le profil seraient quant à elles liées au recyclage du P, tel que décrit par Wang et al. (2015). Dans le cas des mares, l'isolement de l'écosystème du territoire adjacent empêche les apports allochtones en nutriments et en DOC via un bassin versant. Borics et al. (2003) notent d'ailleurs que le P pourrait être limitatif dans les mares de certains types de tourbières, mais la prédiction de ces observations demeure difficile alors qu'aucune caractéristique ne saurait expliquer les variations observées.

Le profil typique de N dans un lac oligotrophe serait principalement associé à la zone photique (Wetzel, 2001). En effet, l'augmentation des concentrations en N en profondeur serait une conséquence d'une diminution de la quantité des producteurs primaires et de la consommation de N. Dans les tourbières ombrotrophes, des recherches effectuées sur plusieurs sites de l'Ontario (Canada) indiquent une accumulation nette de N dans les couches inférieures de la tourbe (ratio C:N de 22 à 29), mais des concentrations beaucoup plus faibles en surface (ratio C:N > 40) (Wang et al., 2015). Ceci, associé régulièrement à une domination de la végétation par des mousses du genre *Sphagnum*, indiquerait une limitation en N des tourbières (Gunnarsson & Rydin, 2000). Cependant, un ratio N:P > 16 serait indicatif d'une limitation du P (Wang et al., 2015). Certaines études tendraient alors plutôt à démontrer une colimitation du N et du P dans les tourbières nordiques, où les ratios N:P varient de 5:1 à 37:1 (Walbridge & Navaratnam, 2006; Wang et al., 2014).

Les tourbières à mares n'échapperaient probablement pas à ce phénomène. Par contre, considérant les relations complexes qui existent entre l'atmosphère, le sol, la végétation et l'eau des tourbières, l'aspect limitatif du N ou du P sur les mares est inconnu. Une étude portant sur la restauration d'une tourbière du centre de l'Irlande a cependant démontré que les mares restaurées et les sites témoins associés présentaient des concentrations en NO_2^- , NO_3^- et NH_4^+ situées sous la limite de détection ($<1 \mu\text{g L}^{-1}$) (Hannigan et al., 2011). Ceci serait en accord avec Taylor & Townsend (2010), qui soutiennent que la productivité primaire serait limitée par le N dans les environnements riches en DOC.

D'un autre côté, Borics et al. (2003) ont observé dans des mares de tourbières de différentes régions de la Hongrie des concentrations plutôt élevées en azote inorganique (NO_3^- : $0,3 - 2,6 \text{ mg L}^{-1}$, NH_4^+ : $0,52 - 5,56 \text{ mg L}^{-1}$) et une grande variation dans les concentrations en

phosphore inorganique (PO_4^{3-} : $<10 - 1042 \mu\text{g L}^{-1}$). Ces observations ont cependant été effectuées dans des tourbières toutes différentes les unes des autres, tant dans leur végétation que dans leur hydrologie. Aucune des mares ne se rapprochait des caractéristiques typiques des mares des tourbières ombrotrophes boréales (Borics et al., 2003). Finalement, une étude menée en Terre de Feu (Argentine) a démontré que l'eau circulant dans les sols des tourbières ombrotrophes de la région présentait des concentrations en TN et TP respectives de 3,51-7,67 mg L^{-1} et de 0,00-0,41 mg L^{-1} (Mataloni, 1999). Ces résultats suggèrent aussi une limitation de la productivité des organismes aquatiques par le P.

1.4 Interactions entre C, N et P

La circulation des nutriments dans les tourbières et lacs boréaux est intimement liée aux organismes présents dans ces environnements. En effet, non seulement les producteurs primaires et les organismes décomposeurs sont-ils responsables de la majorité des transformations biogéochimiques du N et du P, mais la seule composition structurelle des communautés peut aussi avoir une incidence sur la disponibilité des nutriments (Rydin & Jeglum, 2013; Wetzel, 2001). Par exemple, les bryophytes, qui recouvrent les sols de plusieurs tourbières nordiques, produisent une litière récalcitrante à la décomposition (Startsev et al., 2007). Cette couche organique isolerait les sols sous-jacents, y réduirait la température (Viereck et al., 1993) et diminuerait les taux de minéralisation du C et du N (Startsev et al., 2007).

Le C, un autre élément central de la vie, peut influencer la disponibilité des autres éléments dans un environnement donné (Taylor & Townsend, 2010). En effet, une grande concentration en DOC stimulerait la dénitrification et réduirait la disponibilité des nitrates (Hedin et al., 1998). De plus, la nitrification pourrait être limitée par de faibles quantités de C alors que les organismes hétérotrophes assimileraient l'ammonium (NH_4^+) plus rapidement que

les organismes nitrifiants (Taylor & Townsend, 2010). Au final, les environnements présentant de fortes concentrations en nitrates (NO_3^-) tendraient à être limités par le C tandis que les écosystèmes riches en DOC, comme les lacs (5-10 mg L^{-1}) et les mares des tourbières boréales (17-21 mg L^{-1}), tendraient à être limités par le N (Ferland et al., 2012; Pelletier et al., 2014; Taylor & Townsend, 2010). Wetzel (2001) mentionne quant à lui que les lacs et milieux humides riches en matière organique tendraient à présenter des concentrations élevées en phosphore total. Ceci pourrait alors donner une indication quant à la disponibilité du P dans les mares tourbicoles. L'influence du carbone sur les interactions biogéochimiques dans les écosystèmes aquatiques est indéniable (Roulet & Moore, 2006). Il n'en reste pas moins que les interactions entre DOC et nutriments sont complexes.

Le N et le P sont des éléments essentiels des structures vivantes, formant entre autres acides aminés et membranes cellulaires (Campbell & Reece, 2004). Le potentiel photosynthétique d'un organisme serait ainsi lié directement aux concentrations en N et en P des feuilles (Seemann et al., 1987). En effet, les plantes présentant de faibles concentrations en P foliaire auraient un mécanisme photosynthétique limité (Reich et al., 2009). La composition de la végétation serait ainsi liée, dans les tourbières, aux concentrations de N disponibles (Rydin & Jeglum, 2013).

Une étude a démontré qu'une augmentation des dépôts atmosphériques de N mènerait à la transition d'une tourbière dominée par des mousses du genre *Sphagnum* vers une végétation plus arbustive (Larmola et al., 2013). Puisque de telles plantes ne possèdent pas de mécanisme pour limiter leur consommation en nutriments, les excès de N sont rapidement rejetés au sol (Brown & Bates, 1990). Le N devient alors disponible pour les plantes vasculaires, qui compétitionnent avantageusement les mousses (van der Wal et al., 2005). D'ailleurs, les

tourbières limitées en N seraient des environnements riches en *Sphagnum* entre autres parce que leur association avec des cyanobactéries permet la fixation du N₂ (Lindo et al., 2013; Rydin & Jeglum, 2013). Les plantes vasculaires auraient aussi une influence importante sur la circulation du P dans les tourbières boréales. Le flétrissement de certaines plantes à l'automne relâcherait en effet de grandes quantités de P dans l'écosystème, permettant la consommation du P par les autres végétaux (Silvan et al., 2004).

1.5 Biogéochimie des mares de tourbières

La biogéochimie des mares de tourbières a très peu été étudiée et la majorité des recherches qui s'y sont intéressées se sont attardées aux échanges de carbone entre les mares et l'atmosphère. Nous savons ainsi que les mares sont caractérisées par des flux de carbone positifs alors qu'elles émettraient entre 23 et 419 g C m⁻² an⁻¹ (Hamilton et al., 1994; McEnroe et al., 2009; Pelletier et al., 2014; Repo et al., 2007; Waddington & Roulet, 2000). Malgré tout, cette émission nette de C n'influencerait pas la capacité qu'ont les tourbières à séquestrer le C atmosphérique (Pelletier et al., 2015). Une autre étude a aussi témoigné de variations spatiales dans la biogéochimie de mares du nord du Royaume-Uni. Turner et al. (2016) se sont en effet intéressés à des mares d'Écosse et d'Irlande et ont démontré que les mares retrouvées dans des tourbières situées près des côtes présentaient une biogéochimie différente de celles des tourbières trouvées plus au centre des îles britanniques. Les concentrations en chlorure (Cl⁻) et en sulfate (SO₄³⁻) étaient ainsi plus élevées dans les mares des tourbières côtières. Les concentrations en CH₄ étaient aussi plus élevées en Irlande du Nord qu'ailleurs tandis que les concentrations en DOC étaient plus faibles dans les mares du sud-ouest de l'Écosse. Néanmoins, les variations entre les mares d'une même tourbière étaient faibles.

1.6 Objectifs de recherche

Aucune étude ne s'est attardée spécifiquement à la biogéochimie des nutriments dans les mares de tourbières. C'est dans cette optique que s'insère mon projet de recherche, qui vise à comprendre les variations spatiales et temporelles de la biogéochimie des mares d'une tourbière ombrotrophe du sud du Québec. L'article scientifique du prochain chapitre présente d'ailleurs les résultats d'une étude menée tout au long de l'été 2016 et qui visait i) à déterminer l'influence des caractéristiques environnementales des mares sur la biogéochimie du N, du P et du C, et ii) à évaluer l'évolution temporelle de la biogéochimie de mares présentant des caractéristiques physiques différentes, au cours d'une saison de croissance.

Chapitre 2. Environmental controls of C, N and P biogeochemistry in peatland pools

2.1 Avant-propos

Cet article scientifique, soumis à la revue *Science of the Total Environment*, présente les résultats d'une étude portant sur la biogéochimie du C, du N et du P dans les mares d'une tourbière ombrotrophe subboréale. Cette recherche visait à établir les contrôles environnementaux des variations dans la chimie de l'eau et l'évolution temporelle de la biogéochimie des mares.

Cette étude a été conçue par tous les auteurs de l'article. J'ai donc participé activement à la mise sur pied de la recherche, de la détermination des objectifs de recherche à l'élaboration des plans et méthodes d'échantillonnage. J'ai effectué et dirigé la prise des échantillons et réalisé ou supervisé toutes les analyses en laboratoire. J'ai aussi conduit les analyses statistiques et, à l'exception de la carte du site d'étude, j'ai produit toutes les figures. J'ai finalement écrit l'article sous la supervision de Julie Talbot et Tim R. Moore, coauteurs, qui ont participé à l'enrichissement du propos.

Référence complète

Arsenault, J., Talbot, J. & Moore, T.R. Environmental controls of C, N and P biogeochemistry in peatland pools. Soumis à *Science of the Total Environment* (soumission # STOTEN-D-18-00577).

2.2 Abstract

Pools are common in northern peatlands but studies have seldom focused on their nutrient biogeochemistry, especially in relation to their morphological characteristics and through seasons. We determined the environmental characteristics controlling carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) biogeochemistry in pools and assessed their evolution over the course of the 2016 growing season in a subboreal ombrotrophic peatland of eastern Canada. We showed that water chemistry variations in 62 pools was significantly explained by depth (81.9%) and the surrounding vegetation type (14.8%). Shallow pools had larger dissolved organic carbon (DOC) and total nitrogen (TN) concentrations but lower pH than deep pools, while pools surrounded by coniferous trees had more recalcitrant DOC than pools where vegetation was dominated by mosses. The influence of depth on pool biogeochemistry was confirmed by the seasonal survey of pools of different sizes with 47.1% of the variation in pool water chemistry over time significantly explained. Of this, 67.3% was explained by the interaction between time and pool size and 32.7% by pool size alone. P concentrations were small in all pools all summer long and combined with high N:P ratios, are indicative of P-limitation. Our results show that peatland pool biogeochemistry is influenced by internal processes and highlight the importance of biological processes in ombrotrophic environments.

Keywords: Open-water pools, peatlands, carbon, nitrogen, phosphorus, biogeochemistry

2.3 Introduction

Northern peatlands are of great importance in the global carbon (C) cycle, because they have accumulated ~450 Gt C since the Last Glacial Maximum (Loisel et al., 2017). Within peatlands, there can be a mosaic of different dominant vegetation and microtopographic elements (Rydin & Jeglum, 2013) and at the regional and global scales, maritime peatlands are more often covered with pools, than more continental bogs (Glaser, 1983; Glaser & Janssens, 1986). These pools are of different size, shape and spatial arrangement in relation to climatic, topographic and hydrological factors (Belyea, 2007) and they develop over long time-periods through differential peat accumulation compared to the surrounding soil (Belyea & Lancaster, 2002; Foster & Fritz, 1987). In steep-sloping raised peatlands, pools can be connected by subsurface natural peat pipes (Price, 1992). This heterogeneity between pools and vegetated surfaces in peatlands influences their capacity to accumulate C (Waddington & Roulet, 2000).

Pools are net C sources to the atmosphere (e.g. Hamilton et al., 1994; McEnroe et al., 2009; Pelletier et al., 2014; Repo et al., 2007; Waddington and Roulet, 2000). This is due to a combination of peat decomposition on their bottoms, limited C uptake by aquatic vegetation and photo- and microbial degradation of dissolved organic carbon (DOC) (Luc Pelletier et al., 2015). These processes, with the exception of photodegradation, are dependent on the availability of nutrients in the environment to support biological activity. Turner et al. (2016) demonstrated the spatial heterogeneity of pool biogeochemistry in regions of northern United Kingdom, where pools in continental bogs show a more complex biogeochemistry than those found in maritime regions, but within-peatland variability in pool biogeochemistry was small.

