

Variabilité interannuelle des échanges nets de CO₂ d'une forêt tempérée dominée par le hêtre : rôle des facteurs climatiques, physiologiques et phénologiques

Quentin HURDEBISE



COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE
UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBLoux AGRO-BIO TECH

**Variabilité interannuelle des échanges
nets de CO₂ d'une forêt tempérée
dominée par le hêtre : rôle des facteurs
climatiques, physiologiques et
phénologiques**

Quentin HURDEBISE

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade
de Docteur en sciences agronomiques et ingénierie biologique

Promoteur: Prof. Marc AUBINET

2019

Illustration de couverture : Vue du haut de la tour de mesure du site de Vielsalm en direction du Sud-Ouest (photo prise en automne 2013 par Quentin Hurdebise). La forêt de Vielsalm est dominée par le hêtre dans ce secteur, mais différentes essences de conifères sont également présentes (sapin pectiné, tsuga, épicéa, douglas et pin sylvestre).

Copyright. Cette œuvre est sous licence Creative Commons. Vous êtes libre de reproduire, de modifier, de distribuer et de communiquer cette création au public selon les conditions suivantes :

- paternité (BY) : vous devez citer le nom de l'auteur original de la manière indiquée par l'auteur de l'œuvre ou le titulaire des droits qui vous confère cette autorisation (mais pas d'une manière qui suggérerait qu'ils vous soutiennent ou approuvent votre utilisation de l'œuvre) ;
- pas d'utilisation commerciale (NC) : vous n'avez pas le droit d'utiliser cette création à des fins commerciales ;
- partage des conditions initiales à l'identique (SA) : si vous modifiez, transformez ou adaptez cette création, vous n'avez le droit de distribuer la création qui en résulte que sous un contrat identique à celui-ci. A chaque réutilisation ou distribution de cette création, vous devez faire apparaître clairement au public les conditions contractuelles de sa mise à disposition. Chacune de ces conditions peut être levée si vous obtenez l'autorisation du titulaire des droits sur cette œuvre. Rien dans ce contrat ne diminue ou ne restreint le droit moral de l'auteur.

A mon grand-père et à mon père,
A eux, menuisiers et forestiers,
Avec qui j'ai découvert le bois et la forêt.

Résumé

L'objectif de cette thèse est d'étudier l'influence des facteurs climatiques, physiologiques et phénologiques sur la variabilité interannuelle (VIA) des échanges nets de CO₂ (*NEP* pour *Net Ecosystem Productivity*) d'une forêt tempérée.

Les forêts tempérées constituent à l'heure actuelle un puits de carbone, elles fixent annuellement plus de carbone qu'elles n'en émettent. Cependant, la quantité de carbone fixée varie fortement d'une année à l'autre. De nombreuses incertitudes subsistent quant aux raisons de cette variation et au devenir de ce puits de carbone dans le contexte du changement climatique, d'où l'intérêt d'étudier l'échange net de CO₂ de ces écosystèmes.

C'est dans ce but qu'une station de mesure a été installée en 1996 à Vielsalm (Est de la Belgique) au cœur d'une forêt dominée par le hêtre, mais comprenant également de nombreux conifères (douglas, épicéas, sapins,...).

La *NEP* annuelle mesurée en moyenne sur les vingt années étudiées (1997-2016) était de 411 gC/(m².an). Chaque année, la forêt de Vielsalm s'est comportée comme un puits net de CO₂. L'amplitude de la VIA était de 348 gC/(m².an).

Aucune tendance n'a été observée pour la *NEP* annuelle de la forêt. Par contre, en ce qui concerne la *NEP* mensuelle, une augmentation a été observée en avril sur les 20 années étudiées. Sur la même période, les variables climatiques (printemps et automnes plus chauds, plus secs et plus ensoleillés, étés plus arrosés), phénologiques (réduction de la durée de vie des feuilles et de la période de prélèvement net de CO₂) et physiologiques (diminution de l'efficacité quantique) ont toutes évolué. En particulier, il a été montré que l'impact de l'évolution du climat sur la phénologie du hêtre était essentiellement négatif (chute des feuilles plus précoce sans avancée significative de l'apparition des feuilles), alors qu'un impact positif (démarrage plus précoce) était observé pour les conifères. Combinés à l'absence de tendance interannuelle de la capacité photosynthétique de la forêt, ces résultats suggèrent que l'absence de tendance observée pour la *NEP* annuelle de l'ensemble de la forêt est essentiellement liée à l'hétérogénéité de cette dernière.

L'analyse des données de *NEP* et de leurs interactions avec les facteurs climatiques, phénologiques et physiologiques a mis en évidence l'importance des effets décalés dans le temps. En particulier, il a été montré qu'un été plus chaud et sec l'année précédente diminuait la durée de la période de végétation, la capacité photosynthétique, l'efficacité quantique et la *NEP* annuelle de la forêt pour l'année en cours. Ces processus pourraient s'expliquer par une allocation préférentielle, directe ou indirecte (après mise

en réserve), du carbone assimilé l'été précédent dans les feuilles, les fruits, le bois ou les racines en fonction des conditions météorologiques et édaphiques. L'approfondissement de la compréhension du fonctionnement de ces processus et l'identification des mécanismes par lesquels ils impactent la *NEP* est la principale recommandation faite concernant l'orientation future de la recherche sur le site de Vielsalm.

Pour en arriver à l'analyse de la variabilité interannuelle de la *NEP*, il a fallu s'assurer de la validité et de la représentativité des données mesurées. C'est dans ce contexte que la question de l'impact sur les mesures de la variabilité de la proximité de la canopée par rapport au système de mesure (suite à la croissance des arbres et aux changements de la hauteur de mesure) a été préalablement traitée. Il a été montré que cette variabilité n'affectait pas le transport turbulent du CO_2 . Cependant, si le transport turbulent n'était pas impacté, l'échange net de CO_2 l'était tout de même suggérant une évolution de la composition de la zone contribuant au flux mesuré. Dans un second temps, il a donc fallu tenir compte de cette hétérogénéité et développer une méthodologie robuste permettant de comparer les échanges nets de CO_2 mesurés sur l'ensemble de la période étudiée en dépit des modifications de la proximité de la canopée.

Cette thèse souligne l'importance de continuer, dans le contexte du changement climatique, à suivre la productivité, la phénologie et la physiologie de la forêt de Vielsalm en y adjoignant de nouvelles mesures auxiliaires afin de confirmer les résultats obtenus et les hypothèses émises.

Abstract

This thesis is dedicated to the study of climatic, physiological and phenological causes of the interannual variability (*IAV*) of the net CO₂ exchange (or net ecosystem productivity (*NEP*)) of a temperate forest.

Until today, temperate forests act as a carbon sink. They absorb more carbon than they emit at annual scale without perturbations. However, the intensity of the sink is highly variable from one year to another and the causes of this variability remain to be explored. Furthermore, the fate of this sink itself is uncertain under the current climate change. This is why it is essential to study *NEP* variability in these ecosystems.

To do so, a measurement station was set up in 1996 at the heart of a beech-dominated forest in east Belgium. The forest also contains numerous coniferous species (Douglas fir, spruce, silver fir,...).

The mean *NEP* over the studied period (1997-2016) was around 411 gC/(m².an). The forest acted as a CO₂ sink every single year. The range of the *IAV* was around 348 gC/(m².an). No trend was observed for the annual *NEP*. For the monthly *NEP*, an increasing trend was observed in April.

At the opposite, trends were observed for climatic (drier, sunnier and hotter spring and autumn, more precipitation in summer), phenological (shortening of the leafed period and of the carbon uptake period) and physiological (reduction of the quantum efficiency) variables. In particular, it was shown the climate evolution impacted negatively beech phenology (earlier senescence without a significant advance of leaf out) and positively coniferous phenology (earlier carbon uptake start). Combined with the lack of interannual trend for the photosynthetic capacity, these results suggest the lack of trend for annual *NEP* is essentially due to forest heterogeneity.

The analysis of annual *NEP* and its interactions with climatic, phenological and physiological variables has brought to light the role of the previous year climate conditions. More specifically, it was shown that a hot and dry summer the previous year diminish the growing season length, the photosynthetic capacity, the quantum efficiency and the annual *NEP* of the forest for the current year. These processes may likely be explained by the sensitivity to previous year climatic conditions of carbon allocation (directly or through carbon storage) to the fruits, the leaves, the wood or the roots. The main recommendation of the thesis for the future of the research at the Vielsalm station was to deepen the understanding of the carbon allocation processes that are likely controlling the forest annual *NEP* variability.

Before studying the *IAV* of the *NEP*, the validity and representativeness of the data were checked. In this context, the canopy proximity variability (due to tree growth and measurement height changes) impact on eddy covariance

measurements was explored. No significant impact was observed for CO₂ turbulent transport at the Vielsalm station. However, the CO₂ flux was impacted suggesting an evolution of the composition of the area contributing to the measured fluxes. As a second step, the heterogeneity of the forest had, therefore, to be considered. A robust methodology was developed in order to allow the comparison of the measured CO₂ flux for the whole period despite canopy proximity variability.

The thesis underlines the necessity, in the context of the climate change, to continue to measure the productivity, the phenology and the physiology at the Vielsalm station and to start collecting auxiliary measurements in order to confirm the obtained results and the formulated hypothesis.

Remerciements

La thèse a été menée à Gembloux Agro-Bio Tech au sein de l'Unité de Physique de Biosystèmes, renommée « axe Echange Ecosystèmes-Atmosphère », avant d'être intégrée à l'axe « *Biosystems dynamics and exchanges* ». Merci à toutes les personnes de ces axes successifs que j'ai côtoyées au cours de mes six années d'assistant sous mandat.

En particulier, je tiens à remercier Marc Aubinet, mon promoteur, pour sa contribution à ce travail et surtout au reste du doctorat. Vous ne verrez que le sommet de l'iceberg, mais il y a en-dessous une grosse charge que je n'aurais pu, seul, supporter et surtout faire émerger à la vue de tous.

Je remercie aussi les autres membres de mon comité de thèse à savoir, Caroline Vincke, Bernard Heinesch et Hughes Claessens pour m'avoir suivi, pour avoir répondu à mes questions et pour m'avoir encouragé au cours de ces 6 années. Merci également à Bernard Longdoz et à Nicolas Delpierre qui sont venus compléter le jury de thèse et dont les commentaires ont fait évoluer ce document.

Je remercie également Anne de Ligne dont le travail, réalisé dans l'ombre (métaphoriquement bien sûr : son bureau étant exposé plein sud), et la disponibilité m'ont permis de prendre en main l'énorme base de données du site de Vielsalm, mais aussi de disposer de données correctes à analyser. J'en viens donc naturellement à remercier tous les autres ingénieurs et techniciens qui ont participé à la collecte et au traitement des données de Vielsalm au fil des années : Alain, Henri, Thibaut, Fred, Alwin, Tanguy, Michel et tous ceux que j'aurai oublié.

J'en arrive à la moitié de la page, l'occasion de changer de casquette et de passer du côté de mon mi-temps d'assistant. Merci au BAP (Bureau des Assistants de Physique, Bureau A Pètes pour les mauvaises langues). A Pierre, mon voisin de toujours, à Louis, à Colin, à Giovanni, à Barthélémy, à François,... merci, la bonne ambiance régnant au sein du BAP est pour beaucoup dans la finalisation de cette thèse. Merci à Katia notre secrétaire super-efficace et à Margaux de nous avoir laissé nous exprimer et d'avoir participé à nos discussions (pseudo-)philosophiques. Merci aux étudiants, j'ai appris énormément à leurs côtés.

Plus largement, c'est l'ensemble de la communauté gembloutoise que je tiens à remercier pour leur accueil (spéciale dédicace aux Agoraphiles, Rodriguez, Lopez du 36 et autres Galactiques).

Merci à ma famille pour son soutien et, en particulier, à Floflo. Le parcours du doctorant est fait de hauts et de bas et c'est eux qui m'ont donné l'envie de continuer.

Observer, analyser et chercher à comprendre le monde qui m'entoure, c'est ce qui me passionne. Dans la continuité de mon Master en Sciences et Technologie de l'Environnement, je cherchais un travail original qui me permettrait d'approfondir mes connaissances dans le domaine de l'étude des cycles biogéochimiques tout en répondant à mes aspirations personnelles. Dès l'entretien d'embauche pour le poste d'assistant sous mandat, j'ai su que je voulais travailler sur les données du site de Vielsalm. Ayant grandi dans un environnement forestier ardennais, le fonctionnement de ces écosystèmes m'a toujours intrigué. Je tiens donc tout particulièrement à remercier l'institution de m'avoir permis de mener cette recherche.

Dans des domaines très divers, j'ai appris beaucoup au cours de ce projet de recherche, sur le monde qui m'entoure, mais aussi sur moi-même. Il m'a permis de mettre en pratique les compétences que j'ai acquises au cours de ma formation pour apporter une contribution tout à fait personnelle à la Science que je vous laisse découvrir sans plus attendre.

Bonne lecture,

Quentin
Hurdebise

Table des matières

Résumé	I
Abstract	III
Remerciements	V
Table des matières	VII
Figures	XIII
Tables	XXI
Indices, abréviations et symboles	XXIII
Indices	XXIII
Abréviations	XXIII
Symboles	XXV
1. Introduction	3
1.1. Contexte global.....	3
1.1.1. L'évolution du climat	3
1.1.2. Cycle du carbone et perturbations anthropiques.....	3
1.1.3. Atténuation du changement climatique par les forêts	5
1.1.4. Les différents termes du bilan carbone.....	5
1.1.5. Un puits variable spatialement	6
1.1.6. Un puits variable temporellement	7
1.1.7. Un puits à quantifier	7
1.1.8. Turbulence et couche limite atmosphérique	10
1.1.9. Théorie de la similarité.....	11
1.1.10. Quantification de la productivité de la forêt.....	13
1.1.11. De la déciseconde à 20 années de mesure	15
1.2. Définitions	19
1.2.1. Forêts tempérées.....	19
1.2.2. Productivité nette de l'écosystème	19
1.2.3. Phénologie	20
1.2.4. Physiologie	20

1.2.5.	L'allocation du carbone	20
1.2.6.	Evènements extrêmes	21
1.3.	Dynamique de la NEP des forêts tempérées.....	22
1.3.1.	La dynamique journalière de la <i>NEP</i> en forêt tempérée...	22
1.3.2.	La dynamique annuelle de la <i>NEP</i> en forêt tempérée	22
1.3.3.	La dynamique interannuelle de la <i>NEP</i> en forêt tempérée	22
1.4.	Causes de la variabilité de la NEP annuelle	24
1.4.1.	Sur différentes années à l'échelle d'un site	24
1.4.2.	En moyenne sur différents sites.....	26
1.4.3.	Sur différentes années et sur différents sites	28
1.5.	Causes de variabilité intersites de la VIA de la NEP	29
1.6.	Contexte de l'étude.....	30
1.6.1.	La station de Vielsalm.....	30
1.6.2.	Description du site.....	31
1.6.3.	Description de l'instrumentation du site.....	32
1.6.4.	Le hêtre.....	33
1.6.5.	Flux de vapeur d'eau	34
2.	Objectifs, structure et contribution	37
2.1.	Objectifs de la thèse	37
2.2.	Structure	39
2.2.1.	Impact de la variabilité de la proximité de la canopée sur le transport turbulent	39
2.2.2.	Causes de la variabilité interannuelle de la productivité ..	40
2.2.3.	Variabilité interannuelle de la phénologie.....	40
2.3.	Contribution personnelle	42
3.	Impact de la variabilité de la proximité de la canopée sur le transport turbulent	47
	“Impact of canopy aerodynamic distance spatial and temporal variability on long term eddy covariance measurements”	47
3.1.	Abstract	47
3.2.	Introduction	48

3.3.	Material and methods	50
3.3.1.	Site description	50
3.3.2.	Site instrumentation.....	50
3.3.3.	Canopy aerodynamic distance estimation	51
3.3.4.	Validation of the method.....	52
3.3.5.	Canopy aerodynamic distance influence on turbulence statistics	52
3.4.	Results and discussion.....	54
3.4.1.	Canopy height.....	54
3.4.2.	Canopy aerodynamic distance estimates	55
3.4.3.	Turbulence statistics and canopy aerodynamic distance ..	58
3.5.	Conclusions	63
4.	Variabilité interannuelle de la productivité	67
	“Inter-annual variability of Net Ecosystem Productivity for a temperate mixed forest: a predominance of carry-over effects?”	67
4.1.	Abstract	67
4.2.	Introduction	68
4.3.	Materials and methods.....	70
4.3.1.	Site description	70
4.3.2.	Site instrumentation.....	70
4.3.3.	Flux data treatment	71
4.3.4.	Derived variables for inter-annual variability computation	73
4.4.	Results	77
4.4.1.	Budget and inter-annual variability	77
4.4.2.	Anomaly analysis	80
4.5.	Discussion	89
4.5.1.	Significance of budgets and anomalies	89
4.5.2.	Lagged effects on photosynthetic capacity.....	89
4.5.3.	Drivers of NEP_y inter-annual variability	91
4.6.	Conclusions	94

4.7.	Supplementary material.....	95
5.	Variabilité interannuelle de la phénologie.....	99
	“Increasing temperatures over an 18-year period shorten growing season length in a beech (<i>Fagus sylvatica</i> L.) dominated forest”	99
5.1.	Abstract	99
5.2.	Introduction	100
5.3.	Materials and methods.....	102
5.3.1.	Site description.....	102
5.3.2.	Site instrumentation and CO ₂ flux computation.....	102
5.3.3.	Leaf phenology indicators derived from <i>PAR</i> measurements	103
5.3.4.	Productivity dynamics indicators	103
5.3.5.	Temperature dependencies and temporal trends	104
5.4.	Results	106
5.4.1.	Year to year variability.....	106
5.4.2.	Relation of indicators to temperature	108
5.4.3.	Relation between indicators	112
5.5.	Discussion	113
5.5.1.	Leaf out.....	113
5.5.2.	Leaf fall	113
5.5.3.	Seasonal carbon uptake increase	114
5.5.4.	Seasonal carbon uptake decline.....	115
5.5.5.	Seasonal trends and impact on <i>NEP</i>	115
5.6.	Conclusion.....	117
5.7.	Annex	117
6.	Compléments.....	121
6.1.	Description de la variabilité interannuelle.....	121
6.1.1.	Evolution du contexte climatique local	121
6.1.2.	Evolution des paramètres physiologiques	122
6.1.3.	Evolution de la productivité	123

6.2.	Synthèse des causes de la variabilité interannuelle	124
6.2.1.	Apport des autres variables climatiques (<i>PPFD</i> , <i>VPD</i> , <i>Pr</i>) à l'étude de la <i>VIA</i> des indicateurs phénologiques	128
6.2.2.	Apport de la phénologie à l'étude de la <i>VIA</i> de la <i>NEP</i> .	129
7.	Discussion	133
7.1.	Le cas du hêtre.....	133
7.2.	Originalité de la thèse.....	134
7.2.1.	Combinaison et confrontation des données d' <i>eddy covariance</i> à d'autres sources de données.....	134
7.2.2.	Vérification de l'évolution des conditions de turbulence sur le site	135
7.2.3.	Prise en compte des spécificités du site.....	136
7.2.4.	Prise en compte du cycle de vie de la forêt	136
7.3.	Perspectives	139
7.3.1.	L'allocation du carbone, la <i>NEP</i> et les autres indicateurs de productivité	139
7.3.2.	Flux de CO ₂ et flux de vapeur d'eau	140
7.3.3.	Sécheresse atmosphérique et édaphique.....	140
7.3.4.	Effet de l'hétérogénéité	141
7.3.5.	Changement de tour et variabilité.....	142
7.3.6.	Analyse temporelle des données et évènements extrêmes	142
7.3.7.	La caméra phénologique.....	143
7.3.8.	Effet de la composition atmosphérique	144
8.	Conclusions	149
9.	Références	153

Figures

Figure 1-1 : Le cycle global du carbone (Le Quéré *et al.*, 2018). Représentation schématique des perturbations par les activités anthropiques moyennées sur la période 2008-2017. Les principaux flux et stocks de carbone sont présentés à l'arrière-plan (Ciais *et al.*, 2013). 4

Figure 1-2 : Les différents termes du bilan carbone à l'échelle d'un écosystème : *net ecosystem productivity (NEP)*, *gross primary productivity (GPP)*, *autotrophic respiration (Ra)*, *heterotrophic respiration (Rh)* et *total ecosystem respiration (TER)* (Aubinet, 2019). 6

Figure 1-3 : Répartition du CO₂ émis par les activités anthropiques entre les différents compartiments de l'environnement (Le Quéré *et al.*, 2018). La courbe **rose** représente la somme des différentes sources. L'écart entre cette ligne et la limite inférieure de la zone bleue (correspondant à la somme des puits) illustre la compréhension incomplète à l'heure actuelle du bilan CO₂ planétaire. 8

Figure 1-4 : Publications annuelles et cumulées avec dans le titre ou le résumé: *eddy covariance (EC)*, "EC et forêt" ou "EC, forêt et variabilité inter(-)annuelle (VAI)". 9

Figure 1-5 : Evolution du nombre de sites d'*eddy covariance* à travers le monde par continent (a) et par type d'écosystèmes (b). Source : <https://fluxnet.fluxdata.org/about/history/> (last updated February, 2017).... 10

Figure 1-6 : Evolution du flux de quantité de mouvement (a), du flux de chaleur sensible (b) et du flux de vapeur d'eau (c) en fonction de la hauteur (z) divisée par la hauteur de canopée (h_c) (Kaimal and Finnigan, 1994). Les différents flux sont divisés par le flux correspondant à la hauteur de la canopée. Pour la quantité de mouvement les différents traits correspondent à différentes expérimentations et modèles (Kaimal and Finnigan, 1994). Pour le flux de chaleur sensible et le flux de vapeur, seule l'évolution moyenne typique est représentée. Le trait discontinu correspond aux conditions nocturnes, alors que les traits continus correspondent aux conditions diurnes. 11

Figure 1-7 : Relations de similarité en fonction du paramètre de stabilité (noté ici z/L) pour les covariances normalisées entre la vitesse horizontale et verticale du vent (r_{uw}) et entre la vitesse verticale du vent et la température ($r_{w\theta}$) (Kaimal and Finnigan, 1994) 13

Figure 1-8 : Evolution avec la hauteur (période sans feuille) des coefficients de corrélation pour la quantité de mouvement (r_{uw}), pour la chaleur sensible (r_{wt}) et pour la vapeur d'eau (r_{wq}) dans une plantation de noyers en Californie pour 5 régimes de stabilité : instable (FrC), transition

vers l'instable (FoC), proche de la neutralité (NN), transition vers le stable (TS), stable (S) (Paton 2016).....	13
Figure 1-9 : Analyseur infrarouge (à gauche, entouré en bleu) et anémomètre sonique (à droite, entouré en rouge), les instruments à la base de la mesure de la <i>Net Ecosystem Productivity</i> . Vue du haut de la tour de Vielsalm vers le nord-est (Photographie : Jean-Louis Wertz).....	14
Figure 1-10 : Distributions de fréquence des produits (<i>i.e.</i> cospectres) normalisés (divisé par la covariance) des fluctuations de la vitesse verticale du vent et de la température (en noir) ou de la concentration en CO ₂ (en vert). Le cospectre du CO ₂ est atténué vis-à-vis du cospectre de la chaleur sensible pour les hautes fréquences. Les données présentées correspondent à la médiane d'une centaine de cospectres « <i>bien formés</i> » (voir chapitre 3) pour l'année 2014.....	15
Figure 1-11 : De la déciseconde à l'année et au-delà : évolution du flux turbulent, de la <i>NEP</i> (échelle journalière, annuelle et interannuelle) et de leurs cumuls pour une forêt mixte tempérée (Station de Vielsalm entre 1997 et 2016).....	18
Figure 1-12 : Evolution schématique de la <i>NEP</i> d'une forêt en fonction de son âge à partir d'une plantation suivant une mise à blanc d'après Amiro <i>et al</i> (2010) in Besnard <i>et al.</i> (Amiro <i>et al.</i> , 2010; Besnard <i>et al.</i> , 2018).....	22
Figure 1-13 : Relation entre le flux net de CO ₂ par demi-heure (gauche), par jour (centre) et par an (droite) et la densité de flux de photons photosynthétiquement actif (<i>PPFD</i>) moyen à différentes échelles temporelles (de gauche à droite : la journée du 21 juin 2006, l'année 2006, la période 1997-2016). Les coefficients de détermination (<i>r</i> ²) des régressions sont donnés ainsi que les <i>p</i> -valeurs (<i>p</i>).....	24
Figure 1-14 : Relation entre l'écart type de la productivité nette de l'écosystème et les précipitations annuelles pour différentes forêts tempérées (voir Tab.1-3).....	29
Figure 1-15 : Composition de la forêt autour de la tour de Vielsalm (extrait du panneau didactique installé sur le site).	31
Figure 1-16 : Zone contribuant aux flux mesurés (empreinte ou <i>footprint</i> en anglais) à Vielsalm pour la période du 1 ^{er} Mai au 31 août 2000 (Rebmann <i>et al.</i> , 2005). Les distances sont mesurées par rapport à la tour de mesure. Les lignes marquent la contribution relative aux flux.	32
Figure 2-1 : Les principales causes de la variabilité interannuelle des flux de CO ₂	38
Figure 2-2 : Evolution de la respiration à l'obscurité pendant la période de végétation (DoY 150-250) à Vielsalm avant (BTC) et après le changement de tour (ATC). Les équations des droites de régression sont données en haut du graphique. Seule la régression après changement de tour est significative	

($p < 0.05$). Les barres d'erreurs correspondent aux intervalles de confiance des paramètres. 39

Figure 3-1: Tree and sensor heights evolution between 1996 and 2014 at the Vielsalm Terrestrial Observatory. Tree heights were measured within a 200 x 60 m² rectangle around the tower, orientated west-east. 50

Figure 3-2: The Vielsalm Terrestrial Observatory (VTO) 54

Figure 3-3: Annual evolution of canopy aerodynamic distance (Δ) and displacement height (d) estimated using the cospectral approach in *NE* (filled triangle) and *W* (unfilled circle). Vertical dash lines indicate measurement height changes. Error bars represent 95% confidence intervals. 56

Figure 3-4: Relationship between displacement height estimated from cospectra (d) and canopy height derived from : 56

Figure 3-5: Spatial and temporal dynamics of: (a) $|r_{uw}|$ in neutral conditions ($|L| > 100$ m), (b) $|r_{wT}|$, (c) $|r_{wc}|$ and (d) $|r_{wq}|$ in unstable conditions ($-100 \text{ m} < L < 0$ m) in *NE* (filled triangle) and *W* (unfilled circle). Error bars represent 95% confidence interval. 58

Figure 3-6: Relationship between $|r_{uw}|$ in near-neutral conditions (a), $|r_{wT}|$ (b), $|r_{wc}|$ (c) and $|r_{wq}|$ (d) in unstable conditions and canopy aerodynamic distance (Δ) in *NE* (filled triangle) and *W* (unfilled circle). Error bars represent 95% confidence interval. 58

Figure 3-7: Spatial distribution of $|r_{uw}|$ (unfilled squares) in near-neutral conditions and of $|r_{wT}|$ (stars), $|r_{wc}|$ (filled diamonds) and $|r_{wq}|$ (plus sign) in unstable conditions. Error bars represent 95% confidence interval. 59

Figure 3-8: Correlation coefficient relationship to stability for momentum (r_{uw} (a), sensible heat ($-r_{wT}$ (b)), carbon dioxide (r_{wc} (c)) and water vapour ($-r_{wq}$ (d)). Lines correspond to the median. Continuous line: *W*; dotted line: *NE*. 59

Figure 3-9: Normalized standard deviation ($\sigma u/u^*$ (a), $\sigma w/u^*$ (b), $\sigma T/T^*$ (c), $\sigma c/c^*$ (d) and $\sigma q/q^*$ (e)) relationship to stability. Lines correspond to the median. Continuous line: *W*; dotted line: *NE*. 59

Figure 4-1: Organigram of the data gap filling procedure. *LUT*: Look Up Table; *MDV*: Mean Diurnal Variation. 74

Figure 4-2: a: Yearly *NEP* estimated using different data gap filling procedures: Black squares: Procedure 1, grey triangles: Procedure 2. For details, see Section “Data gap filling and sum computation”. b: frequency distribution of $NEPA_y$ 79

Figure 4-3: Relations between *NEP* anomalies computed on the whole year ($NEPA_y$) and on limited periods: Fig.4-3a: Vegetation season (vs, *DOY* 150–250); Fig.4-3b: Spring (sp, *DOY* 30–150); Fig.4-3d: Fall (f, *DOY* 250–330). Fig.4-3c and e: relations between the $NEPA_y - NEPA_{vs}$ relation residuals and $NEPA_{sp}$ (Fig.4-3c) or $NEPA_f$ (Fig.4-3e) anomalies. 81

Figure 4-4: Stepwise regression. Dependent variable *NEP* anomaly (*NEPA*). Left column: vegetation season (*NEPA_{vs}*); right column: spring (*NEPA_{sp}*). Fig.4-4a-d: relation with best correlated variable at the first step. Fig.4-4b-e: relation between residuals of the first regression and best correlated variable at step 2. Fig.4-4c-f: relation between *NEPA* observations and estimations with the two-variable regression. The dotted line is the 1:1 line..... 83

Figure 4-5: Lagged correlation between periodical *NEPA* or photosynthetic capacity anomaly (*AA*) and weather variables averaged over a two month moving window (the lag time represents the lag between the beginning of the considered period and the moving window; *DOY* represents the real date of the beginning of the moving window). Left column: *NEPA* during spring (Fig.4-5a), vegetation season (Fig.4-5b) and fall (Fig.4-5c). Right column: *AA* during spring (Fig.4-5d), vegetation season (Fig.4-5e) and fall (Fig.4-5f). The semi-transparent frame covers non-significant correlations. *V*: Vapour pressure deficits; *Pr*: Precipitation; *Ta*: air temperature; *Q*: *PAR*. 85

Figure 4-6: Lagged weather impacts on canopy photosynthetic capacity anomalies. Relations with preceding vegetation season’s vapor pressure deficit anomalies (*V_{y-1}*, Fig.4-6a) and spring precipitation anomaly (Fig.4-6b), Fig.4-6c : Relation between spring *AA* and preceding vegetation season’s vapor pressure deficit anomalies..... 86

Figure 4-7: Main sequestration inter-annual variability drivers. Fig.4-7a: correlation coefficients of two variables (*AA_{vs}*, *Q_{vs}*) and three variables regressions (the third variable is either *V_{y-1}*, *T₀₋₆₀* or *V₆₀₋₉₀*, respectively). The dotted lines indicate the significance threshold (*p*=0.05) for each regression. Fig.4-7b: Best three variable regression: relation between *NEPA_y* observations and simulations based on *AA_{vs}*, *Q_{vs}* and *T₀₋₆₀*. The black dotted line is the 1:1 line. The grey dotted lines represent the $\pm 30 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ range, corresponding to the average uncertainty affecting anomalies..... 87

Figure 4-8: Relation between *NEPA_y* and tree ring index computed on the basis of wood increment. Vertical error bars represent the standard error of the tree index ring mean and the horizontal bar, the uncertainty computed in Table 1..... 88

Figure 5-1: Schematic view of the dynamics of *RNEP*, the relative net ecosystem productivity (a) and of RLT, the relative light transmissivity (b). The different leaf phenology indicators derived from RLT are presented in the lower part, while the different productivity dynamics indicators derived from *RNEP* are presented in the upper part. The abbreviations “*LF*”, “*LO*”, “*CUP*”, and “*CUD*” refer to “leaf fall”, “leaf out”, “carbon uptake increase” and “carbon uptake decrease”, respectively. The subscripts “*S*”, “*E*” and “*L*”

refer to the “start”, the “end” or the “length” of the phenological phases mentioned above. 104

Figure 5-2: Inter-annual variability of of the dynamics of *RNEP*, the relative net ecosystem productivity (a) and of *RLT*, the relative light transmissivity (b). The continuous black lines connect the different phenological indicators averaged from 2006 to 2014, while the discontinuous grey lines connect the different phenological indicators averaged from 1997 to 2005. The significant trends observed (indicated by a cross) are described in **Tab5-2**. 106

Figure 5-3: Temporal dynamics of the productivity dynamics (a) and leaf phenology (b) indicators. See the caption for **Fig.5-1** for the definition of the abbreviations. The dotted grey lines remember the significant temporal trends observed and described in **Tab.5-3**. 107

Figure 5-4: Correlograms of the yearly trend observed for the temperature averaged on a mobile window of 3, 4 or 5 weeks. Each pixel (x,y), corresponds to a temperature averaging window spanning y weeks (vertical axis) after the date x (horizontal axis). The color of a pixel (x,y) corresponds to the correlation coefficient between the years and the mean temperature on the corresponding temperature averaging window (starting at the date x and spanning y weeks after). Significant ($p\text{-val} < 0.05$) correlation coefficients are indicated by a cross. A red square corresponds to a positive correlation and a blue square to a negative correlation. Three periods were characterized by a significant increase: ~April (e.g., from DoY 92-120, $0.18^{\circ}\text{C}\cdot\text{yr}^{-1}$), in ~June (e.g., from DoY 141-169, $0.10^{\circ}\text{C}\cdot\text{yr}^{-1}$) and in ~November (e.g., from DoY 295-323, $0.14^{\circ}\text{C}\cdot\text{yr}^{-1}$). 108

Figure 5-5: Correlograms for the relation between the mean temperature on a mobile window of 3, 4 or 5 weeks and the different leaf phenology and productivity dynamics indicators (abbreviations are annotated on the graph). See the caption for **Fig.5-1** for the definition of the abbreviations. Each pixel (x,y), on each plot, corresponds to a temperature averaging window spanning y weeks (vertical axis) the date x (horizontal axis). The color of a pixel (x,y) corresponds to the correlation coefficient between the indicator considered in a given graph and the mean temperature on the corresponding temperature averaging window (starting at the date x and spanning y weeks after). Significant ($p\text{-val} < 0.05$) and highly significant ($p\text{-val} < 0.01$) correlation coefficients are indicated by a cross and a target, respectively. A red square corresponds to a significant positive correlation and a blue square to a significant negative correlation. The vertical dotted line indicates the mean value of the considered phenological(s) indicator(s). 111

Figure 5-6: PAR dynamics above (in blue) and under (in red) the cover. Half hourly data are presented for one of the eight sensors working in 1998 at the Vielsalm station. 117

Figure 6-1 : Corrélogrammes des tendances interannuelles observés pour les précipitations (a) et le *PPFD* (b) moyennés sur une fenêtre mobile de 3, 4 ou 5 semaines. Chaque pixel (x,y) correspond à une fenêtre de moyennage des précipitations (a) ou du *PPFD* (b) de y semaines (axe vertical) à partir de la date x (axe horizontal). La couleur du pixel (x,y) correspond au coefficient de corrélation entre les années et les précipitations (a) ou le *PPFD* (b) sur la fenêtre de moyennage (démarrant à la date x et durant y semaines). Les corrélations significatives ($p\text{-val} < 0.05$) sont marquées par des croix, alors que les relations hautement significatives ($p\text{-val} < 0.01$) sont marquées par des croix entourées. Un carré rouge (bleu) correspond à une corrélation positive (négative) et donc à une (dé)croissance au fil du temps. 121

Figure 6-2 : Evolution de l'efficacité quantique (gauche) et du paramètre A_{700} (droite) pendant la période de végétation (DoY 150-250) à Vielsalm avant (*BTC*) et après (*ATC*) le changement de tour. Les équations des régressions sont fournies au-dessus du graphique (seule la régression pour A_{700} avant changement de tour n'est pas significative ($p > 0.05$)). Les barres d'erreurs correspondent aux intervalles de confiance des paramètres..... 122

Figure 6-3 : Corrélation entre les années (de 1997 à 2016) et l'anomalie de la *NEP* de la forêt mixte de Vielsalm moyennée sur une fenêtre mobile de 3, 4 ou 5 semaines. Chaque pixel (x,y) correspond à une fenêtre de moyennage de l'anomalie de la *NEP* journalière de y semaines (axe vertical) à partir de la date x (axe horizontal). La couleur du pixel (x,y) correspond au coefficient de corrélation entre les années et les moyennes pour les différentes années de l'anomalie de *NEP* sur la période démarrant à la date x et durant y semaines. Les corrélations significatives ($p\text{-val} < 0.05$) sont marquées par des croix, alors que les relations hautement significatives ($p\text{-val} < 0.01$) sont marquées par des croix entourées. Un carré rouge (bleu) correspond à une corrélation positive (négative) et donc à une (dé)croissance au fil du temps. 123

Figure 6-4 : Synthèse des causes climatiques de la variabilité interannuelle de la phénologie (en bas), de la physiologie (au milieu), de la *NEP* (en haut) saisonnière et annuelle. Chaque pixel correspond à la corrélation entre le paramètre en tête de graphique et une variable climatique (à lire en ordonnée : *Pr* – précipitations, *Q* – rayonnement photosynthétiquement actif, *V* – déficit de saturation, *Ta* – température de l'air), moyenné sur un mois donné (indiqué en abscisse). Un pixel rouge (bleu) correspond à une corrélation positive (négative) entre la variable en tête de graphique et la variable en ordonnée moyennée sur le mois renseigné en abscisse. 126

Figure 7-1 : Corrélogramme pour l'indice de cerne à Vielsalm entre 1998 et 2012. Chaque pixel correspond à la corrélation entre l'indice de cerne et une variable climatique (Pr – précipitations, Q – *PPFD*, V – déficit de saturation, *Ta* – température de l'air) moyennée sur un mois donné. Chaque pixel (*x,y*) correspond à une fenêtre de moyennage d'une variable climatique *y* (axe vertical) sur un mois *x* (axe horizontal). La couleur du pixel (*x,y*) correspond au coefficient de corrélation entre l'indice de cerne et la variable climatique sur la fenêtre de moyennage précisée en abscisse. Les corrélations significatives (*p-val* <0.05) sont marquées par des croix, alors que les relations hautement significatives (*p-val* <0.01) sont marquées par des croix entourées. Un carré rouge (bleu) correspond à une corrélation positive (négative)..... 139

Tables

Table 1-1 : Stock de carbone, assimilation brute mondiale et surfacique (*GPP* et *GPP surf.*), productivité primaire nette mondiale et surfacique (*NPP* et *NPP surf.*) et productivité nette surfacique (*NEP*) des principaux biomes terrestres (Melillo *et al.*, 1993; Luysaert *et al.*, 2007; Trumper *et al.*, 2009; Gough, 2011). Les valeurs de la dernière colonne ne concernent que les forêts de feuillus (F) et de conifères (C)). 7

Table 1-2 : La couche limite atmosphérique, ses différentes subdivisions et leurs altitudes approximatives respectives. 10

Table 1-3 : Revue de littérature des sites d'*eddy covariance* situés dans des forêts tempérées et pour lesquelles une étude de la variabilité interannuelle de la *NEP* a été réalisée inspirée de (Delpierre *et al.*, 2012; Wilkinson *et al.*, 2012; Baldocchi *et al.*, 2018). Le type de forêt (*Typ*, *DBF* ou *ENF*), l'essence dominante (*Ess. Dom.*), le début, la longueur et la fin de la période de prélèvement du carbone en jours juliens (GS_S , GS_L et GS_E from (Fu *et al.*, 2017)), l'indice foliaire (*LAI*, tiré de (Wilson *et al.*, 2002; Lasslop *et al.*, 2012)), le pourcentage de feuillus ($\%F$), la latitude en degré Nord (*Lat*), la longitude en degré Est (*Lg*), l'âge de la forêt (Wang *et al.*, 2008), la moyenne (*NEP*) et l'écart-type (*STD*) de la *NEP* (Baldocchi *et al.*, 2018), le nombre d'années étudiées, la température moyenne annuelle du site en °C (*MAT*), les précipitations annuelles moyennes en mm (*MAP*), les causes/corrélations identifiées de la variabilité interannuelle par les études de sites (*Causes/Correlations VIA*, avec entre parenthèse le R^2 de la régression entre la *NEP* annuelle et la variable considérée lorsque celui-ci était fourni) et enfin la/les référence(s) de l'étude. Pour les causes de la *VIA*, *SM* correspond à l'humidité du sol, *T* à la température, *PAR* au rayonnement photosynthétiquement actif reçu, R_{in} au rayonnement reçu, *PC* à la capacité photosynthétique, *SD* à l'épaisseur de neige. Enfin les indices *w*, *sp*, *su*, *au* et *vs* correspondent à l'hiver, au printemps, à l'été, à l'automne et à la période de végétation, respectivement. 27

Table 3-1: Number of trees measured (n), mean tree height (m) and standard deviation (m) in 1996, 2009 and 2014 for the main species in a 200 x 60 m West-East-orientated rectangle around the tower. Only the trees higher than 20 m were considered..... 55

Table 4-1: Yearly carbon sequestration and anomalies computed with the two procedures ($\text{g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) and uncertainties. For details see text. 78

Table 4-2: Correlation coefficients between NEP_y and corresponding physiological and climatic variables at different time scales. Significant correlations ($p < 0.05$) are indicated in bold. 80

Table 4-3: Stepwise regression: correlations between vegetation season and spring *NEP* anomalies and selected climate and physiological variables at each step of the regression. Significant correlations ($p < 0.05$) are indicated in bold. Table 3a: Vegetation season; Table 3b: Spring. 82

Table 5-1: Mean canopy height (m) and mean diameter at breast height (cm) in 1996, 2009 and 2014 for 24 beeches higher than 20 m in a 200×60 m West-East-orientated rectangle around the tower. Standard deviations are given in parentheses. 102

Table 5-2: Mean, range and standard deviation (SD) of the leaf phenology and productivity dynamics indicators observed between 1997 and 2014. Slopes and regression coefficients of the indicators vs year are also given. In all tables bold values correspond to significant ($p\text{-val} < 0.05$), and bold-underlined values to highly significant ($p\text{-val} < 0.01$) correlations. See the caption for Fig.1 for the definition of the abbreviations..... 108

Table 5-3: Results of the stepwise regression between leaf phenology or productivity dynamics indicators (Ind.) and temperature (T_m) averaged on different periods. In each case, the averaging period (Day of Years (DoY) and corresponding months) corresponding to the best correlation is shown for each step of the stepwise regression. Slopes and coefficients of determination are given, as well as the coefficient of determination of the multivariate regression (R_m^2). See **Fig.1** caption for the definition of the abbreviations. 110

Table 5-4: Correlation coefficients between leaf phenology and productivity dynamics indicators. Bold values correspond to significant ($p\text{-val} < 0.05$), and bold-underlined values to highly significant ($p\text{-val} < 0.01$) correlations. See Fig.1 caption for the definition of the abbreviations..... 112

Indices, abréviations et symboles

Indices

X_{au}	Autumn X
X_d	Daily X (except for R_d , see R_d)
X_E	X End
X_f	Fall season X
X_h	Half-hourly X
X_L	X Length
X_S	X Start
X_{sp}	Spring X
X_{su}	Summer X
X_{uw}	X for momentum flux
X_{vs}	Vegetation season X
X_{wc}	X for CO ₂ flux
X_{wi}	Winter X
X_{wq}	X for H ₂ O flux
X_{wt}	X for sensible heat flux
X_y	yearly X

Abréviations

AA	A ₇₀₀ anomaly
agl	above ground level
AR _d	Rd anomaly
AWAC	Agence Wallonne de l'Air et du Climat
CO ₂	Gaz carbonique
CU	Carbon Uptake
CUD	Carbon Uptake Decrease
CUI	Carbon Uptake Increase
DBF	Deciduous Broadleaf Forest
DIC	Dissolved Inorganic Carbon
DOC	Dissolved Organic Carbon
DOY	Day of Year
EC	Eddy covariance
ENF	Evergreen Needleleaf Forest
FAO	Food and Agriculture Organization
GPP	Growth Primary Production
GS	Growing Season
IAV	Interannual Variability
ICOS	Integrated Carbon Observation System
L	Leafed period

Lat	Latitude
LAI	Leaf Area Index
LF	Leaf Fall
Lg	Longitude
LIDAR	Light Detection And Ranging
LO	Leaf Out
LTER	Long-Term Ecosystem Research Network
LUT	Look Up Tables
MAT	Mean Annual Temperature
MAP	Mean Annual Precipitation
MDV	Mean Diurnal Variation
MF	Mixed Forest
MOST	Monin – Obukhov Similarity Theory
NE	North-East
NEE	Net Ecosystem Exchange
NEP	Net Ecosystem Productivity
NEPA	NEP Anomaly
NPP	Net Primary Production
OTV	Observatoire Terrestre de Vielsalm
PAR	Photosynthetically Active Radiation
PC	Photosynthetic Capacity
PPFD	Photosynthetic Photons Flux Density
PPT	Precipitations
Pr	Precipitations
RA	Respiration Autotrophe
RGB	Red-Green-Blue
RH	Respiration hétérotrophe
RLT	Relative Light Transmissivity
SD	Snow Depth
STD	Standard deviation
SW	South West
slt	Fichier de données “Solent”
TER	Total Ecosystem Respiration
VIA	Variabilité Interannuelle
VPD	Vapor Pressure Deficit
VS	Vielsalm Station ($\neq X_{vs}$ = vegetation season X)
VTO	Vielsalm Terrestrial Observatory
WBI	Water Balance Index

Symboles

A_{700}	Assimilation at 700 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2.\text{s})$
d	Displacement height d_{CO} : d from cospectra
h_{inv}	Tree height from inventories
h_{LI}	Tree height from LIDAR survey
p	p-value
Q	See PAR
P	Précipitations
V	See VPD
r	Correlation coefficient
r^2 ou $R\text{-sq}$	Determination coefficient
R_d	Respiration à l'obscurité
T_a	Air temperature
u	Composante horizontale de la vitesse du vent (dans le sens du vent)
v	Composante transversale de la vitesse du vent
w	Composante verticale de la vitesse du vent
u^*	Vitesse de friction
z_m	Measurement height
α	Efficiencie quantique
Δ	Canopy Aerodynamic Distance
σ	Ecart-type

1.

Introduction

1. Introduction

1.1. Contexte global

1.1.1. L'évolution du climat

La température mondiale a augmenté de 0.8°C entre 1850 et 2013 (0.02°C/an depuis 1970) (IPCC, 2013). L'augmentation a été plus marquée pour l'Europe (+1.3°C depuis 1850, avec une augmentation de 0.03°C/an depuis 1970) et encore plus pour la Belgique (+2.4°C depuis 1850, avec une augmentation de 0.04°C/an depuis 1970 (Brouwers *et al.*, 2015)).

Les tendances observées à ces différentes échelles ne sont pas uniformes tant sur le plan spatial que sur le plan temporel. Pour ce qui concerne la Belgique, par exemple, la diminution du nombre de jours de gel est plus prononcée sur les hauts plateaux ardennais que dans les plaines flamandes ; tandis que l'augmentation la plus importante de température est observée au printemps (+3.0°C depuis 1850), puis en automne (+2.1°C), ensuite en hiver (+2.0°C) et enfin en été (+1.9°C) (Brouwers *et al.*, 2015).

Non seulement la température augmente mais également sa variabilité, entraînant l'augmentation de la fréquence et de l'intensité d'événements climatiques extrêmes comme les vagues de chaleur. Par rapport à 1880, il y a, en Belgique, trois fois plus de jours chauds (température maximum > 35°C) et des vagues de chaleur deux fois plus longues (Brouwers *et al.*, 2015). Par contre sur la même période aucune tendance à l'augmentation de l'intensité ou de la durée des sécheresses n'a été observée (Brouwers *et al.*, 2015).

En parallèle de la température, les précipitations ont également augmenté en Europe de 0.62 mm/an entre 1925 et 1999 et de 0.55 mm/an pour la Belgique entre 1850 et 2015, mais seul l'hiver (de novembre à avril) présente une augmentation significative des précipitations en Belgique (Brouwers *et al.*, 2015). Le nombre de jours de précipitation intense (plus de 20 mm/jour) a également augmenté (2 fois plus par rapport à 1950), sans que le nombre de jours de précipitation n'augmente, il pleut donc plus mais pas plus souvent (Brouwers *et al.*, 2015).

La principale cause de l'évolution du climat a été identifiée comme étant l'émission anthropique massive de gaz à effet de serre (IPCC, 2013). Les conséquences de cette perturbation du cycle biogéochimique du carbone par les activités humaines restent largement incertaines. Comprendre le fonctionnement de ce cycle et les effets des activités humaines sur celui-ci est dès lors indispensable afin de prédire l'évolution future de l'environnement (Bonan and Doney, 2018). Cette compréhension constitue un défi majeur à relever par les sciences de l'environnement et un enjeu incontournable pour la société (Ebi *et al.*, 2017).

1.1.2. Cycle du carbone et perturbations anthropiques

L'élément en question dans ce travail est le carbone, un élément indissociable de la vie sur Terre et dont le cycle est, sans aucun doute, l'un des plus documentés. Ce cycle est perturbé par les activités humaines depuis des milliers d'années

(Ruddiman, 2018), en particulier depuis la révolution industrielle (vers 1840) et encore plus particulièrement depuis la fin de la seconde guerre mondiale.

Cette perturbation se marque principalement par deux processus : la combustion d'énergies fossiles (CH₄, essence, diesel, charbon,...) et le changement d'affectation des terres. Ces processus libèrent massivement du CO₂, le principal responsable de l'effet de serre anthropique, de la lithosphère et de la biosphère vers l'atmosphère. Cette émission anthropique a augmenté et augmente encore aujourd'hui l'effet de serre naturel de la Terre, avec pour conséquence le changement climatique (Le Quéré *et al.*, 2018). A noter que cette émission anthropique est en partie compensée par une assimilation accrue du CO₂ par la biosphère et l'hydrosphère (**Fig.1-1**).

La présentation du cycle du carbone et de ses perturbations permet d'introduire les distinctions essentielles à faire dans ce travail entre le stock, le flux et la variation du flux d'une espèce chimique. Le stock de carbone est la quantité de carbone contenue dans un compartiment donné de l'environnement. Le flux de carbone est la quantité de carbone échangée sur une période donnée entre deux compartiments donnés. La variation du flux est la quantité de carbone échangée en plus ou en moins sur une période donnée entre deux compartiments donnés par rapport à une référence (par exemple une moyenne historique). Les ordres de grandeur de ces variables diffèrent, tout comme leurs dynamiques. Par exemple, le milieu qui a le plus grand stock de carbone à la surface de la Terre (les océans), ne correspond pas à celui qui échange le plus de carbone avec l'atmosphère (les écosystèmes terrestres), ni à celui qui est le plus perturbé par les activités humaines (l'atmosphère) (**Fig.1-1**).



Figure 1-1 : Le cycle global du carbone (Le Quéré *et al.*, 2018). Représentation schématique des perturbations par les activités anthropiques moyennées sur la période 2008-2017. Les principaux flux et stocks de carbone sont présentés à l'arrière-plan (Ciais *et al.*, 2013).

1.1.3. Atténuation du changement climatique par les forêts

L'augmentation de la concentration en CO_2 dans l'atmosphère (et donc l'augmentation de l'effet de serre) est en partie atténuée par les écosystèmes terrestres et les océans. En effet, ces derniers ont réassimilé environ la moitié des émissions anthropiques sur les dernières décennies (Keenan and Williams, 2018). Cette réassimilation a été mise en évidence via l'étude de l'évolution relative des concentrations de fond de l'atmosphère en O_2 et CO_2 .

Les principaux écosystèmes terrestres responsables de la réassimilation accrue du CO_2 anthropique sont les forêts. Ces écosystèmes occupent 27% de la superficie des terres émergées (Keenan *et al.*, 2015). L'augmentation de leur capacité à stocker du CO_2 durant les dernières décennies a été attribuée à l'échelle mondiale à différentes causes : fertilisation par le CO_2 , augmentation de la température, allongement de la période de croissance des plantes, augmentation des dépôts atmosphériques azotés,... (Keenan and Williams, 2018). Il reste cependant de nombreuses incertitudes sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres et donc, *a fortiori*, sur la distribution géographique et le futur du puits de carbone terrestre (Warren *et al.*, 2011; The Royal Society, 2017). Il est en effet difficile de prédire la réponse future de ces écosystèmes face à des conditions climatiques inédites en termes d'intensité, de variabilité et d'extrêmes.

1.1.4. Les différents termes du bilan carbone

Comme pour le cycle du carbone, il est important, à l'échelle d'un écosystème ou d'un biome, de bien faire la distinction entre les différents termes intervenant dans le bilan carbone. A savoir :

- le stock de carbone d'un biome ou d'un écosystème ;
- l'assimilation brute de carbone de celui-ci via la photosynthèse (la productivité primaire brute ou *Gross Primary Productivity (GPP)*) ;
- son émission brute de carbone via la respiration (respiration totale de l'écosystème ou *Total Ecosystem Respiration (TER)*) ;
- l'assimilation nette de carbone par la végétation de celui-ci (la productivité primaire nette ou *Net Primary Productivity (NPP)*)
- l'assimilation nette de carbone par l'ensemble du biome ou de l'écosystème (la productivité nette du biome / de l'écosystème ou *Net Biome / Ecosystem Productivity (NBP ou NEP)*).

La *NEP* est l'opposée de l'échange net de l'écosystème (*Net Ecosystem Exchange (NEE)*). Une *NEP* positive signifie que l'écosystème absorbe plus de carbone que ce qu'il n'en émet, l'écosystème est ainsi un puits de carbone. C'est donc principalement à cette variable que vont s'intéresser les (micro-)météorologues dans le contexte du changement climatique. Par contre, les forestiers vont généralement plutôt s'intéresser à la *NPP* qui correspond à la *GPP* de laquelle on a retiré le carbone émis par la respiration des plantes uniquement (respiration autotrophe, R_a), autrement dit qui correspond à la quantité de carbone réellement assimilée par la végétation (Kirschbaum and Eamus, 2001) (**Fig.1-2**).

Des tentatives de quantification des différents termes du bilan carbone ont été réalisées à l'échelle européenne, on peut notamment citer la synthèse réalisée après 10 années de mesure dans un réseau européen par Schulze *et al.* (2010). Cette étude a montré que les principaux flux de CO_2 , à l'échelle européenne, étaient par ordre d'importance, les suivants : *GPP*, *Ra*, apport au sol et *Rh*. Les autres flux étaient environ de 10 (récolte et biomasse) à 100 (*DIC*, *DOC* et feux) fois plus faibles. A noter que d'autres flux interviennent également dans le bilan carbone d'un biome ou d'un écosystème comme les exportations de carbone ou le transport latéral de carbone par lessivage.

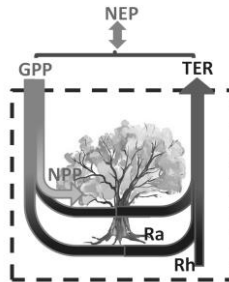


Figure 1-2 : Les différents termes du bilan carbone à l'échelle d'un écosystème : *net ecosystem productivity (NEP)*, *gross primary productivity (GPP)*, *autotrophic respiration (Ra)*, *heterotrophic respiration (Rh)* et *total ecosystem respiration (TER)* (Aubinet, 2019).

1.1.5. Un puits variable spatialement

Il existe une grande diversité d'écosystèmes terrestres. Si globalement les différents biomes se comportent comme des puits de carbone à l'échelle annuelle, l'importance du puits de carbone peut fortement varier d'un biome à l'autre, tout comme sa variabilité interannuelle (Shao *et al.*, 2015).

Les biomes stockant le plus de carbone ne sont pas forcément ceux qui assimilent le plus de carbone anthropique à l'époque actuelle. Par exemple, les forêts boréales sont, après les forêts tropicales, le biome ayant le plus gros stock de carbone à l'échelle mondiale. Cependant, la quantité de CO_2 assimilée brute (*GPP*) et nette (*NEP*) par ces forêts est inférieure en moyenne à celle des forêts tempérées, mais aussi des savanes tropicales et des prairies tempérées (**Tab.1-1**).

Lorsque les productivités nettes surfaciques sont analysées, celle des forêts tempérées ne diffère pas significativement de celle des forêts tropicales, alors que la productivité brute des forêts tropicales est environ 4 fois plus élevée.

Par ailleurs, la localisation du stock de carbone est variable d'un biome à l'autre. Il se trouve principalement dans la biomasse aérienne pour les forêts tropicales, les conditions environnementales étant favorables à une dégradation rapide de la matière organique. A l'opposé pour les forêts boréales, le stock de carbone s'accumule dans le sol, les conditions environnementales étant moins favorables à la dégradation de la matière organique. Pour les forêts tempérées, le stock de carbone se trouve à la fois dans la biomasse aérienne et dans la biomasse souterraine (Trummer *et al.*, 2009).

