



Gembloux Agro-Bio Tech
Université de Liège



FÉDÉRATION WALLONIE-BRUXELLES

ACADEMIE UNIVERSITAIRE WALLONIE-EUROPE

UNIVERSITÉ DE LIÈGE GEMBOUX AGRO BIO TECH

DYNAMIQUE DES FLUX DE CARBONE ENTRE L'ATMOSPHERE ET DES ÉCOSYSTÈMES OUEST-AFRICAINS : CAS DES FORÊTS ET SAVANES SOUS CLIMAT SOUDANIEN AU BENIN

Expédit Evariste AGO

Dissertation présentée en vue de l'obtention du grade de
Docteur en Sciences Agronomiques et Ingénierie Biologique

Promoteur : Marc AUBINET, Professeur Ordinaire
Université de Liège Gembloux Agro-Bio-Tech (ULg)
Belgique

Co-Promoteur : Euloge Kossi AGBOSSOU, Professeur Titulaire (CAMES)
Université d'Abomey-Calavi (UAC)
Benin

Année 2016



TABLE DES MATIÈRES

Table des matières	2
Résumé	3
Summary	4
Dédicace.....	6
Remerciements	7
Avant propos	10
Introduction générale	11
1. Contexte global	12
2. Objectifs, hypothèses et structuration de la thèse	16
Chapitre 1: Revue bibliographique : Cadres conceptuel, géographique et scientifique de l'étude ..	21
Chapitre 2: Mesure des flux de CO ₂ à l'interface écosystèmes-atmosphère : Dispositif expérimental, traitement et analyse des données	33
Chapitre 3 (Article 1): Mesure des flux de CO ₂ et séquestration de carbone dans les écosystèmes terrestres ouest-africains (Synthèse Bibliographique).....	60
Chapitre 4 (Article 2): Long term observations of carbon dioxide exchange over cultivated savanna under a Sudanian climate in Benin (West Africa).....	77
Chapitre 5 (Article 3): Carbon dioxide fluxes from a degraded woodland in West Africa and their responses to main environmental factors	92
Chapitre 6 (Article 4): Response of CO ₂ fluxes and productivity to water relations in two contrasting ecosystems in northern Benin (West Africa).....	110
Chapitre 7: Discussion générale	145
1. Dynamique spatiale des flux de CO ₂ annuels dans les écosystèmes ouest-africains et les principales variables conductrices.....	146
2. Quantification et dynamique temporelle des flux de CO ₂ échangés par les trois écosystèmes investigués sous climat soudanien au Bénin.	148
3. Réponses des flux de CO ₂ échangés par les trois écosystèmes investigués sous climat soudanien au Bénin aux principaux facteurs climatiques	152
Conclusion générale et perspectives...	158
Références bibliographiques	163

Ago Expédit Evariste (2016). *Dynamique des flux de carbone entre l'atmosphère et des écosystèmes ouest-africains : cas des forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin*. Thèse de doctorat. Université de Liège – Gembloux Agro Bio Tech, Belgique, 184 p.

Résumé

En Afrique de l'Ouest comme ailleurs dans d'autres régions du monde, les écosystèmes naturels et anthropisés constituent les principales sources d'énergie, de bois d'oeuvre et de fourrage. Ces écosystèmes se comportent probablement comme des puits de carbone, mais très peu d'études ont analysé les échanges de CO₂ entre l'atmosphère et ceux-ci. La préservation de ces écosystèmes s'avère pourtant indispensable pour toute politique d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre, surtout le CO₂. Cette thèse a porté sur l'analyse des flux de CO₂ dans trois types contrastés d'écosystème sous climat soudanien au Bénin. Il s'agit spécifiquement d'une forêt claire cultivée, d'une forêt claire classée et d'une savane cultivée dans le bassin versant de la Donga.

Les flux de CO₂ ont été mesurés par le système d'eddy-covariance placé au dessus de la canopée. Les mesures ont couvert des périodes variables de 17 mois (forêt claire cultivée), 18 mois (forêt claire classée) et 29 mois (savane cultivée). Les trois sites font partie intégrante de l'observatoire hydro-météorologique AMMA-CATCH et du projet national Ouémé 2025. Les mesures des flux de CO₂ ont été complétées par un inventaire sommaire des espèces dominant les sites et par des mesures météorologiques. L'analyse des flux a été faite sur la base des deux saisons imposées par le cycle de la mousson ouest-africaine. Les échelles spatiales (locale et régionale) et temporelles (journalière, saisonnière, annuelle, inter-annuelle) ont été considérées selon les sites.

L'eau était le principal facteur contrôlant la dynamique des écosystèmes terrestres ouest-africains. En condition du jour, le rayonnement était la principale variable conductrice des flux nets de CO₂. En dehors du contrôle de la radiation, une relation claire a été observée entre les flux nets de CO₂ et la conductance de la canopée. Un faible impact du déficit de saturation sur les flux nets a été trouvé, en particulier dans l'après midi. L'humidité du sol était le principal facteur qui contrôle la respiration de l'écosystème. Cependant, aucune dépendance claire n'a été trouvée entre la respiration de l'écosystème et la température à l'échelle horaire. Après une longue période sèche, la respiration augmentait immédiatement en réaction aux premières pluies significatives. Les flux de CO₂ et les caractéristiques de la forêt classée étaient toujours supérieurs aux échelles journalière et saisonnière à ceux de la savane cultivée quelle que soit la période.

A l'échelle annuelle, pendant que la forêt classée (Bellefoungou) et la savane cultivée (Nalohou) séquestraient respectivement en moyenne 640 ± 50 et 232 ± 27 g C m⁻² en considérant la période de mesure, la forêt cultivée (Nangatchori) était en équilibre avec 29 ± 16 g C m⁻². Globalement, les trois écosystèmes investigués étaient plus efficaces dans l'utilisation de l'eau dans la matinée et la saison humide que l'après midi et la saison sèche.

Enfin, l'étude a révélé que la variabilité inter-annuelle de la séquestration de carbone par la savane cultivée était principalement contrôlée par la variabilité de la respiration de l'écosystème en réaction à la variation de l'humidité du sol.

Mots clés: Eddy-covariance, Forêt claire, Savane, Flux de carbone, Bénin, Afrique de l'Ouest, Séquestration annuelle.

Ago Expédit Evariste (2016). *Dynamic of carbon fluxes between the atmosphere and some West African ecosystems : a case study of forests and savannah under a Sudanian climate in Benin.*

PhD thesis. University of Liege – Gembloux Agro Bio Tech, Belgium, 184 p.

Summary

In West Africa as elsewhere in other parts of the world, natural and anthropogenic ecosystems are the main sources for energy, building poles and livestock fodder. They probably behave like some nets carbon sinks, but there are only few studies that have focused on their carbon exchanges with the atmosphere. Preserving terrestrial ecosystems has proven essential to any emissions mitigation policy of green house gases, notably CO₂. This thesis focuses on the analysis of the CO₂ fluxes in three contrasting types of the ecosystem under a Sudanian climate in Benin. Specifically, it was a cultivated forest, a protected forest and a cultivated savannah.

Turbulent CO₂ fluxes were measured by an eddy-covariance system placed above the ecosystems. The measurements were made during variable periods of 17 months (cultivated forest), 18 months (protected forest) and 29 months (cultivated savannah). The three studied sites have been equipped by the hydro-meteorological observatory AMMA-CATCH and the national project Ouémé 2025. The CO₂ fluxes data were completed by some meteorological measurements and by an inventory of dominating species the three sites. Fluxes were examined on the basis of the two main seasons imposed by the cycle of West African Monsoon. The spatial (local and regional) and temporal (hour, seasonal, annual and inter-annual) scales were considered according to the sites.

Water was the main factor controlling the dynamic of the terrestrial West African ecosystems. In the day conditions, the radiation was the main driving variable of the net CO₂ fluxes. Besides that radiation control, a clear relationship was observed between the net CO₂ fluxes and the canopy conductance. A limited impact of saturation deficit was observed, notably during the afternoon. The soil moisture was the main factor governing the ecosystem respiration. However, no clear dependency of the ecosystem respiration on the temperature was observed at hourly scale. After long dry periods, the ecosystem respiration increased immediately in response to the first significant rains. The CO₂ fluxes and the characteristics of the protected forest were always higher than those of the cultivated savannah at the daily and seasonal scales.

At the annual scale, while the protected forest (Bellefoungou) and cultivated savannah (Nalohou) sequestered an average of 640 ± 50 and 232 ± 27 g C m⁻², respectively considering the period of the measurements, the cultivated forest was in equilibrium with 29 ± 16 g C m⁻². Overall, the three studied ecosystems were more efficient during morning and wet season than during afternoon and dry season.

Finally, this study revealed that the inter-annual variability of the carbon sequestration by the cultivated savannah was mainly controlled by the ecosystem respiration variability in relation to the soil water content variation.

Key words: Eddy-covariance, Forest, Savannah, Carbon flux, Benin, West Africa, Annual sequestration.

Copyright. Aux termes de la loi belge du 30 juin 1994, sur le droit d'auteur et les droits voisins, seul l'auteur a le droit de reproduire partiellement ou complètement cet ouvrage de quelque façon et forme que ce soit ou d'en autoriser la reproduction partielle ou complète de quelque manière et sous quelque forme que ce soit. Toute photocopie ou reproduction sous autre forme est donc faite en violation de la dite loi et des modifications ultérieures.

Dédicace

A

Ma maman Justine Koffi Ago qui nous a quittés il y a maintenant dix huit ans.

Remerciements

En ce moment où j'arrive au terme de mes études de doctorat qui ont été globalement de bons moments d'exploration humaine et scientifique mais également un parcours semé d'embûches et d'énormes épreuves complexes, c'est un plaisir pour moi de remercier toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont inlassablement oeuvré à l'aboutissement de cette thèse.

Ces travaux de recherche ont tout d'abord été rendus possibles grâce à la franche collaboration entre l'axe Echanges Ecosystèmes-Atmosphère du département Biosystem Engineering (BIOSE) de l'Université de Liège Gembloux Agro Bio Tech (Belgique), le Laboratoire d'Hydraulique et de Maîtrise de l'Eau du département d'Aménagement et de Gestion de l'Environnement (AGE) de la Faculté des Sciences Agronomiques (FSA) de l'Université d'Abomey-Calavi (Bénin) et les Laboratoires d'étude des Transferts en Hydrologie et Environnement (LTHE) et d'Aérologie (LA) respectivement des Universités Grenoble Alpes et de Toulouse (France). La mise en commun des expériences et des compétences, la disponibilité et la franche complémentarité des acteurs ont été pour moi d'une grande richesse de courage, de persévérance et de rigueur pour significativement progresser dans ce travail. C'est pour cette raison que je tiens très sincèrement à remercier :

- le Professeur **Marc Aubinet**, promoteur de cette thèse de doctorat, qui a beaucoup contribué à son aboutissement à travers son initiation à l'esprit d'initiative, à la rigueur scientifique et à la rédaction d'articles scientifiques en vue de la valorisation de mes travaux de recherche. Je me rappelle encore de la fin de mes études spécialisées en Gestion des Risques Naturels à la Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (FUSAGx) en 2005. Il avait accepté sans ambage m'encadrer en thèse, mais avait en même temps posé la question de savoir s'il existait des mesures de flux de CO₂ qui étaient effectuées dans des écosystèmes au Bénin? Il a fallu attendre l'année 2008 pendant la conférence internationale organisée par le projet CarboAfrica à Accra au Ghana pour avoir la réponse à cette préoccupation primordiale. Sa très grande expérience dans le domaine de la recherche des échanges écosystèmes-atmosphère et des flux, notamment avec la méthode d'eddy-covariance m'a permis d'acquérir une expérience très enrichissante et pertinente dans le contexte actuel des changements climatiques. Je lui exprime ici toute ma reconnaissance non seulement pour son aide, son soutien, ses nombreuses relectures et ses fructueuses discussions mais également sa confiance et cet apprentissage intéressant. Je voudrais préciser que je suis le tout premier doctorant originaire d'un pays du sud qu'il a encadré et avec beaucoup de ferveur sur la thématique des échanges de CO₂ entre l'atmosphère et les écosystèmes terrestres africains.

- le Professeur **Euloge Kossi Agbossou**, co-promoteur de cette thèse, qui n'a ménagé aucun effort pour son heureux aboutissement. Il a beaucoup contribué à l'amélioration de ce travail de doctorat par ses multiples relectures, conseils, commentaires, suggestions et orientations scientifiques. Je le prie d'accepter ici mes reconnaissances non seulement pour son soutien indefectible mais aussi la confiance qu'il m'a toujours accordée depuis maintenant une vingtaine d'années, du début de ma formation d'Ingénieur Agronome à la Faculté des Sciences Agronomiques (FSA) de l'Université Nationale du Bénin (actuelle Université d'Abomey-Calavi) à ce jour.

- le Professeur **Roger Paul** et Dr **Pierre Ozer**, Présidents de mon Comité de thèse, qui n'ont cessé de me soutenir et de m'encourager depuis 2004 qu'ils ont eu l'occasion de me connaître davantage au cours de ma formation en Gestion des Risques Naturels. Je me souviens encore des nombreux conseils, stratégies et franches discussions avec Dr. **Pierre Ozer** aussi bien en Belgique qu'au Bénin. Veuillez trouver ici toute la reconnaissance et la confirmation de votre sympathie pour l'Afrique, surtout le Bénin pour lequel vous ne cessez de contribuer au développement scientifique de façon significative.

Je tiens à exprimer très sincèrement ma gratitude aux éminents membres de mon jury et de mon comité de thèse pour leur précieux temps qu'ils ont constamment consacré à l'examen du présent manuscrit de la thèse, de mes différents rapports et sollicitations.

J'exprime mes très vifs remerciements à **Valerie Le Dantec** de CESBIO Toulouse pour m'avoir confirmé en 2008 à Accra au Ghana l'information capitale de la présente thèse qui est l'effectivité des mesures de flux par la technique d'eddy-covariance commencées en 2005, 2007 et 2008 sur trois sites contrastés (forêt claire cultivée, savane cultivée et forêt claire classée) au nord-ouest du Bénin. C'est également elle qui m'avait mis en contact avec **Dominique Serça** et **Sylvie Galle** qui sont les principaux responsables des trois sites de mesure des flux turbulents équipés dans le cadre de l'observatoire AMMA-CATCH et du projet national Ouémé 2025.

Ma profonde reconnaissance va aussi à **Sylvie Galle**, **Jean Martial Cohard** et **Dominique Serça** des Universités Grenoble Alpes et de Toulouse en France, qui ont franchement et spontanément accepté collaborer avec le Laboratoire d'Hydraulique et de Maîtrise de l'Eau de l'Université d'Abomey-Calavi au Bénin et l'axe Echanges Ecosystèmes-Atmosphère de l'Université de Liège Gembloux Agro Bio Tech en Belgique. Ils ont accepté que j'analyse les données des flux de CO₂ mesurés sur les trois sites concernés dans le cadre de la présente étude. Je me souviens encore des nombreuses séances de travail et de discussions que nous avons eu à Grenoble en France et sur les stations de mesure des flux au Bénin, et également des nombreux échanges par mails.

Je ne finirai pas d'exprimer ma profonde gratitude aux collègues **Marianne Bouton** et **Giovanni Solerno** qui, en dehors des relations professionnelles, m'ont apporté tout le soutien franc, fraternel et familial nécessaire pendant mes séjours en Belgique pour l'atteinte de mes objectifs essentiels.

Je voudrais chaleureusement remercier tout le personnel, les collaborateurs, les doctorants et les docteurs de l'axe Echanges Ecosystèmes-Atmosphère de l'Université de Liège Gembloux Agro Bio Tech que j'ai côtoyés tout au long de ces années et qui m'ont beaucoup aidé avec franchise dans une excellente ambiance. Il s'agit particulièrement de **Bernard Heinesch**, **Anne De Ligne**, **Ossénatou Mamadou**, **Bernard Longdoz**, **Quentin Laffineur**, **Christine Moureaux**, **Pauline Buysse**, **Elisabeth Jerome**, **Stéphanie Goffin**, **Delphine Dufranne**, **Pierre Dumortier**, **Aurelie Bachy**, **Quentin Hurdebise**, **Katia Berghmans**, **Michel Yernaux**, **Alain Debacq**, **Henri Chopin**, **Frédéric Wilmus**.

Il me serait difficile d'oublier de remercier très chaleureusement mes collègues, compatriotes et amis qui ne m'ont marchandé un seul instant leur soutien et leur aide tout au long de ce projet. Je voudrais nommer **Romain Kakaï Glèlè**, **Elie Montchowui**, **Achille Assogbadjo**, **Kasso Dainou**, **Yvon Hountondji**, **Belarmain Fandohan**, **Sylvain Kpénavou**, **Espérance Zossou**, **Bienvenu Kambashi**, **Gervais Assogba**, **Djafarou Abdoulaye**, **Félicien Tosso**, **Armel Donkpegan**, **Jules Sogba-Goh**, **Martial Bonou** et tous ceux dont les noms ne sont pas cités ici.

Ce travail n'aurait pas pu aboutir sans le soutien inconditionnel de ma famille et de mes proches, particulièrement mes enfants **Mahouli**, **Mahouto** et **Mahoucé**, et mon épouse **Louise**. Merci de m'avoir toujours soutenu dans cette aventure intellectuelle que constitue le doctorat, un parcours semé tant de joie et de riches expériences que de difficultés et de remise en question permanente.

Mes dernières pensées iront aux différentes structures qui m'ont accordé un appui financier sans lequel cette thèse n'aurait probablement pas abouti. Il s'agit principalement de :

- l'Association pour l'Agriculture et le Développement Durable (**A2D**)
- l'Agence Belge de Développement (**CTB**)
- l'Agence Universitaire de la Francophonie (**AUF**)
- l'Académie de Recherche et d'Enseignement Supérieur (**ARES**)

Avant propos

Ce travail de thèse s'est penché sur la dynamique des flux de carbone entre l'atmosphère et des écosystèmes ouest-africains, en particulier les forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin.

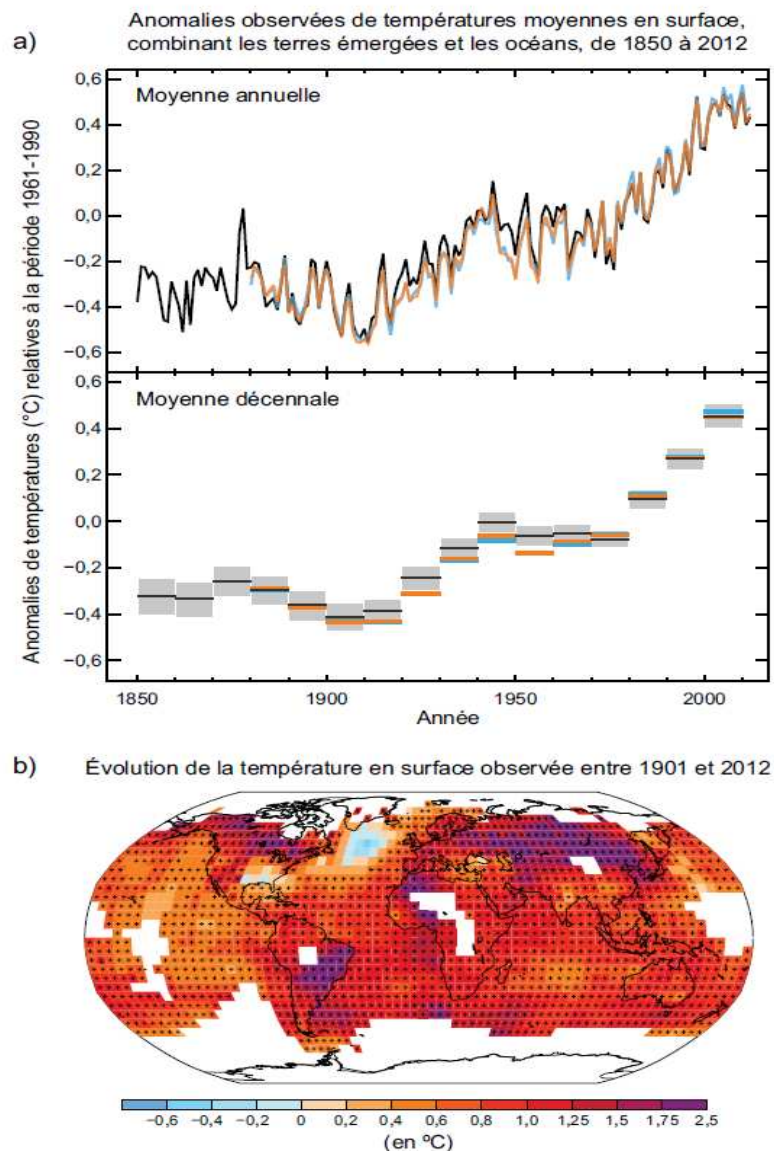
Les résultats de l'analyse des flux de carbone dans les écosystèmes investigués ont été publiés ou soumis aux différentes revues scientifiques au fur et à mesure qu'ils s'avéraient intéressants et originaux. Dans ce document, ces résultats sont présentés sous forme d'articles publiés et acceptés. Cette présentation et les spécificités exigées par chaque revue confèrent au présent document des particularités qui méritent d'être signalées:

- le français reste la langue dominante de présentation de cette thèse (chapitres 1, 2, 3 et 7), mais certaines parties sont rédigées en anglais (chapitres 4, 5 et 6);
- les références bibliographiques à la fin de cette présentation concernent tout le document de thèse, y compris les articles déjà publiés et ceux acceptés;
- chaque chapitre comporte une numérotation spécifique des figures et des tableaux;
- une conclusion générale clôt le document en suggérant des perspectives de recherches futures sur la thématique des flux de carbone et des échanges écosystèmes-atmosphère en Afrique en général et au Bénin en particulier.

Introduction générale

1. Contexte global

Les changements climatiques sont désormais une réalité scientifique mondiale incontestable, notamment au cours de ces dernières années. Ce réchauffement du système climatique mondial est sans équivoque et il est déjà observé entre autre la hausse continue de la concentration du CO₂ dans l'atmosphère et de la température moyenne du globe (Figure 1 & 2), la forte variation des précipitations, l'accroissement de la fréquence des phénomènes extrêmes (inondation, chaleur, sécheresse), la fonte des glaciers et l'élévation du niveau moyen de la mer (GCP, 2010 ; GIEC, 2013).



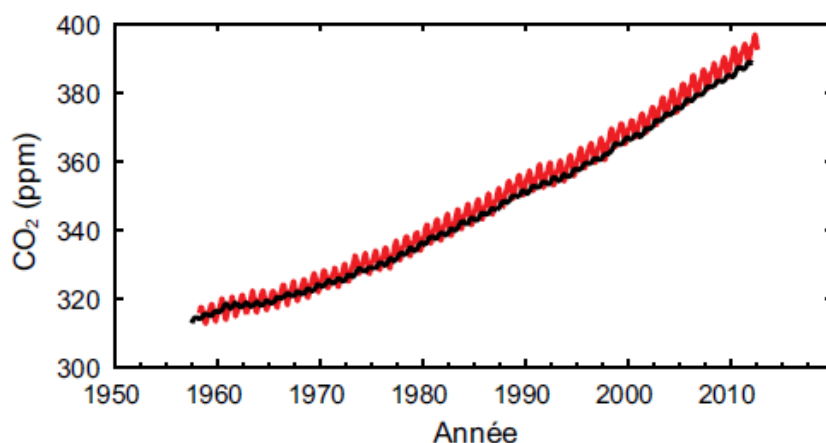


Figure 2. Evolution des concentrations moyennes atmosphériques du dioxyde de carbone (CO₂) mesurées à Mauna Loa (19°32' N, 155° 34' O - en rouge) et au pôle sud (89° 59' sud, 24° 48' O - en noir) sur la période 1958-2012, d'après GIEC (2013).

En effet, l'augmentation continue de la teneur en CO₂ influence directement le climat général via l'effet de serre en contribuant à la rétention des rayons infrarouges. Ce phénomène participe à modifier la composition chimique de l'atmosphère qui émet à son tour des rayons infrarouges dont une partie vers le sol. Ces changements climatiques ne cessent d'impacter les écosystèmes naturels et l'environnement humain de façon sérieuse (GCP, 2010 ; GIEC, 2013). En particulier, toutes ces modifications globales peuvent affecter non seulement la distribution, mais également la diversité et la richesse spécifique des écosystèmes (Bonan, 2008 ; Seaquist et al., 2009 ; Walther, 2010 ; Gonzalez et al., 2012 ; GIEC, 2013). Ceci pourrait entraîner des perturbations significatives dans la dynamique des échanges de CO₂ entre l'atmosphère et les écosystèmes terrestres (Fisher et al., 2013 ; Sitch et al., 2015). D'après Thomas (2004), les changements climatiques pourront conduire à la disparition d'environ 18 à 35 % des espèces terrestres au cours des prochaines décennies.

Plusieurs modèles prévoient une poursuite de l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique au cours du 21^e siècle avec une teneur moyenne atteignant 560 ppm et un réchauffement global de 1,1 à 6 °C d'ici l'année 2100 avec de lourdes conséquences pour l'humanité (GIEC, 2007). Il est reconnu que les émissions continues de CO₂ dans l'atmosphère affectent sa composition chimique. Cependant, le rôle des principaux réservoirs de carbone (océans, biosphère terrestre, atmosphère et lithosphère) n'est pas encore très bien pris en compte par les modèles à cause des nombreuses incertitudes sur l'estimation quantitative des échanges entre ces réservoirs. Néanmoins, le rôle important que jouent les écosystèmes terrestres dans le bilan carboné global de la planète a été mis en évidence (Bonan, 2008 ; GCP, 2010 ; GIEC, 2013) via les processus de la photosynthèse et de

la respiration (Schulze et al., 2000 ; Denman et al., 2007 ; Ciais et al., 2010 ; Smith et al., 2010). En effet, les végétaux chlorophylliens prélèvent par les processus de la photosynthèse du CO₂ dans l'atmosphère qu'ils assimilent pour leurs besoins de maintenance, de croissance et d'énergie. En contrepartie, ces écosystèmes perdent des quantités importantes de carbone réémises en réalité dans l'atmosphère sous la forme de CO₂ par la respiration (Figure 3).

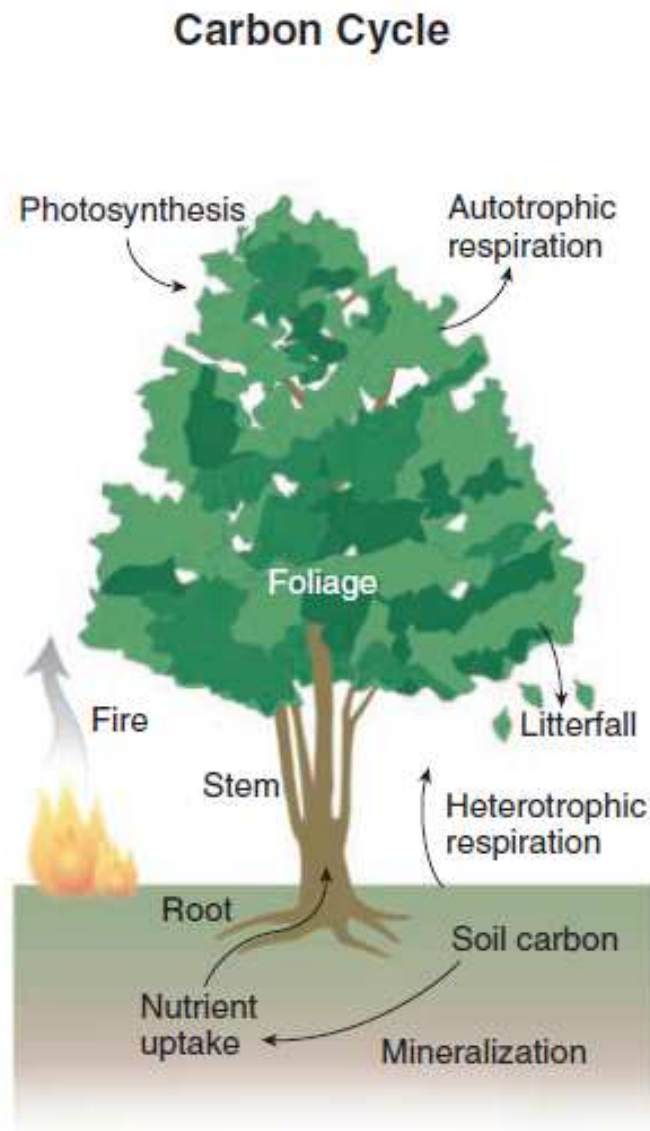


Figure 3. Cycle de carbone dans les écosystèmes terrestres (Bonan, 2008).

Etant donné que ces deux flux importants de carbone (la photosynthèse et la respiration) sont du même ordre de grandeur et de sens opposés, une faible variation de l'un peut aussi engendrer une variation significative de leur différence, c'est-à-dire du bilan global carboné. D'où l'importance de mieux comprendre les mécanismes et processus contrôlant les échanges de carbone entre les divers réservoirs, notamment ceux entre la biosphère terrestre et l'atmosphère qui constituent les

sources principales de grandes incertitudes sur le bilan carboné global, bien qu'actuellement la photosynthèse l'emporte sur la respiration (GCP, 2010 ; GIEC, 2013 ; Le Quéré et al., 2014). Afin de mieux comprendre ces échanges, les quantifier, puis réduire les larges incertitudes sur les bilans globaux de carbone, des mesures directes et continues des flux nets de CO₂ ont démarré dans les années 1990 par plusieurs programmes et projets dans plusieurs régions du monde (Aubinet et al., 2012 ; Fluxnet, 2015). Il s'agit principalement des réseaux régionaux EuroFlux-CarboEurope, AmeriFlux, AsiaFlux, CarboAfrica, AMMA-CATCH¹ qui ont été fédérés à l'échelle mondiale dans le réseau FluxNet². L'analyse et le traitement de toutes ces mesures pourront contribuer à donner aux décideurs politiques, des éléments pertinents de suivi et d'évaluation des engagements d'une réduction significative des émissions du CO₂ à l'échelle des écosystèmes terrestres.

Dans le bilan global de carbone (tenant compte de tous les flux d'exportation et d'importation), les écosystèmes terrestres sont reconnus comme jouant un rôle essentiel, réabsorbant près de 30 % du CO₂ anthropique total émis (GIEC, 2013). Ces puits terrestres de carbone sont toutefois soumis à une importante variabilité inter-annuelle qui demeure encore mal comprise. Cependant, l'intensité des puits de carbone augmente comme celle des sources, mais moins vite depuis les années 1990 (Canadell et al., 2009). Il urge donc de réfléchir aux processus pouvant permettre de développer des stratégies pertinentes d'atténuation des impacts négatifs causés par ces modifications ou perturbations climatiques. Tous les secteurs d'activité humaine devront significativement contribuer aux différents efforts de réduction des émissions de carbone dans l'atmosphère. Il apparaît donc pertinent de mieux connaître la contribution de chaque région de la planète au cycle global de carbone. Mais, les écosystèmes terrestres africains demeurent à ce jour très peu étudiés comparés à ceux d'autres régions du monde (Ciais et al., 2011 ; Valentini et al., 2014). Malgré le développement récent du projet CarboAfrica, de l'observatoire AMMA-CATCH et des projets nationaux, le nombre de sites réalisant des mesures continues de flux de CO₂ en Afrique, reste très faible (Bombelli et al., 2009 ; Ciais et al., 2011 ; Aubinet et al., 2012 ; Valentini et al., 2014 ; FluxNet, 2015). De ce fait, les connaissances sur des écosystèmes africains demeurent également limitées bien que ceux-ci soient reconnus très vulnérables aux effets des changements climatiques et aux pressions anthropiques (Ciais et al., 2009, 2011 ; GIEC, 2013 ; Valentini et al., 2014). Particulièrement, l'Afrique de l'Ouest est l'une des régions de la planète où le taux de croissance de la population demeure très élevé (> 3 % par an) (Ozer et al., 2010 ; Henry et al., 2011 ; GIEC, 2013). A cette réalité démographique régionale, s'ajoutent la forte variabilité climatique, notamment la grande crise de sécheresse des années 1970 et 1980 (Ago et al., 2005 ; Lebel et al.,

¹ <http://www.amma-catch.org/>

² <http://fluxnet.ornl.gov/>

2009 ; Ozer et al., 2010 ; Nicholson, 2013). La succession de ces événements a eu des impacts directs ou indirects sur le développement de la végétation et les échanges de carbone dans les écosystèmes terrestres (Williams et al., 2008 ; Bombelli et al., 2009 ; Tan et al., 2009a ; Sultan et al., 2012 ; GIEC, 2013).

Bien que plusieurs recherches scientifiques confirment qu'à l'échelle globale les écosystèmes terrestres agissent comme des puits de carbone, l'investigation sur les différents comportements des écosystèmes terrestres africains, notamment aux niveaux local, régional et continental demeure à ce jour largement négligée. Ce triste constat ne permet donc pas jusqu'à présent de bien répondre à un certain nombre d'interrogations pourtant très préoccupantes :

- quels sont les principaux facteurs qui déterminent à l'échelle annuelle la variabilité spatiale des flux de CO₂ échangés par les écosystèmes terrestres ouest-africains ?
- quelle sont les dynamiques journalière et saisonnière des flux de CO₂ échangés par les forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin ?
- quelles sont les réponses fonctionnelles des flux de CO₂ (nocturnes et diurnes) échangés par les forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin aux principaux facteurs pédo-climatiques ?

2. Objectifs, hypothèses et structuration de la thèse

Au regard de ces questionnements, l'objectif principal de cette thèse est d'étudier la dynamique des flux de carbone échangés par des écosystèmes ouest-africains, en particulier des forêts claires et savanes sous climat soudanien au Bénin, à des échelles spatio-temporelles différentes par une évaluation des échanges de CO₂ afin de contribuer à mieux comprendre les échanges écosystèmes-atmosphère. De façon spécifique, les objectifs poursuivis sont :

- faire un état des lieux de la recherche relative aux flux de CO₂ échangés par les écosystèmes terrestres ouest-africains ;
- quantifier et analyser les dynamiques des flux de CO₂ échangés par trois types d'écosystème investigués sous le climat soudanien au Bénin aux échelles journalière et saisonnière ;

- déterminer les principaux mécanismes ou facteurs responsables des variabilités des flux de CO₂ échangés par les trois types d'écosystèmes investigués sous le climat soudanien au Bénin

Pour atteindre ces objectifs spécifiques, les hypothèses suivantes sont formulées à savoir :

- la variabilité spatiale des flux de CO₂ dans les écosystèmes ouest-africains est principalement déterminée à l'échelle annuelle par le pédo-climat, le type de végétation et le mode de gestion ;
- les flux de CO₂ échangés par les forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin affichent de grandes variabilités journalière et saisonnière ;
- les flux de CO₂ échangés par les forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin sont bien sensibles aux variabilités des conditions pédo-climatiques.

Dans le souci de garder une parfaite cohérence du présent document de la thèse, de faciliter la compréhension de la démarche scientifique adoptée et des résultats originaux obtenus, après une introduction générale, le travail a été structuré au total en sept chapitres dont l'interdépendance et la succession sont présentées à la figure 4 et de la manière suivante :

Le **chapitre 1** définit le cadre conceptuel de l'étude à travers la définition des concepts utilisés et du modèle conceptuel. Il présente les contextes géographique et scientifique de l'étude, le projet national Ouémé 2025, l'observatoire AMMA-CATCH et le bassin versant de la Donga.

Le **chapitre 2** présente la méthodologie générale adoptée, le dispositif expérimental, la théorie de covariance de turbulence, les méthodes de mesure, de traitement et d'analyse des flux de CO₂, les trois sites investigués et l'échelle temporelle couverte.

Le **chapitre 3** (article 1) a fait l'objet d'une publication dont la référence est : Ago, E. E., Agbossou, E. K., Ozer, P., Aubinet, M., 2016. Mesure des flux de CO₂ et Séquestration de carbone dans les écosystèmes terrestres ouest-africains (Synthèse Bibliographique). Biotechnol. Agron. Soc. Environ, 20 (1): 68-82.

Cet article évalue à l'échelle annuelle l'importance des échanges de carbone entre l'atmosphère et des écosystèmes ouest-africains. Il analyse les influences des principaux facteurs climatiques, des pressions anthropiques ou autres sur la variabilité spatiale des flux nets de carbone dans la région de l'Afrique de l'Ouest.

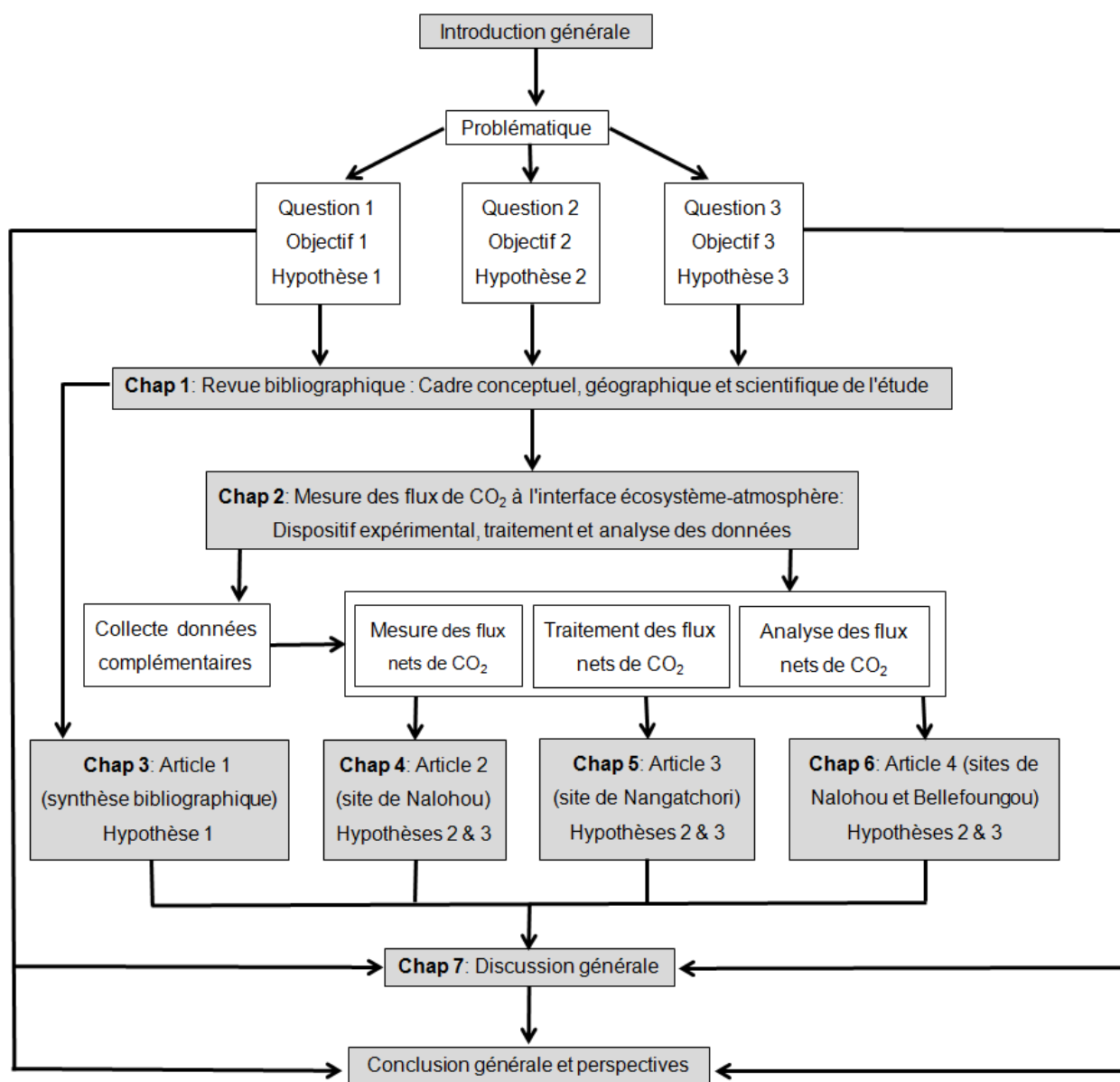


Figure 4. Structuration de la présente thèse.

Le **chapitre 4** (article 2) a fait l'objet d'une publication dont la référence est : Ago, E. E., Agbossou, E. K., Galle, S., Cohard, J.-M., Heinesch, B., Aubinet, M., 2014. Long term observations of carbon dioxide exchange over cultivated savanna under a sudanian climate in Benin (West Africa). *Agricultural and Forest Meteorology* : 197, 13-25.

Cet article analyse la dynamique des échanges de carbone entre l'atmosphère et une savane cultivée sous un climat soudanien au Bénin, identifie les principaux facteurs pédo-climatiques et autres qui contrôlent les variabilités journalière, saisonnière et inter-annuelle des flux de carbone, estime la séquestration moyenne annuelle de carbone avec l'incertitude associée.

Le **chapitre 5** (article 3) a fait l'objet d'une publication dont la référence est : Ago, E. E., Serça, D., Agbossou, E. K., Galle, S., Aubinet, M., 2015. Carbon dioxide fluxes from a degraded Woodland in West Africa and their responses to main environmental factors. *Carbon Balance and Management*, 10 (1): 1-16.

Cet article analyse la dynamique des échanges de carbone entre l'atmosphère et une forêt claire cultivée au nord-ouest du Bénin, identifie les réponses de ceux-ci aux principaux facteurs pédo-climatiques et estime le cumul moyen annuel nets de carbone avec l'incertitude associée.

Le **chapitre 6** (article 4) a fait l'objet d'une publication dont la référence est : Ago, E. E., Agbossou, E. K., Cohard J.-M., Galle, S., Aubinet, M., accepté. Response of CO₂ fluxes and productivity to water relations in two contrasting ecosystems in northern Benin (West Africa). *Annals of Forest Science*

Cette étude compare les dynamiques journalière et saisonnière des flux de CO₂ échangés par deux types contrastés de végétations (forêt claire classée et savane cultivée) au nord du Bénin, présente les réponses de ceux-ci aux principaux facteurs pédo-climatiques et l'influence de la conductance de la canopée. Il étudie également la sensibilité des deux types d'écosystèmes à l'usage de l'eau et estime les séquestrations moyennes annuelles de carbone avec les incertitudes associées.

Le **chapitre 7** aborde la discussion générale des résultats présentés aux chapitres 3 à 6 et fournit des réponses aux différentes questions de recherche formulées dans l'introduction générale sur les écosystèmes ouest-africains, en particulier les forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin.

La **conclusion générale** présente les principales contributions opérationnelles et scientifiques de la thèse, notamment la synthèse des principaux résultats puis ouvre des perspectives pour d'autres travaux de recherche futurs relatifs aux échanges de carbone, changements climatiques, suivis et évaluations des écosystèmes ouest-africains.

Chapitre 1

Chapitre 1: Revue bibliographique : Cadres conceptuel, géographique et scientifique de l'étude

Ce chapitre présente particulièrement le cadre conceptuel de l'étude, les différents programmes et projets mis en œuvre dans la région de l'Afrique de l'Ouest pour une meilleure compréhension des échanges écosystèmes- atmosphère en général. Nous terminerons ce chapitre par la présentation et la description du bassin versant de la Donga au nord Bénin qui est la zone de la présente étude.

1. Cadre conceptuel de l'étude

1.1. Définition de quelques concepts

Les principaux concepts qui sous-tendent cette thèse sont: climat, écosystème, savane, forêt claire et anthropisation du milieu naturel.

Climat:

Selon l'encyclopédie, le terme « *climat* » était apparu dans la langue française au 12^e siècle comme dérivé du latin *Climatis* provenant du grec *Klima* qui désigne l'inclinaison de la Terre par rapport au soleil. Il détermine le temps qu'il fait en un endroit et est caractérisé par l'ensemble des paramètres météorologiques qui permettent de le décrire dont les principaux sont : la température, l'humidité, la pression atmosphérique, la précipitation. On distingue ainsi plusieurs catégories de climats selon la classification de Köppen (Kettek et al., 2006): tropical humide, tropical sec, subtropical, tempéré, subarctique et polaire. La climatologie est la science qui étudie le climat et on distingue selon l'échelle spatiale le climat régional, local et le micro-climat.

Changements climatiques:

Selon la Convention Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques (CCNUCC), les changements climatiques se définissent comme étant “ *les changements du climat qui sont attribués directement ou indirectement à une activité humaine altérant la composition de l'atmosphère mondiale et qui viennent s'ajouter à la variabilité naturelle du climat observée au cours de périodes comparables*” (CCNUCC, 1992). Les changements climatiques se traduisent globalement par des bouleversements significatifs des conditions climatiques, des phénomènes exceptionnels avec leurs fréquences, des températures qui sortent de leurs gammes de valeurs

habituellement observées jusque-là, des boucles de retroactions dans l'atmosphère et par une hausse continue des concentrations de CO₂ dans l'atmosphère (GIEC, 2013). Ils concernent donc tous les bouleversements significatifs, intervenus dans l'évolution du climat global sur une période relativement longue, qui sont principalement d'origine anthropique.

Ecosystème:

Le terme écosystème aurait été proposé pour la première fois en 1935 par Arthur George Tansley (1871-1955) dans un article publié par la revue *Ecology*. Historiquement, la notion d'écosystème est née du concept de la biocénose et de la notion de succession écologique. Ce terme peut donc se définir comme “*un ensemble dynamique d'organismes vivants (micro-organismes, animaux et plantes) qui interagissent entre eux et avec le milieu (sol, climat, eau, lumière) dans lequel ils vivent*”. De ce point de vue, les dimensions peuvent considérablement varier d'un point ou d'un site à la planète. Un écosystème peut également se définir en fonction de la végétation, du relief ou encore d'une espèce animale. Dans cette thèse, l'écosystème désigne une formation végétale plus ou moins homogène couvrant une superficie relativement grande (> 1 ha), occupant un milieu donné avec les autres organismes vivants, en interaction les uns avec les autres et avec ce milieu.

Forêt claire:

Dans la littérature, plusieurs définitions sont proposées pour le terme “forêt”. Elle peut désigner “*des terres occupant une superficie d'au moins 0,5 ha avec des arbres atteignant une hauteur supérieure à 5 m et un couvert arboré de plus de 10 %, ou avec des arbres capables d'atteindre in situ ces seuils*”(FAO, 1998). La forêt claire regroupe les peuplements ouverts d'arbres ou arbustes de hauteur dominante variant entre 12 et 18 mètres. Le couvert ligneux, plus ou moins important en fonction de l'impact humain, dépasse généralement 50 % et laisse largement filtrer la lumière (Bellefontaine et al., 1997). Les différents stades d'ouverture ou de dégradation du couvert sont floristiquement semblables et constitués d'un cortège relativement modeste d'espèces composant la futaie comme *Isobertinia doka*, *Detarium senegalense*, *Khaya senegalensis*, *Daniellia oliveri*, *Dialium guineense*, *Azelia africana*. Elle regroupe un certain nombre de profils de végétation allant de la forêt presque totalement fermée avec un mince tapis graminéen jusqu'à celle ouverte avec une strate plus dense de graminée. La strate herbacée est largement dominée par de grandes graminées vivaces, plutôt sciaphiles ou mésophiles comme *Androgogon tectorum* et *Beckeropsis uniseta*. En général, ces formations colonisent presque tous les types de sol, excepté les zones

inondables, les cuirasses et roches affleurants. Malheureusement, les formes intactes sont de plus en plus rares. Les plus belles de ces formations à *Isoberlinia doka* se rencontrent pour la plupart en Haute Guinée dans des zones très peu peuplées. On trouve aussi quelques beaux peuplements au nord de la Côte d’Ivoire, prolongés par des formations moins riches à *Isoberlinia doka* au Ghana. Des peuplements très étendus existent dans le nord du Nigéria et sont le prolongement de ceux qui sont plus limités au Moyen Togo et au Bénin. Dans la présente étude, la forêt claire désigne une formation peu ouverte avec une strate arborescente décidue, les cîmes plus ou moins jointives; et dont le tapis graminéen est peu dense ou en mélange avec d’autres tribus.

Savane:

En général, le terme “savane” est utilisé pour désigner une communauté végétale herbe-arbre des régions tropicales (Scholes et Archer, 1997). Ce sont des formations issues des forêts claires qui, bien souvent, sont maintenues en l’état par les feux et sont de très loin les formations végétales les plus fréquentes de l’ensemble du Centre Régional d’Endémisme soudanien. Elles sont également caractérisées par une strate continue de graminées héliophiles comme *Andropogon chinensis*, *A. gayanus*, *Schizachyrium sanguineum*, *Diheteropogon amplectens*, surcimée par une strate ligneuse ouverte. Leur couvert ligneux dépasse rarement 15 % et est constitué d’espèces les plus tolérantes des forêts claires telles que *Combretum spp*, *Terminalia spp*, *Pterocarpus erinaceus*, *Daniellia oliveri*, *Bombax costratum*, *Burkea africana* (Bellefontaine et al., 1997). Les sites savaniques sont généralement des milieux très hétérogènes et caractérisés par des interactions complexes. Ils sont également caractéristiques des changements saisonniers de disponibilité des ressources en eau. On distingue plusieurs catégories de savanes en fonction de la proportion d’espèces ligneuses à savoir : les savanes boisée, arborée, arbustive et herbeuse. Dans ce travail, la savane désigne un système d’arbres ou d’arbustes disséminés dans un tapis herbacé continu ou non.

Anthropisation:

La croissance démographique dans la plupart des régions du monde a inévitablement engendré de nouveaux besoins surtout en Afrique de l’Ouest où le taux de croissance démographique est l’un des plus élevés au monde (> 3 % par an) (Ozer et al., 2010 ; Henry et al., 2011). Pour satisfaire ces besoins, la population se réfère aux écosystèmes terrestres dans lesquels celle-ci tire l’essentiel des ressources. Ces dernières décennies, une intensification des actions humaines est de plus en plus observée sur les ressources naturelles. En Afrique, on peut distinguer cinq principales causes de la

déforestation à savoir le besoin en bois d'œuvre et bois-énergie, l'expansion agricole, surpâturage, feux et la sécheresse (Ariori et Ozer, 2006 ; Henry et al., 2011). Entre 1975 et 2000, environ 50 000 km² de végétation naturelle ouest-africaine ont disparu chaque année, ce qui représente 27 % environ concernant les forêts et savanes (Eva et al., 2006). Entre 2000 et 2015, Keenan et al. (2015) ont reporté qu'au total 6 % des forêts de l'Afrique de l'Ouest et Centrale ont disparu. Dans cette thèse, nous désignons par « anthropisation » l'intervention humaine dans les écosystèmes naturels. Ces actions anthropiques peuvent impacter non seulement le stock de carbone dans ces écosystèmes mais également la dynamique des flux des gaz à effet de serre échangés par ceux-ci avec l'atmosphère, en particulier le CO₂ (Henry et al., 2011 ; Valentini et al., 2014 ; Grace et al., 2014)

1.2. Modèle conceptuel de l'étude

La figure 1 montre l'essentiel des interactions entre les principaux concepts définis en lien avec la thèse, en particulier les écosystèmes (forêts et savanes), l'atmosphère en relation avec le climat et l'action humaine. Il y a des échanges de CO₂ entre l'atmosphère et les écosystèmes terrestres via les processus de la photosynthèse et de la respiration. Ces échanges peuvent être influencés par l'action humaine (la déforestation, la pâture, l'exploitation forestière et le feu allumé souvent en saison sèche). Au cours de ces dernières décennies, la hausse continue des émissions de gaz à effet de serre (GES) dont le CO₂ dans l'atmosphère, est principalement due aux actions anthropiques. Ces GES contribuent à modifier la composition chimique de l'atmosphère qui a des impacts sur le système climatique global à des périodes longues comparables, ce qui se traduit par le changement climatique. Le climat, notamment la pluie, la température et le rayonnement sont nécessaires à la croissance de la végétation en un point donné de la planète. Les écosystèmes terrestres influencent indirectement également le climat à travers leurs échanges avec l'atmosphère. Ces rétroactions se réalisent à différentes échelles spatiale et temporelle. Quelle est alors la dynamique des échanges de CO₂ entre l'atmosphère et les écosystèmes étudiés au Nord Bénin, et quelles sont les réponses de ceux-ci aux principaux facteurs climatiques et édaphiques? Quelles sont les estimations des séquestrations ou rejets moyens annuels de ces types d'écosystèmes et les incertitudes associées ? Le cadre conceptuel montre la pertinence d'étudier la dynamique des flux de CO₂ échangés par les forêts et savanes, surtout la sensibilité de ceux-ci aux facteurs pédo-climatiques et anthropiques afin de pouvoir mieux prédire comment évolueront ces types d'écosystèmes dans le contexte des changements climatiques.

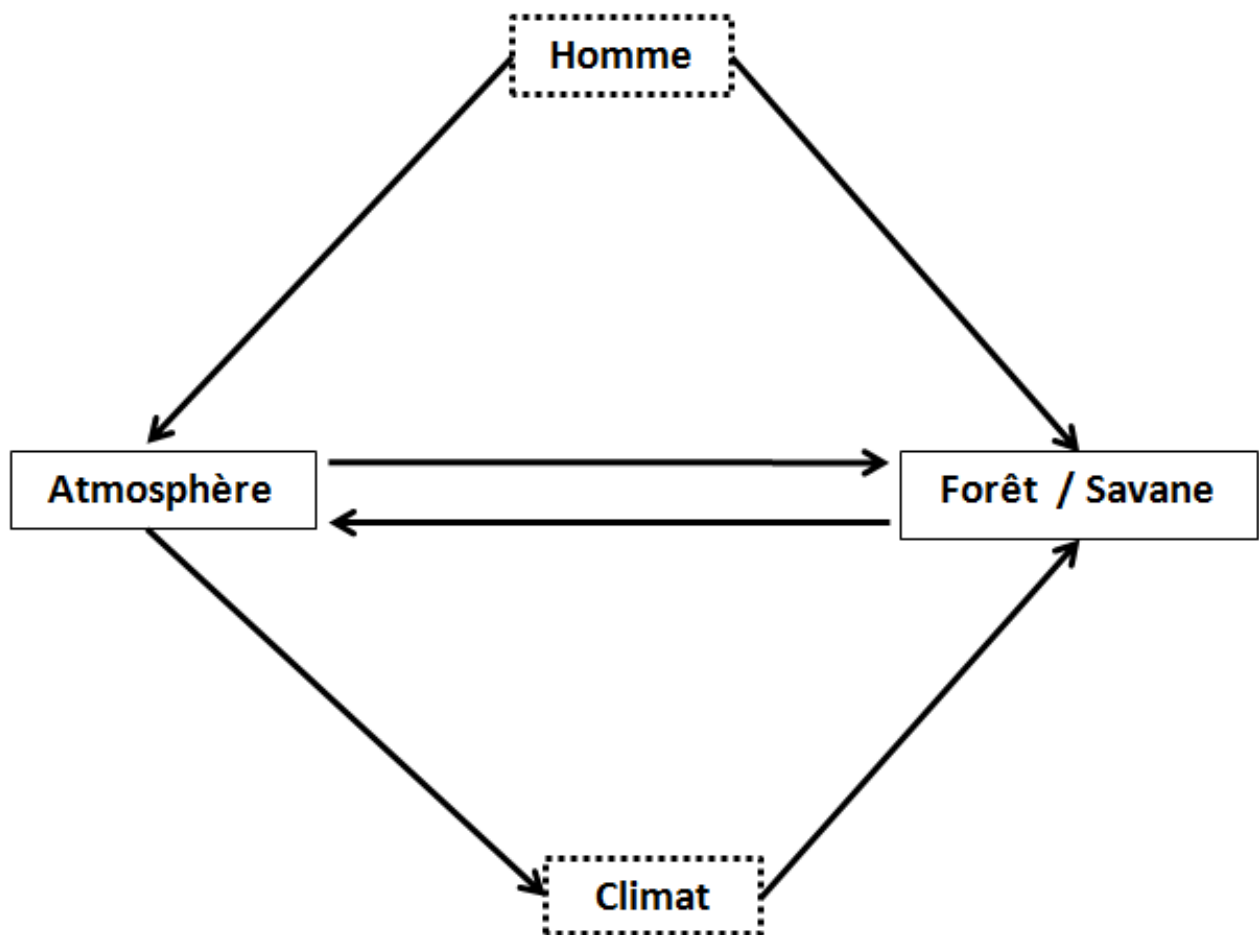


Figure 1. Modèle conceptuel montrant les relations entre les écosystèmes (savane ou forêt) et l'atmosphère avec les influences du climat et de l'action humaine sur les flux de CO₂ échangés.

2. L'observatoire AMMA-CATCH

L'observatoire ouest-africain AMMA (Analyse Multidisciplinaire de la Mousson Africaine) et CATCH (Couplage de l'Atmosphère Tropicale et du Cycle Hydrologique) s'est inscrit dans la continuité des projets antérieurs d'étude des climats régionaux démarrés dans le Sahel depuis les années 1990. L'observatoire vise globalement à maintenir un système d'observation sur le long terme et à documenter les évolutions climatiques, hydrologiques et écologiques en Afrique de l'Ouest (Lebel et al., 2009). Il vise également à investiguer sur les impacts des échanges d'énergie, de vapeur d'eau et de CO₂ à l'interface sol-végétation-atmosphère, et les processus hydrologiques et climatiques dans cette région (Monteny et al., 1997 ; Zannou, 2011). Le dispositif expérimental repose sur un réseau d'observations Nord-Sud couvrant trois sites de méso-échelle (Figure 2) dans la région de l'Afrique de l'Ouest (Redelsperger et al., 2006 ; Lebel et al., 2009). Il s'agit des sites :

- i) du Gourma Malien (30 000 km² entre 15°N et 17°N) en climat Saharien à Sahélien avec un cumul annuel pluviométrique compris entre 200 et 400 mm ;
- ii) du degré carré d'HAPEX-Sahel au Niger (environ 10 100 km² instrumenté depuis 1990, situé entre 2 et 3° E puis 13 et 14° N) en climat sahélien avec un cumul annuel de 450 à 600 mm ;
- iii) du haut bassin de l'Ouémé au Bénin (15 000 km² situé entre 9° N et 10° N puis 1.5° E et 2.5° E) en climat soudanien avec un cumul annuel de pluie compris entre 1200 et 1300 mm.



Figure 2 : Localisation des trois sites de méso-échelle et les trois supersites de l'observatoire international AMMA-CATCH (<http://www.amma-catch.org/>).

Dans son volet atmosphérique, des axes de recherche sur l'étude des flux turbulents de surface ont été intégrés. Des réseaux de mesure de flux ont été donc mis en place suivant un transect méridien. Chaque site de méso-échelle a été équipé d'un système de mesure de flux constitué d'analyseur de gaz infrarouge (CO₂ et H₂O), d'anémomètre sonique et de capteurs de fluctuations d'humidité (Timouk et al., 2009 ; Ramier et al., 2009 ; Guyot, 2010 ; Mamadou et al., 2014 ; Mamadou, 2014 ; Ago et al., 2014, 2015, 2016). Le renforcement de l'instrumentation a débuté en 1997 pour les sites densément équipés.

L'Observatoire Hydro-météorologique de la Haute Vallée de l'Ouémé (OHHVO) est fonctionnel depuis dix neuf ans. Trois stations de mesure de flux de vapeur d'eau, d'énergie et de CO₂ avaient

complété le dispositif de suivi du cycle de l'eau. Dans le bassin versant de la Donga, en dehors du site de Nangatchori (forêt cultivée) arrêté depuis mars 2007, les sites de Nalohou (savane cultivée) et de Bellefougou (forêt classée) sont fonctionnels et gérés jusqu'à présent par l'observatoire AMMA-CATCH.

3. Le projet national Ouémé 2025

Le projet Ouémé 2025, mise en oeuvre de juin 2007 à octobre 2011, avait entre autre pour objectif principal de développer une base technique de la Gestion Intégrée des Ressources en Eau (GIRE) au Bénin à l'échelle du bassin de l'Ouémé. Il a été cofinancé par le Fonds de Solidarité Prioritaire (FSP) et les Recherches Interdisciplinaires et Participatives sur les Interactions entre Ecosystèmes, Climat et Sociétés en Afrique de l'Ouest (RIPIESCA). Les principaux objectifs scientifiques sont :

- i) caractériser les changements climatiques (la variabilité inter-annuelle des précipitations) et les estimer quantitativement à des échelles comparables aux applications hydrologiques ;
- ii) documenter la variabilité saisonnière des flux verticaux à la surface (évapotranspiration et CO₂) en relation avec le bilan d'énergie de deux types contrastés de couverts végétaux (savane cultivée et forêt claire protégée) pour une quantification plus fiable de l'évapotranspiration qui constitue une composante majeure du cycle hydrologique.

Globalement, le projet OUEME 2025 avait renforcé les acquis de l'observatoire AMMA-CATCH, en réhabilitant et en complétant le réseau expérimental d'observation de l'Ouémé Supérieur. De façon spécifique, il s'est agi d'installer une station de mesure de flux turbulents à Nalohou (savane cultivée) avec des capteurs de mesure de concentration de gaz (LICOR 7500), des vitesses de vent (anémomètre sonique CAST 3) et de bilans radiatifs (CNR1).

4. Zone d'étude: Le bassin versant de la Donga

4.1. Localisation géographique

Le Bénin est un pays côtier de 112 620 km² entre les parallèles 6°30'-12°30' Nord (750 km) et entre les méridiens 1°-3°40' Est, situé en Afrique de l'Ouest. Il s'ouvre sur le Golfe de Guinée par une façade de 125 km et a des frontières à l'Ouest avec le Togo, à l'Est avec le Nigeria, au nord

avec le Niger et le Burkina Faso. L'étude a été conduite dans le bassin de la Donga au nord-ouest du Bénin (Figure 3). D'une superficie d'environ 586 km², ce bassin est localisé entre les parallèles 9°40' et 9°54' N et les méridiens 1°34' et 1°58' E et est constitué d'autres sous-bassins dont le Donga-Kolo (105 km²) et l'Ara (13 km²). Il représente une unité hydrologique intermédiaire entre les grands bassins expérimentaux et régionaux. Enfin, ce bassin versant permet de caractériser les processus hydrologiques et d'intégrer leurs variations spatio-temporelles.

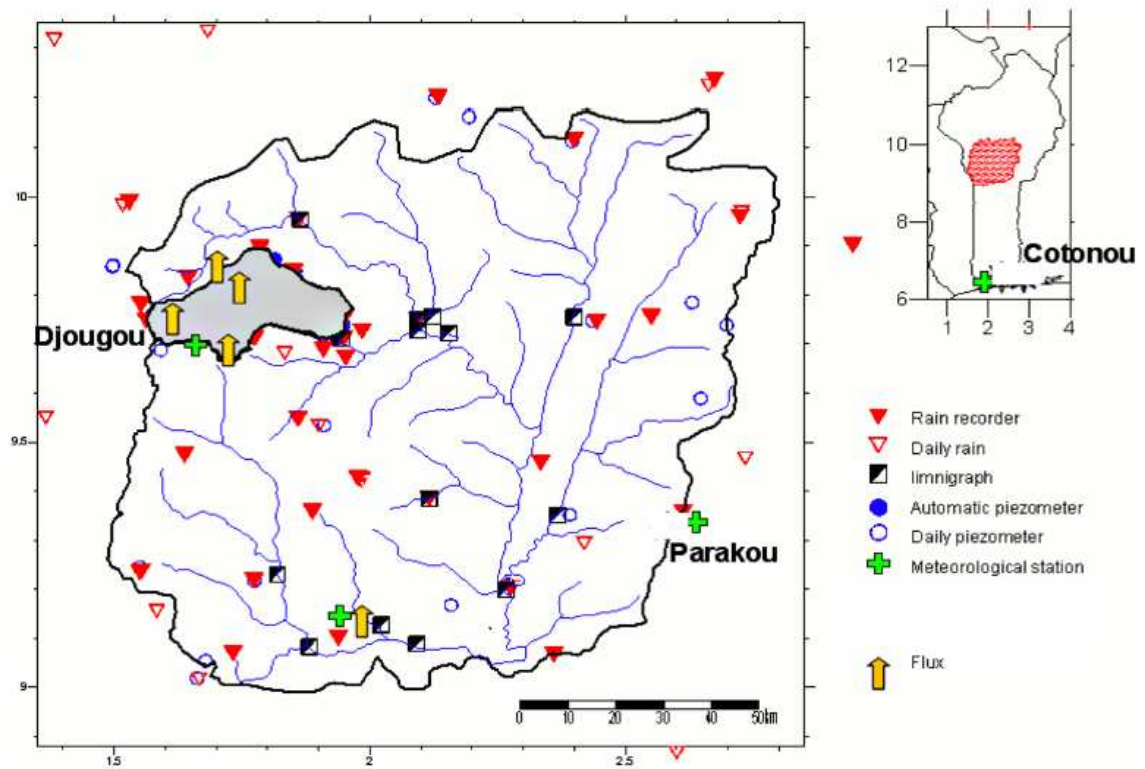


Figure 3. Localisation du bassin versant de la Donga (fond gris) et des équipements de l'Observatoire Hydro-météorologique de la Haute Vallée de l'Ouémé (<http://www.amma-catch.org/>).

4.2. Facteurs climatiques

Le climat du bassin versant de la Donga, localisé en Afrique de l'Ouest, est soumis à l'influence permanente du déplacement du Front Inter Tropical (FIT). Ce climat est de type tropical sec à saisons contrastées avec une saison sèche de cinq mois (Novembre-Mars) et une saison de pluie de sept mois (Avril-Octobre). Les périodes humides et sèches sont séparées par celles de transition (Guyot et al., 2012, Mamadou, 2014 ; Ago et al., 2014, 2015).

Les températures moyennes journalières observées varient entre 21 et 31 °C en général (Lawin, 2007 ; Guyot et al., 2009, 2012 ; Mamadou, 2014 ; Ago et al., 2014, 2015). Les températures moyennes sont généralement élevées en saison sèche et basses en saison pluvieuse.

Les vents dominants sont la plupart du temps du sud-ouest, excepté de décembre à février où ils sont dominés par l'Harmattan soufflant du nord-est. La vitesse moyenne du vent est peu variable pendant l'année, mais dépasse rarement 6 m/s. Une légère diminution est néanmoins observée de Septembre à Novembre (Mamadou, 2014 ; Ago et al., 2014, 2015).

4.3. Relief, géologie et sols

La topographie du bassin de la Donga est faiblement vallonnée, avec des altitudes situées entre 330 m à l'exutoire (est) et 480 m à l'amont (ouest). La rivière a une longueur d'environ 75 km avec une pente moyenne de 0,2 % (Kamagaté, 2006 ; Le Lay et al., 2008). L'ensemble du réseau hydrographique est relativement dense et drainé principalement par des rivières d'ordre 2 ou 3.

Le substratum géologique apparaît très hétérogène dans le bassin versant de la Donga, avec deux unités structurales essentiellement constituées de formations datées du Protérozoïque supérieur (Carte géologique, BRGM/OBM, 1984): les plaines du Bénin et de l'Atacora. On retrouve aussi à l'extrême ouest et au centre du bassin, des formations superficielles d'altération très épaisses. Les plus anciennes formations géologiques rencontrées au Bénin constituent l'étage Dahoméen du Précambrien (Le Barbé et al., 1993).

Les sols du bassin reposent sur un socle constitué de formations cristallophyliennes paradérivées (Affaton, 1990). On distingue des sols provenant du socle cristallin, des roches sédimentaires et des dépôts alluviaux (Faure, 1977 ; Faure et Volkoff, 1998) qu'on peut regrouper en deux grandes catégories: les sols ferrugineux tropicaux et ferrallitiques (Faure, 1977 ; Azontonde, 1991 ; Youssouf et Lawani, 2000 ; Blanchard et al, 2007). Les sols ferrallitiques sont profonds, très peu rencontrés dans la zone et concernent environ 5 % de la superficie du bassin. Les sols ferrugineux tropicaux sont rencontrés un peu partout dans la zone de Djougou (Wubda, 2003) et constitués de sols peu lessivés en argile, hydromorphes et lessivés reposant sur un substratum de nature granito-gneissique à muscovite et à deux micas (Faure, 1977). Il s'agit des sols de nature variable selon leur position topographique, la nature des roches sous-jacentes ou le degré de l'anthropisation (Faure et Volkoff, 1998 ; Youssouf et Lawani, 2000 ; Kamagaté, 2006).

4.4. Activités socio-économiques

L'agriculture demeure l'activité principale qui occupe la majorité de la population active dans le bassin de la Donga. L'agriculture pratiquée est de type traditionnel avec des outils rudimentaires. Les jachères sont de plus en plus transformées en plantations d'anacardier en réponse à la pression foncière (Houinato, 2001 ; Mulindabigwi, 2005). Cette zone est d'ailleurs classée parmi les plus pauvres au Bénin avec un indice de pauvreté de 59 % contre celui à l'échelle nationale de 48 %. Les principales cultures sont l'igname, l'arachide, le manioc, le maïs, le mil, le sorgho et le coton.

L'élevage constitue la deuxième activité économique après l'agriculture. De type extensif, il concerne essentiellement les volailles, les bovins, les caprins et les ovins. La région soudanienne apparaît la plus dégradée par l'élevage extensif au Bénin (Agbahungba et al., 2001). Les espèces bovines *Borgou* et *Somba* sont les plus élevées. Les forêts, savanes et champs sont régulièrement pâturés par des troupeaux de boeufs. L'impact de ce type d'élevage sur la végétation du bassin, surtout en saison sèche est visible sur les arbres fourragers comme *Khaya senegalensis*, *Azelia africana* et *Pterocarpus erinaceus*.

D'autres pratiques ou activités qui contribuent à la dégradation des ressources naturelles ont été également observées (Zin et al., 2009 ; Judex et al., 2009 ; Leroux, 2012 ; Go et al., 2014). Il s'agit principalement des feux habituellement allumés au milieu des saisons sèches (décembre-février) et de la fabrication du charbon de bois.

4.5. Dynamique du couvert végétal

La végétation joue un important rôle dans les échanges de CO₂ surface-atmosphère et le cycle de l'eau. Dans le bassin, on rencontre un ensemble de zones naturelles et anthropisées (Adjanonhoun et al., 1989). Entre 1973 et 2012, de véritables changements ont été observés dans l'occupation des sols notamment à Djougou (Zin et al., 2009 ; Judex et al., 2009 ; Bel, 2010 ; Leroux, 2012 ; Go et al., 2014). Selon Judex et al. (2009), la superficie des cultures et jachères a augmenté entre 1991 à 2000 d'environ 67 % à Djougou, celle des agglomérations de 184 % et des savanes de 200 % tandis que les forêts ont perdu environ 1,3 % de leur superficie. Ceci témoigne de l'ampleur des pressions exercées par les populations sur la végétation naturelle. Malgré ces contraintes, la végétation reste d'une grande diversité spécifique (Blanchard et al., 2007 ; Seghieri et al., 2009 ; Houéto et al., 2013). A l'aide d'images SPOT, Bel (2010) a établi une carte d'occupation des sols

avec trois principales zones: végétation naturelle (47 %), zone anthropisée (23 %) et jachère (31 %) (Figure 4).

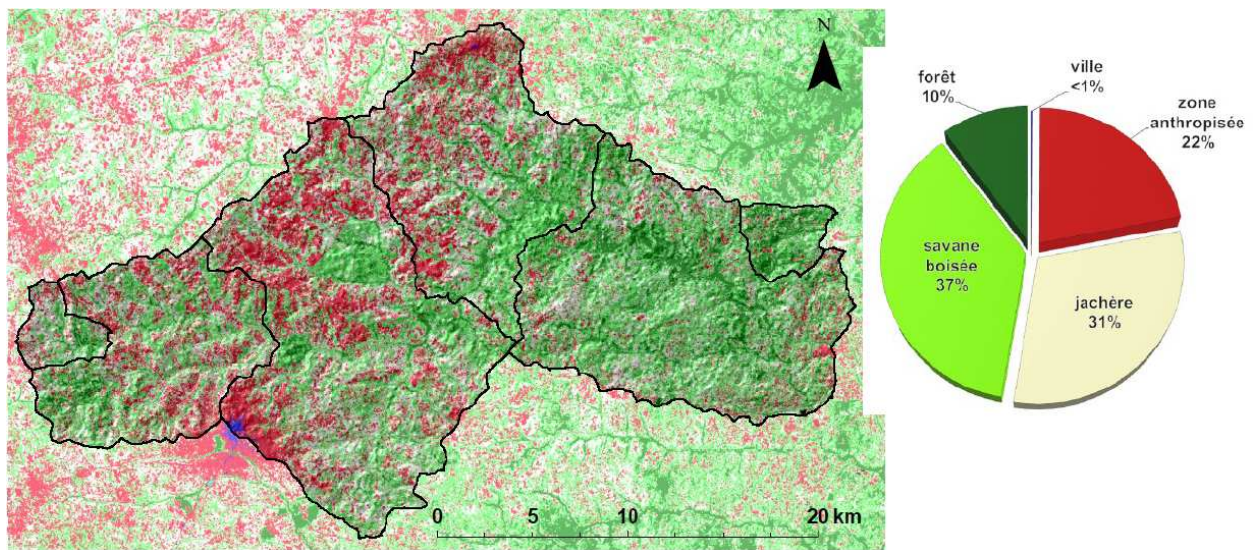


Figure 4. Classification de la végétation du bassin de la Donga, d'après Bel (2010): trait noir indique le bassin et ses sous-bassins tandis que la surimpression le MNT.

5. Conclusion

La définition des principaux concepts et l'établissement du cadre conceptuel de la présente thèse ont montré la nécessité d'étudier la dynamique des flux de CO₂ échangés par les forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin. Ceci contribuera à une meilleure compréhension des échanges écosystèmes-atmosphère en Afrique de l'Ouest. Les projets Ouémé 2025 et l'observation AMMA-CATCH mis en œuvre pour atteindre ces objectifs ont été présentés, de même que le bassin de la Donga qui est la zone d'étude.