Nitrogen (N) and phosphorus (P) play a role in the peatland's capacity to accumulate C by taking part in both primary production and decomposition. Ombrotrophic peatlands are

nutrient-poor environments as they are topographically and hydrologically isolated from the surrounding terrestrial landscapes (Rydin & Jeglum, 2013). Nitrogen fixation, through methanotrophic organisms or via symbiotic *Sphagnum*-cyanobacteria associations, increases N availability in bogs (Turetsky, 2003; Vile et al., 2014) while P inputs are solely atmospheric (Bragazza et al., 2004). Peat accumulation results in an increase in the N:P ratio in the lower part of the peat profile, as P is recycled to the surface, resulting in co-limitation of N and P (Wang et al., 2014, 2015).

Pool nutrients can be influenced by limnological processes, with pool depth, area and shape influencing light penetration and wind-induced mixing, which in turn have an impact on bacterial communities on the pool's bottom and in the water column (Wetzel, 2001). Hence, in non-hydrologically connected pools, C, N and P biogeochemistry could be controlled by in-pool processes rather than by the vegetation-soil interactions with the surrounding peatland.

We are unaware of a study which has focused specifically on nutrient biogeochemistry in pools, in relation to their morphological characteristics and seasonally. Our goal here is to determine the environmental controls on variations in pool water biogeochemistry and changes over the growing season in a cool temperate ombrotrophic bog. We hypothesize that pool depth and area, along with time, influence biogeochemistry by controlling the internal biological activity of non-connected pools.

2.4 Methodology

2.4.1 Site description

The study was conducted at the Grande plée Bleue peatland, a 15 km² raised ombrotrophic bog located 12 km southeast of Québec City, Québec, Canada (71°03'N, 46°47'W; altitude ~ 88 m) (Figure 5). The climate is cool continental and mean annual air

temperature was $4.6 \pm 1.2^{\circ}\text{C}$ for the interval 1981-2010 at the nearest meteorological station (4.2 km from the study site) (Environment Canada, 2017). Mean annual precipitation was 1179 mm for the same period, of which 275 mm fell as snow. The peatland formation was initiated 9500 years ago over marine sediments of the Goldthwait sea and spatial expansion occurred through the paludification of a balsam fir and white birch forest (Lavoie et al., 2012). Ombrotrophic conditions prevailed starting 8300 years ago. Peat depth reaches 450-500 cm in the center of the bog (Lavoie et al., 2012; unpublished data). The southwestern portion of the peatland was previously drained to supply the surrounding agricultural fields, but the drainage ditch was closed in the mid-1980's.

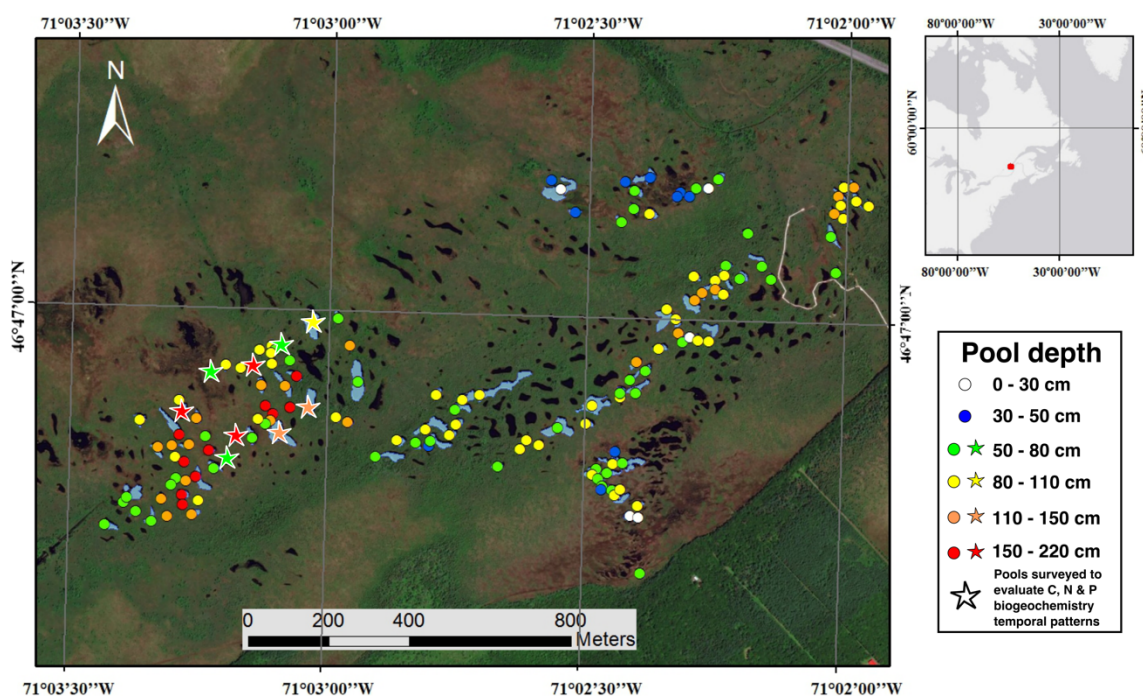


Figure 5. Location of the study site, pool distribution and mean depth at the Grande plée Bleue peatland. Map based on a DigitalGlobe® remote sensing photo.

There are more than 650 open-water pools of different shape, area and depth in the southern part of the peatland (Figure 5). Deeper pools are found near the center of the peatland.

Vegetation is segregated in zones dominated either by mosses (e.g. *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum* and *S. angustifolium*) with a sparse shrub or graminoid cover; by shrubs (*Kalmia angustifolia*, *Rhododendron* spp., *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium* spp.) underlain by *Sphagnum* mosses; or by black spruce (*Picea mariana*) and eastern larch (*Larix laricina*) in the forested central part of the bog.

2.4.2 Pool measurements and sampling scheme

In 2015 and 2016, we measured depth and area for 156 pools. Depth was estimated by dropping a 400 g and 20 cm diameter disk on to the pool unconsolidated bottom sediments, using a graduated rope. Three to 10 measurements, depending on the pool size, were taken in each pool and averaged. Area was measured based on a 0.46 m resolution satellite photo. For each pool, a shape index (SI) was also estimated with $SI = \frac{P}{2\sqrt{\pi a}}$, where P is the perimeter of the pool and a is the area (Moser et al., 2002; Turner et al., 2016). SI is a unitless parameter and has a value range of ≥ 1 , where 1 is a perfect circle and larger values indicate increasing shape complexity. Dominant vegetation surrounding the pools was visually estimated *in situ* and pools were sorted into three classes: surrounding vegetation dominated by mosses, by ericaceous shrubs or by spruce trees.

To determine which environmental variables influenced pool water chemistry, we sampled 62 of the 156 pools on July 26, 2016. These pools were scattered in different parts of the peatland, chosen for accessibility reasons, and they were not hydrologically connected. They were selected to represent different depths, areas, shapes and vegetation types. Water samples were collected in each pool and analyzed for dissolved organic carbon (DOC), total nitrogen

(TN), total phosphorus (TP), pH and specific UV absorbance (SUVA), an estimator of DOC lability and aromatic composition (Weishaar et al., 2003).

To evaluate the temporal pattern of water chemistry in pools of different size, we selected 9 of the 62 surveyed pools, representing triplicates of extremes in both depth and area of pools: small and shallow, small and deep, and large and shallow (Figure 6), and were located in the center of the peatland where there is a large diversity of pool size. Water samples were collected from each pool 10 times from mid-May to late October 2016 and analyzed for total and dissolved N (TN/TDN), organic C (TOC/DOC) and P (TP/DP), pH, SUVA, dissolved carbon dioxide (CO₂), methane (CH₄), nitrous oxide (N₂O) and oxygen (O₂) and temperature (T). Nitrate (NO₃), ammonium (NH₄⁺) and orthophosphate (PO₄³⁻) were measured three times during the summer, in early June, late July and late September.

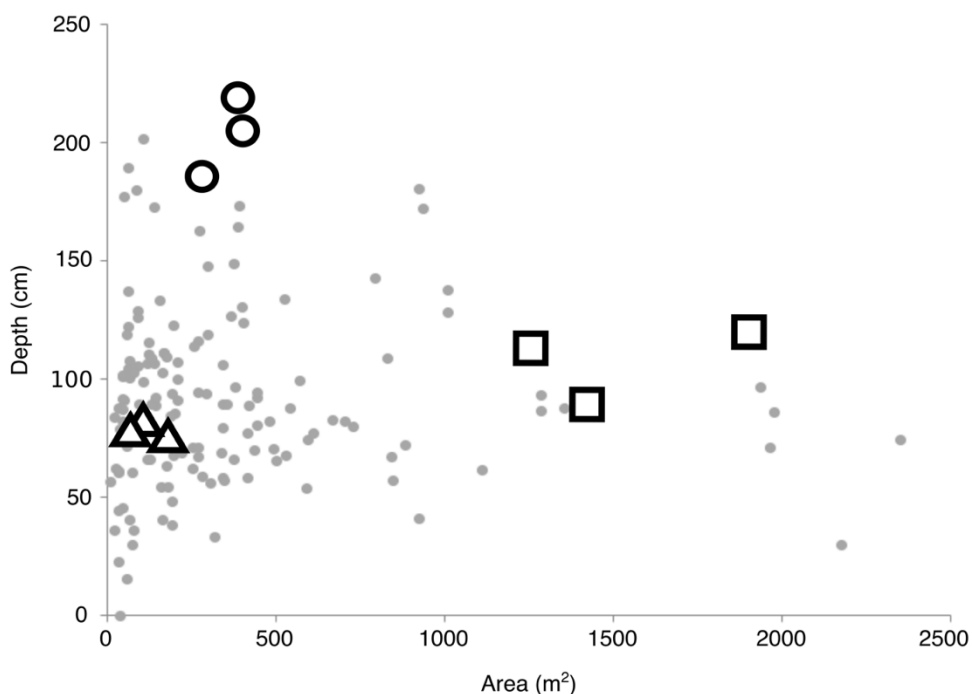


Figure 6. Distribution of the 156 pools measured at the study site according to their depth and area. The enlarged pictograms represent the pools that were sampled 10 times from mid-May to late October 2016.

2.4.3 Sample collection and analysis

All water samples were taken in triplicate and collected from a depth of 20 cm beneath the pool surface, 2 m from the edge of the pools. Dissolved oxygen (D.O.) and T were measured with a DO200A YSI probe. DOC samples were filtered *in situ* using 0.45 μm PES membrane syringe filters to remove particulate matter. NO_3^- , NH_4^+ and PO_4^{3-} samples were filtered in the field using 0.2 μm PES membrane syringe filters to eliminate most microorganisms. NO_3^- and NH_4^+ samples were rapidly acidified to $\text{pH} < 2$ after collection using 1M H_2SO_4 . All samples were stored in polyethylene containers at 4°C or at -20°C (PO_4^{3-}) until analysis. TOC/DOC and TN/TDN were determined on a Shimadzu TOC-V total organic carbon analyzer after acidification with HCl (ASTM methods D7573-09 and D8083-16). TP and dissolved phosphorus (DP) were determined following a digestion using a solution of potassium persulfate (Ebina et al., 1983). TP/DP, NO_3^- , NH_4^+ and PO_4^{3-} analysis were performed on a Lachat Flow injection analyzer (Lachat QuickChem methods 10-115-01-1-A, 10-107-04-1-A, 10-107-06-2-C and 10-115-01-1-Q). Detection limit of the Lachat analyzer varied from 1 to 15 $\mu\text{g L}^{-1}$ (see Annexe A, Table A1 to A10 for details). Dissolved organic nitrogen (DON) was calculated by subtracting inorganic nitrogen (NO_3^- and NH_4^+) from TDN. SUVA was computed following absorbance measurements at 254 nm with a 10 mm path length glass cell on a Shimadzu UV-1800 spectrophotometer. Dissolved gas samples (CO_2 , CH_4 and N_2O) were taken manually using the headspace technique and analyzed in the lab on a Shimadzu GC-14 gas chromatograph. Wind speed and barometric pressure were measured *in situ* using a Kestrel 4000 weather meter.

2.4.4 Statistical analysis

To determine the influence of environmental variables on pool water chemistry, a redundancy analysis (RDA) was performed using environmental (pool depth, area, SI and dominant vegetation) and physicochemical (pH, DOC, TN, TP and SUVA) data from the one-time survey of the 62 pools. Variables were normalized and data matrices were standardized. Linear dependencies between the environmental variables were tested to avoid any interference in the model. Following Borcard et al. (2011), all variables were eventually included in the RDA. The significance of the RDA axis was also tested by permutations. The relationships between the environmental variables significantly influencing pool water chemistry and the physicochemical variables were finally tested using Pearson's (r) or Spearman (ρ) correlations. The influence of vegetation on the pool chemical variables was tested using one-way ANOVAs and Tukey post-hoc tests.

To assess the temporal pattern of water chemistry in pools of different sizes, we adapted the Principal Response Curve (PRC) method from Van den Brink and Ter Braak (1999). The PRC allows a comparison in the response of the different groups of pools defined by their size, to environmental variables over time. To do so, the evolution in the response variables of the groups is compared to those of a reference group, where environmental conditions are controlled. Because our study is not a controlled experiment, the three groups of surveyed pools are here compared to a hypothetical reference group, created by estimating the mean of each measured chemical variable (13) for each pool (9) at every sampling time (10). Only the data measured at each sampling were considered. The significance of the PRC was tested using a Monte Carlo permutation test on the first axis of the analysis (Van den Brink & Ter Braak, 1999). We also tested the influence of pool depth on each variable using one-way ANOVAs and

Tukey post-hoc tests. All statistical analysis were performed with R, version 3.3.1, and the RDA and the PRC were computed using the “vegan” package, version 2.4-3 (Oksanen et al., 2017; R Core Team, 2016).