Table 1-1 : Stock de carbone, assimilation brute mondiale et surfacique (*GPP* et *GPP surf.*), productivité primaire nette mondiale et surfacique (*NPP* et *NPP surf.*) et productivité nette surfacique (*NEP*) des principaux biomes terrestres (Melillo *et al.*, 1993; Luysaert *et al.*, 2007; Trumper *et al.*, 2009; Gough, 2011). Les valeurs de la dernière colonne ne concernent que les forêts de feuillus (F) et de conifères (C).

Biome	Stock (PgC)	GPP (PgC/an)	GPP surf. (gC/(m ² .an))	NPP (PgC/an)	NPP surf. (gC/(m ² .an))	NEP surf. (gC/(ha.an))
Forêts tropicales	0.548	40.8	2071	16.0–23.1	871–1098	403±102
Forêts tempérées	0.315	9.9	893	4.6–9.1	465–741	398±42(C) 311±38(F)
Forêts boréales	0.384	8.3	483	2.6–4.6	173–238	40±30(C) 178±NA(F)
Savanes tropicales	0.285	31.3	678	14.9–19.2	343–393	/
Prairies tempérées	0.184	8.5	363	3.4–7.0	129–342	/
Déserts	0.178	6.4	312	0.5–3.5	28–151	/
Toundra	0.155	1.6	230	0.5–1.0	80–130	/
TOTAL	2.049	121.7	6151	48.0–69.0	2377–3561	/

1.1.6. Un puits variable temporellement

Le rôle de puits de carbone des écosystèmes terrestres a été clairement identifié et, ce, que ce soit à l'échelle du monde (voir 1.1.3.), des biomes (Luysaert *et al.*, 2007) ou des écosystèmes (Wang *et al.*, 2008). Les principales variables contrôlant les flux de CO₂ aux échelles journalières et saisonnières (température, disponibilité en eau et en éléments nutritifs, rayonnement solaire,...) ont été déterminées (Niu *et al.*, 2017). Cependant, il reste de nombreuses incertitudes, notamment à l'échelle interannuelle. De fait, à cette échelle, les variables précitées n'expliquent plus ou peu la variabilité observée (Desai, 2014). Répondre à ces incertitudes est indispensable pour mieux préparer l'avenir, d'autant plus que la variabilité interannuelle observée pour les flux associés aux écosystèmes terrestres est la plus grande (Fig.1-3) et que les causes de cette variabilité sont peu comprises.

1.1.7. Un puits à quantifier

La volonté de réduire les incertitudes entourant le devenir du puits terrestre de carbone et des écosystèmes forestiers en terme de croissance et de réponse au changement climatique a mené, à la fin du siècle précédent et au début de celui-ci, à la mise en place de réseaux internationaux de mesure des flux de CO₂ (*Euroflux*, *Asiaflux*, *Ameriflux*,...) et même à une confédération mondiale, *Fluxnet*.

Ces différents réseaux utilisent pour mesurer les flux net de CO₂ (*Net Ecosystem Productivity* ou *NEP*) *in situ* et en continu la méthode dite d'*eddy covariance* (Wofsy *et al.*, 1993; Aubinet *et al.*, 2000). Les résultats obtenus ont été et sont encore aujourd'hui intensément analysés, comme en témoigne l'augmentation

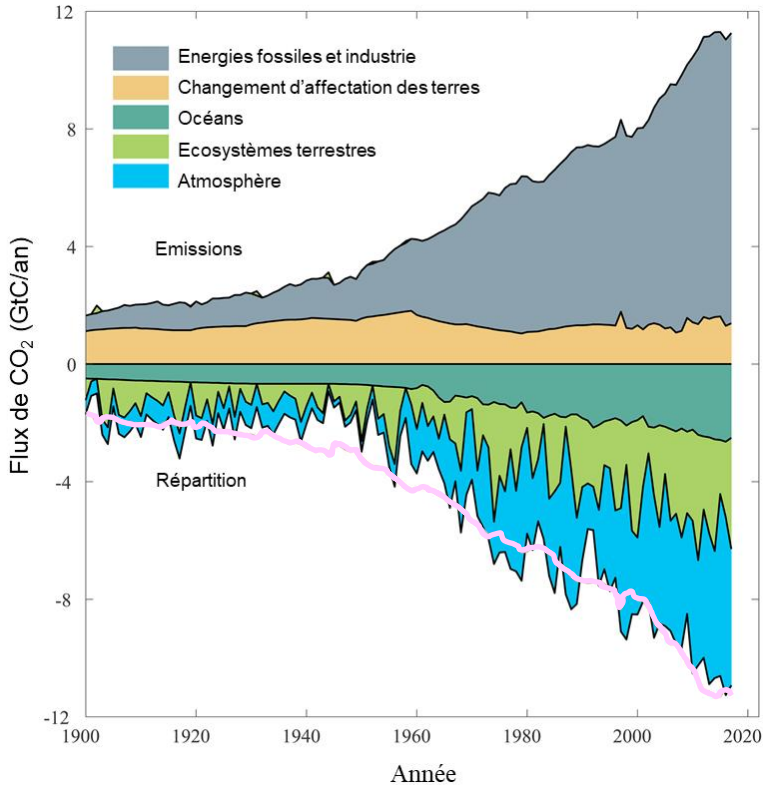


Figure 1-3 : Répartition du CO₂ émis par les activités anthropiques entre les différents compartiments de l'environnement (Le Quéré *et al.*, 2018). La courbe rose représente la somme des différentes sources. L'écart entre cette ligne et la limite inférieure de la zone bleue (correspondant à la somme des puits) illustre la compréhension incomplète à l'heure actuelle du bilan CO₂ planétaire.

soutenue des publications s'intéressant au flux obtenus par la méthode d'*eddy covariance* (Fig.1-4), en particulier en forêt (Stoy *et al.*, 2009). Il s'agit principalement de forêts d'Amérique du Nord, d'Europe et de l'Est de l'Asie se trouvant le plus souvent en climat tempéré. Certaines régions du monde, notamment en zone équatoriale (Amérique, Afrique centrale, Asie du Sud-Est), où les flux sont les plus importants, sont largement sous représentées (Fig.1-5a).

Les sites de mesure ont d'abord été installés en forêt (Fig.1-5b) en raison du rôle suspecté de ces écosystèmes dans l'atténuation du changement climatique. Des sites de mesure ont ensuite été installés dans d'autres types d'écosystèmes, notamment des prairies et des cultures afin de mieux comprendre l'impact de l'homme sur le bilan carbone des écosystèmes qu'il exploite. D'autres gaz à effet de serre (ozone, méthane, oxyde nitreux), ainsi que des gaz réactifs ayant un impact indirect sur le climat (composés organiques volatils), ont également commencé à être suivis.

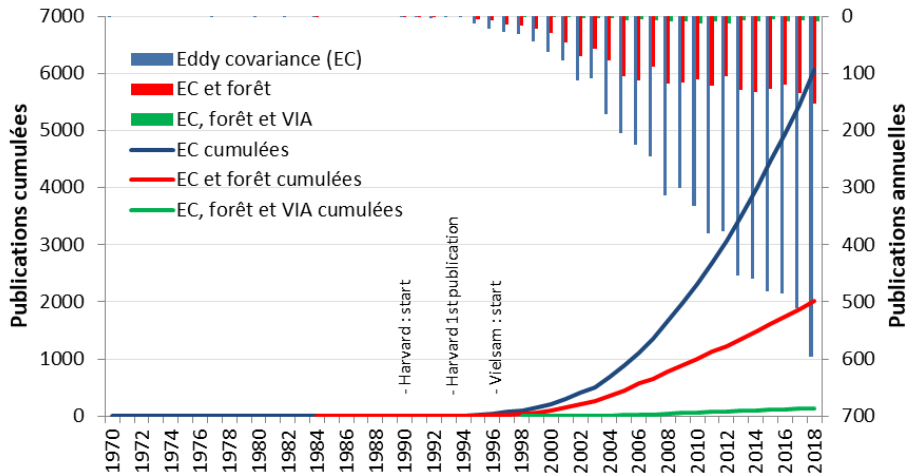


Figure 1-4 : Publications annuelles et cumulées avec dans le titre ou le résumé : *eddy covariance* (EC), "EC et forêt" ou "EC, forêt et variabilité inter(-)annuelle (VAI)".

Source : www.scopus.com

Les plus longues séries temporelles de *NEP* existant à l'heure actuelle dans le monde sont donc de l'ordre de la vingtaine d'année. Relativement peu de sites disposent de telles séries temporelles permettant une étude approfondie de la variabilité interannuelle (*VIA*) des flux. La longueur de ces séries temporelles implique de prendre en compte, non seulement la réponse de l'écosystème à son environnement climatique, mais également l'évolution de l'écosystème (croissance en hauteur, vieillissement,...) et les biais possibles induits par des modifications du système et de l'environnement de mesure.

Deux types de publications sur la *VIA* des flux nets de CO_2 peuvent être distingués dans la littérature :

- les études de site qui traitent, en général, un grand nombre de variables explicatives sur un seul site. La principale force de ces études est de permettre une compréhension plus fine du fonctionnement d'un écosystème. La principale limitation est la difficulté d'extrapoler les résultats obtenus à une plus grande échelle spatiale ;
- les études multi-sites qui traitent, en général, un nombre limité de variables explicatives. Une des principales forces de ces études est d'appliquer une même méthode à un ensemble de sites et de pouvoir tirer des conclusions plus générales. Une des principales faiblesses est le fait qu'elles ne prennent pas toujours en compte les spécificités propres aux sites. Les études multi-sites se sont principalement développées au cours des années 2000, suite à la mise en place des réseaux internationaux de mesure des flux de CO_2 .

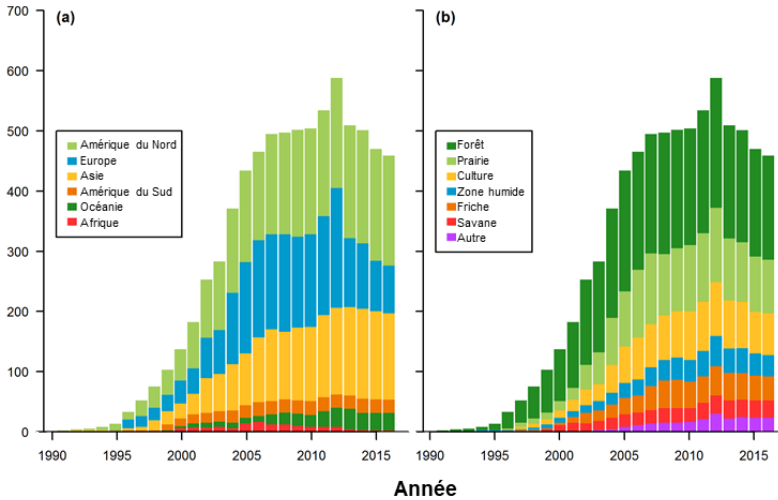


Figure 1-5 : Evolution du nombre de sites d'eddy covariance à travers le monde par continent (a) et par type d'écosystèmes (b). Source : <https://fluxnet.fluxdata.org/about/history/> (last updated February, 2017)

1.1.8. Turbulence et couche limite atmosphérique

Avant d'introduire la méthode utilisée pour quantifier la NEP des écosystèmes, il est nécessaire d'introduire la structure de la couche limite atmosphérique, les caractéristiques des différentes sous-couches qui la composent et les mécanismes par lesquels la matière et l'énergie sont échangées au sein de celle-ci.

La couche limite atmosphérique correspond à la partie inférieure de la troposphère, allant de la surface terrestre jusqu'à environ 1 km d'altitude. Dans cette couche, le mouvement de l'air est sensiblement affecté par la surface terrestre (son relief, son hétérogénéité,...). La turbulence y est importante, contrairement à la couche qui la surmonte et qui est, de ce fait, dénommée l'atmosphère libre.

En fonction de l'importance relative des mécanismes responsables du mouvement de l'air, deux couches sont également distinguées au sein de la couche limite atmosphérique (**Tab.1-2**) : la couche d'Ekman (ou couche limite de transition) et la couche de Prandtl (ou couche limite de surface).

Table 1-2 : La couche limite atmosphérique, ses différentes subdivisions et leurs altitudes approximatives respectives.

		Altitude (m)
Couche limite atmosphérique :	Couche limite de transition	($\sim 10^2 \rightarrow \sim 10^3$)
	Couche limite de surface :	
	Sous-couche inertielle	($\sim 10 \rightarrow \sim 10^2$)
	Sous-couche limite de rugosité	($\sim 0 \rightarrow \sim 10$)

Dans la couche limite de surface, les effets des forces de Coriolis et des forces dues aux gradients de pressions (qui, par contre, agissent dans la couche limite de transition) sont négligeables. Les mouvements de l'air y sont principalement dus aux

effets de cisaillement et de flottabilité qui vont générer de la turbulence qui va permettre les échanges de matière et d'énergie entre la surface et l'atmosphère. La turbulence de l'air y est généralement représentée par un ensemble de tourbillons de direction, de vitesse, de localisation, de durée de vie et de taille différentes générés à la suite du mouvement de l'air. Le caractère d'apparence aléatoire et désordonné de la turbulence implique d'utiliser des outils mathématiques (transformation de Fourier,...) pour l'étudier (Stull, 1988; Garratt, 1994; Arya, 2001).

La couche limite de surface est elle-même subdivisée en deux sous-couches : inertielle et rugueuse. La sous-couche inertielle est caractérisée par des flux de quantité de mouvement, de chaleur sensible et de traceurs (vapeur d'eau, CO_2 ,...) constants (**Fig.1-6**) et correspondant à ceux de la surface (si celle-ci est homogène). C'est donc dans cette couche que doivent être mesurés les flux pour obtenir des flux représentatifs d'une surface homogène donnée.

La couche de rugosité, où la surface influence directement les flux émis et/ou absorbés (**Fig.1-6**), a une altitude maximale généralement approximée par le triple de la hauteur des éléments rugueux (Foken, 2008).

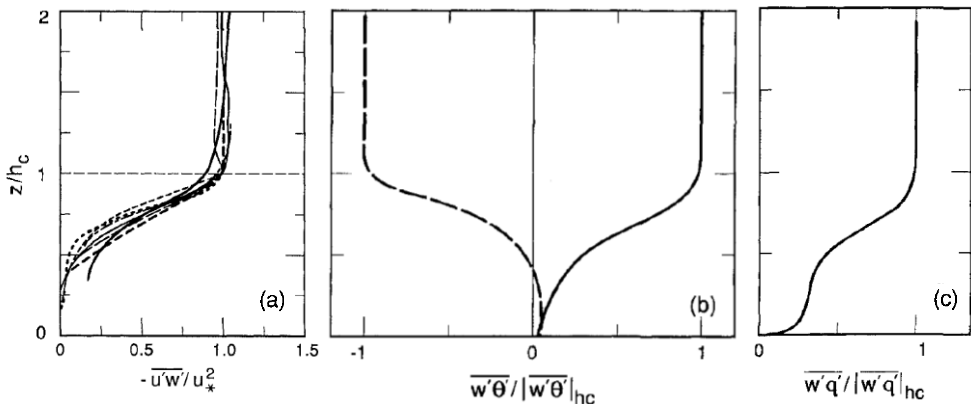


Figure 1-6 : Evolution du flux de quantité de mouvement (a), du flux de chaleur sensible (b) et du flux de vapeur d'eau (c) en fonction de la hauteur (z) divisée par la hauteur de canopée (h_c) (Kaimal and Finnigan, 1994). Les différents flux sont divisés par le flux correspondant à la hauteur de la canopée. Pour la quantité de mouvement les différents traits correspondent à différentes expérimentations et modèles (Kaimal and Finnigan, 1994). Pour le flux de chaleur sensible et le flux de vapeur, seule l'évolution moyenne typique est représentée. Le trait discontinu correspond aux conditions nocturnes, alors que les traits continus correspondent aux conditions diurnes.

1.1.9. Théorie de la similarité

La théorie de la similarité de Monin-Obukhov est une théorie s'appliquant à la couche limite de surface. Elle est notamment utilisée pour vérifier la qualité des données d'*eddy covariance* (Foken and Wichura, 1996). Cette théorie a identifié les variables contrôlant la turbulence, défini des nombres adimensionnels à partir de ces variables et a prédit, via le théorème Pi de Buckingham, l'existence de relations

universelles, appelées relations de similarité, entre ces nombres. A noter que ces relations ne s'appliquent que si les hypothèses de stationnarité et d'homogénéité sont respectées (Arya, 2001).

En particulier, de telles relations ont été prédites entre les statistiques de turbulence normalisées (et donc adimensionnelles) et un nombre adimensionnel : le paramètre de stabilité. Ce paramètre est défini comme le rapport $(h_m - d)/L$ où h_m [m] correspond à la hauteur de mesure, d [m] à la hauteur de déplacement et L à la longueur d'Obukhov [m], elle-même définie comme le rapport :

$$L = - \frac{u_*^3}{k \cdot \frac{g}{T} \cdot \frac{H}{\rho C_a}} \quad (\text{Eq.1-1})$$

Où u_* [m/s] correspond à la vitesse de friction, k est la constante de von Karman, g [m/s²] est la constante de gravité, T [K] est la température en Kelvin, H [W/m²] est le flux de chaleur sensible, ρ [kg/m³] est la masse volumique de l'air et C_a [J/(K.kg)] est sa capacité thermique massique.

La hauteur de déplacement est un paramètre de rugosité issu du profil logarithmique et vertical de la vitesse du vent. Il correspond à la hauteur à laquelle devrait se trouver un sol de rugosité équivalente pour produire un profil de vent similaire.

Les relations de similarité ont été prédites par une approche expérimentale basée sur la détermination des nombres adimensionnels. Le non-respect de ces relations peut être utilisé comme indicateur du non-respect des hypothèses de départ. Elles ne sont cependant pas connues avec certitude.

Par exemple, il a été montré que les covariances normalisées devaient être constantes en conditions instables (lorsque le paramètre de stabilité est négatif) dans la sous-couche inertielle de la couche limite de surface (**Fig.1-7**) et variables dans la couche de rugosité (**Fig.1-8**) du fait de l'influence des éléments rugueux (Kaimal and Finnigan, 1994).

Une covariance normalisée correspond au coefficient de corrélation entre deux variables, autrement dit à la covariance entre les deux variables divisée (« normalisée ») par l'écart-type des deux variables mesurées sur un intervalle donné (*e.g.* une demi-heure). La constance des covariances normalisées de la vitesse verticale de l'air et de différents variables (température, concentration en vapeur d'eau ou en CO₂), mesurées à haute fréquence et dans des conditions des stabilité particulières, a mené à la notion d'« efficacité » du transport turbulent vertical de ces variables (Cava *et al.*, 2008). Si on prend l'exemple de l'efficacité du transport de chaleur sensible en conditions instables (**Fig.1-7 & 8**), notée $r_{w\theta}$ (ou r_{wT}). On peut dire que les tourbillons ayant une vitesse verticale positive ont en moyenne une température plus élevée (le coefficient de corrélation est positif). De plus, l'intensité attendue de la relation linéaire entre la vitesse verticale et la température est constante (0.5). La corrélation observée n'est pas parfaite (elle est inférieure à 1). En sous-entendant un lien de causalité entre la variation de la vitesse verticale et la variation de la température, on peut dire que la variabilité de la vitesse verticale ne

permet pas d'expliquer à 100% la variabilité observée de la température, seulement une partie. La part de la variabilité de la vitesse verticale qui contribue à expliquer la variabilité de la température correspond à l'efficacité du transport par cette vitesse verticale de la chaleur sensible. Le corollaire est que le reste de la variabilité n'est pas la conséquence du transport vertical turbulent.

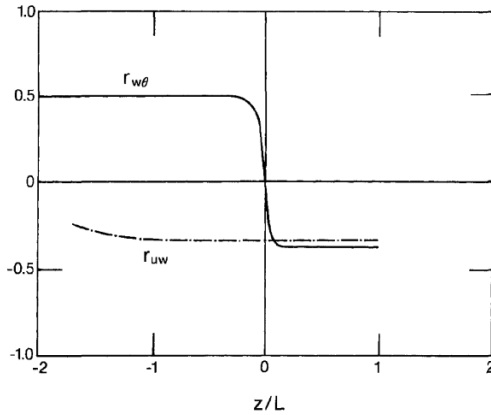


Figure 1-7 : Relations de similarité en fonction du paramètre de stabilité (noté ici z/L) pour les covariances normalisées entre la vitesse horizontale et verticale du vent (r_{uw}) et entre la vitesse verticale du vent et la température ($r_{w\theta}$) (Kaimal and Finnigan, 1994)

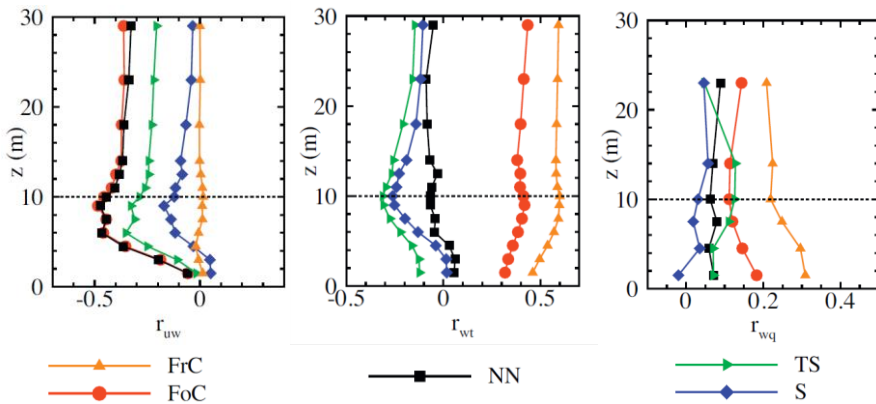


Figure 1-8 : Evolution avec la hauteur (période sans feuillaison) des coefficients de corrélation pour la quantité de mouvement (r_{uw}), pour la chaleur sensible (r_{wt}) et pour la vapeur d'eau (r_{wq}) dans une plantation de noyers en Californie pour 5 régimes de stabilité : instable (FrC), transition vers l'instable (FoC), proche de la neutralité (NN), transition vers le stable (TS), stable (S) (Paton 2016).

1.1.10. Quantification de la productivité de la forêt

La méthode dite d'*eddy covariance* consiste à mesurer à haute fréquence les fluctuations de la vitesse verticale du vent (avec un anémomètre sonique) et de la concentration en CO_2 (avec un analyseur de gaz par infrarouge) (Fig.1-9). En effet, il a été montré que, si différentes conditions sont respectées (présentées dans le paragraphe suivant), la covariance de ces grandeurs (moyenne du produit des

fluctuations) était directement proportionnelle au flux net de CO_2 de l'écosystème (Foken, Aubinet, *et al.*, 2012).

Les conditions à respecter sont des variables stationnaires (dont les statistiques (moyenne, variance,...) sont indépendantes du temps) et un écosystème homogène (composé des mêmes éléments répartis uniformément). Ces conditions doivent notamment mener à une absence d'advection (transport horizontal du CO_2). De plus, les mesures doivent se faire dans la sous-couche inertielle de la couche limite de surface, au-dessus de la couche de rugosité (voir **1.1.8**), c'est-à-dire suffisamment haut, là où la turbulence n'est pas affectée par la proximité des éléments rugueux (des éléments perturbant l'écoulement de l'air). Ces conditions sont contraignantes. Par exemple, la stationnarité n'est jamais observée à long terme. En pratique, les mesures se faisant par demi-heure, l'hypothèse de stationnarité pourra en général être acceptée.



Figure 1-9 : Analyseur infrarouge (à gauche, entouré en bleu) et anémomètre sonique (à droite, entouré en rouge), les instruments à la base de la mesure de la *Net Ecosystem Productivity*. Vue du haut de la tour de Vielsalm vers le nord-est (Photographie : Jean-Louis Wertz)

De même, l'homogénéité n'est en pratique jamais parfaitement rencontrée dans les sites naturels. La nécessité de prendre en compte l'hétérogénéité du milieu peut amener à devoir utiliser des modèles d'empreinte (*footprint* en anglais) pour corriger la mesure en fonction de la contribution au flux des zones d'intérêts. L'empreinte correspond à la zone qui contribue au flux mesuré. Les éléments compris dans cette zone ne contribuent pas tous de la même manière. La taille de l'empreinte et la contribution de chacun des éléments qui s'y trouvent peut varier en fonction de la direction et de la vitesse du vent, de la proximité de la canopée, de la rugosité de celle-ci, des caractéristiques de la turbulence, et de la stabilité de l'atmosphère.

Par ailleurs, la nuit, la turbulence est en général moins développée et les phénomènes d'advection ne sont plus forcément négligeables (Aubinet *et al.*, 2012).

Enfin pour des raisons pratiques (coût, taille de l'écosystème étudié) il est parfois impossible de faire les mesures suffisamment haut dans la couche limite de surface.

Les imperfections du système de mesure lui-même peuvent également impliquer des corrections (Foken, Leuning, *et al.*, 2012). Par exemple, si des analyseurs à chambre « fermée » sont utilisés, c'est-à-dire si la mesure de la concentration en CO_2 ne se fait pas en direct, mais après prélèvement et transport de l'air jusqu'à l'analyseur, le délai entre la mesure directe de la vitesse du vent et différée de la concentration en CO_2 doit être pris en compte.

De plus, des corrections fréquentielles doivent être appliquées (Foken, Leuning, *et al.*, 2012) car les fluctuations à grande fréquence des gaz ne sont pas captées par le système de mesure (**Fig.1-10**), comme mis en évidence par la comparaison des cospectres de la chaleur sensible et du flux de CO_2 .

Les cospectres correspondent aux distributions de fréquence des produits des fluctuations de la vitesse verticale du vent et de la fluctuation d'une autre variable mesurée (température, concentration en CO_2 ou en H_2O). Ces distributions de fréquence sont obtenues en utilisant un algorithme basé sur une transformation de Fourier (Kolle and Rebmann, 2009).

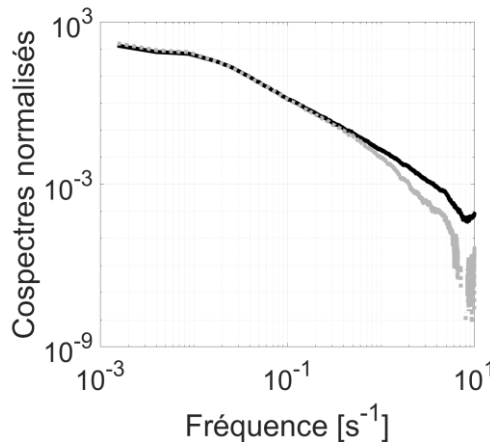


Figure 1-10 : Distributions de fréquence des produits (*i.e.* cospectres) normalisés (divisé par la covariance) des fluctuations de la vitesse verticale du vent et de la température (en noir) ou de la concentration en CO_2 (en gris). Le cospectre du CO_2 est atténué vis-à-vis du cospectre de la chaleur sensible pour les hautes fréquences. Les données présentées correspondent à la médiane d'une centaine de cospectres « bien formés » (voir **chapitre 3**) pour l'année 2014.

1.1.11. De la déciseconde à 20 années de mesure

Le non-respect des conditions préalablement mentionnées implique en général la suppression des données concernées. Plus de la moitié des données doivent ainsi être

supprimées. De plus, en raison de la maintenance des appareils ou des pannes systèmes certaines données sont tout simplement manquantes. Pour réaliser le bilan carbone annuel de l'écosystème il faut donc estimer les données manquantes, cette opération s'appelle le *gapfilling*.

Pour ce faire une méthode classique est d'utiliser les données climatiques (Falge *et al.*, 2001; Moffat *et al.*, 2007). A partir des données de flux disponibles, il est possible d'établir des tables de correspondance, entre ces flux et des variables climatiques telles que le rayonnement ou la température. Il est ensuite possible à partir des données climatiques, via ces tables, de prédire un flux semi-horaire. En effet, à court terme, le flux de CO₂ est très fortement corrélé aux variables climatiques. Par exemple, le rayonnement explique la majeure partie de la variabilité journalière du flux.

Lorsque les données climatiques ne sont pas disponibles, il est possible d'utiliser les données de flux qui sont disponibles dans une fenêtre temporelle raisonnable autour de la donnée manquante. Une valeur moyenne pour une heure donnée sur cette fenêtre temporelle est alors déterminée et utilisée pour combler la demi-heure manquante. D'autres outils statistiques existent également tels que les réseaux neuronaux, des modèles bayésiens,... (Moffat *et al.*, 2007; Kunwor *et al.*, 2017).

La volonté des réseaux de mesure internationaux est évidemment d'uniformiser le traitement des données afin de rendre plus robustes les comparaisons inter-sites.

Une fois les séries temporelles complétées par le *gapfilling*, il est possible de sommer les flux semi-horaires sur une journée, une semaine, un mois, une saison ou une année afin d'étudier la dynamique annuelle et/ou interannuelle du résultat (**Fig.1-11**).

A noter que seul l'échange turbulent de CO₂ (mais aussi de vapeur d'eau et de chaleur sensible) entre le sommet de l'écosystème et l'atmosphère est mesuré. Or, du CO₂ peut s'accumuler dans l'écosystème à l'échelle d'une demi-heure. Il faut donc additionner le stockage de CO₂ (déterminé par la mesure de l'évolution de la concentration en CO₂ dans l'écosystème) au flux turbulent (déterminé par la méthode d'*eddy covariance*) pour obtenir la productivité nette de l'écosystème (NEP). A l'échelle d'une journée et, *a fortiori*, d'une année, le stockage de CO₂ est négligeable. La variation de la concentration moyenne journalière et annuelle est en effet faible en regard du flux turbulent échangé.

Du fait des limites d'échantillonnage, du non-respect des conditions évoquées plus haut, de la résolution finie des appareils, de l'incertitude sur les corrections appliquées, la mesure du flux semi-horaire est entachée d'erreurs aléatoires et systématiques qui induisent une incertitude. De plus, les différentes opérations réalisées pour obtenir un flux annuel affectent elles-mêmes l'incertitude de la mesure (Elbers *et al.*, 2011). Chiffrer l'incertitude de la mesure est indispensable pour pouvoir comparer les résultats obtenus d'un site et/ou d'une année à l'autre. A noter que les incertitudes s'évaluent différemment pour le calcul du flux de carbone

d'une année complète ou pour les anomalies d'une année à l'autre. Ce sujet sera discuté dans le **chapitre 4**.

La *NEP*, résultante de deux flux plus grands (*GPP* et *TER*), est intrinsèquement très variable. Cette variabilité combinée à la grande incertitude associée aux résultats obtenus a remis en question l'utilité de l'*eddy covariance* pour étudier la variabilité interannuelle de la *NEP* au début du développement de cette méthode (Richardson, Hollinger, *et al.*, 2007). Cependant, sur les 20 années écoulées, de nombreuses études ont montré que la variabilité interannuelle observée était réelle (supérieure à l'incertitude) et que l'*eddy covariance* pouvait être utilisée pour étudier la variabilité interannuelle des flux de CO_2 (Richardson, Hollinger, *et al.*, 2007).

A noter qu'une fois la *NEP* connue, il est possible de recalculer d'autres termes du bilan carbone comme la *GPP* et la *TER* à l'échelle de la demi-heure, puis de les agréger sur des périodes plus longues. L'opération de décomposition de la *NEP* en *GPP* et *TER* porte le nom de *partitionning*, et repose sur l'utilisation de modèles de réponse aux variables climatiques, en particulier à la température (Reichstein *et al.*, 2005).

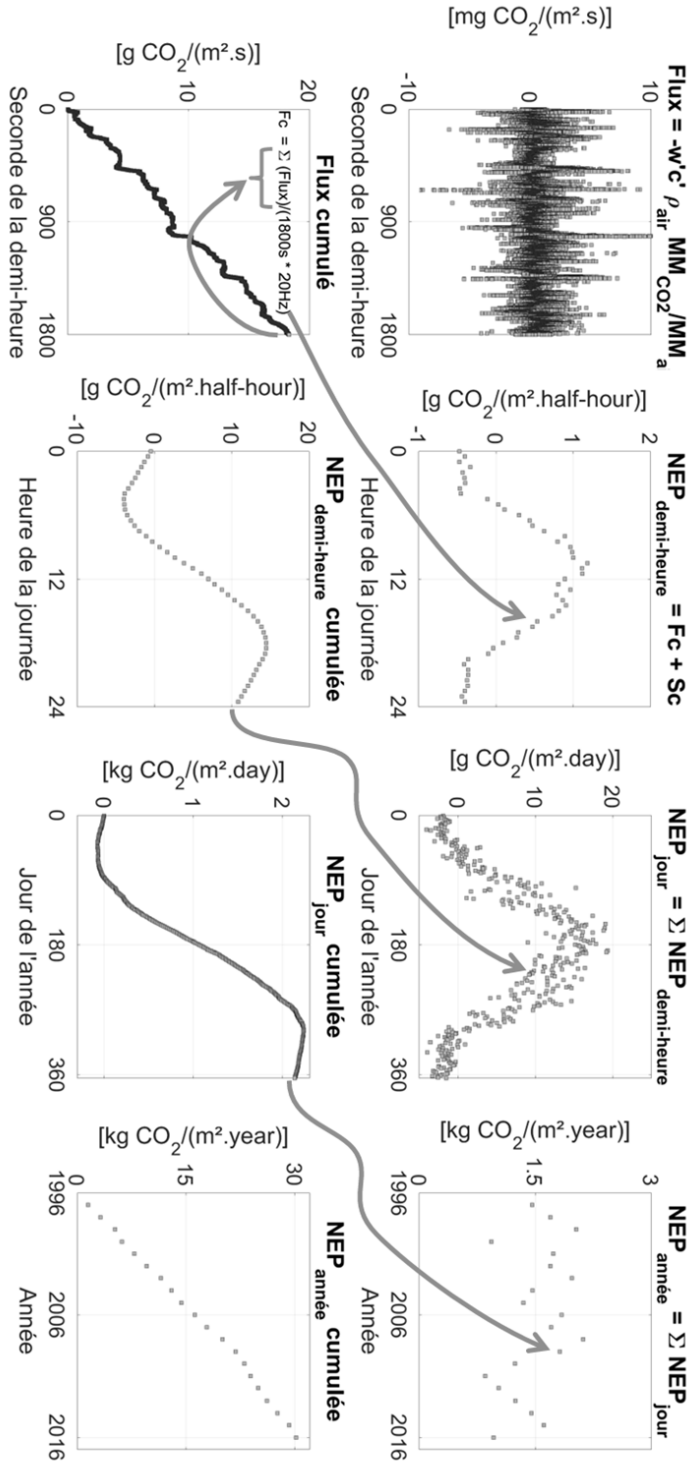


Figure 1-11 : De la déciseconde à l'année et au-delà : évolution du flux turbulent, de la NEP (échelle journalière, annuelle et interannuelle) et de leurs cumuls pour une forêt mixte tempérée (Station de Vielsalm entre 1997 et 2016).

1.2. Définitions

Avant de s'intéresser à la productivité des forêts tempérées et aux causes de la variabilité de celle-ci, il est essentiel de préciser la terminologie utilisée pour décrire le fonctionnement de ces forêts et les événements auxquels elles sont confrontées. C'est l'objet des paragraphes suivants.

1.2.1. Forêts tempérées

Ont été considérées comme forêts tempérées des forêts soumises à un climat caractérisé par une alternance d'une saison froide et d'une saison chaude avec une saisonnalité peu marquée des précipitations c'est-à-dire sans saison sèche (ou humide). Une saison sèche est définie comme ayant moins de 40 mm de précipitation pour le mois le plus sec et/ou des précipitations du mois le plus sec 3 fois plus faibles que les précipitations du mois le plus humide (Kottek *et al.*, 2006)¹.

Deux principaux types de forêts tempérées sont distingués en fonction de la persistance des feuilles : les forêts résineuses sempervirentes ou *evergreen needleleaf forests (ENF)* et les forêts feuillues caduques ou *deciduous broadleaf forests (DBF)*. En pratique, les forêts sont rarement purement feuillues ou résineuses, on parle dès lors souvent de forêts mixtes ou *mixed forests (MF)*. Ces forêts sont caractérisées par des grands arbres (20 ± 12 et 19 ± 7 m de hauteur pour les forêts feuillues et résineuses, respectivement) et des indices foliaires élevés (7 ± 3 et 6 ± 4 m²/m² pour les forêts feuillues et résineuses, respectivement) (Luyssaert *et al.*, 2007).

1.2.2. Productivité nette de l'écosystème

Dans la suite, par productivité, on entend productivité nette de l'écosystème (*NEP*). Le choix de s'intéresser à la productivité nette (*NEP*) plutôt qu'aux deux flux qui la composent (*GPP* et *TER*) résulte de la volonté, d'une part, de ne pas introduire de modèle de réponse climatique dans les données analysées (réponse de la respiration à la température par exemple) et, d'autre part, de s'intéresser à l'échange net entre l'atmosphère et l'écosystème. Comme discuté précédemment, c'est en effet cette grandeur qui est la plus déterminante dans le contexte du changement climatique. D'un point de vue forestier, il serait intéressant de s'intéresser à la *NPP*. Cependant, cette grandeur n'est pas directement accessible via la méthode d'eddy covariance. Pour l'obtenir, il est indispensable de distinguer la respiration autotrophe de la respiration hétérotrophe ce qui n'a pas été réalisé sur l'ensemble de la période

¹Certaines forêts considérées comme tempérées dans de précédentes revues de littérature sur la *VIA* de la *NEP* (e.g. Baldocchi *et al.*, 2018) ne seront donc pas considérées par la suite. C'est le cas des forêts de pins du genre *Ponderosa* de l'Arizona à été sec (Dore *et al.*, 2012), des forêts humides (plus de 1500 mm de précipitations annuelles, mais seulement 15% en été) de l'Ouest de l'Amérique du Nord (Wharton and Falk, 2016) et du Japon (Saigusa *et al.*, 2005).

de mesure. De plus, les méthodes actuelles permettant de distinguer ces deux respirations produisent des résultats de grande incertitude (Carbone *et al.*, 2016).

1.2.3. Phénologie

La phénologie de la forêt correspond à la dynamique temporelle et périodique des processus affectant la forêt. Cette dynamique est multiple. En effet, elle reprend la dynamique des feuilles, des fleurs, des racines, de l'assimilation du carbone,...

La phénologie foliaire est généralement la plus étudiée du fait du rôle central joué par les feuilles, constituant le principal point d'entrée du carbone dans l'écosystème. Elle correspond à la dynamique d'apparition, de croissance, de sénescence et de chute des feuilles. Afin de décrire cette dynamique des indicateurs phénologiques sont utilisés telles que les dates de débourrement, de jaunissement ou de chute des feuilles. Parallèlement, des indicateurs phénologiques peuvent être utilisés pour caractériser la dynamique de l'assimilation du carbone (*e.g.*, date de début ou de fin de l'assimilation nette ou brute du carbone), de la croissance radiale des troncs ou de la croissance racinaire (Radville *et al.*, 2016).

1.2.4. Physiologie

Les paramètres physiologiques de la forêt correspondent à l'ensemble des propriétés caractérisant son état. Par exemple, la réponse à la lumière d'une forêt peut être caractérisée par sa capacité photosynthétique (la quantité de CO₂ assimilé lorsque le rayonnement est à saturation), son efficacité quantique (la pente à l'origine de la courbe représentant la quantité de CO₂ fixée en fonction de la quantité de photons reçus) ou sa respiration à l'obscurité (quantité de CO₂ émise en l'absence de lumière). Les paramètres physiologiques peuvent eux-mêmes être soumis à une dynamique saisonnière; on parle alors de phénologie physiologique (Migliavacca *et al.*, 2015).

1.2.5. L'allocation du carbone

Pour se développer, un arbre a besoin de carbone et de feuilles pour le fixer. Cette fixation par la photosynthèse requiert de l'eau et donc des racines et un circuit hydraulique pour en assurer l'approvisionnement. Par ailleurs, l'arbre doit se reproduire et assurer sa croissance pour conserver son accès à l'énergie lumineuse. Tout au long de sa vie, un arbre va donc devoir gérer efficacement la mise en réserve et la redistribution du carbone assimilé pour la croissance de ses différents organes (racines, tronc, branches, feuilles et fruits). L'ensemble des processus de redistribution du carbone sont repris sous le terme : allocation du carbone. Cette allocation peut varier au sein d'un arbre (*e.g.*, entre les feuilles d'ombre et de lumière), d'un arbre à l'autre, d'une essence à l'autre (*e.g.*, certains vont produire des feuilles chaque année et d'autres le feront à une fréquence plus faible), au fil d'une année ou de la vie de l'arbre (Richardson *et al.*, 2015; Delpierre, Berveiller, *et al.*, 2016). Par ailleurs, les effets de cette redistribution peuvent s'étaler sur plusieurs années et entraîner l'apparition d'« arrières-effets ». Ces effets différés (décalés ou indirects en fonction des publications) sont les conséquences d'un événement passé se manifestant plusieurs mois ou années après l'évènement considéré.

Il y a de nombreuses manières de suivre le cycle du carbone en forêt (Babst *et al.*, 2014). Si la quantification des principaux flux de CO₂ à l'échelle d'un écosystème (*NEP*, *GPP*, *TER*) est relativement fréquente, des bilans carbone complets en forêt, présentant la répartition dynamique du carbone et son stockage au sein des différents pools de l'écosystème au fil des années, sont encore rares (Urbanski *et al.*, 2007; Gough *et al.*, 2008; Ohtsuka *et al.*, 2009; J. Wu *et al.*, 2013). Les flux vers les feuilles, les fruits, le bois, les racines,..., en général considérés comme étant du même ordre de grandeur, sont rarement mesurés. Or la croissance des arbres suit un cycle annuel et les événements de l'année précédente peuvent impacter les événements des années suivantes. Par exemple, la quantité de carbone attribuée pour les futurs bourgeons peut impacter la quantité de carbone qui pourra être assimilée l'année d'après (Meier and Leuschner, 2008). Pour comprendre la variabilité interannuelle de la productivité d'une forêt il est donc indispensable de distinguer les causes directes et indirectes de la variabilité, de connaître le fonctionnement de la forêt et donc de s'intéresser à l'allocation du carbone.

1.2.6. Évènements extrêmes

Un événement extrême est un événement rare pour un endroit à un moment particulier de l'année. La rareté est à considérer par rapport à la distribution de probabilité de la (ou les) variable(s) considérée(s) sur la période et à l'endroit considérés (IPCC, 2012).

On distingue en général les événements météorologiques extrêmes (liés à une variable météorologique en particulier), les événements climatiques extrêmes (liés à un ensemble de variables météorologiques sur une période d'intégration donnée) et les événements écosystémiques extrêmes (IPCC, 2012).

Il est important dès à présent de faire la distinction entre un événement climatique extrême et un événement écosystémique extrême.

Un événement écosystémique extrême correspond à des conditions où une fonction de l'écosystème est plus élevée ou plus basse qu'un percentile extrême défini, durant une période de temps définie et sur une certaine surface, dont l'origine sont des variables météorologiques anormales, multivariées ou seules (Reichstein *et al.*, 2013) ou bien encore des agents biotiques (pathogènes, insectes,...) ou physiques (*e.g.* feux de forêts).

Quatre facteurs doivent être pris en compte pour caractériser un événement extrême : son intensité, sa durée, sa fréquence et la réaction de l'environnement à l'évènement (Mitchell *et al.*, 2014).

Les principaux événements extrêmes auxquels sont confrontées les forêts tempérées sont les sécheresses (atmosphérique ou édaphique que ce soit au printemps ou en été), les gels extrêmes (tardifs notamment), les tempêtes, les précipitations extrêmes, les feux de forêt et les attaques d'insectes.

1.3. Dynamique de la *NEP* des forêts tempérées

1.3.1. La dynamique journalière de la *NEP* en forêt tempérée

A l'échelle journalière, les forêts tempérées, comme les autres écosystèmes, sont caractérisées par une *NEP* semi-horaire négative pendant la nuit (absence de photosynthèse et présence de respiration si la température est suffisante) et positive durant la journée la plupart de l'année (voir **Fig.1-9**). Cette dynamique est évidemment directement liée à la réponse de la photosynthèse à la lumière le jour.

1.3.2. La dynamique annuelle de la *NEP* en forêt tempérée

A l'échelle annuelle, l'hiver avec des journées courtes et des températures basses est caractérisé par une *NEP* journalière négative, alors que l'été la photosynthèse prend le dessus sur la respiration et la *NEP* devient positive. La différence entre les forêts feuillues et résineuses se marque particulièrement en début de saison, le démarrage de la photosynthèse ne se faisant qu'après l'apparition des feuilles pour les feuillus alors qu'elle peut se faire dès que les conditions climatiques sont favorables pour les résineux.

1.3.3. La dynamique interannuelle de la *NEP* en forêt tempérée

A l'échelle interannuelle, les forêts tempérées sont généralement caractérisées par une *NEP* annuelle légèrement négative pour les jeunes forêts et puis de plus en plus positive en grandissant jusqu'à atteindre un seuil maximal lorsque la forêt a développé son plein potentiel photosynthétique (Wang *et al.*, 2008; Besnard *et al.*, 2018). Ce type de dynamique (**Fig.1-12**) s'applique uniquement à une forêt qui a subi une perturbation importante qu'elle soit naturelle (feu, tempête, attaque d'insectes, sécheresse,...) ou liée à l'exploitation de la forêt (dégagement en plein, coupe à blanc,...) suivie d'une replantation ou d'une régénération. La productivité négative observée pour les jeunes forêts est essentiellement associée à la décomposition des résidus de la forêt précédente sur le sol et la décomposition de la matière organique qui s'est accumulée dans le sol avant la perturbation.

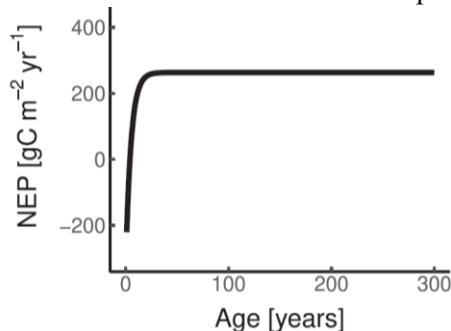


Figure 1-12 : Evolution schématique de la *NEP* d'une forêt en fonction de son âge à partir d'une plantation suivant une mise à blanc d'après Amiro *et al* (2010) in Besnard *et al.* (Amiro *et al.*, 2010; Besnard *et al.*, 2018).

Suivre de telles dynamiques temporelles requiert la prise de données sur le très long terme (~100 ans) ce qui est impossible à l'heure actuelle, les données ayant commencé à être collectées il y a seulement une vingtaine d'années. L'approche utilisée est donc celle des « chronoséquences ». Cette approche revient à étudier simultanément des sites de différents âges (comptés à partir de la perturbation) et, si possible, de mêmes conditions pédo-climatiques afin d'obtenir une réponse de la productivité à l'âge (Amiro *et al.*, 2010).

Une forêt contenant des arbres matures et gérée via des coupes sélectives reste un puits de CO₂ chaque année (*e.g.*, **Fig.1-11**), à moins d'une perturbation importante. L'impact limité des éclaircies sélectives a été mis en évidence sur de nombreux sites (Granier *et al.*, 2008; Saunders *et al.*, 2012; Gough *et al.*, 2013; Wilkinson *et al.*, 2016). La diminution de l'assimilation du carbone associée à la coupe de certains arbres est compensée par une augmentation de l'assimilation des arbres restants.

1.4. Causes de la variabilité de la *NEP* annuelle

1.4.1. Sur différentes années à l'échelle d'un site

Trois grandes catégories de causes de la *VIA* de la *NEP* sont identifiées : biotiques, abiotiques et anthropiques (Richardson, Hollinger, *et al.*, 2007; Shao *et al.*, 2015).

Les effets anthropiques sont ceux liés à l'exploitation de la forêt. Ceux-ci ne seront que peu développés car, comme expliqué précédemment, de nombreuses études ont montré que des interventions modérées (de type éclaircies) avaient peu d'effet sur la *NEP* (Granier *et al.*, 2008; Saunders *et al.*, 2012; Gough *et al.*, 2013; Wilkinson *et al.*, 2016). En accord avec ces études, il a été montré que la différence de *NEP* entre une forêt de hêtre allemande mature gérée et non gérée est négligeable à l'échelle annuelle (Herbst *et al.*, 2015).

Les effets biotiques sont notamment ceux liés à l'âge des arbres (Tang *et al.*, 2014), à l'allocation du carbone (et donc, par exemple, à la quantité de feuilles), aux attaques d'insectes, à la phénologie,... Ces effets peuvent évidemment être eux-mêmes sensibles à ou générés par des effets abiotiques (Shao *et al.*, 2016), notamment décalés dans le temps (Aubinet *et al.*, 2018).

Les effets abiotiques comprennent quant à eux les effets directs et indirects du climat (précipitation, rayonnement, température,...), mais aussi des caractéristiques du sol (teneur en éléments nutritifs,...) et des événements extrêmes (feux).

Contrairement à la dynamique journalière et annuelle, la *VIA* de la *NEP* des sites d'*eddy covariance* en forêt tempérée ne peut globalement pas être expliquée par un lien direct avec une seule variable climatique que ce soit pour un site donné (**Fig.1-13**) ou que ce soit en comparant différents sites entre eux (voir **1.4.2.**). La *VIA* dépend parfois plus d'anomalies climatiques pendant des périodes critiques (où la forêt est particulièrement sensible) et de paramètres biotiques (âge de la plantation, phénologie, physiologie,...) que de modifications de la moyenne annuelle des variables climatiques (Goulden *et al.*, 1996). Une forêt donnée connaissant une année plus ou moins chaude et/ou humide ne sera donc pas forcément plus ou moins productive.

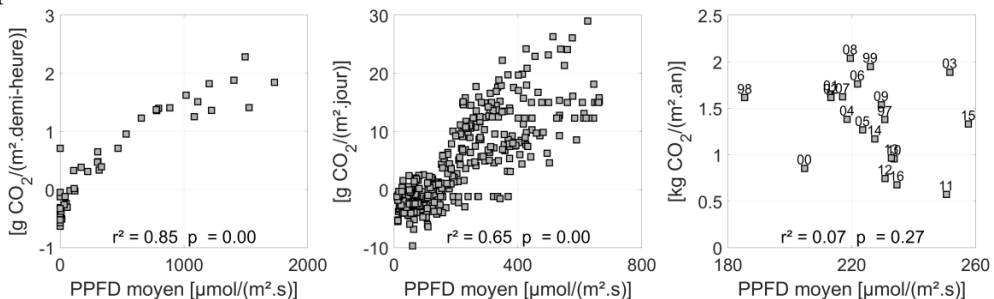


Figure 1-13 : Relation entre le flux net de CO_2 par demi-heure (gauche), par jour (centre) et par an (droite) et la densité de flux de photons photosynthétiquement actif (*PPFD*) moyen à différentes échelles temporelles (de gauche à droite : la journée du 21 juin 2006, l'année 2006, la période 1997-2016). Les coefficients de détermination (r^2) des régressions sont donnés ainsi que les p -valeurs (p).

Jusque récemment, peu d'études ont entrepris de faire la synthèse des causes de la VIA observée dans les forêts tempérées sur les différents sites d'*eddy covariance* (Delpierre *et al.*, 2012; Wilkinson *et al.*, 2012; Baldocchi *et al.*, 2018). Ces synthèses ont été reprises et complétées en se focalisant sur les forêts tempérées (**Tab.1-3**).

L'analyse de cette compilation fait ressortir une grande diversité de corrélations et de causes identifiées pour expliquer la VIA alors que ces forêts sont caractérisées par des conditions climatiques relativement proches (température moyenne annuelle entre 6.1 et 10.9°C (moyenne : 8.3°C ; écart-type : 1.3°C), précipitations moyennes annuelles entre 390 et 1357 mm (moyenne : 866 mm; écart-type : 211 mm)).

Trois principaux paramètres sont mentionnés dans la littérature pour expliquer la VIA de la NEP.

Le premier est la longueur de la période de croissance (GS_L). Il est important de noter que, si la GS_L est souvent renseignée comme corrélée à la VIA, sa définition est fort variable d'une étude à l'autre. En effet, sa définition se base sur l'analyse des données de température (Barr *et al.*, 2004; Baldocchi *et al.*, 2005; Lagergren *et al.*, 2008), de NEP (Pilegaard *et al.*, 2011), de GPP (C. Wu, Chen, *et al.*, 2013), de NPP (Lagergren *et al.*, 2008), de GPP/TER (Taufarová *et al.*, 2014) ou bien encore sur des capteurs de rayonnement sous couvert (Pilegaard *et al.*, 2011) voire sur des images issues de caméra phénologiques (D'Odorico *et al.*, 2015). De plus, cette analyse se fait sur des données semi-horaires, journalières ou hebdomadaires et les seuils utilisés pour déterminer les dates de début et de fin varient d'une étude à l'autre aussi. Ces différentes définitions mènent à des indicateurs phénologiques différents plus ou moins sensibles à la dynamique du climat, des feuilles ou des flux en fonction de la définition utilisée.

Les deuxième et troisième variables les plus présentes sont le rayonnement photosynthétiquement actif reçu sur l'année ou sur la période de végétation (PAR) et la température moyenne annuelle (MAT) en lien avec le rôle moteur de ces variables pour la photosynthèse et la respiration. Alors que ces variables expliquent systématiquement la majorité de la variabilité aux échelles journalières et saisonnières, à l'échelle interannuelle, si leur rôle est moins marqué (Goulden *et al.*, 1996 et **Fig.1-13**), il semble tout de même présent sur de nombreux sites.

A côté de ces paramètres, d'autres paramètres abiotiques sont également évoqués comme les précipitations moyennes annuelles (MAP), la température au printemps, le contenu en eau du sol en été, l'épaisseur de neige en hiver,...

Du côté des paramètres biotiques, d'autres paramètres phénologiques ont été identifiés (date de début et fin de la période de végétation), mais aussi physiologiques, comme la capacité photosynthétique de l'écosystème.

Différentes perturbations ont été mentionnées, qu'elles soient naturelles ou anthropiques (attaques d'insectes, éclaircies,...). A noter que l'impact des attaques d'insectes est très difficile à étudier en raison de son caractère exceptionnel. Les conséquences directes et indirectes de ces perturbations restent largement

méconnues et difficiles à prédire (Brown *et al.*, 2012); il n'est pas rare de voir apparaître dans les analyses de la *VIA* les années subissant ce type de perturbations comme des *outliers* (Pilegaard *et al.*, 2011; Wilkinson *et al.*, 2012; Aubinet *et al.*, 2018).

Enfin, il faut également signaler l'absence notable des sites italiens dans ce tableau de synthèse. Certains de ces sites peuvent de fait répondre à la définition de forêt tempérée et disposent de longues séries temporelles (Renon, Collelongo, Lavarone). Les données de ces sites n'ont pas fait l'objet de publications spécifiques, mais une synthèse de l'ensemble des sites italiens a été réalisée il y a quelques années (Papale *et al.*, 2015), intégrant sans faire de distinction les forêts tempérées et méditerranéennes. Cette synthèse a fait ressortir comme facteur contrôlant la *VIA* de la *NEP* pour les forêts résineuses : la longueur de la période de croissance, le *LAI*, le rayonnement reçu, les précipitations pendant la période de croissance, les températures moyennes en mars-avril-mai et en juin-juillet-août. Les mêmes paramètres intervenaient pour les forêts feuillues (**Tab.1-3**), à l'exception de la température moyenne en juin-juillet-août, remplacée par les précipitations sur la même période.

1.4.2. En moyenne sur différents sites

En l'absence de longue série temporelle de données, une possibilité pour parvenir à étudier la variabilité de la *NEP* annuelle est de comparer les valeurs mesurées sur différentes forêts tempérées. Les variables expliquant la variabilité spatiale observée pourraient potentiellement correspondre aux variables expliquant la variabilité temporelle observée.

Les corrélations entre la *NEP* moyenne par sites et les différents paramètres montrent une corrélation positive ($R=0.53$) et significative ($p = 0.05$) avec la date de fin de la période de prélèvement du carbone (*i.e.* quand la *NEP* lissée est égale à zéro), en relation avec le contrôle phénologique de la *NEP* évoqué précédemment. Cependant cette corrélation reprend à la fois des forêts feuillues et résineuses dont la phénologie est fort distincte et n'est pas retrouvée si ces forêts sont prises séparément. A une échelle plus large, la *MAT* et la latitude sont souvent citées comme variables explicatives que ce soit pour les forêts feuillues ou résineuses (Yuan *et al.*, 2009). Les corrélations observées ne sont pas ou peu significatives sur base des données présentées (**Tab.1-3**). L'explication pourrait provenir du nombre limité de sites analysés, de la diversité d'écosystèmes représentés au sein de ces sites (forêts feuillues ou résineuses, *LAI* faible ou élevé, forêt jeune ou mature,...) et du choix de cibler des forêts soumises à des conditions environnementales relativement proches.