Le chapitre suivant abordera l'approche méthodologique que nous avons utilisée dans le cadre de la présente thèse. De façon précise, il s'agira de présenter le dispositif expérimental de mesure de flux de CO₂ par eddy-covariance, les différentes étapes de traitement et d'analyse des données de flux de CO₂. Les trois écosystèmes investigués au Bénin seront également décrits en détails.

Chapitre 2

Chapitre 2: Mesure des flux de CO₂ à l'interface écosystème-atmosphère : **Dispositif expérimental, traitement et analyse des données**

Globalement, l'atmosphère (0-1000 km d'altitude) est subdivisée en plusieurs couches dont la plus basse appelée troposphère est comprise entre la tropopause et la surface terrestre, en particulier à environ 10 km d'altitude. Cependant, l'épaisseur de la troposphère peut varier selon l'endroit, 0-7 km (aux pôles) et 0-16 km (à l'équateur). L'ensemble des processus se déroulant dans la Couche Limite Atmosphérique (CLA) est étudié par la micro-météorologie qui peut être définie comme “*a part of meteorology that deals with observations and processes in the small scales of time and space, approximately smaller than 1 km vertically and one day*” (Glickman, 2000).

Dans ce chapitre, nous rappelons brièvement les caractéristiques de la CLA, notamment la couche libre de surface (CLS) et leurs extensions verticales respectives dans la première partie. Quant à la deuxième partie, elle est consacrée à la théorie de la méthode d'eddy covariance, notamment les hypothèses. La troisième partie présente la description des trois sites investigués, le dispositif de mesure des flux turbulents et les autres catégories de données complémentaires. La quatrième partie aborde les principales étapes des procédures de traitement et d'analyse des flux de CO₂.

1. La Structure de la troposphère

La troposphère est caractérisée par différents mouvements qui peuvent affecter les autres parties de l'atmosphère à des échelles spatiale et temporelle variables. Elle est composée de deux autres couches principales (Figure 1) dénommées :

- “couche limite atmosphérique (CLA)” située entre la surface terrestre et l'altitude d'environ 3 km (Foken, 2009).
- “atmosphère libre (AL)”, située entre 3 et 10 km d'altitude environ. Les caractéristiques de la surface terrestre n'ont pas un effet sur les mouvements dans cette couche. Elle est principalement sous l'influence de la circulation générale composée de grands mouvements atmosphériques autour du globe terrestre.

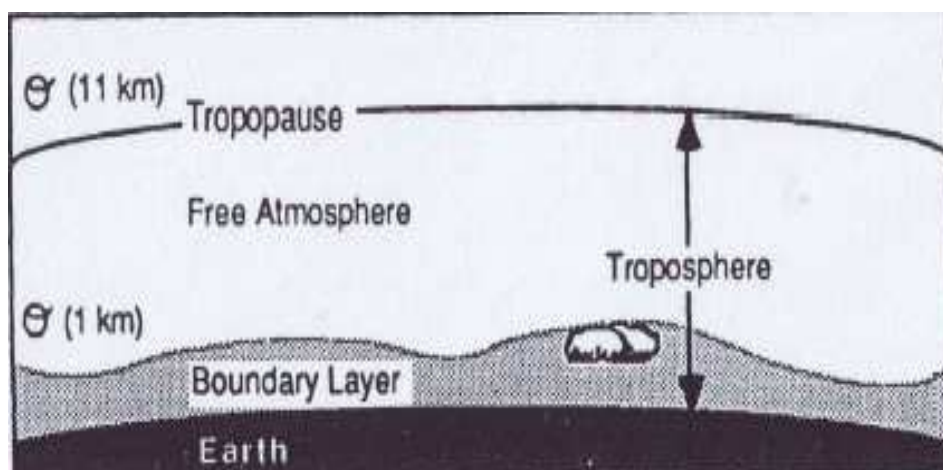


Figure 1. Illustration des deux couches de la troposphère et altitudes caractéristiques. D'après Stull (1988)

La CLA est subdivisée en deux zones: la couche limite de surface (CLS) plus basse et plus proche de la surface terrestre (Figure 2) dont l'épaisseur est approximativement un dixième de celle de la CLA (Foken, 2009) et la couche d'Ekman qui est la zone supérieure de la CLA dont l'épaisseur est environ 1 à plus de 2 km (Prandtl, 1952).

Dans la CLS, lorsque la surface terrestre est homogène les échanges de quantité de mouvement et d'énergie sont convectifs. Le vent subit des variations importantes liées à la présence d'obstacles à la surface terrestre. Les influences du gradient horizontal de pression et de la force de Coriolis par rapport aux forces de frottement sont négligeables. Durant le jour, la température de l'air diminue rapidement avec l'altitude et les échanges (CO_2 , énergétiques, ...) entre la surface et l'atmosphère sont convectifs (variant peu selon la verticale).

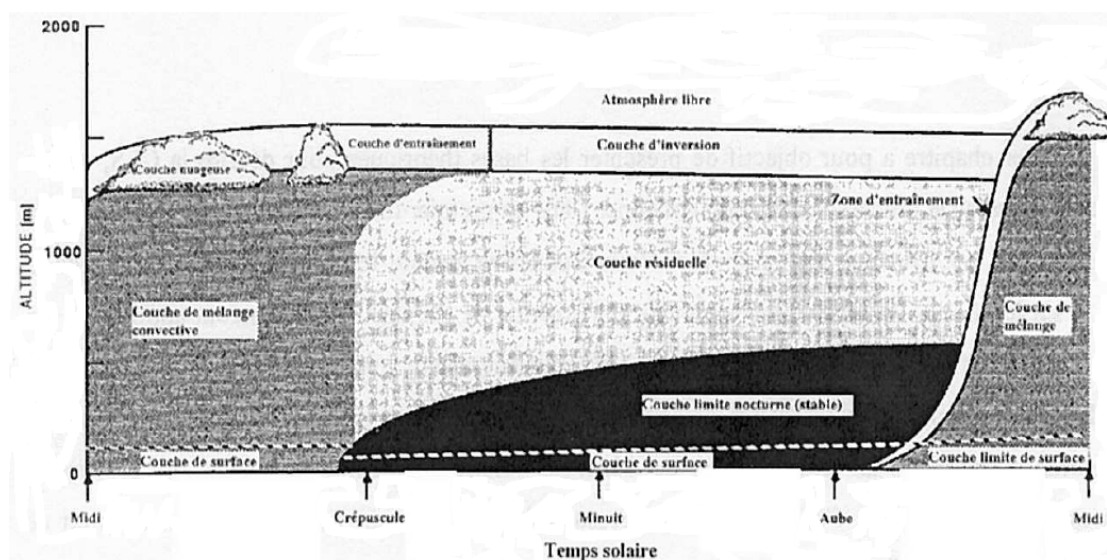


Figure 2. Structure et évolution diurne de la couche limite atmosphérique (CLA). D'après Stull (1988).

Selon l'intensité de la turbulence et la stratification thermique, l'atmosphère est caractérisée de stable, instable ou neutre. Le degré de stabilité est apprécié à partir du nombre sans dimension de Richardson ou de la longueur de Monin-Obukhov (Foken, 2009).

2. Théorie de la méthode d'eddy-covariance

La méthode d'eddy-covariance est basée sur l'hypothèse que tous les échanges des traceurs ou gaz comme le CO₂, la vapeur d'eau ou encore l'énergie entre l'atmosphère et une surface se font par la turbulence. Cette approche se fonde sur la présence de mouvements turbulents responsables du transport vertical de traceurs dans la CLA. La technique nécessite la mesure simultanée à une haute fréquence de la concentration du traceur et de la composante verticale de la vitesse du vent (Aubinet et al., 2012). La théorie d'eddy-covariance est principalement régie par l'équation de conservation de la masse, Eq. (1) (Aubinet et al., 2000).

$$\frac{\partial \rho_s}{\partial t} + u \frac{\partial \rho_s}{\partial x} + v \frac{\partial \rho_s}{\partial y} + w \frac{\partial \rho_s}{\partial z} = S + D \quad (1)$$

Où ρ_s représente la concentration du scalaire considéré ($mol\ m^{-3}$) ; u , v et w sont les trois composantes de la vitesse du vent ($m\ s^{-1}$), respectivement dans la direction de la moyenne du vent (x), dans la direction horizontale perpendiculaire à celle-ci (y) et dans la direction perpendiculaire à la surface de l'écosystème (z) ; S le taux de production ou d'absorption du scalaire ρ_s ; D la diffusion moléculaire dans l'air, négligeable par rapport aux autres processus. Pour le CO₂, la concentration est exprimée en $mol\ m^{-3}$, le taux de production ou d'absorption en $mol\ m^{-3}\ s^{-1}$ et la diffusion moléculaire dans l'air en $mol\ m^{-3}\ s^{-1}$.

En appliquant la décomposition de Reynolds (la décomposition de la valeur instantanée d'une variable x en une valeur moyenne et une fluctuation autour de cette moyenne), la densité du flux turbulent vertical mesurée à la hauteur h_m par le système d'eddy-covariance dans les conditions d'homogénéité horizontale, est exprimée par l'équation (2) suivante:

$$\int_0^{h_m} S dz = \underbrace{\overline{w'\rho_s'}}_I + \underbrace{\int_0^{h_m} \frac{\partial \overline{\rho_s}}{\partial t} dz}_{III} + \underbrace{\int_0^{h_m} \bar{u} \frac{\partial \overline{\rho_s}}{\partial x} dz}_{IV} + \underbrace{\int_0^{h_m} \bar{w} \frac{\partial \overline{\rho_s}}{\partial z} dz}_{V} \quad (2)$$

Tous les termes de l'équation 2 s'expriment en $\mu\ mol\ m^{-2}\ s^{-1}$. Il est important de préciser qu'en micrométéorologie, le flux est par convention compté négatif lorsqu'il exprime une absorption (dirigé donc vers l'écosystème) et positif quand il s'agit d'une émission (dirigé vers l'atmosphère).

Le terme I correspond à l'échange net du CO₂ entre l'atmosphère et l'écosystème, noté NEE.

Le terme II représente le flux turbulent (covariance de la composante verticale de la vitesse du vent et de la concentration du CO₂ mesurées à la hauteur h_m), noté F_{CO_2} . Lorsque les conditions de stationnarité atmosphérique, d'homogénéité horizontale et de diffusion moléculaire (inférieure à la diffusion turbulente proche de la couche limite de surface) sont respectées, les termes à droite IV et V peuvent être négligés (Aubinet et al., 2000, 2001). Cependant, ces conditions ne sont toujours pas rencontrées dans les écosystèmes terrestres et cette approximation n'est pas toujours faite.

Le terme III représente le stockage du CO₂ en dessous du point de mesure, généralement noté S_c . En conditions de turbulence bien développée (typiques des journées et des nuits venteuses), ce terme est faible. Cependant, des valeurs positives significatives peuvent être observées pendant les conditions de faible mélange durant les nuits calmes quand le CO₂ produit par la respiration de l'écosystème s'accumule à la surface. Au petit matin, ce CO₂ stocké dans la nuit est relâché par la réapparition de la turbulence ou est assimilé par la végétation via le processus de la photosynthèse. La moyenne journalière de ce terme est nulle, donc son ignorance sur le long terme est acceptable. Cependant, à plus court terme, cette valeur moyenne peut être significative et devrait être prise en compte parce qu'elle pourrait influencer le flux net de CO₂.

Les termes IV et V sont les flux relatifs respectivement aux phénomènes d'advection horizontale et verticale. L'advection horizontale est significative quand les gradients du scalaire existent. Les termes d'advection ne sont pas mesurables par la technologie disponible.

Habituellement, la turbulence dans la CLA est caractérisée par la vitesse de friction u^* (m s⁻¹) qui est exprimée par l'équation (3) suivante :

$$u^* = \sqrt{|u'w'|} \quad (3)$$

Où w' et u' sont respectivement les fluctuations de la vitesse du vent dans les directions verticale (z) et horizontale (x). Elle décrit l'intensité de la turbulence et correspond à la vitesse tangentielle moyenne des tourbillons. Elle dépend de l'amplitude des variations de la vitesse du vent. Lorsque ces variations sont grandes, l'atmosphère est plus turbulente et u^* plus élevée. Une valeur faible de u^* signifie par contre une turbulence peu développée.

3. Description du système de mesure des flux, des sites et des données de l'étude

3.1. Description du système de mesure des flux de CO₂

Le dispositif qui mesure les échanges de CO₂ et de vapeur d'eau par la méthode d'eddy covariance est composé d'un anémomètre couplé à un analyseur de gaz par absorption infrarouge (Figure 5). Les deux capteurs sont positionnés sur une tour au dessus de la canopée et fournissent les valeurs des concentrations des gaz étudiés et des composantes de la vitesse du vent. Les séries temporelles des vitesses du vent et des concentrations du gaz sont échantillonnées à une haute fréquence.

Le système de mesure des flux est associé à une station météorologique déterminant les conditions environnementales dans lesquelles ces flux sont mesurés. Les variables climatiques et édaphiques sont mesurées avec les différents capteurs appropriés à une basse fréquence. Le tableau 1 présente les données météorologiques mesurées à 0.1 Hz sur les trois sites étudiés dans cette thèse.



Figure 5. Système d'eddy-covariance au-dessus de la forêt au Bénin (site de Bellefougou): (a) anémomètre sonique tridimensionnel CSAT 3 et (b) analyseur de gaz infrarouge à circuit ouvert LICOR 7500.

3.2. Description des sites d'étude

Les trois sites étudiés (Nalohou, Nangatchori et Bellefougou) sont localisés dans la commune de Djougou, département de la Donga du Bénin. Ces sites sont gérés par l'équipe AMMA-CATCH Bénin qui a installé et a suivi les systèmes de mesures des flux, en particulier par le Laboratoire d'étude de Transferts en Hydrologie et Environnement (LTHE) de l'Université Grenoble Alpes et le Laboratoire d'Aérodynamique de l'Université de Toulouse en France.

Tableau 1 : Variables mesurées, hauteur ou profondeur de mesure et types d'instruments des stations de mesures d'eddy-covariance à Nalohou (savane cultivée), Bellefougou (forêt claire classée) et Nangatchori (forêt claire cultivée)

Mesures	Hauteur ou profondeur à Nalohou	Hauteur ou profondeur à Bellefougou	Hauteur ou profondeur à Nangatchori*	Capteurs utilisés	Unité d'acquisition
<i>Mesures Atmosphériques</i>					
Pression atmosphérique	2 m	18 m	8 m	Vaisala WXT510	hPa
Température de l'air	2 m	18 m	8 m	Vaisala WXT510	°C
Humidité relative	2 m	18 m	8 m	Vaisala WXT510	%
Vitesse du vent	2 m	18 m	8 m	Vaisala WXT510	m.s ⁻¹
Direction du vent	2 m	18 m	8 m	Vaisala WXT510	°
Radiation	2 m	5.5 m	-	Kipp & Zonen CNR1	W.m ⁻²
<i>Mesures dans le sol</i>					
Humidité du sol	10, 20 et 40 cm	10 et 50 cm	-	Volumetric Water Reflectometer CS616	cm ³ .cm ⁻³
Température du sol	10, 20 et 40 cm	10 et 50 cm	-	Thermocouple T105	°
<i>Mesures d'Eddycovariance</i>					
Fluctuation H ₂ O et CO ₂	4,95 m	18 m	8 m	Analyseur de gaz à circuit ouvert LICOR 7500	CO ₂ (mg.m ⁻³) et H ₂ O (g.m ⁻³)
Fluctuation vitesse vertical vent et de la température	4,95 m	18 m	8 m	Anémomètre sonique (CSAT 3 ; Gill R3)	m.s ⁻¹ et °C
Précipitation	1 m	1 m	-	Précis mécanique ABS 3030	mm

* Absence d'une station météorologique

La région de Djougou fait bien partie de la zone sèche de l'Afrique de l'Ouest et Centrale qui correspond selon la terminologie de White (1983) au Centre Régional d'Endémisme (CRE) soudanien. Elle couvre une superficie totale de 3,7 millions de km² et représente le domaine privilégié des forêts claires et de leurs faciès de dégradation (Bellefontaine et al., 1997). La végétation des trois sites est celle de la zone floristique centre-nord (Cn) définie par Adomou (2005). Le tableau 2 présente quelques caractéristiques des trois sites sur la base des résultats des inventaires floristiques sommaires que nous avons effectués sur une superficie de 1 km² autour des tours à flux au cours du mois de septembre 2010.

Tableau 2 : Quelques caractéristiques des sites de Nalohou, de Bellefougou et de Nangatchori

Indicateurs	Nalohou	Bellefougou	Nangatchori
Hauteur moyenne des arbres/arbustes	8 m	14 m	12 m
Densité d'arbres	< 40*	321-338	150-200*
Recouvrement**	< 20 %	60-80 %	60-70 %
Statut	Non classé	Classé	Non classé
Agriculture	Oui	Non	Oui
Pâturage	Oui	parfois	Oui
Coupe d'arbres	Oui	parfois	Oui
Feux	Oui	Parfois	Oui
Carbonisation	Oui	Non	Non
Espèces ligneuses les plus abondantes	<i>Vitellaria paradoxa</i> <i>Daniellia oliveri</i> <i>Dialium guineense</i> <i>Anacardium occidentale</i> <i>Combretum collinum</i>	<i>Isobertia spp</i> <i>Vitellaria paradoxa</i> <i>Uapaca togoensis</i> <i>Burkea africana</i> <i>Daniella oliveri</i>	<i>Isobertia spp</i> <i>Vitellaria paradoxa</i> <i>Terminalia avicinioides</i> <i>Daniella oliveri</i> <i>Combretum collinum</i>
Espèces herbacées les plus abondantes	<i>Andropogon gayanus</i> <i>Imperata cylindrica</i> <i>Panicum maximum</i>	<i>Andropogon tectorum</i> <i>Andropogon chinensis</i> <i>Andropogon gayanus</i>	<i>Andropogon tectorum</i> <i>Andropogon chinensis</i> <i>Panicum maximum</i>

* Estimation personnelle ; ** Estimation personnelle concernant la strate arborée

D'après ce tableau, on observe une intervention humaine temporaire ou permanente sur tous les trois sites. Ces activités anthropiques intense ou non se traduisent principalement par les feux de brousse, l'agriculture, la déforestation, la carbonisation et le pâturage. La plus dense strate herbacée est observée à Nalohou et dominée par *Andropogon gayanus*. Par contre, le tapis herbacé est mince à Bellefoungou et à Nangatchori mais dominé surtout par *Andropogon tectorum*. Le recouvrement des ligneux est faible à Nalohou (< 15 %) mais relativement important à Bellefoungou et à Nangatchori (> 60 %). Au regard de ces indicateurs combinés à la densité d'arbres, nous pouvons caractériser de « **forêt classée** » le site de Bellefoungou, de « **forêt cultivée** » celui de Nangatchori et de « **savane cultivée** » celui de Nalohou.

En effet, la forêt claire de Bellefoungou a été classée par l'Etat béninois depuis 1943 avec une superficie totale de 1300 ha par l'arrêté N° 2839 S.E. du 5 Août 1943. Actuellement, cette forêt ne couvre que 709 ha, ce qui fait un taux annuel moyen de déforestation d'environ 11 ha (Hékpazo, 1996). Les ressources de la forêt étaient protégées par l'administration coloniale jusqu'en 1972, à l'avènement de la révolution au Bénin. Notons qu'aucun plan participatif d'aménagement n'existe à ce jour pour une gestion durable de ce site, pourtant classé.

Site de Nalohou: Ce site de savane cultivée (9,74° N ; 1,60°E ; 449 m) est situé dans le sous-bassin de la rivière ARA (12 km²). Le site est constitué principalement d'arbres/arbustes, de cultures et d'herbes de couvertures très variables d'une année à une autre (Figure 6). A 300 m environ au nord du système de mesure des flux turbulents, une forêt galerie borde la rivière ARA (un affluent du fleuve Donga).



Figure 6. Etat de la station de mesure de flux turbulents de Nalohou pendant les saisons sèche (gauche) et pluvieuse (droit). Photo (AGO, septembre 2010 et janvier 2012).

Le site est soumis en permanence aux activités humaines, notamment l'agriculture. Une forte hétérogénéité est observée dans la composition floristique. La strate herbacée est constituée d'herbes pérennes (peu abondantes) et annuelles (plus abondantes).

Site de Bellefougou : Il est une forêt claire classée ($9,79^{\circ}$ N ; $1,72^{\circ}$ E ; 414 m) localisée dans le village de Bellefougou. Elle est constituée de trois principaux types de végétation (Houéto et al., 2013): la végétation à *Vitellaria paradoxa* et *Isoberlinia doka*, à *Isoberlinia doka* et *Burkea africana*, et à *Isoberlinia tomentosa*. Le site est représentatif des forêts claires les moins exploités de la région de la Donga. Les arbres atteignent en moyenne 13,5 m de hauteur et parfois plus (Blanchard et al., 2007 ; Houéto et al., 2013). La figure 7 montre la station de mesure des flux turbulents avec l'état du sous-bois pendant les saisons sèche et pluvieuse.



Figure 7. La station d'eddy-covariance de la forêt claire protégée de Bellefougou (gauche) avec l'état de la végétation pendant les saisons pluvieuse (droite, haut) et sèche (droite, bas). Photo (AGO, janvier 2012 et septembre 2010).

Site de Nangatchori : Il est une forêt claire cultivée ($9,65^{\circ}$ N ; $1,74^{\circ}$ E ; 432 m) localisée dans le village de Nangatchori à 20 km environ du site de Nalohou. La station de mesure des flux est située non loin (0,5 km) de la route principale reliant les villes de Djougou et de Parakou. Le site est constitué d'une végétation naturelle (arbres, herbes), de plantations et de cultures annuelles (Saxton et al., 2007). Cette forêt subit souvent d'importants impacts en relation avec les différentes activités anthropiques, surtout l'agriculture, le pâturage et les feux allumés par les populations locales pendant la saison sèche (Hountondji et al., 2013). La présence sur le

site d'espèces pyrroésilientes comme *Isoberlinia spp* et *Bombax costatum*, mais également la forme des troncs des arbres confirment ces observations. Les arbres/arbustes atteignent une hauteur moyenne de 10 à 12 m. La figure 8 montre la station de mesures de flux turbulents et l'état de la végétation pendant les saisons sèche et pluvieuse.



Figure 8. Le dispositif de mesure d'eddy-covariance dans la forêt claire cultivée de Nangatchori avec l'état de la végétation pendant la saison pluvieuse. Photo (SERCA, 2006 ; AGO, 2012)

3.3. Données utilisées dans la thèse

Dans cette thèse, les données utilisées sont principalement les flux turbulent de CO₂ mesurés par le système d'eddy-covariance. Ces données de flux ont été stockées à la demi-heure et ont couvert sur les trois sites des périodes variables, allant de 17 à 29 mois.

L'un des facteurs importants permettant d'apprécier la productivité d'une végétation est son indice foliaire (Leaf Area Index pour les anglophones, abrégé par LAI). Il est la surface des feuilles exprimée par unité de surface du sol. Le LAI peut être estimé par plusieurs méthodes. Les valeurs journalières des trois sites investigués sont des estimations basées sur des données du satellite SEVIRI contraintes par les mesures *in situ* faites par photographie hémisphérique. Ces valeurs nous ont été fournies par l'équipe AMMA-CATCH du Bénin, particulièrement le Laboratoire d'étude de Transferts en Hydrologie et Environnement (LTHE) de l'Université Grenoble Alpes en France.

Enfin, nous avons réalisé un inventaire floristique sur une superficie de 1 km² autour des mâts sur les trois sites. Nous avons donc identifié les espèces végétales dominant les zones sources des flux mesurés suivant des transects à l'aide d'un GPS. Celles-ci ont été définies comme étant les plus abondantes en termes de densité et de couverture au sol (Flahault, 1901).

4. Les procédures de traitement et d'analyse des données de flux de CO₂

Le calcul des flux turbulents mesurés a été fait après acquisition des données brutes. Ce type de traitement est délicat et nécessite une analyse spécifique. Il est important de corriger les erreurs instrumentales (fonctionnement, défaut de calibration, etc..) et de prendre en compte les conditions atmosphériques ayant prévalu sur le site. Ce traitement est exigeant, notamment l'évaluation des données manquantes pour l'établissement du bilan carboné des écosystèmes (Aubinet et al., 2012 ; Rebmann et al., 2012). La figure 9 présente l'organigramme décrivant les différentes étapes du traitement des flux de CO₂, généralement suivies et décrites en détail par Aubinet et al. (2012). Dans la présente thèse, trois grandes étapes ont été suivies après l'acquisition des données brutes à savoir :

- une première étape à l'aide des logiciels EdiRe (R. Clement, University of Edinburgh) et EddySoft (Kolle et Rebmann, 2009) ayant permis d'obtenir des données brutes partiellement corrigées à l'échelle de 30 mn ;

- une seconde étape permettant d'obtenir des flux de CO₂ corrigés et qui a été automatisée à l'aide des macros développées sous le langage Visual Basic Application (Microsoft Visual Basic 6.0, Version 8176) ;

- enfin, une troisième étape gérée à partir des langages Matlab (Matlab, R2010b version, The Mathworks, Natick, USA) et Prisme (Version 4.00, GraphPad Software, San Diego California, USA) et qui a concerné l'analyse des flux de CO₂ mesurés proprement dite.

Notons que l'installation des systèmes d'eddy-covariance et les mesures des flux turbulents, échangés surtout le CO₂ par les trois écosystèmes étudiés, ainsi que l'acquisition des données brutes ont été entièrement gérées par l'équipe de AMMA-CATCH Bénin, en particulier par le Laboratoire d'étude de Transferts en Hydrologie et Environnement (LTHE) de l'Université Grenoble Alpes et par le Laboratoire d'Aérodynamique de l'Université de Toulouse en France.

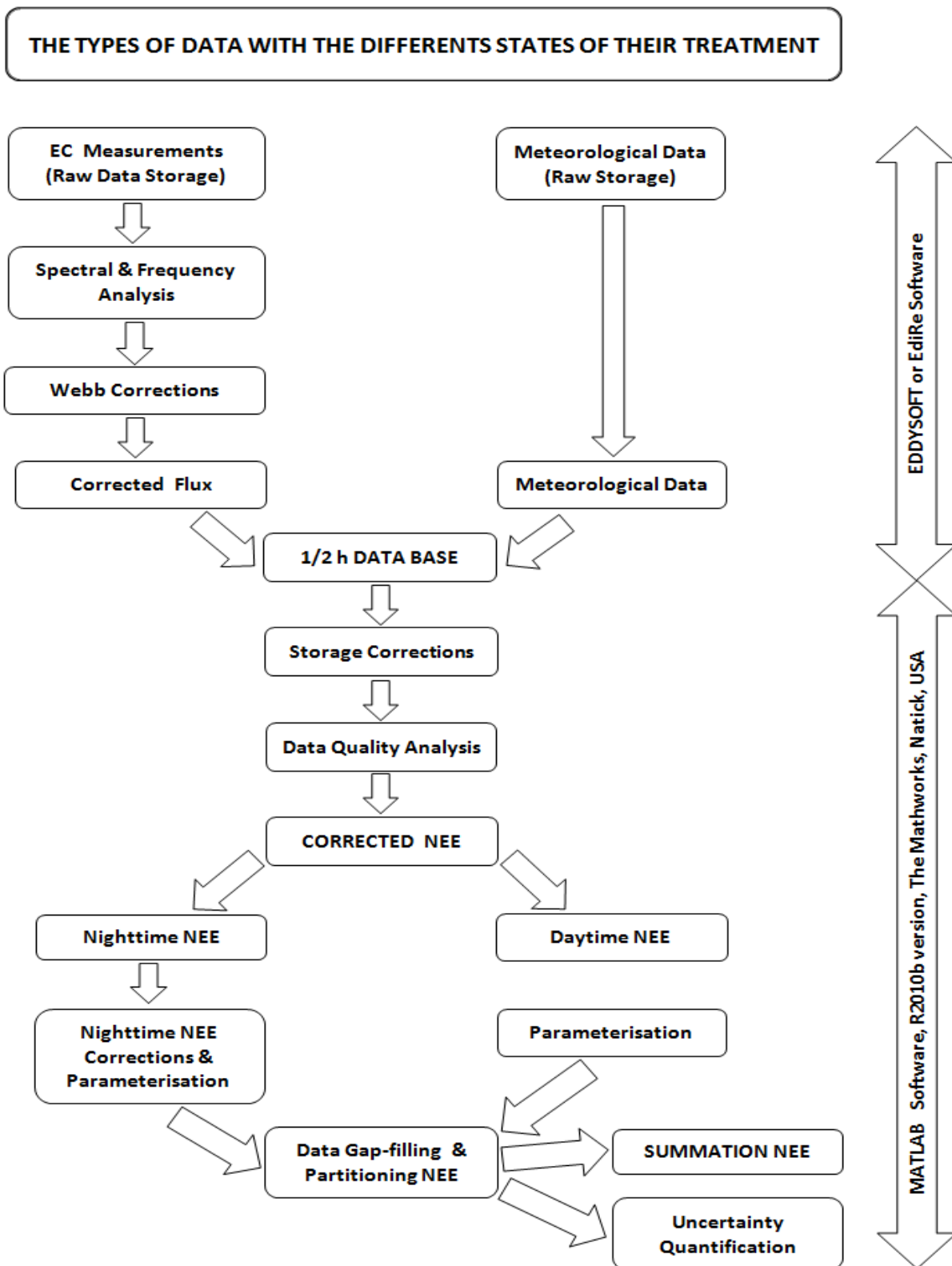


Figure 9. Organigramme décrivant les types de données de flux net de CO₂ et les principales étapes de la procédure de leur traitement (adapté de Aubinet et al., 2000).

La première grande catégorie des traitements concernant Bellefougou (forêt classée) et Nalohou (savane cultivée) a été également gérée par l'équipe AMMA-CATCH Bénin. La procédure de traitement général qui a été appliquée est décrite en détail par Mamadou (2014). Concernant Nangatchori (forêt cultivée), cette première grande étape a été gérée par nous au sein de l'axe Echange Ecosystèmes-atmosphère, Université de Liège Gembloux Agro Bio Tech (Belgique) et Laboratoire d'Hydraulique et de Maîtrise de l'Eau, Université d'Abomey-Calavi (Bénin). Ensuite, nous avons mis en œuvre les deux autres grandes étapes de traitement qui concernent tous les trois sites investigués.

4.1. Traitement avec EdiRe

Les flux turbulents échangés par les deux écosystèmes (forêt classée et savane cultivée) ont été calculés à partir des signaux mesurés à haute fréquence (20 Hz) avec la technique d'eddy-covariance. Après l'extraction et surtout la conversion des signaux bruts binaires en grandeurs physiques combinées aux données météorologiques (en format CSV), les différentes étapes du traitement mis en place sont les suivantes :

1. correction des dérives de l'analyseur de gaz dues aux salissements de la fenêtre du capteur ou aux calibrations, en particulier concernant les mesures de CO₂.

La stratégie développée pour la correction de ces dérives repose sur l'évolution temporelle des concentrations mesurées sur chacun des sites investigués à l'échelle de 30 mn. Il a été observé que les concentrations dérivent, donc les flux de CO₂ mesurés également sont probablement affectés. Pour chaque site, l'hypothèse est que la concentration moyenne standard de CO₂ est de 380 ppm (ou 17 mmol m⁻³). Cette concentration de CO₂ n'est observée que si l'air est bien brassé. Ensuite, on filtre les valeurs des concentrations de CO₂ pour lesquelles la turbulence est bien développée ($u^* > 0,5$) (figure 10) afin de déterminer les coefficients à appliquer pour corriger les dérives de l'analyseur de gaz.

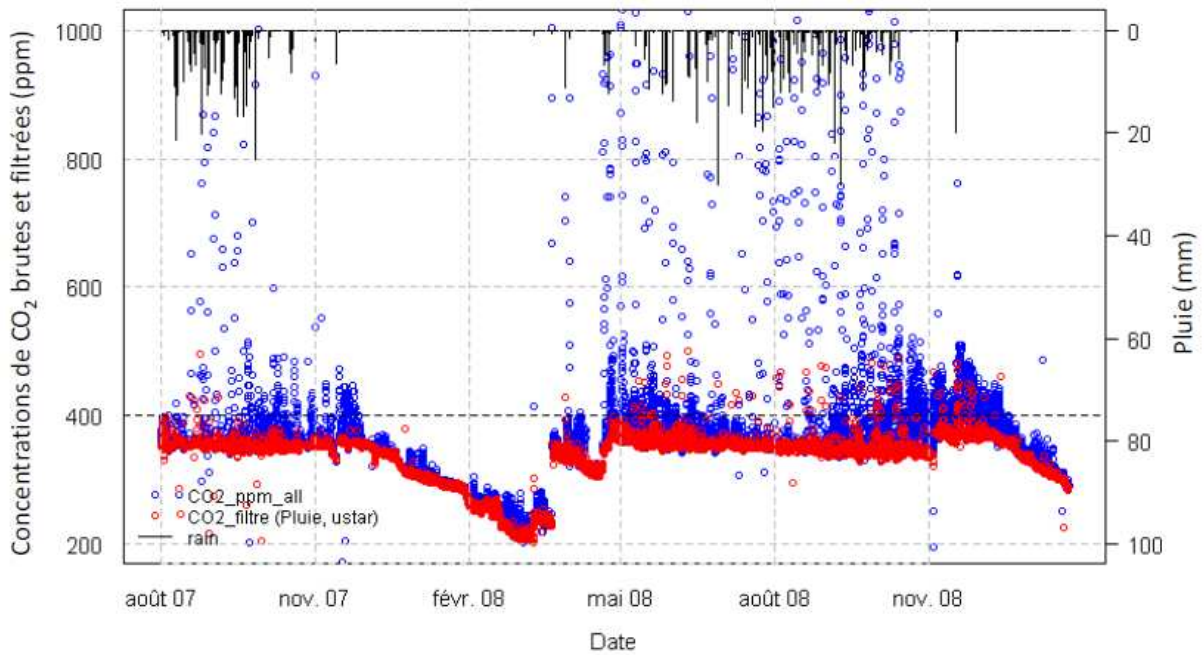


Figure 10. Evolution temporelle des moyennes journalières des précipitations (histogramme noir), des concentrations de CO₂ brutes (cercle bleu) et celles filtrées (cercle rouge) à Nalohou (savane cultivée) (Cohard et Galle, Com. pers.).

A partir des concentrations filtrées de CO₂, les ratios (380 / moyenne des jours filtrés) ont été calculés jour par jour puis moyennés respectivement sur 14, 20 et 40 jours. On a observé que les valeurs de la pente journalière obtenues semblent être assez sensibles aux événements pluvieux, ce qui a justifié le traitement des dérives par sous-périodes. Les résultats obtenus sur le site de Nalohou (savane cultivée) pour l'évolution des moyennes de la pente journalière sur 14, 20 et 40 jours et du nombre total de données entre 4 août 2007 et 31 décembre 2009 sont présentés à la figure 11.

Après cette étape de correction des dérives, la nouvelle allure des concentrations corrigées de CO₂ est obtenue à partir des nouvelles valeurs des gains. L'évolution des concentrations de CO₂ corrigées en considérant les nouvelles valeurs des gains à Nalohou est montrée à la figure 12. Ce qui a permis d'obtenir les flux de CO₂ corrigés et poursuivre les étapes suivantes du traitement des données.

Notons que la même démarche a été suivie pour corriger les dérives des analyseurs de gaz sur les deux autres sites à savoir Nangatchori (forêt cultivée) et Bellefoungou (forêt classée).

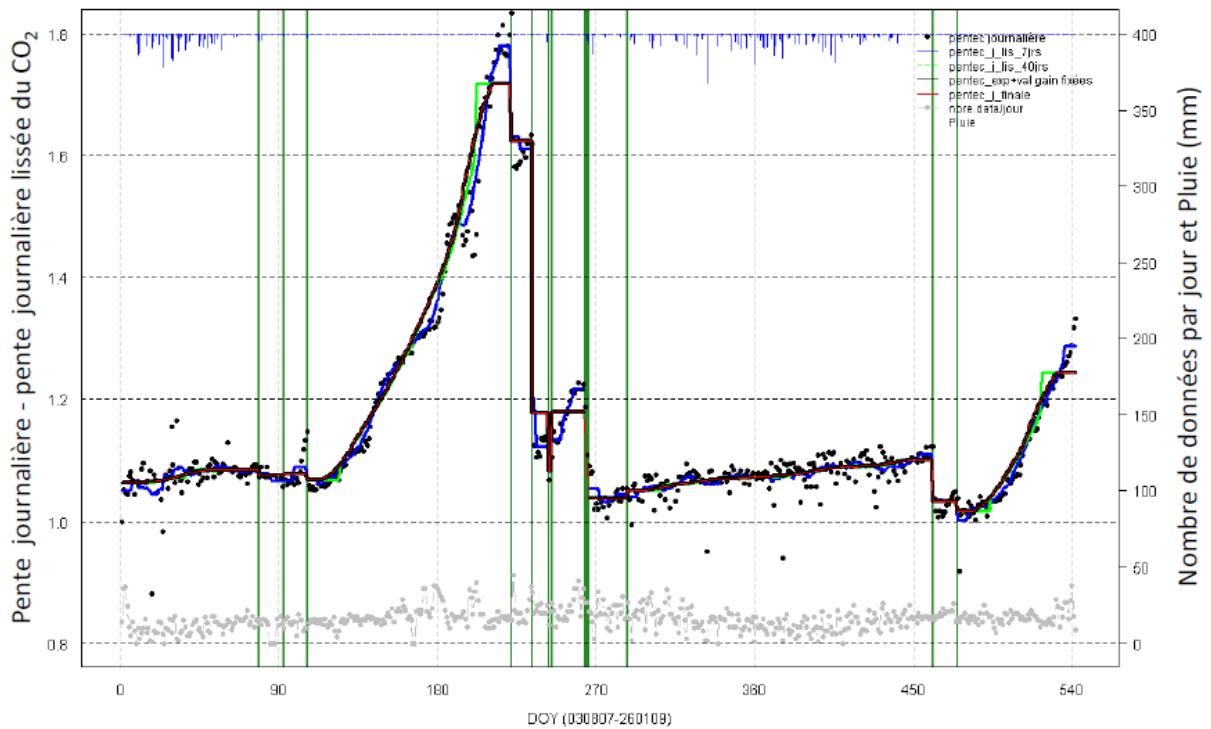


Figure 11. Evolution de la pente journalière des variations des concentrations de CO₂ (points noirs) et du nombre total de données sur le site de Nalohou (savane cultivée) (points gris) : moyennes 14 jours (ligne bleue), 20 jours (ligne noire) et 40 jours (ligne verte) (Cohard et Galle, Com. pers.).

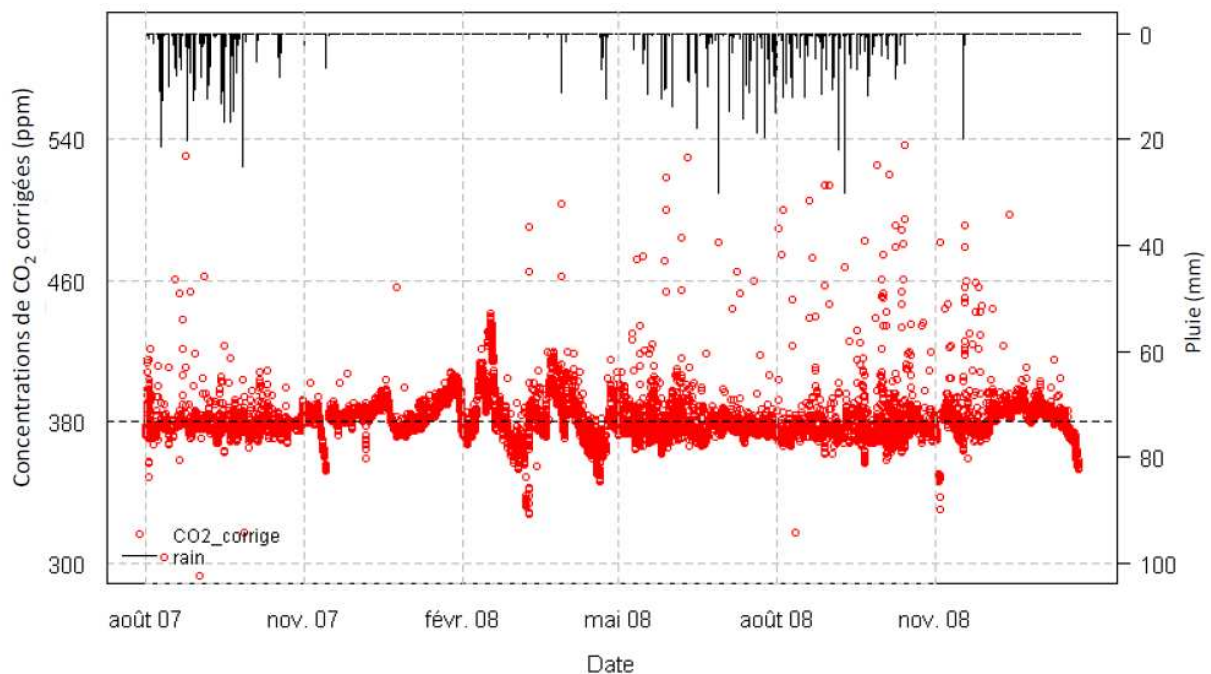


Figure 12. Evolution des concentrations du CO₂ corrigées en considérant les nouvelles valeurs des gains et les événements pluvieux à Nalohou (savane cultivée) du 4 août 2007 au 31 décembre 2019 (Cohard et Galle, Com. pers.).

2. détection des pics (valeurs aberrantes) pour chaque variable mesurée à 20 Hz, avant les calculs des paramètres statistiques. Ces pics ont été remplacés par une interpolation linéaire.

3. suppression du décalage temporel entre les signaux de l'analyseur de gaz et ceux de l'anémomètre sonique. Un décalage électronique fixe entre les deux appareils et un décalage physique engendrent un décalage temporel qui varie en fonction de la vitesse et de la direction du vent. Ce décalage peut entraîner des pertes de covariance relativement importantes dans les hautes fréquences du signal turbulent en particulier. Il est déterminé à partir du maximum de corrélation entre la composante verticale de la vitesse du vent et les variables mesurées par l'analyseur de gaz. Il est ensuite fixé pour que les deux variables mesurées soientphasées correctement dans le temps.

4. **rotations**: les vitesses du vent mesurées par l'anémomètre sonique se réfèrent aux trois axes orthogonaux. La rotation consiste en la transformation en composantes orthogonales des composantes de la vitesse du vent à partir d'une matrice (3*3) qui est unique pour chaque positionnement de l'anémomètre. Dans l'objectif d'aligner \bar{u} dans la direction moyenne du vent ($\bar{v} = 0$), suivie d'une autre rotation autour du nouvel axe (y) ($\bar{w} = 0$), deux coefficients de rotation sont calculés et appliqués.

5. **correction de Schotanus/Liu**: elle permet de convertir la température virtuelle mesurée par l'anémomètre sonique en celle de l'air. Pour ce faire, les effets des fluctuations de l'humidité de l'air et de la vitesse du vent ont été pris en compte (Schotanus et al., 1983).

6. calcul des covariances des flux mesurés tel que indiqué par l'équation Eq. (2) à la page 35.

7. appréciation de la stabilité de l'atmosphère à partir des valeurs de la longueur de Monin et Obukhov (Monin et Obukhov, 1954).

8. **corrections fréquentielles**: Les signaux mesurés par les deux capteurs sont atténués, donc tronqués non seulement par l'échantillonnage, mais également par la nature du dispositif expérimental (temps de réponse, séparation des capteurs, etc...). Ces coupures spectrales peuvent engendrer une sous estimation de 5 à 10 % des flux (Moore, 1986). Les corrections fréquentielles consistent donc à prendre en compte l'atténuation à l'aide des mesures d'eddy-covariance. Pour ce faire, l'approche basée sur un filtre passe bas a été utilisée. La séparation

latérale entre l'anémomètre sonique et l'analyseur de gaz a été également prise en compte par cette approche.

Cependant, une partie de ces erreurs est d'ores et déjà corrigée par la maximisation de la covariance (correction du déphasage temporel entre les deux séries de données).

9. correction de Webb: La théorie de Webb stipule que les effets des fluctuations de densité associés aux fluctuations de température et d'humidité doivent également être pris en compte dans la détermination du flux de CO₂ "vrai" échangé par l'écosystème avec l'atmosphère (Webb et al., 1980). En effet, les fluctuations de température et d'humidité de l'air engendrent également des fluctuations du volume d'air, par conséquent des fluctuations dans les densités des gaz mesurés (CO₂ et H₂O). La correction permet de prendre en compte ces fluctuations dans les concentrations molaires de CO₂ et de la vapeur d'eau causées par les fluctuations de la température et de l'humidité de l'air.

4.2. Traitement avec Eddysoft

Les flux turbulents ont été calculés pour le site de la forêt cultivée (Nangatchori) à partir des signaux mesurés à haute fréquence (8 Hz) par la technique d'eddy-covariance. Après avoir converti les signaux bruts en format SLT, le logiciel Eddysoft, notamment Eddyflux a aidé aux traitements de la première grande étape avec l'introduction des informations nécessaires:

1. spécification de l'anémomètre sonique Gill R3 et de l'analyseur de gaz Licor 7500
2. hauteurs de mesure (8 m) et de la canopée (5 m)
3. fréquence de mesure (8 Hz)
4. année de mesure des flux (2005, 2007 et 2007)
5. nombre de mesures instantannées à l'échelle temporelle de 30 mn (14 400 données)
6. nombre minimum de mesures acceptable pour 30 mn (12 000 données, soit 83 %)

7. angle de l'anémomètre avec la direction Nord (10 °C)

8. choix pour effectuer la correction Webb

9. prise en compte de la rotation (2D)

10. spécification des variables des conversions: le CO₂ (5v = 25 mmol m⁻³) et H₂O (5v = 2000 mmol m⁻³).

4.3. Deuxième grande étape de traitement

Cette étape a concerné essentiellement la qualification des flux mesurés à travers la correction des dérives de l'analyseur de gaz, du stockage dans la canopée, l'application des différents tests de qualité, le filtrage et la représentativité des flux de CO₂ mesurés.

4.3.1. Correction des dérives de l'analyseur de gaz pour les mesures de CO₂ liées aux salissures du capteur (cf section 4.1)

4.3.2. Correction du stockage (cf Eq 2, page 35)

Elle consiste à tenir compte de l'accumulation ou du déstockage du CO₂ en dessous du point de mesure des flux de CO₂ situé au dessus de la canopée. Le flux de stockage est simplement ajouté au flux mesuré par le système d'eddy-covariance au dessus de la canopée pour obtenir l'échange net de l'écosystème (NEE). Idéalement, le stockage est estimé à partir d'un profil de mesures de concentrations faites en plusieurs points successifs dans la canopée, c'est-à-dire entre le sol et le point de mesure des flux par le système d'eddy-covariance (Aubinet et al., 2001). Le nombre de points de mesure des concentrations de CO₂ requis pour correctement quantifier le flux de stockage dépend des hauteur et complexité de la canopée. Cependant, les mesures à l'intérieur de la canopée sont essentielles pour évaluer avec assez de précision le flux de stockage, en particulier lorsque celui-ci est important. Papale et al. (2006) ont montré que des différences entre les estimations de stockage basées sur un seul point de mesure et un profile complet adéquat peut induire des erreurs sur les valeurs annuelles des flux de carbone dans les écosystèmes forestiers. Sur les trois sites investigués au Bénin, nous avons estimé le flux de stockage à partir des concentrations de CO₂ mesurées par le système d'eddycovariance

en considérant celles-ci constantes à l'intérieur de la canopée (Papale et al., 2006 ; Archibald et al., 2009 ; Merbold et al., 2009). A l'échelle de 30 mn, le terme de stockage est faible à Nalohou (savane cultivée) et ne dépasse pas en valeur absolue $0,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Par contre, à Nangatchori (forêt cultivée) et à Bellefoungou (forêt classée) le stockage est relativement plus important car il atteint en valeur absolue respectivement 2 et $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Un seul point de mesure des concentrations de CO_2 pourrait conduire à des erreurs dans l'estimation du flux de stockage surtout lorsque celui-ci est relativement important. Cependant, nous pensons que ces erreurs seraient limitées dans le cas de nos sites d'étude à cause de : 1) la hauteur de mesure relativement faible et la relative ouverture des canopées et 2) l'absence d'impacts significatifs du stockage sur les flux en général aux échelles temporelles plus grandes qui constituent le cœur de cette thèse. La figure 13 présente le cycle journalier du terme de stockage pendant les saisons sèche et pluvieuse à Nalohou (savane cultivée).

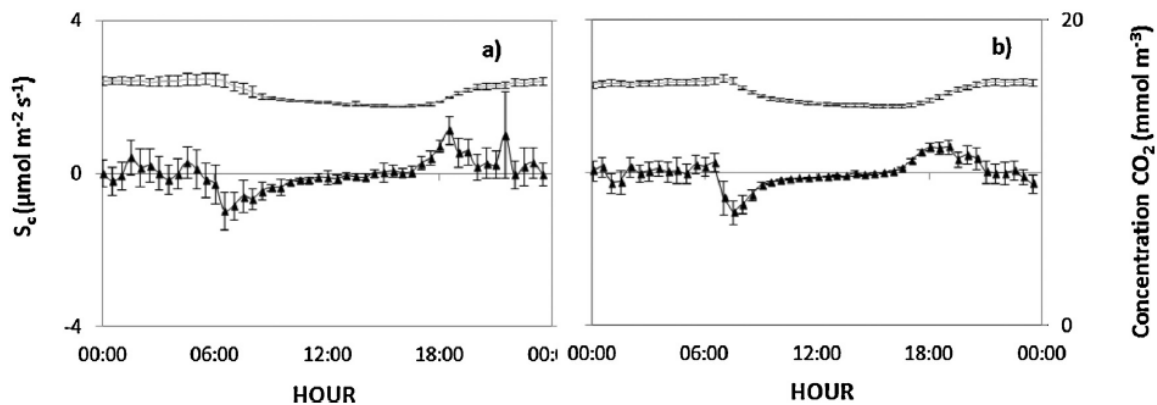


Figure 13. Evolution journalière des concentrations (ligne continue grise) et flux de stockage de CO_2 (triangle noir fermé) dans la canopée sur le site de Nalohou (savane cultivée). Chaque point représente la moyenne des mesures échantillonnées au pas de temps de 30 mn pendant les saisons pluvieuse (a) et sèche (b). Les bars d'erreur sont les intervalles de confiance à 95 %. D'après (Ago et al., 2014).

4.3.3. Tests de qualité

- Test de stationnarité: Il permet de s'assurer du respect de l'hypothèse de la stationnarité de l'écoulement émise lors de l'établissement du calcul des flux turbulents. Le principe de ce test est de comparer une valeur moyenne de la covariance $\overline{w'x'}$ calculée à partir des données sur un intervalle de 30 mn à une moyenne des $\overline{w'x'}$ calculés pour 5 mn (Foken et Wichura, 1996). Nous avons distingué trois niveaux de qualité : les données avec la différence des covariances inférieure à 30 % sont de qualité élevée, entre 30 et 60 % de qualité acceptable et supérieure à

60 % échouent au test de stationnarité. A ce stade, ce sont les données de qualités acceptable et élevée qui ont été considérées pour la poursuite des traitements relatifs aux sites d'étude.

- Test de fermeture de bilan d'énergie: La cohérence des mesures des flux turbulents par eddy covariance peut être évaluée par l'analyse du bilan énergétique. Il s'agit de comparer les flux d'énergie mesurés par eddy covariance à la somme des flux d'énergie mesurés avec d'autres capteurs indépendamment. Le bilan est généralement dit "fermé" et par conséquent les flux mesurés de "bonne qualité" lorsque la pente de la droite de régression linéaire d'ordonnée à l'origine zéro et le coefficient de détermination sont proches de 0,8 (Aubinet et al., 2000 ; Wilson et al., 2002 ; Foken, 2009). Dans la littérature, plusieurs raisons sont avancées pour expliquer cette sous-estimation des flux turbulents mesurés ou sur-estimation de l'énergie disponible (Foken et al., 2012 ; Aubinet et al., 2012). Les principales raisons concernent globalement l'hétérogénéité des sites et ses influences sur les flux mesurés. Mamadou (2014) a établi les bilans d'énergie des sites de Bellefougou et Nalohou (figure 14) avec les données de 30 mn.

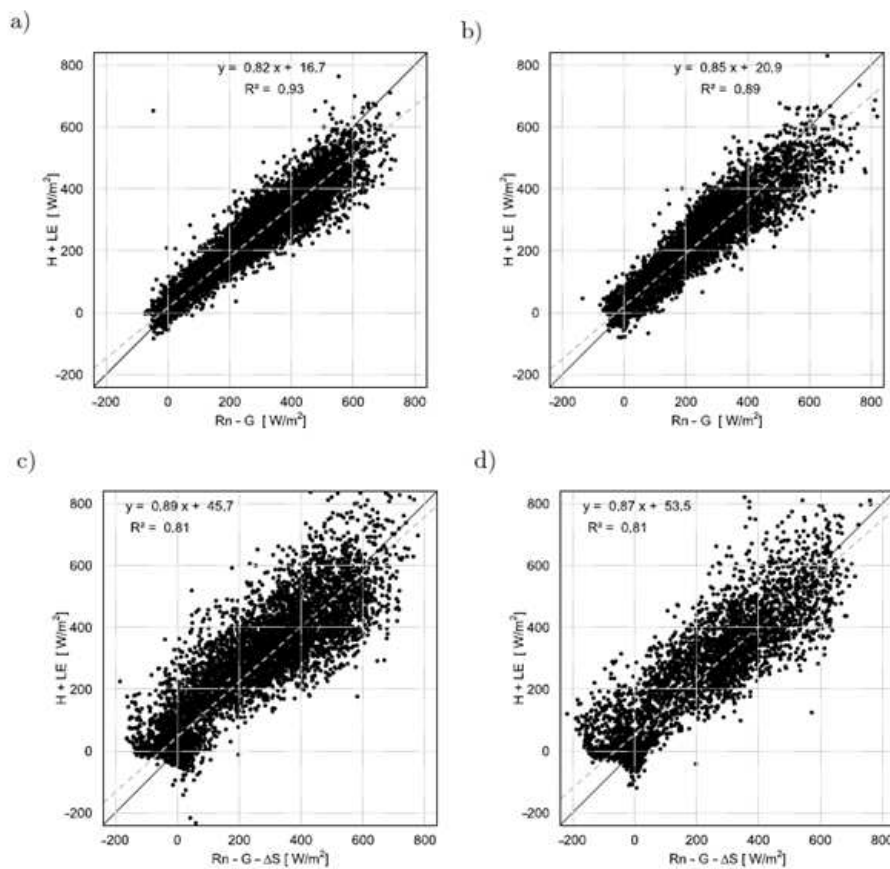


Figure 14. Bilan d'énergie établi à partir des données de 30 mn. Nalohou (savane cultivée) : a) 2009 et b) 2010 ; Bellefougou (forêt classée) : c) 2009 et d) 2010. Les coefficients des droites de régression ont été calculés à un intervalle de confiance de 95 %. D'après Mamadou (2014).

Globalement, on observe un coefficient de détermination r^2 de 0,81 à Bellefougou et 0,89-0,93 à Nalohou, c'est-à-dire que plus de 80 % de la variabilité des flux turbulents mesurés (H + LE) sont expliquées par celle de l'énergie disponible (R_n-G). Cependant, on observe une forte variabilité à Bellefougou (forêt classée) plus qu'à Nalohou (savane cultivée). Les pentes des droites de régression pour les deux sites sont supérieures à 0,82 avec des ordonnées à l'origine supérieures à 14 W m^{-2} , indiquant une sous-estimation des flux mesurés (H+LE) par rapport à l'énergie disponible (R_n-G). A Bellefougou, le stockage était pris en compte pendant qu'il a été négligé à Nalohou. La sous-estimation ne saurait donc être expliquée par le stockage dans la canopée. Cependant, la non-fermeture du bilan d'énergie souvent constatée sur les sites d'eddy-covariance ne signifie pas nécessairement qu'il y a des erreurs dans les mesures des flux turbulents (Aubinet et al., 2012).

Les taux de fermeture du bilan d'énergie des sites étudiés sont comparables à ceux rapportés pour d'autres écosystèmes en Afrique de l'Ouest (Mauder et al., 2006 ; Brümmer et al., 2008 ; Ramier et al., 2009 ; Timouk et al., 2009 ; Quansah et al., 2015) et ailleurs dans le monde (Wilson et al., 2002 ; Williams et al., 2009 ; Foken et al., 2009 ; Aubinet et al., 2012). Globalement, nous pouvons donc conclure à une précision acceptable pour les flux turbulents mesurés sur les sites au nord Bénin. Cependant, la fermeture du bilan d'énergie pourrait être améliorée notamment à Bellefougou (forêt classée) si les mesures de rayonnement net faites depuis d'avril 2012 au dessus de la canopée sont disponibles. A Nangatchori (forêt cultivée), l'analyse de la fermeture du bilan d'énergie n'a pas été possible due à l'absence des données nécessaires au calcul de l'énergie disponible.

4.3.4. Filtrage des données de flux de CO_2 mesurés

Il s'agit ici de vérifier le fonctionnement correct des deux capteurs : l'anémomètre sonique et l'analyseur de gaz. Nous avons supprimé les flux des périodes de dysfonctionnement des deux capteurs (concentration, température et pression négatives,..), d'événement pluvieux et des demi-heures immédiatement après une pluie.

- Correction des flux durant les nuits calmes

Position et cause du problème

Les premiers tests du système d'eddy-covariance avaient montré que les flux nets de CO₂ étaient sous-estimés dans les conditions stables (Moncrieff et al., 1996 ; Goulden et al., 1996). Plusieurs autres mesures effectuées pendant des nuits calmes dans plusieurs régions et dans différents types de végétation ont confirmé ces observations (Massman et Lee, 2002 ; Aubinet et al., 2012). Par ailleurs, il a été observé que les flux nets de CO₂ mesurés par cette technique sont corrélés avec la vitesse de friction u^* lorsque la turbulence est faible ou pratiquement nulle. En réalité, pendant les nuits calmes la turbulence est plus petite ou absente et la CLS devient stable. Dans ces conditions, les mesures de flux nets de CO₂ peuvent être entachées d'erreurs dues probablement à des conditions atmosphériques stables, erreurs instrumentales ou phénomènes d'advection (Aubinet et al., 2012). Le CO₂ produit par la végétation et dans le sol n'arrive donc pas à être transporté au point de mesure afin d'être détecté et mesuré par les capteurs. Souvent, ce CO₂ est expulsé dès la réapparition de la turbulence habituellement le matin ou encore reste accumulé dans la canopée et est assimilé en partie par la végétation via le processus de la photosynthèse. L'importance des termes à considérer dépend alors surtout des caractéristiques du site considéré et des conditions météorologiques qui prévalent. La sous-estimation des flux de CO₂ nocturnes mesurés conduit plus souvent à une sur-estimation du carbone total séquestré par l'écosystème (Moncrieff et al., 1996 ; Aubinet et al., 2002).

Correction des flux de nuit

(1) Correction de stockage: (cf Eq. 2, page 35).

(2) Filtrage u^* : Il a notamment consisté à écarter les flux nets nocturnes sous-estimés, flux mesurés pendant les périodes calmes où la turbulence est faible ou peu développée (Aubinet et al., 2012 ; Goulden et al., 1996). Un critère basé sur la vitesse de friction u^* a été utilisé pour séparer les périodes plus turbulentes. La respiration, étant un processus biologique, devrait être insensible à la turbulence pendant la nuit, donc indépendante de u^* . Lorsqu'une dépendance est clairement établie entre les flux nocturnes et u^* sur un site, cela peut signifier une erreur dans les mesures de flux. Un seuil critique de u^* a été déterminé à partir des flux nocturnes qualifiés représentés en fonction de u^* . La figure 15 montre la courbe pour le site de Nalohou

(savane cultivée). Nous avons observé que pour $u^* < 0,1$, les flux nets nocturnes apparaissent dépendants de la turbulence. Ces flux ont été rejetés car ils conduisent à une sous-estimation. Pour $u^* > 0,1 \text{ m s}^{-1}$, les flux nets nocturnes sont relativement stables, donc indépendants de la turbulence. Le seuil critique a été donc fixé à $0,1 \text{ m s}^{-1}$, et les données de flux nocturnes avec $u^* < 0,1 \text{ m s}^{-1}$ ont été systématiquement écartées. Ces données des flux nets rejetés ont été remplacées par des valeurs prédites à partir de modèles adéquats (Ago et al., 2014, 2015) tel que recommandé par Aubinet et al. (2012). Il est indiqué de prendre les précautions lors du choix de ce seuil car il peut conduire à des résultats qui n'ont rien à voir de la réalité mesurée.

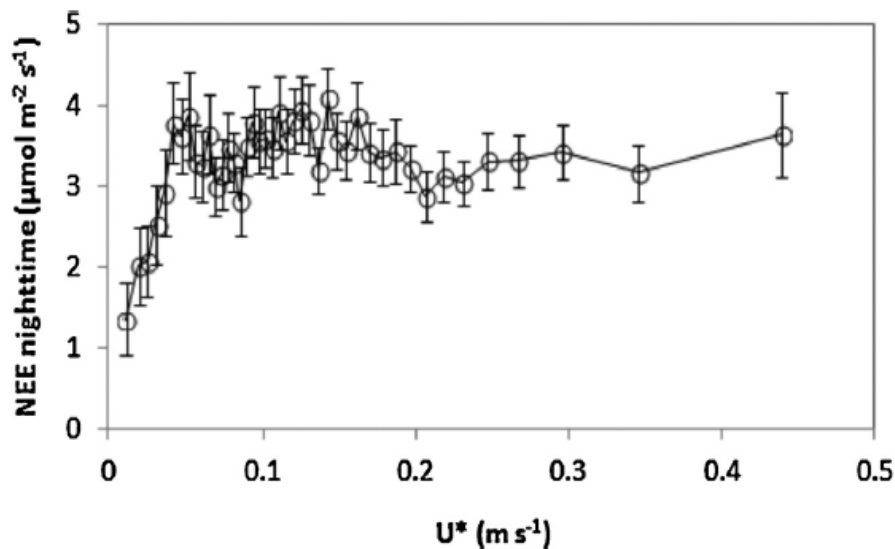


Figure 15. Evolution des flux nets nocturnes mesurés à la demi-heure (NEE) en fonction de la vitesse de friction u^* à Nalohou (savane cultivée) du 4 Août 2007 au 31 Décembre 2009. Chaque point sur le graphe représente la moyenne de 200 données, excepté le dernier qui correspond à la moyenne de 65 mesures. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95 %. D'après Ago et al. (2014).

4.3.5. Représentativité spatiale des flux turbulents mesurés

L'empreinte du flux turbulent (encore appelé footprint) est la zone qui contribue au signal de flux mesuré par le système d'eddy-covariance. La source des flux mesurés est très importante pour l'interprétation. Pour un écosystème mixte, les flux peuvent provenir de différents types de végétation. L'analyse du footprint aide à identifier les zones contribuant aux flux mesurés et à quantifier les contributions de celles-ci. Pour apprécier cette représentativité sur les trois sites, deux modèles ont été appliqués: Mamadou et al. (2014) ont utilisé le modèle analytique simple Hsieh 1-D (Hsieh et al., 2000) avec une extension à 2-D (Detto et al., 2006) pour l'analyse du footprint des flux turbulents à Nalohou (savane cultivée). L'analyse a montré une

contribution significative des différentes zones aux flux de CO₂ mesurés selon les saisons sèche et pluvieuse. Pour Nangatchori (forêt cultivée), nous avons utilisé le progiciel élaboré par Neftel et al. (2008) basé sur le modèle analytique 2-D de Kormann-Meixner (Kormann et Meixner, 2001). A Bellefougou (forêt classée), quelle que soit la direction du vent, la zone source des flux mesurés est toujours la forêt, une analyse de footprint n'est pas pertinente.

4.4. L'analyse et interprétation des données de flux de CO₂

Dans cette étape, nous avons principalement séparé les flux de jour et de nuit avec un critère basé sur la densité de flux photosynthétiquement actif (un seuil de 5 $\mu\text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), corrigé les flux nocturnes, fait le gap-filling et la partition, sommé les flux nets aux différentes échelles temporelles puis estimé les incertitudes associées.

4.4.1. Gap-filling, partition des flux de CO₂ et estimation des incertitudes

Après avoir appliqué les différents filtres, on observe globalement que la qualité des données de flux nets de CO₂ mesurés varie suivant le jour et la nuit. Durant le jour, les données de flux sont majoritairement de qualité sur les sites à cause probablement de la turbulence qui est bien développée. Pendant la nuit les conditions sont peu ou pas réunies pour la turbulence, ce qui engendre des flux en grande partie non qualifiables. L'analyse statistique des flux nets de CO₂ des trois sites montre que seulement 45 %, 49 % et 43 % des données sont qualifiables sur les périodes de mesure respectivement à Nalohou (savane cultivée), Bellefougou (forêt classée) et Nangatchori (forêt cultivée). Les données manquantes dans les séries temporelles des flux mesurés résultent principalement du mauvais fonctionnement du système d'eddy-covariance, des coupures d'énergie électrique, des conditions de stabilité atmosphérique ou encore de la mauvaise qualité. Nous avons remplacé ces données manquantes par des valeurs prédites à partir des paramétrisations des réponses des flux nets aux principales variables climatiques ou édaphiques (Aubinet et al., 2012). La paramétrisation a été différente durant le jour et la nuit. Les flux nets diurnes ont été fittés mois par mois à partir du modèle de Misterlich (Aubinet et al., 2001 ; Falge et al., 2001) décrivant la réponse des flux nets à la radiation. La figure 16 montre les réponses des flux nets aux densités de flux photosynthétiquement actifs (PPFD) sur les sites de Bellefougou (forêt classée) et de Nalohou (savane cultivée) durant juillet 2008.

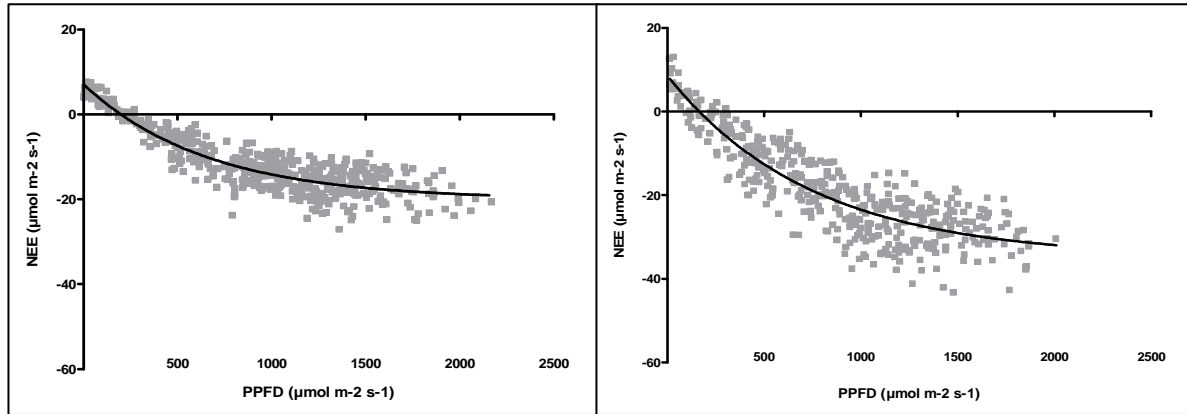


Figure 16. Réponse des flux nets de CO₂ (NEE) échantillonnés au pas de temps de 30 mn aux densités de flux photosynthétiquement actifs (PPFD) à Nalohou (savane cultivée, à gauche) et à Bellefoungou (forêt classée, à droite) en juillet 2008. Les données ont été fittées à partir du modèle de Misterlich et les valeurs des trois paramètres caractéristiques estimés : NEE à saturation de la radiation, l'efficacité quantique (la pente à l'origine de la courbe) et la respiration noire (NEE pour une radiation nulle).

Concernant les flux nets nocturnes, nous avons utilisé deux modèles décrivant la réponse de la respiration de l'écosystème à l'humidité du sol (figure 17) (Ago et al., 2014) et l'évolution de celle-ci suivant l'humidité relative (Ago et al., 2015) en considérant tous les flux nocturnes qualifiés relatifs à toute la période de mesure d'eddy-covariance.

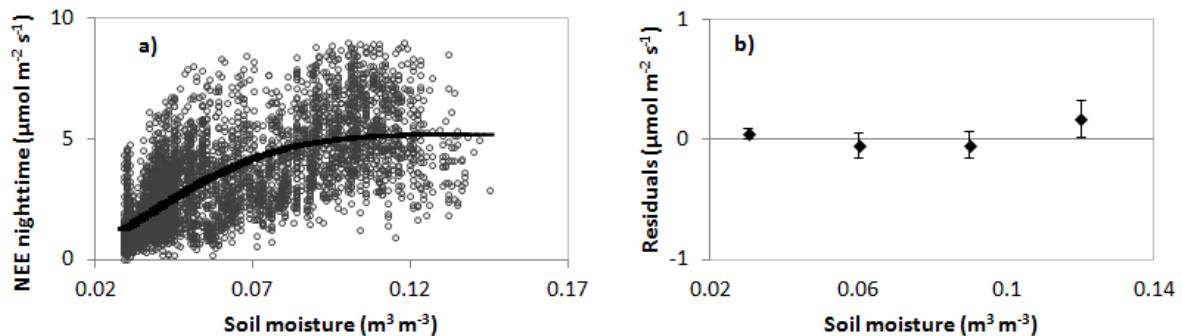


Figure 17. Réponse des flux de nuit de CO₂ (NEE) à l'humidité du sol à Nalohou (savane cultivée) du 4 août 2007 à 31 décembre 2009. (a) données échantillonnées à 30 mn et (b) Résidus. Les données ont été fittées à l'aide du modèle sigmoïdal (Ago et al., 2014) en considérant les flux qualifiés. Les deux paramètres caractéristiques (respiration maximale et la pente contrôlant la sigmoïde) ont été estimés.

Ensuite, nous avons fait la partition du flux net en ses deux principales composantes que sont la productivité primaire brute et la respiration totale de l'écosystème après avoir effectué le gap-filling. Nous avons utilisé pour le site de Nangatchori (forêt cultivée) l'approche proposée

par Gilmanov et al. (2013), c'est-à-dire l'estimation de la respiration du jour à partir des flux nets diurnes. Ces auteurs estiment par cette approche prendre en compte la photosynthèse qui a lieu le jour. De plus, cette méthode a permis de contourner la non-disponibilité des mesures d'humidité du sol. Concernant les sites de Bellefougou (forêt classée) et de Nalohou (savane cultivée) où les mesures d'humidité du sol étaient disponibles, nous avons utilisé la méthode proposée par Reichstein et al. (2005) en extrapolant aux conditions de jour la réponse de la respiration à l'humidité du sol trouvée pendant la nuit.

Quant à l'erreur d'échantillonnage aléatoire sur les flux mesurés, elle a été estimée en utilisant les relations établies par Richardson et al. (2006) pour les écosystèmes prairiaux et forestiers. L'erreur liée au gap-filling a été estimée comme étant deux fois l'erreur standard du modèle de gap-filling utilisé comme appliqué par Aubinet et al. (2002). L'incertitude totale sur le cumul des flux nets de CO₂ a été estimée aux échelles journalière, mensuelle ou même annuelle à 95 % intervalle de confiance en supposant indépendants les flux nets mesurés et ceux gap-fillés. Les deux sources d'erreurs ont été également considérées comme indépendantes (Richardson et Hollinger, 2007).

Finalement, les flux nets de CO₂ échangés par les trois écosystèmes investigués peuvent être sommés aux échelles journalière, hebdomadaire, mensuelle, annuelle ou même pluri-annuelle.

5. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons rappelé la structure de la troposphère, les caractéristiques de la couche limite atmosphérique. Ensuite, la théorie et les principes de la technique de covariance de turbulence ont été présentés, puis les sites (Nangatchori, Bellefougou et Nalohou) ont été décrits avec le dispositif expérimental. Nous avons également abordé les différentes étapes de traitement des données de flux de CO₂ mesurés, notamment les approches de filtrage des flux aberrants. Les flux nets de CO₂ mesurés sont représentatifs de chacun des écosystèmes étudiés à savoir la forêt classée (site de Bellefougou), la savane cultivée (site de Nalohou) et la forêt cultivée (site de Nangatchori). Les résultats montrent des taux de fermeture du bilan d'énergie relativement meilleurs en comparaison à ceux d'autres sites rapportés dans la littérature. Dans la suite, nous présenterons les résultats originaux de l'analyse des flux de CO₂ qualifiés. Ces résultats sont particulièrement regroupés dans les chapitres 3, 4, 5 et 6.

Chapitre 3 (Article 1)

Chapitre 3: Mesure des flux de CO₂ et séquestration de carbone dans les écosystèmes terrestres ouest-africains (synthèse bibliographique)

Résumé

En Afrique de l'Ouest comme ailleurs dans d'autres régions du monde, la préservation des écosystèmes terrestres s'avère primordiale pour toute politique d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre, en particulier du dioxyde de carbone. Une évaluation pertinente de la contribution d'une région donnée au cycle de carbone implique la nécessité de raisonner en termes de bilan en considérant dans l'analyse tous les flux d'exportation et d'importation dans les écosystèmes.