2.5 Results

2.5.1 Environmental controls on pool water chemistry

Depth of the 156 measured pools ranged from 15 to 219 cm (mean = 93 ± 38 cm, median = 88 cm) and area ranged from 10 to 2350 m² (mean = 381 ± 458 m², median = 209 m²). Deep and large pools have steep edges while small, shallow pools are gently sloping. The sampling of 62 of these pools shows that water chemistry and physical parameters varied greatly, with three- to ten-fold variations in TN, DOC and TP (Table I).

Table I. Physical and chemical properties of the pools (n = 62) surveyed on July 26th, 2016. TP concentrations were near or below the detection limit of the analyzer.

Pool properties	Mean \pm standard deviation (minimum-maximum)
Depth (cm)	92 ± 40 (15-219)
Area (m ²)	425 ± 460 (35-1997)
Shape index	1.31 ± 0.27 (1.03-2.27)
DOC (mg L ⁻¹)	25.84 ± 6.16 (8.64-36.91)
TN (mg L ⁻¹)	0.48 ± 0.09 (0.27-0.71)
TP (μ g L ⁻¹)	17.4 ± 13.9 (8.0-102.3)
pH	3.98 ± 0.12 (3.72-3.98)
SUVA (L mg C ⁻¹ m ⁻¹)	1.92 ± 0.41 (0.42-2.49)

Analysis of pool water chemistry in relation to environmental variables showed that 28.2 % of the variation is attributed to depth and the type of vegetation surrounding the pools

($P < 0.001$), which were independent of each other. Of this variation, 81.9% was explained by depth ($P < 0.001$) and 14.8% by vegetation ($P = 0.020$) (Figure 7). Area ($P = 0.472$) and SI ($P = 0.918$) were not significant factors explaining the variation in pool water chemistry. With the exception of pH, all chemical variables were negatively correlated to pool depth (Figure 7). DOC, TN and pH were mostly influenced by depth (Figure 8). SUVA was influenced by the vegetation surrounding the pool: those with a vegetation dominated by *Sphagnum* mosses showed lower SUVA than pools surrounded by spruce trees ($P < 0.001$, Figure 8). TP concentrations were extremely small and most samples were on or below the detection limit of the analyzer. Pearson's correlation shows that TP was nevertheless correlated to depth ($r = -0.35$, $P = 0.005$).

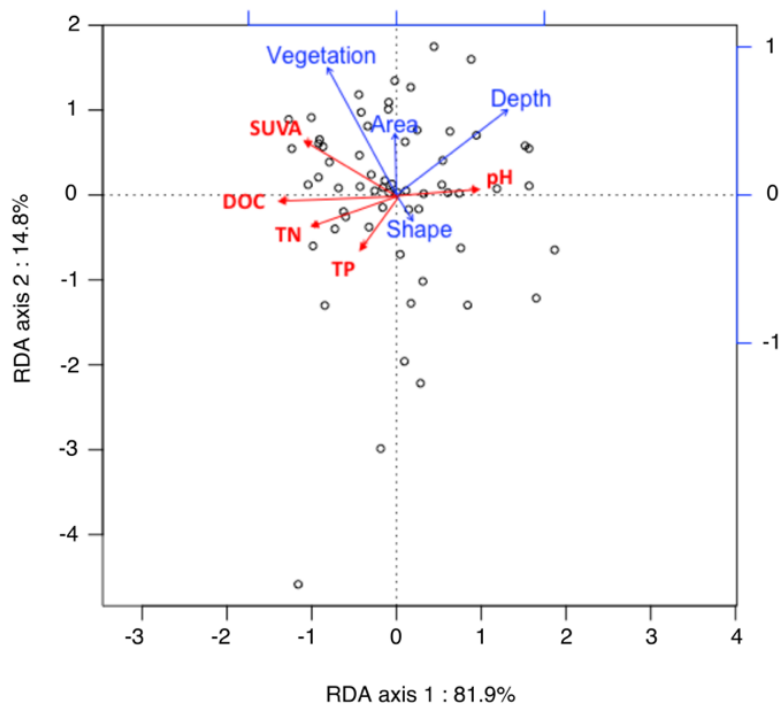


Figure 7. Redundancy analysis showing the influence of environmental characteristics on the surveyed pools. Depth and vegetation significantly explained variations in pool water.

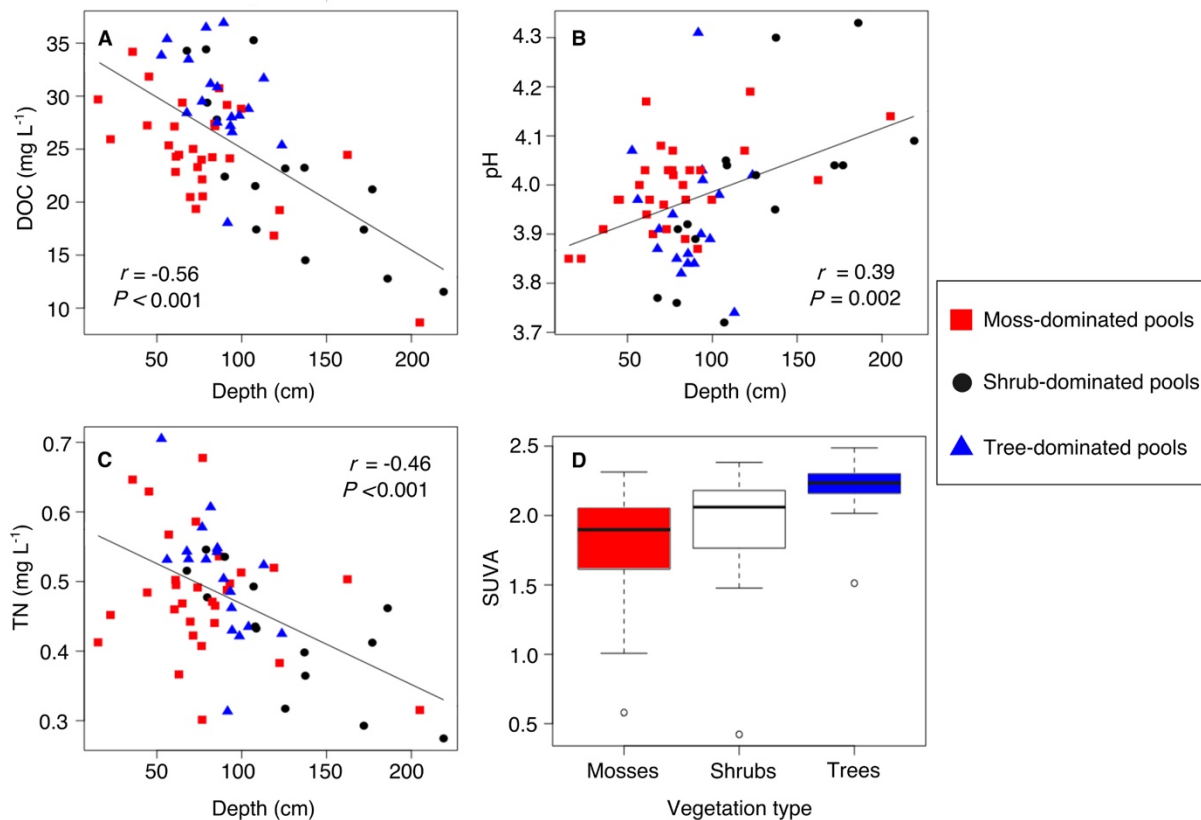


Figure 8. Relationships between pool water chemistry and environmental variables. (A, B, C) Pearson's correlation coefficient (r) between pool depth and DOC, pH and TN. (D) One-way ANOVA and post-hoc test showed a significant difference in SUVA depending on the vegetation surrounding the pools ($P = 0.001$). Boxes are delimited by the 25th and 75th percentiles, middle black bars are the median data, whiskers the most extreme data within 1.5 interquartile range and dots are outlier pools.

2.5.2 Temporal patterns of pool biogeochemistry

We also tested the influence of depth and area on pool C, N and P biogeochemistry during summer 2016. In all pools, water properties changed over the growing season. Shallower pools showed a stronger change in water chemistry, such as DOC and TN concentration, than deeper pools (Figure 9). From May to October, pH was more acidic in shallower pools; the sudden increase in pH in small and deep pools at the end of the growing season was related to a large precipitation event that diluted the H⁺-concentration in pools. TP concentrations were low

in all pools, but were higher in May and rapidly dropped at the beginning of June, remaining low for the rest of the season. Consequently, N:P ratio was 7:1 in May but increased to 30:1 in June.

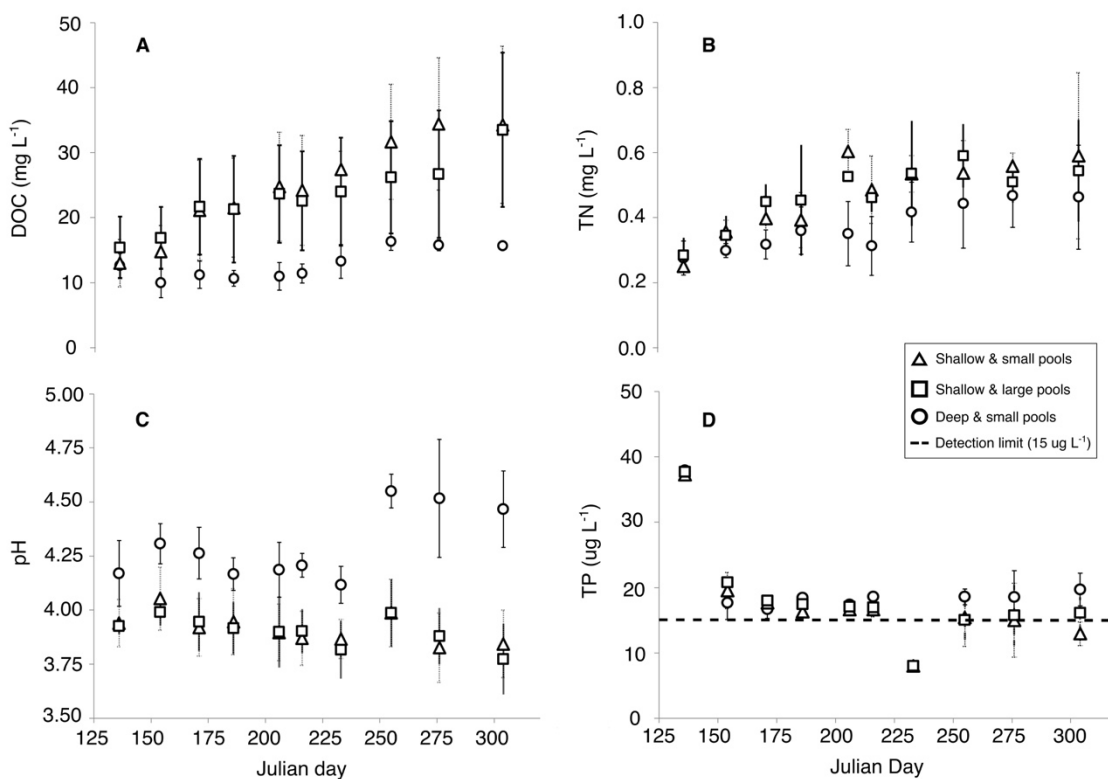


Figure 9. Temporal changes in (A) DOC, (B) TN, (C) pH and (D) TP of pools of different sizes during the 2016 growing season.

Concentrations of NO_3^- and NH_4^+ were extremely small at every sampling and DON was the main form of N, ranging from 91 to 97 % of TDN all summer long. No temporal pattern was observable in the main form of N. Concentration of PO_4^{3-} was near or below the detection limit of the analyser for each of the three samplings. Finally, for the whole season, SUVA was higher in shallower than in deeper pools.

At each sampling, dissolved oxygen concentrations and water temperature were not significantly different among the pools and dissolved oxygen was negatively correlated to water temperature ($\rho = -0.65$, $P < 0.001$). At each sampling, water temperature decreased with depth and was cooler at the bottom of deep than shallow pools. Dissolved O₂ also decreased with depth, but increased at the bottom of shallow pools. Dissolved CO₂ ($P < 0.001$) and CH₄ ($P = 0.035$) were higher in shallow than in deep pools and concentrations tended to decrease during windy days. Dissolved N₂O ranged from 0.49 to 0.70 ppm with the highest concentrations in May and June. No significant differences among the pools were observed.

The analysis of water chemistry, over the course of a growing season and in pools of different sizes, showed large differences between deep and shallow pools. This difference was particularly clear in the C and N biogeochemistry (Table II). Indeed, TOC/DOC, CO₂ and TN concentrations as well as SUVA significantly varied from shallow to deep pools ($P < 0.001$). The PRC shows that shallow and deep pool biogeochemistry changed differently over time (Figure 10). The first axis of the PRC explains 47.1 % of the variation in water chemistry ($P = 0.003$) (Figure 6). Of this, 67.3 % of the variance between the three groups of pools is explained by the sole temporal variable. The interaction between time and pool size explains the other 32.7 % of the variance. The PRC also gives the contribution (variable weight – v.w.) of each physicochemical variable on the pattern of the response. On this scale, the higher the weight is, the more likely the variable is to be influenced by time and pool size. Here, TOC (v.w. = 1.43), DOC (v.w. = 1.33), SUVA (v.w. = 1.35), CO₂ (v.w. = 1.05) and DN (v.w. = 1.03) are all strongly and positively correlated to size and time while pH (v.w. = -1.60) is negatively correlated to the size-time interaction.