Table 1-3 : Revue de littérature des sites d'*eddy covariance* situés dans des forêts tempérées et pour lesquelles une étude de la variabilité interannuelle de la *NEP* a été réalisée inspirée de (Delpierre *et al.*, 2012; Wilkinson *et al.*, 2012; Baldocchi *et al.*, 2018). Le type de forêt (*Typ*, *DBF* ou *ENF*), l'essence dominante (*Ess. dom.*), le début, la longueur et la fin de la période de prélèvement du carbone en jours juliens (*GSS*, *GSE* et *GSE_E* from (Fu *et al.*, 2017)), l'indice foliaire (*LAI*, tiré de (Wilson *et al.*, 2002; Lasslop *et al.*, 2012)), le pourcentage de feuillus (*%F*), la latitude en degré Nord (*Lat*), la longitude en degré Est (*Lg*), l'âge de la forêt (Wang *et al.*, 2008), la moyenne (*NEP*) et l'écart-type (*STD*) de la *NEP* (Baldocchi *et al.*, 2018), le nombre d'années étudiées, la température moyenne annuelle du site en °C (*MAT*), les précipitations annuelles moyennes en mm (*MAP*), les causes/corrélations identifiées de la variabilité interannuelle par les études de sites (*Causes/Corrélations VIA*, avec entre parenthèse le *R²* de la régression entre la *NEP* annuelle et la variable considérée lorsque celui-ci était fourni) et enfin la/les référence(s) de l'étude. Pour les causes de la *VIA*, *SM* correspond à l'humidité du sol, *T* à la température, *PAR* au rayonnement photosynthétiquement actif reçu, *R_{in}* au rayonnement reçu, *PC* à la capacité photosynthétique, *SD* à l'épaisseur de neige. Enfin les indices *w*, *sp*, *su*, *au* et *vs* correspondent à l'hiver, au printemps, à l'été, à l'automne et à la période de végétation, respectivement.

Pays	Site	Typ	Ess. dom.	GSS	GSE	%F	LAI	Lat	Lg	Age	NEP	STD	n	MAT	MAP	Causes/Corrélations VIA	Référence	
Allemagne	Hainich	DBF	F. sylvatica	116	164	280	64	5.1	51.1	10.5	250	483	70	8.3	720	Fruit production	(Herbst <i>et al.</i> , 2015)	
Allemagne	Leinefelde	DBF	F. sylvatica	NaN	NaN	NaN	99	4.2	51.3	10.4	130	483	119	8.3	720	Fruit production	(Herbst <i>et al.</i> , 2015)	
Allemagne	Tharandt	ENF	P. abies	42	272	314	10	8	51.0	13.6	120	550	91	8.2	843	MAP, MAT	(Grünwald and Bernhofer, 2007)	
Belgique	Braschaat	ENF	P. sylvestris	91	177	268	30	1.7	51.0	4.5	70	28	86	9.8	750	GSL (80%), MAT (+18%)	(Nagy <i>et al.</i> , 2006) (Carrao <i>et al.</i> , 2003)	
Belgique	Vielvaal	DBF	F. sylvatica	46	247	293	58	5.1	50.3	6.0	120	411	86	8.4	1000	PC, PAR ₅₀ , T ₅₀ (75%)	(Aubinet <i>et al.</i> , 2018)	
Canada-Columbia	Campbell	ENF	P. menziesii	13	278	291	0	8.4	49.9	-125	55	357	51	8.4	1357	T ₅₀ , T _{5p} , SWC ₅₀₋₁₀₀ (82%)	(Chen <i>et al.</i> , 2009)	
Canada-Ontario	Borden	DBF	A. rubrum	135	140	275	78	4.5	44.3	-79.9	100	177	116	7.4	784	PAR (28%), GSL (32%), GSS (18%), MAT, MAP	(Froelich <i>et al.</i> , 2015) (Teklemariam <i>et al.</i> , 2009)	
Danemark	Soroe	DBF	F. sylvatica	109	154	263	80	5.0	55.5	11.7	80	156	103	8.2	660	GSS (71%), GSL (70%) CUP (33%), PC, IA	(Lagergren <i>et al.</i> , 2008) (Pilegaard <i>et al.</i> , 2011)	
France	Hesse	DBF	F. sylvatica	108	229	337	99	6.1	48.7	7.1	30	386	171	10	8.8	390	GSL (80%), GSE	(Granier <i>et al.</i> , 2008)
Irlande	Doonry	ENF	P. sitchensis	NaN	NaN	NaN	0	5.0	53.0	-0.1	15	866	20	8	9.3	850	MAT (37%/81%), PAR	(Saunders <i>et al.</i> , 2012)
Pays-Bas	Loobos	ENF	P. sylvestris	133	142	275	0	2.0	52.2	5.74	80	432	127	14	9.8	786	/	(Elbers <i>et al.</i> , 2011)
United Kingdom	Griffin	ENF	P. sitchensis	NaN	NaN	NaN	0	7	56.6	-0.8	25	721	60	5	6.6	1126	PAR	(Clement <i>et al.</i> , 2012)
United Kingdom	Straights inclosure	DBF	Quercus sp.	132	165	297	92	5.9	51.2	-0.9	80	486	115	12	10.1	779	R _{in} (46%); MAP, SM (72%), IA	(Wilkinson <i>et al.</i> , 2012)
US-Indiana	Morgan Monroe	DBF	Mixed	31	247	278	99	4.6	39.3	-86.4	85	351	81	13	10.9	1032	/	(Sulman <i>et al.</i> , 2016)
US-Maine	Howland	ENF	P. rubens	110	169	279	10	5.5	45.3	-68.7	90	174	46	9	6.1	988	Climatique (40%), biotique (55%)	(Richardson, Hollinger, <i>et al.</i> , 2007)
US-Massachusetts	Harvard	DBF	Q. rubra, A. rubrum	77	217	294	85	5.5	42.5	-72.2	100	245	100	13	6.6	1071	Tree biomass, disturbance GSL, cloud, disturbance, age GSL, T ₅₀ , drought _{T50} , cloud ₅₀ , SD	(Urbanski <i>et al.</i> , 2007) (Barford <i>et al.</i> , 2001) (Goulden <i>et al.</i> , 1996)
US-Michigan	UMBS	DBF	Mixed	110	176	286	95	4.4	45.6	-84.7	90	151	40	5	7.4	870	PAR, MAT, IA PC (40%)	(Gough <i>et al.</i> , 2013) (Gough <i>et al.</i> , 2008)

1.4.3. Sur différentes années et sur différents sites

Conjointement à l'approche par site et de l'approche par comparaison des sites développées aux points précédents, différentes études globales traitant les données annuelles de plusieurs sites en même temps (on parle alors de « *site-year* ») ont été publiées, notamment pour identifier les effets directs et indirects du climat et/ou de la phénologie sur la *VIA* de la *NEP* (Shao *et al.*, 2016; Fu *et al.*, 2017).

Le seul effet direct significatif du climat identifié par ces études est l'effet positif du *PAR* sur la *NEP* des forêts feuillues en accord avec le fait que le rayonnement est le facteur limitant de la productivité des forêts tempérées.

Des effets indirects du climat par une régulation de la capacité photosynthétique de l'écosystème (via le *VPD* pour les forêts de conifères, via les précipitations estivales pour les forêts feuillues (Fu *et al.*, 2017)) et de la respiration (via le *VPD* pour les forêts feuillues et via la T_{sol} pour les forêts de conifères) ont également été identifiés (Shao *et al.*, 2016).

Similairement les effets indirects du climat sur la phénologie ont été mis en évidence via la température au printemps (inversement proportionnelle à la date de démarrage de la période de prélèvement du carbone) et le *PAR* en automne (proportionnel à la date de fin de la période de prélèvement du carbone). Plus de la moitié de la variabilité interannuelle observée parmi les forêts feuillues et de conifères peut être expliquée à partir d'un indicateur de la phénologie (la longueur de la période de prélèvement du carbone (*CUP*)) et de la capacité photosynthétique (la valeur maximale de la *NEP* journalière) (Fu *et al.*, 2017).

1.5. Causes de variabilité intersites de la VIA de la NEP

La VIA de la NEP entre les sites est généralement attribuée principalement (72%) aux effets dits « biotiques », par opposition aux effets « abiotiques » (*PAR*, température, précipitations, déficit de saturation et indice du budget en eau) qui, eux, n'expliquent en général que 37% de la VIA de la NEP entre les sites (Shao 2015). La prépondérance observée des effets biotiques se justifie par le fait que ces paramètres sont plus représentatifs de l'état du milieu à long terme (Shao 2015). Si les corrélations entre la variabilité observée de la NEP sur un site (*STD*) et les différents paramètres présentés (**Tab.1-3**) sont analysées, une corrélation significative ($p=0.01$) et négative ($R=-0.62$) apparaît avec les précipitations moyennes annuelles (*MAP*) (**Fig.1-14**) : moins une forêt est arrosée, plus sa productivité est variable. Si forêts feuillues et résineuses sont prises séparément, la corrélation reste significative seulement pour les forêts feuillues.

Cette sensibilité spatiale (intersites) des forêts à la disponibilité en eau pourrait s'expliquer par un risque de sécheresse plus élevé dans les climats plus secs. Cette relation est particulièrement intéressante car elle est observée pour la variabilité de la NEP entre les sites, mais elle a également été observée dans le sens opposé pour la NEP entre les sites, à savoir qu'un site plus aride a une NEP plus faible (Luyssaert *et al.*, 2007). Elle n'est par contre généralement pas observée pour la NEP sur un site donné (**Tab.1-3**). Une des raisons pourrait être que les effets de la disponibilité en eau sont à la fois directs (sur l'année considérée) et différés (sur les années suivantes) comme mis en évidence pour le site de Vielsalm (Aubinet *et al.*, 2018). La sensibilité des forêts tempérées à la disponibilité en eau a en effet déjà été démontrée par des études multi-sites (Ciais *et al.*, 2005).

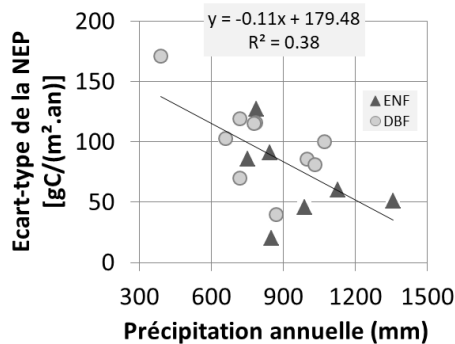


Figure 1-14 : Relation entre l'écart type de la productivité nette de l'écosystème et les précipitations annuelles pour différentes forêts tempérées (voir **Tab.1-3**).

1.6. Contexte de l'étude

1.6.1. La station de Vielsalm

Le site de Vielsalm sur lequel porte cette thèse se trouve au cœur d'une forêt dominée par des hêtres plus que centenaires faisant partie du Grand Bois, un ensemble forestier de près de 1800 ha situé le long de l'ancienne frontière entre la Prusse et le royaume des Pays-Bas (Hurdebise, 2017).

Le choix de ce site ne s'est pas fait par hasard. En effet, des expérimentations étaient déjà en place dans la forêt (portant sur la réponse des épicéas à des environnements enrichis en CO₂ (Laitat *et al.*, 1999)). A noter également que c'est à proximité du site qu'a été développée la méthode Turner (une méthode de gestion qui préconise d'occasionner des trouées afin de rendre plus irrégulière et diversifiée la forêt, d'éviter les coupes à blanc et les risques associés), laquelle a de nombreux points de convergence avec la méthode préconisée actuellement dans les forêts publiques wallonnes : la sylviculture *pro sylva*.

Le site fit partie du premier projet européen de mesure des échanges de CO₂ (*Euroflux*) et de ceux qui ont vu le jour par la suite (*Carbo-Europe*, IMECC). Il a rejoint le réseau mondial *Fluxnet*. A l'heure actuelle, le site de Vielsalm est candidat pour rejoindre le réseau *ICOS* (*Integrated Carbon Observation System*). Les mesures en continu y ont commencé en 1996. Depuis 1996, à côté de la mesure de la NEP de la forêt, de l'analyse des données récoltées et de la valorisation de celles-ci sous forme de publications (Aubinet *et al.*, 2001, 2002; Aubinet *et al.*, 2005), toute une série d'autres projets de recherche sont venus se greffer sur le site et ont permis d'améliorer la compréhension du fonctionnement de l'écosystème. Des inventaires de biomasse ont été réalisés au cours des premières années, puis plusieurs recherches ont été réalisées sur la respiration du sol (Longdoz *et al.*, 2000), la modélisation des échanges de CO₂ (Longdoz *et al.*, 2004), l'advection (Aubinet *et al.*, 2003; Aubinet, Berbigier, *et al.*, 2005; Heinesch *et al.*, 2007, 2008), les profils de CO₂ dans le sol (Goffin *et al.*, 2011; Maier *et al.*, 2012), les composés organiques volatils (Laffineur *et al.*, 2011, 2012, 2013) et enfin sur les flux d'eau de la forêt (Soubie *et al.*, 2016). En parallèle, de ces études sur le site, les chercheurs actifs sur le site de Vielsalm ont grandement contribué au développement de la méthode d'*eddy covariance* et ce tout au long de la période de mesure (Aubinet *et al.*, 2000; Foken, Aubinet, *et al.*, 2012; Rebmann *et al.*, 2018).

A noter également que, vu le caractère exceptionnel des séries temporelles récoltées, les données micro-météorologiques, accessibles sur les différentes bases de données successives (« *European Fluxes Database Cluster* », « *Carbon portal* »,...), ont été utilisées dans de nombreuses publications collectives (Valentini *et al.*, 2000; Ciais *et al.*, 2005; Luysaert *et al.*, 2007; Fu *et al.*, 2017), mais aussi dans d'autres publications notamment pour valider des modèles (Veroustraete *et al.*, 2004).

1.6.2. Description du site

La station de Vielsalm (VS) est située en Ardenne belge (50°18'18" N, 5°59'53"E) à l'extrême nord-est de la province du Luxembourg. L'altitude est d'environ 470 m au-dessus du niveau de la mer. Le cercle de 2 ha autour de la station de mesure est principalement composé de hêtres (*Fagus sylvatica* L., 28-29 m de haut), d'épicéas (*Picea abies* (L.) Karst., 30-35 m de haut), de sapins (*Abies alba* Miller, 30-35 m de haut) et de douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, 35-41 m de haut) (**Fig.1-15**). Les hêtres ont été plantés en 1908 et les douglas en 1935 et 1937. Les arbres dominants de la forêt ont donc au moins 80 ans. Des éclaircies ont eu lieu au début de l'année 2001, au milieu de l'année 2003 et à la fin de l'année 2004. Des inventaires (essence, hauteurs, circonférences,...) ont par ailleurs été réalisés en 1996, en 2009 et en 2014. Une description plus complète de la forêt a été réalisée précédemment (Soubie, 2014).

Si on se réfère au fichier écologique des essences², le hêtre, le douglas, le sapin et l'épicéa sont tous en adéquation optimale sur le site de Vielsalm que ce soit du point de vue hydro-trophique ou du point de vue bioclimatique.

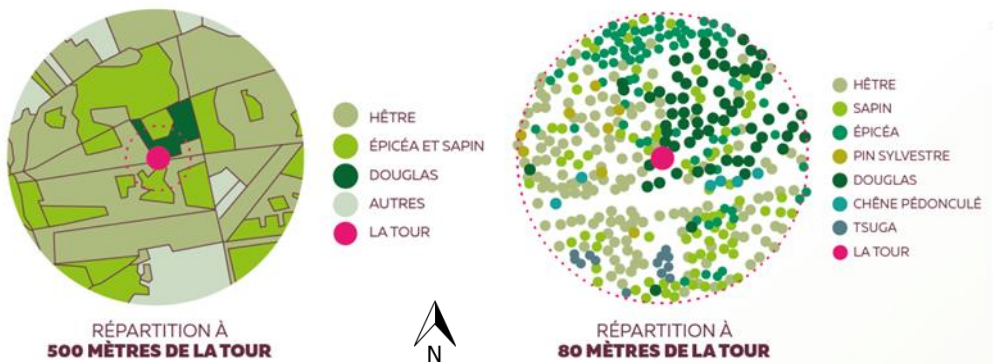


Figure 1-15 : Composition de la forêt autour de la tour de Vielsalm (extrait du panneau didactique installé sur le site).

La station de Vielsalm se trouve sur un plateau au sol limono-caillouteux et à charge schisto-phylloïdeuse, moyennement profond (de 50 à 100 cm), avec un drainage quasi-exclusivement favorable. Il est classé comme un « *dystric cambisol* » d'après la classification de la FAO. Une légère pente de 3% est orientée en direction du nord-ouest.

Le climat est tempéré maritime avec une température et des précipitations moyennes annuelles mesurées de 8.4°C et de 1000 mm, respectivement. Les précipitations sont réparties uniformément sur l'année (pas de saison sèche).

Le vent souffle principalement du sud-ouest et dans une moindre mesure du nord-est. La forêt faisant l'objet de l'étude s'étend à plus de 1500 mètres au sud-ouest et à

² <https://www.fichierecologique.be>

500 mètres au nord-est de la zone étudiée. La zone contribuant au flux mesuré, l'empreinte, est logiquement localisée au sud-ouest (**Fig.1-16**).

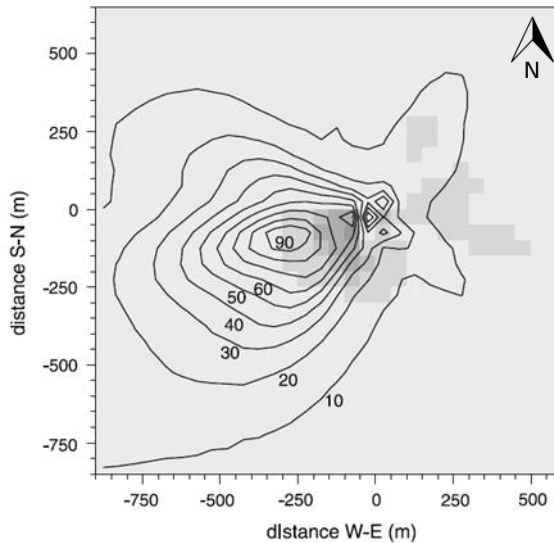


Figure 1-16 : Zone contribuant aux flux mesurés (empreinte ou *footprint* en anglais) à Vielsalm pour la période du 1^{er} Mai au 31 août 2000 (Rebmann *et al.*, 2005). Les distances sont mesurées par rapport à la tour de mesure. Les lignes marquent la contribution relative aux flux.

1.6.3. Description de l'instrumentation du site

Les mesures d'*eddy covariance* sur le site se font en continu (hormis les opérations de maintenance, de calibrage, de remplacement de la tour,...) depuis 1996. Le système de mesure est composé d'un analyseur de gaz infrarouge LI-COR 6262 (LICOR Inc., Lincoln, NE, USA) de 1996 à 2014. En 2014, il est remplacé par un analyseur infrarouge LI-COR 7200 de la même firme. L'anémomètre sonique est un SOLENT 1012 R2 (Gill Instruments, Lymington, UK) de 1996 à 2014 avant d'être lui aussi remplacé par un nouvel anémomètre, un SOLENT HS50 (de la même firme également). En pratique, les anciens capteurs ont fonctionnés en parallèle des nouveaux pendant plus d'un an pour pouvoir s'assurer la cohérence des données obtenues par les deux systèmes de mesure. La hauteur de la prise de mesure a varié à plusieurs reprises (la localisation restant identique) : de 36 m au début des mesures, elle a été élevée à 40 m en mars 1997 puis à 52 m en mai 2009 avant d'être finalement redescendue d'un mètre en 2014 (à 51 m donc).

Toute une série de mesures complémentaires ont été réalisées (température de l'air et du sol, humidité de l'air, rayonnement global, net et photosynthétiquement actif, teneur en eau du sol,...). Tous les capteurs utilisés sont décrits dans un document de présentation du site (De Ligne *et al.*, 2016).

L'acquisition des données d'*eddy covariance* s'est faite en utilisant un logiciel dédié (Kolle and Rebmann, 2009). Le calcul des flux et les corrections de ceux-ci ont été réalisées en appliquant les procédures standards (Rebmann *et al.*, 2012). Une description plus complète du traitement des données est fournie dans des publications antérieures (Aubinet *et al.*, 2001).

1.6.4. Le hêtre

Le hêtre est l'essence dominante de la forêt autour de la station de Vielsalm. C'est pour cette raison que les caractéristiques de cette essence sont développées plus en détails dans les paragraphes suivants.

Le hêtre est une essence feuillue indigène qui possède une large aire de répartition couvrant presque l'ensemble de l'Europe centrale et occidentale (il est absent en Irlande, Lettonie et Estonie au nord ainsi qu'au Portugal et sur les îles méditerranéennes au sud). Au Nord, il se retrouve plutôt sur des plaines et des collines alors qu'au Sud il est exclusivement montagnard (Soubie, 2014). En Wallonie, les hêtraies occupent près de 10% de la surface forestière (Alderweireld *et al.*, 2015). C'est la première essence feuillue en Allemagne (Thünen-Institut, 2012) et la deuxième après le chêne en Wallonie et en France (Lebourgeois, 2005). Son omniprésence, sa sensibilité aux sécheresses édaphique et atmosphérique (Lebourgeois, 2005) en font une des essences les plus suivies dans le contexte du changement climatique (*e.g.*, 5 sites sont dominés par le hêtre dans la **Table 1-3**).

Il atteint en général de 25 à 40 m de haut et peut vivre 200 à 250 ans. Son écorce est fine et lisse ce qui permet l'écoulement de l'eau le long de celui-ci (Aussenac and Boulangeat, 1980). Le hêtre a des racines obliques et horizontales, son système racinaire est dit « en cœur traçant ». En présence de couches de sol indurées le hêtre peut éprouver des difficultés à enfoncer ses racines en profondeur. Contrairement au chêne, le hêtre est une essence dont le bois est à pores diffus ce qui le rend plus résistant à l'embolie hivernale due au gel. Ses jeunes pousses sont par contre sensibles au gel de printemps.

Les feuilles, bordées de poils, font 6 à 10 cm de long pour 4 à 7 cm de large. Elles sont hypostomatiques, ce qui signifie que les stomates, orifices via lesquels vont se faire les échanges gazeux, se situent sur la face inférieure de la feuille uniquement. Le hêtre a la capacité d'adapter l'ouverture des stomates de ces feuilles en fonction des conditions préalables (*VPD* et humidité du sol des jours et des semaines précédents). Ce mécanisme de régulation de l'ouverture des stomates a deux objectifs : limiter les pertes en eau et augmenter l'assimilation du carbone (Kutsch *et al.*, 2001). Il semble que tant qu'un manque d'eau n'est pas perçu, le hêtre va ouvrir ses stomates. Une fois que le manque d'eau sera perçu par les feuilles, le hêtre va réduire l'ouverture de ses stomates et donc l'assimilation du carbone (Kutsch *et al.*, 2001). La position de la feuille au sein de la couronne va déterminer ses propriétés physiologiques et anatomiques. Par exemple, la conductance stomatique, la capacité photosynthétique et la masse surfacique des feuilles de hêtre augmentent du pied au sommet de l'arbre (Ducrey, 1981; Peiffer *et al.*, 2014). Sur base de l'évolution de

ses propriétés, des feuilles d'ombre et de lumière peuvent être distinguées. Le hêtre est une essence sciaphile, c'est-à-dire tolérante à l'ombrage.

La période de foliation va de mi-avril à début novembre (voir **Tab.1-3**), les fleurs apparaissent rapidement après les feuilles. L'apparition et la disparition des feuilles sont liées à deux principaux facteurs : la température et la photopériode (Vitasse and Basler, 2013; Delpierre, Vitasse, *et al.*, 2016). Le hêtre est monoïque (les fleurs mâles et femelles sont sur le même arbre). Les fruits (faînes) ne sont produits en quantité que tous les 2 ans minimum, ils tombent à l'automne. La durée de la décomposition de la litière pour le hêtre (et l'épicéa) est d'environ 3 ans et dépend des conditions édaphiques (Ponette, 2010).

Du point de vue de l'allocation du carbone, chez le hêtre les feuilles de l'année sont formées au cours de la saison de végétation précédente et passent l'automne et l'hiver à l'abri dans les bourgeons. Près de 40% du carbone se trouvant dans les feuilles provient d'ailleurs du carbone mis en réserve l'année précédente contrairement aux fruits qui contiennent essentiellement du carbone de l'année en cours et aux cernes (à hauteur de poitrine) qui ne contiennent que 20% de carbone mis en réserve antérieurement (Latte *et al.*, 2016). Le transfert du carbone assimilé vers les racines semble direct et rapide (de l'ordre de la journée) comme montré par les études utilisant un marquage du CO₂ assimilé par le carbone 13 (Ruehr *et al.*, 2009).

Les assimilations nettes de CO₂ (*NEP*) des forêts de hêtre d'Europe occidentale vont de 156 à 483 gC/(m².an) (**Tab.1-3**). L'accroissement moyen en volume bois fort tige (du sol jusqu'à ce que la tige principale ait un diamètre de 7 cm) en Wallonie quant à lui est compris entre 4 et 8 m³/(ha.an) (Rondeux *et al.*, 2002). Sachant qu'il y a environ 0.56 tonne de carbone dans un mètre cube de bois de hêtre (UNFCCC, 2008), cela correspondrait à entre 2.2 et 4.5 tC/(ha.an), c'est-à-dire entre 220 et 450 gC/(m².an). Des valeurs similaires sont rapportées pour le Nord de la France. Ces résultats suggèrent que la quantité de CO₂ nette assimilée est du même ordre de grandeur que la quantité de bois produite.

1.6.5. Flux de vapeur d'eau

Comme vu au point précédent, les flux de vapeur d'eau et de CO₂ sont intimement liés, il serait dès lors particulièrement intéressant d'étudier ces flux simultanément. Les flux de vapeur d'eau mesurés par *eddy covariance* sur le site de Vielsalm ont déjà fait l'objet d'une première analyse dans le cadre de la thèse de Remy Soubie portant sur l'« évaluation de l'évapotranspiration réelle, de ses composantes et de sa régulation dans un peuplement composé de hêtre et de douglas » (Soubie, 2014). Cet étude, spécifique aux flux d'eau, a notamment montré que les flux de vapeur d'eau obtenus par *eddy covariance* étaient sous-estimés sur la période 1997-2008 à Vielsalm et que la mise en place d'une procédure de correction de ces flux était nécessaire. Dans le cadre de cette thèse, nous n'avons pas eu le temps de mettre en place cette procédure, ce qui explique que les flux d'eau ne sont pas présentés et discutés.

2.

Objectifs, structure et contribution

2. Objectifs, structure et contribution

2.1. Objectifs de la thèse

L'objectif de cette thèse est d'analyser les échanges nets de CO₂ (*NEP*) mesurés dans une forêt mixte tempérée dominée par le hêtre entre 1997 et 2016. Plus particulièrement, une étude de la variabilité interannuelle (*VIA*) de la *NEP* a été réalisée en considérant les causes climatiques, physiologiques et phénologiques.

Avant le commencement de cette thèse, les résultats obtenus sur la variabilité interannuelle des flux à Vielsalm ont été difficiles à valoriser pour plusieurs raisons (nombre d'années insuffisant, incertitudes concernant l'influence de l'hétérogénéité de la forêt et de l'évolution du dispositif de mesure, absence de financement,...).

Expliquer la variabilité interannuelle des flux de CO₂ est une tâche complexe, car elle nécessite de prendre en compte les effets à long terme. Ces effets sont difficiles à envisager du fait de la multiplicité, de la variabilité et des interactions entre les évènements qui affectent les échanges de CO₂ à cette échelle temporelle.

Comme expliqué en introduction, le flux de CO₂ mesuré est affecté par la variabilité de la forêt (phénologie et physiologie) par la variabilité du milieu physique (effets directs et indirects du climat et du sol) et par des perturbations naturelles (attaques d'insectes,...) et anthropiques, comme les opérations sylvicoles (éclaircies) (**Fig.2-1**). Les conditions de mesure elles-mêmes peuvent évoluer et soit rendre l'interprétation des flux plus complexe, soit la biaiser si aucune correction n'est appliquée. Par exemple, dans une forêt mixte, en fonction de la direction du vent et du moment considéré, la proportion des essences contribuant au flux peut varier. D'autre part, la station de Vielsalm (*VS*) a la particularité d'avoir connu trois changements de hauteur de mesure (en 1997, 2009 et 2014), mais aussi d'être à proximité de douglas qui ont grandi de plus de 7 mètres durant les 20 dernières années. Déterminer l'impact de cette variabilité de la proximité de la canopée par rapport au système de mesure était une opération préalable nécessaire dans l'optique de répondre à l'objectif de la thèse. Il a donc fallu développer une méthode pour obtenir des estimations robustes de la variabilité interannuelle des flux, évitant les biais liés à l'hétérogénéité de la forêt et au changement des conditions de mesure.

Ensuite, la station de Vielsalm ne disposait pas d'informations phénologiques sur l'ensemble de la période de mesure et il a été montré dans l'introduction que la phénologie pouvait jouer un rôle déterminant dans l'explication de la variabilité interannuelle des flux de CO₂ en forêt tempérée. Dès lors, obtenir des indicateurs phénologiques pour l'ensemble de la période de mesure, comprendre la variabilité de ces indicateurs et la conséquence de cette variabilité sur la productivité de la forêt était une opération tout aussi essentielle.

La réalisation de ces étapes préalables a permis de se lancer dans l'étude des causes de la variabilité interannuelle à proprement parler en prenant en compte les effets directs et indirects du climat, mais aussi de la physiologie (capacité photosynthétique, fructification,...) et de la phénologie de la forêt.

En résumé le travail s'est structuré en trois étapes, chacune ayant ses questions scientifiques propres :

1. Etudier l'impact de la variabilité spatio-temporelle de la proximité de la canopée sur les mesures d'*eddy covariance* à long terme

- Peut-on obtenir des estimations robustes de la proximité de la canopée à partir de mesure d'*eddy covariance* en un point ?
- Peut-on lier la variabilité observée dans l'efficacité du transport turbulent de la quantité de mouvement, du CO₂, de la chaleur sensible et de la vapeur d'eau à la variabilité de la proximité de la canopée ?

2. Etudier la variabilité interannuelle de la *NEP* d'une forêt mixte tempérée

- Est-il possible d'obtenir un bilan carbone et des indicateurs de la variabilité de la productivité robustes (dont la variabilité est supérieure à l'incertitude) dans une forêt hétérogène dans le temps (*e.g.*, croissance des arbres) et dans l'espace (*e.g.*, présence de conifères) ? Si oui, quelle méthode suivre pour éviter les biais liés à l'hétérogénéité et aux changements des conditions de mesure ?
- Quelles sont les principales causes de la *VIA* observée à Vielsalm ?

3. Etudier la variabilité interannuelle de la phénologie d'une forêt mixte tempérée

- Quelle est la variabilité de la dynamique des feuilles, de la dynamique de la productivité et le lien entre celles-ci sur les deux dernières décennies ? Des tendances sont-elles observées ?
- Peut-on expliquer la variabilité de la dynamique des feuilles et de la productivité par la température ?
- Quel est l'impact de la variabilité de ces dynamiques sur la *NEP* ?

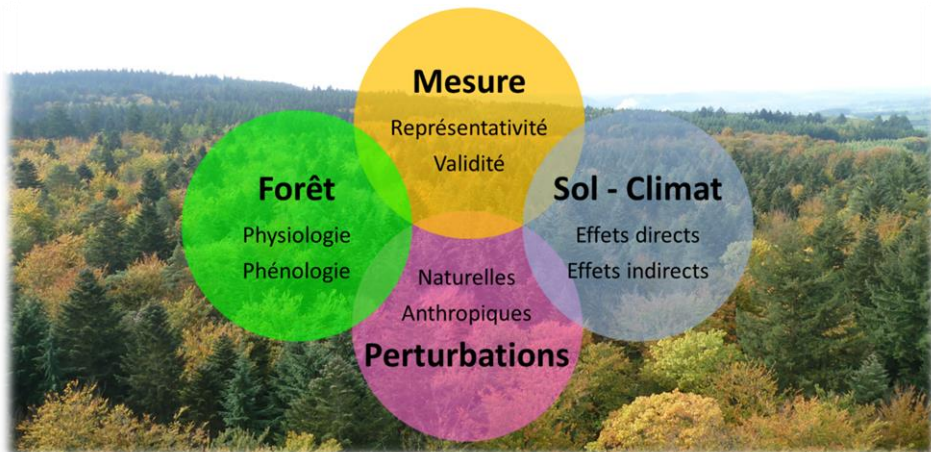


Figure 2-1 : Les principales causes de la variabilité interannuelle des flux de CO₂.

2.2. Structure

Chacune des étapes identifiées a fait l'objet d'un article scientifique, qui constituent les trois chapitres à venir. Les résultats de ces chapitres seront rassemblés dans le **chapitre 6** et discutés plus en détails dans le **chapitre 7**.

Une brève introduction à la réflexion qui a mené au développement des 3 articles est reprise ci-dessous.

2.2.1. Impact de la variabilité de la proximité de la canopée sur le transport turbulent

La diminution du flux net, l'augmentation de la respiration (**Fig.2-2**) et aussi de la photosynthèse ont été les premiers impacts identifiés sur le flux de CO₂ du changement de hauteur de mesure (de 40 à 52 m) à Vielsalm en 2009. A noter que des impacts sur les flux d'évapotranspiration avait également été mis en évidence dans le cadre de la thèse de Rémy Soubie (Soubie, 2014).

Deux facteurs pouvaient expliquer les changements observés. Le premier est une modification des conditions de turbulence et notamment des efficacités du transport turbulent du fait du déplacement au sein de la couche limite de surface. Le deuxième est une modification de la zone contribuant au flux mesuré (l'empreinte) et de sa composition.

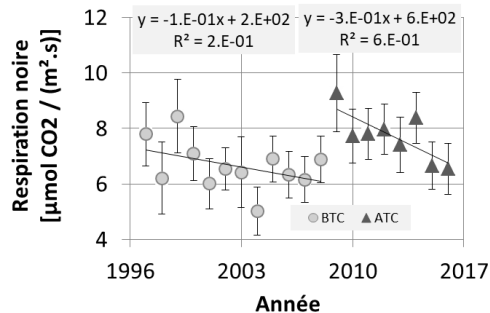


Figure 2-2 : Evolution de la respiration à l'obscurité pendant la période de végétation (DoY 150-250) à Vielsalm avant (BTC) et après le changement de tour (ATC). Les équations des droites de régression sont données en haut du graphique. Seule la régression après changement de tour est significative ($p < 0.05$). Les barres d'erreurs correspondent aux intervalles de confiance des paramètres.

La compréhension de la variabilité interannuelle des flux de CO₂ était un des objectifs à la base de la mise en place des premiers sites d'*eddy covariance*. Dans ce contexte, disposer de longues séries temporelles est un objectif en soi. L'exploitation de la très longue série temporelle de flux à Vielsalm était rendue difficile en raison de l'existence du biais survenu au milieu du jeu de données des suites du changement de hauteur de mesure. La non-comparabilité des données avant et après changement de tour était regrettable au regard des investissements financiers et humains réalisés. La comparabilité des données d'*eddy covariance* est indispensable et chaque site se doit de fournir à la communauté scientifique internationale des

données comparables. Il était dès lors essentiel d'approfondir l'étude des impacts du changement de hauteur de mesure en répondant notamment à la question : la théorie de la similarité est-elle bien respectée avant et après le changement de hauteur de mesure ?

Si la théorie de la similarité n'est pas respectée, cela veut dire que le transport turbulent peut être affecté par les variations de la proximité de la canopée et que les données d'une année à l'autre ne sont pas comparables ce qui empêche toute étude de la variabilité interannuelle des flux des variables dont le transport turbulent est affecté.

C'est dans ce contexte que les statistiques de turbulence ont été analysées. Cette analyse a mis en évidence que certaines statistiques de turbulence étaient affectées (en particulier σ_w/u_*) par les variations de la proximité de la canopée alors que d'autres ne l'étaient pas. Ces résultats ont renforcé la nécessité de disposer d'un indicateur de proximité de la canopée afin d'étudier les conséquences de cette variabilité. L'approche développée ainsi que l'analyse réalisée de la variabilité des statistiques de turbulence font l'objet du **chapitre 3**.

2.2.2. Causes de la variabilité interannuelle de la productivité

Une fois l'analyse de l'évolution des conditions de turbulence terminée, il restait encore de nombreuses opérations à réaliser afin d'analyser la *VIA* de la *NEP*. En particulier il fallait obtenir des indicateurs robustes de cette variabilité et quantifier leurs incertitudes en se rendant aussi indépendant que possible des biais liés à la variabilité de la proximité de la canopée afin d'obtenir des résultats extrapolables à d'autres forêts.

L'utilisation des procédures de *gapfilling* généralement recommandées et employées jusqu'alors, a été remise en question du fait des spécificités du site. Les modifications de la proximité de la canopée ont mené à des modifications de la composition de l'empreinte et à la suppression des données du nord-est dominé par les douglas (**chapitre 4**). Ce qui a mené à l'utilisation d'anomalies de flux plutôt que de flux, et à la distinction de deux procédures de *gapfilling*, l'une plus favorable à l'approche bilan (déterminer la quantité de CO_2 échangée), l'autre plus favorable à l'étude de la *VIA*. A l'aide de ces outils il a été possible d'aborder l'étude des causes climatiques et physiologiques de la variabilité interannuelle (**chapitre 4**).

2.2.3. Variabilité interannuelle de la phénologie

La phénologie est la dernière thématique développée dans le cadre de cette thèse (**chapitre 5**). Des indicateurs indépendants des flux de CO_2 étaient souhaitables, pour pouvoir ensuite les mettre en relation avec les flux. Un suivi par la caméra phénologique (voir **7.3.7.**) était disponible mais ne couvrait qu'une période trop courte (à partir de 2010) pour atteindre nos objectifs d'étude de la *VIA*. L'exploitation des mesures de rayonnement sous couvert (inversement lié à la présence de feuilles) couvrant la période de 1997 à 2014 a alors permis cette étude de la *VIA* de la phénologie des feuilles et de son lien avec les flux de CO_2 . Une méthode d'analyse de ces données a dû être développée, aucune méthode ne faisant

l'unanimité dans la littérature (voir l'exemple des différentes définitions existant pour la longueur de la période de végétation au **1.4.1.**).

Disposer de ces indicateurs indépendants a permis de comprendre la dynamique observée pour la *NEP* de la forêt et de discerner l'effet des hêtres et des résineux éparpillés au sein de celle-ci. L'objectif étant de pouvoir, *in fine*, extrapoler les résultats obtenus à d'autres forêts, la compréhension des effets potentiels de l'hétérogénéité spécifique au site sur la variabilité interannuelle était indispensable.

2.3. Contribution personnelle

L'analyse réalisée dans ce travail repose sur des données qui ont été collectées, stockées, traitées et pré-analysées en amont. Dans ce contexte, il est important de préciser ma contribution personnelle et celle des autres membres de l'équipe de recherche. La répartition des tâches au sein de l'équipe de recherche est indispensable compte tenu de la quantité de travail nécessaire à la gestion et l'exploitation des données du site, mais aussi des autres sites du réseau ICOS Wallonie.

Tout d'abord il faut souligner le rôle joué à tout niveau par les responsables du site (ou des sites wallons) successifs (Marc Aubinet, Bernard Heinesch et Caroline Vincke) qui ont permis le financement et le maintien en fonctionnement continu du site pour aboutir à la constitution d'une base de données exceptionnelle.

La mise en place du site à proprement parler a notamment nécessité l'installation d'un échafaudage de 36 m en 1996 et d'une tour de 50 mètres en 2009.

La mise (ou remise) en place des appareils de mesure micrométéorologiques (données climatiques et d'*eddy covariance*) a été principalement confiée aux techniciens successifs (Michel Yernaux, Alain Debacq et Henri Chopin) du service de Physique des Biosystèmes de la faculté de Gembloux Agro-Bio Tech tout comme la collecte de ces données.

La gestion de ces données et le traitement de celles-ci a été réalisée successivement par Marc Aubinet, Bernard Heinesch et puis par un ingénieur de projet (Anne De Ligne).

Différents niveaux de traitement de données sont disponibles dans la base de données :

- Les données brutes à haute fréquence qui ont été collectées (fichiers « *slt* », 1 par demi-heure) ;
- Les données micrométéorologiques par demi-heure (fichiers « *UNCOR* », 1 par mois). Ces données ont été produites en utilisant des logiciels dédiés aux traitements des données d'*eddy covariance* (*Eddyflux* dans un premier temps et puis plus tard *Eddypro*). A côté du traitement classique réalisé par ces logiciels, des traitements spécifiques au site de Vielsalm ont également été appliqués. En particulier, une correction de fréquence a été développée et mise en place par Anne De Ligne (un document sur Orbi présente la procédure qui a été suivie (De Ligne, 2016)) afin de tenir compte de la croissance des arbres et du changement de tour ;
- Les données filtrées et complétées par demi-heure (fichier matlab, un pour l'ensemble de la période étudiée).

Dans le cadre de cette thèse, les trois niveaux de traitement de données ont été utilisés. Le type de données utilisées et les traitements réalisés seront précisés à chaque fois dans la partie *Material and methods* des chapitres suivants.

Des données de biomasse (recensements, hauteurs d'arbre et largeurs de cernes,...) ont également été utilisées dans ce travail. La collecte de ces données de

biomasse et leur gestion (à l'exception des images de la caméra phénologique) a été confiée principalement à un technicien (Thibaut Thyron) et à un ingénieur de projet (Tanguy Manise). Les largeurs de cernes quant à elles ont été mesurées par Rémy Soubie dans le cadre de sa thèse.

Ma contribution personnelle à la recherche sur le site de Vielsalm a consisté à combiner et valoriser les données récoltées. Ce qui a impliqué la réalisation de différents traitements et de différentes analyses qui seront détaillés par la suite. Ces opérations ont mené à la publication des trois articles qui suivent. J'ai été le premier auteur du premier article. Initialement, le deuxième article devait intégrer à la fois la variabilité interannuelle de la phénologie et de la productivité. L'ampleur des thématiques à traiter à mener à la scission du contenu en deux articles. J'ai été le premier auteur de l'article portant sur la variabilité interannuelle de la phénologie, tandis que le Professeur Marc Aubinet a été le premier auteur de l'article portant sur la variabilité interannuelle de la productivité. J'ai eu l'occasion de suivre le développement de l'article écrit par le Professeur Aubinet, de vérifier les procédures de traitement des données mises en place, de relire le texte et d'y apporter mes suggestions et commentaires sur base de l'expérience acquise et des résultats obtenus au cours de ma thèse.

3.

Impact de la variabilité de la proximité de la canopée sur la mesure

3. Impact de la variabilité de la proximité de la canopée sur le transport turbulent

“Impact of canopy aerodynamic distance spatial and temporal variability on long term eddy covariance measurements”

Quentin Hurdebise^{a,*}, Bernard Heinesch^a, Anne De Ligne^a, Caroline Vincke^b, Marc Aubinet^a

*Corresponding author: quentin.hurdebise@ulg.ac.be

^aTERRA, University of Liege, Gembloux, Belgium

^bEarth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgium

Published in *Agricultural and Forest Meteorology*, 247, pp. 131–138.

3.1. Abstract

Understanding if and how the spatial and temporal variability of the surrounding environment affects turbulence is essential for long-term eddy covariance measurements. It requires characterizing the surrounding environment. One way to achieve this is to analyse the canopy aerodynamic distance (Δ), which is the difference between measurement height (z_m) and displacement height (d).

In this work, an original method to estimate the canopy aerodynamic distance at a fine spatial (30° sectors) and temporal (one year) resolution was proposed. It was based on sensible heat cospectra analysis, calibrated on a measurement height change and validated using canopy height inventories.

This method was applied to 20 years of eddy covariance measurements from the Vielsalm Terrestrial Observatory (VTO), a site located in a mixed temperate forest. The method allowed Δ spatio-temporal variability due to changes in canopy or measurement height to be detected.

Relationships between Δ and turbulence statistics were then analysed: the momentum correlation coefficient (r_{uw}) was found to be dependent on Δ , confirming that the measurements were made in the roughness sublayer of the atmospheric surface layer. In contrast, no such relationship was found for sensible heat, CO_2 or water vapour correlation coefficients, suggesting that the Δ variability did not affect significantly these fluxes. There were significant differences, however, between azimuthal directions, suggesting that these scalars were affected by forest heterogeneity in a different way. Various hypotheses were put forward to explain the differences and their relevance was evaluated.

This study highlighted the need to consider the spatial and temporal variability of the surrounding environment in order to verify the consistency of long-term eddy covariance datasets.

3.2. Introduction

The consistency of long-term (several years) temporal series is an important issue in environmental science (Irving *et al.*, 2006), from local human surveys to global satellite data (Tian *et al.*, 2015). Instrument consistency can often be ensured routinely by calibration, but, at the opposite, changes in the surrounding environment require identifying if and how the measurement quality (validity and representativeness) is affected and this may be more or less difficult according to the duration and intensity of those changes.

Eddy covariance (*EC*) systems set up for long-term measurements generally try to avoid the impact of these changes by choosing spatially (composition and structure) and temporally (growth limited and undisturbed) homogeneous ecosystems. It would also be preferable if the *EC* instruments were placed above the known roughness sublayer of a mature ecosystem (about twice the canopy height), where fluxes are undisturbed by roughness elements (Munger *et al.*, 2012). In practice, however, because of natural variability and logistical limitations (*e.g.*, tower height or limited fetch), measurements are often made in environments that do not reflect this ideal situation (Baldocchi, 2003; Moraes *et al.*, 2008) and sometimes require taking the non-ideal conditions into account. Many studies have focused on coping with measurement representativeness issues, such as mixed composition (Aubinet *et al.*, 2002; Aubinet, Heinesch, *et al.*, 2005; Morin *et al.*, 2014) or limited fetch (Nagy *et al.*, 2006), generally by using footprint models. There have been a few studies on the impact of canopy structure evolution on *EC* measurements (Zitouna-Chebbi *et al.*, 2015; Wilkinson *et al.*, 2016), including studies based on long-term turbulent flux time series and using turbulence statistics (Turnipseed *et al.*, 2003; Mammarella *et al.*, 2008). As long-term *EC* datasets increase in length, structural changes in the surrounding environment become more likely, especially in forests, from rapid and intense change (*e.g.*, storms, harvest, tower change) to slow and gentle change (*e.g.*, vegetation growth). Where measurements are made in the roughness sublayer of the atmospheric surface layer, these changes can affect the turbulent transport of momentum, heat and scalars, including carbon dioxide, thus potentially inducing a bias in the measured net ecosystem exchange, which could hamper the study of long-term trends in the net ecosystem exchange.

In order to study the impact of ecosystem structure heterogeneity on turbulence, it is necessary to characterise the surrounding environment. Canopy aerodynamic distance (Δ), defined as the difference between measurement height (z_m) and displacement height (d) is a key variable for such analysis.

The Δ parameter is indeed widely used in (micro-)meteorological modelling applications (*e.g.*, in footprint models). According to Monin-Obukhov Similarity Theory (MOST), in specific stability conditions, some normalized turbulence statistics, such as similarity ratios and correlation coefficients between the wind vertical velocity and horizontal velocity or scalars should be independent of Δ if measurements are taken in the inertial sublayer while, in the roughness sublayer, an

impact of Δ on turbulence statistics and fluxes is expected (Kaimal and Finnigan, 1994). Therefore, testing a possible inter-dependence between turbulence statistics and Δ can reveal the extent to which measured fluxes are influenced by structural changes in the ecosystem. This inter-dependence has been observed in turbulent flux vertical profile studies (*e.g.*, Brunet *et al.*, 1994), but these studies require additional inter-calibrated *EC* systems, making them difficult and expensive to install and maintain in the field over the long term. They are therefore impractical for studying the impact of structural changes that can be observed in situ at long-term monitoring stations.

Δ has however to be determined at a fine spatial and temporal resolution, especially in heterogeneous terrains or in presence of growing vegetation. Various methods have been developed to this aim, including methods based on single point *EC* measurements (*e.g.*, based on similarity relationships or on wind speed relationship to stability). A comparison achieved by Graf *et al.* showed that these methods could provide divergent results, potentially due to the different data used by each method (Graf *et al.*, 2014).

In this paper we propose an alternative method based on cospectral analysis.

Measurements made since 1996 at the Vielsalm Terrestrial Observatory (*VTO*), an ICOS (Integrated Carbon Observation System) candidate site located in a mixed temperate forest in eastern Belgium, are used to address the following key questions:

- Can defensible estimates of canopy aerodynamic distance (Δ) be obtained based on single point *EC* measurements?
- Can momentum, sensible heat, CO₂ and water vapour correlation coefficient variability be explained by changes in canopy aerodynamic distance (Δ)?

3.3. Material and methods

3.3.1. Site description

The VTO is located in a mature mixed forest in the Ardenne region in eastern Belgium (50°18' N, 6°00' E) at an altitude of about 470 m a.s.l.. The forest is at least 80 years old and the 2 ha circle around the tower is composed mainly of beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), silver fir (*Abies alba* Miller) and Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). Canopy height evolution at the VTO will be presented in the results, but is already summarized here (**Fig.3-1**). Thinning was done at the beginning of 2001, in mid-2003 and at the end of 2004. The soil at the site is 50-100 cm deep and is classified as a dystric cambisol. The soil is slightly sloping (3%) in north-westerly direction. The climate is temperate maritime with an annual mean temperature of 8.4°C and an annual precipitation of 1,000 mm. The winds blow mainly from the south-west and the north-east.

3.3.2. Site instrumentation

EC measurements have been performed at the site since 1996. The system is composed of an infrared gas analyser (LI-6262, LI-COR Inc, Lincoln, NE, USA) and a 3D sonic anemometer (SOLENT 1012R2, Gill Instruments, Lymington, UK). In 1996, the sonic anemometer sensing volume was placed at 36 m a.g.l.. At the beginning of 1997, it was moved 4 m higher and, finally, in May 2009, it was installed at 52 m a.g.l in order to increase the distance between the EC system and the canopy, particularly with regard to the Douglas-firs. Canopy and sensor height evolution is schematically described in **Fig.3-1**. The Eddysoft software package (Kolle and Rebmann, 2009) was used to perform data acquisition and flux computation for all the years. Computation and correction followed the recommended standard procedures (Rebmann *et al.*, 2005). The double rotation method was used for coordinate rotation. The first steps of classical quality control were applied to the raw data (spike detection and stationarity test) and only those data meeting the quality criteria were retained (Aubinet *et al.*, 2000). There is a more detailed site instrumentation description in Aubinet *et al.* (2001).

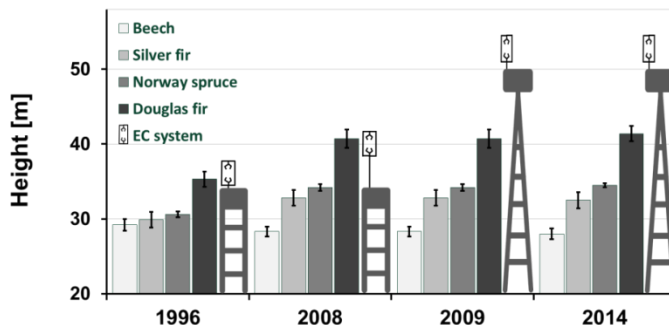


Figure 3-1: Tree and sensor heights evolution between 1996 and 2014 at the Vieslalm Terrestrial Observatory. Tree heights were measured within a 200 x 60 m² rectangle around the tower, orientated west-east.

3.3.3. Canopy aerodynamic distance estimation

The canopy aerodynamic distance was deduced for each year and each 30° azimuthal direction sector by minimizing the squared difference between observed normalized sensible heat cospectra and a modelled cospectrum.

Observed sensible heat cospectra were computed (4,096 points equidistant from $10^{-2.8}$ to 10^1) for every half-hour using a fast Fourier transform algorithm (Kolle and Rebmann, 2009) and normalized by division by $w'T'$. Only cospectra obtained during the full vegetation period, defined as the period between May and October (when the leaves were present as the leaf area is known to impact roughness parameters (Maurer *et al.*, 2013)) and good convection conditions (wind speed between 1 and 4 m/s, sensible heat higher than 200 W.m^2 , the maximal sensible heat flux observed at the site being around 700 W/m^2) were taken into account. In order to get rid of wind speed dependence, they were then transposed from the natural frequency domain (f) to a wave number domain ($k = f/u$), by division by the mean horizontal wind speed of the corresponding half-hour. After this, by 30° azimuthal direction sector and by year, the median cospectral densities for 200 wave numbers classes equidistant on a logarithmic scale between $10^{-2.9}$ and 10^2 were computed.

Modelled cospectrum was derived from Kaimal's equation (Kaimal *et al.*, 1972):

$$\frac{fCo_{wT}(f)}{\overline{w'T'}} = \frac{kuCo_{wT}(ku)}{\overline{w'T'}} = \frac{\alpha n}{(1+\beta n)^\gamma} \quad (\text{Eq.3-1}),$$

where n represents the normalized frequency ($n = f\Delta/u$ [-]), f the natural frequency [s^{-1}], w the vertical component of wind speed [m s^{-1}], T the temperature [K], $\overline{w'T'}$ the covariance of the variables w and T , u the mean horizontal wind speed [m s^{-1}], k the wave number [m^{-1}] and α , β and γ empirical parameters.

In order to avoid biases arising from mesoscale motions or aliasing (Sakai *et al.*, 2001; Su *et al.*, 2004; Moraes *et al.*, 2008; Kobayashi and Hiyama, 2011), only the wave numbers from 10^{-1} to 10^0 , which corresponded to normalized frequencies from 2 to 20 and the normalized cospectral densities from 10^{-3} to 10^{-1} were taken into account.

Considering that:

- at VTO, the exponent γ is close to 2, as also observed for other forest sites (Su *et al.*, 2004; Cava and Katul, 2012);
- the normalized frequency may be expressed in terms of wave number and canopy aerodynamic distance : $n = k \Delta$;
- in the frequency range considered, the cospectral function was about linear (at a logarithmic scale);

Equation 1 could be rewritten as:

$$\frac{kuCo_{wT}(ku)}{\overline{w'T'}} = \frac{a}{k \Delta} \quad (\text{Eq.3-2}),$$

where $a = \alpha/\beta^2$.

Canopy aerodynamic distance could therefore be deduced by minimizing the squared difference between the experimental (left-hand part of **Eq.3-2**) and the

theoretical cospectrum (right hand part of **Eq.3-2**) as far as the parameter a is known. The determination of the parameter a was made by taking the opportunity of the 12 m measurement height change operated between 2008 and 2009, which should have induced the same increase in Δ . The parameter a chosen (0.1) was the one who best predicted the difference between the mean Δ in 2008 and in 2009 ($\Delta_{09} - \Delta_{08}$) in all wind sectors.

3.3.4. Validation of the method

Canopy height measurements, obtained from inventories or LIDAR observations, were used for validation, as the displacement height (d) is known to be related to canopy height (Garratt, 1994).

Three tree height inventories have been made (in 1996, 2009 and 2014) within a 200 x 60 m² rectangle, orientated west-east and centred more or less around the tower. Only the height of the trees included in the canopy was measured and therefore the sparse young trees present in the understory were ignored. The trees were numbered and positioned using goniometry in 1996 (Laitat *et al.*, 2000). In 2009 and 2014, the inventories were done using an ultrasonic device (Vertex II, Haglöf Sweden AB). Canopy height was defined in three 30° azimuthal direction sectors (0-30, 60-90, 270-300°N) as the mean height of trees higher than 20 m. The other sectors were not considered because none of the trees in them (in a 50 m radius around the tower) were measured.

Canopy height estimates were also obtained by subtracting canopy and ground altitude derived from a LIDAR survey, using a 1 m resolution and realized in 2014 in southern Belgium for the Service Public de Wallonie. Canopy height was defined in each 30° azimuthal direction sector as the mean height of pixels higher than 20 m in a 50 m radius around the tower.

The relations between canopy heights and displacement height were then analysed.

3.3.5. Canopy aerodynamic distance influence on turbulence statistics

The correlation coefficients between the vertical wind speed component and the horizontal wind speed component, sonic temperature, carbon dioxide or water vapour concentration (r_{uw} , r_{wT} , r_{wc} and r_{wq} , respectively) were deduced from *EC* measurements (Stull, 1988; Roth and Oke, 1993; Brunet *et al.*, 1994; Kaimal and Finnigan, 1994) at the half-hourly scale as:

$$r_{uw} = \frac{\overline{uw'}}{\sigma_u \sigma_w}; r_{wT} = \frac{\overline{wT'}}{\sigma_w \sigma_T}; r_{wc} = \frac{\overline{w'c'}}{\sigma_w \sigma_c}; r_{wq} = \frac{\overline{w'q'}}{\sigma_w \sigma_q} \quad (\text{Eq.3-3}),$$

where c and q represent respectively the CO₂ and the water vapour concentration, σ_x the standard deviation of the variable X and $\overline{X'Y'}$ the covariance of the variables X and Y .