Une synthèse bibliographique, basée sur les résultats publiés ou non de quelques études ayant porté sur les écosystèmes ouest-africains, a été conduite avec pour objectif principal d'évaluer l'importance des échanges de carbone avec l'atmosphère. Il ressort que les flux de carbone présentent une variabilité spatiale importante, principalement liée à la variabilité des conditions pédo-climatiques, des modes de gestion, des types de végétation et des formes d'usage des écosystèmes. La pluviométrie moyenne annuelle apparaît être le facteur principal contrôlant les échanges de carbone dans la région. La variabilité spatiale de la photosynthèse explique 71 % de celle de cumuls annuels de NEE. Cet article confirme la séquestration de carbone par l'ensemble des écosystèmes ouest-africains considérés avec une séquestration moyenne de $-2,0 \pm 1,5 \text{ t C ha}^{-1}\text{an}^{-1}$ et fait apparaître la nécessité d'améliorer la compréhension des mécanismes ou des facteurs qui contrôlent les échanges de carbone entre les écosystèmes et l'atmosphère.

Considérant les résultats de quelques sites, il apparaît nécessaire de poursuivre les mesures des flux de carbone à l'échelle de l'écosystème sur le long terme afin de mieux apprécier leurs variabilités spatio-temporelles, notamment saisonnières et inter-annuelles. Cet article met également en évidence la nécessité d'étendre les mesures d'eddy covariance dans la région et à d'autres types de végétation de manière à faciliter des études futures de comparaison entre différents types d'écosystème. Ces études permettront de suggérer des modes de gestion plus durables favorisant la séquestration de carbone tout en limitant les émissions.

Mesure des flux de CO₂ et séquestration de carbone dans les écosystèmes terrestres ouest-africains (synthèse bibliographique)

Expedit Evariste Ago^(1,2), Euloge Kossi Agbossou⁽²⁾, Pierre Ozer⁽³⁾, Marc Aubinet⁽¹⁾

⁽¹⁾ Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech. Axe Échanges Écosystèmes-Atmosphère. Avenue de la Faculté, 8. BE-5030 Gembloux (Belgique). E-mail : eeago@doct.ulg.ac.be

⁽²⁾ Université d'Abomey-Calavi. Faculté des Sciences Agronomiques (FSA). Laboratoire d'Hydraulique et de Maitrise de l'Eau. BP 2819. Cotonou (Bénin).

⁽³⁾ Université de Liège. Département des Sciences et Gestion de l'Environnement. Avenue de Longwy, 185. BE-6700 Arlon (Belgique).

Reçu le 2 mars 2015, accepté le 9 octobre 2015.

Introduction. En Afrique de l'Ouest comme ailleurs dans d'autres régions du monde, la préservation des écosystèmes terrestres s'avère primordiale pour toute politique d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre, en particulier du dioxyde de carbone. Une évaluation pertinente de la contribution d'une région donnée au cycle global du carbone implique la nécessité de raisonner en termes de bilan en considérant dans l'analyse tous les flux d'exportation et d'importation dans les écosystèmes.

Littérature. Une synthèse bibliographique, basée sur les résultats publiés ou non de quelques études ayant porté sur les écosystèmes ouest-africains, a été conduite avec pour objectif principal d'évaluer l'importance des échanges de carbone avec l'atmosphère. Il ressort que les flux de carbone présentent une importante variabilité spatiale, principalement liée à la variabilité des conditions pédo-climatiques, des modes de gestion, des types de végétation et des formes d'usage des écosystèmes. La pluviométrie moyenne annuelle apparaît être le facteur principal contrôlant les échanges de carbone dans la région. La variabilité spatiale de la photosynthèse explique 71 % de celle de cumuls annuels de NEE. Cet article confirme le comportement de puits de carbone de l'ensemble des écosystèmes terrestres ouest-africains considérés avec une séquestration moyenne annuelle de $-2,0 \pm 1,5$ t C·ha⁻¹ et fait apparaître la nécessité d'améliorer la compréhension des mécanismes ou des facteurs qui contrôlent les échanges de carbone entre les écosystèmes et l'atmosphère.

Conclusions. Considérant les résultats de quelques sites, il apparaît nécessaire de poursuivre les mesures des flux de carbone à l'échelle de l'écosystème sur le long terme afin de mieux apprécier leurs variabilités spatio-temporelles, notamment saisonnières et inter-annuelles. Cet article met également en évidence la nécessité d'étendre les mesures d'eddy covariance dans la région et à d'autres types de végétation de manière à faciliter des études de comparaison entre différents types d'écosystème. Ces études permettront de suggérer des modes de gestion plus durables favorisant la séquestration de carbone tout en limitant les émissions.

Mots-clés. Eddy covariance, respiration de l'écosystème, productivité primaire, échange net de l'écosystème, séquestration, du carbone, Afrique.

CO₂ measurement and carbon sequestration in West African terrestrial ecosystems. A review

Introduction. In West Africa, as elsewhere in other parts of the world, preserving terrestrial ecosystems has proven essential to any emissions mitigation policy for greenhouse gases, notably carbon dioxide. A meaningful assessment of the contribution of a given region to the global carbon cycle implies the need to think in terms of balance, taking into account the totality of the carbon export and import within the ecosystems.

Literature. This review, based on the results of a small number of published and unpublished studies focusing on West African ecosystems, has as its main objective the assessment of the importance of carbon exchange. Carbon fluxes appear to be spatially highly variable in the West African region, mainly due to the variability of the types of vegetation, approaches to ecosystem management, and edaphic and climatic conditions. The mean annual precipitation appears to be the main factor controlling plant respiration and photosynthesis in this region. Annual cumulated NEE has been positively correlated with the rate of photosynthesis, and has been shown to account for 71% of its spatial variability at the annual scale. This paper also confirms the presence of carbon sink behavior for considered ecosystems in the West Africa with an annual average carbon sequestration of -2.0 ± 1.5 t C·ha⁻¹ and highlights the need to improve understanding of factors or mechanisms controlling the carbon exchange between the ecosystems and the atmosphere.

Conclusions. Based on these results, which were collected on a very limited number of sites, it appears necessary to continue with the measurement of carbon fluxes in the long term at the ecosystem scale in order to better appreciate the temporal and spatial variabilities, especially on a seasonal and inter-annual basis. This paper highlights the need to extend eddy covariance measurements to other vegetation types in this region in order to facilitate studies comparing the different ecosystems. This could be used as a basis for the recommendation of more sustainable management strategies favoring carbon sequestration while limiting emission levels.

Keywords. Eddy covariance, ecosystem respiration, primary productivity, net ecosystem exchange, carbon sequestration, Africa.

1. INTRODUCTION

Bien que les impacts négatifs associés aux émissions de CO₂ soient clairement reconnus et identifiés (Houghton et al., 2012 ; GIEC, 2013 ; Grace et al., 2014 ; Mbow, 2014), il est fort probable que dans les prochaines décennies ces émissions se poursuivront, voire s'intensifieront. Dans le bilan global de carbone, les écosystèmes terrestres sont reconnus comme jouant un rôle essentiel, absorbant près de 30 % du CO₂ anthropique total émis (GIEC, 2013). Toutefois, ces puits cachent une grande variabilité spatiale et inter-annuelle qui est mal comprise. Dans ce contexte, les écosystèmes terrestres africains demeurent jusqu'à présent très peu étudiés, comparés à ceux d'autres régions du monde (Mbow, 2014 ; Valentini et al., 2014).

En termes d'émission de carbone, la contribution du continent africain aux émissions anthropiques totales de la planète est la plus faible, de l'ordre de 7 % du global. En revanche, le continent africain contribue pour 17 % à l'ensemble des émissions de la planète issues des changements dans les formes d'utilisation et les modes de gestion des sols (Canadell et al., 2009). Les modifications des modes d'usage des terres contribuent pour 48 % aux émissions totales de carbone de l'Afrique. Les émissions des écosystèmes africains sont aussi caractérisées par une grande variabilité spatiale et inter-annuelle (Ciais et al., 2011 ; Houghton et al., 2012 ; Valentini et al., 2014). L'Afrique de l'Ouest, qui a connu une grande et longue crise de sécheresse sans précédent dans les années 1970 et 1980 (Ago et al., 2005 ; Ozer et al., 2010 ; Fisher et al., 2013 ; Nicholson, 2013), est caractérisée par une forte variabilité climatique et un taux de croissance démographique très élevé (> 3 %) (Nicholson, 2013 ; UNDP, 2015). Cette région est par ailleurs soumise à divers processus lents de dégradation environnementale comme la désertification (Wittig et al., 2007 ; Ozer et al., 2010). Tous ces facteurs ont eu sans doute des impacts significatifs sur la croissance végétative et les flux de carbone dans les écosystèmes (Bombelli et al., 2009 ; Gonzalez et al., 2012 ; Abdi et al., 2014 ; Ajonina et al., 2014 ; Valentini et al., 2014). Dans ce contexte, il s'avère impérieux de mieux comprendre la dynamique de la végétation et

des échanges de carbone, et de les quantifier. De façon spécifique, il s'agira d'étudier les réponses des flux de carbone aux facteurs pédo-climatiques et aux modes de gestion des écosystèmes. Ainsi, il sera possible de mieux appréhender la variabilité spatiale et temporelle des échanges de carbone, puis d'estimer les bilans carbonés des principaux écosystèmes africains. Ceci contribuera à réduire significativement les larges incertitudes jusqu'à présent observées sur les flux de carbone dans cette région. Il sera possible de mieux prédire l'évolution des échanges de carbone entre ces écosystèmes et l'atmosphère en tenant compte des changements climatiques et des événements météorologiques extrêmes. Ainsi, il sera possible d'émettre à long terme des suggestions pertinentes sur les modes de gestion plus durables des écosystèmes africains. La contribution au cycle global de carbone de l'Afrique de l'Ouest pourra être mieux estimée. *In fine*, les vulnérabilités des écosystèmes pourront également être mieux déterminées et évaluées.

L'objectif principal de cet article est de faire l'état des connaissances sur les échanges de carbone dans les écosystèmes terrestres ouest-africains. Une synthèse bibliographique et de résultats expérimentaux non publiés sera réalisée afin de faire le bilan des connaissances sur les flux de carbone en Afrique de l'Ouest. Des recherches et des mesures complémentaires nécessaires à une connaissance approfondie des échanges de carbone, de leurs variabilités aux différentes échelles spatio-temporelles et du fonctionnement des écosystèmes terrestres seront finalement discutées.

2. L'AFRIQUE DE L'OUEST, SES SPÉCIFICITÉS CLIMATIQUES ET LES SITES D'ÉTUDE CONSIDÉRÉS

L'Afrique de l'Ouest est la région située au Sud du Sahara comprise entre 18°W et 15°E s'étendant de 4°N jusqu'à 25°N (**Figure 1**). Elle jouit de trois principaux types de climats prédominants définis par Le Lay (2006) sur la base de la moyenne annuelle de précipitation (MAP) : le climat tropical humide ou guinéen (MAP > 1400 mm), le climat soudanien ou tropical sec (700 < MAP < 1400 mm) et le climat sahélien (MAP < 700 mm). À ce gradient pluviométrique Nord-

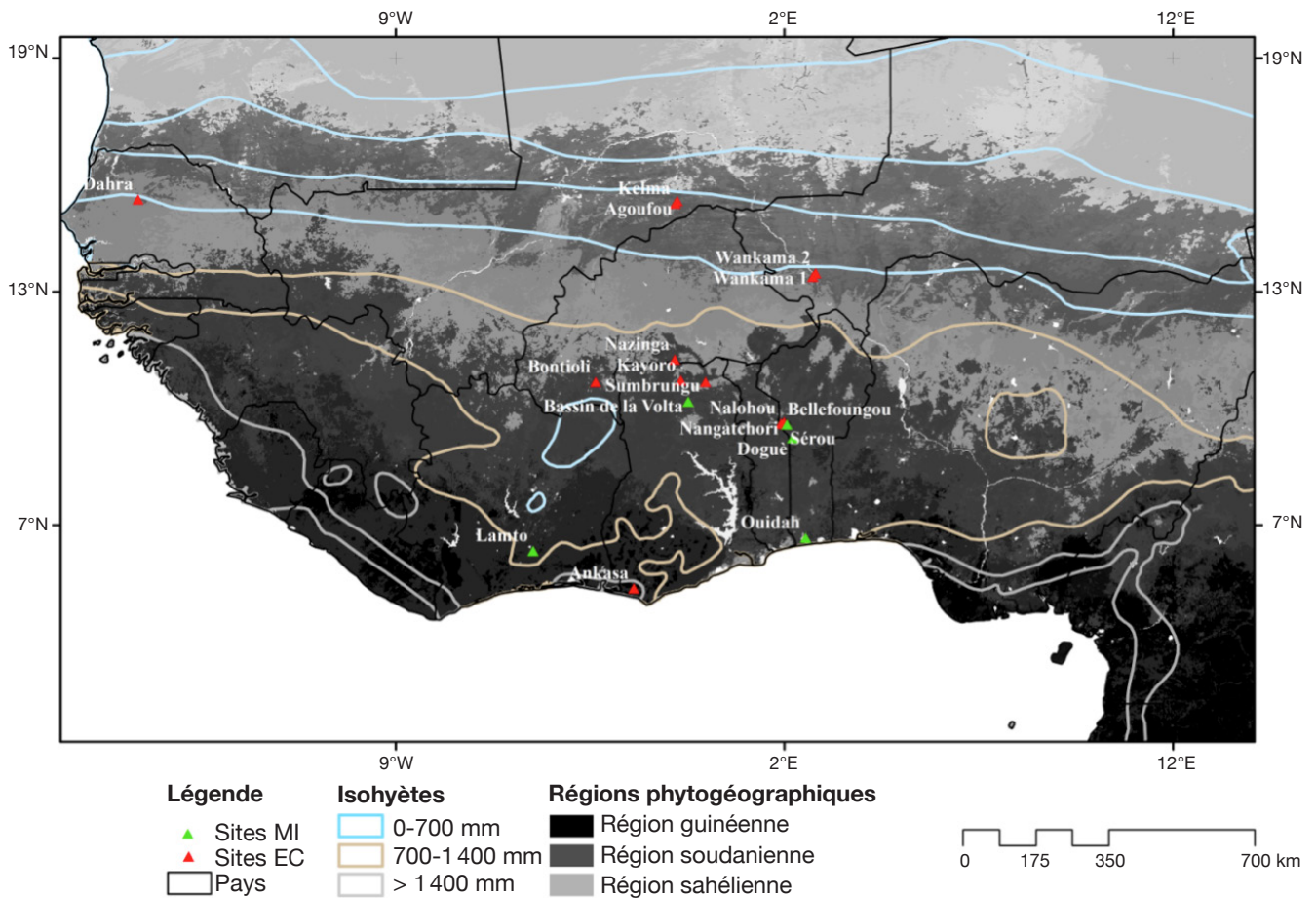


Figure 1. Les principaux domaines phytogéographiques de l'Afrique de l'Ouest et la localisation des sites d'étude : MI et EC représentent les sites où les résultats sont obtenus respectivement avec des méthodes indirectes et la technique d'eddy covariance — *The main phytogeographical regions in West Africa and the studied sites location: MI and EC represent sites where results are obtained by indirect methods and an eddy covariance approach, respectively.*

Sud, caractérisé par une saisonnalité très marquée dans chacune des zones, est associé un gradient de grands ensembles de végétation, laquelle est globalement constituée de forêts, de savanes, de mangroves, de pâturages, de jachères, de cultures et de plantations (Aubréville, 1949 ; Kaptue et al., 2010 ; Abdi et al., 2014). En 2010, la population de cette région était estimée à 305 millions d'habitants avec une densité moyenne de 50 habitants par km² (UNDP, 2015).

Les résultats présentés dans cet article concernent des écosystèmes répartis sur trois grandes régions phytogéographiques (**Figure 1**), 18 localités et 22 sites (**Tableau 1**). Neuf sites de mesure des flux de carbone ont été installés dans le cadre de programmes et projets internationaux comme AMMA-CATCH et CarboAfrica qui ont par ailleurs établi une étroite collaboration avec le réseau mondial FluxNet (Merbold et al., 2009 ; Sjöström et al., 2013 ; Ago et al., 2014 ; Valentini et al., 2014 ; Ago et al., 2015 ; FluxNet, 2015 ; Quansah et al., 2015). Treize autres sites ont été mis en place dans diverses études et campagnes de mesure isolées

supportées par des projets d'envergure nationale. En général, la période de mesure des flux de carbone varie de quelques mois à plus de deux années pour la majorité des sites, excepté la forêt tropicale primaire d'Ankasa au Ghana pour laquelle les flux nets de CO₂ concernent seulement une semaine (**Tableau 2**). La première campagne de mesures des flux nets de CO₂ a été effectuée en 1992 à Banizoumbou (savane/jachère) au Niger. Les plus longues séries de mesures disponibles actuellement concernent la période de 2004 à 2012 et les sites de Dahra (savane) au Sénégal, de Bontioli (savane) au Burkina Faso, de Nalohou (savane), de Bellefougou et de Nangatchori (forêt claire) au Bénin. Les mesures des flux de carbone sont toujours réalisées jusqu'à présent sur les sites de Bellefougou et de Nalohou au Bénin.

Sur les 22 sites considérés, dont 14 sont équipés d'un système d'eddy covariance, la durée totale de la saison sèche varie globalement de cinq mois dans la région guinéenne (Ankasa au Ghana) à huit mois environ au Sahel (Agoufou au Mali). Les sites sous climat

Tableau 1. Synthèse des informations des sites de mesure ou d'estimation des flux de CO₂ en Afrique de l'Ouest incluant la localisation géographique, le mode d'utilisation, le type de sol, le type de végétation, les moyennes annuelles de température et de précipitation — *Summary of information about sites of CO₂ fluxes measurements or estimations in West Africa, including the geographical location, management systems, vegetation type, soil type, annual mean of temperature and precipitation.*

Site	Pays	Localisation	Types de végétation	MAT (°C)	MAP (mm)	Utilisations	Type de sol	Référence
Banizoumbou	Niger	13°33'N, 2°31'E	Savane/jachère	28,5	495	Agriculture	Sableux	Hanan et al., 1998
Wankama 1	Niger	13°24'N, 2°24'E	Jachère	29,5	479	Agriculture	Sableux/ferrugineux	Merbold et al., 2009
Wankama 2	Niger	13°33'N, 2°31'E	Culture de mil	28,5	479	Agriculture	Sableux/ferrugineux	Merbold et al., 2009
Agoufou	Mali	15°20'N, 1°28'O	Savane arborée	29,7	350	Pâturage	Sableux/ferrugineux	Merbold et al., 2009
Kelma	Mali	15°13'N, 1°33'O	Savane, <i>Acacia</i> sp.	29,6	650	Pâturage	Argileux de dépression	Merbold et al., 2009
Dahra	Sénégal	15°24'N, 15°26'O	Savane arbustive	28,0	404	Agriculture/pâturage	Sableux	Tagesson et al., 2015
Bontioli	Burkina Faso	10°51'N, 3°04'O	Savane arborée	24,9	926	Réserve protégée/feux	Sableux/limoneux	Brümmer et al., 2008
Nazinga	Burkina Faso	11°09'N, 1°35'O	Savane arborée	28	950	Réserve protégée	Sableux/argileux	Quansah et al., 2015
Kayoro	Ghana	10°55'N, 1°19'O	Savane arbustive	27	900	Agriculture/jachère	Sableux/argileux	Quansah et al., 2015
Sumbrungu	Ghana	10°51'N, 0°55'O	Savane arbustive	27	900	Pâturage	Sableux/argileux	Quansah et al., 2015
Bassin de la Volta ^a	Ghana	10°00'N, 1°00'O	Savane boisée	27	935	Agriculture	Lixisols/vertisols	Freitag et al., 2008
Nalohou	Bénin	9°44'N, 1°36'E	Savane arborée	27	1 495	Agriculture/feux	Ferrugineux	Ago et al., 2014
Bellefoungou	Bénin	9°47'N, 1°43'E	Forêt claire protégée	27	1 624	Réserve protégée	Ferrugineux	Ago et al., Com. pers.
Nangatchori	Bénin	9°42'N, 1°42'E	Forêt claire dégradée	27	1 250	Agriculture/pâturage	Sableux/ferrugineux	Ago et al., 2015
Ankasa	Ghana	5°16'N, 2°41'O	Forêt tropical primaire	26	1 850	Réserve protégée	Cambisol tropical	Belelli et al., 2008
Ouidah ^b	Bénin	6°14'N, 2°05'E	Plantation de palmiers	27	950	Agriculture	Ferralitique	Lamade et al., 1996
Dogué 1 ^b	Bénin	9°06'N, 1°56'E	Forêt claire	27	1 030	Feux de brousse	Ferrugineux tropical	Mulindabigwi, 2005
Dogué 2 ^b	Bénin	9°06'N, 1°56'E	Jachère	27	1 030	Agriculture	Ferrugineux tropical	Mulindabigwi, 2005
Sérou 1 ^b	Bénin	9°41'N, 1°41'E	Forêt dense	27	1 312	Feux de brousse	Ferrugineux tropical	Mulindabigwi, 2005
Sérou 2 ^b	Bénin	9°41'N, 1°41'E	Plantation d'anacardier	27	1 312	Agriculture	Ferrugineux tropical	Mulindabigwi, 2005
Sérou 3 ^b	Bénin	9°41'N, 1°41'E	Superficies agricoles	27	1 312	Agriculture	Ferrugineux tropical	Mulindabigwi, 2005
Lamto	Côte d'Ivoire	6°13'N, 5°02'O	Savane arborée	27	1 200	Réserve protégée/feux	Ferrugineux tropical	Mordelet et al., 1995

MAP : moyenne annuelle de précipitation — *annual mean of precipitation* ; MAT : moyenne annuelle de température — *annual mean of temperature* ; ^a : équation de bilan de masse isotopique — *isotope mass-balance equation* ; ^b : mesure des émissions de CO₂ dans le sol — *CO₂ emissions measurement in the soil.*

Tableau 2. Comparaison des flux de carbone (NEE, GPP, TER, A, R), des radiations globales et des valeurs maximales saisonnières du LAI sur les sites d'étude. Les valeurs négatives de NEE indiquent que l'écosystème se comporte comme un puits de carbone et les valeurs positives une source de carbone — *Comparison of carbon fluxes (NEE, GPP, TER, A, R), global radiations and maximum seasonal values of LAI on studied sites. The negative values of NEE indicate that the ecosystem acts as a carbon sink and positive values as a carbon.*

Site	Type de végétation	Méthodes	Maximum saisonnier ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)			Moyenne annuelle des flux de carbone ($\text{t C}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$)			LAI ($\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$)	Radiation ($\text{MW}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$)	Période/année
			A _{Est}	R _{Est}	GPP	NEE	R _s	TER			
Banizoumbou	Savane/jachère	EC/MI	17,9	+ 3,3*	- 3,3	- 0,3	n.d	+ 3,0	1,7	1,75	1992
Wankama 1	Jachère	EC	n.d	+ 3,5	n.d	n.d	n.d	n.d	0,9	1,75	2005/2006
Wankama 2	Culture de mil	EC	n.d	+ 2,1	n.d	n.d	n.d	n.d	0,7	1,76	2005/2006
Agoufou	Savane arborée	EC	n.d	+ 3,7	n.d	n.d	n.d	n.d	1,8	1,78	2007
Kelma	Savane, <i>Acacia</i> sp.	EC	n.d	+ 4,5	n.d	n.d	n.d	n.d	1,1	1,79	2007/2008
Dahra	Savane arbustive	EC	45,3	7,9	n.d	- 2,4*	n.d	n.d	2,5	1,94	2010/2012
Bontiolji ^a	Savane arborée	EC	26,6	+ 4,0	- 12,1*	- 4,5 ± 1,4	n.d	+ 7,6*	3,2	1,78	2004/2006
Nazinga ^b	Savane arborée	EC	26,2	+ 4,6 ± 0,6	- 17,3 ± 0,3	- 3,9 ± 0,2	n.d	+ 13,4 ± 0,2	n.d	1,78	2012/2013
Kayoro ^b	Savane arbustive	EC	13,5	+ 3,4 ± 0,5	- 07,8 ± 0,2	+ 1,1 ± 0,1	n.d	+ 8,9 ± 0,2	5,3	1,75	2012/2013
Sumbrugou ^b	Savane arbustive	EC	11,3	+ 4,1 ± 0,5	- 08,7 ± 0,2	+ 1,3 ± 0,1	n.d	+ 10,0 ± 0,2	2,5	1,74	2012/2013
Bassin de la Volta ^c	Savane boisée	MI	n.d	n.d	- 10,0*	+ 0,7	n.d	+ 10,7*	n.d	1,74	2003/2004
Nalohou ^a	Savane arborée	EC	28,5 ± 1,5	+ 5,2 ± 0,1	- 15,9 ± 0,4	- 2,3 ± 0,4	n.d	+ 12,6 ± 0,6	2,9	1,75	2007/2009
Bellefoungou ^a	Forêt claire protégée	EC	40,3 ± 5,5	+ 8,2 ± 0,2	- 27,0 ± 0,2	- 6,4 ± 0,2	n.d	+ 20,5 ± 0,1	3,6	1,74	2008/2009
Nangatchori ^a	Forêt claire dégradée	EC	13,3 ± 1,2	+ 4,7 ± 0,1	- 12,3 ± 0,1	- 0,2 ± 0,1	n.d	+ 12,2 ± 0,1	2,5	1,75	2005/2007
Ankasa ⁽¹⁾	Forêt tropical primaire	EC	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	1,58	2008
Ouidah	Plantation de palmiers	MI	n.d	n.d	n.d	n.d	+ 16,1	n.d	n.d	1,60	1993
Dognè 1 ^c	Forêt claire	MI	n.d	n.d	- 06,3	+ 5,8	+ 19,4	+ 12,1	5,1	1,74	2001/2002
Dognè 2 ^c	Jachère	MI	n.d	n.d	- 09,8	+ 3,1	+ 15,5	+ 12,8	2,4	1,74	2001/2002
Sérou 1 ^c	Forêt dense	MI	n.d	n.d	- 10,3	+ 8,0	+ 32,4	+ 18,3	9,6	1,75	2001/2002
Sérou 2 ^c	Plantation d'anacardier	MI	n.d	n.d	- 09,6	+ 3,9	+ 17,8	+ 13,5	3,8	1,75	2001/2002
Sérou 3 ^c	Superficies agricoles	MI	n.d	n.d	- 12,3	+ 0,1	+ 10,2	+ 12,4	3,7	1,75	2001/2002
Lamito ^c	Savane arborée	MI	n.d	n.d	- 17,0	n.d	n.d	n.d	4,0	1,64	1989/1990

^a : incertitude — *uncertainty*; intervalle de confiance à 95 % — *95% confidence interval*; ^b : incertitude — *uncertainty*; écart-type — *standard deviation*; ^c : flux de carbone moyen estimé à partir de NPP avec R_{sol} ou R_h moyens trouvés dans la littérature sans leur incertitude — *carbon flux average value estimated from mean of NPP with R_{sol} or R_h found in the literature without their uncertainty*; MAR_g : moyenne annuelle de radiation globale — *annual mean of global radiation*; MI : méthode indirecte — *indirect method*; EC : eddy covariance — *eddy covariance*; ⁽¹⁾ : flux de CO₂ mesurés sur une période de sept jours (31.07-07.08.2008) — *CO₂ fluxes measured over a period of seven days (July 31 to August 7, 2008)*; A : assimilation nette de CO₂ — *net CO₂ assimilation*; TER : respiration totale de l'écosystème — *total ecosystem respiration*; R : respiration — *respiration*; Est : valeur maximale saisonnière estimée — *maximal seasonal value estimated*; GPP : production primaire brute — *gross primary productivity*; NEE : échange net de l'écosystème — *net ecosystem exchange*; NPP : production primaire nette — *net primary productivity*; LAI : indice de la surface foliaire — *leaf area index*; * : valeur estimée dans la présente étude sur base de la littérature — *value estimated in this study on basis of the literature*; n.d : non défini — *not defined*.

tropical humide sont caractérisés par la succession annuelle de quatre saisons : deux sèches et deux pluvieuses en alternance et d'inégales durées induites par les déplacements de la Zone de Convergence Inter Tropicale (ZCIT). Les sites soudano-sahéliens sont caractérisés par une seule saison sèche et une seule saison pluvieuse d'inégales durées. Les moyennes annuelles de précipitation (MAP) évoluent également en fonction de la localisation des sites (**Figure 1, Tableau 1**), le Sahel étant la région la moins arrosée et la région guinéenne la plus arrosée (Le Lay, 2006). Pour l'ensemble des sites, les MAP se situent entre 350 mm (Agoufou au Mali) et 1850 mm (Ankasa au Ghana). Les moyennes annuelles de température (MAT) varient de 24 à 30 °C, avec les plus faibles valeurs enregistrées dans la région guinéenne et les plus élevées dans le Sahel (**Figure 2, Tableau 1**).

3. CYCLE DE CARBONE À L'ÉCHELLE DE L'ÉCOSYSTÈME ET MÉTHODES DE MESURE DES DIFFÉRENTS COMPOSANTS

Afin de mieux décrire les méthodes de mesure et d'estimation des échanges nets de carbone, il est très important de rappeler quelques définitions relatives aux divers échanges de CO₂ dans les écosystèmes. La production primaire brute (*GPP* : *gross primary*

productivity) représente le CO₂ total prélevé par les végétaux chlorophylliens de l'atmosphère *via* la photosynthèse. La respiration totale de l'écosystème (*TER* : *total ecosystem respiration*) désigne la somme des respirations autotrophe (*R_a*) (CO₂ rejeté par la plante dans l'atmosphère) et hétérotrophe (*R_h*) (émission du CO₂ provenant de la décomposition de la matière organique). Quant à l'échange net (*NEE* : *net ecosystem exchange*), il désigne la somme de la *GPP* et de la *TER*. Enfin, la production primaire nette (*NPP* : *net primary productivity*) quantifie le carbone stocké dans les différentes parties de la végétation.

La technique d'eddy covariance, dont les bases théoriques sont décrites en détail par Aubinet et al. (2012), permet la mesure directe de l'échange net de CO₂ (*NEE*) entre l'écosystème et l'atmosphère. Cette méthode est utilisée depuis 1993 par plusieurs programmes et projets régionaux principalement EuroFlux-CarboEurope, AmeriFlux, AsiaFlux, CarboAfrica et AMMA-CATCH qui ont été fédérés à l'échelle mondiale dans le réseau FluxNet. Celui-ci regroupait, en février 2015, au total 679 sites dont 25 seulement étaient installés dans des écosystèmes africains, soit 4 % environ (FluxNet, 2015). En Afrique de l'Ouest, seulement 14 stations de mesure de flux de carbone étaient installées sur différents types de végétation (**Figure 1, Tableau 1**). Elles étaient réparties dans cinq pays à savoir le Bénin (3), le

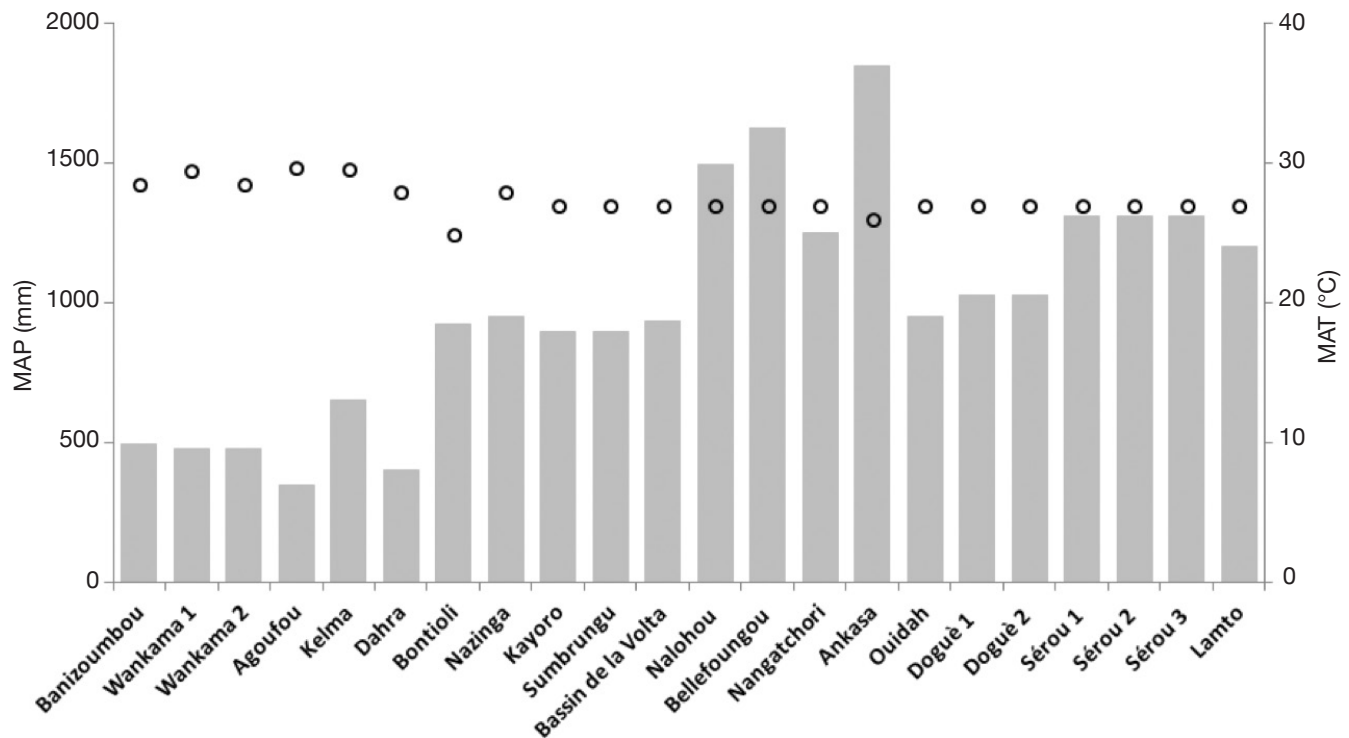


Figure 2. Moyennes annuelles de température (MAT, cercle noir) et de précipitation (MAP, histogramme gris) sur les sites d'étudiés — *Annual means of temperature (MAT, black circle) and precipitation (MAP, grey histogram) in the studied sites.*

Burkina Faso (2), le Ghana (3), le Mali (2), le Niger (3) et le Sénégal (1). La plupart des stations ont permis de réaliser des campagnes de mesures de flux de carbone de façon temporaire ou saisonnière, mais rarement de façon continue à long terme à cause des coûts très élevés des capteurs nécessaires, des difficultés d'installation d'un système d'eddy covariance, de leur maintenance, et des exigences liées aux analyses et aux traitements des données notamment l'évaluation des données manquantes (Aubinet et al., 2012) pour l'établissement du bilan carboné des écosystèmes. Malgré ces difficultés de mesure en continu des flux et les exigences de traitement, cette technique demeure actuellement la plus répandue dans le monde (FluxNet, 2015). Elle fournit une évaluation des échanges nets de gaz entre les écosystèmes terrestres et l'atmosphère à une échelle spatiale de quelques hectares autour du point de mesure. Elle nécessite néanmoins que l'écosystème soit raisonnablement homogène et elle fournit des mesures qui sont spécifiques au site exploré. Une extrapolation spatiale nécessite donc un travail en réseau et une multiplication des sites de mesures afin de pouvoir comparer les résultats (Aubinet et al., 2012). Ces différentes mesures peuvent être sommées aux échelles horaire, journalière, mensuelle, annuelle et pluri-annuelle. En raison de sa haute résolution temporelle, elle est adaptée pour étudier la physiologie des écosystèmes. Enfin, cette méthode, en fournissant des mesures de *NEE*, permet une évaluation de la séquestration ou du rejet du carbone par un écosystème mais ne permet pas, sans traitement de données supplémentaires, d'analyser de manière fine les mécanismes responsables des variabilités de la *GPP* et de la *TER*.

Par ailleurs, d'autres méthodes indirectes permettent également d'approcher la *NEE* en utilisant la relation ci-dessous :

$$NEE = NPP + R_h \quad (1)$$

Ces méthodes nécessitent une estimation des deux variables, à savoir *NPP* (comptée négativement) et *R_h* (comptée positivement). La *NPP* est estimée à partir de l'accroissement de biomasse en utilisant des relations allométriques établies sur la base des quantités de litière ou des résultats d'inventaires en considérant certaines espèces spécifiques de l'écosystème (Bombelli et al., 2009 ; Ciais et al., 2011 ; Valentini et al., 2014). La *NPP* est exprimée en termes de quantité de carbone, admettant que la fraction en carbone de la biomasse est comprise entre 40 et 55 % (Schlesinger, 1997 ; Carvalho et al., 1998 ; Hanan et al., 1998 ; Malhi et al., 1999). La respiration hétérotrophe (*R_h*) est difficile à déterminer expérimentalement, notamment la séparation des deux composantes de la respiration du sol, *R_h* et *R_a*. L'interprétation des mesures est aussi délicate à cause

des interactions complexes entre les différents pools de carbone dans le sol et les micro-organismes (Hanson et al., 2000 ; Bond-Lamberty et al., 2004). Afin de contourner cette difficulté majeure, *R_h* est estimée à partir des mesures de la respiration du sol (*R_s*) grâce à l'équation établie par Bond-Lamberty et al. (2004) :

$$\ln(R_h) = 1,22 + 0,73 \ln(R_s) \quad (2)$$

avec *R_h* et *R_s* exprimés en g C·m⁻²·an⁻¹. L'équation est très hautement significative avec 0,81 comme coefficient de détermination. Cette équation fut choisie car elle a été établie sur la base des mesures effectuées sur 53 sites répartis dans le monde (y compris la région tropicale). Aucun effet significatif de la méthode de mesure, du type de biome, de la localisation géographique du site, du type de climat et des propriétés hydrologiques du sol n'a été trouvé.

Dans le présent article, cette relation (2) nous a permis d'estimer la *R_h* des sites de Sérou et de Doguè localisés au Nord-Ouest du Bénin en utilisant les mesures de respiration du sol (*R_s*) réalisées pendant la période 2001-2002 par Mulindabigwi (2005) avec un analyseur de gaz infrarouge de type EGM-2 connecté à une chambre de respiration du sol SRC-1 (PP Systems, Haverhill, MA).

Pour les sites ne disposant pas d'un système d'eddy covariance mais dont la *NPP* a déjà été estimée par d'autres auteurs, nous avons déterminé la *GPP* par la relation (3) ci-dessous où α désigne l'efficacité d'utilisation du carbone par l'écosystème considéré. Dans la région tropicale, α varie entre 0,40 à 0,53 à l'échelle annuelle (Landsberg et al., 1997 ; Hanan et al., 1998 ; Malhi et al., 1999 ; DeLucia et al., 2007 ; Luysaert et al., 2007) avec une valeur moyenne égale à 0,43 et un intervalle de confiance de 0,10. Cette valeur moyenne de α a été utilisée pour déterminer la *GPP* des sites de Lamto en Côte d'Ivoire, du bassin de la Volta au Ghana, de Sérou et de Doguè au Bénin (Tableau 2) grâce aux valeurs de *NPP* de ces sites de la littérature (Mordelet et al., 1995 ; Mulindabigwi, 2005 ; Freitag et al., 2008).

$$GPP = 1/\alpha * NPP \quad (3)$$

Finalement, la *TER* des écosystèmes ne disposant pas de système d'eddy covariance a été déterminée en additionnant les respirations autotrophe et hétérotrophe. La respiration autotrophe a été estimée par la relation ci-dessous (Schulze, 2006 ; Luysaert et al., 2007) :

$$R_a = NPP - GPP \quad (4)$$

Globalement, l'estimation de la *NEE* à partir des méthodes indirectes pour les écosystèmes africains apparaît souvent difficile à cause des contraintes

d'échantillonnage représentatif de l'écosystème, des larges incertitudes observées sur les résultats finaux, de l'importance de la main-d'œuvre nécessaire et du caractère statique des données d'inventaire (Bombelli et al., 2009 ; Ciais et al., 2011 ; Fisher et al., 2013 ; Mbow, 2014 ; Valentini et al., 2014). Ces approches indirectes ont permis notamment d'avoir des estimations des stocks de carbone des écosystèmes, mais pas d'analyser les flux de carbone, leurs dynamiques et les facteurs ou mécanismes qui contrôlent ceux-ci.

L'un des facteurs majeurs permettant d'apprécier la productivité d'une végétation ou d'un écosystème est son indice foliaire (*Leaf Area Index* pour les anglophones, abrégé par LAI), c'est-à-dire la surface des feuilles exprimée par unité de surface du sol. Le LAI peut être estimé à travers plusieurs méthodes. Dans la présente étude, les valeurs de LAI utilisées proviennent des campagnes de mesures optiques directes, des mesures de la litière foliaire au sol et des estimations basées sur des données du satellite SEVIRI contraintes par les mesures *in situ* faites par photographie hémisphérique. Le LAI_{max} exprime le maximum saisonnier annuel, c'est-à-dire la valeur maximale de LAI durant la saison humide. Les moyennes annuelles de radiation globale (MAR_g) proviennent également des estimations basées sur des données satellitaires (<http://www.soda-is.com>).

En somme, une combinaison d'approches d'inventaire et d'approches micro-météorologiques pour les mesures des flux de carbone dans les écosystèmes terrestres ouest-africains peut être mobilisée dans la perspective de réduire les incertitudes sur les résultats de mesures ou d'estimations des flux.

4. ÉVOLUTION DES FLUX DE CARBONE DANS LES ÉCOSYSTÈMES TERRESTRES OUEST-AFRICAINS

La pluviométrie constitue à l'échelle saisonnière l'un des principaux facteurs climatiques contrôlant la dynamique des flux de carbone dans les écosystèmes terrestres (Brümmer et al., 2008 ; Williams et al., 2008 ; Ciais et al., 2009 ; Merbold et al., 2009 ; Jung et al., 2011 ; Fisher et al., 2013 ; Ago et al., 2014 ; Ago et al., 2015 ; Quansah et al., 2015 ; Tagesson et al., 2015) et la dynamique du couvert végétal (Hiernaux et al., 2009 ; Seghieri et al., 2009) de cette région caractérisée par l'alternance entre saisons pluvieuses et saisons sèches, toutes deux d'inégales durées. De plus, plus que le volume total d'eau, c'est surtout la régularité et la répartition des pluies, la durée totale de la période humide et l'humidité du sol qui importent (Seghieri et al., 2009).

Les principales variables climatiques influençant les dynamiques des écosystèmes terrestres et celles des flux de carbone (*GPP*, *TER* et *NEE*) sont le rayonnement, la pluviométrie et la température (Nemani et al., 2003 ; Garbulsky et al., 2010 ; Aubinet et al., 2012 ; Sjöström et al., 2013). Les cumuls annuels des flux de carbone *TER* et *GPP* en fonction des variables climatiques sont représentés respectivement aux **figures 3** et **4**. On observe la plus faible valeur de la *TER* (3,0 t C·ha⁻¹·an⁻¹) à Banizoumbou (savane/jachère) au Niger et la plus élevée (20,5 t·ha⁻¹·an⁻¹) à Bellefougou (forêt claire protégée) au Bénin, avec comme valeur moyenne 12,0 ± 2,3 t·ha⁻¹·an⁻¹ en considérant l'ensemble des sites.

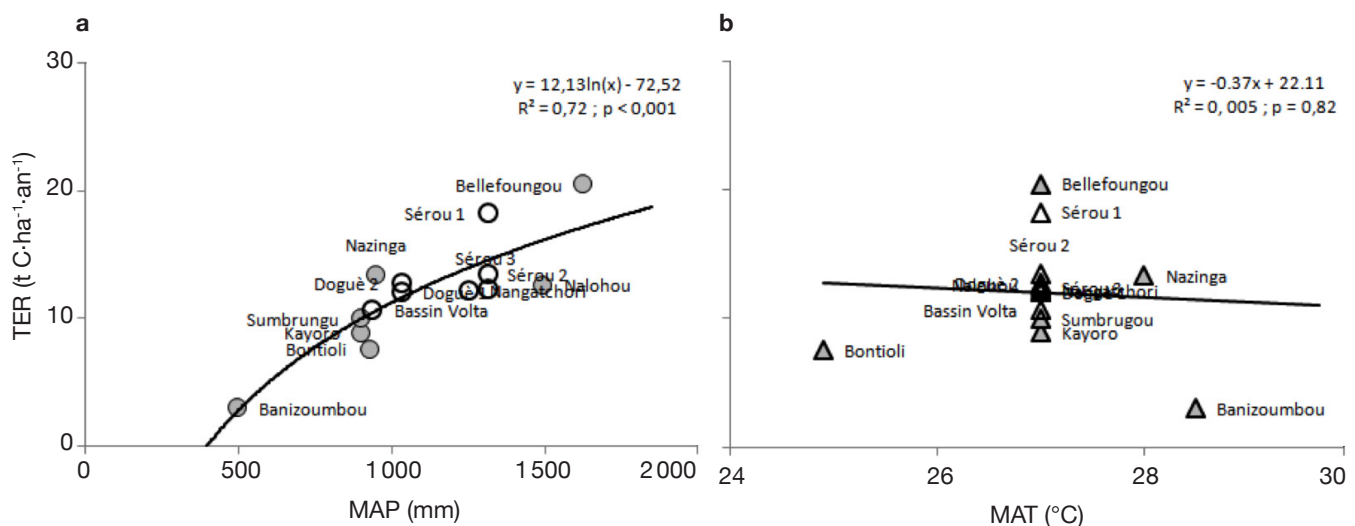


Figure 3. Relation entre la *TER*, la MAP et la MAT, excepté sur le site de Lamto (Côte d'Ivoire) : sites EC (fermé) et MI (vide) — Relationship between *TER*, MAP and MAT except in the Lamto site (Côte d'Ivoire): EC (closed) and MI (open) sites.

TER : respiration totale de l'écosystème — total ecosystem respiration ; MAP : moyenne annuelle de précipitation — annual mean of precipitation ; MAT : moyenne annuelle de température — annual mean of temperature — *MI-EC* : voir **figure 1** — see **figure 1**.

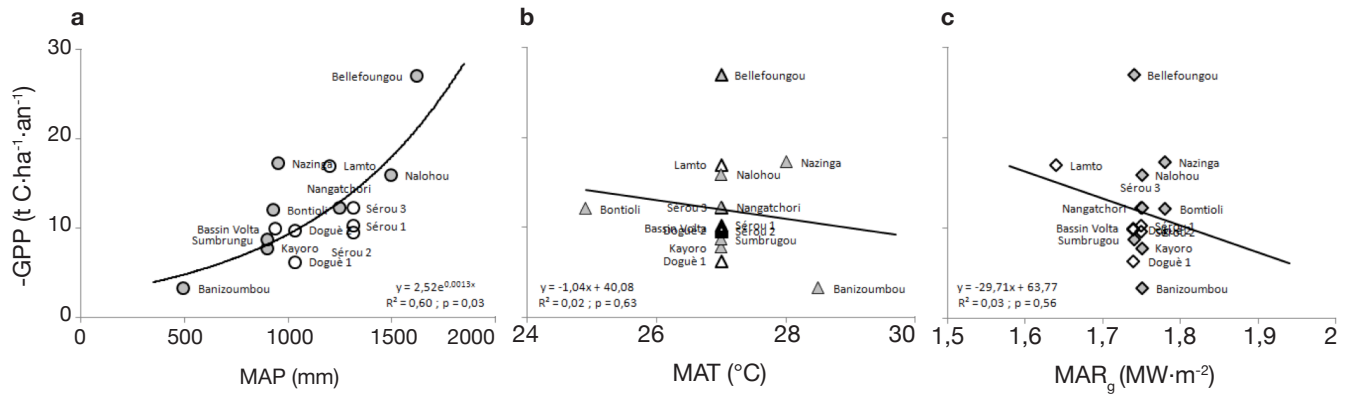


Figure 4. Relation entre la GPP, la MAP, la MAT et la MAR_g : sites EC (fermé) et MI (vide) — Relationship between GPP, MAP, MAT and MAR_g : EC (closed) and MI (open) sites.

GPP : production primaire brute — gross primary productivity ; MAP : moyenne annuelle de précipitation — annual mean of precipitation ; MAT : moyenne annuelle de température — annual mean of temperature ; MAR_g : moyenne annuelle de radiation globale — annual mean of global radiation ; MI-EC : voir **figure 1** — see **figure 1**.

Aucune corrélation significative n'est trouvée entre la TER et la MAT (**Figure 3b**), par contre une tendance pluviométrique claire apparaît dans la variation spatiale de la TER (**Figure 3a**), ce qui est confirmé par la corrélation positive très hautement significative ($R^2 = 0,72$ et $p < 0,001$) entre la TER et la MAP. Ceci suggère le contrôle de la TER par les précipitations annuelles en Afrique de l'Ouest. La TER est limitée sur les sites recevant des précipitations annuelles faibles. Cependant, la TER semble être indépendante des MAP pour les sites recevant plus de 1000 mm de précipitation par an (sites localisés entre les latitudes 6° et 11°N), ce qui se traduit par la corrélation non significative ($R^2 = 0,37$ et $p = 0,111$) entre la TER et la MAP lorsqu'on considère uniquement ces sites. Ceux-ci ont une MAT comprise entre 26 et 28 °C et montrent une grande variabilité spatiale de la TER avec des valeurs de la TER variant de 12,1 (Doguè 1) à 20,5 t C·ha⁻¹·an⁻¹ (Bellefougou) et même différentes pour plusieurs sites recevant une pluviométrie moyenne identique (Sérou 1 et 2, par exemple). Ceci suggère l'intervention dans cette zone des facteurs autres que les moyennes de températures et de précipitations. Ces autres facteurs peuvent être le pédo-climat, le type de végétation, le degré de perturbation, le mode de gestion et la forme d'utilisation des écosystèmes. La variabilité spatiale de la TER dans les écosystèmes ouest-africains peut être également liée à la qualité et à la quantité de la matière organique, un facteur principal de la respiration hétérotrophe (Hanson et al., 2000 ; Chambers et al., 2004). Il existe en effet des différences entre les sites concernant les types de sol, les types de végétation, les formes d'utilisation et les modes de gestion (**Tableau 1**). Donc, les types de végétation, l'historique des sites, les types de sols, les formes d'utilisation et les modes de gestion des

différents écosystèmes constituent probablement des facteurs importants contrôlant la variation spatiale de la TER dans cette région (Chambers et al., 2004). Une corrélation positive significative a également été trouvée entre la TER et la MAP dans la région soudano-sahélienne par d'autres auteurs en considérant l'ensemble des types d'écosystèmes (Ciais et al., 2009 ; Jung et al., 2011 ; Sjöström et al., 2013) et en Afrique du Sud pour la savane semi-aride (Archibald et al., 2009). À l'échelle annuelle, la variabilité de la MAT n'est donc pas un facteur important influençant la variation spatiale de la TER (Valentini et al., 2000 ; Reichstein et al., 2003 ; Jung et al., 2011). Il est possible que le manque de relation claire entre la TER et la MAT soit induit par la saisonnalité très marquée des périodes sèches sur les sites (Liu et al., 2006 ; Richardson et al., 2006 ; Curiel Yuste et al., 2007 ; Williams et al., 2009) ou encore par la faible amplitude des variations de la MAT entre les sites (< 4 °C). Dans la forêt tropicale humide en Amérique centrale, Loescher et al. (2003) ont partiellement expliqué le manque de relation claire entre la respiration et la température par la faible amplitude des variations de la température nocturne (< 9 °C). Par ailleurs, la dépendance claire de la TER à la MAP trouvée pour les écosystèmes terrestres ouest-africains peut résulter de deux effets possibles : l'humidification du sol active la respiration hétérotrophe, le « Birch effect » (Lamade et al., 1996 ; Miller et al., 2005 ; Mulindabigwi, 2005 ; Davidson et al., 2006 ; Liu et al., 2006 ; Jarvis et al., 2007) et les précipitations peuvent également affecter la TER en contribuant à l'accroissement de la respiration autotrophe par une plus grande croissance végétative (Friborg et al., 1997 ; Hanan et al., 1998 ; Archibald et al., 2009 ; Ciais et al., 2009 ; Jung et al., 2011), ce qui est corroboré par la corrélation hautement significative

($R^2 = 0,54$ et $p = 0,003$) trouvée entre la *TER* et la *GPP* (**Figure 5**), suggérant également la dépendance de la respiration autotrophe à la productivité des écosystèmes.

Globalement, la *GPP* varie de -27,0 à Bellefougou (forêt claire protégée) au Bénin à -3,3 t C·ha⁻¹·an⁻¹ sur le site de Banizoumbou (savane/jachère) au Niger (**Tableau 2**), avec une moyenne de $-12,0 \pm 2,9$ t C·ha⁻¹·an⁻¹ si l'on considère tous les sites. Cette plage de variation de la *GPP* apparaît très large *a priori*, mais recouvre parfaitement les valeurs reportées et comprises entre -40,0 et -0,5 t C·ha⁻¹·an⁻¹ pour une variété d'écosystèmes dans le monde (Valentini et al., 2000 ; Law et al., 2002 ; Luysaert et al., 2007 ; Malhi, 2012 ; Sjöström et al., 2013 ; Grace et al., 2014 ; Valentini et al., 2014).

Comme la *TER*, une corrélation significative ($R^2 = 0,60$ et $p = 0,03$) est trouvée entre la *GPP* et la MAP, montrant que la variabilité spatiale de la *GPP* est clairement influencée par la MAP (**Figure 4a**). Aucune relation claire de la *GPP* avec la MAT et la MAR_g n'a été observée (**Figure 4b** et **Figure 4c**), suggérant que la variation de ces facteurs climatiques (température et radiation) entre les différents sites n'influence donc pas la variabilité spatiale de la *GPP*. Il est probable que la corrélation négative et très hautement significative ($R^2 = 0,50$ et $p < 0,001$) trouvée entre la MAT et la MAP des sites pris en compte conduise à l'absence de l'expression de la MAT comme un facteur influençant la variabilité spatiale de la *GPP*. L'amplitude annuelle des variations de la MAR_g entre les différents sites est faible et pourrait expliquer l'absence d'une influence claire de ce facteur climatique sur la variabilité spatiale de la *GPP*. Plusieurs études à une plus large échelle spatiale ont reporté une diversité de valeurs de la *GPP* selon

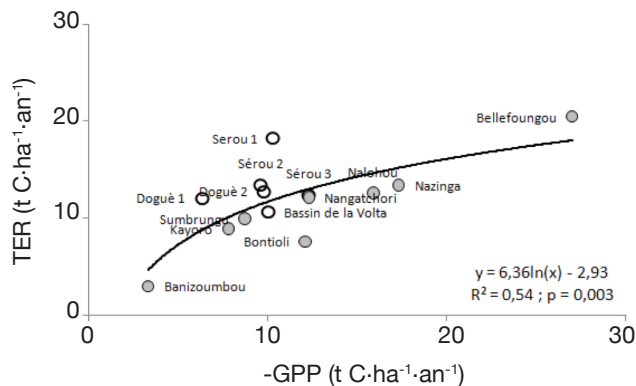


Figure 5. Relation entre la *TER* et la *GPP*, excepté sur le site de Lamto (Côte d'Ivoire) : sites EC (fermé) et MI (vide) — Relationship between *GPP* and *TER* except in the Lamto site (Côte d'Ivoire) : EC (closed) and MI (open) sites.

TER : respiration totale de l'écosystème — total ecosystem respiration ; *GPP* : production primaire brute — gross primary productivity ; MI-EC : voir **figure 1** — see **figure 1**.

différents facteurs abiotiques et biotiques (Valentini et al., 2000 ; Law et al., 2002 ; Luysaert et al., 2007 ; Merbold et al., 2009 ; Garbulsky et al., 2010). Les valeurs de *GPP* les plus élevées (en valeur absolue) sont observées sur les sites plus arrosés, indiquant une photosynthèse plus élevée dans ces conditions, tandis que les plus faibles valeurs de la *GPP* (en valeur absolue) concernent les sites moins arrosés. Ceci suggère qu'en Afrique de l'Ouest, le contrôle principal de la variabilité spatiale de la *GPP* est assuré par les précipitations et la disponibilité des ressources en eau (Hanan et al., 1998 ; Brümmer et al., 2008 ; Williams et al., 2008 ; Ciais et al., 2009 ; Weber et al., 2009 ; Jung et al., 2011 ; Sjöström et al., 2013 ; Ago et al., 2014 ; Ago et al., 2015 ; Quansah et al., 2015), comme l'ont également mis en évidence d'autres auteurs ailleurs dans le monde (Law et al., 2002 ; Luysaert et al., 2007 ; Archibald et al., 2009). Ceci est parfaitement en accord avec le fait que les MAP déterminent en un endroit donné non seulement le type et la densité de végétation, mais également la structure de la canopée (Aubréville, 1949 ; Weber et al., 2009 ; Kaptue et al., 2010), ce qui est confirmé par la corrélation significative positive ($R^2 = 0,30$ et $p = 0,02$) trouvée entre le LAI_{max} et la MAP des sites considérés (**Figure 6**). Cependant, cette corrélation entre la végétation et la MAP sur le long terme tend à se dégrader dans le temps à cause des pressions anthropiques sans cesse croissantes (Hountondji et al., 2006 ; Abdi et al., 2014). Dans la région soudano-sahélienne, une large variabilité inter-annuelle de la *GPP* corrélée plus avec la MAP que la MAT a également été trouvée par d'autres auteurs (Williams et al., 2008 ; Ciais et al., 2009 ; Weber et al., 2009 ; Jung et al., 2011). Les sites recevant plus de 900 mm de précipitation par an montrent une grande variabilité de la *GPP* avec des valeurs se situant entre

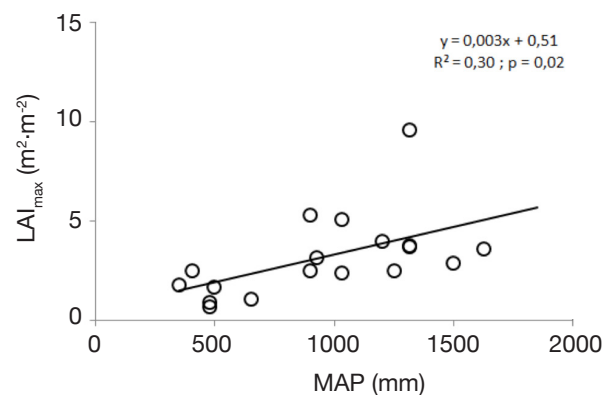


Figure 6. Relation entre la LAI_{max} et la MAP — Relationship between LAI_{max} and MAP.

MAP : moyenne annuelle de précipitation — annual mean of precipitation ; LAI_{max} : indice de la surface foliaire maximale — maximal leaf area index.

-27,0 (Bellefoungou) et -6,3 t C·ha⁻¹·an⁻¹ (Doguè 1). En particulier, plusieurs parmi ces sites recevant une MAP identique (Doguè 1 et 2, par exemple) ont des valeurs différentes de *GPP* (**Figure 4**), suggérant ainsi l'influence d'autres variables comme le type de végétation, le degré de perturbation, le mode de gestion et l'usage des écosystèmes. L'évolution de la *GPP* sur une fonction exponentielle croissante de la MAP suggère également une saturation de la *GPP* aux MAP plus élevées. Ceci ne pourrait être vérifié que si des estimations de la *GPP* étaient disponibles sur des sites de la région guinéenne (MAP supérieure à 1 600 mm). Une saturation de la *GPP* suivant la MAP a été néanmoins mise en évidence dans le monde par plusieurs auteurs à partir des valeurs de MAP de 1 500, 3 000 et 4 000 mm de (Lieth, 1973 ; Luysaert et al., 2007 ; Garbulsky et al., 2010).

5. SÉQUESTRATION ANNUELLE DE CARBONE DES ÉCOSYSTÈMES OUEST-AFRICAINS

En Afrique de l'Ouest, très peu d'études ont porté sur les flux de carbone dans les écosystèmes et en particulier sur les séquestrations annuelles (Hanan et al., 1998 ; Brümmer et al., 2008 ; Merbold et al., 2009 ; Ago et al., 2014 ; Quansah et al., 2015 ; Tagesson et al., 2015). Néanmoins, quelques résultats d'estimations ou de mesures dans quelques écosystèmes avec différentes

méthodes sont représentés sur la **figure 7** et résumés dans le **tableau 2**. Du fait de la non-disponibilité des incertitudes sur les valeurs estimées de la *NPP* et les mesures de la *R_s* trouvées dans la littérature concernant certains sites, nous nous focaliserons dans la discussion de cette partie sur les valeurs de *NEE* calculées à l'aide des mesures directes des échanges nets effectuées avec la technique d'eddy covariance.

Les valeurs de *NEE* estimées à partir des méthodes indirectes sont positives variant entre +0,1 t C·ha⁻¹·an⁻¹ (superficies agricoles) à Sérou et +8,0 (forêt dense semi-décidue) au Bénin, suggérant *a priori* un comportement de source de carbone. Mais l'impossibilité d'estimer les incertitudes sur les valeurs moyennes des composantes majeures des flux nets de carbone (*GPP* et *TER*) et donc des *NEE* annuels de ces sites ne permet pas de tirer une conclusion pertinente. Les deux écosystèmes de forêt à Doguè 1 et Sérou 1 au Bénin avaient été néanmoins observés dans leur phase de vieillissement pendant l'année 2002 par Mulindabigwi (2005), phase essentiellement caractérisée par une décroissance de la *GPP* ou *NPP* (en valeur absolue) et une croissance de la *TER* ou *R_h* de l'écosystème (DeLucia et al., 2007 ; Amiro et al., 2010).

L'évolution de la *NEE* annuelle suivant ses deux principaux composants (*GPP*, *TER*) et les facteurs climatiques (MAP, MAT) est présentée à la **figure 8**. On observe une différenciation de quatre catégories d'écosystèmes en fonction du degré de perturbation et du mode de gestion des écosystèmes à partir des

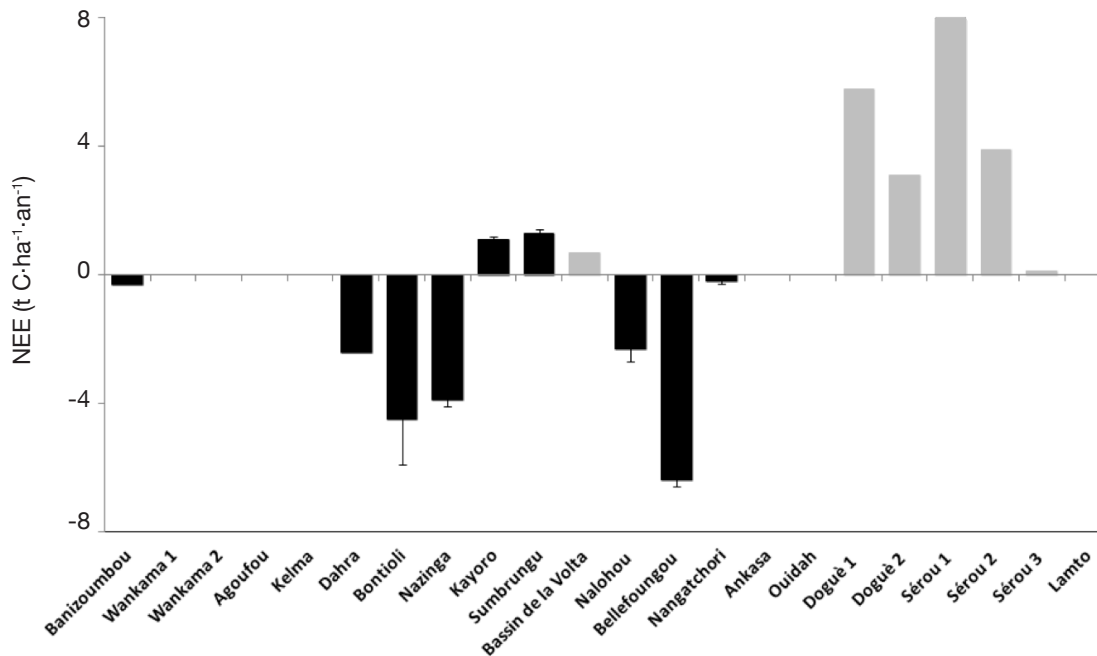


Figure 7. Variation spatiale des cumuls annuels de *NEE* de carbone des écosystèmes : sites EC (en noir) et MI (en gris) — *Spatial variation of annual cumulated NEE of studied sites: EC (in black) and MI (in grey) sites.*

MI-EC : voir **figure 1** — *see figure 1.*

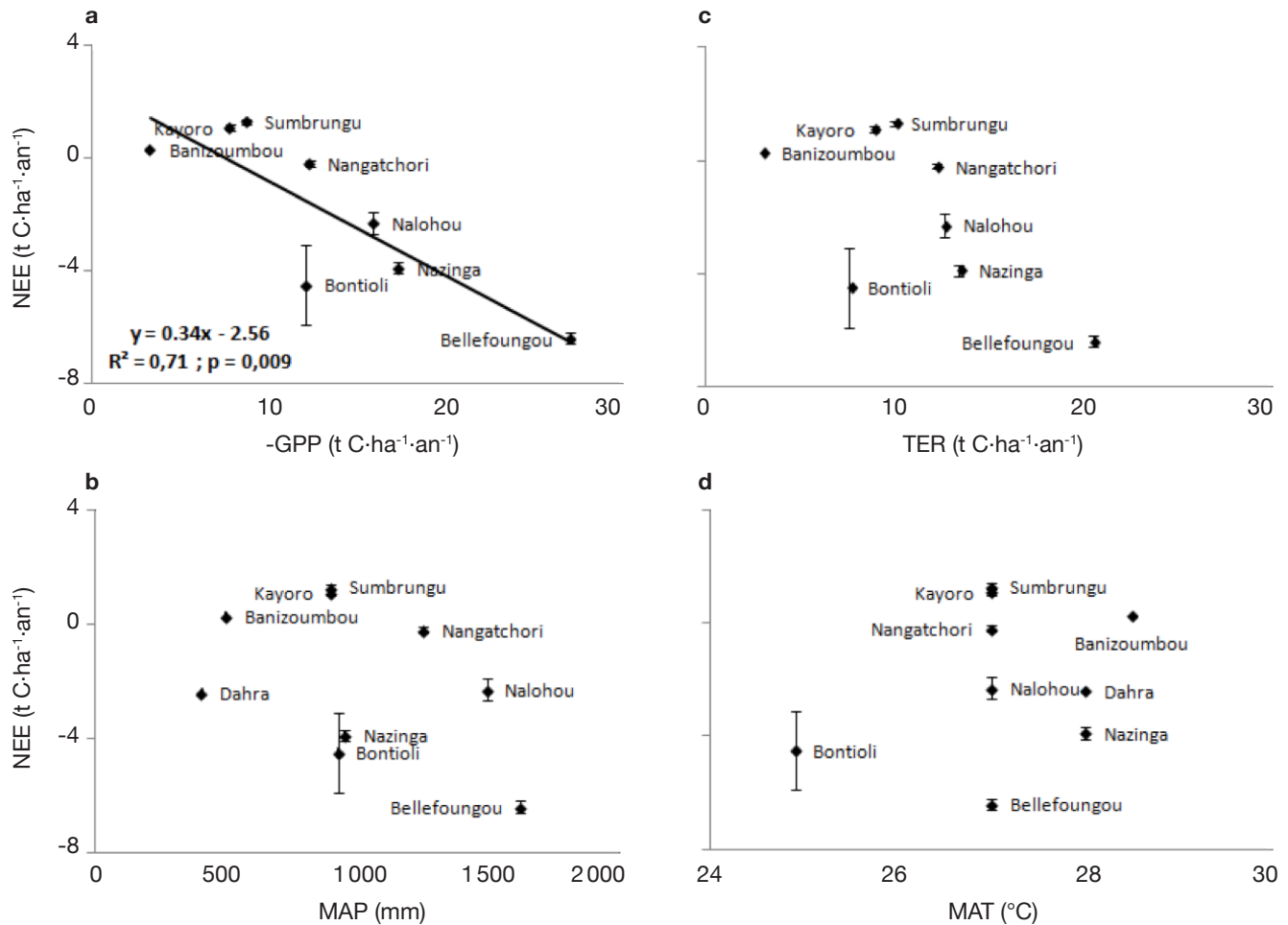


Figure 8. Évolution de NEE suivant la *GPP* à l'échelle annuelle (a), la *TER* (c), excepté sur le site de Dahra (Sénégal), la *MAP* (b) et la *MAT* (d) — Evolution of NEE following *GPP* at annual scale (a), *TER* (c) except in the Dahra site (Senegal), *MAP* (b) and *MAT* (d).

NEE: échange net de l'écosystème — net ecosystem exchange ; *GPP* : production primaire brute — gross primary productivity ; *TER* : respiration totale de l'écosystème — total ecosystem respiration ; *MAP* : moyenne annuelle de précipitation — annual mean of precipitation ; *MAT* : moyenne annuelle de température — annual mean of temperature.

valeurs de la *NEE*. Ainsi, on quitte les sites protégés, très faiblement ou non perturbés (*NEE* négatifs plus faibles) vers les sites où la présence d'activités humaines est très marquée (*NEE* positifs plus élevés). Par ailleurs, aucune dépendance claire de la *NEE* n'est observée avec la *MAT* et la *MAP* (Figure 8b et 8d), confirmant que la variabilité spatiale de la *NEE* n'est pas principalement déterminée par les facteurs climatiques, mais beaucoup plus par d'autres facteurs non climatiques comme le type de sol, le type de végétation, la structure de la canopée, la profondeur de la nappe, le degré de perturbation, la forme d'utilisation et de gestion des écosystèmes (Hanan et al., 1998 ; Valentini et al., 2000 ; Law et al., 2002 ; Luyssaert et al., 2007 ; Archibald et al., 2009 ; Bombelli et al., 2009 ; Ciais et al., 2011 ; Jung et al., 2011 ; Grace et al., 2014 ; Mbow, 2014 ; Valentini et al., 2014). En effet,

les sites de Bellefoungou, de Bontioli et de Nazinga (réserves protégées) se sont comportés comme des puits de carbone, ceux de Dahra et de Nalohou faiblement perturbés (intensité relativement faible des activités humaines) sont des puits modérés de carbone, ceux de Banizoumbou, de Nangatchori moyennement perturbés sont en équilibre et enfin ceux de Sumbrungu et de Kayoro très perturbés (forte intensité des pâtures, feux et activités agricoles) sont de nettes sources de carbone. Toutefois, la moyenne annuelle de *NEE*, en considérant l'ensemble des sites, est $-2,0 \pm 1,5$ t C·ha⁻¹, ce qui confirme le comportement global de puits de carbone des écosystèmes ouest-africains en parfait accord avec les résultats reportés à l'échelle régionale par d'autres auteurs à partir d'approches de modélisation (Luyssaert et al., 2007 ; Bombelli et al., 2009 ; Weber et al., 2009 ; Jung et al., 2011 ; Fisher et al., 2013). Cependant, il

est légitime de craindre à l'avenir que cette région de l'Afrique ne devienne une source de carbone, compte tenu de l'intensité des pressions humaines sans cesse croissantes sur les écosystèmes (Mulindabigwi, 2005 ; Saxton et al., 2007 ; Wittig et al., 2007 ; Bombelli et al., 2009 ; Ozer et al., 2010 ; Ciais et al., 2011 ; Houghton et al., 2012 ; GIEC, 2013 ; Adbi et al., 2014 ; Grace et al., 2014 ; Mbow, 2014 ; Valentini et al., 2014).

Par ailleurs, pendant qu'une corrélation significative ($R^2 = 0,71$; $p = 0,009$) a été trouvée entre la *NEE* et la *GPP*, une corrélation non significative ($R^2 = 0,39$; $p = 0,10$) a été observée entre la *NEE* et la *TER*. Ceci suggère que la variabilité spatiale de la *NEE* des écosystèmes terrestres ouest-africains est principalement déterminée par celle de la *GPP*, comme observée dans d'autres régions en Afrique par d'autres auteurs (Weber et al., 2009 ; Jung et al., 2011) et dans le monde (Law et al., 2002 ; Luysaert et al., 2007). La variabilité spatiale de la *GPP* apparaît plus importante que celle de la *TER* (Figures 3 et 4), probablement à cause de la forte dépendance de la photosynthèse aux conditions climatiques notamment MAP dans cette région, en comparaison à la *TER* qui apparaît plutôt limitée.

6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les différents programmes mis en œuvre depuis les années 1970 en Afrique de l'Ouest ont amélioré la compréhension de la dynamique spatio-temporelle des échanges de carbone entre les écosystèmes terrestres et l'atmosphère, et des processus ou facteurs responsables.

En Afrique de l'Ouest, les moyennes annuelles de la *GPP* et de la *TER* sont dépendantes des précipitations moyennes annuelles. En revanche, aucune relation claire n'a été trouvée avec la moyenne annuelle de la température. De même, aucune relation claire n'a été trouvée entre la *GPP* et la radiation globale des sites. D'autres facteurs non climatiques tels que le type de végétation, le degré de perturbation, le type de sols, la structure de la canopée, la profondeur de la nappe, le mode de gestion et la forme d'utilisation des différents écosystèmes influencent également la variabilité spatiale de la *GPP* et de la *TER*.

