



**HAL**  
open science

# Structuring uncertainty and variability in forest dynamics models - Application to coexistence of silver fir and Norway Spruce in mountain forests

Ghislain Vieilledent

► **To cite this version:**

Ghislain Vieilledent. Structuring uncertainty and variability in forest dynamics models - Application to coexistence of silver fir and Norway Spruce in mountain forests. Sciences of the Universe [physics]. AgroParisTech, 2009. English. NNT: 2009AGPT0008 . pastel-00005391

**HAL Id: pastel-00005391**

**<https://pastel.hal.science/pastel-00005391v1>**

Submitted on 1 Sep 2009

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



# Thèse

*présentée par*

**Ghislain VIEILLEDENT**

*pour obtenir le grade de*

**DOCTEUR DE L'AGROPARISTECH-ENGREF**

**(Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement)**

Spécialité : Statistiques appliquées à l'écologie forestière

Ecole doctorale : RP2E (Ressources, Procédés, Produits, Environnement)

## **Structurer l'incertitude et la variabilité dans les modèles de dynamique forestière**

**Application à la coexistence du Sapin et de l'Epicéa en forêt de  
montagne**

**Soutenue le 11 février 2009**

Composition du jury :

Matthias Dobbertin	DR	WSL (Suisse)	<i>Rapporteur</i>
Olivier François	DR HDR	CNRS-UJF-INP	<i>Rapporteur</i>
Wilfried Thuiller	CR	CNRS-UJF	<i>Examineur</i>
Miguel A. de Zavala	DR	INIA (Espagne)	<i>Examineur</i>
Benoît Courbaud	ICGREF HDR	Cemagref	<i>Co-directeur de thèse</i>
Jean-François Dhôte	DR HDR	ONF et INRA	<i>Directeur de thèse</i>

Travail de thèse réalisé au Cemagref de Grenoble, Unité de Recherche Ecosystèmes  
Montagnards, 38 402 Saint-Martin d'Hères, FRANCE



# CHAPITRE 1

---

## Remerciements

---

J'ai éprouvé un réel plaisir ces trois dernières années à effectuer un travail de recherche scientifique en écologie forestière. La thèse m'a permis de développer des compétences en informatique, en statistique et en écologie, trois disciplines qui permettent ensemble de tenter de relever des défis scientifiques particulièrement excitants. J'ai apprécié de pouvoir travailler sur un sujet comportant de nombreux aspects théoriques et ayant une finalité pratique clairement identifiable à court terme. Dans ce cadre, le travail de thèse a parfaitement collé à mes convictions et répondu à mes attentes et n'a pas manqué de me motiver tout au long du travail de terrain, d'analyses de données et de rédaction.

Pour cela je souhaiterais remercier très chaleureusement mon directeur de thèse au Cemagref de Grenoble, Benoît Courbaud, qui m'a témoigné sa confiance lors du choix des candidats pour l'attribution du sujet de thèse. Je souhaitais lui dire à travers ces remerciements que j'ai extrêmement apprécié chez lui sa capacité à se questionner, à se lancer de nouveaux défis scientifiques, à se former à de nouveaux outils, pour toujours entretenir la motivation et la curiosité nécessaires à un bon travail de recherche. J'essaierai de m'en inspirer si, je l'espère, je parviens à poursuivre dans le domaine. Je tenais également à le remercier pour les connaissances scientifiques qu'il a su me transmettre et les nombreux échanges scientifiques constructifs que nous avons pu entretenir ; tous les livres, articles, contacts qu'il m'a conseillés m'ont été d'une très grande utilité. Il m'a également laissé une très grande autonomie dans mon travail, tout en gardant un œil attentif sur l'organisation des recherches, ce qui a été très appréciable. Je voulais enfin le remercier pour son amitié. En mission longue aux Etats-Unis dans le laboratoire de Jim Clark, il m'a accueilli, ainsi que toute sa famille, pendant mon court séjour à Durham et je garde un excellent souvenir de ces moments de convivialité.

Merci à mon directeur de thèse officiel, Jean-François Dhôte, qui plus qu'un directeur administratif, a toujours prêté attention au bon déroulement de la thèse malgré l'éloignement géographique de Benoît aux Etats-Unis et de lui-même à l'INRA de Nancy puis à l'ONF de Fontainebleau. Toutes nos entrevues ont toujours été pleines de bons conseils. Jean-François m'a toujours entraîné, avec raison, à garder un œil forestier sur les résultats de modélisation et à m'entretenir avec les gestionnaires de terrain de l'intérêt du travail de recherche entrepris ; en bref, à prendre du recul. Je tenais à le remercier, ainsi que toute l'équipe du LERFoB à Nancy (plus particulièrement Catherine Collet, Jonathan Lenoir, Linde Cillen, Annabelle Mangin, François Morneau, Jean-Daniel Bontemps, Jean-Claude Pierrat et Gilles Le Moguédec) pour leur accueil amical lors de mon séjour d'un mois en février 2006 et leur soutien.

Un grand merci à Jim Clark de la Duke university qui, malgré toutes les obligations qui incombent à un chercheur de sa renommée, a accepté de prendre du temps pour suivre une partie de mon travail de thèse et collaborer à la rédaction de plusieurs articles. Il a été particulièrement accueillant et accessible lors de mon passage dans son équipe en novembre et décembre 2006. Plus spécialement, je souhaitais lui dire que je suis très respectueux de son travail. Ses articles et ses livres sont, à mon avis, fondateurs et ouvrent la voie vers une nouvelle approche, particulièrement moderne et cohérente, de l'écologie. Merci aux membres de son équipe, en particulier à Nathan E. Welch, Zehao Shen et Paco Rodriguez pour leur sympathie.

Georges Kunstler, qui est depuis peu officiellement papa, aura été pour moi un véritable grand-frère. Arrivé à Grenoble en janvier 2006, il m'aura incroyablement soutenu tout au long de la thèse, que ce soit sur le terrain, pour les analyses statistiques ou la rédaction des articles. Il est brillant, il a le chic pour dénicher les grains de sable qui font grincer les dents des reviewers et pour mettre en valeur les éléments originaux des travaux de recherche. Il aura mis toutes ses qualités à mon profit et je lui en suis particulièrement reconnaissant. Malgré mon inexpérience, il m'a toujours considéré d'égal à égal et a toujours valorisé mon travail au point de m'impliquer dans ses projets de recherche. Le workshop qu'il a organisé en décembre 2007 pour l'analyse des données de l'Inventaire Forestier National (IFN) Français sur les Alpes et le Jura, en compagnie de Cécile Albert, Sébastien Lavergne, Wilfried Thuiller (LECA, Grenoble), David Coomes (Université de Cambridge, Cambridge), Benoît Courbaud et Nicklaus E. Zimmermann (WSL, Birmensdorf), fut non seulement très sympathique, mais m'a également permis d'élargir mon réseau et de me confronter à d'autres problématiques écologiques que celles spécifiquement rencontrées dans ma thèse, que sont les changements climatiques, les modèles de niche ou l'écologie évolutive.

Ils ont été mes acolytes pour le travail de terrain. Efficaces et toujours de bonne humeur, je remercie sincèrement Eric Mermin, Pascal Tardif et Marc Furrh qui ont installé les placettes permanentes du Cemagref, effectué les relevés et organisé les données recueillies depuis 1994. Leur travail est à la base des études de dynamique forestière dans l'équipe et m'a permis de disposer de données longitudinales pour les travaux présents dans ce manuscrit sur les allométries, la croissance et la mortalité.

Au cours des trois dernières années, j'ai été amené à rencontrer, à travers des comités de thèse, la mise en place de cours, des formations, des colloques, des collaborations, un certain nombre de collègues thésards et chercheurs, qui ont tous participé d'une façon ou d'une autre à faire avancer le travail de thèse. Merci en particulier à Vivien Rossi et Sylvie Gourlet-Fleury (Cirad, Montpellier) pour la collaboration sur le modèle de croissance, à Frédéric Gosselin (Cemagref, Nogent-sur-Vernisson), Jacques Lepart (CEFE-CNRS, Montpellier) et Eric Parent (ENGREF, Paris) pour leur évaluation lors des comités de thèse, à François de Coligny (INRA, Montpellier) pour sa formation au langage Java et pour le développement de la plateforme Capsis, à Christophe Abraham (INRA, Montpellier) pour ses références sur les modèles bayésiens non-paramétriques, à Bernard Ycart (IMAG, Grenoble) pour ses apports en calcul de probabilités, à Eric Durand (IMAG, Grenoble) pour ses conseils sur le Gibbs sampler en langage C, à Matthew Denwood (Faculty of Veterinary Medicine, University of Glasgow) pour la mise à disposition du package runjags, à Gilles Bonnet (Cemagref de Clermont-Ferrand) pour la maintenance du cluster de calcul sous Linux, à Eric Maldonado (Cemagref de Grenoble) pour son aide dans la programmation en Java, à Jean-Louis Foulley et Florence Jaffrézic (INRA, Jouy-en-Josas) pour leur formation sur les modèles mixtes, à Yves Caraglio et Patrick Heuret (Cirad, Montpellier) pour leurs apports sur l'architecture des plantes, à Jean-Christophe Clément et Philippe Choler (LECA, Grenoble) pour leurs supports de cours sur les modèles en écologie, à Oliver Florès (CEFE-CNRS, Montpellier) pour la description de son modèle de recrutement, à Olivier Gimenez (CEFE-CNRS, Montpellier) pour la calibration des P-Splines en bayésien, à Ulrich Ulmer (WSL, Birmensdorf) pour les données de l'IFN Suisse sur la mortalité du Sapin et de l'Épicéa, à Manfred Lexer (BOCU, Vienne) et Harald Bugmann (UTH, Zurich) pour leurs remarques sur le travail de mortalité présenté à Trento (Italy) en septembre 2007, à Miguel A. de Zavala (INIA, Madrid), Matthias Dobbertin (WSL, Birmensdorf), Wilfried Thuiller (LECA, Grenoble) et Oliver François (TIMC-IMAG, Grenoble) pour avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse.

Vue la gentillesse de l'ensemble du personnel de l'unité Ecosystèmes Montagnards au Cemagref de Grenoble, l'insertion dans l'équipe a été des plus faciles et des plus agréables. Merci au directeur Philippe Cozic pour la confiance, la liberté et le soutien matériel qu'il offre aux thésards et merci à Catherine Lukie, Nicole Sardat, Geneviève Nouvellon, Jérôme Dannerolle, Sophie Labonne, Sébastien De Dagnelie, Emmanuel Jonas, Franck Lominé, Gilles Favier, Fernande Chomat, Alain Bédécarrats, Christophe Chauvin, Luuk Dorren, Frédéric Berger, Freddy Rey, André Evette, Julien Pottier, Mélanie Burylo, Claire Deléglise, Yoan Paillet, Patrick Saccone, Lauric Cécillon, Emmanuel Defossez, Valérie Anti-

norro, Frédéric Ousset, Samuel Decout, Christophe Bigot, Nicolas Clouet, Jean Bernard-Brunet, Philippe Delcros, Sandra Luque, Alain Soutrenon, François Véron, Séverine Dujardin, Vincent Breton, Claude Bernard-Brunet, Jean-Jacques Brun, Stéphanie Gaucherand, Grégory Loucougaray, Thomas Spiegelberger, Stéphane Lambert, Denise Varet, Sylvie Vanpeene, Franck Bourrier, David Bertrand, Nicolas Eckert, André Torre, Vito Bacchi, Adeline Heymann, Benoît Chanut, Xavier Pasquier, Paolo Caccamo, Romain Gaucher, Sophie Madelrieux, Vincent Boudières pour leur aide administrative, leur aide ponctuelle sur des aspects techniques, les discussions de couloirs, les pots en tout genre, leur amitié et leur bonne humeur.

Mon goût pour la biologie et la statistique s'est développé au contact de professeurs pédagogues et passionnés par leur discipline. Je les remercie de m'avoir transmis leurs connaissances et de m'avoir encouragé dans la voie scientifique. En particulier, j'adresse mes plus vifs remerciements à M. Hénaff, M. Maury, Mme et M. Bonhoure, mes professeurs de biologie au Lycée Clémenceau de Nantes, à Mme Durand, M. Seize et M. Husson, mes professeurs de mathématique, physique et statistique à Nantes et à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, à M. Lecœur, M. Betsh et M. Léger, mes professeurs d'écologie et d'agronomie à Rennes, au Muséum National d'Histoire Naturel de Paris et à l'Institut National Agronomique de Paris.

Un énorme merci à mes parents, Danièle Frappier et Marcel Vieilledent, qui m'ont traîné dans les champs, les étables, la forêt, sur les chemins, à la montagne, à la mer quand j'étais petit ; m'ont laissé tranquille quand j'étais adolescent et m'ont toujours soutenu moralement et matériellement pour le choix de mes études supérieures, une fois devenu grand. Un grand merci à ma sœur Aurélie et à mon frère Valentin dont j'admire le sens de l'humour, la débrouillardise et les choix de vie. Une énorme bise à mon neveu Noé et son papa Alexis. Je leur dédie à tous les six ce travail de thèse en les remerciant les uns et les autres pour l'éducation, l'inspiration et l'affection qu'ils m'ont apportées.

Les potes, c'est à eux qu'on pense, aux bonnes blagues, aux apéros, aux soirées ukulélé, à la plage, aux randos, au kite, à la grimpe, aux concerts lorsque les yeux encore tout collés, en pyjama, on court à l'ordinateur le matin pour s'apercevoir qu'après une nuit d'itérations, aucun des modèles statistiques programmés n'a convergé... Merci aux amis de Nantes, de Rennes, de Langogne, de Paris, de Toulouse, de Montpellier, de Grenoble, de Séville, de Cordoue, de Huaraz, de Lima, de St-Leu-de-la-Réunion, je vous embrasse tous !

Enfin, un immense merci à Youna, ma doudoue, pour son amour, son intelligence, sa douceur et sa compréhension. Elle m'a démontré maintes fois que  $1 + 1 > 2$  et me permet d'aborder mes calculs en toute relativité.

De l'importance de prendre en compte la variabilité des processus et les cas particuliers . . .

*“Je vous ferai observer, en passant, que beaucoup de ce qu’une cour refuse d’admettre comme preuve est pour l’intelligence ce qu’il y a de meilleur en fait de preuves. Car, se guidant d’après les principes généraux en matière de preuves, les principes reconnus et inscrits dans les livres, la cour répugne à dévier vers les raisons particulières. Et cet attachement opiniâtre au principe, avec ce dédain rigoureux pour l’exception contradictoire, est un moyen sûr d’atteindre, dans une longue suite de temps, le maximum de vérité auquel il est permis d’atteindre ; la pratique, en masse, est donc philosophique ; mais il n’est pas moins certain qu’elle engendre de grandes erreurs dans des cas spéciaux.”*

Edgar A. Poe, 1842, *Le Mystère de Marie Roget*, traduction de Charles Baudelaire.





## 2.1 Les forêts mélangées de montagne

### 2.1.1 Intérêt des peuplements mélangés en zone de montagne

Les peuplements forestiers mélangés sont intéressants à plusieurs titres. Du point de vue de la conservation de la biodiversité, le mélange d'essences favorise l'existence d'une plus grande variété de niches écologiques favorable au développement d'un plus grand nombre d'espèces faunistiques et floristiques (Seymour and Hunter, 1999; Scherer-Lorenzen et al., 2005). Du point de vue économique, les peuplements mélangés permettent de tamponner les variations du marché et d'assurer un revenu régulier (Peterson et al., 1998). Du point de vue de la stabilité, les peuplements forestiers mélangés sont considérés comme plus résistants aux perturbations et plus résilients (Motta and Haudemand, 2000; Quine et al., 1995; Schütz, 2004; Wasser and Frehner, 1996). D'un point de vue général, il est préconisé de maintenir le mélange là où il existe et de le créer lorsque les peuplements sont purs (Sardin and Dunoyer, 2005).

Vis-à-vis de la biodiversité, les forêts hétérogènes apportent une contribution directe (cortège des essences ligneuses) mais surtout indirecte par l'association avec des espèces inféodées et la création de biotopes diversifiés, liés aux trouées ou lisères créées pour pérenniser le mélange (Gosselin and Laroussinie, 2004).

Concernant la résistance et la résilience des peuplements mélangés vis-à-vis des aléas, il a été démontré que les peuplements mélangés présentaient moins de dégâts d'insectes ravageurs. Ceci repose sur un accès réduit aux hôtes et un impact plus fort des ennemis naturels (Jactel et al., 2005). Il existe aussi des phénomènes de compensation : dans les forêts mélangées du nord-est canadien, la mortalité des résineux pendant les pullulations de tordeuses provoque une croissance accélérée des feuillus et enclenche la régénération des

résineux (Saucier, 1997). Face aux tempêtes, l'avantage des peuplements mélangés réside dans une meilleure résilience : chablis de plus petite taille, régénération en attente ou plus facile à obtenir et donc retour plus rapide à un état satisfaisant. Sous l'angle des risques, les sensibilités spécifiques sont très variables. Elles ne sont pas réduites par le mélange qui est bénéfique par effet de système (prise de relais). Le mélange protège donc plutôt la forêt que les espèces (Dhôte et al., 2005).

Il existe encore peu de résultats sur l'économie comparée des systèmes de production intégrant les forêts mélangées. Des travaux scandinaves indiquent une meilleure rentabilité pour les mélanges Epicéa-Bouleau que pour les plantations pures (Valkonen and Valsta, 2001). D'un point de vue théorique, il a été démontré que la productivité pouvait être plus importante pour des niveaux élevés de diversité spécifique (Tilman et al., 1997; Loreau, 1998). Cette hypothèse s'appuie sur la complémentarité des niches pour certaines combinaisons d'espèces et sur une probabilité de complémentarité d'autant plus forte que le nombre d'espèces est élevé. La complémentarité des niches résulte d'une différence entre espèces dans l'utilisation des ressources, dans le temps ou dans l'espace et d'interactions positives entre espèces (Loreau and Mouquet, 1999; Tilman, 1999; Mittelbach et al., 2001). Cependant, les mécanismes de coexistence des espèces sont nombreux et il a été démontré que la coexistence pouvait être obtenue sans tenir compte de la complémentarité des espèces, qui est le mécanisme retenu pour expliquer le lien positif entre diversité spécifique et productivité. Ce qui veut dire que la relation entre diversité et productivité peut changer suivant les mécanismes de coexistence considérés (Cardinale et al., 2000). Si des processus régionaux comme l'immigration sont pris en compte dans la détermination de la coexistence, la productivité peut tout aussi bien rester constante ou diminuer alors que la diversité spécifique augmente localement (Loreau and Mouquet, 1999).

En France, le pool d'espèces en forêt est relativement élevé : 73 espèces indigènes, 9 acclimatées, 54 exotiques. Localement, la richesse spécifique des placettes de l'Institut Forestier National (IFN) se répartit comme suit : 32% comptent une seule espèce, 30% deux espèces, 21% trois espèces, 17% quatre espèces et plus. Cette richesse varie entre grandes régions : les peuplements à 1 ou 2 espèces sont très abondants dans le grand Sud-ouest, le Midi méditerranéen et le Massif Central ; les peuplements les plus riches se trouvent dans les plaines, collines et reliefs de l'Est (Dhôte et al., 2005).

Dans un contexte montagnard mettant en avant la multifonctionnalité de la forêt (Price, 2003; Dhôte et al., 2005; Schütz, 2005), qui joue un rôle paysager, d'habitats naturels à conserver (MNHN, 1997), de production, de protection contre les perturbations naturelles (avalanches, chutes de blocs, glissements de terrain) (Dorren et al., 2005; Price, 2003), la conservation du mélange est un enjeu majeur (Dhôte et al., 2005).

### 2.1.2 Gestion difficile des peuplements mélangés en zone de montagne

La gestion forestière dans les peuplements mélangés est difficile. Les différences d'âge d'exploitabilité des essences, liées à la croissance, conduisent le plus souvent à des peu-

peuplements hétérogènes au niveau des classes d'âge et de diamètre. Les essences expriment différents besoins (notamment au niveau de la ressource lumineuse) pour la régénération. La régénération diffuse des différentes espèces en mélange conduit à des opérations sylvicoles de régénération et d'amélioration qui sont non localisées et intimement mêlées donc plus difficilement planifiables dans le temps et dans l'espace que pour les peuplements réguliers (Sardin and Dunoyer, 2005).

Contrairement aux peuplements mélangés, les peuplements réguliers monospécifiques peuvent être décrits assez simplement à l'aide de paramètres déterminés sur une surface d'un hectare : le nombre de tiges, la surface terrière, la hauteur dominante, le volume et les accroissements correspondants. Les lois de Eichhorn et d'auto-éclaircie ont servi de fondement aux tables de production, puis aux modèles de croissance, qui ont permis de tester et de bâtir différents scénarios de gestion sylvicole (Bock et al., 2005).

Pour la conservation du mélange, les préconisations actuelles sont la conservation d'arbres semenciers des différentes espèces, l'obtention de trouées facilitant la régénération des espèces héliophiles et le non-prélèvement des espèces minoritaires lors des coupes et éclaircies. Les gestionnaires forestiers gèrent actuellement les peuplements mélangés en s'appuyant sur des méthodes de suivi (monitoring) et des corrections appliquées au coup par coup à travers les plans simples de gestion afin de répondre à l'objectif assigné au peuplement forestier : production, protection ou conservation de la biodiversité (Bruciamacchie and de Turckheim, 2005).

Les traitements actuels préconisés pour la gestion des peuplements mélangés sont associés à une sylviculture proche de la nature (Bruciamacchie and de Turckheim, 2005). Les alternatives sont la gestion pied-à-pied jardinée ou la gestion sous forme de collectifs qui se régénèrent de façon décentralisée dans l'espace et différée dans le temps. Ce dernier traitement est notamment préconisé en zones de montagne soumises à des difficultés d'exploitations (Schütz, 2005; Gauquelin and Courbaud, 2006).

Par la complexité des mécanismes écologiques mis en jeu dans la dynamique forestière, l'anticipation des trajectoires sylvicoles à partir d'un état initial donné est difficile et les gestionnaires sont demandeurs d'outils d'aide à la décision et de conseils de gestion pour les peuplements mélangés. D'où l'intérêt des modèles de simulation de la dynamique forestière en peuplements mélangés afin de : i) comprendre les mécanismes écologiques déterminants de la dynamique, ii) prédire la dynamique naturelle, iii) tester des scénarios sylvicoles.

### 2.1.3 Les forêts mélangées de Sapin et d'Epicéa en zone de montagne

Le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) et l'Epicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst.) constituent les deux principales essences résineuses de l'étage montagnard humide de l'Europe moyenne et méridionale (Ozenda, 1985; Desplanque et al., 1998). En France, ils constituent des peuplements purs mais peuvent aussi être associés dans l'étage montagnard supérieur (1000 à 1800m) (Fig. 2.1). L'Epicéa et le Sapin sont respectivement la première et la troisième espèce résineuse en France (après le Pin maritime *Pinus maritima* L.). Ils repré-



FIG. 2.1: **Placette en mélange Sapin-Epicéa**. Forêt de Queige, massif du Beaufortain, Alpes du Nord, France,  $45^{\circ}41'57''N - 6^{\circ}27'30''E$ , 1358m d'altitude.

sentent actuellement respectivement 8% et 7% du volume de bois sur pied dans les forêts françaises (données IFN 2005).

Dans les Alpes, les peuplements mélangés de Sapins et d'Epicéas se rencontrent principalement dans les massifs internes. Leur association est complétée par le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les massifs externes recevant plus de précipitations (Fig. 2.2). Dans les régions de montagne, ces deux espèces présentent actuellement une forte dynamique de recolonisation suite à la déprise agricole, entraînant une augmentation des surfaces forestières. L'Epicéa, qui se disperse relativement plus facilement que le Sapin et dont les semis sont plus héliophiles, participe à la fermeture des milieux alors que le Sapin s'installe petit à petit sous le couvert forestier (Fig. 2.3)

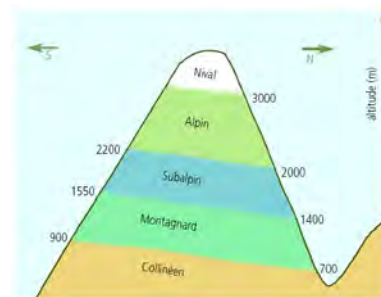
## 2.2 Autécologie du Sapin et de l'Epicéa

### 2.2.1 Habitats du Sapin et de l'Epicéa

L'importance prise par la question des changements climatiques (Thuiller, 2007; Lenoir et al., 2008) a conduit à expliquer et prédire la distribution des espèces à partir des modèles de niches (Hutchinson, 1957; Guisan and Zimmermann, 2000). Les modèles de niche sont basés sur la distribution actuelle des espèces en fonction des paramètres climatiques (en particulier température et bilan hydrique) et pédologiques (en particulier pH et rapport C/N) et de la projection de ses variables dans le futur (Guisan and Zimmermann, 2000; Guisan and Thuiller, 2005). Les modèles de niche ont été principalement utilisés pour la distribution des espèces végétales herbacées ou animales (Thuiller et al., 2008; Pearman



(a)



(b)



(c)



(d)

FIG. 2.2: Localisation des peuplements mélangés de Sapins et d'Epicéas. a) Secteurs internes des Alpes du Nord avec des peuplements en mélange Sapin-Epicéa, b) Étage de végétations dans les Alpes c) Aire de répartition du Sapin, d) Aire de répartition de l'Epicéa. Sources : (Gauquelin and Courbaud, 2006; Skroppa, 2003; Wolf, 2003).