For convenience of analysis the correlation coefficient analyses, they were also put in relation with normalized standard deviations, by rewriting **Eq.3-3**:

$$r_{uw} = \left(\frac{\sigma_u \sigma_w}{u_* u_*} \right)^{-1}; r_{wT} = \left(\frac{\sigma_T \sigma_w}{T_* u_*} \right)^{-1}; r_{wc} = \left(\frac{\sigma_c \sigma_w}{c_* u_*} \right)^{-1}; r_{wq} = \left(\frac{\sigma_q \sigma_w}{q_* u_*} \right)^{-1} \quad (\text{Eq.3-4}),$$

where:

$$T_* = \frac{\overline{w'T'}}{u_*} ; c_* = \frac{\overline{w'c'}}{u_*} ; q_* = \frac{\overline{w'q'}}{u_*} \text{ (Eq.3-5),}$$

The mean correlation coefficients were computed for each year and each 30° azimuthal direction sector. In order to limit estimate uncertainty, only those periods corresponding to well-established fluxes were retained (*i.e.*, corresponding to near neutral conditions for r_{uw} and unstable conditions for r_{wT} , r_{wc} and r_{wq}). In practice, we considered near-neutral and unstable conditions as half-hours with an Obukhov length (L), respectively, greater than 100 m in absolute value or between -100 and 0 m. L was defined as:

$$L = -\frac{u_*^3}{\kappa \frac{g}{T} \rho C_a} \text{ (Eq.3-6),}$$

where g is to the gravity constant [m s^{-2}], H to the sensible heat [W m^{-2}], ρ to the air density [kg m^{-3}] and C_a to the air specific heat [$\text{J K}^{-1} \text{kg}^{-1}$]. As for L estimation, only the data from the full vegetation period were considered.

Finally, the relationship to stability (in unstable conditions) was analysed for the mean correlation coefficients as well as for the normalized standard deviations.

3.4. Results and discussion

In the analysis described here, except when otherwise specified, the 30° azimuthal direction sectors are grouped into two azimuthal direction sectors, North-East (0-60°N) and West (240-330°N), corresponding to most frequent wind directions observed at the VTO. They are referred to as *NE* and *W*, respectively.

3.4.1. Canopy height

NE was dominated by a tall Douglas fir stand (**Fig.3-2a-d**), whereas *W* was dominated by beeches with conifers dispersed alone or in small subplots. The height transition between the two sectors is clear (**Fig.3-2b**). There were three tall Douglas firs close to the tower in the south-western direction, but they were not included in *W*. The LIDAR survey was conducted in winter, accentuating the lower density observed in the sectors dominated by beeches, which were leafless at that time.

Between 1996 and 2014, no significant tree height growth was observed in the beech stand, but there were significant height increases of 34, 14 and 22 cm/year in the Douglas fir, silver fir and Norway spruce stands, respectively (**Tab.3-1**). This corresponded to the expected growth for Douglas fir and Norway spruce in Belgium (Perin *et al.*, 2014).

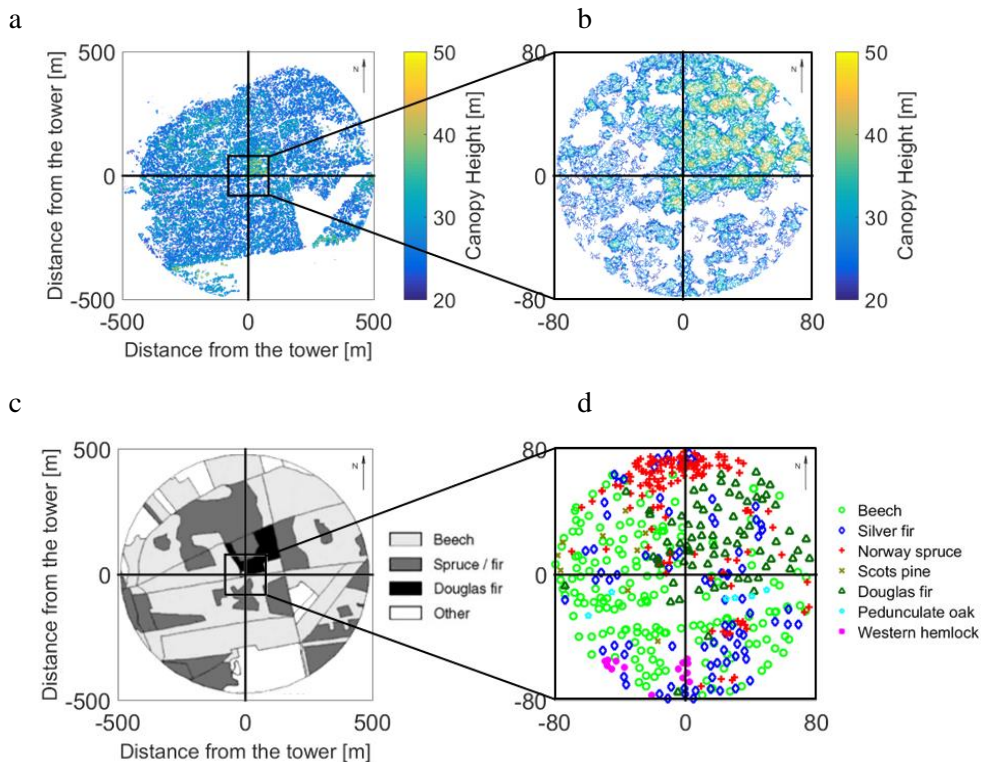


Figure 3-2: The Vielsalm Terrestrial Observatory (VTO)

a-b: Canopy height derived from the LIDAR survey (Service Public de Wallonie) within a radius of 500 and 80 m around the tower. Only pixels with a value higher than 20 m were considered as part of the canopy.

c-d: Simplified forest composition map for a 500 m radius around the tower (Aubinet, Heinesch, *et al.*, 2005) and detailed composition map for an 80 m radius around the tower.

The logging road south of the *EC* tower appears on the high-resolution composition map (Fig.3-2c and 3-2d) and on the canopy height maps (Fig.3-2a and 3-2b).

Table 3-1: Number of trees measured (*n*), mean tree height (m) and standard deviation (m) in 1996, 2009 and 2014 for the main species in a 200 x 60 m West-East-orientated rectangle around the tower. Only the trees higher than 20 m were considered.

Species	n	1996	2009	2014
Beech	30	29.2 ± 2.2	28.3 ± 1.8	28.0 ± 2.0
Douglas fir	32	35.3 ± 2.9	40.7 ± 3.4	41.4 ± 2.9
Silver fir	17	29.9 ± 2.9	32.8 ± 2.9	32.5 ± 3.0
Norway spruce	4	30.6 ± 1.1	34.2 ± 1.3	34.5 ± 0.7

3.4.2. Canopy aerodynamic distance estimates

3.4.2.1. Results

Canopy aerodynamic distance (Δ) increase associated to the measurement height change in 2009 (12 m) varied between 12.7 (\pm 3.1) m and 8.7 (\pm 2.8) m for *NE* and *W*, respectively (**Fig.3-3a & 3-3b**). Higher Δ estimates were obtained in *W* and the mean difference between *NE* and *W* was 2.8 (\pm 2.1) m. A significant decrease in Δ was observed between 1997 and 2002 in both *NE* and *W*. Between 2002 and 2008, a Δ increase is predicted. After 2008, there was no trend but a higher variability was observed in *W*.

Displacement height obtained from cospectra (d_{CO}) was significantly correlated with canopy height derived from both the LIDAR survey (h_{LI}) (**Fig.3-4a**) and the tree height inventories (h_{inv}) (**Fig.3-4b**). Given that these correlations were established for all 30° azimuthal sectors and for three years, this suggests that the cospectral approach used was able to detect the Δ variability due not only to the measurement height change in 2009 but also to the site heterogeneity and the tree growth.

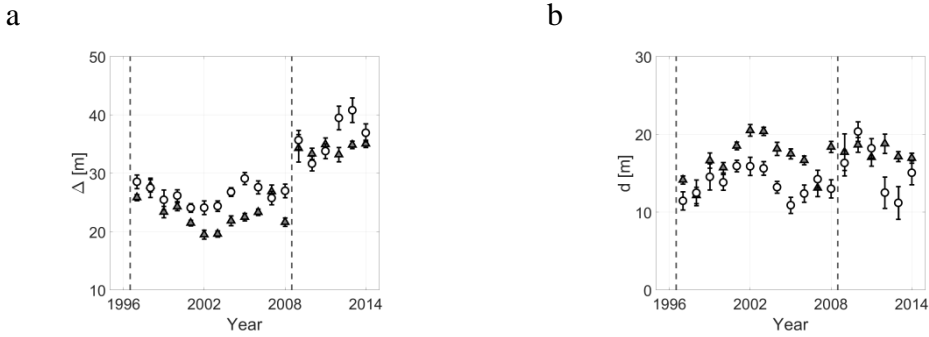


Figure 3-3: Annual evolution of canopy aerodynamic distance (Δ) and displacement height (d) estimated using the cospectral approach in *NE* (filled triangle) and *W* (unfilled circle). Vertical dash lines indicate measurement height changes. Error bars represent 95% confidence intervals.

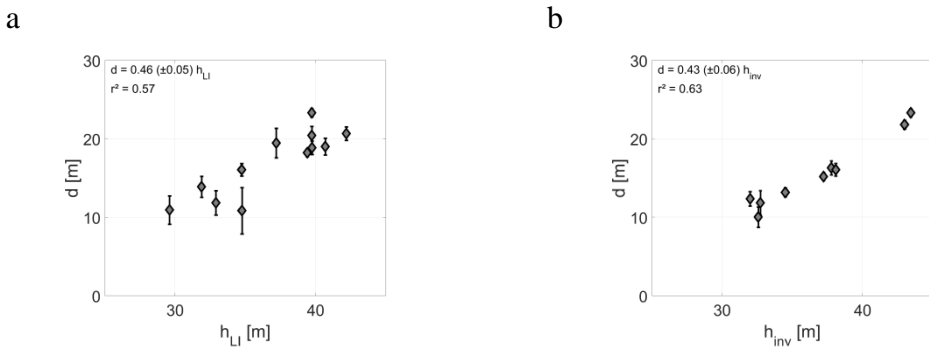


Figure 3-4: Relationship between displacement height estimated from cospectra (d) and canopy height derived from :

(a) a LIDAR survey (h_{LI}). Each point corresponds to a 30° azimuthal direction sector. Only measurements from 2013 (all 30° azimuthal direction sectors) were considered.

(b) inventories (h_{inv}). Each point corresponds to one 30° azimuthal direction sector ($0-30$, $60-90$ or $270-300^\circ N$) and one year (1996, 2009 or 2013), tree inventories having been carried out in these sectors and in these years.

Error bars represent 95% confidence intervals. Confidence intervals and equations of the regressions are given in the graphs.

3.4.2.2. Discussion

The lower estimates obtained for the measurement height change in 2009 in the *W* sector indicate a lower sensitivity of the method in this sector compared to the *NE* sector. The non-fulfilment of similarity relationships close to the canopy could partly explain this.

The predicted height differences between sectors was much lower than the observed height differences between the dominant species in the two sectors (given

that *NE* is dominated by Douglas firs and *W* by beeches, differences from 6 m in 1997 up to 13 m in 2014 were expected). This could be due partly to the presence of higher conifers in the *W* sector and to a higher sensitivity of Δ to the maximum canopy height than to the mean canopy height (Maurer *et al.*, 2015).

The decrease observed in *NE* for Δ between 1997 and 2002 reflects the presence of the Douglas firs that are dominant in this sector and grew continuously from 35 to 41 m throughout the observation period. In *W*, the decreases could not be explained by average tree growth because this sector is dominated by beeches, which did not grow significantly during the observation period (**Tab.3-1**). They could, as previously mentioned, be due to the presence of some sparse conifers (**Fig.3-2d**).

The thinning done at the *VTO* in 2001, 2003 and 2004 could explain the lower Δ observed in 2002 and the increase during the following years (**Fig.3-3a**). Indeed, thinning is known to affect displacement height and roughness length (Sogachev *et al.*, 2005; Vesala *et al.*, 2005). Unfortunately, there was only sparse quantitative information on the thinning that had been done. Once again, however, this could also be due to a loss of similarity, the measurement point being too close to the canopy due to tree growth, undermining the Δ estimation.

Usual practice is to consider d as two third of the mean canopy height (h) (Garratt, 1994). The ratio d/h observed were lower (0.46 and 0.43 based on the LIDAR survey and on inventories respectively). The ratio d/h is known to depend on canopy structure (Shaw and Pereira, 1982; Tian *et al.*, 2011). The ratio values obtained here are however very low suggesting that d is slightly underestimated (i.e. Δ is overestimated). This could be a result of the calibration method used as Δ is directly proportional to the parameter a and as the calibration was operated by considering that $\Delta_{09}-\Delta_{08}$ was equal to 12 m, thus neglecting potential tree growth and footprint modification effects. For example, by considering a 10% lower measurement height difference, d/h_{LI} and d/h_{inv} ratio would have reached $0.57 (\pm 0.04)$ ($r^2 = 0.68$) and $0.51 (\pm 0.05)$ ($r^2 = 0.73$), respectively. Let's remark however that this calibration does not affect the Δ dynamics and spatial variability.

Finally, the canopy aerodynamic distance estimation method presented here, despite some shortcomings (it slightly overestimates Δ , it requires an independent calibration, it relies on the assumption that, in the wave number range considered, the cospectra have a similar shape in all azimuthal directions independently of the roughness) has the advantage to provide a 'high-resolution' follow-up of this variable, providing an estimate every year for each 30° azimuthal direction sector. The Δ values obtained with this method were thus considered as good indicators of the canopy aerodynamic distance and used to investigate the impact of this distance on turbulent transport.

3.4.3. Turbulence statistics and canopy aerodynamic distance

3.4.3.1. Results

$|r_{uw}|$ varied from 0.3 to 0.5 in near-neutral conditions ($|L| > 100$ m) between 1996 and 2014 (**Fig.3-5a**), whereas $|r_{wc}|$, $|r_{wq}|$ and $|r_{wT}|$ in unstable conditions (**Fig.3-5b and 3-5c**) varied from 0.3 to 0.5, from 0.3 to 0.5 and from 0.4 to 0.6, respectively.

$|r_{uw}|$ dynamics and notably its decrease after the measurement height change in 2009 and its increase in *NE* between 1997 and 2009 (**Fig.3-5a**), appeared to be controlled mainly by Δ (**Fig.3-6a**).

In contrast, $|r_{wT}|$, $|r_{wc}|$ and $|r_{wq}|$ in unstable conditions did not show significant temporal dynamics and, notably, were not affected by the height change in 2009 (**Fig.3-6b, 3-6c and 3-6d**). Unlike $|r_{uw}|$, no significant relationship with measurement height was found for $|r_{wT}|$, $|r_{wc}|$ and $|r_{wq}|$ (**Fig.3-6b, 3-6c and 3-6d**). They were, however, subjected to spatial variability and had a similar spatial pattern, reaching a minimum in *W* and a maximum in *NE* (**Fig.3-7**). This difference between sectors occurred for all correlation coefficients in the whole unstable range (**Fig.3-8 a-d**). The mean difference between sectors in unstable conditions ($-100 \text{ m} < L < 0$ m) was 0.07 ± 0.01 , 0.10 ± 0.04 , 0.06 ± 0.04 and 0.07 ± 0.04 for $|r_{uw}|$, $|r_{wT}|$, $|r_{wc}|$ and $|r_{wq}|$, respectively.

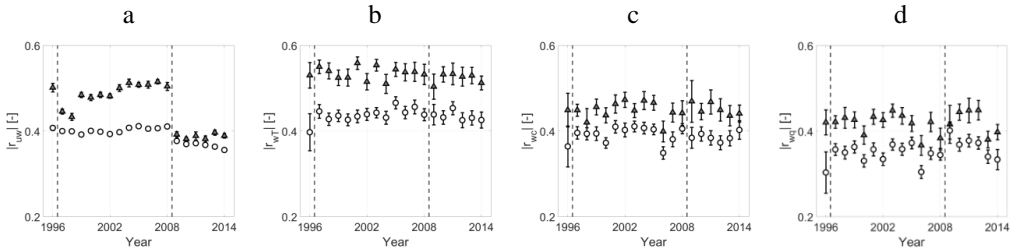


Figure 3-5: Spatial and temporal dynamics of: (a) $|r_{uw}|$ in neutral conditions ($|L| > 100$ m), (b) $|r_{wT}|$, (c) $|r_{wc}|$ and (d) $|r_{wq}|$ in unstable conditions ($-100 \text{ m} < L < 0$ m) in *NE* (filled triangle) and *W* (unfilled circle). Error bars represent 95% confidence interval.

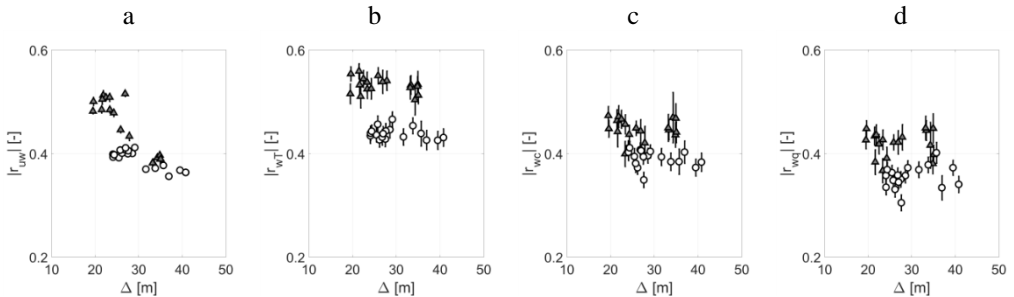


Figure 3-6: Relationship between $|r_{uw}|$ in near-neutral conditions (a), $|r_{wT}|$ (b), $|r_{wc}|$ (c) and $|r_{wq}|$ (d) in unstable conditions and canopy aerodynamic distance (Δ) in *NE* (filled triangle) and *W* (unfilled circle). Error bars represent 95% confidence interval.

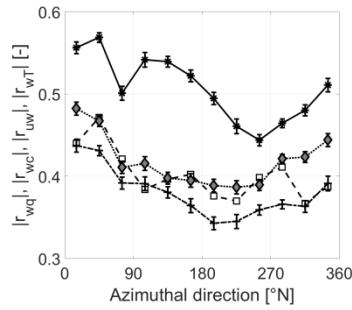


Figure 3-7: Spatial distribution of $|r_{uw}|$ (unfilled squares) in near-neutral conditions and of $|r_{wT}|$ (stars), $|r_{wc}|$ (filled diamonds) and $|r_{wq}|$ (plus sign) in unstable conditions. Error bars represent 95% confidence interval.

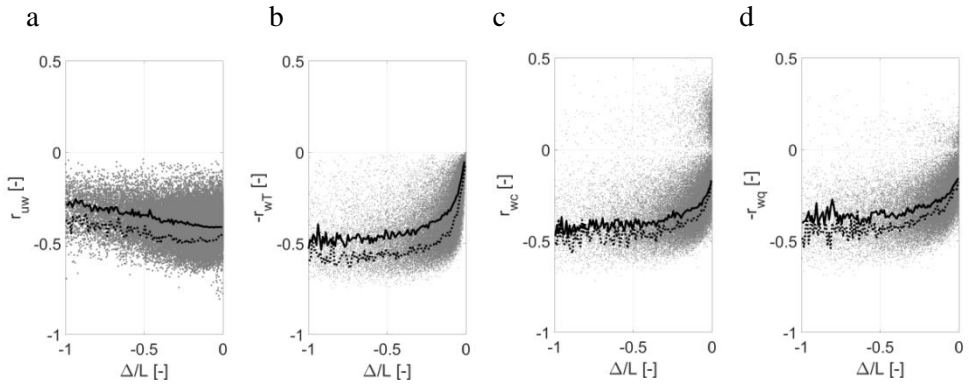


Figure 3-8: Correlation coefficient relationship to stability for momentum (r_{uw} (a)), sensible heat ($-r_{wT}$ (b)), carbon dioxide (r_{wc} (c)) and water vapour ($-r_{wq}$ (d)). Lines correspond to the median. Continuous line: *W*; dotted line: *NE*.

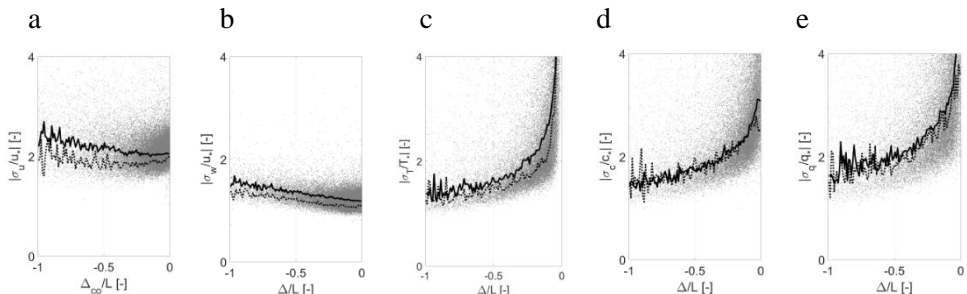


Figure 3-9: Normalized standard deviation (σ_u/u_* (a), σ_w/u_* (b), σ_T/T_* (c), σ_c/c_* (d) and σ_q/q_* (e)) relationship to stability. Lines correspond to the median. Continuous line: *W*; dotted line: *NE*.

3.4.3.2. Discussion

The observed $|r_{uw}|$ values were higher than the 0.35 expected value in the inertial sublayer (Kaimal and Finnigan, 1994) and corresponded to values usually recorded in the roughness sublayer and nearer the canopy (Raupach *et al.*, 1986; Takeda, 2011). In addition, both the temporal and spatial variability of $|r_{uw}|$ appeared to be controlled mainly by canopy proximity. This behaviour could be explained by the presence of skin and form drag exerted by branches and leaves at the top of the canopy, which produces additional momentum absorption and increases its turbulent transport efficiency (Brunet *et al.*, 1994; Ross and Vosper, 2005; Takeda, 2011).

In contrast, the absence of any significant relationship between r_{wT} , r_{wc} and r_{wq} and Δ suggests a different pattern. The absence of a relationship between scalars and Δ has been reported by Högström (1990) and is the reason why no similarity is expected between momentum and scalar quantities (Kaimal and Finnigan, 1994; Katul *et al.*, 1995, 1997). In particular, this suggests a different distribution of sources and sinks: as the momentum sinks are clearly concentrated near the canopy top, where the combination of high leaf and branch density and strong wind velocity induces maximal drag forces (Raupach *et al.*, 1996), the insensitivity of r_{wT} , r_{wc} and r_{wq} to Δ suggests a more homogeneous distribution of heat, CO₂ and water vapour sources in the canopy and a larger contribution of the lower vegetation layers to the total flux than for momentum.

Smaller values were observed for r_{wc} and r_{wq} in unstable conditions than for r_{wT} (**Fig.3-7**), which accords with results reported in several studies (Ohtaki, 1980, 1985; Cava *et al.*, 2008; Guo *et al.*, 2009; Li and Bou-Zeid, 2011; Hong *et al.*, 2012; Huang *et al.*, 2013).

More surprising is the observed spatial heterogeneity of the correlation coefficients, especially their difference between the NE and the W sector (**Fig.3-5b, 3-5c and 3-5d**). Given the preceding result (**Fig.3-6b, 3-6c and 3-6d**), this variability cannot be explained by canopy aerodynamic distance differences. In addition, it does not result from different stability conditions in the two sectors as the difference is observed over the whole instability range (**Fig.3-8a, 3-8b, 3-8c and 3-8d**). In order to better understand the origin of this variability, each correlation coefficient was decomposed into a product of normalized standard deviations (**Eq.3-4**). For CO₂, the difference in σ_c/c_* between sectors was very small (**Fig.3-9c**) suggesting that the difference in r_{wc} resulted mainly from differences in σ_w/u_* and is thus mainly of mechanical origin. For sensible heat, both σ_w/u_* and σ_T/T_* were larger in NE than in W, suggesting that the difference could be due to both mechanical and thermal effects. Interestingly, for water vapour, σ_q/q_* was larger too in NE than in W but the difference was less pronounced than for σ_T/T_* , suggesting the difference was, as for CO₂, essentially of mechanical origin.

This introduces two additional questions:

- What is the origin of the mechanical effect?

- Why did the temperature and, at a lesser extent, water vapour standard deviations differ between *NE* and *W*, whereas the CO₂ standard deviations were almost the same?

The mechanical effect could be due to a difference in tree heights and, in particular, to the height transition between the Douglas stand in *NE* and the mixed stand dominated by beeches in *W*. This height transition could induce a roll that increases both vertical and streamwise normalized velocity standard deviations, reducing turbulent transport efficiency. If this hypothesis is true, the roll would occur mainly when the wind blows from low to high trees, but not the other way round. It would also mean that the roll would have to develop high enough above the canopy top as it did not appear measured turbulence statistics are affected by measurement height increase.

An answer to the second question is more speculative and requires a deeper analysis of normalized standard deviations. Authors have suggested different reasons for the differences between scalar transport efficiencies (Roth and Oke, 2002; Cava *et al.*, 2008): horizontal and vertical heterogeneity in source/sink distribution, large turbulence structures (like temperature ramps), the occurrence of cloud passages and the active role of the temperature. Here we consider the relevance of these suggestions within the context of the situation at the *VTO*.

During the day, there are only heat and water vapour sources in the stand and they are located mainly in the canopy and, to a lesser extent, at soil surface. At the same time, both CO₂ sinks and sources are present in the stand, the first concentrated in the canopy, the second on the soil surface. The vertical heterogeneity in source/sink distribution could therefore explain the finding that $\sigma_c/c_* > \sigma_T/T_*$ in both sectors, as shown in the comparison between **Fig.3-9c** and **3-9d**. This is unlikely, however, to explain the differences between sectors, which are greater for temperature than for CO₂ standard deviations.

Fig.3-2d shows that horizontal heterogeneity of species distribution is larger in *W* than in *NE*. If this heterogeneity induced heterogeneity in sink and sources (namely, if the species generated contrasting sensible heat and water vapour emission or CO₂ absorption), this could explain the greater standard deviations observed in *W*. To be coherent, however, this would mean that species variability would have a greater effect on heat transport than on the transport of other scalars.

Several authors identified large structure turbulence associated with temperature ramps in forest. Especially, Cava *et al.* (2008) found they affect the similarity function for temperature and water vapour, but not for CO₂ (Cava *et al.*, 2008). This could be in agreement with our results if it could be shown that temperature ramps had a greater effect in the *NE* than in the *W* sector, potentially influenced by the roll previously mentioned. This could be developed in further researches.

Roth and Oke (1995) suggested rapid cloudiness changes may impact more directly sensible heat than water vapour flux. It is reasonable to suggest that the impact on CO₂ sinks will be less marked too. This could explain the different

response of σ_c/c_* and σ_T/T_* between sectors because *W* corresponds with conditions dominated by front passages and *NE* with anticyclonic conditions, the former characterized by more frequently alternating sunny and cloudy conditions. This needs confirmation, however.

Through buoyancy, temperature affects the velocity field, which could explain the higher value observed for $|r_{wT}|$ (i.e., the lower σ_T/T_*) than $|r_{wc}|$ and $|r_{wq}|$ (Andreas *et al.*, 1998). If the difference observed in σ_T/T_* between sectors is related to the active role of the temperature, this would indicate that turbulent transport was more influenced by temperature in *NE*. Further investigation is needed, however, to determine the reason for this influence (*e.g.*, anticyclonic conditions in *NE*, the height transition between *W* and *NE*, an albedo effect) and the consequences for other scalars.

3.5. Conclusions

In this study we developed an original approach for estimating canopy aerodynamic distance (Δ) based on the analysis of sensible heat cospectra. Although the approach overestimated $z-d$, it reproduced the temporal dynamics and spatial variability fairly well and could therefore be a promising tool for investigating the validity of long-term eddy covariance (EC) measurements. It relies only on continuous single point EC measurements and therefore does not require the installation and maintenance of additional turbulence measurements on a vertical profile or discrete and labour-intensive monitoring of the ecosystem. It also provides an alternative to other single point EC Δ estimation methods, which can produce variable results. Questions remain, however, particularly with regard to the variability observed that cannot be explained by canopy height or measurement height variation. Forest management practices could be involved here, but the relevant quantitative information was not available. The non-fulfilment of similarity relationships may be involved too.

The relationship between the correlation coefficients (r_{uvs} , r_{wT} , r_{wc}) and Δ estimates obtained were analysed using almost 20 years of continuous EC measurements from a mixed forest in which there were changes in canopy height and measurement height. This showed that the momentum correlation coefficient was strongly linked with Δ , which is characteristic of the roughness sublayer, and that most of its spatial and temporal variations could be explained by this dependence. In contrast, heat, CO_2 and water vapour correlation coefficients were found to be independent of Δ , suggesting that heat, CO_2 and water vapour turbulent transport are less affected by canopy height or measurement height changes than momentum, or may not be affected at all.

There were strong differences in these coefficients, however, between two wind sectors, characterized by contrasted stands (height differences, homogeneity). Different hypotheses were suggested to explain these differences, but none was completely satisfactory. It seems that the difference in heat correlation coefficients had both mechanical and thermal origins. In contrast, the difference in CO_2 and water vapour correlation coefficients tended to be of mechanical origin, possibly generated by a roll created by the stand height difference. Further investigation, notably on CO_2 cospectra, is required to validate this hypothesis.

This study showed how the spatial and temporal variability of the surrounding environment can influence long-term EC measurements and highlighted the importance of taking this variability into account in order to ensure the spatio-temporal consistency of datasets. The analysis confirmed that sensible heat, CO_2 and water vapour correlation coefficients, which correspond to normalized covariances, were not affected by canopy proximity during the measurement period. The next step will be to study the effect of canopy proximity on EC fluxes, which will probably mean looking at other parameters, such as the footprint modifications associated with canopy proximity variation.

4.

Variabilité interannuelle de la productivité

4. Variabilité interannuelle de la productivité

“*Inter-annual variability of Net Ecosystem Productivity for a temperate mixed forest: a predominance of carry-over effects?*”

Marc Aubinet^{a,*}, Quentin Hurdebise^a, Henri Chopin^a, Alain Debacq^a, Anne De Ligne^a, Bernard Heinesch^a, Tanguy Manise^{a,b}, Caroline Vincke^{b,*}

Corresponding author: marc.aubinet@ulg.ac.be

^aTERRA, University of Liege, Gembloux, Belgium

^bEarth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgium

Published in *Agricultural and Forest Meteorology*, 262, pp. 340–353.

4.1. Abstract

This study presents twenty years of Net Ecosystem Productivity (*NEP*) estimations obtained using eddy covariance in a mixed forest, dominated by beech with sparse conifers, at the Vielsalm station, in the Belgian Ardennes.

First the quality and reliability of the data set is discussed. An uncertainty analysis showed that if, on one hand, the site heterogeneity and set-up changes may strongly affect yearly *NEP* estimates, questioning thus the total carbon budget relevance, on the other hand, robust inter-annual anomalies may be obtained as long as a site dedicated data treatment is carefully applied. A validation of the anomalies by comparison with a growth index derived from tree ring measurements is given. The resulting anomalies (range: $[-206; +123]$ g C m⁻² yr⁻¹, standard deviation: 93 g C m⁻² yr⁻¹) being larger than their own uncertainty (~ 30 g C m⁻² yr⁻¹), an inter-annual variability analysis is possible.

This analysis shows that the sources of *NEP* inter-annual variability at the Vielsalm station are multiple but the most prominent causes are biotic processes driven by carry-over effects of preceding meteorological events. The lowest observed *NEP*, in 2000, resulted from a bark beetle attack probably prompted by an early frost event in 1998. Besides, the robust lagged correlation between *NEP* anomalies and mean vapor pressure deficit during the preceding vegetation season also suggests a carry-over effect of water limitation during the previous year on the beech *NEP*. Mechanisms driving this carry-over effect are supposedly linked to tree physiology, which is confirmed by a dependency of canopy photosynthetic capacity to previous year water limitation. Some hypotheses, involving biomass allocation and bud formation, are proposed to explain its lagged impact on canopy photosynthetic capacity.

Other causes of *NEP* inter-annual variability are the radiation during the current vegetation season and the temperature at the end of the winter but the latter variable rather indicates an effect on the conifers interspersed in the plot. Overall, the photosynthetic capacity combined with these two factors explained about 75% of *NEP* inter-annual variability.

4.2. Introduction

Terrestrial ecosystems play an important role in climate change mitigation as they reabsorb about one third of the carbon emitted by anthropogenic activity (Le Quéré *et al.*, 2018). However, the captured quantity varies greatly from year to year and the mechanisms underlying this reabsorption remain poorly understood. It is thus difficult to predict how this component of the global carbon budget will evolve in the future. A better understanding of the mechanisms controlling the inter-annual variability of carbon sequestration by ecosystems is needed and long-term carbon exchange follow-ups could help to comprehend them. Since the end of the 1990s, several networks have been established around the world with this objective, *e.g.*, Euroflux (Valentini *et al.*, 2000); Asiaflux (Yamamoto *et al.*, 2005); CarboEurope (Schulze *et al.*, 2010); Ameriflux (Ameriflux, 2019); Ozflux (van Gorsel *et al.*, 2018), Fluxnet (Baldocchi *et al.*, 2001), ICOS (ICOS, 2019) and all of these used the eddy covariance method (Foken, Aubinet, *et al.*, 2012).

Measuring and analyzing long-term CO₂ exchanges between ecosystems and the atmosphere with the eddy covariance method is challenging, not only because of the difficulties in performing measurements and maintaining apparatus over a long-term perspective, but also in view of the long-term evolution that both the ecosystem and the measurement system undergo during the experiment (Hurdebise *et al.*, 2017). In addition, further difficulties occur at sites characterized by heterogeneous canopies, as is the case for many forested sites. These evolutions may blur the inter-annual variability signal and need careful data treatment to unravel real source/sink variability and artificial variations. One of the aims of this paper is to establish a data treatment that, as far as possible, disentangles the artificial from the natural causes of carbon sequestration inter-annual variability.

At present several long-term studies (over ten years) are available and allow analysis of inter-annual variation of Net Ecosystem Productivity (*NEP*) by ecosystems to be deepened. In particular, several studies focused on temperate deciduous forests (Saigusa *et al.*, 2005; Urbanski *et al.*, 2007; Pilegaard *et al.*, 2011; Wilkinson *et al.*, 2012; Froelich *et al.*, 2015) and a synthesis for all ecosystem types has been proposed recently by Baldocchi *et al.* (2018). The causes of inter-annual *NEP* variability in forests have been found to be multiple and to vary according to the climate and forest type but also, for given climate and forest type, from site to site. Most often identified causes include the variability of meteorological conditions (spring temperature, intensity or length of drought season, radiation), of the biotic response to the environmental forcing (Richardson, Hollinger, *et al.*, 2007); long-term trends (Pilegaard *et al.*, 2011) and natural or anthropic disturbances (logging, fires, thinning, insect infestations). However, it is recognized that, even for a given site, it is generally not possible to explain *NEP* inter-annual variability with a single factor (Pilegaard *et al.*, 2011). Until recently, only a few studies (Granier *et al.*, 2008; Zielis *et al.*, 2014) considered the impact on *NEP* variability of lagged or carry-over effects. The importance of these effects is however more and more often

recognized by ecologists who highlight impacts on wood increment (Rohner *et al.*, 2016), masting (Vacchiano *et al.*, 2017), net primary productivity (Capioli *et al.*, 2011; Babst *et al.*, 2014) or carbon dynamics (Starr *et al.*, 2016). Carry-over effects of drought stress in the prior season on growth have also been highlighted by Bréda *et al.* (2006) and Granier *et al.* (2008) while Desai (2014) also reported that moisture stresses in the preceding season may inhibit photosynthesis.

The present study is based on twenty years of measurements performed at the Vielsalm station (*VS*) in the Ardennes, Belgium. The site is a mixed forest composed of deciduous and coniferous species and the set-up has been modified after twelve years of measurements, therefore a long-term analysis required a specific methodology that took site heterogeneity and data harmonization into account. This paper thus aims to answer two main questions:

- Is it possible to obtain robust long-term budgets and inter-annual variability estimates in a heterogeneous forest and, if yes, which methodology can be followed in order to avoid biases due to heterogeneity and set-up changes?
- What are the main causes of inter-annual variability at *VS*? This question will be addressed by specifically focusing on direct but also on carry-over effects of antecedent weather conditions on canopy photosynthetic capacity and *NEP*.

4.3. Materials and methods

4.3.1. Site description

The Vielsalm station is located in a mature mixed forest in the Ardennes region in eastern Belgium (50°18'18" N, 5°59'53"E) at an altitude of about 470m a.s.l. The winds blow mainly from the South West (SW) and the North East (NE). The vegetation in the vicinity of the measurement tower is a mixture of coniferous species, mainly Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco), Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), silver fir (*Abies alba* Miller), western hemlock (*Tsuga heterophylla* [Raf.] Sarg.) and deciduous species, mainly European beech (*Fagus sylvatica* L.). The species distribution around the tower is heterogeneous, the SW sector being covered mainly by beech (28–29m height) with some conifers interspersed (30–35m height), while the other sectors are mostly covered by conifers. Douglas firs (35–41m height) are mainly concentrated in the NE sector. The Douglas firs were planted in 1935 and 1937 and the beeches in 1908. A more complete description of the vegetation has been given by Soubie (Soubie, 2014).

More complete descriptions of forest history have been given by Aubinet et al. (2001) for the period before 1996 and by Hurdebise et al. (2017) for the measurement period. Thinning was performed at the beginning of 2001, in mid-2003 and at the end of 2004. The soil at the site is 50–100 cm deep and is classified as a dystic cambisol. The soil surface is slightly sloping (3%) in the NW direction. The climate is temperate maritime with an annual mean temperature around 8.4 °C and an annual precipitation of 1000mm without a dry season. The site provides a fetch of 1500m in the SW direction and 500m in the NE direction.

4.3.2. Site instrumentation

Eddy covariance measurements began at VS in August 1996 and are still running. Presently, VS is a candidate ICOS station. The present analysis focuses on the twenty years taken from 1 Jan 1997 to 31 Dec 2016. The eddy covariance set-up (infrared gas analyzer LI-6262, LICOR Inc., Lincoln, NE, USA; 3D sonic anemometer SOLENT 1012R2, Gill Instruments, Lymington, UK) was installed at 36m a.g.l. in August 1996 and moved to 40m a.g.l. in March 1997. In May 2009, it was raised to 52m a.g.l. and, in 2014, it was updated in order to comply with ICOS recommendations (infrared gas analyzer LI-7200, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA; 3D sonic anemometer SOLENT HS50, Gill Instruments, Lymington, UK) and placed at 51m a.g.l. The impact of measurement height on the flux estimates has been discussed in detail by Hurdebise et al. (2017).

Complementary measurements included above and within canopy air temperature and humidity, global, net and photosynthetically active radiation (*PAR*), soil temperature and moisture profiles, rainfall, mean atmospheric pressure, soil heat fluxes and CO₂ concentration profiles below the measurement point. All these measurements are taken bihourly. Sensor type, number and position varied during the 20 year period. More complete descriptions of the meteorological set-up are

given by Aubinet et al. (2001) for the original system and by Vincke et al. (2016) for the current system.

4.3.3. Flux data treatment

The Eddysoft software package (Kolle and Rebmann, 2009) was used to perform data acquisition and flux computation for all the years. Computation and correction followed the recommended standard procedures (Rebmann *et al.*, 2012). The double rotation method was used for coordinate rotation. The first steps of classical quality control were applied to the raw data (spike detection and stationarity test) and only those data meeting the quality criteria were retained (Aubinet *et al.*, 2000). The spectral correction was based on the comparison between CO₂ and sensible heat cospectra (Foken, Leuning, *et al.*, 2012), following a procedure described by De Ligne (2016): transfer functions and their cut off frequencies were obtained as the ratio of CO₂ and sensible heat cospectra, computed on each high quality half hour (stationarity criterion met; sensible heat > 20 W m⁻²). These functions were combined with a reference non attenuated local cospectrum (sensible heat cospectrum) in order to determine the correction factors. Look up tables grouping correction factors by wind velocity classes were built for 8 different periods (between each apparatus change), two wind sectors and two stability classes (stability threshold: $z/L=0.003$).

Finally, data that did not meet the stationarity criteria (threshold 30%) were removed (Foken and Wichura, 1996). After these operations, 82% of the total data was available for analysis (**Tab.4-4**).

4.3.3.1. Data selection

As in many forested sites, the surrounding forest is heterogeneous. This implies that, before an analysis of flux inter-annual variability can be performed, it is necessary to disentangle the real variability of source and sink intensities from artefacts due to heterogeneity. This is especially critical at VS where the two most frequent wind directions (SW and NE) correspond not only to contrasting weather conditions but also to contrasting vegetation stands (Aubinet, Heinesch, *et al.*, 2005). As is usual in Western Europe, SW winds are associated with a weather disturbance regime corresponding generally to mild temperatures and a larger occurrence of cloudy and rainy periods and NE winds with an anticyclonic regime corresponding to periods with more sunny and dry days, with higher temperatures in summer and lower temperatures in winter (*e.g.*, (Malardel, 2005)). In addition, at VS, the NE sector is covered by conifers and dominated by Douglas fir, while the SW sector is covered mainly by beech with some sparse conifers. We decided to focus on the SW sector (180°-330°) for two reasons: first, anticyclonic conditions prevailed only 20% of the time and the NE data amounts were not sufficient to allow an inter-annual variability study to be performed. Secondly, as the Douglas firs were taller, the proximity of the measurement point to the canopy could induce biases (Hurdebise *et al.*, 2017). As a result, 34% of data points were further removed from the initial set. However, this removal was biased because it mainly concerned fluxes measured during anticyclonic conditions. The data gap filling had thus to take this

“meteorological bias” into account, as discussed in a following Section (“Data gap filling and sum computation”).

4.3.3.2. *Low turbulence filtering*

After adding a storage term to the selected turbulent CO_2 fluxes, the resulting half-hourly fluxes (NEP_h) were filtered in order to remove those collected during periods of low turbulence (u_* filtering; u_* threshold: 0.4 m s^{-1}). The computation of the storage term was based on half hourly profile measurements, following the procedure described by Aubinet et al. (2001). In order to avoid additional gaps due to the absence of profile measurements at certain times, a specific look-up table was generated to fill gaps in the storage flux data. To this end, available storage measurements for the 20 year period were sorted by period of the year (resolution: 1 month), hour of the day (resolution: one half hour) and u_* intensity (resolution: 0.1 m s^{-1}) into one look-up table that was then used to fill the gaps. This approach was preferred to a regression between storage estimates with a complete profile and with only the top CO_2 concentration measurements, as those regressions have been generally found poor at sites where decoupling is important (Nicolini *et al.*, 2018). This procedure concerned 8% of the data in the studied wind sector (**Tab.4-4**) but, more importantly, it avoided a long-term data gap in 2009 and 2010 when the concentration profile was missing following a structural change to the tower (**Tab.4-4-5**).

Finally, after these different operations, 31% (37% of day data; 24% of night data) of the data remained available (**Tab.4-4**). Thanks to the use of storage gap filling, this percentage was more or less the same for each year (**Tab.4-5**), corresponding to an amount of 4000–6000 available half hours each year.

4.3.3.3. *Data gap filling and sum computation*

In view of the large number of data gaps due to the wind direction screening and of the meteorological bias described above, a special attention should be brought to the data gap filling. We thus preferred to set-up our own approaches, better suited to the site specificities, rather than using turnkey programs (i.e. (Reichstein *et al.*, 2005)). The NEP_h data gaps were filled using two different procedures, combining look-up tables and mean diurnal variations. A flow chart of the procedures is given in **Fig.4-1**.

Six look-up tables (*LUT*, **Fig.4-1**) were constituted, grouping selected data by ten-day periods, by temperature class (2 K resolution) for night fluxes ($PPFD < 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and by *PPFD* class ($100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ resolution) for day fluxes. In one day and one night look-up table ($LUT_{d,y}$ and $LUT_{n,y}$), the average NEP_h were computed separately for each year; in the others, they were averaged over longer periods. In order to take the 2009 measurement height change into account, two different periods were used: 1997–2008 and 2009–2016.

Mean diurnal variation (*MDV*) was also operated by building *MDV* tables that are similar to look-up tables but rely on different selection criteria. Here data selection and gathering was operated by ten-day periods and half-hour of the day. Three *MDV*

tables were constituted, one computing NEP_h every year (MDV_y) and the others averaging NEP_h over the 1997–2008 and the 2009–2016 periods.

The advantage of using look-up tables based on $PPFD$ and temperature classes is that they allow a correction of the meteorological bias (Section “Data selection”) to be made. Even if periods of high radiation and extreme temperatures are less frequent under the weather disturbance regime, they are sufficiently numerous to constitute specific classes and allow realistic gap filling. This was not the case with mean diurnal variation which depicts only average fluxes under the weather disturbance regime. Besides this, the advantage of using yearly values rather than long-term averages is that the former better takes inter-annual variability into account. The data gap filling procedure should thus preferentially use yearly look-up tables (**Fig.4-1**). This was made, which allowed about 80% of the gaps to be filled. However, for the remaining gaps, a choice between yearly mean diurnal variation and long-term averaged look-up tables must be operated. Two procedures were then followed. Procedure 1 used yearly mean diurnal variations in order to better reflect the amplitude of inter-annual variability and it was used to compute yearly anomalies. Procedure 2 used averaged look up tables and was applied to provide the long-term carbon budgets as it better took the meteorological bias into account. Finally the last remaining gaps were filled with long-term averaged mean diurnal variation.

Although the difference between procedures affects only 11% of the total data, their impact on the mean annual sequestration is substantial, amounting to about $34 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ (**Fig.4-2a**). An approach based on MDV only (not shown) would have differed from our NEP_y estimates by $75 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, which is much larger than the differences between gap filling methods predicted by Moffat et al. (Moffat *et al.*, 2007). This is probably because of the larger size of the data gaps. However, as the MDV approach has been clearly identified as skewed due to meteorological bias, we did not consider this difference as an uncertainty source.

Besides this, procedure 1 better took inter-annual variability into account as 93% of the data were measured or estimated on the basis of data of the current year, while in procedure 2 this percentage was limited to 80%.

The impact of the storage correction was especially important on years during which storage measurements were not available (mainly 2009 and 2010). For these years the classical procedure would had automatically skipped some data, while turbulent measurements were of good quality and this could be avoided by applying the storage data gap procedure.

Daily (NEP_d) and yearly (NEP_y) net ecosystem productivities were finally obtained by NEP_h summation.

4.3.4. Derived variables for inter-annual variability computation

4.3.4.1. Anomaly computation

The anomalies were computed on a daily basis as the difference between the daily NEP (NEP_d) of the considered day and those of the same DOY averaged over an

extended period. Two averaging periods, before and after the tower change (in April–May 2009), were considered in order to remove the impact of measurement height change on inter-annual variability. All anomaly computations were based on procedure 1 because it better captures inter-annual variability.

Anomalies at a larger time scale (year, period) were computed by summation of the daily anomalies.

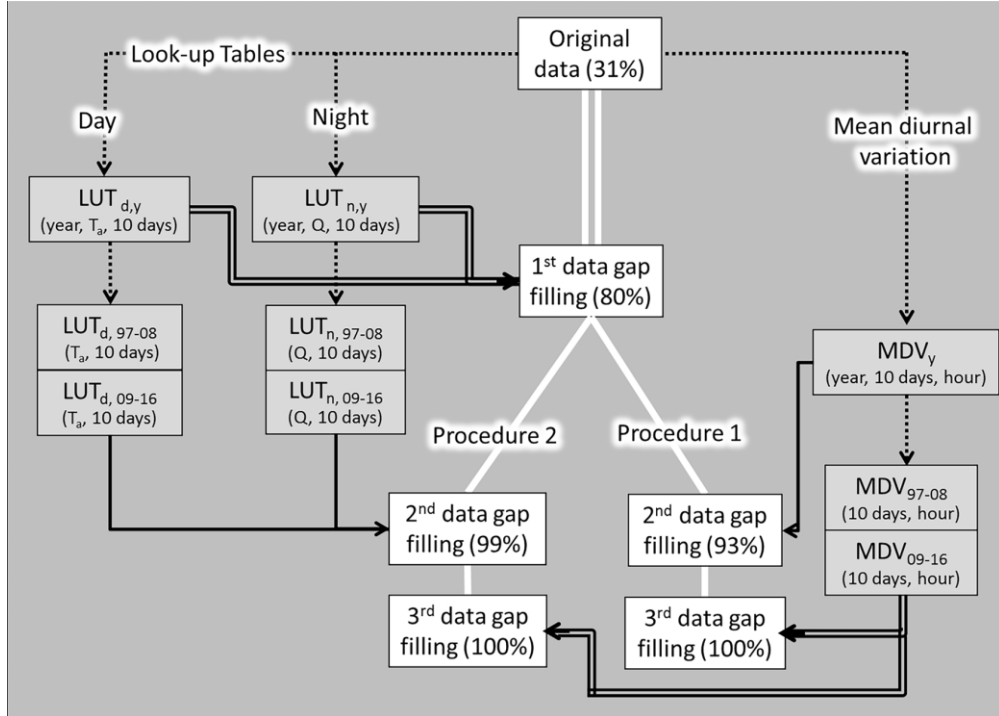


Figure 4-1: Organigram of the data gap filling procedure. *LUT*: Look Up Table; *MDV*: Mean Diurnal Variation

4.3.4.2. Physiological variables

In order to derive the characteristics of the canopy exchange capacity, independently of *PAR*, *NEP_h* to *PAR* (*Q*) responses were derived from direct measurements for every decade. We used an exponential curve (Mitscherlich equation (Aubinet *et al.*, 2001)) and derived assimilation at *PAR* saturation (A_{max}), quantum efficiency (α), dark respiration (R_d) and assimilation at $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (A_{700}), according to **Equations (4-1)** and **(4-2)**. The last parameter was preferred to A_{max} and α as an estimate of canopy photosynthetic capacity.

$$NEP_h = A_{max} \left[1 - \exp \left\{ \frac{\alpha Q}{A_{max}} \right\} \right] - R_d \quad (\text{Eq.4-1}),$$

$$A_{700} = A_{max} \left[1 - \exp \left\{ \frac{-\alpha 700}{A_{max}} \right\} \right] \quad (\text{Eq.4-2}),$$

Anomalies of these parameters (*AA*) were computed similarly to those for *NEP*.

4.3.4.3. *Uncertainty estimates*

Uncertainties result from random errors or from an imperfect correction of systematic errors (JCGM, 2008). In eddy covariance, random errors include errors due to the stochastic nature of turbulence, to the instrument system and to changes in footprint while systematic errors result from unmet assumptions and methodological challenges, from instrumental calibration and design or from data processing (Richardson et al., 2012; Mauder et al., 2013).

To quantify the uncertainty on NEP_y at *VS*, we considered four sources: the total random error, including the three causes mentioned above, and three systematic errors. We focused on the night flux underestimation (unmet assumptions), the frequency correction (instrumentation design) and the gap filling (data processing). Calibration errors, instrumental errors or density effects were not taken into account, deeming that enough precautions had been taken to limit them. In each case the uncertainty was not defined as the error itself but as resulting after the correction of the systematic error, due to an imperfect correction. Their estimation and the way they propagate in budgets were described below. Results are given in Table 1.

Uncertainties due to the total random error and to gap filling were both estimated at a half hourly scale. The first one was estimated for each measurement using the relation based on the daily difference approach proposed by Richardson et al. (2006) for forests. The second was estimated for each gap filled data as 1.96 times the flux standard deviation in the *LUT* or the *MDV* class used to fill the gap. They were summed quadratically together to get annual sums (**Tab.4-1**, column C4).

We considered that the uncertainty associated to the night flux error resulted from an inadequate u^* threshold choice. It was estimated at an annual scale: NEP_y was computed several times, using each time a different (but constant) u^* threshold chosen in the range where normalized fluxes appear independent of u^* (namely, between 0.35 and 0.45 ms^{-1} at *VS*). For each year, a NEP_y distribution was thus obtained and the uncertainty was estimated as 1.96 times its standard deviation (**Tab.4-1**, column C6).

The main source of uncertainty remaining after frequency correction is in the correction factor determination (Section “Flux data treatment”). As the set up changes were operated at a frequency lower than once per year, it was considered as systematic at a yearly scale and computed for each year as the product of the flux and 1.96 times the average standard error of the correction factor (**Tab.4-1**, column C8).

A global yearly uncertainty was obtained by summing quadratically the three preceding estimates. Global yearly uncertainties were averaged quadratically from 1997 to 2008 and from 2009 to 2016 (before and after the measurement height change) in order to obtain global multi-year uncertainties (**Tab.4-1**, columns M4, M6 and M8). Finally, uncertainties on annual budget anomalies were obtained by summing quadratically global yearly and global multi-year uncertainties (**Tab.4-1**, column C9).

4.3.4.4. *Growth index computation*

Twenty-four dominant beeches were cored at the end of 2011 at breast height with an increment borer (two perpendicular cores per tree). The individual ring widths from 1972 to 2011 were measured using the image analysis software WinDENDRO (Regent Instruments Canada Inc. (Guay *et al.*, 1992)) and were then cross-dated by detecting regional pointer years, which were defined as those calendar years for which at least 75% of the cross dated trees presented a radial growth variation higher than 10% (Becker *et al.*, 1994).

Tree ring indexes were computed by Soubie (2014) using a procedure proposed by Lebourgeois and Mérian (Lebourgeois and Mérian, 2012): low and intermediate frequencies were removed by dividing each individual series by a polynomial function adjusted on the forty year long series and by averaging these ratios by year. By this, a stationary time series with a mean of 1 and a homogeneous variance was obtained for each tree. The tree ring index was then computed by averaging these values on the 24 trees. Their uncertainty was estimated as 1.96 times the standard error of the mean. All computations were made using the R-software and the “dplR” package (Bunn, 2010; Mérian, 2013).

4.4. Results

4.4.1. Budget and inter-annual variability

Time series of *NEP* and principal weather variables are presented in the Supplementary Material, **Fig.4-9**. The average sequestration over twenty years (computed with procedure 2) was $411 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ (**Tab.4-1**, **Fig.4-2a**) but this differed strongly ($107 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) between the periods before and after measurement height change in 2009. This difference is much larger than the uncertainties associated with the eddy covariance method, which reached 7 and $11 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ on the 1997–2009 and 2009–2016 long-term budgets respectively (**Tab.4-1**, column C9). The impact of measurement height change on fluxes has been discussed by Hurdebise et al. (2017). They showed that, in some sectors, the system was in the roughness sublayer, which could affect similarity conditions. However, they also showed that it was not the case in the *SW* sector studied here, so that the difference in the present case is more likely to be due to footprint changes.

However, as these errors are mainly systematic, they are expected to less affect year to year changes. For this reason, the following analysis will be mainly based on the anomalies computed, as described in Section “Anomaly computation”. No further standardization is operated as the NEP_y standard deviation was hardly affected by the measurement height change (91 and $95 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for 1997–2009 and 2009–2016 respectively). The uncertainties for anomalies, mainly associated with the eddy covariance method, are of the order of $30 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ (**Tab.4-1**).

For six years, the NEP_y anomaly ($NEPA_y$) was comprised in the classes $[-30; 30] \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, i.e., lower than their own uncertainty (1998, 2001, 2002, 2007, 2010 and 2013, **Fig. 4-2b**). Seven years (1999, 2003, 2006, 2008, 2009, 2014 and 2015) were characterized by a positive anomaly (larger than average sequestration) and seven years (1997, 2000, 2004, 2005, 2011, 2012 and 2016) by a negative anomaly (lower than average sequestration). Among these, 2000 appeared exceptional, the $NEPA_y$ reaching $-200 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, more than twice the standard deviation. This year was found to be marked by a bark beetle attack that weakened and even killed some trees (La Spina *et al.*, 2013) as discussed below.

Table 4-1: Yearly carbon sequestration and anomalies computed with the two procedures ($\text{g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) and uncertainties. For details see text.

