

Université de Montréal

**Contrôles environnementaux de la variabilité
interannuelle de la reprise et de la fin de la
photosynthèse au sein de la forêt boréale
nord-américaine**

par

Mariam El-Amine

Département de géographie
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade
Maîtres ès sciences (M. Sc.)
en Géographie

14 décembre 2020

© Mariam El-Amine, 2020

Université de Montréal

Département de géographie, Faculté des arts et des sciences

Ce mémoire intitulé

Contrôles environnementaux de la variabilité interannuelle de la reprise et de la fin de la photosynthèse au sein de la forêt boréale nord-américaine

Présenté par

Mariam El-Amine

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

James King

Président-rapporteur

Oliver Sonnentag

Directeur de recherche

Alexandre Roy

Codirecteur de recherche

Julie Talbot

Membre du jury

Résumé

Le biome boréal, emmagasinant d'importantes quantités de carbone en son sol et recouvrant une majorité du territoire alaskien, fennoscandien et russe, contribue grandement au système climatique. Toutefois, les variabilités climatiques et les propriétés de l'écosystème, notamment en ce qui a trait à la présence ou l'absence de pergélisol, complexifient la quantification de la variabilité des bilans de carbone du biome boréal, au sein duquel se retrouvent des écosystèmes forestiers, lenticques et de zones humides. Ces bilans de carbone sont grandement influencés par le début et la fin de la saison de croissance photosynthétique, étant à leur tour dépendants de plusieurs variables environnementales telles que la température de l'air et du sol, le contenu du sol en eau, les stades de développement de la végétation, etc. Cette recherche vise à quantifier l'impact de ces variabilités environnementales sur la variabilité des moments où se produisent le début et la fin de la saison de croissance photosynthétique, en distinguant les forêts boréales avec et sans pergélisol. La saison de croissance photosynthétique est caractérisée à partir de la productivité primaire brute dérivée de mesures covariance des turbulences provenant de 40 sites-années d'observation à travers la forêt boréale nord-américaine où l'épinette noire est l'espèce d'arbre dominante. Les variables environnementales considérées étaient les températures de l'air et du sol, les stades de développement de la végétation, le couvert nival, le rayonnement photosynthétiquement actif et le contenu du sol en eau. Le cadre statistique choisi incluait le calcul des coefficients de corrélations de Pearson, l'analyse des points communs et la modélisation par équations structurelles. Les résultats de cette étude montrent que la variabilité du début de la saison de croissance dans les sites sans pergélisol est contrôlée directement par la variabilité annuelle des stades de développement de la végétation ainsi que par le moment où survient le dégel du sol. Ce résultat souligne ainsi l'importance de l'accès à l'eau liquide du sol afin que la végétation initie la photosynthèse. Aucune variable environnementale ne pouvait significativement expliquer le contrôle du début de la photosynthèse au sein des sites avec pergélisol. À l'automne, le contenu du sol en eau ainsi que le début du couvert nival influencent directement la variabilité

de la fin de la saison de croissance photosynthétique. Il est alors montré que la disponibilité de l'eau peut mener à une cessation plus hâtive de la photosynthèse à l'automne. L'effet de l'apparition du couvert nival est quant à lui opposé dans les sites avec et sans pergélisol. Son retard dans les sites sans pergélisol témoigne d'une température de l'air suffisamment élevée pour que les précipitations tombent sous forme liquide, prolongeant ainsi les activités photosynthétiques. Son retard dans les sites avec pergélisol signifie plutôt des précipitations neigeuses moindres, retardant ainsi l'apparition d'une couche isolante pour le sol, qui aurait pu allonger la saison de croissance photosynthétique. Cette étude contribue à clarifier les processus contrôlant le début et la fin de la saison de croissance photosynthétique et aidera à améliorer la compréhension des effets des changements climatiques sur la force du puits de carbone de la forêt boréale nord-américaine.

Mots-clés : Flux de carbone, saison de croissance, photosynthèse, forêt boréale, pergélisol, température de l'air, température du sol, *plant phenology index*, couvert nival, contenu du sol en eau

Abstract

The boreal forest, storing large amounts of carbon in its soil and covering a majority of the Alaskan, Canadian, Fennoscandian and Russian territory, is an integral part of the climate system. However, climatic variability and ecosystem properties, particularly with regards to the presence or absence of permafrost, limits our understanding of the carbon balance variability in the boreal biome, which comprises forest, lake and wetland ecosystems. The boreal carbon sink-source strength is greatly influenced by phenological events, including the start and end of the photosynthetic growing season, which are themselves dependent on several environmental variables such as air and soil temperature, soil water content, vegetation development stages, etc. This research aims to provide new insights on the influence of environmental variability on the variability in the timing of the photosynthetic growing season, by broadly distinguishing between boreal forests with and without permafrost. The photosynthetic growing season is characterized using gross primary productivity derived from eddy covariance measurements of net ecosystem carbon dioxide exchange. Data from 40 black spruce-dominated site-years of observation across the North American boreal forest are used. The considered environmental predictors were air and soil temperatures, vegetation development stages, snow cover, photosynthetically active radiation and soil water content. The statistical framework included the calculation of Pearson correlation coefficients, commonality analyses and structural equation modeling. This study shows that the variability in the start of the growing season in permafrost-free sites is directly controlled by the variability in vegetation development stage as well as by the thawing of seasonally frozen ground. This result thus emphasizes the importance of access to liquid soil water for the vegetation to initiate photosynthesis. No environmental variable could significantly explain photosynthesis recovery in sites with permafrost. In fall, the soil water content as well as the start of snow cover directly influence the variability in the end of the photosynthetic growing season. These results suggest that the availability of water can limit photosynthesis in the fall. The effect of snow cover is opposite in sites with and without permafrost. A delay

in the appearance of continuous snow cover in sites without permafrost indicates that the air temperature is high enough for precipitation to fall in liquid form and for photosynthesis to continue. In contrast, its delay in sites with permafrost indicates less snowfall, thus delaying the appearance of an insulating layer for the soil, which could have lengthened the photosynthetic growing season. This study sheds light on the controls of the annual variation of the timing of the photosynthetic growing season and will help understanding of the effects of climate change on the strength of the North American boreal forest carbon sink.

Keywords : Carbon dioxide, growing season, photosynthesis, boreal forest, permafrost, air temperature, soil temperature, plant phenology index, snow cover, soil water content

Table des matières

Résumé	1
Abstract	3
Liste des tableaux	7
Liste des figures	9
Liste des sigles et des abréviations	10
Remerciements	12
1 Contexte et objectifs de recherche	15
1.1 Portrait du biome boréal nord-américain	15
1.2 Cycle du carbone en forêt boréale	17
1.3 Impacts de la variabilité des conditions environnementales et météorologiques sur les composantes du cycle du carbone en forêt boréale	20
1.4 Objectifs de recherche	28
2 What explains the year-to-year variation in the start and end of boreal forest photosynthetic growing season ?	30
2.1 Avant-propos	30
2.2 Résumé	31
2.3 Abstract	32
2.4 Introduction	32
2.5 Material and methods	36
2.6 Results	43

2.7 Discussion and conclusion	48
Appendix A	54
Supplement S1 Instrumentation Table	55
Supplement S2 Mean daily GPP and supporting measurements	57
Supplement S3 Statistical methods	60
Supplement S4 Comparison of different delineation methods for the timing of the photosynthetic growing season	62
Conclusion	63
Bibliographie	67
Annexe A. Indices de végétation	80

Liste des tableaux

1.1	Espèces présentes dans un habitat de la forêt boréale canadienne selon l'humidité	17
2.1	Sites description	37
2.2	Heights and depths of the environmental variables measurements at the study sites	39
2.3	Delineation of the response variable, mechanism by which the predictors influence the response variable and calculation of the predictors	42
2.4	Mean, minimum and maximum start and end of season dates and length of season for each site.	44
2.5	Contribution of the explanatory variables to the total explained variation of the anomalies of the start of the photosynthetic growing season at permafrost-free and permafrost sites	46
2.6	Contribution of the explanatory variables to the total explained variation on the anomalies of the end of the photosynthetic growing season at permafrost-free and permafrost sites	47
S1.1	Instrumentation for eddy covariance and supporting measurements	56
S3.1	Example of formulae for unique and common effects for three predictor variables	60

Liste des figures

1.1	La région boréale et l'étendue des différentes catégories du pergélisol à travers l'Amérique du Nord	16
1.2	Les principales composantes du cycle du carbone dans la forêt boréale	19
1.3	Tour de mesures des covariances des turbulences au-dessus de la végétation et mesures de la vitesse d'une parcelle d'air et de sa concentration en un gaz trace d'intérêt à deux points dans le temps	21
1.4	Activité physiologique de la végétation pendant la saison de croissance selon différents scénarios	22
1.5	Vue d'ensemble des réactions chimiques impliquées dans la photosynthèse . .	23
1.6	Transport de l'eau dans les arbres du sol aux feuilles suivant un gradient du potentiel hydrique	25
2.1	Location of the study sites in relation to the spatial distribution of the boreal forest biome and permafrost across North America.	36
2.2	Daily observed and fitted gross primary productivity and plant phenology index at Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce in 2001, and third derivative of the fitted function	41
2.3	Correlation plots between anomalies of the start and the end of seasons based on gross primary productivity and environmental predictors	45
2.4	Initial and final path diagrams based on the results of the commonality analysis and tested with structural equation modeling for the controls of the start of the photosynthetic growing season based on gross primary productivity in spring	48

2.5	Initial and final path diagrams based on the results of the commonality analysis and tested with structural equation modeling for the controls of the end of the photosynthetic growing season based on gross primary productivity in fall	49
S2.1	Daily gross primary productivity, plant phenology index and air and soil temperature averaged over years of observation in Quebec - Eastern Boreal, Mature Black Spruce and Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce	57
S2.2	Daily gross primary productivity, plant phenology index and air and soil temperature averaged over years of observation in Scotty Creek Landscape and University of Alaska, Fairbanks	58
S2.3	Daily gross primary productivity, plant phenology index and air and soil temperature averaged over the years of observation in Poker Flat Research Range Black Spruce Forest	59
S4.1	Daily observed gross primary productivity at Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce in 2001	62

Liste des sigles et des abréviations

CA	Analyse des points communs, de l'anglais <i>commonality analysis</i>
CCI	<i>Chlorophyll/carotenoid index</i>
CH₄	Méthane
CLASSIC	<i>Canadian Land Surface Scheme including Biogeochemical Cycles</i>
CLM	<i>Community Land Model</i>
CO₂	Dioxyde de carbone
DOY	Jour de l'année, de l'anglais <i>day of year</i>
DVI	<i>Diffrence vegetation index</i>
EOS	Fin de la saison (de croissance), de l'anglais <i>end of the (growing) season</i>
EVI	<i>Enhanced vegetation index</i>
GPP	Productivité primaire brute, de l'anglais <i>gross primary productivity</i>
GPP_{GS}	Saison de croissance photosynthétique
MODIS	<i>Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer</i>
MPa	Mégapascal
NDVI	Indice de végétation par différence normalisée, de l'anglais <i>normalized difference vegetation index</i>
NEE	Échange écosystémique net, de l'anglais <i>net ecosystem exchange</i>
NEP	Productivité écosystémique nette, de l'anglais <i>net ecosystem productivity</i>
OBS	Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce (site d'étude)
PAR	Rayonnement photosynthétiquement actif, de l'anglais <i>photosynthetically active radiation</i>

PIR	Proche infrarouge
PPFD	Densité de flux photonique photosynthétique, de l'anglais <i>photosynthetic photon flux density</i>
PPI	<i>Plant phenology index</i>
PRR	Poker Flat Research Range Black Spruce Forest (site d'étude)
QFO	Quebec - Eastern Boreal, Mature Black Spruce (site d'étude)
R	Coefficient de corrélation de Pearson
R²	Coefficient de détermination
RE	Respiration écosystémique
SEM	Modélisation par équations structurelles, de l'anglais <i>structural equation modeling</i>
SCC	Scotty Creek Landscape (site d'étude)
SOS	Début de la saison (de croissance), de l'anglais <i>start of the (growing) season</i>
SWC	Contenu du sol en eau, de l'anglais <i>soil water content</i>
Ta	Température de l'air
Ts	Température du sol
UAF	University of Alaska, Fairbanks (site d'étude)
VWC	Contenu volumétrique en eau, de l'anglais <i>volumetric water content</i>
Δ	Anomalie
ρ	Réflectance spectrale
°C	Degré Celsius

Remerciements

Mes études graduées s'étant déroulées à l'Université de Montréal, et parce qu'il s'agit aussi du territoire que j'occupe, j'aimerais d'abord reconnaître que nous sommes situés en territoire autochtone non cédé. Tiohtiá :ké (Montréal) est un territoire historiquement occupé par la Nation Kanien'kehá :ka, alors qu'aujourd'hui s'y côtoient une population autochtone diversifiée ainsi que d'autres peuples. Les données recueillies pour ce projet de recherche sont aussi issues de sites territoires traditionnellement occupés par des peuples autochtones. Ces sites sont situés sur le territoire de la Convention de la Baie-James et Nord québécois de la Nation crie d'Eeyou Istchee ; sur le territoire du Traité °6 des Nations crie et métisse ; sur le territoire du Traité °11 de la Nation dénée de la région du Dehcho ; sur le territoire non cédé de la Nation dena'ina de Lower Tanana River.

J'aimerais tout d'abord remercier mes directeurs de recherche, Oliver et Alexandre. Alex, merci de m'avoir donné la possibilité d'élargir mes horizons avec le stage à Saskatoon. Oliver, merci de m'avoir accueilli dans ton laboratoire, puis de m'avoir ouvert les portes à d'innombrables opportunités académiques. Vos qualités de chercheurs ont bien sûr été essentielles dans cette direction, mais ce sont les qualités humaines qui rendent la recherche académique et étudiante possible. Votre support, votre disponibilité, votre compréhension et votre franchise auront marqué mon parcours. J'ai grandi en tant que scientifique et vous avez été d'excellents guides pour m'aiguiller dans ce qui me semblait trop souvent être une broussaille. Je n'aurais pas pu espérer un meilleur duo que vous deux.

Merci à toutes les personnes composant – et qui ont composé dans le passé – le laboratoire de biogéosciences atmosphériques en hautes latitudes, pour les pauses-café, pour l'entraide, pour les discussions importantes. Un merci tout particulier à Gesa, pour ton mentorat, alors que tu as su m'épauler à multiples reprises. Merci à Gabriel, pour le nombre incalculable de fois où tu as répondu à mes questions, autant celles qui étaient sérieuses que celles qui étaient franchement ridicules ; merci pour ces beaux moments où on a pu pousser des questions à leur extrême. Enfin, Nia, tu as certainement été un pilier ces dernières années. Je te remercie

pour les pauses impromptues, pour avoir satisfait mes *cravings* intenses de chocolat, pour les discussions où l'une ou l'autre était sur le bord des larmes – de joie, de stress, de rire – pour les réflexions de nature non académique, bref, pour ta précieuse amitié.

Merci à tous les humains et toutes les humaines du Département de géographie et plus particulièrement les membres de l'association étudiante. Côtayer des gens travaillant des sujets tellement diversifiés et tellement importants me rend extrêmement fière de m'identifier en tant géographe. Également, la vie étudiante, par son dynamisme et parfois son côté revendicateur, a été essentielle dans mon parcours. Il y a bien sûr les chevaliers et chevalière de l'apocalypse que je dois remercier. Vous autres. Vous m'aurez appris le vrai sens de la co-construction. On aura été niaiseux et niaiseuses des fois, on aura semé la pagaille d'autres fois, on aura été un groupe de partage de frustrations de temps en temps, mais au final, tout ça aura été pour moi support émotionnel inouï que vous m'avez offert. Pas couché.e.s pas couchables qu'on dirait.

Kim, merci d'être la coloc et surtout l'amie que tu es. Nos encouragements mutuels, ton écoute et nos moments de lâcher-prise m'ont fait du bien.

Laura, ma presque voisine, ma compagne de brunchs suivis de séances de rédaction (ou l'inverse) : merci d'avoir été ma *partner* de cycles supérieurs. Et, même si ce n'était pas toujours relié à ma maîtrise, merci aussi de m'avoir ramassé à la cuillère quelques fois.

Madeleine, je ne sais pas où je serais sans ton support. À travers les années, tu m'as vu pleurer et me remettre en question tellement de fois, mais jamais tu n'as douté de mes capacités. Merci d'avoir partagé avec moi tes perspectives de biologiste. Merci d'avoir nourri mes idées de grandeur aussi. Je ne sais pas où ça va nous mener tout ça, mais je sais que je pourrai compter sur ta présence, ton ambition, tes idées magiques.

Enfin, Baba, merci d'avoir cru, et de toujours croire en moi. La confiance que tu as en moi et ta certitude que je vais réussir tout ce que j'entreprends me touchent, tout simplement.

Chapitre 1

Contexte et objectifs de recherche

Ce chapitre, servant d'introduction au projet de recherche, dessine d'abord un portrait du biome boréal nord-américain et du cycle de carbone au sein de celui-ci, qui sont les objets d'étude de ce mémoire. Les composantes du cycle du carbone, et plus précisément des événements annuels qui y sont liés, tels que le début et fin de la photosynthèse, sont impactées par les variabilités météorologiques et environnementales. Une revue de la littérature en ce qui a trait à ces variabilités est alors présentée, mettant en relief des lacunes dans les connaissances scientifiques. À partir de ces lacunes se dressera la problématique du projet de recherche présenté dans ce mémoire.

1.1 Portrait du biome boréal nord-américain

Le biome boréal se retrouve majoritairement au nord du 50e parallèle (Kasischke, 2000) et occupe environ 8% de la surface des terres émergées de la Terre, entre 14 et 19 millions de km² (Apps *et al.*, 1993; Brandt *et al.*, 2013). En Amérique du Nord, le biome boréal couvre entre 29% et 34% du continent, ou environ 6 millions de km² (Figure 1.1; Brandt, 2009; Brandt *et al.*, 2013). Il s'agit d'une mosaïque d'écosystèmes, dont la majorité sont des forêts à couverts ouvert et fermé (Brandt, 2009). Des milieux humides et des lacs s'y retrouvent aussi (Apps *et al.*, 1993; Brandt, 2009).

Le climat y est caractérisé par de grandes variations saisonnières, des températures annuelles moyennes entre -3°C et 10°C, une couverture nivale entre quatre et huit mois et une saison de croissance de courte durée (Apps *et al.*, 1993; Black *et al.*, 2004; Bonan et Shugart, 1989). Cette courte durée de la saison de croissance est principalement due aux basses tem-

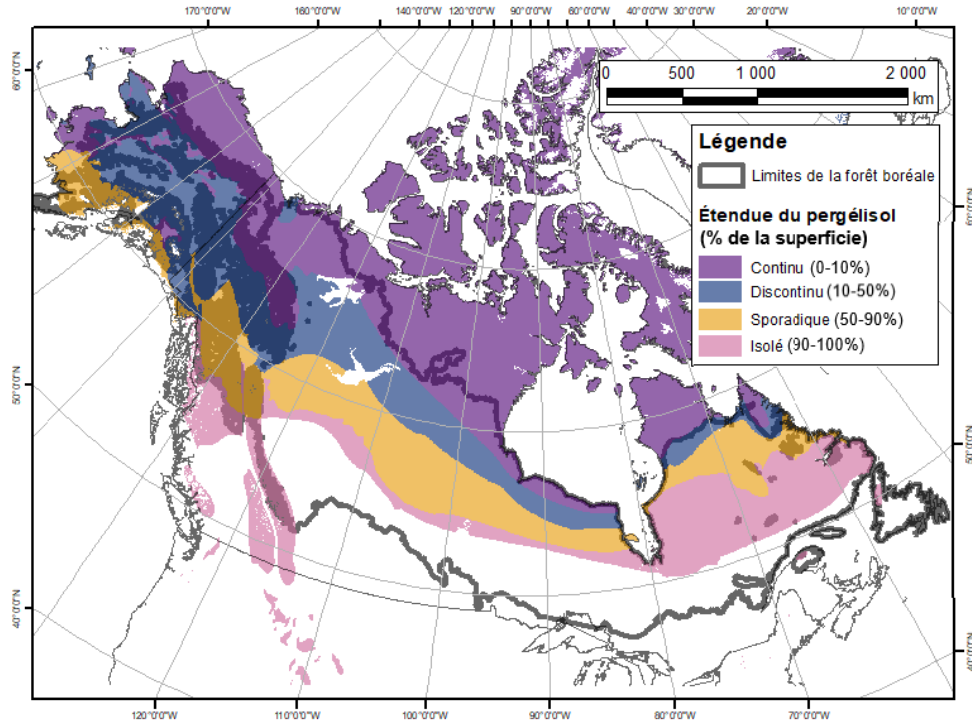


FIGURE 1.1 – La région boréale et l’étendue des différentes catégories du pergélisol à travers l’Amérique du Nord. Sources des données : National Snow & Ice Data Center (Brown *et al.*, 2002), Natural Resources Canada (Brandt, 2009) et U.S. Geological Survey (Commission for Environmental Cooperation, 2011).

pératures, mais aussi à la limitation de la photopériode, caractéristique des hautes latitudes en hiver, ainsi qu’à la disponibilité limitée de l’eau en fin de saison dans certaines régions, notamment l’Ouest nord-américain (Delpierre *et al.*, 2016; Kasischke, 2000). En Amérique du Nord, environ 80% des sols du biome de la forêt boréale repose sur du pergélisol (Figure 1.1; Helbig *et al.*, 2016a), qui est un sol dont la température demeure sous la barre du 0°C pendant au moins deux ans consécutifs (Harris *et al.*, 1988). Le pergélisol est divisé en quatre catégories, selon le pourcentage de la surface du sol sous-tendu par du pergélisol : continu (>90-100%), discontinu (>50-90%), sporadique (>10-50%) et isolé (>0-10%). La forêt boréale nord-américaine recoupe toutes ces catégories de pergélisol, mais la limite sud de la forêt boréale se retrouve sur des sols sans pergélisol (Figure 1.1).

La composition végétale des forêts boréales est moins diverse que d’autres écosystèmes, mais les espèces d’arbres présentes ont une grande résilience aux perturbations ainsi qu’une grande capacité d’adaptation aux changements (Gauthier *et al.*, 2015). Les espèces de conifères composent entre 60 et 90% des forêts boréales à travers l’Alaska, le Canada, la

TABLE 1.1 – Espèces présentes dans un habitat de la forêt boréale canadienne selon l’humidité (tiré de Bonan et Shugart, 1989)

Humidité de l’habitat	Espèces présentes
Humide	Épinette noire (<i>Picea mariana</i>), mélèze laricin (<i>Larix laricina</i>)
Mésique	Bouleau à papier (<i>Betula papyrifera</i>), peuplier faux-tremble (<i>Populus tremuloides</i>), peuplier baumier (<i>Populus balsamifera</i>), épinette blanche (<i>Picea glauca</i>), sapin baumier (<i>Abies balsamifera</i>)
Sec	Pin gris (<i>Pinus banksiana</i>)

Fennoscandie et la Sibérie (Black *et al.*, 2004). Par ailleurs, en Amérique du Nord la présence d’une espèce donnée à un lieu donné est principalement liée à l’humidité de l’habitat (Bonan et Shugart, 1989), tel que présenté dans le Tableau 1.1. Enfin, ce projet de recherche se concentre spécifiquement sur les forêts boréales nord-américaines d’épinettes noires. Ce choix permet en partie de soustraire une variabilité supplémentaire, qui serait celle de la composition végétale. Ce choix n’est toutefois pas anodin, puisque les forêts d’épinettes noires dominent la forêt boréale nord-américaine et qu’il s’agit d’une espèce adaptée à la présence de pergélisol (Viereck et Johnston, 1990).