FIG. 2.3: **Recolonisation des alpages par l'Epicéa.** Cime de la Jasse, massif de Belle-donne, Alpes du Nord, France, environ 1700 m d'altitude.

et al., 2008; Araujo and Rahbek, 2006). Peu de modèles de niches ont été utilisés pour expliquer la distribution des espèces arborées et notamment du Sapin et de l'Epicéa. Définir l'habitat naturel du Sapin et de l'Epicéa est rendu difficile, d'une part par le fait que ces espèces ont été fortement utilisées en plantation et , d'autre part, parce que leur présence dans leur habitat naturel a pu être limitée par les pratiques pastorales. Leur distribution actuelle ne reflète pas forcément en tout point leur habitat naturel (Albert et al., in prep).

Malgré tout, certaines études ont permis de préciser les caractéristiques stationnelles des placettes forestières composées de Sapin ou d'Epicéa en France (Pinto and Gegout, 2005; Seynave et al., 2004; Pinto et al., 2008). Ces études ont en partie été effectuées en combinant (i) des données collectées par l'Inventaire Forestier National (IFN), (ii) des données climatiques numérisées et spatialisées par la méthode AURHELY de Météo France, (iii) des données phyto-écologiques de la base EcoPlant de l'ENGREF (Lenoir et al., 2008; Gegout, 2001) Les résultats s'ajoutent aux connaissances empiriques sur le Sapin et l'Epicéa (Rameau et al., 1993; Bonnier, 1934; Gauquelin and Courbaud, 2006; Wasser and Frehner, 1996; Ozenda, 1985) qui permettent de préciser leur habitat naturel.

Dans les Vosges, le Jura et les Alpes du Nord, Seynave et al. (Seynave et al., 2004) ont étudié les facteurs climatiques et pédologiques influençant la productivité (mesurée par un indice de fertilité égal à la hauteur dominante à un âge de référence) de l'Epicéa. L'indice de fertilité baisse de 1 m tous les 100 m au-delà de 500 m. L'Epicéa est sensible au froid en début de saison de végétation et au stress hydrique en période estivale. L'Epicéa est sensible à la présence d'obstacle à l'enracinement dans le sol, notamment sur substrat calcaire comprenant des dalles constituant une barrière à la prospection racinaire. Dans les Alpes, sur substrat calcaire à haute altitude et sur pente forte, un pH et un rapport

C/N élevés (respectivement supérieur à 5.5 et 20) conduisent à une productivité faible de l'Épicéa due à une faible disponibilité en éléments minéraux.

Dans les Vosges, [Pinto and Gegout \(2005\)](#), en utilisant des données de présence-absence et des modèles de niche par régression logistique, ont démontré que le Sapin et l'Épicéa se rencontraient sur les sols les plus acides et les plus oligotrophes par rapport aux espèces feuillues. Alors que le Sapin affecte les milieux plus humides, l'Épicéa est plus présent dans les milieux secs. A partir de la hauteur des arbres dominants, [Pinto et al. \(2008\)](#) ont démontré que pour des altitudes inférieures à 600 m, le Sapin était limité par une faible pluviosité. Au-delà de 850 m d'altitude et d'un rapport C/N de 27 (milieu oligotrophe, pauvre en éléments minéraux), la hauteur maximale des peuplements de Sapin diminue pour passer sous la barre des 30 m. Ces deux dernières études, l'une basée sur des données de présence-absence, l'autre sur des données démographiques de croissance en hauteur mettent en évidence la difficulté de définir l'habitat d'une espèce. Quel est le lien entre les caractéristiques démographiques d'une espèce et sa probabilité de présence ? La croissance, la survie et la dispersion sont-elles maximales lorsque la probabilité de présence est maximale et peut-on par conséquent définir l'habitat d'une espèce à partir de ses fonctions démographiques ([Albert et al., in prep](#)) ?

Pour expliquer pleinement la distribution du Sapin et de l'Épicéa, il serait intéressant d'avoir des connaissances plus approfondies sur la phylogénie (origine des espèces) et la physiologie des espèces (leur résistance au froid, au gel, la taille de leur vaisseaux, l'effet de la lumière, de l'humidité et de la température sur le degré d'ouverture des stomates) afin de définir la niche potentielle de l'espèce. Outre des processus physiologiques, les mécanismes de compétition entre espèces devraient être intégrés aux modèles de niche afin de connaître plus précisément la niche réalisée de chacune des espèces et de pouvoir prédire la distribution des espèces à l'avenir ([Araujo and Luoto, 2007](#); [Thuiller et al., 2008](#)).

### 2.2.2 Croissance

L'Épicéa est sensible à la sécheresse estivale à basse altitude ([Desplanque et al., 1998, 1999](#)). Son enracinement superficiel pourrait expliquer cette sensibilité. Les fortes températures en août et en septembre constituent le principal facteur limitant la croissance de l'Épicéa qui régule peu sa transpiration ([Gillot, 1985](#)).

La croissance du Sapin est très fortement liée à l'humidité atmosphérique ainsi qu'à la réserve en eau du sol. Sur les versants sud, les populations de Sapins sont sensibles à la sécheresse et à la chaleur estivale ([Lévy and Becker, 1987](#)). La croissance du Sapin est également limitée par les gelées tardives au printemps ([Lenz et al., 1988](#)).

Le Sapin, dont l'optimum photosynthétique est de 20°C ([Guehl, 1985](#)), est plus thermophile que l'Épicéa, ce qui le limite en altitude. L'optimum photosynthétique de l'Épicéa est de 15°C ([Guehl, 1985](#)). Le Sapin est plus économe en eau. Il régule sa transpiration et transpire moins que l'Épicéa ([Gillot, 1985](#)). Ce phénomène physiologique est lié à la baisse de la conductance stomatique du Sapin ([Guicherd, 1994](#)) qui évite ainsi le stress hydrique. L'Épicéa présente une sensibilité plus prononcée que le Sapin à la sécheresse estivale. Dans les peuplements d'Épicéa purs entre 1400 et 1600 m, ce n'est pas la sécheresse climatique mais plutôt le facteur anthropique qui semble responsable de l'absence actuelle du Sapin.





FIG. 2.4: Planche botanique décrivant *Abies alba* Mill.. Source : Prof. Dr. Otto Wilhelm Thomé *Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*, [www.biolib.de](http://www.biolib.de), 1885, Gera-Untermhaus, Germany.



FIG. 2.5: Planche botanique décrivant *Picea abies* (L.) Karst.. Source : Prof. Dr. Otto Wilhelm Thomé *Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*, [www.biolib.de](http://www.biolib.de), 1885, Gera-Untermhaus, Germany.

Les paramètres décrivant les performances photosynthétiques à forte lumière (taux de carboxylation maximal de la Rubisco, flux maximal d'électrons) laissent suggérer que l'Epicéa est physiologiquement adapté à des conditions de forte lumière (Grassi and Bagnaresi, 2001). Cette capacité de forte croissance à forte lumière lui confère un avantage sur le Sapin dans la colonisation des trouées (Wasser and Frehner, 1996; Gauquelin and Courbaud, 2006).

En fonction du rang de tolérance à l'ombre, plusieurs auteurs ont comparé les vitesses de croissance en hauteur ainsi que la hauteur et la taille des houppiers à l'âge adulte de différentes espèces. Les espèces les moins tolérantes à l'ombre sont supposées avoir une croissance plus rapide, une hauteur à l'âge adulte supérieure et un houppier moins développé (base du houppier plus haute et rayon de houppier moins large) que les espèces les plus tolérantes à l'ombre (Canham et al., 1994; Parish et al., 2008; Dietze et al., *in press*; Poorter et al., 2006; Grubb, 1998). Du fait de la plus grande tolérance à l'ombre du Sapin par rapport à l'Epicéa, ces différences sont supposées s'appliquer aux deux espèces. Par leur houppier plus profond et plus large, les espèces plus tolérantes à l'ombre sont susceptibles de projeter une ombre plus importante qui contribue à exclure les espèces moins tolérantes à l'ombre en empêchant l'installation de leurs semis (Canham et al., 1994; Grubb, 1998; Shukla and Ramakrishnan, 1986; Yokozawa et al., 1996). De cette façon, le Sapin une fois installé dans la canopée pourrait exclure plus rapidement l'Epicéa.

### 2.2.3 Mortalité

La mortalité d'un arbre est fortement liée à sa croissance. Au niveau anatomique, le renouvellement cellulaire est faible chez les végétaux et un arbre ne survit que s'il est capable de croître et de renouveler ses organes végétatifs en développant son architecture (Barthelemy and Caraglio, 2007). La croissance, qui dépend de la quantité de ressource, de l'âge et de la taille de l'arbre est un indicateur synthétique de sa vitalité. Plus un arbre a une croissance forte, plus sa probabilité de mourir est faible (Kobe et al., 1995; Kunstler et al., 2005; Wyckoff and Clark, 2000). Les facteurs limitant la croissance du Sapin et de l'Epicéa contribuent à augmenter leur probabilité de mourir. La survie du Sapin est ainsi limitée lors de sécheresses prononcées sur les versants sud à basse altitude et lors de gel tardif alors que la survie de l'Epicéa est limitée par le stress hydrique dans le cas de sécheresse estivale.

Les paramètres décrivant les performances photosynthétiques à faible lumière (respiration à l'obscurité, éclaircissement au point de compensation, rendement quantique) suggèrent que le Sapin est plus à même de maintenir un bilan carbone équilibré dans des conditions d'ombre par rapport à l'Epicéa (Grassi and Bagnaresi, 2001). Dans les jeunes stades, le Sapin, plus tolérant à l'ombre que l'Epicéa, est moins sensible à la compétition avec les autres semis et avec la végétation concurrente. Cette capacité à survivre à l'ombre permet au Sapin de s'installer sous couvert (Wasser and Frehner, 1996; Gauquelin and Courbaud, 2006).

De manière générale, il apparaît que l'Epicéa est plus sensible aux perturbations que le Sapin. Une croissance rapide, caractéristique des espèces moins tolérantes à l'ombre, et un enracinement superficiel, ont tendance à rendre l'Epicéa plus sensible aux coups de vent que le Sapin, tant au niveau des chablis (arbre déraciné) que des volis (cime cassée) (Wasser and Frehner, 1996; Gauquelin and Courbaud, 2006). L'Epicéa serait également plus sensible aux attaques d'insectes xylophages, les scolytes (cf. Bostryche typographe, *Ips typographus* L., 2.6) et aux champignons (cf. Polypore du Pin (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) au stade adulte et Feutrage Brun (*Herpotrichia juniperi* (D.) Petr.) dans les jeunes stades). Concernant la mortalité par abrutissement des jeunes semis, l'Epicéa apparaît moins appétant que le Sapin (Wasser and Frehner, 1996).

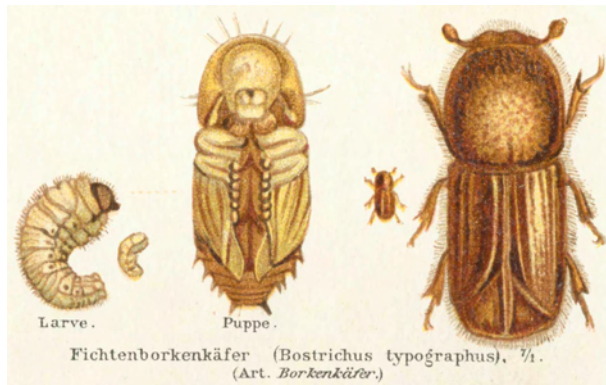
## 2.2.4 Dispersion et recrutement

Les graines de Sapins sont plus grandes que celles de l'Epicéa (Fig. 2.4 and Fig. 2.5). Le poids des graines de Sapin est de 50 mg contre 7 mg pour l'Epicéa (Cordonnier, 2004; Rohmeder, 1972). Les différences de taille et de poids entre les graines de Sapin et d'Epicéa peuvent être mises en relation avec la fécondité, la distance de dispersion et l'installation des semis pour les deux espèces.

Greene and Johnson (1993) ont démontré une corrélation négative entre poids des graines et distance de dispersion dans la famille des Pinacées à laquelle appartiennent le Sapin et l'Epicéa. Il est globalement admis que l'Epicéa a une distance de dispersion des graines supérieure au Sapin. Cela n'est pas véritablement confirmé par les estimations obtenues à partir d'observations de terrain. Le Sapin a une distance de dispersion médiane allant de 13.2 m à 19.2 m (Sagnard et al., 2007) alors que l'Epicéa a une distance de dispersion allant de 7.3 à 16.9 m pour des arbres adultes entre 15 et 35 m de hauteur (Dovčiak et al., 2008).

Un trade-off entre poids des graines et nombre de graines produites est souvent observé (Coomes et al., 2003) (Fig. 2.16). La fécondité de l'Epicéa est donc supposée supérieure à celle du Sapin (Cordonnier, 2004; Rohmeder, 1972). Dovčiak et al. (2008) ont obtenu une fécondité moyenne de 3290 graines par an pour un Epicéa adulte de 19.5 m de hauteur alors que Sagnard et al. (2007) ont observé une fécondité moyenne de 2950 graines par an pour un Sapin de 20 cm de DBH.

Le Sapin présente une régénération relativement indépendante de la présence de sites refuges (Wasser and Frehner, 1996; Gauquelin and Courbaud, 2006; Grassi et al., 2004). Szymura et al. (Szymura et al., 2007) ont toutefois démontré une probabilité de présence maximale des semis autour de 10% de lumière relative et une probabilité plus faible de présence sous la canopée des arbres adultes ou au sein de patches de végétation basse (cf. patches de Myrtilles, *Vaccinium myrtillus* (L.)). Du fait de la plus faible tolérance à l'ombre de l'Epicéa, les semis d'Epicéa sont plus souvent rencontrés sur les abords ou au sein des trouées (Wasser and Frehner, 1996; Gauquelin and Courbaud, 2006; Grassi et al., 2004). Les semis d'Epicéa sont souvent rencontrés sur des souches ou troncs de bois mort. Les mécanismes pouvant expliquer une facilitation de la régénération de l'Epicéa sur ces micro-sites sont (i) une mise à la lumière des semis qui évitent la compétition des



(a)



(b)



(c)

FIG. 2.6: Dégâts de *Bostryche typographe* sur *Epicéa*. (a) Dessin d'*Ips typographus* L., source : Meyers Konversations-Lexikon, 4. Aufl. 1888, Bd. 16, S. 352, Ausschnitt aus Tafel Waldverderber I (Käfer); (b) Galeries creusées par les individus adultes, source : Milan Zubrik, Forest Research Institute - Slovakia, Slovak Republic, [www.forestimages.org](http://www.forestimages.org); (c) Dégâts en forêt d'*Epicéa*, source : Jan Liska, Forestry and Game Management Research Institute, Czechia, [www.forestimages.org](http://www.forestimages.org).

herbacées au sol, (ii) des conditions minérales et hydriques favorables, (iii) un effet de protection par la souche permettant d'éviter l'arrachement des semis par reptation de la neige. Les observations sur le terrain semblent montrer que la régénération sur bois mort concerne plutôt l'Epicéa que le Sapin.

### 2.2.5 Dynamique naturelle supposée du Sapin et de l'Epicéa

Les différences de comportement à la lumière, les différences de compétitivité dans le jeune âge, les différences morphologiques des graines et les différences de tolérance aux perturbations prédisent une dynamique de succession pour les peuplements mélangés de Sapin et d'Epicéa en l'absence de perturbations suffisantes à la réouverture du milieu (Wasser and Frehner, 1996; Connell and Slatyer, 1977) : l'Epicéa participe à la recolonisation des milieux ouverts, le Sapin s'installe sous couvert et l'Epicéa est progressivement exclu du peuplement. Dans le cas de perturbations intermédiaires, l'exclusion compétitive de l'Epicéa peut-être empêchée, ce qui conduit à la coexistence des deux espèces (Connell and Slatyer, 1977; Cordonnier, 2004; Cordonnier et al., 2006).

Bien que l'Epicéa et le Sapin aient une importance économique et sociale forte, il existe peu de données quantitatives sur les processus démographiques et écophysologiques déterminant leur dynamique (hormis Dovčiak et al. (2008); Sagnard et al. (2007); Szymura et al. (2007); Grassi et al. (2004); Grassi and Bagnaresi (2001)). Les connaissances empiriques accumulées au cours du temps par les praticiens diffusent dans des documents techniques (Wasser and Frehner, 1996; Gauquelin and Courbaud, 2006; Bruciamacchie and de Turckheim, 2005) qui fournissent des informations qualitatives aux gestionnaires forestiers qui gèrent le mélange au coup par coup. Les connaissances théoriques autour des différences entre espèces d'ombre et de lumière viennent compléter les hypothèses sur la dynamique naturelle du mélange Sapin-Epicéa. Des modèles statistiques et de simulations, basés sur des données quantitatives doivent permettre (i) de tester les différences entre les deux espèces, (ii) de prédire la dynamique naturelle du mélange Sapin-Epicéa, (iii) d'anticiper la dynamique pour conserver le mélange par des interventions sylvicoles adéquates.

## 2.3 Variabilité et incertitude dans les modèles en écologie

### 2.3.1 Intérêt de la modélisation

La gestion forestière est une démarche à long terme au cours de laquelle l'aménagiste et le sylviculteur doivent opérer périodiquement des choix dont les conséquences s'étalent sur plusieurs décennies (Houllier et al., 1991). La planification et la prise de décision peuvent être améliorées en ayant accès à des prédictions fiables de la dynamique forestière (Clark et al., 2001). La complexité des problèmes qui se posent lorsque l'on souhaite analyser et simuler la réponse des peuplements soumis à des traitements différents nécessite l'emploi de techniques de modélisation (Clark et al., 2001; Houllier et al., 1991). La modélisation ne cherche pas à proposer des lois universelles décrivant le fonctionnement d'un système mais s'efforce de rendre compte de la réalité. Les modèles sont par essence contingents aux objectifs de recherche en cours. La modélisation peut permettre (i) d'acquérir ou de tester de nouvelles connaissances lors de la calibration des modèles et de l'estimation des paramètres à partir des données de terrain, (ii) de prédire la dynamique et de tester des scénarios de gestion (Canham et al., 2003).

La plupart des méthodes et techniques qui participent de la modélisation relèvent des mathématiques appliquées. La statistique, notamment les techniques de régression y joue un rôle essentiel (Houllier et al., 1991). L'informatique apporte une contribution cruciale à la modélisation. Elle permet l'emploi de méthodes d'inférence de plus en plus sophistiquées, nécessitant un grand nombre de calculs et permet de projeter les résultats de l'inférence par simulations numériques tout en donnant la possibilité de visualiser les résultats de simulations à travers des plateformes logicielles par exemple (Courbaud et al., 2003; de Coligny, 2007; de Coligny et al., 2003) (Fig. 2.7).

En ce qui concerne la modélisation de la dynamique forestière, différents types de modèles ont été historiquement développés. On distingue les "modèles peuplements" (pour lesquels la dynamique est déterminée par des paramètres à l'échelle du peuplement tels que la surface terrière, le nombre de tiges, la hauteur dominante, le diamètre moyen), des "modèles arbres" ou "individus centrés" (pour lesquels la dynamique est déterminée par les caractéristiques de chaque individu composant le peuplement tel que le DBH, la hauteur, la taille du houppier). Dans les modèles individus centrés, on distingue les modèles "indépendants des distances" des modèles "dépendants des distances" où chaque arbre est localisé dans le peuplement par des coordonnées (Franc et al., 2000). Dans les forêts mélangées de montagne, où les facteurs biotiques (notamment la lumière) sont très anisotropes et où les caractéristiques individuelles des arbres (espèce, taille) sont très irrégulières dans l'espace, ces derniers modèles semblent être les plus adaptés (Franc et al., 2000).

Pour les forêts mélangées de Sapin et d'Épicéa, il existe actuellement en Europe plusieurs modèles de dynamique (Bugmann, 1994; Lexer and Hönninger, 2001; Courbaud et al., 2003). Ils sont tous constitués par des sous-modèles de croissance, de mortalité et de recrutement, déterminant le cycle de vie de chacune des espèces. La plupart des paramètres de

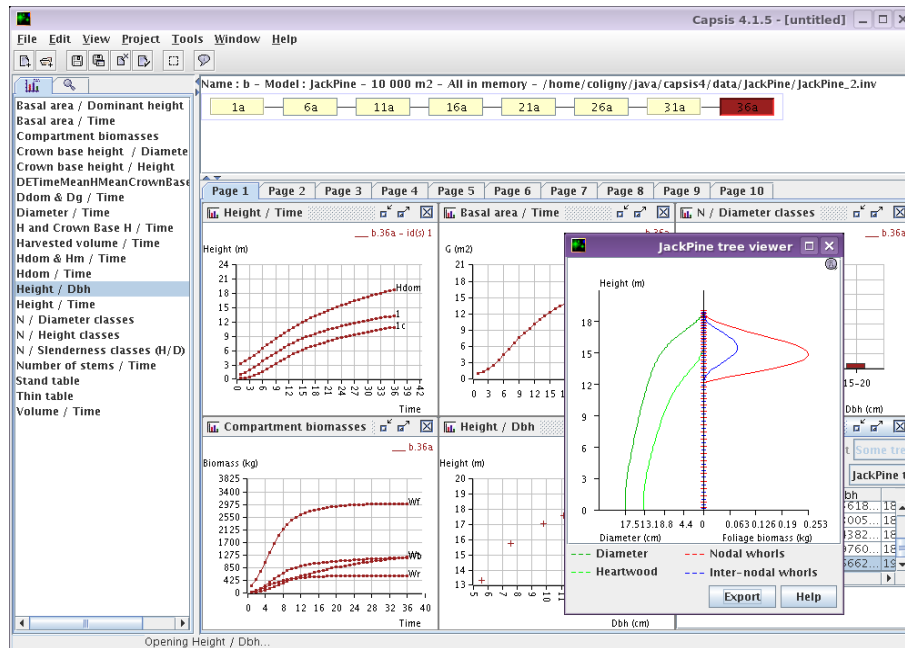


FIG. 2.7: Capsis 4.1.5 sous Linux (Java 1.5). JackPine Model par Robert Schneider (mai 2008). Source : <http://coligny.free.fr/textes/screenShots.html>.

ces modèles sont calés à partir de connaissances empiriques ou de revues bibliographiques pour lesquelles les études étaient effectuées dans des contextes relativement différents des conditions d’application des modèles. Ceci est d’autant plus vrai pour les modèles de mortalité et de recrutement qui, n’étant pas associés directement à la production de bois comme la croissance, ont été moins étudiés et utilisent des jeux de données sur des échelles réduites (Hawkes, 2000).

Dans le cadre de la thèse, on se propose de recaler l’ensemble des fonctions démographiques et allométriques du Sapin et de l’Epicéa à partir de données de terrain récoltées sur les placettes permanentes du Cemagref dans différents massifs des Alpes ou obtenues à partir des Inventaires Forestiers Nationaux Français (dans les Alpes et le Jura) et Suisse. Ces fonctions seront intégrées sous le modèle Samsara2 de la plateforme logicielle Capsis (Courbaud et al., 2003; de Coligny, 2007; de Coligny et al., 2003) afin de simuler la dynamique naturelle sur le temps long et de tester différents scénarios sylvicoles destinés à maintenir le mélange à partir de différents états initiaux.

### 2.3.2 Variabilité spatio-temporelle des processus écologiques

En écologie, l’un des principaux objectifs de la modélisation est de déceler des “patterns”, c’est-à-dire des liens de cause à effet ou des corrélations entre des variables explicatives (ou covariables) et des variables expliquées (ou réponses) (Karban and Huntzinger, 2006). Les échantillons de données qui regroupent covariables et réponses et qui sont utilisés pour estimer les paramètres des modèles sont complexes (Clark et al., 2004a; Legendre,



1993). Les variables de réponse sont la conséquence d'une multitude de processus qui sont corrélés dans le temps et dans l'espace. Il en résulte une variabilité du processus lorsque l'on modélise le lien entre les covariables et les réponses à l'aide d'un nombre réduit de covariables. La variabilité du processus représenté est appelée "process variability" ou encore "process error". Cette source de stochasticité dans les données s'ajoute aux erreurs de mesure sur les covariables et les réponses qui sont appelées "observation errors" ou encore "measurement errors" (Clark et al., 2004a). Il est nécessaire de bien distinguer ces deux sources de stochasticité car si la variabilité du processus doit être prise en compte du point de vue écologique dans la compréhension des mécanismes et dans les simulations à partir des modèles, ce n'est pas le cas des erreurs d'observations (Clark et al., 2004a; Bjornstad and Grenfell, 2001; Calder et al., 2003).