Globalement, les écosystèmes ouest-africains étudiés se comportent jusqu'à présent comme des puits de carbone. Les cumuls annuels de flux net de carbone (*NEE*) apparaissent déterminés par la variabilité de la productivité des écosystèmes (*GPP*), tandis qu'aucune corrélation significative n'a été trouvée avec les principaux facteurs climatiques (pluviométrie, température et radiation). Il apparaît donc clair que les facteurs non climatiques comme le type de végétation, le type de sol, la profondeur de la nappe, le degré de perturbation, la structure de la canopée, l'usage et le

mode de gestion des écosystèmes devront être intégrés dans les prochaines études de flux de carbone et des facteurs contrôlant la dynamique de ceux-ci en Afrique de l'Ouest. Ainsi, le contrôle des principaux facteurs responsables des émissions de carbone, en particulier les fortes pressions anthropiques (changements d'utilisation des sols, déforestation, feu, agriculture, pâturage, etc.), sera déterminant pour l'adaptation de ces sites aux changements climatiques et aux événements météorologiques extrêmes.

Cependant, il reste bien des aspects nécessitant des études et des recherches plus approfondies. Au delà de l'amélioration de la compréhension des échanges de carbone dans les écosystèmes, l'amélioration des modèles de prédiction des évolutions des flux dans le contexte des variabilités climatiques constituera également l'un des points importants à aborder. Aussi, est-il pertinent d'intensifier les recherches et les mesures des flux de CO₂ dans tous les types d'écosystèmes représentatifs de l'Afrique de l'Ouest. Ceci permettra de mieux clarifier les causes des variabilités spatio-temporelles, les différents facteurs pédo-climatiques et les principaux mécanismes responsables. Enfin, la contribution au cycle global de carbone de cette région pourra être évaluée.

Abréviations

GPP : production primaire brute
 LAI : indice de la surface foliaire
 MAP : moyenne annuelle de précipitation
 MAR_g : moyenne annuelle de radiation globale
 MAT : moyenne annuelle de température
 NEE : échange net de l'écosystème
 NPP : production primaire nette
 R_a : respiration autotrophe
 R_h : respiration hétérotrophe
 R_s : respiration du sol
 TER : respiration totale de l'écosystème

Remerciements

Cette étude a été financée par l'Agence Universitaire de la Francophonie (AUF) et l'Association pour l'Agriculture et le Développement Durable (A2D). Enfin, le premier auteur est reconnaissant envers Ir. Félicien Tosso pour son appui à la réalisation de la carte de localisation des sites et Dr. Ir. Kasso Daïnou pour ses divers conseils et appuis.

Bibliographie

Abdi A.M. et al., 2014. The supply and demand of net primary production in the Sahel. *Environ. Res. Lett.*, **9**, 094003.
 Ago E.E., Petit F. & Ozer P., 2005. Analyse des inondations en aval du barrage hydroélectrique de Nangbeto sur le

- fleuve Mono (Togo et Bénin). *Geo-Eco-Trop*, **29**, 1-14.
- Ago E.E. et al., 2014. Long term observations of carbon dioxide exchange over cultivated savanna under a Sudanian climate in Benin (West Africa). *Agric. For. Meteorol.*, **197**, 13-25.
- Ago E.E. et al., 2015. Carbon dioxide fluxes from a degraded woodland in West Africa and their responses to main environmental factors. *Carbon Balance Manage.*, **10**, 1-16.
- Ajonina G.N. et al., 2014. Carbon budget as a tool for assessing mangrove forests degradation in the western, coastal wetlands complex (Ramsar Site 1017) of Southern Benin, West Africa. In: Diop S., Barousseau J.-P. & Descamps C., eds. *The land/ocean interactions in the coastal zone of west and central Africa. Estuaries of the world*. Switzerland: Springer International Publishing.
- Amiro B.D. et al., 2010. Ecosystem carbon dioxide fluxes after disturbance in forests of North America. *J. Geophys. Res.*, **115**, G00K02.
- Archibald S.A. et al., 2009. Drivers of inter-annual variability in Net Ecosystem Exchange in a semi-arid savanna ecosystem, South Africa. *Biogeosciences*, **6**, 251-266.
- Aubinet M., Vesala T. & Papale D., 2012. *Eddy covariance: a practical guide to measurement and data analysis*. Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Aubréville A., 1949. *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Paris: Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales.
- Bombelli A. et al., 2009. An outlook on the sub-Saharan Africa carbon balance. *Biogeosciences*, **6**, 2193-2205.
- Bond-Lamberty B., Wang C. & Gower S.T., 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration. *Global Change Biol.*, **10**, 1756-1766.
- Brümmer C. et al., 2008. Diurnal, seasonal and interannual variation in carbon dioxide and energy exchange in shrub savanna in Burkina Faso (West Africa). *J. Geophys. Res.*, **113**, G02030.
- Canadell J.G., Raupach M.R. & Houghton R.A., 2009. Anthropogenic CO₂ emissions in Africa. *Biogeosciences*, **6**, 463-468.
- Carvalho J.A. Jr et al., 1998. Combustion completeness in a rainforest clearing experiment in Manaus, Brazil. *J. Geophys. Res.*, **103**(D11), 13195-13199.
- Chambers J.Q. et al., 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecol. Appl.*, **14**, 572-588.
- Ciais P. et al., 2009. Variability and recent trends in the African carbon balance. *Biogeosciences*, **5**, 3497-3532.
- Ciais P. et al., 2011. The carbon balance of Africa: synthesis of recent research studies. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. A*, **369**, 2038-2057.
- Curiel Yuste J. et al., 2007. Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Global Change Biol.*, **13**, 2018-2035.
- Davidson E.A., Janssens I.A. & Luo Y., 2006. On the variability of respiration in terrestrial ecosystem: moving beyond Q10. *Global Change Biol.*, **12**, 154-164.
- DeLucia E.H., Drake J.E., Thomas R.B. & Conzalez-Meler M., 2007. Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biol.*, **13**, 1157-1167.
- Fisher J.B. et al., 2013. African tropical rainforest net carbon dioxide fluxes in the twentieth century. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B*, **368**, 20120376.
- Fluxnet, 2015. *Sites of networks*, <http://fluxnet.ornl.gov/maps-graphics>, (02.03.2015).
- Freitag H. et al., 2008. Water and carbon fluxes from savanna ecosystems of the Volta River watershed, West Africa. *Global Planet. Change*, **61**, 3-14.
- Friborg T., Boegh E. & Soegaard H., 1997. Carbon dioxide flux, transpiration and light response of millet in the Sahel. *J. Hydrol.*, **189**, 633-650.
- Garbulsky M.F. et al., 2010. Patterns and controls of the variability of radiation use efficiency and primary productivity across terrestrial ecosystems. *Global Ecol. Biogeogr.*, **19**, 253-267.
- GIEC, 2013. *Changements climatiques 2013 : les éléments scientifiques. Résumé à l'intention des décideurs*. Genève, Suisse : GIEC.
- Gonzalez P., Tucker C. & Sy H., 2012. Tree density and species decline in the African Sahel attributable to climate. *J. Arid Environ.*, **78**, 55-64.
- Grace J., Mitchard E. & Gloor E., 2014. Perturbations in the carbon budget of the tropics. *Global Change Biol.*, **20**, 3238-3255.
- Hanan N.P., Kabat P., Dolman A.J. & Elbers J.A., 1998. Photosynthesis and carbon balance of a Sahalian fallow savanna. *Global Change Biol.*, **4**, 523-538.
- Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T. & Andrew J.A., 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, **48**, 115-146.
- Hiernaux P. et al., 2009. Sahelian rangeland response to changes in rainfall over two decades in the Gourma region, Mali. *J. Hydrol.*, **375**, 114-127.
- Houghton R.A. et al., 2012. Carbon emissions from land use and land-cover change. *Biogeosciences*, **9**, 5125-5142.
- Hountondji Y.C., Sokpon N. & Ozer P., 2006. Analysis of the vegetation trends using low resolution sensing data in Burkina Faso (1982-1999) for the monitoring of desertification. *Int. J. Remote Sens.*, **27**(5), 871-884.
- Jarvis P. et al., 2007. Dry and wetting of Mediterranean soils stimulates decomposition and carbon dioxide emission: the "Birch effect". *Tree Physiol.*, **27**, 929-940.
- Jung M. et al., 2011. Global patterns of land-atmosphere fluxes of carbon dioxide, latent heat, and sensible heat derived from eddy covariance, satellite, and meteorological observations. *J. Geophys. Res.*, **116**, G00J07.
- Kaptue T.A.T., Roujean J.-L. & Faroux S., 2010. ECOCLIMAP II: an ecosystem classification and land

- surface parameters database of Western Africa at 1 km resolution for the African Monsoon Multidisciplinary Analysis (AMMA) project. *Remote Sens. Environ.*, **114**, 961-976.
- Lamade E., Djegui N. & Leterme P., 1996. Estimation of carbon allocation to the roots from soil respiration measurements of oil palm. *Plant Soil*, **181**, 329-339.
- Landsberg J.J. & Waring R.H., 1997. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *For. Ecol. Manage.*, **95**, 209-228.
- Law B.E. et al., 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agric. For. Meteorol.*, **113**, 97-120.
- Le Lay M., 2006. *Modélisation hydrologique dans un contexte de variabilité hydro-climatique. Une approche comparative pour l'étude du cycle hydrologique à méso-échelle au Bénin*. Thèse de doctorat : Institut National Polytechnique de Grenoble (France).
- Lieth H., 1973. Primary production: terrestrial ecosystems. *Hum. Ecol.*, **1**(4), 303-332.
- Liu H.S. et al., 2006. Respiratory substrate availability plays a crucial role in the response of soil respiration to environmental factors. *Appl. Soil Ecol.*, **32**, 284-292.
- Loescher H.W. et al., 2003. Environmental controls on net ecosystem-level carbon exchange and productivity in a Central American tropical wet forest. *Global Change Biol.*, **9**, 396-412.
- Luyssaert S. et al., 2007. The CO₂-balance of boreal, temperate and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biol.*, **13**, 2509-2537.
- Malhi Y., 2012. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *J. Ecol.*, **100**, 65-75.
- Malhi Y., Baldocchi D.D. & Jarvis P.G., 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant Cell Environ.*, **22**, 715-740.
- Mbow C., 2014. Africa's greenhouse-gas budget is in the red. *Nature*, **508**, 192-193.
- Merbold L. et al., 2009. Precipitation as driver of carbon fluxes in 11 African ecosystems. *Biogeosciences*, **6**, 1027-1041.
- Miller A. et al., 2005. Episodic rewetting enhances carbon and nitrogen release from chaparral soils. *Soil Biol. Biochem.*, **37**, 2195-2204.
- Mordelet P. & Menaut J.C., 1995. Influence of trees on aboveground production dynamics of grasses in a humid savanna. *J. Veg. Sci.*, **6**, 223-228.
- Mulindabigwi V., 2005. *Influence des systèmes agraires sur l'utilisation des terroirs, la séquestration du carbone et la sécurité alimentaire dans le bassin versant de l'Ouémé supérieur au Bénin*. Thèse de doctorat : Université de Bonn (Allemagne).
- Nemani R.R. et al., 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, **300**, 1560-1563.
- Nicholson S.E., 2013. The West African Sahel: a review of recent studies on the rainfall regime and its interannual variability. *ISRN Meteorol.*, **2013**, ID 453521.
- Ozer P. et al., 2010. Désertification au Sahel : historique et perspectives. *BSSLg*, **54**, 69-84.
- Quansah E. et al., 2015. Carbon dioxide fluxes from contrasting ecosystems in the Sudanian savanna in West Africa. *Carbon Balance Manage.*, **10**, 1-17.
- Reichstein M. et al., 2003. Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochem. Cycles*, **17**(4), 1-15.
- Richardson A.D. et al., 2006. Comparing simple respiration models for eddy flux and dynamic chamber data. *Agric. For. Meteorol.*, **141**, 219-234.
- Saxton J.E. et al., 2007. Isoprene and monoterpene measurements in secondary forest in northern Benin. *Atmos. Chem. Phys.*, **7**, 4095-4106.
- Schlesinger W.H., 1997. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. New York, USA: Academic Press.
- Schulze E.-D., 2006. Biological control of the terrestrial carbon sink. *Biogeosciences*, **3**, 147-166.
- Seghier J. et al., 2009. Relationships between climate, soil moisture and phenology of the woody cover in two sites located along the West African latitudinal gradient. *J. Hydrol.*, **375**, 78-89.
- Sjöström M. et al., 2013. Evaluation of MODIS gross primary productivity for Africa using eddy covariance data. *Remote Sens. Environ.*, **131**, 275-286.
- Tagesson T. et al., 2015. Ecosystem properties of semiarid savanna grassland in West Africa and its relationship with environmental variability. *Global Change Biol.*, **21**, 250-264.
- UNDP, 2015. *World population prospects: the 2012 revision*, <http://esa.un.org/unpp>, (26.11.2015).
- Valentini R. et al., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, **404**, 861-865.
- Valentini R. et al., 2014. A full greenhouse gases budget of Africa: synthesis, uncertainties and vulnerabilities. *Biogeosciences*, **11**, 381-407.
- Weber U. et al., 2009. The interannual variability of Africa's ecosystem productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences*, **6**, 285-295.
- Williams C.A. et al., 2008. Interannual variability of photosynthesis across Africa and its attribution. *J. Geophys. Res.*, **113**, G04015.
- Williams C.A. et al., 2009. Complexity in water and carbon dioxide fluxes following rain pulses in an African savanna. *Oecologia*, **161**, 469-480.
- Wittig R., König K., Schmidt M. & Szarzynski J., 2007. A study of climate change and anthropogenic impacts in West Africa. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, **14**(3), 182-189.

Chapitre 4 (Article 2)

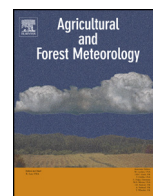
Chapitre 4: Observations à long terme des échanges de dioxyde de carbone par une savane cultivée sous climat soudanien au Bénin (Afrique de l'Ouest)

Résumé

Des échanges turbulents de CO₂ entre l'atmosphère et une savane cultivée sous climat soudanien ont été mesurés durant 29 mois (Août 2007 à Décembre 2009) par un système d'eddy-covariance au Nord-ouest du Bénin, Afrique de l'Ouest. Le site (Lat 9,74 °N ; Long 1,60 °E ; Alt: 449 m) est l'un des sites équipés par l'observatoire AMMA-CATCH en Afrique de l'Ouest. La zone source des flux est principalement composée d'herbes et de cultures combinées avec des arbres et arbustes éparses. Les données de flux de CO₂ étaient complétées par un inventaire sommaire des espèces dominant l'écosystème et par des mesures météorologiques. Les réponses des flux aux facteurs climatiques et édaphiques étaient analysées.

L'eau apparaît comme étant le principal facteur contrôlant la dynamique de l'écosystème : une importante absorption de CO₂ par l'écosystème était observée pendant la saison pluvieuse plus qu'en saison sèche. Pendant la saison pluvieuse, une réponse claire des flux nets de CO₂ à la densité des flux photosynthétiquement actifs (PPFD) était observée. Cependant, un faible impact du déficit de saturation était observé aussi bien pendant la saison sèche que celle pluvieuse. La respiration de l'écosystème (TER) était trouvée fortement dépendante de l'humidité du sol en dessous du seuil de 0,1 m³ m⁻³, mais sature au dessus de cette valeur. Cependant, aucune relation claire n'a été trouvée entre la respiration de l'écosystème et la température à l'échelle horaire.

La moyenne annuelle de la séquestration de carbone était estimée à 232 ± 27 g C m⁻² avec une variabilité inter-annuelle principalement gouvernée par la TER en réponse à la variabilité de l'humidité du sol. L'écosystème était plus efficace pendant la matinée et la saison pluvieuse que durant l'après midi et la saison sèche.



Review

Long term observations of carbon dioxide exchange over cultivated savanna under a Sudanian climate in Benin (West Africa)



Expedit Evariste Ago^{a,b,*}, Euloge Kossi Agbossou^b, Sylvie Galle^c, Jean-Martial Cohard^d, Bernard Heinesch^a, Marc Aubinet^a

^a Unité de Physique des Biosystèmes, Université de Liège, Gembloux Agro Bio Tech, 8, avenue de la Faculté, B-5030 Gembloux, Belgium

^b Laboratoire d'Hydraulique et de Maîtrise de l'Eau, Faculté des Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, BP 2819 Cotonou, Benin

^c IRD/UJF-Grenoble 1/CNRS/G-INP, LTHE UMR 5564, Grenoble F-38041, France

^d UJF-Grenoble 1/CNRS/G-INP/IRD, LTHE UMR 5564, Grenoble F-38041, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 7 February 2014

Received in revised form 26 April 2014

Accepted 8 June 2014

Keywords:

Eddy-covariance

Savanna

Net ecosystem exchange

Annual sequestration

Sudanian climate

West Africa

ABSTRACT

Turbulent CO₂ exchanges between a cultivated Sudanian savanna and the atmosphere were measured during 29 months (August 2007–December 2009) by an eddy-covariance system in North-Western Benin, West Africa. The site (Lat 9.74° N, Long 1.60° E, Alt: 449 m) is the one of three sites fitted out by the international AMMA-CATCH program. The flux station footprint area is mainly composed of herbs and crops with some sparse trees and shrubs. Fluxes data were completed by an inventory of dominating species around the tower and the meteorological measurements. Flux response to climatic and edaphic factors was studied. Water was found the main controlling factor of ecosystem dynamics: much larger uptake was found in wet than dry season. During wet season, a very clear answer of net CO₂ fluxes to photosynthetic photon fluxes density (PPFD) was observed. A low limitation in response to saturation deficit and soil water variability was however observed. The total ecosystem respiration (TER) was found highly dependent on soil moisture below 0.1 m³ m⁻³, but saturates above this threshold. The average annual carbon sequestration was 232 ± 27 gC m⁻² with its inter-annual variability mainly controlled by TER. Finally, the ecosystem appeared more efficient during morning and wet season than during afternoon and dry period.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

Contents

1. Introduction	14
2. Materials and methods	14
2.1. Site description	14
2.2. Measurement system	15
2.2.1. Eddy-covariance and meteorological system	15
2.2.2. Data treatment and analysis	15
2.2.3. Footprint analysis	16
2.2.4. Parameterization	16
2.2.5. Water use efficiency (WUE)	18
2.2.6. Annual and monthly carbon sequestration	18
3. Results	18
3.1. Meteorology	18
3.2. Contribution of each vegetation type to the measured eddy-covariance fluxes	19
3.3. CO ₂ flux diurnal course and response to driving variables	19
3.4. CO ₂ and carbon flux seasonal courses	20

* Corresponding author at: Unité de Physique des Biosystèmes, Université de Liège, Gembloux Agro Bio Tech, 8, avenue de la Faculté, B-5030 Gembloux, Belgium.
Tel.: +32 81 62 24 90; fax: +32 81 62 24 39.

E-mail address: eeago@doct.ulg.ac.be (E.E. Ago).

3.5. Water use efficiency: daytime and seasonal courses.....	22
4. Discussion.....	23
4.1. Carbon fluxes dynamics.....	23
4.2. Annual carbon sequestration.....	23
4.3. Water use efficiency.....	23
5. Conclusion.....	24
Acknowledgements.....	24
References.....	24

1. Introduction

Although estimates of net carbon sequestration by terrestrial ecosystems have flourished these 15 last years (Baldocchi et al., 2005; Valentini et al., 2000; Scholes et al., 1999) thanks to the development of the eddy-covariance method, studies focusing on African ecosystems remain rare. In the last decade, however, the role of African terrestrial ecosystems in global carbon cycle, and thus in global climate change, was increasingly recognized (Bombelli et al., 2009; Ciais et al., 2009; Williams et al., 2007; Houghton and Hackler, 2006). Despite this, the terrestrial ecosystem impact on the global carbon cycle remains less known in Africa than in other continents.

In addition, the role of land-use changes in controlling CO₂ emissions and annual carbon budgets in Africa remains more critical than in any other regions (Houghton and Hackler, 2006). Finally, Africa is found to be a major source of inter-annual variability of atmospheric CO₂ (Ciais et al., 2011; Williams et al., 2007). More than half of this continent is covered by tropical savanna ecosystems (Menaut et al., 1985), which are expected to store enough carbon to play a significant role in the global carbon balance (Ciais et al., 2011; Bombelli et al., 2009; Grace et al., 2006). The African biogenic carbon balance was reported to be a sink of 0.15–1 Pg C yr⁻¹ by (Ciais et al., 2009; Bombelli et al., 2009) whereas other authors like Williams et al. (2007) reported a neutral carbon balance for these same ecosystems. These great differences in results, were due fundamentally to methodologies and processes used by each author which were generally proven unsuitable to African sites (Weber et al., 2009; Ciais et al., 2009; Chevallier et al., 2009; Williams et al., 2007). Also, the lack of adequate data contributes to high uncertainties of numerical models, those being developed and validated on other types of ecosystems which are not necessarily representative of African's. Finally, it appears difficult to conclude about Africa carbon budget and thus to specify if Africa acts as a net carbon source or sink. It is therefore desirable to calibrate and validate these models on African ecosystems in order to improve their carbon budget, especially for savanna sites because of their important coverage. In West Africa, there is still a lack of studies on carbon cycle and global climate change, although this region appears particularly to be vulnerable in climate change context (IPCC, 2007). However, only a few studies of carbon dioxide fluxes over the Sudano-Sahelian savannas were reported in this region of Africa, especially in Benin (Mulindabigwi, 2005), in Burkina Faso (Brümmer et al., 2008), in Mali (Merbold et al., 2009) and in Niger (Boulain et al., 2009; Hanan et al., 1998; Moncrieff et al., 1997b; Monteny et al., 1997; Friberg et al., 1997; Verhoef et al., 1996). This context triggered the development of a few projects or programs of green house gas especially CO₂ in West Africa region. Mainly, CarboAfrica network was developed to assess carbon fluxes over a diversity of ecosystems in Africa and centralized dioxide carbon fluxes measurements from independents initiatives. Among them, the AMMA-CATCH¹ program “African Monsoon Multidisciplinary Analysis”, initially designed for Hydrological and monsoon studies

on West Africa (Lebel et al., 2009; Redelsperger et al., 2006), contributes to CarboAfrica network database. Our study analyzes data acquired during the latter project at a Sudanian savanna in northern Benin. Energy and water vapor fluxes at this site have already been analyzed by Mamadou et al. (2014) and Guyot et al. (2012, 2009).

The main objective of the present study is to analyze CO₂ fluxes by providing an assessment of net carbon exchange at this site. Especially, we aim to: (i) quantify the CO₂ net fluxes exchanged by the ecosystem and its partition between GPP and TER (ii) describe functional responses of nighttime and daytime fluxes to climatic or environmental driving variables, and (iii) estimate finally for the site the annual carbon sequestration together with its uncertainty.

2. Materials and methods

2.1. Site description

The site is located at Nalohou in the Ara watershed (12 km² basin), part of Djougou district of Donga catchment (586 km²) in the Northern Benin (9.74° N, 1.60° E, 449 m). It has been already described by Mamadou et al. (2014), Guyot et al. (2012, 2009) and Blanchard et al. (2007). The site is a cultivated savanna ecosystem (Fig. 1a) submitted to a Sudanian climate at 450 km NW of Cotonou, the Capital of Benin and located in the “Northern savanna belt” region as defined according to bioclimatic conditions by Weber et al. (2009). Average precipitation on the 1950–2009 period was 1190 mm (Le Lay and Galle, 2005), 60% of which occurring from July to September, wet season extending generally from April to October (Lawin, 2007).

Nalohou is one of the sites installed in the frame of AMMA-CATCH program. This site is slightly sloping (3%) in S-N direction. The soil at the site is a Luvisol skeleta chromic (FAO classification) (Yousouf and Lawani, 2000). It is composed of 5–13% clay, 77–85% sand and 7–9% silt on surface horizon (0–50 cm depth) and 28–32% clay, 50–56% sand and 12–18% silt in root zone. Nevertheless Loamy-sandy soils are observed in the Ara River bed (Blanchard et al., 2007). The original landscape has been modified by the historic agricultural practices over the past decades in the region. Most of them are undergoing hydric erosion (Seghieri et al., 2009). The floristic inventory shows that the vegetation is heterogeneous and composed particularly during wet season by some woody species (*Parkia biglobosa*, *Dialium guineense*, *Vitellaria paradoxa*, *Isoblerlinia doka*), annual and, in a lesser extent, perennial herbs (*Andropogon guayanus*, *Panicum maximum*, *Hyparrhenia involucrate*, *Andropogon fastigiatus*, *Imperata cylindrica*), crops (*Pennisetum spp*, *Arachis hypogaea*, *Voandzeia subterranea*, *Sorghum bicolor*, *Zea mays*, *Dioscorea spp*, *Manihot esculenta*) and sparse plantations (*Anacardium occidentale*, *Bligia sapida*, *Tectona grandis*, *Mangifera indica*). On the basis of LANDSAT TM scenes in 2006 (Fig. 1b), the studied zone, i.e., area of 1 km² around the measuring point, was considered as constituted by Crops and/or bare soil (42%), Shrubland (51%) and Riparian woodland (7%). Fig. 1b shows the land-use and vegetation distribution around the tower. There are two main wind directions at the site: SW in wet season and NE mainly in dry season. During the wet season, the vegetation was very developed (Fig. 2b) and

¹ <http://www.amma-catch.org/>.

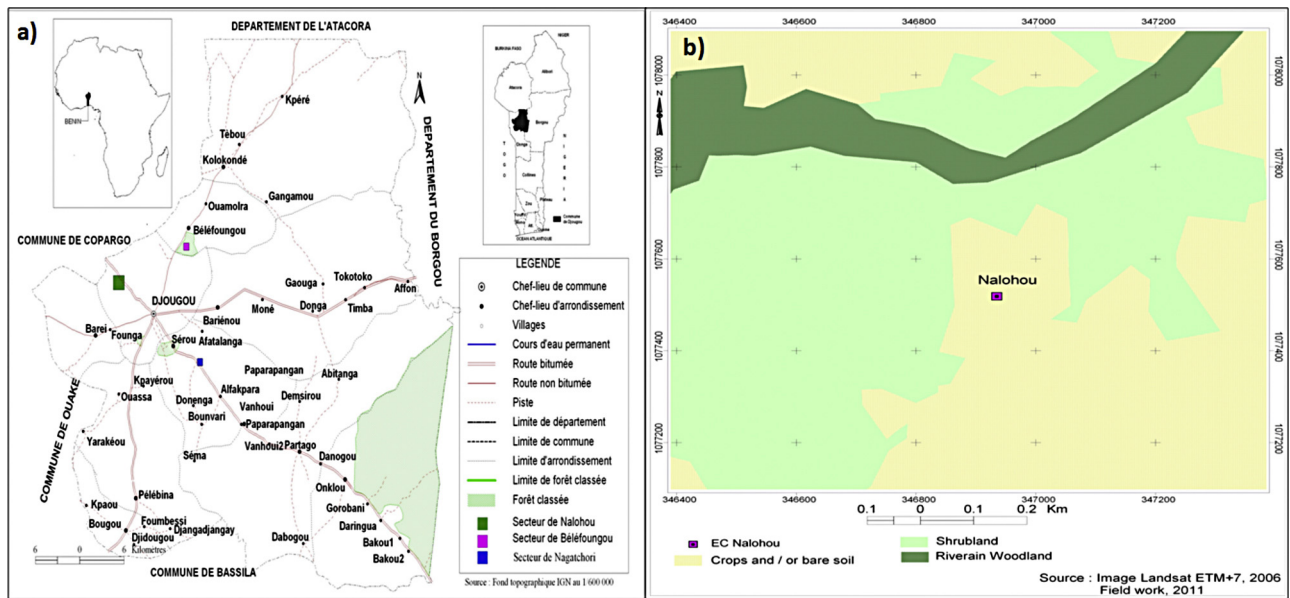


Fig. 1. Location of the site and land use distribution on 1 km² of area around the flux tower.

grasses reaching more than 2 m of height. During November, these grasses were burned by the farmers so that between November and April, cultivated parcels were practically bare, being covered by crops residues and dry leaves, except some sparse non-harvested cassava and yam crops yet (Fig. 2a). At this period, no annual herbs were observed because they appeared at the beginning of May. In addition, during this drought period, most of shrubs and trees species as *Mangifera indica*, *Blighia sapida*, *Borassus aethiopicum*, *Tectona grandis*, *Uapaca togoense*, *Anacardium occidentale* keep their leaves while the others as *Isoberlinia doka* lose theirs at the end of wet season and renew them immediately (Guyot et al., 2012; Seghier et al., 2009; Blanchard et al., 2007).

2.2. Measurement system

2.2.1. Eddy-covariance and meteorological system

CO₂, water and sensible heat fluxes were measured by an eddy-covariance system, consisting of a fast response three dimensional sonic anemometer (CSAT-3, Campbell Scientific Instruments, Logan, Utah, United State) coupled with an open path infrared gas analyzer, (Licor 7500, Inc., Lincoln, Nebraska, United State). This set up was placed at 4.95 m above ground. The gas analyzer was factory calibrated every two years.

Complementary measurements included wind speed, wind direction, atmospheric pressure, air temperature and humidity (Vaisala WXT 510 weather station, Vaisala Oyp, Helsinki, Finland) at 2 m height, soil temperature (107 Temperature Probe, Campbell Scientific Instruments (CSI), Logan, Utah, United State) at 10, 20 and 40 cm depth, four-component radiation (CNR1 radiometer Kipp and Zonen, Delft, The Netherlands) at a height of 2 m, soil moisture (CS616 probes, Volumetric water reflectometer, Campbell Scientific Instruments, Logan, Utah, United State) installed vertically at 10 and 30 cm depth, and rainfall (Weighing precipitation gauge, OTT, Hydrometry Ltd., Dublin, Ireland) at 1.20 m. All these variables were sampled at 30 s time step and averaged half hourly. The photosynthetic photon flux density (PPFD, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was estimated as twice the global radiation (R_g , W m^{-2}) (Boulain et al., 2009; Friberg et al., 1997; Frouin and Pinker, 1995; Bégué et al., 1991). The clearness index was determined as the ratio of global to extra-terrestrial radiation. Fluxes data used here were acquired during twenty-nine months, from 4 August 2007 to 31 December

2009. The radiation sensors were calibrated annually, by comparison with standard sensors (CGR4 and CMP21 Kipp and Zonen, Delft, The Netherlands).

Main species dominating the vegetation were inventoried on an area of 1 km² during the wet season and herbaceous vegetation height was monitored at a 10-day time step under the flux tower and at 10 locations in its surrounding. The leaf Area Index (LAI) time series were obtained through a combination of satellite LAI products (SEVIRI), constrained by in situ measurements derived from hemispherical photographs based on the method suggested by Weiss et al. (2004).

2.2.2. Data treatment and analysis

The ecosystem – atmosphere net carbon exchange (NEE) was computed every half hour as the algebraic sum of eddy-covariance flux (F_c) and storage flux (S_c) considering the additional terms negligible, as (Aubinet et al., 2001):

$$NEE = F_c + S_c \quad (1)$$

The CO₂ storage flux S_c was computed as:

$$S_c = \frac{P_a}{RT_a} \int_0^{h_m} \frac{dc(z)}{dt} dz \quad (2)$$

where P_a is the atmospheric pressure, R the molar gas constant and T_a the air temperature, h_m the sonic anemometer height and c the CO₂ concentration measured at 4.95 m height. No CO₂ concentration profile was available but, in view of the limited height of the eddy-covariance system, a storage estimate based on a single point measurement was considered as reasonable, as already shown by Anthoni et al. (2004a) and Moureaux et al. (2006) on low crops.

The turbulent flux was deduced from eddy-covariance measurements following state of the art methodology (Aubinet et al., 2012) by using the EdiRe software (R. Clement, University of Edinburgh). Data treatment included despiking, double rotation, spectral corrections (high frequency losses) and WPL correction.

Data quality control was performed on these fluxes. Fluxes of CO₂ were in particular submitted to the stationary test (Foken and Wichura, 1996) which was characterized by the variance differences at 30 min. For practical use, three quality levels were

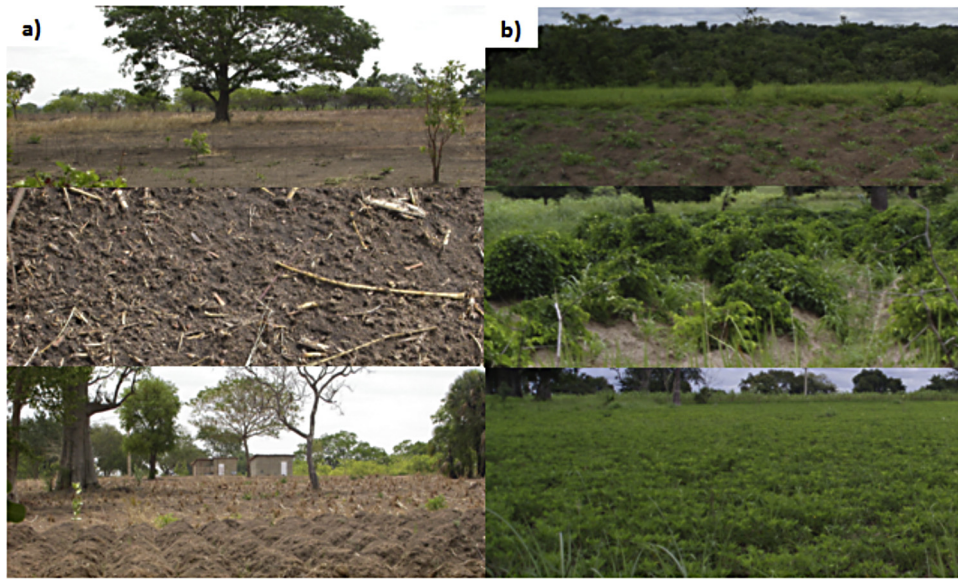


Fig. 2. Ecosystem view: (a) Shrubland with yam crop mound during the dry season, (b) Riparian woodland with yam and groundnut crops in development during the wet season.

defined: all data with the variance difference < 30% are of high quality, between 30% and 60% have an acceptable quality and above 60% failed the test. Data meeting the test with an allowed difference under 60%, were used to establish the fluxes responses to driving factors.

Nighttime flux error was corrected by filtering the night flux data using a u^* criterion (Aubinet et al., 2012; Goulden et al., 1996). The filtering criterion was chosen by visual approach (Veenendaal et al., 2004; Anthoni et al., 2004, 2004a; Grace et al., 1998). For the present site, the u^* threshold was found at $u^*_L = 0.10 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 3). Data gaps were filled using the parameterization of nighttime fluxes response to climate or environmental variables as shown below.

2.2.3. Footprint analysis

As the site is composed by heterogeneous vegetation, a footprint analysis is necessary in order to determine which sources are responsible for the measured flux. This was already presented for the Nalohou site by Mamadou et al. (2014). They chose the simple analytical Hsieh 1-D model (Hsieh et al., 2000) with 2-D extension (Detto et al., 2006) because of its explicit formulation of 2-D

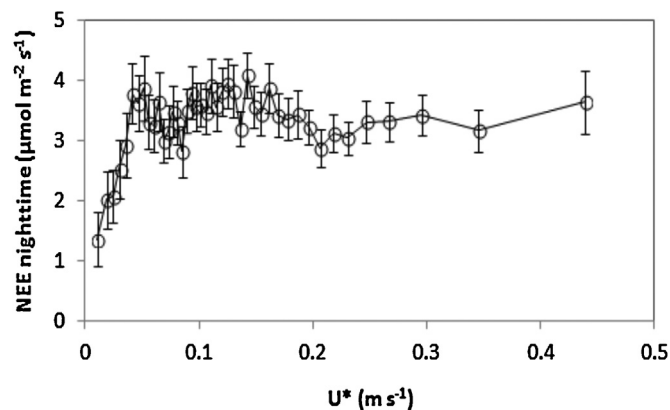


Fig. 3. Evolution of the NEE nighttime in relation to the friction velocity u^* for the entire period of measurements. Each point on the graph is the mean of 200 data except the last point which corresponds to the mean of 65 points. ($u^*_L = 0.10 \text{ m s}^{-1}$). The error bars represent 95% confidence interval.

diffusive footprint calculation. This model was applied to half-hourly flux data series to obtain a succession of 2D distribution functions for the contribution of measured flux area. The roughness length (z_0) and the displacement height (d) essential for the footprint model, were obtained from relations $d = 0.67 * h_{veg}$ (Brutsaert, 1982) and $z_0 = 0.17 + 0.097 * h_{veg}$ inferred from the eddy-covariance data.

2.2.4. Parameterization

Parameterizations were used in order to fill data gaps and to discriminate TER and GPP. In addition, analyze of equation parameters may provide information on the seasonal and inter-annual flux evolution. Parameterizations were achieved by using equations describing the flux response to main meteorological driving variables. They were different for day and night CO_2 fluxes.

2.2.4.1. Day CO_2 fluxes. As, during the day, the NEE is mainly due to leaf assimilation, it is expected to increase (by negative values) with increasing photosynthetic photon flux density (PPFD) and to saturate at high PPFD. This was clearly observed during wet season. During dry season, the increase was slower and no clear saturation was detected. We thus choose to parameterize the day flux by a function of PPFD and soil moisture. To this end, we used a Mysterich equation (Aubinet et al., 2001; Falge et al., 2001) to describe the flux to PPFD response and modified it in order to introduce a dependency of NEE at light saturation on soil moisture. This gives:

$$NEE = -[A_{max} + TER_d] * \left[1 - \exp \left\{ \frac{-\alpha PPFD}{(A_{max} + TER_d)} \right\} \right] + TER_d \quad (3)$$

where NEE is the net ecosystem exchange, PPFD the photosynthetic photon flux density. The model depended on three parameters: the dark respiration, TER_d ; the quantum light efficiency, α and the NEE at light saturation, A_{max} . The latter may be expressed in terms of soil moisture, β_m by Eq. (4):

$$A_{max} = A_o * \beta_m \quad (4)$$

where A_o is the NEE at light saturation and 100% soil moisture. The three characteristic parameters were deduced from Eqs. (3) and (4) by nonlinear regression, using the Levenberg–Marquardt algorithm (MATLAB, R2010b version, The Mathworks, Natick, USA).

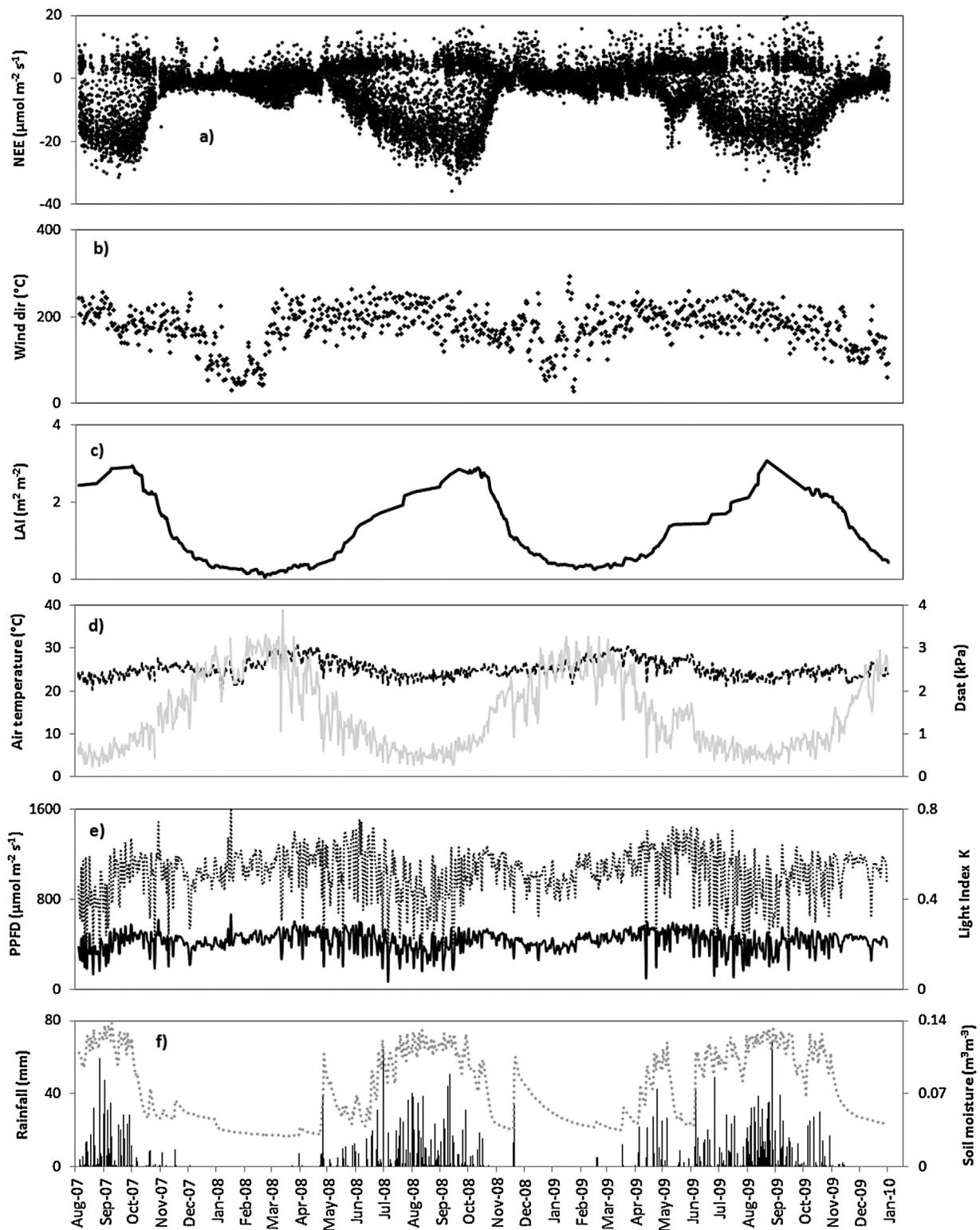


Fig. 4. Seasonal evolution of means daily meteorological variables and vegetation growth from 4 August 2007 to 31 December 2009: (a) half-hourly Net Ecosystem Exchange (NEE), (b) wind direction, (c) Leaf Area Index (LAI), (d) saturation deficit (Dsat) (gray continuous line) and air temperature (dark discontinuous line), (e) light index (K) (dark discontinuous line) and photosynthetic photon flux density (PPFD) (dark continuous line), (f) rainfalls (histogram) and soil moisture (gray discontinuous line).

2.2.4.2. Night CO_2 fluxes. Total ecosystem respiration (TER) is generally expected to depend heavily on temperature (Brümmer et al., 2008; Lloyd and Taylor, 1994) and on soil water content (Boulain et al., 2009; Merbold et al., 2009; Williams et al., 2008; Kutsch et al., 2008; Hanan et al., 1998). However, as the daily temperature

variability at our site is relatively low and the seasonality of dry periods clearly marked, the ecosystem respiration was not found to vary significantly with temperature but depended strongly on the soil moisture (Liu et al., 2006). We found thus reasonable to consider soil moisture as the sole driving variable for night fluxes.

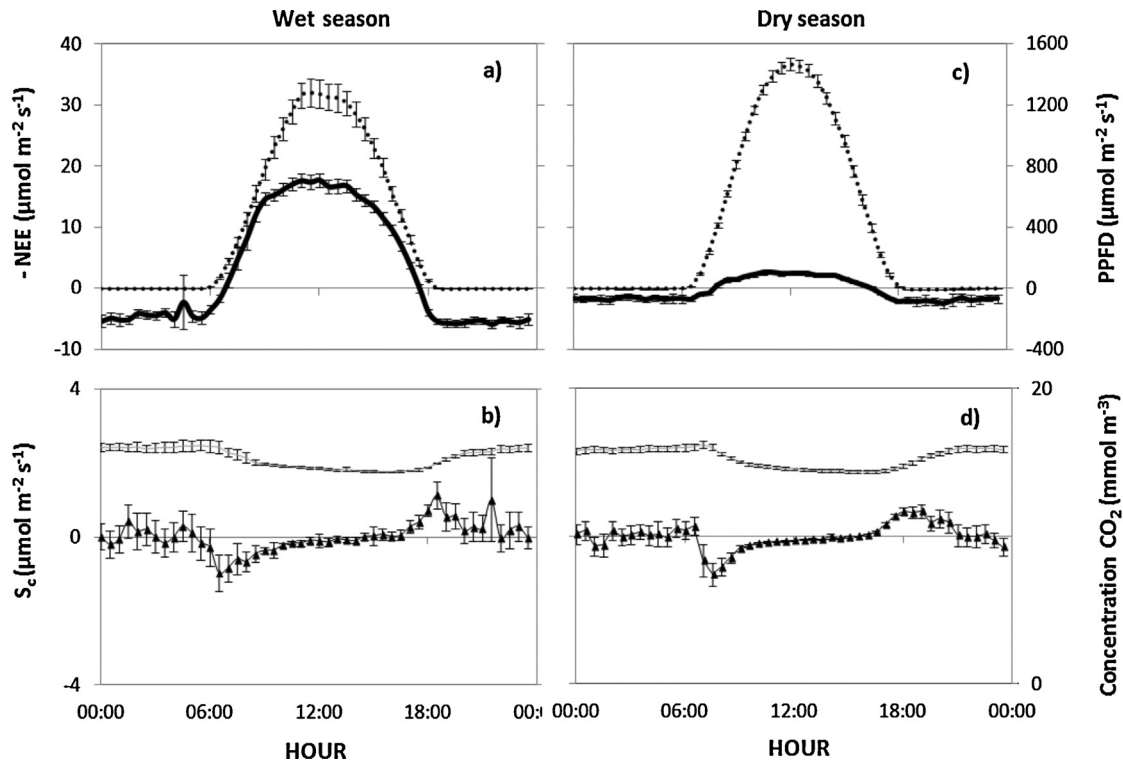


Fig. 5. Diurnal courses of carbon fluxes and radiation: (a) and (c) opposite of net ecosystem exchange ($-NEE$) (dark continuous line) and photosynthetic photon flux density (PPFD) (dark discontinuous line), (b) and (d) storage fluxes (S_c) (dark full triangle) and CO_2 concentrations in the canopy (gray continuous line). Each point is a half hourly mean over the wet and dry season on the graph. The error bars represent 95% confidence interval.

This dependence was fitted using nighttime NEE data and a sigmoidal function expressed by Eq. (5):

$$TER = a * [1 - \text{Exp}(-b * (\beta_m)^2)] \quad (5)$$

where a is the maximal total ecosystem respiration, b is a parameter controlling the sigmoid slope, β_m the soil moisture and TER the total ecosystem respiration. These parameters, a and b , were determined using the whole data set of unstable conditions ($u^* > 0.1 \text{ m s}^{-1}$) during the measurements period for fitting the equation above.

2.2.5. Water use efficiency (WUE)

Water use efficiency is defined as the ratio of biomass produced per unit of water transpired by a plant. Different definitions are proposed both at the plant and canopy scales (Abbad et al., 2004; Araus et al., 1993; Rosenberg et al., 1983). Finally, this variable is a measurement of the rate at which plant or ecosystem exchanges water for carbon (Medlyn and De Kauwe, 2013). The definition we used here is the ratio of absolute values of NEE and E (Keenan et al., 2013; Boulain et al., 2009; Moncrieff et al., 1997b; Verhoef et al., 1996; Baldocchi et al., 1985). As WUE is sensitive at lower radiation when no water stress is present (Baldocchi et al., 1985), we calculated it using only NEE values where $PPFD \geq 400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and $\beta_m \geq 0.05 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ in this study.

2.2.6. Annual and monthly carbon sequestration estimation

For carbon sequestration estimation, data gaps were filled using parameterizations: daytime gaps were filled with Eqs. (3) and (4) adjusted monthly and nighttime gaps were filled using Eq. (5) fitted on the whole turbulent night fluxes data set of the measurements period. Components of net ecosystem exchange (NEE), i.e., gross primary production (GPP) and total ecosystem respiration (TER) were determined. TER was computed by extrapolation to the whole day of the nighttime flux response to soil moisture as given in Eq.

(5) and the GPP was calculated by adding TER to NEE as expressed by Eq. (6):

$$GPP = NEE + TER \quad (6)$$

The random sampling error on individual measured fluxes was estimated, using the relations established by Richardson et al. (2006) for grassland ecosystems while the sampling error on individual gap-filled fluxes was estimated for both daytime and nighttime fluxes as twice the standard error of the gap-filling model residuals (Aubinet et al., 2002). The total uncertainty on the daily, monthly and annual NEE , was computed supposing that these two error sources on the flux were independent and corresponding approximately to NEE 95% confidence interval following as in Eq. (7) (Richardson and Hollinger, 2007).

$$\sigma(NEE) = \sqrt{\sigma^2(\sum \text{measured}) + \sigma^2(\sum \text{filled})} \quad (7)$$

3. Results

3.1. Meteorology

The alternation of dry (November–April) and wet season (May–October), typical of the West African Monsoon regime appears clearly through annual variations of precipitations (Fig. 4f), soil water content (Fig. 4f) and saturation deficit (Fig. 4d). The main wind direction is South-West, excepted between December and February, when it is dominated by Harmattan that blows from the North East (Fig. 4b).

Extraterrestrial radiation regime is quite constant (less than 10% variability) with two maxima (10 April and 28 August) and two minima (18 December and 21 June). Radiation regime is however controlled by cloudiness, the daily clearness index being more or less stable around 0.5 in the dry season due to impacts of aerosols

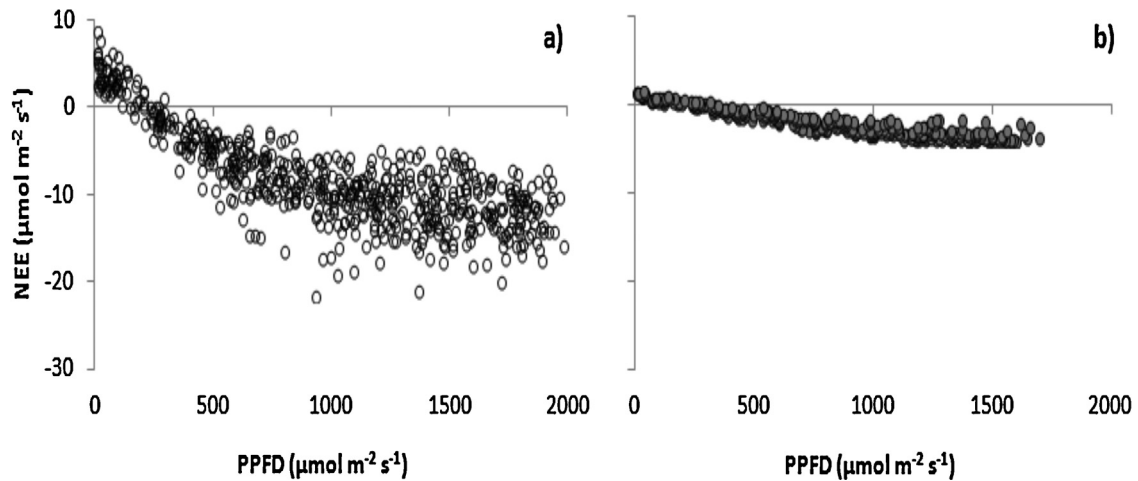


Fig. 6. Response of daytime net exchange ecosystem (NEE) to Photosynthetic photon flux density (PPFD): (a) during the wet season (June 2008) and (b) during the dry season (February 2008).

brought by Harmattan, but going down to 0.3–0.7 in the wet season (Fig. 4e).

Daily temperature varies from 21 to 25 °C most of the time, going up to 31 °C at the end of the dry season (Fig. 4d). Air saturation deficit is lower than 0.5 kPa during the wet season and reaches 3 kPa during the dry season (Fig. 4d).

Total precipitation was respectively 1210 mm in 2008 and 1495 mm in 2009, in agreement with regional averages (see above). Most of total precipitation is concentrated between April and October, which induce strong soil moisture variations, soil moisture (0–30 cm depth) dropping rapidly during the dry season and remaining below $0.03 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ until the first rains of the next wet season. During the wet season it reaches and maintains to $0.13 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (Fig. 4f).

During the dry season, LAI remained low but was always significantly positive ($0.2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) due to the development of some sparse shrubs and trees, to late crops and to a few sustainable herbs. From the beginning of the wet season, in April, it continuously increased to reach a maximum value ($2.9 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) around October.

In response to these different driving variables, half hourly CO_2 fluxes are submitted to a strong seasonal variation (Fig. 4a) that will be discussed below.

3.2. Contribution of each vegetation type to the measured eddy-covariance fluxes

The footprint analysis presented by Mamadou et al. (2014) showed that the areas contributing to 75% of the measured fluxes extent typically 70 m upwind in day time and up to 750 m upwind

in night time. The riparian forest, located approximately 300 m North (Fig. 1b), did not contribute significantly to the flux measured because of the few occurrence of wind in this direction.

During dry periods, the wind was essentially N-E (Fig. 4b) and, during the day, the eddy-covariance measurements mainly covered sparse crops and few perennial herbs (96%) and, marginally shrub savanna (4%). During night, impact of shrub savanna was more important, contributing to 43% to the measured flux while bare soil and sparse crops contribute to 57%.

During the wet season, the wind direction changed to S-W (Fig. 4b). In this period, vegetation was well developed at the site (Figs. 4c and 2b). Annual herbs and crops covered all area on the site notably around the tower. Most of shrubs and trees observed in S-W direction near the tower, were also included partly in the footprint. Thus, the measured fluxes were significantly affected by large crops and herbs areas (77%), the shrub savanna contributing for 23%.

Finally, Nalohou site eddy-covariance station measured the fluxes from a mixed vegetation which was composed of crops, herbs and shrub savanna (sparse trees or shrubs). Thus, these fluxes measurements were representative for all year of typical cultivated savanna areas under Sudanian climate in North part in Benin.

3.3. CO_2 flux diurnal course and response to driving variables

Flux diurnal course follows a classical pattern: assimilation dominates during day conditions while only respiration is observed at night (Fig. 5a and c). During the day, NEE is mainly due to leaf assimilation and decreases with increasing radiation, then

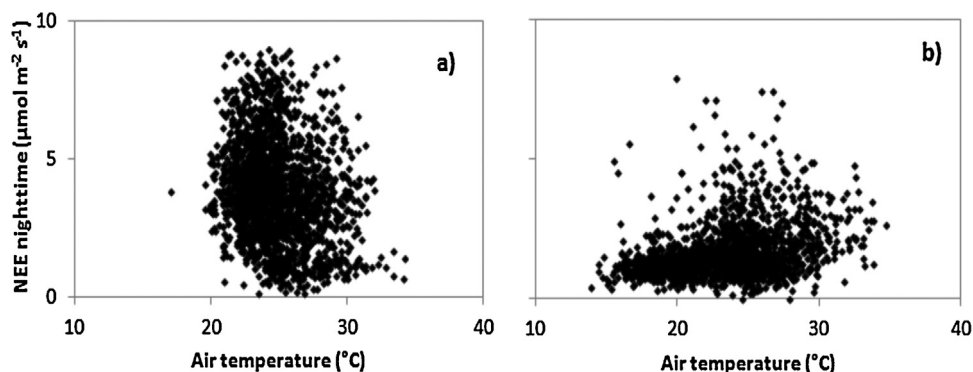


Fig. 7. Relationship between half-hourly nighttime fluxes and temperature: (a) in wet season and (b) in dry season. Data ($u^* > u^*_L = 0.10 \text{ m s}^{-1}$) are of the whole of each season.

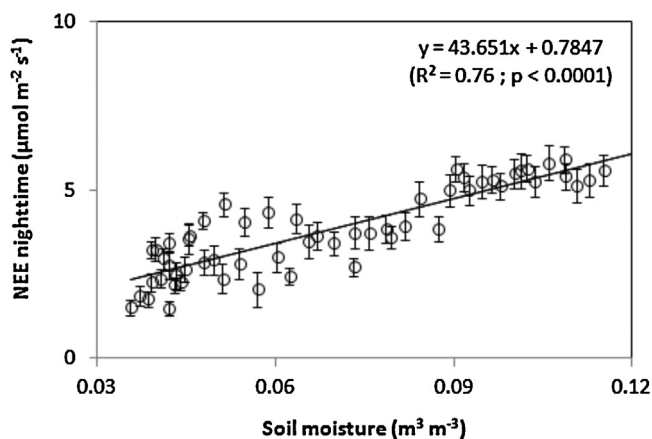


Fig. 8. Relationship between half-hourly nighttime fluxes ($u^* > u^*_L = 0.10 \text{ m s}^{-1}$) and soil moisture during wet season (criterion: soil moisture between 0.03 and $0.12 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$). Each point on the graph is an average of 50 measurements. The error bars represent 95% confidence interval.

saturates at high radiation (Fig. 6). During dry season, the NEE increased slowly with PPFD with no clear saturation detected and during wet season, it followed a typical saturation curve. During wet season, much larger assimilation and respiration rates are observed than dry season. However, during dry season, the assimilation is still significant suggesting the presence of active vegetation at this period. This is indeed confirmed by the observed LAI during this period ($\sim 0.2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, Fig. 4c). Let's also note the symmetry of the diel NEE evolution and the small spread in both NEE to PPFD responses which suggests the limited impact of other possible environmental and weather driving variables (humidity, temperature or vapor pressure deficit for example) at a half hourly scale. In all cases, CO_2 storage remains small (Fig. 5b and d).

At hourly scale, while during dry and wet season, no clear relationship was observed between nighttime CO_2 fluxes and temperature (Fig. 7), highly significant correlation were found with soil moisture during wet season ($R^2 = 0.76$, $p < 0.0001$) (Fig. 8). Moreover, at daily scale, significant correlations were found with soil moisture ($R^2 = 0.28$, $p < 0.0001$) and CO_2 assimilation ($R^2 = 0.26$, $p < 0.0001$) (Fig. 9a and b). The first one suggests a control of heterotrophic respiration by soil moisture (Williams et al., 2009; Mulindabigwi, 2005; Hanan et al., 1998; Lamade et al., 1996), the second a control of autotrophic respiration by assimilation (Friborg et al., 1997). However, as assimilation and soil moisture are themselves correlated ($R^2 = 0.44$, $p < 0.0001$) (Fig. 9c), it is not possible to disentangle these two processes. The parameters a and b of the fit of Eq. (5) on half hourly night fluxes using the whole data set of unstable conditions, were $5.23 \pm 0.10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and 330.2 ± 16.0 , respectively with a regression coefficient of determination (R^2) = 0.50 and RMSE = 1.403.

3.4. CO_2 and carbon flux seasonal courses

In order to better understand the flux seasonal variation and take into account the change of the footprint between dry and wet season, monthly evolutions of the parameters of the NEE-PPFD response are presented in Fig. 10. The quality of the fit of Eqs. (3) and (4) on half hourly data is given in Table 1. It is also attested by the error bars (parameter 95% confidence interval) in Fig. 10. Seasonal oscillation due to the alternation between dry and wet periods, notably variations of climatic and soil conditions, affect these three parameters confirming that not only the assimilation (through α and A_{max}) but also the dark respiration (through TER_d) are reduced during dry period and high in the wet season. Dark respiration (TER_d , Fig. 10a) varies from 1 in the dry to $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

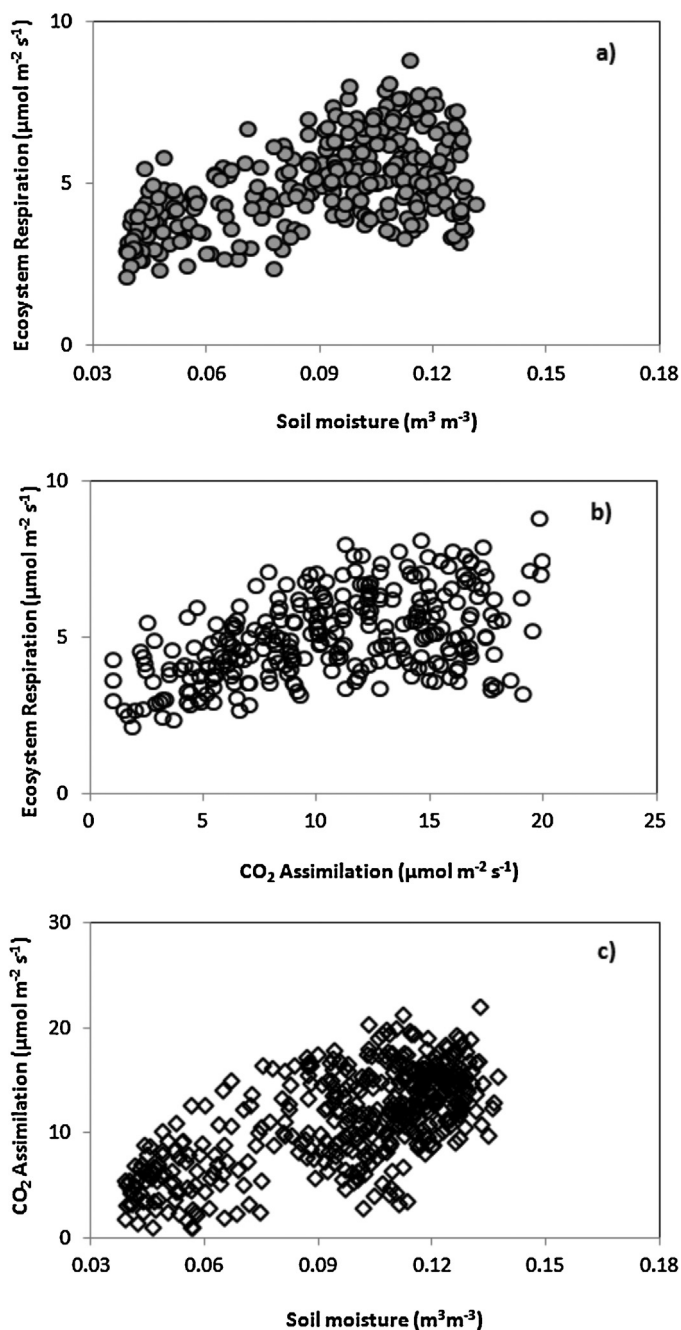


Fig. 9. Correlations at the daily scale between respiration, soil moisture and assimilation: (a) respiration and soil moisture, (b) respiration and assimilation and (c) assimilation and soil moisture. Data concerned only the wet season.

in the wet season, saturation assimilation (A_{max} , Fig. 10c) from 1 to 5 in the dry to $25\text{--}29 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in the wet season, and quantum efficiency (α , Fig. 10b) from 0.005 in the dry to $0.045 \mu\text{mol mol}^{-1}$ in the wet season.

The CO_2 uptake peak values are generally larger than those found at other sites in Sahelian region: millet crops and fallow savanna sites in Niger (Boulain et al., 2009; Hanan et al., 1998; Monteny et al., 1997; Friborg et al., 1997; Moncrieff et al., 1997b; Verhoef et al., 1996); and shrub savanna at the Sudanian region in Burkina Faso (Brümmer et al., 2008).

We show in Fig. 11, monthly evolutions of the net ecosystem exchange (NEE), gross primary production (GPP) and total ecosystem respiration (TER) from 4 August 2007 to 31 December 2009. In

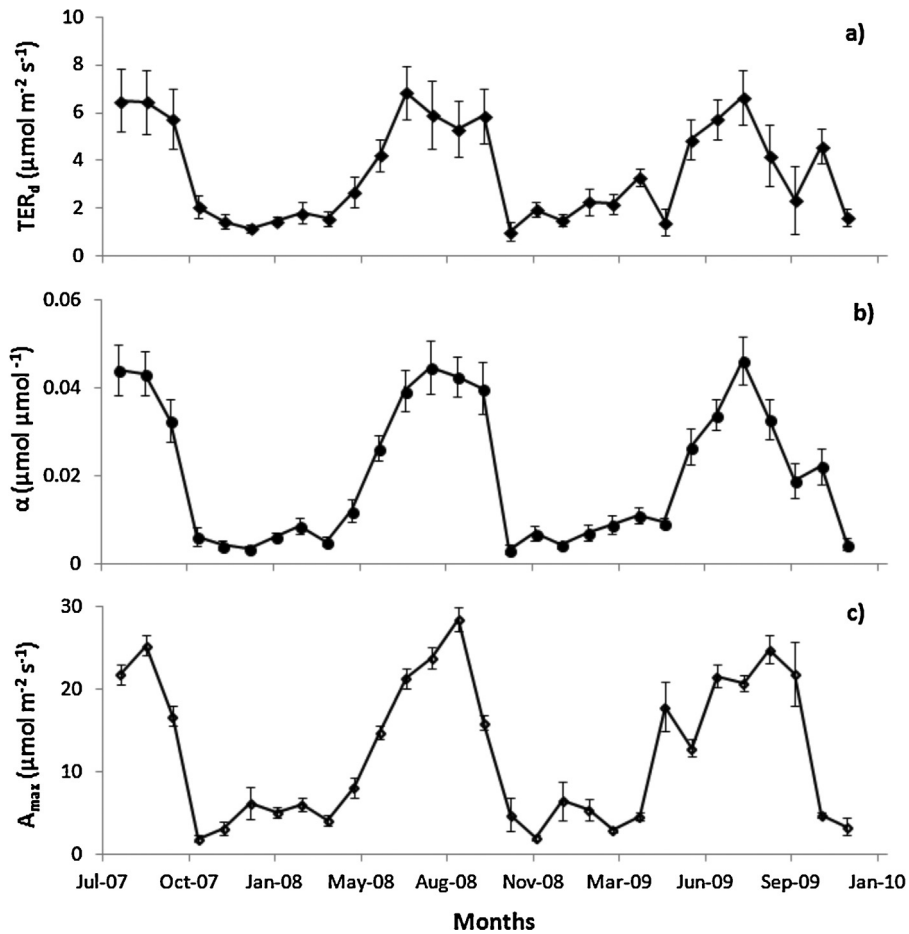


Fig. 10. Seasonal course of three parameters deduced from Eq. (3): (a) dark respiration, TER_d , (b) quantum light efficiency, α and (c) saturation net ecosystem exchange, A_{max} . The error bars represent 95% confidence interval.

Table 1

Statistics of daytime fitting monthly for all period of measurements using Eq. (3).

Month	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
2007												
R^2	NM	NM	NM	NM	NM	NM	NM	0.85	0.81	0.76	0.42	0.58
RMSE	NM	NM	NM	NM	NM	NM	NM	2.65	3.14	3.46	1.04	0.75
2008												
R^2	0.83	0.9	0.64	0.64	0.53	0.79	0.82	0.8	0.85	0.75	0.47	0.53
RMSE	0.55	0.5	1.49	0.88	2.54	2.51	3.01	3.18	3.38	3.94	0.86	0.9
2009												
R^2	0.68	0.58	0.59	0.77	0.64	0.75	0.85	0.83	0.78	0.55	0.71	0.52
RMSE	0.86	1.33	1.05	1.17	2.4	3.02	2.82	2.86	3.29	3.9	1.4	0.96

RMSE: root mean squared error; R^2 : root square (coefficient of determination); NM: not measured.

Table 2

Carbon fluxes (NEE, GPP and TER) during each season in the two years 2008 and 2009.

Seasons	NEE [g C m^{-2}]		GPP [g C m^{-2}]		TER [g C m^{-2}]	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009
Dry ^b	+47.72 ± 26.36	+143.24 ± 14.82	-278.56 ± 9.19	-289.29 ± 4.02	+326.27 ± 24.87	+432.53 ± 19.01
Difference ^a		+95.53		-10.73		+106.26
Wet ^b	-374.49 ± 34.13	-280.64 ± 31.23	-1300.53 ± 59.73	-1317.62 ± 45.74	+926.04 ± 26.62	+1036.99 ± 16.29
Difference ^a		+93.85		-17.10		+110.95
Total	-326.77 ± 43.12	-137.39 ± 34.57	-1579.09 ± 60.43	-1606.91 ± 45.92	+1252.31 ± 36.43	+1469.52 ± 25.03

Bold values show the difference of carbon fluxes values between the years 2009 and 2008 related to each season.

^a 2009 minus 2008.

^b 95% confidence interval.

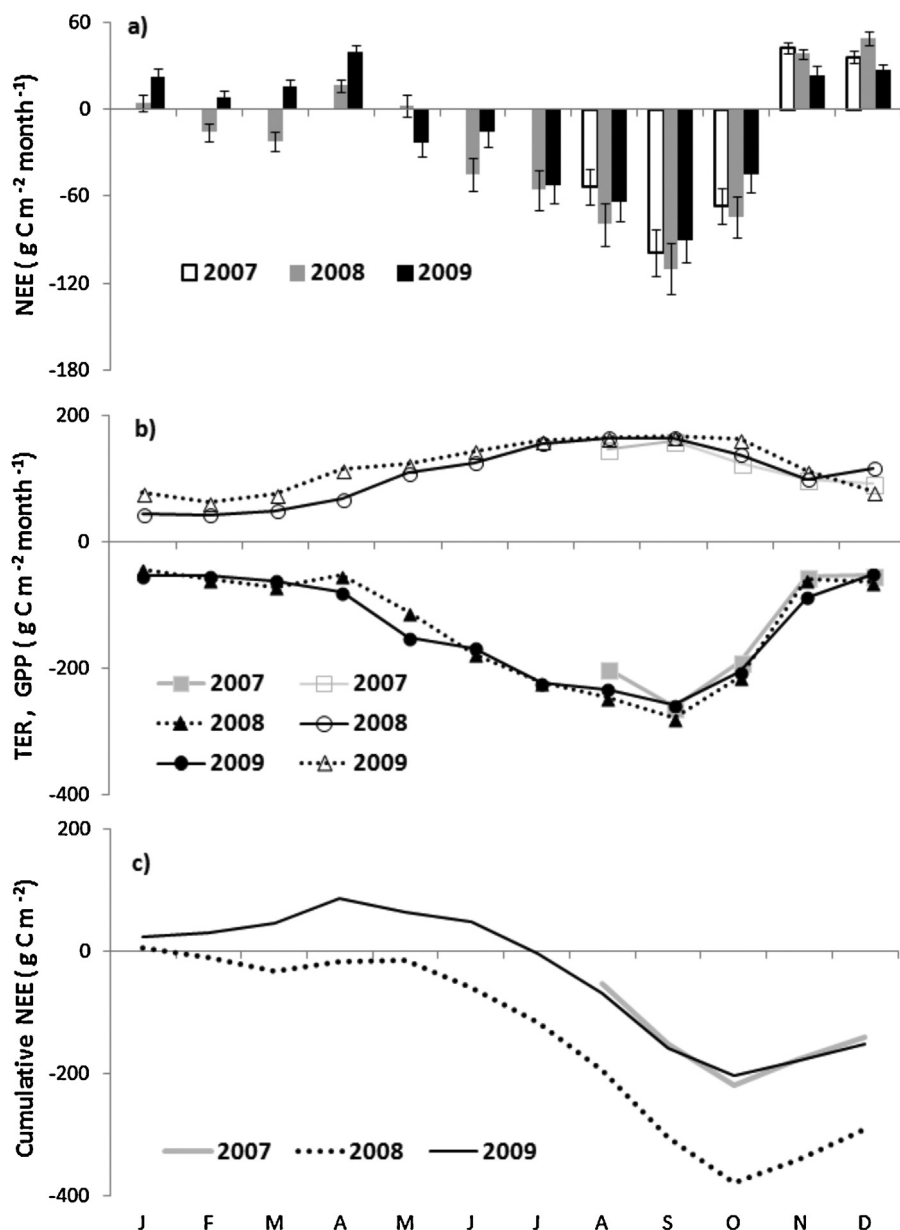


Fig. 11. Evolution of carbon fluxes monthly averages from August 2007 to December 2009: (a) Net Ecosystem Exchange (NEE), (b) total ecosystem respiration (TER) (empty triangle, square, circle) and Gross Primary Productivity (GPP) (full triangle, square, circle), and (c) cumulative NEE. The error bars represent 95% confidence interval.

addition, cumulated values of these variables are given in Table 2 for the two complete years (from 1 November to 31 October) and separately for dry (from 1 November to 31 March) and wet (from 1 April to 31 October) seasons. The site behaves overall as a C source during the dry season, a C sink during the wet season and a C sink in the average. During dry season, both GPP and TER are strongly reduced (respectively by 25 and 50%) compared to their values in wet season, however they both remain significantly different from zero. Important inter-annual differences were also found, annual sequestration being almost three times as large in 2008 than in 2009. This results from differences in TER rather than in GPP due to differences in total rainy days and in length of rains within season. 130 and 116 days with rain were observed in 2009 and 2008, respectively while the rainy season length (between the first and last rain) was 271 and 243 days, respectively. The difference appears in both seasons.

3.5. Water use efficiency: daytime and seasonal courses

The daytime evolution of WUE and saturation deficit in wet season where vegetation was well developed is shown in Fig. 12. During morning, WUE increases, reaches $4.09 \text{ mmol C (mol H}_2\text{O)}^{-1}$ at 9 h 00 a.m., then decreases continually during the day until values around $2.22 \text{ mmol C (mol H}_2\text{O)}^{-1}$ at sunset. Finally, this ecosystem appeared more efficient in morning than during afternoon.

A clear seasonal variability of the WUE was observed (Fig. 13). During the dry season, the monthly WUE mean increased from value of $0.96 \text{ mmol C (mol H}_2\text{O)}^{-1}$ in November, reached $2.5 \text{ mmol C (mol H}_2\text{O)}^{-1}$ then decreased until $0.77 \text{ mmol C (mol H}_2\text{O)}^{-1}$ in April. With the first effective precipitations, generally in April, mean monthly WUE increased gradually, reaching $4.35 \text{ mmol C (mol H}_2\text{O)}^{-1}$ in September before decreasing toward $0.96 \text{ mmol C (mol H}_2\text{O)}^{-1}$ in November. Averages WUE during dry

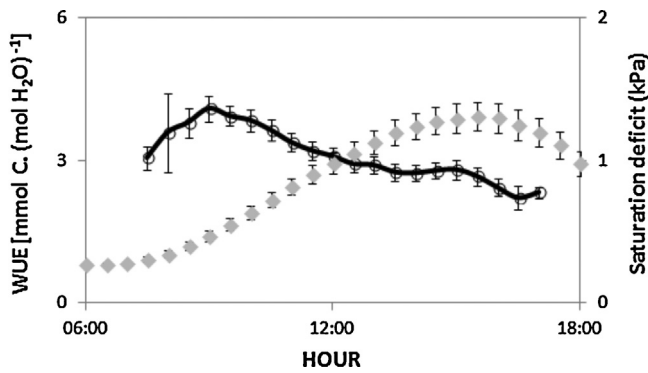


Fig. 12. Daytime evolution of water use efficiency (WUE) (black continuous line) and saturation deficit (gray square) during wet season. Each point on the graph is a half-hourly average. The error bars represent 95% confidence interval.

and wet season are 1.70 and $3.01 \text{ mmol C. (mol H}_2\text{O)}^{-1}$, respectively, indicating an overall high water efficiency in wet season compared to dry period.