Year	<u>NEP</u> (Proc 1)		<u>NEP4</u> (Proc 2)		Random and data gap filling C4	u- correction		Uncertainties		Total on anomalies (C4 ² +C6 ² +C8 ² +M4 ² +M6 ² +M8 ²) ^{0.5}	C9
	C1	C2	C3	C5		Remaining C6	Systematic (corrected) C7	Remaining C8	On budget		
1997			-56	140	17	21	30	4		28	
1998			8	50	17	23	37	5		30	
1999			99	79	17	26	43	2		32	
2000			-200	97	16	13	19	1		22	
2001			18	51	16	15	36	1		22	
2002			8	105	16	8	35	1		19	
2003			83	107	16	17	41	2		24	
2004			-55	95	16	13	32	1		22	
2005			-87	87	16	10	27	1		20	
2006			48	55	17	16	40	2		24	
2007			10	64	16	14	36	3		22	
2008			123	84	16	14	45	3		23	
2009			148	22	16	14	34	3		28	
2010			-10	133	21	12	21	4		27	
2011			-115	178	20	22	11	2		31	
2012			-68	188	20	17	16	3		29	
2013			21	134	21	26	21	4		36	
2014			48	168	21	36	25	0		43	
2015			92	139	20	17	29	0		28	
2016			-86	269	20	28	15	0		36	
Averages			M4	M6			M8				
1997-2009			-454		5	5		1		7	
2009-2016			-347		7	8		1		11	
20 Years			-411								

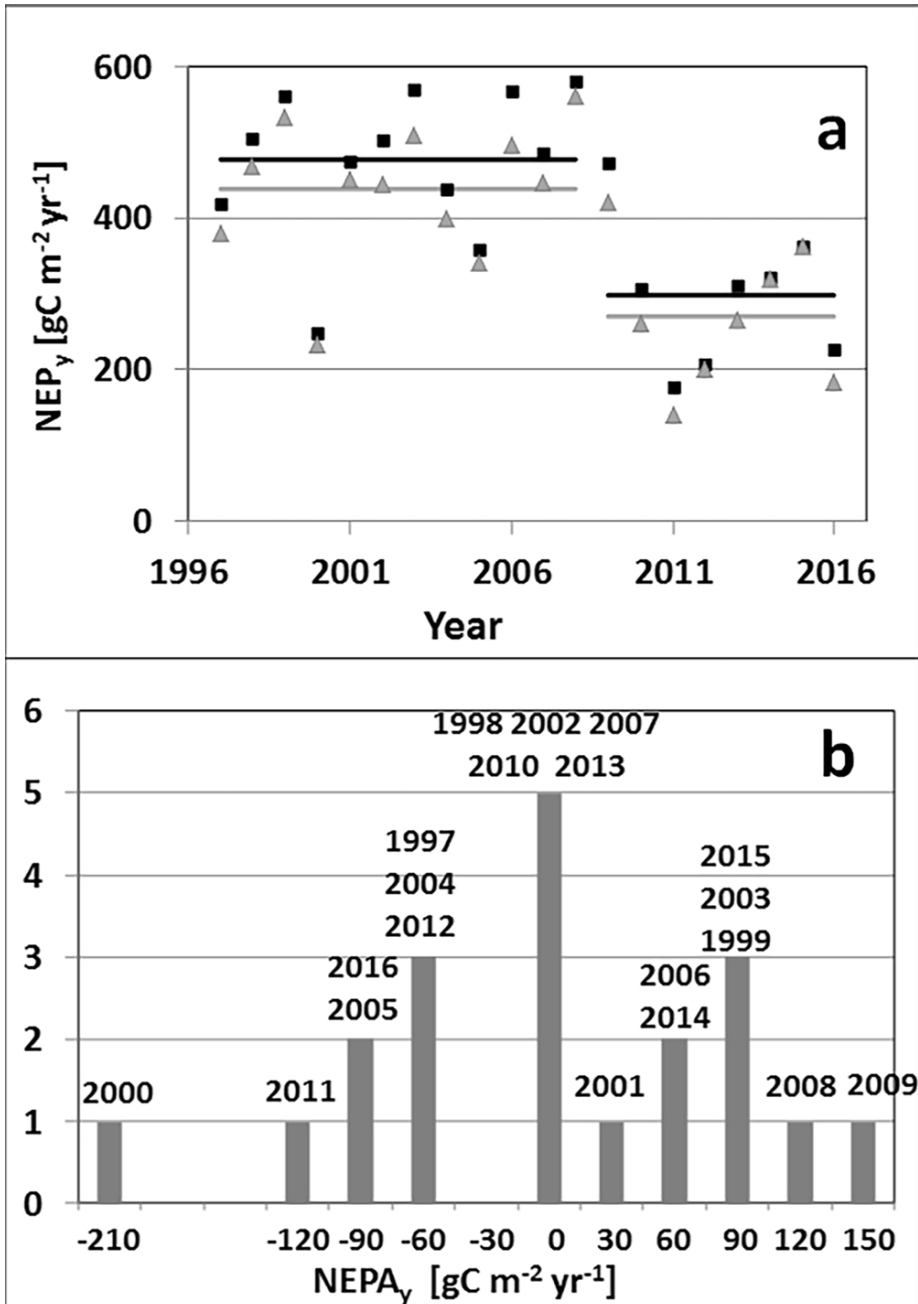


Figure 4-2: a: Yearly *NEP* estimated using different data gap filling procedures: Black squares: Procedure 1, grey triangles: Procedure 2. For details, see Section “Data gap filling and sum computation”. b: frequency distribution of *NEPA_y*.

4.4.2. Anomaly analysis

At a yearly scale, no significant correlation appeared between $NEPA_y$ and yearly averaged physiologic and weather variables (**Tab.4-2**).

The following strategy was then followed: the year was divided in four periods corresponding to given vegetation development stages and we focused on the three periods that had the larger impact on yearly *NEP* (NEP_y). On these periods, direct correlations between periodical *NEPA* and weather (temperature, *PAR*, *VPD*, precipitation) or physiological (photosynthetic capacity, dark respiration) variable anomalies on the same period were sought, using stepwise regression. Carry-over effects of weather conditions on *NEPA* or A_{700} anomalies (*AA*) were then sought by computing lagged correlation between these variables and weather variable anomalies. Finally, direct and lagged correlations were combined in order to find the best predictors of inter-annual NEP_y variability.

Table 4-2: Correlation coefficients between $NEPA_y$ and corresponding physiological and climatic variables at different time scales. Significant correlations ($p < 0.05$) are indicated in bold.

	Year	Spring	Veg. S.	Fall
T_a	0.02	0.54	0.37	0.26
V	0.22	0.50	0.18	0.17
Q	0.20	0.53	0.32	0.27
P	0.01	-0.14	-0.12	-0.26
<i>AA</i>	0.32	0.37	0.64	0.22
R_d	0.39	0.01	-0.08	0.30

4.4.2.1. Direct correlations

The three periods of the year that were considered were: Spring (*DOY* 30–150), before full leaf development is reached by the beech, Vegetation season (*DOY* 150–250), corresponding to full leaf development and Fall (*DOY* 250–330), corresponding to the leaf senescence period. The vegetation season was the period during which both *NEP* and *NEPA* were the most intense: NEP_{vs} reached 84% of NEP_y in 1997–2008 and 119% of NEP_y in 2009–2016 while NEP_{vs} variability explained 74% of NEP_y variability (**Fig.4-3a**). Spring *NEP* (NEP_{sp}) contributed from 23% (1997–2008) to 30% (2009–2016) of annual *NEP* (NEP_y). The correlation between $NEPA_{sp}$ and $NEPA_y$ was poor (**Fig.4-3b**) but appeared much more important after the relation with $NEPA_{vs}$ had been removed (**Fig.4-3c**). Finally, fall *NEP* (NEP_f) constituted a minor part of the yearly budget (5% of NEP_y in 1997–2008; –15% of NEP_y in 2009–2016) and their anomalies were not correlated with $NEPA_y$ (**Fig.4-3d–e**).

Some direct correlations with physiologic and weather variables appeared (**Tab.4-2**): *NEPA* was correlated with photosynthetic capacity anomalies (*AA*) in the vegetation season, while correlations with weather variables anomalies (air temperature, *PAR*, *VPD*) appeared only in spring. No significant correlation was found for $NEPA_f$.

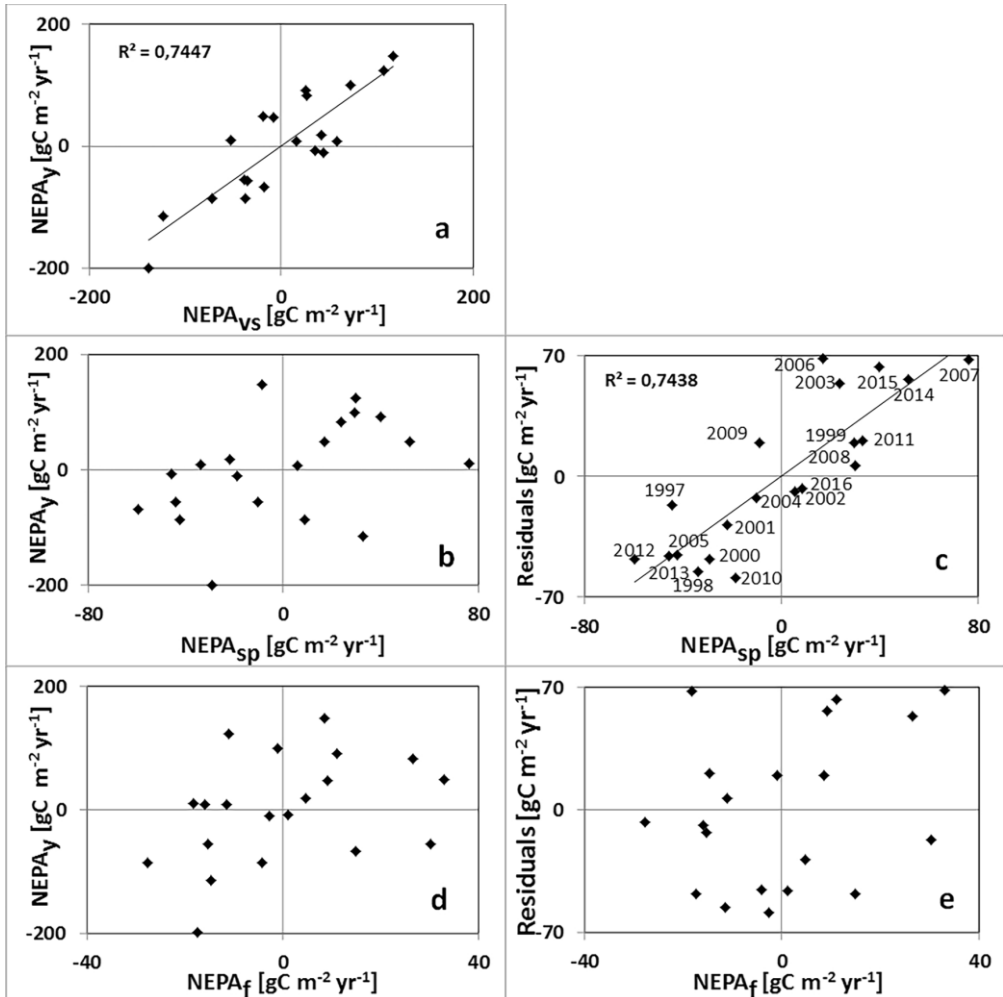


Figure 4-3: Relations between NEP anomalies computed on the whole year ($NEPA_y$) and on limited periods: Fig.4-3a: Vegetation season (vs, DOY 150–250); Fig.4-3b: Spring (sp, DOY 30–150); Fig.4-3d: Fall (f, DOY 250–330). Fig.4-3c and e: relations between the $NEPA_y - NEPA_{vs}$ relation residuals and $NEPA_{sp}$ (Fig.4-3c) or $NEPA_f$ (Fig.4-3e) anomalies.

As some correlations could be hidden by others, stepwise regressions were developed in order to investigate direct correlations more deeply. Stepwise regression steps between $NEPA_{vs}$ and main driving variables were presented (**Tab.4-3**, **Fig.4-4a–c**). As expected from **Table 4-2**, a significant correlation with the photosynthetic capacity (AA_{vs}) appears at step 1 (**Fig.4-4a**). At step 2, significant correlations were obtained between the residuals of this relation and Q and Ta anomalies. The former was retained as the most significant (**Fig.4-4b**). At step 3, no significant relations remained and the correlation with Ta anomaly disappeared. The

two- variable regression was thus the best and explained about 58% of the $NEPA_{vs}$ (**Fig.4-4c**).

An almost similar pattern was found for $NEPA_{sp}$ (**Fig.4-4d-f**) with the difference that the correlation with Q anomaly was larger than those with AA at the first step. At the end the main direct driving variables were the same for the two periods and explain about 50% of the variability.

Table 4-3: Stepwise regression: correlations between vegetation season and spring *NEP* anomalies and selected climate and physiological variables at each step of the regression. Significant correlations ($p < 0.05$) are indicated in bold. Table 3a: Vegetation season; Table 3b: Spring.

a	<i>Pr</i>	<i>T_a</i>	<i>R_d</i>	<i>Q</i>	<i>AA</i>	Model quality
<i>NEPA_{vs}</i>						
Rsq	n.s.	0.22	n.s.	n.s.	0.44	0.44
p	n.s.	0.04			0.002	0.002
Residuals Step 1						
Rsq	n.s.	0.26	n.s.	0.33		0.64
p	n.s.	0.02		0.01		0.001
Residuals Step 2						
Rsq	n.s.	n.s.	n.s.			
p						
b	<i>Pr</i>	<i>T_a</i>	<i>R_d</i>	<i>A₇₀₀</i>	<i>Q</i>	Model quality
<i>NEPA_{sp}</i>						
Rsq	n.s.	0.29	n.s.	0.29	0.36	0.36
p	n.s.	0.01		0.01	0.01	0.01
Residuals Step 1						
Rsq	n.s.	n.s.	n.s.	0.26		0.50
p	n.s.			0.02		0.01
Residuals Step 2						
Rsq	n.s.	n.s.	n.s.			
p						

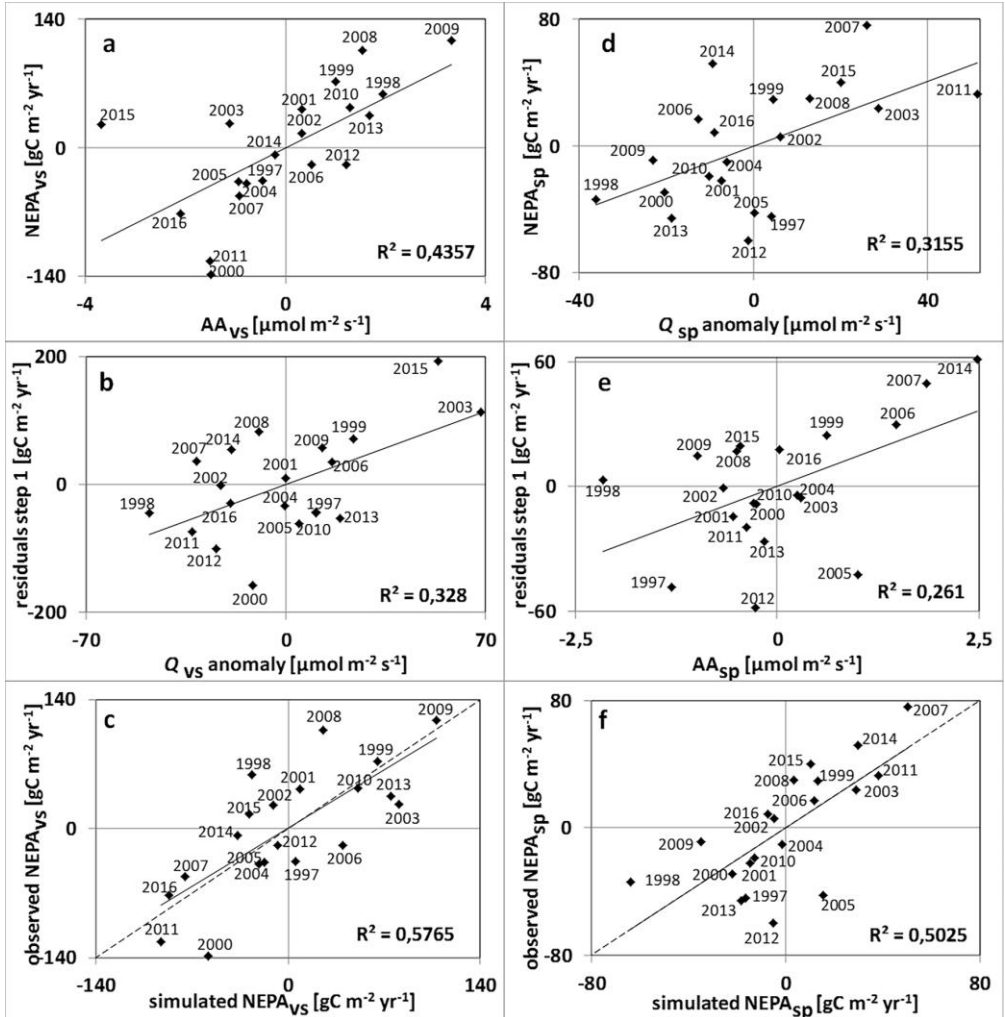


Figure 4-4: Stepwise regression. Dependent variable *NEP* anomaly (*NEPA*). Left column: vegetation season (*NEPA_{vs}*); right column: spring (*NEPA_{sp}*). Fig.4-4a-d: relation with best correlated variable at the first step. Fig.4-4b-e: relation between residuals of the first regression and best correlated variable at step 2. Fig.4-4c-f: relation between *NEPA* observations and estimations with the two-variable regression. The dotted line is the 1:1 line.

4.4.2.2. Lagged correlations

For each of the three periods, significant lagged correlations appeared between *NEPA* and some weather variable anomalies characterizing preceding year's vegetation season (between *DOY* 150 and 250 (y-1), **Fig.4-5a-c**, dashed ellipses). These correlations were more or less important according to the variable and the season considered; they were not all significant but obey to a similar pattern: correlations with *PAR*, air temperature and *VPD* anomalies were negative and those

with precipitation anomalies were positive and at least one of these variables had a significant correlation with *NEPA*.

A correlation of $NEPA_{sp}$ with the previous winter temperature anomaly (around *DOY* 1) is also clearly apparent, in addition to the direct correlation with all weather variables (*DOY* 50 and beyond), as discussed in Section “Anomaly analysis” (**Fig.4-5a**, dotted ellipse).

Finally, significant positive correlations between $NEPA_{sp}$ and temperature anomaly around *DOY* 155 of the preceding year (**Fig.4-5a**) and between $NEPA_f$ and weather conditions of the current year's vegetation season (*DOY* 160–200, **Fig.4-5c**) also appear.

Carry-over effects of preceding year weather conditions on *NEPA* operated through mechanisms which, supposedly, involve tree physiology. Considering that *AA* could be a tracer for these mechanisms, we also analyzed lagged correlations between weather variables and this variable (**Fig.4-5d–f**). For this analysis, years 1997 and 2000 were excluded, the first due to the absence of meteorological data before August 1996, the second because the strong *AA* observed for this year was clearly due to another cause (the bark beetle attack) that was independent of the weather conditions discussed here.

Although the correlations were less important, a similar coherent scheme appeared: lagged correlations with weather variable anomalies during the preceding vegetation season (*DOY* 150 ($y-1$)) were significant for AA_{vs} and AA_f (**Fig.4-5e–f**, dashed ellipses) but not for AA_{sp} (**Fig.4-5d**). The two first correlations confirm that carry-over effects could affect photosynthetic capacity. The absence of correlation in spring is not surprising: first this period covers the leaf initiation and growth and thus also depends on leaf unfolding dynamics; secondly, *AA* estimates during this period are strongly influenced by the conifers present in the sub-plot. Both contribute to blur a signal that could result from carry-over effects. Besides this, the positive correlation with winter temperature anomaly (around *DOY* 1) observed for NEP_{sp} (**Fig.4-5d**, dotted ellipse) could attest the impact of temperature on assimilation starting dates in the stand.

Finally a positive correlation between AA_{vs} and precipitation (main peak in *DOY* 60–70, **Fig.4-5e**, dotted ellipses) also appears.

A stepwise regression was also developed in order to quantify the impact of lagged effects on AA_{vs} and AA_f . However, it was limited to the first step as no significant relation remained at the second step. The best correlations at step 1 were obtained for both variables with previous vegetation season saturation deficit ($p=0.016$ and 0.034 for vegetation season and fall, respectively) (**Fig.4-6a** and **c**). In addition, AA_{vs} correlation with spring precipitation anomalies was presented on (**Fig.4-6b**).

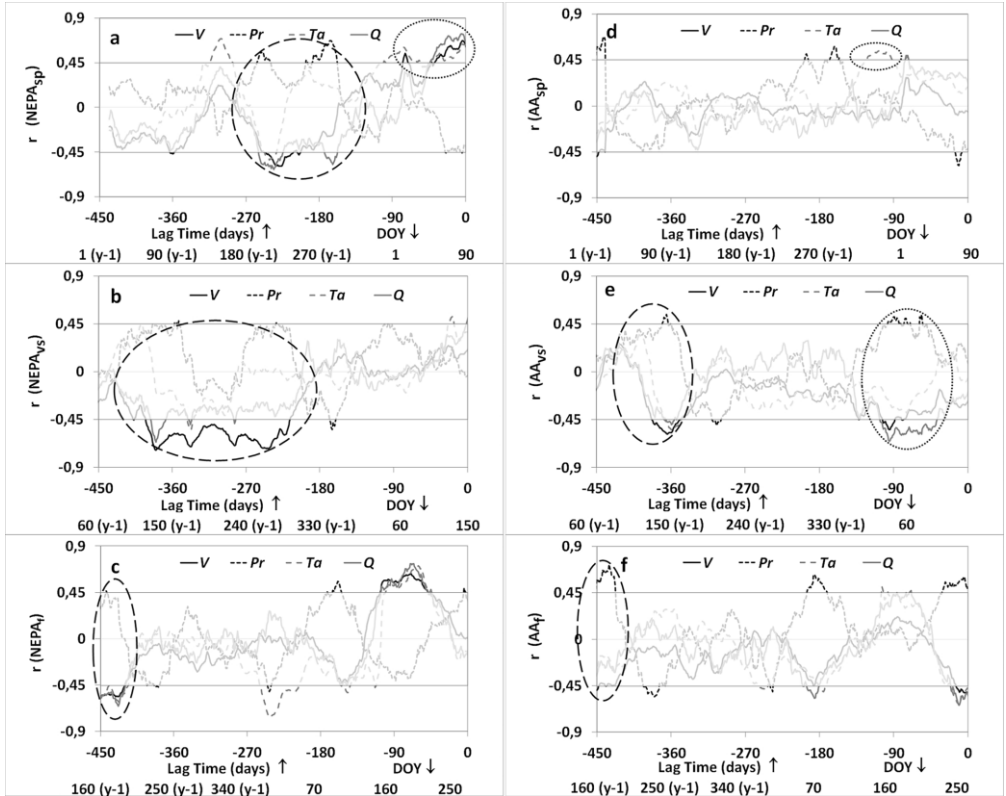


Figure 4-5: Lagged correlation between periodical *NEPA* or photosynthetic capacity anomaly (*AA*) and weather variables averaged over a two month moving window (the lag time represents the lag between the beginning of the considered period and the moving window; *DOY* represents the real date of the beginning of the moving window). Left column: *NEPA* during spring (Fig.4-5a), vegetation season (Fig.4-5b) and fall (Fig.4-5c). Right column: *AA* during spring (Fig.4-5d), vegetation season (Fig.4-5e) and fall (Fig.4-5f). The semi-transparent frame covers non-significant correlations. *V*: Vapour pressure deficits; *Pr*: Precipitation; *Ta*: air temperature; *Q*: *PAR*.

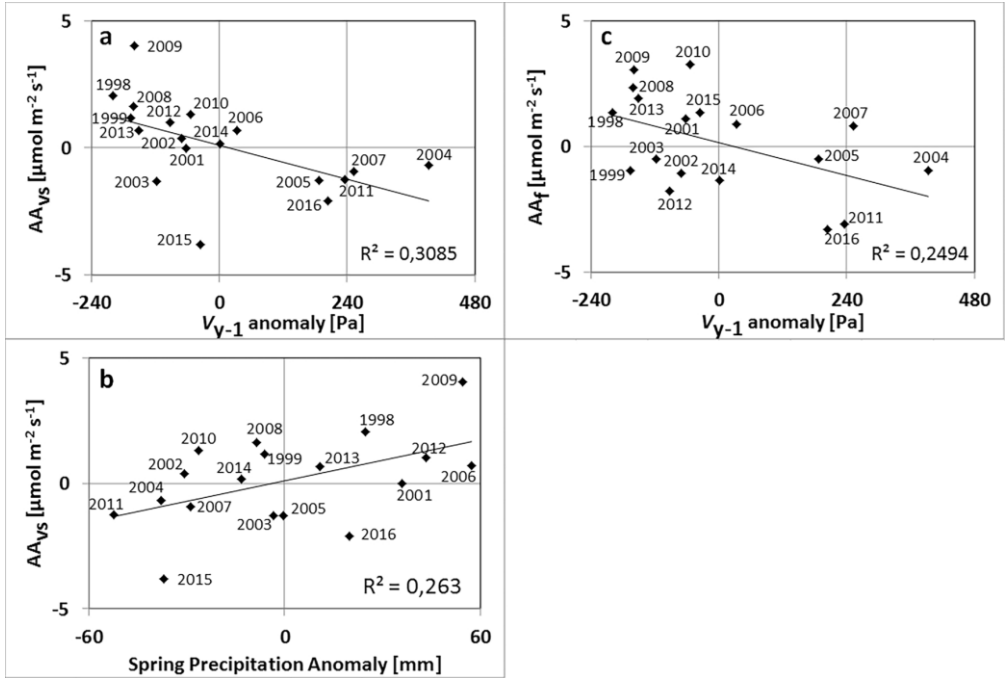


Figure 4-6: Lagged weather impacts on canopy photosynthetic capacity anomalies. Relations with preceding vegetation season's vapor pressure deficit anomalies (V_{y-1} , Fig.4-6a) and spring precipitation anomaly (Fig.4-6b), Fig.4-6c : Relation between spring AA and preceding vegetation season's vapor pressure deficit anomalies.

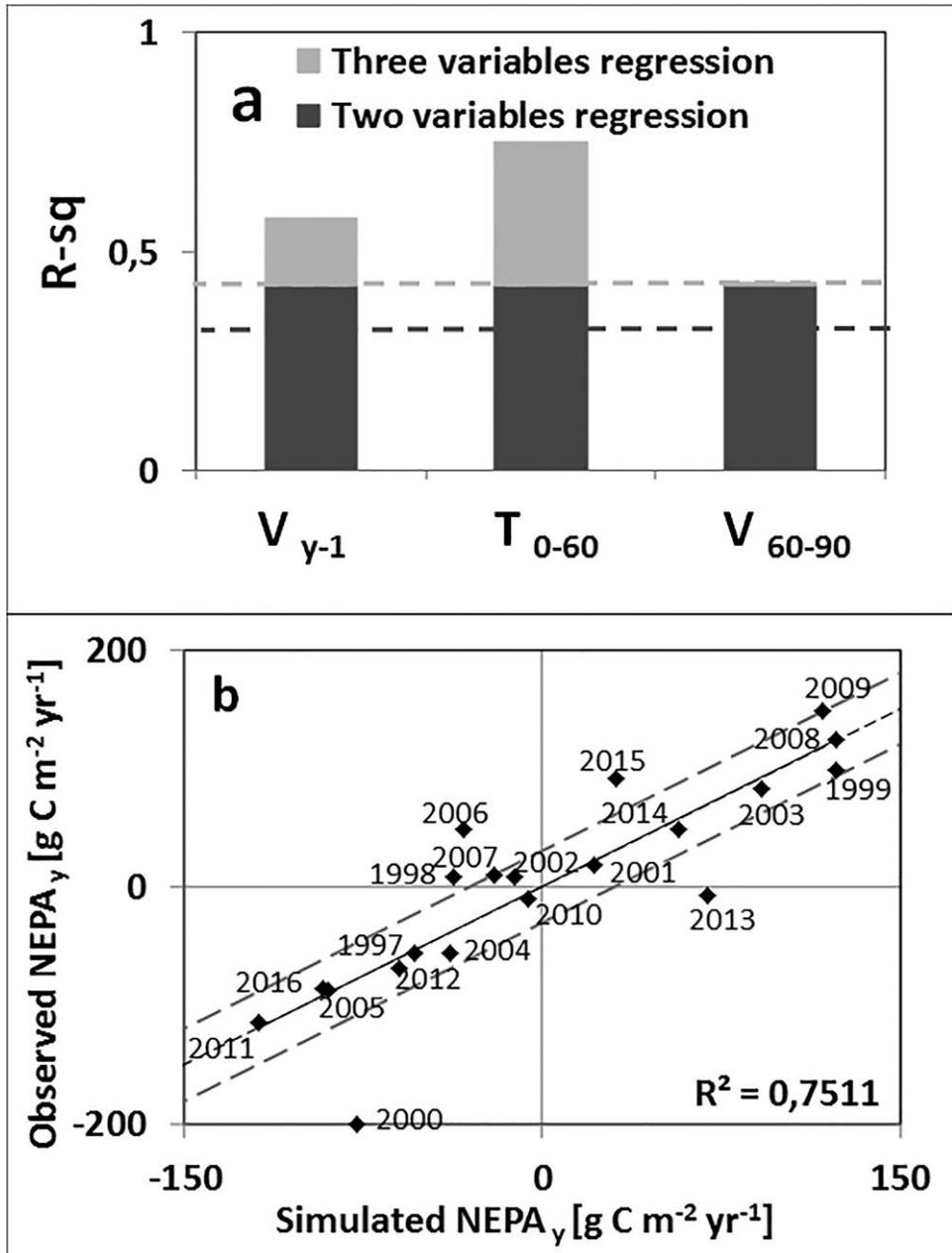


Figure 4-7: Main sequestration inter-annual variability drivers. Fig.4-7a: correlation coefficients of two variables (AA_{vs} , Q_{vs}) and three variables regressions (the third variable is either V_{y-1} , T_{0-60} or V_{60-90} , respectively). The dotted lines indicate the significance threshold ($p=0.05$) for each regression. Fig.4-7b: Best three variable regression: relation between $NEPA_y$ observations and simulations based on AA_{vs} , Q_{vs} and T_{0-60} . The black dotted line is the 1:1 line. The grey dotted lines represent the $\pm 30 g C m^{-2} yr^{-1}$ range, corresponding to the average uncertainty affecting anomalies.

4.4.2.3. *Synthesis: main sequestration inter-annual variability drivers*

In order to synthesize the impact of direct and carry-over effects on NEP_y inter-annual variability, a stepwise regression of $NEPA_y$ with all direct and lagged driving variables of seasonal $NEPA$ was developed in order to find the best predictors of NEP_y inter-annual variability. Step 1 and 2 showed that the most important driving variables were the photosynthetic capacity and the PAR during vegetation season as already suggested by the impact of these variables on $NEPA_{vs}$ (Fig.4-4a-b). At step 3 (Fig.4-7a), three variables were tested: T_{0-60} , V_{y-1} and V_{60-90} .

The best correlation improvement was obtained by adding early year temperature (T_{0-60} , Fig.4-5d). Inclusion of carry-over effects through the introduction of V_{y-1} did not improve the correlation so well, probably because its effect was already taken into account, through the A_{700vs} parameter. Finally, the correlation improvement brought at step 4 by introducing V_{60-90} as a fourth variable was very small. The three-variable regression (AA_{vs} , Q_{vs} and T_{0-60}) explained about 75% of the interannual variability and the difference between simulated and observed anomalies was lower than anomaly uncertainty ($30 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) for 15 years (Fig.4-7).

Finally, a significant relation was found between $NEPA_y$ and tree ring index based on beech wood increment (Fig.4-8).

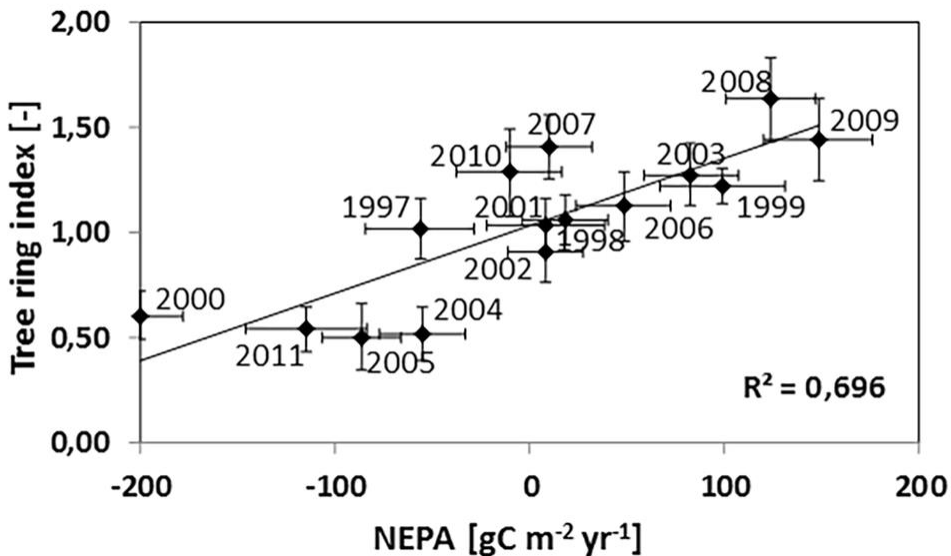


Figure 4-8: Relation between $NEPA_y$ and tree ring index computed on the basis of wood increment. Vertical error bars represent the standard error of the tree index ring mean and the horizontal bar, the uncertainty computed in Table 1.

4.5. Discussion

4.5.1. Significance of budgets and anomalies

The average NEP_y at VS ($411 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) was at the upper limit of the range found generally for temperate deciduous forests (between 160 and $390 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$; (Saigusa *et al.*, 2005; Göckede *et al.*, 2008; Granier *et al.*, 2008; Froelich *et al.*, 2015; Baldocchi *et al.*, 2018)). The value is probably not representative of a pure beech stand, as it was enhanced by the presence of conifers in the sub plot that assimilated carbon in winter and early spring, before leaf onset in the beech. Their impact could be roughly estimated by supposing that no assimilation should take place in the beech stand before leaf onset (early May) and thus the NEP during these days should be similar to those observed in January and February, when no assimilation takes place in the conifer. A rough estimate based on this assumption suggests an amplification of the uptake in the order of $80\text{--}130 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ compared to a pure beech stand. Finally, the large NEP difference before and after 2009 ($107 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) is probably because the measurement height change modified the relative contributions of coniferous and deciduous species in the footprint.

This suggests that, despite the caution taken during data selection and treatment, the absolute NEP_y values obtained at the Vielsalm site can be considered to be very sensitive to stand heterogeneity and hardly representative of a pure beech stand. The main sources of uncertainty are not linked with the eddy covariance method itself, but rather result from site heterogeneity. Such problems are probably shared by many sites as heterogeneity is a common feature of both natural and managed forests. Nevertheless, as these uncertainties are mainly systematic, anomalies are expected to be less affected by them and could be much more robust as long as the data treatment has taken these problems into account. In our case, the selection of a wind sector, the preferential use of look-up tables for data gap filling and the computation of anomalies by treating fluxes separately before and after the tower-raising constitute features essential for obtaining robust anomalies. The uncertainty on anomalies is in the order of $30 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. Even if not all uncertainty sources have been considered in our analysis, this estimate appears reasonable. The robustness of the anomaly data is corroborated further by their consistent relationships with weather and physiologic driving variables and their significant correlation with growth index (**Fig.4-8**). Despite the relation between tree ring index and $NEPA$ being not direct, as the former is also dependent on tree respiration and carbon allocation between the different tree organs, significant relations between these two variables can be expected, as shown by several authors (Babst *et al.*, 2014; Teets *et al.*, 2018).

4.5.2. Lagged effects on photosynthetic capacity

One of the most important results of this analysis is the highlighted carry-over effects on both $NEPA$ and AA as attested by the lagged correlations between these variables and weather variables (**Fig.4-5**). One effect is illustrated by the correlation

between preceding vegetation *VPD* and $NEPA_{vs}$ (**Fig.4-5b**), AA_{vs} (**Fig.4-5e**) and $NEPA_f$ (**Fig.4-5c**); the other by the correlations between early spring precipitation or *VPD* and AA_{vs} (**Fig.4-5e**).

4.5.2.1. *Impact of previous year weather*

Analyses of the impacts of previous year weather conditions on *NEP* remain scarce (Desai, 2014; Zielis *et al.*, 2014; Shen *et al.*, 2016) and report very different results: as Desai (2014) suggested that moisture stress in the prior season could inhibit photosynthesis in a temperate deciduous forest, Shen *et al.* (2016) suggested that increased precipitation on the previous year could decrease *NEP* of the current year in an arid savanna and Zielis *et al.* (2014) rather highlighted the role of minimum air temperature during the previous year spring in a subalpine forest dominated by conifers. This suggests the potential for multiple processes and different effects according to the ecosystem type.

Our observation of a negative correlation with preceding year *VPD* is in line with the observation by Desai (2014). It also corroborates different studies that highlight negative impacts of preceding year drought on *NPP* or tree growth (Granier *et al.*, 2008; Müller-Haubold *et al.*, 2013; Babst *et al.*, 2014; Latte *et al.*, 2016).

The mechanisms responsible of such delayed effects may be diverse. Bréda *et al.* (2006) suggested that severe droughts could induce damages to tree structures due to cavitation and affect xylem plasticity (decrease of sapwood area) that could alter tree functioning for several years. In addition to these structural changes, several authors (Bréda *et al.*, 2006; Meier and Leuschner, 2008; Müller-Haubold *et al.*, 2013) suggest that precipitation intensity could also influence the patterns of biomass allocation to wood, leaf and fruit production in beech, low precipitations favoring storage in reproductive rather than in vegetative organs. In addition, Hertel *et al.* (2013) suggested that, under water stress condition, beech trees could alter substantially their above-below ground carbon partitioning, favoring fine root development.

At *VS*, the occurrences of severe droughts are quite limited: even during the 2003 heat wave, the site was much lesser affected by drought than most of the other European sites (Ciais *et al.*, 2005; Bréda *et al.*, 2006; Granier *et al.*, 2007). Even if the hypothesis of structural changes cannot be discarded, this suggests that the hypothesis of biomass allocation dependency on water conditions is more likely to act regularly: during drier years, characterized by larger *VPD* and lower precipitation, the biomass allocation to leaf buds would be restrained. Meier and Leuschner (2008) suggested that the water limitation is stronger in summer when leaf buds are forming so that it leads to a reduction of the bud number and thus of next season leaf number. This would explain the negative impact on $NEPA$ of vegetation season *VPD* (V_{y-1}). No direct measurements of *LAI* or of leaf number were available at *VS* to confirm this hypothesis but it is corroborated by our observations of photosynthetic capacity (**Fig.4-6a-b**). The present analysis also cannot determine if the biomass was allocated preferentially to root or fruits. No

direct measurements of root development were available and the sole available information relative to fruit production was given at a regional scale: most intense masting years Wallonia (Comptoir forestier Wallon, personal communication) were found to coincide with the lowest NEP_y (2000, 2011) and highest NEP_y with absence of masting (1999, 2008). Similar observations have been made in beech forests by Pilegaard et al. (2011) in Denmark and Herbst et al. (2015) in Germany.

4.5.2.2. Impact of spring drought

A significant impact of spring drought on photosynthetic capacity was also observed (**Fig.4-5e** and **4-6b**). However, the correlation appears to be mainly driven by two years, one with dry spring (2015) and one with wet spring (2009). Impacts of spring drought on assimilation were found by some researchers: Latte et al. (2016) detected an impact of spring drought on tree ring growth on centennial beeches from Ardennes; Desai (2014) suggested that moisture stress at the beginning of the vegetation season inhibits photosynthesis; Müller-Haubold et al. (2013) found a positive influence of current year early summer precipitation on Net Primary Productivity and Meier and Leuschner (2008) suggested that spring water limitation could hinder leaf development. Wolf et al. (2016) explained the impact of spring drought, during the 2012 North American drought, by the early depletion of soil water resources during the warm spring that exacerbated water limitations during summer. However this explanation holds for climates characterized by a dry summer, which is not the case at VS where precipitations are present all the year. Anyway, the signal observed here is not clear enough to conclude definitely about this process.

4.5.3. Drivers of NEP_y inter-annual variability

Contrary to many sites, no significant trend (Urbanski *et al.*, 2007; Pilegaard *et al.*, 2011; Froelich *et al.*, 2015) or lagged autocorrelation (Baldocchi *et al.*, 2018) in NEP_y was found and the inter-annual NEP_y standard deviation ($91\text{--}95\text{ g C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$) is in the range of observations for temperate deciduous forests ($100\text{ g C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ (Baldocchi *et al.*, 2018)).

As suggested by Desai (2014), the NEP_y inter-annual variability, especially at VS, cannot be attributed to a unique cause, which explains the poor quality of single variable regression with NEP_y . Biotic influences, often driven by lagged weather effects, may contribute to inter-annual changes.

The most intense $NEP_{A,y}$, in 2000 ($-200\text{ g m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$), resulted from the bark beetle attack that reduced the leaf surface and even led to tree destruction. A comparable attack with a comparable impact on NEP_y had been observed in 1998 in a Danish beech forest by Pilegaard et al. (2011). This is clearly a biotic effect but La Spina et al.(2013) also showed that such attacks are favoured by early frost events for which the trees are physiologically unprepared and which makes them more vulnerable. Such an exceptional early frost event had indeed been observed at VS in November 1998 (between DOY 321 and 343) and never reiterated during the 20 year period. This suggests that the biotic effect was in fact induced by a lagged meteorological

effect. At *VS*, the insect attack was partly captured by our measurements and expressed by A_{700vs} and A_{700f} reductions (**Fig.4-4a**). This reduction however was not strong enough to fully explain the NEP_y (**Fig.4-7**). Interestingly, the effects of the insect attack did not propagate to the following years as both NEP_y and A_{700vs} appeared unaffected in 2001 and later (**Fig.4-4a** and **4-7**), supposedly due to the subsequent leaf development in the remaining trees.

Vegetation season photosynthetic capacity (A_{700vs}) and *PAR* appeared to be the most important driving variables of *NEP* inter-annual variability at both vegetation season and whole year scales. They both explain 58% of NEP_{vs} (**Fig.4-4c**) and 42% of NEP_y variability. In particular, photosynthetic capacity variations mainly explained the larger NEP_{vs} and NEP_y in 1999, 2008 and 2009, despite average *PAR* conditions for the two latter years and the lower NEP_y in 2005, 2011 and 2016 (**Fig.4-4a**). Here again, a biotic effect, illustrated by the A_{700} variability, appears mainly driven by preceding year water conditions (Section “Lagged effects on photosynthetic capacity”) suggesting that the carry-over effect of preceding year water shortages would be a key driver of NEP_y inter-annual variability. Photosynthetically active radiation also impacts NEP_{vs} and NEP_{sp} , although the former correlation is hindered by correlation with A_{700} and only appears at stepwise regression step 2. It is, however, remarkable that extreme NEP_y and NEP_{vs} corresponded more to extreme photosynthetic capacities than to extreme *PAR*. Especially, the sunniest years (2003, 2015) are not associated to the largest NEP_y , despite exceptional high sunlight for these years (**Fig.4-4b**). This is due to an important A_{700} reduction (**Fig.4-4a**), possibly driven by the carry-over effects but also by drought conditions during the current vegetation season that could have induced partial stomatal closure, as observed previously (Aubinet *et al.*, 2001). Conversely, the NEP_y of the cloudiest year (1998, **Fig.4-4b**) was not as low as expected but rather closer to the average, which could also be explained (at least partly) by the high A_{700vs} for this year (**Fig.4-4a**).

An impact of *PAR* on temperate deciduous forests NEP_y inter-annual variability is not a common feature (Baldocchi *et al.*, 2018). Although *PAR* appeared to be the main *NEP* driving factor at daily and seasonal scales, it is often not influential at the inter-annual scale. The correlation observed here may be because the *VS* is situated in a region where light is the most important net primary productivity limiting factor (Churkina and Running, 1998). This is corroborated by the fact that the two other deciduous forest sites where Baldocchi *et al.* (2017) reported an impact of *PAR* on assimilation (*i.e.*, Borden in Southern Ontario, Froelich *et al.* (2015) and Alice Holt Research Station in South Eastern England, Wilkinson *et al.* (2012)) are also situated in regions with similar constraints (Churkina and Running, 1998).

Winter air temperature also has a significant impact on NEP_y through its impact on NEP_{sp} (**Fig.4-5a** and **Fig.4-7a-b**), high winter and early spring temperatures favoring precocious assimilation. This was especially the case in 2007, 2008 and 2014 when very mild winter conditions prevailed (temperature anomalies for Jan–Mar: 2.7 °C,

1.9 °C and 2.8 °C, respectively) while in 1997, 2005, 2012 and 2013 colder temperatures (temperature anomalies for Jan–Apr: –1.2 °C, –1.4 °C, –0.5 °C and –1.4 °C, respectively) resulted in lower NEP_y precocity. In particular, it is interesting to note that as 2007 appears on the whole to be a normal year with a small NEP_y anomaly, it was one of the most atypical years of the 20 year period; characterized on one hand by an exceptionally mild winter and spring, which favoured early assimilation and on the other hand by the third cloudiest vegetation season. Consequently, the small NEP_y anomaly results from the compensation of two strong opposite (and independent) anomalies: positive in winter and early spring and negative during the vegetation season.

A dependence of NEP_y on NEP_{sp} (or, indirectly, on season length) was also observed at most deciduous sites (Saigusa *et al.*, 2005; Urbanski *et al.*, 2007; Granier *et al.*, 2008; Pilegaard *et al.*, 2011). Let note however that, at VS, spring assimilation operates before leaf onset in the beech and is thus more likely due to assimilation by the conifers spread in the beech sub-plot than to a precocious leaf out in the beech.

No clear impact of current year vapor pressure deficit and of dark respiration has been found, which could appear surprising. This would suggest that water stress affects carbon sequestration rather through indirect processes involving bud leaf formation than through direct processes involving stomatal closure. The absence of correlation between dark respiration and NEP_y (**Tab.4-3**) suggests, as does the whole present study, that the NEP_y inter-annual variability was much more driven by assimilation than by respiration, in line with Baldocchi *et al.* (2018).

It is probable that, in view of the complexity of the mechanisms underlying NEP_y inter-annual variability, not all causes have been identified. In particular, over five years, the residuals of the relation between NEP_y and driving variable anomalies remained larger than their uncertainty (**Fig.4-7**). Among the different possible causes of discrepancy, we identified a possible impact of fall NEP (2000, 2006, 2015), uncertainties in the A_{700} estimate due to insufficient data (2013), or the difficulty of statistical regressions to account for the exceptional character of an event (the insect attack in 2000). No plausible explanation was found for the fifth year (1998).

Finally, the study did not address the question of management. The forest underwent several thinning and tree cut events during the observation period. However, no information about the exact dates, location and thinning intensity were available, making this analysis impossible at VS. It is thus possible that some of the unexplained anomalies are due to management, although Granier *et al.* (2008), who studied another beech forest, showed that the thinning impact was limited.

4.6. Conclusions

This study suggests that uncertainties affecting carbon budgets at heterogeneous sites may be large and do not directly result from the eddy covariance method but from the heterogeneity itself. Uncertainties linked to the eddy covariance method (random variability, u_* correction, frequency correction, data gap filling) only amounted to 7–11 g C m⁻² yr⁻¹ for the long-term budgets, while uncertainty linked to heterogeneity may be up to several hundreds of g C m⁻² yr⁻¹. The tower height increase at *VS*, from 40 to 52m in 2009, induced a 100 g C m⁻² yr⁻¹ difference in the NEP_y and the presence of isolated conifers in the beech subplot induced a bias for NEP_y , estimated to about 80–130 g C m⁻² yr⁻¹ compared to a pure beech stand.

If this questions the accuracy of heterogeneous forest annual budgets, this is not the case with yearly anomalies that are much more robust, provided a careful treatment is developed. In the present case, the treatment included the selection of a wind sector focusing on the target species (beech sub plot), the use of a data gap filling procedure centered on look up tables in order to avoid a biased selection of meteorological conditions and the computation of yearly anomalies considering measurement height changes during the experiment. As a result, uncertainties for anomalies (mainly resulting from eddy flux measurement and computation) are estimated to amount to about 30 g C m⁻² yr⁻¹. Even if we cannot guarantee that all impacts of stand heterogeneity were removed from anomaly estimates (specifically, the NEP_{sp} inter-annual variability is still suspected to be linked to conifer activity), a sufficiently robust data set was obtained in order to highlight causes of NEP_y inter-annual variability.

The causes of NEP_y inter-annual variability were found to be multiple, but the main causes were carry-over effects. The effects of water limitations during the preceding vegetation season were especially apparent in 2004, 2005, 2007, 2011 and 2016 while the effect due to the early frost, in November 1998 was the 2000 bark beetle attack that provoked the largest NEP deficit of the 20 year period. Both effects significantly affected the photosynthetic capacity and NEP_y . To our knowledge, such legacy effects have not been reported in long-term eddy covariance studies and it would be interesting to test their impact at other sites.

Other causes of inter-annual variability were *PAR* during the vegetation season and winter temperature.

4.7. Supplementary material

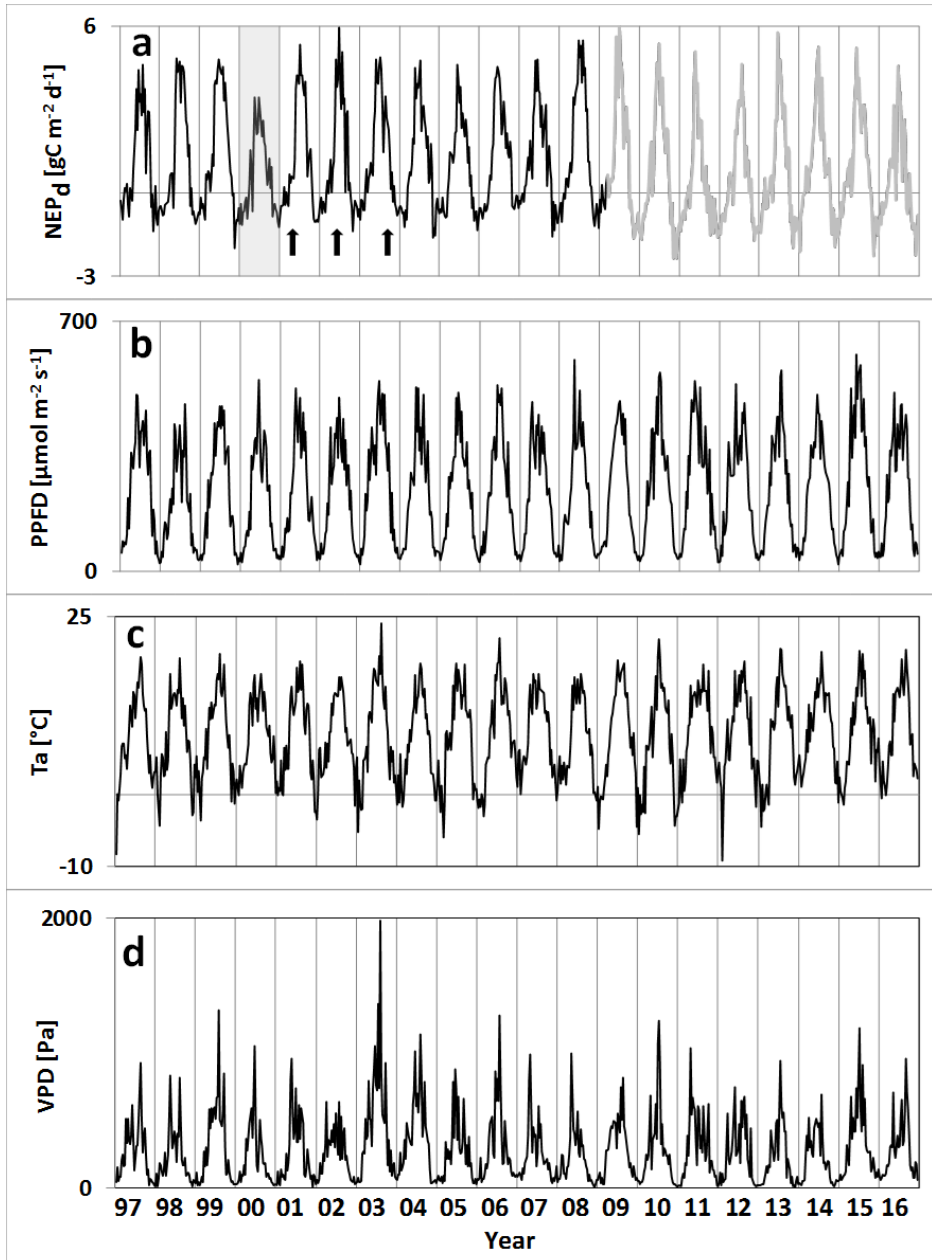


Figure 4-9: SM1: Time series of *NEP* (Fig.4-9a) and of main meteorological variables (Fig.4-9b to 4-9d). In Fig.4-9a, the grey rectangle indicates the year with the beetle attack, the arrows indicate thinning episodes and the color change in the time series indicates the measurement height change.

Table 4-4: SMI. : Statistics for available data.

Total	350638	350638	100 %	350638	350638	100 %
	Procedure without storage gap filling			Procedure with storage gap filling		
Available data	Eliminated by criterion	Remaining after criterion		Eliminated by criterion	Remaining after criterion	
Missing Fc	64012	286626	81. 7%	64012	286626	81. 7%
Add.	46255	240371	68. 6%	163	286463	81. 7%
Missing Sc						
Direction criterion	98794	141577	40. 4%	118163	168300	48. 0%
U* criterion	51281	90296	25. 8%	60739	107561	30. 7%

Table 4-5: SMII. : Yearly repartition of data gaps

Year	Without storage data gap filling		With storage data gap filling	
	# Gaps	% available data	# Gaps	% available data
1997	12887	26.6	12796	27.2
1998	11244	36.0	10953	37.7
1999	11509	34.5	11380	35.2
2000	10695	39.1	10396	40.8
2001	11336	35.5	10983	37.5
2002	12436	29.2	12044	31.4
2003	14378	18.2	13112	25.4
2004	14383	18.1	12981	26.1
2005	11796	32.9	11595	34.0
2006	12335	29.8	11858	32.5
2007	12350	29.7	11065	37.0
2008	11065	37.0	10667	39.3
2009	17568	0.0	12752	27.4
2010	15495	11.8	12825	27.0
2011	12107	31.1	12101	31.1
2012	13493	23.2	12240	30.3
2013	13858	21.1	13194	24.9
2014	13723	21.9	13620	22.5
2015	13720	21.9	12749	27.4
2016	13916	20.8	13766	21.6

5.

Variabilité interannuelle de la phénologie

5. Variabilité interannuelle de la phénologie

“Increasing temperatures over an 18-year period shorten growing season length in a beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forest”

Quentin Hurdebise^{a,*}, Marc Aubinet^a, Bernard Heinesch^a, Caroline Vincke^b

Corresponding author: quentin.hurdebise@uliege.be

^aTERRA, University of Liege, Gembloux, Belgium

^bEarth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgium

Accepted by *Annals of Forest Sciences*.

5.1. Abstract

The mechanisms controlling temperate forest phenology are not fully understood, nor are the impacts of climate change and the consequences for forest productivity.

The aim of this paper is to contribute to the understanding of how temperate forest phenology and net ecosystem productivity (*NEP*) interplay and respond to temperature and its evolution.

Indicators of leaf phenology and productivity dynamics at the start and the end of the growing season, as well as combinations of these indicators (length of the growing season), were derived from a long term (1997-2014) dataset of eddy covariance and light transmission measurements taken over a mature beech-dominated temperate forest.

The start and the end of the growing season were correlated to spring (and autumn, for the end) temperatures. Despite no trends in annual average temperatures being detected during the observation period, April and November temperatures significantly increased. As a result an earlier but slower start and an earlier end, inducing a shorter length of the growing season, were observed over the studied period. The first shift positively impacts the mixed forest *NEP* but is mainly related to the presence of conifers in the subplot. The earlier end of the growing season, more related to beech phenology, negatively impacts the forest *NEP*. Overall, these two effects partially compensate each other, leading to a non-significant impact on *NEP*.

Increasing temperatures over the 18-year studied period shortened the growing season length, without affecting significantly the mixed forest *NEP*. However, as beeches are only affected by the earlier end of the growing season, this suggests a phenologically driven beech productivity reduction in the forest.

5.2. Introduction

The climate on Earth is changing. Between 1850 and 2013, the global surface temperature increased by 0.8°C. This increase was more pronounced in Europe (1.3°C) and even more for Belgium (2.4°C) (Brouwers *et al.*, 2015). This rise occurred in all seasons but is especially higher in spring (Zohner and Renner, 2019), *e.g.* +3.0°C for Belgium (Brouwers *et al.*, 2015). Not only is the absolute temperature increasing, but also the temperature variability across Europe (Huntingford *et al.*, 2013) especially in spring (Matiu *et al.*, 2016). In response, temperate forest phenology is also changing. The last decades have globally seen an advance in the start of the growing season and a corresponding lengthening of the growing season (Liu *et al.*, 2018). At the end of the growing season, either earlier (Fu *et al.*, 2014) or later (Schieber *et al.*, 2017) senescence have been reported (Chen *et al.*, 2019).