Dans la plupart des modèles de dynamique forestière actuellement utilisés (hormis Clark (2007)), la variabilité des processus démographiques ou allométriques attribuées à une espèce n'est pas du tout prise en compte (Pacala et al., 1996; Lexer and Hönninger, 2001; Bugmann, 1996). La variabilité des processus peut-être structurée à différentes échelles. Au sein d'une population d'arbres, tous les individus ne sont pas identiques. Une multitude de facteurs agissant à l'échelle individuelle se combinent pour déterminer la croissance, la fécondité, la survie, la forme du houppier d'un individu (Fig. 2.8).

Les caractéristiques génétiques individuelles se combinent aux effets de micro-site et déterminent des trajectoires individuelles (Aarssen, 1992). Ces facteurs sont hiérarchisés vis-à-vis de leur effet sur le processus (en forêt, un des facteurs principaux déterminant la croissance des arbres adulte est la lumière, alors que les dégâts occasionnés par le gibier, par exemple, constituent un facteur qui peut, en général, être considéré comme secondaire). S'il est possible de quantifier l'importance d'un certain nombre de facteurs qui agissent de façon déterministe sur le processus, une multitude de facteurs non mesurés ou non mesurables ne peuvent pas être pris en compte de cette façon (Clark, 2003a). Ils contribuent à la variabilité du processus étudié et ne peuvent être intégrés dans les modèles qu'en incluant un effet synthétique aléatoire. A l'échelle de l'individu, l'effet aléatoire individuel représente un effet synthétique de l'ensemble des facteurs non mesurés et non mesurables qui diffèrent d'un individu à l'autre, mais restent constants tout au long de la vie d'un même individu (Fig. 2.9). C'est le cas pour les caractéristiques génétiques et les caractéristiques de micro-sites (sol, climat, topographie).

De la même manière, les processus écologiques varient dans le temps. Concernant la fécondité des arbres, elle peut être très variable d'une année sur l'autre (Sagnard et al., 2007; Clark et al., 2004a) et s'accompagner d'un "masting effect", lorsque la production de graines est synchronisée pour tous les individus d'une même population avec des années à forte production et des années à faible production (Hirayama et al., 2008; Koenig et al., 1994). Cette synchronisation dans la production de graines peut être due à des effets climatiques, des facteurs de pollinisation ou de prédation des graines qui varient d'une année sur l'autre (Kelly and Sork, 2002). De même, les facteurs climatiques (température, pluviométrie) qui varient d'une année sur l'autre peuvent affecter la croissance d'une espèce (Buntgen et al., 2008; Gaul et al., 2008; Cullen et al., 2001). Les effets temporels ne sont pas les mêmes d'une espèce à l'autre. Suite aux variations annuelles du climat,

## Facteurs de la dynamique des peuplements forestiers

(schéma non exhaustif) - Modifié d'après Barbault, 1992

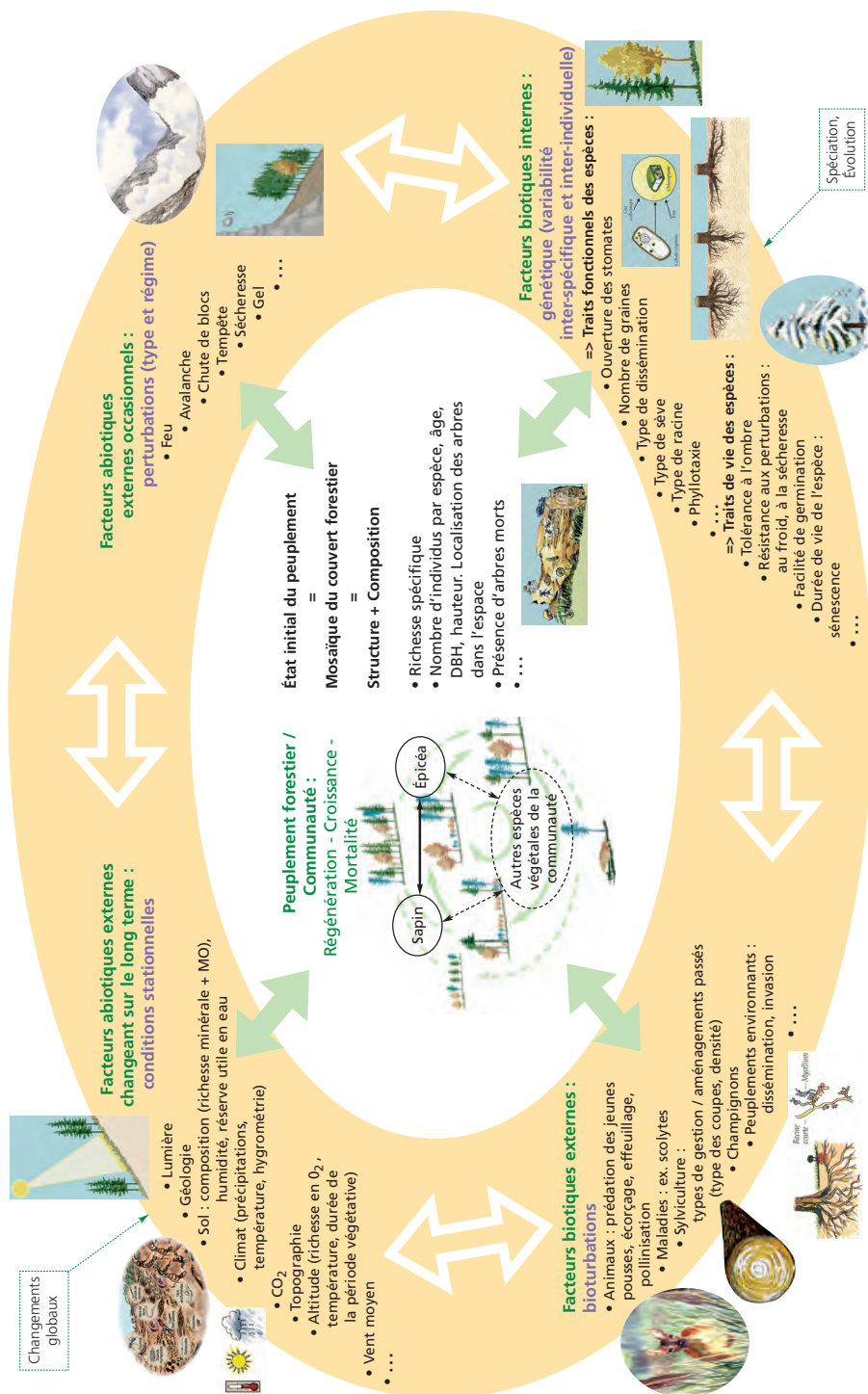


FIG. 2.8: Facteurs influençant la dynamique des peuplements forestiers. D'après Barbault (1992), dessins et mise en forme : Nicole Sardat, Cemagref, 2006.

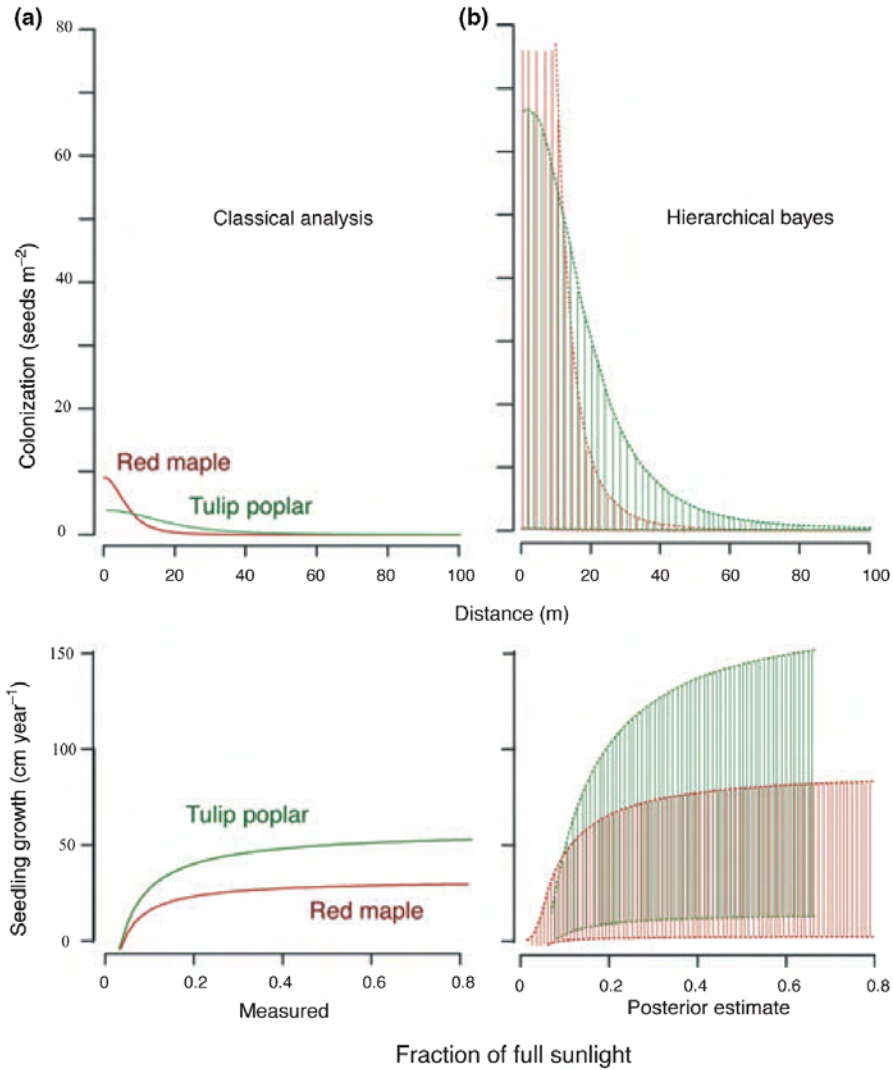


FIG. 2.9: Variabilité individuelle pour les processus de colonisation et de croissance (Clark, 2007). L’approche classique (a) se concentre sur le comportement moyen de chacune des espèces et ne prend pas en compte les variations du processus suggérant de façon déterministe que l’espèce “Tulip poplar” est un meilleur colonisateur et compétiteur que l’espèce “Red maple”. L’approche Bayésienne hiérarchique (b) conduit à de larges enveloppes de prédiction qui témoignent de différences individuelles fortes au sein des populations relativisant les différences entre espèces. Clark et al. (2004a) font l’hypothèse que la variabilité individuelle traduit l’effet des traits de vie des espèces sur une multitude d’axes de la niche écologique et que des trade-offs multidimensionnels entre espèces déterminent leur coexistence.

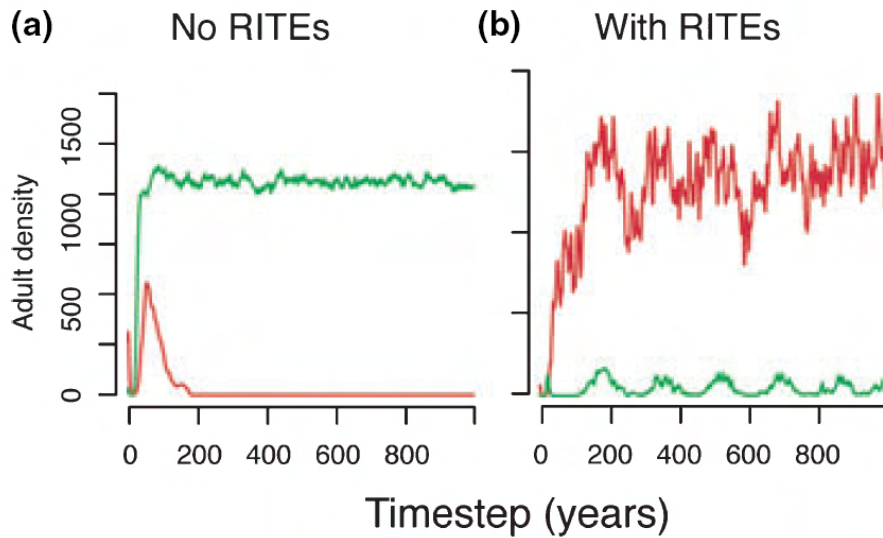


FIG. 2.10: **Impact de la variabilité individuelle et annuelle sur la coexistence de deux espèces en compétition (Clark, 2007)**. Sans variabilité, l'espèce verte exclue l'espèce rouge. Avec variabilité, les deux espèces peuvent gagner avec un certain niveau de probabilité.

des populations d'insectes ravageurs peuvent se développer et attaquer certaines espèces d'arbre préférentiellement. Dans des peuplements mélangés, la défoliation provoque une baisse de croissance des espèces sensibles et une augmentation de la croissance des espèces résistantes (Jactel et al., 2005). De la même manière que pour les effets individuels, les effets temporels participent à la variabilité du processus et l'effet annuel représente un effet synthétique de l'ensemble des facteurs non mesurés et non mesurables qui diffèrent d'une année sur l'autre mais qui affectent en même temps et de la même manière tous les individus d'une même population.

La variabilité des processus écologiques doit être considérée et quantifiée. Ne pas la prendre en compte dans les modèles alors que l'information est souvent présente dans les données, c'est faire l'hypothèse forte que les espèces sont homogènes dans le temps et dans l'espace et que les différences entre individus et entre années ont des conséquences négligeables sur la dynamique des communautés. Hors, Clark (2007); Courbaud et al. (in review); Lichstein et al. (2007) ont montré que la variabilité individuelle et temporelle avait des conséquences importantes sur la dynamique des communautés et notamment sur la capacité des espèces à coexister (Fig. 2.10).

### 2.3.3 Sources de variabilité et d'incertitude

Il faut distinguer plusieurs types d'incertitude suivant l'étape de la modélisation. Au cours de la récolte des données, les erreurs de mesures conduisent à des incertitudes dans les observations qu'il faut prendre en compte au cours de l'inférence – c'est-à-dire au cours

de l'estimation des paramètres du modèle – afin de tenir compte de la non-indépendance des données et d'avoir une meilleure estimation des paramètres (Clark et al., 2004a; Calder et al., 2003). L'estimation des erreurs de mesures peut faire l'objet de protocoles spécifiques (Vieilledent et al., in reviewc) où être effectuée en même temps que l'estimation des paramètres du modèle (Clark et al., 2003a). L'estimation de l'erreur nécessite plusieurs mesures par observation (le minimum théorique étant de deux mesures pour au moins une observation).

Suite à l'inférence, il existe une incertitude sur la valeur des paramètres qui sont souvent renseignés par une moyenne et un intervalle de confiance à 95%. L'incertitude dans les paramètres doit être répercutée dans les simulations afin de renseigner sur l'incertitude de la prédiction (Pacala et al., 1996; Deutschman et al., 1999; Clark, 2003a).

Outre l'incertitude sur les paramètres, la variabilité individuelle et temporelle conduisent à une incertitude dans la prédiction due aux tirages aléatoires des paramètres individuels ou temporels au cours de la simulation (Vieilledent et al., in reviewc).

Enfin, le modèle choisi pour représenter le processus et qui conditionne la valeur des paramètres au cours de l'inférence (cf. définition de la vraisemblance : “*c'est la probabilité d'observer les données sachant que le modèle est juste*” (Gotelli and Ellison, 2005; Hilborn and Mangel, 1997)) est incertain. Dans ce cas, soit l'on choisit le meilleur modèle par comparaison (en utilisant des indices tels que l'AIC (“Akaike Information Criterion”), le BIC (“Bayesian Information Criterion”), le DIC (“Deviance Information Criterion”), le “Bayes factor”, le “Predictive Loss”, qui prennent en compte la représentativité des données par le modèle et le nombre de paramètres du modèle), soit l'on peut moyenner les différents modèles calibrés en leur affectant un poids en fonction de leur capacité de prédiction (c'est ce qu'on appelle le “model averaging” (Wintle et al., 2003)).

### 2.3.4 Incertitude et modèles non-paramétriques

Les modèles couramment utilisés pour représenter les patterns en écologie sont appelés “paramétriques”, c'est-à-dire qu'ils font intervenir une fonction (linéaire, puissance, logistique, de Gompertz, etc.) avec des paramètres qu'il faut estimer pour relier la covariable à la réponse. Cette fonction suppose une forme générale pour la relation entre les covariables et la réponse. Le choix de la fonction repose sur des critères biologiques et des choix *a priori* (Gotelli and Ellison, 2005).

Lorsque l'incertitude sur le choix de la fonction est importante, une solution alternative au fait de comparer les modèles ou de moyenner différents modèles est d'utiliser des modèles dits “non-paramétriques” ou “semi-paramétriques” qui ne font pas (ou très peu) d'hypothèses *a priori* sur la forme de la relation. L'expression “non-paramétrique” est assez mal choisie, car un modèle non paramétrique contient des paramètres à estimer, et même parfois un très grand nombre (Crainiceanu et al., 2005; Gimenez et al., 2006a,b; Vieilledent et al., in reviewa,i). Les modèles non-paramétriques sont bien adaptés à la représentation de relations très fortement non-linéaires surtout lorsque le jeu de données est déséquilibré (Lavine, 1991; Vieilledent et al., in reviewa; Draper, 1995; Wyckoff and Clark, 2000). En effet, pour les modèles paramétriques, l'estimation en un point du jeu de données dépend de

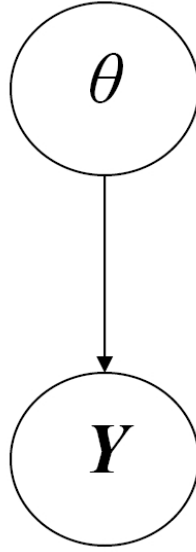


FIG. 2.11: **Un simple réseau Bayésien.** Le réseau relie le paramètre  $\theta$  au processus  $\mathbf{Y}$

l'estimation à tous les autres points et donc de la distribution des données tandis que pour les modèles paramétriques, l'estimation en un point du jeu de données est indépendante de l'estimation aux autres points (Lavine, 1991). Dans le cas de données sur la mortalité des arbres, en fonction du diamètre notamment, ces modèles sont intéressants car les jeux de données correspondant montrent souvent un déficit pour les gros diamètres, soit par le fait du processus de mortalité lui-même, soit à cause de l'exploitation forestière qui prélève les gros diamètres à maturité et empêche l'observation du processus de mortalité (Vieilledent et al., in reviewa).

### 2.3.5 Statistiques bayésiennes hiérarchiques

Les statistiques Bayésiennes hiérarchiques constituent un outil puissant pour l'estimation de la variabilité dans les processus écologiques (Clark, 2005, 2007).

#### 2.3.5.1 Formule de Bayes et réseau Bayésien

Les statistiques Bayésiennes s'appuient sur la formule de Bayes (Eqn. 2.1). Soit un vecteur d'observations  $\mathbf{Y}$  que l'on doit prédire à partir d'un modèle faisant intervenir un paramètre  $\theta$  (Fig. 2.11). Bayes a démontré que l'on pouvait estimer la distribution *a posteriori* de  $\theta$  en utilisant les probabilités conditionnelles :

$$p(\theta|\mathbf{Y}) = \frac{p(\mathbf{Y}|\theta)p(\theta)}{\int_{\theta} p(\mathbf{Y}|\theta)p(\theta)d\theta} \quad (2.1)$$

$p(\theta)$  est la distribution a priori (ou "prior") de  $\theta$ ,  $p(\mathbf{Y}|\theta)$  est la vraisemblance du modèle,  $\int_{\theta} p(\mathbf{Y}|\theta)p(\theta)d\theta$  est la constante de normalisation ou distribution marginale de  $\mathbf{Y}$  et  $p(\theta|\mathbf{Y})$  est la distribution conditionnelle a posteriori (ou "posterior") de  $\theta$ .

La constante de normalisation peut ne pas avoir de solution analytique. On sait toutefois qu'elle est indépendante de  $\theta$  puisqu'elle est intégrée sur  $\theta$ . On est alors amené à estimer le posterior conditionnel de  $\theta$  à partir de la relation suivante :

$$p(\theta|\mathbf{Y}) \propto p(\mathbf{Y}|\theta)p(\theta) \quad (2.2)$$

Dans le cas où les lois sont conjuguées pour la vraisemblance et le prior (ex : loi Poisson et loi Gamma), on connaît le posterior conditionnel de  $\theta$  qui sera de même loi que le prior. Les paramètres du posterior conditionnel seront fonction des paramètres du prior, de la vraisemblance et des données.

Dans le cas où les lois ne sont pas conjuguées, on peut utiliser différents algorithmes (Inverse Sampling, Metropolis-Hastings, etc.) pour tirer des valeurs de  $\theta$  dans la distribution a posteriori. Ces algorithmes constituent une chaîne de Markov pour simulation Monte-Carlo (MCMC) qui converge en loi vers le posterior conditionnel de  $\theta$  (Gelman et al., 2003; Clark, 2007).

Pour obtenir une prédiction, on calcule le “posterior prédictif” de  $\mathbf{Y}$  à partir de chaque estimation de  $\theta$  en utilisant une simulation de Monte-Carlo :

$$p(\mathbf{Y}) = \int_{\theta} p(\mathbf{Y}|\theta)p(\theta)d\theta \quad (2.3)$$

### 2.3.5.2 Statistiques Bayésiennes hiérarchiques et modèles mixtes

L'association de la formule de Bayes et des techniques MCMC est très efficace pour l'estimation de paramètres au sein de modèles complexes comme les modèles mixtes. Les modèles mixtes font intervenir des effets fixes (déterministes) et des effets aléatoires permettant de structurer la variabilité des processus à différentes échelles : individuelle, annuelle, etc. (Pinheiro and Bates, 2000).

Dans le cas d'un modèle à effets individuels, on suppose que les paramètres associés à chacun des individus sont issus d'une distribution de probabilité commune.

Si l'on considère le réseau bayésien décrit par la Figure 2.12, où l'on suppose  $\mathbf{Y}$  un vecteur d'observations  $y_i$  et  $\Theta$  un vecteur de paramètres individuels  $\theta_i$  issus d'une distribution de probabilité commune de paramètres  $\alpha$  et  $\beta$ , on peut définir le posterior joint :

$$p(\Theta, \alpha, \beta|\mathbf{Y}) \propto p(\mathbf{Y}|\Theta)p(\Theta|\alpha, \beta)p(\alpha)p(\beta)$$

Le posterior conditionnel de chaque paramètre est obtenu en identifiant les distributions de probabilité dans lesquelles ils apparaissent :

$$p(\Theta|\alpha, \beta, \mathbf{Y}) \propto p(\mathbf{Y}|\Theta)p(\Theta|\alpha, \beta)$$

$$p(\alpha|\Theta, \beta, \mathbf{Y}) \propto p(\Theta|\alpha, \beta)p(\alpha)$$

$$p(\beta|\Theta, \alpha, \mathbf{Y}) \propto p(\Theta|\alpha, \beta)p(\beta)$$

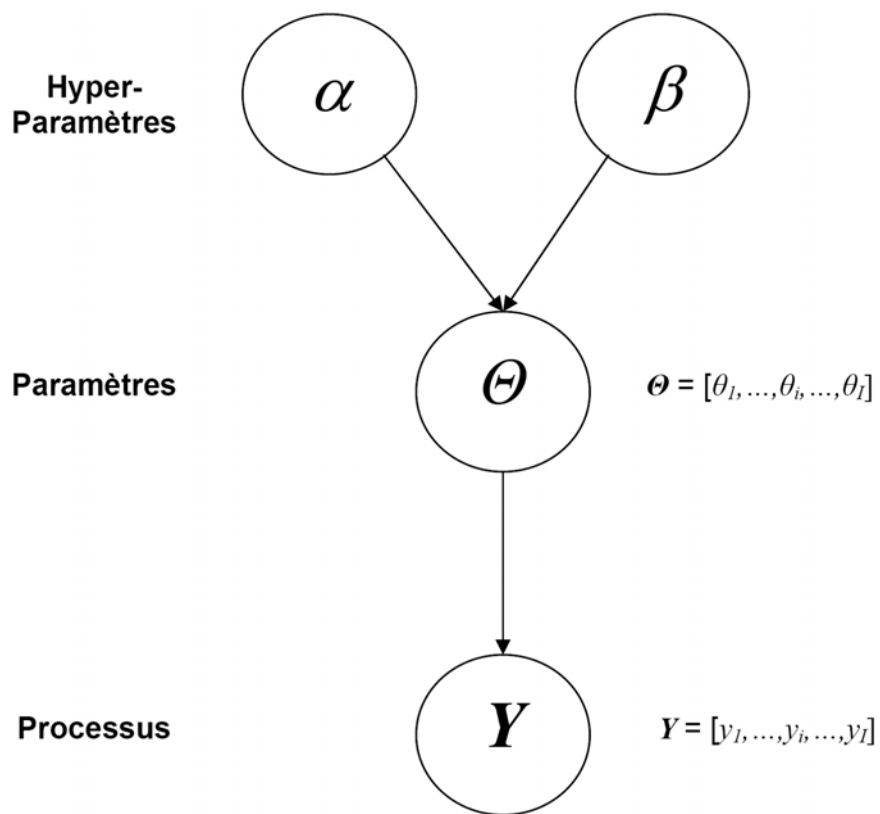


FIG. 2.12: **Un réseau Bayésien hiérarchique avec effets individuels.** Le modèle contient des effets individuels  $\theta_i$  pour chaque observation  $y_i$  et un niveau hiérarchique supplémentaire précisant que tous les paramètres  $\theta_i$  proviennent d'une distribution commune de paramètres  $\alpha$  et  $\beta$ .