Table II. Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$). Data shown here are those of July 26th, 2016 and were taken the same day as the data taken to assess the environmental controls on water chemistry (Table I). Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer.

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m ²)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L ⁻¹)	30.54 (\pm 8.47)	26.04 (\pm 7.24)	15.47 (\pm 1.01)
DOC (mg L ⁻¹)	24.77 (\pm 8.37)	23.64 (\pm 7.49)	10.68 (\pm 2.13)
TN (mg L ⁻¹)	0.60 (\pm 0.07)	0.53 (\pm 0.01)	0.35 (\pm 0.10)
TP (μ g L ⁻¹)	17.4 (\pm 0.1)*	16.6 (\pm 0.1)*	17.1 (\pm 0.1)*
pH	3.90 (\pm 0.13)	3.90 (\pm 0.17)	4.19 (\pm 0.13)
SUVA (L mg C ⁻¹ m ⁻¹)	1.62 (\pm 0.60)	1.83 (\pm 0.55)	0.83 (\pm 0.57)
NH ₄ (μ g L ⁻¹)	9.3 (\pm 6.5)*	19.0 (\pm 0.5)*	3.0 (\pm 0.0)*
NO ₃ (μ g L ⁻¹)	4.0 (\pm 1.7)*	3.0 (\pm 0.0)*	4.3 (\pm 2.3)*
PO ₄ (μ g L ⁻¹)	4.8 (\pm 1.9)*	3.7 (\pm 1.2)*	2.6 (\pm 1.0)*
CO ₂ (mg L ⁻¹)	932.4 (\pm 278.7)	709.7 (\pm 100.0)	528.9 (\pm 101.1)
CH ₄ (mg L ⁻¹)	68.80 (\pm 62.24)	21.21 (\pm 9.78)	18.03 (\pm 14.24)
N ₂ O (mg L ⁻¹)	0.57 (\pm 0.01)	0.58 (\pm 0.02)	0.59 (\pm 0.00)
T (°C)	19.4 (\pm 2.0)	20.1 (\pm 1.1)	20.5 (\pm 1.1)
D.O. (mg L ⁻¹)	6.41 (\pm 1.30)	6.42 (\pm 0.89)	7.0 (\pm 0.71)

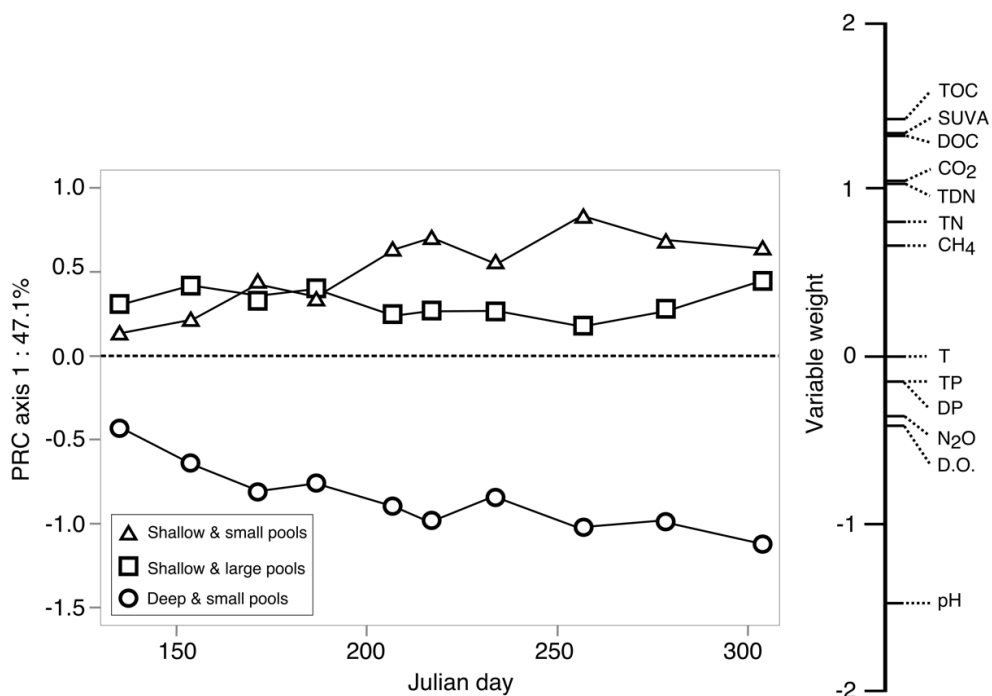


Figure 10. Seasonal changes in the biogeochemistry of pools of different size according to the Principal Response Curve. The control group is the 0.0 dotted line. The variable weight scale shows all the variables that were included in the analysis. High variable weight suggests strong positive (+) or negative (-) correlations with both pool size and time. D.O. = dissolved oxygen; T = temperature.

2.6 Discussion

2.6.1 Environmental controls on pool biogeochemistry

As precipitation and dry deposition are the main sources of chemical elements in bogs, their open-water pools are often dystrophic, with acidic water, low nutrient concentrations and a light-brown color due to high levels of dissolved humus (Beadle et al., 2015; McKnight et al., 1985; Turner et al., 2016). The pools that were analyzed at the Grande plée Bleue peatland are no exception, though our study demonstrates that there are variations in water chemistry among pools. The analysis of the 62 pools showed that these variations can be attributed to pool depth

and the composition of the vegetation surrounding the pools, with pool depth being the main driver.

At mid-summer, when biological activity is at its peak, there is a clear difference in water chemistry in relation to pool depth. Shallow pools, regardless of their shape, area or composition of the surrounding vegetation, show higher concentrations in DOC and TN and lower pH than deep pools, attributed to biogeochemical processes linked to water temperature and light penetration. Pool sediments are composed of limnic material that can be covered with benthic algae and cyanobacteria (Belyea & Lancaster, 2002; Hamilton et al., 1994). As light reaches the sediments, photosynthetic activity and nitrogen fixation from such organisms may increase pool productivity and explain the higher DOC and TN concentration in shallow pools and the increase in O₂ concentrations at the pool bottom. Larger DOC concentrations, and therefore probably larger concentrations of organic acids, explain the lower pH measured in shallow pools as DOC concentration and pH were strongly correlated ($r = -0.72$, $P < 0.001$). There were also larger CO₂ and CH₄ concentrations in shallow pools. McEnroe et al. (2009) found that shallower pools emit more C to the atmosphere than deeper pools, related to the availability of more easily decomposable peat near the bog surface, as peat that is deeper is generally more recalcitrant. Shallow pool bottoms are also warmer, thus increasing bacterial activity, peat decomposition and C and N concentrations in the water column (Howarth, Marino, & Cole, 1988; Luc Pelletier et al., 2014).

DOC composition and biodegradability related to SUVA was mostly influenced by the vegetation surrounding the pool, reflecting the chemical composition of the vegetation exudate that reaches the pools (Pinsonneault et al., 2016). Spruce exudate is composed of recalcitrant DOC with a higher SUVA, while lower SUVA is associated with labile DOC from *Sphagnum*-

dominated areas (Wickland et al., 2007). At our site, many vascular plants growing around pools located in the forested part of the peatland had their roots near or directly in the pools and some small pools located in the forested zone also had part of their surface shadowed by spruce branches. Those situations facilitate the input of recalcitrant vascular plant-derived DOC in the pools, either through plant exudate or via throughfall (Dalva & Moore, 1991; Fenner et al., 2004; Trinder et al., 2008). It is also possible that water flows from the peatland to the pool, influenced by the vegetation surrounding the pool.

2.6.2 Temporal patterns of pool biogeochemistry

Although several studies have focused on C biogeochemistry in peatland open-water pools (Hamilton et al., 1994; McEnroe et al., 2009; L. Pelletier et al., 2007; Luc Pelletier et al., 2014), none, to our knowledge, has addressed N and P biogeochemistry temporal patterns. The divergent evolution of the shallow and deep pools compared to the control group in the PRC shows that depth, in association with time, plays an important role in the evolution of water chemistry. It shows that C (especially DOC, TOC and CO₂) and N (TN and DN) are particularly influenced by pool depth. Other variables are either independent to both time and depth, like water temperature at 20 cm, or concentrations were too low to measure significant differences between the pools, like P.

In addition to depth, time plays an important role in our study. Water chemistry was very similar in all pools at the beginning of the season (Figure 9) but differences appeared among pools of different depths as the summer progressed. As water warmed and biological activity intensified in the pools, C and TN concentrations increased, perhaps through the concentrating effect of evapotranspiration (Waddington & Roulet, 1997), while P and inorganic N (NH₄⁺ and

NO_3^-) concentrations decreased. P and inorganic N concentrations rapidly dropped at the beginning of the growing season because of their limited availability.

In May, C and N concentrations in all pools were similar and small, probably related to dilution at snowmelt, when a large volume of water containing small concentrations of nutrients may reach the pools (Dyson et al., 2011; Jager et al., 2009). The larger P concentration in May, before the beginning of the growing season, may although be related to the release of P from decomposed organic matter (Sondergaard et al., 2003; Wang et al., 2015). Decomposition processes persist during winter time, contrary to primary production, making P available to microorganisms in the spring. Decomposition may however not increase pools' C and N concentrations in the spring because of sustained CO_2 and N_2O emissions during winter (Alm et al., 1999; Priscu, 1997; Soued et al., 2015) as respiration and nitrification and denitrification rates are high under the snowpack (Sommerfeld et al., 1993).

The small TP concentrations in the Grande plée Bleue peatland pools are similar to those measured in different regions of northern United Kingdom (Turner et al., 2016). Our results suggest the dependency of the peatland on atmospheric dry and wet deposition to increase P availability. Indeed, the ombrotrophic conditions of the peatland isolate the pools from the surrounding terrain, denying possible P inputs from the adjacent landscapes through runoff or groundwater. The high N:P ratio from June to October confirms that all pools at our study site are P-limited.

2.7 Conclusion

Our study shows that open-water pool biogeochemistry from ombrotrophic peatlands is influenced by internal mechanisms linked primarily to pool depth and to the composition of surrounding vegetation. Water chemistry varies from one pool to another, even in solely rain-

fed environments, and differences emerge from spring to autumn. This highlights the importance of biological processes, from microbial activity to vegetation, and hydrology, in nutrient circulation in peatlands. Further research to assess the influence of vegetation on pool biogeochemistry should focus on water movements between pools and the surrounding peat.

Chapitre 3. Discussion générale

L'étude de la biogéochimie des mares, de leur structure et de leur rôle dans le fonctionnement des tourbières, est primordiale pour une compréhension approfondie de ces milieux. Les tourbières sont en effet des écosystèmes d'une rare complexité en raison de leur capacité à s'autoréguler (Morris et al., 2011). Des changements observés à long terme dans les tourbières peuvent ainsi s'expliquer autant par des facteurs externes qu'internes. À l'échelle du paysage, il s'agit d'environnements présentant une mosaïque d'éléments de microtopographie et de végétation différents. Les résultats présentés dans cette étude affirment le caractère particulier de l'un de ces éléments : les mares.

3.1 Distinctions entre les mares et la tourbe

La recherche présentée ici apporte de nouvelles preuves de la différenciation à faire entre la biogéochimie des mares et celle de la tourbe qui l'entoure. Contrairement à la tourbe, les mares sont des sources de C atmosphérique (e.g. Hamilton et al., 1994; McEnroe et al., 2009; Pelletier et al., 2014). Cette différence est attribuable à des phénomènes distincts qui dictent les cycles biogéochimiques dans l'un et l'autre de ces environnements. Tel que démontré, la lumière et la présence d'O₂ en profondeur dans les mares influencent largement la biogéochimie des nutriments dans celles-ci. Ces variables étant restreintes aux premiers centimètres des profils de tourbe, la biogéochimie des nutriments dans les sols des tourbières est principalement influencée par d'autres processus, liés entre autres à la constante saturation en eau et à la structure de la végétation (Gorham, 1991). Les résultats de mon étude indiquent aussi que la végétation semble avoir un impact sur la biogéochimie des mares, en influençant notamment la labilité du carbone

organique. Elle n'est cependant pas la principale variable expliquant les variations observées entre les mares.

Ma recherche vient néanmoins confirmer un phénomène observé dans plusieurs tourbières ombrotrophes boréales, et transposable aux mares : l'aspect limitatif du P (Wang et al., 2015). Les intrants atmosphériques et le recyclage annuel du P ne parviennent en effet pas à combler les besoins des systèmes.

3.2 Distinctions entre les mares et les lacs

Les résultats démontrent aussi, et surtout, que la biogéochimie des nutriments dans les mares de tourbières est influencée par des processus internes. À cet égard, les mares et les lacs se comportent de façon semblable. Les processus limnologiques associés à l'O₂, à la lumière et à la température, d'importance capitale dans la biogéochimie des lacs, semblent donc avoir la même influence sur les cycles des nutriments dans les mares. De ce point de vue, les mares fonctionneraient comme des lacs miniatures. Cependant, contrairement aux lacs, les mares de tourbières s'intègrent dans une matrice de matériel organique non consolidé. L'eau pourrait donc, suivant un gradient hydrologique suffisamment fort, se déplacer librement de la mare à la tourbe et vice versa. Ceci aurait alors une influence sur la biogéochimie des mares elles-mêmes et celle de la tourbe environnante. Les éléments trouvés dans l'un pourraient ainsi être déplacés vers l'autre et y modifier les stocks de C, N et P. Considérant encore une fois l'importance qu'ont ces éléments dans la croissance végétale et la décomposition, ces processus pourraient être favorisés dans les mares ou dans la tourbe en fonction du sens d'écoulement de l'eau.