D’ailleurs, la présence de pergélisol façonne l’écosystème, alors que 80% du sol y est sous-tendu par du pergélisol (Helbig *et al.*, 2016a). Il s’agit d’abord d’une barrière physique pour la végétation, alors que les racines ne sont présentes que dans la couche active du pergélisol, c’est-à-dire la couche de sol près de la surface qui subit du dégel saisonnier. Ainsi, l’accès à l’eau pour la végétation est limité à celle de cette couche (Andresen *et al.*, 2020). Aussi, dans un contexte de changements climatiques, le dégel du pergélisol, un processus qui est déjà amorcé (Camill, 2005), entraîne un changement de couverture terrestre. Par exemple, au sein des plaines boréales, dans les régions de pergélisol discontinu, le sol sous-tendu par du pergélisol est couvert de plateaux boisés, alors que des tourbières sont présentes où le sol est dégelé (Helbig *et al.*, 2017b). Le dégel du pergélisol favorise ainsi l’expansion des tourbières.

1.2 Cycle du carbone en forêt boréale

Les principales composantes du cycle du carbone au sein de la forêt boréale se déclinent en deux catégories (Figure 1.2), selon la terminologie utilisée par Chapin *et al.* (2006). Ces composantes impliquent des échanges de carbone entre la forêt boréale et l’atmosphère sous

la forme de dioxyde de carbone (CO_2). La première composante est le carbone séquestré par la végétation grâce à la photosynthèse. La deuxième est la respiration écosystémique, qui inclut le carbone libéré par l'écosystème via la respiration des organismes autotrophes et hétérotrophes. La respiration autotrophe est composée principalement de la respiration provenant du feuillage, du bois et des racines de la végétation, alors que les organismes contribuant à la respiration hétérotrophe sont la faune et les microbes. Afin de suivre l'évolution temporelle et spatiale des quantités de carbone assimilé et émis par l'écosystème, ces dernières sont exprimées en termes de flux. Ainsi, le flux associé au carbone assimilé par la photosynthèse est la productivité primaire brute (GPP, de l'anglais *gross primary productivity*; Chapin *et al.*, 2006). Le flux associé au carbone libéré par l'écosystème par la respiration écosystémique porte le nom homonyme au processus, soit la respiration écosystémique (RE; Chapin *et al.*, 2006). Par définition, les flux de carbone s'expriment en quantité de carbone par unité de surface et par unité de temps. La balance entre la GPP et la RE est la productivité écosystémique nette (NEP, de l'anglais *net ecosystem productivity*), telle que montrée par l'équation suivante (Chapin *et al.*, 2006) :

$$NEP = GPP - RE \tag{1.1}$$

Une NEP positive signifie que l'écosystème est un puits de carbone, alors qu'une valeur négative indique qu'il est une source de carbone (Figure 1.2).

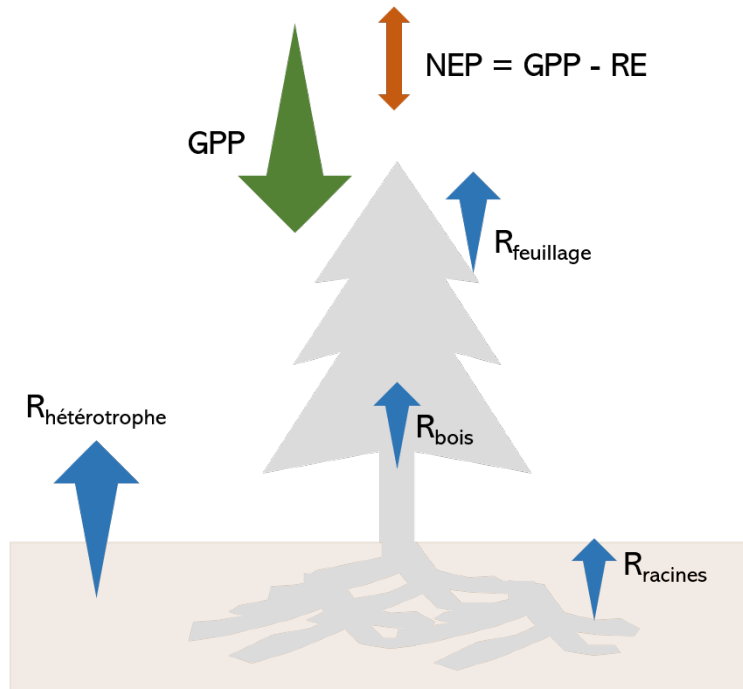


FIGURE 1.2 – Les principales composantes du cycle du carbone dans la forêt boréale. La dimension des flèches est proportionnelle à l'importance du flux associé au processus représenté (Kurz *et al.*, 2013; Malhi *et al.*, 1999). La flèche verte représente la productivité primaire brute (GPP), qui est le carbone entrant dans l'écosystème grâce à la photosynthèse production. Les flèches bleues représentent les extrants vers l'atmosphère. $R_{\text{feuillage}}$, R_{bois} et R_{racines} sont les composantes autotrophes de la respiration de l'écosystème et $R_{\text{hétérotrophe}}$ est la composante hétérotrophe, principalement due à l'activité microbienne. La respiration écosystémique (RE) est l'addition de ces quatre composantes. La flèche orange représente la productivité écosystémique nette (NEP), qui est le bilan entre la GPP et la RE. Cette composante peut être positive ou négative, dépendamment si l'écosystème est un puits ou une source de carbone.

Les perturbations telles que les incendies, les épidémies d'insectes et l'exploitation forestière impactent elles aussi le bilan carbone de la forêt boréale (Chapin *et al.*, 2006; Kurz *et al.*, 2013). Il s'agit toutefois de processus dont les échelles spatiale et temporelle dépassent celles de plusieurs cadres de recherche qui n'étudient qu'un site ou quelques sites locaux pendant une période allant de quelques mois à quelques années.

De façon générale, les forêts boréales sont considérées comme de faibles puits de carbone (Milakovsky *et al.*, 2012), séquestrant entre 25 et 125 $\text{g C/m}^2 \cdot \text{an}$ (Bonan, 2008; Kurz *et al.*, 2013; Malhi *et al.*, 1999). À titre comparatif, les forêts tempérées peuvent assimiler entre 375 et 485 $\text{g C/m}^2 \cdot \text{an}$ et les forêts tropicales, entre 400 et 600 $\text{g C/m}^2 \cdot \text{an}$ (Bonan, 2008; Malhi *et al.*, 1999). La densité de carbone stocké dans les forêts boréales est toutefois similaire à celle des forêt tropicales, soit 242 Mg C/ha et 239 Mg C/ha , respectivement (Pan *et al.*,

2011). Or, les forêts boréales emmagasinent la majorité du carbone dans leur sol, soit 60%, comparativement à 32% pour les forêts tropicales (Pan *et al.*, 2011).

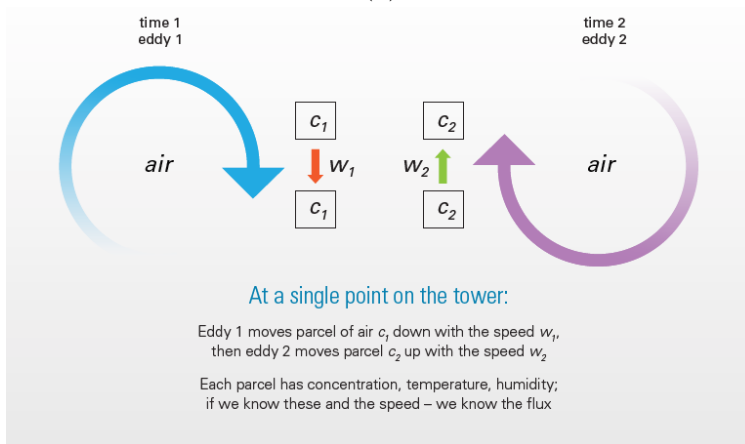
Une méthode largement utilisée dans la communauté scientifique pour la mesure des flux de CO₂, et qui peut aussi être appliquée à d'autres gaz traces, est la covariance des turbulences (Baldocchi et Meyers, 1998). Cette technique implique l'utilisation d'un anémomètre sonique tridimensionnel, afin de mesurer les trois composantes de la vitesse du vent, ainsi que d'un analyseur de gaz infrarouge. À différents points dans le temps, les instruments mesurent la vitesse du vent ainsi que la concentration d'un gaz trace dans une parcelle d'air au-dessus de la végétation (Figure 1.3). Dans le cas du CO₂, c'est l'échange écosystémique net (NEE, de l'anglais *net ecosystem exchange*; Chapin *et al.*, 2006) qui est mesuré, et qui est l'opposé de la NEP (NEE = -NEP). Il s'agit de mesures à haute fréquence (10 Hz, au minimum; Baldocchi, 2014). Lorsque répétées sur des périodes de temps assez longues, il est possible de moyenniser ces mesures afin d'obtenir un flux représentant une concentration d'un gaz par mètre carré au sein d'un intervalle de temps (généralement 30 minutes; Baldocchi, 2014). Ces flux peuvent ensuite être intégrés afin d'obtenir des bilans horaires, quotidiens, saisonniers ou annuels des gaz traces étudiés. Cette méthode a été popularisée dans les années 90 et, de nos jours, de larges réseaux de tours de covariance des turbulences se retrouvent à travers la planète et comptent des centaines de sites d'étude utilisant cette technique (Baldocchi, 2014). La hausse de l'utilisation de cette technique s'explique par la faible exigence en ressources humaines qu'elle implique, mais aussi par la haute résolution temporelle qu'elle procure et la possibilité de faire des suivis temporels pouvant s'étaler sur des décennies (Burba, 2013).

1.3 Impacts de la variabilité des conditions environnementales et météorologiques sur les composantes du cycle du carbone en forêt boréale

Par rapport à une année de référence, les variations météorologiques peuvent avoir différents impacts sur les flux de carbone. De façon directe, des températures de l'air plus élevées stimulent généralement la photosynthèse et la respiration (Bergeron *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2006b). Si toutefois la température devient trop élevée, elle peut limiter l'absorption du carbone en asséchant les sols, diminuant ainsi la force du puits de carbone de l'écosystème (Kljun *et al.*, 2006). La quantité de lumière ainsi que le type de rayonnement - direct ou diffus -, influencés par la nébulosité, ont un effet sur la quantité de carbone assimilée par photosyn-



(a)



(b)

FIGURE 1.3 – (a) Tour de mesures des covariances des turbulences au-dessus de la végétation. L’air est composé de tourbillons transportant des gaz traces, dont le flux vertical net est mesuré grâce à l’anémomètre et l’analyseur à gaz infrarouge, situés au sommet de la tour. (b) Mesures de la vitesse d’une parcelle d’air et de sa concentration en un gaz trace d’intérêt à deux points dans le temps. Figures tirées de Burba (2013).

thèse (Gu *et al.*, 2002). Les variations météorologiques ont aussi un impact indirect sur les flux de carbone. Elles peuvent influencer, d’une part, le début et la fin de la saison de croissance, définie par la période où la végétation est photosynthétiquement active (Figure 1.4; Richardson *et al.*, 2010). D’autre part, ces débuts et fins de saisons plus hâtifs ou plus tardifs peuvent à leur tour influencer les flux de carbone annuels (GPP, RE et NEP). Ainsi, une année où la saison de croissance serait plus hâtive, la végétation bénéficierait d’une période supplémentaire pour absorber du carbone, augmentant ainsi la force du puits de carbone de l’écosystème (Figure 1.4; Fu *et al.*, 2017; Richardson *et al.*, 2010). Il se pourrait toutefois qu’un tel scénario mène à une utilisation accrue des ressources en début de saison, telle que l’eau, entraînant une limitation des ressources en fin de saison, ce qui mènerait à une baisse

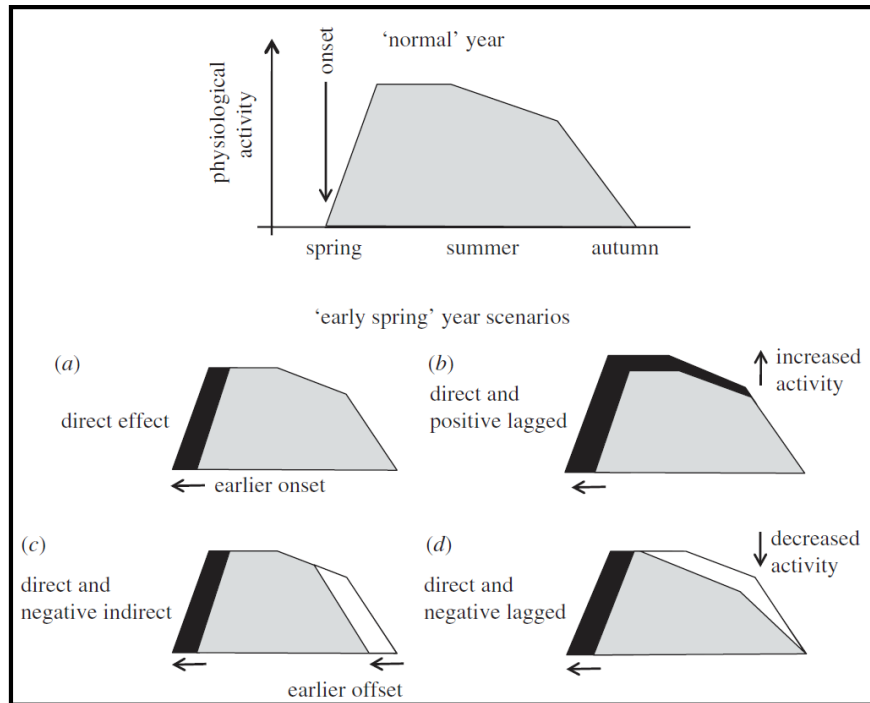


FIGURE 1.4 – Activité physiologique de la végétation pendant la saison de croissance selon différents scénarios. L’activité physiologique englobe différents processus écosystémiques, dont la productivité primaire brute et la productivité écosystémique nette. L’image du haut représente le scénario d’une année de référence. Les scénarios montrent des changements dans la productivité liés à (a) un début de la saison de croissance plus hâtif seulement, un début de la saison de croissance plus hâtif combiné à (b) un effet décalé positif, (c) une fin de la saison de croissance plus hâtive et (d) un effet décalé négatif. Figure tirée de Richardson *et al.* (2010).

de la productivité de l’écosystème à l’automne (Figure 1.4; Kljun *et al.*, 2006; Richardson *et al.*, 2010). Enfin, au sein d’une même espèce, la réponse aux variabilités environnementales n’est pas nécessairement homogène à travers les populations. Des populations évoluant dans différentes conditions climatiques peuvent avoir des degrés de plasticité variés, c’est-à-dire des capacités variées à exprimer différentes réponses phénotypiques ou écophysologiques en fonction de l’environnement (Reich, 2014). Ainsi, étant donné des variations météorologiques similaires, les flux de carbone peuvent varier différemment d’une population à l’autre.

Bien que plusieurs processus en lien avec les flux de carbone soient influencés par les variabilités environnementales, le cadre de ce présent projet de recherche se limite à l’étude de la GPP et aux facteurs contrôlant le début et la fin de la saison de croissance.

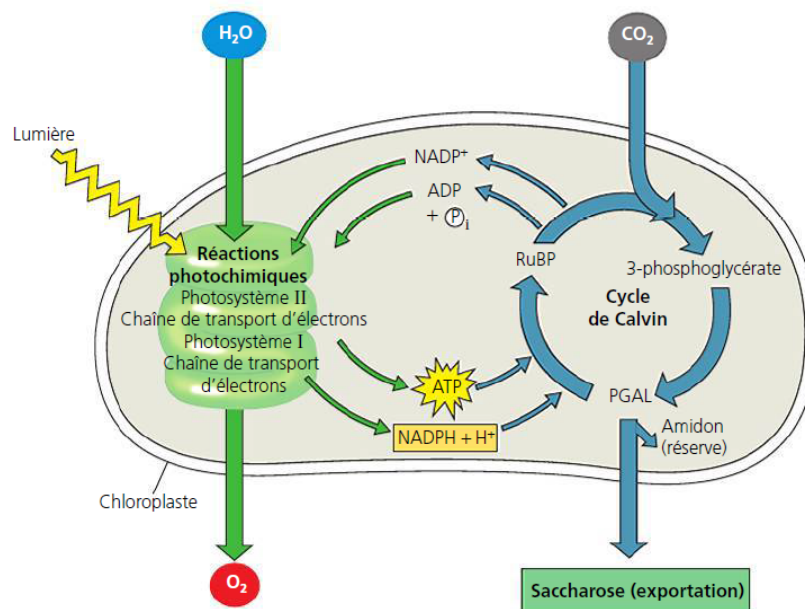


FIGURE 1.5 – Vue d’ensemble des réactions chimiques impliquées dans la photosynthèse. La lumière et l’eau (H_2O) sont impliquées dans les réactions au sein des photosystèmes II et I, produisant de l’oxygène moléculaire (O_2). Le dioxyde de carbone (CO_2) est nécessaire pour les réactions se produisant au sein du cycle de Calvin. Figure tirée de Campbell et Reece (2005).

Facteurs limitant la photosynthèse

Hormis le CO_2 , afin que la photosynthèse ait lieu, la végétation a besoin d’eau, de rayonnement solaire et d’une température suffisamment élevée. Une partie de la photosynthèse se déroule dans les photosystèmes I et II, qui ont comme intrants l’eau et l’énergie lumineuse (Campbell et Reece, 2005). Une autre partie se déroule dans le cycle de Calvin, qui nécessite du CO_2 et dans lequel se produisent des réactions enzymatiques (Campbell et Reece, 2005).

Une température minimale est nécessaire pour la catalyse des réactions chimiques impliquées dans le cycle de Calvin (Badeck *et al.*, 2004; Reich *et al.*, 2018). Au contraire, une température trop élevée peut dénaturer les enzymes impliquées dans ces mêmes réactions (Badeck *et al.*, 2004). De plus, un équilibre doit être présent entre la quantité de rayonnement disponible ainsi que la température. Au printemps, il arrive souvent qu’au moment où les journées s’allongent, la température de l’air soit encore basse. Afin d’éviter des dommages causés par les basses températures, la végétation inhibe la photosynthèse par un mécanisme de *quenching* non photochimique, dans lequel l’énergie des photons absorbés par les molécules de chlorophylle est dissipée sous forme de chaleur plutôt que transmise aux photosystèmes II et I (Suni *et al.*, 2003b; Ensminger *et al.*, 2004; Müller *et al.*, 2001).

Alors que les réactions photosynthétiques n'ont pas besoin d'une grande quantité d'eau, la disponibilité de celle-ci peut néanmoins limiter la photosynthèse autrement. En effet, l'eau présente dans le sol est transportée des racines aux feuilles par le xylème sous la forme de sève, et est ensuite transpirée par les stomates des feuilles (Ishida *et al.*, 2001). Ce transport s'effectue grâce à un gradient du potentiel hydrique (Figure 1.6). Le potentiel hydrique est proportionnel au potentiel chimique, c'est-à-dire à l'énergie libre de l'eau dans une substance comparée à celle de l'eau pure (Taiz et Zeiger, 2002). Ainsi, l'eau pure, étant la substance ayant le plus de molécules d'eau libres et donc le plus d'énergie libre, a un potentiel hydrique de 0 MPa. Le potentiel hydrique d'une substance autre que l'eau pure est négatif, puisque l'énergie libre diminue selon la densité de molécule d'eau dans la substance. L'eau peut être transportée du sol vers l'atmosphère s'il y existe un gradient potentiel positif, c'est-à-dire qu'elle sera transportée vers les environnements où les potentiels hydriques sont de plus en plus négatifs. L'eau dans le sol a un potentiel hydrique près de celui de l'eau pure, puis les différentes composantes dans une plante ont des potentiels hydriques de plus en plus négatifs. Enfin, le potentiel hydrique de l'air dépend de la température et de l'humidité. L'air relativement sec, à environ 50% d'humidité relative, a un potentiel hydrique d'environ -100 MPa, une valeur permettant la transpiration de la végétation. Lorsque l'humidité relative de l'air augmente, le potentiel hydrique augmente aussi, prenant des valeurs de moins en moins négatives; ainsi à de hautes valeurs d'humidité relative, la transpiration de la végétation est réduite (Taiz et Zeiger, 2002).

Les stomates permettent la transpiration, mais elles permettent aussi au CO₂ d'entrer dans les feuilles. Ce sont par ces mêmes stomates que le CO₂ entre dans les feuilles. Ainsi, si le contenu en eau du sol est trop faible, ou si le déficit de pression de vapeur est trop élevé, indiquant que l'air pourrait contenir plus d'humidité favorisant alors la transpiration de la végétation (Anderson, 1936), les stomates se ferment afin de limiter les pertes en eau. Elles empêchent par le fait même l'entrée du CO₂ dans les chloroplastes des végétaux, qui sont le siège du cycle du Calvin (Reich *et al.*, 2018). La température du sol ainsi que sa phase - gelée ou dégelée - en début et fin de saison de croissance joue alors un rôle important puisqu'elle contrôle la disponibilité de l'eau sous forme liquide. Toutefois, de l'eau est aussi disponible dans les troncs et tiges des arbres, qui dégèle au printemps lorsque la température de l'air devient positive (Suni *et al.*, 2003b).

Il est enfin important de souligner que la disponibilité des nutriments essentiels à la photosynthèse, tels que l'azote, le phosphore et le potassium, peut aussi être un facteur limitant la quantité de carbone qui peut être absorbée par les activités photosynthétiques de

la végétation (Barker, 1979). Toutefois, ces limitations dépassent le cadre du présent projet de recherche.

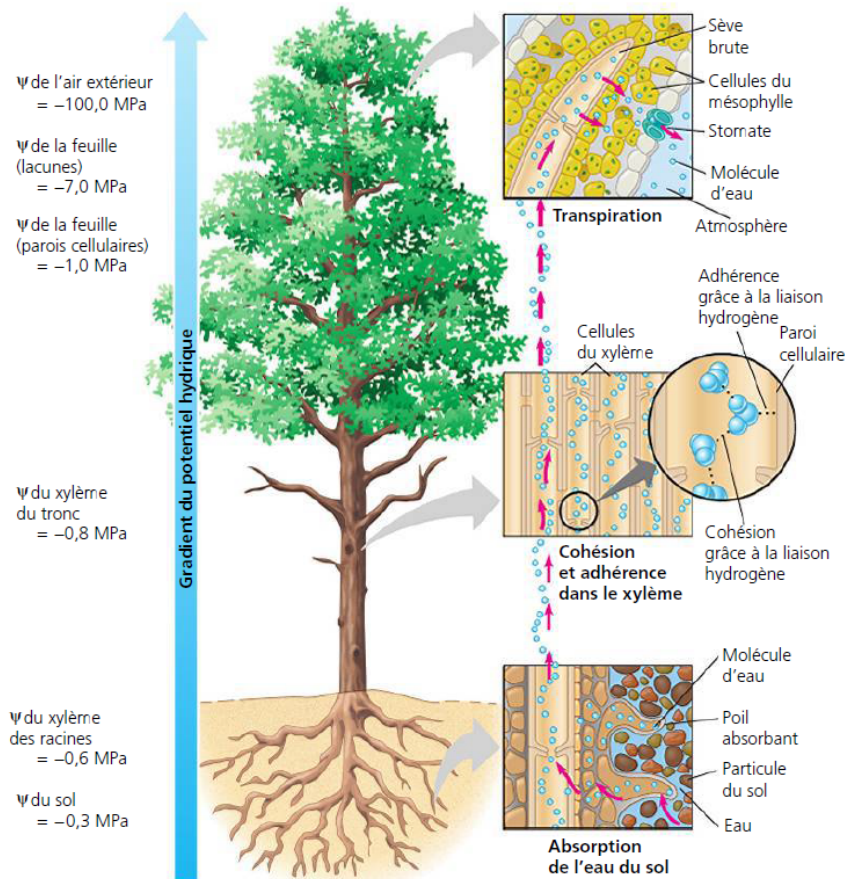


FIGURE 1.6 – Transport de l’eau dans les arbres du sol aux feuilles suivant un gradient du potentiel hydrique. Figure tirée de Campbell et Reece (2005).