Lorsque le modèle fait intervenir plusieurs paramètres, on utilise un sampler de Gibbs au sein duquel on sélectionne une estimation pour chacun des paramètres les uns après les autres. La puissance de calcul nécessaire à l'utilisation des techniques MCMC explique l'essor relativement récent de l'inférence bayésienne (Casella and George, 1992; Gelfand and Smith, 1990; Gilks et al., 1994).

Les statistiques bayésiennes hiérarchiques offrent donc un cadre théorique et mathématique relativement simple, à partir duquel on peut estimer un grand nombre de paramètres, fixes ou aléatoires, pour des modèles complexes. Lorsqu'on utilise les méthodes bayésiennes pour l'inférence, on obtient une distribution de probabilité pour chacun des paramètres (qui n'a pas nécessairement une équation algébrique connue). Un paramètre peut adopter une multitude de valeurs, chacune avec une certaine probabilité. Cela permet des prédictions probabilistes de la variable de réponse qui intègre à la fois l'incertitude sur les paramètres et la variabilité spatio-temporelle des processus (Clark, 2005, 2007).

### 2.3.6 Prédictions probabilistes et principe de précaution

Lorsqu'on utilise des modèles hiérarchiques Bayésiens pour la prédiction, on assume le fait que l'on ne connaît pas l'ensemble des mécanismes qui déterminent le processus mais en revanche, on est capable de quantifier l'incertitude de la prédiction liée à l'incertitude sur les paramètres et à la variabilité spatio-temporelle du processus. On obtient alors des prédictions probabilistes qui sont utiles aux décisionnaires.

Si une action a 90% de chance d'être positive, les acteurs politiques et sociaux peuvent envisager avec confiance la mise en place de cette action. Si une action a 90% de chance d'être néfaste, les acteurs politiques et sociaux peuvent argumenter la limitation ou l'interdiction de cette action. Si une action a 50% de chance d'être positive ou néfaste, cela signifie que les données ou les connaissances scientifiques actuelles sur les mécanismes associées au processus sont insuffisantes pour établir l'existence d'un risque ou d'un intérêt à entreprendre cette action. Les décisionnaires peuvent alors s'en remettre au principe de précaution.

D'après le site de la Consultation Nationale pour la Charte de l'Environnement, la notion de principe de précaution est apparue pour la première fois à la fin des années soixante en Allemagne. Les pouvoirs publics ont ainsi adopté le *Versorgeprinzip* qui les autorisait à prendre toutes "*mesures nécessaires et raisonnables pour faire face à des risques éventuels, même sans disposer des connaissances scientifiques nécessaires pour en établir l'existence*" (Zaccai, 1994). Il figure ainsi dans la Déclaration de Rio de 1992. Il a été introduit dans le droit communautaire par le traité de l'Union Européenne à Maastricht également en 1992 et dans la législation française à travers la loi Barnier de 1995 (article L. 110-1 du Code de l'Environnement) qui prévoit que les politiques de l'environnement s'inspirent du principe de précaution. Le principe de précaution n'est pas une règle d'abstention mais appelle à une redéfinition des conditions de l'agir dans les sociétés modernes (Godard, 1994).

## 2.4 Mécanismes de coexistence des espèces

Afin de proposer une aide à la décision pour le maintien du mélange en forêt de Sapin-Epicéa en zone de montagne, il est nécessaire de bien représenter les mécanismes responsables de la coexistence des espèces, ou de l'exclusion compétitive d'une espèce, dans les modèles de dynamique forestière. L'ensemble des mécanismes maintenant la diversité des espèces au sein d'une communauté a fait l'objet de plusieurs revues (Chesson, 2000b; Nakashizuka, 2001; Wright, 2002; Tilman and Pacala, 1993; Tokeshi, 1999). Historiquement, la question s'est posée suite à l'observation de communautés à très forte diversité spécifique tels que les forêts tropicales (Hubbell, 1997), les récifs coralliens (Hubbell, 1997) ou les communautés de phytoplancton (Hutchinson, 1961; Huisman and Weissing, 1999), alors que le principe de Gause d'exclusion compétitive (Gause, 1934) prédit que deux espèces utilisant la même ressource ne peuvent coexister et que l'espèce la plus compétitive exclut l'espèce la moins compétitive.

Différents modèles, basés chacun sur un certain nombre d'hypothèses et sur une certaine vision des espèces et de la communauté, ont été avancés pour tenter de résoudre cette contradiction.

### 2.4.1 Le modèle de niche de Hutchinson

Selon la théorie de la niche écologique, les communautés sont des assemblages d'espèces différentes dans leur relation à leur environnement. Selon la conception classique d'Hutchinson (1957), la niche est un hyper-volume limité, propre à chaque espèce, dans un espace dont les axes représentent les ressources (par exemple la lumière). Mais la notion de ressource peut inclure l'ensemble des relations de l'espèce avec son milieu biotique et abiotique (Chesson, 1991; Chase and Leibold, 2003). Les axes des niches différenciant les espèces entre elles sont donc multiples. En occupant des niches différentes, les espèces se partagent le milieu en fonction de la nature et du niveau de ressources dont elles dépendent. Le modèle de niche met donc l'accent sur les différences entre espèces qui sont facilement observables au niveau morphologique, anatomique et physiologique (Fig. 2.13).

Initialement, dans un espace à  $n$  dimensions, une espèce n'a pas un unique  $n$ -uplet de coordonnées mais elle en a autant qu'elle compte d'individus. La niche de l'espèce est déterminée par le plus petit espace à  $n$  dimensions contenant tous les individus (Hutchinson, 1957; Ricklefs and Miller, 1999). Tous les individus d'une même espèce sont différents par leurs caractéristiques génétiques propres et leur histoire individuelle. Pour des conditions environnementales identiques, deux individus de la même espèce ne répondent pas exactement de la même façon à leur environnement (en termes d'utilisation de la ressource, de survie, de fécondité, etc.).

Lorsque l'on cherche à identifier la niche d'une espèce sur un axe particulier (une ressource, l'altitude, le pH, etc.), on utilise fréquemment des données de présence-absence des individus de l'espèce et un modèle logistique linéaire par rapport à la variable considérée. On obtient alors une courbe de Gauss indiquant la probabilité de présence de l'espèce en fonction des valeurs de la variable et un optimum là où la probabilité est maximale (Fig. 2.14).



FIG. 2.13: Différences entre espèces pour la taille et la forme des graines. Source : <http://www.tc.umn.edu/~hmuller/>.

Les individus d'une espèce sont retrouvés pour des niveaux de la variable environnementale qui sont différents. La variabilité peut être expliquée par différents mécanismes :

1. L'espèce (en tant qu'ensemble d'individus ayant des caractéristiques communes) peu subsister dans une gamme d'altitude donnée qui détermine les paramètres éco-physiologiques (température, précipitations, ensoleillement, pression partielle des gaz, etc.) qui autorisent la survie, la croissance, la reproduction de l'espèce.
2. L'espèce peut exprimer une certaine plasticité phénotypique autorisant sa survie dans une gamme large de conditions environnementales (Bonnier, 1887; Geburek et al., 2008).
3. Lorsque l'on identifie l'habitat favorable à une espèce sur un unique axe tel que représenté dans la Figure 2.14, la gamme de conditions favorables peut varier (se décaler, se réduire, s'agrandir) en fonction des autres facteurs du milieu (présence d'espèces concurrentes, exposition, latitude, etc.). La probabilité de présence d'une espèce en fonction de l'altitude est par exemple différente sur un versant Nord et sur un versant Sud.
4. Pour des conditions environnementales parfaitement identiques, les individus d'une même espèce, qui sont différents par leurs caractéristiques génétiques et leur histoire, ont une probabilité de présence différente de la moyenne de l'espèce.

La variabilité, qui détermine en fin de compte la niche de l'espèce, joue un rôle dans la coexistence (Lichstein et al., 2007; Clark et al., 2007; Courbaud et al., in review) sans toutefois être prise en compte dans les modèles de niche classiques (Chase and Leibold, 2003).

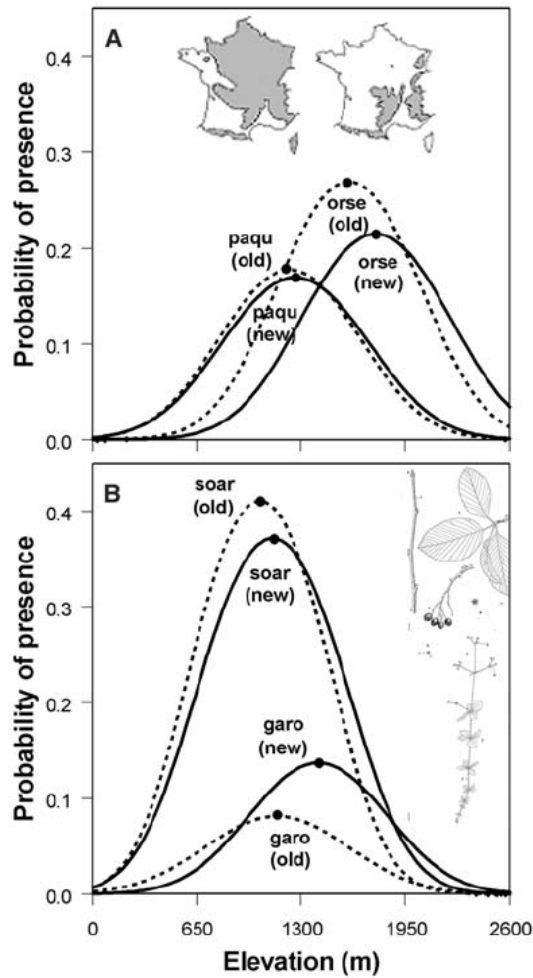


FIG. 2.14: Modèle de niche logistique basé sur des comptages de présence-absence (Lenoir et al., 2008). Exemples de plantes d'Europe de l'ouest dont les distributions indiquent une remontée en altitude. Les courbes proviennent d'un modèle de régression logistique basé sur des données de présence-absence sur la période 1905-1985 (lignes en pointillés) et sur la période 1986-2005 (lignes continues).

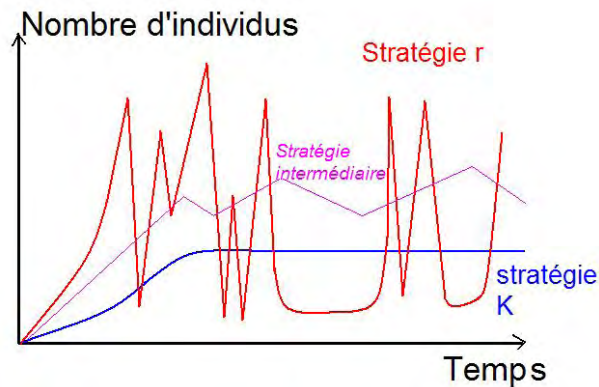


FIG. 2.15: **Modèle de croissance logistique à deux paramètres,  $r$  et  $K$ .** Source : [http://fr.wikipedia.org/wiki/Image:Strat%C3%A9gies\\_d%C3%A9mographiques.JPG](http://fr.wikipedia.org/wiki/Image:Strat%C3%A9gies_d%C3%A9mographiques.JPG).

## 2.4.2 Déclinaisons du modèle de niche de Hutchinson : notion de trade-off

Partant du modèle de niche, les mécanismes de coexistence invoqués s'appuient sur des compromis (ou "trade-offs") entre espèces (Kneitel and Chase, 2004; Rees et al., 2001; Tilman, 1982, 1994). Une espèce est plus compétitive sur certains axes de la niche mais l'est moins sur d'autres.

En se référant au concept de niche, les scientifiques ont cherché à identifier les différences entre espèces et les mécanismes qui pouvaient expliquer la coexistence des espèces au sein des communautés. L'approche qui consiste à étudier la dynamique de succession pour identifier les conditions de coexistence le cas échéant est synthétique et part des observations de terrain. Elle différencie les espèces pionnières de début de succession des espèces dryades de fin de succession (Rees et al., 2001). Les espèces de début de succession sont caractérisées par des traits d'histoire de vie corrélés comprenant une forte fécondité, une dispersion des graines longue, une croissance rapide lorsque les ressources sont abondantes et une croissance lente et un fort taux de mortalité lorsque les ressources sont faibles. Les espèces de fin de succession ont les caractéristiques opposées, c'est-à-dire une fécondité plus faible, une dispersion courte, une croissance lente et un meilleur taux de croissance et de survie lorsque les ressources sont faibles (Rees et al., 2001). Ces caractéristiques sont à associer aux stratégies  $r$  et  $K$  des espèces composant une méta-communauté et qui ont été définies par MacArthur and Wilson (1967) à travers la théorie de la biogéographie des îles. La théorie de MacArthur et Wilson dit que le nombre d'espèces sur une île résulte d'un équilibre entre l'immigration de nouvelles espèces et l'extinction des espèces présentes. Les espèces à stratégie  $r$  sont les espèces investissant dans la dissémination (multiplication des graines et dispersion), les espèces à stratégie  $K$  sont celles investissant dans la survie des adultes. C'est une variante plus complexe du classique modèle logistique à deux paramètres ( $r$  et  $K$ ) proposé par Verhulst (1838) pour modéliser la croissance des populations en fonction du temps (Fig. 2.15).

Les espèces de fin de succession excluent potentiellement les espèces de début de succession : au fur et à mesure que le milieu est colonisé, la ressource devient moins abondante et les espèces de début de succession disparaissent. Dans le cas de perturbations suffisamment conséquentes (on parle alors de perturbations intermédiaires (Connell and Slatyer, 1977; Cordonnier, 2004; Cordonnier et al., 2006)), les espèces de début de succession peuvent persister en recolonisant les sols nus. Les perturbations peuvent être issues d'une mortalité intrinsèque physiologique (par sénescence ou compétition pour les ressources) ou dues à des facteurs externes de plus grande ampleur (coup de vent, avalanche, feu). On peut alors considérer deux types de trade-off pour la coexistence : un trade-off colonisation-compétition et un trade-off "croissance à niveau de ressource élevé-compétition" appelé communément mécanisme de niche de succession ou "successional niche mechanism" (Pacala and Rees, 1998). Dans le premier cas, c'est la fécondité et la distance de dispersion qui contrebalancent la survie à faible niveau de ressource et dans le second cas, c'est la forte croissance lorsque le niveau des ressources est élevé qui contrebalance la survie à faible niveau de ressource. Le trade-off colonisation-compétition est le plus souvent rencontré dans des milieux ouverts où les populations sources sont éloignées alors que le mécanisme de niche de succession est plus prépondérant dans les milieux fermés saturés en graines (Rees et al., 2001).

Le trade-off colonisation-compétition est le mécanisme le plus mis en avant pour expliquer la coexistence. De nombreux modèles théoriques basés sur la colonisation de patch ("patch models") ont démontré son effet sur le maintien de la diversité (Levins and Culver, 1971; Nee and May, 1992; Tilman, 1994; Calcagno et al., 2006; Courbaud et al., in review). Théoriquement, un nombre infini d'espèces correctement positionnées sur la ligne de trade-off peuvent coexister (Tilman, 2004). Sur le terrain, c'est surtout au niveau des traits fonctionnels associés à la graine (taille et nombre des graines) que l'on a tenté de vérifier cette théorie (Nakashizuka, 2001; Rees et al., 2001). Les espèces pionnières ont des graines petites, renfermant une faible quantité de réserves. Pour une même quantité d'énergie, de plus petites graines peuvent être produites en plus grand nombre. Un trade-off taille des graines-quantité de graines est effectivement observable dans la nature (Coomes and Grubb, 2003) (Fig. 2.16). Lorsque l'on considère une dispersion par le vent, les graines d'un poids plus faible ont tendance à avoir une distance de dispersion plus importante (Greene and Johnson, 1993). De plus, lorsque les ressources extérieures sont faibles, les semis issus d'une graine petite contenant peu de réserves, ont un taux de survie plus faible que des semis issus d'une graine plus grosse contenant plus de réserves (Moles and Westoby, 2004).

En appliquant la notion de trade-off à l'utilisation des ressources, Tilman (1982) montre qu'à l'équilibre dans une communauté, il peut y avoir autant d'espèces en coexistence qu'il y a de ressources limitantes. Dans le cas de deux ressources limitantes (l'azote N et le phosphore P; Tilman (1977)), deux espèces, l'une utilisant mieux l'azote pour se multiplier et l'autre utilisant mieux le phosphore, peuvent coexister. C'est l'hypothèse du ratio des ressources ou "ressource-ratio" qui prédit une certaine valeur des ressources à l'équilibre :  $R^*$ . Si l'habitat est hétérogène et que le ratio des ressources varie dans l'espace, le nombre d'espèces en coexistence à l'équilibre peut dépasser le nombre de ressources (Tilman, 1982; Silvertown, 2004). L'hypothèse du ratio des ressources autorise potentiellement un nombre

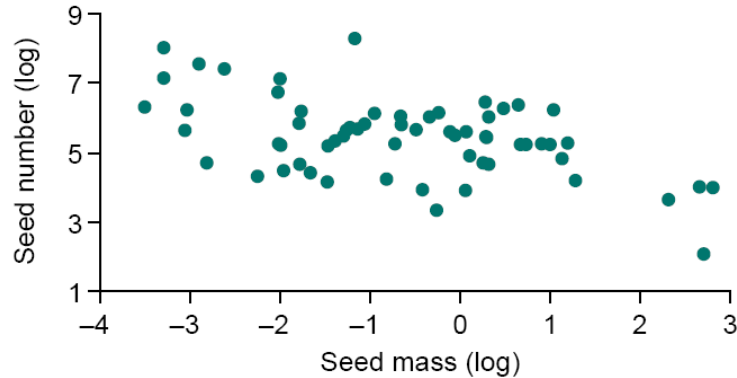


FIG. 2.16: Trade-off entre poids sec des graines et nombre de graines par individu pour 62 espèces de prairies humides dans le Nord-Est de l'Europe (Coomes and Grubb, 2003).

infini d'espèces à coexister et fournit ainsi une explication possible à la grande richesse spécifique de certaines communautés.

La majeure partie des modèles théoriques étudiant les mécanismes de coexistence s'appuient sur une vision à l'équilibre de la communauté qui provient de la résolution analytique de systèmes d'équations différentielles censées représenter la dynamique de l'écosystème. Les résultats de ces modèles peuvent donc être considérés comme des cas particuliers qui ne représentent pas forcément l'état des écosystèmes naturels que l'on suppose rarement à l'équilibre (O'Neill, 2001; Huisman and Weissing, 1999). Ainsi, Huisman and Weissing (1999) démontrent que sans considérer l'hétérogénéité spatiale au sein de l'habitat, mais en considérant une dynamique chaotique transitoire, il est possible d'obtenir des communautés ayant un nombre d'espèces supérieur au nombre de ressources limitantes pendant un temps très long.

La niche de régénération est un sous-ensemble de la niche mettant en évidence les différences entre espèces en se concentrant sur une étape de leur cycle de vie : la phase de régénération (Grubb, 1977). Si le niveau des ressources varie dans le temps, les conditions favorables à la régénération des différentes espèces se distribuent différemment dans le temps et l'exclusion compétitive est évitée. Pour cela, il faut que les espèces, à un stade de leur cycle de vie, soient capables de survivre sur leurs réserves pendant les mauvaises années et qu'elles profitent des conditions favorables pour régénérer. C'est l'effet de stockage ou "storage effect" (Warner and Chesson, 1985). Pour assurer l'effet de stockage, les espèces peuvent être longévives ou bien avoir une banque de graines viables en dormance ou bien présenter des semis résistants à la compétition pendant les mauvaises années.

Plusieurs autres trade-offs ont été invoqués pour expliquer la coexistence des espèces (Silvertown, 2004; Nakashizuka, 2001; Wright, 2002). Ces trade-offs incluent des différences entre espèces sur plusieurs axes de la niche. Les espèces diffèrent du point de vue de leur capacité à intercepter la lumière qui dépend de la taille du houppier et de l'incidence foliaire

ou “leaf area index” (LAI). Les espèces tolérantes à l’ombre sont supposées intercepter plus de lumière que les espèces non-tolérantes à l’ombre (Pacala et al., 1996; Canham et al., 1994; Purves et al., 2007; Deutschman et al., 1997). Kohyama (1993) propose un trade-off architectural entre taille des arbres et capacité de recrutement. Silvertown (2004) a regroupé l’ensemble des études ayant à sa connaissance testé une différenciation de niche sur au moins deux axes et souligne le fait qu’elles sont peu nombreuses et font la plupart du temps référence aux même processus : tolérance à l’ombre, dispersion, croissance en pleine lumière (Fig. 2.17). Il conclut en disant qu’il existe effectivement une ségrégation de niche pour les espèces composant les communautés et qu’elle participe vraisemblablement à faciliter leur coexistence. Le faible nombre d’études serait en partie dû au désintérêt porté au concept de niche au cours de la dernière décennie par comparaison avec des théories novatrices comme la théorie de la neutralité (Hubbell, 2001). On pourrait, de plus, rajouter que la démonstration de trade-offs multidimensionnels (sur plusieurs axes de la niche) n’est pas aisée et implique des jeux de données conséquents, incluant des données sur plusieurs processus, pour l’ensemble des espèces de la communauté.

Pacala et al. (1996) ont démontré l’existence de trade-offs multidimensionnels (sur 5 axes de la niche) sur des espèces forestières du nord-est des Etats-Unis. Les axes étaient décrits par (i) la lumière interceptée par les adultes, (ii) la croissance des semis en pleine lumière, (iii) la survie à l’ombre, (iv) la croissance des semis à l’ombre et (v) la distance de dispersion (Fig. 2.18). Malgré le nombre relativement réduit d’axes étudiés, le nombre d’interaction est, lui, élevé et suffit à représenter correctement la dynamique de succession observée sur le terrain (Pacala et al., 1996; Rees et al., 2001). Les trade-offs multidimensionnels contribuent à emboîter les espèces les unes avec les autres, on parle alors de “packed communities” (Clark, 2003b). Autrement dit, seules les espèces ayant des combinaisons particulières de traits de vie peuvent coexister, les autres étant exclues relativement rapidement.

Une des principales critiques portée au modèle de niche est que les espèces d’une communauté ne se placent pas parfaitement sur la ligne de trade-off que ce soient en forêt tempérée (Pacala et al., 1996) (Fig. 2.18) ou en forêt tropicale (Hubbell, 2001, 2005) (Fig. 2.19). Par conséquent, les simulations ou modèles théoriques incluant ces trade-offs prédisent une exclusion trop rapide de certaines espèces alors qu’elles persistent longtemps dans les communautés (Clark et al., 2007). Une des hypothèses avancée, dans la continuité du modèle de Hutchinson (Hutchinson, 1957) définissant la niche par un espace à  $n$  dimensions, est qu’il est actuellement difficile de représenter l’ensemble des axes de la niche dans les modèles et que la disposition des espèces dans un espace à dimensions réduites conduit à des trade-off imparfaits qui ne représentent pas correctement la réalité. Ainsi, une absence apparente de trade-off entre deux espèces lorsque l’on se focalise uniquement sur deux axes de la niche peut se révéler fausse lorsque l’on raisonne en tenant compte d’un troisième axe (Fig. 2.20).