In this context, understanding the variability of temperate forest net ecosystem productivity (*NEP*) requires not only the monitoring of weather conditions but also of forest phenology through the years (Richardson *et al.*, 2012). Phenology can be tracked by using phenological indicators, such as leaf out or fall dates, derived from various datasets (terrestrial survey, phenological camera, satellite pictures, meteorological data, *etc.*). Thanks to all the data collected and the analysis realized, huge breakthroughs have been made in the comprehension of the mechanisms controlling temperate forest phenology.

At the start of the growing season, phenology is mainly controlled by three factors: temperature, day-length, and winter chilling (Vitasse and Basler, 2013; Pope *et al.*, 2014). Different tree species can be more or less sensitive to each of the three factors (Körner *et al.*, 2010). For example, beech (*Fagus sylvatica* L.) is known to have a lower sensitivity to temperature than species such as *Quercus sp.* and *Picea sp.* (Vitasse *et al.*, 2009; Cole and Sheldon, 2017), to have higher chilling requirements, a higher sensitivity to day-length (Basler and Körner, 2014; Zohner and Renner, 2015) and thus a lower leaf out inter-annual variability (Zohner and Renner, 2014). Other factors may be involved such as a genetic differentiation between tree individuals (Vitasse *et al.*, 2010), tree maturity (McMillan and Goulden, 2008), previous year's weather conditions (Fu *et al.*, 2014), spectral composition of incoming light (Brelsford *et al.*, 2018), soil properties (Arend *et al.*, 2015), *etc.*

At the end of the growing season, contradicting reports are found in the literature concerning the control of leaf senescence and fall (Chen *et al.*, 2019). According to the location and the period considered, leaf senescence has been related to environmental variables (temperature, precipitation, photoperiod) during spring, summer, autumn, or a combination of these periods (Körner *et al.*, 2010; Vitasse *et al.*, 2010; Fu *et al.*, 2014; Estiarte *et al.*, 2015). Antagonistic effects of growing season and autumn temperature have been reported (Archetti *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2018; Xie *et al.*, 2018; Zohner and Renner, 2019). The relative and qualitative roles of the different periods and environmental variables remain unclear, especially for *in*

situ measurements on mature trees. The impacts of climate change on phenological events is therefore not fully understood (Fu *et al.*, 2014; Gallinat *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2016, 2018) nor are the impacts of the phenological events on forest *NEP* (Richardson *et al.*, 2010; Crabbe *et al.*, 2016; Zohner and Renner, 2019).

Temperate forest *NEP* is known to be related to the incoming solar radiation at daily and seasonal scales. However, beyond these scales this single meteorological variable does not explain variability of temperate forest *NEP* (Desai, 2014) and other variables need to be considered such as phenology, photosynthetic capacity, previous year's weather conditions, biotic stress, *etc.* (Aubinet *et al.*, 2018).

NEP is well known to interplay with leaf phenology at annual and inter-annual scales (Morecroft *et al.*, 2003; Keenan *et al.*, 2014), notably in European beech forests (Pilegaard *et al.*, 2011), even if leaf phenology and *NEP* dynamics may differ (D'Odorico *et al.*, 2015; Fu *et al.*, 2017) due to their different responses to environmental cues (Bauerle *et al.*, 2012; Zohner and Renner, 2019). The length of the growing season is one determinant of annual *NEP* in deciduous broadleaf temperate forests (Barr *et al.*, 2009; Fu *et al.*, 2017). This was shown specifically for pure beech forests in Europe (Granier *et al.*, 2008; Pilegaard *et al.*, 2011). Influences of spring (Richardson *et al.*, 2009), or autumn (Wu *et al.*, 2012; C. Wu, Chen, *et al.*, 2013; C. Wu, Gough, *et al.*, 2013) phenological events on annual *NEP* have also been reported. It seems clear that patterns differ between sites (Crabbe *et al.*, 2016) and between years, even for a given site, making it difficult to explain the interactions between temperature, phenology, and *NEP*. Continuous *in situ* monitoring is still necessary to improve the understanding of current temperate forest phenological shifts (Xie *et al.*, 2018) and their consequences for *NEP*.

This work uses the phenological and *NEP* data available from an eddy-covariance site (Vielsalm site, east Belgium), a long-term (more than 20 years of continuous monitoring) observation station located inside a mixed temperate forest dominated by beeches, to address the following questions:

- Can variability of leaf phenology (leaf out and fall) and net ecosystem productivity dynamics (carbon uptake increase and decrease) be explained by temperature?
- How variable and inter-related were leaf dynamics and carbon uptake dynamics during the last two decades?
- How did the variability of these dynamics impact the net ecosystem productivity?

5.3. Materials and methods

5.3.1. Site description

The Vielsalm site is located in the Ardennes region in eastern Belgium (50°18'18'' N, 5°59'53'' E) at an altitude around 470 m, inside a mature mixed forest. Beech (*Fagus sylvatica* L.) dominates the forest between 180 and 330°N of azimuthal direction (59% of the trees in a 1 ha wind sector) in the main footprint of the CO₂ flux measurements (Aubinet *et al.*, 2018). Other species present are silver fir (16%), *Abies alba* Miller; Norway spruce (10%), *Picea abies* (L.) Karst.; Douglas fir (5%), *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco; Western hemlock (5%), *i.e.* *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.; and Scots pine (5%), *Pinus sylvestris* L.. The maximum leaf area index (LAI_{max}) was equal to 5 in 2010 and 2011 (Soubie *et al.*, 2016). Beech characteristics are given in **Table 5-1**. They were planted in 1908. The mean height for beeches did not change significantly between 1996 and 2014. The understory vegetation is very sparse, if not absent, in the beech subplot. Soils in the region are deep (>100 cm) dystric cambisol and a slight slope of 3% is present in the north westerly direction. The climate is temperate with an annual mean temperature of 8.4°C and an annual rainfall of 1000 mm. More site characteristics can be found in previous papers (Aubinet *et al.*, 2001, 2018).

Tableau 5-1: Mean canopy height (m) and mean diameter at breast height (cm) in 1996, 2009 and 2014 for 24 beeches higher than 20 m in a 200 × 60 m West-East-orientated rectangle around the tower. Standard deviations are given in parentheses.

Table 5-1: Mean canopy height (m) and mean diameter at breast height (cm) in 1996, 2009 and 2014 for 24 beeches higher than 20 m in a 200 × 60 m West-East-orientated rectangle around the tower. Standard deviations are given in parentheses.

Parameter	1996	2009	2014
Diameter at breast height (cm)	54.8 (±5.5)	44.2 (±5.9)	45.8 (±6.0)
Mean canopy height (m)	29.3 (±2.2)	28.1 (±1.8)	27.8 (±2.0)

5.3.2. Site instrumentation and CO₂ flux computation

In addition to classical eddy covariance (CO₂ concentration and wind speed) and climatic variable measurements (air pressure, rainfall, global and net radiation, moisture and temperature at different levels in the air, *etc.*), photosynthetically active radiation (*PAR*) measurements were made using *PAR* sensors (Delta T QS, Cambridge, UK) located above and under the canopy (Aubinet *et al.*, 2002). From 1997 to 2009, eight *PAR* sensors were placed below the canopy (*PAR_b*) at 0.5 m above ground level and placed at 5 meter intervals along a north-south transect in the beech subplot. The dynamics of the *PAR* above and under the cover is illustrated in annex (**Fig.5-6**). In 2009 the eddy covariance tower was replaced and *PAR* sensors were removed during the operation. After 2009, two sensors were added and all the sensors were moved and grouped by five in a cross-shape, still in the beech-dominated subplot. For the full measurement period, a *PAR* sensor was installed at

the top of the eddy covariance tower (PAR_a). In 2009, all the sensors were recalibrated before being reinstalled. Data were collected every 30 s but were stored as half-hourly means. A more detailed site instrumentation description can be found in the above-mentioned papers. In 2009, the tower was raised from 40 to 52 m. The impact of this change on the measurements has been described in detail by Hurdebise *et al.* (2017). The procedure used for data acquisition, CO_2 flux computation and correction is described in a recent paper (Aubinet *et al.*, 2018). This analysis focuses on the period from 1997 to 2014. Raw data are available on the FLUXNET website (De Ligne *et al.*, 2015), except the PAR data which are available on Mendeley data (Hurdebise, 2019).

Only the data from the wind sector dominated by beech (from 180 to 330°N) were selected in order to limit the influence of tree species heterogeneity on NEP . A site-dedicated data gap filling was developed (Aubinet *et al.*, 2018). Besides heterogeneity, this gap filling takes into account the tower height change and the climate bias due to the weather disturbance regime associated to south-west winds in Western Europe.

5.3.3. Leaf phenology indicators derived from PAR measurements

Based on the PAR measurements, the relative light transmission (RLT , (Pilegaard *et al.*, 2011)) through the forest was computed for each sensor and for each selected half-hour as the ratio PAR_b/PAR_a . Data corresponding to low radiation ($PAR_b < 5 \text{ W/m}^2$ or $PAR_a < 100 \text{ W/m}^2$) were removed. The threshold used corresponds to 10% of the value typically observed during a bright day. By doing so around 40% of the data was removed. Daily RLT was estimated for each sensor as the median (less sensitive to extreme values (due to sunfleck) than the mean) of the half-hourly PAR_b/PAR_a ratio in a twenty day window centered on the considered day. In order to avoid artificial inter-annual variability due to sensor weathering or set up changes, these values were normalized (RLT_{corr}) by subtracting the minimal ratio observed on the corresponding year and dividing the result by the ratio range of this year. Finally, the days of the year (DoY) when 80% and 20% of the maximal RLT_{corr} value were reached were identified for each sensor and the mean DoY between sensors were defined as the leaf out start and end (LO_S and LO_E) and the leaf fall end and start (LF_E and LF_S) days, respectively (Fig.5-1). The differences between these phenological indicators were then computed ($LO_L = LO_E - LO_S$ and $LF_L = LF_E - LF_S$). The LO_L and LE_L were referred to as the length of the leaf out and fall periods, respectively. The length of the leafed period (L_L) was defined as $LF_S - LO_E$. Furthermore, the relationships between leaf phenology indicators were investigated using correlation matrices.

5.3.4. Productivity dynamics indicators

Productivity dynamics indicators were derived from the dynamics of daily net ecosystem productivity (NEP). Similar to RLT measurements, daily NEP (NEP_{day}) values were smoothed using a one month mobile window and normalized to obtain a relative signal ($RNEP$) varying between 0 and 1. The length of the smoothing

window was larger for *RNEP* than for RLT_{corr} (30 instead of 20 days), due to the higher variability observed in daily *NEP*. The days of the year when *RNEP* reached 20% and 80% of the maximum of *RNEP* value for the first and last time were defined as carbon uptake increase start and end (CUI_S and CUI_E), and carbon uptake decrease start and end (CUD_S and CUD_E), respectively (Fig.5-1). The length of the carbon uptake period (CU_L) was defined as $CUD_S - CUI_E$. Similarly as for *RLT* measurements, the use of relative instead of fixed thresholds (Richardson *et al.*, 2010) provides indicators that are insensitive to set up changes (in this particular case, the 2009 measurement height change). Furthermore, the relationships between productivity dynamics and between these dynamics and leaf phenology indicators were investigated using correlation matrices.

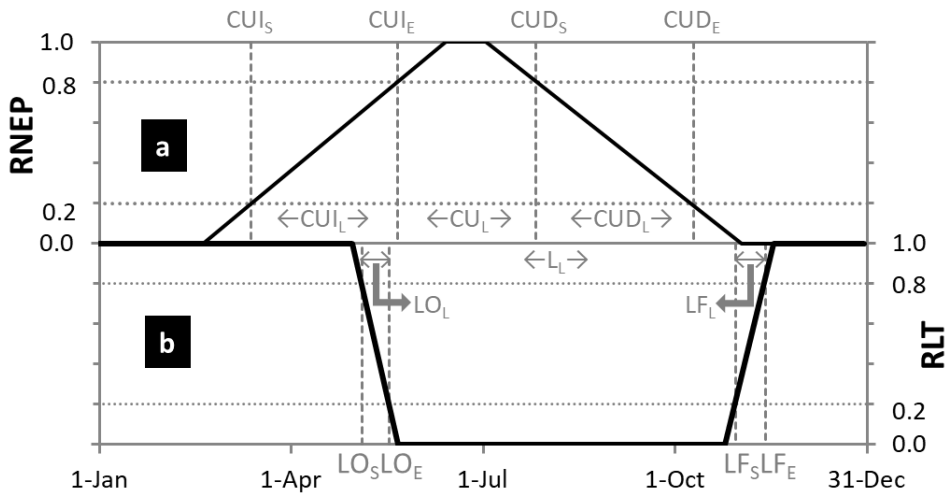


Figure 5-1: Schematic view of the dynamics of *RNEP*, the relative net ecosystem productivity (a) and of *RLT*, the relative light transmissivity (b). The different leaf phenology indicators derived from *RLT* are presented in the lower part, while the different productivity dynamics indicators derived from *RNEP* are presented in the upper part. The abbreviations “*LF*”, “*LO*”, “*CUP*”, and “*CUD*” refer to “leaf fall”, “leaf out”, “carbon uptake increase” and “carbon uptake decrease”, respectively. The subscripts “*S*”, “*E*” and “*L*” refer to the “start”, the “end” or the “length” of the phenological phases mentioned above.

5.3.5. Temperature dependencies and temporal trends

Temporal trends of the leaf phenology and productivity dynamics indicators at an inter-annual scale were analyzed using linear regression.

The relationships between the above-mentioned indicators and the mean air temperature during different periods were analyzed using a stepwise regression. In order to do so, a moving and expandable temperature averaging window was used. The start of the averaging window varied between January 1 and the mean value of the phenological indicators considered, with a step of one week (seven days). The length of the averaging window varied between 3 weeks and 5 weeks, with a one

week step. For each indicator, the correlation coefficients of all the regressions between the considered indicator and temperatures averaged on all possible averaging windows were stored in a 2D matrix (where the columns correspond to the start of the averaging window and the rows correspond to the length of the averaging window) and displayed in a correlogram using a color scale.

Among all the regressions, the best was kept, its residuals were computed, and their correlation with temperatures averaged on all possible temperature averaging windows was again tested and so on until no more significant ($p\text{-val} < 0.05$) relationship was found.

Finally, the significance of temperature temporal trends was tested for all the possible temperature averaging windows and the correlation coefficients of these trends were presented in a correlogram.

In addition, chilling and forcing requirements were evaluated by computing the number of chilling and forcing days (Vitasse and Basler, 2013), *i.e.* the days with average temperature below 5°C from the 1st November to leaf out and above 5°C from 1st January to leaf out, respectively.

5.4. Results

5.4.1. Year to year variability

The mean value and the range of the different phenological indicators are given in **Table 5-2** and synthesized in **Fig.5-2** and **Fig.5-3**.

Productivity dynamics indicators are generally significantly earlier (CUI_S , CUD_S) or longer (CUI_L , CUD_L) than the corresponding leaf phenology indicators (LO_S , LF_S , LO_L , LF_L). The difference between these indicators will be discussed in **Section 5.4.3**. Significant long term trends were observed. The characteristics of these trends are given in **Table 5-2** and synthesized in **Fig.5-2**, while **Fig.5-3** presents the time evolution of different phenological indicators.

The mean temperatures at the start (from DoY 92 to 120) and at the end (from DoY 295 to DoY 328) of the growing season have both significantly increased by 0.18 and 0.14°C.yr⁻¹ (3.2 and 2.5°C over the studied period), respectively (**Fig.5-4**). At the same time significant advances were observed for the start of the carbon uptake increase and decrease (1.61 and 2.07 day.yr⁻¹ (29 and 37 days over the studied period) for CUI_S and CUD_S , respectively), as well as for leaf fall start (0.65 day.yr⁻¹ for LF_S (12 days over the studied period)). As a result, a significant decrease over time was observed for the length of the carbon uptake and of the leafed period (2.64 and 0.62 day.yr⁻¹ for CU_L and L_L , respectively). Finally, carbon uptake increase and leaf out lengths both increased significantly (2.18 and 0.50 day.yr⁻¹ (39 and 9 days over the studied period) for CUI_L and LO_L , respectively) (**Fig.5-2**). No other significant long term trend was observed, except a clear increase of inter-annual variability in the start and the end of the leaf out (LO_S and LO_E) after 2006 (**Fig.5-3**).

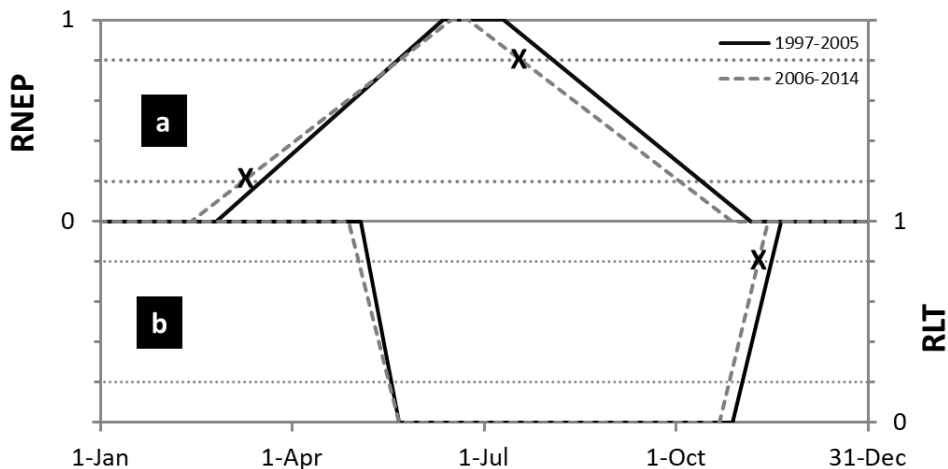


Figure 5-2: Inter-annual variability of of the dynamics of *RNEP*, the relative net ecosystem productivity (a) and of *RLTL*, the relative light transmissivity (b). The continuous black lines connect the different phenological indicators averaged from 2006 to 2014, while

the discontinuous grey lines connect the different phenological indicators averaged from 1997 to 2005. The significant trends observed (indicated by a cross) are described in **Tab5-2**.

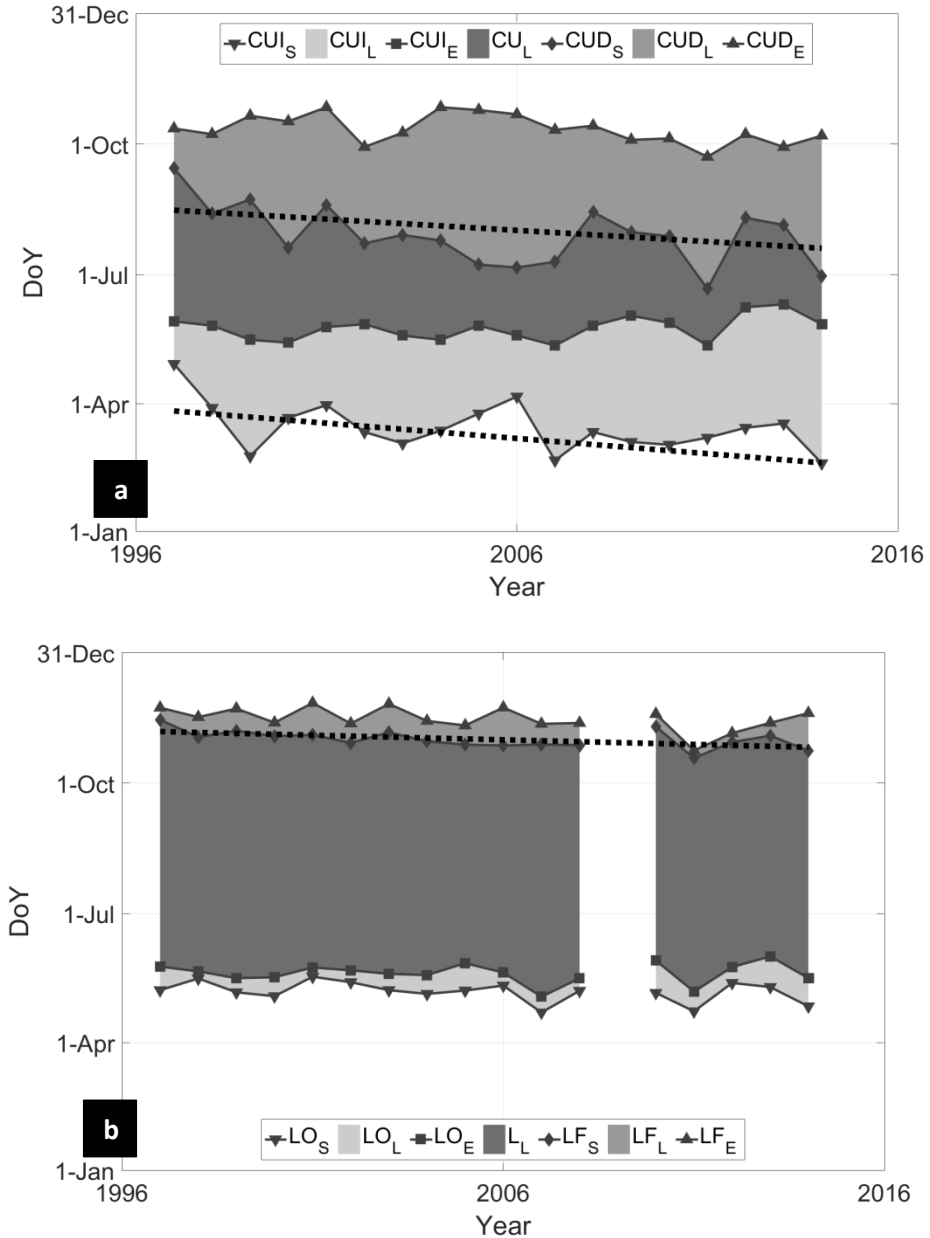


Figure 5-3: Temporal dynamics of the productivity dynamics (a) and leaf phenology (b) indicators. See the caption for **Fig.5-1** for the definition of the abbreviations. The dotted grey lines remember the significant temporal trends observed and described in **Tab.5-3**.

Table 5-2: Mean, range and standard deviation (SD) of the leaf phenology and productivity dynamics indicators observed between 1997 and 2014. Slopes and regression coefficients of the indicators vs year are also given. In all tables bold values correspond to significant (p-val<0.05), and bold-underlined values to highly significant (p-val<0.01) correlations. See the caption for Fig.1 for the definition of the abbreviations.

Indicators (Ind.)	Mean	Range	SD	Slope	R ²
	(DoY)	(DoY)	(day)	(day.yr ⁻¹)	/
<i>LO_S</i>	126	112-137	7	-0.53	0.16
<i>LO_L</i>	13	5-23	5	0.50	0.27
<i>LO_E</i>	139	122-151	7	-0.03	0.00
<i>LF_S</i>	304	291-318	6	-0.65	0.30
<i>LF_L</i>	14	5-27	6	-0.06	0.00
<i>LF_E</i>	318	296-330	8	-0.71	0.22
<i>L_L</i>	165	154-178	7	-0.62	0.26
<i>CUI_S</i>	73	48-118	17	-1.61	0.25
<i>CUI_L</i>	70	30-98	18	<u>2.18</u>	<u>0.44</u>
<i>CUI_E</i>	143	131-160	9	0.57	0.13
<i>CUD_S</i>	209	171-256	21	-2.07	0.27
<i>CUD_L</i>	75	28-109	22	1.19	0.09
<i>CUD_E</i>	284	264-299	10	-0.88	0.22
<i>CU_L</i>	66	34-108	20	<u>-2.64</u>	<u>0.52</u>

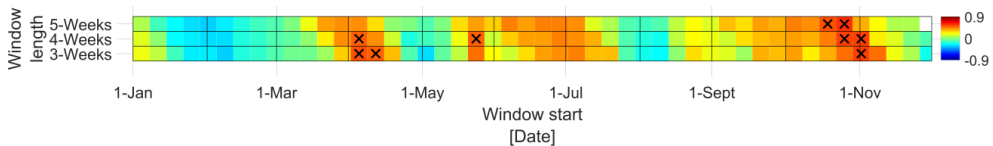


Figure 5-4: Correlograms of the yearly trend observed for the temperature averaged on a mobile window of 3, 4 or 5 weeks. Each pixel (x,y), corresponds to a temperature averaging window spanning y weeks (vertical axis) after the date x (horizontal axis). The color of a pixel (x,y) corresponds to the correlation coefficient between the years and the mean temperature on the corresponding temperature averaging window (starting at the date x and spanning y weeks after). Significant (p-val < 0.05) correlation coefficients are indicated by a cross. A red square corresponds to a positive correlation and a blue square to a negative correlation. Three periods were characterized by a significant increase: ~April (e.g., from DoY 92-120, 0.18°C.yr⁻¹), in ~June (e.g., from DoY 141-169, 0.10°C.yr⁻¹) and in ~November (e.g., from DoY 295-323, 0.14°C.yr⁻¹).

5.4.2. Relation of indicators to temperature

Most of the phenological indicator variability described in the preceding section can be explained by the variability in the mean temperature at some specific periods

of about one month length which are presented below. For each phenological indicator, correlograms of the first step of the stepwise regression are presented (**Fig.5-5**). The successive significant relationships found using the stepwise regression are presented in **Table 5-3**.

The mean temperature in April was the best predictor for LO_S but also, more surprisingly, of CU_L , CUD_S , and LF_S . It was also significantly related to LO_L , LF_E , L_L , and CUD_L .

LF_S was also highly significantly related to the mean temperature in May which was also the best predictor of LO_L variability. Temperatures from April to May affected both LO_E and CUI_E .

In addition to April and May temperatures, LF_S was also positively related to August temperature (also observed in the opposite direction for CUD_L , LF_L and LF_E) and negatively to October temperatures (also observed for L_L and, in the opposite direction, for LF_L). For CUD_S , a positive relationship to August temperatures was also found but only in the first step of the stepwise regression, the negative relationship to June temperatures being the most significant in the second step. A similar relationship was found for L_L and CU_L . July temperatures were positively correlated to LF_L and LF_E .

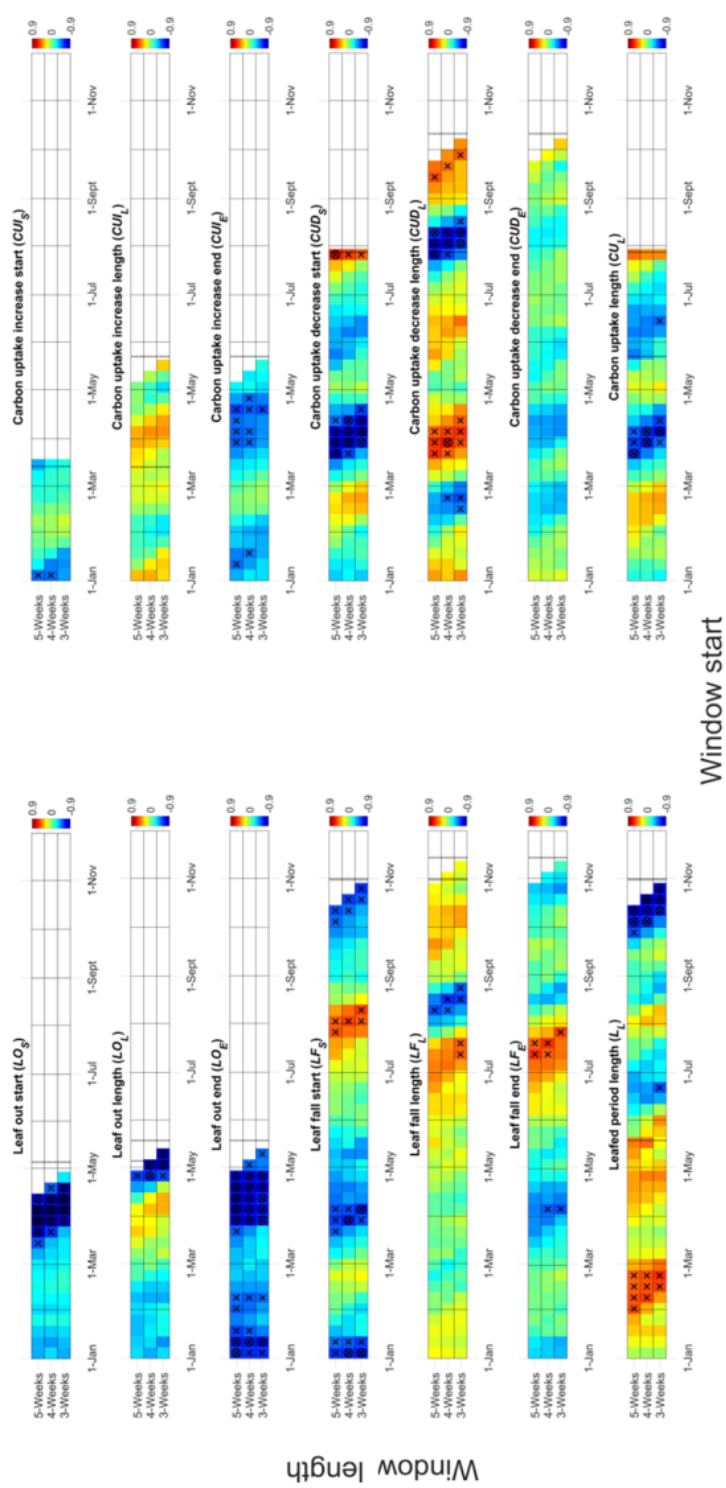
CUI_S was only significantly related to January temperatures. No significant relationships were found for CUI_L and CUD_E .

Finally, the number of chilling days always exceeded 100 days, except for one year (2007) and no relationship between the numbers of chilling and forcing days was found.

Table 5-3: Results of the stepwise regression between leaf phenology or productivity dynamics indicators (Ind.) and temperature (Tm) averaged on different periods. In each case, the averaging period (Day of Years (DoY) and corresponding months) corresponding to the best correlation is shown for each step of the stepwise regression. Slopes and coefficients of determination are given, as well as the coefficient of determination of the multivariate regression (Rm²). See Fig.1 caption for the definition of the abbreviations.

Indicators (Ind.)	Temperature averaging period		Indicator. vs T _m		
	DoY	Month	Slope (day° C ⁻¹)	R ²	R _m ²
<i>LO_S</i>	92 – 120	J F M A M J J A S O N D	<u>-3.2</u>	<u>0.86</u>	/
<i>LO_L</i>	127 – 148	J F M A M J J A S O N D	<u>-2.4</u>	<u>0.57</u>	0.69
	92 – 113	J F M A M J J A S O N D	0.87	0.29	
<i>LO_E</i>	106 – 141	J F M A M J J A S O N D	<u>-3.4</u>	<u>0.61</u>	0.87
	71 – 106	J F M A M J J A S O N D	<u>-1.8</u>	<u>0.49</u>	
	15 – 36	J F M A M J J A S O N D	<u>-1.0</u>	<u>0.38</u>	
<i>LF_S</i>	85 – 113	J F M A M J J A S O N D	<u>-2.1</u>	<u>0.41</u>	0.80
	288 – 316	J F M A M J J A S O N D	<u>-2.0</u>	<u>0.40</u>	
	127 – 155	J F M A M J J A S O N D	<u>-1.7</u>	<u>0.44</u>	
<i>LF_L</i>	225 – 253	J F M A M J J A S O N D	<u>-3.3</u>	<u>0.36</u>	0.70
	281 – 302	J F M A M J J A S O N D	1.3	0.29	
	204 – 225	J F M A M J J A S O N D	1.4	0.32	
<i>LF_E</i>	190 – 225	J F M A M J J A S O N D	2.9	0.34	0.70
	92 – 113	J F M A M J J A S O N D	<u>-1.8</u>	0.31	
	225 – 253	J F M A M J J A S O N D	<u>-2.7</u>	0.32	
<i>L_L</i>	288 – 316	J F M A M J J A S O N D	<u>-3.2</u>	<u>0.60</u>	0.80
	92 – 127	J F M A M J J A S O N D	1.3	0.28	
	148 – 35	J F M A M J J A S O N D	<u>-1.8</u>	0.28	
<i>CUI_S</i>	1 – 36	J F M A M J J A S O N D	<u>-4.6</u>	0.26	/
<i>CUI_L</i>	/	J F M A M J J A S O N D	/	/	/
<i>CUI_E</i>	106 – 141	J F M A M J J A S O N D	<u>-3.1</u>	0.32	/
<i>CUD_S</i>	92 – 113	J F M A M J J A S O N D	<u>-8.0</u>	<u>0.62</u>	0.78
	162 – 183	J F M A M J J A S O N D	<u>-5.7</u>	<u>0.43</u>	
<i>CUD_L</i>	211 – 246	J F M A M J J A S O N D	<u>-12.0</u>	<u>0.48</u>	0.79
	43 – 64	J F M A M J J A S O N D	<u>-3.2</u>	0.28	
	85 – 113	J F M A M J J A S O N D	<u>4.3</u>	<u>0.39</u>	
<i>CUD_E</i>	/	J F M A M J J A S O N D	/	/	/
<i>CU_L</i>	92 – 113	J F M A M J J A S O N D	<u>-6.2</u>	<u>0.40</u>	0.65
	162 – 183	J F M A M J J A S O N D	<u>-6.0</u>	<u>0.38</u>	

Figure 5-5: Correlograms for the relation between the mean temperature on a mobile window of 3, 4 or 5 weeks and the different leaf phenology and productivity dynamics indicators (abbreviations are annotated on the graph). See the caption for **Fig.5-1** for the definition of the abbreviations. Each pixel (x,y) , on each plot, corresponds to a temperature averaging window spanning y weeks (vertical axis) for the definition of the abbreviations. The color of a pixel (x,y) corresponds to the correlation coefficient between the indicator considered in a given graph and the mean temperature on the corresponding temperature averaging window (starting at the date x and spanning y weeks after). Significant ($p\text{-val} < 0.05$) and highly significant ($p\text{-val} < 0.01$) correlation coefficients are indicated by a cross and a target, respectively. A red square corresponds to a significant positive correlation and a blue square to a significant negative correlation. The vertical dotted line indicates the mean value of the considered phenological(s) indicator(s).



5.4.3. Relation between indicators

Table 5-4 gives the correlations between indicators. All leaf phenology indicators were significantly correlated to their equivalent productivity dynamics indicators, except for the transition period lengths (CUI_L vs. LO_L , CUD_L vs. LF_L). Correlations were also found between the phenological indicators derived from the same dataset. For example, the leaf out start (LO_S) was highly significantly (p -val < 0.01) related to the end of the leaf out (LO_E), which itself was significantly related to the leaf fall start (LF_S), while neither LO_S nor LO_E was correlated to LO_L . The significant correlations appearing in **Table 5-4** can be explained by a dependence on temperature for common periods (see also **Fig.5-5**).

Table 5-4: Correlation coefficients between leaf phenology and productivity dynamics indicators. Bold values correspond to significant (p -val<0.05), and bold-underlined values to highly significant (p -val<0.01) correlations. See Fig.1 caption for the definition of the abbreviations.

	LO_S	LO_L	LO_E	LF_S	LF_L	LF_E	L_L	CUI_S	CUI_L	CUI_E	CUD_S	CUD_L	CUD_E
LO_L	-0.37												
LO_E	<u>0.72</u>	0.38											
LF_S	0.42	0.15	0.54										
LF_L	0.13	-0.28	-0.09	-0.15									
LF_E	0.43	-0.09	0.36	<u>0.66</u>	<u>0.64</u>								
L_L	-0.37	-0.24	-0.55	0.41	-0.08	0.25							
CUI_S	0.54	-0.12	0.44	0.39	-0.11	0.21	-0.11						
CUI_L	-0.28	0.28	-0.07	-0.28	0.01	-0.19	-0.17	<u>-0.88</u>					
CUI_E	0.54	0.32	<u>0.77</u>	0.23	-0.20	0.04	-0.59	0.26	0.22				
CUD_S	0.59	-0.20	0.43	<u>0.79</u>	-0.18	0.47	0.30	0.46	-0.27	0.40			
CUD_L	-0.46	0.08	-0.38	<u>-0.68</u>	0.40	-0.23	-0.26	-0.33	0.09	-0.51	<u>-0.89</u>		
CUD_E	0.28	-0.25	0.10	0.22	0.47	0.51	0.09	0.26	-0.39	-0.25	0.21	0.25	
CU_L	0.42	-0.35	0.15	<u>0.76</u>	-0.12	0.50	0.58	0.39	-0.39	0.01	<u>0.92</u>	<u>-0.76</u>	0.34

5.5. Discussion

5.5.1. Leaf out

LO_S occurred around DoY 126 (range: 112-137), which is a little bit later than was found by Vitasse and Basler (2013) (DoY 117) but in the same range as observed across western Europe by Kramer *et al.* (2017) (DoY 109 to 137). The LO_S inter-annual variability (standard deviation: 7 days) is also in agreement with the results of Vitasse and Basler (2013) (8 days) who highlight its low value compared to other deciduous species.

Some variability of LO_S has been found in relationship to April temperatures. A strong relationship between these two variables has been found with a temperature sensitivity of $3.2 \text{ days} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$, which is slightly larger than the $2 \text{ days} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ predicted by Vitasse and Basler (2013).

Chilling requirements appeared to be filled at the site: except for one year (2007), the number of chilling days always exceeded 100 days. In addition, no relationship between chilling day number and temperature forcing, as suggested by Vitasse and Basler (2013), was found. This appears to be in agreement with Fu *et al.* (2012) who suggest that chilling requirements are generally fulfilled at Belgian sites.

Concerning the time evolution, no significant trends in LO_S were found for the period investigated. However, three years (2007, 2011, and 2014) were characterized by higher April temperatures (12.2, 12.7, and 9.7°C , respectively, against 7.2°C on average) and for these years LO was advanced by about 15 days. As a significant increase of April temperatures ($0.18^\circ\text{C} \cdot \text{yr}^{-1}$), mainly driven by the exceptional temperatures in the three above mentioned years, was observed at our site and confirmed by independent measurements made by the Royal Meteorological Institute (Brouwers *et al.*, 2015), a further increase in these temperatures is likely which would lead to more precocious leaf out starts in the future. This would be in agreement with long term observations (from 1982 to 2011) on beech in western Europe by Fu *et al.* (2014).

The LO_L mainly depended on the temperatures underwent during leaf out, *i.e.* in May, being slowed (longer LO_L) under lower temperatures. It was also subject to a significant positive trend, increasing with time ($0.50 \text{ day} \cdot \text{yr}^{-1}$), mainly driven by three years (2010, 2013, and 2014). Despite these three years corresponding to lower than average temperatures, the trend in May temperatures was not significant and we cannot ensure that the observed leaf out slowing can be explained by cooling.

The LO_E inter-annual variability mainly resulted from that of the LO_S to which it was highly significantly correlated, probably due to the fast leaf unfolding of the beech (13 days on average) compared to other species (Duputié *et al.*, 2015). No significant trend was observed for this variable but a larger variability was observed after 2006 mainly due to the greater April and May temperature variability.

5.5.2. Leaf fall

LF_S appears around DoY 304 (range: 291-318) and is negatively correlated to April and October temperatures and positively correlated to August temperatures.

The first correlation is likely to be indirect and results from the dependencies of LF_S to LO_E that is itself correlated to April temperatures, as discussed above. This would suggest that the impacts of leaf out earliness are propagated until the end of the season, leading to an earlier leaf fall. Such dependency between the beginning and the end of leaf life span in beeches has been emphasized, in particular by Fu *et al.* (2014) for beech saplings. However leaf fall timing does not only depend on LO_E as some variability in leaf life span is also observed. Indeed, both L_L and LF_S are negatively correlated to October temperatures, while LF_S (as LF_E) is positively correlated to August temperatures and L_L is negatively correlated to June temperatures.

Different mechanisms may be invoked to explain these dependencies. The negative relationship to June temperatures observed for L_L could be explained by an increase of metabolism rates under higher growing season temperatures and thus to an earlier leaf senescence as suggested by Liu (2018). The positive relationship to August temperatures (*i.e.*, the advance of leaf fall under colder temperatures) may be associated to the low temperature leaf senescence trigger hypothesis as presented by Delpierre *et al.* (2009): senescence occurs only when the photoperiod goes under a given threshold and then depends on the accumulation of cold degree days. In contrast, the negative relationship to October temperatures suggests that, once the senescence is sufficiently advanced, there is an inversion of the relationship to temperature. This suggests that different, and sometimes antagonistic, effects of temperature may impact leaf senescence. In large scale study (53 meteorological stations, several hundreds of phenological stations in Germany) re-examining the possible impacts of meteorological factors on leaf coloring in beech, Estrella and Menzel (2006) confirmed that the two first effects were also observed but only the second was significant.

5.5.3. Seasonal carbon uptake increase

The differences in the leaf phenology indicators are representative of the beech stand only, whereas the productivity dynamics indicators are representative of the whole subplot captured by the eddy covariance system. Consequently they are not only representative of beech phenology but also depend on radiation and, despite the precautions taken to limit this effect, on the assimilation of conifers spread across the subplot. As a first consequence, CUI_S (range: 48-118) is on average 53 days earlier and subject to a three times greater variability compared to LO_S . The CUI_S is correlated with January temperatures, which is probably explained by the activation of conifer assimilation as soon as the temperature rises enough at the end of winter. January temperatures are not subject to significant trends and the trend observed for CUI_S is mainly driven by a cold winter in the beginning of the measurement period (1997) and a warm winter at the end of this period (2014).

CUI_E is well correlated to LO_E and both dates coincide (DoY 143 and 139, respectively), which appears plausible as the full leaf development in the beeches coincides with the maximal carbon uptake capacity in the whole subplot.

Consequently, the characteristics and dynamics of CUI_E and LO_E are close together and, similar to LO_E , CUI_E is most correlated to temperature averages for April and May and is not subject to any significant trend. The sensitivities to April temperatures found for CUI_E ($-3.1 \text{ day } ^\circ\text{C}^{-1}$) were close to the mean value reported for temperate deciduous forests ($-2.6 \text{ day } ^\circ\text{C}^{-1}$) (Fu *et al.*, 2017).

5.5.4. Seasonal carbon uptake decline

The CUD_S occurs quite early, around DoY 209 (range: 171-256). The possible causes of carbon uptake decrease are multiple, including not only leaf senescence in the beech and in the conifers but also a decrease in incoming radiation that becomes perceptible from late July. However the high correlation of CUD_S to LF_S and to April and June temperatures, similar to LF_S , suggests that despite these two events being separated by 95 days, the senescence of leaves of beeches is highly significantly correlated to CUD_S . This dependence suggests that the propagation of the impact of leaf out earliness affects not only the leaf phenology but also the productivity dynamics, as supported by the dependence between April temperatures and CUD_L or CUL . This indicates that spring temperature is the dominant explanatory factor for the variability in leaf phenology and productivity dynamics at the site, which is in agreement with a recent large scale study on phenology in the Northern Hemisphere (Liu *et al.*, 2016).

The other important feature is the positive correlation of CUD_S (and the associated negative correlation of CUD_L) with August temperatures, with higher temperatures inducing shorter CUD_L . Once again this could be related to the low temperature leaf senescence trigger hypothesis.

5.5.5. Seasonal trends and impact on NEP

Although no trend was found for the annual mean temperature, some seasonal averages were subject to significant increasing trends (April, June, November), some others were not (January, May, July, August), and none were subject to a significant decreasing trend. Leaf phenology and productivity dynamics indicators correlated with these temperatures generally followed the same trends, which led to significant advances in some cases. The most important impacts were observed on the indicators of the season end (CUD_S , $-2.07 \text{ day.yr}^{-1}$, $p = 0.03$; CUD_E , $-0.88 \text{ day.yr}^{-1}$, $p = 0.05$; LF_S , $-0.65 \text{ day.yr}^{-1}$, $p = 0.02$, LF_E , $-0.71 \text{ day.yr}^{-1}$, $p = 0.06$). A less important advance was found for CUI_S ($-1.61 \text{ day.yr}^{-1}$, $p = 0.04$). Despite no significant trend being found for LO_S , its strong dependency on April temperatures does not exclude the possibility of more precocious starts in the future.

All our results suggest that the observed temperature increases, if they lead to an advance of leaf out and carbon uptake start, would mainly shorten the growing period by making CUD and LF occur earlier. The resulting shortening would range between 0.04 and 1.20 (mean 0.62) day.yr^{-1} for LL and between 1.30 and 3.99 (mean 2.67) day.yr^{-1} for CUL . The latter value appears very high but is probably partly compensated by a lengthening of CUD_L which, even if not significant, leads to a lower decreasing rate of CUD_E .

The potential impacts of these shifts on the net ecosystem productivity (*NEP*) are partly compensated. On one hand, an advance of CUI_S would increase *NEP* while an earlier CUD_S would decrease it. However, as the advance of the start is less pronounced than the advance of the end, the total expected impact of phenological shifts on *NEP* is expected to be negative, decreasing the forest productivity.

The computation of the area under the curves in **Fig.5-2** suggests an advance of CUI_S and the associated lengthening of CUI_L would lead to an increase of $1.09 \pm 0.66 \text{ \% yr}^{-1}$ of *NEP* at the start of the growing season. Conversely, the advance in CUD_S and the associated shortening of CU_L would lead to a decrease of $2.64 \pm 1.35 \text{ \% yr}^{-1}$ of *NEP* per year at the middle of the growing season. Finally, at the end of the growing season, the lengthening of CUD_L would lead to a non-significant increase of $0.60 \pm 1.02 \text{ \% yr}^{-1}$. The whole impact of the phenological shifts on *NEP* at our mixed site would thus not be significantly negative ($0.95 \pm 3.03 \text{ \% decrease of } NEP \text{ per year}$). Similarly, no significant trend in *NEP* had been observed between 1997 and 2016 for the same site by Aubinet *et al.* (2018). However, as the advance in CUI_S that we observed was mainly due to the early assimilation of conifers spread across the site, it is likely that the *NEP* decrease would be more pronounced in a pure beech stand. This contradicts reports based on satellite measurements that highlighted a recent greening of global vegetation (Crabbe *et al.*, 2016).

Finally, besides their direct influence on *NEP*, indirect impacts of leaf phenology on *NEP* are also possible. In particular, potential future earlier leaf out starts may increase the risk of damage due to late frosts or spring droughts that could negatively impact the annual productivity by reducing the forest photosynthetic capacity (Zohner *et al.*, 2019).

5.6. Conclusion

The variability observed in phenological indicators from the start of the growing season and, more interestingly, from the end of it was related to the mean temperatures at different periods. Both direct and (intra-annual) lagged effects were identified. More specifically, the temperature correlation analysis showed April temperature was the dominant explanatory variable for the leaf phenology and for the productivity dynamics as it affected almost all the phenological indicators, not only at the beginning but also at the end of the growing season.

The leaf phenology and the productivity dynamics were related, especially at the end of the leaf out and at the start of the leaf fall, *i.e.*, when the leaves are present and fully developed but they differ strongly at the start of the leaf out and the end of the leaf fall as a result of the site heterogeneity.

For the period considered (from 1997 to 2014), a significant advance was observed in the leaf fall start and in the carbon uptake decrease start, as well as a decrease in the length of the leafed and of the carbon uptake periods. Based on a temperature correlation analysis, these trends were mainly explained by the April temperature dynamics during the study period. The potential negative impact of this reduction on the mixed forest net ecosystem productivity was partly compensated by a lengthening of the start of the growing season so that, on the whole, the mixed forest productivity was not subject to any trends.

Increasing temperatures over the 18-year studied period shortened the growing season length, without affecting significantly the mixed forest *NEP*. However, as beeches are only affected by the earlier end of the growing season, this suggests a phenologically driven beech productivity reduction in the forest.

5.7. Annex

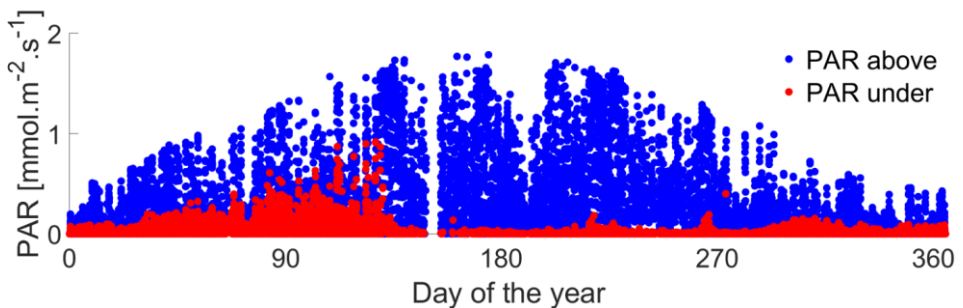


Figure 5-6: PAR dynamics above (in blue) and under (in red) the cover. Half hourly data are presented for one of the eight sensors working in 1998 at the Vielsalm station.

6.

Compléments

6. Compléments

6.1. Description de la variabilité interannuelle

Le chapitre 5 a mis en évidence une évolution de la phénologie en lien avec l'évolution de la température au cours des deux dernières décennies. Avant d'entamer la discussion à proprement parler sur la variabilité interannuelle de la *NEP* du site et ses causes, il est essentiel de préciser l'évolution des autres variables climatiques, mais aussi des paramètres physiologiques de la forêt sur la période étudiée (1997-2016).

6.1.1. Evolution du contexte climatique local

Si la température a significativement augmenté en avril, juin et novembre (Fig.5-4), les autres variables climatiques sont également marquées par des évolutions significatives au cours de la période étudiée. Les précipitations ont significativement diminué en février, mars, avril et octobre, alors qu'elles ont significativement augmenté en août (Fig.6-1a). Par ailleurs, le *PPFD* reçu a significativement augmenté en mars, avril, juillet, septembre, octobre et décembre (Fig.6-1b). Aucune tendance significative n'est observée pour le *VPD*.

En synthèse l'évolution des variables climatiques mènent à :

- des printemps moins arrosés, plus chauds et plus ensoleillés ;
- des étés avec une quantité de précipitation plus importante (sans pour autant être accompagnée par une augmentation de la fréquence des pluies) ;
- des automnes moins arrosés, plus chauds et plus ensoleillés.

Les conséquences de ces modifications climatiques et de celles à venir restent largement incertaines. Explorer ces conséquences nécessite d'analyser la relation de ces variables avec la phénologie, mais aussi avec les autres paramètres étudiés comme la capacité photosynthétique et évidemment la productivité saisonnière et annuelle.

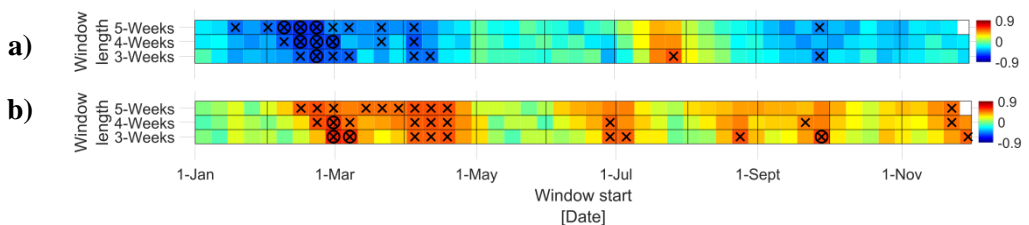


Figure 6-1 : Corrélogrammes des tendances interannuelles observées pour les précipitations (a) et le *PPFD* (b) moyennés sur une fenêtre mobile de 3, 4 ou 5 semaines.

Chaque pixel (x,y) correspond à une fenêtre de moyennage des précipitations (a) ou du *PPFD* (b) de y semaines (axe vertical) à partir de la date x (axe horizontal). La couleur du pixel (x,y) correspond au coefficient de corrélation entre les années et les précipitations (a) ou le *PPFD* (b) sur la fenêtre de moyennage (démarrant à la date x et durant y semaines). Les corrélations significatives ($p\text{-val} < 0.05$) sont marquées par des croix, alors que les relations hautement significatives ($p\text{-val} < 0.01$) sont marquées par des croix entourées. Un carré rouge (bleu) correspond à une corrélation positive (négative) et donc à une (dé)croissance au fil du temps.

6.1.2. Evolution des paramètres physiologiques

Trois paramètres physiologiques ont été utilisés dans le **chapitre 4** : la respiration à l'obscurité, l'efficacité quantique et la capacité photosynthétique de l'écosystème (A_{700}). Tous trois ont été obtenus à partir de la réponse au *PPFD* de la *NEP*.

L'efficacité quantique de la forêt de Vielsalm a diminué d'environ 4% par an depuis le début de la période de mesure, que ce soit avant ou après le changement de tour (Fig.6-2). Le changement de tour (en 2009), comme pour la respiration (Fig.2-2), a augmenté ponctuellement l'efficacité quantique. Le **chapitre 3** a permis de confirmer que cette modification n'était pas due à une modification du transport turbulent (Fig.3-5c, notamment) et de suggérer que cette modification proviendrait d'une modification de la composition de l'empreinte. L'écosystème suivi avec la nouvelle tour serait globalement plus efficace quantiquement et aurait une respiration à l'obscurité plus importante.

La capacité photosynthétique (Fig.6-2) et la respiration à l'obscurité (Fig.2-2) de l'écosystème n'ont pas, sur la période avant changement de tour (1997-2008) été sujettes à une tendance significative. Des tendances significatives sont observées pour la période 2009-2016, mais elles sont principalement dues à l'année 2009 pour laquelle, du fait du changement de tour, peu de données étaient disponibles.

Ces observations (évolution de l'efficacité quantique et relative constance de la capacité photosynthétique) laissent penser que la forêt peut toujours assimiler autant de carbone, mais qu'elle l'assimile moins efficacement à faible rayonnement. Une hypothèse qui pourrait expliquer ces observations serait une réorganisation spatiale de l'assimilation du CO_2 . A l'échelle de la Région wallonne, une augmentation de la défoliation de la couronne des hêtres est observée (Région wallonne, 2017). En contrepartie, les coupes sélectives successives réalisées dans la forêt de Vielsalm (e.g. en 2001 et 2004) auraient pu contribuer à une augmentation de la capacité photosynthétique des étages inférieurs. Le peu de données disponibles sur la structure verticale de la forêt ne permet cependant pas de vérifier cette hypothèse.

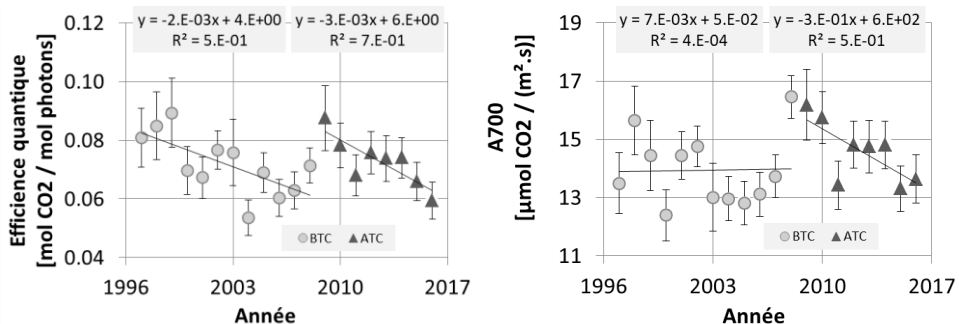


Figure 6-2 : Evolution de l'efficacité quantique (gauche) et du paramètre A_{700} (droite) pendant la période de végétation (DoY 150-250) à Vielsalm avant (BTC) et après (ATC) le changement de tour. Les équations des régressions sont fournies au-dessus du graphique (seule la régression pour A_{700} avant changement de tour n'est pas significative ($p > 0.05$)).

Les barres d'erreurs correspondent aux intervalles de confiance des paramètres.

6.1.3. Evolution de la productivité

La forêt de Vielsalm s'est comportée comme un puits de carbone sur l'ensemble des années mesurées, c'est une première conclusion importante à tirer.

De 1997 à 2016, il y a eu des modifications significatives du climat, de la phénologie (avancée de la chute des feuilles et de la décroissance de l'assimilation, voir **chapitre 5**) et de la physiologie sur le site étudié. Ces modifications étaient qualitativement défavorables à la productivité annuelle (*NEP*) du hêtre. Cependant aucune tendance significative n'a été observée à l'heure actuelle pour la *NEP* annuelle de l'ensemble de la forêt (hêtres et conifères confondus).

Même si la perte de productivité se confirme à l'avenir pour le hêtre à Vielsalm, cela ne veut pas pour autant dire que la *NEP* de l'ensemble de la forêt mixte de Vielsalm va diminuer. En effet, les conifères présents et/ou la végétation en sous-bois dans la forêt pourraient très bien compenser cette perte. Déjà à l'heure actuelle, une augmentation significative de la *NEP* est observée au mois d'avril (**Fig.6-3**). Cette augmentation semble principalement liée à une augmentation de la *NEP* des conifères suite à l'amélioration des conditions climatiques durant cette période (pour rappel, aucune tendance significative à l'avancée de la phénologie du hêtre au printemps n'a été observée sur le site (**Tab.5-3**)). Le devenir de cette augmentation est incertain dans le contexte du changement climatique, notamment du fait de la sensibilité des épicéas aux sécheresses en Wallonie.