Facteurs impactant le début de la saison de croissance photosynthétique

Des températures de l’air plus élevées au printemps stimulent une reprise plus hâtive de la photosynthèse au printemps (Richardson *et al.*, 2010; Suni *et al.*, 2003b; Ueyama *et al.*, 2014), alors que des anomalies en rayonnement solaire ou en précipitations ne semblent pas avoir d’impacts sur la reprise de la photosynthèse (Richardson *et al.*, 2010). De leur côté, Suni *et al.* (2003b) ont essayé de trouver un indicateur pouvant prédire la reprise de la photosynthèse à travers plusieurs sites de forêt boréale en Europe. En utilisant la température de l’air et du sol ainsi que le contenu du sol en eau, ils ont trouvé que la moyenne glissante sur cinq

jours de la température de l'air était le meilleur prédicteur de la reprise de la photosynthèse. Toutefois, le seuil de cette moyenne glissante variait d'un site à l'autre, allant de 3,3 °C à 6,5 °C. Ils ont aussi trouvé que le dégel du sol, défini comme le moment auquel la température augmente significativement au-dessus de 0°C, se produisait des semaines après la reprise de la photosynthèse. Alors que l'état gelé ou dégelé du sol est un indicateur de l'accessibilité de la végétation à de l'eau sous forme liquide, selon Suni *et al.* (2003b), il y aurait suffisamment d'eau liquide dans les tiges pour que les arbres amorcent la photosynthèse même si le sol est gelé. Cependant, dans une autre étude (Barr *et al.*, 2009), il a été trouvé qu'il y avait une dépendance entre le début de la saison de croissance et le dégel au printemps, ce qui inclut des températures de l'air et du sol qui deviennent positives, la fonte de la neige ainsi que le contenu du sol en eau qui augmente. La température du sol, impactant le moment du gel/dégel du sol et ainsi la disponibilité de l'eau sous forme liquide, a donc un rôle incertain sur les transitions phénologiques, notamment au sein des forêts de conifères boréales, et sera explorée davantage dans ce projet de recherche.

Un autre indicateur peut être utilisé pour la reprise de la photosynthèse : le jour de la disparition complète de la neige (Pulliainen *et al.*, 2017). Bien que la disparition de la neige puisse être observée aisément à l'aide de l'imagerie satellite et qu'elle permette un suivi de la reprise de la photosynthèse, l'étude n'a pas montré de lien de causalité entre ces deux événements. En effet, Pulliainen *et al.* (2017) ont trouvé que la reprise de la photosynthèse était corrélée avec la disparition de la neige en se basant sur des mesures satellitaires, mais que la fonte complète de la neige se produisait après la reprise de la photosynthèse. En ce sens, dans leur étude sur deux sites au sein de la forêt boréale sibérienne, Arneth *et al.* (2006) ont trouvé que la neige n'avait pas besoin d'être complètement fondue pour que la photosynthèse reprenne ; une température de l'air positive combinée à un début de fonte de la neige étaient suffisants pour une reprise de la photosynthèse. Dans le même sens, Ensminger *et al.* (2004) avaient des résultats similaires : la photosynthèse reprenait lorsque la température de l'air devenait positive, mais elle ne devenait importante qu'au moment où la température du sol augmentait au-dessus de 0°C, ce qui nécessitait une fonte complète de la neige. Toutefois, ce résultat ne pourrait pas être généralisé à travers la forêt boréale, puisque dans certaines régions, il n'y a pas de gel saisonnier (Suni *et al.*, 2003b). Dans leur étude portant sur des sites en Alaska, Parazoo *et al.* (2018) ont montré que bien que la reprise de la photosynthèse avait une meilleure corrélation avec le moment où la température de l'air devient positive, le dégel du sol y survenait avant ou en même temps.

Richardson *et al.* (2010) ont trouvé que la reprise de la photosynthèse est aussi reliée aux stades de développement de la végétation, caractérisée par l'*Enhanced vegetation index* (EVI; Huete *et al.*, 1997), qui est un indice de végétation produit par l'instrument satellitaire Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS). Toutefois, ce résultat fait état d'une corrélation et non pas d'une causalité; en effet, le début de la saison basée sur l'EVI se produisait tard dans la saison, alors que la photosynthèse était déjà bien entamée. L'utilisation du EVI, ainsi que de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI, de l'anglais *Normalized difference vegetation index*; Tucker, 1979) comme indicateurs des stades de développement de la végétation au sein des forêts de conifères est toutefois contestée. En effet, alors que ces indices peuvent bien percevoir les changements au sein des forêts décidues puisque ceux-ci sont plus marqués (par exemple de débourrement au printemps ou la sénescence à l'automne), le suivi des stades de développement des conifères est plus subtil puisque ces arbres gardent leur feuillage vert toute l'année. Récemment, Gamon *et al.* (2016) ont introduit un indice permettant de mieux déceler ces changements au sein des conifères : le *Chlorophyll/carotenoid index* (CCI). Toutefois, une difficulté supplémentaire émerge lorsque ces indices sont utilisés pour le suivi de la végétation par télédétection dans les régions froides où la neige est présente. En effet, la majorité des changements au sein du signal de ces indices au printemps et à l'automne sont contrôlés par la fonte et l'apparition de la neige, respectivement, plutôt que les changements au sein de la végétation. Enfin, un indice introduit par Jin et Eklundh (2014), le *Plant phenology index* (PPI) parvient à contourner ces problèmes et caractérise mieux la végétation en forêt boréale que les autres indices (Karkauskaite *et al.*, 2017). Les équations qui se rapportent à chacun de ces indices sont détaillées à l'Annexe A. Il est attendu que le PPI caractérise mieux les changements phénologiques que les autres indices, mais il sera intéressant de déterminer s'il s'agit d'une variable aussi importante que les variables abiotiques dans la reprise de la photosynthèse.

Facteurs impactant la fin de la saison de croissance photosynthétique

La fin de la saison de croissance a été moins étudiée que le début de celle-ci. De ce fait, il n'est pas encore clair quel facteur environnemental influence le contrôle de la cessation de la photosynthèse à l'automne en forêt boréale. Selon Way (2011), les arbres ont besoin de compléter une série de processus physiologiques avant d'entrer en dormance l'hiver. Ce faisant, ils minimisent les dommages que pourrait causer le gel. La photopériode serait alors

l'indicateur le plus fiable signalant l'approche du gel. Ainsi, même s'il y a une augmentation des températures automnales, la prolongation de la saison de croissance ne pourrait pas être indéfinie (Way, 2011). Cependant, la photopériode n'est pas un facteur variant d'une année à l'autre pour un site donné. La photopériode ne peut donc pas expliquer la variation interannuelle de la fin de la saison de croissance, c'est-à-dire les fluctuations des moments où survient la fin de la saison d'une année à l'autre. Plusieurs études soulignent alors l'importance de la température de l'air : plus celle-ci se maintient au-dessus de 0°C longtemps, plus la saison de croissance cesse tardivement (Barr *et al.*, 2009; Richardson *et al.*, 2010).

Enfin, dans leur étude analysant des données provenant d'écosystèmes diversifiés, Zhang *et al.* (2019) ont trouvé que la température de l'air et les précipitations étaient complémentaires dans leur limitation de la photosynthèse en fin de saison. En effet, dans les régions où la température n'est pas limitante, c'est la disponibilité de l'eau en fin de saison qui devient le facteur majoritairement limitant, et vice-versa. Dans les hautes latitudes, cela se traduit par une limitation de la photosynthèse exercée par la température de l'air dans une majorité des régions. Toutefois, à certains endroits, dont la forêt boréale dans le Nord-ouest canadien et l'intérieur de l'Alaska, la température est un peu moins limitante, et la limitation en eau est plus grande (Zhang *et al.*, 2019).

1.4 Objectifs de recherche

Aucun facteur environnemental, qu'il soit biotique ou abiotique, ne peut expliquer le début et la fin de la photosynthèse de façon unificatrice à travers la forêt boréale (Suni *et al.*, 2003b). Il est donc attendu qu'il existe des différences entre les différentes régions, notamment à cause de la plasticité qui varie entre différentes populations d'arbres et des différences physiologiques à travers la forêt boréale (Sniderhan *et al.*, 2018). De plus, alors que le rôle de la température de l'air dans le contrôle du début et de la fin de la saison de croissance a été affirmé, le rôle de la température du sol est encore incertain (Barr *et al.*, 2009; Suni *et al.*, 2003b). La fin de la saison de croissance a reçu moins d'attention dans la littérature, et il est généralement considéré que la photopériode est le facteur environnemental expliquant le mieux la fin de la saison de croissance. Bien que la photopériode soit un signal important pour la cessation de la photosynthèse afin de minimiser les dommages causés à la végétation par de basses températures, il ne s'agit toutefois d'une variable pouvant expliquer les variations interannuelles de la fin de la saison de croissance.

Ce projet de recherche a alors pour but d'évaluer les variables environnementales qui contrôlent les variations interannuelles du début et de la fin de la photosynthèse dans la forêt boréale. Plus encore, ce projet vise à mettre en évidence les contrastes entre les facteurs régulant le début et la fin de la photosynthèse dans les sites avec et sans pergélisol. Ce sont à ces objectifs que répond l'article scientifique du Chapitre 2, en préparation afin d'être soumis au journal *Global Change Biology*, qui présente les résultats obtenus à partir de données provenant de cinq sites à travers la forêt boréale nord-américaine et totalisant 40 années d'observation. Le cadre statistique choisi pour cette étude est encore peu utilisé en biogéosciences. Le calcul des coefficients de corrélations de Pearson a permis de sélectionner les variables environnementales significatives, utilisées à leur tour dans des analyses des points communs. Ces analyses permettent de créer des réseaux de relations qui sont par la suite testés et raffinés par des modélisations par équations structurelles. Enfin, les perspectives du travail effectué seront discutées dans une conclusion générale.

Chapitre 2

What explains the year-to-year variation in the start and end of boreal forest photosynthetic growing season ?

2.1 Avant-propos

L'article présenté dans ce chapitre est en préparation, dans le but d'être soumis au journal *Global Change Biology*. Il présente les résultats qui visaient à mettre en lumière les contrôles environnementaux contribuant au début et à la fin de la saison de croissance photosynthétique au sein de la forêt boréale nord-américaine, en tenant compte des différences entre les régions avec et sans pergélisol. Onze autres personnes ont contribué à l'article à différents degrés.

J'ai conçu l'étude et élaboré les objectifs de recherche sous la supervision et avec les suggestions d'Oliver Sonnentag et d'Alexandre Roy. J'ai effectué tout le traitement des données utilisées pour cette étude, et ai également écrit ou modifié tous les scripts informatiques utilisés à cette fin. J'ai élaboré le cadre statistique avec les judicieux conseils d'Oliver Sonnentag, Alexandre Roy et Franziska Koebisch. J'ai produit tous les tableaux et figures. Enfin, j'ai écrit l'article sous la supervision d'Oliver Sonnentag et d'Alexandre Roy. Jennifer Baltzer a enrichi les propos de la discussion en les alimentant d'une perspective biologique. Alan Barr, Andrew Black, Hiroki Iwaka, Hiroki Iwata, Hideki Kobayashi et Masahito Ueyama

sont les chercheurs principaux des sites d'études desquels proviennent les données utilisées dans cet article. Tous les coauteurs et coautrices ont participé aux révisions de l'article et ont contribué à y améliorer la clarté des propos ainsi que la qualité de la langue.

2.2 Résumé

La forêt boréale en Amérique du Nord couvre une vaste gamme de conditions climatiques et environnementales, et une grande partie est sous-tendue par du pergélisol (sol gelé en permanence). Ici, nous nous attendons à ce que la variation du début et de la fin de la saison de croissance photosynthétique soit expliquée par différents prédicteurs environnementaux (par exemple, la température de l'air et du sol, la phénologie telle que décrite par un indice de végétation spectrale) dans différentes régions de la forêt boréale nord-américaine. Les prédicteurs du moment de la saison de croissance photosynthétique sont comparés entre les régions avec et sans pergélisol. La saison de croissance photosynthétique a été délimitée grâce à des séries temporelles de productivité primaire brute quotidienne dérivées de mesures de covariance des turbulences. Les mesures de covariance des turbulences ainsi que les mesures environnementales ont été extraites de 40 sites-années d'observation provenant de cinq sites dominés par l'épinette noire dans la forêt boréale nord-américaine. Un cadre statistique qui comprend une analyse des points communs et une modélisation par équations structurelles a montré qu'une combinaison du début de la saison de croissance phénologique et du moment auquel les températures de l'air et du sol deviennent positives explique la variation du début de la saison de croissance photosynthétique dans les régions sans pergélisol. Cependant, aucun prédicteur environnemental ou combinaison de prédicteurs ne pouvait expliquer la variation du début de la saison de croissance photosynthétique dans les sites avec pergélisol. À l'automne, le contenu du sol en eau et le jour de l'apparition de la neige expliquent la variation de la fin de la saison de croissance photosynthétique dans les sites avec et sans pergélisol, mais avec des forces explicatives différentes. Cette étude met en lumière des informations importantes sur les processus contrôlant le début et la fin de la saison de croissance photosynthétique et aidera à améliorer la compréhension prédictive de l'effet des changements climatiques sur la productivité de la forêt boréale.

2.3 Abstract

The boreal forest of North America spans a broad climatic and environmental conditions, including the entire permafrost gradient ranging from permafrost-free to continuous permafrost (i.e., perennially frozen ground). Amplified high latitude warming is expected to alter the photosynthetic growing season of the boreal biome but it is unclear how the presence of permafrost might affect this response. Here, we compare the predictors of the timing of the photosynthetic growing season between permafrost and permafrost-free regions. We hypothesize that predictors explaining the variation in the timing of the photosynthetic growing season will differ or will have different explanatory strength across the different regions of North America’s boreal forest. The photosynthetic growing season was delineated with daily gross primary productivity time-series derived from 40 site-years of eddy covariance measurements at five black spruce-dominated sites traversing the North American boreal biome. A statistical framework that includes commonality analysis and structural equation modeling showed that in permafrost-free forests, a combination of the start of the phenological growing season and the timing at which air and soil temperatures become positive explain variation in the start of the photosynthetic growing season. In contrast, in permafrost regions no environmental predictor could capture the variation in the start of the photosynthetic growing season. Predictors of the end of growing season were more consistent between permafrost and permafrost-free sites with soil water content and snow appearance day explaining the most variation in both regions. Understanding the processes controlling the start and end of the photosynthetic growing season is critical for improving the predictive understanding of the effect of climate change and permafrost thaw on boreal forest productivity.

2.4 Introduction

As the largest biome in North America, the boreal region constitutes an integral component of the climate system, affecting land surface-atmosphere interactions and large-scale circulation patterns (Snyder *et al.*, 2004; West *et al.*, 2011). Conifers comprise between 60% and 90% of boreal forest stands in terms of land cover (Black *et al.*, 2004; Nilsson *et al.*, 2000); in North America, the most widespread and dominant conifer is black spruce (*Picea mariana* [Mill.]; Viereck et Johnston, 1990). While deciduous trees have a shorter growing season since budburst must take place for the resumption of photosynthesis, most conifers are evergreen meaning that they have a longer growing season (Baldocchi *et al.*, 2010). Howe-

ver, conifers have lower photosynthetic capacity than deciduous taxa, a difference resulting from an adaptation mechanism of conifers to survive various stresses that deciduous trees do not face, such as freezing air temperatures or a combination of high radiation and low temperatures (Baldocchi *et al.*, 2010; Wright *et al.*, 2005).

Between 60% and 80% of the boreal forest carbon is stored in the soils (Kasischke, 2000; Pan *et al.*, 2011; Walker *et al.*, 2020), and about 80% of the boreal forest is underlain by permafrost (Helbig *et al.*, 2016a), defined as a physical state of the ground in which some depths remain at or below 0°C for at least two years (Harris *et al.*, 1988). Permafrost is further categorized according to its spatial extent : continuous (90-100%), discontinuous (50-90%), sporadic (10-50%) and isolated patches (0-10%). In North America, boreal forests occupy regions in all types of permafrost, and at the southernmost limit, boreal forests occur in permafrost-free areas. As permafrost is a physical barrier for water, allowing soils to maintain high water content (Andresen *et al.*, 2020), permafrost thaw would change the soil water-vegetation dynamics and how water moves across and through the landscape. For example, in the Taiga Plains of northwestern Canada, permafrost thaw induces boreal tree cover changes, as thawing forested peat plateaus are replaced by methane-emitting wetlands (Helbig *et al.*, 2017b). Northern high-latitude regions have been warming at approximately twice the global rate (IPCC, 2013; Bush et Lemmen, 2019), inducing rapid permafrost thawing, yet our understanding of how warming may affect boreal forest productivity, and thus how boreal forests function as part of the climate system, remains limited.

Higher air temperatures enhance photosynthetic carbon dioxide (CO₂) uptake during the growing season in the boreal region (Chen *et al.*, 2006a; Piao *et al.*, 2008; Richardson *et al.*, 2010). However, if not accompanied by increased precipitation, higher air temperatures could cause water limitation in drier regions, thereby limiting photosynthetic uptake but not respiratory release of CO₂ (Richardson *et al.*, 2010). Photosynthetic CO₂ uptake response to environmental variability moreover relies on the multi-faceted interaction between environmental variables. For example, temperature can affect photosynthetic CO₂ uptake not only directly, but also indirectly through its effect on plant development stages (Koebsch *et al.*, 2020).

The start and end of the photosynthetic growing season also impact boreal CO₂ sink-source strength and both start and end are affected by environmental conditions. The start and end of the photosynthetic growing season (hereafter GPP_{GS}) can be retrieved from gross primary productivity (GPP) time-series derived from net ecosystem exchange (NEE) measurements made with the eddy covariance technique (Baldocchi et Meyers, 1998). Previous

studies have found that higher air temperatures in spring stimulate an earlier start of the GPP_{GS} in boreal forests (Suni *et al.*, 2003a; Ueyama *et al.*, 2014). Barr *et al.* (2009) showed that the start of the GPP_{GS} corresponded with spring thaw in boreal evergreen stands, which was described by positive air temperature, soil thaw, snowmelt and the resulting increased availability of water. However, Suni *et al.* (2003b) showed that soil thawing was not complete until several weeks after the start of the GPP_{GS} and hence could not be considered as a trigger for photosynthesis recovery. These results suggest that complete soil thaw is not necessary for trees to access to liquid water and initiate photosynthesis in the spring; rather, they concluded that water stored in stems over winter was sufficient for photosynthetic recovery when air temperature became positive. In contrast, in a boreal forest stand in interior Alaska, Parazoo *et al.* (2018) showed that soil thaw started before or coincided with the start of the GPP_{GS} . Snowmelt is also associated with the start of the GPP_{GS} , though complete snow disappearance is not necessary for photosynthetic recovery (Arneeth *et al.*, 2006; Pulliainen *et al.*, 2017). Although the end of the GPP_{GS} has received less attention in the literature, it has been associated with photoperiod (i.e., day length; Way et Montgomery, 2015) or with air temperatures becoming negative (Barr *et al.*, 2009). Photoperiod is a function of latitude and time of year and as such cannot account for the year-to-year variability in the end of the growing season for a specific location (Way et Montgomery, 2015). In short, there is no single environmental control that can explain year-to-year variability of either the start or end of GPP_{GS} across the boreal biome, suggesting that controls may differ as a function of ecoregion and/or in response to a complex interplay of environmental predictors (Suni *et al.*, 2003b; EPA, 2016).

Plant development is a critical determinant of seasonal and annual GPP (Koebsch *et al.*, 2020), though its role in the start or end of the GPP_{GS} is less clear. Remotely sensed spectral vegetation indices such as the normalized difference vegetation index (NDVI; Tucker, 1979) are widely used to track land surface phenology and plant development stages (Zhang *et al.*, 2003). However, the foliage of coniferous trees is evergreen meaning that phenological changes (i.e., budburst and shoot elongation) are less pronounced and as a consequence, NDVI is less efficient in tracking the seasonal development of conifers than of deciduous taxa (Jönsson *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2017). Gamon *et al.* (2016) showed that the chlorophyll/carotenoid index (CCI) tracked evergreen phenology better than NDVI in conifer-dominated stands. In addition, a major challenge of tracking phenology in colder regions arises from the fact that the main change in the amplitude in vegetation indices such as NDVI and CCI in the spring and autumn is driven by snowmelt and snow-on events, respectively, rather than by

direct changes in the vegetation (Jönsson *et al.*, 2010). Indeed, when using vegetation indices such as NDVI, it has been reported that the plant development stages were more correlated with snow cover than the seasonal trajectory of GPP (Jin *et al.*, 2017). The plant phenology index (PPI) has been shown to be less sensitive to snow conditions than NDVI, offering a promising alternative for tracking phenology of evergreen stands (Jin et Eklundh, 2014).

Ongoing climate warming will affect the GPP_{GS} timing and duration, thus influencing the CO_2 sink-source strength of boreal ecosystems. With a wide variability in climate and soil conditions, the latter including different permafrost extent, differences in the controlling factors of the start and end of the GPP_{GS} are to be expected across the boreal forest. For example, the seasonally thawed soil above permafrost is often wetter than permafrost-free soils, because of the impermeability of ice-rich permafrost, which prevents vertical water flow (Andresen *et al.*, 2020). This impact of permafrost on site drainage characteristics alters the interaction between vegetation and water. Also, because of ecotypic divergence, plasticity in response to changing climate or resource conditions may vary among populations of a given species (reviewed in Reich, 2014). For example, trees at higher latitudes are exposed to harsher conditions and therefore might have a more resource conservative life history strategy, including reduced plasticity, compared to more southerly populations (e.g., Sniderhan *et al.*, 2018). Hence, high-latitude trees of a species may be less responsive to environmental changes than their southern counterparts because they are more reliant on non-varying environmental cues (i.e., photoperiod).