Un des arguments majeurs qui tend à valider le modèle de trade-offs multidimensionnels est la rapidité avec laquelle les espèces retrouvent leur abondance initiale et reconstituent les communautés dans un état proche de l’état initial suite aux glaciations. Ceci a été démontré par Clark and McLachlan (2003) d’après des données fossiles de pollens em-



Taxa	Species no.	Growth form	Habitat	Tests <sup>a</sup>			Hypothesis supported <sup>b</sup>	Refs
				Competition	Segregation	Tradeoff		
<b>Below ground</b>								
<i>Opuntia, Hilaria, Larrea</i>	3	Succulent, grass, shrub	Desert	Correlation of size & distance to nearest neighbour suggests intraspecific competition > interspecific competition	By rooting depth	-	CNS	[40]
<i>Agave, Encelia, Pleuraphis</i>	3	Succulent shrub, grass	Desert	-	By rooting depth	-	CNS	[41]
<i>Laguncularia, Avicennia</i>	2	Tree	Mangrove	-	On nutrient & salinity gradients	Photosynthetic N use efficiency vs photosynthetic water use efficiency	CNS	[75,76]
Monocots & eudicots	82	Herb	Meadow	-	On hydrological gradients in the field	Drought tolerance vs water-logging tolerance	CNS	[42] <sup>c</sup>
<i>Carex, Betula, Eriophorum, Vaccinium, Ledum</i>	5	Graminoids & shrubs	Tundra	-	N resource segregated by timing, depth & chemical form of uptake	-	CNS	[43,44]
Angiosperms	8	Herb	Grassland	-	By rooting depth	-	CNS	[39]
<i>Poa, Hordeum, Puccinellia</i>	3	Herb	Marsh	-	On salinity gradient	-	CNS	[77]
<b>Above ground</b>								
Angiosperms	27	Tree	Tropical forest	-	By maximum height attained	Height vs recruitment	FAH	[65]
Angiosperms	14	Tree	Warm temperate forest	-	By canopy height among larger species & growth response to canopy gaps among smaller ones	Canopy height vs shade-tolerance & growth response to canopy gaps vs shade-tolerance	FAH	[66]
Angiosperms	4	Tree	Tropical forest	-	On light gradient	Growth rate in high light vs survival rate in shade (shade tolerance)	CNS	[61]
Angiosperms & gymnosperms	9	Tree	Temperate forest	Conspecific aggregation	On light gradient	Growth rate in high light (correlated with good seed dispersal) vs survival rate in shade (shade tolerance)	CNS; CCT	[58-60]
<i>Macaranga</i>	11	Tree	Tropical forest	-	On light & soil texture gradients	Maximum height vs shade tolerance	CNS	[78]
Pioneer trees	3-6	Tree	Tropical forest	-	Seedling performance varied according to gap size	Wet season growth vs dry season survival in small gaps	RN	[79,80]

<sup>a</sup>- indicates the test was not applied.

<sup>b</sup>Abbreviations: CNS, classical niche separation; CCT, competition-colonization tradeoff; FAH, forest architecture hypothesis; RN, regeneration niche.

<sup>c</sup>See Box 2.

FIG. 2.17: Etudes récentes effectuant au moins deux tests de ségrégation de niche (Silvertown, 2004).

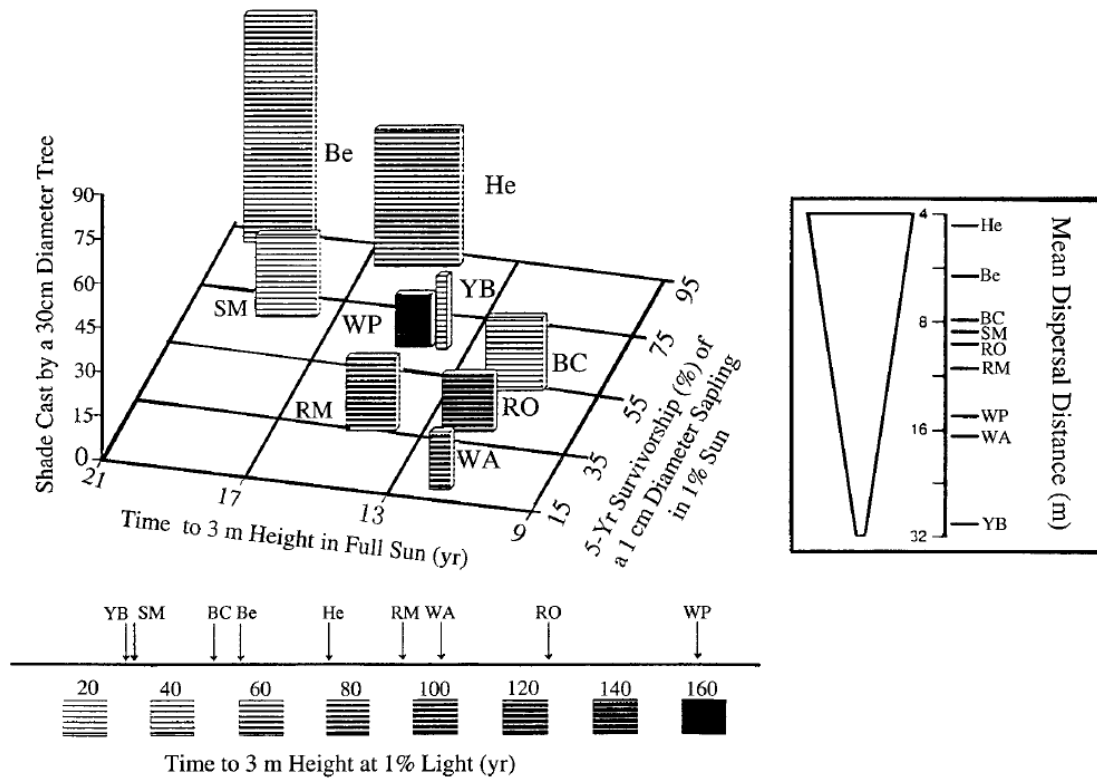


FIG. 2.18: Trade-offs multidimensionnels pour des espèces forestières dans le nord-est des Etats-Unis (Pacala et al., 1996).

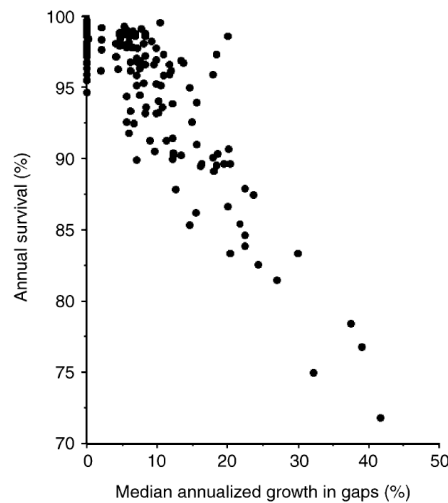


FIG. 2.19: Trade-off imparfait en forêt tropicale de Barro Colorado Island (Hubbell, 2001, 2005).

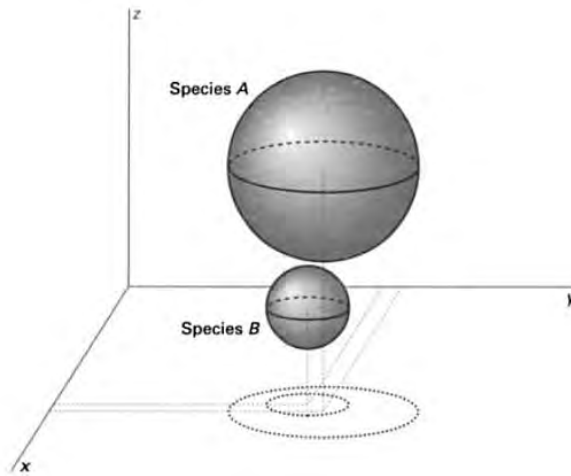


FIG. 2.20: **Représentation schématique d'un modèle de niche multidimensionnel (Tokeshi, 1999)**. La niche de l'espèce A recouvre entièrement la niche de l'espèce B si l'on considère uniquement les axes  $x$  et  $y$ . Mais les deux niches sont dissociées sur l'axe  $z$ .

prisonnés dans des sédiments lacustres en Amérique du Nord durant l'Holocène (10 000 dernières années) (Fig. 2.21). Un retour rapide aux conditions initiales après perturbations implique des mécanismes stabilisateurs forts (Chesson, 2000b). Les trade-offs multidimensionnels constituent des mécanismes stabilisateurs forts (Chesson, 2000b; Clark et al., 2007; Pacala et al., 1996; Courbaud et al., in review).

D'après (Chesson, 2000b), des mécanismes sont stabilisateurs s'ils permettent d'éviter la compétition interspécifique et qu'ils renforcent la compétition intraspécifique. Dans un milieu fermé où la ressource est limitée, une espèce atteint un nombre maximal d'individus  $K$  correspondant à la capacité de charge ou "carrying capacity" du milieu (Verhulst, 1838; Begon et al., 1996). Autrement dit, le développement d'une espèce est limité par la compétition entre les individus de cette même espèce. Lorsqu'il y a une ségrégation complète de la niche de deux espèces, elles ne rentrent pas en compétition mais les individus de chacune des espèces sont en compétition entre eux. La ségrégation des niches peut être imparfaite. Dans ce cas, le modèle de Lotka-Volterra (Lotka, 1925; Volterra, 1926) prédit qu'il y a coexistence des espèces lorsque la compétition intraspécifique est supérieure à la compétition interspécifique.

L'hypothèse de Janzen-Connell (Janzen, 1970; Connell and Slatyer, 1977) considère un type particulier de compétition intraspécifique et de densité dépendance. Elle suppose que le maintien de la diversité est la conséquence de deux mécanismes : une augmentation de la mortalité des graines et des semis avec la densité des graines et des semis, et une diminution de la mortalité des graines et des semis avec la distance à l'arbre mère. La mortalité due à des ennemis naturels tels que les herbivores, les insectes et les champignons pathogènes serait à l'origine de ces deux mécanismes. L'hypothèse de Janzen-Connell suppose une mise à distance des individus juvéniles par rapport aux individus adultes conspécifiques, offrant

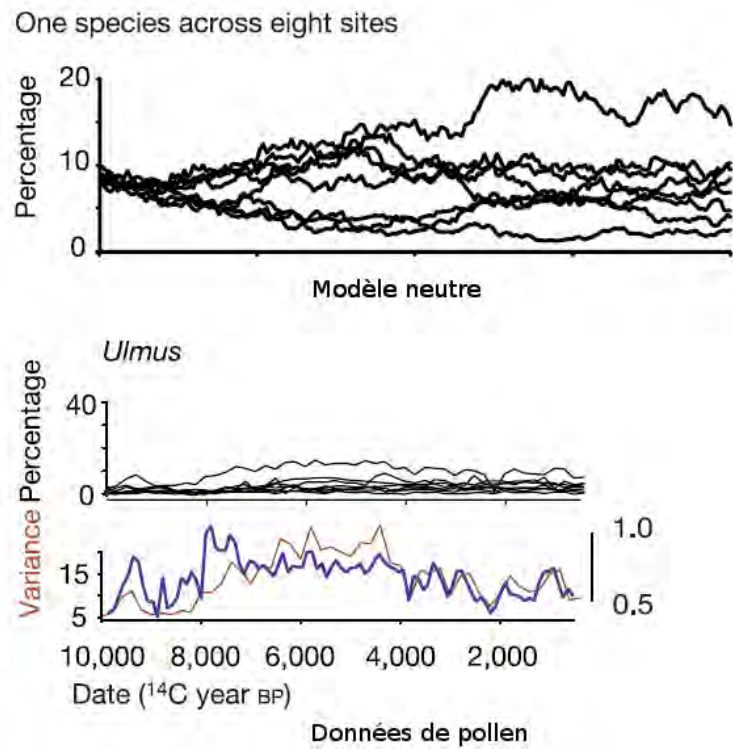


FIG. 2.21: Evolution de l'abondance d'une espèce au cours du temps dans différents sites (Clark and McLachnan, 2003). La variance de l'abondance entre les différents sites reste stable pendant tout l'Holocène alors qu'un modèle neutre prédit une augmentation de la variance au cours du temps.

des possibilités d'installation pour les autres espèces et conduisant ainsi à augmenter la diversité spécifique.

La plupart des études présentées dans la Section 2.4.2 sur les trade-offs se basent sur le comportement moyen des espèces et font abstraction de la variabilité individuelle (ou variabilité intraspécifique) observée dans les données, ce qui va à l'encontre du modèle de niche dans sa définition initiale (Hutchinson, 1957; Ricklefs and Miller, 1999).

## 2.4.3 Prise en compte des trade-offs multidimensionnels et des différences entre individus

### 2.4.3.1 Cas particulier du modèle neutre

Les modèles de dynamique des communautés s'appuyant sur le concept de niche et un nombre réduit de trade-offs permettent de représenter assez fidèlement les différentes étapes lors d'une dynamique de succession (Pacala et al., 1996; Kunstler et al., *inreview*). Toutefois, la dynamique des communautés hyper-diversifiées telles que les forêts tropicales où les récifs coralliens est plus difficilement modélisée et prédite, car un certain nombre d'espèces sont exclues dans les simulations alors qu'elles persistent en réalité dans les communautés (Clark et al., 2007). Le modèle neutre permet, au contraire, de correctement représenter la distribution de l'abondance relative des espèces ("Relative Species Abundance" : RSA) dans les communautés à très forte diversité (Hubbell, 2001; Volkov et al., 2007) (Fig. 2.22).

Le modèle neutre s'appuie sur deux hypothèses fortes : (i) sur l'hypothèse d'équivalence des espèces et des individus et (ii) sur l'hypothèse que la dynamique de la communauté est déterminée par des processus démographiques purement stochastiques (naissance, mortalité et dispersion) (Hubbell, 2001; Chave, 2004). Ces deux hypothèses conduisent à une dérive aléatoire ou "ecological drift" de l'abondance des espèces dans les communautés qui a été définie par analogie avec la dérive génétique ou "genetic drift" qui explique le changement de fréquence des allèles dans une population de façon aléatoire (Hubbell, 2001; Kimura, 1968). Si le modèle neutre est capable de prédire la distribution des abondances relatives des espèces, il n'est pas possible de l'utiliser pour prédire la composition exacte de la communauté à un instant donné.

Dans la théorie neutre, c'est l'importance des effets égalisateurs qui est mis en avant pour expliquer la diversité des communautés, contrairement aux trade-offs dans la théorie de la niche qui agissent comme des mécanismes stabilisateurs. L' "ecological drift" s'oppose au "patched community". Dans la théorie neutre, la coexistence est instable et transitoire. La communauté reste diversifiée, et la coexistence stable, uniquement si l'on fait intervenir des mécanismes de spéciation au sein de la communauté ou de migration à l'échelle de la méta-communauté (Volkov et al., 2004).

Hubbell (2001) souligne l'importance de tester les tenants et les aboutissants d'un modèle neutre de coexistence au sein des communautés, quitte à considérer l'hypothèse neutre comme une hypothèse nulle. Le modèle neutre met en évidence l'importance (i) de considérer les similitudes entre espèces pour invoquer la coexistence alors que l'accent était mis sur les différences entre espèces dans le modèle de niche, (ii) de prendre en compte la variabilité des processus démographiques associés à une espèce.

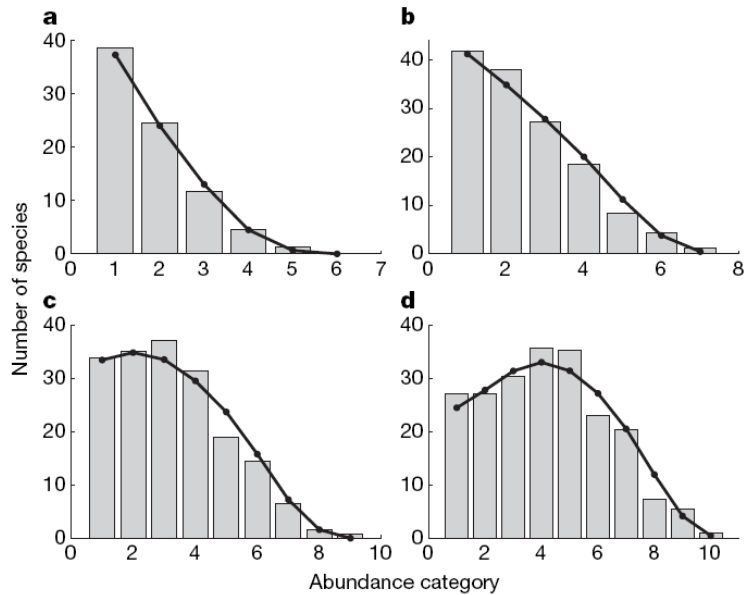


FIG. 2.22: **Abondance relative des espèces sur Barro Colorado Island (Volkov et al., 2007)**. Le modèle neutre est à même de prédire la distribution de l’abondance relative des espèces (courbes modélisées en noir) pour des données issues de forêt tropicales sur des échantillons comprenant 232, 927, 2781 and 8342 individuals (a, b, c, d).

On place souvent le modèle de niche et le modèle neutre aux extrêmes d’un continuum (Gravel et al., 2006; Adler et al., 2007; Tilman, 2004). Le modèle de niche est à l’origine un modèle entièrement déterministe. Les communautés sont définies par un assemblage d’espèces et d’individus ayant des traits différents qui leur sont propres et qui se combinent dans un espace multidimensionnel. La stochasticité du modèle neutre considère implicitement une multitude de processus écologiques qu’il est impossible d’isoler les uns des autres de façon déterministe et qui, pris ensemble, déterminent de manière aléatoire la naissance, la mortalité et la dispersion des espèces et contribuent à égaliser la probabilité de reproduction de l’espèce au cours du temps ou “fitness” (Adler et al., 2007).

### 2.4.3.2 Modèles de niche stochastiques

L’hypothèse d’équivalence entre espèces trouve son origine dans le recouvrement des niches des espèces (Tilman, 2004; MacArthur, 1970). Des modèles de niche stochastiques ont été développés afin de tenter de faire le lien entre théorie de la niche et théorie de la neutralité (Tilman, 2004; Gravel et al., 2006). Ces modèles génèrent des distributions réalistes de l’abondance relative des espèces tout en assumant des corrélations fortes entre les traits des espèces, leur abondance et les caractéristiques du milieu. Ces modèles en partie stochastiques prennent en compte la variabilité des processus démographiques. Ils sont en revanche entièrement théoriques, ne reposent pas sur des observations de terrain (Tilman, 2004) et ne structurent pas la variabilité des processus dans le temps ou dans l’espace.

Autrement dit, tout comme les modèles de niche avec régression logistique (Fig. 2.14 et Sec. 2.4.1) ou les modèles neutres, la variabilité de la réponse d’une espèce à une variable du milieu est la somme de plusieurs processus différents qui sont pris comme un tout aléatoire ayant un effet égalisateur ; alors que dans la réalité, une bonne part de cette variabilité est à attribuer à des mécanismes stabilisateurs (cf. trade-offs multidimensionnels ou densité dépendance) (Clark et al., 2007; Janzen, 1970; Connell and Slatyer, 1977; Vieilledent et al., in prepb; Chesson, 2000a; Adler et al., 2007).

### 2.4.3.3 Modèles de niches à variabilité structurée

Les modèles de niches à variabilité structurée ont l’avantage de structurer la variabilité des processus démographiques sur des échelles spatiales et temporelles telles que l’individu, le patch ou l’année (Sec. 2.3.2). Cette variabilité peut être quantifiée à partir de données de terrain en utilisant les modèles bayésiens hiérarchiques (Sec. 2.3.5.2). Toute l’information contenue dans le jeu de données peut-être retranscrite dans les modèles. Clark et al. (2007) proposent l’utilisation des modèles RITES : “Random Individual and Temporal EffectS” pour structurer la variabilité des processus de croissance et de dispersion dans les communautés forestières. La variabilité est structurée par individu et par année, au lieu d’être incluse dans un terme d’erreur qui est soit négligé dans les simulations, pour les modèles de niche classique basés sur les trade-offs (Pacala et al., 1996), ou incluse de manière complètement aléatoire dans les modèles de niche stochastique (Tilman, 1994). La variabilité structurée a des conséquences sur la coexistence. Un effet individuel est tiré dans une distribution de probabilité mais s’applique sur toute la durée de vie de l’arbre. Les effets individuels perdurent dans le temps (Clark et al., 2003b). Un effet interannuel est tiré dans une distribution de probabilité mais s’applique à tous les individus d’une même espèce de la même manière pour l’année considérée (Clark et al., 2004b). Autrement dit, les hiérarchies entre espèces peuvent varier spatialement et dans le temps (Fig. 2.9). La variabilité des processus démographiques à l’échelle de l’individu et de l’année a donc des conséquences sur la coexistence des espèces. Clark et al. (2007) présente ainsi des résultats de simulations où la dynamique du mélange “Tulip poplar” et “Red maple” est inversée. Sans variabilité, “Tulip poplar” exclut “Red Maple” alors qu’avec une variabilité individuelle et temporelle, les deux espèces coexistent avec une abondance qui est même supérieure pour “Red Maple” que pour “Tulip poplar” (Fig. 2.10).

Lichstein et al. (2007) démontrent que la variabilité individuelle pour la compétitivité est favorable à l’espèce la plus féconde. En effet, lorsque la fécondité est élevée, le nombre d’individus est grand et la probabilité d’obtenir des individus très compétitifs est d’autant plus grande. Ainsi, une espèce  $s_1$  ayant une compétitivité moyenne inférieure à une espèce  $s_2$  peut, si elle est très féconde, exclure compétitivement l’espèce  $s_2$ . Dans le cas d’une fécondité faible, c’est l’espèce avec la compétitivité moyenne la plus forte qui l’emporte. Pour une fécondité donnée, un trade-off entre moyenne de la compétitivité et variabilité de la compétitivité autorise la coexistence. Dans le cas d’un fort recouvrement des performances des espèces sans trade-off entre moyenne et variance, le résultat est une dynamique neutre (Fig. 2.23).

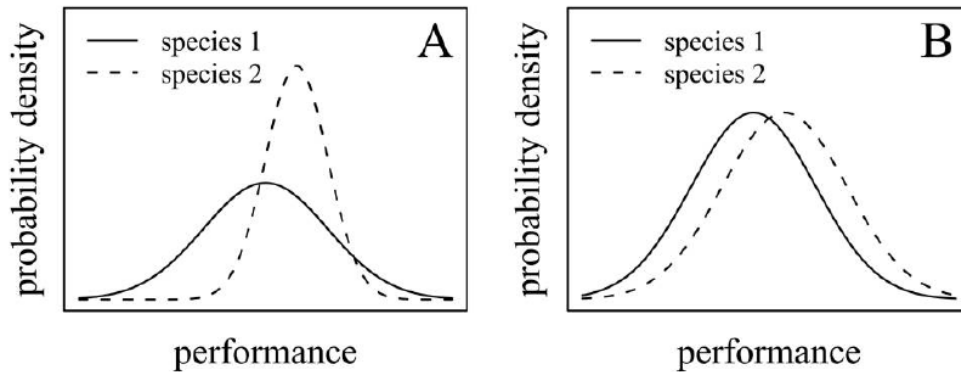


FIG. 2.23: Variabilité individuelle dans la performance de deux espèces (Lichstein et al., 2007). A : Il existe un trade-off entre moyenne et variance pour la compétitivité des espèces  $s_1$  et  $s_2$ , les deux espèces coexistent de façon stable. B : Recouvrement des performances des deux espèces sans trade-off : les deux espèces coexistent de façon instable (dynamique neutre).

Pour une valeur fixée de la variabilité individuelle pour la compétition, Courbaud et al. (in review) ont étudié l'effet d'un trade-off colonisation-compétition sur la dynamique d'une communauté à deux espèces. La variabilité individuelle modifie la zone de coexistence des espèces (Fig. 2.24). La variabilité individuelle conduit à un recouvrement plus ou moins grand des performances des espèces (en fonction de la différence de compétition moyenne entre espèce). Les résultats obtenus par Lichstein sont confirmés : lorsque l'espèce 2 est moins compétitive que l'espèce 1 mais qu'elle a une plus forte fécondité, la variabilité individuelle contribue à l'exclusion de l'espèce 1 (Fig. 2.25). Autour du point de neutralité où la différence moyenne de la compétition est faible et où le recouvrement des performances des deux espèces est grand, la zone de coexistence stable est élargie. Le trade-off colonisation-compétition n'a plus besoin d'être parfait pour assurer la coexistence. Courbaud et al. (in review) montrent que la dynamique de la communauté dépend d'un équilibre entre effets stabilisateurs et effets égalisateurs. Chesson (2000b); Adler et al. (2007) ont également démontré que la coexistence des espèces dépendait d'un effet conjoint de forces égalisatrices et stabilisatrices. Plus les espèces ont des fitness différentes, plus le trade-off doit être important pour que la coexistence soit stable (Fig. 2.25).

La variabilité spatio-temporelle des processus doit donc absolument être prise en compte dans les simulations afin de rendre compte de façon réaliste de la dynamique d'espèces en mélange.