4. Discussion

4.1. Carbon fluxes dynamics

The general dynamics is dominated by alternation of the dry and wet seasons. During the dry season, both TER and GPP are limited, although not zero. Non zero GPP results of to the development of some sparse shrubs and trees which keep or renew their leaves during the dry season, to late crops (generally cassava and yam) that are still non-harvested and to a few sustainable herbs as *Andropogon fastigiatus*, *Imperata cylindrica* or *Hyparrhenia involucrate* which settle and develop throughout the year, the LAI values being different from zero.

The first rains induce leaf initiation and a rapid increase of GPP. However, if these rains are not followed by more precipitation, a new drought is observed and the vegetation would decay, leading to a temporary assimilation drop (false start). This was especially observed in May 2009 (Figs. 4 and 10). When soil moisture reaches a sufficient and stable level, from July to October, assimilation carries on and even continues to increase regularly, suggesting continuous growth of vegetation (LAI reached maximum $\sim 2.9 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, Fig. 4d) and thus of ecosystem photosynthetic capacity.

Rapid assimilation decreases were also observed at some periods during the dry season, especially around 22 March 2008 and 14 February 2009 (Fig. 4a). An investigation made to the farmers suggests that these decreases were very probably due to cassava

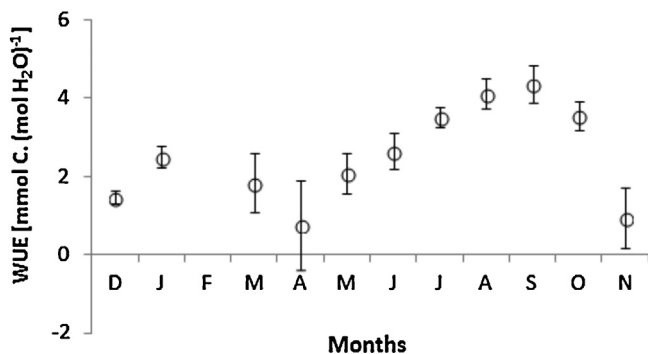


Fig. 13. Seasonal evolution of water use efficiency (WUE) during the year. Data are monthly averaged from 4 August 2007 to 31 December 2009. The lack of data in February is due to selection criterion of NEE and E. The error bars represent 95% confidence interval.

and yam harvest. Unfortunately, exact dates of harvest were not held to confirm this.

TER is also subjected to a strong seasonal variability in relation with precipitation. Soil water content appears clearly as the main variable that explains TER differences between dry and wet season (Fig. 10a). However, within the wet season, further dependencies can be found. Indeed, a highly significant correlation was found between TER and GPP ($R^2 = 0.60$, $p < 0.0001$) at the daily scale. This would suggest that the TER variability during wet season is mainly due to those of autotrophic respiration that is linked with GPP.

At half hourly scale, NEE is mainly controlled by PPFD. This was observed not only during the wet season but also during the drought although fluxes were much lower. This confirms the presence of remaining vegetation during this drought period. A decrease in the CO_2 assimilation and quantum efficiency were observed from wet to dry season when saturation deficit was higher and soil moisture lower (Fig. 10b and c) besides PPFD control, suggesting a partial stomatal closure impact on CO_2 assimilation response to these variables. However, this assimilation decrease is rather limited.

4.2. Annual carbon sequestration

The period on which annual sequestration was computed refers to the season succession: it begins with the dry season and ends with the wet season. Consequently, in what follows, “2008” refers to the period between 1 November 2007 and 31 October 2008 and “2009” to the period between 1 November 2008 and 31 October 2009. On average on two years, the ecosystem behaved as a sink of $232 \pm 27 \text{ gC m}^{-2}$. This is in the range of values found for African terrestrial ecosystems on the basis of the eddy-covariance technique and especially, for sites in the Sudano-Sahelian region: Brümmer et al. (2008) found in average for two years, $453 \pm 140 \text{ gC m}^{-2}$ in a Sudanian shrub savanna in Burkina Faso; Hanan et al. (1998) found only 32 gC m^{-2} in a Sahelian fallow savanna in Niger, relying on 11 weeks of measurements (8 during the main part of the rainy season and 3 at the beginning of the dry season) and on modeling; and for other tropical regions: Archibald et al. (2009) obtained in average for two years, $111 \pm 55 \text{ gC m}^{-2}$ in a semi-arid savanna in South Africa; Veenendaal et al. (2004) found on one year 12 gC m^{-2} in semi-arid savanna in Botswana in South Africa; and Hastings et al. (2005) reported for desert shrub in average for two years, $46 \pm 13 \text{ gC m}^{-2}$ in Mexico in America. Moreover, on the basis of models, Bombelli et al. (2009) suggested that the annual carbon sequestration in the “Northern Savanna Belt” region was around $248 \pm 50 \text{ gC m}^{-2}$.

An important year to year variability was found at our savanna site and we found it related to soil water content but, contrary to preceding observations (Brümmer et al., 2008, in shrub savanna in Burkina Faso), the correlation was negative, i.e., the largest sequestration was observed in the driest year as found by Archibald et al. (2009) in semi-arid savanna in South Africa. Our results (Table 2) show indeed that the main observed difference concerned TER. Analysis of meteorological results showed that the sole significant inter-annual difference in driving variables concerned soil moisture. This suggests that observed inter-annual variability of C sequestration was mainly driven by TER response to soil moisture. In view of the limited vegetation development during dry season and low explanation of the ecosystem respiration variance by assimilation in wet season, it appears highly probable that the heterotrophic respiration is the major component that was concerned here.

4.3. Water use efficiency

During morning hours, WUE increases rapidly and reaches to maximal value at 9 h00 a.m., due as well to the low radiation

and low saturation deficit. From 9 h00 a.m. until afternoon, the WUE decreases continuously, while saturation deficit increases and reaches value of 1.31 kPa at 15 h30 p.m. before decreasing until sunset (Moncrieff et al., 1997b; Verhoef et al., 1996). This suggests a partial stomatal closure impact besides the control by the solar radiation (Yang et al., 2010). Similar daytime WUE behaviors were found for similar ecosystems in Niger in West Africa (Boulain et al., 2009; Moncrieff et al., 1997b; Friberg et al., 1997; Verhoef et al., 1996) and in Botswana and Zambia in South Africa region (Williams and Albertson, 2004). Overall, the daytime WUE values were observed also in the same order.

At seasonal scale, WUE increases progressively with the beginning of rains generally from April until the wet season end, suggesting that the net CO₂ assimilation increases faster than evapotranspiration. This result was due to the vegetation growth during this period, especially some C4 plants characterized by a high water use efficiency (Lara and Andreo, 2011; Katul et al., 2009; Mantlana et al., 2008; Grace et al., 2006; Hanan and Prince, 1997), which cover usually a large area (~90%) at site. Furthermore, the steep decline in WUE from October to November was due to not only crops harvest, but also to senescence and desiccation. During dry season, WUE varied similarly to CO₂ assimilation as the evapotranspiration is relatively constant (not shown) induced by sparse shrubs and trees (<40 plants/ha) keeping their leaves or renewing them (Guyot et al., 2012; Seghieri et al., 2009; Blanchard et al., 2007) and soil surface dryness, the relative low ground-water table depth not exceeding 6–10 m at the site in drought period (Ségui et al., 2011). Overall, during dry season, the WUE average was lower than during wet period.

5. Conclusion

Eddy-covariance CO₂ fluxes were measured between August 2007 and December 2009 in the Northern part of Benin at Nalohou over a cultivated savanna in the Sudano-Sahelian region. This study is, to our knowledge, the second long-term EC data set after those of Brümmer et al. (2008) for a Sub-Saharan savanna in West Africa.

The flux responses to environmental and climatic factors were studied. At daily scale, daytime fluxes were mainly controlled by radiation and nighttime fluxes by soil moisture, both fluxes appearing quite insensitive to temperature. A limited impact of saturation deficit on daytime fluxes was observed. At seasonal scale, soil water content appeared as the main controlling factor. Its dynamics, controlled by the rainfall regime, not only drives the vegetation development and CO₂ assimilation at the season beginning but also affects soil respiration, which was identified as the main responsible of the inter-annual TER variability.

On average, the Nalohou site acted as a C sink of $232 \pm 27 \text{ gC m}^{-2}$ but the inter-annual carbon sequestration variability was large (190 gC m^{-2} between the two years). In this case, the main variability factor was found to be the soil moisture in dry season, higher soil moisture during the second season inducing higher soil respiration which had the largest impact on the global budget. More years of measurements would be necessary in order to confirm if this effect is the main source of carbon sequestration variability or if it was specific to the period which is investigated.

Water use efficiency was also characterized by a strong seasonal variability. The ecosystem was found more efficient during wet than dry season, probably due to the denser vegetation. An impact of the saturation deficit on the water use efficiency was observed probably caused by its effects on the assimilation and transpiration through the partial stomatal closure.

Acknowledgements

This work was supported by the “Agence Belge de Développement” (CTB) and “Association pour l’Agriculture et le Développement Durable” (A2D).

The first author is grateful to staff at the Unit of Biosystem Physics of University of Liege, Gembloux Agro Bio Tech, notably Pauline Buysse, Ph D for their significant help during the steps of this work, staff of AMMA-Benin project for supplying the micrometeorological and eddy-covariance data set, and Belarmain FANDOHAN, PhD for his help during the species inventory. The authors wish to thank the reviewers for their comments and encouragements.

References

- Abbad, H., El-Jaafari, S.A., Bort, J., Araus, J.L., 2004. Comparative relationship of the flag leaf and the ear photosynthesis with the biomass and grain yield of durum wheat under a range of water conditions and different genotypes. *Agronomie* 24, 19–28.
- Anthoni, P.M., Freibauer, A., Kolle, O., Schulze, E.-D., 2004a. Winter wheat carbon exchange in Thuringia, Germany. *Agric. For. Meteorol.* 121, 55–67.
- Anthoni, P.M., Knohl, A., Rebmann, C., Freibauer, A., Mund, M., Ziegler, W., Kolle, O., Schulze, E.-D., 2004. Forest and agricultural land-use-dependent CO₂ exchange in Thuringia, Germany. *Glob. Change Biol.* 10, 2005–2019. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00863.x>.
- Araus, J.L., Broron, H.R., Febrero, A., Bort, J., Serret, M.D., 1993. Ear photosynthesis, carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory CO₂ to differences in grain mass in durum wheat. *Plant Cell Environ.* 16, 383–392.
- Archibald, S., Kirton, A., Van der Merwe, M.R., Scholes, R.J., Williams, C., Hanan, N., 2009. Drivers of inter-annual variability in net ecosystem exchange in a semi-arid savanna ecosystem, South Africa. *Biogeosciences* 6, 251–266.
- Aubinet, M., Chermanne, B., Vandenhaute, M., Longdoz, B., Yernaux, M., Laitat, E., 2001. Long term carbon dioxide exchange above a mixed forest in the Belgian Ardennes. *Agric. For. Meteorol.* 108, 293–315.
- Aubinet, M., Heinesch, B., Longdoz, B., 2002. Estimation of the carbon sequestration by a heterogeneous forest: night flux corrections, heterogeneity of the site and inter-annual variability. *Glob. Change Biol.* 8, 1053–1071.
- Aubinet, M., Vesala, T., Papale, D., 2012. Eddy-Covariance: A Practical Guide to Measurement and Data Analysis. Springer Atmospheric Sciences, pp. 460. <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-2351-1>.
- Baldocchi, D.D., Black, T.A., Curtis, P.S., Falge, E., Fuentes, J.D., Granier, A., Gu, L., Knohl, A., Pilegaard, K., Schmid, H.P., Valentini, R., Wilson, K., Wofsy, S., Xu, L., Yamamoto, S., 2005. Predicting the onset of net carbon uptake by deciduous forests with soil temperature and climate data: a synthesis of FLUXNET data. *Int. J. Biometeorol.* 49, 377–387. <http://dx.doi.org/10.1007/s00484-005-0256-4>.
- Baldocchi, D.D., Verma, S.B., Rosenberg, N.J., 1985. Water use efficiency in a soybean field: influence of plant water stress. *Agric. For. Meteorol.* 34, 53–65.
- Bégué, A., Desprat, J.F., Imbernon, J., Baret, F., 1991. Radiation use efficiency of pearl millet in the Sahelian zone. *Agric. For. Meteorol.* 56, 93–110.
- Blanchard, M., Peugeot, C., Seghieri, J., 2007. Structure et dynamique saisonnière de végétation sur quatre types de couvert végétal représentatifs de la diversité du bassin versant de la Donga, AMMA Activity Report on Vegetation, Cotonou, Benin (40 p+appendices).
- Bombelli, A., Henry, M., Castaldi, S., Adu-Bredu, S., Arneith, A., de Grandcourt, A., Grieco, E., Kutsch, W.L., Lehsten, V., Rasile, A., Reichstein, M., Tansey, K., Wber, U., Valentini, R., 2009. An outlook on the sub-Saharan Africa carbon balance. *Biogeosciences* 6, 2193–2205. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-6-2193-2009>.
- Boulain, N., Capelaraere, B., Ramier, D., Issoufou, H.B.A., Halilou, O., Seghieri, J., Guillemain, F., Oï, M., Gignoux, J., Timouk, F., 2009. Towards an understanding of coupled physical and biological processes in the cultivated Sahel – 2. Vegetation and carbon dynamics. *J. Hydrol.* 375, 190–203.
- Brümmer, C., Falk, U., Papen, H., Szarzynski, J., Wassmann, R., Bruggemann, N., 2008. Diurnal, seasonal and inter-annual variation in carbon dioxide and energy exchange in shrub savanna in Burkina Faso, West Africa. *J. Geophys. Res.* 113, G02030. <http://dx.doi.org/10.1029/2007JG000583>.
- Brutsaert, W., 1982. *Evaporation into the Atmosphere: Theory, History and Applications*. Springer, pp. 316.
- Chevallier, F., Fortems, A., Bousquet, P., Pison, I., Szopa, S., Devaux, M., Hauglustaine, D.A., 2009. African CO emissions between years 2000 and 2006 as estimated from MOPITT observations. *Biogeosciences* 6, 103–111.
- Ciais, P., Bombelli, A., Williams, M., Piao, S.L., Chaves, J., Ryan, C.M., Henry, M., Brender, P., Valentini, R., 2011. The carbon balance of Africa: synthesis of recent research studies. *Phil. Trans. R. Soc. A* 369, 2038–2057. <http://dx.doi.org/10.1098/rsta.2010.0328>.
- Ciais, P., Piao, S.L., Cadule, P., Friedlingstein, P., Chedin, A., 2009. Variability and recent trends in the African carbon balance. *Biogeosciences* 5, 3497–3532.
- Detto, M., Montaldo, N., Albertson, J.D., Mancini, M., Katul, G., 2006. Soil moisture and vegetation controls on evapotranspiration in a heterogeneous Mediterranean ecosystem on Sardinia, Italy. *Water Resour. Res.* 42, W08419.

- Falge, E., Baldocchi, D.D., Olson, R., Anthoni, P., Aubinet, M., Bernhofer, C., Burba, G., Ceulemans, R., Clement, R., Dolman, H., Granier, A., Gross, P., Grunwald, T., Hollinger, D., Jensen, N.O., Katul, G., Keronen, P., Kowalski, A., Ta Lai, C., Beverley, E.L., Meyers, T., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J.W., Pilegaard, K., Rannik, U., Rebmann, C., Suyker, A., Tenhunen, J., Tu, K., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K., Wofsy, S., 2001. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agric. For. Meteorol.* 107, 43–69.
- Foken, T., Wichura, B., 1996. Tools for quality assessment of surface based flux measurements. *Agric. For. Meteorol.* 78, 83–105.
- Friborg, T., Boegh, E., Soegaard, H., 1997. Carbon dioxide flux, transpiration and light response of millet in the Sahel. *J. Hydrol.* 189, 633–650.
- Frouin, R., Pinker, R.T., 1995. Estimating photosynthetically active radiation (PAR) of the earth's surface from satellite observations. *Remote Sens. Environ.* 51, 98–107.
- Goulden, M.L., Munger, J.W., Fan, S.-M., Daube, B.C., Wofsy, S.C., 1996. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy-covariance: methods and a critical evaluation of accuracy. *Glob. Change Biol.* 2, 169–182.
- Grace, J., Lloyd, J., Miranda, A.C., Miranda, H.S., Gash, J.H.C., 1998. Fluxes of carbon dioxide and water vapour over a C4 pasture in South-Western Amazonia (Brazil). *Aust. J. Plant Physiol.* 25, 519–530.
- Grace, J., San José, J., Meir, P., Miranda, H.S., Montes, R.A., 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *J. Biogeogr.* 33, 387–400.
- Guyot, A., Cohard, J.M., Anquetin, S., Galle, S., 2012. Long-term observations of turbulent fluxes over heterogeneous vegetation using scintillometry and additional observations: a contribution to AMMA under Sudano-Sahelian climate. *Agric. For. Meteorol.* 154–155, 84–98.
- Guyot, A., Cohard, J.M., Anquetin, S., Galle, S., Lloyd, C.R., 2009. Combined analysis of energy and water balances to estimate latent heat flux of Sudanian small catchment. *J. Hydrol.* 375 (1–2), 227–240.
- Hanan, N.P., Kabat, P., Dolman, A.J., Elbers, J.A., 1998. Photosynthesis and carbon balance of a Sahelian fallow savanna. *Glob. Change Biol.* 4, 523–538.
- Hanan, N.P., Prince, S.d., 1997. Stomatal conductance of West-Central Supersite vegetation in HAPEX-Sahel: measurements and empirical models. *J. Hydrol.* 188–189, 536–568.
- Hastings, S.J., Oechel, W.C., Muhlia-Melo, A., 2005. Diurnal, seasonal and annual variation in the net ecosystem CO₂ exchange of a desert shrub community (Sarcocaulis) in Baja California, Mexico. *Glob. Change Biol.* 11, 927–939.
- Hsieh, C.-I., Katul, G., Chi, T., 2000. An approximate analytical model for footprint estimation of scalar fluxes in thermally stratified atmospheric flows. *Adv. Water Res.* 23, 765–772.
- Houghton, R.A., Hackler, J.L., 2006. Emissions of carbon from land use change in sub-Saharan Africa. *J. Geophys. Res.* 111, G02003, <http://dx.doi.org/10.1029/2005JG000076>.
- IPCC, Climate change, 2007. *Synthesis Report, Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Core writing.*
- Katul, G.G., Palmroth, S., Oren, R., 2009. Leaf stomatal responses to vapour pressure deficit under current and CO₂-enriched atmosphere explained by the economics of gas exchange. *Plant Cell Environ.* 32, 968–979.
- Keenan, T.F., Hollinger, D.Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J.W., Schmid, H.P., Richardson, A.D., 2013. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature* 12291, 1–5.
- Kutsch, W.L., Hanan, N., Scholes, B., McHugh, I., Kubheka, W., Eckhardt, H., Williams, C., 2008. Response of carbon fluxes to water relations in a savanna ecosystem in South Africa. *Biogeosciences* 5, 1797–1808.
- Lamade, E., Djegui, N., Leterme, P., 1996. Estimation of carbon allocation to the roots from soil respiration measurements of oil palm. *Plant Soil* 181, 329–339.
- Lara, M.V., Andreo, C.S., 2011. C4 plants adaptation to high levels of CO₂ and to drought environments. In: Arun Kumar, S., Venkateswarlu, B. (Eds.), *Abiotic Stress in Plants – Mechanisms and Adaptations*, pp. 415–428.
- Lawin, E.A., (Ph D) 2007. Analyse climatologique et statistique du régime pluviométrique de la Haute Vallée de l'Ouémé à partir des données pluviographiques AMMA-CATCH Benin. Institut National Polytechnique de Grenoble, France.
- Le Lay, M., Galle, S., 2005. How changing rainfall regimes may affect the water balance: a modelling approach in West Africa. *Int. Assoc. Hydrol. Sci. Publ.* 296, 203–210.
- Lebel, T., Cappelaere, B., Galle, S., Hanan, N., Kergoat, L., Levis, S., Vieux, B., Descroix, L., Gosset, M., Mougouin, E., Peugeot, C., Seguis, L., 2009. AMMA-CATCH studies in the Sahelian region of West-Africa: an overview. *J. Hydrol.* 375, 3–13.
- Lloyd, J., Taylor, J.A., 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.* 8 (3), 315–323.
- Liu, H.S., Li, L.H., Han, X.G., Huang, J.H., Sun, J.X., Wang, H.Y., 2006. Respiratory substrate availability plays a crucial role in the response of soil respiration to environmental factors. *Appl. Soil Ecol.* 32, 284–292.
- Mamadou, O., Cohard, J.M., Galle, S., Awanou, C.N., Diedhiou, A., Kounouhewa, B., Peugeot, C., 2014. Energy fluxes and surface characteristics over a cultivated area in Benin: daily and seasonal dynamics. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 18, 893–914.
- Mantlana, K.B., Arneth, A., Veenendaal, E.M., Wohland, P., Wolsk, P., Kolle, O., Wagner, M., Lloyd, J., 2008. Photosynthetic properties of C4 plants growing in an African savanna/wetland mosaic. *J. Exp. Bot.* 59 (14), 3941–3952, <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/ern237>.
- Medlyn, B., De Kauwe, M., 2013. Carbon dioxide and water use in forests research news and views. *Nature* 12411, 1–2.
- Menaut, J.C., Barbault, R., Lavelle, P., Lepage, M., 1985. African savannas: biological systems of humification and mineralization. In: Tothill, J.C., Mott, J.J. (Eds.), *Ecology and Management of the World's Savannas*. Australian Academic Science, Canberra, Australia, pp. 14–33.
- Merbold, L., Ardö, J., Arneth, A., et al., 2009. Precipitation as driver of carbon fluxes in 11 African ecosystems. *Biogeosciences* 6, 1027–1041.
- Moncrieff, J., Monteny, B., Verhoef, A., Friborg, T., Elbers, J., et al., 1997b. Spatial and temporal variations in net carbon flux during HAPEX-Sahel. *J. Hydrol.* 189, 563–588.
- Monteny, B., Lhomme, J., Chehbouni, A., Trouffleau, D., Amadou, M., Socot, M., Verhoef, A., Galle, S., Said, F., Lloyd, C.R., 1997. The role of the Sahelian biosphere on the water and the CO₂ cycle during the Hapex-Sahel experiment. *J. Hydrol.* 188–189, 516–535.
- Moureaux, C., Debacq, A., Bodson, B., Heinesch, B., Aubinet, M., 2006. Annual net ecosystem carbon exchange by a sugar beet crop. *Agric. For. Meteorol.* 139, 25–39.
- Mulindabigwi, V., (Thèse de doctorat) 2005. Influence des systèmes agraires sur l'utilisation des terroirs, la séquestration du carbone et la sécurité alimentaire dans le bassin versant de l'Ouémé supérieur au Bénin. Université de Bonn, pp. 253.
- Redelsperger, J.L., Thorncroft, C., Diedhiou, A., Lebel, T., Parker, D.J., Polcher, J., 2006. African Monsoon Multidisciplinary Analysis (AMMA): an international research project and field campaign. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 87 (12), 1739–1746.
- Richardson, A.D., Hollinger, D.Y., 2007. A method to estimate the additional uncertainty in gap-filled NEE resulting long gaps in the CO₂ flux record. *Agric. For. Meteorol.* 147, 199–208.
- Richardson, A.D., Hollinger, D.Y., Burba, G.G., Davis, K.J., Flanagan, L.B., Katul, G.G., Munger, J.W., Ricciuto, D.M., Stoy, P.C., Suyker, A.E., Verma, S.B., Wofsy, S.C., 2006. A multi-site analysis of random error in tower-based measurements of carbon and energy fluxes. *Agric. For. Meteorol.* 136, 1–18.
- Rosenberg, N.J., Blad, B.L., Verma, S.B., 1983. *Microclimate*. In: *The Biological Environment*. Wiley, New York, pp. 495.
- Scholes, A.L., Kicklighter, D.W., Kaduk, J.G., Wittenberg, U., et al., 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): comparison of NPP to climate and the Normalized Difference Index Vegetation (NDVI). *Glob. Change Biol.* 5 (Suppl. 1), 25–34.
- Seghier, J., Vescovo, A., Padel, K., Soubie, R., Arjounin, M., Boulain, N., de Rosnay, P., Galle, S., Gosset, M., Moutar, A.H., Peugeot, C., Timouk, F., 2009. Relationships between climate, soil moisture and phenology of the woody cover in two sites located along the West African latitudinal gradient. *J. Hydrol.* 375, 78–89.
- Séguis, L., Kamagaté, B., Favreau, G., Desclotres, M., Seidel, J.-L., Galle, S., Peugeot, C., Gosset, M., Le Barbé, L., Malinur, F., Van Exter, S., Arjounin, M., Boubkraoui, S., Wubda, M., 2011. Origins of streamflow in a crystalline basement catchment in a sub-humid Sudanian zone: the donga basin (Benin, West Africa) inter-annual variability of water budget. *J. Hydrol.* 402, 1–13.
- Valentini, R., Matteucci, G., Moors, E.J., Granier, A., et al., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404, 861–865.
- Veenendaal, E.M., Kolle, O., Lloyd, J., 2004. Seasonal variation in energy fluxes and carbon dioxide exchange for a broad-leaved semi-arid savanna (Mopane woodland) in southern Africa. *Glob. Change Biol.* 10, 318–328.
- Verhoef, A., Allen, S.J., De Bruin, H.A.R., Jacobs, C.M.J., Heusinkveld, B.G., 1996. Fluxes of carbon dioxide and water vapour from a Sahelian Savanna. *Agric. For. Meteorol.* 80, 231–248, [http://dx.doi.org/10.1016/0168-1923\(95\)02294-5](http://dx.doi.org/10.1016/0168-1923(95)02294-5).
- Weber, U., Jung, M., Reichstein, M., Beer, C., Braakhekke, M.C., Lehsten, V., Ghent, D., Kaduk, J., Viovy, N., Ciais, P., Gobron, N., Rödenbeck, C., 2009. The inter-annual variability of Africa's ecosystem productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences* 6, 285–295.
- Weiss, M., Baret, F., Smith, G.J., Jonckheere, I., Coppin, P., 2004. Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination. Part II. Estimation of LAI, errors and sampling. *Agric. For. Meteorol.* 121, 37–53.
- Williams, C.A., Hanan, N.P., Neff, J.C., Scholes, R.J., Berry, J.A., Denning, A.S., Baker, D.F., 2007. Africa and the global carbon cycle. *Carbon Balance Manage.* 2 (3), <http://dx.doi.org/10.1186/1750-0680-2-3>.
- Williams, C.A., Albertson, J.D., 2004. Soil moisture controls on canopy-scale water and carbon fluxes in an African savanna. *Water Resour. Res.* 40, 1–14.
- Williams, C.A., Hanan, N., Scholes, R.J., Kutsch, W., 2009. Complexity in water and carbon dioxide fluxes following rain pulses in an African savanna. *Physiol. Ecol. Oecol.* 161, 469–480, <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-009-1405-y>.
- Williams, C.A., Hanan, N.P., Baker, I., Collatz, J., Berry, J., Denning, A.S., 2008. Inter-annual variability of photosynthesis across Africa and its attribution. *J. Geophys. Res.* 113, G04015, <http://dx.doi.org/10.1029/2008JG000718>.
- Yang, B., Pallardy, S.G., Meyers, T.P., Gu, L.-H., Hanson, P.J., Wullschlegel, S.D., Heuer, M., Hosman, K.P., Riggs, J.S., Sluss, D.W., 2010. Environmental controls on water use efficiency during severe drought in an Ozark Forest in Missouri, USA. *Glob. Change Biol.* 16, 2252–2271, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02138.x>.
- Yousouf, I., Lawani, M., 2000. Les sols béninois: classification dans la Base de référence mondiale. In: Rapport de la Quatorzième réunion du Sous-Comité ouest et centre africain de corrélation des sols. Centre National d'Agropédologie, pp. 224 (29–50).

Chapitre 5 (Article 3)

Chapitre 5: Les flux de dioxyde de carbone d'une forêt dégradée en Afrique de l'Ouest et réponses aux principaux facteurs environnementaux

Résumé

En Afrique de l'Ouest, les écosystèmes naturels comme les forêts claires constituent la principale source d'énergie, de bois d'œuvre et de fourrage pour le bétail. Ces forêts claires se comportent probablement comme de puits nets de carbone, mais très peu d'études ont porté sur les échanges de carbone de celle-ci avec l'atmosphère. Cette étude a analysé les flux de CO₂ mesurés pendant 17 mois à l'aide d'un système d'eddy-covariance placé au dessus d'une forêt claire cultivée au nord du Bénin. De façon spécifique, l'évolution temporelle des flux de CO₂ et leurs relations avec les principaux facteurs environnementaux ont été étudiées suivant les saisons.

Cette étude a montré une réponse claire de l'absorption du CO₂ à la densité de flux de photons photosynthétiques, mais elle est différente selon les saisons. Les variations journalière et saisonnière des flux de CO₂ étaient contrastées en relation avec l'alternance entre les saisons sèche et humide. Après une longue période sèche, la respiration de l'écosystème augmente immédiatement en réaction aux premières pluies significatives. Aucune dépendance claire de la respiration de l'écosystème à la température n'a pas été observée. L'échange net de CO₂ de l'écosystème (NEE) est négatif pendant la saison humide mais positif durant la saison sèche, avec un cumul annuel de $+29 \pm 16 \text{ g C m}^{-2}$. Les forêts claires ouest-africaines cultivées sont probablement neutres en considérant leurs échanges annuels de carbone avec l'atmosphère. Mais, la durée de la période d'observation était trop courte pour justifier l'hypothèse de la neutralité des forêts claires cultivée ouest-africaines.

L'écosystème était plus efficient dans la matinée et la saison humide que dans l'après-midi et la saison sèche. En outre, la NEE dépend des conditions environnementales du site. D'autres recherches sont donc nécessaires avant de pouvoir définir une politique de gestion des forêts claires qui contribueraient à maintenir ceux-ci comme de puits nets de carbone.

RESEARCH

Open Access



Carbon dioxide fluxes from a degraded woodland in West Africa and their responses to main environmental factors

Expedit Evariste Ago^{1,2*}, Dominique Serça³, Euloge Kossi Agbossou², Sylvie Galle^{4,5,6} and Marc Aubinet¹

Abstract

Background: In West Africa, natural ecosystems such as woodlands are the main source for energy, building poles and livestock fodder. They probably behave like net carbon sinks, but there are only few studies focusing on their carbon exchange with the atmosphere. Here, we have analyzed CO₂ fluxes measured for 17 months by an eddy-covariance system over a degraded woodland in northern Benin. Specially, temporal evolution of the fluxes and their relationships with the main environmental factors were investigated between the seasons.

Results: This study shows a clear response of CO₂ absorption to photosynthetic photon flux density (Q_p), but it varies according to the seasons. After a significant and long dry period, the ecosystem respiration (R) has increased immediately to the first significant rains. No clear dependency of ecosystem respiration on temperature has been observed. The degraded woodlands are probably the “carbon neutral” at the annual scale. The net ecosystem exchange (NEE) was negative during wet season and positive during dry season, and its annual accumulation was equal to $+29 \pm 16 \text{ g C m}^{-2}$. The ecosystem appears to be more efficient in the morning and during the wet season than in the afternoon and during the dry season.

Conclusions: This study shows diurnal and seasonal contrasted variations in the CO₂ fluxes in relation to the alternation between dry and wet seasons. The Nangatchori site is close to the equilibrium state according to its carbon exchanges with the atmosphere. The length of the observation period was too short to justify the hypothesis about the “carbon neutrality” of the degraded woodlands at the annual scale in West Africa. Besides, the annual net ecosystem exchange depends on the intensity of disturbances due to the site management system. Further research works are needed to define a woodland management policy that might keep these ecosystems as carbon sinks.

Keywords: Eddy-covariance, Woodland, Sudanian climate, Net ecosystem exchange, Annual NEE, Benin, West Africa

Résumé

Problématique: En Afrique de l’Ouest, les écosystèmes naturels comme les forêts claires constituent la principale source d’énergie, de bois d’œuvre et de fourrage pour le bétail. Ces forêts claires se comportent probablement comme de puits nets de carbone, mais très peu d’études ont porté sur les échanges de carbone de celles-ci avec l’atmosphère. Cette étude a analysé les flux de CO₂ mesurés pendant 17 mois à l’aide d’un système d’eddy-covariance placé au dessus d’une forêt claire dégradée au nord du Bénin. De façon spécifique, l’évolution temporelle des flux de CO₂ et leurs relations avec les principaux facteurs environnementaux ont été étudiées suivant les saisons.

*Correspondence: EEAGO@DOCT.ULG.AC.BE

² Laboratoire d’Hydraulique et de Maîtrise de l’Eau, Faculté des Sciences Agronomiques (FSA), Université d’Abomey-Calavi (UAC), BP 2819, Cotonou, Benin

Full list of author information is available at the end of the article

Résultats: Cette étude montre une réponse claire de l'absorption de CO_2 à la densité de flux de photons photosynthétiques, mais elle est différente selon les saisons. Après une longue et significative période sèche, la respiration de l'écosystème (R) augmente immédiatement en réaction aux premières pluies significatives. Aucune dépendance claire de la respiration de l'écosystème à la température n'a été observée. Les forêts claires dégradées ouest-africaines sont probablement neutres en considérant leurs échanges de carbone à l'échelle annuelle avec l'atmosphère. L'échange net de l'écosystème (NEE) est négatif pendant la saison humide et positif durant la saison sèche, et son cumul annuel est égal $+ 29 \pm 16 \text{ g C m}^{-2}$. L'écosystème apparaît être plus efficace dans la matinée et en saison humide que pendant l'après-midi et en saison sèche.

Conclusion: Cette étude a montré des variations journalières et saisonnières contrastées des flux de CO_2 en relation avec l'alternance entre les saisons sèche et humide. Le site investigué est à l'état d'équilibre en considérant ses échanges de carbone avec l'atmosphère. La durée de la période d'observation était trop courte pour justifier l'hypothèse de la neutralité des forêts claires dégradées ouest-africaines par rapport aux échanges de carbone avec l'atmosphère à l'échelle annuelle. En outre, l'échange net de l'écosystème dépend de l'intensité des perturbations dues au système de gestion du site. D'autres recherches sont nécessaires pour définir une politique de gestion des forêts claires qui contribueraient à maintenir ceux-ci comme de puits nets de carbone.

Mots clés: Eddy-covariance, Forêt claire, Climat soudanien, Echange net de l'écosystème, NEE annuel, Bénin, Afrique de l'Ouest

Background

Forests occupy approximately 42 million km^2 , representing approximately 30 % of the total land surface in the tropical, boreal and temperate lands [1–3]. Worldwide, it is recognized that these ecosystems influence strongly the global carbon cycle through their exchanges with the atmosphere of the carbon dioxide, energy, water and other gases or chemical elements [2, 4]. However, the complexity and large temporal or spatial variability of the interactions between the atmosphere and forests can significantly reduce or amplify impacts of the main anthropogenic factors on the climate change. Forests provide many services such as the hydrologic cycle regulation, biodiversity protection, food provision and other products [1, 5–7]. Also, forests are recognized to sequester overall large quantities of carbon, approximately 45 % of the total terrestrial carbon stock [8]. Therefore, a better understanding of the carbon exchanges dynamics within forests and a determination of their contribution to the global carbon cycle appear important for the studies focusing on interactions between these vegetation types and the atmosphere. Forest responses to the main meteorological factors whose changes can favor or limit the vegetation development increase the importance of the scientific community [9–11]. Nemani et al. [12] underline that the vegetation growth is strongly limited by water availability over 40 % of the vegetated surface of the Earth while the temperature and radiation would respectively limit this growth only to 33 and 27 %. It appears relevant to improve the overall climate impacts on the plant growth in order to better forecast the future vegetation patterns, especially in the climate change context. The dynamics of carbon fluxes within the terrestrial

ecosystems and with the atmosphere could help to define the strategies to better mitigate the impacts of the variability and change of climate [1, 4, 13].

Tropical forests cover 7–10 % of the global land area which store approximately 40–50 % of the total terrestrial vegetation carbon [1, 14], mainly through the balance between respiration and photosynthesis processes. Moreover, the vegetation growth seems to be strongly limited by the drought conditions occurring overall in tropical regions during the dry seasons [15, 16]. In recent years, the tropical forests seem to maintain at a high level their evapotranspiration rate and carbon storage in relation not only to the increase in the air temperature and atmospheric CO_2 concentration, but also to the annual rainfall improvements at the tropical regions [9, 17–19]. They act mostly as net carbon sinks [1, 7, 19, 20]. However, the future of these ecosystems seems to be uncertain not only because of the climate change, but also because of the anthropogenic pressures in relation with the high population growth rates [1, 4, 5, 21].

Over the last decades, although they have been subject to intensive human pressures, African forests have responded to the satisfaction of the needs of the populations or several environmental challenges [1, 5, 6, 13]. In West Africa, the woodlands and forests remain very important because they are the main source for energy, building poles and livestock fodder for both the rural and urban populations. In recent years, only few studies have focused on the water and carbon exchanges between the atmosphere and woodlands or forests have been reported in West Africa, especially in Benin [22, 23], Mali [24] and Niger [25, 26]. In Benin, the woodlands are mostly located in the northern part of the country where the

Nangatchori site is located and occupy almost two-thirds of the total dense forest area with a woody cover between 40 and 75 % [27]. Increasingly, these ecosystem types are deforested, disturbed and converted into agricultural areas [23, 28, 29].

In this study, we have analyzed water and CO₂ fluxes measurements made for 17 months, from November 1, 2005 to March 31, 2007 in the framework of the international AMMA program (<http://www.amma.org>) over a degraded woodland.

The main objective of this paper is to analyze the dynamics of carbon exchanges over a degraded woodland site. Notably, we have considered the following questions: (1) How did the net exchange ecosystem (NEE) and its two major components, ecosystem respiration (R) and gross primary production (G_p) respond to changes in the environmental conditions at the site? (2) What were the driving variables of these fluxes at the daily and seasonal scales and (3) Finally, was the degraded woodland a carbon sink or source at the annual scale during the eddy-covariance measurements period?

Results and discussion

Weather context, vegetation growth and fluxes overview

In order to study the carbon fluxes dynamics over the degraded woodland, it appears useful to first describe the evolution of the key meteorological factors. Seasonal evolution of the daily average of photosynthetic photon flux density (Q_p), light index (K), vapour pressure deficit (VPD), relative humidity (RH), air temperature, Leaf Area Index (LAI) and precipitation are given in Fig. 1. The climate at the site region is overall characterized by a succession of two main seasons, a dry one (November–April) and a wet one (May–October). This seasonality is typical of the Sudanian region, which is strongly controlled by the West African Monsoon regime, clearly highlighted through the seasonal variations of precipitation (Fig. 1e), RH (Fig. 1e) and VPD (Fig. 1c). Two transitional periods, wet-to-dry ON (October–November) and dry-to-wet AM (April–May) can be identified between the two seasons (Ago et al. submitted). During the year, the main wind direction remained South-West, except from December to January where it was North-East and dominated mostly by the Harmattan winds. The daily average speed was between 0.5 to 3.0 m s⁻¹ (Fig. 1a).

There was a low seasonal variability in the daily average air temperature, which ranged between 21 and 25 °C, but reached 31 °C at the end of the dry season (Fig. 1c). The vapour pressure deficit (VPD) was lower than 0.5 kPa during the wet season and higher (2–3 kPa) during the dry one, with a maximum value of 4 kPa at the end of March (Fig. 1c).

The daily average Q_p varied from 335 μmol m⁻² s⁻¹ in July to 675 μmol m⁻² s⁻¹ during November (Fig. 1d). As a result, the light index K was low and more or less stable around 0.5. This was probably due to the cloudiness regime and the aerosols or dust loads brought from North-East by the Harmattan winds that reduced strongly the incoming radiation [30–32]. During the wet season, the light index K was went down to 0.2–0.3 (Fig. 1d).

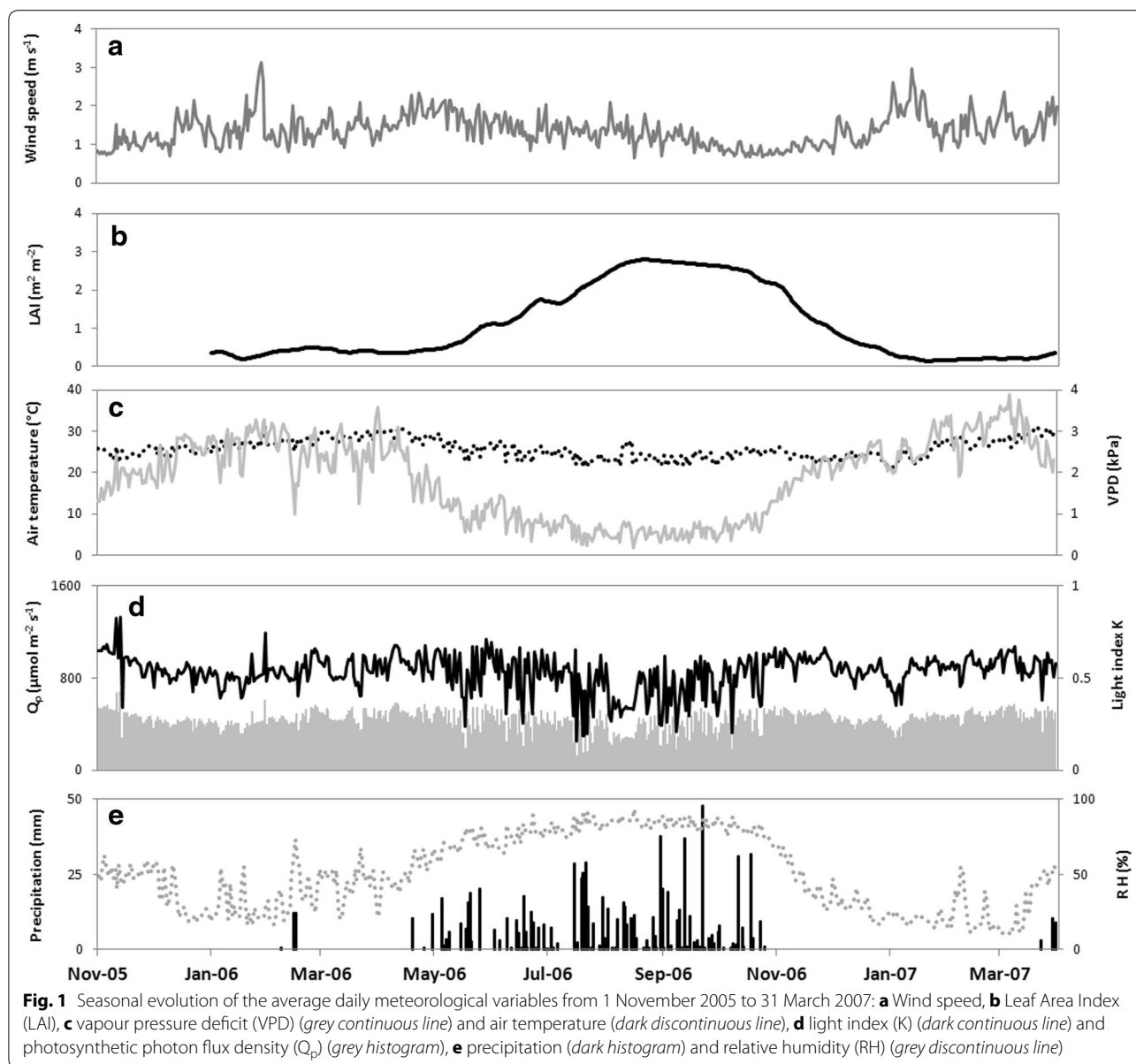
Due to the Sudanian climate, most of the total precipitation is concentrated between May and October (Fig. 1e). The total rainfall during 2006 was 850 mm with 101 rainy days. This is in agreement with the regional averages for dry years from 1921 to 2009 [31, 33, 34]. The RH variability was also impacted by the Monsoon flux intrusions, South-West winds, bringing the moist from the ocean to continental surfaces in West Africa, leading to an increase in the air humidity which generally starts from February though rains have not start yet at that moment [31, 35, 36]. RH was usually high, up to approximately 90 % and low of 20–50 % during the wet and dry seasons, respectively (Fig. 1e).

LAI varied seasonally, with relatively low value during the dry season (lower value of 0.2 m² m⁻² in January) (Fig. 1b), but always significantly different from zero due to the presence of an herbaceous strata, a few crops non still harvested and sparse trees or shrubs. LAI increased continuously from January to March due to the leaves renewal for most of the woody species such as *Isobertinia* sp, and reached a maximum value of 2.8 m² m⁻², i.e. the full development of the whole vegetation with the rain onset, between April and May months [22, 33, 37, 38].

Footprint contributions of different vegetation types to the measured fluxes

A footprint analysis was conducted to address the spatial representativeness of the measured fluxes. It reveals that each vegetation type (Fig. 2) contributed significantly to the fluxes depending on the wind occurrence from the two main directions during the year (North-East and South-West). The major contribution of the measured fluxes was emitted by the degraded woodland. Comparing the two main seasons, this contribution was more important during the wet season than the dry one. This analysis shows that the area contributing to 90 % of the measured fluxes extended up to 230 and 434 m respectively the day and night conditions.

During the dry season, the wind direction was mainly North-East and the daytime fluxes measurements were impacted primarily by the degraded woodland surroundings (71 %) and by a few perennial herbs (mostly C4 plants), bare soil and fallow (29 %). During the night, with



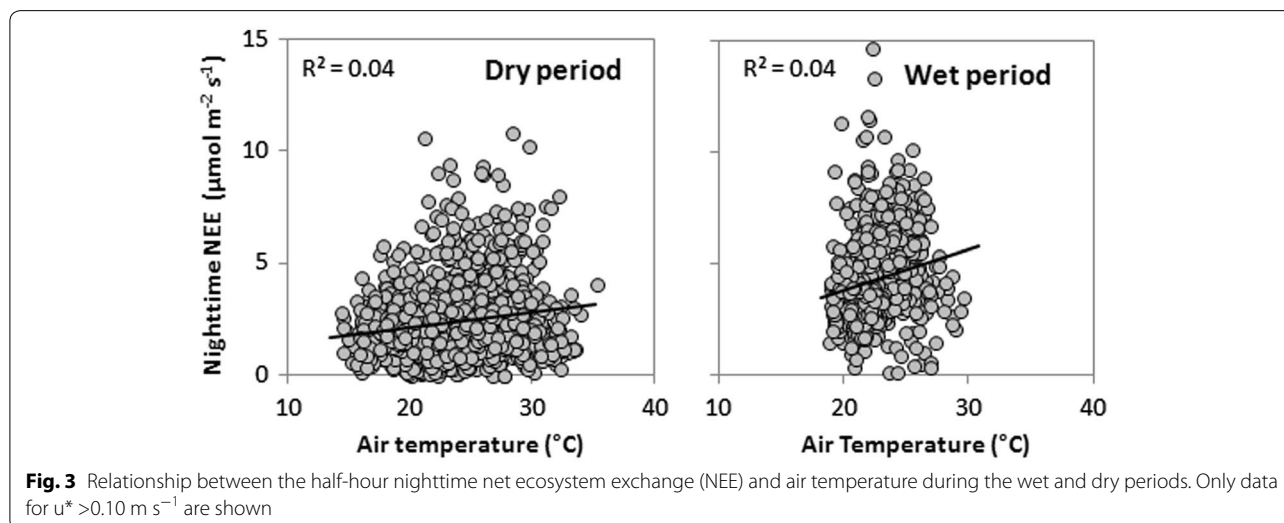
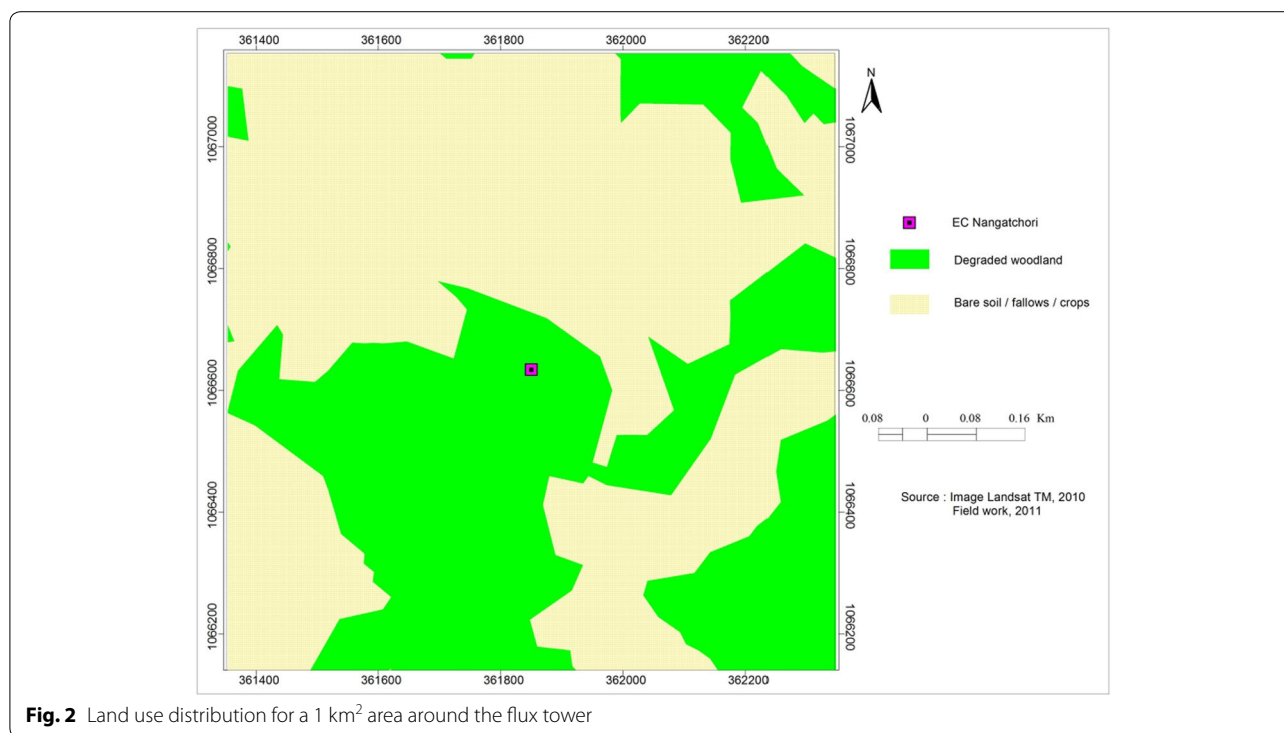
a contribution of 64 %, the degraded woodland impacted less the measured fluxes compared to those of the day.

During the wet season, the wind primarily blew South-West when the vegetation was fully developed (Fig. 1b), especially around the tower where most of the shrubs, trees, herbs and crops covered the site area. Most of the degraded woodland being located South-West, near the tower was mainly included in the footprint areas in daytime. Therefore, measured fluxes were significantly and largely affected by the degraded woodland (74 %) followed by the cultivated areas for 26 %. In nighttime, the contribution was almost similar to 69 % of the contribution from the degraded woodland.

As a conclusion, one can say that the fluxes measured at the Nangatchori site reflected mostly those of a cultivated area and a degraded woodland respectively for the dry and wet seasons. Therefore, the contribution of trees and shrubs (mostly by C3 species) to the measured fluxes appeared all time more important than that of herbs strata or crops areas (mostly C4 species).

Temperature response of nighttime fluxes and their relationship with relative humidity

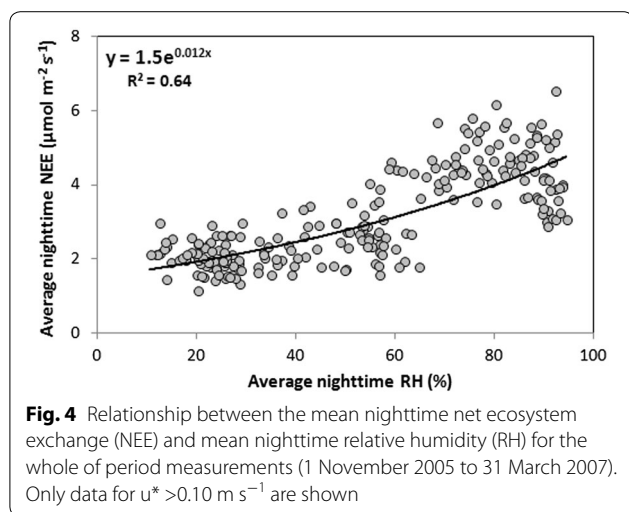
The plot of nighttime fluxes for unstable conditions ($u^* > 0.10 \text{ m s}^{-1}$) against the half-hour air temperature measurements during both the wet and dry periods (Fig. 3)



reveals no clear dependence of the nighttime ecosystem respiration on temperature. This could be due to the range of the temperature variability (daily average range $< 10 \text{ }^\circ\text{C}$) at the Nangatchori site or masked by the response to the soil moisture [39–42]. However, a highly significant positive correlation ($R^2 = 0.63$; $p < 0.001$) was found between the nighttime average of the ecosystem respiration and relative humidity (Fig. 4). This might suggest a significant positive correlation between nighttime averages of ecosystem

respiration and soil moisture as the latter co-vary seasonally (daily scale) with RH at the site region [33]. Finally, the average of the nighttime ecosystem respiration was 1.15 ± 0.33 and $6.54 \pm 2.31 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectively for the dry and wet seasons.

Lack of or very little relationship was also found between nighttime fluxes and temperature for tropical forest and savanna sites [37, 43–45]. In contrast, other studies report that, for several dry west African sites,



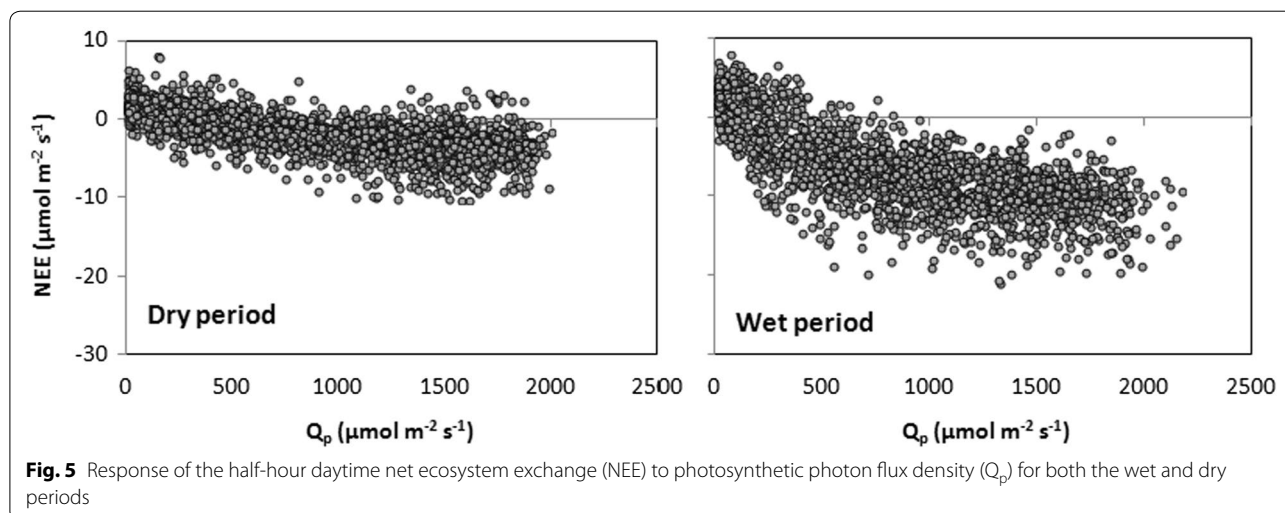
the ecosystem respiration was primarily driven by temperature [46–50] and secondly by soil moisture. For the Skukuza semi-arid South African savanna site, while Williams et al. [43] find an unclear relationship between nighttime fluxes and temperature using 52 months of data series, Kutsch et al. [51] observe only with 9 months of fluxes data a dependence on this variable. Finally, the respiration dependency with temperature seems to be influenced in the tropical regions by the temporal scale of flux measurements or combined effects of other climatic factors [45].

Response of daytime fluxes to radiation Q_p

It is widely recognized that light drives CO_2 uptake at the ecosystem scale [52]. Therefore, we examined first how the daytime NEE has responded to the radiation variations, i.e. the photosynthetic photon flux density (Q_p)

changes. As, the vegetation density changes seasonally (shown by LAI seasonal variation), we have examined this relationship during the two main seasons (Fig. 5). The difference between the two seasonal variations indicates two contrasting phenological and physiological patterns. In daytime, NEE steadily increased (in absolute value) with the radiation increasing due likely to the CO_2 absorption by the green leaves, and then saturated at high radiation (above $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). During the dry season, when the LAI value was overall lower than $0.5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, the light saturation was not so clear. Based on the statistics of the non linear model fitting of daytime fluxes using Eq. (1) on 15 days windows, regression coefficients indicate that the variations in NEE were explained by 50–72 % of the changes in Q_p confirming the dominant role played by the radiation in the CO_2 absorption of the ecosystem. A_{max} and α varied from 1.8 ± 1.3 to $14.0 \pm 1.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 0.006 ± 0.002 to $0.040 \pm 0.016 \mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$ respectively for dry and wet seasons.

These seasonal changes in diurnal patterns of NEE can also suggest an influence of green leaves density on respiration and photosynthesis in response to the variations in the main environmental conditions. The average diurnal courses of NEE and Q_p during the two main vegetation growth seasons are displayed in Fig. 6 to illustrate this assertion. In daytime, the evolution of NEE depended mainly on the Q_p variations and the canopy density, all two seasons showing a similar NEE curve pattern to Q_p (Fig. 6). Maximum values of NEE and Q_p were observed around noontime. During the wet season, NEE has reached $-10.7 \pm 0.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a value significantly higher (in absolute value) than the NEE ($-4.0 \pm 0.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) found in the dry season. This was due to the small density of green leaves

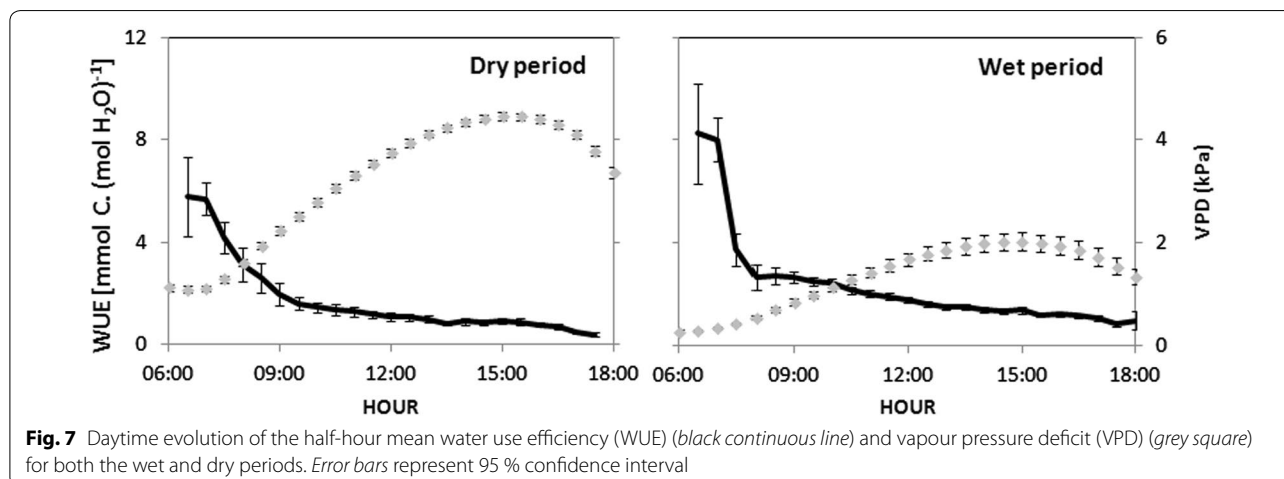
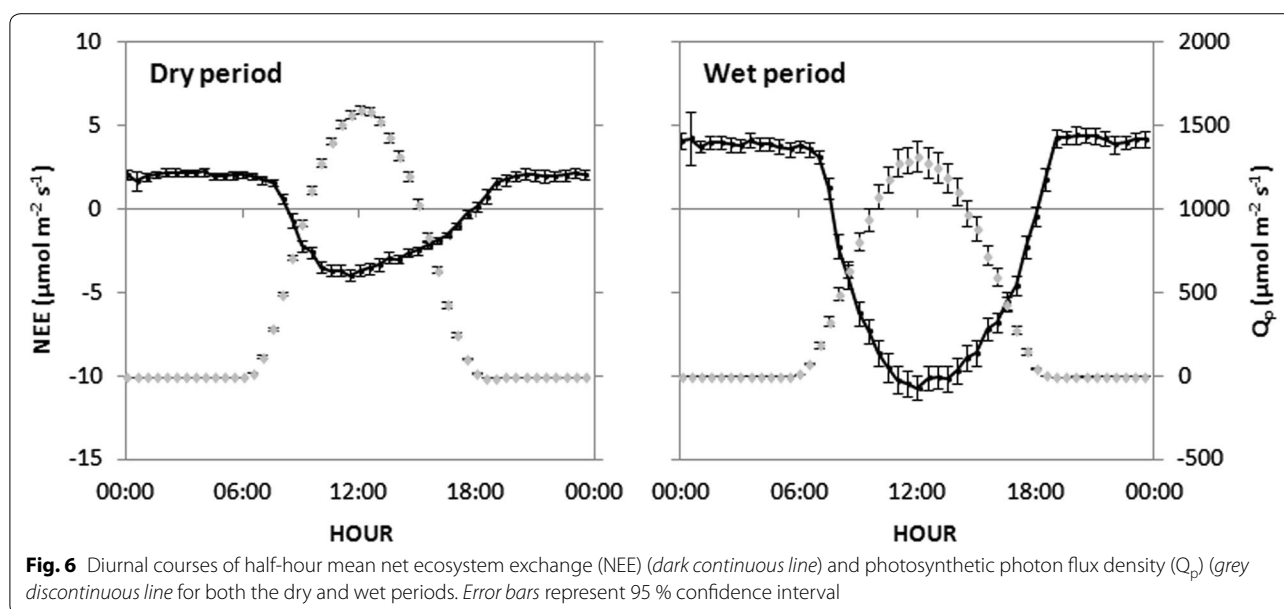


(LAI $\sim 0.2\text{--}0.5\text{ m}^2\text{ m}^{-2}$) combined to a lesser extent with higher VPD. In addition, a dissymmetry was observed in the diurnal NEE evolution more remarkably in the dry season than in the wet one (Fig. 6) suggesting a partial stomatal closure impact during the afternoon. This leads to a limitation of CO_2 absorption by the ecosystem besides the radiation control.

This range of CO_2 uptake at light saturation (A_{max}), and quantum light efficiency (α) was well consistent with that reported in other studies for savanna and forest sites in Benin under the Sudanian climate (Ago et al. submitted). However, the corresponding A_{max} and α values were lower than those reported by Tagesson et al. [53] for a savanna grassland site in Senegal.

Daytime water use efficiency (WUE) and evaporative fraction (EF)

Daytime WUE patterns for dry and wet periods are displayed in Fig. 7. They show values ranging from 0.40 ± 0.09 to 5.79 ± 1.55 and from 0.83 ± 0.11 to $8.25 \pm 1.94\text{ mmol C (mol H}_2\text{O)}^{-1}$ respectively for the dry and wet periods. For both wet and dry seasons, a similar decreasing trend was found from morning to afternoon following the VPD increase. During morning, WUE was high, mainly due to the radiation increasing with low VPD. Thereafter, it declined progressively until afternoon as VPD has increased and reached its maximum value around 3.00 p.m. This suggests a partial stomatal closure impact besides the radiation control [54]. Similar daytime



WUE patterns and magnitudes were reported for similar ecosystems in West Africa by several authors, especially in Benin for cultivated savanna [37] and forest sites (Ago et al. submitted); in Niger for savanna and millet crops [50, 55–57]; and in Southern Africa for savanna, woodland and forest sites [44, 58]. However, at the noontime and sunset, WUE values for our investigated site were lower than those reported for savanna and millet crops in West Africa. These differences could be explained by differences found in canopy covers of the vegetation, growth stages and species physiology [56, 59]. Indeed, savanna and millet crops canopies are generally less dense compared to those of woodland. In this latter case, larger canopies are more efficient at the intercepting rainfall leading to high subsequent evaporation from leaves and lower WUE values in the afternoon. Similar observations have been reported for Kataba forest in Zambia [58]. However, the WUE values at the Nangatchori site were consistently lower during the dry season than the wet one. This is due to variations in the vegetation growth along the year, confirmed by LAI seasonal changes (Fig. 1b).

The EF daytime evolution presented in Fig. 8 shows a typical concave up shape which is more pronounced during the dry season than the wet one. During the dry season, the minimum daytime EF values were observed around noontime, and the highest values were found both in the early morning and late afternoon. During the wet season EF decreases rapidly from 0.8 at sunrise and reaches its lowest value of 0.6 at 8.30 a.m. This is probably due to the radiation increase that favors the water evaporation from the ecosystem. After that, EF remains relatively constant until 3.00 p.m. when the VPD reaches its highest value. These EF diurnal evolutions suggest that during the morning when the radiation increases

(Fig. 6) with low VPD (Fig. 7), the sum of turbulent fluxes ($H + LE$) increases faster than the latent heat flux (LE) alone. An opposite EF behavior was observed in the afternoon with the decrease in radiation evolution and high VPD, i.e. the latent heat flux (LE) increases faster than the turbulent fluxes sum ($LE + H$). The diurnal cycles of H and LE reported in Africa for similar Sahelian [24, 60, 61] and Sudanian sites [22, 33, 62] support well this diurnal EF behavior. Overall, daytime values of EF ranged from 0.4 to 0.8 for the ecosystem investigated here. However, this overall diurnal EF behaviors, which has been hypothesized by Lhomme and Elguero [63] was also reported with consistent magnitudes for similar African sites using the eddy-covariance measurements, notably in Benin for cultivated savanna [30] and in Morocco for sparse vegetation [64, 65].

Seasonal variations patterns of EF and WUE

The EF and WUE seasonal variations (monthly mean) during the year are given in Fig. 9. As expected, similar contrasted trends were observed in WUE and EF seasonal variations. This was mainly due to variations of the vegetation growth and available energy in relation with main environmental conditions changes between the dry and wet seasons. During the dry season, WUE and EF, increased gradually from December due probably to the renewing leaves, reached overall in February and decreased to together with the air humidity increase, although the precipitation did not start yet [31, 35, 36]. This led to a significant increase in the water vapour flux from February at the studied site region [22, 30], and induced a WUE decrease from February to April despite the net CO_2 absorption by a few perennial herbs and sparse trees keeping their green leaves or renewing them

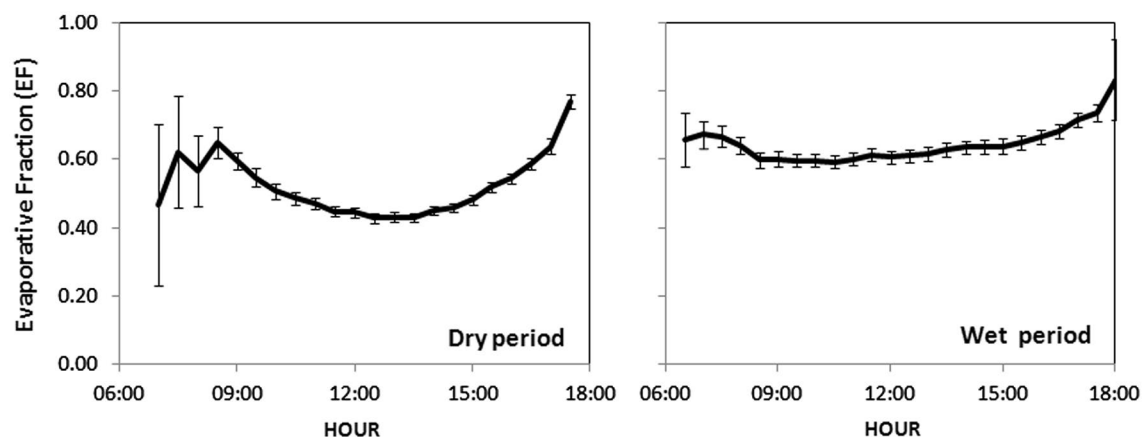
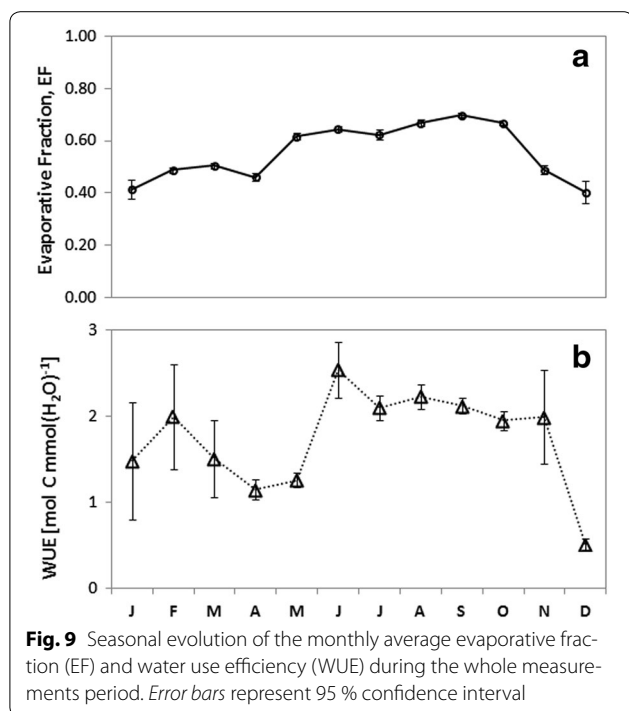


Fig. 8 Daytime evolution of the half-hour mean evaporative fraction (EF) for both the wet and dry periods. Error bars represent 95 % confidence interval



[37]. From May when the rain events became more frequent, EF and WUE increased progressively again and reached their maximum yearly values in August–September. From October, a decline trend was observed until December due to the significant reduction of the vegetation density and activity induced by crops harvest, frequent fires, senescence and desiccation processes during the drought, but also to the soil dryness inducing an evapotranspiration decrease. However, most of shrubs or trees keep some green leaves or renew them, and can

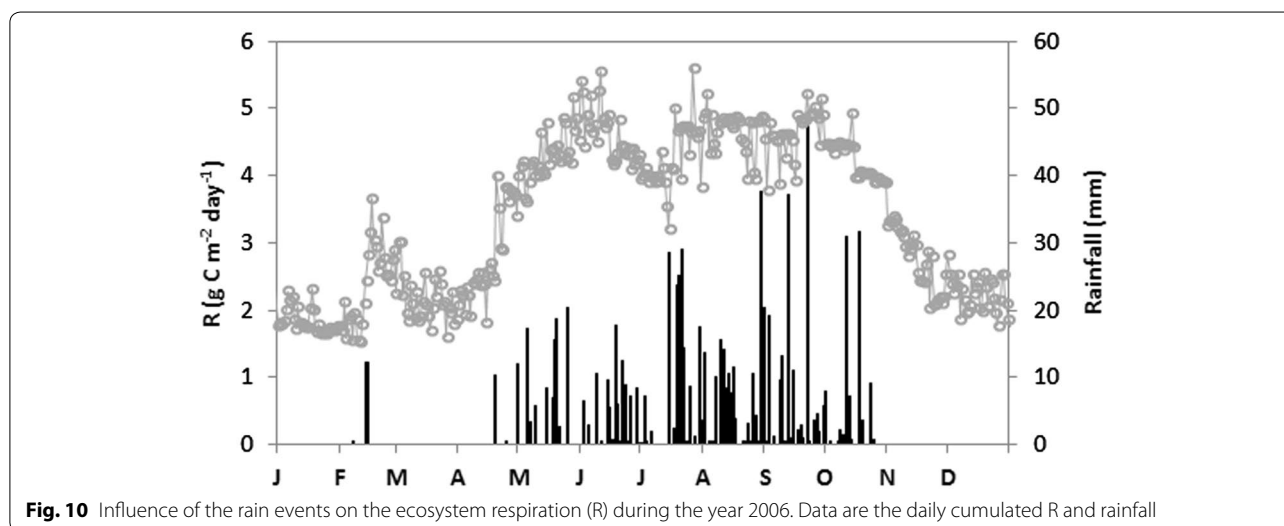
satisfy their atmospheric demand of the water through their roots system which was able to use water from the deep layer. This might explain well the low, but still significant values of EF and WUE that were observed in the dry period.

