

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE SUR LE CARBONE ET LES FLUX DE GAZ A EFFET DE SERRE EN ZONES HUMIDES

ETUDE « CARBONE ZONES HUMIDES »
Décembre 2025



REMERCIEMENTS

Le Forum des Marais Atlantiques remercie vivement les nombreuses personnes qui ont contribué directement ou indirectement à l'élaboration de ce document.

Rédaction :

Lucas Degos, Bastien Charrier, Armel Dausse (Forum des Marais Atlantiques)

Suivi du projet :

Armel Dausse, Loïc Anras (Forum des Marais Atlantiques)

Contributeurs, relecteurs :

Ce travail a bénéficié des relectures et des contributions du comité scientifique et technique créé spécifiquement pour l'étude en particulier Jean-Christophe Clément (UMR 042 - CARRETEL, Université Savoie Mont-Blanc), Christine Dupuy (UMR 7266 - LIENSs, Université de La Rochelle), Daniel Gilbert (UMR 6249 - Chrono-environnement, Université Marie et Louis Pasteur), Katja Klumpp (UMR 874 - Ecosystème Prairial, INRAE), Servane Lemauiel-Lavenant (UMR 950 - EVA, Université de Caen), Marine Afonso (Communauté d'Agglomération de La Rochelle), Grégory Bernard et Alexandre Lhosmot (Fédération des Conservatoires d'Espaces Naturels, Pôle-relais tourbières).

En complément, les retours des membres du comité de pilotage ont également été précieux pour affiner et améliorer le contenu du document, ainsi que sa mise en forme.

Les apports d'autres personnes ressources ont été également importants en particulier ceux de Lise Pinault (UMR 6249 - Chrono-environnement, Université Marie et Louis Pasteur), Benjamin Amann et Anaïs Perdrau (UMR 7266 - LIENSs, Université de La Rochelle), Pierre Polsenaere (Laboratoire Environnement et Ressources des Pertuis Charentais, IFREMER), Sébastien Gogo (UMR 6553 - ECOBIO, Université de Rennes), Michaël Ronse et Virginie Mauclert (Tour du Valat).

Citation du document :

Degos, L., Charrier, B., Dausse, A et Anras, L. (2025). Synthèse bibliographique sur le carbone et les flux de gaz à effet de serre en zones humides. 158 pages.

Crédit photo de la page de couverture : Les Amis des marais de la Dives

Sommaire

| | |
|--|----|
| Glossaire | 7 |
| Introduction | 10 |
| Partie 1 : Relations entre climat et cycle du carbone et de l'azote en zones humides..... | 14 |
| I. Le cycle du carbone en zones humides | 14 |
| a. Principaux réservoirs de carbone et notions clés | 14 |
| i. La biosphère..... | 14 |
| ii. Les sols..... | 15 |
| iii. L'hydrosphère | 16 |
| iv. L'atmosphère..... | 17 |
| v. Notions clés..... | 18 |
| b. Principaux processus du cycle du carbone en zones humides en lien avec le climat | 19 |
| i. Émission de carbone vers l'atmosphère..... | 21 |
| 1. Principaux processus..... | 21 |
| 2. Facteurs d'influence de la respiration aérobie et de la méthanogénèse..... | 26 |
| ii. Captation et séquestration du carbone | 39 |
| 1. Principaux processus..... | 39 |
| 2. Facteurs d'influence | 42 |
| iii. Flux latéraux de carbone | 48 |
| 1. Principaux processus..... | 48 |
| 2. Facteurs d'influence | 49 |
| II. Le cycle de l'azote en zones humides | 50 |
| a. Principaux réservoirs du cycle de l'azote | 50 |
| b. Processus du cycle de l'azote en zones humides en lien avec le climat..... | 53 |
| i. Dénitrification partielle..... | 53 |

| | |
|---|------------|
| ii. Facteurs d'influence..... | 54 |
| III. Vue d'ensemble des fonctions, processus et facteurs d'influences des zones humides pour la régulation du climat.... | 60 |
| a. Sous-fonctions de régulation climatique et interrelations avec les autres fonctions | 60 |
| b. Bilan des facteurs d'influence sur la dynamique des GES en zones humides et conséquences sur le climat | 63 |
| BIBLIOGRAPHIE (Partie 1)..... | 73 |
| PARTIE 2 : Gestion, restauration et valeurs de références par type d'habitat humide..... | 96 |
| IV. Préservation, gestion et restauration des zones humides | 96 |
| a. Changement d'occupation du sol lié aux zones humides | 96 |
| b. Effets de la gestion agricole et leviers d'actions | 96 |
| i. Drainage et érosion du sol | 97 |
| ii. Utilisation d'intrants | 97 |
| iii. Pâturage et fauche | 98 |
| iv. Paludiculture..... | 100 |
| v. Riziculture | 100 |
| c. Gestion des zones humides forestières | 101 |
| i. Effets des pratiques sylvicoles | 101 |
| ii. Leviers de gestion sylvicole | 101 |
| d. Gestion de l'eau en zones humides | 102 |
| i. Effets de la salinité, de la quantité et de la qualité de l'eau..... | 102 |
| ii. Impacts des fossés sur les gaz à effet de serre..... | 103 |
| iii. Leviers pour la gestion et l'entretien des fossés..... | 103 |
| e. Restauration des zones humides | 104 |
| i. Bilan global des émissions de gaz à effet de serre après restauration | 104 |

| | |
|--|-----|
| ii. Restauration hydrologique des tourbières | 105 |
| iii. Restauration des zones humides côtières et alluviales | 106 |

| | |
|--|-----|
| BIBLIOGRAPHIE (Partie 2 - gestion/restauration)..... | 107 |
|--|-----|

| | |
|--|-----|
| V. Valeurs de stocks carbone et de flux de GES par type d'habitat humide de France Métropolitaine..... | 112 |
|--|-----|

| | |
|---|-----|
| BIBLIOGRAPHIE (Partie 2 - valeurs de références)..... | 128 |
|---|-----|

| | |
|--------------|-----|
| ANNEXES..... | 137 |
|--------------|-----|

Liste des figures

| | |
|--|----|
| FIGURE 1 : COMPOSANTES DE LA « NET BIOME PRODUCTION » D'UNE PRAIRIE DE FAUCHE (D'APRÈS P.SMITH ET AL. 2008). 9 | |
| FIGURE 2 : ÉVOLUTION DES ÉMISSIONS ET DES PUIXS DE GES SUR LE TERRITOIRE FRANÇAIS ENTRE 1990 ET 2050 (EN MT CO2EQ) D'APRÈS LES DONNÉES DE L'INVENTAIRE CITEPA 2018 ET LES PROJECTIONS RÉVISÉES EN 2020 DANS LE CADRE DE LA SNBC 2 POUR ATTEINDRE LA NEUTRALITÉ CARBONE | 12 |
| FIGURE 3 : CYCLE GLOBAL DU CARBONE, FLUX MONDIAUX MOYENS (2013-2020) D'APRÈS (FRIEDLINGSTEIN ET AL., 2023)18 | |
| FIGURE 4 : REPRÉSENTATION SIMPLIFIÉE DU CYCLE DU CARBONE DANS UNE ZONE HUMIDE. CH ₄ : MÉTHANE, COD : CARBONE ORGANIQUE DISSOUS, COP : CARBONE ORGANIQUE PARTICULAIRE, MO : MATIÈRE ORGANIQUE (GAYET ET AL., 2023) ADAPTÉE DE MITSCH ET GOSSELINK 2007, RYDIN ET JEGLUM, 2013..... | 20 |
| FIGURE 5 : FACTEURS D'INFLUENCE DES PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES EN ZONES HUMIDES (ADAPTÉ DE ROSENRETER ET AL., 2021 ET MA ET AL., 2025)..... | 21 |
| FIGURE 6 : CONCEPTUALIZATION OF THE BIOGEOCHEMICAL CH ₄ CYCLE IN WETLANDS UNDER DIFFERENT HYDROLOGICAL SCENARIOS. A PROLONGED DROUGHT. B HYDROLOGICAL FLUCTUATIONS. C PROLONGED FLOODING (CUI ET AL. 2024) | 25 |
| FIGURE 7 : MISE EN ÉVIDENCE DES PROCESSUS DE MÉTHANOTROPHIE AÉROBIE (AEROBIC OXYDATION OF METHANE - AEOM) ET ANAÉROBIE (ANAEROBIC OXYDATION OF METHANE - AOM) - TIRÉ DE (ZHAO ET AL., 2024)..... | 26 |
| FIGURE 8 : ECHELLE D'OXYDO-RÉDUCTION (REDOX LADDER) DES PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES EN ZONES HUMIDES (AEROBES : MICRO-ORGANISMES AÉROBES ; DENITRIFIERS : BACTÉRIES DÉNITRIFIANTES, MANGANESE/IRON/SULFATE REDUCERS : BACTÉRIES RÉDUCTRICES DU MANGANÈSE/DU FER/DU SULFATE, MÉTHANOGENS : ARCHÉOBACTÉRIES MÉTHANOGENÈS D'APRÈS SAPKOTA ET AL. (2022) | 28 |
| FIGURE 9 : RELATIONS ENTRE DÉCOMPOSITION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE, CYCLE DU CARBONE ET DE L'AZOTE ET ÉMISSIONS DE GES (ADAPTÉ DE A.DAUSSE, 2022 ET TIRÉ DE REDDY ET DELAUNE, 2008)..... | 51 |
| FIGURE 10 : CYCLE DE L'AZOTE EN ZONES HUMIDES, TIRÉ DE A.DAUSSE, 2022 (COMMUNICATION PERSONNELLE) | 52 |
| FIGURE 11 : SOUS-FONCTIONS BIOGÉOCHIMIQUES D'UNE ZONE HUMIDE LIÉES AU CLIMAT, ADAPTÉ DE RAPIN ET AL., 2021 – EN BLEU LES SOUS-FONCTIONS AYANT UN EFFET REFROIDISSANT SUR LE CLIMAT ET EN ROUGE LES SOUS-FONCTIONS AYANT UN EFFET RÉCHAUFFANT SUR LE CLIMAT..... | 60 |
| FIGURE 12 : INTERDÉPENDANCE ENTRE SOUS-FONCTIONS CLIMATIQUES ET AUTRES FONCTIONS DES ZONES HUMIDES, ADAPTÉ D'ADAMUS ET AL., 1987 ET TIRÉ DE RAPIN ET AL., 2021 D'HAMBÄCK ET AL., 2023 ; GAYET ET AL., 2023. | 62 |

FIGURE 13 : FACTEURS D'INFLUENCE PRÉPONDÉRANTS PAR PROCESSUS ADAPTÉ DE REDDY ET DELAUNE, 2008 ; KAYRANLI ET AL., 2010 ; MITSCH ET AL., 2016 ; VILLA ET AL., 2018 ; RAPIN ET AL., 2021 ; GAYET ET AL., 2023 ; ZHANG ET AL., 2025 – MÊME CODE COULEUR QUE LE SCHÉMA PRÉCÉDENT..... 63

FIGURE 14 : SCHÉMA SIMPLIFIÉ DE LA BALANCE CARBONE NETTE D'UN ÉCOSYSTÈME (NECB) DE ZONE HUMIDE, LIÉE AUX FLUX LATÉRAUX ET VERTICAUX DE COMPOSÉS CARBONÉS SOUS DIFFÉRENTES FORMES ENTRE DIFFÉRENTS COMPARTIMENTS (US GEOLOGICAL SURVEY, 2025) 115

Liste des tableaux

TABLEAU 1 : PRG ET DURÉE DE SÉJOUR DES PRINCIPAUX GES, TIRÉ DE IPCC, 2021, OMM, 2024 ET NEUBAUER ET MEGONIGAL, 2015 11

TABLEAU 2 : FACTEURS ABIOTIQUES ENVIRONNEMENTAUX ET PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES EN ZONES HUMIDES 64

TABLEAU 3 : FACTEURS ABIOTIQUES PÉDOCLIMATIQUES ET PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES EN ZONES HUMIDES 66

TABLEAU 4 : FACTEURS BIOTIQUES ET PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES EN ZONES HUMIDES..... 68

TABLEAU 5 : AUTRES FACTEURS BIOTIQUES ET PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES EN ZONES HUMIDES..... 69

TABLEAU 6 : FACTEURS LIÉS AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES EN ZONES HUMIDES 70

TABLEAU 7 : ALTÉRATIONS ANTHROPIQUES ET PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES EN ZONES HUMIDES 72

TABLEAU 8 : VALEURS SYNTHÉTIQUES DES STOCKS DE CARBONE ET DES FLUX DE GES PAR HABITAT HUMIDE AVEC UNITÉS HARMONISÉES 117

TABLEAU 9 : VALEURS DÉTAILLÉS DES STOCKS DE CARBONE ET DES FLUX DE GES PAR HABITAT HUMIDE AVEC UNITÉS NON HARMONISÉES 137

Glossaire

Aérobic : Désigne les conditions d'un milieu marquées par la présence d'oxygène ou un organisme nécessitant de l'oxygène pour vivre et se développer

Anaérobic : Désigne les conditions d'un milieu marquées par l'absence d'oxygène ou un organisme ne nécessitant pas de l'oxygène pour vivre et se développer

Autotrophe : Capacité d'organismes vivants à produire de la matière organique à partir de matière minérale

Captation de carbone : Retrait de CO₂ de l'atmosphère à court terme par les écosystèmes. Cette définition large peut correspondre à différentes notions (voir GPP, NPP, NEE, NEP)

Carbone bleu ou Blue Carbon : Capacité de zones humides marines et côtières à capter et à séquestrer le carbone dans la biomasse et les sédiments

Carbone vert canard ou turquoise ou Teal Carbon : Capacité de zones humides continentales à capter et à séquestrer le carbone dans la biomasse, le sol et les sédiments

Carbone Organique ou Organic Carbon : Carbone fixé par des êtres vivants dans leurs tissus et dont les différentes molécules sont liées à au moins un atome d'hydrogène

Carbone Organique du sol ou Soil Organic Carbon : Carbone organique vivant ou mort présent dans le sol

Dénitrification : Ensemble des processus aboutissant à l'élimination biologique de l'azote présent dans un milieu donné par l'émission de N₂ et de N₂O gazeux.

Densité apparente du sol ou Soil Bulk Density : Masse de sol sec dans un volume fixe (masse volumique en g.cm⁻³)

Densité de carbone ou Carbon density : Stock de carbone par volume (gC.cm⁻³ ou kgC.m⁻³), ramené par convention à une valeur de stock de carbone par surface (gC.cm⁻² ou kgC.m⁻² ou tC.ha⁻¹) en général à 30 cm dans le cas de stock de carbone dans le sol

Equivalent CO₂ (CO₂eq) : Unité de mesure comparant le forçage radiatif d'un GES par rapport au dioxyde de carbone pris comme valeur de référence. Cette unité est calculée à partir des pouvoirs de réchauffement globaux (PRG) à cent ans définis par le 5^{ème} rapport du GIEC et actualisés dans le 6^{ème} rapport du GIEC. Une tonne de carbone n'équivaut pas à une tonne de CO₂ équivalent, mais à 44/12 t CO₂-eq soit environ 3.67.

Gaz à Effet de Serre (GES) : Gaz présent dans l'atmosphère qui absorbe le rayonnement infrarouge. Il participe à la rétention d'une partie de la chaleur solaire reçue dans l'atmosphère, phénomène aussi appelé « effet de serre »

Gross Primary Production (GPP) ou Production Primaire Brute : Quantité de flux de CO₂ fixés par photosynthèse. Cela ne prend pas en compte la respiration de l'écosystème. Elle s'exprime en gC.m⁻².an⁻¹ ou en unité molaire.

Hétérotrophe : Capacité d'organismes vivants à produire de la matière organique à partir de matière organique préexistante

Indice de Végétation par Différence Normalisée ou Normalized Difference Vegetation Index :

Indice se basant sur les différences entre les rayonnements rouge et proche infrarouge reçus et reflétés par les tissus photosynthétiques. Cela donne des indications en termes d'activité photosynthétique, de surfaces et de densité (quantité de végétation). On peut en déduire la production primaire annuelle brute sur un secteur donné (GPP en anglais). L'activité photosynthétique maximale (M_{MAX}) correspond à la valeur maximale atteinte par le Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) sur un an (Rapinel, 2016).

Matière organique ou Organic Matter : Matière vivante ou morte fabriquée par les êtres vivants, pouvant être du carbone, de l'hydrogène, de l'azote, de l'oxygène associés et agencés sous différentes dans des molécules

Matière Organique du Sol ou Soil Organic Matter : Matière organique vivante ou morte présente dans le sol

Méthanogénèse : Ensemble de voies métaboliques conduisant à la production de méthane

Méthanotrophie : Ensemble de voies métaboliques conduisant à la consommation et à l'oxydation du méthane

Net Biome Production (NBP) ou Production Nette du Biome : Quantité de carbone s'accumulant ou diminuant sur une surface donnée. Elle correspond à la productivité nette de l'écosystème en prenant en compte les perturbations d'origine humaine comme la production agricole ou forestière ou le défrichement (entrée ou sortie de carbone hors de l'écosystème), mais également des événements d'origine naturelle comme les feux de forêts ou les crues. C'est une mesure de la captation de carbone par un ensemble d'écosystèmes (Turner et al., 2007). Elle s'exprime en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ ou en $\text{tC}\cdot\text{ha}\cdot\text{an}^{-1}$.

Net Ecosystem Carbon Budget (NECB) ou Balance nette carbone de l'écosystème : Différence entre l'ensemble des flux nets carbonés (CO_2 , CH_4 , autres gaz carbonés, flux latéraux, sédimentation) et l'échange net de l'écosystème (NEE). Elle s'exprime en $\text{molC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ ou $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ ou en $\text{gCO}_2\text{eq}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$. Lorsqu'elle est négative, cela correspond à un puits de carbone et lorsqu'il est positif, cela correspond à une source de carbone. A noter que la prise en compte de certaines composantes peut varier selon les études et une attention supplémentaire doit être portée sur la définition utilisée (Bansal et al., 2023).

Net primary production (NPP) ou production primaire nette : Différence entre la quantité de carbone atmosphérique entrant dans l'écosystème (production primaire brute) et la quantité de carbone émise vers l'atmosphère par la respiration des organismes autotrophes. La mesure de la production de biomasse sur une année correspond à la production primaire nette. Elle peut être aérienne ou souterraine. C'est une mesure de la captation de carbone par un écosystème (Mitsch et Mander, 2018).

Elle s'exprime en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ ou en $\text{tC}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$.

Net Ecosystem Exchange (NEE) ou Echange Net de l'Ecosystème : Quantité de CO_2 déduite de ce qui est fixé par les producteurs primaires (GPP) et relargué par la respiration de l'écosystème (RECO). C'est une mesure de la captation de carbone par un écosystème (Mitsch et Mander, 2018).

Lorsqu'elle est négative, cela correspond à un puits de CO₂ et lorsqu'elle est positive, cela correspond à une source de CO₂. Il s'exprime en molC.m⁻².-an⁻¹, unité pouvant être convertie en gC.m⁻².-an⁻¹ en ayant recours à la masse molaire du carbone (12).

Net Ecosystem Productivity (NEP) ou Productivité Nette de l'Ecosystème : Biomasse produite déduite de ce qui est relargué dans l'atmosphère sous forme de CO₂ par les producteurs primaires. Lorsqu'elle est positive, cela signifie que l'écosystème se comporte comme un puits de CO₂ et lorsqu'elle est négative, l'écosystème se comporte comme une source de CO₂. Elle s'exprime en gC.m⁻².-an⁻¹ (gramme de carbone par mètre carré par an) ou en tC.ha.an⁻¹ (tonne de carbone par hectare par an). C'est une mesure de la captation de carbone par un écosystème (Luyssaert et al., 2007 et 2009).

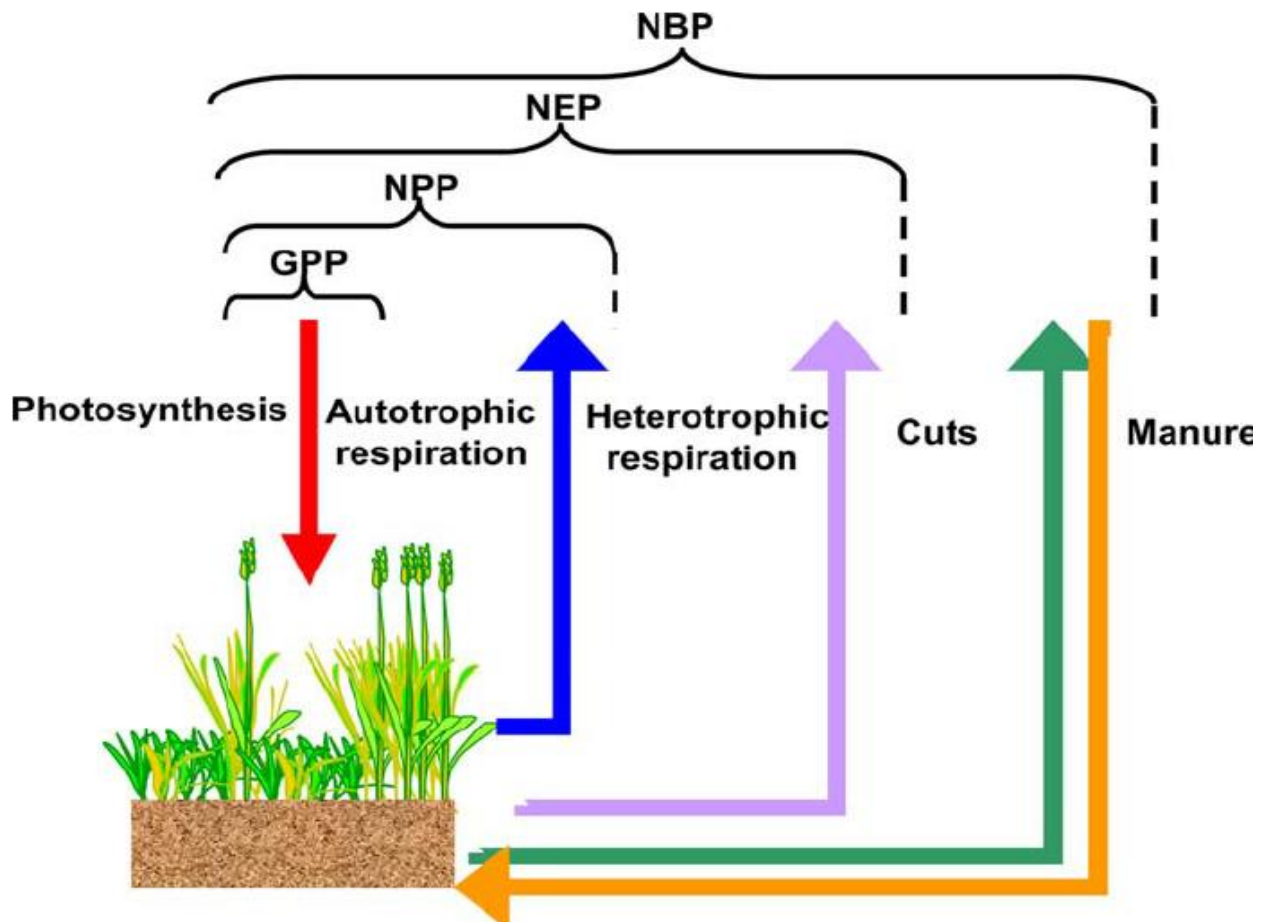


Figure 1 : Composantes de la « Net Biome Production » d'une prairie de fauche (D'après P.Smith et al. 2008)

Puits de carbone : Ecosystèmes (puits naturels) ou systèmes (puits technologiques) présentant un bilan positif pour l'atténuation du changement climatique en constituant des réservoirs de carbone à plus ou moins long terme.

A noter qu'un même type d'écosystème peut se comporter comme un puits de carbone ou une source de carbone selon les situations.

Respiration de l'écosystème ou Ecosystem Respiration (ER ou RECO) : Activité respiratoire des écosystèmes conduisant au rejet du CO₂ dans l'atmosphère. Il s'agit du principal mécanisme d'export du CO₂ des écosystèmes terrestres vers l'atmosphère. Il correspond à la respiration

autotrophe réalisée par les plantes et à la respiration hétérotrophe effectuée par les animaux et micro-organismes présents dans le sol (Yu et al., 2022).

Sol : Composés organiques et minéraux de la partie superficielle de la croûte terrestre issus de l'altération verticale des roches et de l'activité biologique et formés au travers de transformations biogéochimiques au cours du temps (Bansal et al., 2023)

Sédiment : Couches de particules en milieux aquatiques ou marins en provenance de roches, sol ou des êtres vivants, transportées et déposées ou agrégées (Bansal et al., 2023)

Stock de carbone : quantité totale de carbone présente dans un réservoir donné à un instant T

Stockage de carbone : Dynamique d'augmentation du stock de carbone pour un même réservoir au cours du temps, le déstockage correspond à la dynamique de perte de carbone.

Séquestration de carbone : Retrait net de CO₂ de l'atmosphère vers un réservoir sur le long terme

Source de carbone : Ecosystèmes ou activités humaines présentant un bilan négatif pour l'atténuation du changement climatique en considérant la captation ou la séquestration de carbone et les émissions de GES.

Introduction

Les gaz à effet de serre (GES) sont des gaz présents dans l'atmosphère ayant la capacité d'absorber le rayonnement infrarouge solaire réémis depuis la surface terrestre, produisant l'effet de serre. Les émissions de GES liées aux activités humaines induisent un forçage radiatif positif qui modifie l'équilibre radiatif terrestre et induit un renvoi de supplément d'énergie vers le sol (ADEME, 2022).

L'augmentation de la concentration des GES dans l'atmosphère notamment le dioxyde de carbone (CO₂), le méthane (CH₄) et le protoxyde d'azote (N₂O) dû aux activités humaines conduit au réchauffement climatique actuel et à venir avec des répercussions importantes sur les écosystèmes et les sociétés humaines (IPCC, 2021). 3,3 milliards de personnes vivent dans des zones déjà vulnérables au changement climatique (IPCC, 2023).

Les potentiels de réchauffement global (PRG) ou planétaire (Global Warming Potential – GWP en anglais) traduisent le pouvoir réchauffant de certains types de GES en prenant comme valeur de référence le PRG du CO₂. Le PRG permet de comparer les potentiels réchauffant des autres GES relativement à celui du CO₂, en ayant recours à la « tonne-équivalent CO₂ ». Il est le plus souvent calculé pour un horizon de temps de 100 ans et noté PRG₁₀₀, comme c'est le cas pour la Convention-cadre des Nations-Unies sur les changements climatiques.

Cette métrique fait l'objet de débats au sein des politiques publiques et au sein de la communauté scientifique, en particulier en ce qui concerne le CH₄ du fait de sa faible durée de vie. En effet, le temps de séjour dans l'atmosphère correspond au temps nécessaire pour que l'impact réchauffant d'un GES soit significativement réduit lorsque sa concentration diminue significativement. Par exemple, il est estimé à environ 12 ans pour le CH₄, ce qui correspond à une réduction de 63% de la valeur initiale de quantité de CH₄ émise (Poux et al., 2025). Le CO₂ est un GES à longue durée

de vie, qui persiste au-delà de 100 ans dans l'atmosphère. Son pouvoir réchauffant au-delà de 100 ans n'est pas pris en compte, ainsi que le fait qu'il s'accumule dans l'atmosphère et que les émissions se cumulent donc sur plusieurs siècles. Par ailleurs, depuis que le CH₄ a été pris en compte dans les évaluations du GIEC, son PRG à 100 ans n'a cessé d'augmenter au fur et à mesure de l'augmentation de sa concentration atmosphérique (de 21 en 1995 à 28 à l'heure actuelle). De plus, le PRG₁₀₀ se base sur une émission unique d'une quantité de GES donnée dont l'effet sur le climat est considéré à un horizon de temps fixé.

Malgré les limites évoquées du PRG₁₀₀, il s'agit de la métrique de référence à l'échelle internationale fixée par la Convention-cadre des Nations-Unies sur les Changements Climatiques, utilisée pour les inventaires nationaux de GES et sur laquelle se base les trajectoires de neutralité carbone des pays européens, comme la France *via* sa Stratégie Nationale Bas Carbone. Selon les enjeux et les objectifs fixés, d'autres métriques peuvent être utilisées (Tol et al., 2012; CITEPA, 2025).

Le Sustainable-flux Global Warming Potential (SGWP) ou encore le PRG à horizon de temps de 20 ans, plus en accord avec la faible durée de vie du CH₄ sont également proposés. Contrairement au PRG, le SGWP considère des émissions continues de GES entre les zones humides et l'atmosphère. Le SGWP du CH₄ est de 45 à 100 ans tandis que les valeurs des autres GES restent similaires au CO₂ et au N₂O du PRG₁₀₀. L'horizon de temps fixé à 100 ans suppose que les émissions demeurent stables durant ce laps de temps, ce qui n'est souvent pas le cas avec le CH₄ et le N₂O (Villa et al., 2018). Les effets des changements climatiques complexifient les prédictions (Villa et al., 2018). A horizon de 20 ans, le PRG du CH₄ biogénique possède un pouvoir réchauffant global de 80 par rapport au CO₂ (IPCC, 2021). Des métriques comme le GTP (Global Temperature Potential) ou le PRG* propose d'autres alternatives. Le GTP s'intéresse directement au changement de température moyenne à la surface de la Terre tandis que le PRG* considère les variations d'émission de GES notamment de méthane selon leur durée de vie (Poux et al., 2025).

Tableau 1 : PRG et durée de séjour des principaux GES, tiré de IPCC, 2021, OMM, 2024 et Neubauer et Megonigal, 2015

| Type de GES | Potentiel de réchauffement globale à 100 ans | Potentiel de réchauffement global à flux continu à 100 ans | Potentiel de réchauffement globale à 20 ans | Durée de séjour dans l'atmosphère (en années) |
|---|--|--|---|---|
| Dioxyde de carbone (CO ₂) | 1 | 1 | 1 | Multiple (plusieurs siècles) |
| Méthane (CH ₄) non-fossile - biogénique | 27 | 45 | 80 | 12 |
| Protoxyde d'azote - (N ₂ O) | 273 | 270 | 273 | 110 |

Pour faire face au réchauffement climatique présenté comme le « défi du siècle », des trajectoires de neutralité carbone ont été définies pour répondre à l'Accord de Paris (2015) notamment par l'European Climate Law (2019) dans le cadre du pacte vert pour l'Europe avec un objectif

contraignant de neutralité carbone fixé à 2050 et un objectif intermédiaire de réduction d'émissions de 55 % d'ici à 2030 par rapport à 1990 (Union européenne, 2023).

Cette ambition est traduite au niveau français par la Stratégie Nationale Bas-Carbone, qui a été révisée la dernière fois en 2020. Elle a été révisée en 2025 et la [SNBC 3](#) est en cours de consultation (Figure 2). La SNBC 3 fixe la feuille de route nationale pour atteindre la neutralité carbone à l'horizon 2050. Elle prévoit une réduction drastique de 50 % des émissions territoriales de GES en 2030 par rapport à 1990, et une valorisation renforcée des puits de carbone naturels du secteur UTCATF (Utilisation des Terres, Changements d'Affectation des Terres et Foresterie) et plus généralement des Solutions fondées sur la nature (SFN).

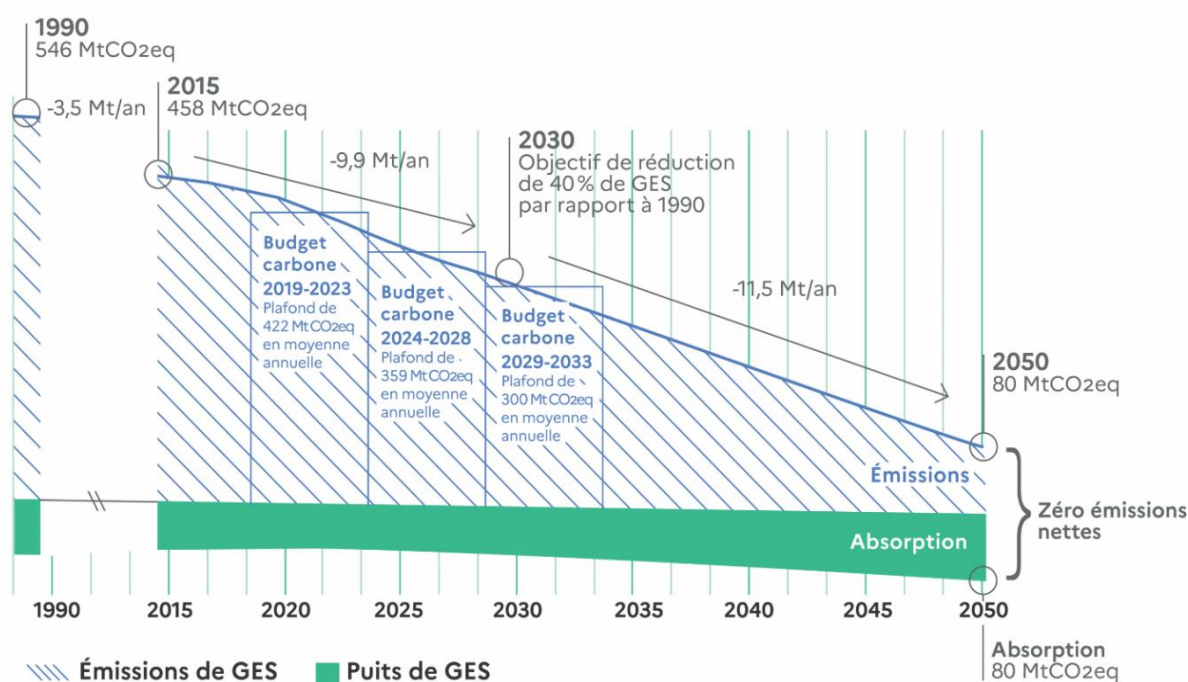


Figure 2 : Évolution des émissions et des puits de GES sur le territoire français entre 1990 et 2050 (en Mt CO₂eq) d'après les données de l'inventaire CITEPA 2018 et les projections révisées en 2020 dans le cadre de la SNBC 2 pour atteindre la neutralité carbone

La SNBC 3 s'appuie notamment sur l'inventaire national des GES réalisés par le Centre Interprofessionnel Technique d'Etude sur la Pollution Atmosphérique (CITEPA). Cela correspond à un panorama des émissions françaises par secteurs d'activités selon les recommandations du Groupe International d'Experts sur l'évolution du Climat (GIEC). Le règlement européen 2018/841 porte spécifiquement sur le secteur de l'UTCATF aussi appelé LULUCF en anglais (Land-Use, Land-Use Change and Forestry) dont l'ambition a été rehaussée en 2023 dans le cadre du paquet législatif européen *Fit for 55*. Les émissions et la séquestration de carbone de différents écosystèmes sont visés en particulier les forêts, les prairies, les terres cultivées, les zones humides, les établissements et les autres terres. La prise en compte des zones humides dans les flux de GES liés à l'usage des terres doit être effective au niveau des Etats-Membres dans les prochaines à partir de 2026. Les espaces naturels (zones humides, forêts, océans) non gérés, ainsi que les stocks de carbone ne sont pas comptabilisés dans l'inventaire des GES (CITEPA, 2025).

Deux grandes stratégies complémentaires sont mises en avant : réduire les émissions de GES et favoriser la séquestration de carbone à long terme dans les écosystèmes. Les voies de limitation de l'effet de serre concernent la préservation des puits naturels de carbone existants, l'augmentation des stocks de carbone dans les écosystèmes et la diminution des GES émis par les écosystèmes altérés comme les zones humides.

Les zones humides jouent un rôle important dans la régulation du climat au niveau mondial. Certains estiment que les zones humides stockent environ 25-33 % du carbone organique des sols mondiaux (Gorham et al., 1991 ; Bridgman et al., 2006). Dans la même lignée, il est estimé que les zones humides renfermerait près de 20 % du carbone organique total des écosystèmes continentaux et côtiers au niveau mondial (Friedlingstein et al., 2020) ; alors qu'elles ne représenteraient qu'entre 2 et 8 % des surfaces continentales dont une grande majorité au sein de milieux terrestres continentaux (Aselmann, 1989 ; Mitsch et al., 2013 et Davidson et al., 2017). A surface égale, il s'agirait des types d'écosystèmes aux plus importants stocks de carbone et ayant parmi les plus forts taux de séquestration de carbone (Villa et Bernal, 2018). 91 % des zones humides mondiales seraient continentales et 9 % côtières (Davidson et Finlayson, 2019). Les notions de carbone bleu "blue carbon" et de carbone vert canard "teal carbon" sont parfois utilisées pour désigner le carbone capté et séquestré dans les zones humides littorales d'une part et continentales d'autre part (Bansal et al., 2023).

A l'échelle mondiale, la majorité des gains de stocks de carbone terrestre entre 1992 et 2019 aurait eu lieu principalement dans les sols et les sédiments en conditions anaérobies, en particulier les zones humides et les milieux aquatiques. Les forêts ne représenteraient plus un puits de carbone aussi déterminant qu'envisagé précédemment en raison des changements climatiques, des incendies, de la déforestation qui les affectent. De plus, la séquestration du carbone dans les sols et les sédiments, notamment dans des milieux en conditions anaérobies, serait plus persistante que dans la végétation arborée (Bar-On Y.M. et al. ; 2025).

L'état de dégradation des zones humides impacte fortement le rôle qu'elles peuvent jouer sur le climat mondial. Or elles ont été globalement détériorées à l'échelle mondiale, avec 87 % des zones humides dégradées entre 1700 et 2000 (drainage, urbanisation, construction de barrages, de plans d'eau, prélèvement d'eau) dont la majorité au cours du XXème siècle, en compilant et en extrapolant plus d'une centaine d'études relatant des pertes locales de zones humides (Davidson, 2014). D'autres études modèrent ce premier constat avec des estimations autour de 20 % de pertes à l'échelle mondiale depuis 1700, avec une méthode basée sur l'estimation du drainage, les changements d'usages des terres à partir de données nationales et locales. Ce constat global masque de grandes disparités avec les pertes les plus importantes situées en Europe (50 % de zones humides dégradées) notamment en France (autour de 80 %) et en Amérique du Nord notamment aux Etats-Unis (Fluet et Chouinard, 2023).

Il est estimé qu'entre 25 et 50 % des habitats côtiers végétalisés ont été altérés au cours de ces 50 dernières années avec un taux de perte annuelle se situant entre 0,7 et 7 % au niveau mondial (Pettex et al., 2018), en majeure partie liée à l'anthropisation de ces milieux : drainage, dragage, endiguement, urbanisation, aménagement côtier (Bromberg Gedan et al., 2009).

Le taux de perte des zones humides à l'échelle mondiale serait trois fois plus important que pour les forêts. En raison de la diminution importante de leurs surfaces et de leur grande productivité, les pertes de production primaire nette (NPP) des zones humides sont estimées entre 1,3 et 3,5

fois plus importantes que la perte moyenne de NPP des écosystèmes terrestres évaluée à -25 % (Cloern et al., 2021).

En France, des travaux antérieurs ont estimé une diminution de 64 % au cours du 20^{ème} siècle, en accord avec la première étude mentionnée au niveau mondial. Cette estimation table sur 2,5 millions d'hectares perdus à partir des années 60, en majorité par drainage et se base sur des chiffres recensés auprès de certains territoires de zones humides emblématiques de France Métropolitaine (Bernard, 1994).

La partie 1 de la synthèse bibliographique vise à éclairer la compréhension du rôle des zones humides pour la régulation du climat au travers du cycle du carbone (I.) ou du cycle de l'azote (II.), que ce soit en termes de processus et de facteurs d'influence abordés. Une dernière sous partie (III.) vise à synthétiser les facteurs d'influence par processus afin d'en avoir une vision d'ensemble.

La partie 2 de la synthèse bibliographique aborde les notions de gestion et de restauration de zones humides (IV.). Des valeurs de référence (V.) par type d'habitat humide (stocks de carbone, flux de GES) ont été recensées à partir de la recherche bibliographique.

Partie 1 : Relations entre climat et cycle du carbone et de l'azote en zones humides

I. Le cycle du carbone en zones humides

Le cycle du carbone (voir Figure 3) correspond à la circulation du carbone sous différentes formes chimiques et états (gazeux, liquide, solide) entre différents **réservoirs** (biosphère, lithosphère, hydrosphère et l'atmosphère). Les deux principaux GES responsables du réchauffement climatique à savoir le méthane et le dioxyde de carbone, font partie intégrante de ce cycle.

Le temps de résidence moyen d'un atome de carbone est estimé à 4 ans dans l'atmosphère, 11 ans dans la biosphère, 385 ans dans l'hydrosphère superficielle, 100 milliers d'années dans l'océan profond et 200 millions d'années dans la lithosphère. Les réservoirs du cycle court du carbone correspondent à un renouvellement rapide du carbone (entre 1 et 100 ans). La séquestration du carbone dans le sol constitue la transition des atomes de carbone du cycle court vers le cycle long au sein du cinquième réservoir, la lithosphère. Il est considéré que le carbone est séquestré lorsqu'il est stocké dans un réservoir pour au moins 50 à 100 ans, ce qui est possible dès les premiers centimètres en l'absence de perturbations (Gac et al., 2020, Basile-Doelsch et al., 2020).

a. Principaux réservoirs de carbone et notions clés

i. La biosphère

La biosphère constitue un réservoir de carbone vivant notamment dans la biomasse, alimentée dans un premier temps par les organismes autotrophes, principalement photosynthétiques. Le carbone est ensuite transféré dans les maillons supérieurs des réseaux trophiques. Chez les organismes autotrophes chlorophylliens, la matière organique vivante est produite à partir de la

fixation du carbone minéral gazeux. La forte productivité des zones humides par la captation de carbone dans la biomasse des plantes hygrophiles fait des zones humides des milieux à fort potentiel carbone bien qu'une grande partie de la matière organique produite soit décomposée par respiration aérobie ou anaérobie (Mitsch et Gosselink, 2015 ; Whitting et al., 2001).

ii. Les sols

Les sols¹ jouent un rôle crucial dans le cycle du carbone. Ils représentent les plus importants stocks continentaux, en stockant entre 3 et 5 fois plus de carbone que dans la végétation et 2 à 3 fois plus que dans l'atmosphère (British Society for Soil Science, 2021, Lal, 2004). Entre 60 et 90 % de la biomasse totale des écosystèmes terrestres se situe dans le sol (Selosse, 2021). Plus précisément, les sols contiendraient près de 2400 Gt de carbone organique à 2 mètres de profondeur, soit 3 fois plus de carbone que l'atmosphère (Jackson et al., 2017 et Friedlingstein et al., 2020).

Dès les premiers centimètres du sol, la matière organique du sol (MOS ou SOM en anglais) occupe une place prépondérante. Issue de matière organique produite par les organismes vivants, elle se décline en différents composés organiques plus ou moins décomposés et plus ou moins complexes comme des polysaccharides, de la lignine, des lipides, des protéines, des tanins, etc... Dans les zones humides, cette matière organique a une teneur en carbone en général estimée à 58 % en moyenne, mais pouvant varier selon le type de milieu (Kayranli et al., 2010 ; Stockmann, 2013). Les zones humides peuvent être distinguées entre sols minéraux et sol organiques caractérisés par la présence de tourbe. Les sols minéraux représentent des stocks de carbone moins importants à l'hectare que les sols organiques du fait d'un taux de décomposition plus élevé. En revanche, les sols minéraux hydromorphes peuvent jouer un rôle important dans le cycle du carbone du fait des surfaces qu'elles représentent. Par exemple, les zones humides d'eau douce sur sols minéraux représentent près de 95 % de la surface de zones humides aux Etats-Unis (Ma et al., 2025).

La distribution du carbone organique dans le sol suit en général un gradient vertical avec une forte concentration en surface s'atténuant avec la profondeur, associé à un gradient de stabilité du carbone (Basile-Doelsch et al., 2020). L'épisolum humifère désigne l'ensemble des horizons supérieurs du sol contenant de la matière organique dont l'épaisseur et l'organisation dépendent fortement de l'activité biologique. Plus il est épais, plus le stock de carbone organique est important. L'épaisseur de l'épisolum humifère en surface contient une partie importante de la matière organique de l'ensemble des sols (Gayet et al., 2023).

Le sol se décompose en horizons. L'horizon O est formé en surface en condition aérobie et est constitué de matière organique plus ou moins dégradée sans présence de matière minérale. Des sous-catégories permettent de préciser les formes d'humus (OL = litière, OF = litière fragmentée et OH = humifié). L'horizon A situé plus en profondeur correspond à un horizon organo-minéral où la matière organique est incorporée et est plus ou moins liée à la matière minérale (Jones & Donnelly, 2004 ; Cotrufo et Lavalley, 2022). Ce sont les horizons où l'on trouve une grande partie de la vie du sol (Baize et Girard, 2008). L'étude du carbone organique du sol de l'horizon 0-30 cm

¹ Dans ce paragraphe, les sols terrestres sont distingués des sédiments associés à l'hydrosphère notamment aux milieux aquatiques et marins. Les sols et les sédiments ne seront pas distingués dans d'autres paragraphes en particulier sur les valeurs de référence par type de zones humides (stock et séquestration de carbone)

est souvent privilégiée dans les études, car il s'agit de la couche du sol la plus encline à varier selon les conditions environnementales, climatiques, altérations anthropiques et pratiques de gestion. En zones humides continentales, les sols sont caractérisés par des traits d'hydromorphie du fait de la présence de l'eau de manière plus ou moins prolongée. Sous les horizons O et A précédemment cités, des horizons rédoxiques (pseudogley) ou réductiques (gleys) en sols minéraux, ainsi que des horizons histiques (histosol) en sols organiques témoignent des conditions d'hydromorphie présentes localement (Laroche et al., 2013).

Le carbone organique présent dans le sol est susceptible de passer du milieu terrestre à un milieu aquatique en se dissolvant sous forme de composés organiques dissous ou particuliers (DOC, POC) et en étant exportés par ruissellement, drainage souterrain et aérien ou encore en période d'inondation prolongée. Il peut être issu de la photosynthèse de micro-organismes aquatiques, de la sécrétion d'exsudats racinaires des plantes ou de la décomposition de matière organique présente *in situ* (Moran et al., 1990 ; Bogard et al., 2017). Dans les sols, le carbone organique dissous représente en moyenne moins de 1 % du carbone total tandis que dans les eaux de surface, cela peut atteindre 90 % de l'ensemble du carbone organique présent (Kayranli, 2010). Le carbone organique dissous peut pénétrer plus profondément dans le sol de zones humides et être potentiellement séquestré notamment dans des sols minéraux (Freeman et al., 2004).

iii. L'hydrosphère

Les océans, composantes majeures de l'hydrosphère, représentent le principal puits du CO₂ atmosphérique (25 % des émissions anthropiques de GES chaque année) *via* deux principales pompes :

- La photosynthèse du phytoplancton : à la base de la pompe biologique, il contribue à capter par photosynthèse le CO₂ présent dans la colonne d'eau en provenance notamment de l'atmosphère. Le phytoplancton représente un puits important de CO₂ et il s'agit du premier producteur d'oxygène au niveau mondial devant les forêts tropicales (Ciais et al., 2013). Une petite partie de la matière organique produite (entre 0,5 et 1 %) n'a pas le temps d'être dégradée en CO₂ et peut s'accumuler dans les sédiments de l'océan profond au-delà de 1000 mètres de profondeur (Henson et al., 2012).
- La dissolution du CO₂ dans l'océan : elle correspond à la pompe physico-chimique du CO₂ et consiste en la diffusion du CO₂ de l'atmosphère vers l'océan, et sa dissolution du fait de la physique des gaz (flux se dirigeant préférentiellement vers le réservoir le moins concentré). L'agitation en surface sous l'effet du vent, de la houle et des courants contribuent à favoriser les échanges entre l'atmosphère et l'océan. Une partie du CO₂ dissous est emmenée en profondeur par des courants marins froids et denses où il restera pendant plusieurs centaines d'années (Bopp et al., 2002).

Sous l'effet de l'augmentation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère, l'accroissement de la dissolution du CO₂ dans l'eau des océans cause leur acidification et affecte des organismes et des fonctions de zones humides en altérant le système carbonaté. Le système carbonaté correspond aux relations entre le CO₂ et les ions bicarbonate HCO₃⁻ et carbonate CO₃²⁻. La dissolution du CO₂ atmosphérique d'origine anthropique dans l'océan augmente la concentration en protons H⁺, diminue la concentration en ions carbonates et donc le pouvoir tampon de l'océan. Une modification des réseaux trophiques, une diminution voire une disparition d'espèces vulnérables

sont redoutées. C'est le cas en particulier des espèces à squelettes ou à coquilles calcaires particulièrement sensibles aux variations de pH comme les coraux, le maërl, les bivalves ou certains gastéropodes (Doney et al., 2020).

La barrière physique entre l'air et l'eau pour la diffusion des gaz a pour effet qu'une grande part du carbone inorganique dissous (DIC) peut être transporté sur de longues distances avant d'être dégazé. Il correspond notamment au CO₂ dissous dans l'eau, issu de la décomposition de la matière organique dans la zone humide et exporté dans les rivières ou à la décomposition du carbone organique dans les cours d'eau après avoir été exporté sous forme de DOC ou de POC (Abril et Borges, 2019). Le transport de carbone organique particulaire (POC) ou dissous (DOC) par les eaux de surface et les eaux souterraines continentales conduirait à une quantité de carbone dégazée vers l'atmosphère sous forme de CO₂ plus importante que la quantité de carbone organique qui atteint l'océan.

iv. L'atmosphère

L'atmosphère est un réservoir important de carbone sous forme gazeuse. Ce réservoir accueille les gaz à effet de serre émis par les activités humaines ou par des phénomènes naturels tels que l'évaporation de l'eau à grande échelle et les éruptions volcaniques. L'augmentation continue depuis l'ère préindustrielle de la concentration en CO₂ atmosphérique contribue en majorité à l'effet de serre additionnel d'origine anthropique. Elle atteignait 428 ppm (parties par millions) en 2025 à la station de Mauna Loa à Hawaii, tandis que celle du méthane s'élevait à 1935 ppb (parties par milliards) et le protoxyde d'azote 338.7 ppb. La concentration en CO₂ dans l'atmosphère a augmenté de 11.4 % en 20 ans entre 2004 et 2023 et de 42 % en 170 ans entre 1850 et 2020 (OMM, 2024).

La concentration en CH₄ dans l'atmosphère est passée de 722 ppb en 1750 à 1901 ppb en 2021, soit 163 % d'augmentation (Lan et al., 2022). Plus récemment, entre 2008 et 2017, les émissions anthropiques estimées entre 359 et 366 Tg CH₄.an⁻¹ ont représenté la majeure partie des rejets de CH₄ à l'échelle globale. Au cours de cette même période, les émissions totales de CH₄ des zones humides sont estimées entre 149 et 191 Tg CH₄.an⁻¹ (Saunois et al., 2020).

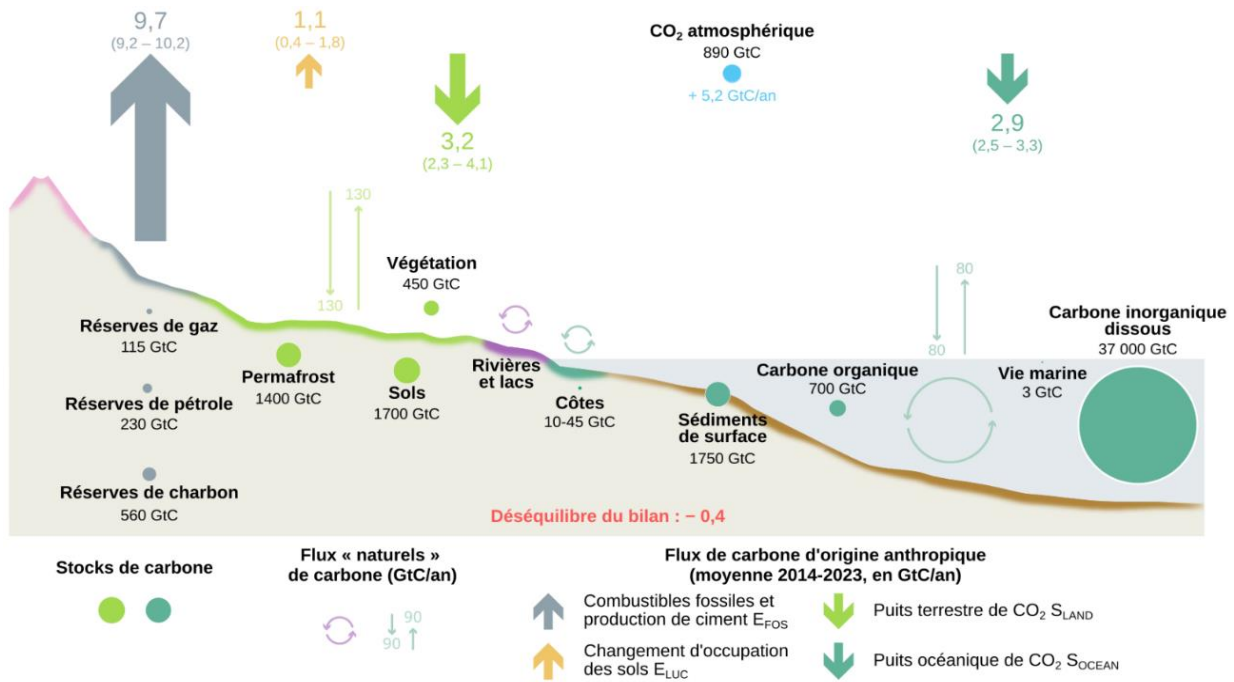


Figure 3 : Cycle global du carbone, flux mondiaux moyens (2013-2020) d'après (Friedlingstein et al., 2023)

Les réservoirs qui seront étudiés plus particulièrement dans cette synthèse sont ceux correspondant au cycle court du carbone et à une partie du cycle long en particulier dans la biosphère, les sols /sédiments et l'atmosphère ainsi que dans certaines composantes continentales et littorales de l'hydrosphère. En effet, les zones humides se situent à l'interface de quatre grands compartiments : la biosphère, l'hydrosphère, l'atmosphère et la lithosphère.

v. Notions clés

Les stocks de carbone correspondent à une quantité de carbone organique au sein d'un réservoir à un instant t. Cette quantité dépend de l'équilibre entre flux sortants et flux entrants passés et actuels.

Un stock élevé de carbone organique est le reflet de sa texture, de son occupation du sol (flux entrant supérieur aux flux sortants sur une période passée) et du climat. Il ne reflète pas nécessairement un stockage actif à ce jour et peut être concomitant d'une dynamique actuelle de déstockage ou de maintien du stock.

Les flux de carbone entrants et sortants dans un écosystème correspondent à des transferts de carbone d'un réservoir à un autre. Selon qu'un réservoir présente des flux entrants plus importants que les flux sortants (valeur exprimée avec un signe négatif), il peut être considéré comme un **puits de carbone** et lorsque l'inverse est observé on parle de **source**. Ces flux traduisent la dynamique d'accumulation ou d'érosion des stocks de carbone. Ils peuvent présenter une forte variabilité inter-annuelle (Friedlingstein et al., 2023) et intra-annuelle (Bansal et al., 2023).

Le carbone peut se présenter sous **différentes formes** au cours du cycle du carbone (Rapin et al., 2021) :

- Les formes gazeuses, qui correspondent au CO_2 et au CH_4 principalement.

- La matière organique (MO), correspondant au carbone présent sous forme de biomasse dans les êtres vivants, de litière mais aussi à la matière organique plus ou moins dégradée du sol ou des sédiments (environ 1-10 % du sol). Les formes particulières (POC) correspondent à des composés organiques non-dissous pouvant être exportés dans les eaux de surface et souterraines.
- Les formes dissoutes, qui correspondent à des composés organiques (DOC) ou inorganique dissous (DIC) présents dans les eaux de surface et souterraines.
- Des composés inorganiques (PIC), issus de l'érosion de roches carbonatés.

La matière organique du sol peut être distinguée en plusieurs fractions, de tailles et de durées de vie différentes.

Le **carbone organique labile** (LOC) est la portion du carbone organique du sol la plus facilement décomposée par les micro-organismes. Une partie du carbone organique est considérée comme labile (matière organique fraîche, carbone organique particulaire du sol ou carbone organique dissous) c'est-à-dire facilement décomposable et minéralisable par les micro-organismes. Par exemple, cette fraction peut inclure la biomasse microbienne ou à une partie du carbone organique particulaire ou dissous. Elle présente un temps de résidence court (de quelques mois à quelques années) dans les sols, jouant un rôle clé dans les flux de CO₂ et de CH₄ en direction de l'atmosphère (Xiao et al., 2021).

À l'inverse, une autre partie du carbone organique est considérée comme plus stable et donc plus difficile à décomposer et assimiler pouvant s'accumuler au fil du temps. Le carbone **récalcitrant** du sol se distingue par des molécules plus difficiles à décomposer, caractérisées par des structures complexes, à masse moléculaire élevée comme les acides humiques ou fulviques. Ce carbone joue un rôle clé pour l'accumulation de carbone organique dans les sols (Condrón et al., 2010).

b. Principaux processus du cycle du carbone en zones humides en lien avec le climat

Des processus biogéochimiques en zones humides conduisent aux mouvements de carbone d'un réservoir à un autre. Ils peuvent être de différentes nature : flux verticaux à l'interface avec l'atmosphère, accumulation et enfouissement de la matière organique ou encore transports latéraux de carbone.

Les zones humides se caractérisent par un engorgement plus ou moins prolongé du sol en eau qui influe sur la concentration en oxygène des sols. La teneur en oxygène est un paramètre clé expliquant la prévalence de certains processus en conditions aérobies et anaérobies. Du fait du manque d'oxygène, les micro-organismes participant à la décomposition de la matière organique agissent moins efficacement en zones humides. La matière organique peut s'accumuler dans le sol sous forme de biomasse « morte » (Mitra et al., 2005 ; Schmidt et al., 2011). Si cette accumulation se poursuit sur le long terme, le carbone reste sous sa forme organique après assimilation microbienne, production de nécromasse et stabilisation par interactions avec les minéraux (Cotrufo et al., 2013). Il s'agit d'un exemple de passage du cycle court au cycle long du carbone (Figure 4). La respiration aérobie aurait une influence bien plus grande sur la

minéralisation du carbone organique que les processus de dégradation sous conditions anaérobies (Mitch et Gosselink, 2015).