D'autres tendances pourraient également apparaître dans le futur, notamment une diminution de la *NEP* en fin de saison comme suggéré par l'avancée de la décroissance de l'assimilation de l'ensemble de la forêt (voir **chapitre 5**) sur les 20 dernières années. Les incertitudes entourant le comportement futur de la forêt soutiennent la nécessité de continuer les mesures au niveau de la station de Vielsalm.

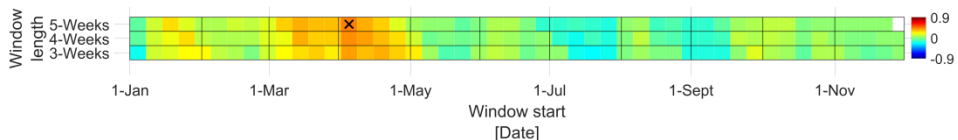


Figure 6-3 : Corrélation entre les années (de 1997 à 2016) et l'anomalie de la *NEP* de la forêt mixte de Vielsalm moyennée sur une fenêtre mobile de 3, 4 ou 5 semaines. Chaque pixel (x,y) correspond à une fenêtre de moyennage de l'anomalie de la *NEP* journalière de y semaines (axe vertical) à partir de la date x (axe horizontal). La couleur du pixel (x,y) correspond au coefficient de corrélation entre les années et les moyennes pour les différentes années de l'anomalie de *NEP* sur la période démarrante à la date x et durant y semaines. Les corrélations significatives ($p\text{-val} < 0.05$) sont marquées par des croix, alors que les relations hautement significatives ($p\text{-val} < 0.01$) sont marquées par des croix entourées. Un carré rouge (bleu) correspond à une corrélation positive (négative) et donc à une (dé)croissance au fil du temps.

6.2. Synthèse des causes de la variabilité interannuelle

Dans le **chapitre 4**, les deux principales variables mises en évidence pour expliquer la *VIA* de la *NEP* étaient l'anomalie du paramètre A_{700} (AA_{vs}) pendant la période de végétation (DoY 150-250) et le *PPFD* pendant la même période. Ces deux variables ensemble expliquaient 61% de la variabilité de l'anomalie annuelle de la *NEP* ($NEPA_y$) et 79% de l'anomalie de la *NEP* pendant la période de végétation ($NEPA_{vs}$). Le résidu de ce modèle à deux variables était particulièrement sensible à l'anomalie de la *NEP* pendant l'hiver ($NEPA_w$ (DoY 0-110)). D'où l'apparition comme troisième variable explicative d'un paramètre climatique hivernal à savoir la température moyenne des mois de janvier et février (T_{0-60}).

Ces résultats ont été obtenus sans considérer les indicateurs phénologiques. La phénologie est contrôlée de manière multiple par les conditions météorologiques (voir **chapitre 5**). Différentes variables et effets (directs et indirects) sont impliqués, une analyse classique de l'effet des variables météorologiques sur la productivité pourrait ne pas permettre de détecter ces effets multiples, contrairement à une analyse utilisant les indicateurs phénologiques. D'où l'intérêt de les intégrer à l'analyse de la *VIA* de la *NEP*.

En parallèle, le **chapitre 5** s'est uniquement intéressé à l'influence sur les indicateurs phénologiques de la température moyenne à différentes périodes de l'année en cours. Le fait de se limiter à cette analyse se justifiait par la qualité de la réponse observée des différents indicateurs à cette variable. Or, les autres variables climatiques (*VPD*, *PPFD* et précipitations), elles-mêmes en partie (*VPD* et *PPFD*) liées à la température, de par leurs dynamiques journalière et annuelle similaires, pourraient permettre d'affiner la compréhension de la *VIA* de ces indicateurs. De plus, les conditions climatiques de l'année précédente pourraient également intervenir dans la *VIA* des indicateurs phénologiques comme observé avec les paramètres physiologiques et la productivité (voir **chapitre 4**). D'où l'intérêt de les intégrer à l'étude de la *VIA* des indicateurs phénologiques.

Afin de regrouper et compléter les résultats présentés dans les **chapitres 4 et 5**, des régressions *stepwise* ont été réalisées sur les données de *NEP* annuelles et saisonnières en intégrant à la fois les paramètres phénologiques (basés sur la dynamique de l'assimilation du CO_2 , voir **chapitre 5**), physiologiques (basés sur la réponse de l'assimilation du CO_2 à la lumière, voir **chapitre 4**) et les moyennes mensuelles des données climatiques (température, *VPD*, *PPFD* et précipitations) de l'année en cours et de l'année précédente. Des régressions *stepwise* ont également été réalisées entre les paramètres phénologiques et physiologiques et les données climatiques.

Par ailleurs, les corrélations des données de *NEP* annuelles et saisonnières, des paramètres physiologiques et les phénologiques avec les données climatiques ont été calculées et présentées sous forme de corrélogrammes (voir **Chapitre 4**).

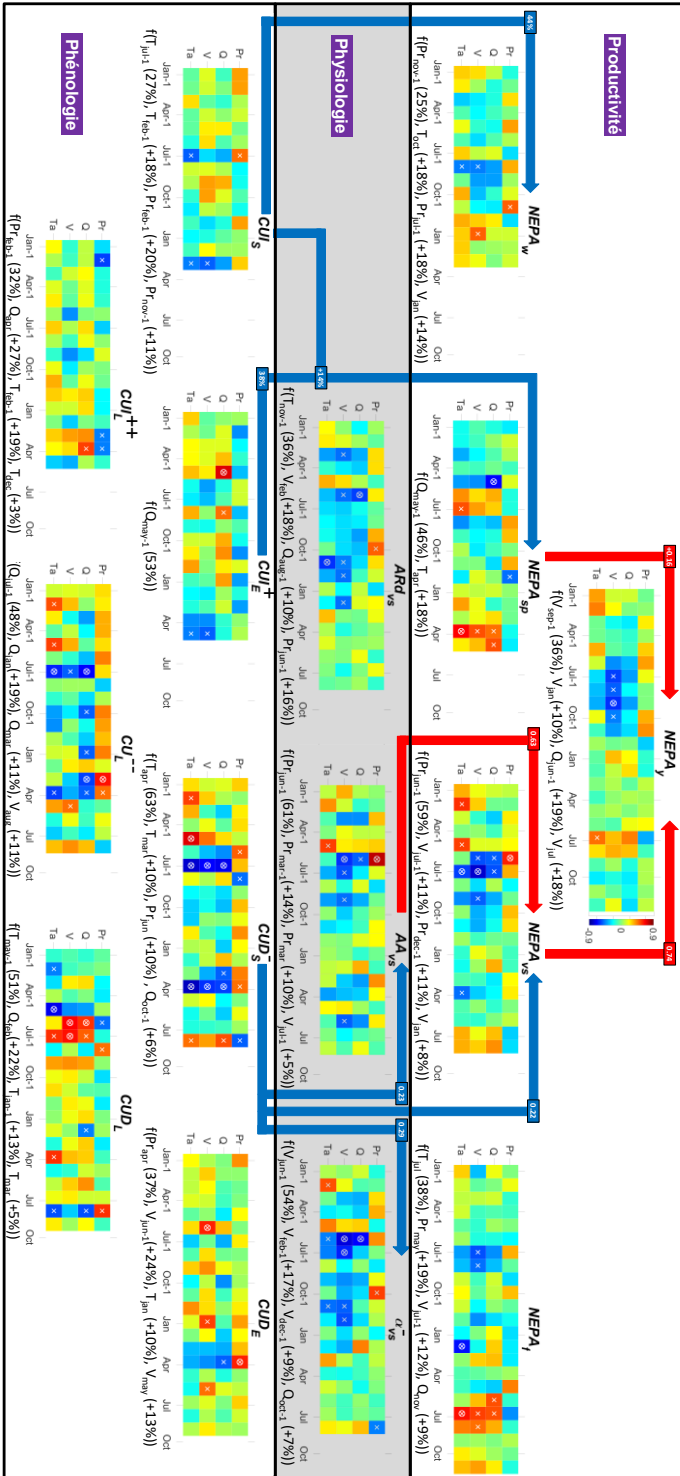
Enfin les corrélations entre les données de *NEP* annuelles et saisonnières et les paramètres physiologiques et phénologiques ont été calculées.

Le tout a été synthétisé sous forme graphique (**Fig.6-4**).

Seuls les indicateurs issus de la dynamique du prélèvement du carbone (démarrage et décroissance de l'assimilation) ont été utilisés étant donné que les indicateurs liés à la dynamique foliaire (apparition, croissance et chute des feuilles) sont uniquement disponibles sur la période 1997-2014. La comparaison des deux sources d'informations phénologiques (**5.4.3.**) a cependant permis de s'assurer du lien fort entre ces deux dynamiques.

Figure 6-4 : Synthèse des causes climatiques de la variabilité interannuelle de la phénologie (en bas), de la physiologie (au milieu), de la NEP (en haut) saisonnière et annuelle. Chaque pixel correspond à la corrélation entre le paramètre en tête de graphique et une variable climatique (à lire en ordonnée : P_r – précipitations, Q – rayonnement photosynthétiquement actif, V – déficit de saturation, T_a – température de l'air), moyenné sur un mois donné (indiqué en abscisse). Un pixel rouge (bleu) correspond à une corrélation positive (négative) entre la variable en tête de graphique et la variable en ordonnée moyennée sur le mois renseigné en abscisse.

Les flèches indiquent les régressions significatives trouvées entre paramètres en tête de graphique. Les flèches rouges (bleues) indiquent des corrélations positives (négatives). Le chiffre indiqué correspond à la valeur du coefficient de détermination (r^2) de la relation entre les deux paramètres reliés. Lorsque que plusieurs paramètres étaient corrélés à un paramètre d'intérêt, la meilleure corrélation était représentée par une flèche reliant un premier paramètre et le paramètre d'intérêt. Ensuite, si les résidus de cette relation étaient encore significativement corrélés à un deuxième paramètre, une connexion était établie entre le deuxième paramètre et la flèche partant du premier paramètre en renseignant au niveau de la connexion l'augmentation de la valeur du coefficient de détermination (r^2) du fait de l'ajout de cette variable. Les fonctions indiquées sous les graphiques correspondent aux résultats d'une régression *stepwise* entre le paramètre en tête de graphique et les variables climatiques moyennées sur chacun des mois. Le coefficient de détermination de la régression avec la première variable uniquement est mentionné entre parenthèses après celle-ci. Pour les variables suivantes les augmentations successives du coefficient de détermination du fait de l'ajout de ces variables à la régression sont mentionnées entre parenthèses. Les signes en exposant après les paramètres étudiés indiquent la présence d'une tendance (haute)ment) significative à la croissance (+(+)) ou à la décroissance (-(-)).



6.2.1. Apport des autres variables climatiques (*PPFD*, *VPD*, *Pr*) à l'étude de la *VIA* des indicateurs phénologiques

Les corrélations des indicateurs phénologiques avec le *PPFD* et le *VPD* sont en général du même signe que celles obtenues pour la température (**Fig.6-4**). Tandis que les corrélations avec les précipitations sont en général du signe opposé pendant la période de végétation.

L'analyse montre que, globalement, la température reste le meilleur indicateur de la phénologie. Elle intervient environ deux fois plus souvent dans les résultats des régressions *stepwise*. La prépondérance de la température conforte le choix de se limiter à cette variable dans le chapitre 5 et est en accord avec les excellentes relations observées entre les indicateurs phénologiques et la température (**Tab.5-3**).

L'analyse de la figure fait apparaître des corrélations avec des variables climatiques moyennées durant des périodes pour lesquelles aucune relation significative n'était observée pour la température dans le **chapitre 5** :

- CUI_S est lié significativement au *VPD* et à la température du mois de Mars. Cette relation pourrait expliquer l'avancée observée pour CUI_S les dernières décennies.
- CUI_L et CUD_E sont liés significativement au rayonnement et aux précipitations d'avril, alors qu'aucune relation significative n'a été trouvée avec la température. A nouveau ces relations, combinées aux tendances observées pour ces paramètres climatiques pourraient expliquer l'allongement de CUI_L .
- CU_L est lié négativement au rayonnement en mars et positivement aux précipitations du même mois. Combiné à la relation négative à la température d'avril (en augmentation au cours des 20 dernières années), à l'augmentation observée du rayonnement en mars et à la diminution des précipitations le même mois, la diminution observée de CU_L pourrait résulter de la combinaison de l'évolution de ces trois paramètres climatiques.

Par ailleurs cette analyse permet de clarifier un point soulevé précédemment (**Tab.5-3**). A la première étape de la régression *stepwise* (**Fig.5-5**), des relations positives significatives à la température d'août étaient observées pour LF_S et CUD_S , en accord avec la littérature (*e.g.* la sensibilité positive à la température des mois d'août à octobre observée pour la sénescence du hêtre en Europe occidentale (Chen *et al.*, 2018)). En parallèle, une relation négative à la température d'octobre était observée pour LF_S , mais pas pour LF_E . Les étapes suivantes de la régression ont fait que seule la relation négative à la température d'octobre de LF_S a été conservée (**Tab.5-3**). Cette dernière relation peut sembler contradictoire vis-à-vis de la littérature précitée. Cette apparente contradiction pourrait provenir de la différence d'indicateurs utilisés. La littérature précitée se base sur des observations de terrain pour déterminer la sénescence des feuilles alors que l'indicateur LF_S dépend uniquement de la chute des premières feuilles. Il est possible que la température du mois d'octobre affecte différemment la chute des premières feuilles (par exemple en

favorisant l'assèchement) et la sénescence des autres feuilles (par exemple en retardant la nécrose).

L'analyse des autres variables climatiques permet donc tout de même d'affiner et de mieux comprendre la *VIA* observée de certains indicateurs phénologiques obtenus à partir de la dynamique du prélèvement du carbone, suggérant un contrôle plus complexe et multifactoriel de cette dynamique. Vérifier si la phénologie foliaire est également sensible aux autres variables climatiques et aux conditions climatiques de l'année précédente est une perspective qui mériterait d'être explorée afin de confirmer que cet effet ne se limite pas à la dynamique de la *NEP*.

6.2.2. Apport de la phénologie à l'étude de la *VIA* de la *NEP*

Les relations trouvées au **chapitre 4** ressortent à nouveau : $NEPA_y$ est lié (via AA_{vs}) au *VPD* durant la période de végétation de l'année précédente, à la quantité de *PPFD* reçu durant la période de végétation de l'année en cours et à une variable climatique moyennée durant l'hiver (**Fig.6-4**). Ces analyses n'ont pas mis en évidence de contribution supplémentaire des indicateurs phénologiques à l'explication de la *VIA* de la *NEP* (**Fig.6-4**).

Assez logiquement, de nombreux liens existent tout de même entre les paramètres phénologiques et les productivités saisonnières (CUI_S et $NEPA_w$, CUI_E et $NEPA_{sp}$, CUD_L et $NEPA_{vs}$) : un démarrage plus précoce ou une décroissance plus tardive de l'assimilation vont mener à une productivité saisonnière plus importante comme observé à l'échelle interannuelle (**Fig.6-4** et **Tab.5-2**). De même, les paramètres phénologiques et physiologiques sont liés (AA_{vs} et α_{vs} sont liés à CUD_S (négativement)). Une décroissance plus précoce de l'assimilation est associée à des paramètres physiologiques plus faibles pendant la saison de végétation (**Fig.6-4**). Ces paramètres dépendent tous hautement significativement du *VPD* de l'année précédente. Cette dépendance suggère que cette variable diminue non seulement l'intensité de l'assimilation maximale mais aussi sa durée, avec pour conséquence qu'une perte de capacité photosynthétique ne peut être compensée par un retardement de la décroissance de l'assimilation. En dépit de ces relations, aucun lien direct n'est observé entre la phénologie et la productivité annuelle.

L'ouverture des stomates est connue pour être régulée par le *VPD* de la journée, mais aussi des semaines voire du mois précédents (Kutsch *et al.*, 2001). Ce rôle du *VPD* à l'échelle intra-annuel a cependant peu d'impact sur l'assimilation du carbone de l'année considérée (**Tab.1-3**). L'explication fonctionnelle du lien entre le *VPD* de l'année précédente et l'intensité de l'assimilation maximale reste quant à lui à explorer, une piste à envisager est que ce lien pourrait provenir de l'impact du *VPD* sur le cycle de formation des feuilles de l'année suivante.

Plus largement, l'influence des conditions climatiques de l'été précédent (juin, juillet et/ou août) est marquée sur l'ensemble des paramètres étudiés (à l'exception de CUI_L (**Fig.6-4**)). Tout particulièrement sur les paramètres physiologiques, suggérant que c'est bien via ces paramètres que la productivité annuelle est impactée par les conditions de l'été précédent. La corrélation avec les conditions de l'été

précédent est en général négative. La seule exception est la corrélation positive observée avec *NEPA_{sp}*. En considérant la corrélation négative observée avec *CUI_S*, cela suggère qu'un été précédent plus chaud entraîne un redémarrage plus précoce et une productivité plus importante au printemps l'année suivante. Ce type de mécanisme a déjà été observé dans le cadre d'expérimentations sur de jeunes hêtres (Fu *et al.*, 2014).

Souvent, dans les études de la *VIA* de la *NEP* en forêt tempérée, le début, la longueur ou la fin de la période de croissance sont des variables explicatives de la *VIA* (**Tab.1-3**). Autrement dit une forêt plus productive est une forêt qui prélève du carbone plus longtemps. Dans le cas du site de Vielsalm la *VIA* est fortement liée à la capacité photosynthétique de la forêt, mais le résidu n'est pas lié aux paramètres phénologiques. Autrement dit ce n'est pas la durée, mais l'intensité du prélèvement du carbone qui est déterminante. D'autres études sont arrivées à des résultats similaires que ce soit à l'échelle d'un site (**Tab.1-3**) ou de plusieurs (Fu *et al.*, 2017).

Dans le cas du site de Vielsalm, la mixité de la forêt peut contribuer à accentuer le rôle prépondérant de la capacité photosynthétique. En effet, la température en avril est positivement corrélée à la productivité au printemps (**Fig.6-4**), mais négativement corrélée à la longueur de la période de végétation et à la productivité de celle-ci (**Fig.5-5** et **6-4**). Du côté de la productivité annuelle aucun effet n'est visible suggérant que les premiers effets mentionnés se compensent. Par opposition, quel que soit l'indicateur considéré, l'effet des conditions climatiques de l'été précédent est présent.

À côté de l'omniprésence de l'impact de l'été précédent, on peut également noter pour les indicateurs phénologiques l'omniprésence de l'influence des conditions climatiques pendant le mois d'avril. Elles sont en effet liées négativement à l'ensemble des indicateurs, en accord avec les résultats présentés dans le **chapitre 5**.

De manière plus générale il semble que les paramètres phénologiques sont plus liés à la température (et au *PPFD*) alors que les paramètres de productivité et physiologiques sont plus liés au *VPD* et aux précipitations. D'un point de vue temporel, les paramètres physiologiques sont essentiellement liés aux conditions de l'année précédente, les paramètres phénologiques dépendent plus des conditions de l'année en cours, tandis que les productivités saisonnières et annuelle dépendent à la fois des conditions de l'année précédente et de l'année en cours (variable en fonction des saisons considérées).

En synthèse, les paramètres physiologiques dépendent principalement du *VPD* de l'été précédent, les paramètres phénologiques dépendent principalement de la température au début de la période de végétation, les productivités du printemps, de l'automne et de l'hiver ont une réponse principalement directe au climat alors que la productivité de l'été et la productivité annuelle ont une réponse principalement indirecte liée aux paramètres physiologiques. Cette réponse sera discutée plus en détail au **7.2.4**.

7.

Discussion

7. Discussion

7.1. *Le cas du hêtre*

A l'échelle de la Wallonie, une diminution de la croissance radiale des hêtres est observée ainsi qu'une augmentation de sa variabilité (Latte, 2017). Seule l'augmentation de la variabilité est observée sur le site de Vielsalm. La diminution de la croissance radiale n'implique pas forcément une diminution de la *NEP*. S'il y a moins de CO₂ qui se retrouve dans les cernes, il peut très bien se retrouver ailleurs dans l'écosystème forestier (sol, fruits,...) sans que la *NEP* soit modifiée.

L'évolution de la phénologie du hêtre sur le site de Vielsalm (avancée de la chute des feuilles) ainsi que l'augmentation observée de la variabilité de la largeur des cernes des hêtres, tout comme les tendances rapportées à l'échelle de la Wallonie illustrent la sensibilité climatique du hêtre au changement climatique. Déterminer si les conséquences négatives du changement climatique pour cette essence pourraient se généraliser dans le futur à l'assimilation nette de CO₂ (*NEP*) requiert des études supplémentaires. Une étude de la *VIA* de la *NEP* des autres forêts de hêtres d'Europe occidentale équipées pour la mesure par *eddy covariance* (Hesse, Hainich,...) pourrait permettre de répondre à cette question. Si ces conséquences se confirmaient, l'ensemble des pools carbonés de la forêt seraient potentiellement sujet à une diminution de l'approvisionnement en carbone. Malgré la perte de productivité future potentielle évoquée et la perte de vitalité observée en Wallonie pour le hêtre (Latte, 2017), on ne peut pas dans notre cas et à l'heure actuelle parler de dépérissement proche et/ou généralisé. Cette absence de dépérissement est en accord avec une thèse précédente (Soubie, 2014) et est également observée à l'échelle des peuplements de hêtre ardennais (Latte *et al.*, 2017). Par exemple, on peut voir, pour la forêt de Vielsalm, qu'après chaque évènement affectant de manière importante la capacité photosynthétique de l'écosystème (attaque d'insectes en 2000, sécheresse d'été en 2003 et arrières-effets en 2004, sécheresse de printemps en 2011), la forêt a pu, dans les années suivantes, rétablir une capacité photosynthétique plus élevée (**Fig.6-2**). Des résultats similaires ont été rapportés en France (Lebourgeois, 2005). Toutefois, le dépérissement d'une essence est un processus qui peut se construire sur le long terme, en particulier dans un écosystème forestier, et seul le suivi continu du comportement de l'essence sur le long terme pourra permettre de s'assurer de l'absence de dépérissement.

7.2. *Originalité de la thèse*

7.2.1. **Combinaison et confrontation des données d'eddy covariance à d'autres sources de données**

Une des originalités de la thèse a été de chercher à combiner les données d'*eddy covariance* du site de Vielsalm à des données issues d'autres sources de données.

Estimer la proximité de la canopée à partir des données d'*eddy covariance* est possible, mais encore faut-il pouvoir valider la méthode utilisée. Cela a pu être fait via l'utilisation des hauteurs d'arbres mesurées lors d'inventaires au sol dans certains secteurs de la forêt et depuis le ciel pour l'ensemble de la forêt (modèle numérique de terrain wallon à haute résolution de 2014). Nous disposions ainsi à la fois d'une information temporelle et d'une information spatiale. Les deux sources d'information se sont révélées utilisables pour valider les valeurs de proximité de canopée obtenues à partir des données d'*eddy covariance*, ce qui a été fait dans le **chapitre 3 (Fig.3-3)**. La réalisation d'un survol *LIDAR* des sites d'*eddy covariance* est tout à fait réalisable pour d'autres sites et leur permettrait d'eux-mêmes vérifier l'influence de la proximité de la canopée sur les mesures d'*eddy covariance*.

Les données d'*eddy covariance* présentent d'énormes potentialités, mais elles ne permettent pas, à elles seules, d'avoir une vue globale du fonctionnement de la forêt. Il reste donc nécessaire de les confronter à d'autres sources de données afin de pouvoir comprendre comment le carbone assimilé se répartit entre les différents compartiments de l'écosystème et quels sont les feedbacks de cette répartition. D'où l'intérêt de la prise en compte dans le **chapitre 4** des données de largeurs de cernes mesurées sur le site et des données de fructification mesurées à l'échelle de la Région wallonne (non publié). Pour les autres sites d'*eddy covariance*, les données de largeurs de cerne ont l'avantage de pouvoir être obtenues *a posteriori*. Tandis que les données de fructification, si elles ne sont pas disponibles sur le site, sont en général assez homogènes sur de grandes régions, du moins pour les événements les plus intenses (Hilton and Packham, 2003). Ces événements les plus intenses correspondaient aux années pour lesquelles les productivités les plus faibles étaient observées à Vielsalm (**chapitre 4**), les liens éventuels entre ces événements restent à explorer.

La dynamique observée pour le flux de CO₂, pour pouvoir être expliquée, doit être rattachée à la dynamique de l'appareil photosynthétique de la forêt ce qui a pu être fait grâce aux données de rayonnement sous couvert (**chapitre 5**), sensibles à la présence de feuilles. Si l'information phénologique n'a pas toujours été collectée au lancement des sites d'*eddy covariance*, la mise en place de caméras phénologiques sur les principaux réseaux de mesure a permis de répondre à ce manque.

Si les pistes évoquées dans les paragraphes précédents ont été exploitées en détails, toute une série d'autres sources ont été exploitées sans être publiées sous forme d'article (voir **7.3**). A titre d'exemple nous pouvons citer les données d'*eddy covariance* des autres sites européens, les données d'ozone de l'Agence Wallonne de l'Air et du Climat (AWAC) récoltées à proximité du site de Vielsalm, les images

satellites du site utilisées afin de réaliser une cartographie de la composition de la forêt, les images de la caméra phénologique, les données de précipitations et de température des stations de l'Institut Royal Météorologique (*IRM*) à proximité, les mesures de la taille des feuilles,... Tous ces éléments soulignent le caractère interdisciplinaire nécessaire à la pleine exploitation des potentialités offertes par les données d'*eddy covariance* et la nécessité de collecter et d'avoir à disposition de nombreuses données annexes non seulement sur les caractéristiques du climat, mais aussi de l'écosystème et du fonctionnement du système de mesure.

7.2.2. Vérification de l'évolution des conditions de turbulence sur le site

Peu de sites d'*eddy covariance* ont étudié l'évolution des conditions de turbulence à long terme et essayé de comprendre finement les phénomènes observés. En effet, les études sur la turbulence se limitent en général à des périodes relativement courtes (quelques mois) et cherchent à répondre à une question précise.

La prise de mesure dans la couche de rugosité avec une variabilité de la proximité de la canopée est probablement une réalité pour de nombreux sites d'*eddy covariance*. Des solutions existent pour minimiser l'influence de la croissance des arbres lorsque les mesures sont prises dans la couche de rugosité, notamment des mâts télescopiques qui suivent la croissance de la végétation. Lorsque les mesures sont déjà prises, sans ce type de dispositif, une analyse est nécessaire afin de déterminer si la proximité de la canopée influence les flux turbulents mesurés. A nouveau peu d'études ont tenté de répondre à cette question.

Dans le cas du site de Vielsalm, nous avons pu mettre en évidence que l'efficacité du transport de la quantité de mouvement était liée à la proximité de la canopée (avant et après le changement de tour). A l'opposé les efficacités du transport du CO₂, de la vapeur d'eau et de la chaleur sensible n'étaient pas liées à la proximité de la canopée.

La démonstration de l'absence de sensibilité des statistiques de turbulence du CO₂ à ce paramètre était fondamentale. Cette analyse mériterait d'être appliquée à d'autres sites. Une comparaison de la valeur et de l'évolution des statistiques de turbulence entre sites permettrait de déterminer si un biais méthodologique lié à la variabilité de l'efficacité du transport turbulent est présent et ainsi mieux juger la pertinence de la comparaison des données de *NEP* absolue entre les sites.

Même dans la couche de rugosité, les flux de CO₂ mesurés à Vielsalm sont cohérents. Nous avons cependant mis en évidence des différences significatives de l'efficacité du transport turbulent du CO₂ entre le secteur sud-ouest et le secteur nord-est. Le transport turbulent étant plus efficace dans le secteur Nord-Est. L'origine de cette différence était essentiellement « mécanique » pour le CO₂, vraisemblablement liée à la transition de hauteur entre les secteurs. D'autres paramètres intervenaient pour la vapeur d'eau et la température et différentes hypothèses ont été proposées dans le **chapitre 3** pour l'expliquer. Toujours est-il que, dans ces conditions, il faut éviter de comparer les valeurs absolues des flux obtenus entre les secteurs feuillus et résineux, la turbulence n'étant pas similaire

dans les deux secteurs, les flux ne sont pas comparable quantitativement. Une analyse qualitative (via des anomalies) reste possible au sein du secteur conifère étant donné la stabilité des efficacités du transport turbulent au fil du temps.

L'étude de l'effet de la proximité de la canopée n'est pas finie. En effet, même si les mécanismes de transport par turbulence ne sont pas impactés pour le CO₂, il reste à vérifier comment les modifications de la proximité de la canopée ont impacté la composition de la zone contribuant au flux mesuré, l'empreinte (voir 7.3.4.). En élevant le système de mesure, l'empreinte a été étendue et l'environnement n'est pas homogène quand on s'éloigne de la tour à flux. Vers le sud et l'ouest, des prairies sont présentes alors que plus loin au sud-ouest, la forêt est dominée par les conifères.

7.2.3. Prise en compte des spécificités du site

Le changement de tour, l'évolution naturelle de l'écosystème (croissance (différente) des arbres), l'hétérogénéité des essences, l'incertitude entourant les pratiques sylvicoles, le biais climatique associé à la suppression des données provenant du nord-est,... Ces éléments pourraient apparaître comme une faiblesse du site choisi pour cette étude et remettre en question son implantation initiale. Au terme de cette thèse, je pense qu'il est important de contredire ces impressions.

Tout d'abord, le site de Vielsalm, avec ses spécificités, a permis sur les plus de vingt années écoulées de se poser des questions, mais surtout d'y apporter des réponses. Que ce soit au niveau de la compréhension de la turbulence, de l'amélioration et de la validation de la méthode d'*eddy covariance* ou de la compréhension du fonctionnement actuel et futur des écosystèmes forestiers.

Ensuite la plupart des difficultés rencontrées ne sont pas propres au site de Vielsalm. Si la prise de mesure dans la couche de rugosité est probablement une réalité pour de nombreux sites d'*eddy covariance*, l'hétérogénéité des forêts mesurées l'est tout autant, que ce soit du fait de la mixité (Tab.1-3) ou de la taille réduite de l'écosystème étudié par rapport à l'empreinte. La prise en compte de ces éléments et leur étude au niveau du site de Vielsalm a permis d'attirer l'attention de la communauté scientifique sur des éléments généralement peu considérés, voir ignorés par celle-ci. Par exemple, l'absence de la prise en compte d'éventuelles différences dans les conditions de turbulence en fonction des secteurs considérés pour un site et en fonction des sites pour des études multi-sites posent de réelles questions quant à la comparabilité des données absolues de *NEP* entre secteurs ou entre sites. Y a-t-il des différences d'efficacité du transport turbulent du CO₂ entre les sites d'*eddy covariance*? Quel est l'impact sur le bilan annuel? Ces questions méritent une réponse et peuvent apporter des précisions quant aux résultats obtenus.

7.2.4. Prise en compte du cycle de vie de la forêt

La distinction est généralement faite entre les facteurs climatiques et les facteurs non-climatiques. Ce que ce travail apporte en plus c'est une explication climatique à l'origine de la variabilité des facteurs non-climatiques. Dire que la productivité de la forêt dépend de sa capacité photosynthétique ou dire que la forêt dépend des conditions climatiques de l'été précédent qui vont définir la capacité

photosynthétique de l'année en cours est une réelle plus-value dans l'optique de la compréhension du fonctionnement des forêts.

En s'appuyant sur des travaux réalisés en dendrochronologie ayant mis en évidence un impact des conditions météorologiques et édaphiques des années antérieures sur la largeur des cernes (*e.g.* Latte *et al.*, 2015), nous avons cherché à vérifier si ces relations s'observaient également au niveau de la *NEP*. La prise en compte de l'impact potentiel des conditions météorologiques des années précédentes sur l'allocation du carbone (production de feuilles, de fruits, de bois, de racines,...) est largement discutée dans la littérature (**1.6.4.**). Cependant, l'impact des conditions météorologiques de l'année précédente sur l'assimilation du CO₂ reste étonnamment peu discuté. En effet, si on s'en réfère à la **Table 1-3**, aucune publication ne mentionne explicitement ce type d'effet directement. La mise en évidence que les conditions de l'année précédente impactaient la *NEP* de la forêt nous a donc semblé tout à fait originale. D'autant plus que, à Vielsalm, cet impact se marque non seulement sur la productivité annuelle, mais aussi sur les productivités saisonnières, la physiologie et la phénologie.

Dans ces conditions, une première conclusion à tirer est que pour bien comprendre les causes de la *VIA* de la *NEP* d'une forêt tempérée, il ne faut pas se limiter à étudier les données climatiques, les paramètres physiologiques et phénologiques de l'année en cours, il faut également s'intéresser aux données climatiques de l'année précédente afin de prendre en compte les processus d'allocation du carbone.

Cette constatation permet de pointer une faiblesse potentielle des procédures de *gapfilling* telles qu'elles sont appliquées actuellement. Elles ne permettent pas de prendre directement en compte l'effet de l'année précédente. Indirectement cet effet se transmettra tant que le *gapfilling* sera basé sur des données de l'année en cours, ce qui est généralement le cas pour les premières étapes du *gapfilling*. Il faut rappeler ici que l'objectif que nous visons en utilisant les moyennes journalières (*MDV*) était d'éviter un biais climatique. La conclusion à tirer du résultat obtenu ne se limite cependant pas à notre situation, pour mieux prendre en compte la variabilité interannuelle des flux il faudrait, biais climatique ou pas, privilégier un *gapfilling* basé sur les données de flux de l'année en cours plutôt que basé sur des tableaux croisés (*LUT*) reprenant des moyennes sur des données de plusieurs années. Une alternative serait de prendre en compte les données de l'année antérieure dans la réalisation du *gapfilling* pour les forêts dominées par des essences forestières qui, comme le hêtre, se révéleraient sensibles aux conditions de l'année précédente. Comme discuté dans le **chapitre 4**, jusqu'à présent peu d'études évoquent ces effets : une étape préalable est donc d'étudier la sensibilité de différentes essences forestières à ces mécanismes. A l'échelle du site de Vielsalm, l'étude de la dépendance de la capacité photosynthétique aux conditions climatiques de l'année précédente pourrait être réalisée dans le secteur nord-est, dominé par le douglas afin de voir si cette relation est essentiellement liée à la réponse des feuillus. La sensibilité observée de la *NEP* hivernale (en l'absence de feuilles) du secteur sud-

ouest du site de Vielsalm au *VPD* de septembre de l'année précédente suggèrent le contraire.

7.3. Perspectives

7.3.1. L'allocation du carbone, la NEP et les autres indicateurs de productivité

Au vu des résultats obtenus, la question de la répartition du carbone assimilé par les feuilles mériterait d'être approfondie. En particulier, il faudrait se pencher sur la compréhension du cycle de formation des feuilles afin de mieux comprendre les liens existant entre la capacité photosynthétique et les conditions climatiques de l'année d'avant. Un été précédent sec va-t-il diminuer le nombre, la taille, l'efficacité photosynthétique, la surface foliaire spécifique, la résistance ou la durée de vie des feuilles de l'année suivante ? Va-t-il également affecter le développement racinaire ou le circuit hydraulique de la sève et, de la sorte, provoquer des arrières effets sur les flux de sève et de transpiration ? L'impact sera-t-il moins marqué sur les résineux que sur les feuillus ? Les conditions environnementales de l'année $n-2$ ont-elles également un impact significatif sur le comportement de la végétation l'année n ? Répondre à ces questions permettrait de mieux appréhender le comportement de la forêt.

De plus, il faudrait s'intéresser à la dépendance au climat des flux de carbone vers les différents pools de l'écosystème. Ces flux dépendent-ils des mêmes variables, au même moment, que la NEP ? Par exemple, si on prend les largeurs de cernes des hêtres, on peut voir que si la relation aux conditions de l'été précédent est la plus significative (**Fig.7-1**), une relation aux précipitations de juin est également présente suggérant que d'autres facteurs que ceux intervenants pour la NEP pourraient être déterminants.

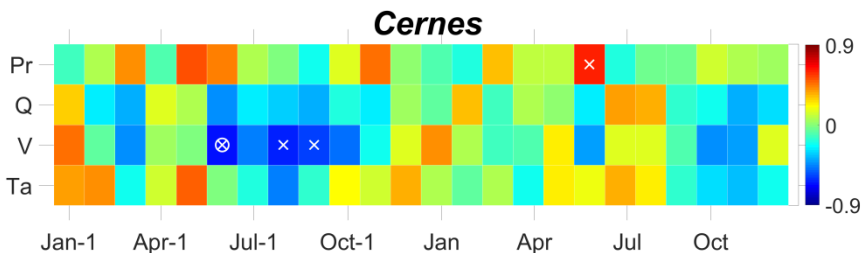


Figure 7-1 : Corrélogramme pour l'indice de cerne à Vielsalm entre 1998 et 2012. Chaque pixel correspond à la corrélation entre l'indice de cerne et une variable climatique (Pr – précipitations, Q – *PPFD*, V – déficit de saturation, Ta – température de l'air) moyennée sur un mois donné. Chaque pixel (x,y) correspond à une fenêtre de moyennage d'une variable climatique y (axe vertical) sur un mois x (axe horizontal). La couleur du pixel (x,y) correspond au coefficient de corrélation entre l'indice de cerne et la variable climatique sur la fenêtre de moyennage précisée en abscisse. Les corrélations significatives ($p\text{-val} < 0.05$) sont marquées par des croix, alors que les relations hautement significatives ($p\text{-val} < 0.01$) sont marquées par des croix entourées. Un carré rouge (bleu) correspond à une corrélation positive (négative).

Pour le site de Vielsalm, le bilan carbone complet de la forêt reste à réaliser. A l'heure actuelle, on ne sait pas dans quel compartiment va le carbone assimilé ni dans quelle quantité. Plusieurs paramètres n'étaient jusqu'à présent pas disponibles (l'exportation de bois, la variation du stock de carbone dans le sol, dans le bois, dans les feuilles, l'exportation latérale de carbone via le sol,...). Ce faisant, la validation par une approche bilan carbone de la valeur absolue obtenue pour la *NEP* reste à réaliser. A noter tout de même les limites de cette valeur absolue évoquées dans la littérature (Wilson and Baldocchi, 2001; Aubinet *et al.*, 2018). A noter également qu'avec la mise en place du réseau *ICOS* de nouvelles données vont être mises à disposition et vont permettre de se poser et de répondre à de nouvelles questions. En particulier, la mesure directe du *LAI*, du contenu en azote des feuilles et l'installation d'une caméra phénologique va permettre d'obtenir des estimations indépendantes des mesures d'*eddy covariance* (ce qui est recommandé (Barr *et al.*, 2004)) de la capacité photosynthétique et de la dynamique foliaire.

Le bilan carbone d'une forêt a des implications pratiques importantes. En effet, la sylviculture *pro-silva* promue par la Région wallonne veut prélever « l'accroissement » et garder un stock de bois constant en forêt. Identifier cet accroissement et ce stock est donc primordial. Tout comme les interactions entre ce mode d'exploitation et le rôle de puits de carbone joué par la forêt.

7.3.2. Flux de CO₂ et flux de vapeur d'eau

Comme mentionné dans l'introduction, les flux de vapeur d'eau n'ont pas été présentés et discutés dans le cadre de cette thèse car, comme pour les flux de CO₂, la mise en place d'une procédure de correction des flux était nécessaire afin de prendre en compte le biais lié à la variation de la proximité de la canopée.

Si nous n'avons pas développé cette procédure de correction pour la vapeur d'eau spécifiquement, les procédures mises en place pour le flux de CO₂ pourraient se révéler en grande partie transposable au flux de vapeur d'eau. Un post-doctorat sur l'évapotranspiration de la forêt de Vielsalm, ayant commencé en septembre 2020, devrait permettre de s'en assurer et d'approfondir la relation entre les flux de vapeur d'eau et de CO₂.

7.3.3. Sécheresse atmosphérique et édaphique

Aucune variable permettant de prendre en compte directement le stress hydrique édaphique n'a été prise en considération dans les chapitres précédents. L'utilisation de la réserve en eau utile du sol et d'un indicateur du stress hydrique édaphique, obtenu via le modèle Biljou (Soubie, 2014), ont toutefois été envisagés au cours de la recherche ayant mené au **chapitre 4**. Ces indicateurs du stress édaphique non finalement pas été pris en compte pour différentes raisons. Les principales étant le travail conséquent nécessaire à l'obtention d'indicateurs validés sur l'ensemble de la période étudiée et la forte corrélation observée entre les indicateurs préliminaires obtenus et le *VPD* (non publiés). Une des perspectives du travail est donc d'affiner l'analyse en distinguant les effets d'une sécheresse atmosphérique et d'une

sécheresse édaphique et en étudiant leurs conséquences notamment au niveau de l'allocation du carbone.

7.3.4. Effet de l'hétérogénéité

Approfondir la question de l'influence de l'hétérogénéité sur le bilan annuel à Vielsalm est essentiel dans le contexte de l'étude de la réponse spécifique des essences, mais aussi de la résilience du puits de carbone que constitue la forêt face au changement climatique.

Cet approfondissement nécessite de prendre en compte deux évolutions temporelles propres au site de Vielsalm :

- celle de la composition de la zone contribuant au flux mesuré du fait de l'hétérogénéité de la forêt et de la variabilité de la proximité de la canopée ;
- celle de la structure de la forêt. En effet, les hêtres au fil des années sont de plus en plus dominés par les résineux qui grandissent plus et plus vite.

La prise en compte de la première évolution a été évoquée dans le **chapitre 4**, mais son analyse fine reste à développer. Il est notamment important de répondre à la question : « la modification observée des paramètres physiologiques avant et après changement de tour et les tendances observées pour ces paramètres sont-elles en partie (l'évolution du climat expliquant déjà en partie les tendances observées pour l'efficacité quantique et la respiration à l'obscurité (**Fig.5-4** et **Fig.6-1 & 2**) ou pas du tout influencées par l'évolution de la composition de l'empreinte ? »

Cette analyse est possible via l'utilisation de modèles d'empreinte. Cette utilisation nécessite en général de connaître la hauteur de déplacement, ce qui n'était pas possible avant de répondre aux questions posées dans le **chapitre 3**. Dans le cadre de cette thèse, j'ai eu l'occasion de retranscrire un modèle d'empreinte 2D dans *matlab*. Le modèle en question était basé sur la méthode de Kormann et Meixner (Kormann and Meixner, 2001). L'originalité du travail réalisé résidait dans la combinaison de ce modèle avec une carte de végétation à haute résolution (1 arbre ~ 10 pixel) afin de déterminer la contribution de chacun des arbres au flux mesuré. La carte de végétation obtenue à partir d'une image satellite permettait de distinguer les feuillus et les résineux (via une classification numérique supervisée par pixel). En combinant l'information spatiale (réponse du flux en fonction de la proportion de feuillus, de résineux ou d'autres surfaces) et l'information temporelle (évolution de la proportion de feuillus, de résineux ou d'autres surfaces) obtenues, il devrait être possible de répondre à la question posée. La principale difficulté dans l'optique de la valorisation de ces résultats est son caractère spécifique au site. Par ailleurs l'approfondissement de cette perspective est rendu difficile par la résolution actuelle des modèles d'empreinte qui si elle permet une analyse qualitative, ne permet pas une analyse quantitative fine.

La prise en compte de la deuxième évolution évoquée nécessite quant à elle de répondre à la question : « comment le hêtre et les conifères présents vont-ils co-évoluer ? ». En effet, le hêtre et les conifères ont des écologies différentes et leur cohabitation pourraient avoir des conséquences bénéfiques ou pas sur la *NEP* de la

forêt. Une piste à suivre pour répondre à cette question est celle de l'évolution des paramètres physiologiques avant l'apparition des feuilles pour le hêtre. En effet, à l'échelle interannuelle, vu la croissance plus prononcée des résineux (voir **chapitre 3**) et l'absence de tendance de la *NEP* de l'ensemble de la forêt, on pourrait s'attendre à une augmentation de l'efficacité quantique et de la capacité photosynthétique observée en hiver et au début du printemps (et donc associées aux conifères). Une autre piste est celle de la dendrochronologie, l'analyse de l'évolution relative de la croissance radiale des hêtres et des conifères de la forêt pourrait apporter des éléments de réponse.

7.3.5. Changement de tour et variabilité

Une hypothèse a été posée quant à l'analyse de la série de données sans apparaître clairement dans les chapitres précédents. En effet, nous avons considéré que la *NEP* moyenne avant et après changement de tour était différente, mais que la variabilité de la *NEP* et les causes de sa variabilité étaient identiques. En effet les anomalies de *NEP* journalière étaient calculées en retirant la *NEP* journalière moyenne sur la période avant ou après changement de tour.

La variabilité de la *NEP* était identique à l'échelle de l'année (écart-type de 90 et 91 gC/(m².an) respectivement avant et après changement de tour pour la *NEP* annuelle). Les causes de la variabilité et leur importance relative auraient tout de même pu être impactées par le changement de tour et le changement d'empreinte associé. En pratique, afin de s'assurer de la cohérence des résultats, les résultats obtenus sur l'ensemble de la période de mesure (1997-2016) ont, en partie, été comparés aux résultats obtenus en ne considérant que les données avant (1997-2008) ou après (2009-2016) changement tour. Cette étape de l'analyse n'a pas été formalisée dans les chapitres précédents et n'a pas été réalisé systématiquement. Dans l'optique de la prolongation des recherches sur les données du site de Vielsalm il sera important de bien le préciser dans les travaux futurs notamment si un travail similaire à celui réalisé pour les flux de CO₂ est réalisé sur les flux de vapeur d'eau.

7.3.6. Analyse temporelle des données et évènements extrêmes

Le flux de CO₂ possède des dynamiques journalière et annuelle périodiques. La majorité de la variabilité observée dans les flux de CO₂ semi-horaires provient de ces dynamiques. Utiliser des outils d'analyse de séries temporelles (ondelettes, transformées de Fourier, matrices singulières, décompositions saisonnières,...) en supprimant l'effet de ces dynamiques, qui n'expliquent pas ou que peu la variabilité interannuelle, peut donc aider à analyser la variabilité indépendamment de ses causes. En début de thèse différentes recherches ont été entamées dans ce sens, que ce soit pour identifier des périodes critiques (période courte qui explique une grande partie de la variabilité interannuelle observée) ou des évènements extrêmes se produisant au niveau des flux de CO₂ observés à Vielsalm ou dans d'autres sites européens. Un des intérêts de ces analyses réside dans la comparaison inter-sites. Identifier les sites pour lesquels les mêmes périodes critiques ou évènements extrêmes sont observées peut permettre la mise en place d'analyses à plus grande

échelle par la suite. Ces recherches ont été mises de côté afin d'avancer sur l'étude de la *VIA* de la *NEP* à Vielsalm et constituent une perspective de recherche qui mériterait d'être approfondie.

L'analyse de la *VIA* de la *NEP* a fait ressortir le caractère exceptionnel de l'année 2000 (attaque d'insecte, *PPFD* très faible,...) et les difficultés rencontrées pour représenter correctement la réponse du flux de CO_2 cette année-là à partir de données climatiques et physiologiques. Ce résultat illustre les limitations des modèles utilisés pour la prise en compte de certains événements exceptionnels liés à des perturbations « extérieures » (développement d'insectes, coupe forestière importante,...) qui vont avoir de nombreux feedbacks qui sortent du cadre du fonctionnement classique de la forêt et qui s'étalent sur plusieurs années (Bréda and Badeau, 2008). L'analyse de ce type d'évènements peut difficilement être faite en profondeur à partir des données d'un seul site. Cela nécessiterait de comparer les résultats obtenus entre les sites afin d'augmenter les données disponibles (Amiro *et al.*, 2010), comme ce fût le cas pour la sécheresse de 2003 (Ciais *et al.*, 2005). Identifier et expliquer les synergies qui se mettent en place dans le cadre d'évènements extrêmes est un défi majeur à relever dans le contexte du changement climatique. De plus, même si l'impact d'un effet ne se marque pas sur la *NEP* de l'année, il peut tout de même se marquer au niveau de la largeur des cernes, comme ce fut le cas en 2003 et les années suivantes pour le site de Vielsalm.

7.3.7. La caméra phénologique

La première communication scientifique réalisée dans le cadre de cette thèse a porté sur la corrélation entre la proportion de vert dans les photographies de la forêt de Vielsalm et la capacité photosynthétique de l'écosystème. Ces photographies sont prises plusieurs fois par jour par la caméra située en haut de la tour. Les résultats obtenus, à savoir un accord entre ce qu'on voit (*RGB*) et ce qu'on mesure (*NEP*), constituaient une première illustration des potentialités offertes par la caméra. Avec une résolution spatiale et temporelle fine (comparativement aux autres sources d'information : enquête sur le terrain, satellites,...) et des prises de vue automatiques, cet outil apporte une solution au suivi à haute résolution de la dynamique des forêts, que ce soit l'évolution de la phénologie ou de la physiologie. Des réseaux ont d'ailleurs été développés que ce soit aux Etats-Unis (PhenoCam (Richardson *et al.*, 2007)) ou en Europe (D'Odorico *et al.*, 2015; Wingate *et al.*, 2015), en particulier suite à l'encouragement de la mise en place de ces appareils sur les sites du réseau mondial, *Fluxnet* (Baldocchi *et al.*, 2005).

Le développement de l'utilisation des images de la caméra phénologique afin d'en tirer des informations phénologiques et physiologiques est une piste à explorer. En particulier elle pourrait permettre d'identifier des « phénophases », de s'intéresser plus en détails aux périodes de transition (apparition et chutes des feuilles). En ciblant des zones haute et basse de la canopée et en analysant la dynamique de la proportion de vert dans les images de ces zones, elle pourrait notamment aider à répondre à une hypothèse posée précédemment concernant la réorganisation

verticale de l'assimilation du carbone. On pourrait en effet s'attendre à voir la proportion de vert varier différemment en fonction de l'étage de la forêt considéré. Elle permettrait également de détecter la présence d'une défoliation ou d'une sénescence plus précoce du sommet de la canopée par rapport aux zones plus basses. Pour la période de végétation, elle pourrait permettre de détecter l'apparition de feuilles d'été (« *lammas leaves* ») dans le sous-bois.

7.3.8. Effet de la composition atmosphérique

Jusqu'à présent l'étude de la *VIA* de la *NEP* s'est uniquement intéressée à l'impact de la présence de vapeur d'eau dans l'air (via le déficit de saturation). La question de l'effet des autres composés atmosphériques (CO_2 , ozone, azote,...) mérite d'être posée. D'autant plus que des effets de ces composés (Fleischer *et al.*, 2013; Proietti *et al.*, 2016; Fernández-Martínez *et al.*, 2017; Flechard *et al.*, 2019) ont déjà été rapportés dans le cadre d'étude de la *VIA* de la *NEP*.

Depuis le début des mesures en août 1996, plus de 20 années ont passées, sur cette période la concentration mensuelle moyenne en CO_2 dans l'atmosphère a augmenté globalement de 361 à 408 ppm en août 2018. A Vielsalm aussi on a pu observer une nette et similaire augmentation de la concentration en CO_2 (de 356 à 406 ppm d'août 1996 à août 2018). Si une étude intégrant les données du site de Vielsalm (de 1997 à 2008) a montré un lien entre l'anomalie de la concentration en CO_2 et l'anomalie de la *NEP* (Fernández-Martínez *et al.*, 2017), cette étude intégrait peu de variables climatiques et le CO_2 était le seul à avoir une tendance significative (comme la *NEP*). Cette tendance de la *NEP* observée notamment pour le site de Vielsalm entre 1997 et 2008 n'a pas été confirmée après mise à jour des procédures de traitement et élargissement de la période étudiée (voir **chapitre 4**). A l'échelle du site de Vielsalm, les relations obtenues avec les variables climatiques semblent indiquer que son effet est soit négligeable, soit concurrent à celui d'autres variables climatiques. De plus des études d'enrichissement de l'air en CO_2 à Vielsalm ont montré que cet enrichissement n'avait aucun effet sur la photosynthèse, vraisemblablement du fait de la non limitation de celle-ci par le CO_2 (Laitat *et al.*, 1999), en accord avec les résultats obtenus dans le **chapitre 4**. Afin de s'en assurer une solution serait d'intégrer la variable anomalies de la concentration en CO_2 à l'analyse de la *VIA* de la *NEP*.

La santé des forêts et leur productivité sont deux thématiques fortement liées. Cependant, peu de sites d'*eddy covariance* sont équipés pour mesurer en parallèle la pollution atmosphérique. Par conséquent, peu de publications s'intéressent aux conséquences des pollutions atmosphériques sur les flux d'*eddy covariance* en forêt. Ils restent donc des efforts à réaliser pour mieux comprendre la réponse de l'assimilation du carbone par les écosystèmes à la pollution atmosphérique. En particulier, l'étude des conséquences des dommages causés à l'appareil photosynthétique par l'ozone sont rarement étudiées sur les sites d'*eddy covariance* (Proietti *et al.*, 2016). De la même manière, le rôle joué par le stress ozone dans l'allocation du carbone (Kitao *et al.*, 2012) mériterait d'être approfondi pour le site

de Vielsalm afin de comprendre si la relation observée avec les conditions hydriques de l'année précédente est uniquement la conséquence d'un stress hydrique ou la combinaison d'un stress hydrique et d'un stress ozone.

A posteriori, il est dommage que le site de Vielsalm sur les 20 années de son existence n'a pas été élevé au rang de « *master site* » du réseau LTER (« *Long-Term Ecosystem Research Network* »), le réseau de suivi intensif des forêts (comme cela a été le cas pour le site de Brasschaat côté flamand) alors que des mesures de qualité de l'air sont réalisées à proximité du site. Des mesures telles que la production annuelle de fruit, la concentration foliaire en nutriments, la composition de la solution du sol ont été collectées sur ces sites régulièrement et sur le long terme.

Concernant les dépôts azotés, une étude multi-site a montré que les forêts décidues étaient peu ou pas sensibles à ce paramètre, contrairement aux forêts de conifères (Fleischer *et al.*, 2013). Cette étude a également souligné la difficulté de distinguer les effets des dépôts azotés et du climat, les deux étant fortement liés. L'étude plus approfondie des interactions entre le cycle du carbone et de l'azote est rendue difficile par le peu de données collectées au cours des années précédentes sur le cycle de l'azote parmi les sites d'*eddy covariance*. L'azote est essentiel à la photosynthèse vu son rôle de constituant de la chlorophylle et des membranes des chloroplastes. Comprendre la dynamique de cet élément au sein de l'écosystème forestier pourrait dès lors aider à comprendre les phénomènes observés, notamment le lien entre la capacité photosynthétique et les conditions climatiques de l'année précédente.

8.

Conclusions

8. Conclusions

Cette thèse a relevé différents défis propres à l'exploitation d'un long set de données (validité, représentativité, complétude et valorisation des données). Les travaux réalisés apportent un plus indéniable à la communauté des sites d'*eddy covariance* et soulèvent des questions pour l'avenir de la recherche au sein de ceux-ci. L'étude de l'évolution de la turbulence a notamment mis en évidence des différences entre secteurs de la forêt étudiée de l'efficacité du transport turbulent de la quantité de mouvement, de la chaleur sensible, de la chaleur latente, mais aussi du CO_2 . Ces différences empêchent la comparaison des flux turbulents provenant des différents secteurs et soulèvent la question des différences éventuellement présentes au niveau des statistiques de turbulence entre les sites d'*eddy covariance*.

L'étude sur 20 ans de la forêt de Vielsalm, dominée par le hêtre, a permis de mettre en évidence des mécanismes régissant le fonctionnement de ce puits de carbone et son évolution. La phénologie de la forêt est principalement contrôlée par les conditions climatiques de l'année en cours, la physiologie quant à elle est liée aux conditions de l'année précédente et la productivité nette annuelle (NEP_y) est principalement contrôlée par les paramètres physiologiques. L'originalité des résultats obtenus est confortée par la confrontation à la littérature. En effet, des trois paramètres principalement évoqués dans la littérature pour expliquer la variabilité interannuelle des flux de CO_2 , à savoir la longueur de la période de végétation, la température et les précipitations moyennes annuelles, aucun ne permet d'expliquer la variabilité interannuelle de la NEP_y observée à Vielsalm. Les résultats obtenus soutiennent la nécessité de continuer à réaliser des études de cas de la variabilité interannuelle et encourage à vérifier si l'influence des arrières-effets identifiée pour le site de Vielsalm est également observée sur d'autres sites.

Le travail est évidemment loin d'être terminé : de nombreuses pistes restent à explorer pour le site de Vielsalm qu'elles s'intéressent à la méthodologie utilisée ou à la compréhension du fonctionnement de la forêt dans un contexte climatique changeant. La principale recommandation faite est d'approfondir l'étude des causes de l'allocation du carbone et de la détermination de la capacité photosynthétique de l'écosystème. En particulier le rôle du déficit de saturation de l'air est à investiguer. Les mesures complémentaires qui vont être obtenues via les protocoles du réseau *ICOS*, pourraient déjà permettre de répondre en partie aux questions posées.