Finally, monthly average values of WUE varied from 0.51 ± 0.07 to 2.54 ± 0.32 $\text{mmol C (mol H}_2\text{O)}^{-1}$ and EF from 0.40 ± 0.17 to 0.70 ± 0.01 (Fig. 9). Similar seasonal WUE trends were reported for similar African sites: in Benin for savanna [37] and forest (Ago et al. submitted); in Niger for savanna and millet crops [56, 57, 60]; and in Southern Africa for forest, woodland, shrubland and savanna [44, 58, 59].

As WUE, EF seasonal values and trends were also consistent with findings reported in Africa by several authors: in Benin for forest and savanna [22, 33] and in Kenya for woodland and grassland [66].

Influence of rain events on ecosystem respiration R

In order to better analyze the impact of precipitation on the total ecosystem respiration R, we have displayed in Fig. 10 the evolutions during 2006 of daily sums of respiration and rainfall. There is an immediate increase of R after the first significant rain events following drought periods. This was clearly observed on March 14, April 19 and July 15 with cumulated rainfall respectively for 12.3, 10.4 and 28.6 mm. When no rain was recorded during a long period, a decrease was observed in R. Reversely, when rainfall events became more regular, the ecosystem respiration increased continuously before reaching their highest and stable values (~ 4.9 $\text{g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) in August–September. After the last significant rain, the ecosystem respiration tended to decrease back to low values (~ 2.4 $\text{g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) at the end of rainy season and



during the subsequent dry season. During drought periods, the soil micro-organisms activity was very low and the soil wetted by first rains induced bursts in the activity of soil micro-organisms.

This sudden increase observed in the ecosystem respiration following significant rainfall after a relatively long drought period was also reported by several authors for other water-limited ecosystems in Africa: in Burkina Faso for savanna [48], in Niger for millet and savanna [55] and in South Africa for savanna [43], and elsewhere in the world: in USA for grassland and savanna [42, 67, 68] and in China for a typical steppe [69]. Indeed, in water-limited sites, first rain events cause generally a great stimulation in the soil microbial activity after a relatively long drought period.

Seasonal variations of carbon fluxes (NEE, R and G_p)

In order to better understand the seasonal evolution of fluxes taking into account the changes observed in footprint areas between dry and wet seasons, monthly cumulated values of carbon fluxes (NEE, R and G_p) are presented in Figs. 11 and 12. Overall, along the year, the carbon flux dynamics were unsurprisingly submitted to a strong seasonal variability. The site behaved as a carbon sink during the wet period while it was a carbon source during the drought and dry-to-wet transitional periods (Fig. 11). This suggests that G_p was consistently higher than R only during the wet periods when the vegetation greatly grew to reach its highest cover area at the site. The NEE evolution was likely related to that of both respiration R and photosynthesis G_p .

During the dry season, G_p was significantly reduced (in absolute value) in comparison to their values during

the wet season. The reduced G_p values during the dry season results mainly from the reduced density of green leaves which were still kept or renewed during this period by shrubs or trees, a few perennial herbs and late crops still non harvested which composed the ecosystem. G_p started to increase (in absolute value) after the first rain events in March 2006 when most of the green leaves started also their growth. A break in precipitation, as observed in April 2006 induced a drought with subsequent decay in the new initiated leaves, leading to a decrease in G_p (in absolute value). From May, when precipitations become more regular inducing probably an increase and stable soil moisture, especially from April to October, G_p increased and reached its maximum values in August–September. Therefore, the vegetation grew rapidly with a continuous increasing in the photosynthetic capacity. This was confirmed by the evolution of LAI from April to October. After the last rain events, especially during November–December, G_p tended to decrease to its lowest value due not only to the starting drought conditions (decrease in soil moisture and increase in VPD), but also to crop harvest, leaf senescence and desiccation processes.

Ecosystem respiration R also showed a high seasonal variation related to precipitation regime and seasonal vegetation development. During dry season, R was low probably due to the soil drought conditions induced by the lack of rain and vegetation growth reduction. While G_p (in absolute value) drops if first rains are not followed during the time by others, R increases from March to April. This suggests that the increase observed in soil water availability induced by first rains, appears sufficient to continue to stimulate the carbon release. During

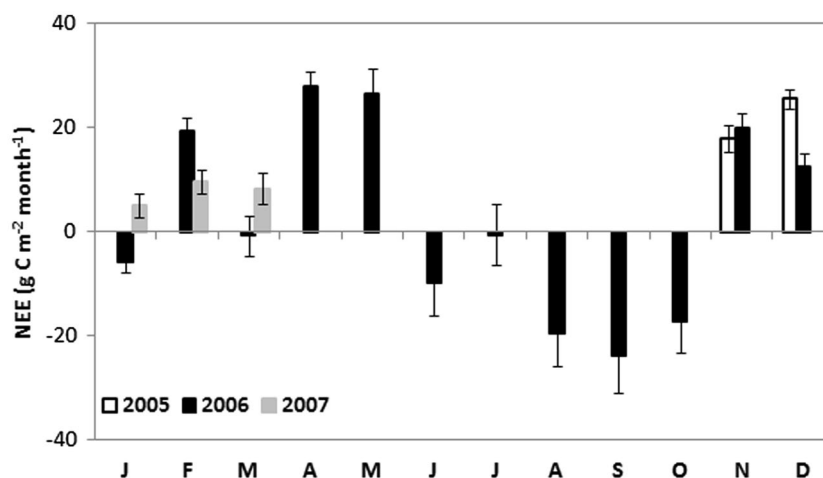


Fig. 11 Evolution of monthly cumulated net ecosystem exchange (NEE) from 1 November 2005 to 31 March 2007. Error bars represent 95 % confidence interval

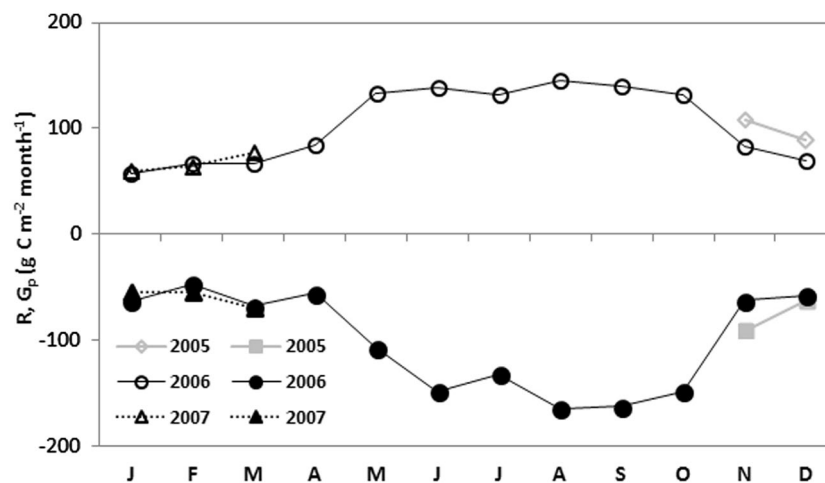


Fig. 12 Evolution of the monthly cumulated ecosystem respiration (R) (empty triangle, square, circle) and gross primary productivity (G_p) (full triangle, square, circle) from 1 November 2005 to 31 March 2007. Error bars represent 95 % confidence interval

November–December. As for G_p , R was low probably due to the soil dryness as no rain was recorded and green leaves density reduction. This suggests that during the wet-to-dry transitional and dry periods, the ecosystem has lost continuously carbon via the soil and little plants respiration, but at low rate, mainly due to the soil dryness.

However, during the wet season, if a significant drought appears both R and G_p would be reduced. This was especially observed during July 2006 with a significant drought induced by a decrease in precipitation ranging from 18 to 8 mm from June 18 to July 3 2006, followed by 12 continuous days without rains (Fig. 1e).

Similar seasonal variations of R and G_p between dry and wet seasons were reported in other studies for similar ecosystems in West Africa, especially in Benin for savanna [37] and forest (Ago et al. submitted), in Burkina Faso for savanna [48], in Burkina Faso for crop/fallow in Ghana [46] and in Niger for fallow savanna [49]; and elsewhere in Africa, e.g. for semi-arid savannas in Botswana [70] and in South Africa [71], and for papyrus and cocoyam wetland in Uganda [72].

Annual net carbon exchange and implications for management strategy

During the year 2006, the cumulated NEE was $+29 \pm 16 \text{ g C m}^{-2}$ ($\pm\text{CI}$) indicating that the site was close to an equilibrium ecosystem. In the years preceding the flux measurements period, the Nangatchori site has been highly disturbed as underlined by other authors [73, 74]. These disturbances (mainly deforestation and degradation) would explain the carbon behavior of the studied site in 2006 [1, 3, 7, 20, 49]. However, flux data collected for 17 months didn't allow us to better analyze

the sensitivity of the ecosystem to disturbance. Until now, no management site strategy was defined by the forest office.

These results were comparable with those reported by several authors in Africa for similar sites on a yearly basis. In West Africa, some sites acted as net carbon sinks: cumulated NEE of -232 ± 27 ($\pm\text{CI}$) for a cultivated savanna [37] and $-640 \pm 20 \text{ g C m}^{-2}$ ($\pm\text{CI}$) for a forest (Ago et al. submitted) in Benin, -32 g C m^{-2} for a fallow savanna in Niger [49], -239 g C m^{-2} for a semiarid savanna grassland in Senegal [53], $-387 \pm 23 \text{ g C m}^{-2}$ ($\pm\text{std}$) for a shrub savanna in Ghana [46]. In contrast, other sites acted as net carbon sources: cumulated NEE of $+128 \pm 7$ and $+108 \pm 6 \text{ g C m}^{-2}$ ($\pm\text{std}$) for a short grassland savanna and fallow/cropland in Ghana, respectively [46]. In South Africa, Archibald et al. [71] reported an average cumulated NEE of $+99 \pm 35 \text{ g C m}^{-2}$ ($\pm\text{CI}$) for a semi-arid Savanna on 2 years. This large variability in patterns of African sites could be explained by the vegetation types, management systems and disturbance degrees as reported by several authors [46, 48, 49, 71].

Conclusion

This study has analyzed the eddy covariance fluxes measured between 1 November 2005 and 31 March 2007 over a degraded woodland located in northern Benin (West Africa). To our knowledge, this is the first long term eddy-covariance data set of carbon flux that is analyzed over woodlands in West Africa.

This study has showed seasonal contrasted variations in carbon fluxes (NEE , R , G_p), evaporative fraction (EF) and water use efficiency (WUE) in relation to the alternation between dry and wet seasons. Fluxes responses to

the main environmental variables changes were studied. At the day scale, fluxes were mainly controlled by radiation and to a lesser extent by the VPD. Nighttime fluxes were observed to be strongly influenced by air humidity, but seemed quite insensitive to temperature. While no clear VPD impact on EF was observed likely due to the roots system capacity of trees or shrubs to use the water from deep layers of the ground during the drought, a limited VPD impact on WUE was found. However, with respect to the use of water resources, the Nangatchori site appeared more efficient during morning than afternoon, and evaporated more water around the noontime than both at sunrise and sunset. At the seasonal scale, the rainfall and probably the soil moisture appeared to be the main factors controlling the carbon fluxes variability between the dry and wet seasons. According to water use, the investigated site evaporated more and was more efficient during the wet than dry season.

Finally, the Nangatchori site was near of the equilibrium with a cumulated NEE of $+29 \pm 16 \text{ g C m}^{-2}$ during the year 2006. In order to better clarify this vegetation pattern in the context of the climate change, fluxes observations during several years will be necessary. The ecosystem remains highly disturbed annually by frequent bushfires, intensive agriculture activities, illegal trees logging and cattle grazing.

Methods

Site description

The study was focused on a site (9.65°N, 1.74°E, 432 m) located in the Nangatchori village, approximately 20 km south of the Nalohou site which has already been described and studied by other authors [30, 33, 37]. The site is a typical degraded woodland that has been highly disturbed by illegal cattle pasture, intensive agriculture activities, tree logging and bushfire in the past years [36, 73, 74]. Northern Benin is a part of the Sudanian climatic region. It is characterized by an average annual rainfall of 1254 mm (1950–2009 average), of which 90 % occurred between April and October [33].

The soil at the Nangatchori site is a Luvisol skeletal chromic (FAO classification) composed mainly of 5–13 % clay, 77–85 % sand and 7–9 % silt on the surface horizon (0–50 cm depth) and 28–32 % clay, 50–56 % sand and 12–18 % silt in the roots zone [75]. In this region, most of the original landscapes have been undergoing hydric erosion [76, 77] for several decades. The site was composed by some sparse woody and herb vegetation, typical of the Sudanian region, with a species composition varying between dry and wet seasons [78, 79]. A floristic inventory during wet seasons of the most abundant species showed a heterogeneous vegetation composed mainly by some natural woody species (*Isobertinia spp*, *Monotes*

kerstingii, *Parkia biglobosa*, *Uapaca togoensis*, *Vitellaria paradoxa*), tree crops (*Blighia sapida*, *Anacardium occidentale*, *Tectona grandis*), annual crops (*Dioscorea spp*, *Manihot esculenta*, *Zea mays*, *Pennisetum spp*, *Sorghum bicolor*, *Arachis hypogaea*) and herbs (*Andropogon guayanus*, *Imperata cylindrical*, *Andropogon tectorum*, *Panicum maximum*). On the basis of LANDSAT TM scenes obtained in 2010, the area of 1 km² around the flux tower was characterized. It was mainly constituted by the degraded woodland (28 %) and crops/fallows/bare soil (72 %) (Fig. 2). The main wind directions were South-West and North-East during the wet and dry seasons, respectively [36]. Generally, from November to March, most of herbaceous strata were burned by farmers with cultivated parcels mainly covered by crops residues and litter. Most of the leaves fall from trees occurred at the end of the wet season (October), except species such as *Isobertinia spp* and fruit trees which kept their leaves during the dry season [28, 33, 37, 38].

Fluxes, meteorology and other variables measured

Fluxes of CO₂, water vapor and sensible heat were measured continuously at the Nangatchori village over a degraded woodland by the eddy covariance technique. The flux system, placed at 8 m above ground, approximately and respectively for 3 and 7 m above trees and crops canopies, was made up by a 3D sonic anemometer (Model Solent Research R3, Gill Instruments, Lymington, UK) coupled with an open-path infrared gas analyzer (IRGA, Licor 7500, Inc., Lincoln, NE, USA) that recorded the fluxes at a 8 Hz frequency.

The deployed meteorological station failed to measure complementary meteorological data at the site. As a back up solution, we have used the half-hour data recorded to the nearby site of Nalohou during the same period of the fluxes measurement. To do this, we have checked that the seasonal (daily) variability and magnitudes of the main meteorological parameters (i.e. mainly the radiation, temperature, vapour pressure deficit) were similar at a few kilometres scale in the whole Djougou district, except rainfall and soil moisture [22]. Details on measurements and calculations of main meteorological variables can be found in Ago et al. [37]. All these variables were sampled every 30 s and averaged half-hourly. The radiation sensors were calibrated by a comparison annually with standard sensors (CGR4 and CMP21 Kipp and Zonen, Delft, The Netherlands). Both fluxes and meteorological conditions were recorded for 7 months from 1st November of 2005 to 31st March of 2007.

The net carbon exchange (NEE) was computed every half hour as the algebraic sum of turbulent fluxes measured by eddy-covariance technique and of storage fluxes considering as negligible the additional terms [80]. As we

did not have CO₂ profile measurements throughout the canopy, storage flux term was computed from the single CO₂ concentration measurements at 8 m above ground [37, 46, 51, 53, 61]. This approach can be generally criticized, but may be acceptable in the present study because of the openness of the canopy and relative low height of the eddy-covariance system [81].

CO₂ fluxes calculation was performed using the Eddy-flux Software package [82] and following the standard methodology proposed by Aubinet et al. [52]. The flux data treatment included the despiking, double rotation, spectral corrections and WPL correction. Fluxes of CO₂ were submitted to a stationarity test [83] and only the data that met the quality test with a deviation lower than 60 % were used to establish the fluxes responses to driving meteorological factors. A photosynthetic photon flux density (Q_p) criterion was used to separate data between night and day, with a threshold of 5 μmol m⁻² s⁻¹ [84]. In order to correct the nighttime fluxes error, a u*-filtering was applied [47, 52]. Like studies conducted in other African sites, the filtering criterion was chosen by a visual approach [37, 55, 71] and the u* threshold of 0.10 m s⁻¹ was found for the investigated site. Data gaps in the flux time series resulting from the eddy-covariance system failures, power cuts or data removal because of poor quality or stable conditions were filled using the flux responses parameterizations to the main meteorological driving factors. For the site, 47 and 39 % of the missing data were filled respectively for the nighttime and daytime fluxes. For daytime gaps, we have used the Mysterlich equation, Eq. (1) to describe the fluxes responses to radiation, i.e. Q_p [37, 80, 85]. This was done using 30-min data for 15 days windows.

$$NEE = -[A_{max} + r_d] * \left[1 - \exp \left\{ \frac{-\alpha Q_p}{(A_{max} + r_d)} \right\} \right] + r_d \quad (1)$$

where NEE is the net ecosystem exchange, Q_p the photosynthetic photon flux density, r_d the dark respiration; α the quantum light efficiency and A_{max} the NEE at the light saturation.

A non-linear regression was performed to deduce the three characteristic parameters using the Levenberg–Marquardt algorithm (MATLAB, R2010b version, The Mathworks, Natick, USA).

The site is characterized by a low seasonal (daily mean) variability in temperature (<10 °C) and large changes in precipitation often accompanied with variation of both the atmospheric humidity and soil moisture. In Sudano-Sahelian climate, these two variables (temperature and soil moisture) co-vary generally at the seasonal scale [22, 33, 53, 86]. Therefore, the nighttime fluxes were not

predicted to vary significantly with temperature [39, 41] as in other similar African sites [37, 43, 44]. Nighttime fluxes would depend strongly on soil moisture. As no soil moisture data was recorded for the site, the average of nighttime fluxes r_n unavailable were filled by the exponential relationship between r_n (u* > 0.10 m s⁻¹) and the nighttime average of relative humidity (RH_n), i.e. Eq. (2) following:

$$r_n = a * \text{Exp} (b * RH_n) \quad (2)$$

where *a* is the minimum value of the nighttime fluxes average and *b* a parameter characterizing the sensitivity of the average nighttime respiration to RH. These two parameters (*a* and *b*) were determined using the whole nighttime fluxes of unstable conditions (u* > 0.1 m s⁻¹) during the whole period covered by the eddy-covariance measurements. The daily sum of the nighttime ecosystem respiration (R_n) was estimated by R_n = r_n * DL, with DL (s day⁻¹) representing the night length of a day.

Flux-partitioning was performed into two main components, i.e. gross primary productivity (G_p) and ecosystem respiration (R). In order to better take into account the photosynthesis processes occurring during day conditions, we have estimated the daily sum of daytime ecosystem respiration (R_d) using the dark respiration, r_d, provided by the light-responses of the daytime flux measurements from Eq. (1) above by R_d = r_d * DL, where DL (s day⁻¹) is always the light length of a day. This approach has been recently more used to derive the daytime respiration by several authors [84, 87–90]. It can complete the methods based on the nighttime flux [52, 91] using the nighttime respiration responses to the main meteorological variables such as temperature [46, 48, 92] or soil moisture [37]. Thus, G_p was inferred by subtracting the total daily sum of ecosystem respiration R from NEE calculated from half-hourly measured fluxes by the eddy-covariance technique or gap-filled. The daily sum of R was obtained by adding R_d and R_n.

The sampling error on individual gap-filled flux was estimated for both daytime and nighttime fluxes to twice the standard error (95 % confidence interval) of the gap-filling model residuals [37, 93]. Finally, the total uncertainty on flux (NEE) was computed (95 % confidence interval) using the Richardson and Hollinger [94] approach assuming that the two error sources on its two major components were independent.

As the site is composed by a heterogeneous vegetation cover, we have made a footprint analysis during the unstable and neutral conditions in order to determine the contribution of each source to the measured fluxes. This was done for the whole measurements period for the two major wind directions using the software tool proposed by Neftel et al. [95]. This

method is based on the two-dimensional analytical footprints model according to the Kormann–Meixner footprint model [96]. This model was applied to each half-hour value of the flux to obtain the contribution of each vegetation type to the measured fluxes during the wet and dry seasons. The model inputs are the main variables that are supplied by the eddy-covariance system i.e., the measurement height, friction velocity, displacement height, Obukhov length, horizontal wind velocity, standard deviation of the cross wind speed and wind direction.

Water use efficiency (WUE) is defined as the ratio of absolute values of NEE and water vapour flux E [55, 57, 97]. It was calculated using only NEE values corresponding to $Q_p \geq 400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [37], as it is found to be sensitive to lower radiation when no water stress is present [98].

Leaf Area Index (LAI) time series were obtained by a combination of satellites LAI products (SEVIRI) constrained by in situ measurements. Main species dominating the ecosystem were inventoried in a 1 km² plot surrounding the tower during wet period when the vegetation was fully developed.

Finally, the evaporative fraction, EF (%) was calculated following Eq. (3) below in order to analyze the fraction of the available energy, i.e. the sum of latent (LE) and sensible heat (H) fluxes which is converted into evapotranspiration:

$$EF = \frac{LE}{LE + H} \quad (3)$$

Abbreviations

AMMA: African Monsoon Multidisciplinary Analyses; RH: relative humidity; K: light index; LAI: Leaf Area Index; H: sensible heat; LE: latent heat; Q_p : photosynthetic photon flux density; VPD: vapour pressure deficit; NEE: net exchange ecosystem; WUE: water use efficiency; EF: evaporative fraction; R: ecosystem respiration; G_p : gross primary productivity; NA: November–April; AM: April–May; MO: May–October; ON: October–November; CI: 95 % confidence interval; Std: standard deviation.

Authors' contributions

While EEA has conducted the main part of data analysis and prepared the manuscript with contributions from all co-authors, DS, on his has carried out the installations of the eddy-covariance system, measured and processed the raw fluxes data. In addition, SG has dealt with the meteorological station and measured the main environmental conditions. Furthermore, MA and EKA have been in charge of assisting in the data analyses. All authors read and approved the final manuscript.

Author details

¹ Axe Exchange Ecosystems-Atmosphere, Department of Biosystem Engineering (BIOSE), University of Liege, Gembloux Agro Bio Tech, 8, Avenue de la Faculté, 5030 Gembloux, Belgium. ² Laboratoire d'Hydraulique et de Maîtrise de l'Eau, Faculté des Sciences Agronomiques (FSA), Université d'Abomey-Calavi (UAC), BP 2819, Cotonou, Benin. ³ Laboratoire d'Aérodynamique, UMR CNRS 5560, Université Paul Sabatier, Toulouse, France. ⁴ Univ. Grenoble Alpes, LTHE, 38000 Grenoble, France. ⁵ CNRS LTHE, 38000 Grenoble, France. ⁶ IRD, LTHE, 38000 Grenoble, France.

Acknowledgements

This study was funded by the "Association pour l'Agriculture et le Développement Durable" (A2D), "Agence Belge de Développement" (CTB) and "Agence Universitaire de la Francophonie" (AUF). The first author is grateful to all members of the staff of Exchanges Ecosystems-Atmosphere axis, Department of Biosystem Engineering (BIOSE), University of Liege Gembloux Agro Bio Tech (Belgium) and of "Laboratoire d'Hydraulique et de Maîtrise de l'Eau", Faculté des Sciences Agronomiques (FSA), Université d'Abomey-Calavi (Bénin) for their various help; AMMA staff in Benin for supplying micrometeorological and eddy-covariance data; Dorothée Tchada for his editing assistance and Belar-main Fandohan, PhD for his support for the summary inventory of vegetation species. The authors warmly thank the reviewers for their relevant comments and suggestions.

Compliance with ethical guidelines

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Received: 16 June 2015 Accepted: 25 August 2015

Published online: 17 September 2015

References

- Grace J, Mitchard E, Gloor E. Perturbations in the carbon budget of the tropics. *Glob Change Biol*. 2014;20:3238–55.
- Bonan GB. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*. 2008;320:1444–9.
- Malhi Y, Baldocchi DD, Jarvis PG. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant Cell Environ*. 1999;22:715–40.
- IPCC (2013) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. In: Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM editors. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. New York: Cambridge University Press; 2013. p. 1535.
- Valentini R, Arneth A, Bombelli A, Castaldi S, Cazzolla Gatti R, Chevallier F, et al. A full greenhouse gases budget of Africa: synthesis, uncertainties, and vulnerabilities. *Biogeosciences*. 2014;11:381–407.
- Henry M, Maniatis D, Gitz V, Huberman D, Valentini R. Implementation of REDD + in sub-Saharan Africa: state of knowledge, challenges and opportunities. *Environ Dev Econ*. 2011;16:381–404.
- Bombelli A, Henry M, Castaldi S, Adu-Bredu S, Arneth A, de Grandcourt A, et al. An outlook on the Sub-Saharan Africa carbon balance. *Biogeosciences*. 2009;6:2193–205.
- Sabine CL. The following resources related to this article are available online at. *Science*. 2004;1097403:305.
- Sjöström M, Zhao M, Archibald S, Arneth A, Cappelera B, Falk U, et al. Evaluation of MODIS gross primary productivity for Africa using eddy covariance data. *Remote Sens Environ*. 2013;131:275–86.
- Jung M, Reichstein M, Margolis HA, Cescatti A, Richardson AD, Arain MA, et al. Global patterns of land-atmosphere fluxes of carbon dioxide, latent heat, and sensible heat derived from eddy covariance, satellite, and meteorological observations. *J Geophys Res*. 2011;116:1–16.
- Walther GR. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*. 2010;365:2019–24.
- Nemani RR. Climate-Driven Increases in Global Terrestrial Net Primary Production from 1982 to 1999. *Science*. 2003;300:1560–3.
- Houghton RA, House JI, Pongratz J, van der Werf GR, DeFries RS, Hansen MC, et al. Carbon emissions from land use and land-cover change. *Biogeosciences*. 2012;9:5125–42.
- Lewis SL. Tropical forests and the changing earth system. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*. 2006;361:195–210.
- Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, Killeen TJ, Li W, Nobre CA. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*. 2008;319:169–72.
- Saleska SR, Didan K, Huete AR, da Rocha HR. Amazon forests green-up during 2005 Drought. *Science*. 2007;318:612.
- Sitch S, Friedlingstein P, Gruber N, Jones SD, Murray-Tortarolo G, Ahlström A, et al. Recent trends and drivers of regional sources and sinks of carbon dioxide. *Biogeosciences*. 2015;12:653–79.

18. Lewis SL, Sonke B, Sunderland T, Begne SK, Lopez-Gonzalez G, van der Heijden GMF, et al. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 2013;368:20120295.
19. Fisher JB, Sikka M, Sitch S, Ciais P, Poulter B, Galbraith D, et al. African tropical rainforest net carbon dioxide fluxes in the twentieth century. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 2013;368:20120376.
20. Ciais P, Bombelli A, Williams M, Piao SL, Chave J, Ryan CM, et al. The carbon balance of Africa: synthesis of recent research studies. *Philos Trans R Soc Math Phys Eng Sci.* 2011;369:2038–57.
21. Abdi AM, Seaquist J, Tenenbaum DE, Eklundh L, Ardö J. The supply and demand of net primary production in the Sahel. *Environ Res Lett.* 2014;9:094003.
22. Mamadou O. Etude des Flux d'Evapotranspiration en Climat Soudanien: comportement comparé de deux couverts végétaux au Bénin. Université d'Abomey-Calavi: Université de Grenoble; 2014.
23. Mulindabigwi von V. Influence des systèmes agraires sur l'utilisation des terroirs, la séquestration du carbone et la sécurité alimentaire dans le bassin de l'Ouémé supérieur au Bénin. *Rheinischen Friedrich-Wilhelms;* 2005.
24. Timouk F, Kergoat L, Mougouin E, Lloyd CR, Ceschia E, Cohard J-M, et al. Response of surface energy balance to water regime and vegetation development in a Sahelian landscape. *J Hydrol.* 2009;375:178–89.
25. Kabat P, Dolman AJ, Elbers JA. Evaporation, sensible heat and canopy conductance of fallow savanna and patterned woodland in the Sahel. *J Hydrol.* 1997;188–189:494–515.
26. Culf AD, Allen SJ, Gash JHC, Lloyd CR, Wallace JS. Energy and water budgets of an area of patterned woodland in the Sahel. *Agric For Meteorol.* 1993;66:65–80.
27. Sokpon N, Biaou SH, Ouinsavi C, Hunhyet O. Bases techniques pour une gestion durable des forêts claires du Nord-Bénin: rotation, diamètre minimal d'exploitabilité et régénération. *Bois For Trop.* 2006;287:45–57.
28. Houéto G, Fandohan B, Ouédraogo A, Ago EE, Salako VK, Assogbadjo AE, et al. Floristic and dendrometric analysis of woodlands in the Sudano-Guinean zone: a case study of Belléfoungou forest reserve in Benin. *Acta Bot Gallica.* 2013;159:387–94.
29. Judex M, Thamm H-P, Röhrig J, Schulz O. *Impetus Atlas du Bénin, Résultats de recherche 2000–2007.* Département de Géographie, Université de Bonn, Allemagne; 2009.
30. Mamadou O, Cohard JM, Galle S, Awanou CN, Diedhiou A, Kounouhewa B, et al. Energy fluxes and surface characteristics over a cultivated area in Benin: daily and seasonal dynamics. *Hydrol Earth Syst Sci.* 2014;18:893–914.
31. Nicholson SE. The West African Sahel: a review of recent studies on the rainfall regime and its interannual variability. *ISRN Meteorol.* 2013;2013:1–32.
32. Mallet M, Tulet P, Serça D, Solmon F, Dubovik O, Pelon J, et al. Impact of dust aerosols on the radiative budget, surface heat fluxes, heating rate profiles and convective activity over West Africa during March 2006. *Atmos Chem Phys.* 2009;9:7143–60.
33. Guyot A, Cohard J-M, Anquetin S, Galle S. Long-term observations of turbulent fluxes over heterogeneous vegetation using scintillometry and additional observations: a contribution to AMMA under Sudano-Sahelian climate. *Agric For Meteorol.* 2012;154–155:84–98.
34. Ozer P, Hountondji Y, Niang AJ, Karimoune S, Laminou Manzo O, Salmon M: Désertification au Sahel: historique et perspectives. *Bull Société Géographique Liège.* 2010;54:69–84.
35. Janicot S, Caniaux G, Chauvin F, de Coëtlogon G, Fontaine B, Hall N, et al. Intraseasonal variability of the West African monsoon. *Atmos Sci Lett.* 2011;12:58–66.
36. Lothon M, Saïd F, Lohou F, Campistron B. Observation of the Diurnal Cycle in the Low Troposphere of West Africa. *Mon Weather Rev.* 2008;136:3477–500.
37. Ago EE, Agbossou EK, Galle S, Cohard J-M, Heinesch B, Aubinet M. Long term observations of carbon dioxide exchange over cultivated savanna under a Sudanian climate in Benin (West Africa). *Agric For Meteorol.* 2014;197:13–25.
38. Blanchard M, Peugeot C, Seghier J. Structure et dynamique saisonnière de la végétation sur quatre types de couvert végétal représentatifs de la diversité du bassin versant de la Donga. *HydroSciences Montpellier, Direction Hydraulique, Institut de recherche pour le développement;* 2007. p. 50.
39. Curriel Yuste J, Baldocchi DD, Gershenson A, Goldstein A, Misson L, Wong S. Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Glob Change Biol.* 2007;13:2018–35.
40. Davidson EA, Janssens IA, Luo Y. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q10. *Glob Change Biol.* 2006;12:154–64.
41. Liu HS, Li LH, Han XG, Huang JH, Sun JX, Wang HY. Respiratory substrate availability plays a crucial role in the response of soil respiration to environmental factors. *Appl Soil Ecol.* 2006;32:284–92.
42. Xu L, Baldocchi DD, Tang J. How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature: RAIN, GROWTH, AND RESPIRATION. *Glob Biogeochem Cycles.* 2004; 18:n/a–n/a.
43. Williams CA, Hanan N, Scholes RJ, Kutsch W. Complexity in water and carbon dioxide fluxes following rain pulses in an African savanna. *Oecologia.* 2009;161:469–80.
44. Williams CA, Albertson JD. Soil moisture controls on canopy-scale water and carbon fluxes in an African savanna: Soil moisture controls on fluxes. *Water Resour Res.* 2004; 40:n/a–n/a.
45. Loescher HW, Oberbauer SF, Gholz HL, Clark DB. Environmental controls on net ecosystem-level carbon exchange and productivity in a Central American tropical wet forest. *Glob Change Biol.* 2003;9:396–412.
46. Quansah E, Mauder M, Balogun AA, Amekudzi LK, Hingerl L, Bलिएfnicht J, et al. Carbon dioxide fluxes from contrasting ecosystems in the Sudanian Savanna in West Africa. *Carbon Balance Manag.* 2015;10:1–17.
47. Merbold L, Ardö J, Armeth A, Scholes RJ, Nouvellon Y, De Grandcourt A, et al. Precipitation as driver of carbon fluxes in 11 African ecosystems. *Biogeosciences.* 2009;6:1027–41.
48. Brümmer C, Falk U, Pape H, Szarzynski J, Wassmann R, Brüggemann N. Diurnal, seasonal, and interannual variation in carbon dioxide and energy exchange in shrub savanna in Burkina Faso (West Africa). *J Geophys Res.* 2008;113:1–11.
49. Hanan NP, Kabat P, Dolman AJ, Elbers JA. Photosynthesis and carbon balance of a Sahelian fallow savanna. *Glob Change Biol.* 1998;4:523–38.
50. Friberg T, Boegh E, Soegaard H. Carbon dioxide flux, transpiration and light response of millet in the Sahel. *J Hydrol.* 1997;188–189:633–50.
51. Kutsch WL, Hanan N, Scholes RJ, McHugh I, Kubheka W, Eckhardt H, et al. Response of carbon fluxes to water relations in a savanna ecosystem in South Africa. *Biogeosci Discuss.* 2008;5:2197–235.
52. Aubinet M, Vesala T, Papale D, editors. *Eddy Covariance: A Practical Guide to Measurement and Data Analysis.* Dordrecht: Springer; 2012.
53. Tagesson T, Fensholt R, Guiro I, Rasmussen MO, Huber S, Mbowa C, et al. Ecosystem properties of semiarid savanna grassland in West Africa and its relationship with environmental variability. *Glob Change Biol.* 2015;21:250–64.
54. Yang B, Pallardy SG, Meyers TP, Gu L-H, Hanson PJ, Wullschlegel SD, et al. Environmental controls on water use efficiency during severe drought in an Ozark Forest in Missouri, USA. *Glob Change Biol.* 2010;16:2252–71.
55. Boulain N, Cappelaere B, Ramier D, Issoufou HBA, Halilou O, Seghier J, et al. Towards an understanding of coupled physical and biological processes in the cultivated Sahel—2. Vegetation and carbon dynamics. *J Hydrol.* 2009;375:190–203.
56. Moncrieff JB, Monteny B, Verhoef A, Friberg T, Elbers J, Kabat P, et al. Spatial and temporal variations in net carbon flux during HAPEX-Sahel. *J Hydrol.* 1997;188–189:563–588. [HAPEX-Sahel].
57. Verhoef A, Allen SJ, De Bruin HAR, Jacobs CMJ, Heusinkveld BG. Fluxes of carbon dioxide and water vapour from a Sahelian savanna. *Agric For Meteorol.* 1996;80:231–48.
58. Scanlon TM, Albertson JD. Canopy scale measurements of CO₂ and water vapor exchange along a precipitation gradient in southern Africa. *Glob Change Biol.* 2004;10:329–41.
59. Williams CA, Albertson JD: Contrasting short- and long-timescale effects of vegetation dynamics on water and carbon fluxes in water-limited ecosystems: vegetation controls on dryland fluxes. *Water Resour Res.* 2005;41:n/a–n/a.
60. Ramier D, Boulain N, Cappelaere B, Timouk F, Rabanit M, Lloyd CR, et al. Towards an understanding of coupled physical and biological processes in the cultivated Sahel—1. Energy and water. *J Hydrol.* 2009;375:204–16.
61. Ardö J, Molder M, El-Tahir BA, Elkhidir HAM. Seasonal variation of carbon fluxes in a sparse savanna in semi arid Sudan. *Carbon Balance Manag.* 2008;3:7.
62. Bagayoko F, Yonkeu S, Elbers J, van de Giesen N. Energy partitioning over the West African savanna: multi-year evaporation and surface conductance measurements in Eastern Burkina Faso. *J Hydrol.* 2007;334:545–59.

63. Lhomme J-P, Elguero E. Examination of evaporative fraction diurnal behaviour using a soil-vegetation model coupled with a mixed-layer model. *Hydrol Earth Syst Sci*. 1999;3:259–70.
64. Gentine P, Entekhabi D, Polcher J. The Diurnal Behavior of evaporative fraction in the soil-vegetation-atmospheric Boundary Layer Continuum. *J Hydrometeorol*. 2011;12:1530–46.
65. Gentine P, Entekhabi D, Chehbouni A, Boulet G, Duchemin B. Analysis of evaporative fraction diurnal behaviour. *Agric For Meteorol*. 2004;143:13–29.
66. Farah HO, Bastiaanssen WGM, Feddes RA. Evaluation of the temporal variability of the evaporative fraction in a tropical watershed. *Int J Appl Earth Obs Geoinf*. 2004;5:129–40.
67. Jenerette GD, Scott RL, Huxman TE. Whole ecosystem metabolic pulses following precipitation events. *Funct Ecol*. 2008;22:924–30.
68. Xu L, Baldocchi DD. Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agric For Meteorol*. 2004;123:79–96.
69. Chen S, Lin G, Huang J, Jenerette GD. Dependence of carbon sequestration on the differential responses of ecosystem photosynthesis and respiration to rain pulses in a semiarid steppe. *Glob Change Biol*. 2009;15:2450–61.
70. Veenendaal EM, Kolle O, Lloyd J. Seasonal variation in energy fluxes and carbon dioxide exchange for a broad-leaved semi-arid savanna (Mopane woodland) in Southern Africa. *Glob Change Biol*. 2004;10:318–28.
71. Archibald SA, Kirtan A, Van der Merwe MR, Scholes RJ, Williams CA, Hanan N. Drivers of inter-annual variability in Net ecosystem exchange in a semi-arid savanna ecosystem, South Africa. *Biogeosciences*. 2009;6:251–66.
72. Saunders MJ, Kansime F, Jones MB. Agricultural encroachment: implications for carbon sequestration in tropical African wetlands. *Glob Change Biol*. 2012;18:1312–21.
73. Delon C, Galy-Lacaux C, Adon M, Lioussé C, Serça D, Diop B, Akpo A. Nitrogen compounds emission and deposition in West African ecosystems: comparison between wet and dry savanna. *Biogeosciences*. 2012;9:385–402.
74. Saxton JE, Lewis AC, Kettlewell JH, Ozel MZ, Gogus F, Boni Y, et al. Isoprene and monoterpene measurements in a secondary forest in northern Benin. *Atmos Chem Phys*. 2007;7:4095–106.
75. Youssouf I, Lawani M. Les sols béninois: classification dans la base de référence mondiale. 2000.
76. Padonou EA, Assogbadjo AE, Bachmann Y, Sinsin B. How far bowalization affects phytodiversity, life forms and plant morphology in Sub-humid tropic in West Africa. *Afr J Ecol*. 2012;51:255–62.
77. Giertz S, Junge B, Diekrüger B. Assessing the effects of land use change on soil physical properties and hydrological processes in the sub-humid tropical environment of West Africa. *Phys Chem Earth Parts ABC*. 2005;30:485–96.
78. Kaptue Tchuente AT, Roujean J-L, Faroux S. ECOCLIMAP-II: An ecosystem classification and land surface parameters database of Western Africa at 1 km resolution for the African Monsoon Multidisciplinary Analysis (AMMA) project. *Remote Sens Environ*. 2010;114:961–76.
79. Mayaux P, Massart M, Belward AS. European Commission, Joint Research Centre: A Land Cover Map of Africa = Carte de l'occupation Du Sol de l'Afrique. Luxembourg: EUR-OP; 2003.
80. Aubinet M, Chermanne B, Vandenhaute M, Longdoz B, Yernaux M, Laitat E. Long term carbon dioxide exchange above a mixed forest in the Belgian Ardennes. *Agric For Meteorol*. 2001;108:293–315.
81. Moureaux C, Debacq A, Bodson B, Heinesch B, Aubinet M. Annual net ecosystem carbon exchange by a sugar beet crop. *Agric For Meteorol*. 2006;139:25–39.
82. Kolle O, Rebmann C. EDDYSOFT by meteoools: Documentation of Eddy Covariance Software. 2009.
83. Foken T, Wichura B. Tools for quality assessment of surface-based flux measurements. *Agric For Meteorol*. 1996;78:83–105.
84. Wohlfahrt G, Anfang C, Bahn M, Haslwanter A, Newesely C, Schmitt M, et al. Quantifying nighttime ecosystem respiration of a meadow using eddy covariance, chambers and modelling. *Agric For Meteorol*. 2005;128:141–62.
85. Falge E, Baldocchi D, Olson R, Anthoni P, Aubinet M, Bernhofer C, et al. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agric For Meteorol*. 2001;107:43–69.
86. Seghier J, Vescovo A, Padel K, Soubie R, Arjounin M, Boulain N, et al. Relationships between climate, soil moisture and phenology of the woody cover in two sites located along the West African latitudinal gradient. *J Hydrol*. 2009;375:78–89.
87. Gilmanov TG, Wylie BK, Tieszen LL, Meyers TP, Baron VS, Bernacchi CJ, et al. CO₂ uptake and ecophysiological parameters of the grain crops of midcontinent North America: Estimates from flux tower measurements. *Agric Ecosyst Environ*. 2013;164:162–75.
88. Gilmanov TG, Soussana JF, Aires L, Allard V, Ammann C, Balzarolo M, et al. Partitioning European grassland net ecosystem CO₂ exchange into gross primary productivity and ecosystem respiration using light response function analysis. *Agric Ecosyst Environ*. 2007;121:93–120.
89. Stoy PC, Katul GG, Siqueira MBS, Juang J-Y, Novick KA, Uebelherr JM, et al. An evaluation of models for partitioning eddy covariance-measured net ecosystem exchange into photosynthesis and respiration. *Agric For Meteorol*. 2006;141:2–18.
90. Wohlfahrt G, Bahn M, Haslwanter A, Newesely C, Cernusca A. Estimation of daytime ecosystem respiration to determine gross primary production of a mountain meadow. *Agric For Meteorol*. 2005;130:13–25.
91. Lasslop G, Reichstein M, Papale D, Richardson AD, Arneeth A, Barr A, et al. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: critical issues and global evaluation: separation of net into GPP and Reco. *Glob Change Biol*. 2010;16:187–208.
92. Falge E, Baldocchi D, Tenhunen J, Aubinet M, Bakwin P, Berbigier P, et al. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agric For Meteorol*. 2002;113:53–74.
93. Aubinet M, Heinesch B, Longdoz B. Estimation of the carbon sequestration by a heterogeneous forest: Night flux corrections, heterogeneity of the site and inter-annual variability. *Glob Change Biol*. 2002;8:1053–71.
94. Richardson AD, Hollinger DY. A method to estimate the additional uncertainty in gap-filled NEE resulting from long gaps in the CO₂ flux record. *Agric For Meteorol*. 2007;147:199–208.
95. Neftel A, Spirig C, Ammann C. Application and test of a simple tool for operational footprint evaluations. *Environ Pollut*. 2008;152:644–52.
96. Kormann R, Meixner FX. An analytical footprint model for non-neutral stratification. *Bound Layer Meteorol*. 2001;99:207–24.
97. Keenan TF, Hollinger DY, Bohrer G, Dragoni D, Munger JW, Schmid HP, et al. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature*. 2013;499:324–7.
98. Baldocchi DD, Verma SB, Rosenberg NJ. Water use efficiency in a soybean field: influence of plant water stress. *Agric For Meteorol*. 1985;34:53–65.

Submit your manuscript to a SpringerOpen® journal and benefit from:

- Convenient online submission
- Rigorous peer review
- Immediate publication on acceptance
- Open access: articles freely available online
- High visibility within the field
- Retaining the copyright to your article

Submit your next manuscript at ► springeropen.com

Chapitre 6 (Article 4)

30 **Chapitre 6 : Response of CO₂ fluxes and productivity to water relations in two**
31 **contrasting ecosystems in northern Benin (West Africa)**

32

33

34 Expedit Evariste AGO^{1, 2, 3*}, Euloge Kossi AGBOSSOU², Jean-Martial COHARD^{4, 5, 6}, Sylvie
35 GALLE^{4, 5, 6} and Marc AUBINET¹

36

37

38 ¹ Axe Exchange Ecosystems-Atmosphere, Department of Biosystem Engineering (BIOSE),
39 University of Liege, Gembloux Agro Bio Tech, 8, avenue de la Faculté, B-5030 Gembloux,
40 Belgium

41

42 ² Laboratoire d'Hydraulique et de Maîtrise de l'Eau, Faculté des Sciences Agronomiques (FSA),
43 Université d'Abomey-Calavi (UAC), BP 2819 Cotonou, Bénin

44

45 ³ Association pour l'Agriculture et le Développement Durable (A2D), 03 BP 3589 Cotonou, Bénin

46

47 ⁴ Univ. Grenoble Alpes, LTHE, F-38000 Grenoble, France

48

49 ⁵ CNRS LTHE, F-38000 Grenoble, France

50

51 ⁶ IRD, LTHE, -38000 Grenoble, France

52

53 * Corresponding author: eeago@doct.ulg.ac.be ; Tel: +32 81 62 24 90 ; Fax: +32 81 62 24 39

54 **Key message**

55

- 56 • CO₂ fluxes were measured during 18 months in a forest and a savannah in northern
- 57 Benin.
- 58 • Higher values of carbon fluxes were found during the wet season at each site.
- 59 • A strong dependency of carbon fluxes on water relations was found in two contrasting
- 60 sites.
- 61 • The forest sequestered 640 ± 50 and the savannah 190 ± 40 g C m⁻² yr⁻¹.

62

63 **Abstract**

64

65 **Context:** In West Africa, the main mechanisms or factors governing the dynamics of
66 ecosystems, especially the dynamics of the carbon fluxes and productivity, still remain less
67 known. This study reports the carbon fluxes over two contrasting ecosystems, notably a
68 protected forest (Lat 9.79 °N, Long 1.72 °E, Alt: 414 m) and a cultivated savannah (Lat
69 9.74 °N, Long 1.60 °E, Alt: 449 m) in northern Benin. The two sites were among those
70 equipped by the AMMA-CATCH observatory and Ouémé 2025 project.

71

72 **Aims:** Flux data were analyzed at the daily and seasonal scales in order to understand their
73 controlling variables. We discussed the patterns of CO₂ fluxes and the characteristics of the
74 two ecosystems. The study also focused on the different water usage strategies developed
75 by the two ecosystems since the alternation between dry and wet seasons highly influenced
76 the seasonal dynamics. Finally, the annual carbon sequestration was estimated together
77 with its uncertainty.

78

79 **Methods:** The carbon fluxes were measured during 18 months (July 2008-December 2009)
80 by an eddy-covariance system over two contrasting sites in northern Benin. Fluxes data
81 were computed following the standard procedure. The responses of CO₂ fluxes to the
82 principal climatic and edaphic factors, and the canopy conductance were studied.

83

84 **Results:** A clear CO₂ fluxes response to main environmental factors was observed,
85 however with difference according to the seasons and vegetation types. The ecosystem
86 respiration showed the highest values during the wet season and a progressive decrease
87 from wet to dry periods. Also, the carbon uptake values were high during the wet period,
88 but low during the dry period. However, the CO₂ fluxes for the protected forest were
89 always higher than that for the cultivated savannah within each defined period. This was
90 due to the seasonal changes not only in phenology and physiology, but also to the
91 acclimation to environmental conditions, especially to the soil water availability.

92

93 The water use efficiency was influenced by VPD during the day conditions for two
94 ecosystems. However, the VPD response curve of water usage was relatively constant for
95 the protected forest during the transitional and wet seasons. In contrary, for the cultivated
96 savannah the VPD response decreased about 46 % from transitional dry-wet to wet seasons
97 and remained relatively constant until transitional wet-dry season. The close relationships
98 between the net CO₂ assimilation and the canopy conductance were found for the two
99 ecosystems. This suggests a regulation of the stomata by a partial stomatal closure besides
100 the radiation control. Finally, the forest sequestered at the annual scale 640 ± 50 and the
101 savannah 190 ± 40 g C m⁻² yr⁻¹.

102

103 **Conclusion:** We conclude with a strong relation between the carbon fluxes and water in
104 the two investigated ecosystems. Apart from the radiation control, the stomata also play an
105 important role in the regulation of the CO₂ assimilation in the two ecosystems.

106

107 **Keywords:** Eddy-covariance, CO₂ fluxes, productivity, Ecosystem respiration, Forest,
108 Savannah, Water usage, Benin, West Africa.

109 **1. Introduction**

110

111 In West Africa, the long drought period during the 1970s and 1980s had led to a
112 significant decrease in the annual averages of precipitation which reached 20-40 % of
113 those in previous years (Nicholson 2013; Panthou et al. 2014). This high hydric deficit,
114 which was never known in West Africa in the past , had severe impacts on agricultural
115 activities and vegetation development due likely to its spatial extent and temporal
116 continuity (IPCC 2013). In the West Africa region, the climate is strongly controlled by the
117 West African Monsoon (WAM), but with significant differences related to the variability
118 of precipitation between Sahelian and Sudanian regions as reported by several authors
119 (Lebel et al. 2009; Nicholson 2013). Consequently, most ecosystems (anthropogenic and
120 natural) may be significantly modified in the context of climate change and high
121 population growth in West Africa (IPCC 2013; Ajonina et al. 2014). Few recent networks
122 underlined that the knowledge of carbon exchanges between atmosphere and ecosystems
123 remains very limited in West Africa (Bombelli et al. 2009; Valentini et al. 2014; Grace et
124 al. 2014). In this context, the analyses of photosynthesis and respiration of terrestrial
125 ecosystems could be important to better understand vegetation responses to extreme
126 climatic events as severe droughts or delayed rains. Thus, some investigations on responses
127 of CO₂ fluxes and ecosystems properties to main meteorological, physiological, ecological
128 and anthropogenic factors are necessary. In addition, only a few studies have been reported
129 on long-term CO₂ fluxes and carbon sequestrations in West Africa by several frameworks
130 such as CarboAfrica project and AMMA-CATCH “African Monsoon Multidisciplinary
131 Analysis” and “Couplage de l’Atmosphère Tropicale et du Cycle Hydrologique”
132 observatory, which contributes significantly to the FluxNet network database
133 (<http://fluxnet.ornl.gov>) (Brümmer et al. 2008; Ago et al. 2014, 2015; Tagesson et al. 2015;
134 Quansah et al. 2015). Our study analyzed the CO₂ fluxes that were measured over a
135 cultivated savannah and a protected forest under a Sudanian climate in northern Benin.
136 These two sites were installed by the national Ouémé 2025 project and the AMMA-
137 CATCH observatory.

138 The carbon fluxes were analyzed in terms of the net ecosystem exchange (NEE),
 139 ecosystem respiration (ER) and gross primary productivity (GPP). In particular, their
 140 different responses to the environmental changes were investigated from July 2008 to
 141 December 2009 in the two ecosystems in northern Benin. We discussed the patterns of
 142 carbon fluxes, productivity, water relations and the main factors characterizing the two
 143 sites period by period. In doing so, the following questions were addressed: a) How did
 144 carbon fluxes (NEE, GPP, ER) for the two contrasting ecosystems vary from daily to
 145 seasonal time-scales? b) How did the main differences in the physiological, phenological,
 146 climatic and edaphic factors contribute to their temporal and spatial variabilities? c) What
 147 was the annual carbon sequestration of each site with its uncertainty?

148

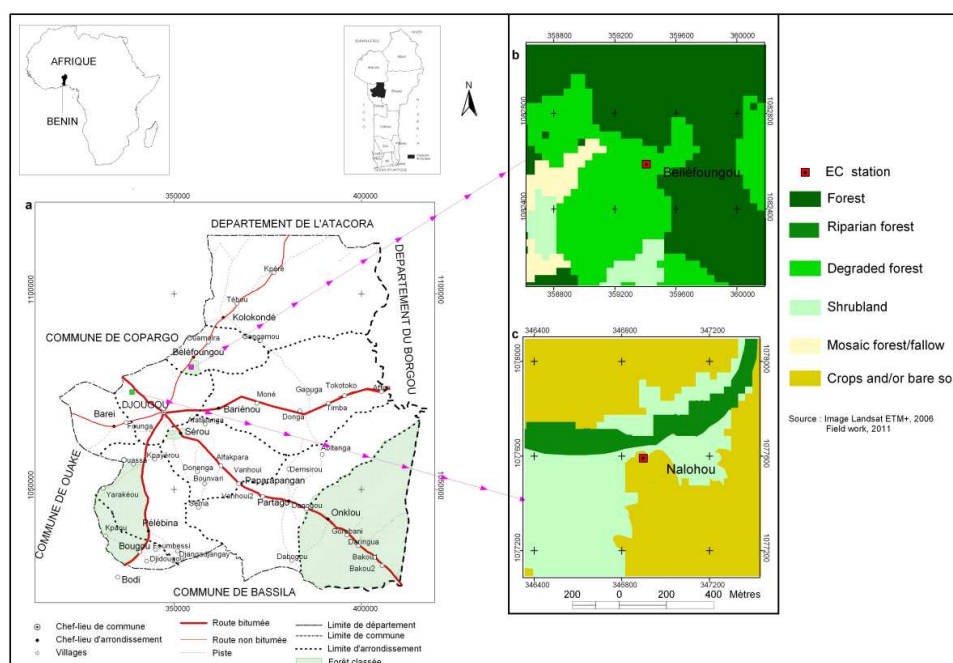
149 2. Materials and methods

150

151 2.1. Description of the two studied sites

152 The two contrasting sites are located at Nalohou and Bellefoungou villages in Djougou
 153 district in Benin (Fig. 1).

154



155

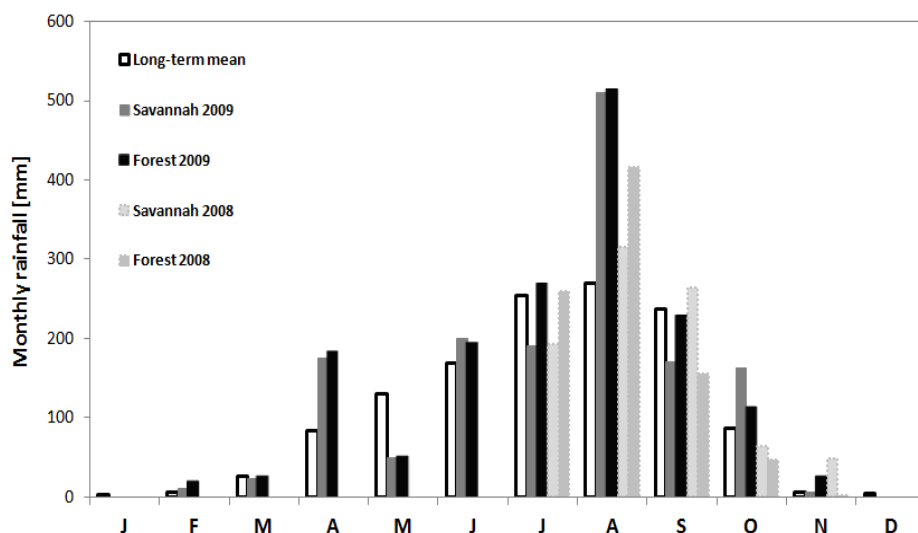
156 **Fig. 1** Location of two studied eddy-covariance sites and their land use distributions on 1 km² area
 157 around the tower: a) in West Africa b) Forest (Bellefoungou) and c) Savannah (Nalohou).

158 They were a cultivated Savannah (9.74°N, 1.60°E, 449 m) and a Forest reserve (9.79°N,
 159 1.72°E, 414 m). Fig. 2 displays some views of the two sites during dry and wet seasons.



160
 161 **Fig. 2** View of both ecosystems during dry (below) and wet seasons (above): Savannah (a-b) and
 162 Forest (c-d).

163
 164 The regional annual rainfall ranged between 1100 and 1500 mm from 1950 to 2009, with
 165 an average of 1303 mm (Guyot et al. 2012) and more than 75 % concentrated from May to
 166 September (Fig. 3).



167
 168 **Fig. 3** Long term monthly averages of rainfall at Djougou district in northern Benin and those
 169 during 2008/2009 years at both investigated sites.

170 However, on the basis of the cumulated amounts the rainfall regime is characterized not
171 only by a distribution along seasons, but also by a significant inter-annual variability.
172 During 2009, while the forest site received 1625 mm of precipitation, an average of 1495
173 mm of the rain was recorded at the savannah site. Near the surface soils of the two sites are
174 a Luvisol skeleta chromic (FAO classification) composed of 4-6 % clay, 20-22 % sand and
175 74-75 % silt (Youssouf and Lawani 2000). However, a large variability of the soils was
176 observed in the deeper layers within each site covering all the ranges between Loamy-
177 sandy to clay soils. In Djougou district, a surface layer of 1-3 m was vertically observed
178 followed by an alterite zone of 10-20 m (Faure and Volkoff 1998). For the two sites,
179 during the wet season the water table closes always from the ground surface (2-3 m), but
180 does not exceed a depth of 6-10 m during the dry season (Séguis et al. 2011). The
181 savannah site vegetation is relatively heterogeneous. This heterogeneity can have an
182 impact on the seasonal variability of the carbon fluxes. Indeed, the contrasted seasonal
183 climatic conditions seem to correspond to different wind directions and then to different
184 footprints (Ago et al., 2014). However, the wind speeds rarely exceed 3 m s^{-1} at the two
185 sites. The two sites have been studied by several authors: Ago et al. (2014) analyzed the
186 carbon fluxes over the cultivated savannah, while Mamadou et al. (2014) and (Guyot et al.
187 2009, 2012) studied the energy and water vapor fluxes. For the protected forest site, only
188 the fluxes of the energy and water vapor have been investigated by Mamadou (2014).
189 For the cultivated savannah site, the trees density was specifically low (~ 40 trees/ha) with
190 13.6 m as the average tree height. First, the trees that were in the footprint areas were
191 located further than 100 m. Fifty six (56) dominant vegetation species were identified in
192 the wet season (September 2010) around the flux tower on 1 km^2 area for the herbs (mostly
193 C4 plants), the trees (mostly C3 plants) and the crops (C3 and C4 plants). During the dry
194 seasons, while the net CO_2 fluxes were mainly covered in the daytime by the sparse crops
195 and few perennial herbs (96 %) with weakly sparse woody species (4 %), in the nighttime,
196 the impact of the savannah area was more important on the measured fluxes (43 %) and
197 that of the bare soil with sparse crops that were 57 % (Ago et al. 2014). During the wet
198 periods, the CO_2 fluxes were largely affected mainly by the crops and herbs (77 %) and the
199 sparse shrubs/trees (23 %). The slope was 2 % in a South-North direction.

200 The protected forest vegetation has also been described by other authors such as Blanchard
201 et al. (2007) and Houéto et al. (2013). In fact, its total area was estimated at 709 ha while it
202 was 1300 ha in 1943 when the “reserve” status was given. The ecosystem was composed
203 of one hundred and fifty nine (159) species identified (trees, shrubs and herbs), and the
204 woody strata was mostly dominated by species such as *Isoberlinia spp* and *Vitellaria*
205 *paradoxa* (Houéto et al. 2013). The average tree density (of diameter at breast height, i.e.
206 dbh > 10 cm) was found between 321 and 338 trees/ha. The highest tree was 15 m high
207 with the canopy covering approximately 60-80 % of the total soil area (Ago et al., pers.
208 com.). Four main vegetation types were identified on the basis of the Landsat TM scenes
209 acquired in 2006 (Fig. 1b): forest (56 %), degraded forest (29 %), shrubland (7 %) and
210 mosaic forest/fallow (8 %). Nevertheless, the measured fluxes were always affected by the
211 trees and shrubs (mostly C3 plants) within the forest during the wet and dry seasons. In
212 recent years, the site has been more and more subjected to strong human pressures. The
213 slope was 2.5 % in a West-East direction.

214

215 **2.2. Measurement system**

216

217 **2.2.1. CO₂ fluxes measurements**

218

219 Continuous CO₂ flux measurements were performed using an eddy-covariance system
220 installed above the protected forest and cultivated savannah. The two sites are located
221 approximately 15 km apart from each other. The wind velocity was measured with a
222 tridimensional sonic anemometer (CSAT-3, Campbell Scientific Instruments, Logan, Utah,
223 United State) placed above the canopy at a height of 18 m and 4.95 m above the ground
224 for the forest and savannah sites, respectively. The sonic anemometer was coupled with an
225 infrared gas analyzer open path (Licor 7500, Inc., Lincoln, Nebraska, United State) which
226 measured the H₂O and CO₂ concentrations. The two gas analyzers were factory calibrated
227 every two years. More information on this set up can be found in Ago et al. (2014). The
228 CO₂ fluxes which were treated in this study were measured during eighteen months, from
229 1st July 2008 to 31st December 2009.

230 *2.2.2. Climatic and environmental measurements*

231

232 A meteorological station was also installed since 2005 and measured the atmospheric
233 pressure, wind speed, wind direction, air temperature and humidity (Vaisala WXT 510
234 weather station, Vaisala Oyp, Helsinki, Finland) at 5 m and 2 m height at the forest and
235 savannah, respectively. Some extra-temperature (HMP45C, Vaisala) and wind
236 measurements (Vaisala wind monitor) were available at 18 m height at the forest site.
237 Other variables like soil temperature (107 Temperature Probe, Campbell Scientific
238 Instruments (CSI), Logan, Utah, United State) were also measured at 10 and 30 cm depth,
239 four-components radiation (CNR1 radiometer Kipp and Zonen, Delft, the Netherlands) at a
240 height of 2 m (savannah) and 18 m (forest), soil moisture at 10 and 30 cm depth vertically
241 (CS616 probes, Volumetric water reflectometer, Campbell Scientific Instruments, Logan,
242 Utah, United State). The rainfall (Weighing precipitation gauge, OTT, Hydrometry Ltd.,
243 Dublin, Ireland) was recorded at a height of 1.2 m. All these variables were sampled at 30s
244 time step and were averaged at half hour scale. The photosynthetic photon flux density (Q ,
245 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was estimated as twice the global radiation (R_g , W m^{-2}) (Scanlon and
246 Albertson 2004; Boulain et al. 2009; Ago et al. 2014, 2015). The CO_2 fluxes and
247 meteorological conditions data were also available during eighteen months, from 1st July
248 2008 to 31st December 2009. Annually, the radiation sensors were calibrated by a
249 comparison with the standard sensors (CGR4 and CMP21 Kipp and Zonen, Delft, The
250 Netherlands).

251

252 Main species dominating vegetation were inventoried on 1 km^2 area around the two flux
253 towers during the wet season with the height of the herbs monitored only at the savannah
254 site. The dominant species were defined as those most abundant in coverage and density.
255 The leaf Area Index (LAI) time series was obtained by a combination of the satellite LAI
256 products (SEVIRI) and in situ measurements. More details on the LAI estimation method
257 can be found in Ago et al. (2014) and Mamadou et al. (2014).

258 **2.3. Data treatment, analysis and uncertainty evaluation**

259

260 Half-hourly corrected flux NEE were calculated by the equation (1) below as the algebraic
261 sum of the turbulent flux (F_{CO_2}) measured by the eddy-covariance system and the CO_2
262 storage flux change in the air below the measurement point, considering the additional
263 terms negligible (Aubinet et al. 2001). The storage flux was computed using a single
264 measurement point of the CO_2 concentration at a height of 18 (forest) and 4.95 m
265 (savannah) as applied in several studies in the Africa region by several authors (Archibald
266 et al. 2009; Merbold et al. 2009; Ago et al. 2014, 2015).

267

$$268 \quad NEE = F_{CO_2} + \frac{1000 * \Delta CO_2 * h_m}{\Delta t} \quad (1)$$

269

270 where F_{CO_2} is the flux measured by the eddy-covariance system ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ΔCO_2 the
271 difference in the CO_2 concentrations (mmol m^{-3}) measured between time t_0 and t_1 , Δt the
272 time step of 1800 s, h_m the sonic anemometer height and the factor 1000 converts 1 mmol
273 into μmol .

274

275 All these data were computed following the standard Carboeurope procedure of the
276 treatment of the eddy-covariance fluxes (Aubinet et al. 2012) with the classical corrections
277 (despiking, high frequency losses, double rotation, WPL). Flux data recorded during the
278 rainy events and the half-hour following the rains were excluded from the analysis. The
279 stationary tests (Foken and Wichura 1996) were applied following three quality levels as
280 Ago et al. (2014). In order to remove the nighttime fluxes during the periods of the low
281 turbulence, the u_* -filtering criterion was applied as in several studies (Aubinet et al.,
282 2012). We used the evolution of the averages nighttime fluxes following the u_* classes
283 (Merbold et al. 2009; Ago et al. 2014). For $u_* < 0.1 \text{ m s}^{-1}$, the nighttime fluxes were
284 rejected because they depended on the turbulence and led to an underestimation. For $u_* >$
285 0.1 m s^{-1} , the nighttime fluxes were stables and the threshold of 0.10 m s^{-1} was fixed for the
286 two sites as per other authors for similar African sites (Archibald et al. 2009; Boulain et al.
287 2009; Merbold et al. 2009; Ago et al. 2014, 2015).

288 In the following development, we will consider that a negative net ecosystem exchange
289 (NEE) expresses that the fluxes are downward (i.e. dominated by the photosynthesis) while
290 the positive values correspond to the upward exchanges (i.e. respiration is dominating).

291

292 In order to firstly obtain the seasonal and annual cumulated estimates of the net CO₂
293 exchanges and to secondly discriminate ER and GPP, the half-hour net fluxes were gap-
294 filled. We used the parameterizations to describe the fluxes responses to the main
295 meteorological and edaphic driving factors as applied by several authors in Africa
296 (Merbold et al. 2009; Ago et al. 2014, 2015; Tagesson et al. 2015; Quansah et al. 2015).
297 They were different for the daytime and nighttime fluxes. For the measurement period, the
298 amount of the gaps due to the eddy-covariance technique failures or weather conditions
299 was 49 and 45 % for forest and savannah, respectively. These amounts of the data gap-
300 filled were higher than 39 and 41 % found on the half-hourly data by Sjöström et al. (2009)
301 and Archibald et al. (2009), respectively. However, Papale et al. (2006) underlined that 20-
302 60 % of the data measured by an eddy-covariance technique was rejected by the different
303 quality filters applied. We used the Misterlich equation, Eq.(2) to describe the daytime
304 fluxes responses as a function of the photosynthetic photon flux density (Q) (Aubinet et al.
305 2001) taking into account the SWC influence through a simple linear function expressed
306 by Eq. (3) as obtained by Ago et al. (2014):

307

$$308 \quad NEE = -[A_{max} + ER_d] * \left[1 - \exp \left\{ \frac{-\alpha Q}{(A_{max} + ER_d)} \right\} \right] + ER_d \quad (2)$$

309

310 Where *NEE* is the net ecosystem exchange ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), *Q* the photosynthetic photon
311 flux density ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) with three parameters characterizing the model: *ER_d*, the dark
312 respiration ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); α , the quantum light efficiency ($\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$) and *A_{max}*, the
313 *NEE* at the light saturation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The latter varies with the soil water content
314 (SWC) ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) following Eq. (3) where *A_o* is a constant ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) related to the light-
315 response characteristics of the vegetation.

316

$$317 \quad A_{max} = A_o * SWC \quad (3)$$

318 These parameters were deduced monthly from the data by fitting the non-linear equation,
319 Eq. (2) using the Levenberg-Marquardt algorithm with Matlab software (R2010b version,
320 the Mathworks, Natick, USA). This Eq. (2) saturates at higher Q and leads to more realistic
321 values of the net CO₂ uptake at the light saturation compared to the classical rectangular
322 hyperbola one (Michaelis and Menten 1913). Therefore, Aubinet et al. (2001) did not
323 recommend the classical equation of Michaelis-Menten underlining that the deduced
324 values of NEE at the light saturation and quantum light efficiency by the latter were higher
325 of 30 and 20 %, respectively than those given by Eq. (2), while the estimated values for
326 ER_d were not found to be significantly different.

327

328 As the range variability of the daily average temperature for the two sites was relatively
329 low (< 10°C) and the seasonality of the dry periods was clearly marked, ER was not
330 expected to depend on the temperature. We used therefore only SWC at 10 cm depth to
331 predict the ecosystem respiration (nighttime and daytime) at half-hour scales for both
332 ecosystems (Williams and Albertson 2004; Curiel Yuste et al. 2007; Williams et al. 2009).
333 This dependence with the SWC at 10 cm depth was fitted for the two sites using the half-
334 hourly nighttime fluxes measured ($u_* > 0.1 \text{ m s}^{-1}$) by Eq. (4) which expresses a sigmoidal
335 function proposed by Ago et al. (2014):

336

$$337 \quad ER = a * [1 - \text{Exp}(-b * (\text{SWC})^2)] \quad (4)$$

338

339 where a is the maximal ER ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and b a parameter characterizing the site
340 controlling the sigmoid slope and ER the ecosystem respiration measured at half-hour scale
341 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). These two parameters were determined fitting the Eq. (4) using the whole
342 nighttime fluxes data filtered for the whole measurements period.

343

344 The leaf stomata play an important role in the exchanges atmosphere-vegetation by a
345 physiological control (Collatz et al. 1991). Therefore, in order to analyze the main factors
346 affecting the transfers atmosphere-ecosystems of the CO₂ and water vapor, the canopy
347 conductance, g_c (mm s^{-1}) was estimated assuming the big-leaf hypothesis (Monteith and
348 Unsworth 2013) and the inverting Penman-Monteith equation (Eq. 5) for the whole dry

349 days at radiation saturation conditions ($Q > 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) during the entire flux
350 measurements period as described by Aubinet et al. (2001):

351

$$352 \quad g_c = \left[r_a \left(\frac{\Delta}{\gamma} \left(\frac{(R_n - G)}{LE} - 1 \right) - 1 \right) + \frac{\rho_a (VPD) \varepsilon}{E} \right]^{-1} \quad (5)$$

353

354 where Δ is the slope of the saturation curve (Pa K^{-1}), γ the psychrometer constant (Pa K^{-1}),
355 ρ_a the air density (kg m^{-3}), VPD the vapor pressure deficit (kPa), ε the ratio of the
356 molecular weights of water and dry air, P_a the atmospheric pressure (kPa), LE the latent
357 heat flux (W m^{-2}), R_n the net radiation (W m^{-2}), G the ground heat flux (W m^{-2}), E the
358 water vapor flux ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and r_a the aerodynamic resistance (s m^{-1}).

359

360 The aerodynamic resistance was deduced from the turbulence measurements by Eq. (6)
361 below as obtained by Mamadou et al. (2014) and Mamadou (2014) for the two investigated
362 sites:

363

$$364 \quad r_a = \frac{u}{u_*^2} \frac{\varphi m}{\varphi H} \quad (6)$$

365

366 where u is the average wind speed (m s^{-1}), u_* the friction velocity (m s^{-1}), and φm and φH
367 are the Businger-Dryer stability functions (Businger et al. 1971).

368

369 The ground heat flux was derived from the soil temperature and soil water content profiles
370 using the harmonic method for these two studied sites as per other authors (Guyot et al.
371 2009; Mamadou et al. 2014; Mamadou 2014). This approach is based on the heat diffusion
372 coefficient estimated from the soil temperature at two depths. The thermal conductivity
373 was computed by using the measured soil water content and the volumetric heat capacity
374 of the soil and water. More details for this method can be found in Guyot et al. (2009).

375

376 In drier tropical regions, the water availability appeared primary for the growth or survival
377 of the plants, and better assessing the ecological responses to the global changes (Seghieri
378 et al. 2009; Walther 2010). At the leaf level, the instantaneous water use efficiency (WUE)

379 quantifies the rate of the carbon uptake per unit of the water lost. At the field scale, it
380 appears difficult to measure directly the photosynthesis and transpiration rates for the
381 whole canopy or ecosystem (Baldocchi 1994). Therefore, the estimated WUE was defined
382 in this study as the ratio of the absolute value of the net carbon uptake NEE and the net
383 evapotranspiration E as used in other studies by several authors worldwide (Baldocchi et
384 al. 1985; Baldocchi 1994; Verhoef et al. 1996; Moncrieff et al. 1997; Scanlon and
385 Albertson 2004; Boulain et al. 2009; Keenan et al. 2013; Ago et al. 2014, 2015).
386 Especially, the WUE was used here for better understanding and comparison of the water
387 status of the two contrasting ecosystems during the photosynthetic carbon uptake
388 (Williams and Albertson 2004; Yang et al. 2010; Medlyn and De Kauwe 2013). The
389 sensitivity to the dry periods of the water usage was evaluated using a VPD-curve response
390 to the WUE within each of the four defined periods following the non-linear equation, Eq.
391 (7):

392

$$393 \quad WUE = WUE_{max} * (1 + w * VPD)^{-1} \quad (7)$$

394

395 Where WUE_{max} is a theoretical maximum WUE [$\text{mmol C. (mol H}_2\text{O)}^{-1}$] occurring when the
396 VPD (kPa) is zero and w is an empirical coefficient measuring the sensitivity of the WUE
397 to VPD. Both parameters depend on the characteristics of the vegetation. In this study, the
398 WUE_{max} was fixed to 8 $\text{mmol C. [mol (H}_2\text{O)}^{-1}]$ for the two ecosystems in order to
399 determine the coefficient w and make a relevant comparison. The seasonal course of w
400 was used to compare the WUE responses for the two ecosystems to the environmental
401 conditions changes, notably the drought.