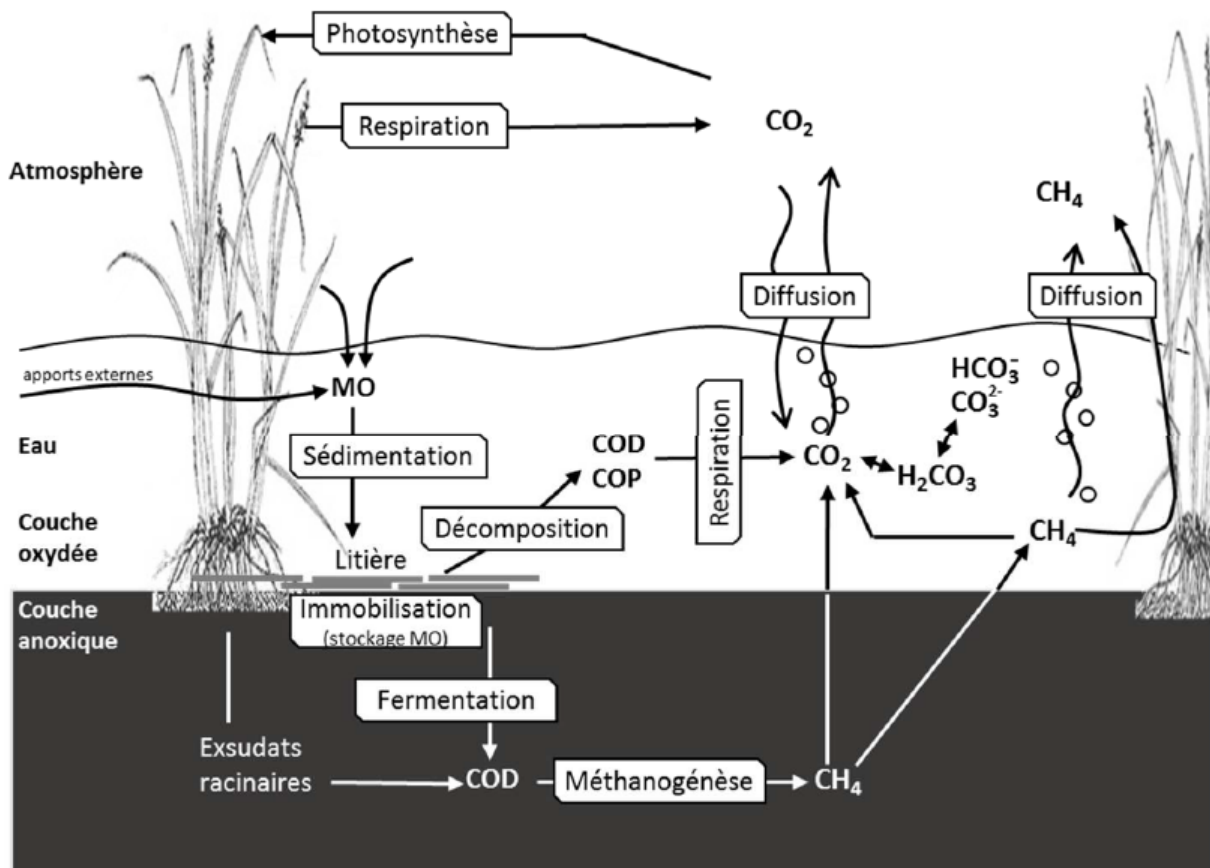


Figure 4 : Représentation simplifiée du cycle du carbone dans une zone humide. CH_4 : méthane, COD : carbone organique dissous, COP : carbone organique particulaire, MO : matière organique (Gayet et al., 2023) adaptée de Mitsch et Gosselink 2007, Rydin et Jeglum, 2013

Les processus induisant des échanges de carbone entre réservoirs sont influencés par des facteurs très divers (Figure 5) qui sont développés dans les parties suivantes. Un grand nombre de facteurs de différents types peut jouer sur la cinétique des processus évoqués : climatiques, physico-chimiques, hydrologiques, pédologiques, biotiques, changements climatiques et altérations. La considération de l'intensité des processus selon des facteurs d'influence peuvent donner des indications sur les leviers d'actions possibles au travers de la gestion ou la restauration des zones humides à adapter à chaque type de zone humide et à l'état de dégradation.

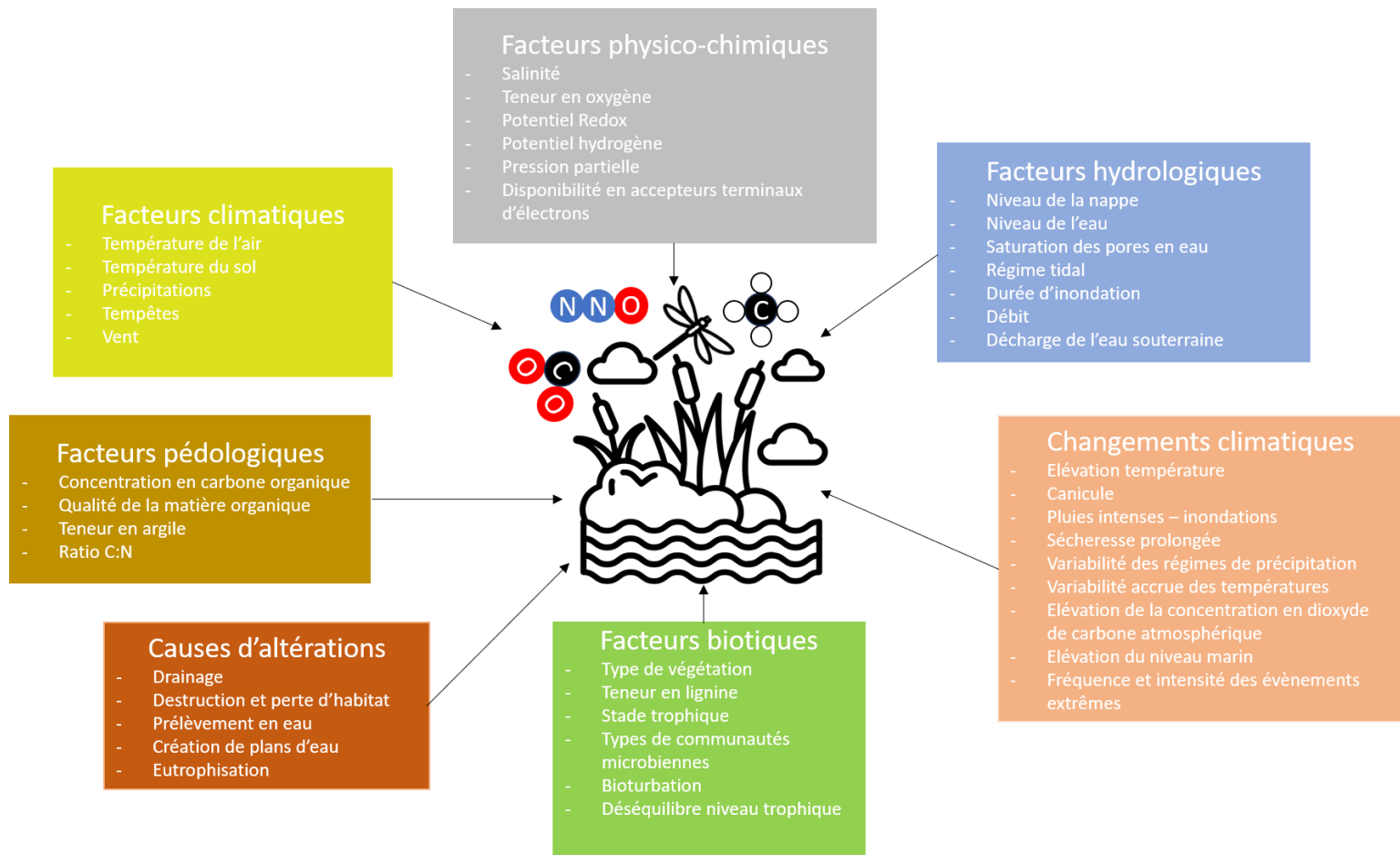


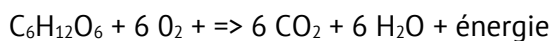
Figure 5 : Facteurs d'influence des processus biogéochimiques en zones humides (adapté de Rosentreter et al., 2021 et Ma et al., 2025)

i. Émission de carbone vers l'atmosphère

1. Principaux processus

a. Respiration aérobie

La respiration est le processus principal de décomposition de la matière organique :



En conditions aérobies, le CO₂ fixé par la végétation ou les algues puis transformé en carbone organique est en partie restitué à l'atmosphère sous forme de CO₂ suite à leur consommation et digestion par les herbivores et leur microbiote ou lors de la décomposition des végétaux et des animaux après leur mort. Cela correspond à la minéralisation de la matière organique, c'est-à-dire à sa transformation en carbone inorganique gazeux. La décomposition de la matière organique morte relève de différents procédés, notamment la minéralisation primaire et secondaire. La minéralisation primaire correspond aux premiers processus se mettant en place liés à la décomposition de la biomasse aérienne et souterraine et matière organique fraîche (bois

mort, litière, racines). Une partie deviendra la matière organique du sol ou sera décomposée et relarguée dans l'atmosphère.

Elle peut être réalisée par des animaux, des champignons et micro-organismes hétérotrophes mais également par des organismes photosynthétiques autotrophes qui y ont recours de manière constante. En particulier, des enzymes extracellulaires libérées par ces organismes décomposent la matière organique (Ma et al., 2025).

La production primaire nette correspond à la production primaire brute à laquelle la respiration des organismes autotrophes est soustraite. Environ la moitié du carbone capté par la production primaire brute retourne à l'atmosphère en raison de la respiration des organismes photosynthétiques (Pellerin et al., 2020).

La rhizodéposition consiste en la formation d'exsudats et de produits de la sénescence racinaire aidant à structurer le sol et le carbone s'y trouvant. Ce processus produisant de la matière organique dissoute (DOM) serait plus marqué en période de croissance végétative et stimulerait l'activité microbienne (Mueller et Megonigal, 2024 ; Pinney et al., 2000). En conditions anoxiques, les exsudats racinaires peuvent servir de substrat à la production de CH₄ ou à la fermentation (Ström et al., 2003).

b. Fermentation anaérobie

La décomposition de la matière organique peut se faire également sous conditions anaérobies *via* la fermentation anaérobie selon différentes voies :

$C_6H_{12}O_6 + H_2O \Rightarrow$ Energie + molécules organiques (acides, alcools) et inorganiques (CO₂, H₂)

La fermentation correspond à des réactions où la matière organique est utilisée comme donneur et accepteur d'électron, en utilisant divers types de glucides et en aboutissant à la formation de molécules organiques (alcools, acides) et parfois de molécules inorganiques (CO₂, H₂). Elle se différencie des processus de respiration car le donneur d'électron est en partie transformé et l'accepteur terminal d'électrons n'est pas nécessairement minéral (INRAE, 2022). Il existe plusieurs types de fermentation (alcoolique, lactique, malolactique, butyrique, propionique, etc...) qui se déroulent en général en conditions anaérobies sauf dans certains cas particuliers tels que la surabondance d'un substrat utilisé pour un type de fermentation.

La méthanogenèse est étroitement liée avec la fermentation fonctionnant également en conditions anaérobies. Les bactéries réalisant la fermentation sécrètent des enzymes oxydant la matière organique et la dégradant en molécules plus simples à assimiler. Des produits intermédiaires de la fermentation comme l'acide propionique ou l'acétate constituent des substrats pour les voies principales de la méthanogenèse (Zhang et al., 2025).

c. Méthanogenèse et méthanotrophie

La décomposition de la matière organique peut se faire également sous conditions anaérobies *via* la méthanogenèse. La méthanogenèse anaérobie entraîne l'émission de méthane selon différentes voies :

$CO_2 + 4 H_2 \Rightarrow CH_4 + 2 H_2O +$ énergie (réduction du CO₂ en CH₄ par les organismes méthanogènes hydrogénotrophes)

$\text{CH}_3\text{COO}^- + \text{H}^+ \Rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2 + \text{énergie}$ (réduction de l'acétate en CH_4 et CO_2 par les organismes méthanogènes acétotrophes)

La production de méthane en zones humides constitue une des principales sources d'émissions de ce gaz au niveau mondial (Whitting et al., 2001). Cela correspondrait à environ 25 % des émissions totales de CH_4 vers l'atmosphère, toutes sources d'émissions confondues (Whalen, 2005 ; Saunois et al., 2020). Cependant, des études à grande échelle suggéreraient que l'impact général (tout GES confondu) des zones humides sur le climat est positif sur le long terme (PRG_{100}) malgré les émissions de CH_4 du fait de leur capacité à séquestrer le carbone dans leurs sols et la biomasse végétale (Mitra et al., 2005 ; Mitsch, 2016 et Evans et al., 2021).

Les mécanismes à l'œuvre restent encore méconnus avec de grandes incertitudes (estimations des surfaces en zones humides en conditions anoxiques, processus biogéochimiques, différences entre modèles et entre paramétrages, facteurs météorologiques). Entre 2001 et 2020, la grande majorité des émissions mondiales de CH_4 par les zones humides est concentrée sur certaines périodes chaudes, notamment l'été, et est le fait des zones humides tropicales (85 %). D'importantes variations temporelles des émissions de CH_4 sont observées au cours de l'année (Zhao et al., 2021 ; Holgerson, 2023). Par ailleurs, la diversité des zones humides existantes avec des processus à l'œuvre d'intensité variable rajoute à la complexité du sujet, ainsi que les types de climats influençant les processus à l'œuvre (Bechtold et al., 2025).

En conditions anaérobies, la méthanogenèse consiste à la formation de CH_4 à partir de composés carbonés (CO_2 , produits de fermentation, acétate, etc...) par l'activité d'archéobactéries méthanogènes du sol dans des conditions anoxiques. La partie supérieure de la couche anoxique est le siège d'une méthanogenèse plus intense. A l'inverse, la méthanotrophie en conditions aérobies consiste en la transformation du CH_4 en CO_2 par oxydation en présence d'oxygène par des bactéries méthanotrophes (Hanson et Hanson, 1996). L'oxydation aérobie du méthane empêcherait entre 40 et 70 % du méthane produit dans les zones humides d'atteindre l'atmosphère (Krauss et al., 2021).

Lorsque les archéobactéries méthanogènes produisent plus de CH_4 que n'en consomment les micro-organismes méthanotrophes sur une période donnée, le milieu peut être considéré comme une source de CH_4 . Ces communautés microbiennes peuvent également se répartir sur un même site selon la profondeur de sol ou de sédiment étudié, les variations de conditions abiotiques au cours du temps (voir Figure 6).

La méthanogenèse en zones humides est réalisée par 3 voies métaboliques différenciées selon leur substrat initial :

- la voie hydrogénotrophe,
- la voie acétotrophe aussi appelée acétoclastique
- la voie méthylotrophe.

Ce sont les bactéries et archées ayant recours aux deux premières chaînes de réactions qui sont responsables de la majorité de la production de CH_4 issu des zones humides dans le monde, en particulier les genres *Methanoregula* et *Methanothrix*. A noter que certaines bactéries ou archées

peuvent avoir recours à plusieurs voies métaboliques, comme le genre *Methanoregula* (Villa et al., 2020 ; Bechtold et al., 2025).

D'autres études suggèrent que les micro-organismes ayant recours à la voie méthylotrrophe joueraient un rôle plus important que prévu dans les émissions de CH₄ par les zones humides en particulier en zones saumâtres et salées (Narrowe et al., 2019 ; Bechtold et al., 2025).

Différents modes de transport du CH₄ vers l'atmosphère existent :

- Transport par les plantes

Ce dernier mécanisme repose sur les aérénchymes des plantes en zones humides. Il s'agit de tissus creux et spongieux majoritaires dans les rhizomes et les tiges des hydrophytes et des héliophytes. Les aérénchymes peuvent avoir diverses utilités dont notamment celle de permettre les échanges gazeux entre le sol et l'atmosphère en période d'inondation. Des espèces végétales ligneuses peuvent également être des vecteurs de CH₄ vers l'atmosphère. C'est un mécanisme qui est prépondérant en zones humides (Cui et al., 2024).

- Transport par diffusion

Le transport de CH₄ par diffusion est un processus lent et ne représente pas des quantités importantes de CH₄ émises en règle générale, du fait de l'oxydation dans la zone aérobie de la zone humide avant son émission vers l'atmosphère (Bridgham et al., 2013).

- Transport par ébullition

Le transport de méthane par ébullition consiste quant à lui en la remontée à la surface de bulles de méthane de différentes tailles. Il peut être prépondérant dans certains écosystèmes comme les lacs ou les étangs (Bastviken et al., 2004) et représente un véritable défi. Ce processus représente un véritable défi pour l'étudier.

A l'inverse de la méthanogenèse, la méthanotrophie aérobie entraîne la consommation de méthane :

$\text{CH}_4 + 2 \text{O}_2 \Rightarrow \text{CO}_2 + 2 \text{H}_2\text{O}$ ou formaldéhydes et autres composés carbonés + hydrogène + énergie

L'oxydation du CH₄ par l'oxygène est à l'œuvre lors de la méthanotrophie. La consommation de CH₄ est réalisée par des bactéries aérobies strictes de diverses classes (*Gammaproteobacteria* de type I et X ; *Alphaproteobacteria* de type II) et génère la production de composés carbonés (formaldéhyde) dont une partie est assimilée et une autre partie conduit à l'émission de CO₂ (Le Guellec, 2019).

Un cas particulier est relevé pour certaines tourbières acides oligotrophes à sphaignes. Une symbiose entre bactéries méthanotrophes et sphaignes permet l'oxydation du CH₄ sur place, y compris lorsque la nappe se trouve proche de la surface. Les sphaignes assurent un support favorable aux communautés microbiennes méthanotrophes qui consomment le CH₄ et produisent du CO₂, assimilable par photosynthèse par les sphaignes (Kip et al., 2010).

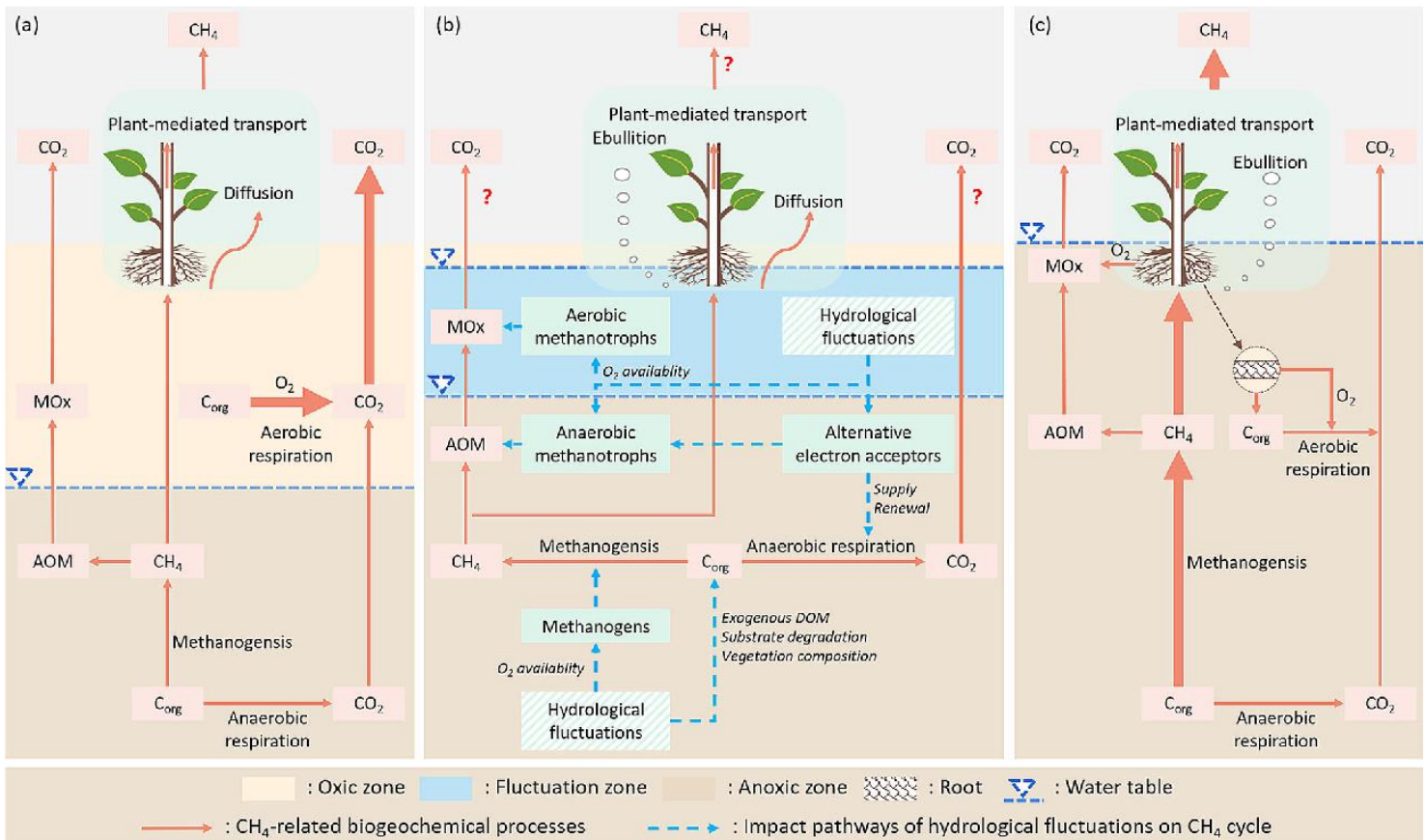
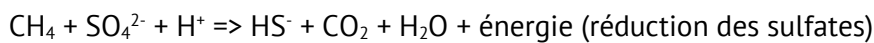


Figure 6 : Conceptualization of the biogeochemical CH₄ cycle in wetlands under different hydrological scenarios. a Prolonged drought. b Hydrological fluctuations. c Prolonged flooding (Cui et al. 2024)

La méthanotrophie anaérobie (Anaerobic Oxidation of Methane - AOM) consomme le CH₄ en conditions anaérobies :



L'oxydation du CH₄ peut aussi avoir lieu en l'absence d'oxygène (Figure 7). Elle peut être effectuée de différentes manières par des archées appelées ANME (anaerobic methanotrophic archaea) et des bactéries associées comme des bactéries sulfato-réductrices en milieu marin. Les ANME sont associées aux *Methanosarcinales* et aux *Methanomicrobiales*. Ces archées ont recours à d'autres accepteurs d'électrons que l'oxygène pour oxyder le CH₄. Ce peut être le cas notamment de sulfates issus des eaux marines en zones côtières (S-AOM), des nitrites et nitrates (DAMO), des oxydes de fer et de manganèse (Fe-AOM et Mn-AOM) ou encore des substances humiques (Hs-AOM). La S-AOM est majoritaire dans des milieux saumâtres tandis que la DAMO et la Hs-AOM prédominent en général dans des milieux d'eau douce. Les principales voies métaboliques utilisées sont l'oxydation aérobie interne du méthane et la méthanogénèse inversée (Torres Alvarado et al., 2005 ; Cui et al., 2014 ; Chen et al., 2022 et Zhao et al., 2024).

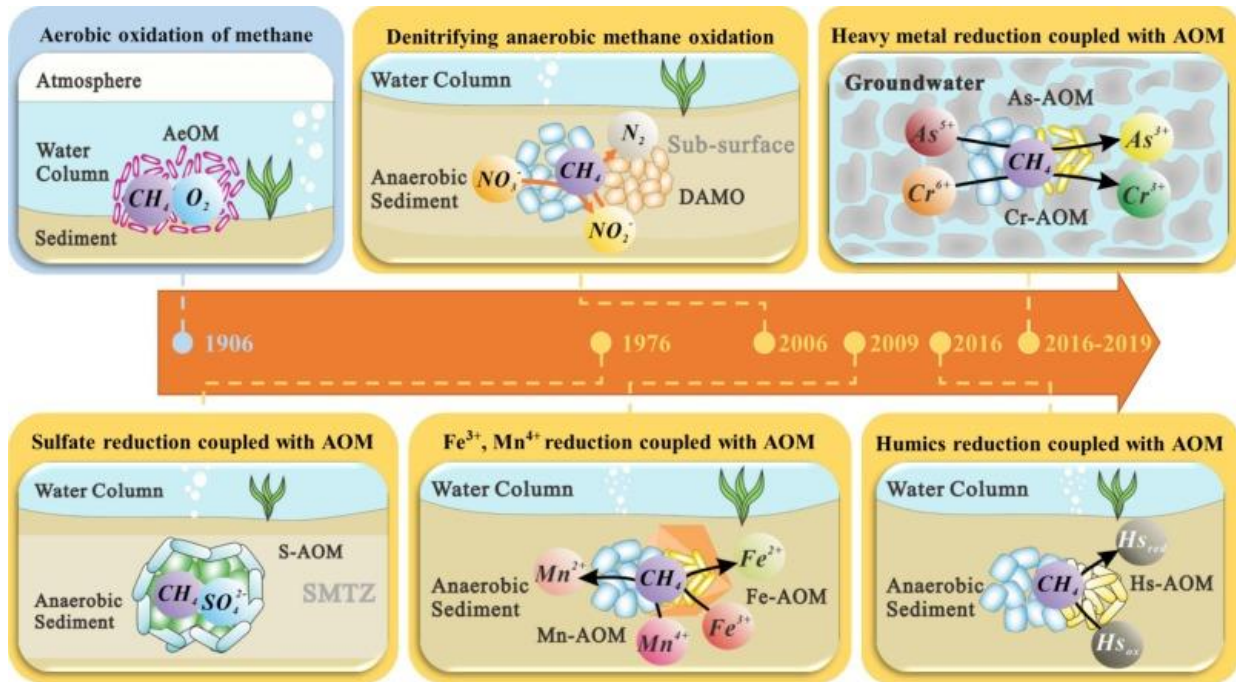
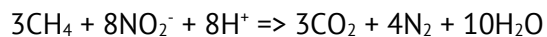
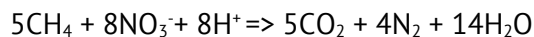


Figure 7 : Mise en évidence des processus de méthanotrophie aérobie (Aerobic oxydation of methane - AeOM) et anaérobie (Anaerobic Oxydation of Methane - AOM) - tiré de (Zhao et al., 2024)

Des équations impliquant les nitrates et les nitrites ont pu être établies après des observations en conditions expérimentales (Raghoebarsing et al., 2006) :



Sur un site étudié en Camargue, une teneur en azote plus élevée dans le sol (pâturage bovin, eaux de drainage chargées en azote) aurait contribué à l'oxydation anaérobie du CH_4 par des organismes méthanotrophes en dépit d'un milieu favorable à l'émission de CH_4 . Des valeurs d'émissions négatives de CH_4 et de N_2O ont été relevées (Grillas et al., 2023). Cela suggère l'existence de liens forts entre dénitrification, méthanogénèse et méthanotrophie avec le N_2O jouant un rôle d'intermédiaire dans le processus de dénitrification, mais aussi d'accepteur d'électrons pour l'oxydation du CH_4 en situation d'anaérobie (Wang et al., 2024^a).

2. Facteurs d'influence de la respiration aérobie et de la méthanogénèse

a. Facteurs abiotiques directs

Des facteurs abiotiques impactent directement les processus de dégradation de la matière organique, les échanges gazeux, la composition et l'activité des communautés microbiennes.

Teneur en oxygène

Chez les micro-organismes ayant recours à la respiration aérobie pour décomposer la matière organique, des limites en teneur en oxygène dissous ont été fixées pour définir des catégories métaboliques : inférieures à $1\text{mgO}_2/\text{L}$ pour les organismes anaérobies, entre 1 et $2\text{mgO}_2/\text{L}$ pour les organismes micro-aérobies fonctionnant à faibles concentrations en oxygène dissous et

supérieures à 2 mgO₂/L pour les organismes aérobies fonctionnant à plus forte concentration en oxygène dissous (Quan et al., 2012). L'activité de certaines enzymes, en bonne partie responsable de la décomposition de la matière organique, est ainsi en partie inhibée en conditions hypoxiques. C'est le cas de la phénol oxydase qui est responsable de la dégradation de la lignine et de composés humiques complexes (Toberman et al., 2008). De plus, la méthanogenèse est réalisée par des micro-organismes en conditions anaérobies en-dessous d'un seuil de 1 mgO₂/L (Mitsch et al., 2013). La production de méthane peut être également observée à une plus grande concentration en oxygène dissous ; par exemple une production constante de CH₄ est observée dans un système lacustre eutrophe à 3 mgO₂/L (Maruya et al., 2023). La durée d'inondation pour passer de conditions aérobies à anaérobies varie selon le type de zones humides et les conditions environnementales locales. Par exemple, ce temps est estimé entre 8 et 12 jours pour des zones humides alluviales inondées par une crue ou en conditions d'inondations contrôlées (Unger et al., 2009 ; Sigua et al., 2012 et Sao et al., 2023).

Potentiel d'oxydo-réduction

Le potentiel d'oxydoréduction des sols, aussi appelé, potentiel redox, permet de bien prédire la prévalence de certains processus biogéochimiques en zones humides. A partir d'un potentiel d'oxydo-réduction de +400 et + 500 mV, les processus aérobies de décomposition de la matière organique dominant (Boonman et al., 2024). A l'inverse, comme présenté sur la figure ci-dessous (Figure 8), la méthanogenèse prévaut dans un environnement hautement réduit (<-100 à -300 mV) en l'absence d'oxygène, une fois le pool d'accepteurs d'électrons alternatifs épuisé : nitrate/nitrite, fer, manganèse, sulfate, dérivés organiques issus de la matière organique dissoute comme les quinones (Hou et al., 2000, Dong et al., 2011 et Bridgham et al., 2013).

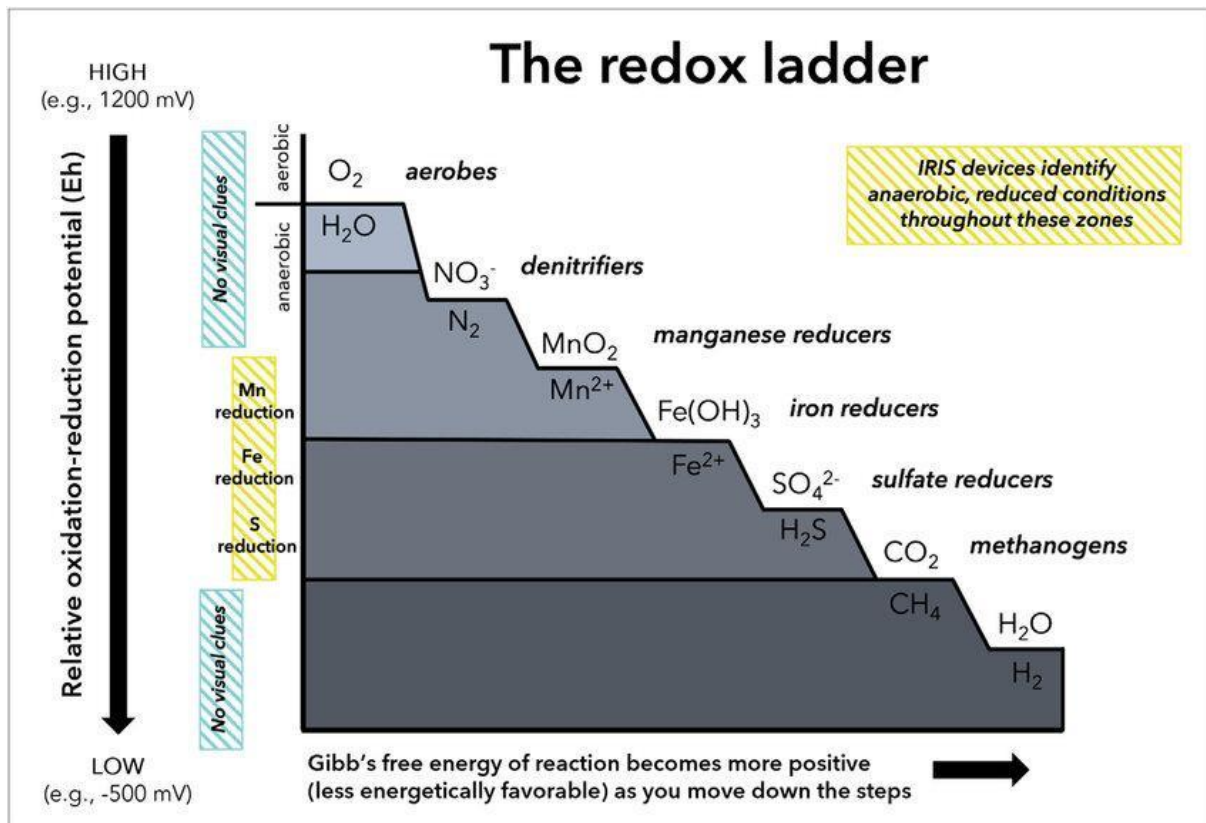


Figure 8 : Echelle d'oxydo-réduction (redox ladder) des processus biogéochimiques en zones humides (aerobes : micro-organismes aérobies ; dénitrifiants : bactéries dénitrifiantes, manganèse/fer/sulfate reducers : bactéries réductrices du manganèse/du fer/du sulfate, méthanogènes : archéobactéries méthanogènes d'après Sapkota et al. (2022)

Saturation en eau du sol et hydropériode

Les micro-organismes ayant recours à la respiration aérobie nécessitent de l'eau. Cependant, un excès d'eau a pour effet de réduire la teneur en oxygène dans le milieu. A l'inverse, la vitesse de diffusion des nutriments augmente graduellement avec la saturation des pores du sol en eau (diminution de la tortuosité dans la phase aqueuse), ce qui est favorable à l'activité microbienne. La valeur seuil optimale d'humidité pour la respiration aérobie se situe donc à un niveau intermédiaire de saturation des pores du sol en eau. Cette valeur est susceptible de varier grandement selon les conditions climatiques, les conditions physico-chimiques du milieu, la structure du sol et les modèles utilisés (Vogel, 2015). Par exemple, la teneur en eau optimale pour la respiration aérobie augmente avec la teneur en argile du sol (Moyano et al., 2012). Un pic d'émissions de CO_2 se situerait à 40 % de taux de saturation des pores en eau du sol, suivi d'un déclin dans différents sols d'écosystèmes européens et nord-américains, notamment en zones humides (Hao et al., 2025).

A l'inverse, les micro-organismes méthanogènes sont anaérobies. Des émissions significatives de CH_4 sont observées au-delà d'un taux de saturation en eau entre 60 et 80 % avec des valeurs maximales autour de 95-100 % (Hao et al., 2025 et Ma et al., 2025, Bansal et al., 2021 et Cui et al., 2024).

Le type de précipitations impacte fortement la respiration du sol également : de courtes pluies intenses inhibent la respiration aérobie du sol, tandis que des pluies plus longues et réparties sur

une plus longue période de temps favorisent ce processus (Seok-Hee et al., 2018). Des émissions épisodiques de méthane par ébullition peuvent survenir en cas de pluies soudaines, d'inondation transitoire, de chute brutale du toit de la nappe (Cui et al., 2024). De plus, l'augmentation de la fréquence des pluies intenses dans un contexte de changements climatiques aurait pour effet de diminuer la consommation de CH₄ par méthanotrophie avec des effets différenciés selon la période de la saison concernée (Zheng et al., 2023).

La raréfaction des ressources en eau associée à l'augmentation de l'évaporation et de l'évapotranspiration favoriserait une baisse de la teneur en humidité des sols et une oxygénation accrue. Les sécheresses sont susceptibles d'impacter fortement les sols des zones humides avec des effets différenciés entre sols organiques et sols minéraux, ainsi qu'au sein de sous-types de sols (Eberling et al., 2013). A l'inverse, une diminution de la production de CH₄ est associée avec des sécheresses prolongées du fait de l'augmentation de la méthanotrophie et du potentiel d'oxydo-réduction (Lippmann et al., 2024).

Comparées à des conditions d'humidité marquées et stables, des alternances de périodes de sécheresse et d'inondation provoqueraient jusqu'à 5 fois moins d'émissions de CH₄ sur un même type de zone humide mais occasionneraient dans le même temps des émissions de CO₂ plus élevées (Tangen et Bansal, 2019). En zones humides, les battements de la nappe et l'apport ponctuel d'oxygène lorsque la nappe est abaissée conduiraient à un renouvellement du pool d'accepteurs d'électrons qui inhiberait l'émission de CH₄ ou décalerait dans le temps sa production. Cela aurait pour effet de favoriser la consommation de méthane dans certains cas (Jerman et al., 2017). Lorsque le milieu est réhumidifié suite à une période de sécheresse, certains micro-organismes méthanogènes peuvent être à nouveau actifs dans un temps relativement court (3-6 jours) en particulier en période estivale (Cui et al., 2024).

L'hydrologie des zones humides dépend des précipitations, de l'apport en eau du bassin-versant, de la topographie, mais également fortement des fluctuations de la nappe se situant en-dessous de la zone humide et pouvant l'alimenter (Burt et al. 2002). La profondeur de la nappe à partir de laquelle la respiration aérobie est observée de manière significative varie selon le type de zone humide, la région biogéographique considérée (Cui et al., 2024). La décomposition aérobie de la matière organique semble prépondérante à partir de 5-10 cm sous la surface selon certaines études, avec une relation positive se poursuivant à plus forte profondeur (Miao et al., 2013). Un abaissement de la nappe en-dessous de 5 cm et jusqu'à 35 cm peut engendrer une hausse de la respiration de près de 20 % (Sulman et al., 2009).

Plus précisément concernant les tourbières, un toit de nappe abaissé à plus de 25 cm sous la surface fait passer systématiquement la tourbière d'un écosystème puits à un écosystème source de carbone vers l'atmosphère. A l'inverse, elles sont susceptibles d'agir comme des puits de carbone en-dessus de 20 cm, c'est-à-dire un toit de nappe plus proche de la surface (Evans et al., 2021) même si la moindre émission de CO₂ est contrebalancée par la production de CH₄ plus importante, étroitement reliée au toit de la nappe sous-jacente. Sur des types de tourbières eutrophes et minérotrophes, des émissions importantes sont relevées lorsque la tourbière est submergée ou avec un toit de nappe proche de la surface (Rapin et al., 2021). Avec une nappe à environ 30 cm de profondeur, la production de CH₄ est jugée négligeable. D'autres études élargissent la gamme d'émissions de CH₄ jusqu'à 40 cm de profondeur pour une zone humide côtière ou 50 cm pour une tourbière de couverture. Certains modèles sur certains types de zones

humides (certaines tourbières allemandes ou britanniques par exemple) ont permis d'établir des prédictions d'émissions selon le niveau de la nappe prenant en compte d'autres variables, des relations linéaires non-linéaires, des effets de seuil mais demeurent sources d'incertitudes importantes (Cui et al., 2024).

Dans des zones humides minérales, une chute marquée et soudaine du niveau de la nappe peut être associée à des émissions épisodiques significatives de CH₄ décalées dans le temps. Ces émissions sont plus importantes que dans le cas d'une augmentation du niveau de la nappe (Ma et al., 2025).

Régime tidal et élévation du niveau marin

A marée descendante et à marée basse, notamment la nuit, des flux élevés de CO₂ sortants peuvent être observés et contrebalancés par des flux entrants par la photosynthèse le jour et l'accrétion verticale de sédiment. A marée montante et à marée haute, les conditions d'anaérobies et de salinité élevée peuvent inhiber la décomposition aérobie de la matière organique. La granulométrie des sédiments peut fortement influencer les conditions d'anaérobies (Gong et al., 2023 et Knox et al., 2018).

Par ailleurs, l'apport de matière organique et d'eau douce *via* les fleuves peut générer des conditions favorables à la méthanogenèse lorsque les températures le permettent (Comer-Warner et al., 2022). Un phénomène de pompe tidale encouragerait la production et l'export de CH₄. Dans les secteurs à fort marnage, les émissions les plus importantes sont relevées à marée montante, entre 0 et 90 minutes après la marée basse (Arias-Arias-Ortiz et al., 2024).

Potentiel Hydrogène

Le potentiel hydrogène ou pH est une mesure de l'acidité (pH<7) ou de l'alcalinité d'un milieu (pH>7) en considérant l'activité des ions hydrogènes selon une échelle logarithmique. Le potentiel hydrogène ou le pH d'une zone humide influence la composition des communautés microbiennes ainsi que certaines réactions enzymatiques.

Un sol acide ralentit la décomposition de la matière organique en particulier à partir d'un pH inférieur à 5.5 ou 6 (Duchaufour et al., 2024 et Grybos et al., 2009).

Les micro-organismes méthanogènes préfèrent un pH plutôt neutre à basique compris entre 5 et 9 même si certaines espèces du genre *Methanoregula* peuvent s'accommoder de milieux acides (Kotsyurbenko et al., 2019). Les processus de fermentation qui génèrent des substrats pour la méthanogenèse sont inhibés à pH acide. Le pH influence la méthanogenèse en jouant également sur la prédominance d'une voie métabolique sur d'autres. Dans les zones humides à pH neutre, la voie acétoclastique de la méthanogenèse est privilégiée tandis qu'à pH acide, ce serait plutôt la voie hydrogénotrophe qui serait prédominante (Krauss et al., 2021). L'augmentation du pH d'une zone humide peut occasionner une augmentation des émissions de CH₄ (Torres-Alvarado et al., 2005).

Salinité

Une augmentation de la salinité en zones humides continentales inhibe la production de CO₂. En zones humides littorales, l'apport d'eau salée à un effet important sur les émissions de CO₂. Plus une zone humide côtière voit sa concentration en sel augmenter, plus la vitesse de décomposition

aérobie de la matière organique diminue (Morant et al., 2020). En diminuant la production primaire, les émissions de CO₂ par décomposition aérobie s'en retrouvent également atténuées. La respiration autotrophe est particulièrement concernée mais aussi la respiration hétérotrophe (Neubauer et al., 2013). Ce constat est à nuancer selon les types de zones humides et les caractéristiques de la salinisation notamment la concentration en sel, la durée d'exposition à l'augmentation au sel ou encore les conditions salines antérieures en lien avec le type de zones humides. L'augmentation de salinité peut avoir pour conséquence à court terme d'accélérer le taux de minéralisation de la matière organique en stimulant la phénoloxydase. Une exposition prolongée au sel provoquerait un déclin de l'émission de CO₂ vers l'atmosphère (Ma et al., 2025).

En tourbières littorales, le rythme de décomposition de la matière organique végétale varie peu entre une zone en eau douce et une zone en eau saumâtre pour des valeurs faibles de salinité (Batistel et al., 2021). Pour des valeurs de salinité plus importantes, une diminution de la décomposition aérobie serait favorable au maintien du stock de carbone en place, même si beaucoup d'incertitudes demeurent sur le devenir de ce stock (Minick et al., 2019). Une intrusion saline peut avoir des effets délétères sur la tourbe en zone côtière. Certains cas relatent des phénomènes d'effondrement de la tourbe où la perte de résistance du sol et d'intégrité structurale provoquent un affaissement du sol en quelques mois ou quelques années. Les altérations physiologiques et la mort soudaine de la végétation présente (réseau racinaire, aerenchymes) expliqueraient ce phénomène dont les causes précises et les paramètres restent à élucider (Chambers et al., 2019).

L'apport de sulfate présent naturellement dans l'eau de mer inhibe la voie de la méthanogenèse et diminue donc l'émission de CH₄. L'apport de sulfate d'origine marine court-circuitent la méthanogenèse *via* l'activité de bactéries sulfato-réductrices. Celles-ci sont plus compétitrices que les archées méthanogènes acétotrophes ou hydrogénotrophes pour un même substrat utilisé. De plus, elles sont capables de coupler réduction du sulfate et oxydation anaérobie du méthane (Cassidy, 2015). Ces micro-organismes sont particulièrement présents dans les sédiments des zones humides littorales (Malerba et al., 2022). En zones humides côtières, des concentrations élevées en sulfates (20 mmol L⁻¹) liées à la salinité sont concomitantes de l'oxydation de près 96 % du méthane présent (La et al., 2022). Une relation négative peut être clairement établie entre concentration en sulfate et émission de méthane. Ainsi, la mesure de la salinité est considérée comme un proxy significatif des émissions de CH₄, mais moins fiable que la mesure de la concentration en sulfate (Koontz et al., 2024).

Les émissions de méthane peuvent être considérées comme peu significatives à partir de valeurs de salinité de 18 gNaCl/L⁻¹ (Poffenberger et al., 2011). Ce constat est valable dans la plupart des cas, mais certaines études relèvent des émissions de CH₄ malgré une salinité élevée dans des zones humides côtières. Les méthanogènes méthylotrophes peuvent contourner la concurrence avec d'autres communautés microbiennes en ayant recours à des substrats méthylés. La méthanogenèse méthylotrophe serait prédominante dans les prés salés et les zones humides côtières, en particulier en présence de certaines espèces comme *Spartina alterniflora* (Chmura et al., 2016 ; Come-Warner et al., 2022). Par ailleurs, la salinisation impacterait de manière particulièrement importante les méthanotrophes aérobies consommant le méthane dans un premier temps (Vizza et al., 2017). Des augmentations faibles de salinité pourraient conduire à des émissions plus élevées de méthane dans les secteurs oligohalins (entre 0.5 et 3), du fait d'une activité méthanogène accrue et d'une activité méthanotrophe amoindrie (Hartman et al., 2024).

Température

La minéralisation de la matière organique accroît la biodisponibilité du carbone organique qui à son tour accélère la décomposition de la matière organique par effet d'amorçage (Kuzyakov, 2010). La gamme de température du sol pour une décomposition aérobie de la matière organique significative serait comprise entre 5 et 55°C (Kätterer et al., 1998 et Richardson et al., 2012) mais d'importantes variations existent en zones humides selon les conditions pédoclimatiques ou la teneur en oxygène (Lu et al., 2024). En dessous de 0°C, la vitesse de décomposition de la matière organique est considérée comme très faible, ce qui entraîne son accumulation et qui explique pourquoi beaucoup de tourbières sont localisées sous climat boréal que ce soit en zone arctique ou montagnarde (Sierra et al., 2015).

Des émissions significatives de CH₄ sont produites pour une température du sol comprise entre 20 et 42°C. En particulier, la méthanogenèse observe une relation positive et exponentielle avec la température jusqu'à 42°C et serait particulièrement faible en dessous de 10 et 15 °C (Morant et al., 2020 et Martinez-Eixarch et al ; 2023). Dans certains sites de marais étudiés en Camargue, les flux de CH₄ vers l'atmosphère ont été multipliés par un facteur de plus de 20 pour une température passant de 13 à 29 °C (Grillas et al., 2023). A l'inverse, une température élevée du sol inhiberait l'activité des micro-organismes méthanotrophes consommant du méthane (Kayranli et al., 2010).

De plus fortes températures engendrent une hausse de l'évapotranspiration par les plantes et de l'évaporation de l'eau présente, ce qui ferait diminuer le taux d'humidité des sols. Dans le cadre du réchauffement climatique, il est attendu que la respiration aérobie prenne le dessus sur la photosynthèse en particulier dans certains types de zones humides comme les tourbières (Salimi et al., 2021). Le taux de décomposition de la matière organique doublerait à chaque 10°C supplémentaire franchi (Hartel, 2005). L'augmentation de température prolongée dans des mésocosmes en conditions contrôlées stimule la méthanogenèse à un rythme plus important que la photosynthèse (Yvon Durocher et al., 2017). Les changements climatiques pourraient donc influencer positivement sur la production de CH₄ en accélérant la cinétique des réactions chimiques et en stimulant l'activité des micro-organismes méthanogènes (Chadburn et al., 2020 ; Bansal et al., 2023). De plus, l'augmentation des températures engendre une diminution de la teneur en oxygène dissous dans l'eau, du fait de la diminution de sa solubilité et favoriserait la mise en place de conditions anoxiques (Curie, 2006).

Les évènements de chaleur extrême auraient tendance à augmenter la respiration du sol et la décomposition de la matière organique. Une étude menée aux Etats-Unis montre une augmentation de 26 % des émissions de CO₂ sur différents types de milieux dont des zones humides (forêts humides et marais herbacés) pendant des vagues de chaleur (Anjileli et al., 2021). L'augmentation de l'intensité et de la fréquence d'évènements extrêmes thermiques auraient tendance à accroître les émissions de CH₄. Plus précisément, des vagues de chaleur conduisent à de plus fortes émissions de CH₄ tout en considérant des variations notables d'un type de zone humide à l'autre (Lippmann et al., 2024).

b. Facteurs édaphiques et biologiques indirects

Les facteurs édaphiques et biologiques impactent indirectement la minéralisation, l'immobilisation et la disponibilité en nutriments, la structure du sol, les conditions d'oxydo-réduction, la composition et l'activité des communautés microbiennes.

Concentration en carbone organique du sol

L'émission de CO₂ par respiration aérobie est corrélée positivement avec la concentration en matière organique car la matière organique est le substrat de base des réactions de décomposition (Li et al., 2018). En cas de drainage, les zones humides avec les plus forts taux de matière organique comme les tourbières peuvent présenter des valeurs d'émissions de CO₂ particulièrement élevées, estimées entre 15 et 35 tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹ pour des tourbières minérotrophes drainées d'Europe centrale (Juraski, 2016). Les sédiments organiques présentent un potentiel méthanogène bien plus importants que les sédiments siliceux. La teneur en carbone organique du sol et la teneur en matière organique dissoute joueraient un rôle important en fournissant le substrat nécessaire à la méthanogenèse (Grunfeld et Brix, 1999).

Qualité de la matière organique du sol

La matière organique du sol se divise en plusieurs catégories de composés qui sont plus ou moins difficiles à dégrader par les micro-organismes. La partie la plus récalcitrante de la matière organique correspond aux composés humiques (humus) et phénoliques (lignine, tanins). La partie la plus facile à décomposer, aussi appelé carbone labile, renvoie aux autres composés non humiques comme les carbohydrates (monosaccharides, polysaccharides), les protéines, les lipides et les résines.

L'humus inhibe en partie l'activité des enzymes des micro-organismes et macro-organismes (fonge) responsables de la décomposition de la matière organique. Les carbohydrates, en particulier les monomères de glucides, constituent des sources d'énergie potentielle pour les différents micro-organismes responsables de la décomposition de la matière organique notamment la respiration aérobie (Reddy et Delaune, 2008). La présence de carbone labile, issu de la dégradation de la matière végétale morte ou des exsudats racinaires, peut aussi accroître la production de méthane en situation anaérobie (Liu et al., 2014). Les carbohydrates, en particulier les monomères de glucides, constituent ainsi des sources d'énergie potentielle pour les différents micro-organismes responsables de la décomposition de la matière organique notamment pour la méthanogenèse (Villa et al., 2018).

Le rapport massique carbone sur azote, aussi appelé rapport C/N ou ratio C:N, est un indicateur souvent utilisé pour donner une indication sur la vitesse de décomposition de la matière organique dans le sol. Un rapport C/N élevé (supérieur à 20) est le signe d'une décomposition modérée ou ralentie, tandis qu'un rapport C/N bas (inférieur à 20) signifie une minéralisation de la matière organique plus rapide (Rapin et al., 2021). Au-delà d'un rapport C/N de 25, les micro-organismes peuvent avoir « faim d'azote » et entrer en compétition avec la végétation et la matière organique a tendance à se dégrader plus lentement (Veni Verdi et al., 2021). En dessous d'un rapport C/N de 15-20, l'azote rendu disponible suite à la minéralisation assure une décomposition rapide de la matière organique par les micro-organismes et alimente la végétation ainsi que les micro-organismes du sol (Chabalier et al., 2006). Une corrélation positive est relevée

entre rapport C/N et émission de CH₄. Les organismes méthanotrophes sont les plus abondants pour un rapport C/N compris entre 5 et 10, tandis que les organismes méthanogènes prennent le dessus au-delà de 10 (Wang et al., 2024^b). Plus ce rapport C/N est élevé, et plus les émissions de CH₄ sont importantes jusqu'à une certaine limite, notamment à partir d'un rapport C/N de 30 (Chen et al., 2024).

Teneur en argile

La formation d'agrégats ou de complexes argilo-humiques peut également contribuer à protéger le carbone organique de l'oxydation et de l'action des micro-organismes (Manjaiah et al., 2010). La teneur en carbone organique dans des sols humides à très humides est corrélée positivement à la teneur en argile qui contribue à la stabilisation du carbone et à l'instauration de conditions anoxiques se prolongeant dans le temps à faible profondeur en lien avec une saturation en eau des pores du sol accrue. Les plus fortes concentrations en carbone organique hors histosols sont observées pour ces types de sols hydromorphes, en particulier les reductisols (Meersmans et al., 2008).

Des sols à teneur élevée en argile sont associés à des émissions plus importantes de méthane par rapport à des sols siliceux, que ce soit de manière directe (plus faible teneur en oxygène dans des sols argileux) ou indirecte (formation d'une couche imperméable d'argile maintenant un niveau de nappe élevé) (Torres-Alvarado et al., 2005).

La teneur en argile d'un sol peut influencer sur la formation de micro-zones sans oxygène où la méthanogenèse peut avoir lieu au sein même d'une zone aérobie. Cela est lié à la présence de micro-agrégats à micropores où l'oxygène diffuse très lentement (Keiluweit et al., 2018). A l'inverse, suite à de fortes pluies, l'apport d'eau riche en oxygène d'origine atmosphérique peut former des micro-zones avec de l'oxygène dans la zone anoxique dans des sols à macropores à structure plus grossière comme les sols sableux. Dans certains cas, cela peut conduire à une réduction des émissions de CH₄ alors que le niveau de la nappe s'élève (Itoh et al., 2007). Certains types d'argiles à kaolinite auraient un effet inhibiteur sur les micro-organismes méthanogènes du fait de l'écotoxicité de l'aluminium, exacerbé en présence de fer (Liu et al., 2016).

Type de végétation

Des espèces végétales à stratégie dite « exploitative » (surface spécifique foliaire et teneur en azote des limbes élevée) sont fortement productives. Elles peuvent avoir tendance à fabriquer des tissus plus facilement « biodégradables » que des espèces à stratégie « conservative » (surface spécifique foliaire et teneur en azote faible) moins productives, mais disposant de tissus plus résistants à la décomposition microbienne (Wright et al., 2004).

La composition chimique des tissus végétaux peut influencer leur dégradabilité. La lignine abondante dans les tissus des arbustes et des arbres ralentirait leur dégradation en comparaison de celles des tissus de végétaux pauvres en lignine tels que chez les poacées (Rice, 2005). La teneur en lignine jouerait un rôle important dans les premières étapes de la décomposition (Ma et al. 2025). Une concentration plus élevée en lignine et en polyphénols a tendance à réduire les émissions de CH₄ car la lignine fait partie des composés organiques récalcitrants plus difficilement biodégradables (Guérin, 2006).

La vitesse de décomposition de la matière organique par respiration aérobie dépend du type d'espèce végétale concernée. Dans des milieux humides continentaux dominés par les roseaux, environ la moitié de la biomasse produite est dégradée par respiration aérobie du fait de l'apport d'oxygène au niveau des racines ou par méthanogenèse en conditions anaérobies. Ces émissions semblent observer des variations saisonnières avec des flux élevés liés aux périodes de forte croissance végétative (Brix et al. 2001). En zones humides littorales, la vitesse de décomposition du carbone issue de macrophytes submergés est plus importante que celle des salicornes (Grillas et al., 2023).

Les flux de CH₄ dépendent également beaucoup des types d'espèces végétales. Ainsi, un suivi réalisé sur un marais saumâtre tourbeux (fen) en Allemagne montrait des flux de CH₄ bien plus importants pour les stations à scirpe maritime - *Bolboschoenus maritimus* - comparé aux stations à laïches des marais - *Carex acutiformis* (Koebsch et al., 2013). Dans les types de tourbières minérotrophes (fen), le type de végétation semble jouer un rôle plus important sur les émissions de CH₄ qu'en tourbières acides à sphaignes ; en particulier chez les fens eutrophes (Turetsky, 2014).

Les plantes possédant des aérénchymes seraient particulièrement concernées. D'après certains modèles, l'émission de méthane depuis le sol vers l'atmosphère *via* les aérénchymes des plantes de zones humides peut représenter jusqu'à 70 % des émissions totales des zones humides (Xiao et al., 2024). Au niveau de la rhizosphère, l'apport d'oxygène permet le développement de bactéries méthanotrophes dans les sols susceptibles de consommer le méthane produit (Zhu et al., 2018). Des expérimentations génétiques visant à réduire la formation d'aérénchyme de variétés de riz ont permis de constater une baisse notable de la diffusion d'oxygène dans la rhizosphère, ainsi que des baisses d'émissions significatives de méthane et du développement du système racinaire (Iqbal et al., 2021)

Les milieux à végétation arborée notamment à feuilles caduques, auraient tendance à présenter une respiration de l'écosystème plus élevée que des milieux ouverts. A l'inverse, des prairies peuvent présenter d'importantes émissions de CO₂ liées à la respiration aérobie (Tang et al., 2020 ; Yang et al., 2022). Les arbres semblent jouer un rôle important dans la diffusion du CH₄ produit dans le sol vers l'atmosphère, en particulier en zones humides (Barba et al., 2018). En période d'inondation, le transport de CH₄ par diffusion *via* les racines et le xylème en lien avec le circuit de l'évapotranspiration pourrait représenter plus de la moitié des flux de CH₄ émis vers l'atmosphère (Jeffrey et al., 2023). Des forêts de conifères en zones humides sont susceptibles d'émettre du CH₄ et du N₂O en quantités significatives par les racines ou les troncs (Machacova et al., 2016)

Stade trophique

Le [stade trophique](#), [état trophique](#) ou la « trophie » d'un milieu est associé à son niveau de productivité primaire en corrélation étroite avec la quantité de nutriments biodisponibles. En comparant des tourbières oligotrophes et des tourbières eutrophes, la respiration basale aérobie était 73 % plus élevée dans les milieux eutrophes. De plus, il y avait 41 % de plus de matière organique en décomposition à la surface du sol, fournissant des substrats carbonés nécessaires à la respiration hétérotrophe notamment (Wright et al., 2009). Dans les zones humides eutrophes, la plus grande production de matière organique, notamment du carbone labile, encouragerait l'émission de CH₄ (Xiao et al., 2024). Des tourbières pauvres en nutriments – oligotrophes -

présentent des émissions de CH₄ bien moins élevées que des tourbières plus riches en nutriments - mésotrophes et eutrophes - (Hornibrook et Bowes, 2007). Des tendances similaires sont observées pour les milieux aquatiques stagnants comme les mares, les étangs, les lacs ou les fossés (IPCC, 2019).

Bioturbation

La bioturbation est un processus écologique qui désigne le remaniement du sol ou des sédiments par des organismes vivants. Ce processus peut avoir une influence importante sur le cycle du carbone. Sur le littoral, les organismes impliqués peuvent être de différents types (crevettes, crabes, annélides, bivalves, poissons).

Les impacts de la bioturbation sur les sédiments par des poissons benthiques sont de nature variée et dépendent étroitement de la fréquence de perturbation du milieu. Une haute fréquence de perturbation conduit à l'émission conséquente de CH₄ par ébullition d'une part et réoxygène le sédiment d'autre part. Cela permet la consommation d'une partie du CH₄ par les microorganismes méthanotrophes aérobies lors de la remise en suspension des sédiments. Une faible fréquence de perturbation favorise l'émission de CH₄ diffusion lente au sein de la colonne d'eau dont une partie est consommée par méthanotrophie. Les valeurs d'émissions de CH₄ les plus élevées sont observées pour la situation intermédiaire (Rowe et al., 2022).

En quantité trop importante, les organismes bioturbateurs peuvent générer des impacts négatifs sur les zones humides littorales en favorisant la décomposition microbienne (Coverdale et al., 2014).

Des effets similaires sont observés en marais salés avec des crabes sous climat tempéré. Les terriers des crabes sont susceptibles d'émettre du CO₂ et du CH₄. La densité des terriers de crabe et la teneur en matière organique jouent positivement sur les émissions de ces GES, avec 32 et 48 % de hausse d'émissions respectivement pour le CO₂ et le CH₄ dans les zones à plus fortes densités (Agusto et al., 2022).

Des études menées en mangrove suggèrent que les crabes violonistes jouent un rôle important dans le cycle du carbone. La bioturbation générée serait source d'émissions significatives de CH₄. Les modifications physico-chimiques engendrées ont pour effet une augmentation de l'abondance des micro-organismes méthanogènes et une diminution de l'abondance et de la diversité des micro-organismes méthanotrophes (Qin et al., 2024).

c. Facteurs écologiques et anthropiques

Les autres facteurs écologiques et les facteurs anthropiques agissent à plus grande échelle spatiale et temporelle sur la prédominance de certains processus de dégradation de la matière organique, la trajectoire de l'écosystème, l'intensité et la variabilité des facteurs cités précédemment.

Déséquilibre dans les réseaux trophiques

Les réseaux trophiques correspondent à l'ensemble des relations trophiques entre les différents compartiments biologiques d'un écosystème donné. Dans certaines conditions, les équilibres entre les différents maillons de la chaîne alimentaire peuvent être perturbés.