A plus large échelle, il est indispensable de continuer à réaliser des mesures des flux de CO_2 à long terme (Niu *et al.*, 2017) en parallèle avec le suivi du climat, de la phénologie et de physiologie des forêts. En effet, le climat change et les écosystèmes aussi, il faut maintenir les outils qui sont en place et qui permettent de suivre et comprendre ces changements à long terme.

9.

Références

9. Références

- Alderweireld, M. *et al.* (2015) *Inventaire Forestier Wallon: résultats 1994-2012*. Edited by SPW, DGO3, DNF, Direction des ressources forestières.
- Ameriflux (2019) *Ameriflux Web Site*.
- Amiro, B. D. *et al.* (2010) ‘Ecosystem carbon dioxide fluxes after disturbance in forests of North America’, *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 115(G4), pp. 1–13. doi : 10.1029/2010JG001390.
- Andreas, E. L. *et al.* (1998) ‘Statistics of surface-layer turbulence over terrain with metre-scale heterogeneity’, *Boundary-Layer Meteorology*, 86(3), pp. 379–408. doi : 10.1023/A:1000609131683.
- Archetti, M. *et al.* (2013) ‘Predicting climate change impacts on the amount and duration of autumn colors in a New England forest’, *PLOS One*, 8(3), pp. 1–8. doi : 10.1371/journal.pone.0057373.
- Arend, M. *et al.* (2015) ‘The influence of the soil on spring and autumn phenology in European beech’, *Tree Physiology*, 36(1), pp. 78–85. doi : 10.1093/treephys/tpv087.
- Arya, P. (2001) *Introduction to micrometeorology*. 2nd edn. Edited by J. Holton. Academic Press.
- Aubinet, M. *et al.* (2000) ‘Estimates of the annual net carbon and water Exchange of forests: The EUROFLUX Methodology’, *Advances in Ecological Research*, 30(C), pp. 113–175. doi : 10.1016/S0065-2504(08)60018-5.
- Aubinet, M. *et al.* (2001) ‘Long term carbon dioxide exchange above a mixed forest in the Belgian Ardennes’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 108(4), pp. 293–315. doi : 10.1016/S0168-1923(01)00244-1.
- Aubinet, M., Berbigier, P., *et al.* (2005) ‘Comparing CO₂ storage and advection conditions at night at different carboeuroflux sites’, *Boundary-Layer Meteorology*, 116(1), pp. 63–94. doi : 10.1007/s10546-004-7091-8.
- Aubinet, M., Heinesch, B., *et al.* (2005) ‘Discriminating net ecosystem exchange between different vegetation plots in a heterogeneous forest’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 132(3–4), pp. 315–328. doi : 10.1016/j.agrformet.2005.08.006.
- Aubinet, M. *et al.* (2012) ‘Nighttime flux correction’, in Aubinet, M., Vesala, T., and Papale, D. (eds) *Eddy Covariance: A Practical Guide to Measurement and Data Analysis*. Dordrecht, pp. 133–157. doi : 10.1007/978-94-007-2351-1_5.
- Aubinet, M. *et al.* (2018) ‘Inter-annual variability of Net Ecosystem Productivity for a temperate mixed forest: A predominance of carry-over effects?’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 262, pp. 340–353. doi : 10.1016/j.agrformet.2018.07.024.
- Aubinet, M. (2019) *Les différents termes du bilan carbone en forêt (communication personnelle)*.
- Aubinet, M. *et al.* (2002) ‘Estimation of the carbon sequestration by a heterogeneous forest: Night flux corrections, heterogeneity of the site and inter-annual variability’, *Global Change Biology*, 8(11), pp. 1053–1071. doi : 10.1046/j.1365-2486.2002.00529.x.
- Aubinet, M. *et al.* (2003) ‘Horizontal and vertical CO₂ advection in a sloping forest’, *Boundary-Layer Meteorology*, 108(Nov.2002), pp. 397–417. doi :

10.1023/A:1024168428135.

Aussenac, G. and Boulangeat, C. (1980) 'Interception des précipitations et évapotranspiration réelle dans des peuplements de feuillu (*Fagus silvatica* L.) et de résineux (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco)', *Annales des Sciences Forestières*, 37(2), pp. 91–107. doi : 10.1051/forest:19800201.

Babst, F. *et al.* (2014) 'Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites', *New Phytologist*, 201(4), pp. 1289–1303. doi : 10.1111/nph.12589.

Baldocchi, D. *et al.* (2001) 'FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities', *Bulletin of the American Meteorological Society*, 82(11), pp. 2415–2434. doi : 10.1175/1520-0477(2001)082<2415:FANTTS>2.3.CO;2.

Baldocchi, D. *et al.* (2018) 'Inter-annual variability of net and gross ecosystem carbon fluxes: A review', *Agricultural and Forest Meteorology*, 249, pp. 520–533. doi : 10.1016/j.agrformet.2017.05.015.

Baldocchi, D. D. (2003) 'Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future', *Global Change Biology*, 9(4), pp. 479–492. doi : 10.1046/j.1365-2486.2003.00629.x.

Baldocchi, D. D. *et al.* (2005) 'Predicting the onset of net carbon uptake by deciduous forests with soil temperature and climate data: A synthesis of FLUXNET data', *International Journal of Biometeorology*, 49(6), pp. 377–387. doi : 10.1007/s00484-005-0256-4.

Barr, A. *et al.* (2009) 'Climatic and phenological controls of the carbon and energy balances of three contrasting boreal forest ecosystems in Western Canada', in Noormets, A. (ed.) *Phenology of Ecosystem Processes: Applications in Global Change Research*, pp. 3–34. doi : 10.1007/978-1-4419-0026-5.

Barr, A. G. *et al.* (2004) 'Inter-annual variability in the leaf area index of a boreal aspen-hazelnut forest in relation to net ecosystem production', *Agricultural and Forest Meteorology*, 126(3–4), pp. 237–255. doi : 10.1029/2002JD003011.

Basler, D. and Körner, C. (2014) 'Photoperiod and temperature responses of bud swelling and bud burst in four temperate forest tree species', *Tree Physiology*, 34(4), pp. 377–388. doi : 10.1093/treephys/tpu021.

Bauerle, W. L. *et al.* (2012) 'Photoperiodic regulation of the seasonal pattern of photosynthetic capacity and the implications for carbon cycling', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(22), pp. 8612–8617. doi : 10.1073/pnas.1119131109.

Becker, M. *et al.* (1994) 'Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂', *Annals of Forest Science*, 51(5), pp. 477–492.

Besnard, S. *et al.* (2018) 'Quantifying the effect of forest age in annual net forest carbon balance', *Environmental Research Letters*, 13(12), pp. 1–10. doi : 10.1088/1748-9326/aaeab.

Bonan, G. B. and Doney, S. C. (2018) 'Climate, ecosystems, and planetary futures: The challenge to predict life in Earth system models', *Science*, 359(6375), pp. 1–9. doi : 10.1126/science.aam8328.

- Bréda, N. *et al.* (2006) 'Temperate forest trees and stands under severe drought : a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences', *Annals of Forest Science*, 63, pp. 625–644. doi : 10.1051/forest.
- Bréda, N. and Badeau, V. (2008) 'Forest tree responses to extreme drought and some biotic events : Towards a selection according to hazard tolerance ?', *External Geophysics, Climate and Environment*, 340, pp. 651–662. doi : 10.1016/j.crte.2008.08.003.
- Brelsford, C. C. and Robson, T. M. (2018) 'Blue light advances bud burst in branches of three deciduous tree species under short-day conditions', *Trees - Structure and Function*, 32(4), pp. 1157–1164. doi : 10.1007/s00468-018-1684-1.
- Brouwers, J. *et al.* (2015) *MIRA Climate report 2015, about observed and future climate changes in Flanders and Belgium*. Flanders E. Aalst (Belgium). doi : 10.13140/RG.2.1.2055.8809.
- Brown, M. G. *et al.* (2012) 'The carbon balance of two lodgepole pine stands recovering from mountain pine beetle attack in British Columbia', *Agricultural and Forest Meteorology*. doi : 10.1016/j.agrformet.2011.07.010.
- Brunet, Y. *et al.* (1994) 'A wind tunnel study of air flow in waving wheat: Single-point velocity statistics', *Boundary-Layer Meteorology*, 70(1–2), pp. 95–132. doi : 10.1007/BF00712525.
- Bunn, A. G. (2010) 'Statistical and visual crossdating in R using the dplR library', *Dendrochronologia*, 28(4), pp. 251–258. doi : 10.1016/j.dendro.2009.12.001.
- Campioli, M. *et al.* (2011) 'Temporal variability of the NPP-GPP ratio at seasonal and interannual time scales in a temperate beech forest', *Biogeosciences*, 8(9), pp. 2481–2492. doi : 10.5194/bg-8-2481-2011.
- Carbone, M. S. *et al.* (2016) 'Constrained partitioning of autotrophic and heterotrophic respiration reduces model uncertainties of forest ecosystem carbon fluxes but not stocks', *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 121(9), pp. 2476–2492. doi : 10.1002/2016JG003386.
- Cava, D. *et al.* (2008) 'On the anomalous behaviour of scalar flux-variance similarity functions within the canopy sub-layer of a dense alpine forest', *Boundary-Layer Meteorology*, 128(1), pp. 33–57. doi : 10.1007/s10546-008-9276-z.
- Cava, D. and Katul, G. G. (2012) 'On the Scaling Laws of the Velocity-Scalar Cospectra in the Canopy Sublayer Above Tall Forests', *Boundary-Layer Meteorology*, 145(2), pp. 351–367. doi : 10.1007/s10546-012-9737-2.
- Chen, L. *et al.* (2018) 'Long-term changes in the impacts of global warming on leaf phenology of four temperate tree species', *Global Change Biology*. doi : 10.1111/gcb.14496.
- Chen, L. *et al.* (2019) 'Long-term changes in the impacts of global warming on leaf phenology of four temperate tree species', *Global Change Biology*, 25(3), pp. 997–1004. doi : 10.1111/gcb.14496.
- Churkina, G. and Running, S. W. (1998) 'Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes', *Ecosystems*, 1(2), pp. 206–215. doi : 10.1007/s100219900016.
- Ciais, P. *et al.* (2005) 'Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003', *Nature*, 437(7058), pp. 529–533. doi :

10.1038/nature03972.

Ciais, P. *et al.* (2013) 'Chapter 6: Carbon and other biogeochemical cycles', in Stocker, T., Qin, D., and Plattner, G.-K. (eds) *Climate Change 2013 The Physical Science Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 54.

Cole, E. F. and Sheldon, B. C. (2017) 'The shifting phenological landscape: Within- and between-species variation in leaf emergence in a mixed-deciduous woodland', *Ecology and Evolution*, 7(4), pp. 1135–1147. doi : 10.1002/ece3.2718.

Crabbe, R. A. *et al.* (2016) 'Extreme warm temperatures alter forest phenology and productivity in Europe', *Science of the Total Environment*, 563–564, pp. 486–495. doi : 10.1016/j.scitotenv.2016.04.124.

D'Odorico, P. *et al.* (2015) 'The match and mismatch between photosynthesis and land surface phenology of deciduous forests', *Agricultural and Forest Meteorology*, 214–215, pp. 25–38. doi : 10.1016/j.agrformet.2015.07.005.

Delpierre, N. *et al.* (2009) 'Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France', *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(6–7), pp. 938–948. doi : 10.1016/j.agrformet.2008.11.014.

Delpierre, N. *et al.* (2012) 'Quantifying the influence of climate and biological drivers on the interannual variability of carbon exchanges in European forests through process-based modelling', *Agricultural and Forest Meteorology*, 154–155, pp. 99–112. doi : 10.1016/j.agrformet.2011.10.010.

Delpierre, N., Vitasse, Y., *et al.* (2016) 'Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models', *Annals of Forest Science*, 73(1), pp. 5–25. doi : 10.1007/s13595-015-0477-6.

Delpierre, N., Berveiller, D., *et al.* (2016) 'Wood phenology, not carbon input, controls the interannual variability of wood growth in a temperate oak forest', pp. 459–470.

Desai, A. R. (2014) 'Influence and predictive capacity of climate anomalies on daily to decadal extremes in canopy photosynthesis', *Photosynthesis Research*, 119(1–2), pp. 31–47. doi : 10.1007/s11120-013-9925-z.

Dore, S. *et al.* (2012) 'Recovery of ponderosa pine ecosystem carbon and water fluxes from thinning and stand-replacing fire', *Global Change Biology*, 18(10), pp. 3171–3185. doi : 10.1111/j.1365-2486.2012.02775.x.

Ducrey, M. (1981) 'Etude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb.) de l'Est de de la France: Potentialités photosynthétiques des feuilles à différentes hauteurs dans le peuplement', *Annales des Sciences Forestières*, 38(1), pp. 71–86.

Duputié, A. *et al.* (2015) 'Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change', *Global Change Biology*, 21(8), pp. 3062–3073. doi : 10.1111/gcb.12914.

Ebi, K. L. *et al.* (2017) 'Protecting and promoting population health in the context of climate and other global environmental changes', *Anthropocene*, 19(November 2016), pp. 1–12. doi : 10.1016/j.ancene.2017.07.001.

Elbers, J. A. *et al.* (2011) 'Assessing the uncertainty of estimated annual totals of net ecosystem productivity: A practical approach applied to a mid latitude temperate pine forest', *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(12), pp. 1823–1830. doi :

10.1016/j.agrformet.2011.07.020.

Estiarte, M. and Peñuelas, J. (2015) ‘Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: effects on nutrient proficiency’, *Global Change Biology*, 21(3), pp. 1005–1017. doi : 10.1111/gcb.12804.

Estrella, N. and Menzel, A. (2006) ‘Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany’, *Climate Research*, 32(3), pp. 253–267. doi : 10.3354/cr032253.

Falge, E. *et al.* (2001) ‘Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 107(1), pp. 43–69. doi : 10.1016/S0168-1923(00)00225-2.

Fernández-Martínez, M. *et al.* (2017) ‘Atmospheric deposition, CO₂, and change in the land carbon sink’, *Scientific Reports*, 7(1), pp. 1–13. doi : 10.1038/s41598-017-08755-8.

Flechard, C. *et al.* (2019) ‘Carbon / nitrogen interactions in European forests and semi-natural vegetation. Part I: Fluxes and budgets of carbon, nitrogen and greenhouse gases from ecosystem monitoring and modelling’, *Biogeosciences Discussions*, pp. 1–50. doi : 10.5194/bg-2019-333.

Fleischer, K. *et al.* (2013) ‘The contribution of nitrogen deposition to the photosynthetic capacity of forests’, *Global Biogeochemical Cycles*, 27(1), pp. 187–199. doi : 10.1002/gbc.20026.

Foken, T. (2008) *Micrometeorology*. Edited by C. J. Nappo. Berlin: Springer.

Foken, T., Leuning, R., *et al.* (2012) ‘Corrections and data quality control’, in Aubinet, M., Vesala, T., and Papale, D. (eds) *Eddy Covariance: A Practical Guide to Measurement and Data Analysis*. Dordrecht, pp. 85–131. doi : 10.1007/978-94-007-2351-1_4.

Foken, T., Aubinet, M., *et al.* (2012) ‘The eddy covariance method’, in Aubinet, M., Vesala, T., and Papale, D. (eds) *Eddy Covariance: A Practical Guide to Measurement and Data Analysis*. Dordrecht, pp. 1–19. doi : 10.1007/978-94-007-2351-1_1.

Foken, T. and Wichura, B. (1996) ‘Tools for quality assessment of surface-based flux measurements’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 78(1), pp. 83–105. doi : 10.1016/0168-1923(95)02248-1.

Froelich, N. *et al.* (2015) ‘Trends of carbon fluxes and climate over a mixed temperate–boreal transition forest in southern Ontario, Canada’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 211–212, pp. 72–84. doi : 10.1016/j.agrformet.2015.05.009.

Fu, Y. H. *et al.* (2012) ‘Bayesian comparison of six different temperature-based budburst models for four temperate tree species’, *Ecological Modelling*. Elsevier B.V., 230, pp. 92–100. doi : 10.1016/j.ecolmodel.2012.01.010.

Fu, Y. H. *et al.* (2014) ‘Variation in leaf flushing date influences autumnal senescence and next year’s flushing date in two temperate tree species’, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(20), pp. 7355–7360. doi : 10.1073/pnas.1321727111.

Fu, Z. *et al.* (2017) ‘Climate controls over the net carbon uptake period and amplitude of net ecosystem production in temperate and boreal ecosystems’,

Agricultural and Forest Meteorology, 243(January), pp. 9–18. doi : 10.1016/j.agrformet.2017.05.009.

Gallinat, A. S. *et al.* (2015) 'Autumn, the neglected season in climate change research', *Trends in Ecology and Evolution*, 30(3), pp. 169–176. doi : 10.1016/j.tree.2015.01.004.

Garratt, J. R. (1994) *The atmospheric boundary layer*. Cambridge: Cambridge University Press.

Göckede, M. *et al.* (2008) 'Quality control of CarboEurope flux data – Part 1: Coupling footprint analyses with flux data quality assessment to evaluate sites in forest ecosystems', *Biogeosciences*, 5(2), pp. 433–450. doi : 10.5194/bg-5-433-2008.

Goffin, S. *et al.* (2011) 'Apport de l'approche multicouche et du signal isotopique pour la compréhension de la respiration du sol en écosystème forestier', *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 15(4), pp. 575–584.

van Gorsel, E. *et al.* (2018) 'Preface: OzFlux: a network for the study of ecosystem carbon and water dynamics across Australia and New Zealand', *Biogeosciences*, 15(1), pp. 349–352. doi : 10.5194/bg-15-349-2018.

Gough, C. M. *et al.* (2008) 'Multi-year convergence of biometric and meteorological estimates of forest carbon storage', *Agricultural and Forest Meteorology*, 148(2), pp. 158–170. doi : 10.1016/j.agrformet.2007.08.004.

Gough, C. M. (2011) 'Terrestrial primary production: fuel for life', *Nature Education Knowledge*, 3(10).

Gough, C. M. *et al.* (2013) 'Sustained carbon uptake and storage following moderate disturbance in a Great Lakes forest', *Ecological Applications*, 23(5), pp. 1202–1215. doi : 10.1890/12-1554.1.

Goulden, M. J. *et al.* (1996) 'Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: response to interannual climate variability', *Science*, 271(5255), pp. 1576–1578-. doi : 10.1126/science.271.5255.1576.

Graf, A. *et al.* (2014) 'Intercomparison of methods for the simultaneous estimation of zero-plane displacement and aerodynamic roughness length from single-level eddy-covariance data', *Boundary-Layer Meteorology*, 151(2), pp. 373–387. doi : 10.1007/s10546-013-9905-z.

Granier, A. *et al.* (2007) 'Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003', *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(1), pp. 123–145. doi : 10.1016/j.agrformet.2006.12.004.

Granier, A. *et al.* (2008) 'Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, north-eastern France', *Annals of Forest Science*, 65(7), pp. 1–13. doi : 10.1051/Forest:2008052.

Guay, R. *et al.* (1992) 'A new automatic and interactive tree-ring measurement system based on a line scan camera.', *The Forestry Chronicle*, 68(1), pp. 138–141. doi : 10.5558/tfc68138-1.

Guo, X. *et al.* (2009) 'Flux-variance method for latent heat and carbon dioxide fluxes in unstable conditions', *Boundary-Layer Meteorology*, 131(3), pp. 363–384. doi : 10.1007/s10546-009-9377-3.

- Heinesch, B. *et al.* (2007) ‘Some methodological questions concerning advection measurements: A case study’, *Boundary-Layer Meteorology*, 122(2), pp. 457–478. doi : 10.1007/s10546-006-9102-4.
- Heinesch, B. *et al.* (2008) ‘Dependence of CO₂ advection patterns on wind direction on a gentle forested slope’, *Biogeosciences*, 5(3), pp. 657–668. doi : 10.5194/bg-5-657-2008.
- Herbst, M. *et al.* (2015) ‘Differences in carbon uptake and water use between a managed and an unmanaged beech forest in central Germany’, *Forest Ecology and Management*, 355, pp. 101–108. doi : 10.1016/j.foreco.2015.05.034.
- Hertel, D. *et al.* (2013) ‘Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient – is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees?’, *Journal of Ecology*, 101(5), pp. 1183–1200. doi : 10.1111/1365-2745.12124.
- Hilton, G. M. and Packham, J. R. (2003) ‘Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800 – 2001)’, *Forestry*, 76(3), pp. 319–328. doi : 10.1093/forestry/76.3.319.
- Högström, U. (1990) ‘Analysis of turbulence structure in the surface layer with a modified similarity formulation for near neutral conditions’, *Journal of the Atmospheric Sciences*, pp. 1949–1972. doi : 10.1175/1520-0469(1990)047<1949:AOTSIT>2.0.CO;2.
- Hong, J. *et al.* (2012) ‘Response of ecosystem carbon and water vapor: Exchanges in evolving nocturnal low-level jets’, *Asian Journal of Atmospheric Environment*, 6(3), pp. 222–233. doi : 10.5572/ajae.2012.6.3.222.
- Huang, J. *et al.* (2013) ‘The role of coherent turbulent structures in explaining scalar dissimilarity within the canopy sublayer’, *Environmental Fluid Mechanics*, 13(6), pp. 571–599. doi : 10.1007/s10652-013-9280-9.
- Huntingford, C. *et al.* (2013) ‘No increase in global temperature variability despite changing regional patterns’, *Nature*, 500(7462), pp. 327–330. doi : 10.1038/nature12310.
- Hurdebise, Q. *et al.* (2017) ‘Impact of canopy aerodynamic distance spatial and temporal variability on long term eddy covariance measurements’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 247, pp. 131–138. doi : 10.1016/j.agrformet.2017.07.013.
- Hurdebise, Q. (2019) *PAR Vielsalm 1997-2014*, *Mendeley Data*. doi : 10.17632/fw929dkt9m.1.
- ICOS (2019) *ICOS Web Site*.
- IPCC (2012) *Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Edited by C. B. Field *et al.* Cambridge, UK: Cambridge University Press. doi : 10.1596/978-0-8213-8845-7.
- IPCC (2013) ‘Summary for Policymakers’, in Stocker, T. F. *et al.* (eds) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 1–29. doi : 10.1017/CBO9781107415324.
- Irving, W. *et al.* (2006) ‘Chapter 5: Time series consistency’, in *IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories*, pp. 5.1–5.16.
- Kaimal, J. *et al.* (1972) ‘Spectral characteristics of surface-layer turbulence’,

Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 98, pp. 563–589. doi : 10.1002/qj.49709841707.

Kaimal, J. and Finnigan, J. (1994) *Atmospheric Boundary Layer Flows: Their Structure and Measurements*. Oxford University Press.

Katul, G. *et al.* (1995) 'Estimation of surface heat and momentum fluxes using the flux-variance method above uniform and non-uniform terrain', *Boundary-Layer Meteorology*, 74(3), pp. 237–260. doi : 10.1007/BF00712120.

Katul, G. *et al.* (1997) 'Turbulent eddy motion at the forest atmosphere interface', *Journal of Geophysical Research*, pp. 409–421. doi : 10.1029/97JD00777.

Keenan, R. J. *et al.* (2015) 'Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015', *Forest Ecology and Management*, 352, pp. 9–20. doi : 10.1016/j.foreco.2015.06.014.

Keenan, T. F. *et al.* (2014) 'Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology', *Nature Climate Change*, 4(7), pp. 598–604. doi : 10.1038/nclimate2253.

Keenan, T. F. and Williams, C. A. (2018) 'The terrestrial carbon sink', *Annual Review of Environment and Resources*. Annual Reviews, 43(1), pp. 219–243. doi : 10.1146/annurev-environ-102017-030204.

Kirschbaum, M. and Eamus, D. (2001) 'Definitions of some ecological terms commonly used in carbon accounting', *NEE Workshop proceedings*, 58(April), pp. 115–126. doi : 10.1016/j.soilbio.2012.11.012.

Kitao, M. *et al.* (2012) 'How closely does stem growth of adult beech (*Fagus sylvatica*) relate to net carbon gain under experimentally enhanced ozone stress?', *Environmental Pollution*, 166, pp. 108–115. doi : 10.1016/j.envpol.2012.03.014.

Kobayashi, N. and Hiyama, T. (2011) 'Stability dependence of canopy flows over a flat larch forest', *Boundary-Layer Meteorology*, 139(1), pp. 97–120. doi : 10.1007/s10546-010-9572-2.

Kolle, O. and Rebmann, C. (2009) *EDDYSOFT by meteoools - Documentation of Eddy Covariance Software*. Max-Planck-Institut für Biogeochemie, Jena.

Kormann, R. and Meixner, F. X. (2001) 'An analytical footprint model for non-neutral stratification', *Boundary-Layer Meteorology*, 99(2), pp. 207–224. doi : 10.1023/A:1018991015119.

Körner, C. *et al.* (2010) 'Phenology under global warming', *Science*, 327(5972), pp. 1461–1462. doi : 10.1126/science.1186473.

Kottek, M. *et al.* (2006) 'World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated', *Meteorologische Zeitschrift*. Stuttgart, Germany: Schweizerbart Science Publishers, 15(3), pp. 259–263. doi : 10.1127/0941-2948/2006/0130.

Kramer, K. *et al.* (2017) 'Chilling and forcing requirements for foliage bud burst of European beech (*Fagus sylvatica* L.) differ between provenances and are phenotypically plastic', *Agricultural and Forest Meteorology*, 234–235, pp. 172–181. doi : 10.1016/j.agrformet.2016.12.002.

Kunwor, S. *et al.* (2017) 'Preserving the variance in imputed eddy-covariance measurements: Alternative methods for defensible gap filling', *Agricultural and Forest Meteorology*, 232, pp. 635–649. doi : 10.1016/j.agrformet.2016.10.018.

Kutsch, W. L. *et al.* (2001) 'Stomatal acclimation influences water and carbon

fluxes of a beech canopy in northern Germany’, *Basic and Applied Ecology*. doi : 10.1078/1439-1791-00054.

Laffineur, Q. *et al.* (2011) ‘Isoprene and monoterpene emissions from a mixed temperate forest’, *Atmospheric Environment*, 45(18), pp. 3157–3168. doi : 10.1016/j.atmosenv.2011.02.054.

Laffineur, Q. *et al.* (2012) ‘Abiotic and biotic control of methanol exchanges in a temperate mixed forest’, *Atmospheric Chemistry and Physics*, 12(1), pp. 577–590. doi : 10.5194/acp-12-577-2012.

Laffineur, Q. *et al.* (2013) ‘Impact of diffuse light on isoprene and monoterpene emissions from a mixed temperate forest’, *Atmospheric Environment*, 74(x), pp. 385–392. doi : 10.1016/j.atmosenv.2013.04.025.

Lagergren, F. *et al.* (2008) ‘Biophysical controls on CO₂ fluxes of three Northern forests based on long-term eddy covariance data’, *Tellus, Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 60 B(2), pp. 143–152. doi : 10.1111/j.1600-0889.2006.00324.x.

Laitat, É. *et al.* (2000) ‘Contribution of forests and forestry to mitigate greenhouse effects Introduction: Towards an integrated scientific approach for carbon accounting in forestry’, *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 4(4), pp. 241–251.

Laitat, É. *et al.* (1999) ‘Biomass, carbon and nitrogen allocation in open top chambers under ambient and elevated CO₂ and in a mixed forest stand’, in Ceulemans, R. *et al.* (eds) *Forest Ecosystem Modelling, Upscaling and Remote Sensing*. The Hague, The Netherlands, pp. 33–59.

Lasslop, G. *et al.* (2012) ‘On the choice of the driving temperature for eddy-covariance carbon dioxide flux partitioning’, *Biogeosciences*, 9(12), pp. 5243–5259. doi : 10.5194/bg-9-5243-2012.

Latte, N. (2017) *Comment le changement climatique influence-t-il la croissance du hêtre (Fagus sylvatica L.) le long du gradient bioclimatique de la Belgique ? Une approche dendroécologique*. Université de Liège.

Latte, N. *et al.* (2017) ‘Le hêtre face au changement climatique: Le cas de la Belgique’, *Revue Forestière Française*, 69(3), pp. 205–218. doi : 10.4267/2042/65336.

Latte, N. *et al.* (2015) ‘Increased tree-growth synchronization of beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to climate change in northwestern Europe’, *Dendrochronologia*, 33, pp. 69–77. doi : 10.1016/j.dendro.2015.01.002.

Latte, N. *et al.* (2016) ‘Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts’, *Trees - Structure and Function*, 30(1), pp. 189–201. doi : 10.1007/s00468-015-1288-y.

Lebourgeois, F. (2005) ‘Approche dendroécologique de la sensibilité du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au climat en France et en Europe’, *Revue Forestière Française*, LVII(1), pp. 33–50. doi : 10.4267/2042/5021.

Lebourgeois, F. and Mérian, P. (2012) *Principes et méthodes de la dendrochronologie*. Master. Nancy, France.

Li, D. and Bou-Zeid, E. (2011) ‘Coherent structures and the dissimilarity of turbulent transport of momentum and scalars in the unstable atmospheric surface

layer', *Boundary-Layer Meteorology*, 140(2), pp. 243–262. doi : 10.1007/s10546-011-9613-5.

De Ligne, A. *et al.* (2015) *FLUXNET2015 BE-Vie Vielsalm, FLUXNET2015 Dataset*. doi : 10.18140/FLX/1440130.

De Ligne, A. (2016) *High frequency correction method for CO₂ and water vapour fluxes: An application on walloon terrestrial observatories data*. Technical Report. Gembloux Agro-Bio Tech.

De Ligne, A. *et al.* (2016) *Documentation on the Terrestrial Observatory of Viesalm (OTV)*. Technical Report. Gembloux Agro-Bio Tech.

Liu, G. *et al.* (2018) 'Antagonistic effects of growing season and autumn temperatures on the timing of leaf coloration in winter deciduous trees', *Global Change Biology*, 24(8), pp. 3537–3545. doi : 10.1111/gcb.14095.

Liu, Q. *et al.* (2016) 'Delayed autumn phenology in the Northern Hemisphere is related to change in both climate and spring phenology', *Global Change Biology*, 22(11). doi : 10.1111/gcb.13311.

Longdoz, B. *et al.* (2004) 'Model of forest carbon sequestration incorporating aerial wood radiative budget', *Agricultural and Forest Meteorology*, 125(1–2), pp. 83–104. doi : 10.1016/j.agrformet.2004.03.003.

Longdoz, B. *et al.* (2000) 'Soil CO₂ efflux measurements in mixed forest: impact of chamber disturbance, spatial variability and seasonal evolution', *Global Change Biology*, 6(1), pp. 907–917. doi : 10.1046/j.1365-2486.2000.00369.x.

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

Maier, M. *et al.* (2012) 'Turbulence effect on gas transport in three contrasting forest soils', *Soil Science Society of America Journal*, 76(5), pp. 1518–1528. doi : 10.2136/sssaj2011.0376.

Malardel, S. (2005) *Fondamentaux de Météorologie*. Cépaduès., Toulouse, France.

Mammarella, I. *et al.* (2008) 'Turbulence spectra, shear stress and turbulent kinetic energy budgets above two beech forest sites in Denmark', *Tellus B*, 60, pp. 179–187. doi : 10.1111/j.1600-0889.2007.00326.x.

Matiu, M. *et al.* (2016) 'Asymmetric trends in seasonal temperature variability in instrumental records from ten stations in Switzerland, Germany and the UK from 1864 to 2012', *International Journal of Climatology*, 36(1), pp. 13–27. doi : 10.1002/joc.4326.

Maurer, K. D. *et al.* (2013) 'Canopy-structure effects on surface roughness parameters: Observations in a Great Lakes mixed-deciduous forest', *Agricultural and Forest Meteorology*, 177, pp. 24–34. doi : 10.1016/j.agrformet.2013.04.002.

Maurer, K. D. *et al.* (2015) 'Large-eddy simulations of surface roughness parameter sensitivity to canopy-structure characteristics', *Biogeosciences*. Copernicus Publications, 12(8), pp. 2533–2548. doi : 10.5194/bg-12-2533-2015.

McMillan, A. M. S. and Goulden, M. L. (2008) 'Age-dependent variation in the biophysical properties of boreal forests', *Global Biogeochemical Cycles*, 22(2), pp. 1–14. doi : 10.1029/2007GB003038.

Meier, I. C. and Leuschner, C. (2008) 'Leaf size and leaf area index in *Fagus*

- sylvatica forests: Competing effects of precipitation, temperature, and nitrogen availability', *Ecosystems*, 11(5), pp. 655–669. doi : 10.1007/s10021-008-9135-2.
- Melillo, J. M. *et al.* (1993) 'Global climate change and terrestrial net primary production', *Nature*. doi : 10.1038/363234a0.
- Mérian, P. (2013) 'POINTER et DENDRO : deux applications sous R pour l'analyse de la réponse des arbres au climat par approche dendroécologique,' *Revue Forestière Française*, 6(6), pp. 789–798. doi : 10.4267/2042/51116.
- Migliavacca, M. *et al.* (2015) 'Influence of physiological phenology on the seasonal pattern of ecosystem respiration in deciduous forests', *Global Change Biology*, 21(1), pp. 363–376. doi : 10.1111/gcb.12671.
- Mitchell, P. J. *et al.* (2014) 'Exposure of trees to drought-induced die-off is defined by a common climatic threshold across different vegetation types', *Ecology and Evolution*, 4(7), pp. 1088–1101. doi : 10.1002/ece3.1008.
- Moffat, A. M. *et al.* (2007) 'Comprehensive comparison of gap-filling techniques for eddy covariance net carbon fluxes', *Agricultural and Forest Meteorology*, 147(3), pp. 209–232. doi : 10.1016/j.agrformet.2007.08.011.
- Moraes, O. L. L. *et al.* (2008) 'Comparing spectra and cospectra of turbulence over different surface boundary conditions', *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 387(19–20), pp. 4927–4939. doi : 10.1016/j.physa.2008.04.007.
- Morecroft, M. D. *et al.* (2003) 'Seasonal changes in the photosynthetic capacity of canopy oak (*Quercus robur*) leaves: The impact of slow development on annual carbon uptake', *International Journal of Biometeorology*, 47(4), pp. 221–226. doi : 10.1007/s00484-003-0173-3.
- Morin, T. H. *et al.* (2014) 'Environmental drivers of methane fluxes from an urban temperate wetland park', *Journal of Geophysical Research G: Biogeosciences*, 119(11), pp. 2188–2208. doi : 10.1002/2014JG002750.
- Müller-Haubold, H. *et al.* (2013) 'Climate Responses of Aboveground Productivity and Allocation in *Fagus sylvatica*: A Transect Study in Mature Forests', *Ecosystems*, 16(8), pp. 1498–1516. doi : 10.1007/s10021-013-9698-4.
- Munger, J. W. *et al.* (2012) 'Measurement, tower, and site design considerations', in Aubinet, M., Vesala, T., and Papale, D. (eds) *Eddy Covariance: A Practical Guide to Measurement and Data Analysis*, pp. 21–58. doi : 10.1007/978-94-007-2351-1_2.
- Nagy, M. T. *et al.* (2006) 'Footprint-adjusted net ecosystem CO₂ exchange and carbon balance components of a temperate forest', *Agricultural and Forest Meteorology*, 139(3–4), pp. 344–360. doi : 10.1016/j.agrformet.2006.08.012.
- Nicolini, G. *et al.* (2018) 'Impact of CO₂ storage flux sampling uncertainty on net ecosystem exchange measured by eddy covariance', *Agricultural and Forest Meteorology*, 248, pp. 228–239. doi : 10.1016/j.agrformet.2017.09.025.
- Niu, S. *et al.* (2017) 'Interannual variability of ecosystem carbon exchange: From observation to prediction', *Global Ecology and Biogeography*, 26(11), pp. 1225–1237. doi : 10.1111/geb.12633.
- Ohtaki, E. (1980) 'Turbulent transport of carbon dioxide over a paddy field', *Boundary-Layer Meteorology*, 19(3), pp. 315–336. doi : 10.1007/BF00120595.
- Ohtaki, E. (1985) 'On the similarity in atmospheric fluctuations of carbon dioxide,

water vapor and temperature over vegetated fields', *Boundary-Layer Meteorology*, 32(1), pp. 25–37. doi : 10.1007/BF00120712.

Ohtsuka, T. *et al.* (2009) 'On linking multiyear biometric measurements of tree growth with eddy covariance-based net ecosystem production', *Global Change Biology*, 15(4), pp. 1015–1024. doi : 10.1111/j.1365-2486.2008.01800.x.

Papale, D. *et al.* (2015) 'Carbon, water and energy fluxes of terrestrial ecosystems in Italy', in Valentini, R. and Miglietta, F. (eds) *The Greenhouse Gas Balance of Italy*, pp. 11–46. doi : 10.1007/978-3-642-32424-6.

Peiffer, M. *et al.* (2014) 'Disturbances in European beech water relation during an extreme drought', *Annals of Forest Science*, 71(7), pp. 821–829. doi : 10.1007/s13595-014-0383-3.

Perin, J. *et al.* (2014) 'Nouvelles courbes de productivités harmonisées pour le Douglas, l'épicéa et les mélèzes en Wallonie', *Forêt Wallonne*, 129, pp. 26–41.

Pilegaard, K. *et al.* (2011) 'Increasing net CO₂ uptake by a danish beech forest during the period from 1996 to 2009', *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(7), pp. 934–946. doi : 10.1016/j.agrformet.2011.02.013.

Ponette, Q. (2010) 'Effet de la diversité des essences forestières sur la décomposition des litières et le cycle des éléments', *Forêt Wallonne*, 106(mai/juin), pp. 33–42.

Pope, K. S. *et al.* (2014) 'A biologically based approach to modeling spring phenology in temperate deciduous trees', *Agricultural and Forest Meteorology*, 198–199, pp. 15–23. doi : 10.1016/j.agrformet.2014.07.009.

Proietti, C. *et al.* (2016) 'A multi-sites analysis on the ozone effects on Gross Primary Production of European forests', *Science of the Total Environment*, 556, pp. 1–11. doi : 10.1016/j.scitotenv.2016.02.187.

Le Quééré, C. *et al.* (2018) 'Global carbon budget 2018', *Earth System Science Data*, 10(4), pp. 2141–2194. doi : 10.5194/essd-10-2141-2018.

Radville, L. *et al.* (2016) 'Root phenology in a changing climate', *Journal of experimental botany*, 67(12), pp. 3617–3628. doi : 10.1093/jxb/erw062.

Raupach, M. R. *et al.* (1986) 'Experiments on scalar dispersion within a model plant canopy, Part I: The turbulence structure', *Boundary-Layer Meteorology*, 35, pp. 21–52. doi : 10.1007/BF00117300.

Raupach, M. R. *et al.* (1996) 'Coherent eddies and turbulence in vegetation canopies: The mixing-layer analogy', *Boundary-Layer Meteorology*, 78(3–4), pp. 351–382. doi : 10.1007/BF00120941.

Rebmann, C. *et al.* (2005) 'Quality analysis applied on eddy covariance measurements at complex forest sites using footprint modelling', *Theoretical and Applied Climatology*, 80(2–4), pp. 121–141. doi : 10.1007/s00704-004-0095-y.

Rebmann, C. *et al.* (2012) 'Data acquisition and flux calculations', in Aubinet, M., Vesala, T., and Papale, D. (eds) *Eddy Covariance: A Practical Guide to Measurement and Data Analysis*. Dordrecht, pp. 59–83. doi : 10.1007/978-94-007-2351-1_3.

Rebmann, C. *et al.* (2018) 'ICOS eddy covariance flux-station site setup: a review', *International Agrophysics*, 32(4), pp. 471–494. doi : 10.1515/intag-2017-0044.

Région wallonne (2017) 'Etat de santé des forêts', in *Etat de l'environnement wallon*.

Reichstein, M. *et al.* (2005) 'On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm', *Global Change Biology*, 11(9), pp. 1424–1439. doi : 10.1111/j.1365-2486.2005.001002.x.

Reichstein, M. *et al.* (2013) 'Climate extremes and the carbon cycle', *Nature*. Nature Publishing Group, 500(7462), pp. 287–295. doi : 10.1038/nature12350.

Richardson, A. D. *et al.* (2006) 'A multi-site analysis of random error in tower-based measurements of carbon and energy fluxes', *Agricultural and Forest Meteorology*, 136(1), pp. 1–18. doi : 10.1016/j.agrformet.2006.01.007.

Richardson, A. D., Hollinger, D. Y., *et al.* (2007) 'Environmental variation is directly responsible for short- but not long-term variation in forest-atmosphere carbon exchange', *Global Change Biology*, 13(4), pp. 788–803. doi : 10.1111/j.1365-2486.2007.01330.x.

Richardson, A. D., Jenkins, J. P., *et al.* (2007) 'Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broadleaf forest', *Oecologia*, 152(2), pp. 323–334. doi : 10.1007/s00442-006-0657-z.

Richardson, A. D. *et al.* (2009) 'Influence of spring phenology on seasonal and annual carbon balance in two contrasting New England forests', *Tree Physiology*, 29(3), pp. 321–331. doi : 10.1093/treephys/tpn040.

Richardson, A. D. *et al.* (2010) 'Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity.', *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365(1555), pp. 3227–3246. doi : 10.1098/rstb.2010.0102.

Richardson, A. D. *et al.* (2012) 'Terrestrial biosphere models need better representation of vegetation phenology: Results from the North American Carbon Program Site Synthesis', *Global Change Biology*, 18(2), pp. 566–584. doi : 10.1111/j.1365-2486.2011.02562.x.

Richardson, A. D. *et al.* (2015) 'Distribution and mixing of old and new nonstructural carbon in two temperate trees', *New Phytologist*, 206(2), pp. 590–597. doi : 10.1111/nph.13273.

Rohner, B. *et al.* (2016) 'Bridging tree rings and forest inventories: How climate effects on spruce and beech growth aggregate over time', *Forest Ecology and Management*, 360, pp. 159–169. doi : 10.1016/j.foreco.2015.10.022.

Rondeux, J. *et al.* (2002) 'Quelques données inédites sur l'accroissement des peuplements de hêtre en région wallonne', *Les cahiers forestiers de Gembloux*, 22, pp. 3–16.

Ross, A. N. and Vosper, S. B. (2005) 'Neutral turbulent flow over forested hills', *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 131(609), pp. 1841–1862. doi : 10.1256/qj.04.129.

Roth, M. and Oke, T. R. (1993) 'Turbulent transfer relationships over an urban surface. I. Spectral characteristics', *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 119(513), pp. 1071–1104. doi : 10.1002/qj.49711951311.

Roth, M. and Oke, T. R. (2002) 'Relative efficiencies of turbulent transfer of heat, mass, and momentum over a patchy urban surface', *Journal of the Atmospheric*

Sciences, 52(11), pp. 1863–1874. doi : 10.1175/1520-0469(1995)052<1863:reotto>2.0.co;2.

Ruddiman, W. F. (2018) 'Three flaws in defining a formal "Anthropocene"', *Progress in Physical Geography*, 42(4), pp. 451–461. doi : 10.1177/0309133318783142.

Ruehr, N. K. *et al.* (2009) 'Drought Effects on Allocation of Recent Carbon: From Beech Leaves to Soil CO₂ Efflux', *The New Phytologist*. [Wiley, New Phytologist Trust], 184(4), pp. 950–961.

Saigusa, N. *et al.* (2005) 'Inter-annual variability of carbon budget components in an AsiaFlux forest site estimated by long-term flux measurements', *Agricultural and Forest Meteorology*, 134(1–4), pp. 4–16. doi : 10.1016/j.agrformet.2005.08.016.

Sakai, R. K. *et al.* (2001) 'Importance of low-frequency contributions to eddy fluxes observed over rough surfaces', *Journal of Applied Meteorology*, 40(12), pp. 2178–2192. doi : 10.1175/1520-0450(2001)040.

Saunders, M. *et al.* (2012) 'Thinning effects on the net ecosystem carbon exchange of a Sitka spruce forest are temperature-dependent', *Agricultural and Forest Meteorology*, 157, pp. 1–10. doi : 10.1016/j.agrformet.2012.01.008.

Schieber, B. *et al.* (2017) 'Effects of climate warming on vegetative phenology of the common beech *Fagus sylvatica* in a submontane forest of the Western Carpathians: Two-decade analysis', *Polish Journal of Ecology*, 65(3), pp. 339–351. doi : 10.3161/15052249PJE2017.65.3.003.

Schulze, E. D. *et al.* (2010) 'The European carbon balance. Part 4: integration of carbon and other trace-gas fluxes', *Global Change Biology*, 16(5), pp. 1451–1469. doi : 10.1111/j.1365-2486.2010.02215.x.

Shao, J. *et al.* (2015) 'Biotic and climatic controls on interannual variability in carbon fluxes across terrestrial ecosystems', *Agricultural and Forest Meteorology*, 205, pp. 11–22. doi : 10.1016/J.AGRFORMET.2015.02.007.

Shao, J. *et al.* (2016) 'Direct and indirect effects of climatic variations on the interannual variability in net ecosystem exchange across terrestrial ecosystems', *Tellus, Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 68(1), pp. 1–16. doi : 10.3402/tellusb.v68.30575.

Shaw, R. H. and Pereira, A. R. (1982) 'Aerodynamic roughness of a plant canopy: A numerical experiment', *Agricultural Meteorology*, 26(1), pp. 51–65. doi : 10.1016/0002-1571(82)90057-7.

Shen, W. *et al.* (2016) 'Precipitation legacy effects on dryland ecosystem carbon fluxes: direction, magnitude and biogeochemical carryovers', *Biogeosciences*, 13(2), pp. 425–439. doi : 10.5194/bg-13-425-2016.

Sogachev, A. *et al.* (2005) 'Effect of clearcuts on footprints and flux measurements above a forest canopy', *Agricultural and Forest Meteorology*, 133(1–4), pp. 182–196. doi : 10.1016/j.agrformet.2005.09.008.

Soubie, R. (2014) *Evaluation de l'évapotranspiration réelle, de ses composantes et de sa régulation dans un peuplement composé de hêtres et de douglas : analyse comparative de l'effet espèce et des méthodes d'évaluation*. Université catholique de Louvain-La-Neuve.

Soubie, R. *et al.* (2016) 'Evapotranspiration assessment of a mixed temperate

forest by four methods : Eddy covariance, soil water budget, analytical and model', *Agricultural and Forest Meteorology*, 228–229, pp. 191–204. doi : 10.1016/j.agrformet.2016.07.001.

La Spina, S. *et al.* (2013) 'Frost increases beech susceptibility to scolytine ambrosia beetles', *Agricultural and Forest Entomology*, 15(2), pp. 157–167. doi : 10.1111/j.1461-9563.2012.00596.x.

Starr, G. *et al.* (2016) 'Carbon dynamics of *Pinus palustris* ecosystems following drought', *Forests*, 7(5), pp. 1–25. doi : 10.3390/f7050098.

Stoy, P. C. *et al.* (2009) 'Biosphere-atmosphere exchange of CO₂ in relation to climate: a cross-biome analysis across multiple time scales', *Biogeosciences Discussions*, 6, pp. 4095–4141. doi : 10.5194/bgd-6-4095-2009.

Stull, R. B. (1988) *An introduction to boundary layer meteorology*. Edited by R. B. Stull. Kluwer Academic Publishers. doi : 10.1007/978-94-009-3027-8.

Su, H. B. *et al.* (2004) 'Spectral characteristics and correction of long-term eddy-covariance measurements over two mixed hardwood forests in non-flat terrain', *Boundary-Layer Meteorology*, 110(2), pp. 213–253. doi : 10.1023/A:1026099523505.

Takeda, K. (2011) 'Turbulence in plant canopies (II)', *Journal of Agricultural Meteorology*, 21(1), pp. 11–14. doi : 10.2480/agrmet.21.11.

Tang, J. *et al.* (2014) 'Steeper declines in forest photosynthesis than respiration explain age-driven decreases in forest growth.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(24), pp. 8856–8860. doi : 10.1073/pnas.1320761111.

Taufarová, K. *et al.* (2014) 'Forest ecosystem as a source of CO₂ during growing season: relation to weather conditions', *International Agrophysics*, 28(2), pp. 239–249. doi : 10.2478/intag-2014-0013.

Teets, A. *et al.* (2018) 'Linking annual tree growth with eddy-flux measures of net ecosystem productivity across twenty years of observation in a mixed conifer forest', *Agricultural and Forest Meteorology*, 249(August 2017), pp. 479–487. doi : 10.1016/j.agrformet.2017.08.007.

The Royal Society (2017) *Climate updates, Report*.

Thünen-Institut and Ergebnisdatenbank Dritte Bundeswaldinventur (2012) *Third National Forest Inventory*.

Tian, F. *et al.* (2015) 'Remote sensing of environment evaluating temporal consistency of long-term global NDVI datasets for trend analysis', *Remote Sensing of Environment*, 163, pp. 326–340. doi : 10.1016/j.rse.2015.03.031.

Tian, X. *et al.* (2011) 'Estimating zero-plane displacement height and aerodynamic roughness length using synthesis of LiDAR and SPOT-5 data', *Remote Sensing of Environment*, 115(9), pp. 2330–2341. doi : 10.1016/j.rse.2011.04.033.

Trummer, K. *et al.* (2009) *The Natural Fix? The role of ecosystems in climate mitigation. A UNEP rapid response assessment*. Edited by United Nations Environment Programme.

Turnipseed, A. A. *et al.* (2003) 'Airflows and turbulent flux measurements in mountainous terrain Part 1. Canopy and local effects', *Agricultural and Forest Meteorology*, 119(1–2), pp. 1–21. doi : 10.1016/S0168-1923(03)00136-9.

UNFCCC (2008) *Belgium's Greenhouse Gas Inventory (1990-2006), National Inventory Report submitted under the United Nations Framework Convention on Climate Change and the Kyoto Protocol.*

Urbanski, S. *et al.* (2007) 'Factors controlling CO₂ exchange on timescales from hourly to decadal at Harvard Forest', *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 112(2), pp. 1–25. doi : 10.1029/2006JG000293.

Vacchiano, G. *et al.* (2017) 'Spatial patterns and broad-scale weather cues of beech mast seeding in Europe', *New Phytologist*, 215(2), pp. 595–608. doi : 10.1111/nph.14600.

Valentini, R. *et al.* (2000) 'Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests', *Nature*, 404, p. 861. doi : 10.1038/35009084.

Veroustraete, F. *et al.* (2004) 'Carbon mass fluxes of forests in Belgium determined with low resolution optical sensors', *International Journal of Remote Sensing*, 25(4), pp. 769–792. doi : 10.1080/0143116031000115238.

Vesala, T. *et al.* (2005) 'Effect of thinning on surface fluxes in a boreal forest', *Global Biogeochemical Cycles*, 19(2), pp. 1–11. doi : 10.1029/2004GB002316.

Vitasse, Y. *et al.* (2009) 'Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: Relative contributions of spring and autumn leaf phenology', *Oecologia*, 161(1), pp. 187–198. doi : 10.1007/s00442-009-1363-4.

Vitasse, Y. *et al.* (2010) 'Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species', *Functional Ecology*, 24(6), pp. 1211–1218. doi : 10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x.

Vitasse, Y. and Basler, D. (2013) 'What role for photoperiod in the bud burst phenology of European beech', *European Journal of Forest Research*, 132(1), pp. 1–8. doi : 10.1007/s10342-012-0661-2.

Vitasse, Y. *et al.* (2014) 'The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees', *Frontiers in Plant Science*, 5(October), pp. 1–12. doi : 10.3389/fpls.2014.00541.

Wang, X. C. *et al.* (2008) 'Spatio-temporal patterns of forest carbon dioxide exchange based on global eddy covariance measurements', *Science in China, Series D: Earth Sciences*, 51(8), pp. 1129–1143. doi : 10.1007/s11430-008-0087-3.

Warren, R. *et al.* (2011) 'Increasing impacts of climate change upon ecosystems with increasing global mean temperature rise', *Climatic Change*, 106(2), pp. 141–177. doi : 10.1007/s10584-010-9923-5.

Wharton, S. and Falk, M. (2016) 'Climate indices strongly influence old-growth forest carbon exchange', *Environmental Research Letters*, 11(4), pp. 1–11. doi : 10.1088/1748-9326/11/4/044016.

Wilkinson, M. *et al.* (2012) 'Inter-annual variation of carbon uptake by a plantation oak woodland in south-eastern England', *Biogeosciences*, 9(12), pp. 5373–5389. doi : 10.5194/bg-9-5373-2012.

Wilkinson, M. *et al.* (2016) 'Effects of management thinning on CO₂ exchange by a plantation oak woodland in south-eastern England', *Biogeosciences*, 13(8), pp. 2367–2378. doi : 10.5194/bg-13-2367-2016.

Wilson, K. *et al.* (2002) 'Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements', *Agricultural and Forest*

Meteorology, 113(1–4), pp. 53–74. doi : 10.1016/s0168-1923(02)00102-8.

Wilson, K. B. and Baldocchi, D. D. (2001) ‘Comparing independent estimates of carbon dioxide exchange over 5 years at a deciduous forest in the southeastern United States’, *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 106(D24), pp. 34167–34178. doi : 10.1029/2001JD000624.

Wingate, L. *et al.* (2015) ‘Interpreting canopy development and physiology using a European phenology camera network at flux sites’, *Biogeosciences*, 12(20), pp. 5995–6015. doi : 10.5194/bg-12-5995-2015.

Wofsy, S. C. *et al.* (1993) ‘Net Exchange of CO₂ in a Mid-Latitude Forest’, *Science*, 260(5112), pp. 1314–1317. doi : 10.1126/science.260.5112.1314.

Wolf, S. *et al.* (2016) ‘Warm spring reduced carbon cycle impact of the 2012 US summer drought’, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(21), pp. 5880–5885. doi : 10.1073/pnas.1519620113.

Wu, C. *et al.* (2012) ‘Interannual variability of net carbon exchange is related to the lag between the end-dates of net carbon uptake and photosynthesis: Evidence from long records at two contrasting forest stands’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 164, pp. 29–38. doi : 10.1016/j.agrformet.2012.05.002.

Wu, C., Gough, C. M., *et al.* (2013) ‘Evidence of autumn phenology control on annual net ecosystem productivity in two temperate deciduous forests’, *Ecological Engineering*, 60, pp. 88–95. doi : 10.1016/j.ecoleng.2013.07.019.

Wu, C., Chen, J. M., *et al.* (2013) ‘Interannual variability of net ecosystem productivity in forests is explained by carbon flux phenology in autumn’, *Global Ecology and Biogeography*, 22(8), pp. 994–1006. doi : 10.1111/geb.12044.

Wu, J. *et al.* (2013) ‘Synthesis on the carbon budget and cycling in a Danish, temperate deciduous forest’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 181, pp. 94–107. doi : 10.1016/j.agrformet.2013.07.012.

Xie, Y. *et al.* (2018) ‘Predicting autumn phenology: How deciduous tree species respond to weather stressors’, *Agricultural and Forest Meteorology*, 250–251(June 2017), pp. 127–137. doi : 10.1016/j.agrformet.2017.12.259.

Yamamoto, S. *et al.* (2005) ‘Findings through the AsiaFlux network and a view toward the future’, *Journal of Geographical Sciences*, 15(2), pp. 142–148. doi : 10.1007/BF02872679.

Yuan, W. *et al.* (2009) ‘Latitudinal patterns of magnitude and interannual variability in net ecosystem exchange regulated by biological and environmental variables’, *Global Change Biology*, 15(12), pp. 2905–2920. doi : 10.1111/j.1365-2486.2009.01870.x.

Zielis, S. *et al.* (2014) ‘NEP of a Swiss subalpine forest is significantly driven not only by current but also by previous year’s weather’, *Biogeosciences*, 11(6), pp. 1627–1635. doi : 10.5194/bg-11-1627-2014.

Zitouna-Chebbi, R. *et al.* (2015) ‘Accounting for vegetation height and wind direction to correct eddy covariance measurements of energy fluxes over hilly crop fields’, *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 120(10), pp. 4920–4936. doi : 10.1002/2014JD022999.

Zohner, C. M. and Renner, S. S. (2014) ‘Common garden comparison of the leaf-out phenology of woody species from different native climates, combined with

herbarium records, forecasts long-term change', *Ecology Letters*, 17, pp. 1016–1025. doi : 10.1111/ele.12308.

Zohner, C. M. and Renner, S. S. (2015) 'Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf-out', *New Phytologist*, 208(4), pp. 1023–1030. doi : 10.1111/nph.13510.

Zohner, C. M. and Renner, S. S. (2019) 'Ongoing seasonally uneven climate warming leads to earlier autumn growth cessation in deciduous trees', *Oecologia*, 189(2), pp. 549–561. doi : 10.1007/s00442-019-04339-7.

Zohner, C. M. *et al.* (2019) 'Increased autumn productivity permits temperate trees to compensate for spring frost damage', *New Phytologist*, 221(2), pp. 789–795. doi : 10.1111/nph.15445.