While multiple studies have shown some pairwise relationships between the start or end of the GPP_{GS} and environmental predictors described above (e.g., Barr *et al.*, 2009; Richardson *et al.*, 2010; Suni *et al.*, 2003b), no study has addressed the relative influence of environmental variables on the year-to-year variability in the start and end of the GPP_{GS} in the boreal forest, nor how their interactions impact these phenological events in a single statistical framework. By broadly distinguishing between permafrost-free boreal forest stands and those where permafrost is present, this study aims to identify the dominant controls of the year-to-year variability of the start and end of the GPP_{GS} and to shed light on how the presence of permafrost affects the controlling factors of the start and end of the GPP_{GS} . To do this, the present work evaluated the ability of a range of hypothesized drivers of GPP_{GS} including air and soil temperatures, soil water content, photosynthetically active radiation, snow cover and PPI to predict eddy covariance-based measures of GPP_{GS} for 40 site-years of observations across five black spruce-dominated stands traversing 15 degrees of latitude and 73 degrees of longitude across North America and both permafrost and permafrost-free soil conditions.

2.5 Material and methods

Delineation of the photosynthetic growing season

Five black spruce-dominated sites across the North American boreal biome were selected (Figure 2.1 ; Table 2.1 ; Supplement S1) spanning a range of climate and permafrost conditions. The permafrost-free sites are Quebec - Eastern Boreal, Mature Black Spruce (QFO) and Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce (OBS). The sites where permafrost is present are Scotty Creek Landscape (SCC), University of Alaska, Fairbanks (UAF) and Poker Flat Research Range Black Spruce Forest (PRR). Jack pine (*Pinus banksiana*) and eastern larch (*Larix laricina [Du Roi]*) were also present in low densities in three of the sites : QFO, OBS and SCC (Bergeron *et al.*, 2007; Helbig *et al.*, 2017a). At all sites, the understory consists of common shrubs (e.g., *Rhododendron groenlandicum*, *Betula* and *Salix* species) and ground cover consists of a mixture of mosses (*Sphagnum* and feather mosses, among others) and lichens (notably, *Cladina* spp.).

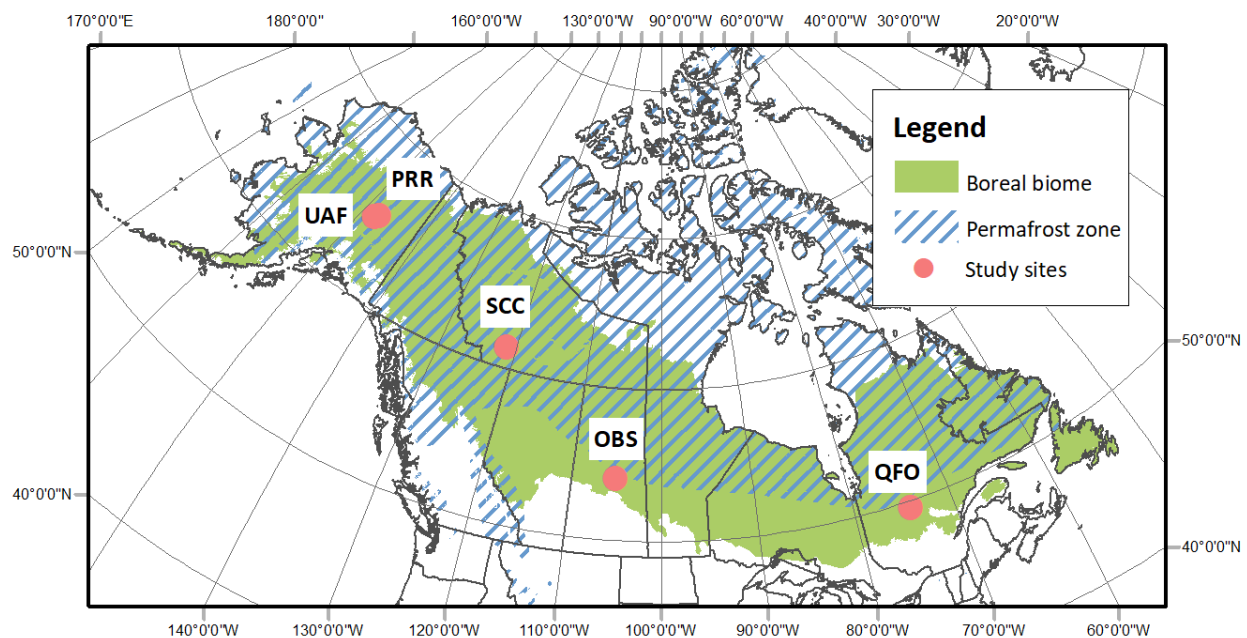


FIGURE 2.1 – Location of the study sites in relation to the spatial distribution of the boreal forest biome and permafrost across North America. UAF : University of Alaska, Fairbanks ; PRR : Poker Flat Research Range Black Spruce Forest ; SCC : Scotty Creek Landscape ; OBS : Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce ; QFO : Quebec - Eastern Boreal, Mature Black Spruce. North America map : U.S. Geological Survey (Commission for Environmental Cooperation, 2011) ; boreal forest extent : Natural Resources Canada (Brandt, 2009) ; permafrost extent : National Snow & Ice Data Center (Brown *et al.*, 2002).

TABLE 2.1 – Sites description. MATa : mean annual air temperature; PPT : annual precipitation; LAI : leaf area index. The definition of each of the categories of the permafrost extent is as follows : absent : 0% ; isolated patches : 0-10% ; sporadic : 10-50% ; discontinuous : 50-90% ; continuous : 90-100% (Gruber, 2012). Square brackets in years of observations indicate the years that were excluded from the analyses, because either the flux, meteorological or vegetation indices data were not available.

Site name (ID)	Latitude, longitude	MATa (°C)	PPT (mm)	LAI (m ² /m ²)	Permafrost extent	Years of observations	Network
Quebec - Eastern Boreal, Mature Black Spruce (QFO) ^{1,2}	49.49°N, 74.34°W	-0.36	962	3.7 (mean annual value)	Absent	2004-2009 [2009]	FLUXNET
Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce (OBS) ^{2,3}	53.99°N, 105.12°W	0.79	406	3.8 (mean annual value)	Absent	2000-2015 [2000; 2012]	Global Institute for Water Security (University of Saskatchewan)
Scotty Creek Landscape (SCC) ^{4,5}	61.31°N, 121.30°W	-2.8	388	0.61 (mid-summer value)	Sporadic	2014-2017	AmeriFlux
University of Alaska, Fairbanks (UAF) ⁶	64.87°N, 147.86°W	-2.9	263	1.8 (mid-summer value)	Discontinuous	2003-2018 [2003-2006]	AmeriFlux
Poker Flat Research Range Black Spruce Forest (PRR) ^{7,8}	65.12°N, 147.49°W	-2.0	275	0.73 (maximum annual value)	Discontinuous	2011-2016 [2011; 2013]	AmeriFlux

¹ Bergeron *et al.* (2007), ² Chen *et al.* (2006a), ³ Barr *et al.* (2006), ⁴ Helbig *et al.* (2017a), ⁵ Warren *et al.* (2018), ⁶ Ueyama *et al.* (2014),

⁷ Ikawa *et al.* (2015), ⁸ Kobayashi *et al.* (2016)

In total, the dataset consists of forty site-years across the five sites. Net ecosystem CO₂ exchange (NEE) observations were obtained with the eddy covariance technique (Baldocchi, 2003), and retrieved from multiple networks of flux towers alongside supporting measurements (Supplement S1). The datasets are comprised of half-hourly, gap-filled and partitioned CO₂ fluxes (i.e., NEE partitioned into gross primary productivity [GPP] and ecosystem respiration [R]). Gap-filling and flux partitioning followed Barr *et al.* (2004) at QFO and OBS, Reichstein *et al.* (2005) at SCC and PRR, and Ueyama *et al.* (2014) at UAF. The datasets are thus processed using different methods, each of which may introduce a bias in the daily GPP values. However, the daily GPP values are not used in this study, nor are values of carbon balance. Rather, it is the variations (i.e. deviation from the mean) in the beginning and end of the growing season based on GPP that are used. Thereby, the biases due to inconsistency in data processing methods are eliminated.

For each site-year, day of the year (DOY) representing the start and end of the GPP_{GS} (GPP_{SOS} and GPP_{EOS}, respectively) were determined, following the method described by Gonsamo *et al.* (2013). A double-logistic function was fitted to the daily GPP time-series. The first maximum and the last minimum of the third derivative of the fitted curve were used to define GPP_{SOS} and GPP_{EOS}, respectively (Figure 2.2a; Gonsamo *et al.*, 2013).

Delineation of the start and end of season based on environmental predictors

Environmental measurements for each site included above-canopy air temperature (Ta), soil temperature (Ts), soil water content (SWC) and photosynthetically active radiation (PAR) measured as photosynthetic photon flux density (Table 2.2, Supplement S1). The plant phenology index (PPI; Jin et Eklundh, 2014) was determined using the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) MCD43A4 Nadir Bidirectional Reflectance Distribution Function-Adjusted Reflectance product at a 1000 meter resolution (Appendix A; ORNL DAAC, 2018; Schaaf et Wang, 2015). Snow appearance and clearance days were determined using the National Oceanic and Atmospheric Administration interactive multi-sensor snow and ice mapping system (U.S. National Ice Center, 2008).

For each site-year, the DOY representing the start and end of the season (SOS and EOS) was determined for each environmental predictor, except for SWC and PAR, as follows (Figure 2.2; Table 2.3). A double-logistic function, as proposed by Jin *et al.* (2017) and Wu *et al.* (2017), was fitted to the PPI time-series. The first maximum and last minimum of the

TABLE 2.2 – Heights and depths of the environmental variables measurements at the study sites.

Site name (ID)	Air temperature measurement height (m)	Soil temperature measurement depth (cm)	Soil water content measurement depth (cm)
Quebec - Eastern Boreal, Mature Black Spruce (QFO)	24	5	5
Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce (OBS)	24	5	7.5
Scotty Creek Landscape (SCC)	15	5	10
University of Fairbanks, Alaska (UAF)	8	10	5
Poker Flat Research Range Black Spruce Forest (PRR)	16	5	5

third derivative of the fitted curve were used to delineate the start and end of the phenological growing season, respectively (PPI_{SOS} and PPI_{EOS} ; Figure 2.2b; Gonsamo *et al.*, 2013). The timing of Ta becoming positive in spring (Ta_{SOS}) and negative in fall (Ta_{EOS}) and of the soil thawing in spring (Ts_{SOS}) and freezing in fall (Ts_{EOS}) were delineated by the DOY when the cumulative temperature reached a minimum in spring and a maximum in fall (Figure 2.2c and d; Barr *et al.*, 2009). The start of the snow-free period ($Snow_{SOS}$) was defined by the first DOY when the ground is snow-free for 13 days in a 14-day period (Figure 2.2c and d). Similarly, the end of the snow-free period ($Snow_{EOS}$) was defined by the first DOY when the ground is covered by snow for 13 days in a 14-day period (Figure 2.2c and d). These definitions were chosen to avoid premature or delayed start or end of the snow-free period, as short but temporary snowmelt or snow appearance events can happen in spring and fall. Mean daily GPP, PPI, Ta and Ts time-series for each site, with average timing of indicators based on these variables are provided in Supplement S2. For PAR and SWC, early growing season (March to May; $\overline{PAR_{MAM}}$ and $\overline{SWC_{MAM}}$) and late growing season (July to October; $\overline{PAR_{JASO}}$ and $\overline{SWC_{JASO}}$) averages were calculated, instead of delineating a DOY representing an arbitrary start or end of the season. The averages of SWC were calculated after removing the days when the soil was below 0°C.

Statistical analyses

The statistical analyses were conducted on the year-to-year anomalies (i.e., deviation from the mean) of the SOS or EOS based on GPP and on the environmental predictors, as

well as on the year-to-year anomalies in early and late season SWC and PAR. Anomalies will hereafter be indicated by Δ (e.g., GPP_{SOS} anomalies are referred as Δ GPP_{SOS}). Because the number of years of observations varied among sites, the year-to-year anomalies were calculated for each site individually.

Separate analyses were conducted for the SOS and EOS, and each of these analyses was conducted separately for permafrost and permafrost-free sites. As an exploratory method, pairwise correlations (Pearson correlation coefficient, or r) were calculated between Δ GPP_{SOS} (Δ GPP_{EOS}) and anomalies of SOS (EOS) based on all environmental predictors. For the other environmental predictors, pairwise correlations were also calculated between Δ GPP_{SOS} (Δ GPP_{EOS}) and $\overline{\Delta$ SWC_{MAM} ($\overline{\Delta$ SWC_{JASO}) or $\overline{\Delta$ PAR_{MAM} ($\overline{\Delta$ PAR_{JASO}). Variables that had a significant correlation with Δ GPP_{SOS} or Δ GPP_{EOS} at either permafrost or permafrost-free sites were kept for further statistical analyses. Statistical significance was set at $\alpha = 0.05$ for all analyses.

Pairwise correlations cannot inform us beyond simple correlations. The multi-faceted interaction between environmental variables need to taken into account. Third variable effects such as mediation (i.e., a predictor has an indirect effect on an outcome variable by influencing a third variable, which in turn impacts the outcome variable; Alwin et Hauser, 1975) could arise. Commonality analysis is firstly used to give an insight on the possible mediation effects.

Commonality analysis (CA ; Mood, 1969; Newton et Spurrell, 1967; Ray-Mukherjee *et al.*, 2014) partitions the explained variation of an outcome variable to multiple predictors and thereby specifies whether a predictor exerts its effect individually (as a unique effect) or in combination with other, intercorrelated, predictors (as a common effect). In contrast to multiple linear regression, of which the performance can be severely impaired under multicollinearity, CA explicitly reveals and quantifies existing interdependencies among predictors, which often occur in environmental datasets. The difference is that effect sizes revealed by CA must be interpreted as proportion of explained variance, whereas effect size in multiple linear regression is usually provided as slope coefficient representing the tightness of a relationship. Here, CA is used to account for multicollinearity to conceptualize unique and common effects of the remaining predictor variables on Δ GPP_{SOS} and Δ GPP_{EOS} (Supplement S3). Pairwise correlations were therefore previously used as a pre-selection method for predictor variables to simplify the interpretation of the CA, as the number of effects to interpret is exponentially proportional to the number of predictors (i.e., a set of x predictors results in $2^x - 1$ effects). A unique effect of a given predictor is interpreted as its individual

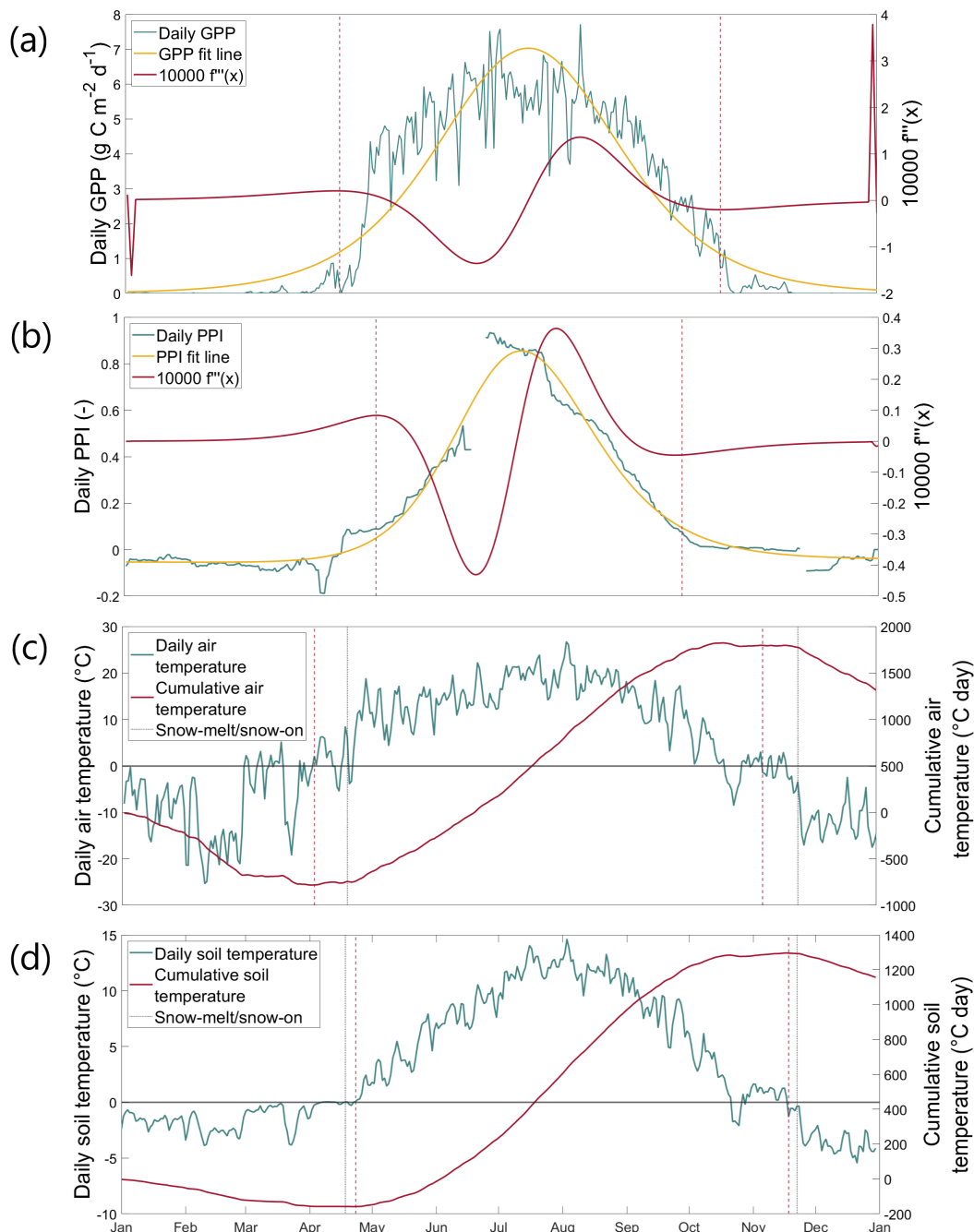


FIGURE 2.2 – Daily observed and fitted (a) gross primary productivity (GPP) and (b) plant phenology index (PPI) at Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce (OBS) in 2001, and third derivative of the fitted function ($f'''(x)$), for which the scale is enhanced for visual clarity ($\times 1000$). Vertical lines indicate the start and end of the GPP and PPI growing seasons (Table 2.3). Daily observed and cumulative (c) air temperature (T_a) and (d) soil temperature (T_s) at OBS in 2001. Vertical lines indicate the start and the end of the T_a and T_s growing seasons (in red), as well as the snow-melt and snow-on events (in black) (Table 2.3).

TABLE 2.3 – Delineation of the response variable, mechanism by which the predictors influence the response variable and calculation of the predictors (GPP : gross primary productivity ; PPI : plant phenology index ; Ta : air temperature ; Ts : soil temperature ; DOY : day of year ; PAR : photosynthetically active radiation ; SWC : soil water content)

Response variable	Biological interpretation	Delineation of the start (end) of the period
Photosynthetic growing season	Photosynthesis recovery (GPP_{SOS}) and cessation (GPP_{EOS})	DOY corresponding to the first maximum (last minimum) of the third derivative of a fitted double-logistic function of the observed GPP
Predictor	Mechanism	Calculation of the predictor
Start (PPI_{SOS}) and end (PPI_{EOS}) of the vegetation growing season	Vegetation development stages enhance or lower photosynthesis rate (Wang <i>et al.</i> , 2017)	DOY corresponding to the first maximum (last minimum) of the third derivative of a fitted double-logistic function of the observed PPI
Timing of Ta becoming positive in spring (Ta_{SOS}) and negative in fall (Ta_{EOS})	Temperature-dependence of chemical reactions involved in the Calvin cycle (Badeck <i>et al.</i> , 2004)	DOY when the cumulative Ta reaches a minimum (maximum)
Timing of soil thaw in spring (Ts_{SOS}) and freeze in fall (Ts_{EOS})	Soil thaw renders water in the soil available in liquid form (Barr <i>et al.</i> , 2009)	DOY when the cumulative Ts reaches a minimum (maximum)
Start ($Snow_{SOS}$) and end ($Snow_{EOS}$) of the snow-free period	Influence on Ts and SWC : snowmelt supplies the soil with water in spring and snow cover provides an insulation layer in the fall (Lawrence et Slater, 2010)	DOY when the ground is snow-free in spring (covered by snow in fall) for 13 days in a 14-day period
Early and late season PAR ($\overline{PAR_{MAM}}$ and $\overline{PAR_{JASO}}$)	Influence on Ta, Ts and on total available radiation for photosynthesis (Way et Montgomery, 2015)	Average of PAR from March to May (July to October)
Early and late season SWC ($\overline{SWC_{MAM}}$ and $\overline{SWC_{JASO}}$)	Soil water availability affects the opening and closing of stomata, which in turn affects the entry of CO ₂ in the vegetation (Anderson, 1936; Reich <i>et al.</i> , 2018)	March to May (July to October), excluding days when the soil was below 0°C

effect on an outcome variable, independent of other predictors. Common effects are the shared variance by a set of predictors, and are interpreted as mediation effects. A mediation effect occurs when a predictor has an indirect effect on an outcome variable by influencing

a third variable, which in turn impacts the outcome variable (Alwin et Hauser, 1975). The effect of an environmental variable on the timing of the GPP_{GS} can be transmitted through a third variable; it is hence crucial to include possible mediation effects in the statistical framework. The sum of the unique and common effects of a predictor is interpreted as its maximal explanatory power, and coincides with the coefficient of determination between that predictor and the dependent variable (R^2). Using the CA, it was possible to assess whether the effects of the environmental variables on GPP_{SOS} or GPP_{EOS} were direct or whether they operated through mediation effects (Koebsch *et al.*, 2020).

By keeping the unique and common effects that contributed to at least $\pm 5\%$ of the total explained variation in ΔGPP_{SOS} (ΔGPP_{EOS}), path diagrams were constructed to schematically represent these different effects. Unique and common effects from the CA were incorporated as direct and indirect (mediation) effects in structural equation modeling (SEM; Wright, 1921; Jöreskog, 1970; Wold, 1975), respectively. As a last step, SEM was used to evaluate the hypothesized path diagrams based on the CA. Hence, the initial path diagram as constructed by the CA was refined using SEM until obtaining a final model that was a good fit to the data (i.e., the p-value of the Fisher's C statistic of the model is greater than 0.05 or all paths are significant with a p-value less than 0.05). SEM is used to represent and test a specified network between variables. Thus, it represents interdependencies, where the variables can be both predictors and outcomes. Effect sizes of each predictor are expressed as standardized and unstandardized coefficients, with corresponding p-values (Supplement S3). If the first model, as hypothesized by the CA, was a poor fit of the data and not all paths were significant, new models were tested by iteratively removing one variable with the lowest non-significant standardized path coefficient, until all paths were significant and the model was a good fit to the data. Moreover, the Akaike information criterion (AIC; Akaike, 1973) was used to choose the most parsimonious model. The models as hypothesized by the CA can differ from the resulting model by the SEM, as the CA can inform about unique and common effects but does not provide the significance level of the effects. The SEM hence tested the significance of each of the effects. All analyses were conducted in MATLAB 2020a (MATLAB, 2018) and R Team (2018).

2.6 Results

Growing season across the North American boreal forest started between early April (DOY 98) and mid-May (DOY 134) and ended between mid-September (DOY 259) and late

October (DOY 300; Table 2.4). Lengths of the seasons varied between 135 days and 197, with a general trend of longer seasons in southern sites (QFO and SOBS) and shorter seasons in northern sites (SCC, UAF and PRR; Table 2.4).