L'augmentation de la population d'herbivores en zones humides terrestres intermittentes peut conduire à un changement de communautés végétales vers des habitats ouverts herbacés. L'émission de CH₄ pourrait être favorisée par l'activité des herbivores en zones humides du fait de la compaction du sol et de l'apport en carbone labile. Les émissions directes de CH₄ par fermentation entérique des herbivores ruminants sont à considérer également (Malhi et al., 2022).

Une forte abondance d'anatidés aurait des effets contrastés sur les émissions de méthane des zones humides qu'ils fréquentent. Leur action d'herbivorie défavoriserait l'oxydation et la consommation du méthane émis depuis les couches anoxiques. Plus précisément, la pousse de la végétation hygrophile est impactée négativement et le développement des aérénchymes est retardé. Il en résulterait des émissions de méthane significatives du fait d'une moindre méthanotrophie (Winton et al., 2017).

Age de l'écosystème

Le « priming effect », c'est-à-dire l'augmentation de la minéralisation de la matière organique du sol, serait plus élevé dans les jeunes prairies que dans les prairies anciennes (Fontaine et al., 2004). De plus, les prairies jeunes seraient davantage émettrices de CH₄ que les prairies anciennes. (Carrère et al., 2022). Ces différences s'expliquent notamment par une activité microbienne plus élevée, une plus grande disponibilité en substrats labiles et des conditions d'oxygénation (redox) différentes, favorisant certains processus biogéochimiques (nitrification, dénitrification, méthanogenèse).

De façon similaire, les zones humides dégradées émettent davantage de gaz à effet de serre que les zones humides en bon état (Zhang et al., 2025). Après réhumidification, des tourbières dégradées auparavant fortement émettrices de CO₂ peuvent prendre plusieurs décennies voire des siècles avant de redevenir des puits de carbone, en raison d'émissions de CH₄ particulièrement élevées concomitantes d'émissions de CO₂ fortement réduites. A long terme, les fonctions hydrologiques, écologiques et biogéochimiques rétablies peuvent alors être potentiellement comparables à ceux des tourbières naturelles (Schuster et al., 2024).

Altérations par les activités anthropiques²

Les causes de l'altération des zones humides par les activités humaines sont multiples : assèchement et drainage, création de plans d'eau, poldérisation et aménagement de digues, mécanisation, mise en culture, plantations de peupliers et de résineux, carrières et extraction de granulats, chenalisation des cours d'eau, urbanisation et artificialisation, implantation de stations d'épuration, remblaiements décharges et dépôts sauvage, etc... (FMA, 2021). Les zones humides dégradées sont susceptibles d'émettre davantage de CH₄ et de N₂O que les zones humides en bon état (Rosentreter et al., 2021). Par exemple, les ouvrages comme des digues de protection en bords de cours d'eau sont susceptibles d'altérer les flux hydrologiques et de carbone entre le lit mineur et le lit majeur. Si de l'eau passe au-dessus de l'ouvrage et demeure piégée pendant une période de temps longue jusqu'à évaporation complète, il pourrait en résulter des émissions de méthane et de protoxyde d'azote accrues (Anderson, 2024).

² L'influence de la gestion (agricole, sylvicole, hydraulique) est détaillée dans la 2ème partie de la synthèse bibliographique

Le drainage, en abaissant la nappe alimentant la zone humide, a un impact très stimulant sur la décomposition de la matière organique. L'établissement de conditions aérobies met en péril les stocks de carbone établis sur certaines zones humides depuis plusieurs milliers d'années en favorisant la libération du carbone stocké. De plus, cela compromet les capacités de séquestration du carbone actuelles et futures (Kayranli et al., 2010). Les émissions de CO₂ liées aux tourbières dégradées seraient équivalentes au trafic aérien mondial, soit entre 5 et 10 % des émissions de GES d'origine humaine. A l'inverse, le drainage a pour effet à court terme de diminuer les émissions de méthane en zones humides (Gunther et al., 2020).

Un prélèvement d'eau dans la nappe pour divers usages peut avoir des conséquences similaires au drainage en abaissant le toit de la nappe. Les conséquences pour la zone humide seraient de favoriser les processus aérobies comme la respiration hétérotrophe au détriment de processus anaérobies comme la méthanogenèse (Les Landes et al., 2014). Des cas de dessiccation de la tourbe et de dégradation de la tourbe en partie liée au pompage de la nappe souterraine sont observés dans certaines tourbières des marais du Cotentin et du Bessin, conduisant à l'émission de CO₂ et à des affaissements de terrain (Les Landes et al., 2014). Les effets des épisodes de sécheresses seraient également encore plus accentués par le prélèvement de l'eau (Bernadez et al., 1993 ; Rizzo et al., 2015).

Les plans d'eau comme les mares, les étangs ou les lacs peu profonds comptent parmi les milieux aquatiques les plus productifs. Les écosystèmes les moins profonds sont ceux présentant les processus les plus intenses et rapides que ce soit pour la production primaire brute ou l'émission de CO₂ par respiration aérobie. Ils présentent une variabilité importante de niveau de productivité primaire et de respiration à l'échelle de l'écosystème au cours du temps. Le caractère puits (captation de carbone) ou source (émission de carbone) du plan d'eau varie d'un écosystème lentique à l'autre selon la taille, le stade trophique et la profondeur (Rabaey et al., 2024). Les lacs ou les étangs, bien que présentant des taux de séquestration et de sédimentation de carbone élevés, seraient des contributeurs déterminants aux émissions de CH₄ issues des milieux naturels en particulier *via* le transport de méthane par ébullition (Girard, 2024).

La fertilisation azotée peut avoir tendance à favoriser les espèces nitrophiles, présentant des tissus végétaux avec une matière azotée totale élevée. Ces tissus seront plus facilement et plus rapidement dégradés lors de la décomposition de la matière organique. Il pourrait en résulter au final une stimulation du processus de respiration aérobie conduisant à l'émission accrue de CO₂ vers l'atmosphère, neutralisant l'effet positif sur le climat à court terme de la fixation accrue de carbone par la végétation du fait de la croissance stimulée (Liu et Greaver, 2009). L'eutrophisation de milieux humides peut engendrer la mise en place de conditions anoxiques suite à la dégradation aérobie de la production massive de biomasse, ce qui peut favoriser les émissions de méthane (Ma et al., 2025).

La croissance accélérée de la végétation due aux nutriments favorise la production et la dégradation de la matière organique qui peut également servir de précurseur à la méthanogenèse lorsque les conditions y sont favorables (Zhang et al., 2022). De plus, la méthanotrophie aérobie est affectée négativement par la présence de d'ammonium et nitrate à concentrations élevées (Boon et Lee, 1997 et Krauss et al., 2021). Dans des zones humides aménagées pour le traitement d'eaux usées et de déchets organiques, des flux sortants de CH₄ particulièrement élevés (48-482

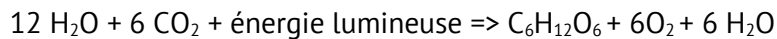
mg CH₄.m⁻².j⁻¹) ont été relevés notamment sur des secteurs non végétalisés au niveau de l'arrivée des eaux usées (Tanner et al., 1997).

ii. Captation et séquestration du carbone

1. Principaux processus

a. Captation du carbone par photosynthèse

Le cycle court du carbone correspond essentiellement à la captation du CO₂ atmosphérique (ou dissous) par les plantes, les algues et les micro-organismes au cours de la photosynthèse dont une partie est relarguée dans l'atmosphère par la décomposition de la matière organique. Les organismes photosynthétiques sont appelés organismes autotrophes. En zones humides continentales, la grande majorité de la photosynthèse est réalisée par les parties émergées des plantes hygrophiles (Abril et Borges, 2019).



A l'instar du phytoplancton en milieux aquatiques et marins, des micro-organismes terrestres comme les micro-algues du sol peuvent fortement contribuer à la photosynthèse des écosystèmes et à la captation de carbone. Cinq millions de microalgues sont présentes en moyenne dans un 1 gramme de sol et elles capteraient jusqu'à 3.6 gigatonnes de carbone par an au niveau mondial (Jasey et al., 2022). En tourbière, leur contribution pourrait compenser jusqu'à 14 % des émissions de CO₂ liées à la respiration hétérotrophe stimulée par le changement climatique (Hamard et al., 2025).

Par ailleurs, le microphytobenthos réalise en grande partie la photosynthèse dans les zones humides intertidales telles que les vasières sous l'influence des marées, de la luminosité et des saisons. Les changements climatiques pourraient impacter le rôle de captation de carbone qu'elles jouent (Savelli et al., 2024).

Grâce à l'apport d'énergie lumineuse, les molécules d'H₂O sont divisées en O₂ et en ions hydrogènes. Les végétaux utilisent ainsi du CO₂ et de l'hydrogène et produisent du dioxygène (O₂) et des composés carbonés comme des glucides, protéines, lipides. La croissance des plantes est intimement liée également à l'absorption de molécules d'eau et de minéraux. Ces molécules sont la résultante de l'altération de la roche mère ou issues de la minéralisation de la matière organique.

La captation de carbone peut renvoyer à diverses notions présentant des différences entre elles :

- La production primaire brute (Gross Primary Production en anglais - GPP) correspond à la quantité de flux de CO₂ fixés par photosynthèse, sans prendre en compte la respiration de l'écosystème.
- La production primaire nette (Net Primary Production en anglais - NPP) correspond à la différence entre la quantité de carbone atmosphérique entrant (production primaire brute) et la quantité de carbone émise vers l'atmosphère par la respiration des organismes autotrophes.

- La production nette de l'écosystème (Net Ecosystem Production - NEP) correspond à la NPP à laquelle s'additionne la respiration par les organismes hétérotrophes de l'écosystème.
- L'échange net de l'écosystème (Net Ecosystem Exchange - NEE) est l'opposé de la NEP ($NEE = - NEP$) et s'exprime plutôt en flux molaires. Lorsque la NEE est négative, l'écosystème est puits de carbone et lorsque la NEE est positive, l'écosystème est source de carbone.

b. Séquestration du carbone par humification et tourbification

L'humification correspond à l'ensemble des processus par lesquels le carbone organique issu des résidus végétaux et animaux est transformé et **stabilisé dans le sol** sous forme de matière organique plus persistante. Contrairement à la vision classique d'un humus constitué de macromolécules intrinsèquement récalcitrantes, les travaux récents montrent que la **stabilité du carbone organique** dépend principalement de ses **interactions avec la matrice du sol** (agrégats, minéraux argileux, oxydes de fer et d'aluminium), plutôt que de sa complexité chimique intrinsèque (Lehmann & Kleber, 2015 ; Schmidt et al., 2011). Ainsi, le carbone organique non minéralisé peut être stabilisé par des mécanismes physico-chimiques et biologiques, contribuant à la **séquestration du carbone dans les sols**. Toutefois, ces formes de carbone dites « humifiées » restent **dynamiques** et peuvent subir une décomposition lente sur le long terme, notamment en fonction des conditions environnementales et des pratiques de gestion (Cotrufo et al., 2013 ; Rapin et al., 2021)

Les composés humiques, aussi appelés substances humiques, peuvent être subdivisés en plusieurs catégories de substances humiques par ordre croissant de « récalcitrance » : la fraction fulvique, la fraction humique et l'humine (Rapin et al., 2021). Ces fractions sont définies opérationnellement à partir de protocoles d'extraction chimique en laboratoire, et leur existence en tant qu'entités distinctes et stables dans les sols naturels est aujourd'hui remise en question (Basile-Doelsch et al., 2020). Le pourcentage d'humine (carbone humique le plus récalcitrant) peut être utilisé comme indicateur pour faire le lien entre dynamique hydrologique et décomposition de la matière organique. Le ratio acide humique sur acide fulvique permet d'estimer si le milieu considéré est plutôt propice à la décomposition de la matière organique ou à son accumulation. S'il est élevé, la zone humide va avoir tendance à accumuler du carbone (Grasset et al., 2017). Toutefois, ces relations semblent surtout valables à court terme, tandis qu'à plus long terme, la persistance de la matière organique est davantage contrôlée par des facteurs environnementaux, tels que les conditions d'engorgement, la texture ou le type de sol. Les propriétés intrinsèques de l'humus joueraient donc moins dans la persistance de la matière organique à long terme que d'autres facteurs environnementaux (Basile-Doelsch et al., 2020).

Une variante à l'humification est la formation de tourbe. Les histosols³, présentant des horizons histiques, désignent les sols tourbeux. Ils font partie des sols organiques et sont composés d'au moins 12-18 % de carbone organique de masse sèche, ce qui est 6 fois plus élevée en moyenne que la teneur en carbone organique des sols minéraux (3 %). Cette teneur peut aller jusqu'à 57 % dans certaines tourbières (FAO, 2020). Aussi appelé turfigénèse ou tourbification, la formation de tourbes survient dans certaines zones humides avec un engorgement permanent en eau, en

³ Un histosol par l'épaisseur de la tourbe présente ou la teneur en carbone organique de celle-ci : par exemple 40 cm (Pinault et al., 2025)

particulier avec un niveau de nappe proche de la surface tout le long de l'année. La tourbe est ainsi composée en grande majorité d'eau, souvent au-delà de 90 % de la masse totale (Pinault, 2025).

Du fait de conditions anoxiques, l'accumulation de végétation morte sous forme de débris peut se réaliser sous forme de tourbe constituée de matière organique et de débris végétaux mal décomposés. De plus, l'eau peut avoir tendance à tamponner la température du sol en période estivale par rapport à celle de l'air, ce qui permet de limiter l'activité des micro-organismes aérobies du fait de conditions plus froides. Toutes les espèces végétales ne permettent pas la formation de tourbe. La vitesse d'accumulation de carbone organique dans une tourbière active peut varier entre 0,5 à 1mm par an. Certaines tourbières présentent plusieurs mètres de tourbe, résultat d'une accumulation sur plusieurs milliers d'années. Ce sont les écosystèmes présentant les plus importants stocks de carbone à l'hectare (Temminck, 2022). Les Poacées et les Cypéracées sont souvent rencontrés en tourbières, ainsi que les sphaignes (Parish et al., 2008).

Les processus de tourbification se distinguent en deux grands types :

- L'atterrissement (comblement progressif d'un plan d'eau suite à la colonisation par de la végétation)
- La paludification (changements de conditions d'engorgement sur un sol minéral permettant l'accumulation de tourbe au-dessus).

Dans les tourbières peu dégradées ombrotrophes notamment en altitude, le niveau de la nappe varie relativement peu et reste élevé le long de l'année. L'alimentation en eau est effectuée par l'eau de pluie. Les tourbières basses de plaine minérotrophes peuvent présenter une plus grande variabilité du niveau de la nappe, associée à de plus longues périodes d'inondation avec une alimentation en eau d'origine souterraine (Drösler et al., 2008).

c. Séquestration du carbone par sédimentation

La sédimentation dans les milieux aquatiques et notamment littoraux est un processus déterminant pour l'accumulation de carbone dans ces habitats. Du carbone organique issu de la décomposition de la matière organique peut être transporté (apport allochtone) et déposé par couches sur certains secteurs littoraux ou estuariens et s'accumuler sous forme de vase et/ou de débris. Du carbone organique autochtone, issu de la décomposition de la matière organique présente *in situ*, peut également s'y accumuler. Les milieux humides littoraux tels que les prés salés (schorres), les roselières ou les herbiers marins combinent photosynthèse (captation de CO₂ dans les parties aériennes ou souterraines des plantes, les microalgues) et accumulation de matière organique autochtone et allochtone du fait de conditions favorables à la sédimentation (apports sédimentaires par la marée, stabilisation et enfouissement des sédiments piégés par les racines et rhizomes). L'accrétion sédimentaire verticale confère à ces milieux une capacité de stockage très importante à condition de disposer de suffisamment d'espace d'accommodation ; c'est à dire d'espace disponible entre le niveau topographique du pré salé, le niveau des plus hautes mers, et le système de défense de côtes (Fagherazzi et al., 2020). La combinaison de ces processus favorise la séquestration du carbone à moyen et long terme.

Dans des contextes de plaine alluviale, les zones humides riveraines peuvent jouer le rôle de piège à sédiments en période d'inondation. Des valeurs variables de séquestration peuvent être observées selon l'hydrogéomorphologie des cours d'eau, la position dans le bassin-versant,

l'occupation et l'usage des terres au niveau du bassin versant, la présence de zones humides connectées à la rivière. L'accumulation de sédiments et de matière organique peut se faire même au-delà d'un mètre de profondeur sur certains sites d'études notamment jusqu'à 3 mètres de profondeur dans une plaine alluviale de la Sierra Nevada en Californie (Anderson, 2024).

2. Facteurs d'influence

Les paragraphes suivants traitent en premier lieu des facteurs influençant la photosynthèse des plantes vasculaires en zones humides, sauf cas particuliers mentionnés explicitement dans le texte notamment dans certains milieux aquatiques ou intertidaux.

Les facteurs contrôlant la photosynthèse des plantes vasculaires en zones humides opèrent à différentes échelles spatiales et temporelles et selon des niveaux d'influence distincts.

a. Facteurs abiotiques directs

Des facteurs abiotiques impactent directement l'activité enzymatique, les échanges gazeux, la disponibilité des nutriments et le stress physiologique des plantes.

Teneur en oxygène

La teneur en oxygène dissous a une influence variable sur la captation de CO₂ et la production primaire. Des concentrations en oxygène localement plus élevées que sa concentration habituelle dans l'air peuvent atténuer la photosynthèse (Poskuta et al., 1974). En conditions expérimentales, des concentrations en oxygène comprises entre 2 et 21 % peuvent inhiber la photosynthèse, d'autant plus la concentration en oxygène augmente (Björkman et al., 2003).

Potentiel d'oxydo-réduction

Le potentiel d'oxydo-réduction optimal pour la croissance des plantes se situerait à des valeurs supérieures à +350 et +400 mV avec de grandes variations selon les types de plantes et les conditions environnementales considérées (Husson, 2012).

Saturation en eau du sol et hydropériode

Les plantes réalisant la photosynthèse ont besoin d'eau pour croître. En zones humides, les plantes hygrophiles s'étagent le long d'un gradient d'humidité. Dans les secteurs les plus humides (périodes d'inondations prolongées, nappes affleurantes ou proches de la surface sur une durée importante), les végétations y prospérant ont développé des adaptations anatomiques comme des aërenchymes ou des lenticelles hypertrophiées (Mitsch et Gosselink, 2015).

La croissance des racines est liée étroitement à la disponibilité en eau, en particulier chez les plantes non ligneuses. Selon l'amplitude de la variation entre des périodes humides et sèches et les types de plantes considérés, la photosynthèse pourrait être impactée positivement ou négativement. Un accroissement des précipitations favorise le développement des racines et des radicelles, ainsi que l'activité photosynthétique des plantes prairiales tandis qu'une diminution des précipitations a l'effet inverse (Zhang et al., 2018 ; Song et al., 2016). Ces affirmations générales sont à relativiser selon l'intensité des phénomènes et les espèces considérées car un excès de précipitation peut avoir un effet délétère sur la croissance de certaines plantes et vice-versa.

Des périodes d'inondations suite à d'importantes précipitations peuvent conduire à restreindre la photosynthèse et la respiration des communautés végétales (Zhang et al., 2025). En période de saturation complète en eau (inondations par exemple), les conditions anoxiques peuvent impacter la croissance des plantes, notamment en affectant la respiration aérobie autotrophe (Reza-Pezeshki, 2016).

Des sécheresses répétées tendent à diminuer la photosynthèse et la production de biomasse ; tandis que des inondations répétées ont l'effet inverse sur des plantes hygrophiles (Shuwen et al., 2004 ; Fay et al., 2016). Une activité photosynthétique réduite est associée à des périodes de sécheresses prolongées (Lai et al., 2024). Les espèces végétales des zones humides s'établissent selon un gradient d'humidité pouvant refléter la hauteur moyenne de la nappe (Mitsch et Gosselink, 2015), même si la relation entre toit de nappe et captation de carbone par photosynthèse n'est pas clairement établie (Miao et al., 2013). Les limites hautes et basses de la répartition des communautés végétales hygrophiles sont plus restreintes les années sèches. Une diminution de l'abondance des plantes hygrophiles est donc attendue à moyen-long terme (Li et al., 2024).

Régime tidal et élévation du niveau marin

L'immersion de zones intertidales à marée haute impacte négativement la productivité des plantes des zones humides côtières en particulier en affectant la capacité des organes photosynthétiques des plantes à absorber les longueurs d'onde photosynthétiquement actives et donc à fixer le CO₂ (Huang et al., 2022). A marée basse, la photosynthèse retrouve une forte efficacité avec une captation de CO₂ importante (Lai et al., 2024). Des variations saisonnières peuvent être observées en lien avec la température, les périodes de croissance végétative, les périodes de luminosité propices à la photosynthèse. Les variations à court terme de la captation et de l'émission de CO₂ liées aux cycles des marées ne semblent pas affecter le bilan carbone d'un écosystème côtier pouvant être établi sur une année (Mayen et al., 2024).

Contrairement à la captation carbone, le régime tidal joue un rôle majeur dans l'accumulation, l'enfouissement et la stabilisation du carbone organique dans les couches profondes des zones humides intertidales. L'ampleur du régime tidal (micro-tidal, méso-tidal, macrotidal) influençant les phénomènes d'érosion/déposition, il en définit ainsi les vitesses de sédimentation et *in fine* le taux de séquestration de carbone. D'autres facteurs peuvent également influencer les taux de séquestration de carbone en zones humides côtières comme la proximité de sources sédimentaires issues des fleuves côtiers, la géomorphologie des zones littorales, etc... Plus précisément, les milieux côtiers les moins exposés aux mers de vent et au plus proche d'embouchures de grands fleuves riches en matière en suspension ont tendance à présenter des progradations latérales et des taux de sédimentation les plus importants, respectivement (Amann et al., 2024).

De même que pour le régime tidal, l'élévation du niveau marin peut avoir des impacts négatifs à court terme sur la photosynthèse et la productivité des zones humides côtières. Des effets négatifs liés aux plus fréquentes et plus longues durées d'immersion par l'eau de mer (disponibilité en azote, effet toxique des sulfures, environnement anaérobie, luminosité) impacteraient la production de biomasse racinaire. L'effet « fertilisant » de l'augmentation du CO₂ atmosphérique contrebalance en bonne partie ces effets négatifs jusqu'à présent mais pourrait ne pas être suffisant à long terme au fur et à mesure que l'élévation du niveau marin s'accélère. Cela pourrait

avoir pour conséquence que l'élévation et l'expansion « naturelles » de la zone humide intertidale par accrétion verticale et progradation latérale soient devancées par l'élévation du niveau marin à moyen-long terme (Zhu et al., 2022).

À long terme, l'élévation du niveau marin peut avoir des conséquences contradictoires sur la séquestration de carbone selon le caractère micro, méso, macrotidal du site et la proximité de sources sédimentaires fluviales (McLeod et al., 2011). Les systèmes macrotidaux en surplus sédimentaire (ex: côte Atlantique) sont moins sensibles à l'élévation du niveau marin que ne le sont les secteurs microtidaux en déficit sédimentaire (ex: côte Méditerranéenne). En particulier, les secteurs à fort taux de sédimentation s'élevant plus rapidement que le niveau de la mer seront affectés à la marge. En revanche, si la mer monte plus vite que l'écosystème côtier ne s'élève, le devenir du stock de carbone en place pose question (Krauss et al., 2021). Il pourrait rester intact ou s'éroder à moyen terme sous l'effet de la houle, des marées et des tempêtes. Une gestion souple du trait de côte incluant une reconnexion à la mer permettrait de maintenir les stocks de carbone en place et la capacité de séquestration de carbone des écosystèmes côtiers (Crooks et al., 2018).

Potentiel Hydrogène

Il n'existe pas de pH "idéal" pour la croissance des plantes car cela dépend grandement des niches écologiques des espèces. Il serait situé de manière générale entre 6.5 et 7.5 mais certaines plantes telles que les sphaignes affectionnent particulièrement les milieux acides et jouent un rôle clé dans la turfigénèse de certaines tourbières (Gorham, 1991). Des conditions trop acides ou trop alcalines peuvent inhiber l'activité de certaines enzymes clés antioxydantes, affecter les propriétés du sol et la disponibilité de certains nutriments comme l'azote, le phosphore ou le potassium (Xia et al., 2025).

Salinité

La production primaire a tendance à diminuer avec l'augmentation de salinité du sol de manière prolongée (Wieski et al., 2010). Ce constat est à nuancer selon le type d'espèce végétale en raison du remplacement d'espèces sensibles (ex : sphaignes) par des espèces halophiles plus tolérantes au sel (Batistel et al., 2022).

Plusieurs phénomènes sont impliqués dans la diminution de la productivité primaire par la salinité : moindre assimilation d'azote par les plantes du fait d'une compétition avec le sel au niveau des zones d'assimilation racinaire (Bradley et al., 1991), lessivage rapide de l'ammonium plus faiblement adsorbé aux particules des sols halophiles (Herbert et al., 2015) et dépenses énergétiques des plantes accrues pour absorber l'eau du sol (Jefferies, 1981).

Température

L'optimum de température de croissance des plantes varie selon les métabolismes et les conditions pédoclimatiques locales. Cela correspondrait à une gamme de température de l'air entre 10 et 34°C pour les plantes C3 sous climat tempéré. L'activité de la Rubisco, une enzyme clé de la photosynthèse, déclinerait lorsque les températures s'élèvent au-delà de 33°C (Cornic, 2025).

Dans le cadre du réchauffement climatique, une température plus élevée serait bénéfique pour la production de biomasse végétale en zones humides (période de croissance végétative plus longue) notamment souterraine. La productivité primaire plus élevée serait également due à des teneurs en CO₂ plus importantes dans l'atmosphère (Bacon et al., 2017). Cependant, cela conduirait en parallèle à une diminution du stock de carbone dans les sols du fait d'une activité microbienne accrue (Hagerty et al., 2014).

Des températures trop élevées peuvent induire un stress thermique entraînant une baisse de la croissance végétale voire, une mortalité des plantes (Gonzalez-Garcia et al., 2023). Les chloroplastes, organites cellulaires essentiels à la photosynthèse, sont particulièrement sensibles à la chaleur. La fabrication de la chlorophylle, les réactions photochimiques, le transport d'électrons et la fixation de CO₂ *via* la Rubisco (enzyme clé de la photosynthèse) peuvent être affectées en cas de température trop élevée (Hu et al., 2020).

b. Facteurs édaphiques et biologiques indirects

Les facteurs édaphiques et biologiques impactent indirectement la minéralisation / immobilisation des nutriments, la structure du sol, les conditions d'oxydo-réduction et la disponibilité en nutriments.

Concentration de la matière organique du sol

La teneur en matière organique des sols influence positivement la croissance des plantes en améliorant la rétention de l'eau dans le sol, en structurant et en stabilisant le sol ou en fixant des ions utiles à la croissance des plantes (Laboubée, 2007 ; Harper, 2024). La constitution d'agrégats issus de la matière organique et d'associations organo-minérales participe à stabiliser la matière organique et rend le sol plus résistant à l'érosion. En particulier, les complexes argilo-humiques sont des réservoirs importants de nutriments pour les plantes et permettent la rétention de l'eau du sol (Puigdefabregas, 2005).

Qualité de la matière organique du sol

La valeur optimale du rapport C/N du sol pour les plantes vasculaires de zones humides d'eau douce se situerait entre 13 et 26 (Zeng et al., 2017). Dans des zones humides forestières, la litière issue d'espèces à feuilles caduques est plus rapidement décomposée car elles présentent un rapport C/N moins élevé que les espèces à feuillage persistant (Ma et al., 2025).

Type de végétation

Une plus grande diversité végétale peut conduire à une plus grande productivité végétale à l'échelle de l'écosystème et à une plus grande diversité de communautés microbiennes (Zhang et al., 2025). La majorité des plantes en milieu tempéré notamment en zones humides relève de la fixation de carbone en C3 même s'il existe comme certaines plantes de prés salés du genre *Spartina* (Pyankov et al., 2010). Le type d'espèce peut également influencer la captation de carbone. Par exemple, le roseau *Phragmites australis* capterait plus de carbone que des espèces du genre *Juncus* en zones humides continentales (Scott et al., 2014).

Des espèces végétales à stratégie dite « exploitative » (surface spécifique foliaire et teneur en azote des limbes élevé) sont fortement productives. Elles peuvent avoir tendance à fabriquer des tissus plus « biodégradables » que des espèces à stratégie « conservative (surface spécifique

foliaire et teneur en azote faible) moins productives, mais disposant de tissus plus résistants à la décomposition microbienne (Wright et al., 2004).

Au niveau mondial, les écosystèmes forestiers présenteraient une productivité primaire brute plus élevée que des écosystèmes prairiaux ou cultivés. A l'échelle européenne et française, le constat serait plus nuancé avec des secteurs dans lesquelles les prairies ont une plus grande productivité que les forêts et inversement (Krause et al., 2022). Les forêts présentent un plus important stock de carbone « sur pied » que les milieux ouverts comme les prairies ou les milieux arbustifs, tout en présentant un taux de lignine dans les tissus végétaux aériens plus élevé, en particulier dans le bois (Bridgham et al., 2006).

Stade trophique

Plus des milieux tendent à être eutrophes, plus la quantité de biomasse produite est importante. Cependant, la forte productivité primaire constatée peut être fortement contrebalancée par une consommation et une décomposition exacerbée (Pinay et al., 2018). Le bilan global à l'échelle de l'écosystème pour statuer si une zone humide eutrophe est source ou puits de carbone est à considérer au cas par cas (voir Partie 2).

Bioturbation

Pour des densités faibles à modérées, l'activité des organismes phytophages et des organismes bioturbateurs peut avoir un impact positif sur la santé et la croissance des végétations des écosystèmes côtiers (Atwood et al., 2015). En quantité trop importante, ils peuvent générer des impacts négatifs, notamment en fragilisant les racines des plantes, en oxygénant les sédiments et en accentuant l'érosion (Coverdale et al., 2014).

c. Facteurs écologiques et anthropiques

Les autres facteurs écologiques et les facteurs anthropiques agissent à plus grande échelle spatiale et temporelle sur les assemblages de communautés végétales, la trajectoire de l'écosystème, l'intensité et la variabilité des facteurs cités précédemment.

Déséquilibre dans les réseaux trophiques

Les réseaux trophiques peuvent être déséquilibrés en absence de régulation de type *top down* par des prédateurs et provoquer une surabondance de populations de niveaux inférieurs tels que les consommateurs secondaires ou primaires (Wilmers et al., 2012). L'absence de prédateurs peut déséquilibrer les réseaux trophiques des zones humides côtières avec des impacts directs sur le cycle du carbone tels que le surpâturage en cas de surabondance d'herbivores. Les densités de crabes herbivores en marais salés peuvent être jusqu'à 6 fois plus importantes dans les secteurs à faible présence de prédateurs. En plus d'une production primaire et d'une capacité de séquestration de carbone réduites, cela peut avoir des conséquences importantes sur la pérennité des sédiments enfouis du fait d'une plus grande sensibilité à l'érosion (Atwood et al., 2015).

Âge de l'écosystème

En règle générale, plus un écosystème est mature et plus il contient de carbone. Selon les cas, le stockage de carbone additionnel pour un écosystème donné peut-être atténuée à moyen terme et atteindre un « plafond » ou un niveau de saturation à long terme (Pellerin et al., 2020). Ce

serait potentiellement le cas des milieux agricoles comme la restauration de prairies suite à une mise en culture. Une dynamique de stockage de carbone importante dans les premières décennies est observée et s'atténue les décennies suivantes (Arrouays et al., 2002). Concernant les forêts, la productivité primaire augmente rapidement durant les premiers stades de succession, atteint un pic pour les forêts d'âge moyen et décline pour les vieilles forêts (Tian et al., 2024).

Altérations par des activités anthropiques

Les constructions d'infrastructures ou de bâtiments en zones humides conduisent à un déstockage du carbone qui se retrouve exposé à l'air libre durant la phase de travaux et oblitère les capacités futures de captation par photosynthèse et de séquestration du carbone de la zone humide détruite (Zhang et al., 2020).

Les altérations anthropiques des milieux côtiers compromettent le taux de séquestration de carbone futur mais, également le stock de carbone déjà constitué et accumulé depuis des décennies en favorisant l'érosion et en exposant les sédiments à l'air libre (Pendleton, 2012). Dans les cas où l'élévation des zones humides intertidales est surpassée par l'élévation du niveau marin, la présence de digues et d'ouvrages de défense active peuvent contraindre la migration des écosystèmes intertidaux vers l'intérieur des terres. Ils seraient alors pris en étau, d'où le terme de « coastal squeeze » parfois évoqué (Kirwan et al., 2012). La construction d'aménagement (barrages, vannes, autres ouvrages) en amont de la zone littorale peut également altérer la circulation des sédiments et le taux de sédimentation en aval (DeLaune et al., 2003). Les zones humides alluviales peuvent être déconnectées des cours d'eau dont elles dépendent. A titre d'exemple, 42% des rivières britanniques seraient séparées de leur plaine alluviale par des ouvrages anthropiques. Il en résulte une altération du fonctionnement hydrologique et du cycle du carbone au sein de l'hydrosystème fluvial en particulier des sédiments susceptibles de se déposer dans le lit majeur des rivières (Anderson, 2024).

A l'échelle de l'écosystème, le drainage peut avoir pour conséquence de diminuer la production primaire totale des zones humides en particulier lorsque cela concerne des zones humides particulièrement productives comme des marais herbacés ou à héliophytes, ou des forêts riveraines (Cloern et al., 2021). Le drainage peut accroître la productivité et le volume de bois produit issu de plantations (Socha, 2012), ou le rendement de parcelles de cultures qui sont récoltées régulièrement et exportées hors de l'écosystème (Boldt et al., 2025). L'export de biomasse suite à la récolte et son devenir contrebalancent fortement les entrées de carbone réalisées par photosynthèse. Des corrélations entre l'indice NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) et pompage d'eau souterraine montrent des valeurs déclinantes dans les parcelles où l'eau est prélevée. Le prélèvement d'eau génère un stress hydrique accru pour les plantes de zones humides en période de sécheresse (Glanville et al., 2023).

La création de plans d'eau liée aux activités humaines peut affecter la photosynthèse des plantes de zones humides en particulier en ce qui concerne les plantes hygrophiles terrestres. De manière générale, la baisse de l'intensité lumineuse et la moindre diffusion des gaz sous l'eau diminuent l'efficacité de la photosynthèse. Certaines plantes confrontées à des durées d'inondations ou de submersions plus longues ou régulières ont développé des adaptations physiologiques pour y faire face comme des feuilles hydrophobes permettant de retenir une mince couche de gaz à leur surface sous l'eau (Pedersen et al., 2013).

L'azote est considéré comme un des facteurs limitants de la croissance des plantes. Des apports d'azote réactif (azote lié à l'oxygène ou à l'hydrogène comme le NO_3^- , le NH_4^+ et jouant un rôle important au niveau écosystémique notamment en interagissant avec les êtres vivants) issus des activités humaines ont un effet positif sur l'accroissement de la biomasse végétale aérienne et donc le stockage de carbone à court terme. Cependant, cela occasionnerait l'émission CO_2 , de CH_4 et de N_2O supplémentaires (Liu et Greaver, 2009 ; Zhang et al., 2022). De plus, la fertilisation azotée peut conduire à une diminution du root-shoot ratio (ratio entre la biomasse sèche racinaire et la biomasse sèche aérienne), en raison d'une augmentation plus importante de biomasse aérienne (Langley et Megonigal, 2010).

iii. Flux latéraux de carbone

1. Principaux processus

a. Apports de carbone

Des entrées de carbone par transport latéral (fleuve, ruissellement, estuaire, etc...), aussi appelé carbone allochtone, peuvent s'ajouter au carbone présent in situ aussi appelé carbone autochtone. Dans certaines zones humides dépressionnaires ou situées en aval dans le bassin versant, les taux d'accrétion ou de sédimentation peuvent être fortement influencés par ces apports de matière organique (Mitra et al., 2005).

En zones humides côtières, le carbone particulaire en provenance des fleuves constitue un apport de carbone prépondérant. Le débit des fleuves conditionne les potentielles quantités de sédiments charriés. Le taux de matière en suspension permet de bien comprendre les variations de séquestration de carbone entre sites étudiés se situant à proximité les uns des autres. Cependant, dans certains cas, une partie du carbone particulaire qui sédimente peut être apportée par la mer sous l'effet des vagues et des marées (Amann et al., 2024).

Le carbone sous forme particulaire peut être susceptible de sédimenter au fond des cours d'eau et au niveau des zones humides situées à proximité lorsque les conditions hydrodynamiques et physico-chimiques sont favorables (Abril et Borges, 2019). En particulier, les zones humides alluviales peuvent piéger des sédiments et de la matière organique en suspension suite à des périodes de crues et s'accumuler dans le sol quand l'eau se retire (Foster et al., 2012).

b. Exports de carbone

A l'inverse, des exports de carbone peuvent avoir lieu par circulation de l'eau dans le sol, accentuées selon certaines conditions : présence de fossés de drainage, fortes pluies sur des zones humides de pente, lessivage sur des sols érodés. Ces exports, qui concernent le carbone sous forme dissoute ou particulaire, constituent des pertes nettes de carbone pour les zones humides et doivent être comptabilisés dans le bilan global à l'échelle de l'écosystème (Kayranli et al., 2010). Les zones humides sont une source de carbone organique pour les milieux aquatiques : 15 % de la matière organique transportée par les cours d'eau vers les océans proviendrait des zones humides (Stern et al., 2007 ; Hedges et al., 1997). L'apport de matériaux érodés s'accumulant localement peut être également associé à un enrichissement du milieu en nutriments pouvant augmenter la production de biomasse mais aussi l'émission de CO_2 , de CH_4 et de N_2O (Ma et al., 2025).

Selon le type de zones humides et le pH, les exports de carbone organique dissous (DIC) ne présentent pas le même destin. Par exemple, la majeure partie du DIC exporté d'une tourbière acide à sphaignes en Ecosse correspond à du CO₂ en grande partie émis vers l'atmosphère par la suite (environ 90 %). De plus, en tourbières, la fraction organique du carbone exporté peut représenter jusqu'à 70 % du carbone total échangé (Campeau et al., 2017). A l'inverse, dans une zone humide côtière influencée par les marées de Virginie (USA), environ 2 à 6 % du DIC exporté est émis à marée descendante. Le CO₂ représente une petite partie (19 %) du carbone inorganique exporté du fait d'un pH compris entre 6,4 et 7,2. Les autres formes carbonées correspondent à de l'alcalinité totale (TA) exportée vers l'océan et représentent potentiellement un puits de carbone (Krauss et al., 2021). En particulier, le cycle des marées et l'activité des organismes benthiques participent à exporter ces formes de carbone jusque dans l'océan. Les exports d'alcalinité totale représentent des quantités de carbone séquestré sur du très long terme (jusqu'à un millénaire), tandis qu'une partie du carbone inorganique dissous peut être dégazée rapidement vers l'atmosphère et une autre partie peut être séquestrée sur le long terme (Reithmaier et al., 2023). Dans certains écosystèmes côtiers, le processus de calcification impliqué dans la production de coquilles peut consommer largement les formes carbonées alcalines et engendrer l'émission importante de CO₂ contrebalançant la séquestration de carbone *in situ* (Van Dam et al., 2021).

2. Facteurs d'influence

De manière générale, la proximité entre cours d'eau et zones humides favorise les flux de carbone latéraux dans les deux sens.

La surface en tourbières dans un bassin-versant est corrélée positivement à la teneur en matière organique des cours d'eau. Malgré des surfaces restreintes, elles peuvent contribuer de manière significative au carbone organique dissous présent dans les cours d'eau situés à proximité (Rosset et al., 2019).

Durant les périodes de retrait liées aux marées basses, des exports notables de carbone organique vers l'océan peuvent être observés *via* les eaux de surface ou les eaux souterraines et conduisant à l'émission de CO₂ ou à la séquestration de carbone (Wang et al., 2016 et Reithmaier et al., 2023). Par ailleurs, une partie du méthane produit serait exportée sous forme dissoute vers la mer sous l'influence des marées ou par décharge d'eau souterraine et ne serait pas mesurée, y compris dans des zones humides côtières à forte salinité (Rosentreter et al., 2021).

Concernant les zones humides alluviales, les taux de sédimentation seraient plus importants à proximité immédiate du cours d'eau. De grands bassins-versants présentent des taux de sédimentation plus importants que de petits bassins-versants. Une vitesse de courant plus faible dans les grands cours d'eau serait plus propice à la sédimentation (Rieger et al., 2014). La position de la zone humide dans le bassin-versant, la topographie, la morphologie et le ratio entre taille de la zone humide et surface du bassin versant influenceraient la capacité de séquestration de carbone. Plus le ratio est faible et plus le carbone séquestré correspondrait à du carbone allochtone (Hinshaw et Wohl, 2021 et Ma et al., 2025;).

Des crues de plus grande intensité sont susceptibles d'accroître les exports de carbone de zones humides situées à proximité de cours d'eau sous forme de carbone inorganique dissous ou de carbone organique dissous pouvant être émis par la suite vers l'atmosphère sous forme de CO₂. L'oxygénation des cours d'eau facilite la minéralisation du carbone organique dissous vers

l'atmosphère (Abril et Borges, 2019). En contexte tourbeux, une étude menée dans les Pyrénées françaises a montré qu'environ la moitié du carbone organique exporté au total se fait lors de périodes de crues (Rosset et al., 2019).

Dans le cas de tourbières en zones littorales, l'augmentation de salinité peut engendrer une augmentation notable de la conductivité hydraulique de la tourbe, en sachant que le degré de dilatation des pores est moins important dans une tourbe déjà exposée à la salinité (Sirianni et al., 2023). Une part importante de carbone peut être exportée sous forme de carbone organique dissous en eau de surface ou en souterrain ou émis vers l'atmosphère (Kreuzburg et al., 2020).

Les apports d'azote et de phosphore issus des activités humaines peuvent se faire par lessivage des sols fertilisés du bassin versant lors d'épisodes pluvieux intenses et déposés dans les zones humides par les cours d'eau et les eaux de ruissellement. Les apports d'azote excédentaire peuvent générer des émissions de N_2O mais également de CO_2 et de CH_4 (Zhang et al., 2023).

Dans certaines prés salés, l'eutrophisation peut conduire à une diminution du stock et de l'accumulation de carbone bien que des effets positifs sur la biomasse aérienne et souterraine puissent être observés dans un premier temps (Turner et al., 2009 ; McLeod et al., 2011).

II. Le cycle de l'azote en zones humides

a. Principaux réservoirs du cycle de l'azote

Comme l'illustre le schéma ci-dessous, le cycle de l'azote et le cycle du carbone ne sont pas à considérer de manière séparée. L'azote et le carbone sont des constituants majeurs de la matière organique des êtres vivants. La décomposition de la matière organique fait intervenir des processus interreliés des deux cycles aussi bien aérobies qu'anaérobies, libérant à la fois du carbone sous forme gazeux (CO_2 ou CH_4), particulaire (POC et PIC) ou dissoute (DOC et DIC) et de l'azote (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , N_2O et N_2).

La dénitrification utilise le carbone organique comme source d'énergie en tant que donneur d'électrons (Hill et Cardaci, 2004). Les bactéries dénitrifiantes sont également des organismes hétérotrophes pouvant avoir recours à la respiration aérobie dans certaines conditions.

De plus, un mécanisme d'oxydation anaérobie du méthane par dénitrification (Denitrifying anaerobic methane oxydation - DAMO) a été observé récemment en zones humides côtières, ainsi que dans les tourbières, les rizières et les sédiments lacustres. Le méthane est utilisé par des bactéries dénitrifiantes spécifiques comme source de carbone et donneur d'électrons par oxydation et le nitrate ou le nitrite sont utilisés comme accepteur d'électrons (Yang et al., 2022).

Par ailleurs, l'oxydation du méthane dans l'atmosphère est causée par la présence de radicaux hydroxyle. Une partie de ces composés sont issus d'oxyde nitreux (NO , NO_2 et N_2O) qui joueraient un rôle de catalyseur de la transformation du méthane dans l'atmosphère. Ainsi, le pic de concentration atmosphérique du méthane observé en 2020 serait dû en partie à une diminution de la pollution de l'air et de l'émission d'oxyde nitreux en raison du confinement généralisé (Allen, 2022).

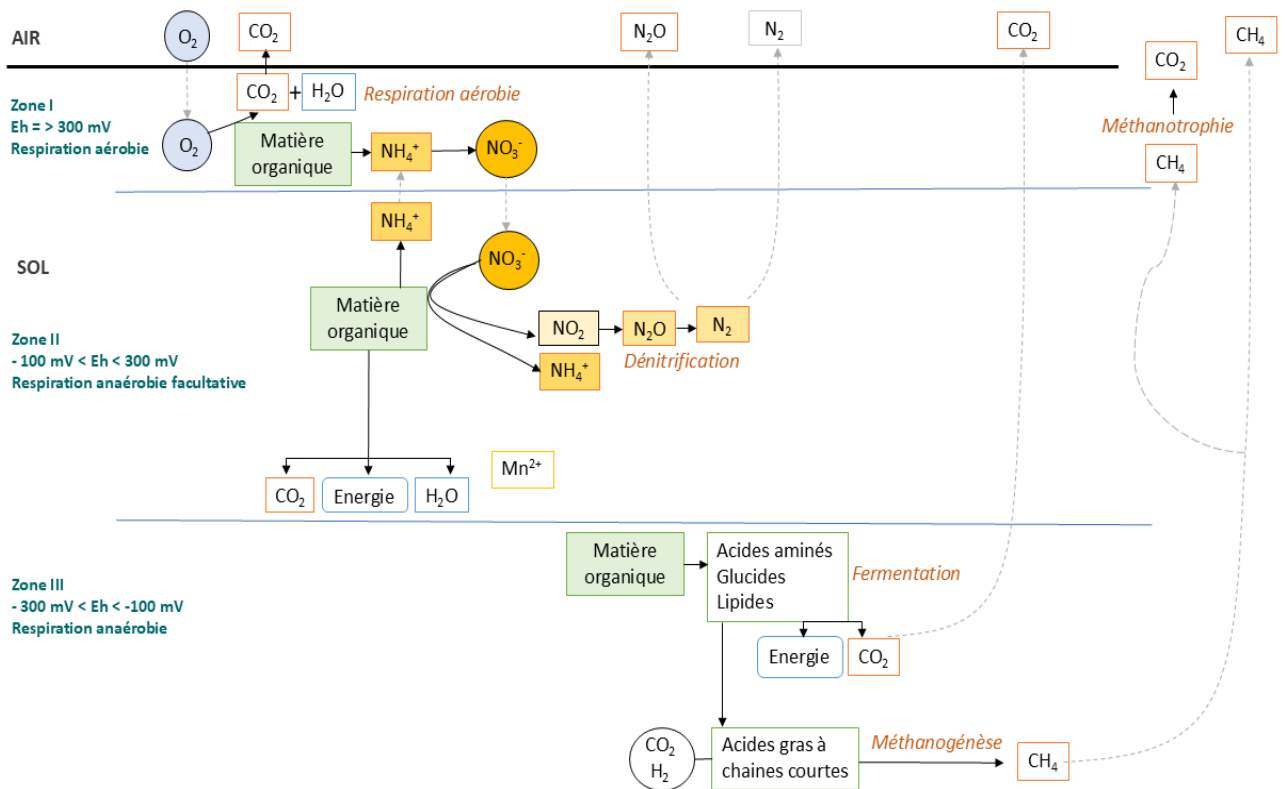


Figure 9 : Relations entre décomposition de la matière organique, cycle du carbone et de l'azote et émissions de GES (adapté de A.Dausse, 2022 et tiré de Reddy et Delaune, 2008)

Les zones humides jouent un rôle déterminant dans le cycle de l'azote au niveau mondial. Il a été estimé qu'elles contribuaient à la rétention de 64 % de la charge totale en azote dissous contre 34 % pour les lacs et 2 % pour les rivières (Saunders et Kalff, 2001).

Un abattement moyen de 47 % de la charge totale en azote réactif entrant (formes inorganiques réduites, oxydées et formes organiques) est relevé par ailleurs pour tout type de zones humides confondues. Environ 20 % de la charge azotée d'origine humaine serait éliminée par les zones humides dans le Monde (Jordan et al., 2011). Toutes les zones humides n'ont pas la même capacité de rétention et d'élimination de l'azote, et toutes ne permettent pas de réduire les flux d'azote total. Les zones humides ripariennes connectées aux cours d'eau sont considérées comme les plus efficaces pour diminuer l'azote dissous, en particulier celles situées en tête de bassin versant (Pinay, 2002). Les marais sont également cités pour leur capacité importante de rétention de l'azote tout comme les marais salés pour leur capacité d'élimination par différentes voies métaboliques avec en premier lieu la dénitrification (Fischer et Acreman, 2004 ; Jordan et al., 2011). L'efficacité d'une zone humide à retenir ou éliminer l'azote dépendrait également de la longueur de l'interface entre la zone humide et le versant, plutôt que la taille de la zone humide (Clément, 2001).

Cycle de l'azote et formes azotées

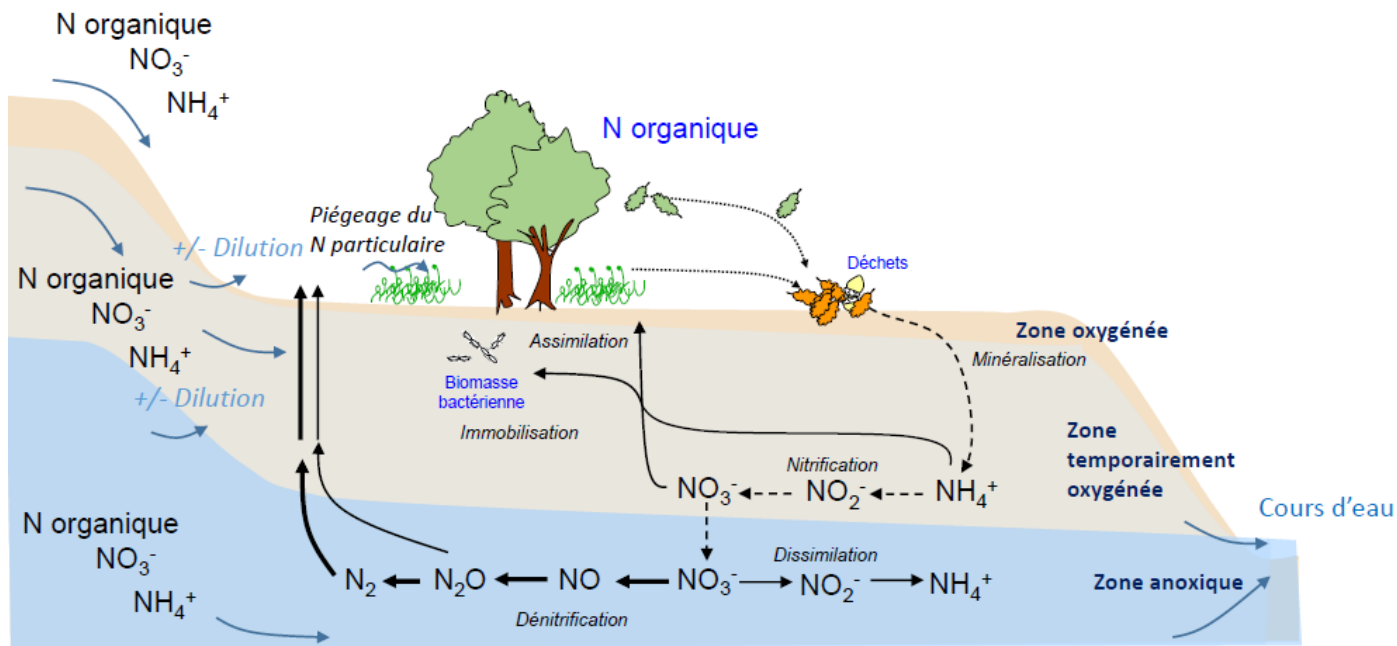


Figure 10 : Cycle de l'azote en zones humides, tiré de A.Dausse, 2022 (communication personnelle)

Le cycle de l'azote (Figure 9) est étroitement relié au réchauffement climatique et peut favoriser *in fine* l'émission d'oxyde nitreux aussi appelé protoxyde d'azote (N_2O) qui est un puissant gaz à effet de serre (273 fois le potentiel de réchauffement global du CO_2 à un horizon de 100 ans) et un des principaux gaz destructeurs de la couche d'ozone (formation d'oxydes d'azote dans la stratosphère par photodissociation). Le secteur agricole est responsable d'environ 60 % des émissions de N_2O au niveau mondial en particulier *via* l'épandage d'engrais azotés (Poux et al., 2025). Les zones humides y contribueraient également de manière négligeable même si des émissions de N_2O importantes peuvent être observées si les conditions sont favorables (Mitsch et Gosselink, 2015 ; Grillas et al., 2023).

L'azote présent dans les zones humides peut revêtir différents aspects : organique (composés organiques particuliers produits par le vivant), minérale dissoute (NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+) ou gazeuse (N_2 , NO , N_2O , NH_3). Dans de nombreux cas, la forme dissoute ammoniacale (NH_4^+) serait la plus abondante dans ces milieux car résultant de la décomposition primaire de la matière organique, bien que cela soit aussi fortement dépendant du potentiel redox du milieu considéré. L'azote organique particulaire ou dissous serait également prépondérant dans les sols organiques des zones humides (Mitsch et Gosselink, 2015).

Le cycle de l'azote intègre certains processus secondaires qui ne seront pas détaillés ici notamment la fixation biologique du N_2 , le dépôt atmosphérique d'azote, la volatilisation du NH_3 , la réduction dissimilative du nitrate en NH_4^+ , l'anammox ou l'oxydation anaérobie du NH_4^+ par le NO_2^- , le Feammox (Clément et al., 2005).

Le cycle de l'azote fait intervenir les plantes et les micro-organismes qui vont produire des molécules organiques azotées (acides aminés, acides nucléiques) à partir de l'azote inorganique présent dans le sol (ammonium, nitrate et nitrite) qui est incorporé par assimilation.

Certaines plantes, notamment les Fabacées, ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique présent en grandes quantités sous forme de N_2 en azote ammoniacal NH_3 . Plus précisément, cette caractéristique fait intervenir une symbiose avec des bactéries du sol. Au niveau des nodosités, des échanges réciproques de nutriments profitent aux bactéries fixatrices et également à la plante. Certains micro-organismes (cyanobactéries, bactéries dénitrifiantes) de marais salés joueraient un rôle important de fixation d'azote et d'élimination de l'azote réactif dans ces milieux (Mitsch et Gosselink, 2015 et Jordan et al., 2011).

Les molécules azotées d'origine végétale seront consommées par des herbivores puis excrétées en partie ou dégradées suite à la sénescence. Les microorganismes du sol, que ce soient en conditions aérobies ou non, jouent un rôle crucial pour décomposer et minéraliser l'azote de la matière organique en NH_4^+ par ammonification. L'ion NH_4^+ étant peu mobile, une partie des ions ammoniums produits vont être immobilisés et adsorbés, notamment sur des complexes argilo-humiques. Une autre partie va être utilisée par des bactéries spécifiques (nitrifiantes) pour transformer cet ion en nitrite NO_2^- puis en nitrate NO_3^- par nitrification en présence d'oxygène, assimilable par la végétation. Lors de cette phase, une part faible de N_2O , produit intermédiaire de la nitrification, peut être libérée en conditions aérobies (Liu et al., 2009). Le NO_2^- peut à son tour être transformé par des bactéries nitrifiantes en nitrate NO_3^- qui est la principale forme chimique azotée utilisable par les plantes.

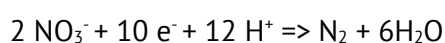
La dernière étape existante pour aboutir à la formation de N_2 à partir de N_2O qui est un produit intermédiaire. Dans des cas particuliers, la dénitrification peut être partielle et aboutir à l'émission de N_2O (voir Figure 10).

b. Processus du cycle de l'azote en zones humides en lien avec le climat

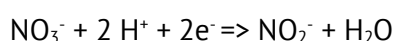
i. Dénitrification partielle

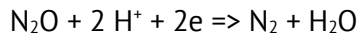
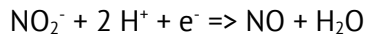
Certaines bactéries anaérobies facultatives que l'on retrouve particulièrement en zones humides sont dites dénitrifiantes. La dénitrification est le principal processus de sortie de l'azote des réservoirs biosphère-sols-hydrosphère vers l'atmosphère (Clément, Holmes et al., 2003). En effet, ces bactéries ont la capacité de transformer le nitrate dissous en azote sous forme gazeuse, notamment en N_2 mais aussi en N_2O ou NO (produits intermédiaires) lorsque la dénitrification est incomplète sous certaines conditions. La production de N_2O en zones humides est principalement le fait de la dénitrification partielle (Hénault et Germon, 1995). L'abondance d'archées nitrifiantes est un paramètre-clé pour expliquer le potentiel des zones humides à émettre du protoxyde d'azote, car elles apportent le nitrate nécessaire au processus de dénitrification (Bahram et al., 2022).

Dénitrification complète – émission de N_2 :



Dénitrification partielle – émission de N_2O :





La **dénitrification** est le premier processus qui se met en place en l'absence d'oxygène le long de la séquence de réduction. Pour mettre en œuvre la dénitrification, les bactéries dénitrifiantes ont principalement recours au carbone organique sous une forme labile. Il existe un autre type de dénitrification, dite autotrophe et utilisant la pyrite (Fe_2S) comme donneur d'électron (Curie et al., 2006). La présence de nitrate en quantité suffisante est également indispensable au processus de dénitrification (Jordan et al., 2011).

Les zones dans lesquelles l'eau est présente constamment éliminent moins de nitrates que les zones à engorgement temporaire du fait de période de réoxygénation et du renouvellement des apports de nitrates et de carbone organique assimilables durant ces périodes (Hefting et al., 2004). En effet, la minéralisation de la matière organique est plus rapide en conditions oxygénées (Hefting et al., 2005). La nitrification et la nitratisation nécessitent de l'oxygène pour avoir lieu et aboutir à la production de nitrate nécessaire à la dénitrification, en gardant en tête que cette dernière sera effective en conditions anaérobies (Curie et al., 2006).

En présence de végétaux, l'activité des communautés microbiennes dénitrifiantes est accrue. La décomposition de la matière organique issue des plantes permet le renouvellement du stock d'ammonium et de nitrate. Les organes aériens des plantes servent de surface de fixation pour les bactéries dénitrifiantes. Les exsudats racinaires représentent du carbone labile utilisable dans le processus. Les plantes des zones humides peuvent diffuser de l'oxygène vers les racines *grâce* à leurs aerenchymes. L'ensemble de ces processus facilite le couplage entre nitrification et dénitrification (Castaldelli et al., 2018).

ii. Facteurs d'influence

Les processus du cycle de l'azote en zones humides sont contrôlés par des facteurs agissant à différentes échelles. Les facteurs physico-chimiques directs (oxygène, redox, hydropériode, température, salinité) déterminent la dominance des processus microbiens. Ils sont modulés par des facteurs édaphiques indirects (carbone organique, texture, bioturbation), tandis que les facteurs biologiques (végétation, structure trophique) et l'âge de l'écosystème conditionnent la dynamique de l'azote à moyen et long terme.

a. Facteurs abiotiques directs

Les facteurs abiotiques directs déterminent quels processus du cycle de l'azote dominent selon les conditions du milieu.