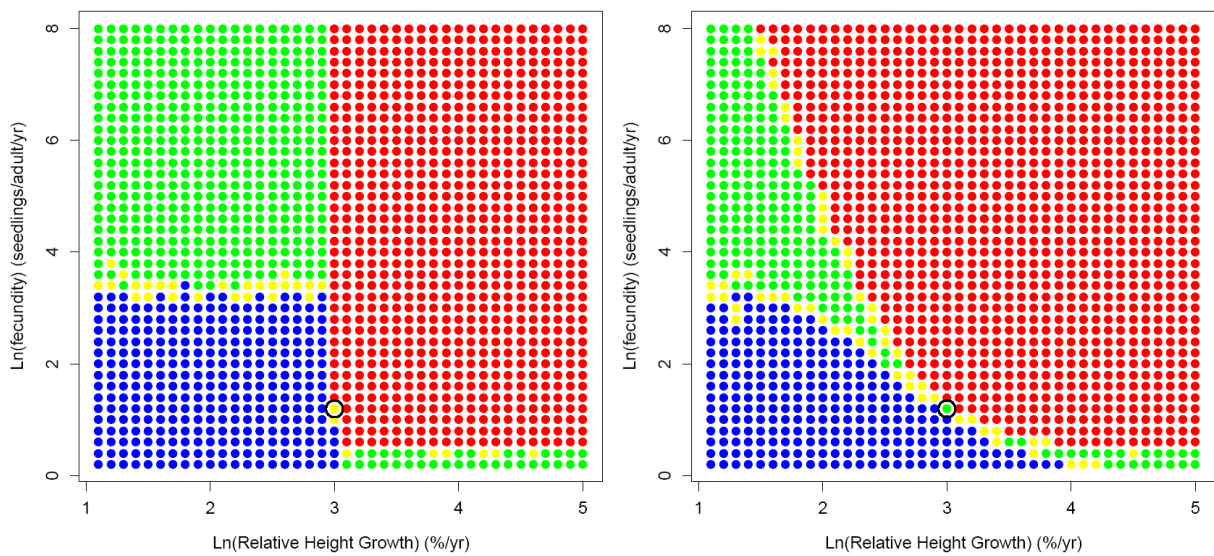


FIG. 2.24: Les effets individuels modifient la zone de coexistence (Courbaud et al., in review). A gauche : sans variabilité individuelle pour la compétition. A droite : avec variabilité individuelle. Le plan représente l'espace des paramètres pour l'espèce 2. L'espèce 1 est représentée par le symbole "o". Le symbole "•" indique une coexistence stable, le symbole "•" une exclusion de l'espèce 1, le symbole "•" une exclusion de l'espèce 2 et le symbole "•" une indétermination qui dépend de la simulation.

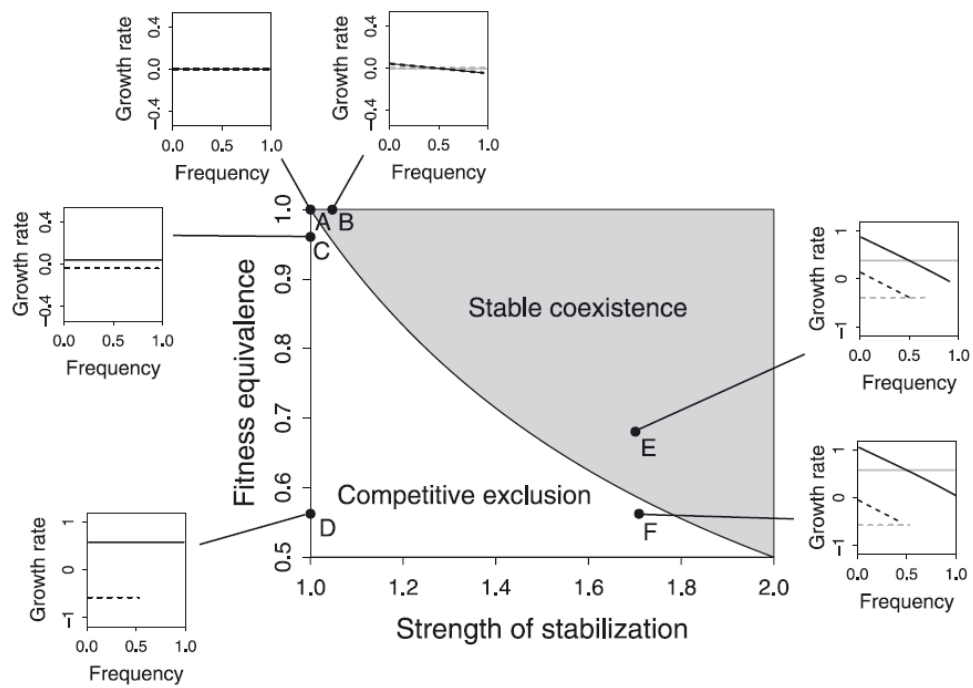


FIG. 2.25: Effets conjoints des mécanismes stabilisateurs et égalisateurs (Adler et al., 2007). Plus les espèces ont des fitness différentes, plus les effets stabilisateurs doivent être forts pour que la coexistence soit stable.

## 2.5 Objectifs du travail de thèse

### 2.5.1 Obtenir un modèle de dynamique basé sur des données de terrain

Les gestionnaires forestiers sont demandeurs d'outils d'aide à la décision pour le maintien du mélange Sapin-Epicéa en montagne. Il n'existe actuellement pas de modèle de dynamique forestière calibré sur des données de terrain permettant d'entreprendre des tests de scénarios sylvicoles afin de fournir cette aide à la décision. L'objectif de la thèse est d'obtenir tous les outils nécessaires à la simulation de la dynamique naturelle du Sapin et de l'Epicéa sur le long terme en calibrant toutes les fonctions démographiques et allométriques à partir de données de terrain.

Le cycle de vie d'une espèce arborée est déterminée par le recrutement de nouveaux individus, par la croissance déterminant l'utilisation et la répartition des ressources dans la population et par la mortalité. Les fonctions d'allométrie permettent pour une espèce forestière de reconstituer le houppier en trois dimensions à partir du diamètre de l'arbre afin de calculer l'interception de la ressource lumineuse par chaque individu et la répartition de la lumière dans le peuplement.

L'estimation des paramètres doit permettre d'identifier les différences entre espèces pour les processus démographiques et allométriques étudiés et d'estimer la variabilité spatio-temporelle de ces processus. L'objectif est d'augmenter les connaissances sur les mécanismes déterminant la dynamique du mélange Sapin et Epicéa et le cas échéant la succession ou la coexistence.

L'ensemble des fonctions calibrées sera intégré dans le module de dynamique forestière Samsara2 sous la plateforme logiciel Capsis (Courbaud et al., 2003; de Coligny, 2007; de Coligny et al., 2003) (Fig. 2.7) afin de pouvoir procéder à des simulations de la dynamique sur le long terme.

### 2.5.2 Utiliser et développer des méthodes d'estimation statistiques adaptées

Les données forestières, comme la plupart des données écologiques, sont caractérisées par des données manquantes, des échantillons déséquilibrés, des relations non-linéaires, des auto-corrélations spatiales et temporelles.

Afin d'estimer le mieux possible les paramètres des fonctions démographiques et d'allométries, l'objectif est de développer des modèles statistiques adaptés (paramétriques, non-paramétriques, non-linéaires, mixtes, dynamiques) afin de gérer les difficultés associées à ce type de données et de recueillir le maximum d'information à partir des jeux de données disponibles.

### 2.5.3 Plan de la thèse et hypothèses de test

Les chapitres de la thèse font chacun référence à l'estimation des fonctions pour une étape du cycle de vie des espèces. Le chapitre 3 porte sur les allométries et l'interception de la ressource lumineuse. Dans ce chapitre, on fait l'hypothèse que la variabilité individuelle dans la forme des houppiers module localement les différences entre espèces dans la capacité à intercepter la lumière. De plus, on suppose que la variabilité aléatoire dans la forme des houppiers, due à un nombre multiple de facteurs, contribue à hétérogénéiser les conditions de lumière au sol, contrairement à la plasticité phénotypique vis-à-vis de la lumière et de l'espace disponible, qui est classiquement prise en compte et qui contribue à une fermeture de la canopée et à une homogénéisation des conditions de lumière au sol. La variabilité individuelle dans les allométries devrait donc être prise en compte dans les simulations car elle augmenterait la probabilité de régénération des espèces héliophiles au cours de la fermeture du couvert et donc le temps de coexistence.

Le chapitre 4 porte sur l'estimation de la mortalité en fonction de la taille de l'arbre. Les données d'inventaires forestiers sont souvent très déséquilibrées par rapport au diamètre, avec un grand nombre d'arbres aux diamètres faibles et un très faible nombre d'arbres pour de gros diamètres. Dans cette seconde partie, on souhaite démontrer que les modèles paramétriques, qui sont moins flexibles parce qu'ils font une hypothèse forte sur la forme de la relation, et pour lesquels les estimations dépendent de la distribution des données, conduisent à des biais pour les classes de diamètre comportant peu de données. On fait l'hypothèse que les modèles semi-paramétriques, qui ne supposent pas de forme *a priori* pour la relation et ne sont pas dépendants de la distribution des données, sont plus adaptés à représenter la relation de mortalité des arbres en fonction du diamètre.

Le chapitre 5 présente la mortalité en fonction du diamètre et de la croissance. L'objectif de cet article est de proposer une méthode permettant de combiner (i) les données de mortalité en fonction du diamètre issues d'inventaires forestiers nationaux et (ii) les données de mortalité en fonction du diamètre et de la croissance provenant d'un sous-échantillon d'arbres morts et vivants recueilli localement, ceci afin d'obtenir un modèle multivarié représentant la mortalité en fonction du diamètre et de la croissance pour le Sapin et l'Epicéa. L'Epicéa étant considéré plus sensible aux perturbations (coups de vent, attaques d'insectes) et étant moins tolérant à l'ombre que le Sapin, on fait l'hypothèse que son taux de mortalité est plus important dans les classes à faible croissance (pour lesquelles la lumière est supposée moins forte) et dans les classes à très faibles et très forts diamètres, là où les effets des perturbations sont les plus forts.

Le chapitre 6 aborde la croissance en fonction de la lumière. Dans ce chapitre, on souhaite démontrer que les individus ont une croissance qui fluctue autour d'un potentiel moyen par individu. Cette variabilité intra-individuelle est censée s'ajouter à la variabilité individuelle et à la variabilité temporelle pour le processus de croissance en fonction de la lumière. On fait l'hypothèse que, dans les simulations, ces trois niveaux de variabilité contribuent à égaliser la fitness des espèces. On souhaite démontrer qu'ils doivent être pris en compte dans les simulations afin de représenter de manière plus réalistes les patterns de croissance en fonction de la lumière comparativement à un modèle de niche classique, à un modèle neutre, ou à un modèle de niche purement stochastique.

Le chapitre 7 a pour sujet le recrutement. On souhaite développer un modèle permettant d'estimer le nombre de recrues sur une cellule de sol en fonction de la distribution des individus conspécifiques adultes autour de la cellule (les semenciers potentiels) et des conditions de lumière pour la cellule. Compte tenu de la petite taille des graines d'Epicéa par rapport au Sapin, on fait l'hypothèse que l'Epicéa disperse ses graines à une distance plus élevée que le Sapin. Du fait de la relative tolérance à l'ombre du Sapin par rapport à l'Epicéa, on suppose que le Sapin a une probabilité de recrutement plus importante que l'Epicéa à faible lumière et inversement à forte lumière.

Chacun des résultats obtenus dans les chapitres portant sur les allométries et la démographie sera discuté en termes de stratégie des espèces et de dynamique de la communauté, en référence aux mécanismes de coexistence des espèces abordés en introduction dans le chapitre 1. Dans le chapitre 8 de discussion, on étudiera la dynamique du Sapin et de l'Epicéa sur le long terme à l'aide du simulateur Samsara2 au sein duquel aura été implémenté l'ensemble des fonctions démographiques et d'allométries présentées dans les chapitres précédents. Pour ce dernier chapitre, on fait l'hypothèse *a priori* que la variabilité spatio-temporelle participe fortement à la structuration du peuplement et ralentit l'exclusion compétitive de l'Epicéa par le Sapin.

---

### Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems – A hierarchical Bayes approach.

---

(Under review in *Oecologia*)

Ghislain Vieilledent<sup>\*,1,2</sup>      Benoît Courbaud<sup>1,5</sup>      Georges Kunstler<sup>1</sup>

Jean-François Dhôte<sup>3,4</sup>      and      James S. Clark<sup>5</sup>

[\*] **Corresponding author** : \E-mail : ghislain.vieilledent@cemagref.fr

\Phone : 00.33.4.76.76.27.62 \Fax : 00.33.4.76.51.38.03

[1] **Cemagref**–Mountain Ecosystems Research Unit, 2 rue de la Papeterie, BP 76, F–38402 Saint-Martin-d’Hères cedex, France

[2] **AgroParisTech**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[3] **INRA**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[4] **ONF**–Département Recherche, Boulevard de Constance, F–77300 Fontainebleau, France

[5] **Duke University**–Nicholas School of the Environment and Earth Sciences, box 90328 Durham NC, 27708, USA

## Abstract :

Tree species differences in crown size and shape are often highlighted as key characteristics determining light interception strategies and successional dynamics. The phenotypic plasticity of species in response to light and space availability suggests that intraspecific variability can have potential consequences on light interception and community dynamics.

Species crown size varies depending on site characteristics and other factors at the individual level, which differ from competition for light and space. These factors, such as individual genetic characteristics or other environmental micro-site effects (temperature, water availability, disturbance damage, etc.) combine with competition-related phenotypic plasticity to determine the individual variability in crown size. Site and individual variability are typically ignored when considering crown size and light interception by trees, and residual variability is relegated to a residual error term, which is then ignored when studying ecological processes.

In the present study, we structured and quantified variability at the species, site, and individual levels for three frequently used tree allometric relations using fixed and random effects in a hierarchical Bayesian framework. We focused on two species : *Abies alba* (Silver Fir) and *Picea abies* (Norway Spruce) in nine forest stands of the western Alps. We demonstrated that species had different allometric relations from site to site and that individual variability accounted for a large part of the variation in allometric relationships.

Using a spatially explicit radiation transmission model at the scale of individual trees, we showed that individual variability in tree allometry could have a substantial impact on light resource allocation in the forest, leading to a high variance of light intercepted by a tree of a given species and size and to a high variance of light reaching potential shaded ground cells.

Individual variability in tree allometry locally modulates species' light-intercepting ability and slows down succession dynamics associated with competitive exclusion of early-successional shade-intolerant species.

**Keywords :** *Abies alba*, allometry, hierarchical Bayes, individual effects, light, mountain forests, *Picea abies*, plasticity, resource allocation, variability.

### 3.1 Introduction

The size and shape of living organisms directly affect their ability to capture resources (Bonner, 2006; Brown et al., 2004; McMahon, 1973). Resource acquisition influences not only how populations survive, develop and reproduce, but also how they compete (Tilman, 1977, 1982). This is especially true in tree communities, where competition for light is asymmetric (Yokozawa, 1999). Large trees capture a disproportionate fraction of resources (Weiner, 1990). Such competition has been shown to determine the development of hierarchies, the process of self-thinning, and the development of spatial structure in forest stands (Oliver and Larson, 1996). Stand structure determines light allocation, which contributes to growth, mortality and regeneration (Emborg, 1998).

Tree species' differences in crown size and allometry (Aarssen, 1995; Bohlman and O'Brien, 2006; Poorter et al., 2006; Rees et al., 2001) are often highlighted as key characteristics determining species' strategies for light interception and successional dynamics in the forest (Canham et al., 1994; Grubb, 1998; King, 1996; Parish et al., 2008; Shukla and Ramakrishnan, 1986; Yokozawa et al., 1996). Dominant species may be those capable of large size, thereby increasing their light exposure, casting shade on competitors, and increasing reproductive or dispersal organs (Aarssen, 1995). Late-successional shade-tolerant species may reach greater heights and develop deeper and larger crowns than early-successional shade-intolerant species (Canham, 1988; Pacala et al., 1996; Parish et al., 2008). Since they cast more shade, late-successional species promote the regeneration of shade-tolerant species, progressively excluding early-successional shade-intolerant species (Canham, 1988; Deutschman et al., 1997; Grubb, 1998).

For a given species, crown size and shape are highly variable from one individual to another. Numerous study have analyzed this variability in term of tree crowns response to anisotropic light and space availability through phenotypic plasticity (Canham, 1988; Piboule et al., 2005; Purves et al., 2007; Sorrensen-Cothorn et al., 1993; Vincent and Harja, 2008). Trees expressing high phenotypic plasticity can form tessellating crown shapes that fill most of the canopy space (Purves et al., 2007). Based on this plasticity some authors have gone as far as assuming a perfect plasticity — crown filling all the canopy space — resulting in closed homogenous canopy (Adams et al., 2007; Purves et al., 2007) and thus simplifying the modelling of tree competition for light. However such assumption ignores the high variability in crown shape independent of light-related phenotypic plasticity. Indeed it is well known that soil nutrients and water availability (Deleuze et al., 1996) and, climatic conditions such as temperature and air humidity (Geburek et al., 2008) affect the potential maximum size of a tree species and its crown size and shape while stand composition and biotic interactions modulate this potential (Oldeman, 1990; Parish et al., 2008). Parish et al. 2008 underlined that damage consisting of branch and leader breakage also explained a large part of the intraspecific variability. Multiple external environmental factors combine with intraspecific genetic variability to determine individual growth trajectories (Aarssen, 1992), resulting in random individual crown sizes and shapes. Paradoxically, the ecological consequences of the overall individual variability in crown size on light interception and successional dynamics has been poorly studied (Parish et al., 2008).



In order to understand ecological processes related to crown variation and light allocation, one needs to quantify the sources of variation contributed by the species, sites, and individuals. One set of parameters is usually defined for each species because they are assumed to differ from each other (Abe and Yamada, 2008; Bohlman and O'Brien, 2006; Poorter et al., 2006). Explicit variables such as aspect, slope, elevation, habitat type, location (Wykoff, 1990), density (Hummel, 2000), species composition and soil (Sterba et al., 2002) may account for site differences. Individual variation in crown size and allometric relationships has been associated with individual size (DBH or height or basal area), competition indexes (Monserud and Sterba, 1996; Wykoff, 1990) or local anisotropic light and space availability considering plastic asymmetric individual crowns (Purves et al., 2007; Sorrensen-Cothorn et al., 1993; Vincent and Harja, 2008). However, much of the intraspecific variability resulting from non-measured environmental and genetic factors is not considered and included as part of a residual error term, so that the potential effect of individual variability in crown size on species' strategies for light interception and on successional dynamics is not assessed.

In this study, a hierarchical Bayesian framework was applied to break down variability into allometric measurements at the individual level. A light interception model was then used to test for the effect of the individual variability in crown size on species' strategies for light interception and regeneration. First, we tested for light- and space-related phenotypic plasticity including competition indexes in allometric models. Second, we quantified individual variability to determine whether this leveled the differences between species in terms of allometry and crown size. Third, we assessed whether individual variation in crown size had an effect on the understory light regime and forest succession. These tests were carried out on two species : a relative shade-tolerant species *Abies alba* Mill. (Silver Fir) and a relative shade-intolerant species *Picea abies* (L.) Karst. (Norway Spruce), which coexist spontaneously at the mountain-belt elevation (800–1800 m) in the western Alps. Three allometric functions were analyzed : height-DBH, crown height-height, and crown radius-DBH. We used the calibrated allometric measurements to run an explicit radiation transmission model (Courbaud et al., 2003) to analyze the effect of individual allometric variability on light interception and light penetration in a real forest stand.

## 3.2 Materials and methods

### 3.2.1 Field measures

Trees were measured on nine plots ranging in size from 0.25 ha to 1 ha. Six plots are located in the French Alps, two in the Italian Alps and one in the Swiss Alps. Stands are uneven-aged with *A. alba* and *P. abies* the dominant species. Plots contain different stand ages and have different silvicultural histories. They are located at the mountain belt elevation (800–1800 m) in the western Alps. The precise characteristics of each plot (elevation, composition, number of trees, surface, etc.) are presented in Appendix S1 in Supplementary Material.

On each plot, we measured DBH and mapped all trees taller than 1.3 m. To account for phenotypic plasticity associated with local light and space availability, we computed nine neighborhood competition indexes with the basal area of (i) all the trees, (ii) the larger trees and (iii) the smaller trees, on three different distances : 5, 10 and 15 m. Edge effects were taken into account with a torus system (Courbaud et al., 2003).

We measured height, crown height and crown radius for a sample of *A. alba* and *P. abies* trees with  $H \geq 1.3$  m. A first census was taken from 1994 to 2005. A second one was taken in 2006 on the sites previously measured in 1994. Heights of 794 *P. abies* and 637 *A. alba* trees were measured at the first census with measurements repeated for 148 *P. abies* and 53 *A. alba* trees at the second census. Crown radius and crown height were measured for 454 *P. abies* and 513 *A. alba* trees at the first census and measured again for 96 *P. abies* and 53 *A. alba* trees at the second census. Trees that were measured twice allowed us to quantify individual variability.

Crown height was defined as the mean of the distances from the ground to the basal living branches of the crown in four directions : upslope, downslope, left and right. Crown radius was defined as the mean of the lengths of the longest branches of the crown in these four directions. DBH was measured using a metric diameter tape. Tree height and crown height were measured with a Vertex III. Crown radius was measured using a metric tape.

An independent protocol was applied to evaluate measurement errors made on the four dendrometric variables (DBH, tree height, crown height and crown radius). A substantial part of the variability in allometries can indeed come from measurement errors, especially for crown shape and tree height, which are not easily measured. From a statistical point of view, evaluating measurement error can better separate out the variability observed in data and provide a more accurate inference on parameters (Clark, 2005). The protocol and results for measurement errors are presented in detail in Appendix S2.

### 3.2.2 Model comparison for allometric equations

We calibrated three allometric functions in order to reconstruct each tree in three dimensions from DBH : (i) height as a function of DBH, (ii) crown height as a function of total height and (iii) crown radius as a function of DBH. Allometric relations were calibrated independently for each species. We used a log transformation for response variables to

restrict it to positive values and to include multiplicative errors.

In the first step, we examined functions to relate the covariate to the response combining the data-sets for the two species. Several classical functions for each allometric relation were compared. The model selection protocol is described in Appendix S3. A Gompertz function was selected to describe the height-DBH relation :

$$H = K \exp(-\log(K/1.3) \exp(-rDBH)) \quad (3.1)$$

A linear function was selected for the crown height-height relation (with CH<H) :

$$CH = (1/(1 + K))H \quad (3.2)$$

and a power function was selected for the crown radius-DBH relation :

$$CR = K(DBH)^b \quad (3.3)$$

Once the best function was selected, the site, local competition and individual effects for each species were assessed independently. We included the effects in the parameter which, depending on the allometric relation considered, acted on the scale or the slope of the function. Individual effects were considered as random effects drawn from a common distribution. The site was considered as a fixed effect. The competition index was integrated as a covariate.

The DIC (deviance information criterion) was used to compare hierarchical models of increasing complexity (Spiegelhalter et al., 2002). The DIC is the sum of the mean deviance (which represents the model's goodness of fit : Deviance =  $-2 \log(\text{Likelihood})$ ) and of the effective number of parameters pD (with pD the posterior mean of the deviance minus the deviance of the posterior means). A difference in DIC of more than 25 was taken as a rough index of the difference between two models and ruled out the model with the higher DIC. When the difference in DIC was less than 25, we selected the model with the lower deviance. In case the deviance difference was less than 25, we chose the model with the lower pD.

R 2.4.1 software (Ihaka and Gentleman, 1996) was used for data manipulations and graphs, WinBUGS 1.4 (Gilks et al., 1994) for hierarchical Bayes modeling, and R2WinBUGS (Sturtz et al., 2005) to connect R to WinBUGS. We checked the convergence of two Markov Chains Monte Carlo (MCMC) using the potential scale reduction factor Rhat (at convergence, Rhat=1). We made 300,000 iterations for each MCMC with a burn-in period of 290,000 steps and a thinning of 10 and obtained 2000 estimations per parameter.

### 3.2.3 Structure of the best model

We integrated the different effects into the statistical model using a hierarchical Bayesian framework (Clark, 2007). Here we present the structure of the model which integrates

site effects, individual effects and measurement errors. For the three allometric relations, this model corresponded to the best model that could be obtained basing our choice on the DIC criterion.

The measurement of covariate  $x$  for tree  $i$  of plot  $j$  at time  $t$  is denoted  $x_{ijt}$  and  $\mathbf{X}$  is the vector of observations  $x_{ijt}$ . Covariate is DBH for Eqn. 3.1 and Eqn. 3.3 and height for Eqn. 3.2. The corresponding “true” value for  $x_{ijt}$  is denoted  $x_{ijt,0}$  and  $\mathbf{X}_0$  is the vector of  $x_{ijt,0}$ . The total number of measurements for each tree  $i$  is  $T_i$  ( $T = 2$  for trees with two measurements and  $T = 1$  otherwise) and the total number of trees is  $I$ . The measurement of response  $y$  for tree  $i$  of plot  $j$  at time  $t$  is denoted  $y_{ijt}$  with  $\mathbf{Y}$  being the vector of  $y_{ijt}$ . The function relating the covariate to the response is  $f$  (see Eqn. 3.1, Eqn. 3.2 and Eqn. 3.3).  $K_{ij}$  is the scale parameter for Eqn. 3.1 and Eqn. 3.3 and the slope parameter for Eqn. 3.2. We used the notation  $N$  for normal distribution,  $LN$  for log-normal distribution, and  $IG$  for inverse-gamma distribution. Information on measurement errors was integrated into allometric models for both the covariate  $x$  (e.g., DBH) and the response variable  $y$  (e.g., height) through the mean of the posterior distributions of variance parameters  $\sigma_x^2$  and  $\sigma_y^2$  (Tab. 3.1). The residual variance  $\tau^2$  corresponded to unexplained variability.