TABLE 2.4 – Mean start of season (SOS) and end of season (EOS) dates, and mean length of season (LOS) for each site. In parenthesis are shown the minimum and maximum SOS and EOS dates, and the minimum and maximum LOS. DOY : day of year.

Site	Mean SOS (DOY)	Mean EOS (DOY)	Mean LOS (days)
QFO	116 (112;125)	292 (290;296)	176 (171;178)
OBS	109 (98;122)	291 (283;300)	182 (164;197)
SCC	122 (115;126)	267 (261;272)	145 (137;154)
UAF	118 (111;134)	272 (264;285)	154 (135;166)
PRR	112 (102;118)	267 (259;274)	160 (184;177)

OBS and UAF had the longest records of observations in the permafrost-free and permafrost zones, respectively, and the correlations observed for these sites follow the same trends as the pooled results for each of the permafrost categories (Figure 2.3). Pairwise correlation coefficients indicated that $\Delta T_{a_{SOS}}$, $\Delta T_{s_{SOS}}$, ΔPPI_{SOS} and $\Delta Snow_{SOS}$ had a significant correlation with ΔGPP_{SOS} only in permafrost-free stands (Figure 2.3a). In fall, $\Delta T_{s_{SOS}}$, $\Delta Snow_{SOS}$, $\Delta \overline{SWC}_{JASO}$ had a significant correlation with ΔGPP_{EOS} in both permafrost and permafrost-free stands (Figure 2.3b).

CA was used with $\Delta T_{a_{SOS}}$, $\Delta T_{s_{SOS}}$ and ΔPPI_{SOS} as explanatory variables to explain the year-to-year variation in GPP_{SOS} . $\Delta Snow_{SOS}$ was excluded from the analysis, as it has previously been found that although it shows a significant correlation with ΔGPP_{SOS} , the complete disappearance of snow on the ground happened after GPP_{SOS} , thus it cannot control GPP_{SOS} (Pulliainen *et al.*, 2017). This delay was also present in the sites used in this study : at both permafrost and permafrost-free sites, $Snow_{SOS}$ occurred on average 8.4 and 9.1 days after GPP_{SOS} , respectively. Still, this result shows that $Snow_{SOS}$ can be a good indicator of GPP_{SOS} , even though it cannot be considered as a cause to photosynthetic recovery. For permafrost-free sites, 73.5% of the variation of ΔGPP_{SOS} could be explained through the combination of $\Delta T_{a_{SOS}}$, $\Delta T_{s_{SOS}}$ and ΔPPI_{SOS} (Table 2.5). The presented contributions of each of the effects are relative to the total explained variance (i.e., sum to 100%). Unique effects on ΔGPP_{SOS} stemmed from $\Delta T_{s_{SOS}}$ and ΔPPI_{SOS} (contributions to R^2_{total} of 21.1%, and 54.9%, respectively), whereas the unique effect of $\Delta T_{a_{SOS}}$ was negligible (i.e., contribution to R^2_{total} less than 5%). All combinations of the environmental variables,

TABLE 2.5 – Contribution of the explanatory variables to the total explained variation (R^2_{total}) of the anomalies of the start of the photosynthetic growing season (ΔGPP_{SOS}) at permafrost-free and permafrost sites. Stars (*) indicate that the contribution to R^2_{total} is large enough ($>\pm 5\%$) to be integrated in the path analysis. Δ : anomalies; SOS : start of the season; Ta : air temperature; Ts : soil temperature; PPI : plant phenology index.

Effect type	Interpretation	Contribution in % to R^2_{total} at permafrost-free sites ($R^2_{total} = 73.5\%$)	Contribution in % to R^2_{total} at permafrost sites ($R^2_{total} = 19.2\%$)
ΔTa_{SOS}	Unique air temperature effect	0.9	28.6*
ΔTs_{SOS}	Unique soil temperature effect	21.1*	0.0
ΔPPI_{SOS}	Unique phenology effect	54.9*	5.7*
ΔTa_{SOS} and ΔTs_{SOS}	Common temperature effect	16.2*	30.2*
ΔTa_{SOS} and ΔPPI_{SOS}	Phenology-mediated air temperature effect	9.4*	14.5*
ΔTs_{SOS} and ΔPPI_{SOS}	Phenology-mediated soil temperature effect	-10.1*	0.0
ΔTa_{SOS} , ΔTs_{SOS} and ΔPPI_{SOS}	Phenology-mediated temperature effect	7.6*	21.0*
Total		100.0	100.0

The same set of independent variables explained 44.7% of the variation of ΔGPP_{EOS} for permafrost sites (Table 2.6). Only $\Delta Snow_{EOS}$ and $\Delta \overline{SWC}_{JASO}$ had a unique effect. The largest proportion of the variation was explained by the unique effect of $\Delta \overline{SWC}_{JASO}$ (contribution to R^2_{total} of 72.1%). Also, only $\Delta Snow_{EOS}$ and $\Delta \overline{SWC}_{JASO}$ had a common effect, with a negative contribution to R^2_{total} of -17.4%, indicating a possible suppression effect.

Based on these results, path diagrams to be tested by SEM were constructed by keeping the effects contributing to at least $\pm 5\%$ of the total explained variation (Tables 2.5 and 2.6; Figures 2.4a and 2.5a). Unique effects are defined as direct effects, while common effects are accounted for as indirect effects, corresponding to mediation effects, in the path relational diagrams. The hypothesized relational networks are the initial models to fit the data in spring for permafrost-free and permafrost sites (Figure 2.4a). Both diagrams share similar paths, with the exception of the direct effect of ΔTa_{SOS} on ΔGPP_{SOS} that is present at permafrost sites but not at permafrost-free sites. However, SEM showed that both of the hypothesized models are poor fits of the data (p-values of the paths > 0.05 ; not shown here).

TABLE 2.6 – Contribution of the explanatory variables to the total explained variation (R^2_{total}) on the anomalies of the end of the photosynthetic growing season (ΔGPP_{EOS}) at permafrost-free and permafrost sites. Stars (*) indicate that the contribution to R^2_{total} is large enough ($>\pm 5\%$) to be integrated in the path analysis. Δ : anomalies; EOS : end of the season; Ta : air temperature; Ts : soil temperature; SWC : soil water content.

Effect type	Interpretation	Contribution in % to R^2_{total} at permafrost-free sites ($R^2_{total} = 57.3\%$)	Contribution in % to R^2_{total} at permafrost sites ($R^2_{total} = 44.7\%$)
$\Delta Snow_{EOS}$	Unique snow appearance effect	23.0*	45.3*
ΔTs_{EOS}	Unique soil temperature effect	2.7	3.5
$\Delta \overline{SWC}_{JASO}$	Unique soil moisture effect	17.2*	72.1*
$\Delta Snow_{EOS}$ and ΔTs_{EOS}	Soil temperature-mediated snow appearance effect	17.0*	-2.5
$\Delta Snow_{EOS}$ and $\Delta \overline{SWC}_{JASO}$	Soil moisture-mediated snow appearance effect	-1.9	-17.4*
ΔTs_{EOS} and $\Delta \overline{SWC}_{JASO}$	Soil temperature-mediated soil moisture effect	16.1*	-2.9
$\Delta Snow_{EOS}$, ΔTs_{EOS} and $\Delta \overline{SWC}_{JASO}$	Soil temperature-mediated soil moisture and snow appearance effect	25.9*	1.9
Total		100.0	100.0

After removing all non-significant paths, the resulting model for the start of the GPP_{GS} at permafrost-free sites showed that ΔPPI_{SOS} had a direct effect on ΔGPP_{SOS} (Figure 2.4b). The results of the CA and SEM indicated that ΔTs_{SOS} acted as a direct predictor of ΔGPP_{SOS} and as mediator of ΔTa_{SOS} . As such, at permafrost-free sites, GPP_{SOS} is determined by the start of the phenological growing season, represented through PPI_{SOS} , and by the timing of the soil and air temperature increasing above zero. This temperature effect is exerted through a mediation effect that reflects the interdependency of Ta and Ts. In contrast, no model had significant paths for permafrost sites, in agreement with what the pairwise correlation coefficients indicated and the low R^2_{total} reported by the CA (Figure 2.3a; Table 2.5).

The hypothesized models for permafrost and permafrost-free sites in the fall shared similar paths, with the exception that ΔTs_{EOS} was hypothesized to have indirect effects on ΔGPP_{EOS} through $\Delta Snow_{EOS}$ and $\Delta \overline{SWC}_{JASO}$ for permafrost-free sites, but not for permafrost sites (Figure 2.5a). After testing with SEM, the resulting models showed that the only

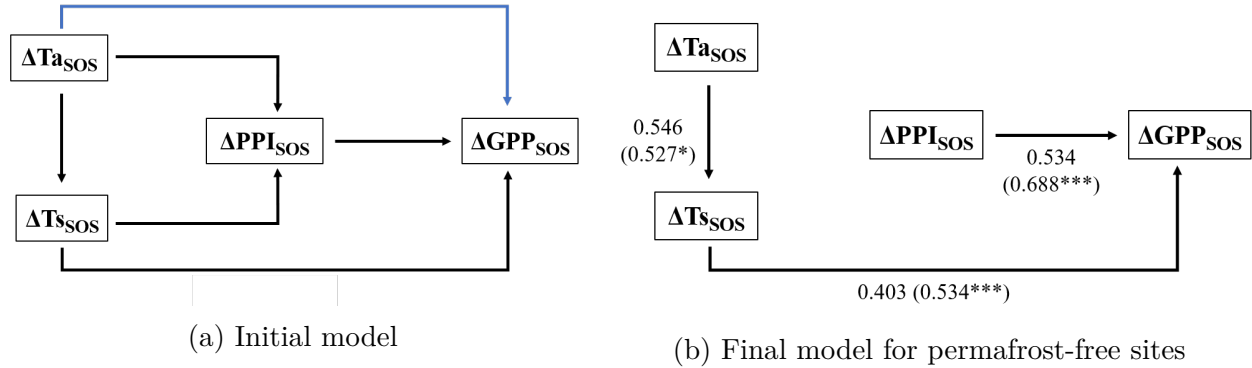


FIGURE 2.4 – (a) Hypothesized path diagrams based on the results of the commonality analysis to test with structural equation modeling for the controls of the start of the photosynthetic growing season based on the gross primary productivity (GPP) for permafrost-free sites and permafrost sites in spring. Black arrows are paths valid for both permafrost and permafrost-free sites; the blue arrow is only valid for the permafrost sites. (b) Path diagrams resulting from the structural equation models for the controls of the start of the photosynthetic growing season based on GPP for permafrost-free sites in spring. Unstandardized path coefficients are shown alongside standardized coefficients in parenthesis. Stars indicate the p-value (* < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001). Fisher’s C value of the model is of 2.66 with a p -value of 0.617 on 4 degrees of freedom. Akaike information criterion of the final model is 16.7, compared to 23.2 for the initial model. Variables in each box are the anomalies of the end of the growing season based on the corresponding variable. Δ : anomalies ; SOS : start of the growing season ; Ta : air temperature ; Ts : soil temperature ; PPI : plant phenology index.

significant paths are the direct effects of ΔSnow_{EOS} and $\overline{\Delta\text{SWC}_{JASO}}$ on ΔGPP_{EOS} (Figure 2.5b). The strength of the paths was however different. For permafrost-free sites, ΔSnow_{EOS} had the strongest effect on ΔGPP_{EOS} , whereas for permafrost sites, it is $\overline{\Delta\text{SWC}_{JASO}}$ that had the strongest effect on ΔGPP_{EOS} . Also, ΔSnow_{EOS} for permafrost sites had a negative effect on ΔGPP_{EOS} .

2.7 Discussion and conclusion

This multi-site study provides new insights on the year-to-year variability of the start and end of the photosynthetic growing season in the North American boreal black spruce forest using eddy covariance-derived daily GPP and supporting measurements. A novel statistical approach comprising CA and SEM (Koebsch *et al.*, 2020), highlighted the dominant influences of environmental factors on ΔGPP_{SOS} and ΔGPP_{EOS} and existing interdependencies.

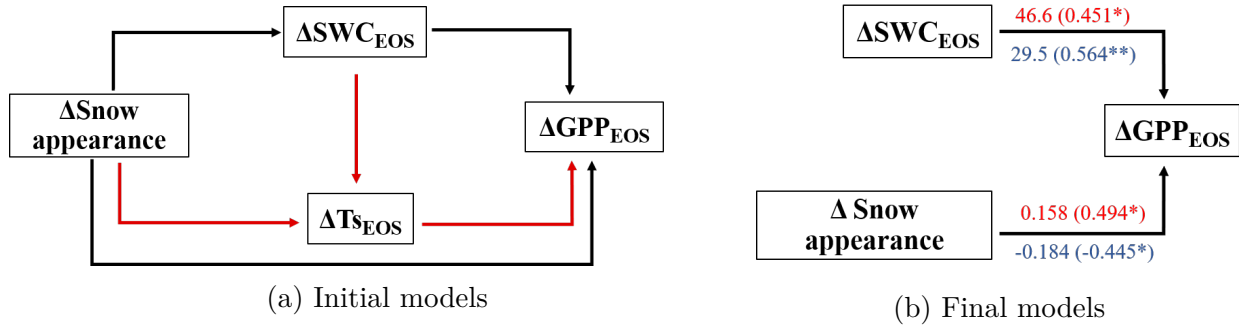


FIGURE 2.5 – (a) Hypothesized path diagrams based on the results of the commonality analysis to test with structural equation modeling for the controls of the end of the photosynthetic growing season based on the gross primary productivity (GPP) in spring. Black arrows are paths valid for both permafrost and permafrost-free sites; the red arrows are only valid for the permafrost-free sites. (b) Path diagrams resulting from the structural equation models for the controls of the start of the photosynthetic growing season based on GPP in fall. Red and blue coefficients are the path coefficients for permafrost-free and permafrost sites, respectively. Unstandardized path coefficients are shown alongside standardized coefficients in parenthesis. Stars indicate the p-value (* < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001). Final models for permafrost-free and permafrost sites have a R^2 of 0.56 and 0.43 and a R_{adj}^2 of 0.50 and 0.37, respectively. Akaike information criterion of the final models is 8 for both models, compared to 24 and 14 for the initial models. Variables in each box are the anomalies of the end of the growing season based on the corresponding variable. Δ : anomalies; EOS : end of the growing season; SWC : soil water content.

What drives variation of the start of the photosynthetic growing season ?

The year-to-year variation in GPP_{SOS} at permafrost-free sites was explained by the start of the phenological growing season and the timing of air and soil temperatures exceeding 0°C . As found by other studies (e.g., Suni *et al.*, 2003b; Ueyama *et al.*, 2014), Ta_{SOS} partly explains GPP_{SOS} , but our analysis suggests that its impact is indirect, through its modification of Ts_{SOS} . Air temperatures rising above 0°C in the spring cannot initiate photosynthesis if the soil is still frozen. Soil temperature indeed plays a significant role in GPP_{SOS} , contrary to what was previously reported (e.g., Suni *et al.*, 2003b, but see Barr *et al.*, 2009); earlier Ta_{SOS} induces earlier thawing of upper soil layers and make available liquid water, thereby supporting earlier photosynthetic initiation. However, the Ts measurements do not capture the preferential thaw around tree roots, hence liquid water might have been available for the vegetation before the Ts sensors captured the soil thaw. ΔPPI_{SOS} also has an influence on ΔGPP_{SOS} . Phenological growing season has been previously shown to be a poor predictor of GPP_{SOS} when using NDVI as a proxy in evergreen forests (Jin *et al.*, 2017). In contrast, PPI_{SOS} has been shown to be moderately related to GPP_{SOS} ($r = 0.5$; Karkauskaite *et al.*,

2017), as a similar relationship for permafrost-free sites was observed in this study ($r = 0.67$, $p < 0.05$; Figure 2.3a).

ΔSnow_{SOS} was also significantly correlated with ΔGPP_{SOS} at permafrost-free sites ($r = 0.75$, $p < 0.05$; Figure 2.3a). A similar value of r has been previously reported in a study comprising mostly boreal permafrost-free sites ($r = 0.73$; Pulliainen *et al.*, 2017). Because Snow_{SOS} occurred *after* GPP_{SOS} , it cannot GPP_{SOS} . However, it is a good proxy indicator for photosynthesis recovery since it is correlated to Ta_{SOS} and Ts_{SOS} . The correlation plot for spring also showed that $\overline{\Delta\text{SWC}_{MAM}}$ and $\overline{\Delta\text{PAR}_{MAM}}$ are not limiting factors for GPP_{SOS} for either permafrost or permafrost-free sites (Figure 2.3a). Because of snowmelt, the amount of available water is not a limiting factor in spring (Iwata *et al.*, 2012; Arneth *et al.*, 2006). PAR is also not a limiting factor : as photoperiod increases rapidly in early spring, there is enough sunlight to stimulate the reactions in the photosystems of plant cells, but the air temperature is usually too low to activate the chemical reactions in the Calvin cycle (Strand et Öquist, 1985). Such imbalance leads to a suppression of photosynthesis in early spring, in spite of sufficient radiation (Ensminger *et al.*, 2004).

For sites where permafrost is present, no environmental predictor could significantly explain the ΔGPP_{SOS} , even though the correlation plot shows a significant correlation between ΔGPP_{SOS} and ΔTa_{SOS} for UAF ($r = 0.60$; Figure 2.3a). None of the environmental predictor anomalies were strong enough factors to explain the year-to-year variability of the start of the GPP_{GS} . This result may be a function of ecotypic divergence across latitudes. Specifically, trees in the northernmost boreal forests, where the permafrost sites are located, have a more resource conservative life history than their southern counterparts; this means that the ecophysiological response of trees would be less responsive to interannual variation in environmental conditions and instead be predominantly controlled by photoperiod (Sniderhan *et al.*, 2018; Reich, 2014). The absence of a dominant influence of any environmental predictor on GPP_{SOS} for permafrost sites could also be related to the impact of the forest structure on NEE and its component fluxes. At permafrost sites, the forests canopy tends to be much sparse, as reflected by their low leaf area (LAI; Table 2.1), meaning a greater proportion of annual GPP is attributable to ground vegetation (Ikawa *et al.*, 2015). For example, at SCC, trees comprise only 1-2% of the total evapotranspirative flux implicating a similarly small contribution to carbon fluxes (Warren *et al.*, 2018), though in Alaska, trees have been shown to make up 40% of water and carbon fluxes (Ikawa *et al.*, 2015). In contrast, in closed-canopy, permafrost-free sites such as OBS and QFO, the forest canopy comprises approximately 85% to the annual GPP (Gaumont-Guay *et al.*, 2009). In

addition, the photosynthetic recovery of evergreen trees and ground vegetation occurs while the ground is still covered by snow (e.g., Starr et Oberbauer, 2003), while deciduous ground vegetation begin to produce leaves much later in the growing season when the snow is gone. Such asynchronous GPP seasonal trajectories leads to an entanglement between the start of the GPP_{GS} of overstory and understory, particularly. At permafrost sites where ground vegetation plays a much larger role in determining GPP; this may effectively mask the role of any single predictor at permafrost sites. As meteorological conditions affect the various plant life forms differently, the heterogeneous vegetation composition could confound the effect of dominant factors that initiate the start of the GPP_{GS} at permafrost sites.

What drives variation of the end of the photosynthetic growing season ?

As fewer studies have focused on GPP_{EOS} , much less is known about the end of season controls. It is shown here that $\Delta\overline{SWC}_{JASO}$ and $\Delta Snow_{EOS}$ directly impact ΔGPP_{EOS} at both permafrost and permafrost-free sites, though with different strength. Regardless of permafrost condition, $\Delta\overline{SWC}_{JASO}$ was a limiting factor for photosynthesis, as higher SWC in the late season contributed to the continuation of photosynthesis later in the growing season (i.e., a later GPP_{EOS}). The permafrost-free sites in this study were characterized by higher annual precipitation compared to permafrost sites (Table 2.1), but soils tend to be drier in the permafrost-free sites in the boreal region, due in part to better drainage where an impermeable permafrost layer was absent. Less precipitation at permafrost sites and lower SWC at permafrost-free sites are hence limiting factors for photosynthesis in the late season in the boreal region. Water limitation at the end of the season therefore accelerates photosynthesis cessation.

A major and complex finding of the present study is the opposite effect of $\Delta Snow_{EOS}$ on ΔGPP_{EOS} in forest stands with and without permafrost : the effect was positive at permafrost-free sites and negative at permafrost sites. At permafrost-free sites, the delay in the formation of a continuous snowpack could be related to warmer end-of-season air temperatures at the end of the season, meaning that precipitation falls as rain rather than snow. Because the air and soil temperatures are both warmer, the end of the GPP_{GS} is delayed. The negative relationship for permafrost sites might be caused by a delay of $Snow_{EOS}$ related to less precipitation. When snowfall is initiated later in the fall, cold air temperatures can cool the soils more quickly due to the lack of insulating snowpack. Such delay in snow appearance would therefore be expected to cause earlier photosynthesis cessation.

Limitations of the study

This study provides new insights on the controlling factors of the year-to-year variation of GPP_{SOS} and GPP_{EOS} . It demonstrates by showing the dominant roles of T_a , T_s and phenology at the start of the GPP_{GS} and the importance of SWC and snow appearance at the end of the GPP_{GS} . However, some methodological shortcomings have to be taken into consideration.

The number of years of observations was not the same for all sites. However, the number of years of observations in the aggregated permafrost and permafrost-free sites was comparable (i.e., 21 and 19, respectively). Also, the majority of the observation years were at UAF and OBS, which are sites with and without permafrost, respectively. Not surprisingly, the trends observed in the aggregated sites are similar to those observed at UAF and OBS (Figure 2.3).

The methods and metrics used to delineate the growing seasons each have their own uncertainties, which propagate in the calculation of the anomalies and in the statistical analyses. These uncertainties may have impacted the results. Multiple methods of delineation of the start of the growing season based on different variables, particularly GPP and vegetation indices such as PPI, have been used across the literature (e.g. Karkauskaite *et al.*, 2017; Kim *et al.*, 2012; Richardson *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2017). No method was found to be perfect for a multi-site analysis such as this one, as each has methodological biases by over- or underestimating the start and end of the growing season. This is especially true for high-latitude sites, where the use of different methods produces greater variability in the assessment of the start and end of the growing season, compared to mid-latitude sites (Barnard *et al.*, 2018). Therefore, multiple methods were compared. It was found that, for example, a warm spell in early spring could momentarily initiate photosynthesis recovery (e.g. see Figure 2.2a in early April). A relative threshold method (i.e. identifying GPP_{SOS} and GPP_{EOS} as the first and last DOY when daily GPP reaches a percentage of the annual total, respectively) could identify an early start of the GPP_{GS} , whereas a curve fitting method, such as the method used here, would identify it later (Supplement S4). Also, an average of the GPP_{SOS} (GPP_{EOS}) dates produced by the curve fitting and the relative thresholds methods worked better than the use of only the curve fitting method to delineate GPP_{SOS} (GPP_{EOS}) for OBS, QFO and SCC, based on visual inspection of the GPP time-series. In winter, PRR and UAF had noise in their GPP time-series, and the curve fitting method was more adapted to delineate GPP_{SOS} and GPP_{EOS} . However, for consistency, a single method of delineation for each growing season was used for all the sites.