Teneur en oxygène et potentiel d'oxydo-réduction

Les conditions anaérobies sur une durée significative à faible profondeur favorisent la dénitrification à une concentration en oxygène inférieure à 1 ou 2 mg O_2/L (Rapin et al., 2021 et Dausse, 2022).

En présence d'accepteurs d'électrons, la dénitrification met en place en général pour un potentiel d'oxydo-réduction compris entre +100 et +400 mV (Reddy et d'Angelo, 1994), soit bien avant la méthanogenèse.

Saturation en eau du sol et hydropériode

Le temps de résidence de l'eau joue un rôle important. Plus le temps de résidence de l'eau est long et plus l'activité dénitrifiante va être importante (Clément, Aquilina et al., 2003). Les conditions anoxiques peuvent survenir après 2 à 10 jours d'engorgement continu. La dénitrification se produit à partir du taux de saturation en eau du sol de 60 %. Une saturation en eau des pores du sol comprise entre 70-80 % favorise la production de N₂O en particulier dans les sols acides riches en carbone organique, associées à des températures élevées et des apports de nitrates (Clément, 2001 ; Hefting et al., 2013, Beetz et al., 2013).

Par ailleurs, des pluies intenses associées à une courte période d'inondation auraient un potentiel d'émission de N₂O plus important que des pluies faibles à modérées associées à une longue période d'inondation (Zhang et al., 2023). Jusqu'à un certain point, une augmentation de l'émission de N₂O est pressentie en cas de sécheresse du fait de l'activité respiratoire accrue et de la potentielle acidification des sols suite à la respiration aérobie (Stirling et al., 2020). En revanche, une sécheresse très prolongée engendrerait une baisse des émissions de N₂O car la dénitrification fonctionne en conditions anaérobies (Kasak et al., 2022). La succession de cycles de périodes sèches et humides influence le taux d'émission de N₂O. Il semblerait que plus la différence est marquée entre périodes sèches et humides, plus le taux d'émission de N₂O est susceptible d'augmenter, d'autant plus si le sol est saturé en eau et en conditions anaérobies. Les variations de conditions environnementales impacteraient la composition des communautés microbiennes avec des conséquences sur la production de N₂O. En particulier, la période de sécheresse précédant la phase humide pourrait inhiber l'activité de la N₂O réductase, qui permet de réduire le N₂O en N₂ et par conséquent augmenter l'émission de N₂O (Barrat et al., 2020).

Il n'existe pas de relations linéaires permettant de prédire les émissions de N₂O en fonction du niveau de la nappe. Elles sont très sensibles aux changements environnementaux et peuvent survenir sous forme de pics d'émissions (Mander et al., 2025). La dénitrification semble favorisée lorsque le niveau de la nappe se situe entre 10 et 30 cm sous la surface du fait de conditions favorables à l'accumulation de NH₄⁺ à 10 cm et de conditions favorables à l'accumulation de nitrates à 30 cm (Hefting et al., 2004). Les flux de N₂O émis les plus importants en tourbières se situeraient à un toit de nappe compris entre 30 et 50 cm (Couwenberg et al., 2022).

Afin de conjuguer élimination importante du nitrate et limitation de la production du N₂O (GES), il est suggéré de maintenir un niveau de nappe élevé sur une longue durée (Ullah et al., 2005). En effet, des conditions anaérobies strictes favorisent une dénitrification complète jusqu'au stade N₂. Afin que cette dénitrification soit également efficace, il est suggéré que le sol ne soit pas saturé de manière permanente (Curie et al., 2006).

Régime tidal et élévation du niveau marin

Les émissions de protoxyde d'azote sont considérées de manière générale comme faibles en zones humides côtières comme les marais salés (Yang et Silver, 2016). Les immersions répétées générées par les marées peuvent avoir comme conséquence l'émission significative de protoxyde d'azote à court terme. Les périodes hydrodynamiques (marée montante ou descendante) sont des

périodes particulièrement émettrices. Ces émissions, à prendre en compte, restent toutefois bien moindres que la réduction d'émissions d'autres GES comme le méthane, voire la captation de CO₂ ou la séquestration de carbone dans les sédiments (Emery et al., 2021).

En raison de l'élévation du niveau marin, de plus grandes fréquences et de plus grandes durées d'inondation liées aux marées sont attendues. Il en résulterait des conditions plus réductrices davantage propices à la dénitrification. Une hausse de la production de N₂O avec l'élévation du niveau marin serait potentiellement contrebalancée en partie par la consommation de N₂O par dénitrification complète (Yang et Silver, 2016).

Potentiel hydrogène

Les pH les plus faibles limitent l'activité des bactéries dénitrifiantes et le processus de nitrification (Clément, 2001). Néanmoins, de l'oxyde nitreux peut être produit en plus grandes quantités lors d'une dénitrification partielle en milieu acide (sédiments sableux notamment) pour un pH inférieur à 4 ou 5. En particulier, l'activité de la N₂O réductase est diminuée en milieu acide. Au-delà de 7, les émissions de N₂O sont considérées comme négligeables avec une dénitrification complète pour un pH compris entre 6 et 8 (Hefting et al., 2003 et 2013 ; Beetz et al., 2013).

Salinité

L'activité et la présence de bactéries dénitrifiantes semblent diminuer avec l'augmentation de la salinité. Par voie de conséquence, l'émission de protoxyde d'azote est atténuée (Wang et al., 2018). Les zones humides côtières salines sont considérées comme peu émissives en N₂O, avec beaucoup d'incertitudes qui demeurent notamment liées aux conséquences à court terme des variations de salinité (Rosentreter et al., 2021).

Une intrusion saline à concentration élevée en sel dans une zone humide saumâtre conduirait à une augmentation des émissions de protoxyde d'azote à court terme. Cela pourrait être dû au stress salin exercé sur la N₂O réductase ou à un effet de la concentration élevée en sel rendant l'azote davantage disponible pour la nitrification (Doroski et al., 2019).

Température

Comme pour les autres processus biogéochimiques en lien avec la décomposition aérobie ou anaérobie de la matière organique, la température stimule l'activité microbienne liée à la dénitrification. Elle est par ailleurs fortement reliée aux autres processus qui peuvent fournir un substrat organique nécessaire aux bactéries dénitrifiantes (Rapin et al., 2021). De faibles températures du sol ralentissent le processus de dénitrification dont l'intensité augmente graduellement jusqu'à 25 °C et atteint un plafond pouvant perdurer jusqu'à 60 °C (Curie, 2006).

Les émissions de N₂O en zones humides sont pressenties comme ayant tendance à augmenter dans un contexte de réchauffement climatique. Dans un contexte d'augmentation des températures et d'assèchement, l'accélération de la nitrification menée par des archées spécifiques aurait tendance à augmenter les émissions de N₂O dépendantes des apports en nitrates (Bahram et al., 2022). Une augmentation de la température est également associée à une émission accrue de 54 % de N₂O en zones humides par rapport à une zone témoin analogue située en bordure de grand lac (Cheng et al., 2020).

En marais salés, l'augmentation concomitante de la température ambiante et de la concentration en azote réactif sont susceptibles de faire passer ces écosystèmes de faible puits à source importante de N₂O. Ces deux variables (T°C et azote réactif), susceptibles d'augmenter dans les années à venir sur ce type de milieu, peuvent compromettre le potentiel carbone bleu des marais salés *via* une augmentation significative de N₂O émis (Comer-Warner et al., 2023).

b. Facteurs édaphiques et biologiques indirects

Les facteurs édaphiques et biologiques modulent indirectement les processus du cycle de l'azote en influençant la disponibilité des substrats et les conditions physico-chimiques du milieu.

Concentration en carbone organique du sol

Des conditions réductrices dans des sols riches en matière organique favorisent une dénitrification incomplète et la production de N₂O (Ley et al., 2018). Plus la teneur en matière organique d'un sol est élevée, plus l'activité dénitrifiante sera élevée. Elle décroît avec la profondeur, notamment lors du passage de l'horizon organo-minéral à un horizon minéral (Clément et al., 2002).

Qualité de la matière organique du sol

Les carbohydrates, en particulier les monomères de glucides, constituent des sources d'énergie potentielle pour les différents micro-organismes responsables de la décomposition de la matière organique notamment la dénitrification (Rapin et al., 2021).

Au-delà d'un rapport C/N supérieur à 25, les émissions de N₂O peuvent être considérées comme non significatives en tourbières drainées (Klemetsson et al., 2005). A l'inverse, plus le rapport C/N est bas, plus les émissions de N₂O sont élevées en particulier à partir d'un rapport C/N inférieur à 18-19 (Yao et al., 2022). Dans des zones humides aménagées pour le traitement des eaux usées, les valeurs d'émissions de protoxyde d'azote semblent encore plus accrues en dessous de 5 jusqu'à un rapport C/N proche de 0 où les valeurs maximales sont observées (Wang et al., 2024^b).

Teneur en argile

L'activité des bactéries dénitrifiantes est stimulée par la concentration en composés carbonés assimilables dans le milieu (carbone labile). Elle peut être influencée par une forte teneur en particules fines comme de l'argile ou des limons. Pour des sols de vallées alluviales, un seuil de 65 % d'argile et de limon a été établi en dessous duquel la dénitrification n'est pas détectée (Pinay et al., 2002 et 2007). Des sols forestiers humides avec les plus hautes teneurs en argile correspondaient aux sites les plus émetteurs en N₂O (Yu et al., 2022).

Type de végétation

Les émissions de protoxydes d'azote seraient plus importantes en zones intertidales végétalisées par rapport aux zones intertidales sans végétation (Gong et al., 2023).

Les plantes à aérénchymes tels que les roseaux sont souvent utilisées pour la phytoépuration d'eaux usées. Il est présumé que l'apport d'oxygène jusqu'à la rhizosphère *via* les aérénchymes inhibe la dénitrification et la production de N₂O, tout en stimulant la nitrification. D'un autre côté,

des conditions anaérobies fortement réductrices liées à des inondations prolongées seraient propices à la dénitrification complète (Ley et al., 2018). Le transport de protoxyde d'azote vers l'atmosphère par les aérénchymes peut compter jusqu'à 37 % des émissions de zones humides aménagées pour le traitement d'eaux usées (Wang et al., 2018).

Une concentration plus élevée en lignine et en polyphénols aurait tendance à réduire les émissions de N₂O en particulier en l'absence de fertilisation azotée, car la lignine fait partie des composés organiques récalcitrants plus difficilement biodégradables (Abalos et al., 2022).

La valeur moyenne d'émissions de N₂O des forêts serait deux fois plus élevée que celle des prairies avec des variations importantes selon la texture du sol (teneur en argile ou en sable), les précipitations et la température de l'air (Yu et al., 2022). Les flux de N₂O par les sols forestiers étaient plus importants au niveau des aulnes par rapport à des bouleaux et des épicéas du fait de la teneur en eau du sol plus importante, des concentrations en carbone et azote disponibles plus élevées et de la présence d'aérénchymes et de lenticelles hypertrophiées sur les troncs (Wen et al., 2017). À l'inverse, il a été relevé que la canopée d'une forêt riveraine à aulnes pouvait réduire les pics d'émissions de N₂O des sols alluviaux de manière importante, en atténuant les émissions à l'échelle de l'écosystème jusqu'à des valeurs 6 fois moins élevées que les valeurs mesurées au niveau du sol (Mander et al., 2021).

Stade trophique

Un milieu eutrophe contient une quantité élevée en nutriments et notamment en azote réactif. Plus un milieu donné présente une teneur élevée en azote et plus les risques d'émissions de protoxyde d'azote existent (Pinay et al., 2018). Le drainage de tourbières peut avoir pour conséquence de faire passer le milieu d'un stade oligotrophe à un stade méso ou eutrophe en réactivant l'azote contenu dans la matière organique et en accélérant la nitrification et la dénitrification *in fine* (IPCC, 2014).

Bioturbation

Par ailleurs, une bioturbation élevée par des crabes peut avoir tendance à augmenter de manière notable les émissions de protoxyde d'azote en zone intertidale. L'intensité de la bioturbation causée par plusieurs espèces de crabes s'enfouissant dans les sédiments est corrélée positivement avec les émissions de N₂O. Les changements des paramètres physico-chimiques et les effets induits sur les communautés microbiennes expliqueraient ce processus (An et al., 2022). Dans d'autres contextes, des effets contraires ont été observés avec notamment une hausse des émissions de N₂O dans les sédiments de mangroves où les crabes étaient exclus. Cela pourrait être dû à des conditions plus réductrices et anaérobies dans les zones où les crabes ne réoxygèneraient pas le milieu par bioturbation (Otero et al., 2020).

c. Facteurs écologiques et anthropiques

Les autres facteurs écologiques et les facteurs anthropiques agissent à plus grande échelle spatiale et temporelle sur les flux d'azote sur le moyen terme et le long terme. Ils conditionnent la trajectoire du cycle de l'azote en prenant en compte les impacts passés et actuels liés aux activités humaines.

Déséquilibre de niveau trophique

Une forte abondance d'anatidés aurait des effets contrastés sur les émissions de protoxyde d'azote des zones humides qu'ils fréquentent. Plus précisément, la pousse de la végétation hygrophile est impactée et le développement des aérénchymes est retardé ; ce qui diminue l'apport d'oxygène dans le sol où il est nécessaire à la nitrification. Il en résulterait des émissions de protoxyde d'azote faibles liées à de faibles quantités de nitrate et à des conditions anaérobies sur une longue durée (Winton et al., 2017). L'apport d'azote réactif (urée, NH_4^+) par les fèces d'herbivores est susceptible d'augmenter la production à court terme de protoxyde d'azote en zones humides (Malhi et al., 2022).

Âge de l'écosystème

Les prairies jeunes seraient davantage émettrices de CH_4 et de N_2O que les prairies anciennes (Carrère et al., 2022).

Altérations

Les zones humides dégradées sont susceptibles d'émettre davantage de CH_4 et de N_2O que les zones humides en bon état (Rosentreter et al., 2021).

Le drainage couplé à des apports d'azote importants favorise l'émission de N_2O (Beetz et al., 2013). En particulier, l'abaissement de la nappe dans des marais tourbeux (fens) accroît l'émission de protoxyde d'azote (Augustin et al., 1998). Une température élevée combinée au drainage accroît significativement les émissions de protoxyde d'azote en zones humides (Bahram et al., 2022).

L'irrigation peut impacter la production de N_2O dans des plaines alluviales. Une augmentation des émissions de N_2O issues de l'eau souterraine peut être constatée, avec des variations selon de multiples paramètres. Le coefficient d'infiltration des précipitations semble jouer de manière prépondérante (Li et al., 2023).

Les plans d'eau naturels comme certains lacs peuvent être des puits de N_2O , mais les plans d'eau anthropisés peuvent être des importants émetteurs de ce GES. Les plans d'eau eutrophes sont considérés comme des émetteurs de N_2O (Li et al., 2025).

L'eutrophisation des plans d'eau augmente la quantité de N_2O qu'ils émettent, avec un effet plus marqué que l'élévation des températures (Audet et al., 2024). A l'inverse, des petits plans d'eau artificiels à usage agricole peuvent être des puits de N_2O dans certains cas, y compris dans des milieux eutrophes (Webb et al., 2019). Par ailleurs, les milieux submergés en permanence présentent une vitesse de diffusion du N_2O moins élevée. La dénitrification, y compris la dénitrification partielle conduisant à l'émission de N_2O , est moins efficace dans ces conditions (Martinez-Espinosa, 2021).

Les apports d'azote peuvent se faire par dépôts atmosphériques : oxydes d'azotes issus de la combustion des énergies fossiles, ammoniac (NH_3) volatile issu des engrais azotés ou des effluents d'élevage (Barnaud et Fustec, 2007). L'excès de nitrate peut entraîner une croissance boostée de plantes ou d'algues avec des conséquences importantes sur les écosystèmes impactés (Rapin et al., 2021). Ces apports peuvent conduire à des émissions importantes de N_2O en trop grandes quantités lorsque les conditions sont favorables (Mitsch et Gosselink, 2015).

Des zones humides pauvres en nutriments, dites oligotrophes, limitent le développement de micro-organismes qui utilisent la matière organique comme substrat. En cas d'apports supplémentaires azotés, les processus biogéochimiques de ces zones sont bouleversés et peuvent conduire à des changements de communautés microbiennes et végétales, une vitesse de décomposition accrue et des émissions importantes de N_2O surtout en provenance de sols organiques drainés (Hobbie, 2005 et Kuzyakov, 2010).

III. Vue d'ensemble des fonctions, processus et facteurs d'influences des zones humides pour la régulation du climat

a. Sous-fonctions de régulation climatique et interrelations avec les autres fonctions

Pour résumer, les zones humides sont susceptibles de capter, de consommer ou d'émettre des gaz à effet de serre (CO_2 , CH_4 , N_2O), en particulier en agissant sur les sous-fonctions des zones humides liées au climat (voir Figure 11). La notion de fonctions et de sous-fonctions est adaptée d'ouvrages de référence préexistants en France (Gayet et al., 2023 et Rapin et al., 2021).

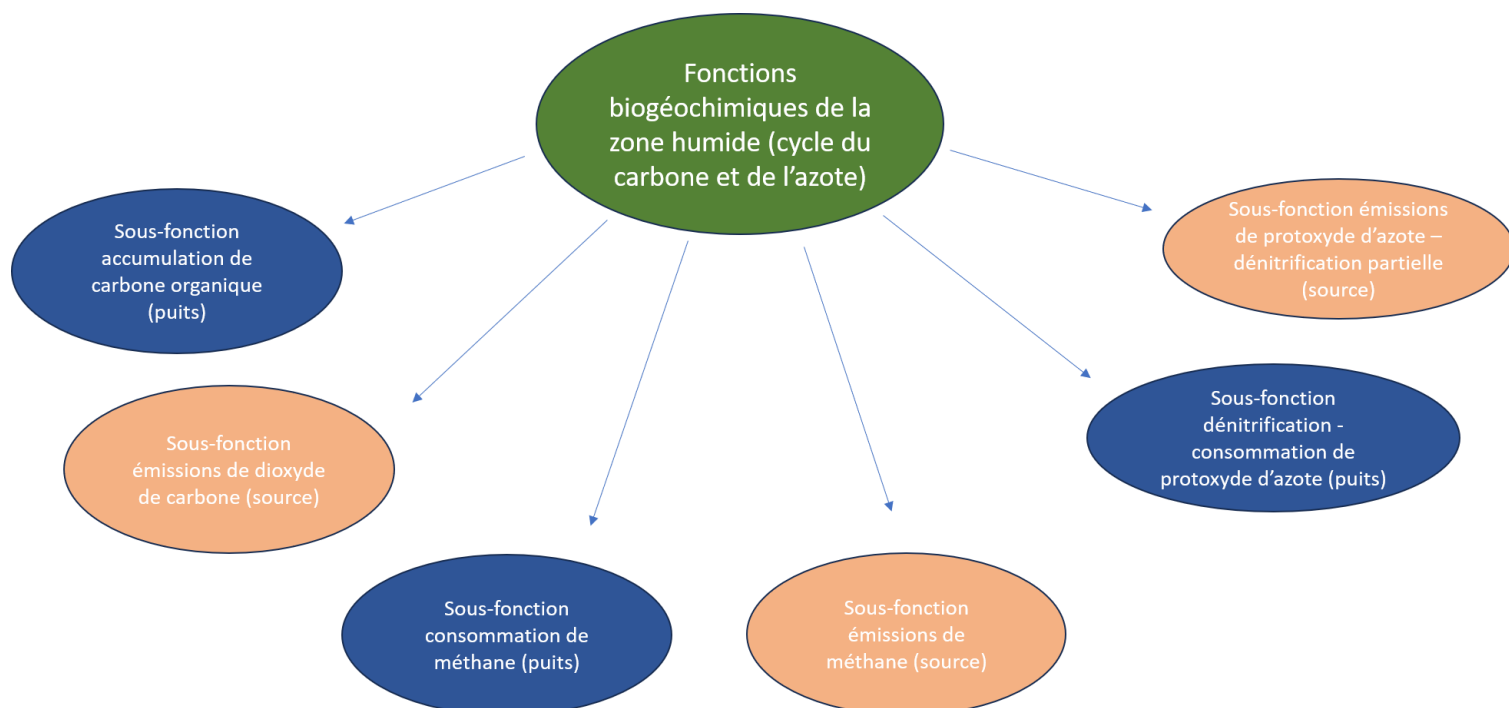


Figure 11 : Sous-fonctions biogéochimiques d'une zone humide liées au climat, adapté de Rapin et al., 2021 – en bleu les sous-fonctions ayant un effet refroidissant sur le climat et en rouge les sous-fonctions ayant un effet réchauffant sur le climat

Les zones humides jouent un rôle important dans la régulation du climat au travers des sous-fonctions « puits » (captation de carbone par photosynthèse, accumulation et séquestration de carbone, consommation de méthane, consommation de protoxyde d'azote) et des sous-fonctions « sources » (processus de décomposition aérobie ou anaérobie de la matière organique).

Selon la prévalence de certaines fonctions par rapport à d'autres sous l'influence de certains facteurs, les zones humides peuvent avoir un effet réchauffant sur le climat. La balance radiative est un terme utilisé pour estimer l'impact climatique d'un écosystème et/ou d'une action de gestion et de restauration. Elle correspond à une mesure statique affectant le bilan énergétique de la Terre sur un horizon de temps donné : PRG₂₀, PRG₁₀₀, PRG*, SGWP₂₀, SGWP₁₀₀, etc... L'unité de base commune utilisée est le CO₂ équivalent avec des valeurs de conversion entre GES variables selon les métriques climat utilisées (CH₄ en CO₂eq, N₂O en CO₂eq). A noter qu'une tonne de carbone n'équivaut pas à une tonne de CO₂ équivalent, mais à 44/12 t CO₂-eq soit environ 3.67. A l'échelle d'un écosystème, le bilan carbone (Net Ecosystem Carbon Balance - NECB) prend en compte essentiellement les flux de GES carbonés. Cela correspond à minima aux flux de CO₂ liés à la photosynthèse et à la respiration aérobie (NEE ou NEP), à la séquestration de carbone en cas d'apports allochtones par sédimentation, aux émissions de CH₄ et aux flux latéraux de carbone (DIC, DOC, POC). La prise en compte des GES azotés (N₂O), d'autres gaz carbonés (monoxyde de carbone, composés organiques volatiles), de l'effet des incendies, des exports de biomasse, peut compléter ce premier bilan pour donner une vision plus complète (Bansal et al., 2023).

Si la balance penche vers les sous-fonctions puits plutôt que les sous-fonctions sources alors la zone humide considérée peut avoir un effet refroidissant sur le climat (atténuation des changements climatiques) et vice-versa. Les sous-fonctions biogéochimiques des zones humides en lien avec le cycle du carbone et de l'azote sont fortement reliées à des processus et des facteurs d'influence susceptibles d'impacter positivement ou négativement le climat. Les zones humides sont le siège de nombreuses autres fonctions en étroite interdépendance à différentes échelles (Figure 12).

Sous-fonctions biogéochimiques des zones humides liées au climat

| | | Accumulation de carbone | Emissions de CO2 | Consommation de CH4 | Emissions de CH4 | Consommation de N2O | Emission de N2O |
|--|---|-------------------------|------------------|---------------------|------------------|---------------------|-----------------|
| Autres sous-fonctions de zones humides | Ralentissement des ruissellements | + | - | +/- | +/- | + | + |
| | Atténuation du débit de crue | + | - | - | ++ | - | + |
| | Soutien du débit d'étiage | +/- | +/- | + | - | +/- | +/- |
| | Recharge de nappe | + | - | - | + | +/- | +/- |
| | Rétention de sédiments | ++ | + | +/- | +/- | +/- | +/- |
| | Assimilation végétale de l'azote | + | ++ | + | + | + | + |
| | Dénitrification des nitrates | - | + | + | - | ++ | ++ |
| | Assimilation végétale des orthophosphates | + | ++ | + | + | + | + |
| | Support des habitats | ++ | - | +/- | +/- | +/- | +/- |
| | Connexion des habitats | | | | | | |
| | Patrimonialité des habitats | + | - | +/- | +/- | +/- | +/- |

Figure 12 : Interdépendance entre sous-fonctions climatiques et autres fonctions des zones humides, adapté d'Adamus et al., 1987 et tiré de Rapin et al., 2021 d'Hambäck et al., 2023 ; Gayet et al., 2023.

-- Incompatible - Parfois incompatible +/- Effets très variables

+ Parfois amplification ++ Amplification Vide = pas d'interaction connue

Pour des informations précises concernant les facteurs d'influence par processus, se référer à la partie III. Selon le processus considéré, les facteurs d'influence les plus prépondérants peuvent être communs à plusieurs processus (température, élévation de la température, niveau de la nappe, type de communauté microbienne, quantité et qualité de la matière organique, eutrophisation, drainage) mais certains peuvent aussi différer (voir Figure 13).

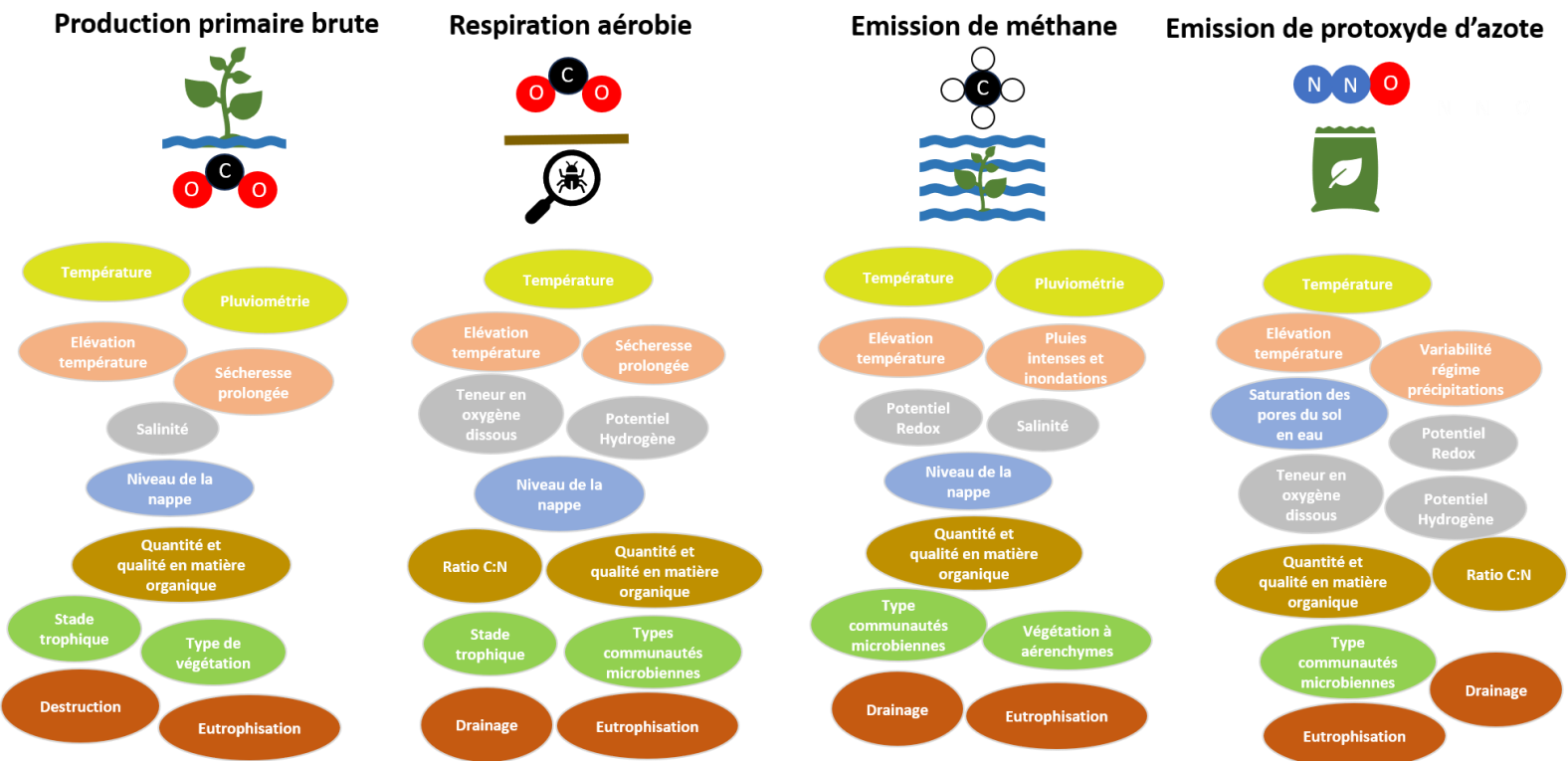


Figure 13 : Facteurs d'influence prépondérants par processus adapté de Reddy et Delaune, 2008 ; Kayranli et al., 2010 ; Mitsch et al., 2016 ; Villa et al., 2018 ; Rapin et al., 2021 ; Gayet et al., 2023 ; Zhang et al., 2025 – même code couleur que le schéma précédent

b. Bilan des facteurs d'influence sur la dynamique des GES en zones humides et conséquences sur le climat

Les facteurs d'influence sont à considérer de manière décloisonnée car ils sont en étroite interrelation. Lorsque des valeurs chiffrées sont indiquées dans les tableaux ci-dessous, cela correspond à un seuil à partir duquel ou un intervalle au sein duquel le facteur considéré tend à intensifier le processus considéré. Les mentions relatives à l'augmentation ou la diminution d'un processus correspondent à des variations de l'intensité du processus ou de sa vitesse de réaction.

Le code couleur reflète l'influence d'un facteur donné sur l'effet refroidissant ou réchauffant des zones humides sur le climat (bleu foncé : effet refroidissant fort, bleu clair : effet refroidissant, gris : effet variable, orange clair : effet réchauffant, orange foncé : effet réchauffant fort).

En aucun cas, cela ne se substitue à un bilan carbone écosystémique multi-GES chiffré qui permet de d'apprécier si une zone humide est plutôt un puits ou une source de carbone. Cette notion déclinée par type de zones humides est abordée en deuxième partie du document. En effet, ne considérer uniquement que certains processus liés aux flux verticaux de GES constitue une vision simplifiée de la réalité. En effet, selon les zones humides, la séquestration du carbone peut faire intervenir d'autres processus comme la sédimentation, l'enfouissement de la matière organique, les échanges latéraux de carbone, l'humification ou la turbification dans le cas des tourbières.

De plus, la consommation de CH₄ par méthanotrophie et de N₂O lors d'une dénitrification complète ou d'autres processus du cycle de l'azote n'ont pas été évoquées ou de manière partielle.

Tableau 2 : Facteurs abiotiques environnementaux et processus biogéochimiques en zones humides

| Facteurs | Captation CO ₂ (production primaire brute) | Émissions CO ₂ (respiration aérobie) | Emissions CH ₄ | Emissions N ₂ O |
|------------------------------------|--|--|---|---|
| Teneur en oxygène dissous | Variable Poskuta et al., 1974 Björkman, 2006 | [O ₂] > 1-2 mg/L Quan et al., 2012 | [O ₂] < 1-3 mg/L Maruya et al., 2023 Cui et al., 2024 | [O ₂] < 1-2 mg/L Rapin et al., 2021 |
| Potentiel Redox | > +350-400 mV Husson, 2013 | > +400-500 mV Boonman et al., 2024 | Entre -100 mV – -300 mV Hou et al., 2000 Bridgham et al., 2013 | Entre 100 et 400 mV Reddy et D'Angelo, 1994 |
| Saturation des pores du sol en eau | Variable Reza Pezeshki, 2016 | Variable Vogel, 2015 Moyano et al., 2012 | De 60 à 100 % Ma et al., 2025 Bansal et al., 2021 Cui et al., 2024 | 70-80 % Hefting et al., 2013 |
| Niveau de la nappe | Variable Mitsch et Gosselink, 2015 | En-dessous de 5 cm (sous la surface) Miao et al., 2013 Sulman et al., 2009 | Au-dessus de 30-40 cm (sous la surface) Cui et al., 2024 Evans et al., 2021 | 10 à 50 cm (sous la surface) Hefting et al., 2004 Couwenberg, 2022 Mander et al., 2025 |
| Régime tidal | Augmentation à diminution Huang et al., 2022 Mayen et al., 2024 | Augmentation à diminution Wang et al., 2016 Reithmaier et al., 2023 Gong et al., 2023 | Augmentation à diminution Rosentreter et al., 2021 Arias-Ortiz et al., 2024 | Augmentation à diminution Yang et Silver, 2016 Emery et al., 2019 |
| Potentiel Hydrogène | Variable Xia et al., 2025 Gorham, 1991 | > 5.5-6 Grybos et al., 2009 Duchaufour et al., 2024 | Entre 5 et 9 Kostyurbenko et al., 2019 | <4-5 Hefting et al., 2013 |
| Salinité | [NaCl] faible Wieski et al., 2010 | [NaCl] faible Neubauer, 2013 | <18 g/L Poffenberger et al., 2011 | [NaCl] faible Rosentreter et al., 2021 |

Teneur en oxygène, potentiel redox, saturation en eau et niveau de la nappe

Les processus biogéochimiques en lien avec le cycle du carbone et le cycle de l'azote sont fortement reliés à l'hydrologie de la zone humide. La faible disponibilité de l'oxygène dans des

milieux fréquemment en eau ou gorgés d'eau est la principale clé de compréhension concernant l'accumulation de matière organique en zones humides. En effet, la diffusion de l'oxygène est 1000 fois plus lente dans l'eau que dans l'air (Pinay et al., 2018). En lien étroit avec la teneur en oxygène du milieu, le potentiel d'oxydo-réduction, aussi appelé potentiel redox, renvoie au pouvoir oxydant ou réducteur d'un milieu donné. Il est le plus élevé en conditions aérobies et devient négatif en conditions anaérobies. Pour un taux de saturation des pores du sol en eau au-delà de 60 % et jusqu'à 100 %, associé à un potentiel redox faible et à de faibles teneurs en oxygène (<1-3 mg/L), les conditions sont propices à la méthanogenèse avec un effet réchauffant fort sur le climat lié à des émissions importantes de CH₄. Un taux de saturation entre 70 et 80 % semble le plus favorable à l'émission de N₂O (Cui et al., 2024 et Hefting et al., 2013). De plus, la dénitrification, dont une partie des produits de la réaction conduit à l'émission de N₂O, survient pour des valeurs intermédiaires (entre +100 et +400 mV) avec un effet réchauffant fort sur le climat (Reddy et d'Angelo, 1994).

L'hydrologie des zones humides dépend fortement des fluctuations de la nappe sous-jacente à la zone humide. Comme expliqué précédemment, la hauteur moyenne du toit de la nappe permet de distinguer le sol en deux parties : une partie dans laquelle l'oxygène est présent et une partie où l'oxygène est très peu présent voir absent (conditions anoxiques).

En dessous d'un toit de nappe à 5 cm sous la surface, la respiration aérobie est fortement stimulée du fait de la présence d'oxygène dans les horizons superficiels du sol, induisant l'émission de CO₂ avec un effet réchauffant fort sur le climat (Sulman et al., 2009 et Miao et al., 2013). Au-dessus d'un toit de nappe se situant à 30-40 cm sous la surface, la méthanogenèse est favorisée de manière d'autant plus marquée en se rapprochant de la surface du fait de l'absence d'oxygène avec une émission de CH₄ impactant fortement le climat. En considérant conjointement l'oxydation de la tourbe par décomposition aérobie et la méthanogenèse, il a été estimé que le bilan GES d'un toit de nappe situé entre 5 et 13 cm de profondeur en moyenne conduit à un effet positif sur le climat à long terme selon le PRG₁₀₀, (Evans et al., 2021). Le niveau de nappe moyen favorisant l'émission de N₂O semble plus variable entre 10 et 50 cm sous la surface. Cela correspond à des fluctuations hydrologiques pouvant survenir au cours de l'année sur une même zone humide (Hefting et al., 2004, Couwenberg et al., 2022 et Mander et al., 2025).

Régime tidal

L'alternance du cycle des marées à différentes échelles temporelles, l'ampleur des différents régimes tidaux existants et les conditions locales spécifiques en zones côtières rendent difficile de statuer sur des effets stimulants ou inhibant du régime tidal sur les processus liés au carbone et aux GES (Huang et al., 2022, Mayen et al., 2024, Wang et al., 2016, Gong et al., 2023, Rosentreter et al., 2021, Arias-Ortiz et al., 2024, Yang et Silver, 2019 et Emery et al., 2019).

Potentiel Hydrogène

Le pH pour la plupart des processus ayant des répercussions sur les changements climatiques se situe en général dans une large gamme de valeurs autour de l'équilibre entre acidité et alcalinité. Un pH acide peut ralentir de manière importante la décomposition de la matière organique et avoir un impact positif sur le climat en conservant les stocks de carbone en place même si l'activité photosynthétique peut être affectée (Gorham, 1991). En revanche, les émissions de N₂O sont fortement favorisées dans des conditions acides inférieures à 4-5 de pH (Hefting et al., 2013).

Salinité

La salinité désigne la concentration en sels dissous dans l'eau, en particulier du chlorure de sodium. Dès lors qu'elle s'élève, la concentration en sel a tendance à atténuer la croissance de la végétation et donc la captation de carbone mais aussi l'activité des micro-organismes responsables de la respiration aérobie ou de la dénitrification (Rosentreter et al., 2021). L'émission de CH₄ est considérée comme peu significative au-delà de 18 gNaCl/L mais peut demeurer importante pour des valeurs de salinité faibles. Les secteurs de salinité moyenne à élevée seraient ainsi bien moins émetteurs de ce GES que les secteurs d'eau douce (Poffenberger et al., 2011).

Tableau 3 : Facteurs abiotiques pédoclimatiques et processus biogéochimiques en zones humides

| Facteurs | Captation CO ₂ (production primaire brute) | Émissions CO ₂ (respiration aérobie) | Emissions CH ₄ | Emissions N ₂ O |
|------------------------------------|---|---|---|--|
| Pluviométrie | Moyenne Zhang et al., 2018 Song et al., 2016 | Faible à moyenne Zhang et al., 2025 Seok-Hee et al., 2018 | Elevée Zhang et al., 2025 | Elevée Zhang et al., 2023 |
| Température | 10-34°C (air) Cornic, 2025 | 5-55°C (sol) Kätterer et al., 1998 Richardson et al., 2012 Sierra et al., 2015 | 20-42°C (sol) Morant et al 2020 Martinez- Eixarch et al., 2023 | 25-60°C (sol) Curie, 2006 |
| Concentration en carbone organique | [Corg] moyenne à élevée Laboubée, 2007 Harper, 2024 | [Corg] élevée en conditions aérobies Li et al., 2021 Jurasinski, 2016 | [Corg] élevée en conditions anaérobies Grunfeld et Brix, 1999 | [Corg] élevée en conditions anaérobies partielles Hill et Cardaci, 2004 |
| Qualité de la matière organique | Composés humiques Reddy et Delaune, 2008 | Carbohydrates Reddy et Delaune, 2008 | Carbohydrates Villa et al., 2018 | Carbohydrates Rapin et al., 2021 |
| Teneur en argile | [argile] moyenne à élevée Puigdefabregas, 2005 | [argile] faible Manjaiah et al., 2010 Meersmans et al., 2008 | [argile] moyenne à élevée Keiluweit et al., 2018 Torres-Alvarado et al., 2005 | [argile] moyenne à élevée Pinay et al 2002 et 2007 |
| Ratio C/N du sol | Entre 13 et 26 Zeng et al., 2017 | < 15-25 Rapin et al., 2021 Chabaliere et al., 2006 | Entre 10 et 18 Chen et al., 2024 Wang et al., 2024b | <18-19 Wang et al., 2024b Yao et al., 2022 |

Pluviométrie

Les précipitations ont une forte influence sur les processus biogéochimiques en zones humides. Elles influent sur l'humidité du sol et les concentrations en oxygène dissous, l'apport de matières en suspension (carbone organique, nitrates). L'augmentation des précipitations a tendance à augmenter la teneur en humidité du sol et les niveaux des nappes, ainsi que potentiellement les processus anaérobies comme la méthanogenèse (Clément et al., 2002 et Clément et al., 2003). A l'inverse, des années plus sèches favorisent les processus aérobies de décomposition de la matière organique tandis que la situation intermédiaire est davantage favorable à la croissance des plantes en générale. Il en résulte des situations contrastées quant aux répercussions climatiques, les années très pluvieuses occasionnant d'importantes émissions de CH₄ (Song et al., 2018 ; Zhang et al., 2025).

Température

La température influence fortement l'activité des êtres vivants et la cinétique des réactions chimiques impactant le climat. La tolérance de la végétation à la température est moins élevée que celles des micro-organismes responsables de la décomposition de la matière organique, en particulier au-delà de 34°C. La méthanogenèse reste particulièrement stimulée entre 20 jusqu'à 42°C, tandis que la respiration aérobie et l'émission de N₂O peuvent être effectives au-delà de 50°C (Curie, 2006 ; Richardson et al., 2012 ; Morant et al., 2020 ; Martinez-Eixarch et al., 2023 et Cornic, 2025).

Concentration en carbone organique

Une concentration en carbone organique moyenne à élevée est globalement favorable à la croissance de la végétation, mais également à la respiration aérobie, la méthanogenèse et à la dénitrification si les conditions sont favorables (Harper, 2024 ; Li et al., 2021 ; Grunfeld et Brix, 1999 et Hill et Cardaci, 2004). En effet, le carbone organique constitue une source d'énergie pour les processus de décomposition de la matière organique aussi bien aérobies que anaérobies. Il en résulte des effets contrastés sur le climat, les stocks importants de carbone organique existants seraient à préserver le plus possible pour éviter des potentielles émissions de GES dans l'atmosphère (Rapin et al., 2021).

Qualité de la matière organique du sol

L'humus, associé à d'autres composés en sols minéraux comme les argiles, stimulerait la pousse de la végétation en structurant le sol et en retenant certains nutriments. Les composés humiques sont en revanche plus difficilement minéralisables par les micro-organismes. A l'inverse, les carbohydrates correspondent à du carbone labile facilement utilisable par les micro-organismes responsables de la décomposition de la matière organique. La proportion entre ces composés dans les sols peut influencer la prévalence des processus biogéochimiques ayant des impacts positifs ou négatifs sur le climat (Reddy et Delaune, 2008 et Rapin et al., 2021).

La teneur en argile influence positivement la photosynthèse *via* la formation de complexes argilo-humiques. Des sols riches en argile présentent des teneurs en oxygène moins élevées que d'autres sols minéraux. Il en résulte que les processus aérobies fonctionnent de manière moins efficace mais les processus anaérobies peuvent être davantage stimulés en particulier la méthanogenèse (Meersmans et al., 2008 ; Torres-Alvarado, 2005).

La production primaire est favorisée à des valeurs variables de rapport C/N. Le rapport C/N exerce par ailleurs une influence importante sur les émissions de GES notamment le CO₂, le CH₄ ou le N₂O. Entre 10 et 18, les émissions de CH₄ sont potentiellement plus importantes tandis que les émissions de CO₂, de N₂O deviennent significatives en dessous de 15-25 et peuvent être très élevées à des faibles valeurs de rapport C/N dans le dernier cas (Rapin et al., 2021 ; Chen et al., 2024 ; Yao et al., 2022). De manière générale, cela signifie davantage d'émissions de GES plus la teneur en azote augmente par rapport à la teneur en carbone.

Tableau 4 : Facteurs biotiques et processus biogéochimiques en zones humides

| Facteurs | Captation CO ₂ (production primaire brute) | Émissions CO ₂ (respiration aérobie) | Emissions CH ₄ | Emissions N ₂ O |
|-----------------------------------|---|--|--|---|
| Espèces exploitatives | Augmentation forte Wright et al., 2004 Scott et al., 2014 | Augmentation forte Ibanez et al., 1999 Wright et al., 2004 | | |
| Végétation lignifiée | Augmentation Bridgham et al., 2006 | Diminution Rice, 2005 | Diminution Guérin, 2006 | Diminution Abalos et al., 2022 |
| Végétation à aérénchymes | Augmentation Walter and Heimann, 2000 Iqbal et al., 2021 | Augmentation Brix et al., 2001 Iqbal et al., 2021 | Augmentation forte Xiao et al., 2024 Iqbal et al., 2021 | Augmentation à diminution Wang et al., 2018 Ley et al., 2018 |
| Végétation arborée | Augmentation forte Bridgham et al., 2006 Krause et al., 2022 | Augmentation à diminution Tang et al., 2020 Yang et al., 2022 | Augmentation Barba et al., 2018 Jeffrey et al., 2023 | Augmentation à diminution Yu et al., 2022 Wen et al., 2017 Mander et al., 2021 |
| Types de communautés microbiennes | Micro-organismes autotrophes Savelli et al., 2024 Hamard et al., 2025 | Micro-organismes hétérotrophes Schiff et al., 1998 Narowe et al., 2019 | Archées et bactéries méthanogènes hétérotrophes Villa et al., 2020 Bechtold et al., 2025 | Bactéries dénitrifiantes hétérotrophes Hénault et Germon, 1995 Curie et al., 2006 |

Type de végétation

Le type et l'espèce de la végétation hygrophile considérée jouent un rôle important dans le cycle du carbone et de l'azote en lien avec la captation de carbone et l'émission de GES.

Certaines plantes vasculaires de zones humides peuvent faciliter les échanges de gaz entre la zone anoxique et la zone oxique du sol, en particulier celles présentant des organes dotés d'aérenchyme. Cela peut favoriser l'échange de l'O₂ et de CO₂ nécessaire à la physiologie des plantes de zones humides. Il en résulte également des émissions importantes de CH₄ importantes par ces types de plantes (Walter and Heimann, 2000 ; Xiao et al., 2024).

Selon les types de végétation, la quantité totale de biomasse et la durée de vie des organes des végétaux peuvent varier. Les stratégies de croissance des espèces exploitatives conduisent à produire davantage de biomasse que les espèces conservatives mais les tissus végétaux produits sont plus facilement dégradables et minéralisables (Ibanez et al., 1999 et Wright et al., 2004). La partie lignifiée des espèces végétales ligneuses sont plus difficilement dégradables par les différents processus de décomposition (Rice, 2005 ; Guérin, 2006 et Abalos et al., 2022). Les végétations arborées sont susceptibles de davantage capter et de séquestrer du carbone dans leur biomasse, notamment aérienne, que les autres types de plantes. L'influence de la végétation arborée sur les émissions de gaz à effet de serre est variable. En particulier, de la même manière que les plantes à aérenchyme, les vaisseaux conducteurs de sève et les lenticelles peuvent servir de vecteurs d'émission pour le CH₄ en période d'inondation prolongée (Jeffrey et al., 2023).

Type de communautés microbiennes

Les processus de décomposition de la matière organique telles que la méthanogenèse, la méthanotrophie et la dénitrification résultent de l'action de communautés de micro-organismes (archées, bactéries). La composition et l'activité de ces communautés microbiennes influent sur les émissions de gaz à effet de serre comme le CO₂, le CH₄ ou le N₂O (Hamard et al., 2025 ; Narrowe et al., 2019 ; Villa et al., 2020 et Curie et al., 2006).

Tableau 5 : Autres facteurs biotiques et processus biogéochimiques en zones humides

| Facteurs | Captation CO ₂ (production primaire brute) | Émissions CO ₂ (respiration aérobie) | Emissions CH ₄ | Emissions N ₂ O |
|----------------------------------|--|---|---|--|
| Stade trophique eutrophe | Augmentation Pinay et al., 2018 Xiao et al., 2024 | Augmentation forte Pinay et al., 2018 Wright et al., 2009 | Augmentation IPCC, 2014 Xiao et al., 2024 | Augmentation forte Pinay et al., 2018 IPCC, 2014 |
| Bioturbation | Augmentation à diminution Coverdale et al., 2014 Atwood et al., 2015 | Augmentation Coverdale et al., 2014 Agusto et al., 2022 | Augmentation à diminution Rowe et al., 2022 Agusto et al., 2022 Qin et al., 2024 | Augmentation à diminution Otero et al., 2020 An et al., 2022 |
| Déséquilibre de niveau trophique | Diminution forte Wilmers et al., 2012 Atwood et al., 2015 | Augmentation Atwood et al., 2015 | Augmentation à diminution Winton et al., 2017 Malhi et al., 2022 | Augmentation à diminution Winton et al., 2017 Malhi et al., 2022 |

| | | | | |
|----------------------------|--|---|---|---|
| Âge de l'écosystème | Jeune Arrouays et al., 2002 Tian et al., 2024 | Jeune Carrère et al., 2024 Schuster et al., 2024 | Jeune Carrère et al., 2024 Schuster et al., 2024 | Jeune Carrère et al., 2024 Schuster et al., 2024 |
|----------------------------|--|---|---|---|

Stade trophique et bioturbation

L'eutrophie a tendance à engendrer une augmentation des flux sortants de CH₄ et une forte augmentation d'émissions de CO₂ et de N₂O qui contrecarrent l'augmentation de la productivité primaire (Pinay et al., 2018 et Xiao et al., 2024).

La bioturbation par les espèces animales aurait des effets contradictoires sur la photosynthèse et les émissions de GES. Une bioturbation élevée entraînerait une augmentation de la respiration du fait de la réoxygénation des sédiments ou des horizons du sol (Coverdale et al., 2014 ; Atwood et al., 2015 ; Rowe et al., 2022 et An et al., 2022).

Âge de l'écosystème

L'âge de l'écosystème a une influence importante sur la production primaire et les flux de GES avec un bilan contrasté. Un écosystème jeune présenterait des taux de croissance végétative plus élevés qu'un écosystème mature ; mais également des émissions de GES carbonés et azotés potentiellement plus importantes. A long terme, le stock de carbone dans les écosystèmes mature peut être bien plus conséquent que pour de jeunes écosystèmes (Arrouays et al., 2002 ; Carrère et al., 2024 et Schuster et al., 2024). Par exemple, l'accumulation de carbone organique dans une tourbière peut prendre des milliers d'années avant d'atteindre quelques mètres de profondeur (Mitra et al., 2005).

Tableau 6 : Facteurs liés aux changements climatiques et processus biogéochimiques en zones humides

| Facteurs | Captation CO ₂ (production primaire brute) | Émissions CO ₂ (respiration aérobie) | Emissions CH ₄ | Emissions N ₂ O |
|-------------------------------|--|--|---|---|
| Elévation de la température | Augmentation Bacon et al., 2017 | Augmentation forte Hagerty et al., 2014 | Augmentation forte Yvon-Durocher et al., 2017 | Augmentation Bahram et al., 2022 |
| Vagues de chaleur | Diminution Gonzalez-Garcia et al., 2023 Hu et al., 2020 | Augmentation Anjileli et al., 2021 Lu et al., 2024 | Augmentation Lippmann et al., 2024 Bansal et al., 2023 | Augmentation Comer-Warner et al., 2023 Cheng et al., 2020 |
| Pluies intenses - inondations | Diminution Zhang et al., 2025 | Diminution à Augmentation Seok-Hee et al., 2018 Abril et Borges, 2019 | Augmentation forte Zhang et al., 2025 Zheng et al., 2023 | Augmentation Zhang et al., 2025 Zhang et al., 2023 |
| Sécheresse prolongée | Diminution forte Han et al., 2023 Li et al., 2024 | Augmentation forte Stirling et al., 2020 | Diminution forte Stirling et al., 2020 | Augmentation à diminution Stirling et al., 2020 Kasak et al., 2022 |

| | | | | |
|---|--|---|---|---|
| Variabilité accrue du régime de précipitation | Diminution à augmentation Fay et al., 2016 Shuwen et al., 2004 | Augmentation à diminution Gao et al., 2018 Salimi et al., 2021 | Diminution à augmentation Tangen et Bansal, 2019 Cui et al., 2024 Kalhori et al., 2024 | Augmentation forte Barrat et al., 2020 |
| Elévation du niveau marin | Diminution Kirwan et al., 2012 Zhu et al., 2022 | Diminution à augmentation McLeod et al., 2011 Morant et al., 2020 | Diminution Vizza et al., 2017 Grillas et al., 2023 Hartman et al., 2024 | Augmentation à diminution Yang et Silver, 2016 Rosentreter et al., 2021 Doroski et al., 2019 |

Changements climatiques

De manière générale, la réponse et la résilience des zones humides face aux changements climatiques dépendra beaucoup des altérations et de modifications de leur structure, de leur composition et de leur fonctionnement (Petrescu et al., 2015).

L'élévation de la température favorise les processus biogéochimiques de manière générale. Elle stimulerait davantage la respiration aérobie et la méthanogenèse que la photosynthèse et la méthanotrophie (Hagerty et al., 2014 ; Yvon-Durocher et al., 2017). De trop fortes températures et notamment l'augmentation de la durée et de l'intensité des vagues de chaleur impacte négativement la croissance des plantes tout en favorisant les processus de minéralisation de la matière organique (Gonzalez-Garcia et al., 2021 ; Anjileli et al., 2021 ; Comer-Warner et al., 2023 et Lippmann et al., 2024).

Des pluies plus intenses et des inondations prolongées favorisent grandement les émissions de CH₄. L'émission de N₂O serait accentuée du fait du lessivage des sols tandis que la photosynthèse pourrait être perturbée du fait de conditions d'inondations prolongées (Zheng et al., 2023 et Zhang et al., 2025). A l'inverse, les sécheresses sont amenées à augmenter dans le cadre du réchauffement climatique notamment en raison de l'augmentation de la température impliquant une augmentation de l'évapotranspiration et de l'évaporation du sol. Cela aurait pour effet de diminuer fortement la productivité primaire et d'augmenter fortement la respiration aérobie à l'inverse. Les émissions de CH₄ seraient fortement réduites également du fait de conditions aérobies (Li et al., 2024 ; Stirling et al., 2020 et Kasak et al., 2022). Dans un contexte de changements climatiques, des périodes de sécheresse et d'humidité vont avoir des effets variables sur l'émission ou l'accumulation de carbone dans les zones humides selon les processus aérobies et anaérobies mis en œuvre. Les émissions de N₂O augmenteraient de manière marquée du fait de la plus grande variabilité du régime de précipitation (Barrat et al., 2020).

Les zones humides littorales sont exposées au risque d'élévation du niveau marin en raison du changement climatique. La photosynthèse en zones littorales serait affectée par de plus courtes périodes d'activité photosynthétique du fait de la hausse marine et de la présence accrue de sel pour les secteurs peu salés. L'élévation du niveau marin engendrerait une diminution des émissions de CH₄ du fait de la salinisation. Des effets variables sont relevés concernant la respiration aérobie et la dénitrification (Zhu et al., 2022 ; Morant et al., 2020 ; Grillas et al., 2023 et Rosentreter et al., 2021).

Tableau 7 : Altérations anthropiques et processus biogéochimiques en zones humides

| Facteurs | Captation CO ₂ (production primaire brute) | Émissions CO ₂ (respiration aérobie) | Emissions CH ₄ | Emissions N ₂ O |
|---------------------------|---|---|---|---|
| Destruction (aménagement) | Diminution forte Reza-Pezeshki, 2016 Zhang et al., 2020 | Augmentation forte Zhang et al., 2020 | Augmentation Rosentreter et al., 2021 | Augmentation Rosentreter et al., 2021 |
| Drainage | Diminution Cloern et al., 2021 | Augmentation forte Kayranli et al., 2010 Günther et al., 2020 | Diminution Augustin et al., 1998 Cui et al., 2024 | Augmentation Augustin et al., 1998 Bahram et al., 2022 |
| Prélèvement d'eau | Augmentation à diminution Glanville et al., 2023 Boldt et al., 2025 | Augmentation Bernadez et al., 1993 Les Landes et al., 2014 | Diminution Bernadez et al., 1993 Rizzo et al., 2015 | Augmentation à diminution Li et al., 2023 Hefting et al., 2004 |
| Création de plans d'eau | Augmentation à diminution Pedersen et al., 2013 Rabaey et al., 2024 | Augmentation à diminution Girard, 2024 Rabaey et al., 2024 | Augmentation Mitsch, 2016 Girard, 2024 | Augmentation à diminution Cooke et al., 2009 Audet et al., 2024 |
| Eutrophisation | Augmentation Zhang et al., 2022 Langley et Megonigal, 2010 | Augmentation forte Liu et Greaver, 2009 Turner et al., 2009 | Augmentation Tanner et al., 1997 Boon et al., 1997 | Augmentation forte Davidson et al., 2000 Kuzakov et al., 2010 |

Un même type de zone humide peut agir comme une source de carbone ou comme un puits de carbone selon son état de dégradation (Evans et al., 2016). La préservation des zones humides ainsi que de leur environnement proche (zone tampon, zone contributive) apparaît comme une priorité afin de préserver les stocks de carbone existants, augmenter la séquestration de carbone à long terme et éviter les émissions de gaz à effet de serre en cas de dégradation (Ma et al., 2025).

Destruction

La destruction des zones humides détériore significativement les stocks de carbone sur place et empêche la captation de carbone future par photosynthèse. Durant l'exposition du sol ou des sédiments excavés à l'air libre, la respiration aérobie peut être conséquente (Zhang et al., 2020 et Rosentreter et al., 2021).

Drainage et prélèvement d'eau

Le drainage, en abaissant les niveaux d'eau, tend à diminuer les émissions de CH₄ mais en revanche à augmenter fortement la respiration aérobie et à favoriser l'émission de N₂O et donc induit un bilan GES globalement défavorable au climat dans la plupart des cas (Günther et al., 2020 ; Cui et al., 2024 et Bahram et al., 2022). La production primaire brute de l'écosystème pourrait être altérée également (Cloern et al., 2021). Le prélèvement d'eau peut présenter des

effets similaires au drainage concernant l'émission de CO₂ et de CH₄; ainsi que des effets plus contrastés concernant la croissance de la végétation et la dénitrification (Boldt et al., 2025 ; Bernadez et al., 1993 ; Li et al., 2023).

Création de plans d'eau

La création de plans d'eau peut altérer le fonctionnement biogéochimique des zones humides. Une augmentation des émissions de CH₄ est pressentie du fait des conditions d'inondation permanentes et des effets variés sur les autres processus (Mitsch, 2016 et Girard, 2024).

Eutrophisation

L'apport de nutriments dans les zones humides, par exemple *via* les engrais azotés en provenance du bassin versant, peut dans un premier temps booster la croissance des plantes et les entrées de carbone dans l'écosystème. En revanche, l'eutrophisation stimule la décomposition de la matière organique et la sortie de carbone de l'écosystème de manière plus conséquente que la production primaire par différents processus engendrant notamment l'émission de CO₂ et l'émission de N₂O. L'émission de N₂O est particulièrement sensible aux concentrations de nitrates élevées en zones humides (Zhang et al., 2022 ; Bonetti et al., 2021 ; Liu et Greaver, 2009 ; Boon et al., 1997 ; Davidson et al., 2000 et Kuzyakov et al., 2010).