402

403 The daytime fluxes gaps were filled using Eq. (2) and (3) as applied by Ago et al. (2014).
404 NEE was partitioned into its two main components, gross primary productivity (GPP) and
405 ecosystem respiration (ER). The Reichstein et al. (2005) approach was used and the total
406 uncertainty was computed as per Ago et al. (2014).

407 **2.4. Different periods considered**

408

409 The comparison of the two sites was mainly based on the annual vegetation development
410 in response to the climatic and edaphic conditions changing, themselves depending on two
411 main seasons (dry and wet). In this study, we preferred to use four periods as proposed by
412 Franquin (1969) within the inter-tropical regions which were based on the water balance.
413 In addition, most annual herbs appear usually in May, grow during the wet season and
414 reach their yearly maximum height in October when they are also senescent. In order to
415 take into account this physiological pattern of the annual herbs, we defined the four
416 following periods for making a relevant comparison between two sites:

- 417 - Period I : from December to March (dry period) of 121 days ;
- 418 - Period II: from April to May (transition dry to wet period) of 61 days ;
- 419 - Period III: from June to September (Wet period) of 122 days ;
- 420 - Period IV: from October to November (transition wet to dry period) of 61 days.

421 **3. Results**

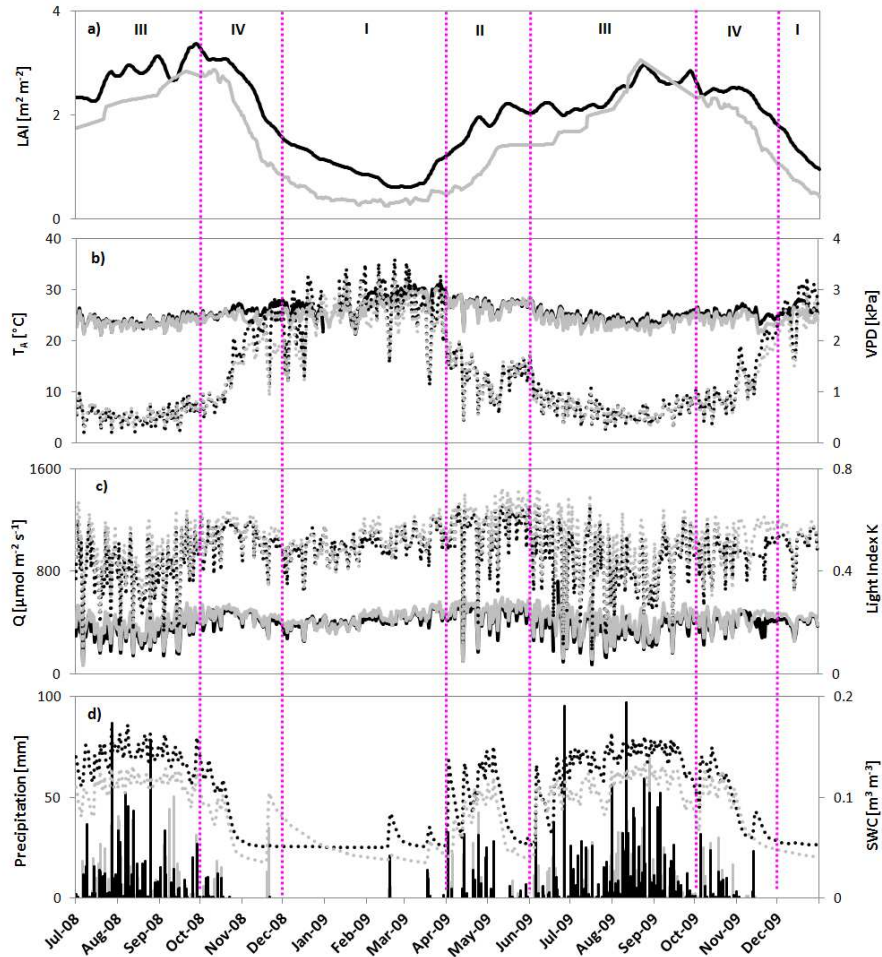
422

423 **3.1. Micro-meteorological conditions**

424

425 The mean climatic conditions at the two sites were summarized in Table 1 and Fig. 4.
426 Overall, the period I and II were characterized by higher radiation (Q), higher air
427 temperature (T_A), higher vapor pressure deficit (VPD) and lower soil water content (SWC)
428 at 10 cm depth. Compared to period II, the relative lower radiation during period I can be
429 mostly explained by an available radiation in the atmosphere top and peaks are associated
430 with Harmattan events which transport the aerosols to the West Africa region (Nicholson
431 2013; Mamadou et al. 2014; Quansah et al. 2015). During the drought periods (I and II),
432 the isolated rainy events occurred (first one of April), ~ 20 % of the rainy days were
433 observed with more or less 17-18 % of the 2009 annual rainfall (Table 1 and 4). Period III
434 was marked by the lowest Q, lowest T_A , lowest VPD and highest SWC (Table 1). Most of
435 the rainfall was usually concentrated during this period (> 70 % of the annual amount) with
436 ~ 66 % of the total rainy days. During period IV, a significant increase was observed in T_A

437 and VPD time series which corresponds to the severe decrease of the rainfall and SWC that
 438 indicates the installation of the next dry season. The daily SWC average at 10 cm depth
 439 remained below $0.03\text{-}0.05\text{ m}^3\text{ m}^{-3}$ until the end of March (Fig. 4c).
 440



441
 442
 443
 444
 445
 446
 447

Fig. 4 Seasonal variation of relevant meteorological variables with vegetation growth from 1st July 2008 to 31st December 2009 at both sites: Daily average of (a) Leaf Area Index (LAI), (b) Vapor pressure deficit (VPD) and Air temperature (T_A), (c) Photosynthetic photon flux density (Q) and Light index (K) and (d) Precipitation and Soil water content (SWC) at 10 cm depth. Forest (black color) and Savannah (grey color). The vertical pink discontinuous line indicate the periods I to IV.

448 **Table 1** Evolution of the average meteorological variables: air temperature (T_A), photosynthetic photon flux density (Q), vapor pressure deficit
 449 (VPD), soil temperature (T_S), soil water content (SWC) at 10 cm depth, leaf index area (LAI) and cumulated rainfall during each period
 450 of vegetation growth at the two sites. The uncertainties are the 95 % confidence intervals

Ecosystems	T_A [°C]		Rainfall [mm]		Q [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]		VPD [kPa]		T_S [°C]		SWC [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]		LAI [$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$]	
	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S
Period I	27.6 ± 0.3	26.3 ± 0.3	46.8	32.7	411.0 ± 8.2	424.9 ± 9.0	2.7 ± 0.1	2.4 ± 0.1	29.8 ± 0.3	30.0 ± 0.5	0.05 ± 0.00	0.05 ± 0.00	1.1 ± 0.1	0.5 ± 0.0
Period II	27.1 ± 0.3	26.8 ± 0.4	234.4	224.1	462.2 ± 21.6	496.1 ± 22.3	1.3 ± 0.1	1.4 ± 0.1	30.6 ± 0.4	32.2 ± 0.5	0.10 ± 0.01	0.07 ± 0.01	1.9 ± 0.1	0.8 ± 0.1
Period III	24.1 ± 0.2	23.8 ± 0.2	1203.5	1069.3	349.3 ± 13.8	387.4 ± 13.9	0.6 ± 0.0	0.6 ± 0.0	26.9 ± 0.2	27.3 ± 0.2	0.14 ± 0.00	0.11 ± 0.00	2.6 ± 0.1	2.2 ± 0.1
Period IV	25.6 ± 0.2	24.5 ± 0.2	139.5	169.2	420.8 ± 11.8	446.3 ± 10.4	1.5 ± 0.1	1.3 ± 0.1	27.7 ± 0.2	26.6 ± 0.1	0.09 ± 0.01	0.08 ± 0.01	2.5 ± 0.1	2.0 ± 0.1

451 T_A : Air temperature; T_S : Soil temperature ; VPD: Vapor pressure deficit ; SWC: Soil water content at 10 cm depth ; LAI: Leaf Area Index ; F: Forest ; S: Savannah.

452 Main particularities between the two sites were observed and concerned mostly
453 precipitation and SWC at 10 cm depth. During 2009, a difference of 129 mm was found,
454 forest and savannah sites having received 1624 and 1495 mm, respectively. The rainy days
455 number was 134 for the savannah, but relatively higher than 124 of the forest (Table 4).
456 The seasonal dynamic of the SWC seems similar at the two sites, but the SWC values at 10
457 cm depth for the forest were always slightly higher than those for the savannah with
458 significant differences during the wet than the dry periods (Fig. 4d ; Table 1). This was
459 probably due to the differences between the soil evaporation rates, soil characteristics,
460 deeps infiltration and importance of the runoffs in relation with the vegetation types at the
461 two sites. These results were in accordance with other findings reported between some
462 sites more and less near each other in West Africa by other authors, especially concerning
463 the rainfall regimes (Ago et al. 2005; Boulain et al. 2009; Seghieri et al. 2009; Merbold et
464 al. 2009; Quansah et al. 2015). It appears reasonable to consider both meteorological
465 conditions at the two sites as similar overall.

466

467 *3.2. Diurnal patterns of CO₂ fluxes and driving factors*

468

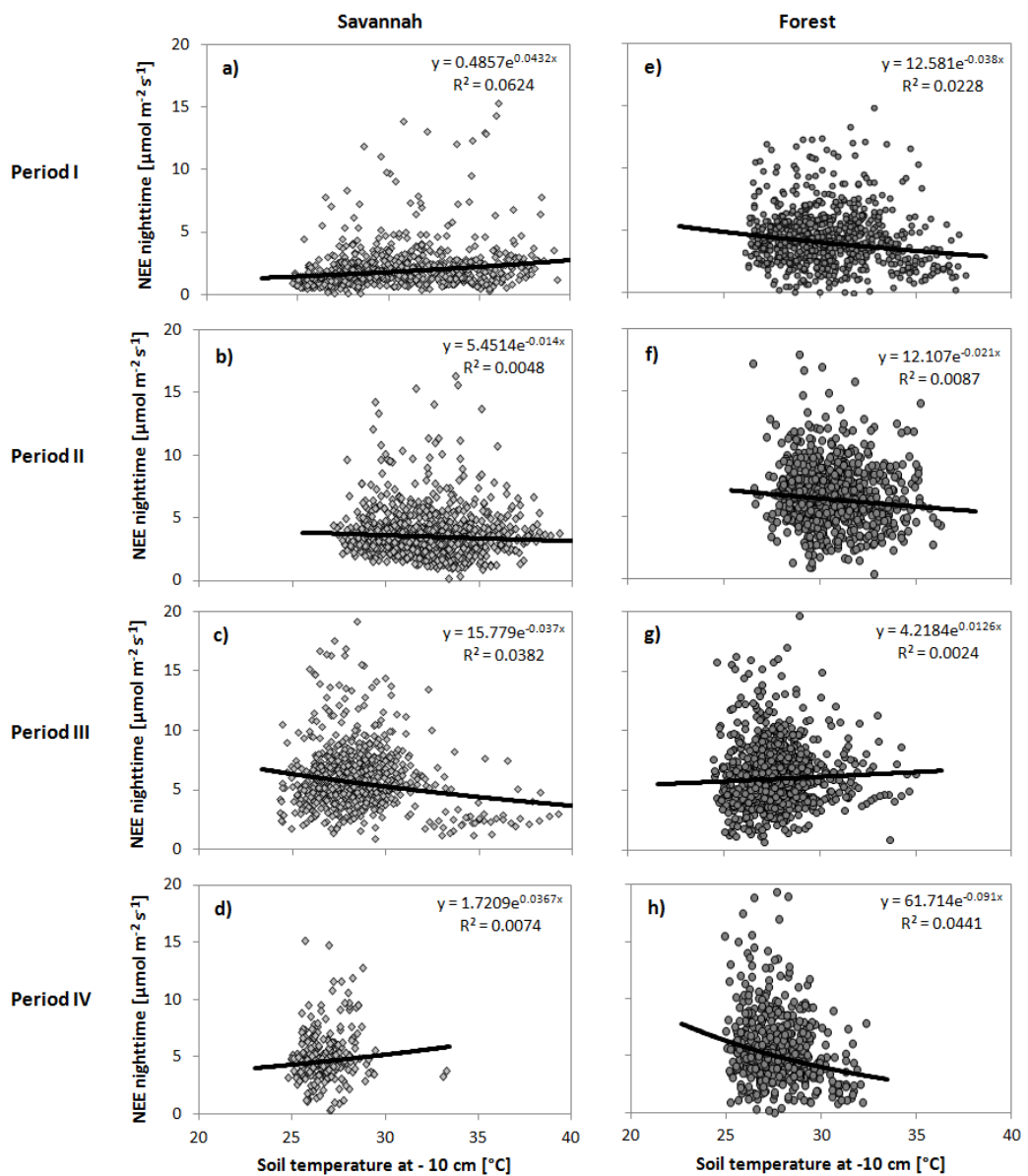
469 The diurnal patterns of NEE during the four periods defined for the two sites (not shown)
470 present a clear classical behavior with the CO₂ assimilation dominating during the day
471 conditions and the respiration occurring only during the night. The net CO₂ uptake was
472 constantly higher at the forest than at the savannah sites. During the dry seasons, the net
473 CO₂ uptake was limited for the savannah and reduced for the forest due to the plants
474 species which were present in the footprint and their own densities for each of the two sites
475 (Ago et al. 2014). The forest respiration was always higher than that of the savannah
476 during the year. For the two sites, the net CO₂ assimilation remained more important
477 during the wet compared to the dry seasons, which was supported by the seasonal
478 evolutions of the LAI values (Fig. 4a ; Table 1). A dissymmetry was observed in the
479 diurnal courses of NEE not only during the dry season, but also during the wet season. This
480 suggests a significant impact of other environmental factors, notably temperature, humidity
481 or vapor pressure deficit. However, this impact can be limited because of the weakness of
482 the dissymmetry. Finally, the maximum values of the daytime averages of NEE within the

483 four defined periods varied from $20.3 \pm 0.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to $28.2 \pm 1.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the
 484 forest and from 2.6 ± 0.2 to $17.6 \pm 0.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the savannah.

485

486 The response of ER to the temperature was analyzed for the two sites by plotting the
 487 nighttime NEE against the soil temperature (T_s) measured at 10 cm depth (Fig. 5). Within
 488 the four periods, no clear relationships were observed between nighttime NEE and T_s .

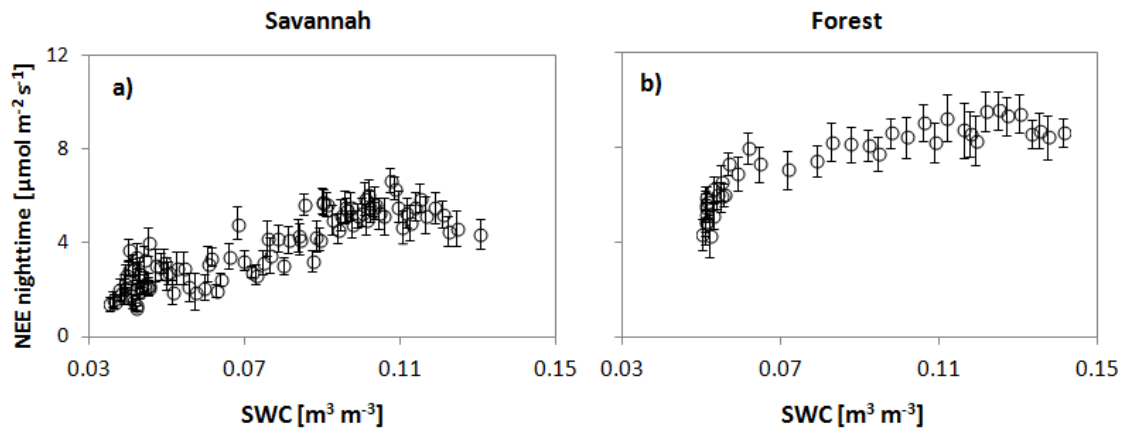
489



490

491 **Fig. 5** Relationships between nighttime NEE and soil temperature at 10 cm depth at both sites
 492 during periods I to IV: Savannah (a-d) and Forest (e-h). Data were filtered.

493 This lack of relationship with the temperature could be due to the numerous reasons.
 494 Firstly, the ER could be insensitive to the range of the temperature variability at the two
 495 sites, especially because the variation of the daily temperature average was low ($< 10^{\circ}\text{C}$).
 496 Secondly, within a given ecosystem there are several sources of the CO_2 emissions, each of
 497 them having its own controlling factors (Davidson et al. 2006a). Thirdly, the seasonality of
 498 the dry periods was clearly marked and therefore the ER relationship with the temperature
 499 could be masked by the response to the SWC (Curiel Yuste et al. 2007). Moreover, a
 500 highly positive significant correlation was found between the nighttime NEE and the soil
 501 water content at both sites (Fig. 6): forest ($R^2 = 0.77$, $p < 0.0001$) and savannah ($R^2 = 0.75$, p
 502 < 0.0001).
 503



504
 505 **Fig. 6** Relationships between nighttime NEE and soil water content at 10 cm depth at both sites
 506 during the year: Savannah (a) and Forest (b). Filtered data were used. Data points are bin
 507 averages of 25 measurements. Error bars are 95 % confidence interval.

508
 509 This suggests that the ER was mainly controlled by the soil water availability at the two
 510 sites as reported for similar ecosystems in Africa by other authors (Williams and Albertson
 511 2004; Williams et al. 2009; Ago et al. 2014). In contrast, other studies reported for several
 512 dry West African sites (annual sum rainfall < 1000 mm) that the ER was primarily driven
 513 by the temperature and additionally by the soil water content (Brümmer et al. 2008;
 514 Merbold et al. 2009; Quansah et al. 2015).

515 The peak seasonal average of the nighttime respiration based on Eq. (4), was 5.4 ± 0.1
 516 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the savannah which was lower than $8.2 \pm 0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the forest
 517 (Table 2) while within each period, the dark respirations which were deduced from Eq. (2)
 518 ranged from 1.0 ± 0.4 to $6.8 \pm 1.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the savannah and from 4.4 ± 1.5 to $8.8 \pm$
 519 $1.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the forest.

520

521 **Table 2** Sigmoidal fit results and statistics of the nighttime fluxes versus SWC at 10 cm depth for
 522 Forest and Savannah sites. The uncertainties are the 95 % confidence intervals

Parameters	Forest	Savannah
a	8.2 ± 0.16	5.4 ± 0.14
b	403.0 ± 26.12	268 ± 20.00
r^2	0.39	0.40
RMSE	1.55	1.54

523

RMSE : root mean squared error ; r^2 : root square (coefficient of determination)

524

525 However, during the year, the ER of the forest was always higher than that of the savannah
 526 within the four periods (Fig. 8, 9 ; Table 3). The comparison of these results and values
 527 supports well the robustness of the validity not only of higher ER during the wet than dry
 528 periods, but also of higher ER magnitude found for the forest. However, the differences
 529 between the values were due to the differences in the methods, fluxes, models and periods
 530 used for the different estimations.

531 **Table 3** The daily means of the carbon fluxes (NEE, GPP, ER) during each period for Forest and
 532 Savannah sites. The uncertainties are the 95 % confidence intervals

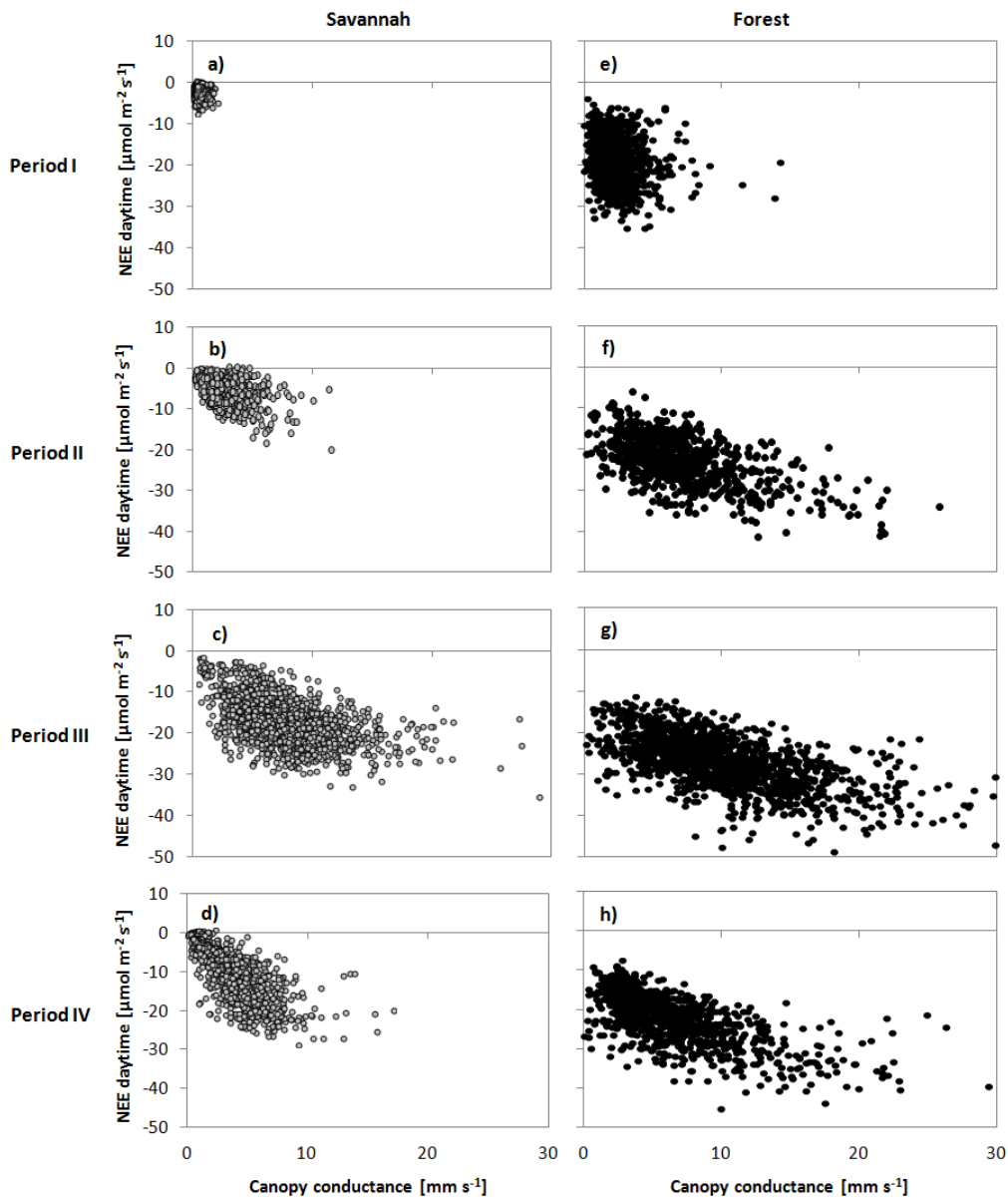
Ecosystems	NEE [g C m ⁻² d ⁻¹]		GPP [g C m ⁻² d ⁻¹]		ER [g C m ⁻² d ⁻¹]	
	Forest	Savannah	Forest	Savannah	Forest	Savannah
Period I	-1.59 ± 0.16	0.80 ± 0.10	-6.01 ± 0.14	-1.82 ± 0.06	4.43 ± 0.69	2.72 ± 0.12
Period II	-1.56 ± 0.32	0.26 ± 0.19	-7.71 ± 0.30	-3.79 ± 0.36	6.15 ± 0.21	3.89 ± 0.26
Period III	-2.76 ± 0.20	-2.18 ± 0.21	-9.52 ± 0.20	-7.60 ± 0.24	6.77 ± 0.55	5.24 ± 0.75
Period IV	-2.19 ± 0.13	-0.47 ± 0.34	-7.94 ± 0.26	-4.62 ± 0.48	5.75 ± 0.19	4.21 ± 0.23

533

534 **3.3. Seasonal courses of CO₂ and carbon fluxes in the two sites with their own**
 535 **characteristics**

536

537 The NEE data corresponding to criterion ($Q > 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was plotted against g_c
 538 within each period in order to better understand the influences of each vegetation type
 539 considering the ecosystems /atmosphere exchanges (Fig. 7). Except, during the dry period,
 540 a slightly curvilinear dependency of the CO₂ assimilation with the canopy conductance was
 541 observed for the two sites. Overall, the decrease in NEE (in absolute value) following
 542 decreasing g_c was clear, especially during the wet period over the two sites. This suggests a
 543 limitation of the leaf CO₂ assimilation at higher canopy conductance. The thresholds can
 544 be identified around 15 and 10 mm s⁻¹ for the forest and savannah sites, respectively.
 545 During the dry periods, g_c did almost never exceed the threshold and only few net CO₂
 546 assimilation were observed. The clear decrease in the CO₂ uptake following decreasing in
 547 the canopy conductance suggests a partial stomatal regulation in the two ecosystems
 548 besides the radiation control. Similar close relationships were also reported for several
 549 African ecosystems between the net CO₂ uptake and the canopy conductance both at the
 550 spatial (Merbold et al. 2009) and temporal scales (Kutsch et al. 2008).

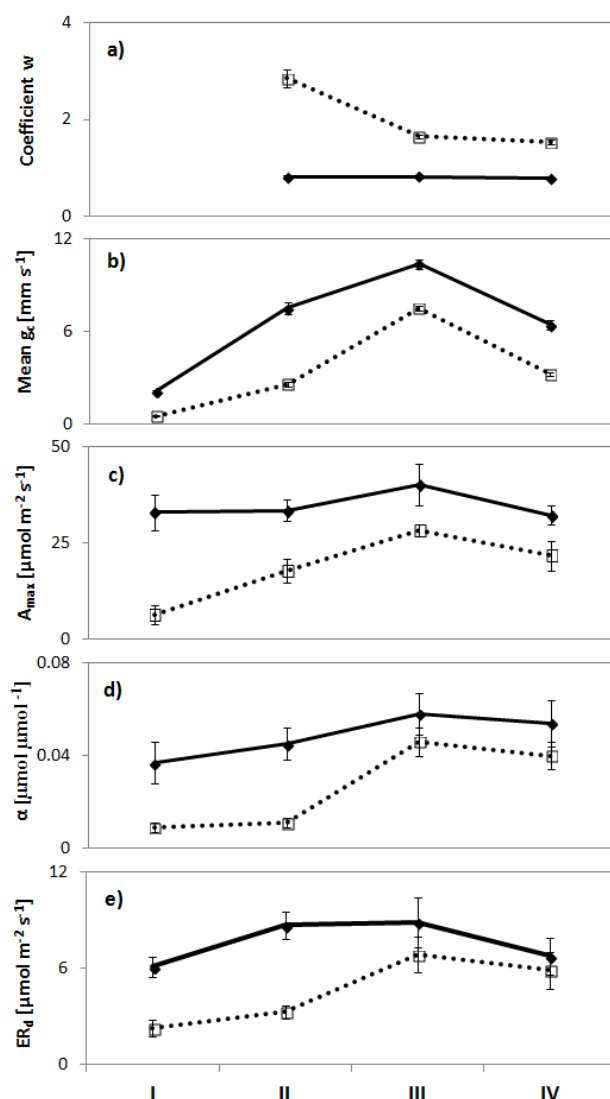


551

552 **Fig. 7** Net CO₂ assimilation ($Q > 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) response to canopy conductance during
 553 periods I to IV. Savannah (a-d) and Forest (e-h).

554

555 The seasonal evolution of the important parameters characteristics of the two sites during
 556 the four periods is summarized in Fig. 8 and reveals likely how vegetation acclimate to the
 557 changes in the main environmental conditions. At the seasonal scale, both A_{max} and α were
 558 higher within each period for the forest than savannah, indicating higher radiation-use
 559 efficiency for the forest than savannah.



560

561 **Fig. 8** Seasonal courses of parameters characterizing both ecosystems during four periods: (a)
 562 coefficient w describing the WUE sensitivity to VPD, (b) mean canopy conductance (g_c), (c)
 563 NEE at light saturation, A_{max} , (d) quantum efficiency, α and (e) dark respiration, ER_d .
 564 Savannah (dark discontinuous line) and Forest (dark continuous line). The lack of data
 565 during the period I was due to the selection criterion of NEE and E in the WUE calculation.
 566 Error bars are 95 % confidence interval and very low for g_c and w .

567

568 This could be due to the differences between the canopy structures: at the savannah, plants
 569 (mostly crops and herbs) have narrow and elongated canopies while the forest (mostly
 570 trees and shrubs) has a top and open canopy that is able to intercept an important radiation.
 571 Also, the photosynthetic capacity of the green leaves can play an important role in the

572 radiation-use efficiency for the forest. Moreover, the two parameters (A_{\max} and α)
573 increased following increasing g_c , then following the growth of the vegetation for the two
574 sites which was confirmed by LAI seasonal courses (Fig. 4a ; Table 1). From the wet to
575 dry periods, these two parameters decreased.

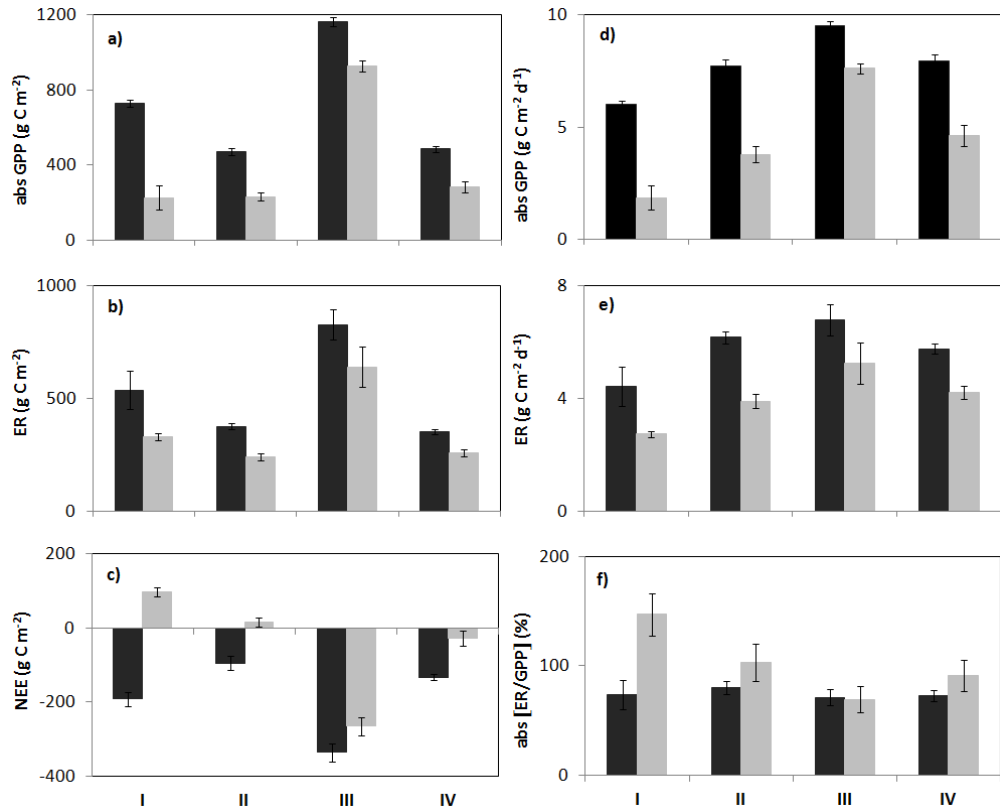
576

577 Overall, the coefficient w was relatively constant from April to November for the forest,
578 showing a constant sensitivity of its water use to the seasonal VPD variations. For the
579 savannah, the values of w were high within the period II, decreased from the periods II to
580 III, and then remained relatively constant until the period IV. This suggests that for the
581 savannah, the water use was more sensitive to the VPD variations during the periods II
582 than III, but showed a relatively constant sensitivity from the periods III to IV. In contrary,
583 the water use for the forest showed a relatively constant sensitivity from the period II to IV
584 (from April to November). However, the whole seasonal behavior of each of these
585 ecosystems corresponded to an average response of a large number of the plants species.
586 Each plant can individually respond differently to the changes in the main environmental
587 conditions such as drought.

588

589 The seasonal variations of the carbon fluxes were also analyzed for the two sites (Fig. 9).
590 During periods I and II, the forest sequestered the carbon while the savannah emitted it
591 clearly (Fig. 9c). For the savannah site, this behavior was due to the absence of the
592 vegetation practically in the footprint areas and the vegetation growth beginning with the
593 rains. However, the cumulated fluxes were relatively high at the two sites (Fig. 9a-c) due
594 mainly to this period length that was more significant (121 days). During period III, both
595 sites sequestered the carbon because of the full growth of the vegetation (shrubs, trees,
596 herbs, crops) due to the best seasonal environmental conditions. Typically, the cumulated
597 GPP reached 41 % and 56 % of the total annual with the ER of 40 % and 44 % for the
598 forest and savannah, respectively because of the long growth timing of the vegetation
599 (Table 4). However, the GPP and ER were always lower for the savannah than forest both
600 at the daily and seasonal scales with the absolute values of the ER/GPP ratio around 69-
601 71% (Fig. 9f). Period IV was marked by a weak radiation increase if it was compared to

602 the wet period and both sites sequestered the carbon considering the daily and cumulated
 603 carbon fluxes (GPP, ER) decreasing (Fig. 9 ; Table 3).



604

605 **Fig. 9.** Seasonal evolution of carbon fluxes for both sites during four periods. Forest (dark color) and
 606 Savannah (grey color): (a) absolute value (abs) of the cumulated GPP, (b) cumulated ER,
 607 (c) cumulated NEE, (d) absolute value (abs) of daily GPP, (e) daily ER and (f) absolute
 608 value (abs) of daily ER/GPP ratio. Error bars are 95 % confidence interval.

609

610 **Table 4** Day numbers during each period of rains and vegetation growth

Ecosystems	Total length [days]	Rainy length [days]		Rainy/Total rainy length [%]	
		Forest	Savannah	Forest	Savannah
Period I	121	5	5	4	4
Period II	61	20	19	16	14
Period III	122	80	88	65	66
Period IV	61	19	22	15	16
Total	365	124	134	100	100

611 These results were due to a significant decrease in the soil water content and green biomass
612 amounts (crops harvest, desiccation, senescence) as shown in the LAI values (Fig. 4 ;
613 Table 1). The decrease in the daily cumulated ER and GPP appeared more significant for
614 the savannah (20 % and 39 %, respectively) than for the forest (only 15 % and 17 %,
615 respectively) due to the differences between most species composing both sites concerning
616 their physiologies, phenologies or canopy structures (Seghieri et al. 2009; Houéto et al.
617 2013). The absolute value of ER/GPP ratio increased greatly compared to that of 24 %
618 during period III for the savannah while it increased only of 2 % for the forest (Fig. 9f).

619

620 ***3.4. Annual carbon sequestration of the two sites***

621

622 At the annual scale, the cumulated NEE indicated during the measurements period a clear
623 carbon sequestration with the averages values of 190 ± 40 and 640 ± 50 g C m⁻² for the
624 savannah and forest sites, respectively. In West Africa, similar results were reported for
625 some similar ecosystems using the eddy-covariance measurements (Brümmer et al. 2008;
626 Ago et al. 2014; Tagesson et al. 2015a,b; Quansah et al. 2015). However, other sites were
627 in equilibrium ((Hanan et al. 1998; Ago et al. 2015) or carbon emitters (Quansah et al.
628 2015). The variability of the ecosystems patterns was probably due to several factors as the
629 drought (low annual precipitation), types of vegetation, anthropogenic pressures or
630 environmental conditions (Ago et al. 2016). On the models basis, Bombelli et al. (2009)
631 found that the “Northern Savanna Belt” region including the whole West African
632 ecosystem was a net carbon sequester of 248 ± 50 g C m⁻² at the annual scale.

633

634 **4. Discussion**

635

636 ***4.1. Larger ecosystem respiration (ER) for the forest than savannah***

637

638 The average of the CO₂ nighttime fluxes reported for the tropical forests and woodlands
639 ranged from 3 to 8.5 μmol m⁻² s⁻¹, with little seasonal variability (Vourlitis et al. 2001;
640 Loescher et al. 2003; Merbold et al. 2009; Longdoz et al. 2010; Ago et al. 2015). It varied
641 between 1 and 6 μmol m⁻² s⁻¹ for the savannah sites in West Africa (Brümmer et al. 2008;

642 Merbold et al. 2009; Ago et al. 2014; Tagesson et al. 2015; Quansah et al. 2015).
643 Unsurprisingly, a large increase of the ER was observed for the two sites from the dry to
644 wet periods (Fig. 8, 9 ; Table 3) with the highest values of the ER occurring during the wet
645 periods due mainly to the full vegetation growth and the best environmental conditions.
646 These ER values and magnitudes were consistent with those reported for the forest and
647 savannah by other authors in the tropical regions, and were mainly explained by the
648 significant seasonal variabilities of the autotrophic and heterotrophic respirations. During
649 the dry periods, a decrease of ER_d to $4.4 \pm 1.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ was observed for the forest,
650 which was closer to ER_d values reported for the savannah during the wet periods (Fig. 8e).
651 Between 2001 and 2002, Mulindabigwi (2005) used the soil chambers EGM-2 to measure
652 the soil respirations in similar ecosystems located in Djougou district and near our two
653 studied sites. These authors found the averages of the soil respiration ranging from 5.1 to
654 12.2 for the semi-deciduous forest, 3.2 to 7.8 for the woodland and 2.5 to $7.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
655 for the fallow. Of course, these soil respiration values cannot be directly compared to those
656 of the ER obtained using an eddy-covariance system for similar sites because the latter
657 include the aerial vegetation respiration. However, as the soil respiration is generally the
658 major component of ER (Aubinet et al. 2001; Davidson et al. 2006b), it appears relevant
659 that a high soil respiration lead also to a high ER measured by an eddy-covariance
660 technique, and therefore a higher ER_d found for the two investigated sites, especially
661 during the wet season (Fig. 8e, 9b-e).

662

663 The ER, which includes the heterotrophic (HR) and autotrophic respirations (AR), is
664 generally known to depend strongly on the temperature, soil water status, vegetation
665 dynamic and land-use regime (Hanan et al. 1998; Curiel Yuste et al. 2007; Archibald et al.
666 2009; Williams et al. 2009; Merbold et al. 2009; Ago et al. 2014, 2015). For both sites, the
667 ER was found mainly controlled by the soil water content with similar seasonal dynamics
668 and differences in their values between the periods (Fig. 8e, 9b-e ; Table 3). This
669 dependency was likely due to the enhancement of two ER components, i.e. AR and HR by
670 a high soil water availability from dry to wet seasons as reported for other West African
671 sites (Hanan et al. 1998; Brümmer et al. 2008; Ago et al. 2014, 2015; Quansah et al. 2015),
672 though an increase in the green vegetation density, litter and organic matter amounts, and

673 microorganism activities also strongly influenced by rainfall regimes. Indeed, the soil
674 moistening products an activation of HR by an increase of the dissolved organic carbon or
675 an stimulation the micro-organisms activities (Williams et al. 2009). In the two sites
676 region, the litter amount was usually its seasonal maximum level at the end of the dry
677 season (Mulindabigwi 2005). Also, the rain leads to an increase of the AR by a great
678 growth of the vegetation during the wet season as reported elsewhere in Africa (Hanan et
679 al. 1998; Archibald et al. 2009). At the daily scale, for the two sites a highly significant
680 correlation was found between the ER and the net CO₂ assimilation ($p < 0.0001$, $R^2 = 0.38$
681 and $R^2 = 0.56$ for the forest and savannah, respectively). This suggests an important
682 influence of the seasonal ER variability by that of the AR, therefore by the vegetation
683 development for the forest than savannah. Larger ER values observed at the daily and
684 seasonal scales for the forest compared to savannah (Fig. 8e, 9b-e) could be due to the
685 relative great contribution of the AR to ER for the forest than savannah. The differences in
686 the ER between the two sites were significant during the dry periods rather than during the
687 wet one. Moreover, the AR that depends mainly on the growth vegetation (Chambers et al.
688 2004) may be significantly affected by the drier conditions. Indeed, during dry periods
689 (lack of rain, soil and air drought conditions), the vegetation growth was reduced due
690 mainly to the senescence and desiccation processes leading to the reduced density of the
691 active leaves, but in different proportions according to the ecosystem types (savannah or
692 forest). In particular, the wind was mainly from the North-Eastern and no herbaceous cover
693 is present between the sparse trees or shrubs at the savannah site. Thereby, for a given
694 ecosystem when the vegetation growth is limited the AR may be also expected to be
695 limited and leads, therefore, to a significant reduction of the ER. This was probably the
696 case for the savannah site during the dry periods with the ER value remarkably lower than
697 that of the forest, the HR resulting mainly from the dissolved organic carbon or stimulation
698 the micro-organisms activities of the soil, surface litter amount and soil organic matter pool
699 (Vourlitis et al. 2001; Davidson et al. 2006a; Williams et al. 2009).

700

701 ***4.2. Differences in NEE and GPP values between the two sites: a combination of***
702 ***phenological and physiological factors***

703

704 As ER, the seasonal dynamics of the GPP differed between the four periods at the two
705 sites, but with similar seasonal evolutions (Fig. 9). This GPP dynamic was phased with the
706 annual growth of the vegetation in Sudanian and Sahelian regions (Seghieri et al. 2009;
707 Guyot et al. 2012; Mamadou 2014; Ago et al. 2014, 2015). The similar seasonal trend in
708 GPP for the two sites was likely related to similar meteorological conditions rather than
709 other factors at the whole Djougou district. However, the GPP was always higher within
710 each period for the forest than savannah and needs to be discussed considering the floristic
711 compositions, roots systems, canopy structures or green leaves densities, photosynthetic
712 capacities and edaphic conditions. During the wet periods, the savannah was mainly
713 composed by the herbs and crops (mostly C4) with a few trees (mostly C3) while the forest
714 was mainly formed by the trees (mostly C3) with few herbs (mostly C4) for the underlying
715 strata. During the dry seasons, similar plants species (essentially shrubs and trees), soil
716 water content and climatic conditions were observed at the two sites, but a significant
717 difference in their densities was found and confirmed by the LAI evolution (Fig. 4). The
718 forest showed a less clear behavior in the seasonal variations of A_{\max} and α compared to
719 the savannah (Fig. 8c-d). This suggests that the CO_2 assimilation at saturation and quantum
720 efficiency were less sensitive to the dry season for forest compared to savannah. This
721 higher radiation conversion by the forest than the savannah could be favored by a higher
722 physiological performance of the trees/shrubs and their canopy structures that were
723 generally more efficient in terms of the radiation interception as reported by several
724 authors for similar African sites (Williams and Albertson 2004; Merbold et al. 2009;
725 Longdoz et al. 2010; Fisher et al. 2013; Sjöström et al. 2013). Indeed, the trees are
726 generally able to use the water from the deep soil during the dry periods through their root
727 system to satisfy the atmospheric demand and maintain their photosynthesis activities.
728 Canadell et al. (1996) found that the maximum rooting depth of the trees in the tropical
729 regions was ranged from 3.7 ± 0.5 to 15.0 ± 5.4 m. In particular, the deep roots system of
730 the main tree species in the Sudanian region is generally located in the first layers of the
731 soil, up to 2 m depth or more (Bationo et al. 2001, 2005; Dourma et al. 2006). As a result,

732 the deep roots of the shrubs and trees in the Sudanian region are also able to use the water
733 from the deep layers during the drought periods for the satisfying of the atmospheric
734 demand and the photosynthesis. Therefore, the main differences in the patterns of the CO₂
735 assimilation during the dry seasons between our two sites could be better explained by the
736 differences between the vegetation types (species, green biomass amounts, canopy
737 structures) as observed in Africa (Williams and Albertson 2005). Jenerette et al. (2009)
738 found over three years at San Pedro River in Southern Arizona, USA that the GPP values
739 were consistently higher and less variable for the woodland than for grassland with some
740 distinct rates and variability during the growing seasons.

741

742 During the year, while the absolute ER/GPP ratio was relatively constant (71-80 %) for the
743 forest, it was highly variable (69-157 %) for the savannah (Fig. 9f). This clearly showed
744 that the forest was more stable within and among the four periods than savannah. The
745 absolute ER/GPP ratio was lesser than 100 % for the forest as the GPP dominated always
746 ER at the daily and seasonal scales (Fig. 9d-f ; Table 3). Houéto et al. (2013) concluded to
747 the stability for this forest using the data of the dendrometric measurements. For the
748 savannah, the daily GPP was lower than ER during the dry periods and at the rains
749 beginning, confirming that the first precipitations were not sufficient to induce
750 continuously the leaf initiation, and thus increase the GPP. However, the GPP becomes
751 higher than ER from June to October when the soil water availability reaches a sufficient
752 level, suggesting continuous growth of the vegetation inducing an absolute ER/GPP ratio
753 lower than 100 % (Fig. 9d-f ; Table 3).

754

755 ***4.3. Sensitivity to water usage***

756

757 During the day, a VPD-curve response to the WUE was observed within each period.
758 WUE was high during the morning due to both the low radiation and low VPD. From
759 morning to afternoon, the WUE decreases continuously (not shown), while VPD increases
760 and reaches its maximal value around 15h 00 p.m. before decreasing until sunset (Verhoef
761 et al., 1996; Moncrieff et al., 1997b; Williams and Albertson, 2004). This daily course
762 suggests an influence of the VPD on the WUE, notably a partial stomatal closure impact

763 besides the control by the radiation (Yang et al. 2010). In Africa, similar daytime WUE
764 courses were found for similar Sudano-Sahelian sites (Verhoef et al. 1996; Moncrieff et al.
765 1997b; Friborg et al. 1997; Boulain et al. 2009; Ago et al. 2014, 2015). The two
766 ecosystems were more efficient during morning and wet period than during afternoon and
767 dry period. The daytime WUE values were in the same order to those reported for similar
768 sites in West Africa varying from 0.04 ± 0.09 to 8.25 ± 1.94 mmol C. (mol H₂O)⁻¹ (Verhoef
769 et al. 1996; Moncrieff et al. 1997b; Friborg et al. 1997; Boulain et al. 2009; Ago et al.
770 2014, 2015)

771

772 At seasonal scale, the WUE was also influenced by the drought conditions, but the
773 sensitivity to the water usage did not vary for the forest. In contrast, the sensitivity for the
774 savannah decreased about 46 % from April-May to June, and then remained constant until
775 October-November. The difference observed between the two ecosystems sensitivity was
776 mainly due to the vegetation types and the acclimation of the plant growth within each
777 period with the mains environmental conditions changes. Overall, the forest sensitivity of
778 the water usage was always lower than that for the savannah.

779

780 **Conclusion**

781

782 The main objective of this study was to highlight the patterns of the carbon fluxes, the
783 driving variables, especially the responses of carbon fluxes to water in the two contrasting
784 sites in northern Benin (West Africa). The data revealed the strong influences of the water
785 on CO₂ fluxes in the two contrasting ecosystems investigated. To our knowledge, this
786 study remains the first comparison between savannah and forest ecosystems in the Sudano-
787 Sahelian region using a long-term eddy-covariance data set.

788

789 In particular, it showed that the carbon fluxes were subjected to a large seasonal variability
790 in the two ecosystems, depending on the variability of the environmental factors, especially
791 between the dry and wet seasons. While the meteorological conditions were similar in this
792 region, the fluxes values were consistently lower (in absolute value) for the savannah than
793 for the forest.

794 This was due to the differences in physiological and phenological characteristics of plant
795 species at the two sites. However, a larger ecosystem respiration was observed during the
796 wet periods, expressing not only a significant litter amount, but also greater intensity of the
797 microorganism's activity. At daily and seasonal scales, the relationships were close
798 between the CO₂ uptake and canopy conductance.

799

800 The forest showed a relatively constant sensitivity towards water usage from April to
801 November. In contrary, the savannah sensitivity was highly variable between dry and wet
802 periods. However, the forest was always less sensitive than the savannah within a given
803 period.

804

805 The forest sequestered the carbon during the four periods, while the savannah sequestered
806 only during the wet and transitional wet to dry periods. Finally, the forest was more stable
807 during the year, while the savannah was clearly variable following the periods. At the
808 annual scale, the forest sequestered 640 ± 50 and the savannah 190 ± 40 g C m⁻².

809

810 **Acknowledgements**

811

812 This work was financed by "Association pour l'Agriculture et le Développement Durable"
813 (A2D). The first author thanks the staff of Exchange Ecosystems-Atmosphere Axis,
814 University of Liege, Gembloux Agro Bio Tech (Belgium) and "Laboratoire d'Hydraulique
815 et de Maîtrise de l'Eau, Faculté des Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi
816 (Bénin)" for their significant help during the thesis. The authors thank the members of the
817 AMMA-Benin observatory and Ouémé 2025 project for the eddy-covariance data set. We
818 are also grateful to Belarmain Fandohan, PhD for the identification of species, Ossenatou
819 Mamadou, PhD for the aerodynamic resistance calculation, Djafarou Abdoulaye, PhD for
820 the developing map and Jagruti Patel for the editing assistance. The authors are grateful to
821 the reviewers for their relevant comments, suggestions and encouragements.

Chapitre 7

Chapitre 7: Discussion générale

Dans un contexte global des changements climatiques et surtout de fortes pressions anthropiques sur les écosystèmes terrestres, il apparaît indispensable de mieux comprendre la dynamique des échanges de CO₂ entre l'atmosphère et la biosphère terrestre. En effet, les écosystèmes terrestres africains demeurent jusqu'à présent les moins étudiés contrairement à ceux des autres régions du monde. En particulier, le bilan carboné du continent reste une grande inconnue lorsqu'on décide d'établir celui de la planète. La présente thèse étudie la dynamique des flux de CO₂ échangés entre l'atmosphère et des écosystèmes ouest-africains, en particulier les forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin. Globalement, l'Afrique de l'Ouest est caractérisée par trois grands types de climats prédominants: le climat tropical humide, soudanien et sahélien. Les trois sites investigués Bellefoungou (forêt classée), Nalohou (savane cultivée), Nangatchori (forêt cultivée) sont localisés dans le bassin de la Donga au nord du Bénin. Cette zone jouit du climat soudanien caractérisé par une saison sèche (Novembre à Mars) et une saison pluvieuse (Avril à Octobre). Ce travail vise surtout à répondre à trois principales questions de recherche suivantes :

- quelles sont les principaux facteurs qui déterminent à l'échelle annuelle la variabilité spatiale des flux de CO₂ échangés par les écosystèmes terrestres ouest-africains ?
- quelle sont les dynamiques journalière et saisonnière des flux de CO₂ échangés par les forêts et savanes sous climat soudanien au Bénin ?
- quelles sont les réponses fonctionnelles des flux de CO₂ (nocturnes et diurnes) échangés par les forêts et savanes sous climat soudanien aux principaux facteurs pédo-climatiques?

Dans les chapitres, nous avons présenté les réponses à ces questions en nous basant sur les flux de CO₂ et des aspects spécifiques. Le système d'eddy-covariance permet de mesurer directement l'échange net de l'écosystème à une bonne résolution spatio-temporelle. Ce qui est indispensable dans le cadre de l'établissement avec plus de précision du bilan carboné.

Ce chapitre-ci fait la synthèse des principaux résultats par objectifs spécifiques et les compare à la littérature. Il présente également les questions de recherche restantes, les limites de la méthode adoptée et du dispositif expérimental.

1. Dynamique spatiale des flux de CO₂ annuels dans les écosystèmes ouest-africains et les principales variables conductrices

L'étude de la variabilité spatiale des flux à l'échelle annuelle a porté sur quinze (15) sites ouest-africains qui ont couvert une gamme variée des types de végétation : cultures agricoles, jachères, plantations, savanes et forêts (Article 1). L'analyse des flux de CO₂ n'a mis en évidence aucune dépendance claire de la température moyenne annuelle (MAT) sur la variabilité spatiale de la respiration totale des écosystèmes (TER). En effet, la MAT est peu variable d'un site à un autre (Coefficient de variation, Cv = 4 %). A une telle échelle temporelle, la variabilité spatiale de la MAT n'est donc pas un important facteur qui influence celle de la TER dans les écosystèmes ouest-africains comme rapporté dans d'autres régions du monde (Valentini et al., 2000 ; Jung et al., 2011). Il est également possible que dans cette région, l'influence de la MAT sur la variation spatiale de la TER soit masquée par celle de l'humidité. En effet, la moyenne annuelle de précipitation (MAP) entre les 15 sites ouest-africains considérés varie fortement (Cv = 41 %) contrairement à la MAT dont la variation est faible (Cv = 4 %).

Par contre, une tendance pluviométrique claire a été trouvée dans la variation spatiale de la TER dans la région ouest africaine. La corrélation positive très hautement significative ($R^2 = 0,72$ et $p < 0,001$) trouvée entre la TER et la MAP confirme cette tendance et suggère un contrôle de la variabilité spatiale de la TER par la MAP. Cependant, la TER semble être indépendante sur les sites avec une MAP >1000 mm (sites localisés entre 6° et 11° N). Ce qui suggère l'intervention dans cette zone des facteurs non climatiques comme les types de végétation et de sol, la pression humaine ou encore le mode de gestion des écosystèmes. D'autres auteurs ont également trouvé une corrélation significative positive entre la TER et la MAP dans la région soudano-sahélienne (Ciais et al., 2009 ; Jung et al., 2011 ; Sjöström et al., 2013). Par ailleurs, la dépendance claire entre la TER et la MAP peut résulter de deux effets : l'humidification du sol active la respiration hétérotrophe (Davidson et al., 2006 ; Liu et al., 2006 ; Jarvis et al., 2007) et la pluie accroît la TER en contribuant à la hausse de la respiration autotrophe via la croissance végétative (Ciais et al., 2009 ; Archibald et al., 2009 ; Jung et al., 2011).

De même, aucune dépendance claire de la productivité primaire brute (GPP) n'a été trouvée avec la MAT et la moyenne annuelle de la radiation globale (MARg). En effet, la MAT et la MARg variaient peu (Cv = 4 %) d'un site à un autre, ce qui suggère qu'elles ne constituent pas des facteurs

importants à une telle échelle temporelle qui influencent la variabilité spatiale de la GPP dans les écosystèmes ouest-africains. La corrélation négative et très hautement significative ($R^2 = 0,50$ et $p < 0,001$) trouvée entre la MAT et la MAP peut également expliquer la non expression de la MAT comme un des facteurs influençant la variabilité de la GPP en Afrique de l'Ouest.

Par contre, une croissance de la GPP suivant la MAP est observée, suggérant la MAP comme le principal facteur conducteur de la variabilité spatiale de la GPP, en particulier la disponibilité des ressources en eau (Williams et al., 2008 ; Ciais et al., 2009 ; Weber et al., 2009 ; Jung et al., 2011 ; Sjöström et al., 2013). En effet, la pluviométrie en un endroit donné déterminent le type, la densité et la structure de la canopée de la végétation (Aubreville, 1949 ; White, 1983 ; Weber et al., 2009 ; Kaptué et al., 2010). Cependant, cette croissance de la GPP suivant la MAP suggère également la possibilité d'une saturation de la GPP aux MAP élevées (zone humide par exemple) comme rapporté dans d'autres régions de l'Afrique (Merbold et al., 2009) et ailleurs dans le monde (Lieth, 1973 ; Luysaert et al., 2007 ; Garbulsky et al., 2010). Concernant les sites bien arrosés (MAP > 1000 mm), il serait également pertinent de considérer dans l'analyse des facteurs conducteurs d'autres variables comme le type de végétation et de sol, la pression anthropique et la forme de gestion des sites.

Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre les cumuls annuels NEE et les principales variables climatiques (MAT et MAP). Ce qui suggère que la variabilité spatiale des flux nets à l'échelle annuelle n'est pas principalement déterminée par les principaux facteurs climatiques. Les flux nets de CO₂ sont donc beaucoup plus expliqués par d'autres variables non climatiques, en particulier le type de végétation, le mode de gestion et la pression humaine comme rapporté pour d'autres écosystèmes africains (Grace et al., 2014 ; Valentini et al., 2014 ; Mbow, 2014). Il est également possible que l'influence du climat sur la variabilité spatiale du cumul annuel NEE soit masquée par les effets d'autres facteurs comme la forme de gestion, la pression anthropique, le type de végétation et de sol. Par ailleurs, la variabilité spatiale des cumuls annuels NEE dans les écosystèmes ouest-africains étudiés est expliquée principalement par la GPP. Ce résultat est probablement dû à la forte variabilité spatiale de la GPP ($C_v = 45\%$) en comparaison à celle de la TER ($C_v = 35\%$). La détermination de la variabilité spatiale du cumul annuels NEE par celle de la GPP a été également observée dans d'autres régions du monde (Law et al., 2002 ; Luysaert et al., 2007 ; Weber et al., 2009 ; Jung et al., 2011).

Au regard des résultats relatifs aux variations inter-sites des GPP, TER et NEE annuels en fonction de celles des MAT MAR_g et MAP, l'hypothèse selon laquelle la variabilité spatiale des flux de CO₂ annuels dans les écosystèmes ouest-africains est déterminée principalement par le climat, le type de végétation et le mode de gestion est en partie confirmée. En effet, seul le contrôle de la variabilité spatiale des TER et GPP par celle de la MAP a pu être mis en évidence. Par contre, l'influence des MAT et MAR_g d'un site à un autre n'a été trouvée à cause probablement des échelles spatio-temporelles considérées. En fait, ces échelles nous ont été imposées par les résultats des recherches sur les flux de carbone disponibles dans la littérature concernant les écosystèmes ouest-africains.

2. Quantification et dynamique temporelle des flux de CO₂ échangés par les trois écosystèmes investigués sous climat soudanien au Bénin

Les processus concourant aux échanges de CO₂ entre l'atmosphère et un écosystème (absorption et émission) s'opèrent à des échelles de temps variées. Ils sont généralement influencés par les facteurs pédo-climatiques et d'autres variables comme le type de végétation, le mode de gestion, la pression humaine aux différentes échelles temporelles.

Echelles journalière, saisonnière et annuelle

Il a été observé un parallélisme entre les saisons et la dynamique des flux de CO₂ échangés par les trois écosystèmes étudiés (Article 2, 3, 4) comme rapporté par d'autres auteurs dans la région ouest-africaine (Hanan et al., 1998 ; Brümmer et al., 2008 ; Tagesson et al., 2015a,b ; Quansah et al., 2015). Les valeurs des flux sont élevées pendant la saison pluvieuse et sont faibles au cours de la saison sèche (Article 2, 3, 4). Ces différences s'expliquent par celles aussi observées dans la croissance végétative et les conditions environnementales entre les saisons sèche et pluvieuse.

A l'échelle journalière, l'évolution classique de l'échange net de CO₂ de l'écosystème (NEE) a été observée sur les trois sites: l'absorption de CO₂ domine les conditions du jour pendant que la respiration uniquement a lieu la nuit. Pendant le jour, la NEE est due surtout à l'assimilation de CO₂ par les feuilles actives et atteint une saturation aux radiations élevées autour de 12h00. Par la suite, une diminution progressive est observée suivant la diminution du rayonnement jusqu'au soir (Hanan et al., 1998 ; Brümmer et al., 2008 ; Ardö et al., 2008 ; Archibald et al., 2009). Le tableau 1 présente une comparaison des valeurs saisonnières maximales des paramètres issues

des ajustements du modèle de Misterlich aux flux à l'échelle de 30 mn pour les sites du Bénin et de Dahra (savane arbustive) au Sénégal.

Tableau 1 : Comparaison des valeurs moyennes des paramètres du modèle de Misterlich (A_{\max} , TER_d et α) en saison humide des trois sites investigués au Bénin et le site de Dahra au Sénégal

Sites	A_{\max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	TER_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	α ($\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$)	Période / année	Références
Nalohou	29	7	0,045	2007/2009	Ago et al., 2014
Nangatchori	14	5,8	0,040	2005/2007	Ago et al., 2015
Bellefougou	40,3	8,8	0,058	2008/2009	Ago et al., accepté
Dahra	45,3	7,9	0,054	2010/2013	Tagesson et al., 2015a

A_{\max} : l'échange net de l'écosystème à la saturation de la radiation ; TER_d : la respiration noire de l'écosystème (NEE à la radiation nulle) ; α : efficacité quantique (pente à l'origine de la courbe)

On observe que les valeurs obtenues sur le site de Nangatchori sont inférieures à celles des autres mais avec une différence plus remarquable concernant A_{\max} , due probablement aux conditions environnementales ayant prévalu pendant les périodes de mesures respectives. En effet, les flux de CO_2 ont été mesurés sur le site de Nangatchori pendant une année particulièrement sèche (850 mm comme MAP avec seulement 110 jours de pluie) contrairement à la période des mesures 2007 à 2013 sur les autres sites qui ont été plutôt humides. Cette sécheresse de 2005-2006 n'a certainement pas favorisé la photosynthèse qui est généralement favorisée par les précipitations en Afrique de l'Ouest (Williams et al., 2008 ; Weber et al., 2009 ; Ciais et al., 2009; Jung et al., 2011 ; Sjöström et al., 2013). Des impacts ont également été observés sur la respiration totale et l'efficacité quantique à Nangatchori mais ceux-ci semblent limités. Cependant, les valeurs des respirations noires (à radiation nulle) élevées pendant la saison humide en dehors de Nangatchori et témoignent de fortes émissions de CO_2 , suggérant une croissance des respirations autotrophe et/ou hétérotrophe. On observe une importante biomasse qui pourrait positivement influencer la respiration totale, c'est-à-dire la respiration hétérotrophe et celle autotrophe via la croissance de la productivité de la végétation (Janssens et al., 2001 ; Tagesson et al. 2015b). Il est reconnu que la litière herbeuse se décompose souvent à un taux élevé (Meentemeyer, 1978), ce qui pourrait influencer la respiration totale, notamment sur les sites de Nalohou (savane cultivée) et de Dahra

(savane pâturée). Tous ces facteurs peuvent expliquer les fortes respirations et par conséquent des valeurs élevées de TER_d trouvées pour ces sites.

Globalement, les trois écosystèmes étudiés au Bénin séquestrent du carbone pendant les saisons pluvieuses. Par contre, ils se comportent différemment pendant les saisons sèches: la forêt avait séquestré du carbone pendant que la savane cultivée et la forêt cultivée en rejettent. Le tableau 2 montre les NEE cumulées des trois sites comparées à celles d'autres sites ouest-africains.

Tableau 2 : Comparaison des cumuls annuels de NEE des trois sites avec d'autres sites ouest-africains

Sites	Pays	MAP (mm)	NEE (g C m ⁻²)	Période / année	Type végétation	Références
Nalohou*	Bénin	1495	- 232 ± 27	2007/2009	Savane arborée	Ago et al., 2014
Nangatchori*	Bénin	850	+ 29 ± 16	2005/2007	Forêt cultivée	Ago et al., 2015
Bellefoungou*	Bénin	1624	- 640 ± 50	2008/2009	Forêt classée	Ago et al., accepté
Dahra*	Sénégal	650	- 336 ± 29	2010/2013	Savane arbustive	Tagesson et al., 2015a
Bontioli*	Burkina Faso	926	- 453 ± 140	2004/2006	Savane arborée	Brümmer et al., 2008
Nazinga**	Burkina Faso	950	- 390 ± 20	2012/2013	Savane arborée	Quansah et al., 2015
Kayoro**	Ghana	900	+ 110 ± 10	2012/2013	Savane arbustive	Quansah et al., 2015
Sumbrungu**	Ghana	900	+ 130 ± 10	2012/2013	Savane arbustive	Quansah et al., 2015

*: l'incertitude est l'intervalle de confiance à 95 % ; **: l'incertitude est l'écart-type

On observe globalement trois catégories de comportements : les écosystèmes qui ont séquestré de carbone (Bellefoungou, Dahra, Nalohou, Nazinga, Bontioli), ceux qui en ont rejeté (Kayoro, Sumbrungu) et le seul qui était en équilibre (Nangatchori). La plus forte séquestration de carbone concerne la forêt classée et la plus faible la savane cultivée. Parmi ces sites ayant séquestré de carbone, trois sont classés donc protégés à savoir Bellefoungou, Nazinga et Bontioli. Les sites de Dahra (savane pâturée) et de Nalohou (savane cultivée) ont également séquestré de carbone des types d'espèce présents. En effet, l'importante biomasse observée à la fin de la saison pluvieuse pourrait favoriser plus la productivité végétative que la respiration totale et donc la séquestration de carbone (Archibald et al., 2009). Le site de Nangatchori (forêt cultivée) était en équilibre à cause probablement de la période de mesure des flux particulièrement sèche (MAP = 850 mm contre 1303 mm habituelle). Ces différences de comportements peuvent également résulter des

densités de la végétation, types de sol et modes de gestion (Hanan et al., 1998 ; Brümmer et al., 2008 ; Quansah et al., 2015 ; Tagesson et al., 2015b). Une comparaison n'a pas été possible avec la séquestration annuelle de Bellefoungou du fait de l'absence de résultats pour d'autres forêts africaines. Cependant, cette séquestration est comparable à celles obtenues pour d'autres forêts tropicales humides se situant entre 590 et 900 g C m⁻² (valeur absolue) avec une MAP comprise entre 1840 et 4000 mm (Malhi et al., 1998 ; Loescher et al., 2003 ; Tan et al., 2011).

Un indicateur permettant d'analyser les aptitudes hydriques d'un écosystème dans une région semi-aride est l'efficacité d'usage d'eau (en anglais water use efficiency, WUE). Il est défini à l'échelle de la feuille comme étant le ratio du carbone assimilé par unité d'eau perdue. Mais, il est difficile de mesurer directement les taux de la photosynthèse et la transpiration à l'échelle de l'écosystème (Baldocchi, 1994). Ce qui nous a amené à définir le WUE estimé comme étant la valeur absolue du ratio du flux net de CO₂ (NEE) et de l'évapotranspiration nette (E) comme utilisé par plusieurs auteurs dans le monde (Baldocchi et al., 1985 ; Baldocchi, 1994 ; Boulain et al., 2009 ; Keenan et al., 2013).

Pendant la journée, le WUE décroît du matin au soir suivant la croissance du VPD, suggérant un impact partiel de la fermeture stomatique en dehors du contrôle de la radiation (Article 2, 3, 4). Une allure similaire a été observée pour d'autres écosystèmes sahéliens (jachère, culture de mil et savane) au Niger (Verhoef et al., 1996 ; Friberg et al., 1997 ; Boulain et al., 2009) et au Soudan (Ardö et al., 2008). Le WUE varie de 0,5 à 6,6 à Nalohou (savane cultivée), de 0,4 à 8,25 à Nangatchori (forêt cultivée) puis de 0,8 à 7,8 mmol C (mol H₂O⁻¹) à Bellefoungou (forêt classée). Ces valeurs sont comparables à celles obtenues sur des sites sahéliens.

A l'échelle saisonnière, le WUE est faible en saison sèche et élevé en saison pluvieuse sur les trois sites étudiés à cause de la variation saisonnière de la croissance de la végétation. Au cours de l'année, la forêt classée a montré une sensibilité constante à l'usage de l'eau, mais la savane cultivée était variable selon les saisons. Globalement, la forêt était moins sensible à la sécheresse que la savane cultivée. Des différences de stratégies pourraient provenir des différences existant entre les canopées, les stades de développement et les physiologies des espèces (Moncrieff et al., 1997b ; Scanlon et Albertson, 2004 ; Williams et Albertson, 2005).

Cette approche d'estimation du WUE n'a pas permis d'affiner l'analyse sur les mécanismes ou facteurs qui contrôlent la sensibilité des trois écosystèmes étudiés à l'usage de l'eau au cours de

l'année. Cependant, une amélioration des analyses pourrait intervenir les prochaines années avec les résultats des mesures éco-physiologiques en cours dans la région, surtout les mesures de sève des principales espèces présentes sur les trois sites investigués en vue d'estimer la transpiration.

Considérant les résultats présentés suivant la variabilité des conditions pédo-climatiques, nous pouvons confirmer l'hypothèse relative à la variabilité journalière et saisonnière des flux de CO₂ échangés par les trois écosystèmes investigués sous climat soudanien au Bénin.

3. Réponses des flux de CO₂ échangés par les trois écosystèmes investigués au Bénin aux principaux facteurs pédo-climatiques

Les flux de CO₂ échantillonnés à la demi-heure et analysés dans cette thèse concernent trois sites naturels anthropisés : deux forêts et une savane sous climat soudanien au Bénin. Cette partie est consacrée aux réponses aux principaux facteurs pédo-climatiques, en particulier le rayonnement, la pluie, l'humidité, le déficit de saturation, la température et la conductance de la canopée.

Réponse des flux au rayonnement

D'après la littérature, l'assimilation du CO₂ par la végétation à l'échelle de la feuille augmente avec l'accroissement de la radiation, en particulier la densité de flux photosynthétiquement actifs (PPFD) pendant le jour (Lambers et al., 1998 ; Hoyaux et al., 2008 ; Moureaux et al., 2008). Nous avons également observé par analogie dans les trois sites étudiés au Bénin (savane cultivée, forêt classée et forêt cultivée) une réponse similaire de l'absorption du CO₂ au rayonnement à l'échelle de l'écosystème (Articles 2, 3, 4). Typiquement, une allure curvilinéaire de l'absorption suivant l'accroissement du PPFD a été observée pendant les deux saisons. Mais, cette croissance des flux nets de CO₂ (en valeur absolue) sature aux PPFD élevés (> 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Les coefficients de détermination des régressions non linéaires à partir du modèle de Misterlich indiquent que les variabilités de la radiation (PPFD) expliquent 50-87 % de celles des flux nets de CO₂ (NEE) à l'échelle horaire. Ce qui confirme le principal rôle que joue le rayonnement dans l'absorption du CO₂ par les écosystèmes comme observé sur d'autres sites ouest-africains (Brümmer et al., 2008 ; Boulain et al., 2009 ; Merbold et al., 2009 ; Tagesson et al., 2015a,b ; Quansah et al., 2015). Cette relation NEE-PPFD apparaît plus claire pendant la saison humide que la saison sèche (Articles 1, 2, 3). En particulier, la NEE à la saturation de la radiation (A_{max}) variait de 1 à 29, de 3 à 14 et de 23 à 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant que l'efficacité quantique (α)

variait de 0,005 à 0,045 ; 0,006 à 0,040 et de 0,028 à 0,058 respectivement dans la savane cultivée, la forêt cultivée et la forêt classée. Pendant la saison sèche, la valeur de A_{\max} est différente de zéro témoignant de la présence d'une végétation active. Les zones sources des flux mesurés à Nalohou (savane cultivée) et Nangatchori (forêt cultivée) étaient les parcelles cultivées avec la présence de quelques arbres, arbustes et herbes pérennes, les vents dominants étant Nord-Est (Articles 2, 3, 4). Ce qui a engendré une densité de la végétation plus faible dans la savane cultivée que dans la forêt classée pendant la saison sèche. La majorité des cultures annuelles est récoltée en général au début de la saison sèche, donc peu avant la sénescence et la dessiccation. La strate herbacée sèche est par la suite brûlée entre novembre et décembre par les agriculteurs.

Les valeurs de A_{\max} des trois écosystèmes sont globalement comparables à celles de 23-45 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ rapportées par Tagesson et al. (2015a) pour la savane herbeuse au Sénégal. D'autres études effectuées sur des écosystèmes soudano-sahéliens ont utilisé les modèles logarithmique, hyperbolique rectangulaire ou exponentiel décroissant de premier ordre pour décrire la réponse NEE-radiation (Verhoef et al., 1996 ; Moncrieff et al., 1997b ; Monteny et al., 1997 ; Brümmer et al., 2008 ; Boulain et al., 2009). Ce qui a limité la comparaison de nos résultats aux valeurs de A_{\max} trouvées pour ces sites.

Impact du déficit de saturation, de la température, de l'humidité et de la conductance de la canopée

La dissymétrie observée dans le cycle diurne des flux nets de CO_2 des trois écosystèmes étudiés suggère l'impact d'autres facteurs environnementaux comme le déficit de saturation, l'humidité ou la température notamment dans l'après midi (Articles 2, 3). Sur les trois sites, une croissance de l'assimilation (valeur absolue) avec la croissance de l'humidité du sol aux PPFD élevés ($> 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a été observée pendant qu'aucune dépendance claire n'a été trouvée à l'échelle horaire à la température. Plusieurs auteurs ont rapporté le rôle important que joue l'eau dans l'initiation des feuilles des plantes en Afrique de l'Ouest (Camberlin et al., 2007 ; Seghieri et al., 2009 ; Hiernaux et al., 2009) et dans la dynamique des flux de CO_2 (Brümmer et al., 2008 ; Boulain et al., 2009 ; Merbold et al., 2009 ; Tagesson et al., 2015a,b ; Quansah et al., 2015). Le WUE décroît de la matinée à l'après midi pendant que le VPD croît (Articles 2, 3, 4), suggérant l'impact du VPD sur la conservation d'eau pendant l'absorption du CO_2 par la végétation comme reporté sur des sites ouest-africains (Verhoef et al., 1996 ; Moncrieff et al., 1997b ; Boulain et al., 2009) et africains (Williams et Albertson, 2004 ; Scanlon et Albertson, 2004).