L'influence de la végétation dans la composition du carbone organique contenu dans les mares, comme découvert à la tourbière Grande plée Bleue, permet d'illustrer cette possible circulation de l'eau entre les mares et la tourbe. Le DOC plus récalcitrant retrouvé dans les

mares des zones boisées de la tourbière pourrait alors être lié non seulement à la végétation bordant les mares, mais aussi à celle plus éloignée. Néanmoins, un suivi de l'hydrologie des mares et de la chimie de l'eau de la tourbe devrait être effectué pour confirmer ou non cette hypothèse.

Les tourbières ombrotrophes, contrairement aux lacs, sont de plus isolées du paysage environnant. Les intrants en éléments chimiques y sont seulement atmosphériques. Turner et al. (2016) ont d'ailleurs déterminé que la distribution géographique des tourbières influence la biogéochimie des mares qui s'y trouvent. Les mares ainsi analysées, de faible profondeur (29 à 39 cm, en moyenne) comparativement à celles visitées à Grande plée Bleue, présenteraient des différences selon leur latitude et leur continentalité. Les mares situées près des côtes du Royaume-Uni avaient en effet des concentrations en DOC et en CH₄ dissouts plus élevées. L'influence maritime sur les mares se reflétait aussi sur les mares situées aux plus hautes latitudes, à la pointe nord de l'Écosse, où les concentrations en Cl⁻ et en SO₄³⁻ étaient plus élevées qu'ailleurs. Ces résultats font état de la dépendance des mares des tourbières ombrotrophes envers la chimie des précipitations pour expliquer les variations observées. Ma recherche a cependant démontré que, nonobstant les intrants atmosphériques, la biogéochimie des mares serait particulièrement influencée par des processus internes aux mares et à leur environnement immédiat.

3.3 Implications de l'étude

Ces conclusions attestent de l'importance de considérer l'étude des mares lors des recherches effectuées sur les tourbières. L'hétérogénéité spatiale et temporelle de la dynamique biogéochimique des mares et les différences qui existent entre elles et la matrice dans laquelle elles s'insèrent démontrent que les mares ne peuvent être ignorées lorsque les tourbières sont

étudiées. Ceci pourrait considérablement modifier la conception des recherches effectuées dans les tourbières nordiques. En effet, la plupart des recherches qui ont été effectuées dans ces environnements le sont en tenant pour acquise leur homogénéité. Cette supposition vient des caractéristiques mêmes des tourbières. La saturation en eau, la végétation quasi uniforme et les taux de décomposition plus faibles que la production de matière organique en font des écosystèmes où la structure et les fonctions sont semblables d'un site à l'autre, à l'intérieur d'une même tourbière. Les conclusions des recherches sont alors émises à partir d'un nombre très faible d'échantillons et les résultats sont extrapolés à l'ensemble de la tourbière. Cependant, mes travaux montrent que l'uniformité de ces milieux ne peut s'appliquer dans l'étude de la biogéochimie du C et du N. Et comme ces éléments chimiques sont liés aux processus menant à l'accumulation nette du C dans les sols des tourbières, faire fi de l'hétérogénéité de ces environnements pourrait mener à des estimations hasardeuses.

Cette recherche soulève de plus des questionnements quant à la biogéochimie des nutriments dans des milieux qui peuvent s'apparenter aux mares de tourbière. Par exemple, les lacs de thermokarst de l'Arctique sont des environnements de plus en plus étudiés parce qu'ils sont grandement affectés par le dégel du pergélisol (e.g. Smith et al., 2005; Walter et al., 2016, 2007). Comme pour les mares de tourbières, les lacs de thermokarst sont d'importantes sources de C atmosphérique (e.g. Matveev et al., 2016). Et comme ils se forment pour la plupart dans une matrice tourbeuse (e.g. Karlsson et al., 2009), les mêmes processus dictant la biogéochimie des mares de tourbières pourraient s'y appliquer.

Conclusion générale

Les mares de tourbières sont des éléments communs des tourbières nordiques, mais demeurent malgré tout très peu étudiées. Conséquemment, la circulation des éléments chimiques dans celles-ci et, plus largement, leur influence dans la capacité qu'ont les tourbières à remplir leur fonction de puits de C sont peu connues. Le présent mémoire a contribué à réduire cette brèche scientifique en démontrant le caractère discordant des mares vis-à-vis de la tourbe dans la biogéochimie des nutriments. À ce sujet, les mares sont des écosystèmes qui se trouvent à la jonction entre les lacs et la tourbe. Il s'agit en effet de plans d'eau où la biogéochimie semble dictée par des processus limnologiques typiques, mais s'insérant dans une matrice organique où la circulation horizontale de l'eau et les échanges avec la tourbe qui les entoure sont possibles.

La recherche a démontré que la biogéochimie des mares d'une tourbière ombrotrophe, des milieux dépendants des intrants atmosphériques pour combler leurs besoins en eau et en éléments chimiques, est particulièrement influencée par leurs caractéristiques environnementales. Ainsi, les mares de faibles profondeurs présentaient des concentrations en C et N significativement plus élevées que les mares les plus profondes. Les mares bordées par une végétation majoritairement composée de conifères présentaient de plus une fraction en carbone organique plus récalcitrante à la décomposition que les mares où la végétation était dominée par des mousses. La superficie des mares et leur forme n'avaient quant à elles pas d'influence sur les nutriments. Le suivi saisonnier des mares de profondeurs et de superficies différentes a confirmé ces observations alors que l'évolution de la biogéochimie du C et du N au cours de l'été 2016 a été significativement plus marquée dans les mares peu profondes.

L'aspect limitatif du P a aussi confirmé que les intrants atmosphériques et du recyclage annuel du P ne suffisent pas à combler les besoins des mares des tourbières ombrotrophes.

Les variations observées dans la biogéochimie du C et du N dans les mares de différentes profondeurs font état d'un contrôle sur ces éléments par des processus internes aux mares. Considérant l'influence de l'O₂, de la lumière et de la température dans l'activité biologique, ces variables pourraient expliquer une partie des résultats obtenus. De plus, les possibles mouvements de l'eau entre les mares et la tourbe pourraient intervenir et accentuer l'influence de la végétation sur la chimie de l'eau des mares. Néanmoins, les processus qui dictent la biogéochimie des mares demeurent inconnus. Ceci soulève donc plusieurs questions quant à leur nature. Des recherches plus approfondies devraient alors être effectuées pour se pencher spécifiquement sur ces processus et les identifier.

Finalement, la recherche a été conduite dans une seule tourbière du sud du Québec, sous un climat tempéré. L'influence des conditions climatiques sur l'activité biologique n'étant pas mise en doute, la biogéochimie des mares de tourbières ombrotrophes pourrait aussi varier en fonction de la situation géographique et climatique des milieux étudiés. Il serait alors nécessaire de reproduire cette recherche dans une gamme de régions différentes pour arriver à discriminer l'effet du climat dans la biogéochimie des mares de tourbières et y distinguer l'effet réel des processus internes.

Bibliographie

- Alm, J., Saarnio, S., Nykanen, H., Silvola, J., & Martikainen, P. J. (1999). Winter CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeochemistry*, *44*(2), 163–186. <https://doi.org/10.1023/A:1006074606204>
- Atkins, P., & de Paula, J. (2001). *Physical chemistry* (7th ed.). WH Freeman.
- Beadle, J. M., Brown, L. E., & Holden, J. (2015). Biodiversity and ecosystem functioning in natural bog pools and those created by rewetting schemes. *WIREs Water*, *2*(April), 65–84. <https://doi.org/10.1002/wat2.1063>
- Belyea, L. R. (2007). Climatic and topographic limits to the abundance of bog pools. *Hydrological Processes*, *21*, 675–687. <https://doi.org/10.1002/hyp>
- Belyea, L. R., & Lancaster, J. (2002). Inferring landscape dynamics of bog pools from scaling relationships and spatial patterns. *Journal of Ecology*, *90*(2), 223–234. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00647.x>
- Bentzen, E., Taylor, W. D., & Millard, E. S. (1992). The importance of dissolved organic phosphorus to phosphorus uptake by limnetic plankton. *Limnology and Oceanography*, *37*(2), 217–231. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.2.0217>
- Boggie, R. (1972). Effect of water-table height on root development of *Pinus contorta* on deep peat in Scotland. *Oikos*, *23*(3), 304–312. <https://doi.org/10.1007/BF02187253>
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer.
- Borics, G., Tóthmérész, B., Grigorszky, I., Padisák, J., Várbíró, G., & Szabó, S. (2003). Algal assemblage types of bog-lakes in Hungary and their relation to water chemistry, hydrological conditions and habitat diversity. *Hydrobiologia*, *502*, 145–155. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000004277.07316.c8>
- Bragazza, L., Freeman, C., Jones, T., Rydin, H., Limpens, J., Fenner, N., ... Toberman, H. (2006). Atmospheric nitrogen deposition promotes carbon loss from peat bogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(51), 19386–19389. <https://doi.org/10.1073/pnas.0606629104>

- Bragazza, L., Tahvanainen, T., Kutnar, L., Rydin, H., Limpens, J., Hajek, M., ... Gerdol, R. (2004). Nutritional constraints in ombrotrophic *Sphagnum* plants under increasing atmospheric nitrogen deposition in Europe. *New Phytologist*, 163(3), 609–616. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01154.x>
- Bridgham, S. D., Updegraff, K., & Pastor, J. (1998). Carbon, nitrogen, and phosphorus mineralization in northern wetlands. *Ecology*, 79(5), 1545–1561. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1545:CNAPMI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1545:CNAPMI]2.0.CO;2)
- Bronk, D. A. (2002). Dynamics of DON. In D. A. Hansell & C. A. Carlson (Eds.), *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter* (p. 774). Academic Press.
- Brown, D. H., & Bates, J. W. (1990). Bryophytes and nutrient cycling. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 104(1–3), 129–147. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02215.x>
- Campbell, N. E., & Reece, J. B. (2004). *Biologie* (2nd ed.). ERPI.
- Caraco, N. F., Cole, J. J., & Likens, G. E. (1991). Phosphorus release from anoxic sediments: Lakes that broke the rules. *Verhandlungen Des Internationalen Verein Limnologie*, 24, 2985–2988.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., & Mooney, H. A. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology* (2nd ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9>
- Christensen, P. B., Nielsen, L. P., Revsbech, N. P., & Sørensen, J. (1989). Microzonation of denitrification activity in stream sediments as studied with a combined oxygen and nitrous oxide microsensors. *Applied and Environmental Microbiology*, 55(5), 1234–1241. [https://doi.org/0099-2240/89/051234-08\\$02.00/0](https://doi.org/0099-2240/89/051234-08$02.00/0)
- Clymo, R. S. (1964). The origin of acidity in *Sphagnum* bogs. *The Bryologist*, 67(4), 427–431.
- Cotner, J. B., & Wetzel, R. G. (1992). Uptake of dissolved inorganic and organic phosphorus compounds by phytoplankton and bacterioplankton. *Limnology and Oceanography*, 37(2), 232–243. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.2.0232>
- Currie, D. J., & Kalff, J. (1984). The relative importance of bacterioplankton and phytoplankton in phosphorus uptake in freshwater. *Limnology and Oceanography*, 29(2), 311–321. <https://doi.org/10.4319/lo.1984.29.2.0311>

- Dalva, M., & Moore, T. R. (1991). Sources and sinks of dissolved organic carbon in a forested swamp catchment. *Biogeochemistry*, *15*(1), 1–19. <https://doi.org/10.1007/BF00002806>
- Damman, A. W. H. (1988). Regulation of nitrogen removal and retention in *Sphagnum* bogs and other peatlands. *Oikos*, *51*(3), 291–305.
- Del Giorgio, P., & Peters, R. H. (1994). Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: Influence of lake trophic and dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, *39*(4), 772–787. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.4.0772>
- DeLuca, T. H., Zackrisson, O., Nilsson, M.-C., & Sellstedt, A. (2002). Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature*, *419*, 917–920. <https://doi.org/10.1038/nature01136.1>.
- Dyson, K. E., Billett, M. F., Dinsmore, K. J., Harvey, F., Thomson, A. M., Piirainen, S., & Kortelainen, P. (2011). Release of aquatic carbon from two peatland catchments in E. Finland during the spring snowmelt period. *Biogeochemistry*, *103*(1), 125–142. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9452-3>
- Ebina, J., Tsutsui, T., & Shirai, T. (1983). Simultaneous determination of total nitrogen and total phosphorus in water using peroxodisulfate oxidation. *Water Research*, *17*(12), 1721–1726.
- Environment Canada. (2017). Canadian Climate Normals 1981-2010 Station Data, Lauzon. Retrieved September 8, 2017, from http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_e.html?stnID=5393&autofwd=1
- Fenner, N., Ostle, N., Freeman, C., Sleep, D., & Reynolds, B. (2004). Peatland carbon efflux partitioning reveals that *Sphagnum* photosynthate contributes to the DOC pool. *Plant and Soil*, *259*, 345–354. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000020981.90823.c1>
- Ferland, M. E., Del Giorgio, P. A., Teodoru, C. R., & Prairie, Y. T. (2012). Long-term C accumulation and total C stocks in boreal lakes in northern Québec. *Global Biogeochemical Cycles*, *26*(4), 1–10. <https://doi.org/10.1029/2011GB004241>