BIBLIOGRAPHIE (Partie 1)

Abalos, et al. (2022). Predicting field N₂O emissions from crop residues based on their biochemical composition: A meta-analytical approach. *Science of the Total Environment*, 812, 152532. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150111>

Abril, G., & Borges, A. V. (2019). Ideas and perspectives: Carbon leaks from flooded land: Do we need to replumb the inland water active pipe? *Biogeosciences*, 16 (4), 769–784. <https://doi.org/10.5194/bg-16-769-2019>

Adamus, P. R., Clairain, E. J., Smith, R. D., & Young, R. E. (1987). *Wetland Evaluation Technique (WET), Volume II: Methodology* (Operational Draft). U.S. Army Corps of Engineers, Waterways Experiment Station. <https://semspub.epa.gov/work/01/463457.pdf>

ADEME. (2024). *Tout comprendre sur le changement climatique*. Clés pour agir. https://librairie.ademe.fr/index.php?controller=attachment&id_attachment=4075&preview

Afonso, M et al. (2025). *Les écosystèmes carbone bleu : typologie des milieux puits de carbone au sein de l'Agglomération de La Rochelle*. https://lienss.univ-larochelle.fr/IMG/pdf/bd-livret-carbone-bleu-2025-1_compressed.pdf

Agusto, F. B., Qin, G., Thibodeau, B., Tang, J., Zhang, J., Zhou, J., Wu, J., Zhang, L., Thapa, P., Wang, F., & Cannicci, S. (2022). Fiddler crab burrows enhance CO₂ and CH₄ efflux in saltmarsh. *Ecological Indicators*, 144, 109538. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109538>

Allen, G., H. (2022). Cause of the 2020 surge in atmospheric methane clarified. *Nature*, 612 (7940), 413-414. doi: [10.1038/d41586-022-04352-6](https://doi.org/10.1038/d41586-022-04352-6)

- An, T., Wu, Q., Zhang, Q., Cai, Y., Chen, L., & Yu, G. (2022). Aggravation of nitrous oxide emissions driven by burrowing crab activities in intertidal marsh soils: Mechanisms and environmental implications. *Soil Biology and Biochemistry*, 171, 108732. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108732>
- Anderson, P. (2024). *Carbon in Ecosystems – management, restoration & creation for carbone capture*. CIEEM. <https://cieem.net/resource/carbon-and-ecosystems-restoration-and-creation-to-capture-carbon/>
- Anjileli, H. et al. (2021). Extreme heat events heighten soil respiration. *Sci Rep*, 11, 6632. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85764-8>
- Arias-Ortiz et al. (2024). Methane fluxes in tidal marshes of the conterminous United States. *Global Change Biology*, 30(2), e17462. <https://doi.org/10.1111/gcb.17462>
- Arrouays D., Balesdent J., Germon J-C., Jayet P-A., Soussana J-F., Stengel P. (2002). *Contribution à la lutte contre l'effet de serre, Stocker du carbone dans les sols agricoles de France ? Synthèse du rapport d'expertise scientifique réalisé par l'INRA à la demande du Ministère de l'Écologie et du Développement durable*, 33 p.
- Aselmann, I., & Crutzen, P. J. (1989). Global distribution of natural freshwater wetlands and rice paddies, their net primary productivity, seasonality and possible methane emissions. *Ecological Modelling*, 46 (3–4), 343–373. <https://doi.org/10.1007/BF00052709>
- Audet, J., Larsen, S. E., Andersen, P. M., Baattrup-Pedersen, A., Futter, M., Hoffmann, C. C., & Kronvang, B. (2024). Nutrient enrichment—but not warming—increases nitrous oxide emissions from shallow lake mesocosms. *Limnology and Oceanography*, 9999, 1-12. <https://doi.org/10.1002/lno.12709>
- Augustin, J., Merbach, W., & Rogasik, J. (1998). Factors influencing nitrous oxide and methane emissions from minerotrophic fens in northeast Germany. *Biology and Fertility of Soils*, 28, 1–4. <https://doi.org/10.1007/s003740050455>
- Atwood, T. B. et al (2015). Predators help protect carbon stocks in blue carbon ecosystems. *Nature Climate Change*, 5, 933–938. <https://doi.org/10.1038/nclimate2763>
- Bacon, K. L. et al. (2017). *Questioning ten common assumptions about peatlands*. https://eprints.whiterose.ac.uk/id/eprint/119944/1/map_19_12.pdf
- Bahram, M. et al. (2022). Structure and function of the soil microbiome underlying N₂O emissions from global wetlands. *Nat. Commun.*, 13, 1430. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-29161-3>
- Baize, D., & Girard, M.-C. (2009). *Référentiel pédologique 2008* (2^e éd.). INRA, Association Française pour l'Étude des Sols. https://www.afes.fr/wp-content/uploads/2023/10/Referentiel_Pedologique_2008.pdf
- Baize, D. (2018). *Guide des analyses en pédologie*. INRA Éditions. <https://bibliotheque.univ-catholille.fr/Default/doc/SYRACUSE/583639/guide-des-analyses-en-pedologie-denis-baize>
- Bansal, S et al. (2023). Large increases in methane emissions expected from North America's largest wetland complex. *Science Advances*, 9 (9), eade1112 DOI: [10.1126/sciadv.ade1111](https://doi.org/10.1126/sciadv.ade1111)
- Bansal, S et al. (2023). Practical guide to measuring wetland carbon pools and fluxes. *Wetlands*, 43, 105. <https://doi.org/10.1007/s13157-023-01722-2>
- Barba, J. et al. (2018). Methane emissions from tree stems: a new frontier in the global carbon cycle. *New Phytologist*, 222 (1), 18-28. <https://doi.org/10.1111/nph.15582>

- Barnaud, G., & Fustec, E. (Eds.). (2007). *Conserver les zones humides : Pourquoi ? Comment ?* Éditions Quae. <https://www.quae.com/produit/101/9782759226344/conserver-les-zones-humides-pourquoi-comment>
- Bar-On, Y. M., Phillips, R., Rood, M., et al. (2025). Recent gains in global terrestrial carbon stocks are mostly stored in nonliving pools. *Science*, 387 (6740), 1291-1295. <https://doi.org/10.1126/science.adk1637>
- Barrat, H., et al. (2020). The impact of drought and rewetting on N₂O emissions from soil in temperate and Mediterranean climates. *European Journal of Soil Science*, 71 (6), 1045–1057. <https://doi.org/10.1111/ejss.13015>
- Basile-Doelsch, I., Balesdent, J., and Pellerin, S. (2020). Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosciences*, 17, 5223–5242. <https://doi.org/10.5194/bg-17-5223-2020>
- Bastviken, D., Cole, J. J., Pace, M. L., & Tranvik, L. J. (2004). Methane emissions from lakes: Dependence of lake characteristics, two regional assessments, and a global estimate. *Global Biogeochemical Cycles*, 18 (4), GB4009. <https://doi.org/10.1029/2004GB002238>
- Batistel, S. C. et al. (2022). Salinity exerted little effect on decomposition of emergent macrophytes in coastal peatlands. *Aquatic Botany*, 175, 103446. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2021.103446>
- Bechtold, M. et al. (2025). Metabolic interactions underpinning high methane fluxes across terrestrial freshwater wetlands. *Nat. Commun.*, 16, 944. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-56133-0>
- Beetz, S., Liebersbach, H., Glatzel, S., Jurasinski, G., Buczko, U., & Höper, H. (2013). Effects of land use intensity on the full greenhouse gas balance in an Atlantic peat bog. *Biogeosciences*, 10 (6), 1067–1082. <https://doi.org/10.5194/bg-10-1067-2013>
- Bernadez, L. A. et al. (1993). Ecological impact of groundwater extraction on wetlands (Douro Basin, Spain). *Journal of Hydrology*, 141 (1–4), 219–238. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(93\)90051-A](https://doi.org/10.1016/0022-1694(93)90051-A)
- Björkman, O. (1966). The Effect of Oxygen Concentration on Photosynthesis in Higher Plants. *Physiologia Plantarum*, 19 (3), 618–633. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1966.tb07046.x>
- Bogard, M. J. et al. (2017). Using oxygen stable isotopes to quantify ecosystem metabolism in northern lakes. *Biogeochemistry*, 133, 347–364. <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0338-5>
- Boldt, L., Ottosen, C.-O., Kätterer, T., & Dinesen, L. (2025). Agronomic and economic effects of wetlands on crop yields using precision agriculture data. *Agricultural Systems*, 222, 104169. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2024.104169>
- Boon, P. I. Lee, K. (1997). Methane oxidation in sediments of a floodplain wetland in south-eastern Australia. *Letters in Applied Microbiology*, 25 (2), 138-142. <https://doi.org/10.1046/j.1472-765X.1997.00189.x>
- Boonman, A., van Groenigen, K. J., Bloem, J., & van Groenigen, J. W. (2024). Redox potential is a robust indicator for decomposition processes in drained agricultural peat soils: A valuable tool in monitoring peatland wetting efforts. *Geoderma*, 441, 116728. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2023.116728>
- Bopp, L., Lehodey, P., Matear, R. J., et al. (2002). Climate-induced oceanic oxygen fluxes: Implications for the contemporary carbon budget. *Global Biogeochemical Cycles*, 16 (2), 6-1 à 6-13. <https://doi.org/10.1029/2001GB001445>
- Bradley, P. M., Morris, J. T. (1991). Effect of salinity on the critical nitrogen concentration of *Spartina alterniflora* Loisel. *Aquatic Botany*, 43 (2), 149–161. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(92\)90040-P](https://doi.org/10.1016/0304-3770(92)90040-P)
- Bridgman, S. D., Megonigal, J. P., Keller, J. K., Bliss, N. B., & Trettin, C. (2006). The carbon balance of North American wetlands. *Wetlands*, 26 (4), 889-916. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2006\)26\[889:TCBONA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2006)26[889:TCBONA]2.0.CO;2)

- Bridgham, S. D., Cadillo-Quiroz, H., Keller, J. K., & Zhuang, Q. (2013). Methane emissions from wetlands: Biogeochemical, microbial, and modeling perspectives from local to global scales. *Global Change Biology*, 19 (5), 1325–1346. <https://doi.org/10.1111/gcb.12131>
- British Society for Soil Science. (2021). *Science Note : Soil Carbon. Version 2*. https://soils.org.uk/wp-content/uploads/2022/05/BSSS_Science-Note_Soil-Carbon_Final_May22_75YRS_DIGITAL.pdf
- Brix, H., et al. (2001). Are *Phragmites*-dominated wetlands a net source or net sink of greenhouse gases? *Aquatic Botany*, 69(2–4), 312–324. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00145-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00145-0)
- Bromberg Gedan, K., Silliman, B. R., & Bertness, M. D. (2009). Centuries of human-driven change in salt marsh ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 1, 117–141. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163930>
- Burt T.P., Pinay, G. et al. (2002). Water table fluctuations in the riparian zone: Comparative results from a pan-European experiment. *J. Hydrology*. 265: 129-148. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(02\)00102-6](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(02)00102-6)
- Campeau, A., Bishop, K.H., Billett, M.F., Garnett, M.H., Laudon, H., Leach, J.A., Nilsson, M.B., Öquist, M.G., Wallin, M.B. (2017). Aquatic export of young dissolved and gaseous carbon from a pristine boreal fen: Implications for peat carbon stock stability. *Glob. Change Biol.* 23, 5523–5536. <https://doi.org/10.1111/gcb.13815>
- Carrère, P., Lemauviel-Lavenant, S. et Dumont, B. Conserver les « vieilles prairies », un levier efficace pour étendre le bouquet de services. *Fourrages*, 250, 63-77. <http://afpf-asso.fr/index.php?download=5726&token=2b02cf96fcc8dacc4f61f71044a1efcb>
- Cassidy, J. (2014). *Optimisation de la réduction biologique de sulfates pour le traitement des eaux usées : contrôle du processus et utilisation du méthane comme donneur d'électrons*. Biodiversity and Ecology. Université Paris-Est; Università degli studi (Cassino, Italie). <https://theses.hal.science/tel-01206219>
- Castaldelli, G. Et al. (2018). The effect of water velocity on nitrate removal in vegetated waterways. *Journal of Environment Management*, 1 (215), 230-238. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.03.071>
- Centre de ressources milieux humides. (2025). *Nomenclature des installations, ouvrages, travaux et activités (IOTA)*. <https://www.zones-humides.org/reglementation/jurisprudence/eau-et-milieux-aquatiques/nomenclature-iota>
- Chabalière, P. F. et al (2019). *Guide de la fertilisation organique à la Réunion*. <https://www.mvad-reunion.org/wp-content/uploads/2019/10/Guide.pdf>
- Chadburn, S. E., Aalto, T., Aurela, M., Baldocchi, D., Biasi, C., Boike, J., Burke, E. J., Comyn-Platt, E., Dolman, A. J., Duran-Rojas, C., Fan, Y., Friberg, T., Gao, Y., Gedney, N., Göckede, M., Hayman, G. D., Holl, D., Hugelius, G., Kutzbach, L., ... Westermann, S. (2020). Modeled Microbial Dynamics Explain the Apparent Temperature Sensitivity of Wetland Methane Emissions. *Global Biogeochemical Cycles*, 34 (11), e2020GB006678. <https://doi.org/10.1029/2020GB006678>
- Chambers, L. G., Reddy, K. R., Osborne, T. Z., & Davis, S. E. (2019). Toward a mechanistic understanding of “peat collapse” and its potential contribution to coastal wetland loss. *Ecology*, 0 (0), e02720. <https://doi.org/10.1002/ecy.2720>
- Chen, F. et al. (2022). Effects of periodic drying-wetting on microbial dynamics and activity of nitrite/nitrate-dependent anaerobic methane oxidizers in intertidal wetland sediments. *Water Research*, 229, 119436. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.119436>
- Chen, J. et al. (2024). Methane release from tidal wetlands. *Global Change Biology*, 30 (9), e17491. <https://doi.org/10.1111/gcb.17491>

- Chen, Y. et al. (2024). The biological mechanism of a lower carbon/nitrogen ratio increases methane emissions during vegetable waste composting. *Science of the Total Environment*, 955, 177297. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.177297>
- Cheng, J. et al. (2020). Warming Increases Nitrous Oxide Emission from the Littoral Zone of Lake Poyang, China. *Sustainability*, 12 (14), 5674. <https://doi.org/10.3390/su12145674>
- Chmura, G. L., Kellman, L., Guntenspergen, G. R et Van Ardenne, L. (2016). Greenhouse Gas Fluxes from Salt Marshes Exposed to Chronic Nutrient Enrichment. *PLoS ONE*, 11 (2), e0149937. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149937>
- Ciais, P., Sabine, C., Bala, G., Bopp, L., Brovkin, V., Canadell, J., ... & Thornton, P. (2013). Carbon and other biogeochemical cycles. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Chapter 6, pp. 465–570). Cambridge University Press. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/WG1AR5_Chapter06_FINAL.pdf
- CITEPA. (2025). *Rapport Secten – Emissions de gaz à effet de serre et de polluants atmosphériques 1990-2024*. <https://www.citepa.org/donnees-air-climat/donnees-gaz-a-effet-de-serre/secten/>
- Clément, J.-C. (2001). *Les zones humides de fonds de vallée et la régulation des pollutions azotées diffuses*. [Thèse]. Université des Sciences de Rennes. 184p. <https://theses.fr/2001REN10018>
- Clément J.C., G. Pinay, G. et P. Marmonier, P. (2002). Seasonal dynamics of denitrification along topohydrosequences in three different riparian wetlands. *J. Environmental Quality*, 31, 1025-1037. <https://hal.science/hal-01682405v1>
- Clément, J.C., Aquilina, L., Bour, O., Plaine, K., Burt, T. et Pinay, G. (2003). Hydrological flowpaths and nitrate removal within a riparian floodplain along a 4th order stream in Brittany (France). *Hydrological Processes*, 17, 1177-1195. <https://doi.org/10.1002/hyp.1192>
- Clément, J.C., Holmes, R.M., Peterson, B. et Pinay, G. (2003). Isotopic investigation of denitrification in a riparian ecosystem in northwest France. *J. Applied Ecology*. 40 (6), 1035-1048. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00854.x>
- Clément, J.C., Shrestha, J., Ehrenfeld, J.G. et Jaffé, P.R. (2005). Ammonium oxidation coupled to dissimilatory reduction of iron under anaerobic conditions in wetlands soils. *Soil Biol. Biochem*, 37, 2323-2328 <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.03.027>
- Cloern, J. E. Et al (2021). On the human appropriation of wetland primary production. *Science of the Total Environment*, 785, 147097. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147097>
- Comer-Warner, S., Jones et al. (2022). *Spartina alterniflora* has the highest methane emissions in a St. Lawrence estuary salt marsh. *Environmental Research Ecology*, 1 (2), 011003. <https://doi.org/10.1088/2752-664X/ac706a>
- Comer-Warner, S.A., Ullah, S., Dey, A. et al. (2024). Elevated temperature and nutrients lead to increased N₂O emissions from salt marsh soils from cold and warm climates. *Biogeochemistry*, 167, 21–37. <https://doi.org/10.1007/s10533-023-01104-0>
- Condron, L. M. et al. (2010). The Role of Microbial Communities in the Formation and Decomposition of Soil Organic Matter. *Soil Microbiology and Sustainable Crop Production*, Springer, Dordrecht, 81-118. doi.org/10.1007/978-90-481-9479-7_4
- Cornic, G. (2025). Effets de la température sur la photosynthèse. *Encyclopédie de l'Environnement*. <https://www.encyclopedie-environnement.org/vivant/effets-temperature-sur-photosynthese/>

- Cotrufo, M.F., Wallenstein, M.D., Boot, C.M., Deneff, K., Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology* 19, 988–995. <https://doi.org/10.1111/gcb.12113>
- Cotrufo, M. F. et Lavallée, J.M. (2022). Chapter One - Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. *Advances in Agronomy*, 172, 1-66. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2021.11.002>
- Couwenberg, J., Dommain, R., & Joosten, H. (2022). *Emissions from peatlands: A global overview*. Ramsar Scientific and Technical Briefing Note. https://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/library/2_couwenberg-emissions_from_peatlands.pdf
- Coverdale T.C. et al. (2014) Indirect Human Impacts Reverse Centuries of Carbon Sequestration and Salt Marsh Accretion. *PLoS ONE*, 9 (3), e93296. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093296>
- Crooks, S., Sutton-Grier, A. E., Troxler, T. G., Herold, N., Bernal, B., Schile-Beers, L., & Wirth, T. (2018). Coastal wetland management as a contribution to the US National Greenhouse Gas Inventory. *Nature Climate Change*, 8 (12), 1109-1112. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0345-0>
- Cui, M. et al. (2015). Anaerobic oxydation of methane : an “active” microbial process. *Microbiology Open*, 4(1), 1-11. <https://doi.org/10.1002/mbo3.232>
- Cui, S., Liu, P., Guo, H., Nielsen, C. K., Pullens, J. W. M., Chen, Q., Pugliese, L., & Wu, S. (2024). Wetland hydrological dynamics and methane emissions. *Communications Earth & Environment*, 5 (1), 1-17. <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01635-w>
- Curie, F. (2006). *Rétention de nitrate dans les zones humides riveraines : rôle des facteurs hydrologiques, géomorphologiques et biogéochimiques : approche multi-échelle dans le bassin de la Seine*. Thèse en sciences de l'eau - Université Pierre et Marie Curie, France. <https://www.sudoc.abes.fr/cbs/DB=2.1/SRCH?IKT=12&TRM=115270205>
- Dausse, A. (2022). Fonctionnement des zones humides. Communication personnelle.
- Davidson, E.A et al. (2000). Testing a Conceptual Model of Soil Emissions of Nitrous and Nitric Oxides: Using two functions based on soil nitrogen availability and soil water content, the hole-in-the-pipe model characterizes a large fraction of the observed variation of nitric oxide and nitrous oxide emissions from soils, *BioScience*, 50 (8), 667–680. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0667:TACMOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0667:TACMOS]2.0.CO;2)
- Davidson, N. C. (2014). How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65 (10), 934–941. <https://doi.org/10.1071/MF14173>
- Davidson, N. C. et Finlayson, C. M. (2019). Updating global coastal wetland areas presented in Davidson and Finlayson (2018). *Marine and Freshwater Research*, 70 (8), 1195–1200. <https://doi.org/10.1071/mf19010>
- Davidson, N. C., Fluett-Chouinard, E. et Finlayson, C. M. (2017). Global extent and distribution of wetlands: trends and issues. *Marine and Freshwater Research*, 69 (4), 620–627. <https://doi.org/10.1071/MF17019>
- DeLaune, R. D. et al. (2003). Impact of Mississippi River freshwater reintroduction on enhancing marsh accretionary processes in a Louisiana estuary. *Estuarine, Coastal et Shelf Science*, 58 (3), 653–662. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(03\)00177-X](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00177-X)

- Doney, S. C., Busch, D. S., Cooley, S. R. et Kroeker, K. J. (2020). The impacts of ocean acidification on marine ecosystems and reliant human communities. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 45, 83–112. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012320-083019>
- Dong, Y. et al. (2025). Divergent impacts of animal bioturbation on methane and nitrous oxide emissions from mariculture ponds. *Water Res.*, 270, 122822. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2024.122822>
- Doroski, A. A., Craig, L. S., & Richardson, C. J. (2019). Greenhouse gas fluxes from coastal wetlands at the intersection of urban pollution and saltwater intrusion: A soil core experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 131, 44-53. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.12.023>
- Drösler, M., Freibauer, A., Christensen, T. R., & Friborg, T. (2008). Observations and Status of Peatland Greenhouse Gas Emissions in Europe. In A. J. Dolman, R. Valentini, & A. Freibauer (Eds.), *The Continental-Scale Greenhouse Gas Balance of Europe* (pp. 243–261). Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-76570-9_12
- Duchaufour, P., Morel, J.-L., & Baize, D. (2024). *Introduction à la science du sol : Sol, végétation, environnement* (2e éd.). Dunod. <https://www.dunod.com/sciences-techniques/introduction-science-du-sol-sol-vegetation-environnement-2>
- Elberling, B., Michelsen, A., Schädel, C. et al. (2013). Long-term CO₂ production following permafrost thaw. *Nature Clim. Change*, 3, 890–894. <https://doi.org/10.1038/nclimate1955>
- Emery, H. E., Laverman, A. M., & Bouskill, N. J. (2021). Tidal rewetting in salt marshes triggers pulses of nitrous oxide emissions but slows carbon dioxide emission. *Geoderma*, 156, 108197. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108197>
- Evans, C.D., Renou-Wilson, F. et Strack, M. (2016). The role of waterborne carbon in the greenhouse gas balance of drained and re-wetted peatlands. *Aquat. Sci.*, 78, 573–590. <https://doi.org/10.1007/s00027-015-0447-y>
- Evans, C. D., Peacock, M., Holden, J., Chapman, P. J., Burden, A., Callaghan, N., ... & Artz, R. R. E. (2021). Overriding CO₂ emissions from declining methane sinks in peatlands. *Nature*, 593 (7858), 548–552. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03523-1>
- Fagherazzi, S., Mariotti, G., Leonardi, N., Canestrelli, A., & Kearney, W. S. (2020). Salt marsh dynamics in a period of accelerated sea level rise. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 125 (7), e2019JF005200. <https://doi.org/10.1029/2019JF005200>
- FAO. (2020). Peatlands mapping and monitoring - recommendations and technical overview. FAO, Rome. <https://doi.org/10.4060/ca8200en>
- Fay, P. A. et al. (2016). Climate change impacts on freshwater wetland hydrology and vegetation cover cycling along a regional aridity gradient. *Ecosphere*, 7 (10), e01504. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1504>
- Fischer, P., & Acreman, M. C. (2004). Wetland nutrient removal: A review of the evidence. *Hydrology and Earth System Sciences*, 8 (4), 673–685. <https://doi.org/10.5194/hess-8-673-2004>
- Fluet-Chouinard et al. (2023). Extensive global wetland loss over the past three centuries. *Nature*, 614, 499–504. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05572-6>
- Fontaine, S. et al. Mechanisms of the Priming Effect in a Savannah Soil Amended with Cellulose. *Soil Science Society of America Journal*, 68 (1), 125-131. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.1250>

- Forum des Marais Atlantiques. (2021). Zones humides de Bretagne : état des lieux des altérations - enjeux de la restauration. 108 pages. <https://bretagne-environnement.fr/notice-documentaire/les-zones-humides-bretagne---etat-lieux-alterations-enjeux-restauration>
- Foster, J. et al. (2012). *Issues Paper : The Role of Wetlands in the Carbon Cycle*. Australian Government - Department of Sustainability, Environment, Water, Population and Communities. <https://www.dcceew.gov.au/water/wetlands/publications/issues-paper-wetlands-role-carbon-cycle>
- Freeman, C., Ostle, N. J., & Kang, H. (2004). An enzymic 'latch' on a global carbon store. *Nature*, 409 (6817), 149. <https://doi.org/10.1038/35051650>
- Friedlingstein, P., O'Sullivan, M., Jones, M. W., Andrew, R. M., Hauck, J., Olsen, A., Peters, G. P., Peters, W., Pongratz, J., Sitch, S., Le Quéré, C., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Alin, S., Aragão, L. E. O. C., Arneeth, A., Arora, V., Bates, N. R., ... Zaehle, S. (2020). Global Carbon Budget 2020. *Earth System Science Data*, 12 (4), 3269-3340. <https://doi.org/10.5194/essd-12-3269-2020>
- Gac, A. et al. (2020). *Le stockage de carbone par les prairies : Une voie d'atténuation de l'impact de l'élevage herbivore sur l'effet de serre*. Institut de l'Élevage - INRA, 12 p., 2010, Collection l'Essentiel. https://hal.inrae.fr/hal-02824535/file/prairies_puit_carbone_1.pdf
- Gao, J. Q. et al (2018). Effects of frequency and intensity of drying-rewetting cycles on *Hydrocotyle vulgaris* growth and greenhouse gas emissions from wetland microcosms. *Catena*, 164, 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.01.006>
- Gayet, G., Feret, T., Lenoir, J., & Merdy, P. (2023). Méthodologie nationale d'évaluation fonctionnelle des zones humides – Fondements théoriques, scientifiques et techniques (Version 2 – 01/09/2023). *Centre de ressources zones humides*. <https://www.zones-humides.org/sites/default/files/pdf/Gayet%20et%20al.%202023%20M%C3%A9th.%20Nat.%20Eval.%20Fct%20ZH%20Fonds%20Th%C3%A9or.%20Sc.%20Tech%20Version%20%2001092023.pdf>
- Gentry, T. J. et al. (2021). *Principles and Applications of Soil Microbiology (3th ed.)*. Academic Press. https://api.pageplace.de/preview/DT0400.9780323851404_A41974362/preview-9780323851404_A41974362.pdf
- Girard, L. et al. (2024). The balance of carbon emissions versus burial in fish ponds: The role of primary producers and management practices. *Aquaculture Reports*, Volume 39, 102456. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.102456>.
- Glanville, K. et al (2023). Effects and significance of groundwater for vegetation: A systematic review. *Science of The Total Environment*, Volume 875, 162577 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162577>.
- Gong, J.C. et al. (2023). Tidal effects on carbon dioxide emission dynamics in intertidal wetland sediments. *Environmental Research*. Volume 238 (Part 1), 117110. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.117110>
- Gonzalez-Garcia, M. P. et al. (2023). Temperature changes in the root ecosystem affect plant functionality. *Plant Communications*, 4 (3), 100514. <https://doi.org/10.1016/j.envc.2022.100361>
- 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>
- Grasset, C., Rodriguez, C., Delolme, C. et al. (2017). Can Soil Organic Carbon Fractions Be Used as Functional Indicators of Wetlands?. *Wetlands*, 37, 1195–1205. <https://doi.org/10.1007/s13157-017-0951-z>
- Grillas, P. et al. (2023). *Émissions de gaz à effet de serre et stocks de carbone organique dans les sédiments d'un échantillon de zones humides en Camargue sur un gradient d'hydrologie et de salinité*. Rapport d'étude. https://tourduvalat.centredoc.fr/index.php?lvl=notice_display&id=62430

- Grunfeld, S. et Brix, H. (1999). Methanogenesis and methane emissions: effects of water table, substrate type and presence of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 64, 63-75. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00010-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00010-8)
- Grybos, M. et al. (2009). Increasing pH drives organic matter solubilization from wetland soils under reducing conditions. *Volume 154 (1-2)*, 13-19. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.09.001>
- Guérin, F. (2006). Emission de gaz à effet de serre (CO₂, CH₄) par une retenue de barrage hydroélectrique en zone tropicale (Petit-Saut, Guyane Française) : expérimentation et Modélisation. Thèse - Université Paul Sabatier - Toulouse III. <https://theses.hal.science/tel-00079947>
- Günther, A., Barthelmes, A., Huth, V., Joosten, H., Jurasinski, G., Koebisch, F., & Couwenberg, J. (2020). Prompt rewetting of drained peatlands reduces climate warming despite methane emissions. *Nature Communications*, 11 (1), 1644. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15499-z>
- Hagerty, S., van Groenigen, K., Allison, S. et al. (2014). Accelerated microbial turnover but constant growth efficiency with warming in soil. *Nature Clim Change*, 4, 903–906. <https://doi.org/10.1038/nclimate2361>
- Hamard, S., Planchenault, S., Walcker, R. et al (2025). Microbial photosynthesis mitigates carbon loss from northern peatlands under warming. *Nature Clim. Change*, 15, 436–443. <https://doi.org/10.1038/s41558-025-02271-8>
- Hambäck, P.A. et al. (2023). Tradeoffs and synergies in wetland multifunctionality: A scaling issue. *Science of Total Environment*, 862, 160746. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160746>
- Hamer, U. et Marschner, B. (2002). Priming effects of sugars, amino acids, organic acids and catechol on the mineralization of lignin and peat. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165 (3), 261-268. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200206\)165:3<261::AID-JPLN261>3.0.CO;2-I](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200206)165:3<261::AID-JPLN261>3.0.CO;2-I)
- Han, H. et al. (2023). Impacts of drought and heat events on vegetative growth in a typical humid zone of the middle and lower reaches of the Yangtze River, China. *Journal of Hydrology*, 620 (B), 129452. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2023.129452>
- Hanson, R.S. et Hanson, T.E. (1996). Methanotrophic bacteria. *Microbiol Rev.*, 60 (2), 439-71. <https://doi.org/10.1128/mr.60.2.439-471.1996>
- Harper, O. (2024). Assessing the Influence of Soil Composition on Plant Growth and Development in USA. *American Journal of Physical Sciences*, 2 (1), 61-72. <https://doi.org/10.47604/ajps.2665>
- Hartman, W., H. et al. (2024). Multiple microbial guilds mediate soil methane cycling along a wetland salinity gradient. *ASM Journals, mSystems*, 9 (1), e00936-23. <https://doi.org/10.1128/msystems.00936-23>
- Hedges, J.I. et al. (1997). What happens to terrestrial organic matter in the ocean? *Organic Geochemistry*, 27 (5-6), 195-212. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(97\)00066-1](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(97)00066-1)
- Hefting, M. M., Bobbink, R., & de Caluwe, H. (2003). Nitrous Oxide Emission and Denitrification in Chronically Nitrate-Loaded Riparian Buffer Zones. *Journal of Environmental Quality*, 32 (4), 1194-1203. <https://doi.org/10.2134/jeq2003.1194>
- Hefting, M., Clement, J.-C., Dowrick, D., Cosandey, A.-C., Bernal, S., Cimpian, C., Tatur, A., Burt, T., & Pinay, G. (2004). Water Table Elevation Controls on Soil Nitrogen Cycling in Riparian Wetlands Along a European Climatic Gradient. *Biogeochemistry*, 67, 113-134. <https://doi.org/10.1023/B:BIOG.0000015320.69868.33>
- Hefting, M., Clément, J.C.; Bienkowski, P., Dowrick, D. Guénat, C., Butturini, A., Topa, S. et Pinay, G. (2005). The role of vegetation and litter in the nitrogen dynamics of riparian buffer zones in Europe. *Ecological Engineering*. 24: 465-482 <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2005.01.003>

- Hefting, M. M., Van den Heuvel, R. N. et Verhoeven, J. T. A. (2013). Wetlands in agricultural landscapes for nitrogen attenuation and biodiversity enhancement: Opportunities and limitations. *Ecological Engineering*, 56, 5-13. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.05.001>
- Hénault, C. et Germon, J.-C. (1995). Quantification de la dénitrification et des émissions de protoxyde d'azote (N₂O) par les sols. *Agronomie*, 1995, 15 (6), 321-355. <https://hal.science/hal-00885690v1>
- Henson, S. A., Sanders, R., & Madsen, E. (2012). Global patterns in efficiency of particulate organic carbon export and transfer to the deep ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 26 (1), GB1028. <https://doi.org/10.1029/2011GB004099>
- Herbert, E.R., Boon, P., Burgin, A.J., Neubauer, S.C., Franklin, R.B., Ardón, M., Hopfensperger, K.N., Lamers, L.P., Gell, P. (2015). A global perspective on wetland salinization: ecological consequences of a growing threat to freshwater wetlands. *Ecosphere*, 6, 1–43. <https://doi.org/10.1890/ES14-00534.1>
- Hill, A. R. et Cardaci, M. (2004). Denitrification and Organic Carbon Availability in Riparian Wetland Soils and Subsurface Sediments. *Soil Science Society of America Journal*, 68 (1), 320-325. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.3200a>
- Hinshaw, S., & Wohl, E. (2021). Quantitatively Estimating Carbon Sequestration Potential in Soil and Large Wood in the Context of River Restoration. *Frontiers in Earth Science*, 9, 708895. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.708895>
- Hobbie, S.E. (2005). Contrasting Effects of Substrate and Fertilizer Nitrogen on the Early Stages of Litter Decomposition. *Ecosystems*, 8, 644-656. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0110-7>
- Holgerson, M. A., & Raymond, P. A. (2016). Large contribution to inland water CO₂ and CH₄ emissions from very small ponds. *Nature Geoscience*, 9, 222–226. <https://doi.org/10.1038/ngeo2654>
- Hornibrook, E. R. C. et Bowes, H. L. (2007). Trophic status impacts both the magnitude and stable carbon isotope composition of methane flux from peatlands. *Geophysical Research Letters*, 34 (21), L21401. <https://doi.org/10.1029/2007GL031231>
- Hou, A. X. et al. (2000). Methane and Nitrous Oxide Emissions from a Rice Field in Relation to Soil Redox and Microbiological Processes. *Soil Science Society of America Journal*, 64 (6), 2180-2186. <https://doi.org/10.2136/sssaj2000.6462180x>
- Howard, J. et al. (2017). Clarifying the role of coastal and marine systems in climate mitigation. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 15 (1), 42-50. <https://doi.org/10.1002/fee.1451>
- Hu, S. et al. (2020). Sensitivity and Responses of Chloroplasts to Heat Stress in Plants. *Frontiers in Plant Science*, 11, 375. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00375>
- Huang, Y. et al. (2022). Tidal influence on the relationship between solar-induced chlorophyll fluorescence and canopy photosynthesis in a coastal salt marsh. *Remote Sensing of Environment*, 270, 112865. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2021.112865>
- Husson, O. (2013). Redox potential (Eh) and pH as drivers of soil/plant/microorganism systems: a transdisciplinary overview pointing to integrative opportunities for agronomy. *Plant Soil*, 362, 389–417. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1429-7>
- Ibanez, C. et al. (1999). Primary Production and Decomposition of Wetlands of the Rhone Delta, France: Interactive Impacts of Human Modifications and Relative Sea Level Rise. *Journal of Coastal Research*, 15 (3), 717-731. <https://journals.flvc.org/jcr/article/view/81089/78259>

- INRAE. (2022). Le potentiel insoupçonné des aliments fermentés. *Ressources* #3, 15 pages. <https://www.inrae.fr/dossiers/potentiel-insoupconne-aliments-fermentes>
- IPCC. (2014). 2013 Supplement to the 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories: Wetlands. Hiraishi, T., Krug, T., Tanabe, K., Srivastava, N., Baasansuren, J., Fukuda, M. and Troxler, T.G. <https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/wetlands/>
- IPCC. (2019). *2019 Refinement to the 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. Volume 4, Chapitre 7 : Wetlands*. Lovelock, C. E. et al. <https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/2019rf/vol4.html>
- IPCC. (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/>
- IPCC. (2023). *AR6 Synthesis Report : Climate Change 2023*. <https://www.ipcc.ch/report/sixth-assessment-report-cycle/>
- Iqbal, M., F. et al. (2021). Limited aerenchyma reduces oxygen diffusion and methane emission in paddy. *Journal of Environmental Management*, 279, 111583. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111583>
- Ise, T. et al. (2008). High sensitivity of peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nature Geoscience*, 1, 763-766. <https://doi.org/10.1038/ngeo331>
- Itoh, M., Ohte, N., Koba, K., Katsuyama, M., Hayamizu, K., & Tani, M. (2007). Hydrologic effects on methane dynamics in riparian wetlands in a temperate forest catchment. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 112 (G1), G01019. <https://doi.org/10.1029/2006JG000240>
- Jabiol, B. et al (2009). *Typologie des formes d'humus forestières (sous climats tempérés)*. Association Française pour l'Étude du Sol. Référentiel pédologique 2008, Quae, pp.327-355, Collection Savoir-faire. <https://hal.science/hal-01184636/file/Jabiol%20et%20al.%202009.pdf>
- Jackson, R.B., Le Quéré, C., Andrew, R.M., Canadell, J.G., Peters, G.P., Roy, J., Wu, L. (2017). Warning signs for stabilizing global CO₂ emissions. *Environ. Res. Lett.* 12, 110202. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa9662>
- Jassey, V. E. J. et al. (2022). Contribution of soil algae to the global carbon cycle. *New Phytologist*, 234 (1), 64-76. <https://doi.org/10.1111/nph.17950>
- Jefferies, R. L. (1981). Osmotic Adjustment and the Response of Halophytic Plants to Salinity. *BioScience*, 31 (1), 42-46. <https://doi.org/10.2307/1308177>
- Jeffrey, L. C., Moras, C. A., Tait, D. R., Johnston, S. G., Call, M., Sippo, J. Z., Jeffrey, N. C., Laicher-Edwards, D., & Maher, D. T. (2023). Large Methane Emissions From Tree Stems Complicate the Wetland Methane Budget. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 128 (12), e2023JG007679. <https://doi.org/10.1029/2023JG007679>
- Jerman, V. et al. (2017). Methane cycling in a drained wetland soil profile. *Journal of Soil and Sediments*, 17, 1874-1882. <https://doi.org/10.1007/s11368-016-1648-2>
- Jones, M., B. et Donnelly, A. (2004). Carbon sequestration in temperate grassland ecosystems and the influence of management, climate and elevated CO₂. *New Phytologist*, 164 (3), 423-439. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01201.x>
- Jordan, S. J. et al. (2011). Wetlands as Sinks for Reactive Nitrogen at Continental and Global Scales: A Meta-Analysis. *Ecosystems*, 14, 144-155. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9400-z>

- Jurasinski, G et al. (2016). Greenhouse gas emissions. Chapitre 5.1. Paludiculture – productive use of wet peatlands. Pages 79-93. Schweizerbart Science Publishers. https://www.researchgate.net/publication/309429269_Greenhouse_gas_emissions
- Kalhuri, A., Wille, C., Gottschalk, P. et al. (2024). Temporally dynamic carbon dioxide and methane emission factors for rewetted peatlands. *Commun Earth Environ*, 5, 62. <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01226-9>
- Kasak, K. et al. (2022). Low water level drives high nitrous oxide emissions from treatment wetland. *J. Environ. Manage.*, 312, 114914. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.114914>
- Kätterer, T. et al., (1998). Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different models. *Biology and Fertility of Soils*, 27, 258-262. <https://doi.org/10.1007/s003740050430>
- Kayranli, B., Scholz, M., Mustafa, A., & Hedmark, Å. (2009). Carbon Storage and Fluxes within Freshwater Wetlands : A Critical Review. *Wetlands*, 30, 111-124. <https://doi.org/10.1007/s13157-009-0003-4>
- Keiluweit, M. et al. (2018). Anoxic microsites in upland soils dominantly controlled by clay content. *Soil Biology and Biochemistry*, 118, 42-50. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.12.002>
- Kip, N. et al (2010). Global prevalence of methane oxidation by symbiotic bacteria in peat-moss ecosystems. *Nature Geosci.*, 3, 617–621. <https://doi.org/10.1038/ngeo939>
- Kirwan, M. et Megonigal, P. (2013). Tidal wetland stability in the face of human impacts and sea-level rise. *Nature*, 504, 53-60. <https://doi.org/10.1038/nature12856>
- Klemedtsson, L. et al. (2005). Soil CN ratio as a scalar parameter to predict nitrous oxide emissions. *Global Change Biology*, 11 (7), 1142-1147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00973.x>
- Knox, S. H. et al. (2018). Direct and Indirect Effects of Tides on Ecosystem-Scale CO₂ Exchange in a Brackish Tidal Marsh in Northern California. *JGR Biogeosciences*, 123 (3), 787-806. <https://doi.org/10.1002/2017JG004048>
- Koch, M. S., Mendelssohn, I. A., & McKee, K. L. (1990). Mechanism for the hydrogen sulfide-induced growth limitation in wetland macrophytes. *Limnology and Oceanography*, 35(2), 399-408. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.2.0399>
- Koebisch, F. et al. (2013). Vegetation controls methane emissions in a coastal brackish fen. *Wetlands Ecology and Management*, 21, 323-337. <https://doi.org/10.1007/s11273-013-9304-8>
- Koontz, E. L. et al. (2024). Controls on spatial variation in porewater methane concentrations across United States tidal wetlands. *Science of the Total Environment*, 957, 177290. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.177290>
- Kostyurbenko, O. R. et al. (2019). Methanogenesis in Soils, Wetlands, and Peat. Handbook of Hydrocarbon and Lipid Microbiology. Springer, Cham, 1-18. https://doi.org/10.1007/978-3-319-53114-4_9-1
- Krause, A. et al (2022). Quantifying the impacts of land cover change on gross primary productivity globally. *Sci Rep*, 12, 18398. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-23120-0>
- Krauss, K. W., Zhu, Z., Stagg, C. L et al. (2021). Wetland Carbon and Environmental Management. In *Geophysical Monograph Series* (1^{re} éd.), Wiley, 449 pages. <https://doi.org/10.1002/9781119639305.fmatter>
- Kreuzburg, M. et al. (2020). Carbon release and transformation from coastal peat deposits controlled by submarine groundwater discharge: a column experiment study. *Limnology and Oceanography*, 65 (5), 1116-1135. <https://doi.org/10.1002/lno.11438>

- Kuzyakov, Y. (2010). Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 42 (9), 1363–1371. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.003>
- La, W. et al. (2022). Sulfate concentrations affect sulfate reduction pathways and methane consumption in coastal wetlands. *Water Research*, 217, 118441. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.118441>
- Laboubée, C. (2007). Retour au sol des matières organiques nécessaires à leur maintien en état en sols agricoles. Rapport. GIE Arvalis/ONIDOL.
- Lai, X., Zeng, H., Zhao, X., Shao, Y., & Guo, X. (2024). Impact of Extreme Drought on Vegetation Greenness in Poyang Lake Wetland. *Forests*, 15 (10), 1756. <https://doi.org/10.3390/f15101756>
- Lan, X., K.W. Thoning, and E.J. Dlugokencky (2021): Trends in globally-averaged CH₄, N₂O, and SF₆ determined from NOAA Global Monitoring Laboratory measurements. <https://doi.org/10.15138/P8XG-AA10>
- Langley, J. A. et Magonigal, J. P. (2010). Ecosystem response to elevated CO₂ levels limited by nitrogen-induced plant species shift. *Nature*, 466 (7302), 96-99. <https://doi.org/10.1038/nature09176>
- Laroche, B. et al. (2013). Guide d'identification et de délimitation des sols de zones humides. <https://www.gissol.fr/publications/guide-zh-804>
- Le Guellec, S. (2019). *Identification et caractérisation fonctionnelle des communautés microbiennes en interaction avec les minéralisations hydrothermales*. Thèse en microbiologie et parasitologie - Université de Bretagne occidentale – Brest. <https://hal.univ-brest.fr/THESSES-UBO/tel-03637623v1>
- Les Landes, A. A. et al. (2014). Investigating the respective impacts of groundwater exploitation and climate change on wetland extension over 150 years. *Journal of Hydrology*, 509, 367-378. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2013.11.039>
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma*, 123 (1-2), 1-22. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.032>
- Ley, M. et al. (2018). Alteration of nitrous oxide emissions from floodplain soils by aggregate size, litter accumulation and plant–soil interactions. *Biogeosciences*, 15 (22), 7043-7055. <https://doi.org/10.5194/bg-15-7043-2018>
- Li, G. et al. (2025). Significant spatiotemporal pattern of nitrous oxide emission and its influencing factors from a shallow eutrophic lake in Inner Mongolia, China. *Journal of Environmental Sciences*, 149, 488-499. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2024.01.019>
- Li, Q. et al. (2021). Response of Peatland CO₂ and CH₄ Fluxes to Experimental Warming and the Carbon Balance. *Front. Earth Sci.*, 9, 631368. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.631368>
- Li, X. et al. (2024). The impacts of drought on the ecological niches of typical wetland plants in Poyang Lake, China. *Hydrology Research*, 55 (9), 890-904. <https://doi.org/10.2166/nh.2024.033>
- Li, Z. et al. (2023). Influence of hydrogeological and geochemical parameters on N₂O in the groundwater in the irrigation area of lower reaches of Yellow River. *Journal of Hydrology*, 620 (B), 129508. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2023.129508>
- Limpert, K. E., Carnell, P. E., Trevathan-Tackett, S. M., & Macreadie, P. I. (2020). Reducing Emissions From Degraded Floodplain Wetlands. *Frontiers in Environmental Science*, 8, 8. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2020.00008>
- Lippmann, T. J. R. et al. (2024). Simultaneous Hot and Dry Extreme-Events Increase Wetland Methane Emissions: An Assessment of Compound Extreme-Event Impacts Using Ameriflux and FLUXNET-CH₄ Site Data Sets. *Global Biogeochemical Cycles*, 38 (9), e2024GB008201. <https://doi.org/10.1029/2024GB008201>

- Liu, Deng et al. (2016). Inhibitory effect of clay mineral on methanogenesis by *Methanosarcina mazei* and *Methanothermobacter thermautotrophicus*. *Applied Clay Science*, 126, 25-32. <https://doi.org/10.1016/j.clay.2016.02.030>
- Liu, Deyan, Ding, W., Yuan, J. et al. (2014). Substrate and/or substrate-driven changes in the abundance of methanogenic archaea cause seasonal variation of methane production potential in species-specific freshwater wetlands. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 98, 4711–4721. <https://doi.org/10.1007/s00253-014-5571-4>
- Liu, L. et Greaver, T. L. (2009). A review of nitrogen enrichment effects on three biogenic GHGs: the CO₂ sink may be largely offset by stimulated N₂O and CH₄ emission. *Ecol Lett*, 12 (10), 1103-1117. [10.1111/j.1461-0248.2009.01351.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01351.x)
- Liu, Y. et Whitman, W. B. (2008). Metabolic, Phylogenetic, and Ecological Diversity of the Methanogenic Archaea. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1125 (1), 171-189. <https://doi.org/10.1196/annals.1419.019>
- Lu, M. et al. (2024). Temperature sensitivity of aerobic and anaerobic organic carbon mineralization varies with climate and soil depth in riparian zones. *Soil Biology and Biochemistry*, 195, 109455. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109455>
- Luysaert, S. et al. (2007). CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, 13(12), 2509-2537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x>
- Luysaert, S. et al. (2009). Toward a consistency cross-check of eddy covariance flux-based and biometric estimates of ecosystem carbon balance. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(3), GB3009. <https://doi.org/10.1029/2008GB003377>
- Ma, S., Mistry, P., Badiou, P. et al. (2025). Factors Regulating the Potential for Freshwater Mineral Soil Wetlands to Function as Natural Climate Solutions. *Wetlands*, 45, 11. <https://doi.org/10.1007/s13157-024-01893-6>
- Machacova, K., Bäck, J., Vanhatalo, A. et al. (2016). *Pinus sylvestris* as a missing source of nitrous oxide and methane in boreal forest. *Sci. Rep.*, 6, 23410. <https://doi.org/10.1038/srep23410>
- Malerba, M. E. Et al. (2022). Methane and nitrous oxide emissions complicate the climate benefits of teal and blue carbon wetlands. *One Earth*, 5 (12), 1336-1341, <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2022.11.003>.
- Malhi, Y. et al. (2022). The role of large wild animals in climate change mitigation and adaptation. *Current Biology*, 32 (4), R181-R196. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.01.041>
- Mander, Ü., Krasnova, A., Escuer-Gatius, J. et al. (2021). Forest canopy mitigates soil N₂O emission during hot moments. *Npj Clim Atmos Sci*, 4, 39. <https://doi.org/10.1038/s41612-021-00194-7>
- Mander, Ü., Öpik, M. et Espenberg, M. (2025). Global peatland greenhouse gas dynamics: state of the art, processes, and perspectives. *New Phytologist*, 246 (1), 94-102. <https://doi.org/10.1111/nph.20436>
- Manjaiah, K. M., Kumar, S., Sachdev, M. S., Sachdev, P., & Datta, S. C. (2010). Study of clay-organic complexes. *Current Science*, 98 (7), 915–921. <http://www.jstor.org/stable/24111548>
- Martin, R. M. et al. (2018). Long-term nutrient addition increases respiration and nitrous oxide emissions in a New England salt marsh. *Ecology and Evolution*, 8 (10), 4958-4966. <https://doi.org/10.1002/ece3.3955>
- Martinez- Eixarch, M. et al. (2023). Assessing methane emissions and soil carbon stocks in the Camargue coastal wetlands: Management implications for climate change regulation. *Science of the Total Environment*, 950, 175224. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175224>

- Martinez-Espinosa, C. (2021). *Dynamic model of denitrification in natural wetlands on a global scale*. Thesis in ecology, environment, Université Paul Sabatier - Toulouse III. <https://theses.hal.science/tel-03693547v1/file/2021TOU30165.pdf>
- Maruya, Y. et al. (2023). Effect of dissolved oxygen on methane production from bottom sediment in a eutrophic stratified lake. *Journal of Environmental Sciences*, 125, 61-72. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2022.01.025>
- Mayen, J. (2024). *Échanges de CO₂ atmosphérique dans les marais Charentais : processus, dynamique et facteurs de contrôle associés*. Thèse en écologie, environnement. Nantes Université. <https://theses.hal.science/tel-04745693v1>
- Mcleod, E. et al. (2011). A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9 (10), 552-560. <https://doi.org/10.1890/110004>
- Meersmans, F. et al. (2008). A multiple regression approach to assess the spatial distribution of Soil Organic Carbon (SOC) at the regional scale (Flanders, Belgium). *Geoderma*, 143 (1-2), 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.08.025>
- Miao, G. et al. (2013). The effect of water table fluctuation on soil respiration in a lower coastal plain forested wetland in the southeastern U.S. *JGR Biogeosciences*, 118 (4), 1748-1762. <https://doi.org/10.1002/2013JG002354>
- Minick, K. J., Mitra, B., Noormets, A., et King, J. S. (2019). Saltwater reduces potential CO₂ and CH₄ production in peat soils from a coastal freshwater forested wetland. *Biogeosciences*, 16, 4671-4686. <https://doi.org/10.5194/bg-16-4671-2019>
- Mitra, S., Wassmann, R., & Vlek, P. (2005). An Appraisal of Global Wetland Area and Its Organic Carbon Stock. *Current Science*, 88 (1), 25-35. https://hero.epa.gov/hero/index.cfm/reference/details/reference_id/3292160
- Mitsch, W. J. et al. (2013). Wetlands, carbon, and climate change. *Landscape Ecology*, 28, 583-597. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9758-8>
- Mitsch, W. J. et Gosselink, J. G. (2015). *Wetlands*. 5th Edition. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken. <https://www.wiley.com/en-gb/Wetlands%2C+5th+Edition-p-9781119019787>
- Mitsch W. J. (2016). Wetlands and Climate Change. *National Wetlands Newsletter*, 38 (1). https://www.researchgate.net/publication/291586979_Wetlands_and_Climate_Change
- Mitsch, W. J. et Mander, Ü. (2018). Wetlands and carbon revisited. *Ecological Engineering*, 114, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.12.027>
- Moran, M. A. et Hodson, R. E. (1990). Bacterial production on humic and nonhumic components of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, 35 (8), 1744-1756. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.8.1744>
- Morant, D. et al. (2020). Carbon metabolic rates and GHG emissions in different wetland types of the Ebro Delta. *PLOS One* 15 (4), e0231713. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231713>
- Moyano, F. E. et al. (2012). The moisture response of soil heterotrophic respiration: interaction with soil properties. *Biogeosciences*, 9, 1173-1182, <https://doi.org/10.5194/bg-9-1173-2012>
- MTECT. (2025). Stratégie nationale bas-carbone (SNBC). *Mise à jour le 24 juin 2025*. <https://www.ecologie.gouv.fr/politiques-publiques/strategie-nationale-bas-carbone-snbc>

- Mueller, P., Megonigal, J.P. (2024). Redox control on rhizosphere priming in wetlands. *Nat. Geosci.*, 17, 1209–1217. <https://doi.org/10.1038/s41561-024-01584-1>
- Narrowe, A. B. et al. (2019). Uncovering the Diversity and Activity of Methylophilic Methanogens in Freshwater Wetland Soils. *ASM Journals, mSystems*, 4 (6), e00320-19. <https://doi.org/10.1128/msystems.00320-19>
- Neubauer, S.C. (2013). Ecosystem Responses of a Tidal Freshwater Marsh Experiencing Saltwater Intrusion and Altered Hydrology. *Estuaries and Coasts*, 36, 491–507. <https://doi.org/10.1007/s12237-011-9455-x>
- Neubauer, S.C. et Megonigal, J.P. (2015). Moving Beyond Global Warming Potentials to Quantify the Climatic Role of Ecosystems. *Ecosystems*, 18, 1000–1013. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9879-4>
- OMM. (2024). *State of the Climate 2024. Update for COP29*. <https://library.wmo.int/fr/records/item/69075-state-of-the-climate-2024>
- Otero, X. L. et al. (2020). Crab Bioturbation and Seasonality Control Nitrous Oxide Emissions in Semiarid Mangrove Forests (Ceará, Brazil). *Applied Sciences*, 10 (7), 2215. <https://doi.org/10.3390/app10072215>
- Parish, F., Sirin, A. A., Charman, D., Joosten, H., Minaeva, T. Y., & Silvius, M. (2008). *Assessment on peatlands, biodiversity and climate change*. Wetlands International. <https://gec.org.my/wp-content/uploads/2024/02/assessment-exec-summary2.pdf>
- Pedersen, O. et al. (2013). Underwater photosynthesis of submerged plants – recent advances and methods. *Frontiers in Plant Science*, 4, 140. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00140>
- Pellerin, S. et al. (2020). Stocker du carbone dans les sols français. Quel potentiel au regard de l'objectif 4 pour 1000 et à quel coût ? INRA, 528 pages. <https://hal.science/hal-03163517>
- Pendleton, L., Donato, D. C., Murray, B. C., Crooks, S., Jenkins, W. A., Sifleet, S., Craft, C., Fourqurean, J. W., Kauffman, J. B., Marbà, N., Megonigal, P., Pidgeon, E., Herr, D., Gordon, D., & Baldera, A. (2012). Estimating Global “Blue Carbon” Emissions from Conversion and Degradation of Vegetated Coastal Ecosystems. *PLoS ONE*, 7 (9), e43542. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043542>
- Petrescu, A. M. R. et al. (2015). The uncertain climate footprint of wetlands under human pressure. *PNAS*, 112 (15), 4594-4599. <https://doi.org/10.1073/pnas.1416267112>
- Pettex, E. (2018). *Veille scientifique sur le carbone bleu et identification d'un réseau sur le carbone bleu/vert*. La Rochelle Territoire Zéro Carbone. https://www.larochelle-zerocarbone.fr/documents/12909285/15792400/2018_PETTEX_Veille+scientifique+sur+le+carbone+bleu.pdf/c5d89743-4ec5-4fd3-8538-7bfccf6371bf
- Pinay, G., Clément, J-C. et Naiman, R. J. (2002). Basic Principles and Ecological Consequences of Changing Water Regimes on Nitrogen Cycling in Fluvial Systems. *Environmental Management*, 30, 481-491. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2736-1>
- Pinay, G., Gumiero, B., Tabacchi, E., Gimenez, O., Tabacchi-Planty, A. M., Hefting, M. M., Burt, T. P., Black, V. A., Nilsson, C., Iordache, V., Bureau, F., Vought, L., Petts, G. E., & Décamps, H. (2007). Patterns of denitrification rates in European alluvial soils under various hydrological regimes. *Freshwater Biology*, 52 (2), 252-266. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01680.x>
- Pinay, G. et al. (2018). *L'eutrophisation : manifestations, causes, conséquences et prédictibilité*. Synthèse de l'Expertise scientifique collective CNRS - Ifremer - INRA - Irstea (France), 148 pages. <https://www.inrae.fr/sites/default/files/pdf/expertise-eutrophisation-synthese-148-p-2.pdf>

- Pinney, M. L. et al. (2000). Transformations in dissolved organic carbon through constructed wetlands. *Water Research*, 34 (6), 1897-1911. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(99\)00330-9](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(99)00330-9)
- Poffenberger, H. J., Needelman, B. A. et Megonigal, J. P. (2011). Salinity Influence on Methane Emissions from Tidal Marshes. *Wetlands*, 31, 831–842. <https://doi.org/10.1007/s13157-011-0197-0>
- Poskuta, J. et al. (1974). The effect of oxygen concentration on the development of photosynthetic capacity by etiolated bean seedlings upon illumination. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 73 (5), 387-393. [https://doi.org/10.1016/S0044-328X\(74\)80107-8](https://doi.org/10.1016/S0044-328X(74)80107-8)
- Poux, X., Allen, M., Cain, M. et Patel, V. (2025). Comportement du méthane dans l'atmosphère et analyse des enjeux techniques du PRG₁₀₀ et du PRG* - application au secteur des ruminants en France et en Europe. ASCA, Oxford Martin School, Cranfield University, rapport pour l'OFB, 44 pages. <https://hal.science/hal-05033353v1>
- Puigdefabregas, J. (2005). The role of vegetation patterns in structuring runoff and sediment fluxes in drylands. *Earth Surface Processes and Landforms*, 30 (2), 133-147. <https://doi.org/10.1002/esp.1181>
- Pyankov et al. (2010). European plants with C₄ photosynthesis : geographical and taxonomic distribution and relations to climate parameters. *Botanic Journal of Linnean Society*, 163, 283-304. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01062.x>
- Qin, G. et al. (2024). Fiddler crab bioturbation stimulates methane emissions in mangroves: Insights into microbial mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 194, 109445. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109445>
- Quan, Y., Han, H. et Zheng, S. (2012). Effect of dissolved oxygen concentration (microaerobic and aerobic) on selective enrichment culture for bioaugmentation of acidic industrial wastewater. *Bioresour. Technol.*, 120, 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2012.06.019>
- Rabae, J. S. et al. (2024). Freshwater Biogeochemical Hotspots: High Primary Production and Ecosystem Respiration in Shallow Waterbodies. *Geophysical Research Letters*, 51 (15), e2023GL106689. <https://doi.org/10.1029/2023GL106689>
- Raghoebarsing, A. A. et al. (2006). A microbial consortium couples anaerobic methane oxidation to denitrification. *Nature*, 440, 918–921. <https://doi.org/10.1038/nature04617>
- Rapin et al., 2021 https://www.eaurmc.fr/upload/docs/application/pdf/2021-01/bilan_des_connaissances_zh_-_janvier_2021.pdf
- Rapin, A., Fontanel, F. et Chambaud F. (2021). *Fonctions hydrologiques, biogéochimiques et biologiques des zones humides. Eléments de connaissance*. Collection « eau & connaissances ». Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse. 198 pages + annexes. https://www.eaurmc.fr/upload/docs/application/pdf/2021-01/bilan_des_connaissances_zh_-_janvier_2021.pdf
- Rapinel, S. et al. (2016). Mapping wetland functions using Earth observation data and multi-criteria analysis. *Environ. Monit. Assess.*, 188, 641. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5644-1>
- Reddy, K. R. et D'Angelo, E. M. (1994). *Soil processes regulating water quality in wetlands*. Global Wetlands Old World and New, Elsevier, Amsterdam, 309-324. <https://scholars.uky.edu/en/publications/soil-processes-regulating-water-quality-in-wetlands>
- Reddy, K. R., & DeLaune, R. D. (2008). *Biogeochemistry of wetlands: Science and applications*. 1st Edition, CRC Press; 800 pages. <https://doi.org/10.1201/9780203491454>