Aucune relation claire n'a été observée entre la respiration et la température (Articles 1, 2, 3) comme rapporté par plusieurs auteurs en Afrique (Williams et Albertson, 2004 ; Veenendaal et al., 2004 ; Williams et al., 2009). En effet, la température varie peu (Coefficient de variation $C_v = 8\%$) sur les sites. La réponse de la respiration à la température pourrait donc être masquée par celle d'autres facteurs ayant une forte variation saisonnière comme l'humidité du sol ($C_v = 46\%$) ou que celle-ci est insensible à la gamme de variation de la température sur les trois sites (Malhi et al., 1999, 1998 ; Loescher et al., 2003). L'absence de relation claire entre la respiration et la température pourrait également résulter de l'existence de plusieurs sources d'émission du CO_2 , chacune d'elles ayant ses propres variables conductrices (Davidson et al., 2006b ; Davidson et Janssens, 2006). Par contre, sur des sites africains moins arrosés (< 1000 mm par an) d'autres auteurs ont observé une dépendance primordiale de la respiration à la température et additionnelle à l'humidité du sol (Hanan et al., 1998 ; Brümmer et al., 2008 ; Kutsch et al., 2008 ; Merbold et al., 2009). Il apparaît pertinent de retenir que la dépendance de la respiration à la température n'est pas claire dans les écosystèmes sous climat soudanien au Bénin.

L'humidité du sol qui variait fortement entre les deux saisons sèche et pluvieuse est la principale variable contrôlant la respiration des écosystèmes étudiés (Articles 1, 2, 3). Ce constat a été fait par d'autres auteurs en Afrique (Williams et Albertson, 2004 ; Williams et al., 2009). Deux effets peuvent induire cette dépendance de la respiration à l'eau : l'humidification du sol active la respiration hétérotrophe (Lamade et al., 1996 ; Mulindabigwi, 2005 ; Liu et al., 2006 ; Davidson et al., 2006) et la pluie peut favoriser la respiration de l'écosystème en contribuant à améliorer la respiration autotrophe à travers la croissance de la végétation (Hanan et al., 1998 ; Friberg et al., 1997 ; Archibald et al., 2009 ; Ciais et al., 2009 ; Jung et al., 2011).

Enfin, une claire relation est trouvée entre l'assimilation du CO_2 et la conductance de la canopée aux PFD élevés ($> 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) pour la savane cultivée et la forêt classée. Ce qui suggère la régulation stomatique de l'assimilation du CO_2 en dehors du contrôle par la radiation.

Fortes valeurs des respirations des écosystèmes, en particulier pour la forêt classée

La respiration de la forêt classée était plus élevée que celle des deux autres sites (Article 1, 2, 3). La respiration noire estimée variait de 1 à 6, de 1 à 7 et de 3 à 8,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement pour Nangatchori (forêt cultivée), Nalohou (savane cultivée) et Bellefoungou (forêt classée). Les

fortes valeurs des respirations suggèrent l'importance de la litière, de la biomasse et des activités des micro-organismes dans les trois écosystèmes étudiés au Bénin (Malhi et al., 1999 ; Vourlitis et al., 2001 ; Mulindabigwi, 2005). Tagesson et al. (2015a) ont reporté des valeurs de respiration noire comprises entre 7 et 8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) pour la savane herbeuse pâturée au Sénégal qu'ils expliquent par l'importance des effectifs du bétail, la quantité de la biomasse et de la matière organique du sol. Mais, sur les trois sites au Bénin aucune mesure n'a été faite sur ces variables qui auraient permis d'affiner la discussion et d'identifier clairement les facteurs qui ont influencé les respirations des écosystèmes

Cependant, les fortes valeurs des respirations concordent bien avec les résultats d'autres études relatives aux sites tropicaux. En effet, la moyenne des respirations nocturnes reportée pour les forêts tropicales dans la littérature se situe entre 3 et 8,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avec une faible variabilité saisonnière (Loescher et al., 2003 ; Merbold et al., 2009 ; Longdoz et al., 2015). Par contre, cette moyenne varie de 1 à 8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les savanes ouest-africaines avec une grande variabilité saisonnière (Brümmer et al., 2008 ; Merbold et al., 2009 ; Tagesson et al., 2015a,b). De plus, les respirations du sol mesurées par Mulindabigwi (2005) entre 2001 et 2002 dans des écosystèmes similaires à Djougou proches des sites étudiés dans cette thèse, varient de 6 à 12 (forêt dense), 3 à 8 (forêt claire) et de 2 à 8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (jachère). Bien sûr que la respiration du sol ne peut pas être directement comparée à la respiration de l'écosystème car cette dernière inclut la respiration de la végétation aérienne. Cependant, comme la respiration du sol constitue en général l'élément prépondérant de la respiration de l'écosystème (Davidson et al., 2006), il apparaît pertinent que de fortes respirations du sol conduisent également à de fortes respirations totales mesurées par le système d'eddy-covariance.

Echelle inter-annuelle

Une forte variabilité inter-annuelle de la séquestration du carbone a été observée pour la savane cultivée: la séquestration en 2008 était trois fois plus élevée que celle en 2009. Ce résultat peut s'expliquer beaucoup plus par la variabilité de la respiration en réponse à celle de l'humidité du sol que par celle de la photosynthèse (car peu variée de 2008 à 2009). Ce qui est confirmé par les différences entre les durées des saisons pluvieuses et les nombres de jours pluvieux: la saison pluvieuse a duré 271 jours avec 130 jours pluvieux en 2009 et 243 jours avec 116 jours pluvieux en 2008. Les précipitations annuelles étaient de 1495 en 2009 et de 1210 mm en 2008. Une tendance similaire a été également observée sur un site de savane en Afrique du Sud (Archibald

et al., 2009). Par contre, une corrélation positive a été reportée sur un site savanicole au Burkina Faso (Brümmer et al., 2008). Ces différences dans les écosystèmes suggèrent l'existence d'autres facteurs en dehors de la pluie qui influencent les flux de CO₂ comme les types de végétation, de sol et le mode de gestion. Le modèle du gap-filling des données de la respiration utilisé pourrait aussi avoir un impact sur le sens de la corrélation. En effet, Brümmer et al. (2009) ont utilisé la dépendance à la température alors que la relation n'a pas été pas clairement établie dans la région d'étude. Il est pertinent de soupçonner que le modèle ne conduira pas à mieux prédire les valeurs manquantes de la respiration, étant donné que celle-ci est plus contrôlée par l'humidité du sol.

Les réponses des flux de CO₂ aux facteurs climatiques et édaphiques observées confirment l'hypothèse selon laquelle les flux de CO₂ des trois écosystèmes sous climat soudanien au Bénin sont bien sensibles aux variabilités des conditions pédo-climatiques.

Malgré ces résultats originaux, il n'existe pas à ce jour d'autres techniques qui échantillonnent les flux nets de gaz échangés par les écosystèmes à la même échelle spatio-temporelle que le dispositif de l'eddy-covariance. Ce qui pose le problème de la validité des flux de CO₂ mesurés. Nous avons seulement fait des validations indirectes qui consistent essentiellement à comparer les bilans d'énergie à partir de mesures indépendantes d'autres capteurs. Il n'avait pas été possible pour nous d'établir des bilans de carbone et d'eau à cause des données disponibles pour les trois écosystèmes investigués. Les résultats des flux de CO₂ ont été également comparés aux autres rapportés par d'autres auteurs pour des sites similaires dans la région et ailleurs.

La technique d'eddy-covariance mesure le flux net échangé par l'écosystème. Cette mesure de flux est représentative de l'écosystème sur une surface de l'ordre de 1 ha. La séparation de ce flux net échangé mesuré en ses deux principales composantes de signes opposés nécessite parfois d'autres recherches complémentaires. Il faut se rendre compte des sources d'erreurs associées et les méthodes d'estimation de celles-ci.

Enfin, le dispositif nécessite un suivi et une maintenance importants du dispositif expérimental. Le traitement et l'analyse des données nécessitent une technicité spécifique et une compétence spécifique notamment pour les différentes corrections et la gestion des données manquantes. La disponibilité quasi permanente de l'énergie est requise pour assurer la continuité des mesures.

Conclusion générale et perspectives

Conclusion générale et perspectives

Tout au long de cette étude, nous nous sommes focalisés sur les flux de CO₂ entre l'atmosphère et des écosystèmes ouest-africains, notamment les forêts et les savanes sous climat soudanien au Bénin. Si les flux de CO₂ peuvent être analysés sous plusieurs aspects, cette thèse s'est surtout concentrée sur la quantification, les variabilités spatio-temporelles et les relations fonctionnelles des flux avec les principaux facteurs pédo-climatiques. Ces choix se justifient par :

- la nécessité de quantifier et de documenter les flux de CO₂ échangés par les écosystèmes ouest-africains aux échelles horaire, journalière, saisonnière, annuelle et inter-annuelle ;
- la pertinence de mieux comprendre les variabilités spatio-temporelles des flux de CO₂ échangés par les écosystèmes ouest-africains et de déterminer les principaux mécanismes responsables ;
- l'utilité de valider les modèles d'évaluation des bilans carbonés de l'Afrique et de contribuer à réduire significativement les incertitudes sur les bilans carbonés du continent puis de la planète ;

Ce travail de recherche vise trois objectifs spécifiques pour lesquels nous rappelons dans la suite séparément les principaux résultats qui se dégagent comme suit :

Objectif 1 : faire un état des lieux de la recherche relative aux flux de CO₂ échangés par les écosystèmes terrestres ouest-africains

A l'échelle annuelle, pendant que la variabilité spatiale de la productivité primaire brute (GPP) et de la respiration de l'écosystème (TER) sont contrôlées par la moyenne annuelle de précipitation (MAP). Aucune relation claire n'a été observée avec les moyennes annuelles de la température (MAT) et de la radiation globale (MAR_g), probablement masquée par l'influence de la réponse des flux nets de CO₂ à la pluviométrie ou l'humidité du sol. Ce résultat peut également résulter de la faible variabilité spatiale de la MAR_g (Cv = 4 %) et de la MAT (Cv = 4 %). La variabilité spatiale des cumuls annuels de NEE est principalement déterminée par la GPP. Aucune relation claire n'a été trouvée entre les cumuls annuels NEE et les principaux facteurs climatiques. Ceci suggère la dépendance de la variabilité spatiale des cumuls NEE des écosystèmes ouest-africains aux facteurs non climatiques comme le type de végétation, le type de sol, le mode de gestion et les activités humaines.

Objectif 2 : quantifier et analyser les flux de CO₂ échangés par les trois écosystèmes investigués sous climat soudanien au Bénin aux échelles journalière et saisonnière

Une grande variabilité journalière et saisonnière caractérise les flux de CO₂ mesurés sur les trois écosystèmes investigués sous climat soudanien au Bénin. Les valeurs des flux sont élevées dans la saison pluvieuse et faibles durant la saison sèche. En particulier, la NEE à saturation (A_{\max}) variait de 1 à 29 (savane cultivée), 3 à 14 (forêt cultivée) et 23 à 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (forêt classée) pendant que l'efficacité quantique (α) variait respectivement de 0,005 à 0,045 ; 0,006 à 0,040 et de 0,028 à 0,058. Les respirations totales étaient également élevées en saison pluvieuse et faibles en saison sèche. Elles variaient de 1 à 6 (forêt cultivée), 1 à 7 (savane cultivée) et 3 à 8,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (forêt classée). Ces valeurs élevées de la respiration résulteraient de l'importance de la litière produite, de l'activité des micro-organismes et de la croissance des plantes favorisées par les conditions pédo-climatiques surtout la disponibilité des ressources en eau.

La forêt classée avait annuellement séquestré en moyenne 640 ± 50 et la savane cultivée 232 ± 27 g C m^{-2} . Par contre, la forêt cultivée était en équilibre avec 29 ± 16 g C m^{-2} probablement à cause de la sécheresse de la période 2005-2007. La MAP était de 850 mm, bien inférieure à la moyenne régionale de 1303 mm entre 1950 et 2009 (Guyot et al., 2012). Les flux de Nalohou, Bellefoungou et Dahra étaient mesurés entre 2007 et 2013 qui étaient des années humides.

Pendant la journée, le WUE décroît du matin au soir et varie de 0,5 à 6,6 (savane cultivée), 0,4 à 8,25 (forêt cultivée) et 0,8 à 7,8 mmol C (mol H₂O⁻¹) (forêt classée). Le WUE est faible dans la saison sèche mais élevé en saison pluvieuse, résultant de la variation saisonnière de la croissance végétative. La sensibilité de la forêt à l'usage de l'eau est constante tout au long de l'année alors qu'elle est variable pour la savane. Globalement, la forêt apparaît moins sensible à la sécheresse que la savane cultivée.

Objectif 3 : déterminer les principaux facteurs responsables des variabilités des flux de CO₂ échangés par les trois écosystèmes investigués sous climat soudanien au Bénin

Les échanges de CO₂ entre l'atmosphère et les trois écosystèmes au Bénin sont affectés par une multitude de facteurs susceptibles d'agir mutuellement et en interactions. Si le rayonnement s'est imposé à l'échelle journalière comme le plus important facteur conducteur des flux diurnes dans les écosystèmes, le déficit de saturation et l'humidité du sol exercent également des influences.

L'humidité du sol est le principal facteur contrôlant la respiration à cause de sa forte variabilité temporelle contrairement à la température d'une faible variabilité dans cette région.

Pendant la journée, le WUE apparaît influencé par la fermeture partielle des stomates en dehors du contrôle par la radiation. Les valeurs sont faibles pendant la saison sèche et élevées durant la saison pluvieuse. Cette variabilité est également liée à celle de la croissance de la végétation et des conditions pédo-climatiques. La sensibilité à l'usage de l'eau était constante pour la forêt entre les périodes et variable pour la savane. Finalement, la forêt classée est moins sensible à la sécheresse plus que la savane cultivée.

Une importante variabilité inter-annuelle de la séquestration de carbone par la savane cultivée de 2008 à 2009 était trouvée, due plus à la variabilité de la respiration totale en réaction à l'humidité du sol qu'à la photosynthèse qui était restée relativement stable.

Enfin, on peut retenir que les mesures des flux turbulents par la technique d'eddy-covariance ont débuté au Bénin à Nangatchori en 2005, puis étendues à Nalohou (2007) et Bellefougou (2008). Les stations continuent de fonctionner sur les deux derniers sites jusqu'à présent et ont permis l'acquisition de longues séries de données de flux de CO₂, d'énergie et de vapeur d'eau. Dans la région ouest africaine, cette base est actuellement unique en considérant les échelles temporelles et les types de végétation concernés. De même, aucune longue série de flux de CO₂ n'est publiée à ce jour concernant une forêt en Afrique. Ces mesures ont offert la possibilité d'étudier en détail les variabilités spatio-temporelles des flux de CO₂ échangés par les trois écosystèmes étudiés sous climat soudanien, la sensibilité de ceux-ci aux principaux facteurs pédo-climatiques. Cette série devra également favoriser d'autres études de comparaison des écosystèmes sous le climat soudanien avec les sites sahéliens et ceux d'autres régions climatiques du monde.

Au vu des principaux résultats obtenus dans ce travail, certaines questions méritent encore d'être approfondies et d'autres explorées. Nous avons donc identifié d'autres pistes de recherche pour les communautés scientifiques. Il s'agit principalement de :

1) Améliorer la qualité des données des flux turbulents, en particulier le CO₂

L'analyseur de gaz utilisé sur les trois sites au Bénin est le Licor 7500 qui est un open path. Les principales difficultés concernant les mesures de flux effectuées par ce type de capteur sont les

dérives dues aux salissures de la fenêtre, les dysfonctionnements pendant les pluies. Il apparaît indispensable de procéder à des corrections appropriées et très délicates pour obtenir des données de bonne qualité. Il s'agit principalement des corrections de Webb, des fréquences, des spectres, des dérives et de la vitesse de friction. Il serait intéressant d'affiner ces différentes corrections les années à venir par l'amélioration du protocole de traitement. Ce qui permettra d'intégrer les sites dans le réseau mondial favorisant ainsi leur utilisation par la communauté scientifique mondiale. Nous avons également déterminé le seuil critique de la vitesse de friction afin d'écarter les flux nocturnes mesurés en conditions stables ou de turbulence peu développée. Pour faire cela, nous avons considéré toute la période de mesure. On pourrait améliorer les résultats en déterminant le seuil critique et les critères de filtrage année par année.

Il serait également utile de refaire les analyses des bilans d'énergie comme le rayonnement net est mesuré depuis avril 2012 au dessus de la canopée à Bellefoungou (forêt classée). La méthode de calcul de WUE n'a pas permis d'approfondir l'analyse, en particulier les mécanismes qui sont à la base des processus. Etant donné que des mesures de sève se déroulent sur quelques espèces actuellement dans la région, il sera possible d'avoir des estimations de la transpiration. Ce qui permettra d'améliorer le calcul du WUE. Ceci peut favoriser une meilleure compréhension des mécanismes contrôlant les stratégies d'usage d'eau, notamment pendant les périodes sèches.

2) Suivre la dynamique de la végétation sur les deux sites où les mesures de flux continuent

Les données d'indice foliaire (*Leaf Area Index* pour les anglophones, abrégé par LAI) utilisées dans l'étude proviennent de deux sources : la littérature (campagnes de mesures optiques directes et mesures de la litière foliaire au sol) et l'équipe AMMA-CATCH Bénin (estimations basées sur des données du satellite SEVERI contraintes par les mesures *in situ* faites par la photographie hémisphérique). La résolution spatiale des satellites est généralement plus grande que celle des données de flux turbulents mesurés. Beaucoup de lacunes caractérisent souvent les données des périodes de couvertures nuageuses ou de pluie. Un capteur de mesure *in situ* de LAI a été acquis récemment par le Laboratoire de Physique du Rayonnement (LPR) de l'Université d'Abomey Calavi (UAC) avec un finacement du Groupe d'Expert Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC). Il serait pertinent de faire des campagnes de mesures *in situ* de LAI sur les deux sites afin de mieux comprendre la dynamique saisonnière du couvert végétal et à long terme de mieux apprécier les variabilités inter-annuelles en relation avec celles des différents flux surtout le CO₂. La poursuite et le renforcement des mesures éco-physiologiques en cours actuellement

sur *Vitellaria paradoxa* et *Isobertinia spp* seraient pertinents pour une meilleure compréhension de la physiologie et la phénologie de ces espèces et pourquoi pas celle des écosystèmes. Ce qui favorisera également une meilleure analyse des flux turbulents.

3) Etudier la variabilité inter-annuelle des flux turbulents mesurés, surtout le CO₂

Les flux de CO₂ continuent d'être mesurés jusqu'à présent sur les deux sites Bellefoungou (forêt classée) et Nalohou (savane cultivée), soit déjà plus de huit (8) années de flux quasi-continus. Il serait donc intéressant d'analyser les variabilités inter-annuelles et d'identifier les mécanismes ou facteurs responsables. Ceci contribuera à mieux connaître le fonctionnement des deux types d'écosystème afin de pouvoir tenter de prédire leur évolution suite aux changements climatiques. Une évaluation pourra être faite par rapport aux impacts de la grande sécheresse des années 1970 et 1980 sur les flux de carbone dans ces types d'écosystème ouest africains.

4) Evaluer l'impact du mode de gestion et les activités humaines sur les flux de CO₂

L'impact des activités anthropiques et des formes de gestion sur les flux de carbone n'a pas été abordé en détail dans cette thèse sur les trois sites d'étude au Bénin, vu qu'aucune quantification de ces impacts n'a été faite. Il serait intéressant de mettre en place un dispositif complémentaire de quantification et de suivi des activités humaines. Ce qui permettra de mieux distinguer les impacts climatiques et anthropiques sur les flux de CO₂ des écosystèmes en zone soudanienne. Ces études sont encore utiles dans le contexte des changements climatiques où les émissions de CO₂ liées aux activités anthropiques ne cessent d'augmenter. Ces évaluations pourraient aider à l'élaboration de stratégies d'adaptation des populations dans ces régions, au Bénin et en Afrique.

5) Etablir le bilan carboné des écosystèmes investigués

Au cours de la thèse, il ne nous avait pas été possible d'établir le bilan carboné des écosystèmes investigués, du fait que tous les flux d'exportation et d'importation de carbone n'avaient pas été suivis et quantifiés. Nous nous étions concentrés uniquement sur les échanges entre l'atmosphère et les écosystèmes. Il serait intéressant de pouvoir établir le bilan carboné des sites investigués et d'estimer les incertitudes associées. Au-delà de ces recherches au niveau local, les mesures des flux de CO₂ peuvent être élargies à d'autres régions climatiques et/ou types d'écosystèmes tels que les sites agricoles au Bénin. Ce qui permettra de mieux évaluer le bilan carboné régional.

Références bibliographiques

- Abbad, H., El-Jaafari, S.A., Bort, J., Araus, J.L., 2004. Comparative relationship of the flag leaf and the ear photosynthesis with the biomass and grain yield of durum wheat under a range of water conditions and different genotypes. *Agronomie* 24:19-28.
- Abdi AM, Seaquist J, Tenenbaum DE, Eklundh L, Ardö J: The supply and demand of net primary production in the Sahel. *Environ Res Lett* 2014, 9:094003.
- Adjanonhoun, E., Adjakidje, V., Ahyi, M. R. A. et al. 1989. Contribution aux études ethnobotaniques et floristiques en République du Bénin. *Médecine traditionnelle et pharmacopée*. ACCT, 895 p.
- Affaton P., 1990. Le Bassin des Voltas (Afrique de l'Ouest) : une marge passive, d'âge protérozoïque supérieur, tectonisée au panafricain (600 ± 50 Ma). Thèse Géologie, Université d'Aix-Marseille, ORSTOM Études et Thèses, Paris, 3, 1987, 499 p.
- Agbahungba, G., Sokpon, N., Gaoué, G., 2001. Situation des ressources génétiques forestières du Bénin. Atelier sous-régional. Rapp. Tech.
- Ago EE, Agbossou EK, Galle S, et al., 2014. Long term observations of carbon dioxide exchange over cultivated savanna under a Sudanian climate in Benin (West Africa). *Agric For Meteorol* 2014, 197:13-25.
- Ago EE, Petit F, Ozer P., 2005. Analyse des inondations en aval du barrage de Nangbeto sur le fleuve Mono (Togo et au Bénin). *Geo-Eco-Trop* 29:1–14.
- Ago EE, Serça D, Agbossou EK, et al., 2015. Carbon dioxide fluxes from a degraded woodland in West Africa and their responses to main environmental factors. *Carbon Balance Manag.*
- Ajonina GN, Ago EE, Amoussou G, et al., 2014. Carbon Budget as a Tool for Assessing Mangrove Forests Degradation in the Western, Coastal Wetlands Complex (Ramsar Site 1017) of Southern Benin, West Africa. In: Diop S, Barousseau J-P, Descamps C (eds) *The Land/Ocean Interactions in the Coastal Zone of West and Central Africa*. Springer International Publishing, Cham, pp 139–149.
- Amiro, B. D. et al., 2010. Ecosystem carbon dioxide fluxes after disturbance in forests of North America, *J. Geophys. Res.*, 115, G00K02.
- Anthoni, P. M., Freibauer, A., Kolle, O., Schulze, E-D., 2004a. Winter wheat carbon exchange in Thuringia, Germany. *Agric. Forest Meteorol.* 121, 55-67.

- Anthoni, P. M., Knohl, A., Rebmann, C., Freibauer, A., Mund, M., Ziegler, W., Kolle, O., Schulze, E-D., 2004b. Forest and agricultural land-use-dependent CO₂ exchange in Thuringia, Germany. *Global Change Biology* 10, 2005–2019.
- Araus, J. L., Broron, H.R., Febrero, A., Bort, J., Serret, M.D., 1993. Ear photosynthesis, carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory CO₂ to differences in grain mass in durum wheat. *Plant Cell and Environment* 16: 383-392.
- Archibald SA, Kirton A, Van der Merwe MR, Scholes RJ, Williams CA, Hanan N., 2009. Drivers of inter-annual variability in Net Ecosystem Exchange in a semi-arid savanna ecosystem, South Africa. *Biogeosciences*, 6:251–266.
- Ardö, J., Mölder, M., El-Tahir, B. A., Elkhidir, H.A.M., 2008. Seasonal variation of carbon fluxes in a sparse savanna in semi-arid Sudan. *Carbon Balance and Management*, 3:7.
- Ariori, S.L. & Ozer, P., 2005. Évolution des ressources forestières en Afrique de l’Ouest soudano-sahélienne au cours des 50 dernières années. *Geo- Eco-Trop*, 29: 61-68.
- Atjay, G. L., Ketner, P. and Duvigneaud, P. 1979. Terrestrial primary production and phytomass, in *The Global Carbon Cycle: SCOPE 13*, edited by B. Bolin et al., pp. 129– 182, John Wiley, Hoboken, N. J.
- Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A. et al., 2000. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. *Advances in Ecological Research*. 30, 113-175.
- Aubinet M, Chermanne B, Vandenhoute M, Longdoz B, Yernaux M, Laitat E: Long term carbon dioxide exchange above a mixed forest in the Belgian Ardennes. *Agric For Meteorol* 2001, 108:293–315.
- Aubinet M, Heinesch B, Longdoz B: Estimation of the carbon sequestration by a heterogeneous forest: Night flux corrections, heterogeneity of the site and inter-annual variability. *Glob Change Biol* 2002, 8:1053–1071.
- Aubinet, M., Vesala, T., Papale, D., 2012. *Eddy Covariance: A Practical Guide to Measurement and Data Analysis*. Springer Atmospheric Sciences. 460 p.
- Aubréville, A., 1949. *Climats, forêts et désertification de l’Afrique tropicale*, Soc. d’Edit. Géog., Marit. et Colon., Paris.
- Azontonde, H.A., 1991. Propriétés physiques et hydrauliques des sols au Benin. *Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone (Proceeding of Niamey Workshop, February 1991)*. IAHS Publ, 199.

- Bagayoko F, Yonkeu S, Elbers J, van de Giesen N., 2007. Energy partitioning over the West African savanna: Multi-year evaporation and surface conductance measurements in Eastern Burkina Faso. *J Hydrol* 2007, 334:545-559.
- Baldocchi DD (1994) A comparative study of mass and energy exchange rates over a closed C3 (Wheat) and open C4 (corn) crop : II. CO₂ exchange and water use efficiency. *Agric. For. Meteorol.*, 67: 291-321.
- Baldocchi DD, Verma SB, Rosenberg NJ: Water use efficiency in a soybean field: Influence of plant water stress. *Agric For Meteorol* 1985, 34:53–65.
- Baldocchi, D.D., Black, T.A., Curtis, P.S., et al., 2005. Predicting the onset of net carbon uptake by deciduous forests with soil temperature and climate data: a synthesis of FLUXNET data. *Int J Biometeorol*, 49: 377–387.
- Baldocchi, D.D., Verma,S.B. and Rosenberg,N.J., 1985. Water use efficiency in a soybean field: influence of plant water stress. *Agric. For. Meteorol.*, 34: 53-65.
- Bary-Lenger, A., Evrard, R., Gathy, P., 1988. *La forêt : Ecologie - Gestion -économie- Conservation*. Ed. Perron, 619 p.
- Bationo BA, Ouedraogo SJ, Alexandre DY, et al (2001) Statut hydrique de quatre espèces ligneuses soudaniennes dans la forêt classée de Nazinon (Burkina Faso). *Sécheresse.*, 12: 87-94.
- Bationo BA, Ouedraogo SJ, Somé AN, et al (2005) Régénération naturelle d'*Isoberlinia doka* Craib. et Stapf. dans la forêt classée du Nazinon (Burkina Faso). *Cahiers Agricultures*, 14 (3): 297-304.
- Bégué, A., Desprat, J.F., Imbernon, J., Baret, F., 1991. Radiation use efficiency of pearl millet in the Sahelian zone. *Agricultural and Forest Meteorology* 56, 93–110.
- Bel, C., 2010. Etablissement d'une carte de l'occupation du sol et étude de la dynamique de la végétation. *Rapp. Tech*, 35 pp.
- Belelli, M.L. et al., 2008. Ankasa flux tower: a new research facility for the study of the carbon cycle in a primary tropical forest in Africa. In: Bombelli A & Valentini R, (eds), 2011. *Africa and Carbon Cycle*. World Soil Resources Reports N° 105. FAO. Rome.
- Bellefontaine, R., Gaston, A., Petrucci, Y., & Kabor2, C., 1997. Aménagement des forêts naturelles des zones tropicales sèches. Vol. 32. Food & Agriculture Org.
- Blanchard, M., Peugeot, C., Seghieri, J., 2007. Structure et dynamique saisonnière de végétation sur quatre types de couvert végétal représentatifs de la diversité du bassin versant de la Donga. *Rapp. Tech*, 58 p.

- Bombelli A, Henry M, Castaldi S, Adu-Bredu S, Arneeth A, Grandcourt A de, et al. An outlook on the Sub-Saharan Africa carbon balance. *Biogeosciences* 2009, 6:2193–2205.
- Bonan GB: Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* 2008, 320:1444–1449.
- Bond-Lamberty, Wang, C. & Gower, S. T., 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration. *Global Change Biol*, 10, 1756-1766.
- Boulain, N., Capelaraere, B., Ramier, D., Issoufou, H.B.A., Halilou, O., Seghieri, J., Guillemain, F., Oï, M., Gignoux, J., Timouk, F., 2009. Towards an understanding of coupled physical and biological processes in the cultivated Sahel -2.Vegetation and carbon dynamics. *Journal of Hydrology* 375, 190-203.
- Brümmer C, Falk U, Papen H, Szarzynski J, Wassmann R, Brüggemann N: Diurnal, seasonal, and interannual variation in carbon dioxide and energy exchange in shrub savanna in Burkina Faso (West Africa). *J Geophys Res* 2008, 113.
- Brutsaert, W., 1982. *Evaporation into the Atmosphere: Theory, History and Applications*. Springer, 316 pp.
- Businger JA, Wyngaard JC, Izumi Y, et al (1971) Flux-Profile Relationships in the Atmospheric Surface Layer. *J Atmos Sci*. 28: 181-189.
- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JR, et al., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108:583–595.
- Canadell, J. G., Raupach, M. R. & Houghton, R. A., 2009. Anthropogenic CO₂ emissions in Africa. *Biogeosciences*, 6, 463–468.
- Carvalho, J. A. Jr., Higuchi, N., Araujo, T. M. et al., 1998. Combustion completeness in a rainforest clearing experiment in Manaus, Brazil. *J. Geophys. Res*, vol 103, No D11, 13195–13199.
- Chambers, J.Q., Tribuzy, E.S., Toledo, L.C., et al., 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecol Appl* 14:72–88.
- Chen S, Lin G, Huang J, Jenerette GD: Dependence of carbon sequestration on the differential responses of ecosystem photosynthesis and respiration to rain pulses in a semiarid steppe. *Glob Change Biol* 2009, 15:2450–2461.
- Chevallier, F., Fortems, A., Bousquet, P., Pison, I., Szopa, S., Devaux, M., and Hauglustaine, D. A., 2009. African CO emissions between years 2000 and 2006 as estimated from MOPITT observations, *Biogeosciences*, 6, 103-111.

- Ciais, P., Wattenbach, M., Vuichard, N., et al., 2010. The European greenhouse gas balance. Part 2: croplands. *Global Change Biology* 16, 1409–1428.
- Ciais P, Bombelli A, Williams M, Piao SL, Chave J, Ryan CM, et al., 2011. The carbon balance of Africa: synthesis of recent research studies. *Philos Trans R Soc Math Phys Eng Sci*, 369:2038-2057.
- Ciais, P., Piao, S.-L., Cadule, P. et al., 2009. Variability and recent trends in the African carbon balance. *Biogeosciences* 5, 3497–3532.
- Collatz GJ, Ball JT, Grivet C, Berry JA (1991) Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agric For Meteorol* 54:107–136.
- Culf AD, Allen SJ, Gash JHC, Lloyd CR, Wallace JS: Energy and water budgets of an area of patterned woodland in the Sahel. *Agric For Meteorol* 1993, 66:65-80.
- Curiel Yuste J, Baldocchi DD, Gershenson A, Goldstein A, Misson L, Wong S: Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Global Change Biol* 2007, 13:2018-2035.
- Davidson EA, Janssens IA, Luo Y., 2006. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q10. *Global Change Biol* 2006, 12:154-164.
- Davidson EA, Richardson AD, Savage KE. Et al., 2006b. A distinct seasonal pattern of the ratio of soil respiration to total ecosystem respiration in a spruce-dominated forest. *Glob Change Biol* 12:230–239. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.01062.x
- Delon C, Galy-Lacaux C, Adon M, Liousse C, Serça D, Diop B, Akpo A: Nitrogen compounds emission and deposition in West African ecosystems: comparison between wet and dry savanna. *Biogeosciences* 2012, 9:385–402.
- DeLucia, E. H., Drake, J. E., Thomas, R. B. & Conzalez-Meler, M., 2007. Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biol*, 13, 1157-1167.
- Denman KL, Brasseur G, Chidthaisong A, et al., 2007. Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M and Miller HL (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- Detto, M., Montaldo, N., Albertson, J. D., Mancini, M. and Katul, G., 2006. Soil moisture and vegetation controls on evapotranspiration in a heterogeneous Mediterranean ecosystem on Sardinia, Italy, *Water Resour. Res.*, 42, W08419.
- Devineau, J. L., 1984. Structure et Dynamique de quelques forêts tropicales de l'Ouest Africain (Côte d'Ivoire). Travaux des chercheurs de la station de Lamto (Côte d'Ivoire). Université d'Abidjan, Station d'Ecologie tropicale de Lamto. 295p.
- Do, T., Bigot, S., Galle, S., 2014. Vegetation Activity in the Upper Oueme Bassin (Benin, Africa) Studied from SPOT-VGT (2002-2012) According to Land Cover. *International Journal of Remote Sensing Applications*, 4 (3), 121-133.
- Dourma M, Atsu Guelly K, Kokou K, et al (2006) Multiplication par drageonnage d'*Isobertia doka* et *I. tomentosa* au sein des formations arborées du Nord-Togo. *Bois et Forêts des tropiques*. 288 (3): 49-57.
- Falge E, Baldocchi D, Olson R, Anthoni P, Aubinet M, Bernhofer C, et al. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agric For Meteorol* 2001, 107:43–69.
- Falge E, Baldocchi D, Tenhunen J, Aubinet M, Bakwin P, Berbigier P, et al. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agric For Meteorol* 2002, 113:53–74.
- FAO, 1998. FRA 2000 Terms and Definitions. FRA Working Paper 1, FAO Forestry Department. (Available at <http://www.fao.org/forestry/fo/fra/index.jsp> under Publications).
- FAO, 2011. State of the World's Forests 2011. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Farah HO, Bastiaanssen WGM, Feddes RA: Evaluation of the temporal variability of the evaporative fraction in a tropical watershed. *Int J Appl Earth Obs Geoinformation* 2004, 5:129-140.
- Fasullo, J. T., and K. E. Trenberth, 2008a: The annual cycle of the energy budget. Part I: Global mean and land–ocean exchanges. *J. Climate*, 21, 2297–2313.
- Faure P, Volkoff, B, (1998) Some factors affecting regional differentiation of the soils in the Republic of Benin (West Africa). *Catena* 32:281-306.
- Faure, P., 1977. Carte pédologique de reconnaissance au 1/200 000e, feuille de Djougou. ORSTOM, Paris, France.
- Fisher JB, Sikka M, Sitch S, Ciais P, Poulter B, Galbraith D, et al. African tropical rainforest net carbon dioxide fluxes in the twentieth century. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 2013, 368:20120376-20120376.

- Fisher, J. B. et al., 2013. African tropical rainforest net carbon dioxide fluxes in the twentieth century. *Phil. Trans. R. Soc. B* 368: 20120376.
- Flahault, C., 1901. La nomenclature en géographie botanique. *Annales de Géographie* X (51), 260–265.
- Fluxnet, 2015. Sites of networks. <http://fluxnet.ornl.gov/maps-graphics>, (2 mars 2015).
- Foken T., Aubinet M., Leuning R., 2012. *The Eddy Covariance Method. Eddy covariance: a practical guide to measurements and data analysis.* Springer Verlag, Dordrecht, Netherlands. 438 p. 438 p, 1-20.
- Foken, T. 2009. *Micrometeorology.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 320.
- Foken, T., Wichura, B., 1996. Tools for quality assessment of surface based flux measurements. *Agric. and Forest Meteorol.* 78, 83-105.
- Franquin, P., 1969. Analyse agroclimatique en régions tropicales. Saison pluvieuse et saison humide. Applications. *Cah ORSTOM Sér Biol* 65–95.
- Freitag, H. et al., 2008. Water and carbon fluxes from savanna ecosystems of the Volta River watershed, West Africa. *Global Planet. Change*, 61, 3-14.
- Friborg T, Boegh E, Soegaard H: Carbon dioxide flux, transpiration and light response of millet in the Sahel. *J Hydrol* 1997, 188-189:633-650.
- Frouin, R., Pinker, R.T., 1995. Estimating photosynthetically active radiation (PAR) of the Earth's surface from satellite observations. *Remote Sensing Environment* 51, 98–107.
- Garbulsky, M. F. et al., 2010. Patterns and controls of the variability of radiation use efficiency and primary productivity across terrestrial ecosystems. *Global Ecol. Biogeogr*, 19, 253–267.
- GCP, 2010GCP, 2010. Ten years of advancing knowledge on the global carbon cycle and its management. Lavinia Poruschi, Shobhakar Dhakal and Josep Canadell.
- Gentine P, Entekhabi D, Chehbouni A, Boulet G, Duchemin B: Analysis of evaporative fraction diurnal behaviour. *Agric For Meteorol* 2007, 143:13-29.
- Gentine P, Entekhabi D, Polcher J: The Diurnal Behavior of Evaporative Fraction in the Soil-Vegetation-Atmospheric Boundary Layer Continuum. *J Hydrometeorol* 2011, 12:1530-1546.
- GIEC, 2013: Résumé à l'intention des décideurs, *Changements climatiques 2013: Les éléments scientifiques.* Contribution du Groupe de travail I au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. Cambridge, Royaume-Uni et New York : Cambridge University Press.

- Giertz S, Junge B, Diekkrüger B., 2005. Assessing the effects of land use change on soil physical properties and hydrological processes in the sub-humid tropical environment of West Africa. *Phys Chem Earth Parts ABC*, 30:485–496.
- Gilmanov TG, Soussana JF, Aires L, Allard V, Ammann C, Balzarolo M, et al., 2007. Partitioning European grassland net ecosystem CO₂ exchange into gross primary productivity and ecosystem respiration using light response function analysis. *Agric Ecosyst Environ* 2007, 121:93–120.
- Gilmanov TG, Wylie BK, Tieszen LL, Meyers TP, Baron VS, Bernacchi CJ, et al., 2013. CO₂ uptake and ecophysiological parameters of the grain crops of midcontinent North America: Estimates from flux tower measurements. *Agric Ecosyst Environ* 2013, 164:162–175.
- Glickman, T.S., 2000. (Editor) *Glossary of Meteorology*. American Meteorology and Society, Boston, MA. P. 855.
- Gonzalez, P., Tucker, C. & Sy, H., 2012. Tree density and species decline in the African Sahel attributable to climate. *J. Arid Environ*, 78, 55–64.
- Goulden, M. L., Munger, J. W., Fan, S.-M., Daube, B.C., Wofsy, S.C., 1996. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: Methods and a critical evaluation of accuracy, *Global Change Biol.*, 2, 169-182.
- Grace J, Mitchard E, Gloor E: Perturbations in the carbon budget of the tropics. *Glob Change Biol* 2014, 20:3238–3255.
- Grace, J., Lloyd, J., Miranda, A. C., Miranda, H.S., Gash, J. H. C., 1998. Fluxes of carbon dioxide and water vapour over a C₄ pasture in south-western Amazonia (Bresil). *Aust. J. Plant Physiol.*, 25, 519-530.
- Grace, J., San José, J., Meir, P., Miranda, H. S., Montes, R. A., 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *J. Biogeogr.* 33, 387-400.
- Guyot A, Cohard J-M, Anquetin S, Galle S., 2012. Long-term observations of turbulent fluxes over heterogeneous vegetation using scintillometry and additional observations: A contribution to AMMA under Sudano-Sahelian climate. *Agric For Meteorol*, 154-155:84-98.
- Guyot, A. 2010. Estimation de l'évapotranspiration sur un couvert complexe par utilisation de la scintillométrie infrarouge : Application à un bassin versant de zone soudano-sahélienne (Bénin). Thèse de doctorat. Université de Grenoble, France, pp 243.
- Guyot, A., Cohard, J.M., Anquetin, S., Galle, S., Lloyd, C.R., 2009. Combined analysis of energy and water balances to estimate latent heat flux of a Sudanian small catchment. *J. Hydrol.* 375 (1-2), 227-240.

- Hanan NP, Kabat P, Dolman AJ, Elbers JA: Photosynthesis and carbon balance of a Sahelian fallow savanna. *Glob Change Biol* 1998, 4:523-538.
- Hanan, N.P. and Prince, S.d., 1997. Stomatal conductance of West-Central Supersite vegetation in HAPEX-Sahel: measurements and empirical models. *Journal of Hydrology*, 188-189, 536-568.
- Hanson, P. J., Edwards, N. T, Garten, C. T., et al., 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48, 115–146.
- Hassan, R., Scholes, R., Ash, N., 2005. (Eds). *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends, Volume 1* (Island Press, Washington, DC).
- Hastings, S. J., Oechel, W. C., Muhlia-Melo, A., 2005. Diurnal, seasonal and annual variation in the net ecosystem CO₂ exchange of a desert shrub community (*Sarcocaulis*) in Baja California, Mexico, *Global Change Biol.*, 11, 927- 939.
- Hékpazo, P. 1996. Recueil des textes de classement et de déclassement des forêts, des périmètres de reboisement et des réserves en République du Bénin. Cotonou: Direction Generale des Forêts et des Ressources Naturelles.
- Henry M, Maniatis D, Gitz V, Huberman D, Valentini R: Implementation of REDD+ in sub-Saharan Africa: state of knowledge, challenges and opportunities. *Environ Dev Econ* 2011, 16:381-404.
- Hiernaux, P. et al., 2009. Sahelian rangeland response to changes in rainfall over two decades in the Gourma region, Mali. *J. Hydrol*, 375, 114–127.
- Hirasawa, T., Hsiao, T.C., 1999. Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. *Field Crop Res.* 62, 53–62.
- Houéto G, Fandohan B, Ouédraogo A, et al., 2013. Floristic and dendrometric analysis of woodlands in the Sudano-Guinean zone: a case study of Belléfoungou forest reserve in Benin. *Acta Bot Gallica*, 159:387-394.
- Houghton RA, House JI, Pongratz J, van der Werf GR, DeFries RS, Hansen MC, et al., 2012. Carbon emissions from land use and land-cover change. *Biogeosciences*, 9:5125–5142.
- Houghton, R. A. and Hackler, J. L., 2006. Emissions of carbon from land use change in sub-Saharan Africa. *J. Geophys. Res.* 111, G02003. (doi:10.1029/2005JG000076).
- Houinato, M., Sinsin, B., Lejoly, J., 2001. Impact des feux de brousse sur la dynamique des communautés végétales dans la forêt de Bassila (Bénin). *Acta Botanica Gallica*, 148:3, 237-251, DOI: 10.1080/12538078.2001.10515891

- Hountondji, Y.C., Gaoué, O. G., Sokpon, N. & Ozer, P., 2013. Analyse écogéographique de la fragmentation du couvert végétal au nord Bénin : paramètres dendrométriques et phytoécologiques comme indicateurs in situ de la dégradation des peuplements ligneux. *Geo-Eco-Trop.*, 37, 1 : 53-70.
- Hountondji, Y.C., Sokpon, N. & Ozer, P., 2006. Analysis of the vegetation trends using low resolution sensing data in Burkina Faso (1982-199) for the monitoring of desertification. *Int. J. Remote Sens.*, 27, 5, 871-884.
- Hsieh, C.-I., Katul, G., and Chi, T., 2000. An approximate analytical model for footprint estimation of scalar fluxes in thermally stratified atmospheric flows, *Adv. Water Res.*, 23, 765–772.
- GIEC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T. F., D. Qin, G. K. Plattner, M. Tigor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P. M. Midgley (eds.)]. New York: Cambridge University Press; 2013:1535.
- GIEC, Climate Change, 2007. Synthesis Report, Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Core writing.
- Grace, J., Lloyd, J., McIntyre, J., Miranda, A.C., Meir, P., Miranda, H., Moncrieff, J.M., Massheder, J., Wright, I.R. and Gash, J., 1995b. Fluxes of carbon dioxide and water vapour over an undisturbed tropical rainforest in south-west Amazonia. *Global Change Biology*, 1, 1–12.
- Janicot S, Caniaux G, Chauvin F, de Coëtlogon G, Fontaine B, Hall N, et al. Intraseasonal variability of the West African monsoon. *Atmospheric Sci Lett* 2011, 12:58-66.
- Janssens, I.A., Lankreijer, H., Matteucci, G., et al., 2001. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biol.* 7, 269–278.
- Jarvis, P. et al., 2007. Dry and wetting of Mediterranean soils stimulates decomposition and carbon dioxide emission: the “Birch effect”, *Tree physiol.*, 27, 929-940.
- Jenerette GD, Scott RL, Barron-Gafford GA, Huxman TE., 2009. Gross primary production variability associated with meteorology, physiology, leaf area, and water supply in contrasting woodland and grassland semiarid riparian ecosystems. *J Geophys Res.* doi: 10.1029/2009JG001074.

- Jenerette GD, Scott RL, Huxman TE: Whole ecosystem metabolic pulses following precipitation events. *Funct Ecol* 2008, 22:924-930.
- Judex M, Thamm H-P, Röhrig J, Schulz O: *Impetus Atlas du Bénin, Résultats de recherche 2000-2007*. Département de Géographie, Université de Bonn, Allemagne; 2009.
- Jung M, Reichstein M, Margolis HA, Cescatti A, Richardson AD, Arain MA, et al., 2011. Global patterns of land-atmosphere fluxes of carbon dioxide, latent heat, and sensible heat derived from eddy covariance, satellite, and meteorological observations. *J Geophys Res* 2011, 116.
- Kabat P, Dolman AJ, Elbers JA: Evaporation, sensible heat and canopy conductance of fallow savannah and patterned woodland in the Sahel. *J Hydrol* 1997:494-515.
- Kaptue, T. A. T., Roujean, J.-l., Faroux, S., 2010. ECOCLIMAP II: An ecosystem classification and land surface parameters database of Western Africa at 1 km resolution for the African Monsoon Multidisciplinary Analysis (AMMA) project. *Remote Sens. Environ*, 114, 961-976.
- Katul, G.G., Palmroth, S., Oren, R., 2009. Leaf stomatal responses to vapour pressure deficit under current and CO₂-enriched atmosphere explained by the economics of gas exchange. *Plant, Cell and Environment*, 32, 968–979.
- Keenan TF, Hollinger DY, Bohrer G, Dragoni D, Munger JW, Schmid HP, et al., 2013. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature*, 499:324–327.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., and Rubel, F., 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated, *Meteorol. Zeitschr.*, 15(3), 259–263.
- Kim, D. and Ramanathan, V., 2008. Solar radiation and radiative forcing due to aerosols. *J Geophys Res* 113:D02203. doi:10.1029/2007JD008434
- Kolle O, Reibmann C: *EDDYSOFT by meteotools: Documentation of Eddy Covariance Software*. 2009.
- Kormann R, Meixner FX: An analytical footprint model for non-neutral stratification. *Boundary Layer Meteorol* 2001, 99:207–224.
- Kutsch, W.L., Hanan, N., Scholes, B., McHugh, I., Kubheka, W., Eckhardt, H., Williams, C., 2008. Response of carbon fluxes to water relations in a savanna ecosystem in South Africa. *Biogeosciences* 5, 1797-1808.
- Lamade E., Djegui N., and Leterme P., 1996. Estimation of carbon allocation to the roots from soil respiration measurements of oil palm. *Plant and Soil*, 181, 329-339.

- Landsberg, J. J. & Waring, R. H., 1997. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *For. Ecol. Manage*, 95: 209-228.
- Lara, M.V. and Andreo, C. S., 2011. C4 Plants Adaption to High Levels of CO₂ and to Drought Environments. 415-428 p. In *Abiotic stress in plants-Mechanisms and adaptations*, edited by Arun Kumar Shanker and B. Venkateswarlu, 428 p.
- Lasslop G, Reichstein M, Papale D, Richardson AD, Arneth A, Barr A, et al. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: critical issues and global evaluation: SEPARATION OF NEE INTO GPP AND RECO. *Glob Change Biol* 2010, 16:187–208.
- Law, B. E. et al., 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agric. For. Meteorol*, 113, 97-120.
- Lawin, E.A., 2007. Analyse climatologique et statistique du régime pluviométrique de la Haute Vallée de l'Ouémé à partir des données pluviographiques AMMA-CATCH Benin. PhD, Institut National Polytechnique de Grenoble, France.
- Le Barbé L., Alé G., Millet B., et al., 1993. Les ressources en eaux superficielles de la république du Bénin. ORSTOM, Paris, 11.
- Le Lay , M., Saulnier, G.-M., Galle, S. et al., 2008. Model representation of the Sudanian hydrological processes : Application on the Donga catchment (Benin). *Journal of Hydrology*, 363, 32– 41.
- Le Lay, M. and Galle, S., 2005. How changing rainfall regimes may affect the water balance: a modelling approach in West Africa. *International Association of Hydrological Sciences publication* 296, pp. 203-210.
- Le Lay, M., 2006. Modélisation hydrologique dans un contexte de variabilité hydro-climatique. Une approche comparative pour l'étude du cycle hydrologique à méso-échelle au Bénin. Thèse de Doctorat, Institut National Polytechnique de Grenoble.
- Le Quéré, C., Moriarty, R., Andrew, R. M., et al. 2014. Global carbon budget 2014. *Earth Syst. Sci.* 6, 1–90, 2014 www.earth-syst-sci-data-discuss.net/6/1/2014/doi:10.5194/essdd-6-1-2014.
- Lebel, T., Cappelare, B., Galle, S., Hanan, N., Kergoat, L., Levis, S., Vieux, B., Descroix, L., Gosset, M., Mougin, E., Peugeot, C., Seguis, L., 2009. AMMA-CATCH studies in the Sahalian region of West-Africa: An overview. *Journal of Hydrology*, 375, 3-13.

- Leroux, L. 2012. Analyse diachronique de la dynamique paysagère sur le bassin supérieur de l'Ouémé (Bénin) à partir de l'imagerie Landsat et MODIS. Cas d'étude de la commune de Djougou. Rapp. Tech.
- Lewis SL, Sonke B, Sunderland T, Begne SK, Lopez-Gonzalez G, van der Heijden GMF, et al. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 2013, 368:20120295–20120295.
- Lewis SL, 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*, 361:195–210.
- Lhomme J-P, Elguero E: Examination of evaporative fraction diurnal behaviour using a soil-vegetation model coupled with a mixed-layer model. *Hydrol Earth Syst Sci* 1999, 3:259-270.
- Lieth, H., 1973. Primary Production: Terrestrial Ecosystems. *Human Ecology*, vol 1, No 4, 303-332.
- Lloyd, J., and Taylor, J. A., 1994. On the temperature Dependence of Soil Respiration. *Functional Ecology*, vol. 8, n° 3, 315-323.
- Liu HS, Li LH, Han XG, Huang JH, Sun JX, Wang HY: Respiratory substrate availability plays a crucial role in the response of soil respiration to environmental factors. *Appl Soil Ecol* 2006, 32:284-292.
- Loescher HW, Oberbauer SF, Gholz HL, Clark DB: Environmental controls on net ecosystem-level carbon exchange and productivity in a Central American tropical wet forest. *Glob Change Biol* 2003, 9:396-412.
- Longdoz B, Granier A, Rambal S, et al., 2010. Environmental control of carbon fluxes in forest ecosystems in France: A comparison of temperate, Mediterranean and tropical forests. In: *Forests, carbon cycle and climate change*, Quae. Loustau D., Paris, pp 27–53.
- Lothon M, Saïd F, Lohou F, Campistron B: Observation of the Diurnal Cycle in the Low Troposphere of West Africa. *Mon Weather Rev* 2008, 136:3477–3500.
- Luyssaert, S. et al., 2007. The CO₂-balance of boreal, temperate and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biol*, 13, 2509-2537.
- Malhi, Y., Nobre, A., D., Grace, J., Kruijt, B., Pereira, M., G., P., Culf, A., and Scott, S., 1998. Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research*, Vol 103, 31593-31612.
- Malhi Y, Baldocchi DD, Jarvis PG: The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant Cell Environ* 1999, 22:715–740.

- Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, Killeen TJ, Li W, Nobre CA: Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 2008, 319:169-172.
- Malhi, Y., 2012. The Productivity, Metabolism and Carbon Cycle of Tropical Forest Vegetation. *J. Ecol*, 100, 65–75, 2012.
- Mallet M, Tulet P, Serça D, Solmon F, Dubovik O, Pelon J, et al. Impact of dust aerosols on the radiative budget, surface heat fluxes, heating rate profiles and convective activity over West Africa during March 2006. *Atmospheric Chem Phys* 2009, 9:7143–7160.
- Mamadou O, Cohard JM, Galle S, Awanou CN, Diedhiou A, Kounouhewa B, et al. Energy fluxes and surface characteristics over a cultivated area in Benin: daily and seasonal dynamics. *Hydrol Earth Syst Sci* 2014, 18:893-914.
- Mamadou O, 2014. Etude des Flux d'Evapotranspiration en Climat Soudanien: comportement comparé de deux couverts végétaux au Bénin. Thèse de doctorat. Université de Grenoble, Université d'Abomey-Calavi.
- Mantlana, K. B., Arneth, A., Veenendaal, E. M., Wohland, P., Wolsk, P., Kolle, O., Wagner, M., Lloyd, J., 2008. Photosynthetic proprieties of C4 plants growing in an African savanna/wetland mosaic. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 59, No. 14, pp. 3941–3952.
- Massman W.J., Lee X., 200. Eddy covariance flux corrections and uncertainties in longterm studies of carbon and energy exchanges, *Agricultural and Forest Meteorology* 113, 121-144.
- Mayaux P, Massart M, Belward AS, 2003. European Commission, Joint Research Centre: A Land Cover Map of Africa = Carte de L'occupation Du Sol de l'Afrique. Luxembourg: EUR-OP.
- Mbow, C., 2014. Africa's greenhouse-gas budget is in the red. *Nature*, vol 508, 192-193.
- Medlyn, B., and De Kauwe, M., 2013. Carbon dioxide and Water use in forests. *Research News and Views*, *Nature* 12411, 1–2.
- Meentemeyer, V., 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59, 465–472.
- Menaut, J. C., Barbault, R., Lavelle, P. & Lepage, M., 1985. African savannas: biological systems of humification and mineralization. In *Ecology and management of the world's savannas* (eds J. C. Tothill & J. J. Mott), pp. 14–33. Canberra, Australia: Australian Academic Science.
- Merbold L, Ardö J, Arneth A, Scholes RJ, Nouvellon Y, et al., 2009. Precipitation as driver of carbon fluxes in 11 African ecosystems. *Biogeosciences*, 6:1027-1041.
- Michaelis L, Menten ML., 1913. Die kinetik der invertinwirkung. *Biochem Z* 49:352.

- Miller, A. et al., 2005. Episodic rewetting enhances carbon and nitrogen release from chaparral soils. *Soil Biol. Biochem.* 37, 2195-2204.
- Moncrieff J.B., Mahli Y., and Leuning R., 1996. The propagation of errors in long-term measurements of land-atmosphere fluxes of carbon and water, *Global Change Biology* 2, 231-240.
- Moncrieff JB, Monteny B, Verhoef A, Friborg T, Elbers J, Kabat P, et al. Spatial and temporal variations in net carbon flux during HAPEX-Sahel. *J Hydrol* 1997, 188–189:563-588. [HAPEX-Sahel]
- Monteith J, Unsworth M (2013) *Principles of Environmental Physics: Plants, Animals, and the Atmosphere*, Fourth edition. Academic Press.
- Monteny, B., Lhomme, J., Chehbouni, A., Troufleau, D., Amadou, M., Socot, M., Verhoef, A., Galle, S., Said, F., Lloyd, C.R., 1997. The role of the Sahelian biosphere on the water and the CO₂ cycle during the Hapex-Sahel experiment. *Journal of hydrology* 188-189, 516-535.
- Mordelet, P. & Menaut, J. C., 1995. Influence of trees on aboveground production dynamics of grasses in a humid savanna. *Journal of Vegetation. Science*, 6, 223–228.
- Moureaux C, Debacq A, Bodson B, Heinesch B, Aubinet M: Annual net ecosystem carbon exchange by a sugar beet crop. *Agric For Meteorol* 2006, 139:25–39.
- Mulindabigwi V., 2005. Influence des systèmes agraires sur l'utilisation des terroirs, la séquestration du carbone et la sécurité alimentaire dans le bassin versant de l'Ouémé supérieur au Bénin. Thèse de doctorat, Université de Bonn, 253 p.
- Neftel A, Spirig C, Ammann C: Application and test of a simple tool for operational footprint evaluations. *Environ Pollut* 2008, 152:644–652.
- Nemani, R. R. et al., 2003. Climate-Driven increases in Global Terrestrial Net Primary Production from 1982 to 1999. *Science* 300, 1560-1563.
- Nicholson SE, 2013. *The West African Sahel: A Review of Recent Studies on the Rainfall Regime and Its Interannual variability*. Hindawi Publishing Corporation, ISRN Meteorology, Article ID 453521, 32 pages, <http://dx.doi.org/10.1155/2013/453521>
- Ozer P, Hountondji Y, Niang AJ., et al., 2010. Désertification au Sahel: historique et perspectives. *Bull Société Géographique Liège*, 54:69-84.
- Padonou EA, Assogbadjo AE, Bachmann Y, Sinsin B: How far bowalization affects phytodiversity, life forms and plant morphology in Sub-humid tropic in West Africa. *Afr J Ecol* 2012, 51:255–262.
- Panthou G, Vischel T, Lebel T., 2014. Recent trends in the regime of extreme rainfall in the Central Sahel. *Int J Climatol* 34:3998–4006. doi: 10.1002/joc.3984.

- Papale D, Reichstein M, Aubinet M, et al (2006) Towards a standardized processing of Net Ecosystem Exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation, *Biogeosciences* 3: 571-583.
- Prandtl L., 1952. *Essentials of Fluid Dynamics*. Hafner Publications, New York.
- Quansah E, Mauder M, Balogun AA, Amekudzi LK, Hingerl L, Bliefernicht J, et al. Carbon dioxide fluxes from contrasting ecosystems in the Sudanian Savanna in West Africa. *Carbon Balance Manag* 2015, 10.
- Ramier D, Boulain N, Cappelaere B, Timouk F, Rabanit M, Lloyd CR, et al. Towards an understanding of coupled physical and biological processes in the cultivated Sahel-1. Energy and water. *J Hydrol* 2009, 375:204-216.
- Rebmann C., Kolle O., Heinesch B., Queck R., Ibrom A., Aubinet M., 2012. Data Acquisition and Flux Calculations. *Eddy covariance: a practical guide to measurements and data analysis*. Springer Verlag. 438 p. 59-84.
- Redelsperger, J.L., Thorncroft, C., Diedhiou, A., Lebel, T., Parker, D.J., Polcher, J., 2006. African Monsoon Multidisciplinary Analysis (AMMA): an international research project and field campaign. *BAMS* 87 (12), 1739–1746.
- Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, et al., 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Glob Change Biol* 11:1424–1439. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.001002.x.
- Reichstein, M. et al., 2003. Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochem Cycles*, 17 (4), 1-15.
- Richardson, A. D. et al., 2006. Comparing simple respiration models for eddy flux and dynamic chamber data. *Agric. For. Meteorol*, 141, 219-234.
- Richardson, A.D., and Hollinger, D.Y., 2007. A method to estimate the additional uncertainty in gap-filled NEE resulting long gaps in the CO₂ flux record. *Agric. and Forest Meteorol*, 147, 199-208.
- Richardson, A.D., Hollinger, D.Y., Burba, G.G., et al., 2006. A multi-site analysis of random error in tower-based measurements of carbon and energy fluxes. *Agric and Forest Meteorol*. 136, 1-18.
- Rosenberg, N.J., Blad, B.L., and Verma, S.B., 1983. *Microclimate. The Biological Environment*. Wiley, New York, 495 pp.
- Sabine CL: The following resources related to this article are available online at. *science* 2004, 1097403:305.

- Saleska SR, Didan K, Huete AR, da Rocha HR: Amazon Forests Green-Up During 2005 Drought. *Science* 2007, 318:612-612.
- Saunders MJ, Kansime F, Jones MB: Agricultural encroachment: implications for carbon sequestration in tropical African wetlands. *Glob Change Biol* 2012, 18:1312–1321.
- Saxton JE, Lewis AC, Kettlewell JH, Ozel MZ, Gogus F, Boni Y, et al. Isoprene and monoterpene measurements in a secondary forest in northern Benin. *Atmospheric Chem Phys* 2007, 7:4095–4106.
- Scanlon TM, Albertson JD: Canopy scale measurements of CO₂ and water vapor exchange along a precipitation gradient in southern Africa. *Glob Change Biol* 2004, 10:329-341.
- Schlesinger, W. H., 1997. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. Academic Press, New York.
- Scholes, R. J., and Archer, S. R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:517-544.
- Scholes, R. J., and D. O. Hall. 1996. The carbon budget of tropical savannas, woodland and grassland. Pages 69-100 in D. O. Hall, A. I. Breymeyer, M. J.M., and G. I. Agren, editors. *Global change: effects on coniferous forest and grasslands*. Wiley and Sons.
- Scholes, A., L., Kicklighter, D.,W., KaduK, J., G., Wittenberg, U., et al., 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): comparison of NPP to climate and the Normalized Difference Index Vefetation (NDVI). *Global Change Biology* 5, (Suppl 1), 25-34.
- Schulze, E.-D.,Wirth, C., and Heimann,M., 2000. Managing forests after Kyoto, *Science*, 289, 2058–2059.
- Schulze, E.-D., 2006. Biological control of the terrestrial carbon sink. *Biogeosciences* 3, 147–166.
- Seghier J, Vescovo A, Padel K, et al (2009) Relationships between climate, soil moisture and phenology of the woody cover in the two sites located along the West African latitudinal gradient. *J Hydrol* 375:78–89. doi: 10.1016/j.jhydrol.2009.01.023.
- Séguis L, Boulain N, Cappelaere B, et al (2011) Contrasted land-surface processes along the West African rainfall gradient. *Atmospheric Sci Lett* 12:31–37. doi: 10.1002/asl.327.
- Séguis, L., Kamagaté, B., Favreau, G., et al., 2011. Origins of streamflow in a crystalline basement catchment in a sub-humid Sudanian zone: The Donga basin (Benin, West Africa) Inter-annual variability of water budget. *Journal of Hydrology*, 402, 1-13.
- Sinclair, T.R., Bennett, J.M., 1998. Water. In: Sinclair, T.R., Gardner, F.P. (Eds.), *Principles of Ecology in Plant Production*. CAB International, pp. 103–120.

- Sinclair, T.R., Hammer, G.L., van Oosterom, E.J., 2005. Potential yield and water-use efficiency benefits in sorghum from limited maximum transpiration rate. *Funct. Plant Biol.* 32, 945–952.
- Sitch S, Friedlingstein P, Gruber N, Jones SD, Murray-Tortarolo G, Ahlström A, et al. Recent trends and drivers of regional sources and sinks of carbon dioxide. *Biogeosciences* 2015, 12:653-679.
- Sjöström M, Zhao M, Archibald S, Arneth A, Cappelaere B, Falk U, et al. Evaluation of MODIS gross primary productivity for Africa using eddy covariance data. *Remote Sens Environ* 2013, 131:275–286.
- Smith, P., Lanigan, G., Kutsch, W.L., et al., 2010. Measurements necessary for assessing the net ecosystem carbon budget of croplands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139, 302-315.
- Sokpon N, Biaou SH, Ouinsavi C, Hunhyet O: Bases techniques pour une gestion durable des forêts claires du Nord-Bénin: rotation, diamètre minimal d'exploitabilité et régénération. *Bois For Trop* 2006, 287:45-57.
- Solbrig, O., Menaut, J. C., Mentis, M., Shugart, H. H., Stott, P. And Wigston, D. 1990. Savanna modelling for global change. *Biology International* 24:3-45.
- Stoy PC, Katul GG, Siqueira MBS, Juang J-Y, Novick KA, Uebelherr JM, et al. An evaluation of models for partitioning eddy covariance-measured net ecosystem exchange into photosynthesis and respiration. *Agric For Meteorol* 2006, 141:2–18.
- Stull R. B., 1988. An introduction to boundary layer meteorology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Sultan, B., Alhassane, A., Barbier, B. et al., 2012. La question de la vulnérabilité et de l'adaptation de l'agriculture sahélienne au climat au sein du programme AMMA. *La météorologie, Spéciale AMMA*, octobre 2012, 64-72.
- Sultan, B., et Janicot, S., 2003. The West African Monsoon Dynamics. Part II: The “Preonset” of the summer Monsoon. *American Meteorological Society*, 16, 3407-3427.
- Tagesson T, Fensholt R, Guiro I, Rasmussen MO, Huber S, Mbow C, et al., 2015a. Ecosystem properties of semiarid savanna grassland in West Africa and its relationship with environmental variability. *Glob Change Biol*, 21:250-264.
- Tagesson T, Fensholt R, Cropley, F., Guiro I, Horion, S., Ehammer, A. and Ardö, J., 2015b. Dynamics in carbon exchange fluxes for a grazed semi-arid savanna ecosystem in West Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 205, 15-24.

- Tan, Z.H., Zhang, Y.P., Schaefer, D., Yu, G.R., Liang, N. and Song, Q.H., 2011. An old-growth subtropical Asian evergreen forest as a large carbon sink. *Atmospheric Environment*, 45(8), pp.1548-1554.
- Tan Z., Liu S., Tieszen L.L., Tachie-Obeng E., 2009a. Dynamics of carbon stocks driven by changes in land use, management and climate in tropical moist ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 130: 171-176.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., et al. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148.
- Timouk F, Kergoat L, Mougin E, Lloyd CR, Ceschia E, Cohard J-M, et al. Response of surface energy balance to water regime and vegetation development in a Sahelian landscape. *J Hydrol* 2009, 375:178-189.
- Trenberth and Fasullo, 2012. Tracking Earth's Energy: From El Nino to Global Warming. *Surv Geophys*, 33:413-4.
- Trenberth KE, Fasullo JT, Kiehl J., 2009. Earth's global energy budget. *Bull Am Meteor Soc* 90:311-323.
- Turner, N.C., Schulze, E.D., Gollan, T., 1984. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia* 63, 338-342.
- UNPD, 2013. World Population Prospects: The 2012 Revision. Department of Economic and Social Affairs of the United Nations Secretariat, <http://esa.un.org/unpp>.
- Valentini R, Arneth A, Bombelli A, Castaldi S, Cazzolla Gatti R, Chevallier F, et al. A full greenhouse gases budget of Africa: synthesis, uncertainties, and vulnerabilities. *Biogeosciences* 2014, 11:381-407.
- Valentini, R., Matteucci, G., Moors, E.J., Granier, A., et al., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404, 861-865.
- Veenendaal EM, Kolle O, Lloyd J: Seasonal variation in energy fluxes and carbon dioxide exchange for a broad-leaved semi-arid savanna (Mopane woodland) in Southern Africa. *Glob Change Biol* 2004, 10:318-328.
- Verhoef A, Allen SJ, De Bruin HAR, Jacobs CMJ, Heusinkveld BG: Fluxes of carbon dioxide and water vapour from a Sahelian savanna. *Agric For Meteorol* 1996, 80:231-248.
- Vischel T., 2006. Impact de la variabilité pluviométrique de méso-échelle sur la réponse des systèmes hydrologiques sahéliens : modélisation, simulation et désagrégation. Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Grenoble, France.

- Vourlitis GL, Priante Filho N, Hayashi MM, et al., 2001. Seasonal variations in the net ecosystem CO₂ exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest (cerradao). *Funct Ecol* 15:388–395.
- Walther GR: Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 2010, 365:2019–2024.
- Weber, U., Jung, M., Reichstein, M., Beer, C., Braakhekke, M. C., Lehsten, V., Ghent, D., Kaduk, J., Viovy, N., Ciais, P., Gobron, N., Rödenbeck, C., 2009. The interannual variability of Africa's ecosystem productivity: a multi-model analysis, *Biogeosciences*, 6, 285-295.
- Weiss, M., Baret, F., Smith, G. J., Jonckheere, I., and Coppin, P., 2004. Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination: Part II, Estimation of LAI, errors and sampling, *Agr. For. Meteorol.*, 121, 37–53.
- Werner, P. A., 1991. *Savanna Ecology and Management : Australian Perspectives and Intercontinental Comparisons*. London : Blackwell Sci.
- White, F., 1983. *The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa, Natural Resources Research XX*, Unesco, Paris (Echelle 1 : 5 000 000).
- Williams C. A. et al., 2009. Complexity in water and carbon dioxide fluxes following rain pulses in an African savanna. *Oecologia* 161:469–480.
- Williams CA, Albertson JD Soil moisture controls on canopy-scale water and carbon fluxes in an African savanna: SOIL MOISTURE CONTROLS ON FLUXES. *Water Resour Res* 40:n/a–n/a. doi: 10.1029/2004WR003208. (2004)
- Williams CA, Albertson JD: Contrasting short- and long-timescale effects of vegetation dynamics on water and carbon fluxes in water-limited ecosystems: VEGETATION CONTROLS ON DRYLAND FLUXES. *Water Resour Res* 2005, 41:n/a–n/a.
- Williams CA, Albertson JD: Soil moisture controls on canopy-scale water and carbon fluxes in an African savanna: Soil moisture controls on fluxes. *Water Resour Res* 2004, 40:n/a–n/a.
- Williams CA, Hanan N, Scholes RJ, Kutsch W: Complexity in water and carbon dioxide fluxes following rain pulses in an African savanna. *Oecologia* 2009, 161:469-480.
- Williams, C. A. et al., 2008. Interannual variability of photosynthesis across Africa and its attribution. *J. Geophys. Res.* Vol. 113, G04015.
- Williams, C. A., Hanan, N. P., Neff, J. C., Scholes, R. J., Berry, J. A., Denning, A. S., Baker, D. F., 2007. Africa and the global carbon cycle, *Carb. Bal. Manag.*, 2, 3, doi: 10.1186/1750-0680-2-3.

- Williams, C.A and Albertson, J.D., 2004. Soil moisture controls on canopy-scale water and carbon fluxes in an African savanna. *Water Resources Research*, 40, 1-14.
- Williams, C.A., Hanan, N., Scholes, R.J., Kutsch, W., 2009. Complexity in water and carbon dioxide fluxes following rain pulses in an African savanna. *Physiological Ecology, Oecologia* 161, 469-480. DOI 10.1007/s00442-009-1405-y.
- Williams, C.A., Hanan, N.P., Baker, I., Collatz, J., Berry, J, Denning, A.S., 2008. Interannual variability of photosynthesis across Africa and its attribution. *Journal of Geophysical Research*, Vol. 113, G04015, doi:10.1029/2008JG000718.
- Wittig, R., König, K., Schmidt, M. & Szarzynski, J., 2007. A Study of Climate Change and Anthropogenic Impacts in West Africa. *Env Sci Pollut Res*, 14 (3), 182-189.
- Wohlfahrt G, Anfang C, Bahn M, Haslwanter A, Newesely C, Schmitt M, et al. Quantifying nighttime ecosystem respiration of a meadow using eddy covariance, chambers and modelling. *Agric For Meteorol* 2005, 128:141–162.
- Wohlfahrt G, Bahn M, Haslwanter A, Newesely C, Cernusca A: Estimation of daytime ecosystem respiration to determine gross primary production of a mountain meadow. *Agric For Meteorol* 2005, 130:13–25.
- Wubda, M., 2003. Reconnaissance g_eophysique du bassin versant d'Ara (Djougou, Nord Bénin). *Mém.de mast. Université Pierre et Marie Curie*.
- Xu L, Baldocchi DD, Tang J: How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature: RAIN, GROWTH, AND RESPIRATION. *Glob Biogeochem Cycles* 2004, 18:n/a–n/a.
- Xu L, Baldocchi DD: Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agric For Meteorol* 2004, 123:79-96.
- Yang B, Pallardy SG, Meyers TP, et al (2010) Environmental controls on water use efficiency during severe drought in an Ozark Forest in Missouri, USA. *Global Change Biology* 16, 2252-2271, doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02138.x.
- Yang B, Pallardy SG, Meyers TP, Gu L-H, Hanson PJ, Wullschleger SD, et al. Environmental controls on water use efficiency during severe drought in an Ozark Forest in Missouri, USA. *Glob Change Biol* 2010, 16:2252-2271.
- Yang, B., Pallardy, S. G., Meyers, T.P., Gu, L.-H., Hanson, P. J., Wullschleger, S.D., Heuer, M., Hosman, K.P., Riggs, J.S., and Sluss, D.W. 2010. Environmental controls on water use efficiency during severe drought in an Ozark Forest in Missouri, USA. *Global Change Biology*, 16, 2252-2271, doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02138.x

- Youssef I, Lawani M., 2000. Les sols béninois: classification dans la base de référence mondiale. Centre National d'Agropédologie, 29-50. Rapport de la Quatorzième réunion du Sous-Comité ouest et centre africain de corrélation des sols, 224 p.
- Zannou, A. B. Y. 2011. Analyse et modélisation du cycle hydrologique continental pour la gestion intégrée des ressources en eau au Bénin : Cas du Bassin de l'Ouémé à Bétérou. Thèse de doct. Faculté des Sciences et Techniques, CIPMA, Université d'Abomey-Calavi (Bénin).
- Zin I., Zribi M., Otlé C., et al., 2009. Land cover assesment on the three AMMA experimental site from SPOT HRVIR data. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, JAG-D-08-00159.