Although black spruce is the dominant tree species at all sites, larch, a deciduous conifer, is sparsely distributed in QFO, OBS and SCC. A heterogeneous understory and ground cover are also present at all sites. All plant species present in the eddy covariance tower flux footprint contribute to the CO₂ flux, and all have an asynchronous seasonal GPP trajectory. For example, larch needles must emerge to initiate photosynthesis, hence their photosynthetic recovery occurs later than that of black spruce. Such asynchronicity is captured by the eddy covariance measurements and there is an entanglement between the GPP from the different species, making the delineation of GPP_{SOS} and GPP_{EOS} more challenging. Moreover, PPI, as calculated by the MODIS MDC43A4 satellite product, has a 1000 m spatial resolution. The signal is therefore captured from an area larger than the flux tower footprint and includes spatial heterogeneity, such as the presence of nearby water bodies. PPI_{SOS} and PPI_{EOS} could thus have been affected by this heterogeneity and could indicate seasonal change that are not constrained by changes in the vegetation development stages.

In addition, results could have been affected by the inconsistent probed depths of the soil temperature across the sites (Table 2.2). The measured soil temperatures were at a depth of 5 cm at every site except at UAF, where they were at 10 cm. The delineation of Ts_{SOS} and Ts_{EOS} at UAF were impacted, because the day at which the soil at 10 cm thaws in spring or freezes in fall is later than at shallower depths. The impact of this inconsistency on the anomalies is however difficult to evaluate. Two sites, OBS and PRR, have soil temperature measurements at 5 and 10 cm. ΔTs_{SOS} and ΔTs_{EOS} were compared when using the two different depths at both sites. At PRR, a very strong and significant correlation was observed between Ts_{SOS} at the two depths, as well as for Ts_{EOS} ($r = 0.98$ and $r = 0.99$, respectively; $p < 0.05$). In contrast, the correlation obtained using the measurements from OBS for Ts_{SOS} at the two depths is lower, and the correlation for Ts_{EOS} is non-significant ($r = 0.55$; $p < 0.05$ and $r = 0.34$; $p > 0.05$, respectively). Whether this is attributable to site differences or differences in sample size ($n=4$ for PRR; $n = 14$ for OBS) is unclear. Therefore, because UAF accounts for the majority of the permafrost site-years and because ΔTs_{SOS} and ΔTs_{EOS} are sensitive to measurement depth in an inconsistent fashion across sites where these data are available, differences between permafrost and permafrost-free sites could in part be a function of the depth at which soil temperature was measured.

Implications for future boreal sink-source strength

This study shows the importance of accounting for the mediation effects (i.e., indirect effects of one variable through another). Although they were not present at the end of the

photosynthetic growing season, the inclusion of mediation effects in the statistical analysis framework helped to show the relative importance of air and soil temperature, as well as of early season phenology for photosynthesis recovery at sites without permafrost. It is shown here that air temperature effects on GPP_{SOS} through soil thaw, highlighting the previously debated role of soil thaw and the importance of water availability on photosynthetic recovery (Sun *et al.*, 2003b). It has been shown that phenology also plays a role. In the context of climate change, while air temperatures are expected to increase - thereby increasing soil temperature - thaw is expected to occur earlier, thus accelerating photosynthetic recovery.

Toward the end of the growing season, SWC is a limiting factor, as lower SWC late in the growing season results in an earlier GPP_{EOS} . The end date of the snow-free period also impacts directly GPP_{EOS} . In the North American boreal forest, annual precipitation is expected to increase, although higher air and soil temperatures will also cause evapotranspiration to increase, resulting in drier soils (IPCC, 2013; Gauthier *et al.*, 2015). In particular, soil moisture in the Eastern North American boreal forest is expected to decrease at a higher rate than the rest of the biome (IPCC, 2013). The results of this study suggest that this will shorten the photosynthetic growing season through earlier cessation of photosynthesis in the fall.

This study provides a better understanding of what controls the start and end of the photosynthetic growing season. These results can be used to understand the impact of the timing of the growing season on the strength of the boreal forest carbon sink-source across different environmental conditions, and thus better understand the strength of the sink-source in the context of climatic change.

Appendix A Plant phenology index

The plant phenology index (PPI; Jin *et al.*, 2014) can be calculated as follows, using MODIS products (here the MCD43A4 Nadir Bidirectional Reflectance Distribution Function-Adjusted Reflectance product was used) :

$$PPI = -K \times \ln \frac{M - DVI}{M - DVI_S} \quad (2.1)$$

DVI is the difference vegetation index, given by the difference between NIR and red reflectances, and DVI_S is the DVI of the soil, which is empirically set to 0.09 (Karkauskaite *et al.*,

2017). M is the maximum DVI, which is derived for each site. K is a gain factor given by :

$$K = \frac{0.25 \cos(\theta)}{(1 - d_c)G + d_c \cos(\theta)} \cdot \frac{1 + M}{1 - M} \quad (2.2)$$

where θ is the sun zenith angle at local solar noon. G is a geometric function of leaf angular distribution and is set to 0.5 (Karkauskaite *et al.*, 2017), and d_c is an instantaneous diffuse fraction of solar radiation for a given solar zenith angle. For clear sky and standard atmosphere, it is formulated as :

$$d_c = 0.0336 + \frac{0.0477}{\cos(\theta)} \quad (2.3)$$

Supplement S1 Instrumentation Table

TABLE S1.1 – Instrumentation for eddy covariance and supporting measurements

Site name (ID)	Infrared gas analyzer for the mixing ratio of CO ₂	Three-dimensional sonic anemometer for wind speed	Air temperature	Soil temperature	Quantum sensors for PPFD	Water content reflectometer for soil VWC
Quebec - Eastern Boreal, Mature Black Spruce (QFO) ¹	Closed-path; LI-7000, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA	CSAT3; Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA	HMP45C; Campbell Scientific Inc.	Thermistor, model 107; Campbell Scientific Inc.	LI-190SB; LI-COR Inc.	CS616; Campbell Scientific Inc.
Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce (OBS) ^{2,3}	Closed-path, LI-6262; LI-COR Inc.	R3, Gill Instruments Ltd., Lymington, UK	HMP45C; Vaisala Inc., Oy, Finland	Copper-constantan thermocouples, Campbell Scientific Inc.	LI-190sa; LI-COR Inc.	CS615; Campbell Scientific Inc.
Scotty Creek Landscape (SCC) ⁴	Open-path, EC150; Campbell Scientific Inc.,	CSAT3A; Campbell Scientific Inc.	HC2-S3; Rotronic AG, Bassersdorf, Switzerland	Copper-constantan thermocouples and TCAV_L thermocouples; Campbell Scientific Inc.	PQS1; Kipp & Zonen B.V., Delft, Netherlands	CS616; Campbell Scientific Inc.
University of Alaska, Fairbanks (UAF) ⁵	Open-path, LI-7500; LI-COR Inc.	CSAT3; Campbell Scientific Inc.	HMP45C; Vaisala Inc.	Thermocouple thermometers	LI-190; LI-COR Inc.	CS616; Campbell Scientific Inc.
Poker Flat Research Range Black Spruce Forest (PRR) ⁶	Closed-path, LI-7200; LI-COR Inc.	WindMaster Pro, Gill Instruments Ltd.	HMP155C, Vaisala Inc.	Thermistor, model CS107; Campbell Scientific Inc.	LI-190; LI-COR Inc.	CS616; Campbell Scientific Inc.

¹ Bergeron *et al.* (2007), ² Barr *et al.* (2006), ³ Barr *et al.* (2012), ⁴ Helbig *et al.* (2016b), ⁵ Ueyama *et al.* (2014),

⁶ Ikawa *et al.* (2015)

Supplement S2 Mean daily GPP and supporting measurements

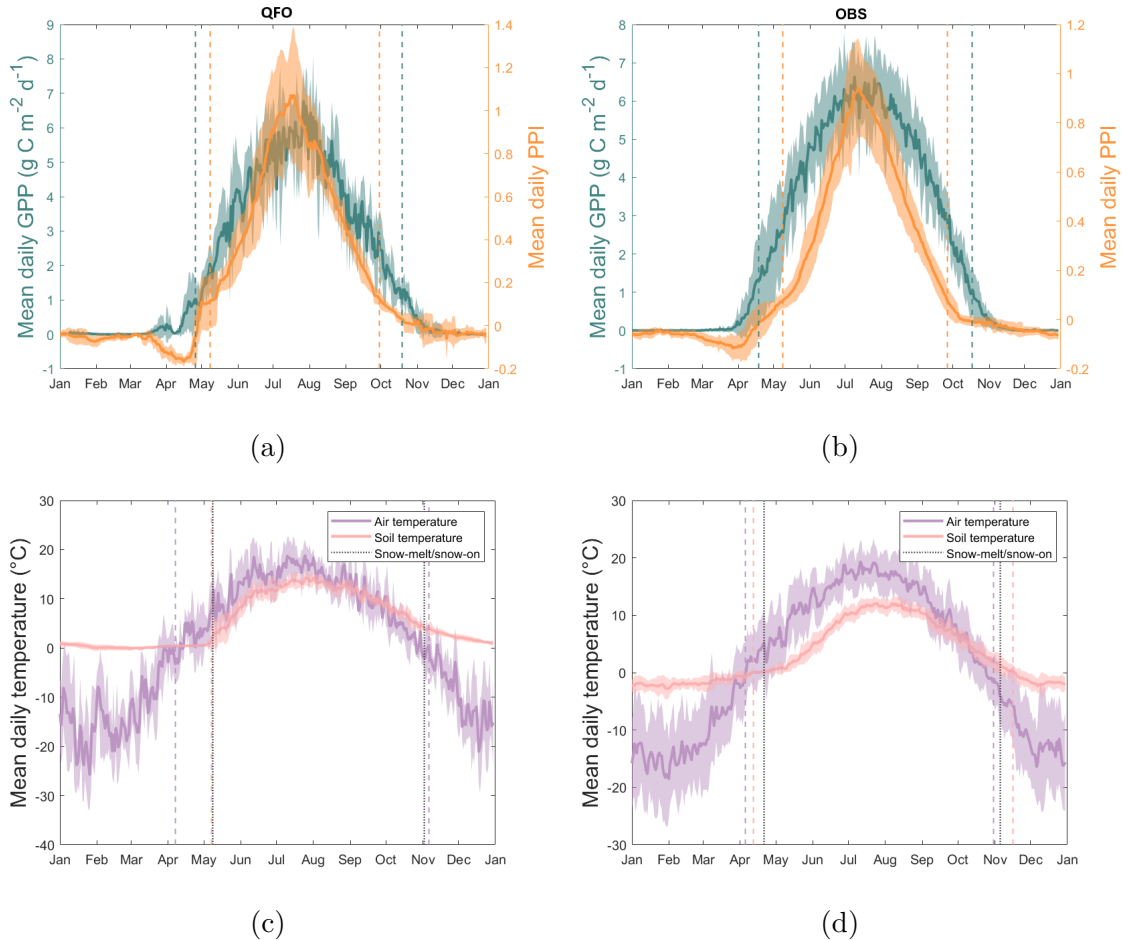


FIGURE S2.1 – Daily (a,b) gross primary productivity (GPP) and plant phenology index (PPI) and (c,d) air and soil temperature averaged over years of observation in (a,c) Quebec - Eastern Boreal, Mature Black Spruce (QFO) and (b,d) Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce (OBS). Vertical lines indicate the average day of the start and the end of the season based on the plotted variables, as well as the average day of snow-melt and snow-on events.

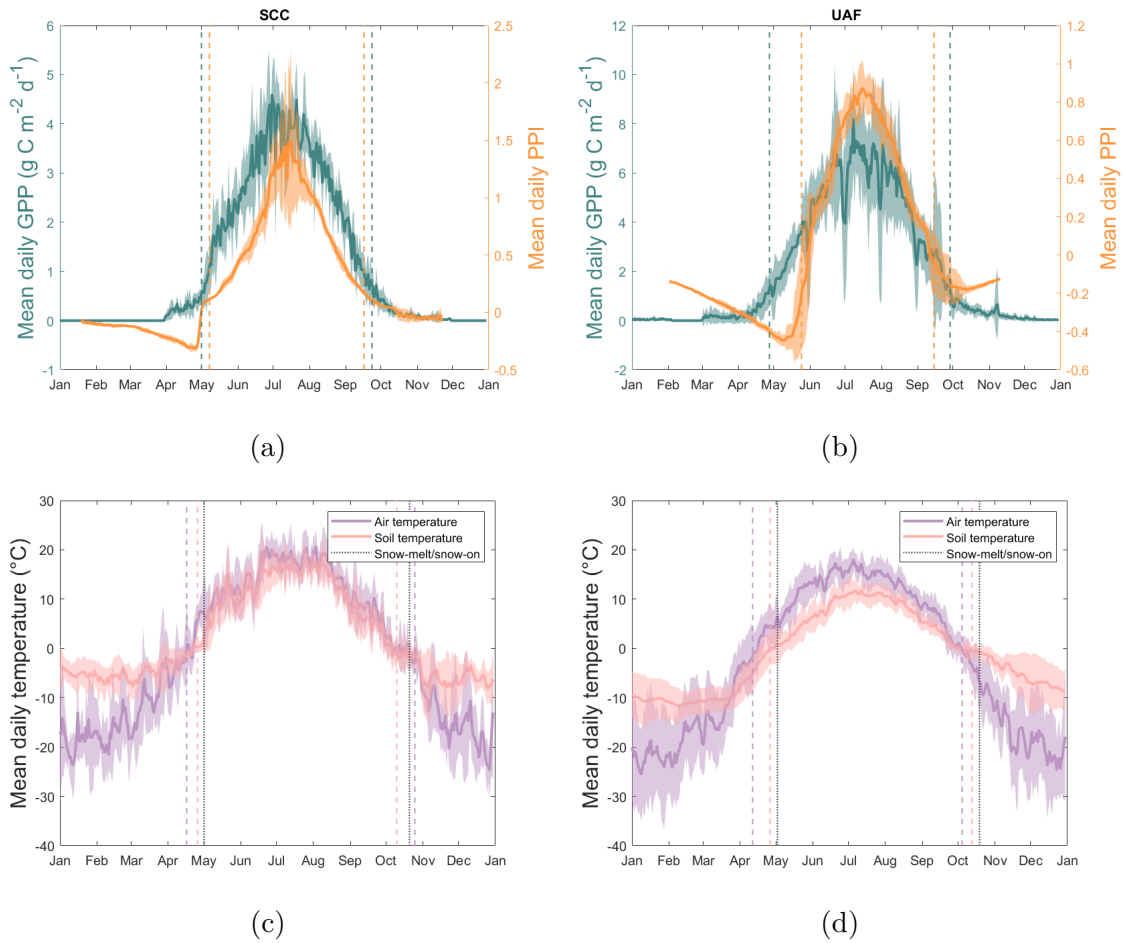
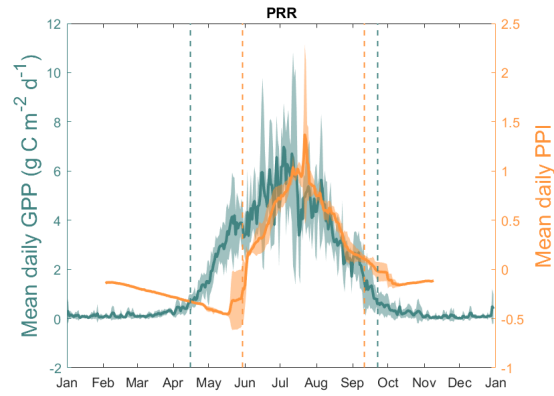
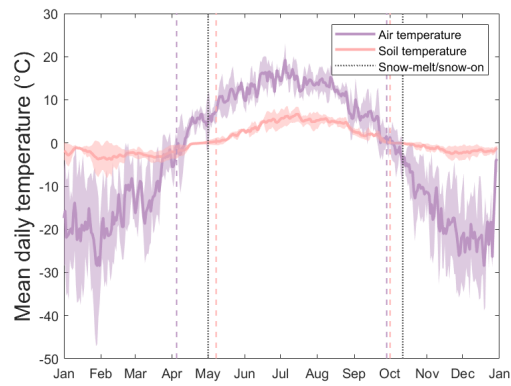


FIGURE S2.2 – Daily (a,b) gross primary productivity (GPP) and plant phenology index (PPI) and (c,d) air and soil temperature averaged over years of observation in (a,c) Scotty Creek Landscape (SCC) and (b,d) University of Alaska, Fairbanks (UAF). Vertical lines indicate the average day of the start and the end of the season based on the plotted variables, as well as the average day of snow-melt and snow-on events.



(a)



(b)

FIGURE S2.3 – Daily (a) gross primary productivity (GPP) and plant phenology index (PPI) and (c) air and soil temperature averaged over years of observation in Poker Flat Research Range Black Spruce Forest (PRR). Vertical lines indicate the average day of the start and the end of the season based on the plotted variables, as well as the average day of snow-melt and snow-on events..

Supplement S3 Statistical methods

Commonality analysis

Commonality analysis (CA ; Mood, 1969; Newton et Spurrell, 1967) is a statistical method that can be used alternatively to multiple regression analysis when seeking to define the effect size of each variable in a set of independent variables on the total variation of a dependent variable. Contrary to multiple regression, CA allows the separation of unique and common effects for each predictor variable, thus helping to address collinearity, which is common when using environmental variables as predictors (Ray-Mukherjee *et al.*, 2014). Given a dependent variable y and two predictors, i and j , the total variance of y explained by these variables will be $R_{y,ij}^2$. When using a multiple regression, the proportion of variance attributed to each predictor depends on the order in which the predictors are added to the equation. The additional explained variance when a new predictor is added last to the multiple regression equation is the unique effect of the said predictor (Ray-Mukherjee *et al.*, 2014). The unique effects of the two predictors, i and j can be calculated as follows :

$$U(i) = R_{y,ij}^2 - R_{y,j}^2 \quad (2.4)$$

$$U(j) = R_{y,ij}^2 - R_{y,i}^2 \quad (2.5)$$

The common effect is the variance that can be accounted for by both of the predictors :

$$C(ij) = R_{y,ij}^2 - U(i) - U(j) \quad (2.6)$$

The number of unique and common effects terms is a function of the number of predictors. A set of x predictor variables will yield $2^x - 1$ independent effects that decompose the explained variance (Seibold et McPhee, 1979). Table S3.1 shows the formulas for unique and common effects for three predictor variables (Seibold et McPhee, 1979), which is the number of predictor variables used in the commonality analyses in this study.

TABLE S3.1 – Example of formulas for unique and common effects for three predictor variables. $U(i)$ is the unique effect of predictor i ; $C(ij)$ is the common effect of predictors i and j ; $C(ijk)$ is the common effect shared by all the predictor variables.

$U(i)$	=	$R_{y,ijkl}^2 - R_{y,jkl}^2$
$C(ij)$	=	$- R_{y,ijkl}^2 + R_{y,jkl}^2 + R_{y,ikl}^2 - R_{y,kl}^2$
$C(ijk)$	=	$R_{y,ijkl}^2 - R_{y,jkl}^2 - R_{y,ikl}^2 - R_{y,ijl}^2 + R_{y,il}^2 + R_{y,jl}^2 + R_{y,kl}^2 - R_{y,l}^2$

Commonality analyses in this study were computed in R with the *yhat* package (Nimon *et al.*, 2008).

Structural equation modeling

Structural equation modeling (SEM; Wright, 1921; Jöreskog, 1970; Wold, 1975) is a statistical method that creates a relational network that allows variables to be both predictors and outcomes. Thus SEM accounts for interdependencies in a theoretical model. Several statistical tests can determine the adequacy of a model to fit the data. A χ^2 statistic is derived from a maximum-likelihood fitting function. The χ^2 test has the null hypothesis that the χ^2 statistic is not different from 0, meaning that the predicted model is not different from the observed data. Hence, accepting the null hypothesis ($p > 0.05$) implies that the model is a good fit of the data (Lefcheck, 2016).

Each path in the SEM has its standardized and unstandardized path coefficients calculated. The unstandardized coefficients are the partial regression coefficients, and represent the linear effect of one variable on another. The standardized coefficients reflect the effect of one variable on another one in terms of units of standard deviations of the mean. The use of standardized coefficients allows for comparison of the relative strength of every path (Grace *et al.*, 2018).

Structural equation modeling in this study was computed in R with the *piecewiseSEM* package (Lefcheck, 2016).

Supplement S4 Comparison of different delineation methods for the timing of the photosynthetic growing season

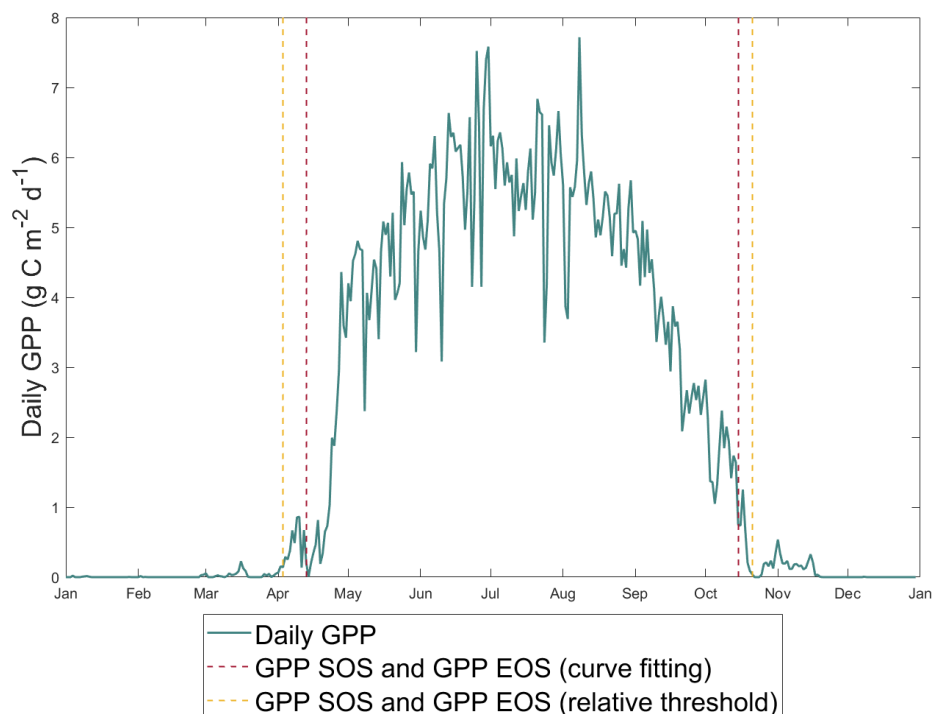


FIGURE S4.1 – Daily observed gross primary productivity (GPP) at Saskatchewan - Western Boreal, Mature Black Spruce (OBS) in 2001. Vertical lines indicate the start and end of the photosynthetic growing season based on two methods. The results of the curve fitting method (Gonsamo *et al.*, 2013) are shown with the red vertical lines. The results of the relative threshold method (Barr *et al.*, 2009) are shown with the yellow vertical lines.