- Reithmaier, G.M.S., Cabral, A., Akhand, A. et al (2023). Carbonate chemistry and carbon sequestration driven by inorganic carbon outwelling from mangroves and saltmarshes. *Nat Commun*, 14, 8196. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-44037-w>
- Reza Pezeshki, S. (2016). Photosynthesis in Wetlands. Dans Finlayson, C. et al., *The Wetland Book*, Springer, Dordrecht, 1-10. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6172-8_64-1
- Rice, C.W. (2005) Carbon Cycle in Soils: Dynamics and Management. In: Hatfield, J.L. and Hillel, D., Ed., *Encyclopedia of Soils in the Environment*, Elsevier Academic Press, Amsterdam, 164-170. <https://doi.org/10.1016/B0-12-348530-4/00183-1>
- Richardson, J., Chatterjee, A. et Darrel Jenerette. (2012). Optimum temperatures for soil respiration along a semi-arid elevation gradient in southern California. *Soil Biology and Biochemistry*, 46, 89-95. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.11.008>
- Rizzo, A. et al. (2015). Groundwater impact on methane emissions from flooded paddy fields. *Advances in Water Resources*, 83, 340-350. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2015.07.005>
- Rosentreter, J. A. et al. (2021). Methane and Nitrous Oxide Emissions Complicate Coastal Blue Carbon Assessments. *Global Biogeochemical Cycles*, 35 (2), e2020GB006858. <https://doi.org/10.1029/2020GB006858>
- Rosset, T., Gandois, L., Le Roux, G., Teisserenc, R., Durantez Jimenez, P., Camboulive, T., Binet, S. (2019). Peatland Contribution to Stream Organic Carbon Exports From a Montane Watershed. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 124, 3448–3464. <https://doi.org/10.1029/2019JG005142>
- Roulet, N. T. et al. (2007). Contemporary carbon balance and late Holocene carbon accumulation in a northern peatland. *Global Change Biology*, 13 (2), 397-411. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01292.x>
- Rowe, A. et al. (2022). Sediment Disturbance Negatively Impacts Methanogen Abundance but Has Variable Effects on Total Methane Emissions. *Frontiers in Microbiology*, 13, 796018. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.796018>
- Rydin, H. et Jeglum, J. (2013). *The Biology of Peatlands*. 2nd Edition, Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199602995.001.0001>
- Salimi, S. et al. (2021). Impact of climate change on wetland ecosystems: A critical review of experimental wetlands. *Journal of Environmental Management*, 286, 112160. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112160>
- Sao et al. (2023). Tracing the pathways by which flood duration impacts soil bacteria through soil properties and water-extractable dissolved organic matter: A soil column experiment. *Science of The Total Environment*, 902, 166524. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166524>
- Sapkota, Y. et al. (2022). Indicator of Reduction in Soil (IRIS) devices: A review. *Science of the Total Environment*, 852, 158419. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158419>
- Saunders, D. L. et Kalff, J. (2001). Nitrogen retention in wetlands, lakes and rivers. *Hydrobiologia*, 443, 205-212. <https://doi.org/10.1023/A:1017506914063>
- Saunois, M., Stavert, A. R., Poulter, B., Bousquet, P., Canadell, J. G., Jackson, R. B., Raymond, P. A., Dlugokencky, E. J., Houweling, S., Patra, P. K., Ciais, P., Arora, V. K., Bastviken, D., Bergamaschi, P., Blake, D. R., Brailsford, G., Bruhwiler, L., Carlson, K. M., Carrol, M., ... Zhuang, Q. (2020). The Global Methane Budget 2000–2017. *Earth System Science Data*, 12 (3), 1561-1623. <https://doi.org/10.5194/essd-12-1561-2020>

- Savelli, R. et al. (2024). Warming could shift the phenological responses of benthic microalgae in temperate intertidal zones. *Commun Earth Environ*, 5, 606. <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01764-2>
- Schiff, S. et al. (1998). Precambrian Shield Wetlands: Hydrologic Control of the Sources and Export of Dissolved Organic Matter. *Climatic Change*, 40, 167–188. <https://doi.org/10.1023/A:1005496331593>
- Schmidt, M. et al. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478, 49–56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schuster, L., Taillardat, P., Macreadie, P.I. et Malerba, M.E. (2024). Freshwater wetland restoration and conservation are long-term natural climate solutions. *Science of the Total Environnement*, 922, 171218. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.171218>
- Scott, D.B. et al. (2014). Coastal Wetlands of the World. *Geology, Ecology, Distribution and Applications*, Cambridge University Press, 5-16. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107296916.003>
- Selosse, M. A. (2021). L'origine du monde. Une histoire naturelle du sol à l'intention de ceux qui le piétinent. Actes Sud, 480 pages. <https://actes-sud.fr/lorigine-du-monde-1>
- Seok-Hee, J. et al. (2018). Effect of precipitation on soil respiration in a temperate broad-leaved forest. *Journal of Ecology and Environment*, 42, 10. <https://doi.org/10.1186/s41610-018-0071-6>
- Shuwen, L., Reza Pezeshki, S. et Goodwin, S. (2004). Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*). *Acta Oecologica*, 25 (1-2), 17-22. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2003.10.004>
- Sierra, C. A. et al. (2015). Sensitivity of decomposition rates of soil organic matter with respect to simultaneous changes in temperature and moisture. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 7 (1), 335-356. <https://doi.org/10.1002/2014MS000358>
- Sigua et al. (2012). Effect of flooding duration and nitrogen fertilization on yield and protein content of three forage species. *Agronomy Journal*, 104 (3), 791-798. <https://doi.org/10.2134/agronj2011.0364>
- Sirianni, M. J. et al. (2023). Understanding Peat Soil Deformation and Mechanisms of Peat Collapse Across a Salinity Gradient in the Southwestern Everglades. *Water Resources Research*, 59 (1), e2021WR029683. <https://doi.org/10.1029/2021WR029683>
- Smith, P. et al. (2008). Sectoral approaches to improve regional carbon budgets. *Climatic Change*, 88, 209–249. <https://doi.org/10.1007/s10584-007-9378-5>
- Socha, J. (2012). Long-term effect of wetland drainage on the productivity of Scots pine stands in Poland. *Forest Ecology and Management*, 274, 172-180. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.02.032>
- Song, B., Niu, S. et Wan, S. (2016). Precipitation regulates plant gas exchange and its long-term response to climate change in a temperate grassland. *Journal of Plant Ecology*, 9 (5), 531–541, <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw010>
- Stern, J. et al. (2007). Distribution and turnover of carbon in natural and constructed wetlands in the Florida Everglades. *Applied Geochemistry*, 22 (9), 1936-1948. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2007.04.007>
- Stirling, E. et al. (2020). Drought effects on wet soils in inland wetlands and peatlands. *Earth-Science Reviews*, 210, 103387. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103387>
- Stockmann, U. et al. (2013). The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 164, 80-99. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.10.001>

- Ström, L. et al. (2003). The effect of vascular plants on carbon turnover and methane emissions from a tundra wetland. *Global Change Biology*, 9 (8), 1185-1192. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00655.x>
- Sulman, B. N. et al. (2009). Contrasting carbon dioxide fluxes between a drying shrub wetland in Northern Wisconsin, USA, and nearby forests. *Biogeosciences*, 6, 1115–1126. <https://doi.org/10.5194/bg-6-1115-2009>
- Taillardat, P. et al. (2020). Climate change mitigation potential of wetlands and the cost-effectiveness of their restoration. *Interface focus*, 10 (5), 20190129. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2019.0129>
- Tang, X. et al. (2020). Remotely monitoring ecosystem respiration from various grasslands along a large-scale east–west transect across northern China. *Carbon Balance and Management*, 15, 6. <https://doi.org/10.1186/s13021-020-00141-8>
- Tangen, B. A. et Bansal, S. (2019). Hydrologic Lag Effects on Wetland Greenhouse Gas Fluxes. *Atmosphere*, 10 (5), 269. <https://doi.org/10.3390/atmos10050269>
- Tanneberger, F. et al. (2021). The Power of Nature-Based Solutions: How Peatlands Can Help Us to Achieve Key EU Sustainability Objectives. *Advanced Sustainable Systems*, 5 (1), 2000146. <https://doi.org/10.1002/advsu.202000146>
- Tanner, C. C. et al. (1997). Methane Emissions from Constructed Wetlands Treating Agricultural Wastewaters. *Journal of Environmental Quality*, 26 (4), 1056-1062. <https://doi.org/10.2134/jeq1997.00472425002600040017x>
- Temminck, R. J. M. et al. (2022). Recovering wetland biogeomorphic feedbacks to restore the world's biotic carbon hotspots. *Science*, 376 (6593). DOI: [10.1126/science.abn1479](https://doi.org/10.1126/science.abn1479)
- Tian et al. (2024). How forest age impacts on net primary productivity: Insights from future multi-scenarios. *Forest Ecosystems*, 11, 100228. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2024.100228>
- Toberman, H. et al. (2008). Summer drought effects upon soil and litter extracellular phenol oxidase activity and soluble carbon release in an upland *Calluna* heathland. *Soil Biology and Biochemistry*, 40 (6), 1519-1532. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.01.004>
- Tol, R. S. J. et al. (2012). A unifying framework for metrics for aggregating the climate effect of different emissions. *Environmental Research Letters*, 7 (4), 044006. DOI 10.1088/1748-9326/7/4/044006
- Torres-Alvarado, R., Ramírez-Vives, F., & Fernández, F. J. (2005). *Methanogenesis and methane oxidation in wetlands. Implications in the global carbon cycle. Hydrobiologica*, 15 (3), 327-349. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972005000300009
- Tricoche, M. (2024). *Évaluation du stock de carbone dans les zones humides du Morbihan*. Département du Morbihan. https://infodoc.agroparistech.fr/index.php?lvl=notice_display&id=224645
- Turetsky, M. R., et al. (2014). A synthesis of methane emissions from 71 northern, temperate, and subtropical wetlands. *Global Change Biology*, 20 (7), 2183–2197. <https://doi.org/10.1111/gcb.12580>
- Turner, D. P. et al. (2007). Scaling net ecosystem production and net biome production over a heterogeneous region in the Western United States. *Biogeosciences Discussions*, 4, 1093-1135. <https://doi.org/10.5194/bg-4-597-2007>
- Turner, R. E., Howes, B. L., Teal, J. M., Milan, C. S., Swenson, E. M., & Tonerb, D. D. G. (2009). Salt marshes and eutrophication : An unsustainable outcome. *Limnology and Oceanography*, 54 (5), 1634-1642. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.5.1634>
- Ullah, S., Breitenbeck, G. et Faulkner, S. (2005). Denitrification and N₂O emission from forested and cultivated alluvial clay soil. *Biogeochemistry*, 73, 499–513. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-1565-0>

- Unger, I.M., Motovalli, P.P et Muzika, R.M. (2009). Changes in soil chemical properties with flooding: A field laboratory approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131 (1–2), 105-110. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.09.013>
- Union européenne. (2023). L'UE et l'accord de Paris : vers la neutralité climatique. Mise à jour le 08/12/2023. <https://www.europarl.europa.eu/topics/fr/article/20191115STO66603/l-ue-et-l-accord-de-paris-vers-la-neutralite-climatique>
- Van Dam, B. R. et al. (2021). Calcification-driven CO₂ emissions exceed “Blue Carbone” sequestration in a carbonate seagrass meadow. *Sciences Advances*, 7 (51), DOI: [10.1126/sciadv.abj1372](https://doi.org/10.1126/sciadv.abj1372)
- Veni Verdi et al. (2021). *Le Cycle de la Matière Organique*. Fiche technique n°7. https://www.wwf.fr/sites/default/files/doc-2020-12/20211130_Fiche-pratique_07-Matiere-organique_Veni-verdi-WWF.pdf
- Vieillard A. M. et Fulweiler R. W. (2014). Tidal pulsing alters nitrous oxide fluxes in a temperate intertidal mudflat. *Ecology*, 95 (7), 1960-71. DOI: [10.1890/13-1333.1](https://doi.org/10.1890/13-1333.1)
- Villa, J. A. et Bernal, B. (2018). Carbon sequestration in wetlands, from science to practice: An overview of the biogeochemical process, measurement methods, and policy framework. *Ecological Engineering*, 114, 115-128. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.06.037>
- Villa, J. A. (2020). Functional Representation of Biological Components in Methane-Cycling Processes in Wetlands Improves Modeling Predictions. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 125 (10), e2020JG005794. <https://doi.org/10.1029/2020JG005794>
- Vizza, C. et al. (2017). Regulators of coastal wetland methane production and responses to simulated global change. *Biogeosciences*, 14, 431–446. <https://doi.org/10.5194/bg-14-431-2017>
- Vogel, L. (2015). Influence de l'hétérogénéité physique des microenvironnements du sol sur les transformations microbiennes du carbone : exploration à l'aide d'un modèle de Boltzmann sur réseau. Thèse en sciences agricoles, AgroParisTech. <https://hal.science/tel-03117468/>
- Walter, B. P., & Heimann, M. (2000). A process-based, climate-sensitive model to derive methane emissions from natural wetlands : Application to five wetland sites, sensitivity to model parameters, and climate. *Global Biogeochemical Cycles*, 14 (3), 745-765. <https://doi.org/10.1029/1999GB001204>
- Wang, H. et al. (2018). Salinity is a key factor driving the nitrogen cycling in the mangrove sediment. *Science of the Total Environment*, 631-632, 1342-1349. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.102>
- Wang, B., Li, H., Du, X., Cai, Y., Peng, J., Zhang, S., & Liu, F. (2024). Characteristics of Greenhouse Gas Emissions from Constructed Wetlands Vegetated with *Myriophyllum aquaticum*: The Effects of Influent C/N Ratio and Microbial Responses. *Water*, 16 (2), 308. <https://doi.org/10.3390/w16020308>
- Wang, Shaohua. et al. (2024). Optimizing the activity of denitrifying anaerobic methane oxidation archaea by tailoring micronutrient compositions: A strategy for enhanced nitrate reduction. *Chemical Engineering Journal*, 502, 158113. <https://doi.org/10.1016/j.cej.2024.158113>
- Wang, Simiao. et Reid, M. C. (2020). Kinetics of nitrous oxide mass transfer from porewater into root aerenchyma of wetland plants. *J. Environ. Qual.*, 49 (6), 1717-1729. DOI : [10.1002/jeq2.20162](https://doi.org/10.1002/jeq2.20162)
- Wang, Zhaohui. Aleck. et al. (2016). Intertidal salt marshes as an important source of inorganic carbon to the coastal ocean. *Limnology and Oceanography*, 61 (5), 1916-1931. <https://doi.org/10.1002/lno.10347>
- Wang, Zhikang. et al. (2025). Crab bioturbation alters the community assemblies of abundant and rare bacteria on an intertidal wetland in the Yellow River estuary. *Frontiers in Microbiology*, 16, 1521363.

<https://doi.org/10.3389/fmicb.2025.1521363><https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2025.1521363/full>

Webb, J. R. et al. (2019). Widespread nitrous oxide undersaturation in farm waterbodies creates an unexpected greenhouse gas sink. *PNAS*, 116 (20), 9814-9819. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820389116>

Wen, Y. et al. (2017). Nitrous oxide emissions from stems of alder, beech and spruce in a temperate forest. *Plant Soil*, 420, 423-434. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3416-5>

Whalen, S.C. (2005). Biogeochemistry of Methane Exchange between Natural Wetlands and the Atmosphere. *Environmental Engineering Science*, 22 (1), 73-94. <https://doi.org/10.1089/ees.2005.22.73>

Whiting, G. J., & Chanton, J. P. (2001). Greenhouse carbon balance of wetlands : Methane emission versus carbon sequestration. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 53 (5), 521-528. <https://doi.org/10.3402/tellusb.v53i5.16628>

Więski, K., Guo, H., Craft, C. B. et Pennings, S. C. (2010). Ecosystem Functions of Tidal Fresh, Brackish, and Salt Marshes on the Georgia Coast. *Estuaries and Coasts*, 33, 161–169. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9230-4>

Wilmers, C. C. et al. (2012). Do trophic cascades affect the storage and flux of atmospheric carbon? An analysis of sea otters and kelp forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10 (8), 409-415. <https://doi.org/10.1890/110176>

Wilmoth, J. R. et al. (2021). The role of oxygen in stimulating methane production in wetlands. *Global Change Biology*, 27 (22), 5831-5847. <https://doi.org/10.1111/gcb.15831>

Winton, R. S. et Richardson, C. J. (2017). Top-down control of methane emission and nitrogen cycling by waterfowl. *Ecology*, 98 (1), 265-277. <https://doi.org/10.1002/ecy.1640>

Wright, A. L., Reddy, K. R. et Corstanje, R. (2009). Patterns of heterotrophic microbial activity in eutrophic and oligotrophic peatlands. *European Journal of Soil Biology*, 45 (2), 131-137. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.12.001>

Wright, I., Reich, P., Westoby, M. et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Xia Y. et al. (2024). Effects of soil pH on the growth, soil nutrient composition, and rhizosphere microbiome of *Ageratina adenophora*. *PeerJ*, 12, e17231. doi: 10.7717/peerj.17231

Xiao, H., Song, C., Li, S., Lu, X., Liang, M., Xia, X., & Yuan, W. (2024). Global Wetland Methane Emissions From 2001 to 2020 : Magnitude, Dynamics and Controls. *Earth's Future*, 12 (9), e2024EF004794. <https://doi.org/10.1029/2024EF004794>

Xiao, Y., Huang, Z., Li, Y., Ling, Y., et Xiao, H. (2021). Dynamics Variation of Soil Labile Organic Carbon Fractions in Different Wetland Types of Dongting Lake under Seasonal Water Level Fluctuation. *Sustainability*, 13 (24), 13836. <https://doi.org/10.3390/su132413836>

Yang, C. et al. (2022). Effects of different vegetation types on ecosystem respiration in semiarid Loess Hilly Region, Central Gansu Province, China. *Ecological Indicators*, 145, 109683. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109683>

Yang, H. et al. (2022). Nitrogen removal by eutrophic coastal wetlands accomplished with CH₄ emission reduction. *Journal of Cleaner Production*, 332, 130082. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2021.130082>

Yang, W. H. et Silver, W. L. (2016). Gross nitrous oxide production drives net nitrous oxide fluxes across a salt marsh landscape. *Global Change Biology*, 22 (6), 2228-2237. <https://doi.org/10.1111/gcb.13203>

- Yao, Z. et al. (2022). Soil C/N ratio is the dominant control of annual N₂O fluxes from organic soils of natural and semi-natural ecosystems. *Agriculture and Forest Meteorology*, 327, 109198. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109198>
- Yu, L. et al. (2022). Global variations and drivers of nitrous oxide emissions from forests and grasslands. *Frontiers in Soil Science*, 2, 1094177. <https://doi.org/10.3389/fsoil.2022.1094177>
- Yu, P. et al. (2022). Global Pattern of Ecosystem Respiration Tendencies and Its Implications on Terrestrial Carbon Sink Potential. *Earth's Future*, 10 (8), e2022EF002703. <https://doi.org/10.1029/2022EF002703>
- Yvon-Durocher, G., Hulatt, C., Woodward, G. et al (2017). Long-term warming amplifies shifts in the carbon cycle of experimental ponds. *Nature Clim. Change*, 7, 209–213. <https://doi.org/10.1038/nclimate3229>
- Zeng, M. et al. (2017). Paleoenvironment change and its impact on carbon and nitrogen accumulation in the Zoige wetland, northeastern Qinghai-Tibetan Plateau over the past 14,000 years. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 18 (4), 1775-1792. <https://doi.org/10.1002/2016GC006718>
- Zhang, G. et al. (2020). Soil carbon storage and carbon sources under different *Spartina alterniflora* invasion periods in a salt marsh ecosystem. *CATENA*, 196, 104831. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104831>
- Zhang, W-X. et al. (2023). Dynamic N transport and N₂O emission during rainfall events in the coastal river. *Science of the Total Environment*, 903, 166206. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166206>
- Zhang, X. et al. (2018). Effects of precipitation change on fine root morphology and dynamics at a global scale: a meta-analysis. *Canadian Journal of Science Soil*, 99 (1), 1-11. <https://doi.org/10.1139/cjss-2018-0114>
- Zhang, Y. et al. (2022). Spatiotemporal dynamics of dissolved organic carbon in a subtropical wetland and their implications for methane emissions. *Geoderma*, 419, 115876. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.115876>
- Zhang, Y. et al. (2025). Carbon sequestration potential of wetlands and regulating strategies response to climate change. *Environmental Research*, 269, 120890. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2025.120890>
- Zhang, Z., Poulter, B., Feldman, A. F., Ying, Q., Ciais, P., Peng, S., & Li, X. (2023). Recent intensification of wetland methane feedback. *Nature Climate Change*, 13 (5), 430-433. <https://doi.org/10.1038/s41558-023-01629-0>
- Zhao, J. et al. (2021). Large methane emission from freshwater aquaculture ponds revealed by long-term eddy covariance observation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 308-309, 108600. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108600>
- Zhao, Y. et al. (2024). Anaerobic oxidation of methane driven by different electron acceptors: A review. *Science of The Total Environment*, 946, 174287. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174287>
- Zheng, Z. et al. (2023). Methane uptake responses to heavy rainfalls co-regulated by seasonal timing and plant composition in a semiarid grassland. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1149595. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1149595>
- Zhu, X. et al. (2018). Effects of Water Regimes on Methane Emissions in Peatland and Gley Marsh. *Vadose Zone Journal*, 17 (1), 1-7. <https://doi.org/10.2136/vzj2018.01.0017>
- Zhu, C. et al. (2022). Accelerated sea-level rise is suppressing CO₂ stimulation of tidal marsh productivity: A 33-year study. *Science Advances*, 8 (20), eabn0054. DOI: [10.1126/sciadv.abn0054](https://doi.org/10.1126/sciadv.abn0054)

PARTIE 2 : Gestion, restauration et valeurs de références par type d'habitat humide

IV. Préservation, gestion et restauration des zones humides

Préserver, mieux gérer et restaurer les zones humides sont considérées comme des solutions fondées sur la nature, reconnues dans la lutte contre le changement climatique (Drever et al., 2021 ; Ma et al., 2025). Dans le cadre de l'inventaire national des GES et des stratégies "climat" nationales et territoriales, les milieux naturels non gérés sont distingués des milieux gérés. Uniquement les flux liés aux activités humaines sont comptabilisés par ces différentes politiques. Les premiers éléments de connaissances présentés dans cette deuxième partie ont fait l'objet de recherches moins approfondies que ceux de la première partie. Chaque type de gestion menée, chaque pratique de restauration en fonction du type d'habitat et de son état de conservation, pourraient faire l'objet de synthèses bibliographiques dédiées. De plus, l'état des connaissances sur les zones humides et le climat a grandement évolué ces dernières années (Bansal et al., 2023 ; Ma et al., 2025), ce qui incite à mettre à jour régulièrement et à intégrer les nouvelles connaissances produites.

a. Changement d'occupation du sol lié aux zones humides

La conversion de zones humides naturelles ou semi-naturelles en terres arables, en aquaculture et en sylviculture représente des pertes nettes de carbone organique du sol et une augmentation des émissions de GES (Zhang et al., 2025). Les changements d'usage et d'occupation du sol conduiraient à l'émission de près de 0,96 Gt CO₂ eq [0,74-1,18] au niveau mondial selon une méta-analyse portant sur les zones humides côtières et alluviales et sur les tourbières (Krauss et al., 2021). Le drainage, la mise en culture et les aménagements pour l'aquaculture représentent les plus fortes émissions parmi les changements d'usage et d'occupation du sol investigués. Suite à un changement d'occupation du sol, la perte de carbone du sol peut être rapide en zones humides côtières (quelques années) ou s'étaler sur plusieurs décennies ou siècles pour les tourbières du fait de stocks de carbone très importants (Temminck et al., 2022). L'ampleur des conséquences peut varier grandement selon l'intensité d'exploitation, les contextes et les conditions environnementales locales. Par exemple, en Belgique, le drainage et la conversion de prairies en cultures a induit des pertes significatives de carbone organique du sol au cours des dernières décennies (Van Wesemael et al., 2010). Des particularités locales nuancent ce constat : les Ardennes belges ont connu une augmentation significative de leur stock de carbone au cours du XX^{ème} siècle du fait de la remise en prairies de près de 75 % des cultures entre 1923 et 1953 au profit d'une activité d'élevage extensif toujours en place.

b. Effets de la gestion agricole et leviers d'actions

Le drainage, l'érosion du sol liée aux pratiques agricoles et l'eutrophisation sont trois causes majeures de la dégradation des stocks de carbone présents dans les zones humides continentales (McCarty et Ritchie, 2002 et Salm et al., 2009). La dénitrification serait entre 2,2 et 6,6 fois plus importante dans des forêts humides spontanées que dans des zones humides cultivées, drainées et fertilisées situées à proximité (Ullah et al., 2005). Cependant cette activité dénitrifiante

supérieure en forêt humide n'était pas accompagnée de flux de N₂O plus élevés lorsque les sols étaient engorgés à plus de 85 % de la porosité du sol.

i. Drainage et érosion du sol

Accentuer le drainage des zones humides pour un usage agricole conduit à des flux importants de CO₂ vers l'atmosphère, empirant les effets du changement climatique (Limpens et al., 2008). De plus, le drainage des tourbières entraîne un affaissement du sol dû à la minéralisation de la tourbe en CO₂ dans l'atmosphère et au tassement du sol. Ce phénomène de subsidence peut rendre plus difficile voire impossible le maintien d'une activité agricole par la suite (affaissement induisant de plus longues périodes d'inondations, substratum minéral à l'affleurement) en particulier lorsque les horizons organiques du sol ont totalement disparu (FAO, 2021). De plus, le drainage des tourbières accentue les risques d'incendies pouvant engendrer des émissions importantes de CO₂ (Kartiwa et al., 2025).

La teneur en carbone organique est plus élevée dans des sols non cultivés par rapport à des sols cultivés. Certaines zones humides en bon état de la région des cuvettes des Prairies aux Etats-Unis auraient un potentiel de séquestration de carbone deux fois plus important que celles qui ont été converties en champs cultivés après drainage (Euliss et al., 2006). De plus, l'absence de labour apparaît comme une pratique importante pour ne pas davantage dégrader le stock de carbone existant. En effet, l'aération du sol suite au labour accélère la minéralisation de la matière organique et la libération de carbone (CO₂) vers l'atmosphère. L'érosion du sol en amont ou dans les secteurs à profil convexe constitue une perte nette de carbone transporté par l'eau sous forme dissoute et particulaire. A l'échelle d'un bassin versant, cette perte en amont est en partie contrebalancée par le dépôt de sédiments issus de l'érosion au niveau de zones humides alluviales ou dépressionnaires situées en aval (Ma et al., 2025).

ii. Utilisation d'intrants

L'apport d'engrais azotés peut entraîner des excédents qui, s'ils arrivent jusqu'à la zone humide, y stimuleraient fortement les émissions de CO₂ et de N₂O, et augmenterait également la production de CH₄ en zones humides. Ainsi, la limitation des apports en nutriments, à l'échelle de la parcelle et du bassin versant, constitue un levier d'action majeur pour réduire les émissions de GES (Hambäck et al., 2023 ; Ma et al., 2025). Plusieurs études illustrent l'impact des pratiques de fertilisation. Par exemple, une prairie humide tourbeuse fortement fertilisée et gérée de manière intensive sur sol organique est émettrice nette de GES ($441 \pm 201 \text{ gCO}_2\text{eq}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$), comparativement à une prairie non fertilisée, restaurée quatre ans avant le suivi et gérée de manière extensive ($14 \pm 162 \text{ gCO}_2\text{eq}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$). Ce dernier mode d'exploitation présente des niveaux d'émissions et de captation de carbone comparables à ceux d'une zone humide « naturelle » du même type (Beetz et al., 2013).

De même, des apports élevés d'azote ($300 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$) en zones humides minérales entraînent une augmentation des émissions de CO₂ de 40 % en conditions drainées et de 90 % les émissions de CH₄ en conditions inondées. Les émissions de N₂O des sols enrichis en azote sont multipliées respectivement par 17,4 en conditions humides et par 18 en conditions inondées, par rapport à des sols non fertilisés (Bonetti et al., 2022).

Toutefois, le type de fertilisation apparaît déterminant. A l'échelle de la planète, la fertilisation azotée organique permettrait une augmentation de 15 % du carbone organique du sol dans les cultures et prairies par rapport à la fertilisation azotée inorganique. De plus, elle ne s'accompagne pas d'une perte significative en biodiversité floristique, contrairement à la fertilisation minérale (Shi et al., 2024).

En complément de la réduction de la fertilisation azotée minérale, le chaulage des sols agricoles acides fertilisés constitue un autre levier potentiel de réduction des émissions de N_2O . Le chaulage consiste à apporter un amendement basique, généralement du carbonate de calcium ou de magnésium, afin de relever le pH du sol. Le relèvement du pH jusqu'à la neutralité pourrait permettre de réduire de près de 15,7 % les émissions de N_2O des sols agricoles français (Hénault et al., 2019). Toutefois, le chaulage peut entraîner des modifications des cycles biologiques et biogéochimiques des zones humides, qui doivent être considérées avant la mise en œuvre de cette pratique.

D'autres amendements ont également été étudiés. L'apport de biochar permettrait de limiter la production de CH_4 . Par exemple, l'ajout de biochar dans des rizières a conduit à une réduction d'environ 39,5 % des émissions de CH_4 en conditions de température et de concentration en CO_2 élevées (Han et al., 2016). De plus, l'ajout d'amendements ligneux contribuerait à stabiliser le sol et à le protéger de l'érosion (Krauss et al., 2021). Certains gestionnaires de zones humides ont également recours à des amendements sulfatés, tels que le gypse, afin de réduire les émissions de CH_4 . Ces pratiques nécessitent cependant des précautions, les conséquences indirectes restant encore peu documentées. Il n'est notamment pas clairement établi quelle concentration en sulfate permettrait d'atteindre un équilibre optimal entre méthanogenèse et méthanotrophie (Ma et al., 2025). Enfin, le recours à des champignons mycorhiziens arbusculaires pourrait améliorer la séquestration du carbone dans les sols par la conversion du carbone labile en carbone récalcitrant (Mason et al., 2023).

L'utilisation de pesticides perturbe les cycles biologiques en zones humides. Des études expérimentales ont notamment mis en évidence une augmentation des émissions de CO_2 en cas d'utilisation de glyphosate (Cornish et al. 2024). À forte concentration, ce dernier pourrait stimuler la production de N_2O , tandis qu'un effet inverse est observé à faible concentration. Un effet comparable a été observé concernant la production de CH_4 dans des rizières tropicales exposées à l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique (Kumaraswamy et al., 1997). De plus, des effets synergiques entre différents herbicides sont suspectés, complexifiant l'évaluation de leur impact sur les émissions de GES dans les zones humides (Cornish et al., 2024).

iii. Pâturage et fauche

Les résultats des études concernant l'effet du pâturage sur le carbone du sol sont contrastés, avec de fortes variations selon la localisation, le type de zone humide et le système d'élevage considéré (Krauss et al., 2021).

La mise en place d'exclos en Australie suggère des stocks de carbone plus élevés dans la biomasse et des émissions de GES plus faibles dans les zones humides laissées en libre évolution que dans celles utilisées de manière intensive à des fins agricoles (Limpert et al., 2021). À l'inverse, un pâturage extensif des prairies humides dans la région des cuvettes des Prairies aux États-Unis peut avoir un effet positif sur la croissance végétale sans entraîner d'augmentation des émissions de CO_2 , CH_4 ou N_2O (Finocchiaro et al., 2014).

En revanche, une intensité élevée de pâturage peut avoir des effets négatifs sur le stockage du carbone et les émissions de GES (Gleason et al., 2009). Un pâturage à chargement élevé peut avoir des conséquences à long terme sur le fonctionnement hydrologique et écologique des tourbières en tassant les horizons de surface (Sjögren et al., 2007). Une végétation très rase résultant d'une forte défoliation, ainsi que la présence de sols nus liée au piétinement, réduisent la capacité de stockage du carbone. Ces conditions favorisent également le développement d'espèces précoces à stratégie exploitative, produisant une litière rapidement décomposée, caractérisée par une faible teneur en lignine et un faible ratio C:N (Soussana et Lemaire, 2014).

Par ailleurs, un enrichissement excessif du sol en azote organique lié à une forte densité animale peut stimuler les émissions de GES par l'apport de carbone labile et d'azote réactif issus des fèces (Saggar et al., 2007). Enfin, l'exportation de biomasse hors de la zone humide et les émissions de CH₄ liées à la fermentation entérique des ruminants doivent être intégrées dans un bilan global des émissions à l'échelle de l'écosystème.

Un autre levier pour augmenter la séquestration du carbone à long terme et réduire les émissions de gaz à effet de serre consiste à influencer la composition floristique des zones humides. La promotion d'espèces végétales présentant des tissus avec un ratio C:N élevé, une stratégie fonctionnelle dite « conservative » et une forte teneur en lignine permettrait de ralentir la décomposition de la matière organique et de favoriser le stockage du carbone. Ces objectifs peuvent être atteints par des pratiques de gestion adaptées, ainsi que par la mise en place de haies et de systèmes agroforestiers en périphérie ou au sein des zones humides (Ma et al., 2025).

Les modes de gestion de la biomasse végétale influencent également les flux de carbone. Le pâturage favoriserait un stockage de carbone plus important dans les sols agricoles que la fauche, notamment en raison des apports de matière organique issus des déjections animales, de la présence potentielle de zones de refus et de la contribution de végétations ligneuses ou semi-ligneuses au stockage de carbone. De plus, l'entrée de carbone dans le sol par la litière végétale provient d'une plus grande diversité de types de végétation sous pâturage (Dollé et al., 2013). À court terme, la fauche peut toutefois induire une réduction des émissions de CO₂, du fait de l'exportation de la biomasse aérienne des plantes hors du système (Finocchiaro et al., 2014). La fauche ciblée d'hélophytes (roseaux, massettes, scirpes ou joncs), réalisée à des périodes appropriées, peut également stimuler la productivité végétale et la captation de carbone. Une fréquence d'intervention d'une fois par cycle végétatif ou tous les deux ans semble favorable. La période de dormance végétative, en automne ou en hiver, peut être privilégiée afin de stimuler la repousse l'année suivante, tout en veillant à ne pas compromettre les enjeux locaux de biodiversité et à adapter le matériel utilisé aux conditions hydrologiques spécifiques du site (Fogli et al., 2014). Dans le cas des zones humides aménagées pour le traitement des eaux usées, les modalités de gestion de la biomasse végétale influencent significativement les émissions de gaz à effet de serre. Une récolte tardive des hélophytes, telles que *Typha* spp. ou *Schoenoplectus acutus*, induit des émissions de CH₄ plus faibles qu'une récolte précoce. La fréquence de la fauche apparaît également déterminante dans la régulation des émissions (Kasak et al., 2020).

iv. Paludiculture

La paludiculture, notamment en tourbières, se développe comme une alternative visant à concilier production agricole et de biomasse et préservation des fonctions écologiques des zones humides, en particulier celles liées à la régulation du climat (Temminck et al., 2026). Elle permet de réduire les émissions de GES, les pertes de carbone organique du sol ainsi que les flux latéraux de carbone organique dissous (FAO, 2021). Cette pratique est identifiée par le GIEC comme une solution intermédiaire entre la libre évolution et la gestion conservatoire, et repose sur le maintien d'un niveau de nappe élevé tout au long de l'année (Blain, 2014). La paludiculture peut prendre différentes formes selon les contextes, incluant la coupe de roseaux pour la couverture des toits, l'utilisation de fibres végétales pour l'isolation, la production de biomasse énergétique, la culture de sphaignes ou encore une sylviculture extensive d'aulnes (FAO, 2021). 15 ans après une restauration hydrologique, certaines tourbières alcalines allemandes, dont la végétation constituée d'hélophyte était fauchée régulièrement, ont présenté un bilan de GES comparable à celui de tourbières en bon état laissées sans exploitation agricole (Günther et al., 2015).

v. Riziculture

Le riz constitue la principale céréale alimentaire pour plus de la moitié de la population mondiale et les rizières représentent 9 % des terres cultivées de la planète (Liu et al. 2021). Les rizières présentent en moyenne des stocks de carbone organique du sol plus élevés que les cultures céréalières conduites en terres hautes (FAO, 2021). L'engorgement prolongé en eau favorise une accumulation lente de la matière organique, notamment par la formation de complexes organo-minéraux à long terme.

Toutefois, les rizières inondées contribueraient à environ 11 % des émissions mondiales de CH₄, principalement localisées en Asie (Lee et al., 2023). À titre d'exemple, les rizières du delta de l'Èbre, en Espagne, émettraient en moyenne dix fois plus de CH₄ en période estivale que l'ensemble des zones humides douces, saumâtres et salées situées à proximité, soit environ 8,74 tCO₂eq·ha⁻¹·an⁻¹ (Krauss et al., 2021). En revanche, les rizières européennes émettraient des quantités relativement faibles de N₂O selon certaines études (Grillas et al., 2023 ; Martinez-Eixarch, 2021).

Les émissions de GES issues des rizières varient fortement selon les modalités de gestion hydrique (Liu et al. 2021). Deux grands systèmes sont distingués : l'inondation continue et les cycles d'inondation et d'assèchement. Le drainage de mi-saison et l'inondation alternée permettent de réduire significativement les émissions de CH₄, jusqu'à 50 % par rapport à une inondation continue, mais peuvent également entraîner une altération partielle des stocks de carbone organique du sol (Chidthaisong et al., 2018).

Certaines pratiques culturales, telles que l'absence de labour, l'enfouissement des pailles de riz, l'apport de biomasse via des couverts intermédiaires ou l'incorporation de biochar, permettent d'augmenter le carbone organique du sol et de compenser en partie les effets négatifs des cycles d'inondation et d'assèchement (FAO, 2021).

Enfin, la pratique du « mudding » est fréquemment utilisée en riziculture. Elle consiste à mélanger les chaumes et résidus de culture avec de la vase issue de l'entretien des marais. Elle favorise la

minéralisation aérobie de la matière organique, conduisant à une production accrue de CO₂ plutôt qu'à des émissions de CH₄ en conditions anaérobies, en particulier dans les sols riches en matière organique (Rochea et al., 2024).

c. Gestion des zones humides forestières

i. Effets des pratiques sylvicoles

La déforestation des forêts humides constitue une cause majeure de perte de carbone organique à l'échelle mondiale, que ce soit sous forme dissoute ou particulaire, notamment par les processus d'érosion (Krauss et al., 2021). À titre d'exemple, l'exploitation d'une peupleraie en Italie sur une période de 40 ans a entraîné une diminution du stock de carbone du sol d'environ 25 % jusqu'à 45 cm de profondeur, en comparaison avec une forêt alluviale adjacente non exploitée (Ferré et al., 2005).

La sylviculture en zones humides recouvre une grande diversité de modes de gestion. Les perturbations associées aux interventions sylvicoles sont généralement peu fréquentes et principalement liées aux opérations de coupe et de plantation. La coupe et l'exportation du bois représentent une perte nette, bien que temporaire, de carbone pour l'écosystème. Les effets de l'utilisation d'engins mécanisés sur le fonctionnement des sols restent globalement incertains. En revanche, les coupes rases entraînent une augmentation marquée de l'érosion des sols, en raison de l'absence de couvert végétal et du tassement du sol lié au passage des engins (Landmann et al., 2023). La coupe du bois s'accompagne en moyenne d'une diminution d'environ 10 % du carbone du sol, avec des effets plus prononcés pour les peuplements feuillus que pour les conifères. Les travaux de préparation du sol, l'aération préalable à la plantation ainsi que le dessouchage accentuent la minéralisation du carbone et l'érosion des sols (Krauss et al., 2021 ; Mäkipää et al., 2023). Par ailleurs, le drainage sylvicole peut engendrer des émissions importantes de CO₂, en particulier lorsqu'il concerne des sols organiques (Makrickas et al., 2023).

ii. Leviers de gestion sylvicole

À la suite des opérations de récolte ou d'éclaircie, les émissions de CH₄ et de N₂O sont susceptibles d'augmenter. Cette hausse est liée à une élévation de la température du sol, à une humidité accrue due à une diminution de l'évapotranspiration, ainsi qu'à une accélération du cycle de l'azote. L'ampleur de ces émissions dépend fortement du type d'exploitation forestière, du temps écoulé depuis l'intervention, ainsi que des conditions hydrologiques et pédoclimatiques locales (Mäkipää et al., 2023). L'intensité des éclaircies joue également un rôle déterminant : des éclaircies faibles (<33% de la surface terrière) peuvent avoir un effet positif sur le stock de carbone du sol, tandis que des éclaircies intensives (>65% de la surface terrière) entraînent des effets négatifs (Mäkipää et al., 2023).

Les plantations forestières diversifiées favoriseraient la dénitrification par l'apport de carbone labile issu des exsudats racinaires, distribué à différentes profondeurs du sol. Le travail du sol associé à la gestion forestière influence également la dénitrification, tout comme les coupes rases, qui peuvent occasionner des relargages massifs et ponctuels d'azote sous forme de nitrate et d'ammonium qui peuvent alors être perdus (perte de fertilité) (Landmann et al., 2023). L'allongement du cycle sylvigénétique, le recours à des coupes sélectives, la réduction de

l'utilisation d'engins mécaniques lourds et le choix de périodes d'intervention adaptées constituent autant de pratiques permettant de limiter les impacts négatifs sur le carbone du sol. Dans les plantations denses, la mise en œuvre d'éclaircies surfaciques modérées peut également entraîner un relèvement du niveau de la nappe phréatique, contribuant ainsi à préserver le stock de carbone du sol à court terme (Krauss et al., 2021).

Sous climat tempéré, il est suggéré que la libre évolution (absence de gestion) de milieux ouverts humides vers des milieux forestiers humides entraîne un gain net de carbone, en raison de l'accroissement du stock de carbone contenu dans la biomasse aérienne ligneuse. En effet, les zones humides arborées étudiées stockaient environ deux fois plus de carbone que les zones humides herbacées. En particulier, la biomasse aérienne ligneuse représenterait environ 36 % du carbone total stocké, contre seulement 4 % pour les zones humides herbacées (Bartholomée et al., 2018).

d. Gestion de l'eau en zones humides

i. Effets de la salinité, de la quantité et de la qualité de l'eau

La gestion de l'eau visant à maximiser la séquestration du carbone et à réduire les émissions de gaz à effet de serre doit être envisagée au cas par cas. Elle dépend étroitement du type de zone humide, de son état de conservation ainsi que de ses caractéristiques écologiques et hydrologiques.

La nature de l'eau mobilisée constitue un facteur déterminant : l'inondation d'une même parcelle par de l'eau douce ou de l'eau salée peut entraîner des différences majeures dans les émissions de CH₄, celles-ci étant nettement plus élevées en présence d'eau douce (Petersen et al., 2023). La gestion hydrosaline des marais littoraux et rétro-littoraux influence fortement la production de GES. Des émissions élevées de CH₄ sont observées dans les secteurs à dominante d'eau douce, notamment lorsque l'inondation est prolongée ou lorsque des apports estivaux d'eau douce sont maintenus. À l'inverse, dans les secteurs saumâtres (salinité > 10 g·L⁻¹), les émissions sont plus faibles, voire quasi nulles dans des contextes plus salés (environ 20 g·L⁻¹). Les zones présentant les émissions les plus élevées correspondent fréquemment aux milieux les plus productifs. Par ailleurs, la réalimentation estivale en eau peut stimuler la croissance végétale et améliorer la captation et la séquestration du carbone, illustrant un compromis entre productivité végétale et émissions de CH₄ (Grillas et al., 2023).

La hauteur d'eau du compartiment aquatique constitue également un paramètre clé. Pour un même type de zone humide, une faible hauteur d'eau génère des émissions de GES plus importantes qu'une hauteur d'eau moyenne à élevée sur une période de suivi équivalente (Rochera et al., 2024). L'assèchement saisonnier de certaines zones humides, notamment en été, ou la reconnexion avec de l'eau d'origine marine apparaissent ainsi comme des leviers de gestion permettant de limiter les émissions de GES dans les marais littoraux, en cohérence avec la restauration de dynamiques hydrologiques plus naturelles (Grillas et al., 2023).

Les apports hydriques en provenance du bassin-versant jouent un rôle majeur dans le fonctionnement biogéochimique des zones humides réceptrices (Clément et al. 2002). Les eaux

de drainage issues de parcelles agricoles peuvent modifier les conditions écologiques locales et affecter la capacité des zones humides à séquestrer durablement le carbone (Krauss et al., 2021).

ii. Impacts des fossés sur les gaz à effet de serre

La gestion hydraulique des zones humides passe souvent par un réseau de fossés, qui sont généralement considérés comme des sources nettes de GES vers l'atmosphère, à la fois verticaux (émissions directes vers l'atmosphère) et latéraux (sous forme de carbone organique dissous et particulaire) (Peacock et al., 2021 ; Wu et al., 2023 et Silverthorn et al., 2025). Dans une ferme laitière aux Pays-Bas, les émissions issues des fossés agricoles ont atteint $28,6 \text{ tCO}_2\text{eq.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$, les émissions de CH_4 représentant environ 58 % du total. Une grande partie de ces émissions se produit par ébullition, notamment au printemps et en été, y compris durant la nuit (Paranaiba et al., 2025).

En zones tourbeuses, les fossés de drainage peuvent constituer des sources importantes de CO_2 et de CH_4 , tandis que la surface tourbeuse adjacente, gérée en paludiculture, peut fonctionner comme un puits de carbone. Malgré la faible superficie occupée par ces fossés, l'écosystème tourbeux considéré dans son ensemble peut ainsi présenter un bilan net positif d'émissions de carbone vers l'atmosphère, en raison d'exports latéraux significatifs (Günther et al., 2017).

La végétation aquatique du fossé joue un rôle important pour la régulation des gaz à effet de serre. La photosynthèse peut rendre le fossé puits de carbone à certaines périodes tandis que la sénescence des plantes aquatiques constitue une source de carbone alimentant les processus biogéochimiques de décomposition. Les plantes aquatiques sont susceptibles de réduire les flux de GES émis par diffusion en apportant de l'oxygène jusqu'à la rhizosphère. En revanche, des émissions de GES plus importantes pourraient être émises par ébullition en contrepartie, ainsi que par les aérénchymes des plantes émergées comme *Phragmites spp.*, *Typha spp.*, etc... (Silverthorn et al., 2026).

Les fossés peuvent toutefois jouer un rôle de piège à sédiments et à nutriments provenant des parcelles voisines. Des apports élevés en nutriments alimentent la productivité primaire dans un premier temps mais aussi la décomposition de la matière organique, la méthanogénèse et la dénitrification.

iii. Leviers pour la gestion et l'entretien des fossés

La réduction de l'eutrophisation du fossé est un levier de gestion important pour réduire les émissions de CO_2 , de CH_4 et N_2O . Elle peut consister à diminuer la fertilisation sur les parcelles agricoles adjacentes, mettre en défens les berges dans les prairies avec du bétail ou encore à maintenir une bande tampon herbacée ou arborée interceptant les sédiments et les nutriments (Silverthorn et al., 2026). Les opérations de curage, consistant à retirer tout ou partie des sédiments accumulés, entraînent une exposition du carbone à l'air libre, favorisant sa minéralisation (Dollinger et al., 2015). Si le curage peut conduire à une diminution des émissions de CO_2 et de CH_4 l'année suivant l'intervention (jusqu'à 35% de réduction d'émission de GES en CO_2 -équivalent), des pics d'émissions sont observés immédiatement après celle-ci (Paranaiba et al., 2025).

La végétation des berges constitue un stock de carbone en bordure du fossé et stabilise les berges. L'ombrage apporté par les arbustes et les arbres limite l'augmentation de la température dans le fossé (Silverthorn et al., 2026). Lors des opérations d'entretien, la végétation rivulaire peut être dégradée ou supprimée, ce qui peut altérer la stabilité des berges et réduire leur stock de carbone. En contrepartie, cette suppression peut limiter les apports sédimentaires vers le fossé (Dollinger et al., 2015). Par ailleurs, la fauche rase de la végétation en période estivale peut réduire les émissions de CH₄ véhiculées par les tissus végétaux (Peacock et al., 2021).

Afin de réduire les émissions de méthane, d'autres solutions d'atténuation sont étudiées afin de stimuler l'oxydation anaérobie du méthane (inoculation de communautés microbiennes spécifiques, ajout de chlorure de fer, de sulfate, etc...). Ces modes d'intervention demeurent incertains que ce soit en matière d'effets à long terme, de transférabilité sur d'autres territoires ou encore d'effets écologiques indésirables (Silverthorn et al., 2026).

Les sédiments issus du curage des fossés ou du dragage de canaux de navigation, d'estuaires ou de ports peuvent être réutilisés pour la création de petits îlots au sein de zones humides ou pour rehausser les marais salés face à l'élévation du niveau marin. Ces pratiques nécessitent toutefois une évaluation approfondie des conséquences écologiques, notamment en termes de contamination potentielle des sédiments, de composition chimique des boues et d'impacts sur les écosystèmes récepteurs (Krauss et al., 2021).

e. Restauration des zones humides

Le potentiel d'atténuation du changement climatique par la restauration des zones humides demeure difficile à estimer. Les mesures pertinentes à mettre en œuvre dépendent d'un ensemble de facteurs interdépendants, incluant le contexte climatique, le type de zone humide, le degré et l'ancienneté de la dégradation, l'usage des terres, la nature des sols et la composition végétale. À l'échelle européenne, un manque de données est souligné, associé à une forte variabilité des résultats entre études, liée aux différences méthodologiques, aux compartiments du cycle du carbone étudiés, aux types de GES pris en compte et à l'insuffisance de suivis à long terme (Villa et al., 2018 ; Taillardat et al., 2020 ; Rosentreter et al., 2021 ; Schuster et al., 2024).

Malgré ces incertitudes, la restauration des zones humides apparaît comme un levier permettant de limiter les émissions de GES des écosystèmes dégradés et, dans certains cas, d'augmenter les taux de séquestration du carbone. L'efficacité de la restauration est généralement plus élevée lorsque l'intervention est réalisée rapidement après la dégradation. Celle-ci étant d'autant plus marquée que la dégradation est ancienne (FAO, 2021).

i. Bilan global des émissions de gaz à effet de serre après restauration

Une méta-analyse portant sur les effets des projets de restauration écologique met en évidence une augmentation moyenne à court terme de 544,4 % des émissions de CH₄, concomitante à une réduction de 62 % des émissions de N₂O et à une diminution des émissions à long terme de CO₂ de l'ordre de 138,8 %, avec une variabilité importante selon le type de zone humide concerné (He et al., 2024). La restauration des zones humides continentales s'accompagne fréquemment d'émissions accrues de CH₄, notamment lorsque la restauration implique une remontée du niveau

de la nappe phréatique et une augmentation de la durée de saturation en eau. Toutefois, à l'échelle du potentiel de réchauffement global, la restauration des zones humides conduirait à une réduction comprise entre 43 et 90 % par rapport à des zones humides drainées équivalentes (He et al., 2024).

L'évaluation de la balance radiative entre les émissions de CH₄ et la séquestration du carbone pose des difficultés lorsqu'elle repose sur des métriques climatiques conventionnelles telles que le PRG₁₀₀, en raison des durées de vie atmosphérique différentes des GES et de l'évolution de leur forçage radiatif dans le temps. Une approche alternative parmi d'autres consiste à considérer le « switchover time », correspondant au moment à partir duquel l'effet refroidissant de la séquestration du carbone dépasse l'effet réchauffant des émissions de CH₄ (Taillardat et al., 2020).

Après restauration, une zone humide peut nécessiter une à deux décennies pour atteindre un effet climatique net refroidissant dans le cas des zones humides côtières, tandis que ce délai peut s'étendre sur plusieurs décennies, voire plusieurs siècles, pour les zones humides continentales (Taillardat et al., 2020 ; Schuster et al., 2024). La restauration des zones humides continentales dégradées ne permet généralement pas d'atteindre les niveaux de séquestration du carbone et les stocks de carbone organique observés dans des zones humides intactes de même type. Bien que les valeurs post-restauration demeurent élevées dans la majorité des cas, elles ne compensent pas entièrement les pertes initiales de carbone (Wu et al., 2025). Les stocks de carbone peuvent atteindre environ 50 % de ceux de zones humides naturelles de référence entre 10 et 20 ans après restauration (Yu et al., 2017).

Compte tenu des incertitudes associées et de l'importance de l'âge de l'écosystème, tout projet de restauration ou de changement de gestion devrait être accompagné, lorsque cela est possible, d'un suivi rigoureux avant et après intervention, intégrant les trois principaux GES (CO₂, CH₄ et N₂O) sur des périodes de 10 à 20 ans (Rosentreter et al., 2021).

ii. Restauration hydrologique des tourbières

La restauration hydrologique des tourbières est généralement considérée comme bénéfique à long terme pour l'atténuation des émissions de GES, bien qu'une augmentation transitoire des émissions de CH₄ puisse être observée dans les premières phases suivant la remise en eau (Beetz et al., 2013 ; Günther et al., 2017). Ce risque est d'autant plus élevé lorsque la restauration concerne des tourbières fortement dégradées. Des expériences en laboratoire ont montré qu'une tourbe à sphaignes préalablement exposée à l'oxygène présente un potentiel méthanogène jusqu'à 2 000 fois supérieur à celui d'une tourbe non exposée, en raison de la production accrue de substrats méthanogènes et de modifications des communautés microbiennes favorables à la méthanogenèse (Wilmoth et al., 2021). Par ailleurs, les tourbes dégradées présentent une capacité de rétention en eau réduite (40–75 %) comparativement aux tourbes intactes (environ 90 %), ce qui limite l'efficacité de la restauration hydrologique (FAO, 2021). Le rétablissement de la capacité de séquestration du carbone dans certaines tourbières jurassiennes suisses pourrait ainsi nécessiter près de 50 ans après restauration (Samaritani et al., 2011^a).

Le maintien d'un niveau de nappe stable apparaît essentiel, les fluctuations hydrologiques favorisant les émissions de CH₄ (Abdalla et al., 2016 et Ma et al., 2025).

La restauration hydrologique peut inclure différentes actions : obstruction des fossés et canaux de drainage, suppression ou blocage de drains enterrés, relèvement des niveaux d'eau à l'aide d'ouvrages hydrauliques, ou encore obstruction de cours d'eau par des matériaux naturels tels que des arbres ou des pierres. Le niveau et la durée d'inondation ou la hauteur moyenne de la nappe peuvent être le fruit de différentes stratégies de remise en eau pour limiter les émissions de GES notamment de CH₄ : inondation prolongée, étrépage, remise en eau progressive, etc... (FAO, 2021 et Zak et McInnes, 2022). Parmi les pratiques spécifiques, l'étrépage consiste à retirer les horizons superficiels riches en matière organique afin de réduire la minéralisation et de rapprocher la nappe de la surface. Cette technique doit être utilisée avec précaution, une partie du carbone étant relarguée à court terme par oxydation. La conservation de petites zones non étrépees peut faciliter la recolonisation végétale (Rochera et al., 2024).

Dans les cas de tourbières très dégradées, la revégétalisation peut être nécessaire en complément de la restauration hydraulique. Une tourbière remise en eau sur sol nu présente des émissions de CH₄ plus élevées qu'un site restauré avec une végétation hygrophile fonctionnelle (FAO, 2021). La réimplantation de sphaignes et de macrophytes peut favoriser la reprise de la turfigénèse à moyen et long terme et accroître la fixation du carbone atmosphérique, notamment dans les secteurs nus ou faiblement végétalisés (Kopsieker et al., 2021 ; Rochera et al., 2024).

iii. Restauration des zones humides côtières et alluviales

Environ 27 % des zones humides côtières des États-Unis seraient dégradées par une altération des échanges tidaux, entraînant une augmentation des émissions de CH₄. La restauration tidale, par reconnexion à la mer ou effacement de digues, est associée à une diminution des émissions de CH₄ et à une augmentation de la séquestration du carbone, à condition que cette reconnexion soit durable (Kopsieker et al., 2021).

Dans un contexte d'élévation du niveau marin, le maintien de zones humides côtières fonctionnelles nécessite également une extension de leurs surfaces vers l'intérieur des terres et le rétablissement des apports sédimentaires, notamment par l'effacement de barrages limitant le transit sédimentaire vers les côtes (Crooks et al., 2018 ; Krauss et al., 2021). Bien que les émissions de CH₄ des zones humides côtières salées soient traditionnellement considérées comme faibles, elles peuvent représenter en moyenne plus de 5 % de la séquestration de carbone in situ et devraient être intégrées dans les calculs de crédits carbone (Rosentreter et al., 2021).

La restauration des zones humides alluviales favorise les échanges hydrologiques, sédimentaires et biogéochimiques entre le cours d'eau et la plaine alluviale, avec des effets potentiellement positifs sur la séquestration du carbone et la réduction des émissions de CH₄ (Krauss et al., 2021 ; Hinshaw et Wohl, 2021).

Des zones humides alluviales altérées du bassin de l'Ebre en Espagne présentent des taux de séquestration de carbone moins élevés depuis la mise en place d'aménagements humains impactant la connectivité hydro-sédimentaire du fleuve avec ses annexes (Cabezas et al., 2009). Dans la vallée de la Garonne, les forêts alluviales étudiées présentent des taux de sédimentation plus élevés que les peupleraies situées à proximité (Steiger et al., 2003).

Le rétablissement de régimes naturels de crues (période, fréquence, durée et niveau d'inondation), le ralentissement de l'écoulement de l'eau, le réméandrage, la reconnexion du lit mineur avec le lit majeur associée à une plus grande mobilité latérale du cours d'eau, la restauration hydrologique des zones humides alluviales drainées ou la libre évolution des forêts alluviales sont autant de stratégies de restauration favorables la reconstitution de puits de carbone au sein de la plaine alluviale (Samaritani et al., 2011^b).

Au-delà de la zone humide restaurée, les apports hydriques issus du bassin-versant et des précipitations doivent être pris en compte. Les volumes d'eau doivent être adaptés aux besoins hydriques de l'écosystème, en intégrant les effets attendus du changement climatique. Par exemple, le pompage d'eau potable est susceptible d'altérer le fonctionnement hydrologique de tourbières dépendant de la même nappe (Pôle-relais tourbières, 2012 et Les Landes et al., 2014). Il est notamment essentiel de limiter les fluctuations excessives des niveaux d'eau alternant périodes sèches et humides, susceptibles d'accroître les émissions de GES. L'usage des sols, les pratiques agricoles et sylvicoles sont susceptibles d'impacter la zone humide restaurée par l'apport de sédiments, de nutriments (Zhang et al., 2025).