The likelihood of the model included both the uncertainty in the data (observation error) and the variability of the process (process error) :

$$\begin{aligned}
& p(\mathbf{Y}, \mathbf{X} | \mathbf{X}_0, \sigma_x^2, K_{ij}, \text{other parameters of } f, \sigma_y^2, \tau^2) \\
&= \prod_{i=1}^I \prod_{t=1}^{T_i} p(y_{ijt} | f(x_{ijt,0}, K_{ij}, \text{other parameters of } f), \sigma_y^2, \tau^2) p(x_{ijt,0} | x_{ijt}, \sigma_x^2) \\
&= \prod_{i=1}^I \prod_{t=1}^{T_i} LN(y_{ijt} | f(x_{ijt,0}, K_{ij}, \text{other parameters of } f), \sigma_y^2, \tau^2) LN(x_{ijt,0} | \log(x_{ijt}), \sigma_x^2)
\end{aligned} \tag{3.4}$$

We used conjugate priors with inverse-gamma distributions for variance parameters and log-normal distributions for log-transformed means. The first-level priors were :  $p(\tau^2) = IG(\tau^2 | s_1, s_2)$ ,  $p(b) = N(b | m_b, V_b)$  for Eqn. 3.3,  $p(r) = N(r | m_r, V_r)$  for Eqn. 3.1 and  $p(K_{ij} | \mu_j, V)$  with  $\mu_j$  being the site fixed effect and  $V$  being the variance of individual random effects. The second-level priors (hyperpriors) were  $p(\mu_j) = LN(\mu_j | m, V)$  and  $p(V) = IG(V | t_1, t_2)$ . We used informative priors for residual variance  $\tau^2$  and individual variance  $V$  (Tab. 3.1 for parameter values and Appendix 4 for prior visualization). We fixed our prior for individual variance and residual variance following Lappi’s study (Lappi, 1997) on the height-DBH relation, which demonstrated that individual variability was about 69% of total variability. Total variability was obtained from field a priori : for an *A. alba* and *P. abies* tree of 40 cm DBH, the height was supposed to vary between 15 and 35 m and the crown radius between 2 and 5 m. For a tree of 20 m height, the crown height was supposed to vary between 5 and 15 m. The value of 69% for the individual variability was also used as a priori information for the crown height-height and crown radius-DBH relationships, since we had no other prior information available. All other priors were taken to be uninformative (Tab. 3.1 and Appendix S4). A synthetic graphic representation of the hierarchical

model is presented in Fig. 3.1 and the entire mathematical model in a Bayesian framework is described in Appendix S5.

### 3.2.4 Computing light interception by the tree and ground cell

To understand how canopy variation might affect light availability, we used an actualized version of the light transmission model developed by Courbaud et al. 2003. Light rays come from all directions of the sky and arrive at the center of each ground cells (Courbaud et al., 2003). Each time a ray touches a tree, it loses 80% of its energy (Courbaud et al., 2003; Groot, 2004). In the light model, crowns of two adjacent trees can overlap, so that a light ray coming through such crowns loses 80% of its energy twice. If a tree has a bigger crown than the population mean, it casts more shade on the ground as it intercepts more rays. We used the light model to compute both the light intercepted by each tree and the light arriving on each  $5 \times 5$  m cell on the ground at two selected sites in our data-set (the Queige and Teppas sites, see Appendix S1) composed for the most part of *A. alba* and *P. abies* trees ( $\geq 94\%$  of trees in density). These two quantities were studied to see how individual variability in allometries could modify the allocation of the light resource in a forest stand. Considering the amount of light reaching the ground, we focused on the more shaded cells receiving less than 5% of relative light. On these cells, regeneration of early-successional shade-intolerant species was assumed to be more difficult than on light receiving more than 5% of relative light.

We used two different approaches to compute light interception. In the first, we used calibrated allometries without individual variability to reconstitute the whole stand in three dimensions from DBH using a conic shape for the crowns. The trees that were neither *A. alba* nor *P. abies* (6% of the trees on Teppas, see Appendix S1) were randomly attributed to one of the two species. In the second approach, we included individual variability in allometries : we randomly drew an additional individual parameter for each tree in the probability distribution corresponding to individual variability. The first approach takes into account uncertainty on parameters since we have a posterior distribution for each parameter obtained from the Bayesian inference. The second approach takes into account individual variability in allometries in addition to uncertainty on parameters. In our case, we didn't assume a deterministic space-filling of the canopy. The individual variability we considered is different from phenotypic plasticity in regard to light and space availability. Individual variability is random and includes all possible sources of intra-specific variability in crown size and shape. We carried out 500 different simulations for each approach. Classical approaches usually do not take into account uncertainty on parameters and use only mean parameter estimates for simulations (but see (Pacala et al., 1996)). The comparison in the present study discriminated effects of uncertainty and variability in the simulations.

### 3.3 Results

Using a hierarchical Bayesian approach, we were able to break down the allometric variability into species, site and individual variability, taking measurement errors into account. The models chosen showed no convergence problems with tight posterior distributions for each parameter (Appendix S4). Our data-set was large enough to accurately estimate individual variability in allometries for the two species studied and for the three allometries considered.

Using the radiation transmission model, we were able to test for the effects of individual allometric variability on light transmission in real stands computing light intercepted by trees and light arriving on ground cells.

#### 3.3.1 Species and site effects

Species allometries differed from site to site (Fig. 3.2). Adding a site effect greatly improved fits, with a gain in deviance much higher than 25 for the crown radius-DBH relation for both species, the *P. abies* height-DBH relation and the *A. alba* crown height-height relation (Tab. 3.2). The gain in DIC was lower than 25 for the *A. alba* height-DBH relation and the *P. abies* crown height-height relation, although with a substantial gain in deviance (Tab. 3.2). Fig. 3.2 shows that species and site effects were not sufficient to describe all the variability observed in the allometries, which is determined by the dispersion of the data points.

#### 3.3.2 Competition effects and crown plasticity

The remaining variability could not be explained by local competition since we found no local competition effect on allometric relations for our data set, whatever competition index was taken into account (Tab. 3.2 and Appendix S6). These results do not prove that there is no crown plasticity associated with light or space availability for *A. alba* and *P. abies* but that even with nine different competition indexes, we were not able to catch a deterministic crown plasticity associated with the neighborhood.

#### 3.3.3 Individual allometric variability

Individual variability was very high for all the species and the allometric measurements considered. The individual effect led to a high gain in DIC : close to 100 points for all allometric relations except the *P. abies* height-DBH relation and the *A. alba* crown radius-DBH relation. In these two cases, the high number of effective parameters resulted in a higher DIC but the models' goodness of fit was increased substantially by the addition of individual effects, with a gain in deviance greater than 200 points (Tab. 3.2).

For each species on each site, individual variability led to large 95% confidence envelopes, with an overlapping of the confidence envelopes for the two species in our data-set (Fig. 3.3). The remaining variability was partially explained by measurement errors (Tab.

3.2). Taking into account measurement errors resulted in a gain in DIC greater than 200 points for the crown height-height relation, for which we demonstrated that measurement error was close to 50% for crown-height and nearly 10% for height (Appendix S2). Measurement errors for the two other allometries were smaller but led to a gain in deviance much greater than 25. Adding an individual effect to the model in addition to species, covariate, site and measurement error effects, we obtained a low variance for unexplained residual errors (see  $\tau^2$  of magnitude 1.0E-02 in Appendix S7), suggesting that the final models for the three allometries explained a major part of the variability observed in the data-set.

### 3.3.4 Impact of individual allometric variability on light allocation

#### 3.3.4.1 Impact on light intercepted by species

A tree of a given species in a 10-cm DBH class intercepted a variable amount of light because of its size and its neighborhood. Species hierarchy was observable on each site. *P. abies* intercepted more light than *A. alba* on the Queige site (Fig. 3.4a), contrary to the Teppas site, with *A. alba* intercepting more light than *P. abies* (Fig. 3.4b). Individual allometric variability increased the variance of intercepted light for a tree of a given species and size by fivefold (Fig. 3.4). The range increased with the size of the tree as the variability in crown shape increased with tree size. On each site, individual variability in crown size totally blurred species differences in terms of light interception (Fig. 3.4). The maximum amount of light that can be potentially intercepted by a tree, whatever its size, was also significantly changed, increasing from approximately 2.3 to 5.0 GJ.year<sup>-1</sup> for *P. abies* on the Queige site (Fig. 3.4a). There were few trees with high light interception when individual variability in allometries was not considered, whereas no more than seven trees were observed in that class when considering individual variability on the Queige site (Tab. 3.3). Individual allometric variability allowed some trees to have a much larger or smaller crown than their mean population so that they intercepted a much higher or lower amount of light. When considering other classes of intercepted light for trees, we observed that the range of the potential number of trees was larger when including individual allometric variability (Tab. 3.3).

#### 3.3.4.2 Impact on light arriving on ground cells

Individual allometric variability influenced the amount of light penetrating the canopy. The variance increased eightfold when we included individual allometric variability relationships for the Queige site (Fig. 3.5a). Shaded cells that received less than 5% relative light when the canopy was modeled without individual variation, reached values up to more than 10% when individual variability was included (Fig. 3.5a). The light regime on shaded cells was much more heterogeneous when considering individual variability (Fig. 3.5b). These differences included a small contribution from the estimation error, the bulk of the variation coming from individual trees (Fig. 3.5a and 3.5b). The increase in the

variance of light available on ground cells was twice as large as the increase in variance for light interception by trees. This differs because the light arriving at a cell depends on the shape of all tree crowns surrounding the cell, whereas the amount of light intercepted by a tree depends to a greater degree on its own crown shape.



## 3.4 Discussion

### 3.4.1 Phenotypic plasticity and individual variability in crown shape

Using a hierarchical Bayesian framework, we quantified individual variability in allometries remaining after having taken into account species, site, competition, and measurement error effects. We were not able to detect any individual response to local light or space availability; nevertheless, we demonstrated that individual variability in allometries was substantial.

Previous studies have underlined the importance of crown plasticity resulting from local light and space availability to explain individual variability in a deterministic way (Getzin and Wiegand, 2007; Kantola and Makela, 2004; Purves et al., 2007; Sorrensen-Cothorn et al., 1993; Vincent and Harja, 2008). In this study, no crown plasticity could be identified even after testing nine different competitive indexes representing the neighborhood. The absence of a significant competitive effect on different tree allometries has already been found by previous authors (Coomes and Grubb, 1998; Deleuze et al., 1996; Geburek et al., 2008; Hummel, 2000). In these studies, a significant competitive effect may be absent because the competition indexes used are symmetric, whereas phenotypic plasticity is asymmetric (Purves et al., 2007; Vincent and Harja, 2008). These results are not a reconsideration of crown plasticity but they demonstrate that crown plasticity is difficult to isolate from other possibly correlated factors in an experimental design including allometric measurements. In addition, it is recognized that shade-tolerant and coniferous species express much less crown plasticity than shade-intolerant or leaved species (Grubb, 1998) and in the present study, *A. alba* and *P. abies* are two coniferous species classified as high shade-tolerant species (Ellenberg, 1988). If phenotypic plasticity can form tessellating crown shapes that fill most of the canopy space in deciduous forest (Purves et al., 2007), this is not always the case in coniferous mountain stands. Moreover, individual variability in crown size can be associated with numerous heterogeneous environmental factors other than light or space availability. In the context of mountain stands, snow damage can be a determining factor of individual crown size variation (Jalkanen and Konopka, 1998; Parish et al., 2008), and increasing altitude tends to diminish phenotypic plasticity in comparison to adaptive differentiation associated with temperature or water availability (Geburek et al., 2008). These micro-site environmental factors coalesce with genetic variability to determine intraspecific crown size variability (Aarssen, 1992). It is difficult to separate out the deterministic effect of each one of these factors, but taken together they contribute to the estimation of a large random individual variability.

Few studies have attempted to quantify the entire range of individual variability in allometric models. Lappi 1997 used an individual tree effect for a height-DBH model for jack pine in Ontario, and Nothdurft et al. (Nothdurft et al., 2006) described the individual height-growth relation of *P. abies* in Germany. These studies included individual effect to avoid the statistical bias caused by dependence between longitudinal observations but did not explore implications on the ecological mechanisms associated with individual variability.

Unlike the model's error term, individual effects describe variation associated with individuals over time, leading to different individual trajectories (Henry and Aarssen, 1999). Individual effects on allometries may initiate a differentiation between trees and combine with competition in creating a hierarchy of sizes between trees and a heterogeneous spatial structure (Oliver and Larson, 1996).

### 3.4.2 Individual variability obscures species differences in crown size

The species hierarchy considering light interception varies spatially. On the Teppas site, the relative shade-tolerant species *P. abies* had a deeper crown than the relative shade-intolerant species *A. alba*, whereas on the Queige site, species hierarchy was reversed. Whatever the hierarchy on each site, individual allometric variability was so great that it obscured species differences in crown size and light interception.

Tree species are often classified in terms of architecture and adult stature (Pacala et al., 1996; Bohlman and O'Brien, 2006; Poorter et al., 2006; Dietze et al., inpress), which determine species life history and community dynamics (Abe and Yamada, 2008; King, 1996). Shade-tolerant species are assumed to have a deeper crown than shade-intolerant species, thereby increasing light exposure, casting shade on competitors, and increasing reproductive or dispersal organs (Aarssen, 1995; Canham, 1988; Grubb, 1998; Parish et al., 2008). Our analysis demonstrates that there are limitations to interpretations of average tendencies. Species differences may be observed when considering the whole population, but they must be put into perspective taking into account site and individual characteristics. Following the niche theory (Hutchinson, 1957) and the acclimation mechanism (Korner, 1999), species may present different morphological traits depending on local environmental conditions at the site level. As a consequence, species hierarchy for light interception may vary from site to site. Although this result is not new, it does imply the importance of relativizing species classification in terms of architecture and adult stature.

On a given site, the amount of light intercepted by a tree of a specific species and diameter appeared to be much more variable than what is usually assumed. Adding individual variability in allometric relations multiplied the variance of light intercepted by trees of a given species and class of DBH by five. The phenomenon was amplified because the crown shape of each tree affects light interception of the entire neighborhood. The fact that individual variability can overwhelm species differences locally has previously been demonstrated for growth and fecundity with consequences on species coexistence (Clark et al., 2004a; Clark, 2003a). Light interception determines growth (Clark, 2003a; Courbaud et al., 2003; Kunstler et al., 2005; Pacala et al., 1996; Wright et al., 1998) and other key ecological processes such as fecundity (Clark et al., 2007, 2004a) and mortality (Bigler and Bugmann, 2003; Kobe and Coates, 1997; Kunstler et al., 2005; Wyckoff and Clark, 2000), which drive community dynamics. As suggested by Parish et al. (2008), the large intraspecific variability resulting in major overlap among species in structural characteristics should greatly reduce the rates or potential for competitive displacement.

### 3.4.3 Intraspecific variability in crown size and successional dynamics

The variability in light intercepted by trees affects the amount of light reaching the ground. This may have a profound impact on seedling growth and survivorship, which depend on the amount of light available near the ground (Dai, 1996; Uriarte et al., 2005; Wright et al., 1998). Seedling response to light is one of the main factors determining succession and species coexistence in forests. The “succession niche hypothesis” states that early-successional species are able to grow rapidly in forest gaps and that late-successional species are able to grow and survive under canopy at low light levels (Pacala and Rees, 1998; Rees et al., 2001). Differences in life-history traits between late-successional and early-successional species explain that in the absence of disturbance, early-successional species cannot regenerate under a closed canopy and are progressively excluded.

When considering the phenotypic plasticity of trees with regard to light and space availability as the main deterministic factor contributing to intraspecific crown variability, trees form tessellating crown shapes that fill most of the canopy space (Purves et al., 2007), leading to potentially rapid exclusion of shade-intolerant early-successional species in the absence of disturbances. Our results demonstrated that individual variability in crown size participates significantly in stand structure, leading to high heterogeneity of light conditions in close stand and avoiding homogenous low light conditions. Locally, individual variability may decrease light intercepted by big canopy trees, increasing light arriving on the ground. Persistence of individual crown characteristics leads to stable subcanopy light conditions over time. Patches receiving high light levels can provide opportunities for the regeneration of shade-intolerant species that would otherwise be excluded. In our context, the relatively shade-intolerant *P. abies* saplings (Grassi and Bagnaresi, 2001) have opportunities to regenerate, leading to a better chance of coexistence with *A. alba* in mixed stands. Competitive exclusion may occur, but individual variability slows down these dynamics, allowing for a transient but long coexistence. In association with other mechanisms such as external perturbations (Connell, 1978), intraspecific variability may partially explain the long persistence of shade-intolerant species in ancient mountain forests (Ozenda, 1985; Parish et al., 2008).

## 3.5 Acknowledgements

Grateful thanks are extended to Eric Mermin, Pascal Tardif and Eric Maldonado (Cemagref, Grenoble) for field work and programming advice, Renzo Motta (University of Turin) for the Italian plot data, Jean-Louis Gay (Canton de Vaud) for the Swiss plot data, Ulrich Ulmer (Swiss WSL) for references on measurement error data, Sylvie-Gourlet Fleury (CIRAD, Montpellier), Frédéric Gosselin (Cemagref, Nogent-sur-Vernisson), Jacques Lepart (CEFE-CNRS, Montpellier) and Erick Parent (ENGREF, Paris) for comments on previous manuscripts. This work was supported by the Grenoble Cemagref, the French National Forest Office and the French Ministry of Agriculture and Fisheries.

### 3.6 Tables

Parameter	Description	Allometric relationships		
		H=f(DBH)	CH=f(H)	CR=f(DBH)
$m_b$	mean	-	-	0.00E+00
$V_b$	variance	-	-	1.00E+06
$m_r$	mean	0.00E+00	-	-
$V_r$	variance	1.00E+06	-	-
$m$	mean	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00
$W$	variance	1.00E+06	1.00E+06	1.00E+06
$t_1$	shape	6.60E+01	4.02E+02	4.02E+02
$t_2$	scale	2.60E+00	4.01E+01	4.01E+01
$s_1$	shape	1.80E+01	6.60E+01	6.60E+01
$s_2$	scale	3.40E-01	2.60E+00	2.60E+00
$\sigma_x^2$	variance	2.21E-05	3.97E-03	2.21E-05
$\sigma_y^2$	variance	3.97E-03	7.79E-02	2.42E-02

TAB. 3.1: **Parameter values for priors and measurement errors.** Informative priors were used for residual variance (see parameters  $s_1$  and  $s_2$ ) and for the variance of individual random effects (see parameters  $t_1$  and  $t_2$ ). Non-informative priors with large variances (see  $V_b, V_r, W$ ) were used for other parameters. Means of posterior distributions obtained from the measurement errors protocol were used for measurement errors on the covariate (see  $\sigma_x^2$ ) and on the response (see  $\sigma_y^2$ ).

(a) H-DBH							<i>Abies alba</i>			<i>Picea abies</i>		
Function name	Model number	Effects (Y: yes, n: no)					Deviance mean	pD	DIC	Deviance mean	pD	DIC
		Covariate DBH	Site (Fixed)	Comp (Fixed)	Individual (Random)	Measure errors						
Gompertz model	H6	Y	n	n	n	n	-137.6	3.0	-134.6	-95.7	3.0	-92.7
	H7	Y	Y	n	n	n	-152.8	7.4	-145.4	-178.3	9.1	-169.3
	H8	Y	Y	Y	n	n	-156.9	8.9	-148.0	-179.5	9.8	-169.7
	H9	Y	Y	n	Y	n	-489.2	236.8	-252.3	-386.2	239.2	-147.0
	H10	Y	Y	n	Y	Y	-614.0	298.8	-315.2	-479.1	300.7	-178.3
(b) CH-H							<i>Abies alba</i>			<i>Picea abies</i>		
Function name	Model number	Effects (Y: yes, n: no)					Deviance mean	pD	DIC	Deviance mean	pD	DIC
		Covariate H	Site (Fixed)	Comp (Fixed)	Individual (Random)	Measure errors						
Linear model	CH3	Y	n	n	n	n	676.9	2.0	678.9	806.4	1.9	808.3
	CH4	Y	Y	n	n	n	510.8	6.6	517.4	780.8	6.5	787.4
	CH5	Y	Y	Y	n	n	508.3	7.9	516.2	781.6	8.0	789.6
	CH6	Y	Y	n	Y	n	285.9	134.6	420.4	579.0	92.4	671.4
	CH7	Y	Y	n	Y	Y	-251.8	408.5	156.7	108.5	326.5	435.0
(c) CR-DBH							<i>Abies alba</i>			<i>Picea abies</i>		
Function name	Model number	Effects (Y: yes, n: no)					Deviance mean	pD	DIC	Deviance mean	pD	DIC
		Covariate DBH	Site (Fixed)	Comp (Fixed)	Individual (Random)	Measure errors						
Power model	CR3	Y	n	n	n	n	-2.5	2.9	0.4	120.0	2.9	122.9
	CR4	Y	Y	n	n	n	-114.8	8.0	-106.7	10.9	7.9	18.8
	CR5	Y	Y	Y	n	n	-118.0	9.0	-109.0	8.9	9.0	17.9
	CR6	Y	Y	n	Y	n	-471.7	373.2	-98.5	-409.7	337.2	-72.5
	CR7	Y	Y	n	Y	Y	-512.9	425.6	-87.2	-490.6	400.1	-90.6

**TAB. 3.2: Model comparison and effect selection.** For (a) height as a function of DBH, (b) crown height as a function of height and (c) crown radius as a function of DBH, the effects are progressively included in the model in an ascending manner to check for their significance. Competition (Comp) reflects the competition index with the lowest deviance. The model with the lower DIC was chosen if the difference in DIC was greater than 25. When the difference in DIC was less than 25, the model with the lower deviance was selected. When the deviance difference was less than 25, the model with the lower pD was chosen.

Class of light for trees (GJ.an-1)		(0,1e+05]	(1e+05,2e+05]	(2e+05,3e+05]	(3e+05,6e+05]
No individual effect in allometries	min	170	47	0	0
	mean	173	52	2	0
	max	178	56	4	0
With individual effect in allometries	min	173	20	3	0
	mean	183	33	9	3
	max	192	47	16	7

TAB. 3.3: **Distribution of trees by intercepted light class.** For the 500 simulations of each approach (with and without individual variability in allometries), for the Queige site, the minimum, mean and maximum number of trees for each class of intercepted light were computed.

### 3.7 Figures

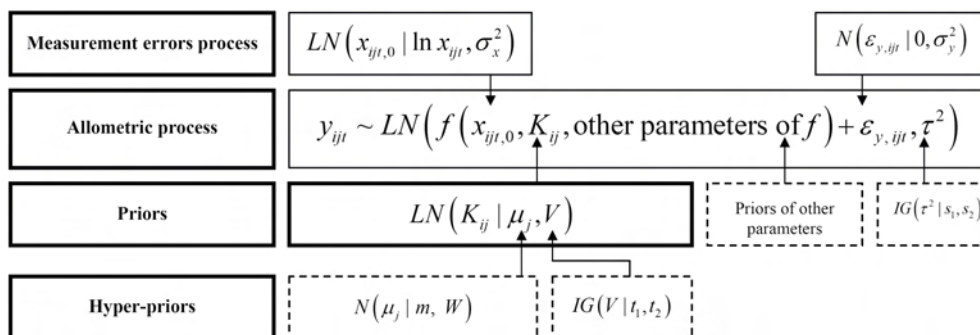


FIG. 3.1: **Graphic representation of the hierarchical Bayesian framework.** Model for allometric relations (linking covariate  $x_{ijt}$  to response  $y_{ijt}$ ) included (i) the individual random effects  $\log K_{ij}$  with mean  $\mu_j$  and variance  $V$ , (ii) the site fixed effect  $\mu_j$ , and (iii) the measurement errors with estimated covariate value  $x_{ijt,0}$ , variance  $\sigma_x^2$  for error on covariate and variance  $\sigma_y^2$  for error on the response. Process (—), hierarchical parameters (—) and nonhierarchical parameters (- -) are differentiated.