Conclusion

En utilisant des données provenant de cinq sites à travers la forêt boréale nord-américaine et d'un cadre statistique encore peu utilisé en biogéosciences, cette recherche a permis de déterminer les facteurs contrôlant les variations interannuelles du début et de la fin de la saison de croissance photosynthétique, caractérisée à partir de données issues de mesures de la covariance des turbulences, et qui se traduit par la reprise et la cessation de la photosynthèse. Plus encore, cette recherche a mis en lumière les différences entre les régions avec et sans pergélisol dans les facteurs contrôlant les variations interannuelles du début et de la fin de la saison de croissance photosynthétique, alors que la fin de la saison de croissance a été moins étudiée dans la littérature. Enfin, les résultats présentés dans le chapitre 2 apportent de nouvelles contributions à la compréhension du fonctionnement de la forêt boréale au sein du système climatique.

Début et fin de la saison de croissance

Dans les sites où le pergélisol est absent, il a été trouvé que le début de la saison de croissance photosynthétique était contrôlé directement par les stades de développement de la végétation et le moment où le sol dégèle, par l'entremise du moment où la température de l'air devenait positive. Ce résultat permet de souligner l'importance des stades de développement de la végétation. Il était aussi précédemment supposé que l'eau dans les troncs des arbres était suffisante pour assurer la reprise de la photosynthèse ; ainsi, une température de l'air positive aurait permis la reprise de la photosynthèse (Suni *et al.*, 2003b). Toutefois, l'étude ici montre que des températures de l'air positives à elles seules ne suffisent pas à la reprise de la photosynthèse : le sol doit aussi être dégelé, du moins en partie, afin de permettre à la végétation d'avoir accès à l'eau sous forme liquide de façon plus constante.

L'analyse statistique n'a pas permis de montrer quelles variable ou combinaisons de variables environnementales dominaient dans le contrôle de la variabilité interannuelle du début

de la saison de croissance photosynthétique dans les sites avec pergélisol. Une multitude de raisons pourraient expliquer cette absence apparente de contrôle dominant dans la reprise de la photosynthèse. Premièrement, la plasticité au sein d'une même espèce varie, et des populations en hautes latitudes ont généralement une plasticité plus faible que des populations présentes plus au sud (Sniderhan *et al.*, 2018; Reich, 2014). Ainsi, les populations nordiques, étant exposées à des conditions climatiques plus rudes, réagissent moins aux variabilités environnementales. Il s'agit en fait d'un mécanisme de protection, afin de protéger les individus des aléas climatiques risquant de les endommager (Sniderhan *et al.*, 2018). Aussi, les sites où le pergélisol est présent sont des forêts à couvert ouvert. La trajectoire saisonnière du GPP, de laquelle est déterminée le début de la saison de croissance photosynthétique, en est alors affectée. Il est plus difficile de déterminer une reprise claire de la photosynthèse.

En ce qui a trait à la fin de la saison de croissance photosynthétique, le contenu du sol en eau en fin de saison ainsi que le moment où apparaît le couvert nival influencent directement la cessation de la photosynthèse, mais avec des effets dont la force était différente. L'eau dans le sol est un facteur limitant en fin de saison : une année où les précipitations automnales sont moindres ou l'évapotranspiration est plus élevée, ce qui se traduit par un sol plus sec, entraîne une cessation plus hâtive de la photosynthèse. Cette limite en eau n'est pas observée au printemps, puisque le couvert nival qui fond alimente le sol en eau. Le moment où se produit le début du couvert nival à l'automne a un effet direct sur la cessation de la photosynthèse, mais la direction de l'effet est opposée dans les sites avec ou sans pergélisol.

Ainsi, un début du couvert nival plus tardif dans les sites sans pergélisol retarde la cessation de la photosynthèse, alors qu'il l'avance dans les sites avec pergélisol. L'hypothèse avancée ici est que ce n'est pas la présence ou non du pergélisol qui explique cet effet opposé, mais plutôt la distribution géographique des sites étudiés (Figure 2.1). En effet, les sites sans pergélisol sont situés dans des régions où les précipitations sont plus abondantes que les sites avec pergélisol (Tableau 2.1). Un début de couvert nival plus tardif dans les sites sans pergélisol sous-tend des températures plus chaudes, faisant en sorte que les précipitations sont sous forme liquide (Lawrence et Slater, 2010). Il s'agirait alors plutôt des températures plus élevées qui contribuent à maintenir la photosynthèse plus longtemps. Dans les sites avec pergélisol, un début de couvert nival plus tardif a une autre signification : les précipitations sont moindres, alors que la température baisse. Ainsi, le couvert nival absent empêche le sol d'avoir une couche isolante (Lawrence et Slater, 2010), ce qui aurait pu permettre une température du sol suffisamment élevée pour maintenir la photosynthèse.

Implications de l'étude et applications futures

Ce projet de recherche montre d'abord que les spécificités régionales doivent être prises en considération lors de l'étude des contrôles environnementaux impliqués dans des processus physiologiques tels que la photosynthèse : ce n'est par exemple pas toute la forêt boréale qui réagit de façon similaire aux variations météorologiques et dans une certaine mesure aux variations climatiques qui se produiront dans le futur. Plus spécifiquement, ce projet de recherche indique qu'avec une augmentation de la température de l'air causée par le réchauffement climatique, la saison de croissance photosynthétique commencera plus tôt dans les régions sans pergélisol, alors que les résultats présentés au chapitre 2 montrent que l'impact dans les régions avec pergélisol est plus incertain. En plus d'une augmentation de la température annuelle moyenne, les prévisions climatiques du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat projettent pour toutes les périodes de l'année une augmentation des précipitations dans les régions qu'occupe la forêt boréale nord-américaine (IPCC, 2013). Toutefois, une hausse de l'évapotranspiration est aussi projetée, ce qui contribuerait à assécher les sols (IPCC, 2013; Gauthier *et al.*, 2015). L'effet serait d'autant plus marqué dans l'est du biome boréal nord-américain (IPCC, 2013). Ainsi, dans les régions avec et sans pergélisol, la saison de croissance photosynthétique serait raccourcie à l'automne. Il serait toutefois intéressant d'analyser l'impact de ces mêmes facteurs environnementaux sur la respiration écosystémique ainsi que sur les flux de carbone annuels (GPP, RE et NEP) afin de comprendre si une prolongation de la saison de croissance photosynthétique pourrait se traduire par une augmentation de la force du puits de carbone des forêts boréales nord-américaines.

D'un point de vue méthodologique, les débuts et fins de saisons de croissance basées sur différentes variables sont souvent définis différemment dans la littérature. Il serait peut-être plus simple d'établir une méthode de délimitation unique pour chaque variable : les résultats d'une étude à l'autre seraient plus facilement comparables. Toutefois, il a été montré qu'il n'est pas judicieux d'adopter une seule et même méthode de délimitation de la saison de croissance (Barnard *et al.*, 2018). En effet, chaque méthode introduit des biais pouvant sous-estimer ou surestimer le début ou la fin de la saison de croissance. Ce manque de constance dans la littérature affecte inévitablement l'interprétation des résultats et, plus largement, la compréhension des processus affectant les débuts et fins de saison de croissance, puisque les résultats peuvent changer avec les méthodes choisies pour délimiter les saisons de croissance.

Il est alors conseillé d'interpréter les résultats avec prudence, en ayant en tête les biais méthodologiques.

Le cadre statistique utilisé dans ce projet de recherche est prometteur pour des études similaires utilisant d'autres données de covariance des turbulences. Il pourrait être appliqué pour l'étude du début et de la fin de la période d'absorption nette du carbone, définie par la période pendant laquelle la NEP est positive. Ce cadre statistique pourrait aussi être appliqué à l'étude des facteurs environnementaux contrôlant les flux annuels et saisonniers du CO₂, mais aussi d'autres gaz traces tels que le méthane (CH₄). Les mesures issues des covariances des turbulences font non seulement état des échanges de gaz traces entre un écosystème et l'atmosphère, mais aussi des échanges d'énergie sensible et latente. Les contrôles environnementaux affectant ces échanges pourraient alors être étudiés en utilisant le cadre statistique utilisé dans ce projet de recherche, et ce, à différentes résolutions spatiales et temporelles. Avec un cadre théorique fort qui justifie l'utilisation de certaines variables comme variables explicatives, cette méthode permettrait non seulement de comprendre les effets directs et indirects sur les différents flux de matière et d'énergie, mais aussi comment l'interaction entre ces variables affecte les flux.

Enfin, les résultats découlant de l'étude pourraient être utilisés afin d'améliorer des modèles écosystémiques, tels que le *Canadian Land Surface Scheme including Biogeochemical Cycles* (CLASSIC) ou le *Community Land Model* (CLM). Ces modèles représentent des processus et conditions physiques (interactions entre l'énergie et la matière, températures de l'air et de l'eau, humidité du sol, etc.), qui sont utilisés pour notamment modéliser les flux de carbone à différentes échelles spatiales (Lawrence *et al.*, 2019; Melton et Arora, 2016). Afin d'estimer la quantité de carbone absorbé grâce à la photosynthèse, les modèles sont adaptés à plusieurs types fonctionnels de végétaux, mais se basent principalement sur la fraction du rayonnement photosynthétiquement actif absorbé (Melton et Arora, 2016). En intégrant par exemple une meilleure représentation du début et de la fin de la photosynthèse en se basant sur le dégel du sol au printemps ou l'humidité du sol à l'automne, tel que démontré dans ce mémoire, ces modèles pourraient améliorer leur capacité à estimer les flux annuels et saisonniers, présents et futurs, des forêts sempervirentes de conifères au sein du biome boréal nord-américain.

Bibliographie

- AKAIKE, H. (1973). Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika*, 60(2):255–265. doi : 10.1093/biomet/60.2.255.
- ALWIN, D. F. et HAUSER, R. M. (1975). The decomposition of effects in path analysis. *American sociological review*, 40(1):37–47. doi : 10.2307/2094445.
- ANDERSON, D. B. (1936). Relative humidity or vapor pressure deficit. *Ecology*, 17(2):277–282. doi : 10.2307/1931468.
- ANDRESEN, C. G., LAWRENCE, D. M., WILSON, C. J., MCGUIRE, A. D., KOVEN, C., SCHAEFER, K., JAFAROV, E., PENG, S., CHEN, X., GOUTTEVIN, I., BURKE, E., CHADBURN, S., JI, D., CHEN, G., HAYES, D. et ZHANG, W. (2020). Soil moisture and hydrology projections of the permafrost region—a model intercomparison. *The Cryosphere*, 14(2):445–459. doi : 10.5194/tc-14-445-2020.
- APPS, M. J., KURZ, W. A., LUXMOORE, R. J., NILSSON, L. O., SEDJO, R. A., SCHMIDT, R., SIMPSON, L. G. et VINSON, T. S. (1993). Boreal forests and tundra. *Water, Air and Soil Pollution*, 70:39–53. doi : <https://doi.org/10.1007/BF01104987>.
- ARNETH, A., LLOYD, J., SHIBISTOVA, O., SOGACHEV, A. et KOLLE, O. (2006). Spring in the boreal environment : observations on pre-and post-melt energy and CO₂ fluxes in two central Siberian ecosystems. *Boreal Environmental Research*, 11:311–328.
- BADECK, F.-W., BONDEAU, A., BOTTCHER, K., DOKTOR, D., LUCHT, W., SCHABER, J. et SITCH, S. (2004). Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162(2):295–309. doi : 10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x.
- BALDOCCHI, D. (2014). Measuring fluxes of trace gases and energy between ecosystems and the atmosphere - the state and future of the eddy covariance method. *Global Change Biology*, 20(12):3600–3609. doi : 10.1111/gcb.12649.

- BALDOCCHI, D. et MEYERS, T. (1998). On using eco-physiological, micrometeorological and biogeochemical theory to evaluate carbon dioxide, water vapor and trace gas fluxes over vegetation : a perspective. *Agricultural and Forest Meteorology*, 90(1-2):1–25. doi : 10.1016/S0168-1923(97)00072-5.
- 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):479–492. doi : 10.1046/j.1365-2486.2003.00629.x.
- BALDOCCHI, D. D., MA, S., RAMBAL, S., MISSON, L., OURCIVAL, J.-M., LIMOUSIN, J.-M., PEREIRA, J. et PAPALE, D. (2010). On the differential advantages of evergreenness and deciduousness in mediterranean oak woodlands : a flux perspective. *Ecological Applications*, 20(6):1583–1597. doi : <https://doi.org/10.1890/08-2047.1>.
- BARKER, A. V. (1979). Nutritional factors in photosynthesis of higher plants. *Journal of Plant Nutrition*, 1(3):309–342. doi : 10.1080/01904167909362717.
- BARNARD, D. M., KNOWLES, J. F., BARNARD, H. R., GOULDEN, M. L., HU, J., LITVAK, M. E. et MOLOTCH, N. P. (2018). Reevaluating growing season length controls on net ecosystem production in evergreen conifer forests. *Scientific Reports*, 8(1). doi : 10.1038/s41598-018-36065-0.
- BARR, A., BLACK, T. A. et MCCAUGHEY, H. (2009). Climatic and phenological controls of the carbon and energy balances of three contrasting boreal forest ecosystems in western Canada. In NOORMETS, A., éditeur : *Phenology of ecosystem processes*, pages 3–34. Springer. doi : 10.1007/978-1-4419-0026-5_1.
- BARR, A., MORGENSTERN, K., BLACK, T., MCCAUGHEY, J. et NESIC, Z. (2006). Surface energy balance closure by the eddy-covariance method above three boreal forest stands and implications for the measurement of the CO₂ flux. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140(1-4):322–337. doi : 10.1016/j.agrformet.2006.08.007.
- BARR, A., van der KAMP, G., BLACK, T., MCCAUGHEY, J. et NESIC, Z. (2012). Energy balance closure at the BERMS flux towers in relation to the water balance of the White Gull Creek watershed 1999–2009. *Agricultural and Forest Meteorology*, 153:3–13. doi : 10.1016/j.agrformet.2011.05.017.
- BARR, A. G., BLACK, T., HOGG, E., KLJUN, N., MORGENSTERN, K. et NESIC, Z. (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):237–255. doi : 10.1016/j.agrformet.2004.06.011.

- BERGERON, O., MARGOLIS, H. A., BLACK, T. A., COURSOLE, C., DUNN, A. L., BARR, A. G. et WOFSEY, S. C. (2007). Comparison of carbon dioxide fluxes over three boreal black spruce forests in Canada. *Global Change Biology*, 13(1):89–107. doi : 10.1111/j.1365-2486.2006.01281.x.
- BLACK, T. A., GAUMONT-GUAY, D., JASSAL, R. S., AMIRO, B., JARVIS, P. G., GOWER, T., KELLIHER, F., DUNN, A. et WOFSEY, S. (2004). Measurement of CO₂ exchange between boreal forest and the atmosphere. In GRIFFIS, H. et JARVIS, P. G., éditeurs : *Carbon Balance of Forest Biomes*, pages 120–141. Taylor & Francis.
- BONAN, G. B. (2008). Forests and climate change : Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882):1444–1449. doi : 10.1126/science.1155121.
- BONAN, G. B. et SHUGART, H. H. (1989). Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual review of Ecology and Systematics*, 20:1–28. doi : <https://doi.org/10.1007/BF00131174>.
- BRANDT, J. (2009). The extent of the North American boreal zone. *Environmental Reviews*, 17:101–161. doi : 10.1139/A09-004.
- BRANDT, J., FLANNIGAN, M., MAYNARD, D., THOMPSON, I. et VOLNEY, W. (2013). An introduction to Canada’s boreal zone : ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, 21(4):207–226. doi : 10.1139/er-2013-0040.
- BROWN, J., FERRIANS, O., HEGINBOTTOM, J. A. et MELNIKOV, E. (2002). Circum-Arctic Map of Permafrost and Ground-Ice Conditions, Version 2. NSIDC : National Snow and Ice Data Center. doi : 10.3133/cp45.
- BURBA, G. (2013). *Eddy covariance method for scientific, industrial, agricultural, and regulatory applications : a field book on measuring ecosystem gas exchange and areal emission rates*. LI-COR Biosciences.
- BUSH, E. et LEMMEN, D. S. (2019). Canada’s Changing Climate Report. Natural Resources Canada. <https://changingclimate.ca/CCCR2019/>.
- CAMILL, P. (2005). Permafrost Thaw Accelerates in Boreal Peatlands During Late-20th Century Climate Warming. *Climatic Change*, 68(1-2):135–152. doi : 10.1007/s10584-005-4785-y.
- CAMPBELL, N. A. et REECE, J. B. (2005). *Biology 7th*. Pearson.
- CHAPIN, F. S., WOODWELL, G. M., RANDERSON, J. T., RASTETTER, E. B., LOVETT, G. M., BALDOCCHI, D. D., CLARK, D. A., HARMON, M. E., SCHIMMEL, D. S., VALENTINI, R., WIRTH,

- C., ABER, J. D., COLE, J. J., GOULDEN, M. L., HARDEN, J. W., HEIMANN, M., HOWARTH, R. W., MATSON, P. A., MCGUIRE, A. D., MELILLO, J. M., MOONEY, H. A., NEFF, J. C., HOUGHTON, R. A., PACE, M. L., RYAN, M. G., RUNNING, S. W., SALA, O. E., SCHLESINGER, W. H. et SCHULZE, E.-D. (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods. *Ecosystems*, 9(7):1041–1050. doi : 10.1007/s10021-005-0105-7.
- CHEN, J. M., CHEN, B., HIGUCHI, K., LIU, J., CHAN, D., WORTHY, D., TANS, P. et BLACK, A. (2006a). Boreal ecosystems sequestered more carbon in warmer years. *Geophysical research letters*, 33(10). doi : 10.1029/2006GL025919.
- CHEN, J. M., GOVIND, A., SONNENTAG, O., ZHANG, Y., BARR, A. et AMIRO, B. (2006b). Leaf area index measurements at Fluxnet-Canada forest sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140(1-4):257–268. doi : 10.1016/j.agrformet.2006.08.005.
- COMMISSION FOR ENVIRONMENTAL COOPERATION (2011). North America Political Boundary. United States Geological Survey. <https://www.sciencebase.gov/catalog/item/4fb555e4b04cb937751db9>.
- DELPIERRE, N., VITASSE, Y., CHUINE, I., GUILLEMOT, J., BAZOT, S., RUTISHAUSER, T. et RATHGEBER, C. B. K. (2016). Temperate and boreal forest tree phenology : from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*, 73(1):5–25. doi : 10.1007/s13595-015-0477-6.
- ENSMINGER, I., SVESHNIKOV, D., CAMPBELL, D. A., FUNK, C., JANSSON, S., LLOYD, J., SHIBISTOVA, O. et ÖQUIST, G. (2004). Intermittent low temperatures constrain spring recovery of photosynthesis in boreal Scots pine forests. *Global Change Biology*, 10(6):995–1008. doi : 10.1111/j.1365-2486.2004.00781.x.
- EPA (2016). Ecoregions of North America. Environmental Protection Agency. <https://www.epa.gov/eco-research/ecoregions-north-america>.
- FU, Z., STOY, P. C., LUO, Y., CHEN, J., SUN, J., MONTAGNANI, L., WOHLFAHRT, G., RAHMAN, A. F., RAMBAL, S., BERNHOFER, C., WANG, J., SHIRKEY, G. et NIU, S. (2017). Climate controls over the net carbon uptake period and amplitude of net ecosystem production in temperate and boreal ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 243:9–18. doi : 10.1016/j.agrformet.2017.05.009.
- GAMON, J. A., HUENNRICH, K. F., WONG, C. Y., ENSMINGER, I., GARRITY, S., HOLLINGER, D. Y., NOORMETS, A. et PEÑUELAS, J. (2016). A remotely sensed pigment index reveals photosynthetic

- phenology in evergreen conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(46):13087–13092. doi : 10.1073/pnas.1606162113.
- GAUMONT-GUAY, D., BLACK, T. A., MCCAUGHEY, H., BARR, A. G., KRISHNAN, P., JASSAL, R. S. et NESIC, Z. (2009). Soil CO₂ efflux in contrasting boreal deciduous and coniferous stands and its contribution to the ecosystem carbon balance. *Global Change Biology*, 15(5):1302–1319. doi : 10.1111/j.1365-2486.2008.01830.x.
- GAUTHIER, S., BERNIER, P., KUULUVAINEN, T., SHVIDENKO, A. Z. et SCHEPASCHENKO, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250):819–822. doi : 10.1126/science.aaa9092.
- GONSAMO, A., CHEN, J. M. et D'ODORICO, P. (2013). Deriving land surface phenology indicators from CO₂ eddy covariance measurements. *Ecological Indicators*, 29:203–207. doi : 10.1016/j.ecolind.2012.12.026.
- GRACE, J. B., JOHNSON, D. J., LEFCHECK, J. S. et BYRNES, J. E. (2018). Quantifying relative importance : computing standardized effects in models with binary outcomes. *Ecosphere*, 9(6):e02283. doi : 10.1002/ecs2.2283.
- GRUBER, S. (2012). Derivation and analysis of a high-resolution estimate of global permafrost zonation. *The Cryosphere*, 6(1):221–233. doi : 10.5194/tc-6-221-2012.
- GU, L., BALDOCCHI, D., VERMA, S. B., BLACK, T., VESALA, T., FALGE, E. M. et DOWTY, P. R. (2002). Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 107(D6):ACL 2–1–ACL 2–23. doi : 10.1029/2001JD001242.
- HARRIS, S., FRENCH, H., HEGINBOTTOM, J., JOHNSTON, G., LADANYI, B., SEGO, D. et van EVERDINGEN, R. (1988). Glossary of permafrost and related ground-ice terms. *Associate Committee on Geotechnical Research, National Research Council of Canada*.
- HELBIG, M., CHASMER, L. E., DESAI, A. R., KLJUN, N., QUINTON, W. L. et SONNENTAG, O. (2017a). Direct and indirect climate change effects on carbon dioxide fluxes in a thawing boreal forest-wetland landscape. *Global Change Biology*, 23(8):3231–3248. doi : 10.1111/gcb.13638.
- HELBIG, M., CHASMER, L. E., KLJUN, N., QUINTON, W. L., TREAT, C. C. et SONNENTAG, O. (2017b). The positive net radiative greenhouse gas forcing of increasing methane emissions from a thawing boreal forest-wetland landscape. *Global Change Biology*, 23(6):2413–2427. doi : 10.1111/gcb.13520.