BIBLIOGRAPHIE (Partie 2 - gestion/restauration)

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

Bansal, S et al. (2023). Practical guide to measuring wetland carbon pools and fluxes. *Wetlands*, 43, 105. <https://doi.org/10.1007/s13157-023-01722-2>

Bartholomé, O., Lavorel, S., Labarraque, D. et Gaucherand, S. (2018). *Évolution des stocks de carbone en fonction des trajectoires de gestion en zone humide*. Sciences Eaux & Territoires, HS50, 8 pages. <https://revue-set.fr/article/view/6800>

Bonetti, G. et al. (2022). The combined effect of short-term hydrological and N-fertilization manipulation of wetlands on CO₂, CH₄, and N₂O emissions. *Environmental Pollution*, 294, 118637. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118637>

Cabezas, A., Comin, F.A. et Walling, D.E. (2009). Changing patterns of organic carbon and nitrogen accretion on the middle Ebro floodplain (NE Spain). *Ecological Engineering*, 35 (10), 1547-1558. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.07.006>

Chidthaisong, A. et al. (2018). Evaluating the effects of alternate wetting and drying (AWD) on methane and nitrous oxide emissions from a paddy field in Thailand. *Soil Science and Plant Nutrition*, 64 (1), 31–38. <https://doi.org/10.1080/00380768.2017.1399044>

Clément, J.C., Aquilina, L., Bour, O., Plaine, K., Burt, T. et Pinay, G. (2003). Hydrological flowpaths and nitrate removal within a riparian floodplain along a 4th order stream in Brittany (France). *Hydrological Processes*, 17, 1177-1195. <https://doi.org/10.1002/hyp.1192>

Cornish, C. M., Johnson, O. F., Bansal, S., Meier, J. A., Harris, T. D., & Sweetman, J. N. (2024). Common use herbicides increase wetland greenhouse gas emissions. *Science of The Total Environment*, 933, 172881. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.172881>

- Crooks, S., Sutton-Grier, A. E., Troxler, T. G., Herold, N., Bernal, B., Schile-Beers, L., & Wirth, T. (2018). Coastal wetland management as a contribution to the US National Greenhouse Gas Inventory. *Nature Climate Change*, 8 (12), 1109-1112. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0345-0>
- Dolle, J-B. et al. (2013). Contribution de l'élevage bovin aux émissions de GES et au stockage de carbone selon les systèmes de production. *Fourrages*, 215, pages 18 -191. <https://hal.science/hal-01173674v1>
- Dollinger, J., Dagès, C., Bailly, J.-S., Lagacherie, P., & Voltz, M. (2015). Managing ditches for agroecological engineering of landscape. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35 (3), 999-1020. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0301-6>
- Drever, C. R., Cook-Patton, S. C., Akhter, F., Badiou, P. H., Chmura, G. L., Davidson, S. J., Desjardins, R. L., Dyk, A., Fargione, J. E., Fellows, M., Filewod, B., Hession-Lewis, M., Jayasundara, S., Keeton, W. S., Kroeger, T., Lark, T. J., Le, E., Leavitt, S. M., LeClerc, M.-E., ... Kurz, W. A. (2021). Natural climate solutions for Canada. *Science Advances*, 7 (23), eabd6034. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd6034>
- Euliss, N. H., Gleason, R. A., Olness, A., McDougal, R. L., Murkin, H. R., Robarts, R. D., Bourbonniere, R. A., & Warner, B. G. (2006). North American prairie wetlands are important nonforested land-based carbon storage sites. *Science of The Total Environment*, 361 (1-3), 179-188. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.06.007>
- FAO and ITPS. (2021). *Recarbonizing global soils: A technical manual of recommended management practices. Volume 5: Forestry, Wetlands and Urban Soils - Practices overview*. Rome, FAO. <https://doi.org/10.4060/cb6606en>
- Ferré, C., Leip, A., Matteucci, G., Previtali, F., & Seufert, G. (2005). Impact of 40 years poplar cultivation on soil carbon stocks and greenhouse gas fluxes. *Biogeosciences Discussions*, 2, 897-931. <https://doi.org/10.5194/bgd-2-897-2005>
- Finocchiaro, R., Tangen, B., & Gleason, R. (2014). Greenhouse gas fluxes of grazed and hayed wetland catchments in the U.S. Prairie Pothole Ecoregion. *Wetlands Ecology and Management*, 22 (3), 305-324. <https://doi.org/10.1007/s11273-013-9331-5>
- Fogli, S., Brancaloni, L., Lambertini, C., & Gerdol, R. (2014). Mowing regime has different effects on reed stands in relation to habitat. *Journal of Environmental Management*, 134, 56-62. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.01.001>
- Gan, D., Zhang, Z., Li, H., Yu, D., Li, Z., Long, R., Niu, S., Zuo, H., Meng, X., Wang, J., & Ma, L. (2024). Ditch emissions partially offset global reductions in methane emissions from peatland drainage. *Communications Earth & Environment*, 5 (1), 640. <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01818-5>
- Gleason, R.A. et al. (2009). Greenhouse gas flux from cropland and restored wetlands in the Prairie Pothole Region. *Soil Biology and Biochemistry*, 41 (12), 2501-2507. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.09.008>
- Günther, A., Huth, V., Jurasinski, G., & Glatzel, S. (2015). The effect of biomass harvesting on greenhouse gas emissions from a rewetted temperate fen. *GCB Bioenergy*, 7 (5), 1092-1106. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12214>
- Hambäck, P. A., Dawson, L., Geranmayeh, P., Jarsjö, J., Kačergytė, I., Peacock, M., Collentine, D., Destouni, G., Fütter, M., Hugelius, G., Hedman, S., Jonsson, S., Klatt, B. K., Lindström, A., Nilsson, J. E., Pärt, T., Schneider, L. D., Strand, J. A., Urrutia-Cordero, P., ... Blicharska, M. (2023). Tradeoffs and synergies in wetland

multifunctionality: A scaling issue. *Science of The Total Environment*, 862, 160746. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160746>

Han, X., Sun, X., Wang, C., Wu, M., Dong, D., Zhong, T., Thies, J. E., & Wu, W. (2016). Mitigating methane emission from paddy soil with rice-straw biochar amendment under projected climate change. *Scientific Reports*, 6 (1), 24731. <https://doi.org/10.1038/srep24731>

He, T., Ding, W., Cheng, X., Cai, Y., Zhang, Y., Xia, H., Wang, X., Zhang, J., Zhang, K., & Zhang, Q. (2024). Meta-analysis shows the impacts of ecological restoration on greenhouse gas emissions. *Nature Communications*, 15 (1), 2668. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-46991-5>

Hénault, C., Bourennane, H., Ayzac, A., Ratié, C., Saby, N. P. A., Cohan, J.-P., Eglin, T., & Gall, C. L. (2019). Management of soil pH promotes nitrous oxide reduction and thus mitigates soil emissions of this greenhouse gas. *Scientific Reports*, 9 (1), 20182. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56694-3>

Hinshaw, S., & Wohl, E. (2021). Quantitatively Estimating Carbon Sequestration Potential in Soil and Large Wood in the Context of River Restoration. *Frontiers in Earth Science*, 9, 708895. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.708895>

Kartiwa, B., Adi, S. H., Sosiawan, H., Marwanto, S., Maswar, Suratman, Bastoni, Ekadinata, A., Widiyono, W., et Agus, F. (2025). Peat hydrological properties and vulnerability to fire risk, *Fire*, 9 (1), 24. <https://doi.org/10.3390/fire9010024>

Kasak, K., Valach, A. C., Rey-Sanchez, C., Kill, K., Shortt, R., Liu, J., Dronova, I., Mander, Ü., Szutu, D., Verfaillie, J., & Baldocchi, D. D. (2020). Experimental harvesting of wetland plants to evaluate trade-offs between reducing methane emissions and removing nutrients accumulated to the biomass in constructed wetlands. *Science of The Total Environment*, 715, 136960. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136960>

Kopsieker, L., Costa Domingo, G., Underwood, E. (2021). *Climate mitigation potential of large-scale restoration in Europe. Analysis of the climate mitigation potential of restoring habitats listed in Annex I of the Habitats Directive*. Policy Report, Institute for European Environmental Policy. <https://ieep.eu/publications/climate-mitigation-potential-of-large-scale-nature-restoration-in-europe/>

Krauss, K. W., Zhu, Z., Stagg, C. L et al. (2021). Wetland Carbon and Environmental Management. In *Geophysical Monograph Series* (1^{re} éd.), Wiley, 449 pages. <https://doi.org/10.1002/9781119639305.fmatter>

Kumaraswamy, S., Rath, A., Bharati, K. et al. Influence of Pesticides on Methane Oxidation in a Flooded Tropical Rice Soil. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 59, 222–229 (1997). <https://doi.org/10.1007/s001289900468>

Landmann, G et al. (2023). Expertise collective CRREF « Coupes Rases et Renouvellement des peuplements Forestiers en contexte de changement climatique ». Synthèse de l'expertise, GIP ECOFOR, RMT AFORCE, 128 pages. <https://observatoire.foret.gouv.fr/catalogue/coupes-rases-et-renouvellement-des-peuplements-forestiers-en-contexte-de-changement-climatique>

Lee, J-H. et al. (2023). Evaluating methane emissions from rice paddies : a study on the cultivar and transplanting date. *Science of the Total Environment*, 902, 166174. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166174>

- Les Landes, A. A. et al. (2014). Investigating the respective impacts of groundwater exploitation and climate change on wetland extension over 150 years. *Journal of Hydrology*, 509, 367-378. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2013.11.039>
- Li, L., Xu, H., Zhang, Q., Zhan, Z., Liang, X., & Xing, J. (2024). Estimation methods of wetland carbon sink and factors influencing wetland carbon cycle: A review. *Carbon Research*, 3 (1), 50. <https://doi.org/10.1007/s44246-024-00135-y>
- Limpens, J., Berendse, F., Blodau, C., Canadell, J. G., Freeman, C., Holden, J., Roulet, N., Rydin, H., & Schaepman-Strub, G. (2008). Peatlands and the carbon cycle: From local processes to global implications – a synthesis. *Biogeosciences*, 5, 1475–1491. <https://doi.org/10.5194/bg-5-1475-2008>
- Limpert, K. E., Carnell, P. E., & Macreadie, P. I. (2021). Managing agricultural grazing to enhance the carbon sequestration capacity of freshwater wetlands. *Wetlands Ecology and Management*, 29 (2), 231-244. <https://doi.org/10.1007/s11273-020-09780-7>
- Liu, Y., Ge, T., van Groenigen, K.J. et al. Rice paddy soils are a quantitatively important carbon store according to a global synthesis (2021). *Communications Earth & Environment*, 2, 154. <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00229-0>
- Ma, S., Mistry, P., Badiou, P., Bansal, S., & Creed, I. F. (2025). Factors Regulating the Potential for Freshwater Mineral Soil Wetlands to Function as Natural Climate Solutions. *Wetlands*, 45 (1), 11. <https://doi.org/10.1007/s13157-024-01893-6>
- Mäkipää, R., Abramoff, R., Adamczyk, B., Baldy, V., Biryol, C., Bosela, M., Casals, P., Curiel Yuste, J., Dondini, M., Filipek, S., Garcia-Pausas, J., Gros, R., Gömöryová, E., Hashimoto, S., Hassegawa, M., Immonen, P., Laiho, R., Li, H., Li, Q., ... Lehtonen, A. (2023). How does management affect soil C sequestration and greenhouse gas fluxes in boreal and temperate forests? – A review. *Forest Ecology and Management*, 529, 120637. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120637>
- Makrickas, E., Manton, M., Angelstam, P., & Grygoruk, M. (2023). Trading wood for water and carbon in peatland forests? Rewetting is worth more than wood production. *Journal of Environmental Management*, 341, 117952. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117952>
- Martínez-Eixarch, M., Alcaraz, C., Viñas, M., Noguerol, J., Aranda, X., Prenafeta-Boldú, F.-X., Català-Forner, M., Fennessy, M. S., & Ibáñez, C. (2021). The main drivers of methane emissions differ in the growing and flooded fallow seasons in Mediterranean rice fields. *Plant and Soil*, 460 (1-2), 211-227. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04809-5>
- Mason, A. R. G., Salomon, M. J., Lowe, A. J., & Cavagnaro, T. R. (2023). Microbial solutions to soil carbon sequestration. *Journal of Cleaner Production*, 417, 137993. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2023.137993>
- McCarty, G. W., & Ritchie, J. C. (2002). Impact of soil movement on carbon sequestration in agricultural ecosystems. *Environmental Pollution*, 116 (3), 423-430. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00219-6](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00219-6)
- Paranaíba, J. R., Struik, Q., Shendurnikar, S., Ma, Y., Quadra, G. R., & Kosten, S. (2025). Summer CH₄ ebullition strongly determines year-round greenhouse gas emissions from agricultural ditches despite frequent dredging. *Journal of Environmental Management*, 373, 123813. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.123813>

- Peacock, M., Audet, J., Bastviken, D., Futter, M. N., Gauci, V., Grinham, A., Harrison, J. A., Kent, M. S., Kosten, S., Lovelock, C. E., Veraart, A. J., & Evans, C. D. (2021). Global importance of methane emissions from drainage ditches and canals. *Environmental Research Letters*, *16* (4), 044010. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abeb36>
- Petersen, S.G.G., Kristensen, E. et Quintana, C.O. (2023). Greenhouse Gas Emissions from Agricultural Land Before and After Permanent Flooding with Seawater or Freshwater. *Estuaries and Coasts*, *46*, 1459–1474. <https://doi.org/10.1007/s12237-023-01218-6>
- Pôle-relais tourbières. (2012). Tourbières et captages d'eau. Bibliographie. <https://reseau-cen-doc.org/Default/doc/SYRACUSE/73126/tourbieres-et-captages-d-eau-bibliographie>
- Rochera, C. et al. (2024). Mediterranean wetlands and climate mitigation. Handbook for adding a climate-mitigation perspective to wetland management and restoration. *LIFE Wetlands4Climate*.
- Saggar, S., Hedley, C.B., Giltrap, D., L., et Lambie S.,M. (2007). Measured and modeled estimates of nitrous oxide emission and methane consumption from sheep-grazed pasture. *Agriculture Ecosystems & Environment*, *122* (3), 357–365. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0167880907000758>
- Salm, J.-O., Kimmel, K., Uri, V., & Mander, Ü. (2009). Global warming potential of drained and undrained peatlands in estonia : A synthesis. *Wetlands*, *29* (4), 1081-1092. <https://doi.org/10.1672/08-206.1>
- ^aSamaritani, E., Shrestha, J., Fournier, B., Frossard, E., Gillet, F., Guenat, C., Niklaus, P. A., Pasquale, N., Tockner, K., Mitchell, E. A. D., and Luster, J. (2011). Heterogeneity of soil carbon pools and fluxes in a channelized and a restored floodplain section (Thur River, Switzerland). *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, *15*, 1757–1769. <https://doi.org/10.5194/hess-15-1757-2011>
- ^bSamaritani, E., Siegenthaler, A., Yli-Petäys, M., Buttler, A., Christin, P., & Mitchell, E. A. D. (2011). Seasonal Net Ecosystem Carbon Exchange of a Regenerating Cutaway Bog : How Long Does it Take to Restore the C-Sequestration Function? *Restoration Ecology*, *19* (4), 480-489. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00662.x>
- Sjögren, P., van der Knaap, W. O., van Leeuwen, J. F. N., Andrič, M., & Grünig, A. (2007). The Occurrence of an Upper Decomposed Peat Layer, or “Kultureller Trockenhorizont”, in the Alps and Jura Mountains. *Mires and Peat*, *2*, 05. <https://doi.org/10.19189/001c.128246>
- Shi, T.-S., Collins, S. L., Yu, K., Peñuelas, J., Sardans, J., Li, H., & Ye, J.-S. (2024). A global meta-analysis on the effects of organic and inorganic fertilization on grasslands and croplands. *Nature Communications*, *15* (1), 3411. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-47829-w>
- Silverthorn, T., Audet, J., Evans, C. D., Van Der Knaap, J., Kosten, S., Paranaíba, J., Struik, Q., Webb, J., Wu, W., Yan, Z., & Peacock, M. (2025). The Importance of Ditches and Canals in Global Inland Water CO₂ and N₂ O Budgets. *Global Change Biology*, *31* (3), e70079. <https://doi.org/10.1111/gcb.70079>
- Soussana, J.-F., & Lemaire, G. (2014). Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *190*, 9-17. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.012>

Steiger, J. et Gurnell, A. M. (2003). Spatial hydrogeomorphological influences on sediment and nutrient deposition in riparian zones: observations from the Garonne River, France. *Geomorphology*, 49 (1-2), 1-23. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(02\)00144-7](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(02)00144-7)

Temmink, R. J. M., Lång, K., Vroom, R. J. E., Leifeld, J., Fritz, C., Zeug, W., Thrän, D., Kleinspehn, C., Gaudig, G., Neubert, J., Kreyling, J., Rhymes, J. M., Evans, C. D., Kotowski, W., Nordt, A. et Tanneberger, F. (2026). Agriculture on wet peatlands: the sustainability potential of paludiculture, *Agricultural Systems*, 231, 104561, <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2025.104561>

Van Wesemael, B., Paustian, K., Meersmans, J., Goidts, E., Barancikova, G., & Easter, M. (2010). Agricultural management explains historic changes in regional soil carbon stocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107 (33), 14926-14930. <https://doi.org/10.1073/pnas.1002592107>

Villa, J. A., & Mitsch, W. J. (2014). Methane emissions from five wetland plant communities with different hydroperiods in the Big Cypress Swamp region of Florida Everglades. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 14 (4), 253-266. <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2014.07.005>

Wilmoth, J. L., Schaefer, J. K., Schlesinger, D. R., Roth, S. W., Hatcher, P. G., Shoemaker, J. K., & Zhang, X. (2021). The role of oxygen in stimulating methane production in wetlands. *Global Change Biology*, 27 (22), 5831-5847. <https://doi.org/10.1111/gcb.15831>

Wu, W. et al. (2023). Agricultural ditches are hotspots of greenhouse gas emissions controlled by nutrient input. *Water Research*, 242, 120271. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2023.120271>

Wu, Y., Zhang, R., MacDougall, A. S., Tian, D., Wang, J., & Niu, S. (2025). Wetland Restoration Is Effective but Insufficient to Compensate for Soil Organic Carbon Losses From Degradation. *Global Ecology and Biogeography*, 34 (5), e70063. <https://doi.org/10.1111/geb.70063>

Yu, L., Huang, Y., Sun, F., & Sun, W. (2017). A synthesis of soil carbon and nitrogen recovery after wetland restoration and creation in the United States. *Scientific Reports*, 7 (1), 7966. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08511-y>

Zak, D. et McInnes, R., J. (2022). A call for refining the peatland restoration strategy in Europe. *Journal of Applied Ecology*, 59 (11), 2667-2873. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14261>

Zhou, L., Zhou, Y., Paranaíba, J. R., Peacock, M., Jeppesen, E., & Hamilton, D. P. (2025). Agricultural ditches and stream networks are overlooked hotspots of carbon emissions. *National Science Review*, 12 (5), nwaf111. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwaf111>

V. Valeurs de stocks carbone et de flux de GES par type d'habitat humide de France Métropolitaine

Le rôle des zones humides dans le cycle du carbone dépend beaucoup du type de zone humide considérée et de sa position dans le paysage. Le type de zone humide et l'état de conservation de la zone humide jouent beaucoup sur sa capacité de séquestration de carbone et d'émissions de GES (Abdul-Malak et al., 2021). Les plus forts taux de séquestration de carbone en zones humides se situeraient sous climat tempéré (Mistch et al., 2013). En plus des zones humides côtières, les zones humides d'eau douce, terme regroupant une grande variété de situations, sont présentes

comme jouant un rôle important dans le cycle du carbone sous un climat tempéré notamment les zones humides alluviales boisées et les marais doux (Villa et al., 2018). Il n'existe pas de valeurs de référence pour tout type de zone humide à l'heure actuelle même si des valeurs par grand type et par grande région bioclimatique peuvent être retenues.

Un certain nombre de zones humides (au sens du Code de l'Environnement complété par l'arrêté de 2008) et de marais que l'on rencontre en France Métropolitaine ont été considérées de manière plus précise dans le tableau suivant (Tableau n°8). Certaines zones humides telles que définies par la convention de Ramsar n'ont pas été prises en compte en particulier pour les compartiments constamment en eau des plans d'eau, les lacs, les rivières, les lagunes, les pertuis. En revanche, certains habitats intertidaux ont été considérés notamment ceux présentant une végétation spontanée ou des organismes photosynthétiques spontanés comme le microphytobenthos ou les herbiers à zostères naines. La typologie retenue ici est inspirée de la classification des habitats Eunis de niveau 3, ainsi que de la typologie des milieux « Carbone Bleu » établis par la CDA de La Rochelle (Afonso et al., 2025 ; voir document spécifique sur la typologie d'habitats humides pour plus de précisions).

Tous les habitats humides naturels ou semi-naturels de France Métropolitaine ne sont pas représentés dans le tableau ci-dessous. Un ciblage a été effectué selon une méthode détaillée dans le document portant typologie des habitats humides. Les habitats dégradés, anthropisés ou venant d'être restaurés n'ont pas été considérés. Les mosaïques d'habitats et les habitats intermédiaires entre deux types n'ont pas fait l'objet de recherche ciblée. Le tableau donne une image fixe de la dynamique du carbone dans les habitats humides, alors que le taux de séquestration de carbone d'un même habitat évolue au cours du temps. Dans certains milieux comme les prairies, il peut atteindre un plafond et un équilibre entre sortie et entrée de carbone (Wilcox et al., 2023). Les habitats peuvent aussi évoluer vers d'autres types d'habitats selon les conditions du milieu et les pratiques de gestion, par exemple d'une prairie humide à une roselière à une forêt humide (Bartholomé et al., 2018).

Les tableaux de références ci-dessous compilent des données hétérogènes issues d'études menées dans des climats et des habitats variés avec différents types d'instrumentations. Les données ne sont donc pas à considérer *stricto-sensu* mais donnent une idée des sous-fonctions climatiques des habitats concernés.

Un premier tableau (Tableau n°8) recense les valeurs avec unités harmonisées de stocks de carbone, séquestration de carbone, captation de carbone (production primaire brute et échange net moyen de l'écosystème), flux de méthane et flux de protoxyde d'azote. Le potentiel émissif correspond à la minéralisation intégrale du stock de carbone à 100 cm de profondeur, suite à une dégradation pouvant se prolonger dans le temps. Par exemple, ce peut être le cas de certaines tourbières drainées à long terme, de zones humides alluviales artificialisées par l'urbanisation, etc... (Krauss et al., 2021 et Temminck et al., 2022). Un échange net de l'écosystème négatif signifie que l'écosystème se comporte comme un puits de carbone et une valeur positive implique que l'écosystème se comporte comme une source de carbone. Cela implique une production primaire brute (exprimée positivement par convention) supérieure à la respiration de l'écosystème.

Un deuxième tableau (Tableau n°9) détaillé en annexe (Annexe 1) recense les mêmes références avec les données présentant des unités de stocks et de flux hétérogènes et des détails sur les sites étudiés et les méthodes utilisées. Avant de reprendre à l'identique les chiffres présentés dans le premier tableau harmonisé, le lecteur est invité à prendre connaissance des précisions et nuances apportées dans le deuxième tableau et à consulter directement les références citées.

En se basant sur la nomenclature du GIEC, les valeurs tirées de la littérature scientifique ont été classées selon qu'elles relèvent du **Tiers 1** (études et projets de recherche internationaux dans des climats similaires, Supplément *Wetlands* du GIEC), du **Tiers 2** (études françaises adaptées au territoire d'étude et de projets de recherche européens dans des climats similaires) ou du **Tiers 3** (études françaises à grande échelle en France, réseaux de suivis locaux s'inscrivant sur le long terme).

En plus du premier filtre évoqué, les valeurs issues de la littérature ont été sélectionnées selon plusieurs critères :

- Correspondance entre l'habitat décrit et l'habitat concerné par les mesures
- Correspondance avec les notions de carbone et de GES ciblées (stock de carbone, séquestration de carbone, production primaire brute, production nette de l'écosystème ou échange nette de l'écosystème, flux de méthane, flux de protoxyde d'azote)
- Localisation en privilégiant les études françaises, ou européennes à défaut voir internationales dans des climats tempérés (valeurs tirées d'études françaises soulignées)
- Mesures des stocks de carbone dans le sol ou les sédiments à 100 cm de profondeur (si disponible). En cas de valeurs de référence issues de prélèvement à moins de 100 cm, les comparaisons entre habitats devront faire l'objet de grandes précautions
- Mesures des stocks et de la séquestration de carbone dans la biomasse pour les végétations lignifiées (landes humides, hélrophytes, fourrés ripicoles et forêts alluviales de diverses sortes)
- Mesures des flux de GES par des instruments haute fréquence sur une année complète voir plusieurs années si possible (tours à flux, suivis par chambres avec modélisation)
- Données éventuellement issues de méta-analyse* correspondant à une compilation d'études cohérentes au regard de l'habitat humide de référence, des métriques ciblées, de la localisation et des pré-requis au niveau de la robustesse des mesures (valeurs tirées de méta-analyse complétées par un astérisque)
- Focus sur les chiffres tirés de la moyenne et de la médiane dans les références trouvées [écart type ou ES : erreur standard]

A noter que les flux latéraux ne sont pas intégrés dans le tableau, ce qui est nécessaire pour établir la balance carbone nette complète d'un écosystème donné (NECB), à laquelle il faut ajouter les GES non carbonés comme le N₂O pour avoir une vision complète (voir Figure 14).

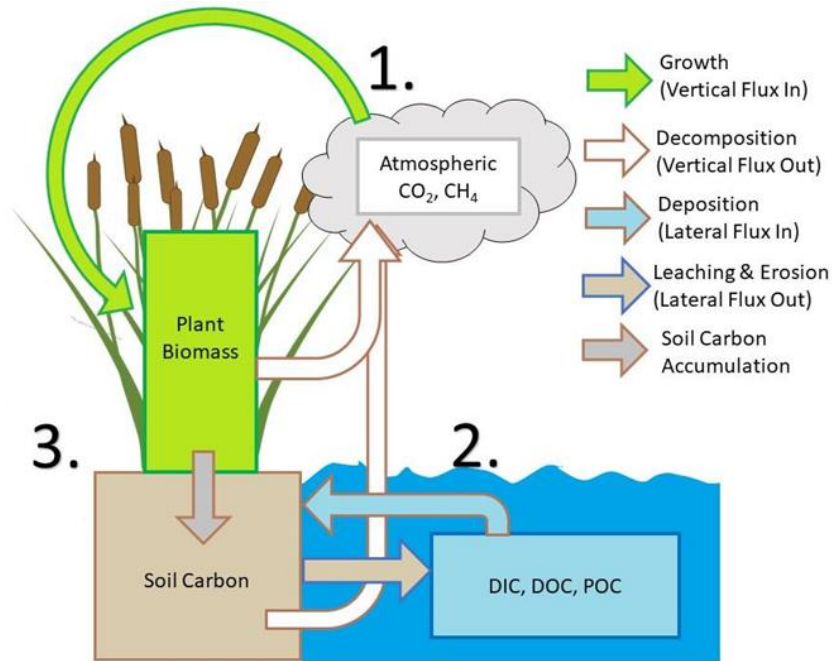


Figure 14 : Schéma simplifié de la balance carbone nette d'un écosystème (NECB) de zone humide, liée aux flux latéraux et verticaux de composés carbonés sous différentes formes entre différents compartiments (US Geological Survey, 2025)

Afin d'interpréter au mieux les valeurs présentées, quelques points de vigilance supplémentaires sont portés à l'attention du lecteur.

Toutes les cases du tableau n'ont pas pu être complétées du fait de difficultés à trouver des valeurs issues de la bibliographie. Le choix a été fait de retenir une valeur-type par habitat de quantité de carbone et de GES stockée ou émise. Une revue spécifique de la littérature selon l'état de conservation (en bon état, dégradé, restauré) ou un type de zones humides en particulier permettrait d'affiner certaines valeurs. De plus, des réseaux de suivis en place depuis quelques années comme le SNO Tourbières et d'autres initiés dans le cadre du PEPR FairCarbon sont susceptibles d'apporter prochainement de nouvelles connaissances. Des projets européens, nationaux et régionaux comportant des sites d'études français investiguent de plus en plus ce champ de recherche, ce qui encourage à l'intégration régulière de nouvelles données de références.

Certaines composantes des stocks de carbone comme la biomasse aérienne pour certains types de végétation, la biomasse souterraine, la litière, le bois mort, la biomasse microbienne n'ont pas été intégrées au tableau. Les stocks dans le sol ou les sédiments au-delà d'1 mètre de profondeur ne sont pas pris en compte, ce qui sous-estime le stock de carbone réel en particulier dans les tourbières ou les milieux alluviaux. Les marais prairiaux se caractérisent par deux compartiments (fossés et prairies) bien distincts avec une influence sur le climat très différente. Cet habitat est divisé en deux sous-habitats en conséquence dans le tableau.

Les surfaces des types d'habitats humides à l'échelle française seraient à estimer pour mesurer le potentiel de certains habitats à grande échelle. Il n'existe pas de données uniformes et précises à grande échelle à l'heure actuelle hormis les données en provenance des inventaires de zones

humides. En juillet 2025, 2 300 000 ha de zones humides sont inventorié en France Métropolitaine pour environ 2/3 de la France métropolitaine couverte par un inventaire. Une pré-analyse des habitats EUNIS recensés (niveau 1) suggère que 48% correspondent à des prairies humides, 27% à des forêts et habitats boisés humides, 6% à des terres cultivées, 6% à des landes et fourrés humides, 6% à des mares et roselières, 3% à des habitats côtiers, 2% à des tourbières et 2% à des autres habitats (FMA, 2026). Ces premiers ordres de grandeur doivent être considérés avec grande précaution et une étude approfondie pourrait permettre d'affiner les estimations en ayant recours à des suivis spécifiques, des sources de données locales complétées par des prélocalisations. Par exemple, un premier travail d'inventaire des tourbières françaises suggère des surfaces estimées entre 100 000 et 120 000 ha au niveau métropolitain (Pinault et al., 2025). L'inventaire des roselières conduit entre 1998 et 2008 estimait les surfaces à environ 54 000 ha en France Métropolitaine (Le Barz et al., 2009). Les vasières intertidales et les prés salés représenteraient environ 60 000 et 10 000 ha respectivement selon diverses sources (FMA, 2006 ; OFB et LPO France, 2023).

Tableau 8 : Valeurs synthétiques des stocks de carbone et des flux de GES par habitat humide avec unités harmonisées

| Types d'habitat humide (code Eunis) | Stock de carbone (tC.ha ⁻¹) entre 0 et 100 cm de profondeur | Potentiel émissif (tCO ₂ eq.ha ⁻¹) dérivé du stock minéralisé entre 0 et 100 cm de profondeur | Séquestration de carbone (tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹) | Production primaire brute (tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹) | Échange net de l'écosystème (tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹) | Flux de CH ₄ (tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ⁻¹ et tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ selon le PRG ₁₀₀ du CH ₄ d'origine biogénique) | Flux de N ₂ O (tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ⁻¹ et tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ selon le PRG ₁₀₀ du N ₂ O) | Références |
|-------------------------------------|---|--|--|---|---|--|---|---|
| Herbiers intertidaux (A2.6) | <u>149,5</u> [<u>143,8</u> – <u>155,2</u>] ^a | 550,5 ^a | <u>2,77</u> [<u>1,34</u> – <u>4,20</u>] ^a | <u>24,92</u> ^b | <u>-11,12</u> ^b | 0,018104 tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^c 0,489 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^c | <u>0,000402</u> tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^d <u>0,110</u> tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^d | a. Amann (communication personnelle, 2025) b. Polsenaere et al. (2012) c. Bahlmann et al. (2015) d. Dolivet-Maréchal et al. (soumis, 2025) |
| Slikke (A2.3) | <u>119</u> [99- <u>139</u>] ^a | 436,73 ^a | <u>7,89</u> ^a | <u>41,43</u> ^b | <u>-27,34</u> ^b | 0,002 [-0,036- + 0,006] tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^c 0,061 [-0,979 - +0,166] tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^c | <u>0,00077</u> tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^d <u>0,21045</u> tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^d | a. Amann-Dubillot et al. (soumis) b. Polsenaere (2025) c. Xu et al. (2025) d. Kenny et al. (2004) dans Murray et al. (2015)* |

Synthèse bibliographique

| | | | | | | | | |
|--|--|----------------------------|--|---------------------------|----------------------------|---|---|---|
| <p>Schorre (A2.5 sauf A2.53)</p> | <p>190 [141-239]^a</p> | <p>697,3^a</p> | <p>8,48 [6,35 – 10,61]^b</p> | <p>37,40^{cd}</p> | <p>-17,73^{cd}</p> | <p>0,0189 [-0,0625 - +0,1003] tCH₄.ha⁻¹.an^{-1e} 0,5103 [-1,6875 - +2,709] tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹ e</p> | <p>0,00192 tN₂O.ha⁻¹.an^{-1f} 0,52612 tCO₂eq.ha⁻¹.an^{-1f}</p> | <p>a. Amann et al. (2023) b. Amann et al. (2024) c. Mayen et al. (2023) d. Polsenaere (2025) e. Huertas et al. (2019) f. Kenny et al. (2004) dans Murray et al. (2015)*</p> |
| <p>Végétation de milieux saumâtres et salés à hélophytes et apparentés (A2.53)</p> | <p>70,34^{ab} Stock moyen de carbone dans les sédiments (62) et la biomasse aérienne de roselières saumâtres/salées (8,34)</p> | <p>258,15^{ab}</p> | <p>1,365 [1,310-1,420]^a</p> | <p>26,12^c</p> | <p>-9,21^d</p> | <p>0,04 [0,02-0,06] tCH₄.ha⁻¹.an^{-1e} 1,08 [0,54 – 1,62] tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹ e</p> | <p>0,000438 [0 – 0,000876] tN₂O.ha⁻¹.an^{-1e} 0,119574 [0 – 0,239148] tCO₂eq.ha⁻¹.an^{-1e}</p> | <p>a. Grillas et al. (2023) b. Silan et al. (2024) c. Han et al. (2013) dans Caplan et al. (2015) d. Morant et al. (2020) e. Martinez-Eixarch et al. (2024)</p> |

Synthèse bibliographique

| | | | | | | | | |
|--|---|--|---------------------------------|--------------------|----------------------------------|---|--|--|
| Mares permanentes méso à eutrophes (C1.2, C1.3) | 25,64 [22,29 – 28,99] ^a Stock moyen de carbone entre 0 et 30 cm de profondeur | Extrapolation sur 100 cm de profondeur trop incertaine | 5,21 [4,51-5,98] ^a | | -0,21 ^b | 0,30 tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 b} 8,21 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 b} | 0,00000002 tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 b} 0,000006 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 b} | a. Taylor et al. (2019) b. Ray et al. (2023) |
| Mares temporaires (C1.6) | 18,39 [3,23 – 33,55] ^a Stock moyen de carbone entre 0 et 10 cm de profondeur | Extrapolation sur 100 cm de profondeur trop incertaine | 4,66 [1,47 – 8,81] ^a | 9,80 ^a | +17,31 [0,63-34,00] ^b | 0,00584 [-0,01168 – +0,02336] tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 b} 0,1577 [-0,31536 – +0,63072] tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 b} | 0,00164 tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} 0,43844 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} | a. Ribaldo et Darul (2025) b. Obrador et al. (2018) c. Gleason et al. (2009) dans Badiou et al. (2011) |
| Végétation de bordures des eaux à hélrophytes et apparentés (C3.2, C3.3) | 168,1 ^a Stock moyen de carbone (155) dans le sol entre 0 et 100 cm de profondeur et la biomasse aérienne (13,1) de roselières à <i>P.australis</i> | 616,93 ^a | 12,53 ^a | 42,94 ^b | -20,19 ^b | 0,64tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 b} 17,28 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 b} | 0,00001 tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} 0,00273 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} | a. Whitaker et al. (2015) b. Brix et al. (2001) dans Whitaker et al. (2015) et Van den Berg et al. (2016) c. Soosaar et al. (2009) |

Synthèse bibliographique

| | | | | | | | | |
|---|----------------------------|-------------------|--------------------------------|----------------------------------|--------------------|--|--|--|
| Berges inondées périodiquement à végétation pionnière (C3.5) | | | | | | | | |
| Tourbières acides à sphaignes à tendance oligotrophe (D1.1, D2.2) | 642 [584-700] ^a | 2356 ^a | 2,17 ^b | 22,39 [20,96-23,82] ^b | -3,54 ^c | 0,113 tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 d} 3,051 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} | 0,0001 tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} 0,0273 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} | a. Pinault et al. (2023) b. Garisoain et al. (2024) c. Evans et al. (2017) dans Gregg et al. (2021)* d. Evans et al. 2017 |
| Tourbières alcalines à herbacées et bryophytes (D4.1) | 737 [668-806] ^a | 2705 ^a | 2,09 [0,84-3,34] ^{b*} | 38,61 [29,87-47,34] ^c | -5,41 ^d | 0,155 tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 e} 4,185 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 e} | 0,0005 tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 e} 0,1365 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 e} | a. Pinault et al. (2023) b. Abdul-Malak et al. (2021) c. D'Angelo et al. (2021) d. Evans et al. (2017) dans Gregg et al. (2021)* e. Evans et al. (2017)* |

Synthèse bibliographique

| | | | | | | | | | |
|--|---------|---|--|-------------------------------|--------------------|--------------------|--|--|--|
| Tourbières eutrophes à grands héliophytes et apparentés (D5.1, D5.2) | | 737 [668-806] ^a | 2705 ^a | 2,09 [0,84-3,34] ^b | 31,05 ^c | -8,94 ^c | 0,30 tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 c} 8,10 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} | 0,0005 tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} 0,1365 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} | a. Pinault et al. (2023) b. Abdul-Malak et al. (2021)* c. Van den Berg et al. (2016) d. Evans et al. (2017)* |
| Forêts marécageuses tourbeuses (G1.5 et G3.E) | | 817 ^{ab} Stock moyen de carbone dans le sol entre 0 et 120 cm de profondeur (603) et la biomasse aérienne (214) de forêts marécageuses tourbeuses | 2629,55 ^{ab} | 1,20 ^a | 26,17 ^c | -5,28 ^c | 0,00774 tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 d} 0,20892 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} | <0,001 tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 e} 0,273 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 e} | a. Dazé et al. (2021) b. Davidson et al. (2022)* c. Syed et al. (2006) d. Pangala et al. (2015) dans Megonigal et al. (2018)* e. Mander et al. (2025)* |
| Marais doux prairiaux (E2.12, E2.62, E3.4) | Prairie | 125 [101,72-148,28] ^a Stock moyen de carbone entre 0 et 15 cm de | Extrapolation sur 100 cm de profondeur trop incertaine | | | -7,71 ^b | 0,14 tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 c} 3,78 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} | | a. Lemauviel-Lavenant (communication personnelle, projet MAVI, 2025) b. Perdrau et al. (in prep, projet MAVI, 2026) |

Synthèse bibliographique

| | | | | | | | | | |
|--|-------|---|---------------------|---------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|--|---|---|
| | | profondeur de prairies de marais doux | | | | | | | c. Herbst et al. (2013) |
| | Fossé | 57,8 [48,2 - 67,4] ^a Stock moyen de carbone entre 0 et 100 cm de profondeur | 212,13 ^a | | | 47,34 ^b | 0,87 [0,54-1,20] tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 c} 23,49 [14,58-32,4] tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} | 0,00892 [-0,00938 -0,02722] tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} 2,44 [-2,56 - +7,43] tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} | a. LRTZC (2025) b. Perdrau et al. (in prep, projet MAVI, 2026) c. Peacock et al. (2021)* d. Silverthorn et al. (2025)* |
| Prairies humides méso à eutrophes (E3.4) | | 155 [146-164] ^a | 568,85 ^a | 2,39 [1,39 - 3,38] ^b | | -5,21 ^c | 0,14 tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 c} 3,78 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} | 0,00080 tN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} 0,21922 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} | a. Nahlik et Fennessy (2016) b. Fennessy et al. (2018) c. Herbst et al. (2013) d. Tangen et Bansal. (2022) |
| Prairies humides oligotrophes (E3.5) | | | | 0,53 ^a | 27,34 [15,12-39,56] ^b | -5,91[-13,74 - +1,92] ^b | 0,000022 tCH ₄ .ha ⁻¹ .an ^{-1 c} 0,00059 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} | 0,015 [0,011-0,018] tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ^{-1 d} | a. Smith et al. (2014) dans Gregg et al. (2021) b. Quin et al. (2014) c. Bullar et al. (2014) |

| | | | | | | | | |
|-----------------------|---|----------------------|------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|---|---|---|
| | | | | | | | | d. Sozanska-Stanton et al. (2016) |
| Mégaphorbiaies (E5.4) | | | | | | | | |
| Landes humides (F4.1) | 165,11 ^{ab} Stock moyen de carbone dans le sol (158) et la biomasse aérienne (7,11) | 605,95 ^{ab} | 1,5 ^a | 25,36 [8,88 - 41,84] ^c | -12,66 [-25,84 - +0,52] ^c | 0,156 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^d | 0,029 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^d | a. Chapman et al. (2013) b. Cantarello et al. (2011)* c. Quin et al. (2014) d. Sozanska-Stanton et al. (2016)* |

Synthèse bibliographique

| | | | | | | | | |
|--|---|----------------------------|--|--|--|--|---|--|
| <p>Fourrés ripicoles et marécageux (F9.1, F9.2)</p> | <p>219,6^{ab} Stock moyen de carbone dans le sol (176) et dans la biomasse aérienne ligneuse (43,6)</p> | <p>805,93^{ab}</p> | <p>15,89^{bc} Taux de séquestration de carbone moyen dans le sol (10,64) et dans la végétation (5,25) de fourrés ripicoles</p> | | | <p>0,0021 [0,0011-0,0031] tCH₄.ha⁻¹.an⁻¹^d 0,057 [0,030 – 0,084] tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^d</p> | <p>0,018 tN₂O.ha⁻¹.an⁻¹^e 4,914 tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^e</p> | <p>a. Cierjacks et al. (2010) b. Matzek et al. (2018) c. Tockner et al. (1999) dans Hinshaw et Wohl (2021)* d. Song et al. (2009) e. Clément (2001) et Clément et al. (2002)</p> |
|--|---|----------------------------|--|--|--|--|---|--|

Synthèse bibliographique

| | | | | | | | | |
|--|---|----------------------------|---|---------------------------|---------------------------|--|---|--|
| <p>Saulaies riveraines (G1.1 notamment G1.11)</p> | <p>317^a Stock moyen de carbone dans le sol (154) et dans la biomasse aérienne ligneuse et le bois mort (163)</p> | <p>1163,40^a</p> | <p>20,81^{bc} Taux de séquestration de carbone moyen dans le sol (10,64) et dans la végétation (10,17) de fourrés ripicoles</p> | <p>114,50^d</p> | <p>-33,76^d</p> | <p>0,0026 [0,0015-0,0037] tCH₄.ha⁻¹.an⁻¹^e 0,070 [0,041 – 0,100] tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^e</p> | <p>0,0165 tN₂O.ha⁻¹.an⁻¹^f 4,5045 tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^f</p> | <p>a. Cierjacks et al. (2010) b. Tockner et al. (1999) dans Hinshaw et Wohl (2021)* c. Becker et al. (2024) d. Jung et al. dans Lim et al. (2024) e. Dlamini et al. (2022) f. Clément (2001) et Clément et al. (2002)</p> |
|--|---|----------------------------|---|---------------------------|---------------------------|--|---|--|

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|--|--|--|
| <p>Aulnaies-frênaies riveraines (G1.2 notamment G1.21)</p> | <p><u>267,13^a</u> Stock moyen de carbone dans le sol entre 0 et 45 cm de profondeur (118,75) et dans la biomasse aérienne ligneuse (148,38)</p> | <p>Extrapolation sur 100 cm de profondeur trop incertaine</p> | <p>21,89^{bc} Taux de séquestration de carbone moyen dans le sol (10,64) et dans la végétation (11,25) de fourrés ripicoles</p> | <p>48,804 [45,78 - 51,83]^d</p> | <p>-21,51 [-18,42 - -24,62]^d</p> | <p>0,0497 [0,0039 -0,0956] tCH₄.ha⁻¹.an⁻¹^e 1,34 [0,11 - 2,58] tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^e</p> | <p>0,002214 [0,002092-0,002336] tN₂O.ha⁻¹.an⁻¹^f 0,604 [0,571 - 0,638] tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^f</p> | <p>a. Bartholomée et al. (2018) b. Tockner et al. (1999) dans Hinshaw et Wohl (2021)* c. Becker et al. (2024) d. Krasnova et al. (2025) e. Pitz et al. (2018) f. Mander et al. (2021)</p> |
|---|---|---|---|---|---|--|--|--|

Synthèse bibliographique

| | | | | | | | | |
|---|--|----------------------------|---|--|---|---|---|---|
| <p>Chenaies-frênaies riveraines de grands fleuves (G1.2 notamment G1.22)</p> | <p>467^a Stock moyen de carbone dans le sol (186) et dans la biomasse aérienne ligneuse et le bois mort (281)</p> | <p>1713,89^a</p> | <p>18,10^{bc} Taux de séquestration de carbone moyen dans le sol (10,64) et dans la végétation (7,46) de fourrés ripicoles</p> | <p>50,46 [48,41-52,52]^d</p> | <p>-11,41 [-10,02 - -12,81]^d</p> | <p>0,00092 [-0,0023 - +0,00414] tCH₄.ha⁻¹.an⁻¹^e 0,02484 [-0,0621 - +0,11178] tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^e</p> | <p>0,0000099 [0,0000041-0,0000157] tN₂O.ha⁻¹.an⁻¹^f 0,00270 [0,00112 - 0,00429] tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^f</p> | <p>a. Cierjacks et al. (2010) b. Tockner et al. (1999) dans Hinshaw et Wohl (2021)* c. Becker et al. (2024) d. Luysaert et al. (2007)* e. Jacinthe et al. (2015) f. Jacinthe et al. (2012)</p> |
| <p>Forêts marécageuses non tourbeuses (G1.4)</p> | | | | | | | | |

BIBLIOGRAPHIE (Partie 2 - valeurs de références)

- Abdul-Malak, D. et al. (2021). *Carbon pools and sequestration potential of wetlands in the European Union*. European Topic Centre on Urban, Land and Soil Systems, Viena and Malaga. https://www.researchgate.net/publication/355204114_Carbon_pools_and_sequestration_potential_of_wetlands_in_the_European_Union_European_Topic_Centre_on_Urban_Land_and_Soil_Systems_Similarities_and_diversity_of_European_cities_A_typology_tool_to_support
- Afonso, M et al. (2025). *Les écosystèmes carbone bleu : typologie des milieux puits de carbone au sein de l'Agglomération de La Rochelle*. https://lienss.univ-larochelle.fr/IMG/pdf/bd-livret-carbone-bleu-2025-1_compressed.pdf
- Amann, B., Chaumillon, E., Pignon-Mussaud, C., Bertin, X., Perello, M.-C., Dupuy, C., Long, N., & Schmidt, S. (2024). Understanding sediment and carbon accumulation in macrotidal minerogenic saltmarshes for climate resilience. *Geomorphology*, 467, 109465. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2024.109465>
- Amann, B., Chaumillon, E., Schmidt, S., Olivier, L., Jupin, J., Perello, M. C., & Walsh, J. P. (2023). Multi-annual and multi-decadal evolution of sediment accretion in a saltmarsh of the French Atlantic coast : Implications for carbon sequestration. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 293, 108467. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108467>
- Arias-Ortiz, A., Wolfe, J., Bridgham, S. D., Knox, S., McNicol, G., Needelman, B. A., Shahan, J., Stuart-Haëntjens, E. J., Windham-Myers, L., Oikawa, P. Y., Baldocchi, D. D., Caplan, J. S., Capocci, M., Czapla, K. M., Derby, R. K., Diefenderfer, H. L., Forbrich, I., Groseclose, G., Keller, J. K., ... Holmquist, J. R. (2024). Methane fluxes in tidal marshes of the conterminous United States. *Global Change Biology*, 30 (9), e17462. <https://doi.org/10.1111/gcb.17462>
- Badiou, P., McDougal, R., Pennock, D. et al. (2011). Greenhouse gas emissions and carbon sequestration potential in restored wetlands of the Canadian prairie pothole region. *Wetlands Ecology and Management*, 19, 237–256. <https://doi.org/10.1007/s11273-011-9214-6>
- Bahlmann, E., Weinberg, I., Lavrič, J. V., Eckhardt, T., Michaelis, W., Santos, R., & Seifert, R. (2015). Tidal controls on trace gas dynamics in a seagrass meadow of the Ria Formosa lagoon (southern Portugal). *Biogeosciences*, 12 (6), 1683-1696. <https://doi.org/10.5194/bg-12-1683-2015>
- Bartholomé, O., Grigulis, K., Colace, M.-P., Arnoldi, C., & Lavorel, S. (2018). Methodological uncertainties in estimating carbon storage in temperate forests and grasslands. *Ecological Indicators*, 95, 331-342. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.054>
- Becker, I., Egger, G., & Wittmann, F. (2024). Aboveground wood biomass, carbon stocks and annual carbon sequestration of floodplain forests in the Danube Delta, Romania. *Tackling present and future environmental challenges of a European riverscape. IAD Proceedings*, 1:14215480. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.14215480>
- Brix, H., Sorrell, B. K., & Lorenzen, B. (2001). Are Phragmites-dominated wetlands a net source or net sink of greenhouse gases? *Aquatic Botany*, 69 (2-4), 313-324. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00145-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00145-0)
- Bhullar, G.S., Edwards, P.J. et Olde Venterink, H. (2014) Influence of Different Plant Species on Methane Emissions from Soil in a Restored Swiss Wetland. *PLoS One*, 9 (2), e89588. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089588>

- Cantarello, E., Newton, A. C., & Hill, R. A. (2011). Potential effects of future land-use change on regional carbon stocks in the UK. *Environmental Science & Policy*, 14 (1), 40-52. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2010.10.001>
- Caplan, J. S., Hager, R. N., Megonigal, J. P., & Mozdzer, T. J. (2015). Global change accelerates carbon assimilation by a wetland ecosystem engineer. *Environmental Research Letters*, 10 (11), 115006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/11/115006>
- Chapman, S. J., Bell, J. S., Campbell, C. D., Hudson, G., Lilly, A., Nolan, A. J., Robertson, A. H. J., Potts, J. M., & Towers, W. (2013). Comparison of soil carbon stocks in Scottish soils between 1978 and 2009. *European Journal of Soil Science*, 64 (4), 455-465. <https://doi.org/10.1111/ejss.12041>
- Chen, Z. L., & Lee, S. Y. (2022). Tidal Flats as a Significant Carbon Reservoir in Global Coastal Ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 9, 900896. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.900896>
- Chmura, G. L., Kellman, L., & Guntenspergen, G. R. (2011). The greenhouse gas flux and potential global warming feedbacks of a northern macrotidal and microtidal salt marsh. *Environmental Research Letters*, 6 (4), 044016. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/044016>
- Cierjacks, A., Kleinschmit, B., Babinsky, M., Kleinschroth, F., Markert, A., Menzel, M., Ziechmann, U., Schiller, T., Graf, M., & Lang, F. (2010). Carbon stocks of soil and vegetation on Danubian floodplains. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 173 (5), 644-653. <https://doi.org/10.1002/jpln.200900209>
- Clément, J.-C. (2001). *Les zones humides de fonds de vallée et la régulation des pollutions azotées diffuses*. [Thèse]. Université des Sciences de Rennes. 184p. <https://theses.fr/2001REN10018>
- Clément J.C., G. Pinay, G. et P. Marmonier, P. (2002). Seasonal dynamics of denitrification along topohydrosequences in three different riparian wetlands. *J. Environmental Quality*, 31, 1025-1037. <https://hal.science/hal-01682405v1>
- Comer-Warner, S. A., Ullah, S., Ampuero Reyes, W., Krause, S., & Chmura, G. L. (2022). *Spartina alterniflora* has the highest methane emissions in a St. Lawrence estuary salt marsh. *Environmental Research: Ecology*, 1 (1), 011003. <https://doi.org/10.1088/2752-664X/ac706a>
- Covey, K. R., & Megonigal, J. P. (2019). Methane production and emissions in trees and forests. *New Phytologist*, 222 (1), 35-51. <https://doi.org/10.1111/nph.15624>
- D'Angelo, B., Leroy, F., Guimbaud, C., Jacotot, A., Zocatelli, R., Gogo, S., & Laggoun-Défarage, F. (2021). Carbon Balance and Spatial Variability of CO₂ and CH₄ Fluxes in a Sphagnum-Dominated Peatland in a Temperate Climate. *Wetlands*, 41 (1), 5. <https://doi.org/10.1007/s13157-021-01411-y>
- Davidson, S. J., Dazé, E., Byun, E., Hiler, D., Kangur, M., Talbot, J., Finkelstein, S. A., & Strack, M. (2022). The unrecognized importance of carbon stocks and fluxes from swamps in Canada and the USA. *Environmental Research Letters*, 17 (5), 053003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac63d5>
- Dazé, E., Byun, E., & Finkelstein, S. A. (2021). *Long-Term Carbon Accumulation in Temperate Swamp Soils : A Case Study from Greenock Swamp, Ontario, Canada*. In Review. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1044474/v1>
- De Los Santos, C. B., Egea, L. G., Martins, M., Santos, R., Masqué, P., Peralta, G., Brun, F. G., & Jiménez-Ramos, R. (2023). Sedimentary Organic Carbon and Nitrogen Sequestration Across a Vertical Gradient on a Temperate Wetland Seascape Including Salt Marshes, Seagrass Meadows and Rhizophytic Macroalgae Beds. *Ecosystems*, 26 (4), 826-842. <https://doi.org/10.1007/s10021-022-00801-5>

- Dazé, E., Byun, E. & Finkelstein, S.A. (2022). Long-Term Carbon Accumulation in Temperate Swamp Soils: a Case Study from Greenock Swamp, Ontario, Canada. *Wetlands*, 42, 121. <https://doi.org/10.1007/s13157-022-01641-8>
- Dlamini, J. C., Cardenas, L. M., Tesfamariam, E. H., Dunn, R. M., Evans, J., Hawkins, J. M. B., Blackwell, M. S. A., & Collins, A. L. (2022). Soil N₂O and CH₄ emissions from fodder maize production with and without riparian buffer strips of differing vegetation. *Plant and Soil*, 477 (1-2), 297-318. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05426-0>
- Dolivet-Maréchal, M., Schmidt, S., Cognat, M., Schübert, C., Gervais, J., Des Chatelliers, C. C., Labourdette, N., Bertrand, I., Rossi, L., Dugue, R., Ahr, M., Richaume, A., Roux, X. L., & Florio, A. (2025). *Evaluation of the net climate benefits of seagrass meadows at a regional scale*. In Review. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-7184696/v1>
- Drexler, J. Z., Fuller, C. C., Orlando, J., & Moore, P. E. (2015). Recent Rates of Carbon Accumulation in Montane Fens of Yosemite National Park, California, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 47 (4), 657-669. <https://doi.org/10.1657/AAAR0015-002>
- Evans et al. (2017). *Implementation of an Emissions Inventory for UK Peatlands*. A report to the Department for Business, Energy & Industrial Energy. https://uk-air.defra.gov.uk/library/reports?report_id=980
- Fennessy, M.S. et al. (2018). Soil carbon sequestration in freshwater wetlands varies across a gradient of ecological condition and by ecoregion. *Ecological Engineering*, 114, 129-136. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.09.013> [Get rights and content](#)
- Forum des Marais Atlantiques. (2006). Les prés salés atlantiques du littoral Atlantique-Manche. *Vivre en marais*. <https://side.developpement-durable.gouv.fr/PAE/doc/SYRACUSE/138636/les-pres-sales-du-littoral-atlantique-manche>
- Forum des Marais Atlantiques. (2026). Définition d'une typologie de zones humides en vue de la préfiguration d'un référentiel "Zones humides et carbone" à l'échelle de la France Métropolitaine. 33 pages.
- Garisoain, R., Jacotot, A., Delire, C., Binet, S., Le Roux, G., Gascoin, S., Rosset, T., Gogo, S., Granouillac, F., Payre-Suc, V., & Gandois, L. (2024). Mountain Peatlands and Drought : Carbon Cycling in the Pyrenees Amidst Global Climate Change. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 129 (7), e2024JG008041. <https://doi.org/10.1029/2024JG008041>
- Gilbert, P. J., Taylor, S., Cooke, D. A., Deary, M. E., & Jeffries, M. J. (2021). Quantifying organic carbon storage in temperate pond sediments. *Journal of Environmental Management*, 280, 111698. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111698>
- Girard, L., Davidson, T. A., Tolon, V., Bucak, T., Rouifed, S., Wezel, A., & Robin, J. (2024). The balance of carbon emissions versus burial in fish ponds : The role of primary producers and management practices. *Aquaculture Reports*, 39, 102456. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.102456>
- Gleason, R.A. et al. (2009). Greenhouse gas flux from cropland and restored wetlands in the Prairie Pothole Region. *Soil Biology and Biochemistry*, 41 (12), 2501-2507. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.09.008>
- Gregg, R. et al. (2021). *Carbon storage and sequestration by habitat: A review of the evidence*. (2^e éd.), Natural England. <https://publications.naturalengland.org.uk/publication/5419124441481216>

Grillas, P. et al. (2023). *Émissions de gaz à effet de serre et de stocks de carbone organique dans les sédiments d'un échantillon de zones humides en Camargue sur un gradient d'hydrologie et de salinité*. Rapport d'étude. 91 pages.