- Flett, R. J., Schindler, D. W., Hamilton, R. D., & Campbell, N. E. R. (1980). Nitrogen fixation in Canadian precambrian Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 494–505. <https://doi.org/10.1002/0471238961.1409201814052320.a01.pub3>
- Foster, D. R., & Fritz, S. C. (1987). Mire development, pool formation and landscape processes on patterned fens in Dalarna, Central Sweden. *Journal of Ecology*, 75(2), 409–437. <https://doi.org/10.2307/2260426>
- Foster, D. R., King, G. A., Glaser, P. H., & Wright Jr, H. E. (1983). Origin of string patterns in boreal peatlands. *Nature*, 306, 256–258. <https://doi.org/10.1038/306256a0>
- Foster, D. R., & Wright Jr, H. E. (1990). Role of ecosystem development and climate change in bog formation in Central Sweden. *Ecology*, 71(2), 450–463. <https://doi.org/10.2307/1940300>
- Foster, D. R., Wright Jr, H. E., Thelaus, M., & King, G. A. (1988). Bog development and landform dynamics in central Sweden and south-eastern Labrador, Canada. *Journal of Ecology*, 76, 1164–1185. <https://doi.org/10.2307/2260641>
- Glaser, P. H. (1983). Vegetation patterns in the North Black River peatland, northern Minnesota. *Canadian Journal of Botany*, 61(8), 2085–2104. <https://doi.org/10.1139/b83-225>
- Glaser, P. H., & Janssens, J. A. (1986). Raised bogs in eastern North America: transitions in landforms and gross stratigraphy. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 395–415. <https://doi.org/10.1139/b86-056>
- Gorham, E. (1991). Northern peatlands: Role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications*, 1(2), 182–195. <https://doi.org/10.2307/1941811>
- Gunnarsson, U., & Rydin, H. (2000). Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. *New Phytologist*, 147, 527–537. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00717.x>
- Güsewell, S., Koerselman, W., & Verhoeven, J. T. a. (2003). Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Applications*, 13(2), 372–384. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0372:BNRAIO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0372:BNRAIO]2.0.CO;2)

- Hamilton, J. D., Kelly, C. A., Rudd, J. W. M., Hesslein, H., & Roulet, N. T. (1994). Flux to the atmosphere of CH₄ and CO₂ from wetland ponds on the Hudson Bay lowlands (HBLs). *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 99, 1495–1510. <https://doi.org/10.1029/93JD03020>
- Hannigan, E., Mangan, R., & Kelly-Quinn, M. (2011). Evaluation of the success of mountain blanket bog pool restoration in terms of aquatic macroinvertebrates. *Biology and Environment - Proceedings of the Royal Irish Academy*, 111(2), 1–11. <https://doi.org/10.3318/BIOE.2011.111.08>
- Hedin, L. O., von Fischer, J. C., Ostrom, N. E., Kennedy, B. P., Brown, M. G., & Robertson, G. P. (1998). Thermodynamic constraints on nitrogen transformations and other biogeochemical processes at soil-stream interfaces. *Ecology*, 79(2), 684–703. <https://doi.org/10.2307/176963>
- Holloway, J. M., & Dahlgren, R. A. (2002). Nitrogen in rock: Occurrences and biogeochemical implications. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4). <https://doi.org/10.1029/2002GB001862>
- Horne, A. J., & Fogg, G. E. (1970). Nitrogen fixation in some English lakes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 175(1041), 351–366. <https://doi.org/10.1098/rspb.1970.0027>
- Howarth, R. W., Marino, R., & Cole, J. J. (1988). Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 2. Biogeochemical controls. *Limnology and Oceanography*, 33(4), 688–701. <https://doi.org/10.2307/2837218>
- Howarth, R. W., Marino, R., Lane, J., & Cole, J. J. (1988). Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 1. Rates and importance. *Limnology and Oceanography*, 33(4, part 2), 669–687. https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.4_part_2.0669
- Hu, B., Shen, L., Xu, X., & Zheng, P. (2011). Anaerobic ammonium oxidation (anammox) in different natural ecosystems. *Biochemical Society Transactions*, 39(6), 1811–1816. <https://doi.org/10.1042/BST20110711>

- Hutchinson, G. E. (1941). Limnological studies in Connecticut : IV . The mechanisms of intermediary metabolism in stratified lakes. *Ecological Monographs*, *11*(1), 21–60.
- Jager, D. F., Wilmking, M., & Kukkonen, J. V. K. (2009). The influence of summer seasonal extremes on dissolved organic carbon export from a boreal peatland catchment: Evidence from one dry and one wet growing season. *Science of the Total Environment*, *407*(4), 1373–1382. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.10.005>
- Jeglum, J. K. (1971). Plant indicators of pH and water level in peatlands at Candle Lake, Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany*, *49*(9), 1661–1676. <https://doi.org/10.1139/b71-234>
- Jennings, E., Jones, S., Arvola, L., Staehr, P. A., Gaiser, E., Jones, I. D., ... De Eyto, E. (2012). Effects of weather-related episodic events in lakes: An analysis based on high-frequency data. *Freshwater Biology*, *57*(3), 589–601. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02729.x>
- Jorgensen, N. O. G. (2009). Organic nitrogen. In *Encyclopedia of inland waters* (pp. 832–851). <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00119-8>
- Karlsson, J., Christensen, T. R., Crill, P., Förster, J., Hammarlund, D., Jackowicz-Korczyński, M., ... Rosen, P. (2010). Quantifying the relative importance of lake emissions in the carbon budget of a subarctic catchment. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *115*(G3). <https://doi.org/10.1029/2010JG001305>
- Karofeld, E., & Tõnisson, H. (2014). Spatio-temporal changes in bog pool bottom topography - temperature effect and its influence on pool development: An example from a raised bog in Estonia. *Hydrological Processes*, *28*(3), 958–968. <https://doi.org/10.1002/hyp.9624>
- Keefe, C. W. (1994). The contribution of inorganic compounds to the particulate carbon, nitrogen, and phosphorus in suspended matter and surface sediments of Chesapeake Bay. *Estuaries*, *17*(1B), 122–130. <https://doi.org/10.2307/1352561>
- Koutaniemi, L. (1999). Twenty-one years of string movements on the Liipkasuo aapa mire, Finland. *Boreas*, *28*(4), 521–530. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1999.tb00238.x>

- Larmola, T., Bubier, J. L., Kobyljanec, C., Basiliko, N., Juutinen, S., Humphreys, E., ... Moore, T. R. (2013). Vegetation feedbacks of nutrient addition lead to a weaker carbon sink in an ombrotrophic bog. *Global Change Biology*, *19*(12), 3729–3739. <https://doi.org/10.1111/gcb.12328>
- Larmola, T., Leppänen, S. M., Tuittila, E.-S., Aarva, M., Merilä, P., Fritze, H., & Tirola, M. (2014). Methanotrophy induces nitrogen fixation during peatland development. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(2), 734–9. <https://doi.org/10.1073/pnas.1314284111>
- Lavoie, M., Colpron-Tremblay, J., & Robert, É. C. (2012). Développement d'une vaste tourbière ombrotrophe non perturbée en contexte périurbain au Québec méridional. *Écoscience*, *19*(3), 285–297. <https://doi.org/10.2980/19-3-3538>
- Lindell, M. J., Graneli, W., & Tranvik, L. J. (1995). Enhanced bacterial growth in response to photochemical transformation of dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography*, *40*(1), 195–199. <https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.1.0195>
- Lindo, Z., Nilsson, M. C., & Gundale, M. J. (2013). Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change. *Global Change Biology*, *19*(7), 2022–2035. <https://doi.org/10.1111/gcb.12175>
- Lindsay, W. L. (1979). *Chemical equilibria in soils*. New York: John Wiley and Sons.
- Loisel, J., van Bellen, S., Pelletier, L., Talbot, J., Hugelius, G., Karran, D., ... Holmquist, J. (2017). Insights and issues with estimating northern peatland carbon stocks and fluxes since the Last Glacial Maximum. *Earth-Science Reviews*, *165*, 59–80. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.12.001>
- MacIntyre, S., Flynn, K. M., Jellison, R., & Romero, J. R. (1999). Boundary mixing and nutrient fluxes in Mono Lake, California. *Limnology and Oceanography*, *44*(3), 512–529. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3.0512>
- Mataloni, G. (1999). Ecological studies on algal communities from Tierra del Fuego peat bogs. *Hydrobiologia*, *391*(1963), 157–171. <https://doi.org/10.1023/A:1003593513413>

- Matveev, A., Laurion, I., Deshpande, B. N., Bhiry, N., & Vincent, W. F. (2016). High methane emissions from thermokarst lakes in subarctic peatlands. *Limnology and Oceanography*, *61*, S150–S164. <https://doi.org/10.1002/lno.10311>
- McEnroe, N. A., Roulet, N. T., Moore, T. R., & Garneau, M. (2009). Do pool surface area and depth control CO₂ and CH₄ fluxes from an ombrotrophic raised bog, James Bay, Canada? *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *114*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1029/2007JG000639>
- McKnight, D., Thurman, E. M., Wershaw, R. L., & Hemond, H. (1985). Biogeochemistry of aquatic humic substances in Thoreau's Bog, Concord, Massachusetts. *Ecology*, *66*(4), 1339–1352. <https://doi.org/10.2307/1939187>
- Morris, P. J., Belyea, L. R., & Baird, A. J. (2011). Ecohydrological feedbacks in peatland development: A theoretical modelling study. *Journal of Ecology*, *99*(5), 1190–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01842.x>
- Mortimer, C. H. (1941). The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes, I & II. *Journal of Ecology*, *29*(2), 280–329. <https://doi.org/10.2307/2256395>
- Moser, D., Zechmeister, H. G., Plutzer, C., Sauberer, N., Wrška, T., & Grabherr, G. (2002). Landscape patch shape complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. *Landscape Ecology*, *17*(7), 657–669. <https://doi.org/10.1023/A:1021513729205>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., ... Wagner, H. (2017). vegan: Community Ecology Package. *R Package Ver. 2.4–3*. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Pearsall, W. H., & Mortimer, C. H. (1939). Oxidation-reduction potentials in waterlogged soils, natural waters and muds. *Journal of Ecology*, *27*(2), 483–501. <https://doi.org/10.2307/2256375>

- Pelletier, L., Moore, T. R., Roulet, N. T., Garneau, M., & Beaulieu-Audy, V. (2007). Methane fluxes from three peatlands in the La Grande Rivière watershed, James Bay lowland, Canada. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *112*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1029/2006JG000216>
- Pelletier, L., Strachan, I. B., Garneau, M., & Roulet, N. T. (2014). Carbon release from boreal peatland open water pools: Implication for the contemporary C exchange. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *119*, 207–222. <https://doi.org/10.1002/2013JG002423>
- Pelletier, L., Strachan, I. B., Roulet, N. T., & Garneau, M. (2015). Can boreal peatlands with pools be net sinks for CO₂? *Environmental Research Letters*, *10*(3), 35002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/3/035002>
- Pinsonneault, A. J., Moore, T. R., Roulet, N. T., & Lapierre, J. F. (2016). Biodegradability of vegetation-derived dissolved organic carbon in a cool temperate ombrotrophic bog. *Ecosystems*, *19*(6), 1023–1036. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-9984-z>
- Price, J. S. (1992). Blanket bog in Newfoundland. Part 2. Hydrological processes. *Journal of Hydrology*, *135*(1–4), 103–119. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(92\)90083-8](https://doi.org/10.1016/0022-1694(92)90083-8)
- Priscu, J. (1997). The biogeochemistry of nitrous oxide in permanently ice-covered lakes of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Global Change Biology*, *3*(4), 301–315. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1997.00147.x>
- R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Rattle, J. (2006). *Dissolved nitrogen dynamics in an ombrotrophic bog*. McGill University.
- Reich, P. B., Oleksyn, J., & Wright, I. J. (2009). Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: A cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, *160*(2), 207–212. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1291-3>

- Repo, M. E., Huttunen, J. T., Naumov, A. V., Chichulin, A. V., Lapshina, E. D., Bleuten, W., & Martikainen, P. J. (2007). Release of CO₂ and CH₄ from small wetland lakes in western Siberia. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 59(5), 788–796. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2007.00301.x>
- Rietkerk, M., Dekker, S. C., Wassen, M. J., Verkroost, A. W. M., & Bierkens, M. F. P. (2004). A putative mechanism for bog patterning. *The American Naturalist*, 163(5), 699–708. <https://doi.org/10.1086/662677>
- Roels, J., & Verstraete, W. (2001). Biological formation of volatile phosphorus compounds. *Bioresource Technology*, 79(3), 243–250. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(01\)00032-3](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(01)00032-3)
- Rosswall, T., & Granhall, U. (1980). Nutrient cycling in a subarctic ombrotrophic mire. *Ecological Bulletins*, (30), 209–234.
- Roulet, N. T., Jano, A., Kelly, C. A., Klinger, L. F., Moore, T. R., Protz, R., ... Rouse, W. R. (1994). Role of the Hudson Bay lowland as a source of atmospheric methane. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 99(D1), 1439–1454. <https://doi.org/10.1029/93JD00261>
- Roulet, N. T., & Moore, T. R. (2006). Browning the waters. *Nature*, 444(7117), 283–284. <https://doi.org/10.1038/444283a>
- Rydin, H., & Jeglum, J. K. (2013). *The Biology of Peatlands* (2nd ed.). Oxford University Press.
- Saugier, B., Roy, J., & Mooney, H. a. (2001). Estimations of global terrestrial productivity: Converging towards a single number? In J. Roy, B. Saugier, & H. A. Mooney (Eds.), *Terrestrial Global Productivity* (pp. 543–558). Academic Press. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/B978-012505290-0/50024-7>
- Schindler, D. W. (1974). Eutrophication and recovery in experimental lakes: Implications for lake management. *Science*, 184(4139), 897–899. <https://doi.org/10.1126/science.184.4139.897>
- Schlesinger, W. H., & Bernhardt, E. S. (2013). *Biogeochemistry: An analysis of global change* (3rd ed.). Academic Press.