- HELBIG, M., PAPPAS, C. et SONNENTAG, O. (2016a). Permafrost thaw and wildfire : Equally important drivers of boreal tree cover changes in the Taiga Plains, Canada. *Geophysical Research Letters*, 43(4):1598–1606. doi : 10.1002/2015GL067193.
- HELBIG, M., WISCHNEWSKI, K., KLJUN, N., CHASMER, L. E., QUINTON, W. L., DETTO, M. et SONNENTAG, O. (2016b). Regional atmospheric cooling and wetting effect of permafrost thaw-induced boreal forest loss. *Global change biology*, 22(12):4048–4066. doi : 10.1111/gcb.13348.
- HUETE, A., DIDAN, K., MIURA, T., RODRIGUEZ, E. P., GAO, X. et FERREIRA, L. G. (2002). Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote sensing of environment*, 83(1-2):195–213. doi : 10.1016/S0034-4257(02)00096-2.
- HUETE, A., LIU, H., BATCHILY, K. et VAN LEEUWEN, W. (1997). A comparison of vegetation indices over a global set of TM images for EOS-MODIS. *Remote sensing of environment*, 59(3):440–451. doi : 10.1016/S0034-4257(96)00112-5.
- IKAWA, H., NAKAI, T., BUSEY, R. C., KIM, Y., KOBAYASHI, H., NAGAI, S., UEYAMA, M., SAITO, K., NAGANO, H., SUZUKI, R. et HINZMAN, L. (2015). Understory CO₂, sensible heat, and latent heat fluxes in a black spruce forest in interior Alaska. *Agricultural and Forest Meteorology*, 214:80–90. doi : 10.1016/j.agrformet.2015.08.247.
- IPCC (2013). Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Intergovernmental Panel on Climate Change. <http://www.climatechange2013.org/>.
- ISHIDA, A., NAKANO, T., SEKIKAWA, S., MARUTA, E. et MASUZAWA, T. (2001). Diurnal changes in needle gas exchange in alpine *Pinus pumila* during snow-melting and summer seasons. *Ecological Research*, 16(1):107–116. doi : 10.1046/j.1440-1703.2001.00376.x.
- IWATA, H., HARAZONO, Y. et UEYAMA, M. (2012). The role of permafrost in water exchange of a black spruce forest in Interior Alaska. *Agricultural and Forest Meteorology*, 161:107–115. doi : 10.1016/j.agrformet.2012.03.017.
- JIN, H. et EKLUNDH, L. (2014). A physically based vegetation index for improved monitoring of plant phenology. *Remote Sensing of Environment*, 152:512–525. doi : 10.1016/j.rse.2014.07.010.
- JIN, H., JÖNSSON, A. M., BOLMGREN, K., LANGVALL, O. et EKLUNDH, L. (2017). Disentangling remotely-sensed plant phenology and snow seasonality at northern Europe using MODIS and the plant phenology index. *Remote Sensing of Environment*, 198:203–212. doi : 10.1016/j.rse.2017.06.015.

- JÖNSSON, A. M., EKLUNDH, L., HELLSTRÖM, M., BÄRRING, L. et JÖNSSON, P. (2010). Annual changes in MODIS vegetation indices of Swedish coniferous forests in relation to snow dynamics and tree phenology. *Remote Sensing of Environment*, 114(11):2719–2730. doi : 0.1016/j.rse.2010.06.005.
- JÖRESKOG, K. G. (1970). A general method for estimating a linear structural equation system. *ETS Research Bulletin Series*, 1970(2):i–41. doi : 10.1002/j.2333-8504.1970.tb00783.x.
- KARKAUSKAITE, P., TAGESSON, T. et FENSHOLT, R. (2017). Evaluation of the plant phenology index (PPI), NDVI and EVI for start-of-season trend analysis of the Northern Hemisphere boreal zone. *Remote Sensing*, 9(5):485. doi : 10.3390/rs9050485.
- KASISCHKE, E. S. (2000). Boreal ecosystems in the global carbon cycle. In KASISCHKE, E. S. et STOCKS, B. J., éditeurs : *Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest*, pages 19–30. Springer.
- KIM, Y., KIMBALL, J., ZHANG, K. et McDONALD, K. (2012). Satellite detection of increasing Northern Hemisphere non-frozen seasons from 1979 to 2008 : Implications for regional vegetation growth. *Remote Sensing of Environment*, 121:472–487. doi : 10.1016/j.rse.2012.02.014.
- KLJUN, N., BLACK, T. A., GRIFFIS, T. J., BARR, A., GAUMONT-GUAY, D., MORGENSTERN, K., McCAUGHEY, J. et NESIC, Z. (2006). Response of net ecosystem productivity of three boreal forest stands to drought. *Ecosystems*, 9(7):1128–1144. doi : 10.1007/s10021-005-0082-x.
- KOBAYASHI, H., YUNUS, A. P., NAGAI, S., SUGIURA, K., KIM, Y., VAN DAM, B., NAGANO, H., ZONA, D., HARAZONO, Y., BRET-HARTE, M. S., ICHII, K., IKAWA, H., IWATA, H., OECHEL, W. C., UEYAMA, M. et SUZUKI, R. (2016). Latitudinal gradient of spruce forest understory and tundra phenology in Alaska as observed from satellite and ground-based data. *Remote Sensing of Environment*, 177:160–170. doi : 10.1016/j.rse.2016.02.020.
- KOEBSCH, F., SONNENTAG, O., JÄRVEOJA, J., PELTONIEMI, M., ALEKSEYCHIK, P., AURELA, M., ARSLAN, A. N., DINSMORE, K., GIANELLE, D., HELFTER, C., JACKOWICZ-KORCZYNSKI, M., KORRENSALO, A., LEITH, F., LINKOSALMI, M., LOHILA, A., LUND, M., MADDISON, M., MAMMARELLA, I., MANDER, Ü., MINKKINEN, K., PICKARD, A., PULLENS, J. W. M., TUUTTILA, E.-S., NILSSON, M. B. et PEICHL, M. (2020). Refining the role of phenology in regulating gross ecosystem productivity across European peatlands. *Global Change Biology*, 26(2):876–887.
- KURZ, W. A., SHAW, C., BOISVENUE, C., STINSON, G., METSARANTA, J., LECKIE, D., DYK, A., SMYTH, C. et NEILSON, E. (2013). Carbon in Canada’s boreal forest — a synthesis. *Environmental Reviews*, 21(4):260–292. doi : 10.1139/er-2013-0041.

- LAWRENCE, D. M., FISHER, R. A., KOVEN, C. D., OLESON, K. W., SWENSON, S. C., BONAN, G., COLLIER, N., GHIMIRE, B., van KAMPENHOUT, L., KENNEDY, D. *et al.* (2019). The Community Land Model version 5 : Description of new features, benchmarking, and impact of forcing uncertainty. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 11(12):4245–4287. doi : 10.1029/2018MS001583.
- LAWRENCE, D. M. et SLATER, A. G. (2010). The contribution of snow condition trends to future ground climate. *Climate Dynamics*, 34(7-8):969–981. doi : 10.1007/s00382-009-0537-4.
- LEFCHECK, J. S. (2016). piecewiseSEM : Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5):573–579. doi : 10.1111/2041-210X.12512.
- MALHI, Y., BALDOCCHI, D. D. et JARVIS, P. G. (1999). The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell and Environment*, 22(6):715–740. doi : 10.1046/j.1365-3040.1999.00453.x.
- MATLAB (2018). 9.5.0.944444 (2018b). The MathWorks Inc. Matlack, Massachusetts, USA.
- MELTON, J. et ARORA, V. (2016). Competition between plant functional types in the Canadian Terrestrial Ecosystem Model (CTEM) v. 2.0. *Geoscientific Model Development*, 9(1):323. doi : 10.5194/gmd-9-323-2016.
- MILAKOVSKY, B., FREY, B. et JAMES, T. (2012). Carbon Dynamics in the Boreal Forest. In ASHTON, M. S., TYRRELL, M. L., SPALDING, D. et GENTRY, B., éditeurs : *Managing Forest Carbon in a Changing Climate*, pages 109–135. Springer Netherlands. doi : 10.1007/978-94-007-2232-3_6.
- MOOD, A. M. (1969). Macro-analysis of the American educational system. *Operations Research*, 17(5):770–784. doi : 10.1287/opre.17.5.770.
- MÜLLER, P., LI, X.-P. et NIYOGI, K. K. (2001). Non-photochemical quenching. a response to excess light energy. *Plant physiology*, 125(4):1558–1566. doi : 10.1104/pp.125.4.1558.
- NEWTON, R. et SPURRELL, D. (1967). A development of multiple regression for the analysis of routine data. *Journal of the Royal Statistical Society : Series C (Applied Statistics)*, 16(1):51–64. doi : 10.2307/2985237.
- NILSSON, S., SHVIDENKO, A., STOLBOVOI, V., GLUCK, M., JONAS, M. et OBERSTEINER, M. (2000). Full carbon account for Russia. *International Institute for Applied Systems Analysis Interim Report IR-00-021*.

- NIMON, K., LEWIS, M., KANE, R. et HAYNES, R. M. (2008). An R package to compute commonality coefficients in the multiple regression case : An introduction to the package and a practical example. *Behavior Research Methods*, 40(2):457–466. doi : 10.3758/BRM.40.2.457.
- ORNL DAAC (2018). MODIS and VIIRS land products global subsetting and visualization tool. ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee, USA. Accessed June 10, 2020. Subset obtained for MCD43A4 product at various sites in Spatial Range : N=65.12, S=49.49, E=74.34W, W=147.86W, time period : 2000 to 2020, and subset size : 0.5 x 0.5 km. doi : 10.3334/ORNL-DAAC/1379.
- PAN, Y., BIRDSEY, R. A., FANG, J., HOUGHTON, R., KAUPPI, P. E., KURZ, W. A., PHILLIPS, O. L., SHVIDENKO, A., LEWIS, S. L., CANADELL, J. G., CIAIS, P., JACKSON, R. B., PACALA, S. W., MCGUIRE, A. D., PIAO, S., RAUTIAINEN, A., SITCH, S. et HAYES, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world’s forests. *Science*, 333(6045):988–993. doi : 10.1126/science.1201609.
- PARAZOO, N. C., ARNETH, A., PUGH, T. A., SMITH, B., STEINER, N., LUUS, K., COMMANE, R., BENMERGUI, J., STOFFERAHN, E., LIU, J., RÖDENBECK, C., KAWA, R., EUSKIRCHEN, E., ZONA, D., ARNDT, K., OECHEL, W. et MILLER, C. (2018). Spring photosynthetic onset and net CO₂ uptake in Alaska triggered by landscape thawing. *Global Change Biology*, 24(8):3416–3435. doi : 10.1111/gcb.14283.
- PIAO, S., CIAIS, P., FRIEDLINGSTEIN, P., PEYLIN, P., REICHSTEIN, M., LUYSSAERT, S., MARGOLIS, H., FANG, J., BARR, A., CHEN, A., GRELE, A., HOLLINGER, D. Y., LAURILA, T., LINDROTH, A., RICHARDSON, A. D. et VESALA, T. (2008). Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature*, 451(7174):49–52. doi : 10.1038/nature06444.
- PULLIAINEN, J., AURELA, M., LAURILA, T., AALTO, T., TAKALA, M., SALMINEN, M., KULMALA, M., BARR, A., HEIMANN, M., LINDROTH, A., LAAKSONEN, A., DERKSEN, C., MÄKELÄ, A., MARKKANEN, T., LEMMETYINEN, J., SUSILUOTO, J., DENGEL, S., MAMMARELLA, I., TUOVINEN, J.-P. et VESALA, T. (2017). Early snowmelt significantly enhances boreal springtime carbon uptake. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(42):11081–11086. doi : 10.1073/pnas.1707889114.
- RAY-MUKHERJEE, J., NIMON, K., MUKHERJEE, S., MORRIS, D. W., SLOTOW, R. et HAMER, M. (2014). Using commonality analysis in multiple regressions : a tool to decompose regression effects in the face of multicollinearity. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4):320–328. doi : 10.1111/2041-210X.12166.
- REICH, P. B. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum : a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2):275–301. doi : 10.1111/1365-2745.12211.

- REICH, P. B., SENDALL, K. M., STEFANSKI, A., RICH, R. L., HOBBIE, S. E. et MONTGOMERY, R. A. (2018). Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture. *Nature*, 562(7726):263–267. doi : 10.1038/s41586-018-0582-4.
- REICHSTEIN, M., FALGE, E., BALDOCCHI, D., PAPALE, D., AUBINET, M., BERBIGIER, P., BERNHOFER, C., BUCHMANN, N., GILMANOV, T., GRANIER, A., GRÜNWARD, T., HAVRÁNKOVÁ, K., ILVESNIEMI, H., JANOUS, D., KNOHL, A., LAURILA, T., LOHILA, A., LOUSTAU, D., MATTEUCCI, G., MEYERS, T., MIGLIETTA, F., OURCIVAL, J.-M., PUMPANEN, J., RAMBAL, S., ROTENBERG, E., SANZ, M., TENHUNEN, J., SEUFERT, G., VACCARI, F., VESALA, T., YAKIR, D. et VALENTINI, R. (2005). On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration : review and improved algorithm. *Global change biology*, 11(9):1424–1439. doi : 10.1111/j.1365-2486.2005.001002.x.
- RICHARDSON, A. D., BLACK, T. A., CIAIS, P., DELBART, N., FRIEDL, M. A., GOBRON, N., HOLLINGER, D. Y., KUTSCH, W. L., LONGDOZ, B., LUYSSAERT, S., MIGLIAVACCA, M., MONTAGNANI, L., WILLIAM MUNGER, J., MOORS, E., PIAO, S., REBMAN, C., REICHSTEIN, M., SAIGUSA, N., TOMELLERI, E., VARGAS, R. et VARLAGIN, A. (2010). Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1555):3227–3246. doi : 10.1098/rstb.2010.0102.
- SCHAAF, C. et WANG, Z. (2015). MCD43A4 MODIS/Terra+Aqua BRDF/Albedo Nadir BRDF Adjusted RefDaily L3 Global - 500m V006. *NASA EOSDIS Land Processes DAAC*. doi : 10.5067/MODIS/MCD43A4.006.
- SEIBOLD, D. R. et MCPHEE, R. D. (1979). Commonality analysis : A method for decomposing explained variance in multiple regression analyses. *Human Communication Research*, 5(4):355–365. doi : 10.1111/j.1468-2958.1979.tb00649.x.
- SNIDERHAN, A. E., MCNICKLE, G. G. et BALTZER, J. L. (2018). Assessing local adaptation vs. plasticity under different resource conditions in seedlings of a dominant boreal tree species. *AOB Plants*, 10(1):ply004.
- SNYDER, P., DELIRE, C. et FOLEY, J. (2004). Evaluating the influence of different vegetation biomes on the global climate. *Climate Dynamics*, 23(3-4):279–302. doi : 10.1007/s00382-004-0430-0.
- STARR, G. et OBERBAUER, S. F. (2003). Photosynthesis of arctic evergreens under snow : implications for tundra ecosystem carbon balance. *Ecology*, 84(6):1415–1420. doi : 10.1890/02-3154.

- STRAND, M. et ÖQUIST, G. (1985). Inhibition of photosynthesis by freezing temperatures and high light levels in cold-acclimated seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris*)-I. effects on the light-limited and light-saturated rates of CO₂ assimilation. *Physiologia Plantarum*, 64(4):425–430. doi : 10.1111/j.1399-3054.1985.tb08517.x.
- SUNI, T., BERNINGER, F., MARKKANEN, T., KERONEN, P., RANNIK, U. et VESALA, T. (2003a). Interannual variability and timing of growing-season CO₂ exchange in a boreal forest. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 108(D9):4265–4272. doi : 10.1029/2002JD002381.
- SUNI, T., BERNINGER, F., VESALA, T., MARKKANEN, T., HARI, P., MAKELA, A., ILVESNIEMI, H., HANNINEN, H., NIKINMAA, E., HUTTULA, T., LAURILA, T., AURELA, M., GRELE, A., LINDROTH, A., ARNETH, A., SHIBISTOVA, O. et LLOYD, J. (2003b). Air temperature triggers the recovery of evergreen boreal forest photosynthesis in spring. *Global Change Biology*, 9(10):1410–1426. doi : 10.1046/j.1365-2486.2003.00597.x.
- TAIZ, L. et ZEIGER, E. (2002). *Plant Physiology. 3rd*. Sinauer Associates.
- TEAM, R. C. (2018). R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- TUCKER, C. J. (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 8(2):127–150. doi : 10.1016/0034-4257(79)90013-0.
- UEYAMA, M., IWATA, H. et HARAZONO, Y. (2014). Autumn warming reduces the CO₂ sink of a black spruce forest in interior Alaska based on a nine-year eddy covariance measurement. *Global Change Biology*, 20(4):1161–1173. doi : 10.1111/gcb.12434.
- U.S. NATIONAL ICE CENTER (2008). IMS Daily Northern Hemisphere Snow and Ice Analysis at 1 km, 4 km, and 24 km Resolutions, Version 1. NSIDC : National Snow and Ice Data Center. Boulder, Colorado USA. doi : 10.7265/N52R3PMC. Accessed June 9 2020.
- VIERECK, L. A. et JOHNSTON, W. F. (1990). *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. In BURNS, R. M. et HONKALA, B. H., éditeurs : *Silvics of North America. Vol. 1. Conifers*, Agricultural Handbook 654, pages 227–237. U.S. Department of Agriculture, Forest Service.
- WALKER, X., ROGERS, B., VERAVERBEKE, S., JOHNSTONE, J., BALTZER, J., BARRETT, K., BOURGEOU-CHAVEZ, L., DAY, N., de GROOT, W., DIELEMAN, C. *et al.* (2020). Fuel availability not fire weather controls boreal wildfire severity and carbon emissions. *Nature Climate Change*, pages 1–7. doi : 10.1038/s41558-020-00920-8.

- WANG, S., ZHANG, L., HUANG, C. et QIAO, N. (2017). An NDVI-based vegetation phenology is improved to be more consistent with photosynthesis dynamics through applying a light use efficiency model over boreal high-latitude forests. *Remote Sensing*, 9(7):695. doi : 10.3390/rs9070695.
- WARREN, R. K., PAPPAS, C., HELBIG, M., CHASMER, L. E., BERG, A. A., BALTZER, J. L., QUINTON, W. L. et SONNENTAG, O. (2018). Minor contribution of overstorey transpiration to landscape evapotranspiration in boreal permafrost peatlands. *Ecohydrology*, 11(5):e1975. doi : 10.1002/eco.1975.
- WAY, D. A. (2011). Tree phenology responses to warming : spring forward, fall back? *Tree Physiology*, 31(5):469–471. doi : 10.1093/treephys/tpr044.
- WAY, D. A. et MONTGOMERY, R. A. (2015). Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world : Photoperiod limits on tree climate responses. *Plant, Cell & Environment*, 38(9):1725–1736. doi : 10.1111/pce.12431.
- WEST, P. C., NARISMA, G. T., BARFORD, C. C., KUCHARIK, C. J. et FOLEY, J. A. (2011). An alternative approach for quantifying climate regulation by ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(2):126–133. doi : 10.1890/090015.
- WOLD, H. (1975). Path models with latent variables : The NIPALS approach. In *Quantitative sociology*, pages 307–357. doi : 10.1016/B978-0-12-103950-9.50017-4.
- WRIGHT, I. J., REICH, P. B., CORNELISSEN, J. H., FALSTER, D. S., GARNIER, E., HIKOSAKA, K., LAMONT, B. B., LEE, W., OLEKSYN, J., OSADA, N., POORTER, H., VILLAR, R., WARTON, D. I. et WESTOBY, M. (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New phytologist*, 166(2):485–496. doi : 10.1111/j.1469-8137.2005.01349.x.
- WRIGHT, S. (1921). Correlation and causation. *Journal of Agricultural Research*, 20:557–580.
- WU, C., PENG, D., SOUDANI, K., SIEBICKE, L., GOUGH, C. M., ARAIN, M. A., BOHRER, G., LAFLEUR, P. M., PEICHL, M., GONSAMO, A., XU, S., FANG, B. et GE, Q. (2017). Land surface phenology derived from normalized difference vegetation index (NDVI) at global FLUXNET sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 233:171–182. doi : 10.1016/j.agrformet.2016.11.193.
- ZHANG, X., FRIEDL, M. A., SCHAAF, C. B., STRAHLER, A. H., HODGES, J. C., GAO, F., REED, B. C. et HUETE, A. (2003). Monitoring vegetation phenology using MODIS. *Remote sensing of environment*, 84(3):471–475. doi : 10.1016/S0034-4257(02)00135-9.

ZHANG, Y., PARAZOO, N. C., WILLIAMS, A. P., ZHOU, S. et GENTINE, P. (2019). Large and projected strengthening moisture limitation on end-of-season photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(17):9216–9222. doi : 10.1073/pnas.1914436117.

Annexe A - Indices de végétation

Les indices de végétation sont dérivés de mesures radiométriques, sans dimension physique, qui indiquent des stades de développement de la végétation ou de la biomasse verte (Huete et al, 1994). Différents indices de végétation sont produits par la combinaison de réflectances spectrales (ρ) provenant de différentes bandes spectrales.

Indice de végétation par différence normalisée (NDVI, de l'anglais *normalized difference vegetation index*)

Le NDVI (Tucker, 1979) est un indice de végétation qui utilise les réflectances spectrales dans le rouge et le proche infrarouge (PIR) et décrit un ratio normalisé entre ces deux réflectances :

$$NDVI = \frac{\rho_{PIR} - \rho_{rouge}}{\rho_{PIR} + \rho_{rouge}} \quad (1)$$

***Enhanced vegetation index* (EVI)**

L'EVI (Huete *et al.*, 1997) est une modification du NDVI, développé dans le but de réduire les influences atmosphériques et le bruit provenant du sol :

$$EVI = G \times \frac{\rho_{PIR} - \rho_{rouge}}{\rho_{PIR} + C_1 \times \rho_{rouge} - C_2 \times \rho_{bleu} + L} \quad (2)$$

où G est un facteur de gain, L est l'ajustement lié à l'arrière-plan de la canopée et C_1 et C_2 sont les coefficients associés aux corrections atmosphériques (Huete *et al.*, 2002). Dans les produits de MODIS, ces coefficients sont fixés à $G = 2,5$, $L = 1$, $C_1 = 6$ et $C_2 = 7,5$ (Huete *et al.*, 1997).

***Chlorophyll/carotenoid index* (CCI)**

Le CCI (Gamon *et al.*, 2016) a été développé dans le but de mieux caractériser les forêts de conifères, qui subissent des changements annuels moins prononcés que les forêts de décidus. Le CCI est un ratio normalisé entre les réflectances de bandes spectrales qui sont des indicateurs du ratio chlorophylle/caroténoïde dans la végétation (bandes 1 et 11 de MODIS) :

$$CCI = \frac{\rho_{B11} - \rho_{B1}}{\rho_{B11} + \rho_{B1}} \quad (3)$$

Phenology plant index (PPI)

Le suivi de la végétation par télédétection dans les zones froides, où de la neige saisonnière est présente, se fait difficilement en utilisant le NDVI, l'EVI ou le CCI. Le signal de ces indices à l'automne et au printemps est majoritairement contrôlé par l'apparition et la fonte de la neige au sol, respectivement. C'est dans le but de contourner cette difficulté que le PPI (Jin et Eklundh, 2014) a été développé. Le PPI s'exprime comme suit :

$$PPI = -K \times \ln \frac{M - DVI}{M - DVI_S} \quad (4)$$

où le DVI (*difference vegetation index*) est la différence entre les réflectances du PIR et du rouge, le DVI_S est le DVI du sol, défini empiriquement par la valeur 0,09 (Karkauskaite *et al.*, 2017). M est la valeur maximale de DVI pour un site d'étude donné. K est un facteur de gain :

$$K = \frac{0.25 \cos(\theta)}{(1 - d_c)G + d_c \cos(\theta)} \cdot \frac{1 + M}{1 - M} \quad (5)$$

où θ est l'angle zénithal du soleil au midi, G est une fonction géométrique de la distribution angulaire des feuilles - définie à 0,5 (Karkauskaite *et al.*, 2017) - et d_c est la fraction du rayonnement solaire diffus pour un angle zénithal solaire donné. Pour un ciel éclairé et une atmosphère standard, d_c s'exprime comme suit :

$$d_c = 0.0336 + \frac{0.0477}{\cos(\theta)} \quad (6)$$