Gunnarsson, U. (2005). Global patterns of *Sphagnum* productivity. *Journal of Bryology*, 27 (3), 269-279. <https://doi.org/10.1179/174328205X70029>

Herbst, M., Friberg, T., Schelde, K., Jensen, R., Ringgaard, R., Vasquez, V., Thomsen, A. G., and Soegaard, H.: Climate and site management as driving factors for the atmospheric greenhouse gas exchange of a restored wetland. *Biogeosciences*, 10, 39–52, <https://doi.org/10.5194/bg-10-39-2013>

Hinshaw, S., & Wohl, E. (2021). Quantitatively Estimating Carbon Sequestration Potential in Soil and Large Wood in the Context of River Restoration. *Frontiers in Earth Science*, 9, 708895. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.708895>

Huertas, I. E., De La Paz, M., Perez, F. F., Navarro, G., & Flecha, S. (2019). Methane Emissions From the Salt Marshes of Doñana Wetlands : Spatio-Temporal Variability and Controlling Factors. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 32. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00032>

Ibáñez, C., Day, J. W., & Pont, D. (1999). Primary Production and Decomposition of Wetlands of the Rhone Delta, France : Interactive Impacts of Human Modifications and Relative Sea Level Rise. *Journal of Coastal Research*, 15 (3), 717-731. <https://journals.flvc.org/jcr/article/view/81089>

Iseyemi, O., Farris, J. L., Moore, M. T., Green, V. S., Locke, M. A., & Choi, S. (2019). Characterizing Organic Carbon Storage in Experimental Agricultural Ditch Systems in Northeast Arkansas. *Soil Science Society of America Journal*, 83 (3), 751-760. <https://doi.org/10.2136/sssaj2018.10.0370>

Jacinthe, P. A., Bills, J. S., Tedesco, L. P., & Barr, R. C. (2012). Nitrous Oxide Emission from Riparian Buffers in Relation to Vegetation and Flood Frequency. *Journal of Environmental Quality*, 41 (1), 95-105. <https://doi.org/10.2134/jeq2011.0308>

Jacinthe, P.A. et al. (2015). Soil methane and carbon dioxide fluxes from cropland and riparian buffers in different hydrogeomorphic settings. *Journal of Environmental Quality*, 44 (4), 1080-1090. <https://doi.org/10.2134/jeq2015.01.0014>

Jaszczuk, I., Jabłońska, E., Kozub, Ł., Tanneberger, F., Aggenbach, C., Seeber, E., Van Diggelen, R., Kreyling, J., Silvennoinen, H. M., & Kotowski, W. (2024). Peat formation potential of temperate fens increases with hydrological stability. *Science of The Total Environment*, 947, 174617. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174617>

Ji, Y., Huang, J., Zhu, Q., Feng, S., Zhang, S., Lei, S., Xiao, Q., Shi, W., & Gao, J. (2025). Small Ponds as Carbon Emission and Burial Hotspots in Lowland Agricultural Landscape. *Earth's Future*, 13 (4), e2024EF005441. <https://doi.org/10.1029/2024EF005441>

Jung, J. et al. (2014). Characteristics of Accumulated Soil Carbon and Soil Respiration on Vegetation in Namhangang Basin. *Korean Journal of Environmental Biology*, 32 (4), 363-370. <https://doi.org/10.11626/KJEB.2014.32.4.363>

Kaendel, T. P. et al. (2019). Complete annual CO₂, CH₄, and N₂O balance of a temperate riparian wetland 12 years after rewetting. *Ecological Engineering*, 127, 527-535. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.12.019>

Kenny, C. et al. (2004). The release of nitrous oxide from the intertidal zones of two European estuaries in response to increased ammonium and nitrate loading. *Water, Air and Soil Pollution*, 4 (6), 61-66. DOI:[10.1007/s11267-005-3014-z](https://doi.org/10.1007/s11267-005-3014-z)

Krasnova, A., Soosaar, K., Rogozin, S., Krasnov, D., & Mander, Ü. (2025). Mature riparian alder forest acts as a strong and consistent carbon sink. *Biogeosciences*, 22, 7089–7116. <https://doi.org/10.5194/bg-22-7089-2025>

Krauss, K. W., Zhu, Z., Stagg, C. L et al. (2021). Wetland Carbon and Environmental Management. In *Geophysical Monograph Series* (1^{re} éd.), Wiley, 449 pages. <https://doi.org/10.1002/9781119639305.fmatter>

Krause, J.R., Cameron, C., Arias-Ortiz, A. et al. (2025). Global seagrass carbon stock variability and emissions from seagrass loss. *Nature Communications*, 16, 3798. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-59204-4>

Lafosse Stagg, C. et al. (2025). Quantifying restoration impacts on wetland ecosystem health and carbon export. US Geological Survey. <https://www.usgs.gov/centers/wetland-and-aquatic-research-center/science/quantifying-restoration-impacts-wetland#overview>

Lamers, L. P. M., Vile, M. A., Grootjans, A. P., Acreman, M. C., Van Diggelen, R., Evans, M. G., Richardson, C. J., Rochefort, L., Kooijman, A. M., Roelofs, J. G. M., & Smolders, A. J. P. (2015). Ecological restoration of rich fens in Europe and North America : From trial and error to an evidence-based approach. *Biological Reviews*, 90 (1), 182-203. <https://doi.org/10.1111/brv.12102>

Le Barz, C., Michas, M. et Fouque, C. (2009). Les roselières en France métropolitaine : premier inventaire (1998-2008). *Faune sauvage n°283*, 14-26. <https://www.trameverteetbleue.fr/outils-methodes/donnees-mobilisables/inventaire-roselieres>

Lim, B.-S., Joo, S.-J., Seok, J.-E., & Lee, C.-S. (2024). An Assessment of the Carbon Budget of the Passively Restored Willow Forests Along the Miho River, Central South Korea. *Climate*, 12 (11), 182. <https://doi.org/10.3390/cli12110182>

Lhosmot, A., Jacotot, A., Steinmann, M. et al. Biotic and Abiotic Control Over Diurnal CH₄ Fluxes in a Temperate Transitional Poor Fen Ecosystem. *Ecosystems*, 26, 951–968 (2023). <https://doi.org/10.1007/s10021-022-00809-x>

Luyssaert, S. et al. (2007). CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, 13 (12), 2509-2537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x>

Mander, Ü., Krasnova, A., Escuer-Gatius, J., Espenberg, M., Schindler, T., Machacova, K., Pärn, J., Maddison, M., Megoñigal, J. P., Pihlatie, M., Kasak, K., Niinemets, Ü., Junninen, H., & Soosaar, K. (2021). Forest canopy mitigates soil N₂O emission during hot moments. *Climate and Atmospheric Science*, 4 (1), 39. <https://doi.org/10.1038/s41612-021-00194-7>

Mander, Ü., Öpik, M., & Espenberg, M. (2025). Global peatland greenhouse gas dynamics : State of the art, processes, and perspectives. *New Phytologist*, 246 (1), 94-102. <https://doi.org/10.1111/nph.20436>

Martínez-Eixarch, M., Masqué, P., Lafratta, A., Lavery, P., Hilaire, S., Jornet, L., Thomas, C., Boisnard, A., Pérez-Méndez, N., Alcaraz, C., Martínez-Espinosa, C., Ibáñez, C., & Grillas, P. (2024). Assessing methane emissions and soil carbon stocks in the Camargue coastal wetlands : Management implications for climate change regulation. *Science of The Total Environment*, 950, 175224. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175224>

- Matzek, V., Stella, J., & Ropion, P. (2018). Development of a carbon calculator tool for riparian forest restoration. *Applied Vegetation Science*, 21 (4), 584-594. <https://doi.org/10.1111/avsc.12400>
- Maxwell, T. L., Spalding, M. D., Friess, D. A., Murray, N. J., Rogers, K., Rovai, A. S., Smart, L. S., Weilguny, L., Adame, M. F., Adams, J. B., Austin, W. E. N., Copertino, M. S., Cott, G. M., Duarte De Paula Costa, M., Holmquist, J. R., Ladd, C. J. T., Lovelock, C. E., Ludwig, M., Moritsch, M. M., ... Worthington, T. A. (2024). Soil carbon in the world's tidal marshes. *Nature Communications*, 15 (1), 10265. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-54572-9>
- Mayen, J., Polsenaere, P., Lamaud, É., Arnaud, M., Kostyrka, P., Bonnefond, J.-M., Geairon, P., Gernigon, J., Chassagne, R., Lacoue-Labarthe, T., Regaudie De Gioux, A., & Souchu, P. (2024). Atmospheric CO₂ exchanges measured by eddy covariance over a temperate salt marsh and influence of environmental controlling factors. *Biogeosciences*, 21 (4), 993-1016. <https://doi.org/10.5194/bg-21-993-2024>
- McNamara, N. P., Black, H. I. J., Pearce, T. G., Reay, D. S., & Ineson, P. (2008). The influence of afforestation and tree species on soil methane fluxes from shallow organic soils at the UK Gisburn Forest Experiment. *Soil Use and Management*, 24 (1), 1-7. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2008.00147.x>
- Morant, D., Picazo, A., Rochera, C., Santamans, A. C., Miralles-Lorenzo, J., Camacho-Santamans, A., Ibañez, C., Martínez-Eixarch, M., & Camacho, A. (2020). Carbon metabolic rates and GHG emissions in different wetland types of the Ebro Delta. *PLOS ONE*, 15 (4), e0231713. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231713>
- Morison, J. et al. (2012). *Understanding the carbon and greenhouse gas balance of forests in Britain*. Forestry Commission. <https://www.forestresearch.gov.uk/publications/understanding-the-carbon-and-greenhouse-gas-balance-of-forests-in-britain/>
- Murray, R. H., Erler, D.V. et Eyre, B. D. (2015). Nitrous oxide fluxes in estuarine environments : response to global change. *Global Change Biology*, 21 (9), 3219-3245. <https://doi.org/10.1111/gcb.12923>
- Nahlik, A., Fennessy, M. (2016). Carbon storage in US wetlands. *Nature Communications*, 7, 13835. <https://doi.org/10.1038/ncomms13835>
- Obrador, B., Von Schiller, D., Marcé, R., Gómez-Gener, L., Koschorreck, M., Borrego, C., & Catalán, N. (2018). Dry habitats sustain high CO₂ emissions from temporary ponds across seasons. *Scientific Reports*, 8 (1), 3015. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20969-y>
- Office Français de la Biodiversité et LPO France. (2023). Plan de gestion 2024-2033 de la Réserve Naturelle Nationale de la Baie de l'Aiguillon. Partie A – Diagnostic. <https://www.reserve-baie-aiguillon.fr/ressources/>
- O'Reilly, B. C., Finkelstein, S. A., & Bunbury, J. (2014). Pollen-Derived Paleovegetation Reconstruction and Long-Term Carbon Accumulation at a Fen Site in the Attawapiskat River Watershed, Hudson Bay Lowlands, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 46 (1), 6-18. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.1.6>
- Ouisse, V., Migné, A., & Davoult, D. (2010). Seasonal variations of community production, respiration and biomass of different primary producers in an intertidal *Zostera noltii* bed (Western English Channel, France). *Hydrobiologia*, 649 (1), 3-11. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0254-3>
- Ouyang, X. et Lee, S., Y. (2014). Updated estimates of carbon accumulation rates in coastal marsh sediments, *Biogeosciences*, 11, 5057–5071, <https://doi.org/10.5194/bg-11-5057-2014>

- Pangala, S. R., Hornibrook, E. R. C., Gowing, D. J., & Gauci, V. (2015). The contribution of trees to ecosystem methane emissions in a temperate forested wetland. *Global Change Biology*, 21 (7), 2642-2654. <https://doi.org/10.1111/gcb.12891>
- Peacock, M., Audet, J., Bastviken, D., Fitter, M. N., Gauci, V., Grinham, A., Harrison, J. A., Kent, M. S., Kosten, S., Lovelock, C. E., Veraart, A. J., & Evans, C. D. (2021). Global importance of methane emissions from drainage ditches and canals. *Environmental Research Letters*, 16 (4), 044010. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abeb36>
- Pinault, L., Pilloix, M., Bernard, G., Joly, D., Gogo, S., Martin, E., & Gilbert, D. (2023). The 1949 Atlas of French peat deposits, a starting point for a national inventory of peatlands. *Soil Use and Management*, 39 (3), 1040-1056. <https://doi.org/10.1111/sum.12919>
- Pitz, S. L., Megonigal, J. P., Chang, C.-H., & Szlavecz, K. (2018). Methane fluxes from tree stems and soils along a habitat gradient. *Biogeochemistry*, 137 (3), 307-320. <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0400-3>
- Polsenaere, P., Lamaud, E., Lafon, V., Bonnefond, J.-M., Bretel, P., Delille, B., Deborde, J., Loustau, D., & Abril, G. (2012). Spatial and temporal CO₂ exchanges measured by Eddy Covariance over a temperate intertidal flat and their relationships to net ecosystem production. *Biogeosciences*, 9 (1), 249-268. <https://doi.org/10.5194/bg-9-249-2012>
- Polsenaere, P. (2025). Dynamique du carbone en zone côtière tempérée : processus biogéochimiques et échanges aux interfaces terre - zone côtière - atmosphère. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches, Ecole doctorale 618 EUCLIDE, La Rochelle Université. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00993/110419/>
- Potouroglou, M., Whitlock, D., Milatovic, L., MacKinnon, G., Kennedy, H., Diele, K., & Huxham, M. (2021). The sediment carbon stocks of intertidal seagrass meadows in Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 258, 107442. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107442>
- Quin, S. L. O., Artz, R. R. E., Coupar, A. M., & Woodin, S. J. (2015). Calluna vulgaris-dominated upland heathland sequesters more CO₂ annually than grass-dominated upland heathland. *Science of The Total Environment*, 505, 740-747. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.10.037>
- Ray, N. E., & Holgerson, M. A. (2023). High Intra-Seasonal Variability in Greenhouse Gas Emissions From Temperate Constructed Ponds. *Geophysical Research Letters*, 50 (18), e2023GL104235. <https://doi.org/10.1029/2023GL104235>
- Reinsch, S., Koller, E., Sowerby, A., De Dato, G., Estiarte, M., Guidolotti, G., Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, G., Lellei-Kovács, E., Larsen, K. S., Liberati, D., Peñuelas, J., Ransijn, J., Robinson, D. A., Schmidt, I. K., Smith, A. R., Tietema, A., Dukes, J. S., Beier, C., & Emmett, B. A. (2017). Shrubland primary production and soil respiration diverge along European climate gradient. *Scientific Reports*, 7 (1), 43952. <https://doi.org/10.1038/srep43952>
- Reverey, F., Ganzert, L., Lischeid, G., Ulrich, A., Premke, K., & Grossart, H.-P. (2018). Dry-wet cycles of kettle hole sediments leave a microbial and biogeochemical legacy. *Science of The Total Environment*, 627, 985-996. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.220>
- Ribaudou, C. et Darul, R. (2025). Bilan du carbone et des nutriments des mares temporaires (lagunes) du bassin versant du lac de Carcans-Hourtin. Rapport final de projet – Volet 4 – Projet REZIN.

- Rieger, S. et al. (2014). The interplay of sedimentation and carbon accretion in riparian forests. *Geomorphology*, 214, 157-167. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2014.01.023>
- Roughan, B. L., Kellman, L., Smith, E., & Chmura, G. L. (2018). Nitrous oxide emissions could reduce the blue carbon value of marshes on eutrophic estuaries. *Environmental Research Letters*, 13 (4), 044034. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aab63c>
- Sha, C., Mitsch, W. J., Mander, Ü., Lu, J., Batson, J., Zhang, L., & He, W. (2011). Methane emissions from freshwater riverine wetlands. *Ecological Engineering*, 37 (1), 16-24. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.07.022>
- Silan, G., Buosi, A., Bertolini, C., & Sfriso, A. (2024). Dynamics and drivers of carbon sequestration and storage capacity in *Phragmites australis*-dominated wetlands. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 298, 108640. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.108640>
- Silverthorn, T., Audet, J., Evans, C. D., Van Der Knaap, J., Kosten, S., Paranaíba, J., Struik, Q., Webb, J., Wu, W., Yan, Z., & Peacock, M. (2025). The Importance of Ditches and Canals in Global Inland Water CO₂ and N₂ O Budgets. *Global Change Biology*, 31 (3), e70079. <https://doi.org/10.1111/gcb.70079>
- Smith, S.W., Vandenbergh, C., Hastings, A. et al. (2014). Optimizing Carbon Storage Within a Spatially Heterogeneous Upland Grassland Through Sheep Grazing Management. *Ecosystems*, 17, 418–429. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9731-7>
- Song, C., Xu, X., Tian, H., & Wang, Y. (2009). Ecosystem–atmosphere exchange of CH₄ and N₂ O and ecosystem respiration in wetlands in the Sanjiang Plain, Northeastern China. *Global Change Biology*, 15 (3), 692-705. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01821.x>
- Soosaar, K., Maddison, M., & Mander, Ü. (2009). Water quality and emission rates of greenhouse gases in a treatment reedbed. *Water Resources Management*, 125, 105-124. <https://doi.org/10.2495/WRM090111>
- Sozanska-Stanton, M., Carey, P. D., Griffiths, G. H., Vogiatzakis, I. N., Treweek, J., Butcher, B., Charlton, M. B., Keenleyside, C., Arnell, N. W., Tucker, G., & Smith, P. (2016). Balancing conservation and climate change – a methodology using existing data demonstrated for twelve UK priority habitats. *Journal for Nature Conservation*, 30, 76-89. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2016.01.005>
- Spilmont, N., Davoult, D., & Migné, A. (2006). Benthic primary production during emersion : In situ measurements and potential primary production in the Seine Estuary (English Channel, France). *Marine Pollution Bulletin*, 53 (1-4), 49-55. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.09.016>
- Strilesky, S. L., & Humphreys, E. R. (2012). A comparison of the net ecosystem exchange of carbon dioxide and evapotranspiration for treed and open portions of a temperate peatland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 153, 45-53. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.06.006>
- Suzuki, S., Yokozawa, M., Inubushi, K., Hara, T., Kimura, M., Tsuga, S., Tako, Y., & Nakamura, Y. (2012). Evaluation of CO₂ Exchange Rates in a Wetland Ecosystem Using the Closed Geosphere Experiment Facility. *Journal of Hydrometeorology*, 13 (3), 966-980. <https://doi.org/10.1175/JHM-D-10-05033.1>
- Syed, K., H. et al. (2006). Environmental control of net ecosystem CO₂ exchange in a treed, moderately rich fen in northern Alberta. *Agricultural Forest and Meteorology*, 140 (1-4), 97-114. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.03.022>

- Tangen, B. A. et Bansal, S. (2022). Prairie wetlands as sources or sinks of nitrous oxide: Effects of land use and hydrology. *Agricultural and Forest Meteorology*, 320, 108968. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108968>
- Taylor, S., Gilbert, P. J., Cooke, D. A., Deary, M. E., & Jeffries, M. J. (2019). High carbon burial rates by small ponds in the landscape. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17 (1), 25-31. <https://doi.org/10.1002/fee.1988>
- Tockner, K., Pennetzdorfer, D., Reiner, N., Schiemer, F., & Ward, J. V. (1999). Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river–floodplain system (Danube, Austria). *Freshwater Biology*, 41 (3), 521-535. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00399.x>
- Van Den Berg, M., Ingwersen, J., Lamers, M., & Streck, T. (2016). The role of *Phragmites* in the CH₄ and CO₂ fluxes in a minerotrophic peatland in southwest Germany. *Biogeosciences*, 13 (21), 6107-6119. <https://doi.org/10.5194/bg-13-6107-2016>
- Vieillard, A. M., & Fulweiler, R. W. (2014). Tidal pulsing alters nitrous oxide fluxes in a temperate intertidal mudflat. *Ecology*, 95 (7), 1960-1971. <https://doi.org/10.1890/13-1333.1>
- Vitt, D. H., Wieder, R. K., Scott, K. D., & Faller, S. (2009). Decomposition and Peat Accumulation in Rich Fens of Boreal Alberta, Canada. *Ecosystems*, 12 (3), 360-373. <https://doi.org/10.1007/s10021-009-9228-6>
- Webb, J. R., Hayes, N. M., Simpson, G. L., Leavitt, P. R., Baulch, H. M., & Finlay, K. (2019). Widespread nitrous oxide undersaturation in farm waterbodies creates an unexpected greenhouse gas sink. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116 (20), 9814-9819. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820389116>
- Whitaker, K., Rogers, K., Saintilan, N., Mazumder, D., Wen, L., & Morrison, R. J. (2015). Vegetation persistence and carbon storage : Implications for environmental water management for *Phragmites australis*. *Water Resources Research*, 51 (7), 5284-5300. <https://doi.org/10.1002/2014WR016253>
- Wilcox, K. R., Collins, S. L., Knapp, A. K., Pockman, W., Shi, Z., Smith, M. D., and Luo, Y.: Assessing carbon storage capacity and saturation across six central US grasslands using data–model integration, *Biogeosciences*, 20, 2707–2725, <https://doi.org/10.5194/bg-20-2707-2023>

ANNEXES

Tableau 9 : Valeurs détaillées des stocks de carbone et des flux de GES par habitat humide avec unités non harmonisées

| Types d'habitat humide (code Eunis) | Stock de carbone (tC.ha ⁻¹) | Potentiel émissif (tCO ₂ eq.ha ⁻¹) dérivé du stock minéralisé entre 0 et 100 cm de profondeur | Séquestration de carbone | Production primaire brute | Échange net de l'écosystème | Flux de CH ₄ | Flux de N ₂ O | Références |
|-------------------------------------|---|--|--|---|--|---|---|--|
| Herbiers intertidaux (A2.6) | 149,5 [143,8 – 155,2] ^a Stock moyen de carbone dans les sédiments entre 0 et 100 cm de profondeur d'herbiers intertidaux à <i>Z.nolteii</i> (Baie d'Yves, France) | 550,5 ^a | 75,5 [36,6 – 114,4] gC.m ⁻² .an ⁻¹ ^a Taux moyen de séquestration du carbone dans les sédiments d'herbiers intertidaux à <i>Z.nolteii</i> (Baie d'Yves), estimé par datation radiométrique | 1,86 gC.m ⁻² .j ⁻¹ ^b Production primaire brute moyenne de la communauté d'herbiers intertidaux à <i>Z.nolteii</i> (Bassin d'Arcachon, France), calculée à partir de mesures de flux à basse mer par Eddy Covariance (juillet et septembre 2008) | -0,83 gC.m ⁻² .j ⁻¹ ^b Échange net moyen de l'écosystème d'herbiers intertidaux à <i>Z.nolteii</i> (Bassin d'Arcachon, France), mesuré à basse et haute mer, le jour et la nuit (juillet, septembre 2008 et avril 2009) | 0,31mmol CH ₄ .m ⁻² .j ⁻¹ ^c Flux moyen d'herbiers intertidaux à <i>Z.nolteii</i> (Ria Formosa, Portugal), estimé par des chambres benthiques dynamiques en avril 2012 (marée haute et basse) | 2,5 μmolN ₂ O.m ⁻² .j ⁻¹ ^d Flux moyen d'herbiers intertidaux à <i>Z.nolteii</i> (Bassin d'Arcachon, France), estimé par des chambres benthiques statiques en août 2023 (marée basse) | a. Amann (communication personnelle, 2025) b. Polsenare et al. (2012) c. Bahlmann et al. (2015) d. Dolivet-Maréchal et al. (soumis, 2025) |

| | | | | | | | | |
|---------------|--|------------------------|--|---|--|---|---|--|
| Slikke (A2.3) | 119 [99-139] ^a Stock moyen de carbone dans les sédiments entre 0 et 100 cm de profondeur de vasières atlantiques (Baie de l'Aiguillon, France) | 436,73,22 ^a | 215 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ ^a Taux moyen de séquestration du carbone dans les sédiments de vasières atlantiques (Baie de l'Aiguillon), estimé par datation radiométrique | 1129 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ ^b Production primaire brute moyenne de vasières atlantiques (Baie de l'Aiguillon, France), calculée à partir de mesures par chambres statiques en 2023 (4 saisons) | -745 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ ^b Production nette moyenne de la communauté de vasières atlantiques (Baie de l'Aiguillon, France), mesurée par chambres statiques en 2023 (4 saisons) | 0,026 [-0,414- +0,07] $\text{mg CH}_4.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ ^c Flux moyen de vasières tempérées (Sanmen Bay, Taizhou Bay et Yueqing Bay, Chine), estimé par chambres benthiques en juillet et août 2024 (marée basse) | 0,2 $\mu\text{molN}_2\text{O.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ ^d Flux moyen de sédiments intertidaux de vasières tempérées (estuaire du Couesnon, France et Torridge estuary, Angleterre), estimé à partir de sédiments incubés dans des chambres, prélevés entre juin et juillet 2002 (Couesnon) et juin et juillet 2003 (Torridge) | a. Amann-Dubillot et al. (soumis) b. Polsenaeere (2025) c. Xu et al. (2025) d. Kenny et al. (2004) dans Murray et al. (2015)* |
|---------------|--|------------------------|--|---|--|---|---|--|

| | | | | | | | | |
|------------------------------|---|--------------------|---|--|---|---|---|--|
| Schorre (A2.5 sauf A2.53) | 190 [141-239] ^a Stock moyen de carbone dans les sédiments entre 0 et 100 cm de profondeur de prés salés atlantiques (Baie de l'Aiguillon, France) | 697,3 ^a | 231 [173-289] gC.m⁻².an⁻¹ ^b Taux moyen de séquestration du carbone dans les sédiments de prés salés atlantiques (Fiers d'Ars, Baie de l'Aiguillon et Brouage, France), estimé par datation radiométrique | 1019 gC.m⁻².an⁻¹ ^{cd} Production primaire brute moyenne de prés salés atlantiques (Fiers d'Ars, France), estimé par Eddy- Covariance en 2020 | -483 gC.m⁻².an⁻¹ ^{cd} Échange net moyen de l'écosystème de prés salés atlantiques (Fiers d'Ars, France), estimé par Eddy- Covariance en 2020 | 324 [-1070 - + 1718] μmol.m⁻².j⁻¹ ^e Flux moyen de prés salés méditerranéens (Donana, estuaire du Guadalquivir, Espagne), estimé par sondes à l'interface air- eau (CH ₄ dissous) pendant 3 ans entre 2016 et 2018 (16 campagnes) | 0,5 μmolN₂O.m⁻².h⁻¹ ^f Flux moyen de sédiments intertidaux de prés salés tempérés (estuaire du Couesnon, France et Torridge estuary, Angleterre), estimé à partir de sédiments incubés dans des chambres, prélevés entre juin et juillet 2002 (Couesnon) et juin et juillet 2003 (Torridge) | a. Amann et al. (2023) b. Amann et al. (2024) c. Mayen et al. (2023) d. Polsenaere (2025) e. Huertas et al. (2019) f. Kenny et al. (2004) dans Murray et al. (2015) * |
|------------------------------|---|--------------------|---|--|---|---|---|--|

| | | | | | | | | |
|--|---|----------------------|--|---|--|---|--|--|
| Végétation de milieux saumâtres et salés à hélrophytes et apparentés (A2.53) | 62 ^a + 8,34 ^b = 70,34 ^{ab} Stock moyen de carbone dans le sédiment et la biomasse aérienne de roselières saumâtres/salées | 258,15 ^{ab} | 37,2 [ES : 35,7-38,7] gC.m ⁻² .an ^{-1 a} Taux moyen de séquestration du carbone dans les sédiments d'une roselière saumâtre/salée (Roselière du Vaccarès, Camargue, France), estimation par datation radiométrique sur 35 ans | 2612 gCO ₂ .m ⁻² .an ^{-1 c} Production primaire brute moyenne d'une roselière à <i>P.australis</i> (delta du fleuve Fleuve Jaune, Chine,) estimée par eddy-covariance de mai à octobre 2010 et modélisation | -251 gC.m ⁻² .an ^{-1 d} Balance carbone nette moyenne de l'écosystème saumâtre à roselières et salicorniaies (ENCA, Delta de l'Ebre, Espagne), estimée par le suivi de la GPP de l'écosystème (y compris planctonique) et la respiration aérobie et anaérobie (CH ₄) d'échantillons prélevés et incubés | 4 [2-6] gCH ₄ .m ⁻² .an ^{-1 e} Flux moyen d'une roselière saumâtre/salée (Roselière du Vaccarès, Camargue, France), estimé par chambre flottante (modèle haut) de mai à août 2019, d'octobre à novembre 2020 et de mars à juin 2021 | 0,005 [0 – 0,010] mgN ₂ O.m ⁻² .h ^{-1 e} Flux moyen de zones humides douces, saumâtres et salées (Camargue, France), estimé par chambre flottante (modèle haut) de mai à octobre 2019, de septembre à novembre 2020 et de mars à juin 2021 | <ul style="list-style-type: none"> a. Grillas et al. (2023) b. Silan et al. (2024) c. Han et al. (2013) dans Caplan et al. (2015) d. Morant et al. (2020) e. Martinez-Eixarch et al. (2024) |
| | 62 ^a Stock moyen de carbone entre 0 et 100 cm de profondeur dans les sédiments d'une roselière saumâtre/salée (Roselière du Vaccarès, Camargue, France) | | | | | | | |
| | 8,34 [2,06 – 14,62] ^b Stock moyen de carbone dans la biomasse aérienne de 6 roselières saumâtres à <i>P.australis</i> (Lagune de Venise, Italie) | | | | | | | |

| | | | | | | | | |
|---|---|--|---|---|---|---|---|---|
| Mares permanentes méso à eutrophes (C1.2, C1.3) | 2564 [2229-2899] gC.m ⁻² ^a Stock moyen de carbone entre 0 et 30 cm de profondeur dans les sédiments de petites mares matures (Northumberland, UK), créées de 18 à 20 ans auparavant | Extrapolation sur 100 cm de profondeur trop incertaine | 142 [123-163] gC.m ⁻² .an ⁻¹ ^a Taux moyen de séquestration de carbone dans les sédiments de 12 mares matures de 1 m ² (Northumberland, UK), estimé en prélevant les sédiments des mares créées 18-20 ans plus tôt | | -0,47 molCO ₂ .m ⁻² .an ⁻¹ ^b Echange moyen de l'écosystème de 4 mares tempérées (900 m ²) construites (Cornell Experimental Facility Pond, USA), flux estimé par chambres flottantes entre avril et novembre 2018 (période sans glace) | 1,90 molCH ₄ .m ⁻² .an ⁻¹ ^b Flux moyen de 4 mares tempérées (900 m ²) construites (Cornell Experimental Facility Pond, USA), estimé par chambres flottantes entre avril et novembre 2018 (période sans glace) | 0,05 μmolN ₂ O.m ⁻² .an ⁻¹ ^b Flux moyen de 4 mares tempérées (900 m ²) construites (Cornell Experimental Facility Pond, USA), estimé par chambres flottantes entre avril et novembre 2018 (période sans glace) | a. Taylor et al. (2019) b. Ray et al. (2023) |
| Mares temporaires (C1.6) | 1839 [ES : 1382 – 2296] gC.m ⁻² ^a Stock moyen de carbone entre 0 et 10 cm de profondeur dans les sédiments de 6 mares temporaires forestières (A, B, C, D, E, F - 1000 m ² en moyenne) du plateau landais (bassin-versant du lac de Carcans-Hourtin, France) | Extrapolation sur 100 cm de profondeur trop incertaine | 127 [40 – 240] gC.m ⁻² .an ⁻¹ ^a Taux moyen de séquestration de carbone dans les sédiments de 6 mares temporaires forestières non perturbées (A, B, C, G, J, K) du plateau landais (bassin-versant du lac de Carcans-Hourtin, France), | 267 gC.m ⁻² .an ⁻¹ ^a Production primaire nette moyenne de la végétation de 3 mares temporaires forestières non perturbées (A, B et C) du plateau landais, estimée par récolte de biomasse | +4,49 [0,16 – 8,82] mmolCO ₂ .m ⁻² .h ⁻¹ ^b Échange net de l'écosystème de 10 étangs et mares temporaires méditerranéennes (île de Minorque, Espagne), flux estimé par chambres flottantes et benthiques (novembre 2013, mars 2014 et août 2014) | 0,0042 [-0,0083 – 0,0167] mmolCH ₄ .m ⁻² .h ⁻¹ ^b Flux moyen d'une mare temporaire méditerranéenne (Verda d'Algaiarens, 8-10 mois en eau et 863 m ²), flux estimé par chambres flottantes et benthiques (novembre 2013, | 4,4 gN ₂ O.ha ⁻¹ .j ⁻¹ ^c Flux moyen de zones humides temporaires restaurées (Prairie Pothole Region, USA), estimé par chambres de mai à octobre 2003 | a. Ribaud et Darul (2025) b. Obrador et al. (2018) c. Gleason et al. (2009) dans Badiou et al. (2011) |

| | | | | | | | | | |
|---|--|---------------------|---|---|--|---|---|--|--|
| | | | estimation par datation radiométrique | | | mars 2014 et août 2014) | | | |
| Végétation de bordures des eaux à hélophytes et apparentés (C3.2, C3.3) | 155 + 13,1 = 168,1 ^a Stock moyen de carbone dans le sol et la biomasse aérienne de roselières à <i>P.australis</i> | 616,93 ^a | 341,39 gC.m ⁻² .an ^{-1 a} Taux moyen de séquestration de carbone dans les sédiments de roselières (moyenne des transects AB, EF et CD, Macquarie marsh, Australie), estimé à partir du suivi du taux d'accrétion sur plusieurs siècles | 1170 gC.m ⁻² .an ^{-1 b} Production primaire brute moyenne de roselières à <i>P.australis</i> (Veljerne Nature Reserve, Danemark), estimée par chambres et récolte biomasse dans le cadre du projet EUREED II | -550 gC.m ⁻² .an ^{-1 b} Échange net moyen de l'écosystème de roselières à <i>P.australis</i> (Veljerne Nature Reserve, Danemark), flux estimés par chambres dans le cadre du projet EUREED II | 4 molCH ₄ .m ⁻² .an ^{-1 b} Flux moyen de roselières à <i>P.australis</i> (Veljerne Nature Reserve, Danemark), estimé par chambres dans le cadre du projet EUREED II | 0,01 kgN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 c} Flux moyen de roselières à <i>P.australis</i> pour le traitement d'eaux usées (moyenne des zones 6 « wet reedbeds », 6a « dry reedbed outflows », Lihula-Matsalu, Estonie), estimé par chambres fermées en avril, juin et août 2007 | a. Whitaker et al. (2015) b. Brix et al. (2001) dans Whitaker et al. (2015) et Van den Berg et al. (2016) c. Soosaar et al. (2009) | |
| | 155 ^a Stock moyen de carbone entre 0 et 100 cm de profondeur de roselières à <i>P.Australis</i> (moyenne des transects AB et CD, Macquarie marsh, Australie), modélisé à partir de prélèvement sur 90 cm de profondeur | | | | | | | | |
| | 1310 gC.m ^{-2 a} Stock moyen de carbone dans la biomasse aérienne de roselières à <i>P.Australis</i> (moyenne des transects AB et | | | | | | | | |

| | | | | | | | | |
|---|--|-------------------|---|--|---|--|--|--|
| | CD, Macquarie marsh, Australie) | | | | | | | |
| Berges inondées périodiquement à végétation pionnière (C3.5) | | | | | | | | |
| Tourbières acides à sphaignes à tendance oligotrophe (D1.1, D2.2) | <p><u>642 [584-700]^a</u> Stock moyen de carbone dans le sol entre 0 et 100 cm de profondeur de tourbières se situant à plus de 500 mètres au-dessus du niveau de la mer (Atlas des tourbières françaises de 1949, France Métropolitaine)</p> | 2356 ^a | <p><u>59,2 gC.m⁻².an⁻¹^b</u> Taux moyen de séquestration de carbone de tourbière à <i>Sphagnum spp.</i> et <i>Carex spp.</i> (Bernadouze, Pyrénées, France) estimée par le RERCA de 1900 à 2016</p> | <p><u>610 [571-649]gC.m⁻².an⁻¹^b</u> Production primaire brute moyenne de tourbière à <i>Sphagnum spp.</i> et <i>Carex spp.</i> (Bernadouze, Pyrénées, France) estimée par chambres statiques entre 2017 et 2022</p> | <p>-3,54 tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^c Flux moyens du sol de tourbière de type « near natural bog » (facteurs d'émissions établis pour le Royaume-Uni), estimés par méta-analyse* et modélisation</p> | <p>113 kgCH₄.ha⁻¹.an⁻¹^d Flux moyens du sol de tourbière de type « near natural bog » (facteurs d'émissions établis pour le Royaume-Uni), estimés par méta-analyse* et modélisation</p> | <p>0,1 kgN₂O.ha⁻¹.an⁻¹^d Flux moyens du sol de tourbière de type « near natural bog » (facteurs d'émissions établis pour le Royaume-Uni), estimés par méta-analyse* et modélisation</p> | <p>a. <u>Pinault et al. (2023)</u> b. <u>Garisoain et al. (2024)</u> c. <u>Evans et al. (2017)</u> dans <u>Gregg et al. (2021)*</u> d. <u>Evans et al. (2017)*</u></p> |
| Tourbières alcalines à herbacées et bryophytes (D4.1) | <p><u>737 [668-806]^a</u> Stock moyen de carbone dans le sol entre 0 et 100</p> | 2705 ^a | <p>57 [23-91] gC.m⁻².an⁻¹^b Taux moyen de séquestration de</p> | <p><u>1052 [814-1290] gC.m⁻².an⁻¹^c</u></p> | <p>-5,41 tCO₂eq.ha⁻¹.an⁻¹^d</p> | <p>155 kgCH₄.ha⁻¹.an⁻¹^e Flux moyens du sol de tourbière</p> | <p>0,5 kgN₂O.ha⁻¹.an⁻¹^e Flux moyens du sol de tourbière de</p> | <p>a. <u>Pinault et al. (2023)</u></p> |

| | | | | | | | | |
|---|---|-------------------------|--|--|--|--|--|--|
| | <p>cm de profondeur de tourbières se situant à moins de 500 mètres du niveau de la mer (Atlas des tourbières françaises de 1949, France Métropolitaine)</p> | | <p>carbone dans des tourbières européennes atlantiques et tempérées (méta-analyse*, Union Européenne)</p> | <p>Production primaire brute moyenne de tourbière de type « transitional poor fen » dominée par <i>M.caerulea</i> (La Guette, Cher, France), estimée par chambres statiques de mars 2013 à février 2015</p> | <p>Flux moyens du sol de tourbière de type « near natural fen » (facteurs d'émissions établis pour le Royaume-Uni), estimés par méta-analyse* et modélisation</p> | <p>de type « near natural fen » (facteurs d'émissions établis pour le Royaume-Uni), estimés par méta-analyse* et modélisation</p> | <p>type « near natural fen » (facteurs d'émissions établis pour le Royaume-Uni), estimés par méta-analyse* et modélisation</p> | <p>b. Abdul-Malak et al. (2021) c. D'Angelo et al. (2021) d. Evans et al. (2017) dans Gregg et al. (2021)* e. Evans et al. (2017)*</p> |
| <p>Tourbières eutrophes à grands hélrophytes et apparentés (D5.1, D5.2)</p> | <p><u>737 [668-806]</u>^a Stock moyen de carbone dans le sol entre 0 et 100 cm de profondeur de tourbières se situant à moins de 500 mètres du niveau de la mer (Atlas des tourbières françaises de 1949, France Métropolitaine)</p> | <p>2705^a</p> | <p>57 [23-91] gC.m⁻².an⁻¹^b Taux moyen de séquestration de carbone dans des tourbières européennes atlantiques et tempérées (méta-analyse*, Union Européenne)</p> | <p>846 gC.m⁻².an⁻¹^c Production primaire brute de l'écosystème de tourbière de type « fen » avec roselières à <i>P.Australis</i> (Federseemoor, Allemagne), suivis par Eddy-covariance durant 1 an de mars 2013 à février 2014, calculée à partir du flux annuel de CO₂</p> | <p>-894 gCO₂.m⁻².an⁻¹^c Échange net de l'écosystème de tourbière de type « fen » avec roselières à <i>P.Australis</i> (Federseemoor, Allemagne), suivis par Eddy-covariance durant 1 an de mars 2013 à février 2014</p> | <p>30 gCH₄.m⁻².an⁻¹^c Flux moyen du sol de tourbière de type « fen » avec roselières à <i>P.Australis</i> (Federseemoor, Allemagne), suivis par Eddy-covariance durant 1 an de mars 2013 à février 2014</p> | <p>0,5 kgN₂O.ha⁻¹.an⁻¹^d Flux moyens du sol de tourbière de type « near natural fen » (facteurs d'émissions établis pour le Royaume-Uni), estimés par méta-analyse* et modélisation</p> | <p>a. Pinault et al. (2023) b. Abdul-Malak et al. (2021)* c. Van den Berg et al. (2016) d. Evans et al. (2017)*</p> |

| | | | | | | | | |
|---|---|--|--|---|---|--|--|---|
| | | | | cumulé correspondant à 26% de la GEP (220 gC.m ⁻² .an ⁻¹) | | | | |
| Forêts marécageuses tourbeuses (G1.5 et G3.E) | 603 + 214 = 817 ^{ab} Stock moyen de carbone dans le sol et la biomasse aérienne de forêts marécageuses tourbeuses | 2629,55 ^a Extrapolation sur 100 cm de profondeur | 32,6 gC.m ⁻² .an ^{-1 a} Taux moyen de séquestration de carbone dans des marécages tourbeux à <i>T. Occidentalis</i> (moyenne GS02-19-02, Greenock Swamp, Ontario, Canada), estimé à partir de datation radiométrique à long terme | 713 gC.m ⁻² .an ^{-1 c} Production primaire brute d'une forêt tourbeuse à <i>Picea mariana</i> et <i>Larix laricina</i> (Complexe tourbeux de Western Peat, Alberta, Canada), flux suivis par Eddy-covariance durant 1 an d'août 2003 à décembre 2004 | -144 gC.m ⁻² .an ^{-1 c} Échange net de l'écosystème de forêt tourbeuse à <i>Picea mariana</i> et <i>Larix laricina</i> (Complexe tourbeux de Western Peat, Alberta, Canada), flux suivis par Eddy-covariance durant 1 an d'août 2003 à décembre 2004 | 9,4 + 12,8 = 21,2 gCH ₄ .ha ⁻¹ .j ^{-1 d} Flux moyens (hiver et été) du sol et des troncs de forêts tourbeuses à <i>A.glutinosa</i> et <i>B.pubescens</i> (Bedfordshire, UK), suivis par des chambres statiques d'avril 2011 à avril 2012 | <1 kgN ₂ O.ha ⁻¹ .an ^{-1 e} Flux moyens (sol et troncs) de forêts tourbeuses boréales, tempérées et tropicales, issus de méta-analyse au niveau mondial* | <p>a. Dazé et al. (2021)</p> <p>b. Davidson et al. (2022)*</p> <p>c. Syed et al. (2006)</p> <p>d. Pangala et al. (2015) dans Magonigal et al. (2018)*</p> <p>e. Mander et al. (2025)*</p> |
| | 60,3 kg.m ^{-2 a} Stock moyen de carbone dans le sol entre 0 et 120 cm de profondeur, de marécages tourbeux à <i>T. Occidentalis</i> (GS02-19-02, Greenock Swamp, Ontario, Canada) | | | | | | | |

| | | | | | | | | |
|--|---------|---|--|--|--|---|--|--|
| | | 214 [82-346] ^b Stock moyen de carbone dans la biomasse aérienne de marécages à conifères (méta-analyse*, Amérique du Nord) | | | | | | |
| Marais doux prairiaux (E2.12, E2.62, E3.4) | Prairie | <u>125 [ES :</u> <u>113,36-</u> <u>136,64]</u> ^a Stock moyen de carbone entre 0 et 15 cm de profondeur de marais atlantiques prairiaux (La Vacherie, Saint-Laurent-de-la-Prée, Brouage, France), estimé par perte au feu | Extrapolation sur 100 cm de profondeur trop incertaine | | <u>-2,1 tC.ha⁻¹.an⁻¹</u> ^b Echange net moyen de l'écosystème d'une prairie pâturée de manière extensive de marais doux en agriculture biologique (Unité expérimentale INRAE de Saint-Laurent-de-la-Prée, France), estimé par chambre benthique à quatre saisons | <u>14 gCH₄.m⁻².an⁻¹</u> ^c Flux moyen de l'écosystème de prairies alluviales restaurées depuis 10 ans et gérées extensivement par pâturage et fauche (Skjern Meadows, Danemark), suivis par Eddy-Covariance de 2009 à 2011 (moyenne sur 3 ans) | | a. <u>Lemauviel-Lavenant (communication personnelle, projet MAVI, 2025)</u> b. <u>Perdrau et al. (in prep, projet MAVI, 2026)</u> c. <u>Herbst et al. (2013)</u> |

| | | | | | | | | | |
|--|-------|--|---------------------|--|--|--|---|--|--|
| | | couplé à un analyseur élémentaire | | | | pendant 1 an en 2024-2025 | | | |
| | Fossé | <p>57,8 [48,2 – 67,4]^a Stock moyen de carbone entre 0 et 100 cm de profondeur dans un grand fossé d'eau douce bordé de cultures céréalières et de prairies (canal de Marans, Charente-Maritime)</p> | 212,13 ^a | | | <p>+12,9 tC.ha⁻¹ _{1.an⁻¹}^b Echange net moyen de l'écosystème de fossés tertiaires de marais doux prairiaux en agriculture biologique (Unité expérimentale INRAE de Saint-Laurent-de-la-Prée, France), mesuré par sonde autonome pCO₂ (concentration moyenne de 5017 ppm), et estimé par la méthode alcalinité/pH pendant 1 an</p> | <p>87 [54-120] gCH₄.m⁻².an⁻¹^c Flux moyens de fossés drainant des sols minéraux (méta-analyse* au niveau mondial)</p> | <p>0,892 [-0,938 - 2,722] gN₂O.m⁻².an⁻¹^d Flux moyens de fossés drainant des sols minéraux et organiques (méta-analyse* au niveau mondial)</p> | <p>a. LRTZC (2025) b. Perdrau et al. (in prep, projet MAVI, 2026) c. Peacock et al. (2021)* d. Silverthorn et al. (2025)*</p> |

| | | | | | | | | | |
|--|--|--------|--|--|--|---|---|---|--|
| | | | | | entre 2024 et 2025 | | | | |
| Prairies humides méso à eutrophes (E3.4) | 155 [146-164] ^a Stock moyen de carbone du sol entre 0 et 100 cm de profondeur de zones humides continentales minérales, boisées et herbacées (étude nationale sur l'état des zones humide, USA), estimé en 2011 sur 967 sites d'études en zones humides à 120 cm puis modélisé à 100 cm | 568,85 | 65 [38 – 92] gC.m ⁻² .an ^{-1 b} Taux de séquestration moyen dans le sol de zones humides alluviales herbacées et arborées peu perturbées (Erie Drift Plain Region et Ridge and Valley Region, Ohio et Pennsylvanie, USA) estimé par datation radiométrique et analyse élémentaire | | -142 gC.m ⁻² .an ^{-1 c} Echange moyen de l'écosystème de prairies alluviales restaurées depuis 10 ans et gérées extensivement par pâturage et fauche (Skjern Meadows, Danemark), flux suivis par Eddy-Covariance de 2009 à 2011 (moyenne sur 3 ans) | 14 gCH ₄ .m ⁻² .an ^{-1 c} Flux moyen de l'écosystème de prairies alluviales restaurées depuis 10 ans et gérées extensivement par pâturage et fauche (Skjern Meadows, Danemark), suivis par Eddy-Covariance de 2009 à 2011 (moyenne sur 3 ans) | 2,2 gN ₂ O.ha ⁻¹ .jour ^{-1 d} Flux moyen de zones humides prairiales intacts parmi 118 sites suivis de la région des cuvettes des prairies (Iowa, Minnesota, Dakota du Nord, Montana), suivis entre 2003 et 2016 tous les deux semaines entre avril et septembre par chambres fermées <u>1.6 gN₂O.m⁻².an^{-1 e}</u> Flux moyen mesuré par chambres statiques sur prairie (<i>G. fluitans</i> , <i>H. lanatus</i> , <i>A. stolonifera</i> , <i>A. geniculatus</i> , <i>J. effusus</i>) riveraine du Couesnon (Pleine-Fougères, France) | <p>a. Nahlík et Fennessy (2016)</p> <p>b. Fennessy et al. (2018)</p> <p>c. Herbst et al. (2013)</p> <p>d. Tangen et Bansal (2022)</p> <p>e. Clément (2001) et Clément et al. (2002)</p> | |

| | | | | | | | | |
|--------------------------------------|--|----------------------|--|--|---|--|--|--|
| Prairies humides oligotrophes (E3.5) | | | 0,53 tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^a Taux de séquestration moyen de prairies acides à <i>M.caerulea</i> (Glen Finglas, Ecosse, sols organiques et minéraux), estimée par récolte de biomasse et modélisation à long terme sur 100 ans | 7,45 [ES : 6,56 - 8,34] tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^b Production primaire brute moyenne de prairies acides (3 sites d'études en Ecosse sur sols podzoliques), flux suivis par chambres de juillet 2009 à décembre 2010 | -1,61 [ES : -1,04 - -2,18] tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^b Echange moyen de l'écosystème de prairies acides (3 sites d'études en Ecosse sur sols podzoliques), flux suivis par chambres de juillet 2009 à décembre 2010 | 0,25 µg CH ₄ .m ⁻² .h ⁻¹ ^c Flux moyen de prairies restaurées comprenant notamment <i>M.caerulea</i> (Hütwilsersee Nature Reserve, Suisse), suivis par chambres à flux pendant une semaine en mai 2010 | 0,015 [0,011-0,018] ^d tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ Flux moyen de prairies à molinie de type « moor grass » (méta-analyse* des habitats prioritaires en UK) | a. Smith et al. (2014) dans Gregg et al. (2021) b. Quin et al. (2014) c. Bullar et al. (2014) d. Sozanska-Stanton et al. (2016) |
| Mégaphorbiaies (E5.4) | | | | | | | | |
| Landes humides (F4.1) | 158 +7,11 = 165,11 ^{ab} Stock moyen de carbone dans le sol et la biomasse aérienne de landes humides et mésophiles | 605,95 ^{ab} | 0,41 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^a Taux de stockage additionnel moyen de carbone dans les 15 premiers cm des sols de | 6,91 [ES : 5,71 - 8,11] tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^c Production primaire brute moyenne de landes | -3,45 [ES : -4,41- -2,49] tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^c Echange net moyen de l'écosystème de landes humides et | 0,156 ^d tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ Flux moyen du sol de landes humides et mésophiles à | 0,029 ^d tCO ₂ eq.ha ⁻¹ .an ⁻¹ Flux moyen du sol de landes humides et mésophiles à éricacées « upland heathland, lowland | a. Chapman et al. (2013) b. Cantarello et al. (2011)* c. Quin et al. (2014) |

| | | | | | | | | |
|--|---|--|---|---|--|--|--|---|
| | <p>158 [147,4 – 168,6]^a</p> <p>Stock moyen de carbone du sol entre 0 et 100 cm de profondeur de type «podzosol» (Inventaire national des sols, Ecosse), estimé sur la campagne 2007-2009</p> | | <p>landes humides et mésophiles « moorland » hors sols tourbeux profonds (Inventaire national des sols, Ecosse), estimé sur deux campagnes (1978-1988 et 2007-2009)</p> | <p>humides et mésophiles à <i>C. Vulgaris</i> (3 sites d'études en Ecosse sur sols podzoliques), flux suivis par chambres de juillet 2009 à décembre 2010</p> | <p>mésophiles à <i>C. Vulgaris</i> (3 sites d'études en Ecosse sur sols podzoliques), flux suivis par chambres de juillet 2009 à décembre 2010</p> | <p>éricacées « upland heathland, lowland heathland » (méta-analyse* des habitats prioritaires en UK)</p> | <p>heathland » (méta-analyse* des habitats prioritaires en UK)</p> | <p>d. Sozanska-Stanton et al. (2016)*</p> |
| | <p>7,11 (min : 2 et max)^b</p> <p>Stock moyen de carbone de la biomasse aérienne ligneuse de landes humides et mésophiles à éricacées « moors and heathland » (méta-analyse*, Angleterre, UK et Europe)</p> | | | | | | | |

| | | | | | | | | |
|--|--|-------------------|---|--|--|--|---|---|
| Fourrés ripicoles et marécageux (F9.1, F9.2) | 176 + 43,6 = 219,6 ^{ab} Stock moyen de carbone dans le sol et dans la biomasse aérienne ligneuse | 806 ^{ab} | 2,9 ^c + 1,43 ^b = 4,33 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^{cb} | | | 0,21 [0,11-0,31] gCH ₄ .m ⁻² .an ⁻¹ ^d Flux moyens du sol de fourrés ripicoles de type « shrub swamp » (Sanjiang Plain, Chine), suivis par chambres statiques de juin 2002 à octobre 2005 et saison de croissance 2006 | <u>1.8 gN₂O.m⁻².an⁻¹</u> ^e Flux moyen mesuré par chambres statiques sur friche (P. <i>arundinaceae</i> , <i>U. dioica</i> , <i>H. helix</i> , <i>R. fruticosus</i>) riveraine du Couesnon (Pleine-Fougères, France) | a. Cierjacks et al. (2010) b. Matzek et al. (2018) c. Tockner et al. (1999) dans Hinshaw et Wohl (2021)* d. Song et al. (2009) e. Clément (2001) et Clément et al. (2002) |
| | 176 [144-208] ^a Stock moyen de carbone du sol entre 0 et 100 cm de profondeur de fourrés ripicoles de type « Hardwood reforestations » (Danube, Autriche) | | | 2,9 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^c Taux de sédimentation moyen (plaine alluviale du Danube, Autriche) | | | | |

| | | | | | | | | |
|--|--|----------------------|---|---|--|--|--|--|
| | 43.6 ^b Stock moyen de carbone de la biomasse aérienne ligneuse de fourrés ripicoles de type « willow scrub » (Californie, USA), modèle et utilisation d'un calculateur carbone | | 1,43 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^b Taux de séquestration de carbone moyen pour fourrés ripicoles de type « willow scrub » (Californie, USA), estimé par modélisation (augmentation de 42,8 tC.ha du stock dans la biomasse aérienne sur 30 ans) | | | | | |
| Saulaies riveraines (G1.1 notamment G1.11) | 154 + 163 = 317 ^a Stock moyen de carbone dans le sol et dans la biomasse aérienne ligneuse et le bois mort | 1163,39 ^a | 2,9 ^b + 2,771 ^c = 5,7 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^{bc} | 31,2 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^d Production primaire brute (respiration du sol de 22 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹) de saulaies riveraines à <i>S.pierotii</i> (Namhangang Basin, Corée du Sud), flux suivis par chambres statiques durant la saison de croissance | -9,2 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^d Production nette de l'écosystème de saulaies riveraines à <i>S.pierotii</i> (Namhangang Basin, Corée du Sud), flux suivis par chambres statiques durant la saison de croissance végétative et la respiration hétérotrophe de juillet à septembre 2013 | 2,6 [1,5-3,7] kgCH ₄ .ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^{1e} Flux du sol de cultivars de <i>Salix spp.</i> (Rothamsted Research, Devon, UK), suivis par chambres statiques de mai à octobre 2019 | 1.65 gN ₂ O.m ⁻² .an ⁻¹ ^f Flux moyen mesuré par chambres statiques sur ripisylve de type Saulaie (<i>S. alba</i>) riveraine du Couesnon (Pleine-Fougères, France) | <ul style="list-style-type: none"> a. Cierjacks et al. (2010) b. Tockner et al. (1999) dans Hinshaw et Wohl (2021)* c. Becker et al. (2024) d. Jung et al. dans Lim et al. (2024) e. Dlamini et al. (2022) f. Clément (2001) et Clément et al. (2002) |
| | 154 ^a Stock moyen de carbone du sol entre 0 et 100 cm de profondeur d'une forêt alluviale de type « Softwood | | 2,9 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^b Taux de sédimentation moyen (plaine alluviale du | | | | | |

| | | | | | | | | |
|--|--|--|--|-----------------------|--|--|--|--|
| | forest » à <i>S.alba</i> (Danube, Autriche) | | Danube, Autriche) | végétative en 2013 | | | | |
| | 163 [137-189] ^a Stock moyen de carbone de la biomasse aérienne ligneuse d'une forêt alluviale de type « Softwood forest » à <i>S.alba</i> (Danube, Autriche), estimée par allométrie | | 2,771 tC.ha ⁻¹ an ^{-1 c} Taux moyen de séquestration de carbone issu de la productivité primaire nette de <i>S.alba</i> (delta du Danube, Roumanie) estimée par allométrie à partir du DBH et de la hauteur | | | | | |

| | | | | | | | | |
|---|---|---|--|---|---|---|---|--|
| <p>Aulnaies-frênaies riveraines (G1.2 notamment G1.21)</p> | <p><u>118,75 +</u> <u>148,38 =</u> <u>267,13^a</u></p> <p>Stock moyen de carbone dans le sol et dans la biomasse aérienne ligneuse et souterraine</p> | <p>Extrapolation sur 100 cm de profondeur trop incertaine</p> | <p>2,9^b + 3,066^c = 6 tC.ha⁻¹.an⁻¹ bc</p> | <p>1329,8 [1247,4 - 1412,2] gC.m⁻².an⁻¹ d</p> <p>Production primaire brute moyenne d'<i>A. Incana</i> (forêt rivulaire mature, Estonie), flux suivis par Eddy-Covariance durant 3 ans</p> | <p>-586,3 [-501,8- -670,8] gC.m⁻².an⁻¹ d</p> <p>Échange net de l'écosystème moyen à <i>A. incana</i> (forêt rivulaire mature, Estonie), flux suivis par Eddy-Covariance durant 3 ans de 2017 à 2019</p> | <p>567,9 [44,4 - 1091,4] µgCH₄.m⁻².h⁻¹ e</p> <p>Flux moyens du sol et des troncs de <i>F.pennsylvanica</i> et <i>C.coraliana</i> (Smithsonian Environmental Research Center, Maryland, USA), suivis par chambres à flux de mai-novembre 2013 et mai-septembre 2014</p> | <p>221,4 [209,2- 233,6] mgN₂O.m⁻².an⁻¹ f</p> <p>Moyenne des flux du sol et des troncs d'<i>A. incana</i> (forêt rivulaire mature, Estonie), suivis par Eddy-Covariance et chambres à flux de septembre 2018 à septembre 2019</p> | <p>a. Bartholomée et al. (2018)</p> <p>b. Tockner et al. (1999) dans Hinshaw et Wohl (2021)*</p> <p>c. Becker et al. (2024)</p> <p>d. Krasnova et al. (2025)</p> <p>e. Pitz et al. (2018)</p> <p>f. Mander et al. (2021)</p> |
|---|---|---|--|---|---|---|---|--|

| | | | | | | | | |
|--|---|--|---|--|--|--|--|--|
| | <p><u>118,75 [80,26-157,24]^a</u> Stock moyen de carbone du sol entre 0 et 45 cm de profondeur d'aulnaies-frênaies alluviales (La Bâtie et Bourg d'Oisans, Isère, France)</p> <p>148,38 [51,20-245,56]^a Stock de carbone de la biomasse aérienne ligneuse d'aulnaies-frênaies alluviales (La Bâtie et Bourg d'Oisans, Isère, France) estimée par équation allométriques spécifiques</p> | | <p>2,9 tC.ha⁻¹.an⁻¹ ^b Taux de sédimentation moyen (plaine alluviale du Danube, Autriche)</p> <p>3,066 tC.ha⁻¹.an⁻¹ ^c Taux moyen de séquestration de carbone issu de la productivité primaire nette de <i>A.glutinosa</i> (delta du Danube, Roumanie) estimée par allométrie à partir du DBH et de la hauteur</p> | | | | | |
|--|---|--|---|--|--|--|--|--|

| | | | | | | | | |
|---|---|----------------------|---|---|---|--|---|---|
| Chenaies-frênaies riveraines de grands fleuves (G1.2 notamment G1.22) | 186 + 281 = 467 ^a Stock moyen de carbone dans le sol et dans la biomasse aérienne ligneuse et le bois mort | 1713,89 ^a | 2,9 ^b + 2,0316 ^c = 4,9 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ bc | 1375 [1319 – 1431] gC.m ⁻² .an ⁻¹ d Production primaire brute d'écosystèmes forestiers décidus sous climat tempéré humide (métaanalyse*) | -311 [-273 – -349] gC.m ⁻² .an ⁻¹ d Echange net moyen d'écosystèmes forestiers décidus sous climat tempéré humide (métaanalyse*) | 0,92 [SE : - 0,69 – +2,53] kgCH ₄ .ha ⁻¹ .an ⁻¹ e | 0,99 [0,41- 1,57] mgN ₂ O.m ⁻² .an ⁻¹ f Flux moyens du sol de forêts rivulaires matures occasionnellement inondées de la White River (Indiana, USA), suivis par chambres statiques de juin 2006 à novembre 2007 | a. Cierjacks et al. (2010) b. Tockner et al. (1999) dans Hinshaw et Wohl (2021)* c. Becker et al. (2024) d. Luyssaert et al. (2007)* e. Jacinthe et al. (2015) f. Jacinthe et al. (2012) |
| | 186 ^a Stock moyen de carbone du sol entre 0 et 100 cm de profondeur d'une forêt alluviale de type « hardwood forest » à <i>Q.robur</i> et <i>F.excelsior</i> (Danube, Autriche) | | 2,9 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ^b Taux de sédimentation moyen (plaine alluviale du Danube, Autriche) | | | | | |
| | 281 [222-340] ^a Stock moyen de carbone de la biomasse aérienne ligneuse d'une forêt alluviale de type « hardwood forest » à <i>Q.robur</i> et <i>F.excelsior</i> (Danube, Autriche), estimée par allométrie | | 2,0316 tC.ha ⁻¹ .an ⁻¹ c Taux moyen de séquestration de carbone issu de la productivité primaire nette de <i>Q.pedunculiflora</i> et <i>F.angustifolia</i> (delta du Danube, Roumanie) estimée par | | | | | |

| | | | | | | | | |
|---|--|--|---|--|--|--|--|--|
| | | | allométrie à partir du DBH et de la hauteur | | | | | |
| Forêts marécageuses non tourbeuses (G1.4) | | | | | | | | |