- Scully, N. M., & Lean, D. R. S. (1994). The attenuation of ultraviolet radiation in temperate lakes. *Ergebnisse Der Limnologie*, *43*(12), 135–144. <https://doi.org/10.1139/f95-856>
- Seekell, D. A., Lapierre, J. F., Ask, J., Bergström, A. K., Deininger, A., Rodriguez, P., & Karlsson, J. (2015). The influence of dissolved organic carbon on primary production in northern lakes. *Limnology and Oceanography*, *60*(4), 1276–1285. <https://doi.org/10.1002/lno.10096>
- Seemann, J. R., Sharkey, T. D., Wang, J., & Osmond, C. B. (1987). Environmental effects on photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. *Plant Physiology*, *84*(3), 796–802.
- Seppala, M., & Koutaniemi, L. (1985). Formation of a string and pool topography as expressed by morphology, stratigraphy and current processes on a mire in Kuusamo, Finland. *Boreas*, *14*(4), 287–309. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1985.tb00917.x>
- Silvan, N., Tuittila, E.-S., Vasander, H., & Laine, J. (2004). *Eriophorum vaginatum* plays a major role in nutrient immobilisation in boreal peatlands. *Annales Botanici Fennici*, *41*(June), 189–199.
- Smiljanić, M., Seo, J. W., Läänelaid, A., van der Maaten-Theunissen, M., Stajić, B., & Wilmking, M. (2014). Peatland pines as a proxy for water table fluctuations: Disentangling tree growth, hydrology and possible human influence. *Science of the Total Environment*, *500–501*, 52–63. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.08.056>
- Smith, L. C., Sheng, Y., MacDonald, G. M., & Hinzman, L. D. (2005). Disappearing Arctic Lakes. *Science*, *308*(5727), 1429–1429. <https://doi.org/10.1126/science.11108142>
- Sommerfeld, R. A., Mosier, A. R., & Musselman, R. C. (1993). CO₂, CH₄ and N₂O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets. *Nature*, *361*(6408), 140–142. <https://doi.org/10.1038/361140a0>
- Sondergaard, M., Jensen, J. P., & Jeppesen, E. (2003). Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia*, *506–509*, 135–145. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008611.12704.dd>

- Soued, C., del Giorgio, P. A., & Maranger, R. (2015). Nitrous oxide sinks and emissions in boreal aquatic networks in Québec. *Nature Geoscience*, 9(December), 1–7. <https://doi.org/10.1038/ngeo2611>
- Startsev, N. A., Lieffers, V. J., & McNabb, D. H. (2007). Effects of feathermoss removal, thinning and fertilization on lodgepole pine growth, soil microclimate and stand nitrogen dynamics. *Forest Ecology and Management*, 240(1–3), 79–86. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.12.010>
- Stewart, W. D. P., Fitzgerald, G. P., & Burris, R. H. (1967). In situ studies on N₂ fixation using the acetylene reduction technique. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 58, 2071–2078.
- Swanson, D. K., & Grigal, D. F. (1988). A simulation model of mire patterning. *Oikos*, 53(3), 309–314. <https://doi.org/10.2307/3565529>
- Taylor, P. G., & Townsend, A. R. (2010). Stoichiometric control of organic carbon–nitrate relationships from soils to the sea. *Nature*, 464(7292), 1178–1181. <https://doi.org/10.1038/nature08985>
- Tiedje, J. M. (1988). Ecology of denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium. In A. J. . Zehnder (Ed.), *Environmental Microbiology of Anaerobes* (pp. 179–244). John Wiley and Sons.
- Trinder, C. J., Artz, R. R. E., & Johnson, D. (2008). Contribution of plant photosynthate to soil respiration and dissolved organic carbon in a naturally recolonising cutover peatland. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(7), 1622–1628. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.01.016>
- Turetsky, M. R. (2003). The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. New frontiers in bryology and lichenology. *The Bryologist*, 106(3), 395–409. <https://doi.org/10.1639/05>
- Turner, T. E., Billett, M. F., Baird, A. J., Chapman, P. J., Dinsmore, K. J., & Holden, J. (2016). Regional variation in the biogeochemical and physical characteristics of natural peatland pools. *Science of the Total Environment*, 545–546, 84–94. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.101>

- Vachon, D., & del Giorgio, P. A. (2014). Whole-lake CO₂ dynamics in response to storm events in two morphologically different lakes. *Ecosystems*, *17*(8), 1338–1353. <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9799-8>
- Van den Brink, P. J., & Ter Braak, C. J. F. (1999). Principal response curves: Analysis of time-dependent multivariate responses of biological community to stress. *Environmental Toxicology and Chemistry*, *18*(2), 138–148. [https://doi.org/10.1897/1551-5028\(1999\)018<0138:PRCAOT>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1897/1551-5028(1999)018<0138:PRCAOT>2.3.CO;2)
- van der Wal, R., Pearce, I. S. K., & Brooker, R. W. (2005). Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia*, *142*(2), 159–168. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1706-0>
- Vepraskas, M. J., & Faulkner, S. P. (2001). Redox chemistry of hydric soils. In J. L. Richardson & M. J. Vepraskas (Eds.), *Wetland soils* (pp. 85–105). Boca Raton, FL: Lewis Publishers.
- Viereck, L. A., Van Cleve, K., Adams, P. C., & Schlentner, R. E. (1993). Climate of the Tanana River floodplain near Fairbanks, Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, *23*, 899–913. <https://doi.org/10.1139/x93-118>
- Vile, M. A., Kelman Wieder, R., Zivkovic, T., Scott, K. D., Vitt, D. H., Hartsock, J. A., ... Wykoff, D. D. (2014). N₂-fixation by methanotrophs sustains carbon and nitrogen accumulation in pristine peatlands. *Biogeochemistry*, *121*(2), 317–328. <https://doi.org/10.1007/s10533-014-0019-6>
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., & Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, *20*(1), 5–15. <https://doi.org/10.1890/08-0127.1>
- Vitt, D. H. (1990). Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *104*, 35–59. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02210.x>
- Waddington, J. M., & Roulet, N. T. (1997). Groundwater flow and dissolved carbon movement in a boreal peatland. *Journal of Hydrology*, *191*(1–4), 122–138. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(96\)03075-2](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(96)03075-2)

- Waddington, J. M., & Roulet, N. T. (2000). Carbon balance of a boreal patterned peatland. *Global Change Biology*, 6(1), 87–97. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00283.x>
- Walbridge, M. R., & Navaratnam, J. A. (2006). Phosphorus in boreal peatlands. In R. K. Wieder & D. H. Vitt (Eds.), *Boreal peatland ecosystems* (pp. 231–258). Springer.
- Walker, T. W., & Syers, J. K. (1976). The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15(1), 1–19. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(76\)90066-5](https://doi.org/10.1016/0016-7061(76)90066-5)
- Walter, K. M., Daanen, R., Anthony, P., Schneider Von Deimling, T., Ping, C. L., Chanton, J. P., & Grosse, G. (2016). Methane emissions proportional to permafrost carbon thawed in Arctic lakes since the 1950s. *Nature Geoscience*, 9(9), 679–682. <https://doi.org/10.1038/ngeo2795>
- Walter, K. M., Edwards, M. E., Grosse, G., Zimov, S. A., & Chapin, F. S. (2007). Thermokarst lakes as a source of atmospheric CH₄ during the last deglaciation. *Science*, 318(5850), 633–636. <https://doi.org/10.1126/science.1142924>
- Wang, M., Moore, T. R., Talbot, J., & Richard, P. J. H. (2014). The cascade of C:N:P stoichiometry in an ombrotrophic peatland: from plants to peat. *Environmental Research Letters*, 9(2), 24003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/2/024003>
- Wang, M., Moore, T. R., Talbot, J., & Riley, J. L. (2015). The stoichiometry of carbon and nutrients in peat formation. *Global Biogeochemical Cycles*, 29, 113–121. <https://doi.org/10.1002/2014GB005000>
- Weishaar, J. L., Aiken, G., Bergamaschi, B., Fram, M., Fujii, R., & Mopper, K. (2003). Evaluation of specific ultra-violet absorbance as an indicator of the chemical content of dissolved organic carbon. *Environmental Science and Technology*, 37(20), 4702–4708. <https://doi.org/10.1021/es030360x>
- Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: lake and river ecosystems* (3rd ed.). Academic Press.
- Wickland, K. P., Neff, J. C., & Aiken, G. R. (2007). Dissolved organic carbon in Alaskan boreal forest: Sources, chemical characteristics, and biodegradability. *Ecosystems*, 10(8), 1323–1340. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9101-4>

Williams, R. J. P., & Frausto da Silva, J. J. R. (1996). *The natural selection of the chemical elements*. New York: Clarendon.

Annexe A. Données physico-chimiques des mares, de mai à octobre 2016

Table A.1 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on May 16th 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer (TP : 15 $\mu\text{g L}^{-1}$, PO₄ : 1 $\mu\text{g L}^{-1}$, NH₄ & NO₃ : 1 $\mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m ²)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L ⁻¹)	16.05 (\pm 3.45)	18.57 (\pm 4.31)	12.62 (\pm 2.03)
DOC (mg L ⁻¹)	13.00 (\pm 3.65)	15.40 (\pm 4.74)	12.62 (\pm 1.86)
TN (mg L ⁻¹)	0.25 (\pm 0.02)	0.28 (\pm 0.05)	0.28 (\pm 0.05)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	37.3 (\pm 0.3)*	37.7 (\pm 0.8)*	37.9 (\pm 0.7)*
pH	3.94 (\pm 0.11)	3.93 (\pm 0.04)	4.17 (\pm 0.15)
SUVA (L mg C ⁻¹ m ⁻¹)	1.52 (\pm 0.57)	1.86 (\pm 0.25)	1.06 (\pm 0.57)
NH ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	5.5 (\pm 0.9)*	6.6 (\pm 3.8)*	9.4 (\pm 5.6)*
NO ₃ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	11.8 (\pm 8.7)*	14.3 (\pm 7.5)*	42.3 (\pm 14.6)*
PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	10.3 (\pm 1.1)*	12.6 (\pm 1.6)*	10.2 (\pm 1.2)*
CO ₂ (mg L ⁻¹)	-	-	-
CH ₄ (mg L ⁻¹)	-	-	-
N ₂ O (mg L ⁻¹)	-	-	-
T (°C)	-	-	-
D.O. (mg L ⁻¹)	-	-	-

- : no data available

Table A.2 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on June 3rd 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer ($15 \mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m^2)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L^{-1})	18.17 (\pm 4.13)	18.30 (\pm 4.91)	12.58 (\pm 1.93)
DOC (mg L^{-1})	14.78 (\pm 4.01)	16.85 (\pm 4.77)	9.95 (\pm 2.27)
TN (mg L^{-1})	0.36 (\pm 0.04)	0.35 (\pm 0.06)	0.30 (\pm 0.02)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	19.5 (\pm 2.8)*	20.8 (\pm 0.5)*	17.6 (\pm 2.5)*
pH	4.05 (\pm 0.15)	3.99 (\pm 0.06)	4.31 (\pm 0.09)
SUVA ($\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$)	1.61 (\pm 0.55)	1.82 (\pm 0.26)	1.20 (\pm 0.48)
NH ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
NO ₃ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
CO ₂ (mg L^{-1})	750.2 (\pm 350.5)	686.7 (\pm 158.9)	516.4 (\pm 75.9)
CH ₄ (mg L^{-1})	33.39 (\pm 29,75)	23.13 (\pm 15.17)	8.84 (\pm 3.59)
N ₂ O (mg L^{-1})	0.64 (\pm 0.01)	0.64 (\pm 0.02)	0.70 (\pm 0.04)
T ($^{\circ}\text{C}$)	21.3 (\pm 2.9)	22.6 (\pm 1.9)	22.1 (\pm 2.8)
D.O. (mg L^{-1})	-	-	-

- : no data available

Table A.3 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on June 20th 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer ($15 \mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m^2)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L^{-1})	25.75 (\pm 8.46)	25.08 (\pm 6.86)	14.50 (\pm 1.50)
DOC (mg L^{-1})	21.15 (\pm 7.69)	21.67 (\pm 7.35)	11.21 (\pm 2.11)
TN (mg L^{-1})	0.40 (\pm 0.07)	0.45 (\pm 0.05)	0.32 (\pm 0.04)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	17.7 (\pm 0.8)*	18.0 (\pm 0.6)*	16.7 (\pm 1.4)*
pH	3.92 (\pm 0.13)	3.95 (\pm 0.14)	4.26 (\pm 0.12)
SUVA ($\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$)	1.57 (\pm 0.40)	1.76 (\pm 0.37)	1.03 (\pm 0.52)
NH ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
NO ₃ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
CO ₂ (mg L^{-1})	949.9 (\pm 511.9)	588.5 (\pm 238.4)	443.0 (\pm 33.2)
CH ₄ (mg L^{-1})	54.80 (\pm 71.02)	27.08 (\pm 20.79)	10.30 (\pm 8.76)
N ₂ O (mg L^{-1})	0.54 (\pm 0.00)	0.54 (\pm 0.01)	0.56 (\pm 0.03)
T ($^{\circ}\text{C}$)	25.1 (\pm 2.0)	26.3 (\pm 0.6)	25.7 (\pm 0.9)
D.O. (mg L^{-1})	-	-	-

- : no data available

Table A.4 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on July 5th 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer ($15 \mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m^2)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L^{-1})	24.86 (\pm 7.00)	22.91 (\pm 7.60)	14.43 (\pm 0.41)
DOC (mg L^{-1})	21.53 (\pm 7.60)	21.30 (\pm 8.19)	10.66 (\pm 1.23)
TN (mg L^{-1})	0.39 (\pm 0.08)	0.45 (\pm 0.17)	0.36 (\pm 0.07)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	16.3 (\pm 0.7)*	17.5 (\pm 0.3)*	18.4 (\pm 0.7)*
pH	3.95 (\pm 0.15)	3.92 (\pm 0.12)	4.17 (\pm 0.08)
SUVA ($\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$)	1.73 (\pm 0.50)	1.89 (\pm 0.38)	1.01 (\pm 0.68)
NH ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
NO ₃ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
CO ₂ (mg L^{-1})	906.5 (\pm 570.1)	576.8 (\pm 130.9)	411.1 (\pm 136.7)
CH ₄ (mg L^{-1})	77.24 (\pm 57.55)	17.28 (\pm 4.33)	18.20 (\pm 15.20)
N ₂ O (mg L^{-1})	0.61 (\pm 0.01)	0.58 (\pm 0.05)	0.62 (\pm 0.00)
T ($^{\circ}\text{C}$)	24.6 (\pm 2.5)	26.0 (\pm 0.1)	25.1 (\pm 2.2)
D.O. (mg L^{-1})	5.16 (\pm 4.06)	7.05 (\pm 0.31)	7.97 (\pm 0.50)

- : no data available

Table A.5 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on July 26th 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer (TP : 15 $\mu\text{g L}^{-1}$, PO₄ : 1 $\mu\text{g L}^{-1}$, NH₄ & NO₃ : 5 $\mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m ²)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L ⁻¹)	30.54 (\pm 8.47)	26.04 (\pm 7.24)	15.47 (\pm 1.01)
DOC (mg L ⁻¹)	24.77 (\pm 8.37)	23.64 (\pm 7.49)	10.68 (\pm 2.13)
TN (mg L ⁻¹)	0.60 (\pm 0.07)	0.53 (\pm 0.01)	0.35 (\pm 0.10)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	17.4 (\pm 0.1)*	16.6 (\pm 0.1)*	17.1 (\pm 0.1)*
pH	3.90 (\pm 0.13)	3.90 (\pm 0.17)	4.19 (\pm 0.13)
SUVA (L mg C ⁻¹ m ⁻¹)	1.62 (\pm 0.60)	1.83 (\pm 0.55)	0.83 (\pm 0.57)
NH ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	9.3 (\pm 6.5)*	19.0 (\pm 0.5)*	3.0 (\pm 0.0)*
NO ₃ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	4.0 (\pm 1.7)*	3.0 (\pm 0.0)*	4.3 (\pm 2.3)*
PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	4.8 (\pm 1.9)*	3.7 (\pm 1.2)*	2.6 (\pm 1.0)*
CO ₂ (mg L ⁻¹)	932.4 (\pm 278.7)	709.7 (\pm 100.0)	528.9 (\pm 101.1)
CH ₄ (mg L ⁻¹)	68.80 (\pm 62.24)	21.21 (\pm 9.78)	18.03 (\pm 14.24)
N ₂ O (mg L ⁻¹)	0.57 (\pm 0.01)	0.58 (\pm 0.02)	0.59 (\pm 0.00)
T (°C)	19.4 (\pm 2.0)	20.1 (\pm 1.1)	20.5 (\pm 1.1)
D.O. (mg L ⁻¹)	6.41 (\pm 1.30)	6.42 (\pm 0.89)	7.00 (\pm 0.71)

Table A.6 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on August 4th 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer ($15 \mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m^2)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L^{-1})	30.31 (\pm 9.22)	25.73 (\pm 7.52)	14.52 (\pm 0.95)
DOC (mg L^{-1})	24.21 (\pm 8.45)	22.57 (\pm 7.62)	11.41 (\pm 1.47)
TN (mg L^{-1})	0.49 (\pm 0.10)	0.46 (\pm 0.04)	0.31 (\pm 0.09)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	16.6 (\pm 1.1)*	17.0 (\pm 0.8)*	18.6 (\pm 0.8)*
pH	3.87 (\pm 0.12)	3.90 (\pm 0.10)	4.21 (\pm 0.06)
SUVA ($\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$)	1.71 (\pm 0.59)	1.88 (\pm 0.44)	1.04 (\pm 0.64)
NH ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
NO ₃ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
CO ₂ (mg L^{-1})	1300.1 (\pm 858.2)	692.3 (\pm 293.9)	507.3 (\pm 69.2)
CH ₄ (mg L^{-1})	172.85 (\pm 114.70)	37.51 (\pm 9.57)	34.14 (\pm 36.72)
N ₂ O (mg L^{-1})	0.51 (\pm 0.02)	0.57 (\pm 0.02)	0.55 (\pm 0.02)
T ($^{\circ}\text{C}$)	25.3 (\pm 2.9)	25.9 (\pm 0.8)	25.7 (\pm 1.3)
D.O. (mg L^{-1})	5.90 (\pm 1.34)	5.99 (\pm 0.27)	6.68 (\pm 0.50)

- : no data available

Table A.7 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on August 21st 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer ($15 \mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m^2)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L^{-1})	31.20 (\pm 7.56)	24.61 (\pm 6.00)	15.63 (\pm 0.05)
DOC (mg L^{-1})	27.39 (\pm 2.80)	23.99 (\pm 8.29)	13.27 (\pm 2.58)
TN (mg L^{-1})	0.53 (\pm 0.06)	0.54 (\pm 0.16)	0.42 (\pm 0.09)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	8.0 (\pm 0.0)*	8.0 (\pm 0.0)*	8.0 (\pm 0.0)*
pH	3.87 (\pm 0.09)	3.82 (\pm 0.13)	4.12 (\pm 0.09)
SUVA ($\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$)	1.61 (\pm 0.75)	1.85 (\pm 0.37)	0.84 (\pm 0.38)
NH_4 ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
NO_3 ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
PO_4 ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
CO_2 (mg L^{-1})	897.3 (\pm 505.0)	611.5 (\pm 158.9)	600.8 (\pm 25.7)
CH_4 (mg L^{-1})	113.69 (\pm 111.02)	34.77 (\pm 8.06)	18.51 (\pm 12.36)
N_2O (mg L^{-1})	0.56 (\pm 0.04)	0.55 (\pm 0.01)	0.62 (\pm 0.03)
T ($^\circ\text{C}$)	24.7 (\pm 2.1)	25.3 (\pm 0.8)	25.1 (\pm 0.7)
D.O. (mg L^{-1})	6.15 (\pm 1.24)	6.52 (\pm 0.71)	6.99 (\pm 0.37)

- : no data available

Table A.8 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on September 12st 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer ($15 \mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m^2)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L^{-1})	33.60 (\pm 9.27)	26.81 (\pm 7.89)	17.97 (\pm 1.83)
DOC (mg L^{-1})	31.67 (\pm 8.87)	26.20 (\pm 8.62)	16.30 (\pm 1.31)
TN (mg L^{-1})	0.54 (\pm 0.10)	0.59 (\pm 0.10)	0.44 (\pm 0.14)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	15.4 (\pm 4.4)*	15.0 (\pm 3.0)*	18.6 (\pm 1.2)*
pH	3.99 (\pm 0.16)	3.99 (\pm 0.16)	4.55 (\pm 0.08)
SUVA ($\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$)	1.94 (\pm 0.29)	2.07 (\pm 0.20)	1.24 (\pm 0.19)
NH ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
NO ₃ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
CO ₂ (mg L^{-1})	1705.2 (\pm 694.7)	1041.7 (\pm 343.4)	920.7 (\pm 120.9)
CH ₄ (mg L^{-1})	535.98 (\pm 178.91)	76.93 (\pm 52.56)	146.14 (\pm 52.60)
N ₂ O (mg L^{-1})	0.56 (\pm 0.02)	0.56 (\pm 0.02)	0.55 (\pm 0.03)
T ($^{\circ}\text{C}$)	18.9 (\pm 2.1)	20.0 (\pm 1.5)	19.6 (\pm 1.1)
D.O. (mg L^{-1})	7.70 (\pm 2.68)	7.43 (\pm 0.88)	7.96 (\pm 0.15)

- : no data available

Table A.9 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on October 3rd 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer (TP : 15 $\mu\text{g L}^{-1}$, PO_4 : 1 $\mu\text{g L}^{-1}$, NH_4 : 10 $\mu\text{g L}^{-1}$, NO_3 : 6 $\mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (\pm 3.1)	107 (\pm 15.3)	203 (\pm 16.6)
Area (m^2)	115 (\pm 56.3)	1520 (\pm 335.6)	353 (\pm 66.1)
TOC (mg L^{-1})	35.65 (\pm 10.31)	26.94 (\pm 8.92)	17.06 (\pm 1.15)
DOC (mg L^{-1})	34.42 (\pm 10.19)	26.70 (\pm 9.80)	15.76 (\pm 0.84)
TN (mg L^{-1})	0.56 (\pm 0.04)	0.51 (\pm 0.06)	0.47 (\pm 0.10)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	15.0 (\pm 5.6)*	15.8 (\pm 4.7)*	18.6 (\pm 4.0)*
pH	3.83 (\pm 0.16)	3.88 (\pm 0.13)	4.52 (\pm 0.27)
SUVA ($\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$)	2.12 (\pm 0.22)	2.22 (\pm 0.22)	1.56 (\pm 0.46)
NH_4 ($\mu\text{g L}^{-1}$)	10.0 (\pm 0.0)*	10.0 (\pm 0.0)*	11.9 (\pm 3.4)*
NO_3 ($\mu\text{g L}^{-1}$)	7.0 (\pm 1.7)*	6.0 (\pm 0.0)*	6.0 (\pm 0.0)*
PO_4 ($\mu\text{g L}^{-1}$)	5.6 (\pm 0.5)*	6.5 (\pm 2.4)*	5.4 (\pm 1.4)*
CO_2 (mg L^{-1})	821.4 (\pm 267.6)	616.3 (\pm 195.6)	581.9 (\pm 105.6)
CH_4 (mg L^{-1})	65.10 (\pm 10.87)	27.31 (\pm 21.14)	17.55 (\pm 18.06)
N_2O (mg L^{-1})	0.49 (\pm 0.01)	0.52 (\pm 0.02)	0.52 (\pm 0.02)
T ($^\circ\text{C}$)	15.2 (\pm 0.3)	15.8 (\pm 0.8)	14.5 (\pm 0.5)
D.O. (mg L^{-1})	7.65 (\pm 1.33)	7.93 (\pm 0.55)	8.13 (\pm 0.49)

Table A.10 Mean values (\pm standard deviation) of all properties of pools of three different sizes ($n = 9$), sampled on October 31st 2016. Data marked with an asterisk were near or below the detection limit of the analyzer ($15 \mu\text{g L}^{-1}$).

Pool property	Small and shallow	Large and shallow	Small and deep
Depth (cm)	76 (± 3.1)	107 (± 15.3)	203 (± 16.6)
Area (m^2)	115 (± 56.3)	1520 (± 335.6)	353 (± 66.1)
TOC (mg L^{-1})	33.21 (± 11.93)	32.16 (± 11.21)	16.04 (± 0.70)
DOC (mg L^{-1})	34.27 (± 12.09)	33.51 (± 11.88)	15.64 (± 0.63)
TN (mg L^{-1})	0.59 (± 0.26)	0.54 (± 0.16)	0.46 (± 0.16)
TP ($\mu\text{g L}^{-1}$)	12.9 (± 1.8)*	16.1 (± 2.4)*	19.7 (± 2.5)*
pH	3.84 (± 0.16)	3.77 (± 0.16)	4.47 (± 0.18)
SUVA ($\text{L mg C}^{-1} \text{m}^{-1}$)	2.11 (± 0.13)	2.12 (± 0.13)	1.66 (± 0.38)
NH ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
NO ₃ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	-	-	-
CO ₂ (mg L^{-1})	1309.9 (± 596.1)	1006.2 (± 324.4)	635.3 (± 115.7)
CH ₄ (mg L^{-1})	140.30 (± 115.59)	49.57 (± 15.46)	38.51 (± 24.98)
N ₂ O (mg L^{-1})	0.52 (± 0.04)	0.55 (± 0.01)	0.56 (± 0.00)
T ($^{\circ}\text{C}$)	5.9 (± 0.8)	5.8 (± 0.4)	5.4 (± 0.4)
D.O. (mg L^{-1})	8.57 (± 1.83)	9.30 (± 0.98)	9.98 (± 0.52)

- : no data available

Annexe B. Photos du site de recherche