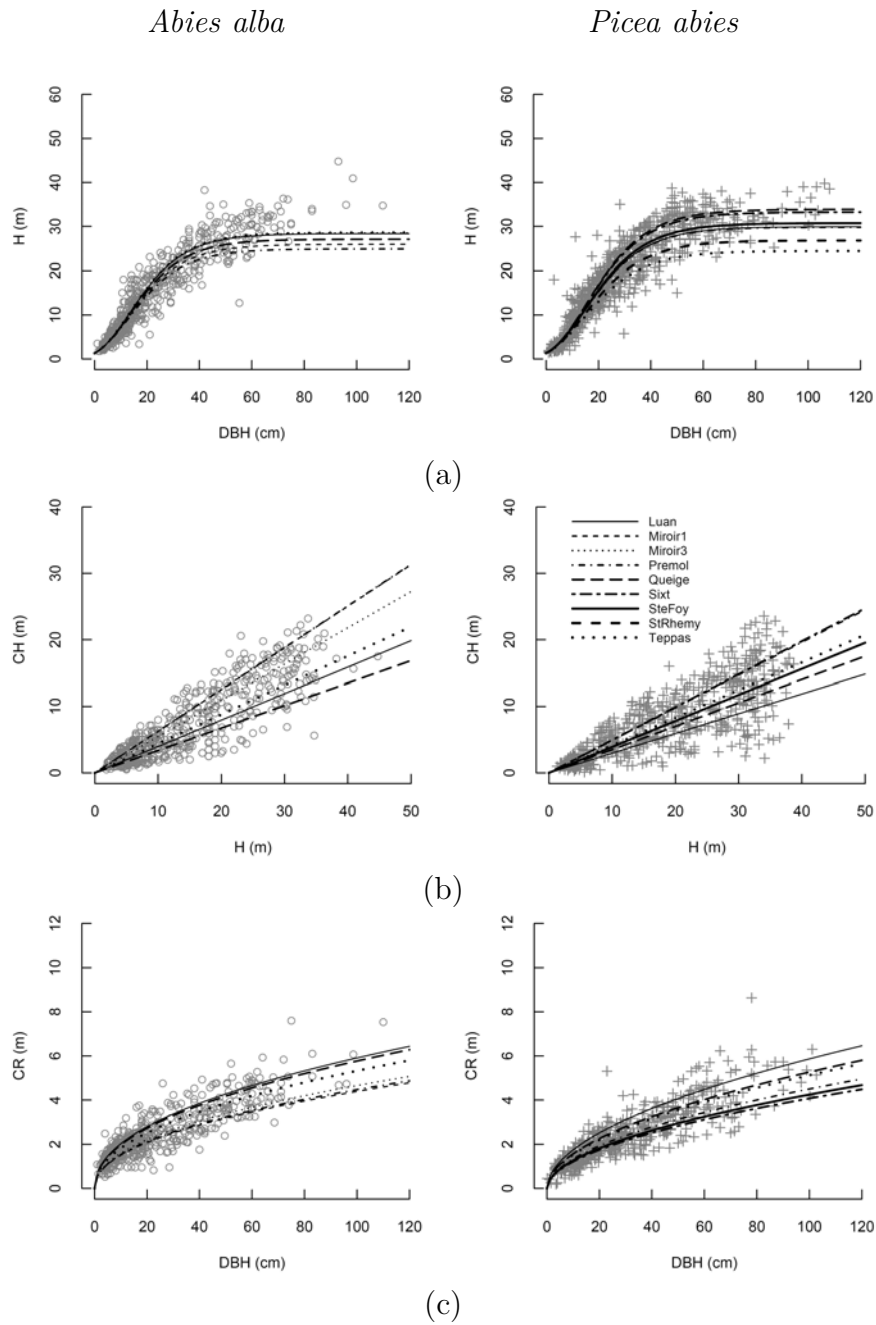


FIG. 3.2: **Predicted allometric relations for each species on each site.** For (a) height as a function of DBH, (b) crown height as a function of height and (c) crown radius as a function of DBH, the predictive posterior median was plotted for each species on each site.

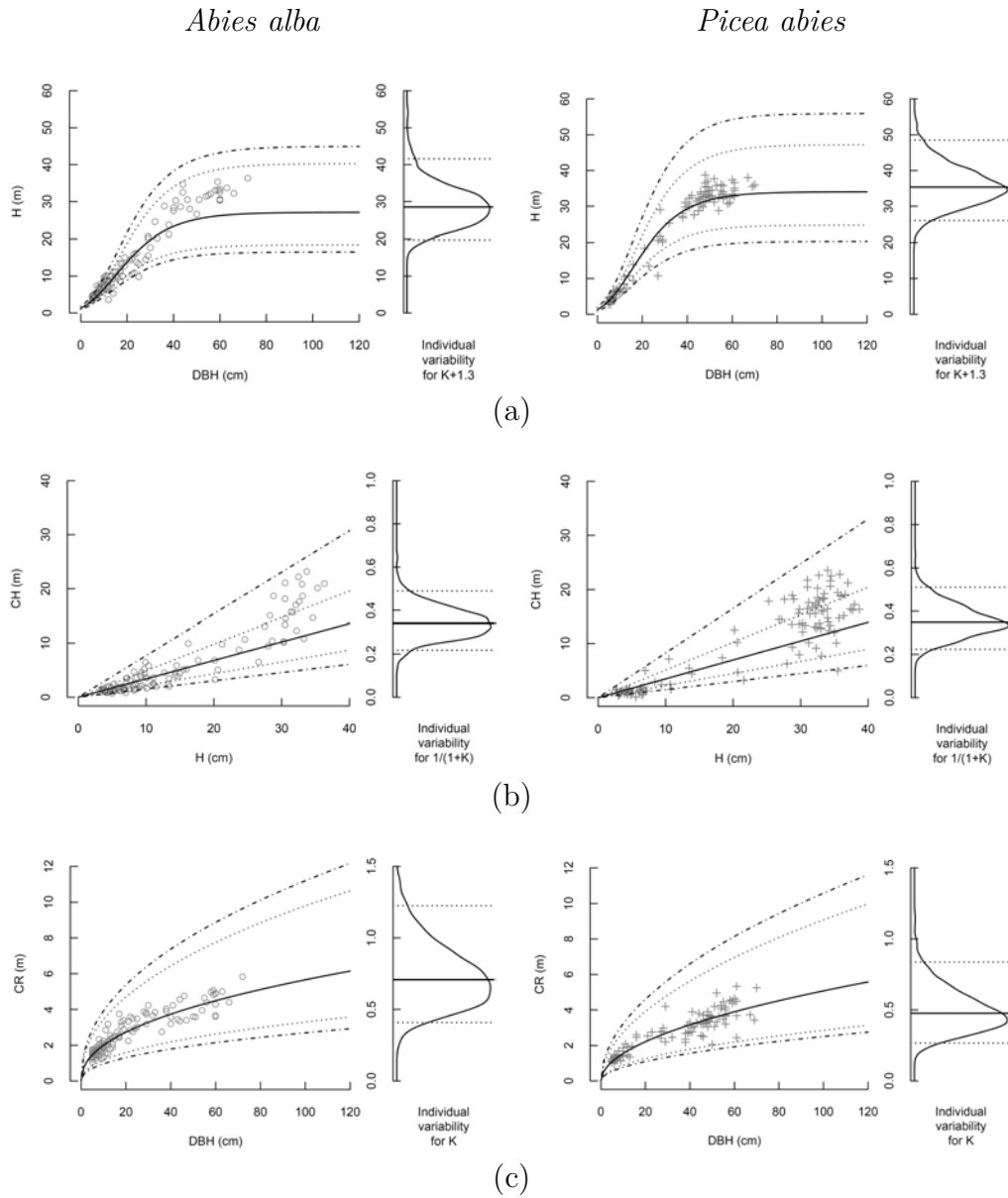


FIG. 3.3: **Individual variability in allometries on the Queige site.** For (a) height as a function of DBH, (b) crown height as a function of height and (c) crown radius as a function of DBH, credible intervals were plotted at 95% for predictive posterior including covariate (—), individual variability (···) and whole variability (- · - · -). Vertical graphs on the left are marginalized posteriors on individuals that represent the variability of all potential individuals.

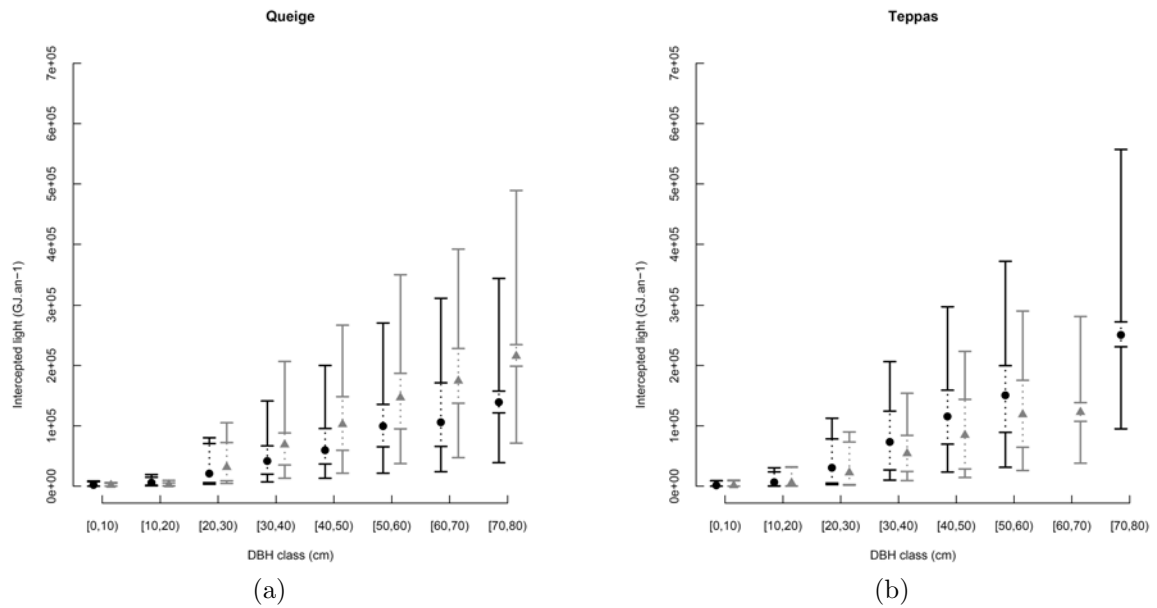


FIG. 3.4: **Effect of individual variability on light interception by species.** A light interception model was used for *Abies alba* and *Picea abies* stands (Courbaud et al., 2003) that was applied on the Queige (a) and Teppas (b) sites, mixed *A. alba* and *P. abies* stand. 95% quantiles (horizontal dashes) and the median (dots or triangles) for intercepted light by tree of a given class of DBH are represented. The vertical dotted lines take into account uncertainty on parameters and neighborhood variability for each tree of a given diameter. The vertical solid lines take into account individual allometric variability in addition to uncertainty on parameters and neighborhood variability. *P. abies* is represented with grey lines and triangles and *A. abies* is represented with black lines and dots.

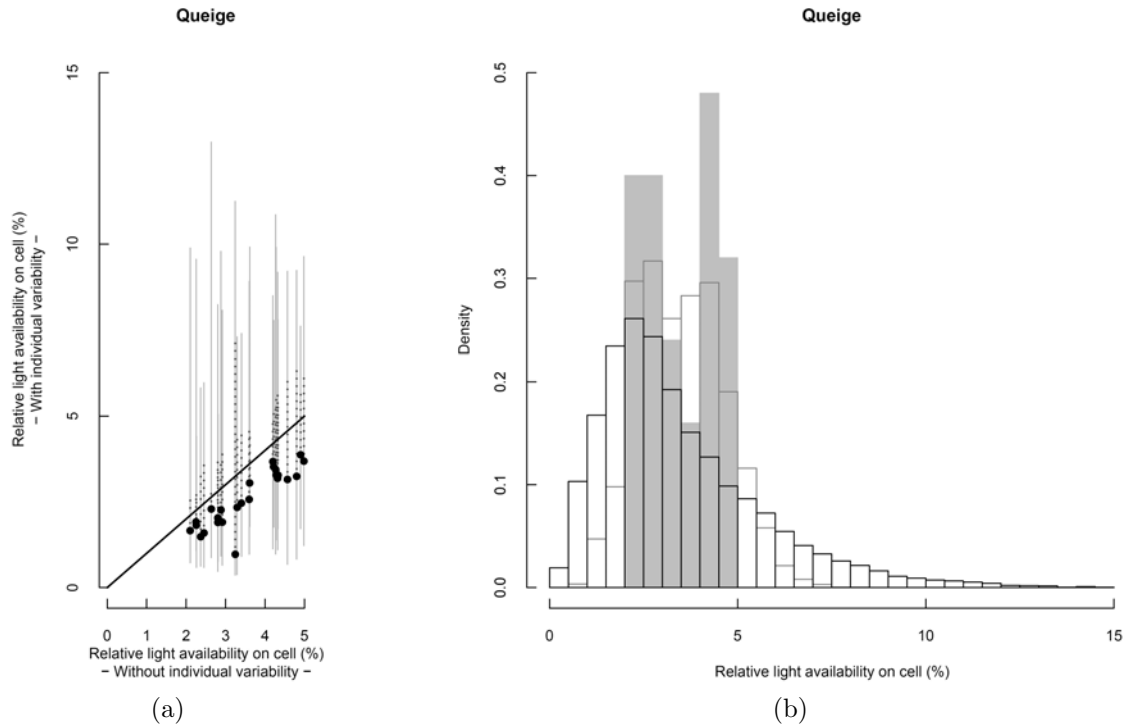


FIG. 3.5: **Effect of individual variability on light arriving on ground cells.** A light interception model was used for *Abies alba* and *Picea abies* stands (Courbaud et al., 2003) that were applied on the Queige site, a mixed *Abies alba* and *Picea abies* stand. (a) On the horizontal axis, the mean intercepted light for each cell receiving less than 5% relative light on the 500 simulations with no individual variability. On the vertical axis, the mean (black dot) and 95% quantiles (grey vertical lines) for intercepted light for each cell on the 500 simulations including individual variability. Dashed vertical lines represent light variability due to uncertainty on parameter estimates. (b) Distribution of cells with less than 5% relative light when considering mean specific allometries (filled grey bars) is compared to the mean distribution of cells on the 500 simulations when including uncertainty on parameters (unfilled grey bars) and to the distribution of cells when including individual variability (unfilled black bars).

## 3.8 Appendices

### 3.8.1 Appendix S1 : General characteristics of the nine plots composing the data-set

Trees were measured on nine different plots ranging in size from 0.25 ha to 1 ha. Six plots were located in the French Alps, two in the Italian Alps and one in the Swiss Alps (Fig. 3.6). Stands are uneven-aged. *Abies alba* Mill. (Silver Fir) and *Picea abies* (L.) Karst. (Norway spruce) are the dominant species. All sites are situated at the mountain-belt elevation from 800 to 1800 m (Tab. 3.4).

### 3.8.2 Appendix S2 : Measurement errors

#### 3.8.2.1 Measurement error protocol

A specific protocol was established to estimate the distribution of measurement errors for the four dendrometric variables : DBH, height, crown height and crown radius. Three teams measured a same sample of 50 trees (ten for each 15-cm DBH class) during a 2-day period, on one plot selected at random. Measurements were independent of the general protocol but were taken under the same conditions and with the same instruments. Differences between the measurements of the three teams were attributed to measurement errors.

In the measurement error protocol section,  $z$  denoted the dendrometric variable considered. We assumed that  $z_{it}$ , a measurement associated to tree  $i$  made by team  $t$ , diverged from the “true value”  $z_{i,0}$  for tree  $i$  and that the measurement error term  $\exp(\epsilon_{it})$  was multiplicative and drawn in a log-normal distribution of parameters 0 and  $\sigma^2$ . We had the following model :  $z_{it} = z_{i,0} \exp(\epsilon_{it})$ , with  $p(\epsilon_{it}) = N(\epsilon_{it}|0, \sigma^2)$ . The model is equivalent to  $\log(z_{it}) = \log(z_{i,0}) + \epsilon_{it}$  with  $p(\epsilon_{it}) = N(\epsilon_{it}|0, \sigma^2)$ .

We used the following hierarchical Bayesian framework (Clark, 2007) to estimate the distribution of parameter :

#### Indexes and notations

$i$  : Index of the tree.

$t$  : Index of the measuring team.

$T$  : Number of measurements for each tree ( $T = 3$ ).

$I$  : Number of trees in the measurement error protocol ( $I = 50$ ).

$z_{it}$  : Measurement  $t$  of variable for tree  $i$ .  $z$  can be DBH, height, crown height or crown radius.

$\mathbf{Z}$  : Vector of observed values  $z_{it}$ .

$z_{i,0}$  : Latent variable (“true value”)  $z$  for tree  $i$ .

$\mathbf{Z}_0$  : Vector of “true values”  $z_{i,0}$ .

$N$  : Normal distribution.

$LN$  : Log-normal distribution.

$IG$  : Inverse-gamma distribution.

### Bayes formula

$$p(\text{parameter}|\text{data}, \text{model}) \propto \text{Likelihood} \times \text{Prior}$$

### Likelihood

The likelihood is defined as the probability of observing the data under the assumption that the model is true :

$$p(\mathbf{Z}|\mathbf{Z}_0, \sigma^2) = \prod_{t=1}^T \prod_{i=1}^I LN(z_{it}|z_{i,0}, \sigma^2)$$

### Priors

$$p(z_{i,0}) = LN(z_{i,0}|u_i, v_i)$$

$$p(\sigma^2) = IG(\sigma^2|s_1, s_2)$$

### Joint posterior

$$p(\mathbf{Z}_0, \sigma^2|\mathbf{Z}, \text{priors}) \propto \prod_{t=1}^T \prod_{i=1}^I p(z_{it}, f)p(z_{i,0})p(\sigma^2)$$

$$p(\mathbf{Z}_0, \sigma^2|\mathbf{Z}, \text{priors}) \propto \prod_{t=1}^T \prod_{i=1}^I LN(z_{it}|z_{i,0}, \sigma^2)LN(z_{i,0}|u_i, v_i)IG(\sigma^2|s_1, s_2)$$

### Conditional posterior for parameter $\sigma^2$

$$p(\sigma^2|\mathbf{Z}, \mathbf{Z}_0, \text{priors}) \propto \prod_{t=1}^T \prod_{i=1}^I LN(z_{it}|z_{i,0}, \sigma^2)IG(\sigma^2|s_1, s_2)$$

### 3.8.2.2 Measurement error results

MCMC provided 1000 estimation values for  $\sigma^2$ . The mean and standard variation for  $\sigma^2$  were calculated for each dendrometric variable (Tab. 3.5). We were able to estimate the precision of our measurement as a percentage (Tab. 3.5) because we considered multiplicative errors :  $z_{it} = z_{i,0} \exp(\epsilon_{it})$ . For a 95% confidence interval :

$$\begin{aligned} -2\bar{\sigma} &\leq \epsilon_{it} \leq +2\bar{\sigma} \\ \exp(-2\bar{\sigma}) &\leq \exp(\epsilon_{it}) \leq \exp(+2\bar{\sigma}) \\ 100(\exp(-2\bar{\sigma}) - 1)(\%) &\leq \text{measurement error}(\%) \leq 100(\exp(+2\bar{\sigma}) - 1)(\%) \end{aligned}$$

The results show a very good estimation of the DBH with a low measurement error (0.93%). Height was also quite well estimated with an error close to 10%. The two other variables, crown height and crown radius, were quite difficult to measure in the field and had a range of precision of approximately 50% and 30%, respectively (Tab. 3.5).

The values of  $\sigma^2$  obtained from Markov Chain Monte Carlo (MCMC) are used to define the measurement error variance in allometric models with the moment matching technique. First, we considered the response variable and we estimated  $\sigma_y^2 : \hat{\sigma}_y^2 = \bar{\sigma}^2$ . The same technique was then used for the explicative variable  $x$ . The measurement error variance was inserted into allometric models for both the explicative variable :  $p(x_{ijt,0}) = LN(x_{ijt,0}|x_{ijt}, \sigma_x^2)$  with  $x_{ijt,0}$  being the “true” value for the covariate indexed on tree  $i$  of plot  $j$  and on time  $t$  and  $x_{ijt}$  being the observed value; and the response variable :  $p(\epsilon_{y,ijt}) = N(\epsilon_{y,ijt}|0, \sigma_y^2)$  with  $\epsilon_{y,ijt}$  being the measurement error on observed response  $y_{ijt}$ .

### 3.8.3 Appendix S3 : Selection of the best mathematical functions for allometries

#### 3.8.3.1 Function selection protocol

We identified the best function to relate the covariate to the response. Several classical functions taken from literature were compared for each allometric relation (Tab. 3.6). The model comparison was based on various criteria. First, we checked that the fitted models responded to biological criteria. The models giving an implausible range of response were rejected. We also checked the graphical superposition between the function selected and a nonparametric curve representing the mean of the response for covariate classes. This was done in order to avoid the bias in the function shape resulting from forest plots containing fewer big trees than small trees. The DIC (Deviance Information Criterion) was used as a crude index to compare hierarchical models of increasing complexity (Spiegelhalter et al., 2002). The DIC is the sum of the mean deviance (which represents the goodness of fit of the model :  $\text{Deviance} = -2 \log(\text{Likelihood})$ ) and of the effective number of parameters  $pD$  (with  $pD$  being the posterior mean of the deviance minus the deviance of the posterior means). A difference of more than 25 in DIC was taken as a rough index of difference between two models and ruled out the model with the higher DIC. When difference in DIC was less than 25, we selected the model with the best goodness of fit, that is to say, with the lower deviance. In case that the deviance difference was less than 25, we chose the model with the lower  $pD$ .

#### 3.8.3.2 Function selection results

A Gompertz function seemed to represent best the height-DBH relation (Tab. 3.6 and Fig. 3.7a). The advantage of this function is to have an inflexion point and a quick asymptote that was clearly visible on data. Other functions such as Michaelis-Menten, Power or Quotient showed unrealistic values with height greater than 50 m for DBH greater than 100 cm (Fig. 3.7a) and did not respond to the biological criteria. Considering the DIC in Tab. 3.6, we hesitated between a Linear and a Power model to represent the crown height-height relation because of a small DIC difference between the two models. We selected the model with the fewest estimated number of parameters (cf.  $pD$ ), which was the linear one. Our choice was confirmed by the graphical superposition with points showing crown height by height class (Fig. 3.7b). For the crown radius-DBH relation, we selected the Power model, which was the best when we based the selection on our criteria (Tab. 3.6 and Fig. 3.7c). For each allometric relation, the best function was used to evaluate the species, site, individual and the competition effect.

#### 3.8.3.3 Function selection comments

As underlined by Zeide (1993), nature is diverse and the choice of the best function depends on the population we consider. Population bounds are given by the composition of the data set. In our case, the population comprises *A. alba* and *P. abies* in mixed or

monospecific uneven-aged stands of the western Alps. In the nonlinear hierarchical mixed model approach we presented, we assumed that one mean function described the allometric relation the best possible and that individual and site variability were distributed around the mean function. The more accurate an equation is, the less variable its parameters are. Choosing inaccurate mean functions may lead to misrepresenting the decomposition of variability between species, sites and individuals. Nevertheless, functions are not always compared, even in linear non-mixed models. For the allometric relation, the power model is often directly chosen for technical reasons (it is easily transformed into a simpler linear model with a log-log transformation) or for theoretical reasons. Three theoretical mechanical stability models using power functions have been proposed. The elastic similarity model (McMahon, 1973) assumes that trees maintain the same average safety factor against buckling and that  $H \propto \text{DBH}^{2/3}$ , the constant-stress model (Dean and Long, 1986), assumes that the bending stress remains constant along the stem and that  $H \propto \text{DBH}^{1/2}$  and the geometric similarity model (Norberg, 1988) assumes that the structure remains geometrically similar throughout growth and that  $H \propto \text{DBH}^1$ . Considering our population, we showed that the power model for height-DBH appeared unsatisfactory because of unreasonable predicted values for high diameters (Fig. 3.7a). This result is consistent with Curtis’s 1967 analyses of height-diameter equations. When models are selected for allometric relations, it may be in a nonexhaustive manner, without an exact description of the criteria used for selection (Lee et al., 2004; Wyckoff, 1990), using previous functions selected on other populations (Mehtatalo, 2004; Monserud and Sterba, 1996) or basing model selection only on the model’s prediction abilities using a single statistical criterion, which may be the coefficient of determination  $R^2$  (Gill et al., 2000; Lee et al., 2004) or the Akaike information criterion AIC and associated criteria like Deviance =  $-2 \log(\text{Likelihood})$  (Calama and Montero, 2004). In our study, models were selected based on biological realism and DIC. Moreover, we checked the graphical superposition between the function selected and a nonparametric curve given by the points representing the mean of the response by covariate class (Fig. 3.7). This was done in order to avoid bias due to an unbalanced data set with more small individuals than large ones. This problem is raised by (Wyckoff and Clark, 2000) for tree mortality function, but, within the limits of our knowledge, this is not often taken into account in other studies based on forest plot data. We therefore emphasize the importance of a coherent model selection, particularly for a mixed model approach where the objective is structuring variability at different ecological scales around an appropriate mean function.

### 3.8.4 Appendix S4 : Comparison of priors and posteriors for parameters

Priors for residual variance and individual variance were taken informative given previous studies’ results and field observations. Priors for other parameters were taken to be uninformative. Measurement errors information was included through posterior distribution of measurement error variance for the covariate and for the response (Fig. 3.8).



### 3.8.5 Appendix S5 : Full mathematical model for allometric relations

#### Indexes and notations

$i$  : Index of the tree,  $j$  : Index of the plot,  $t$  : Index of the time.

$T_i$  : Total number of measurements for tree  $i$ .

$I$  : Total number of trees.

$x_{ijt}$  : Measurement of covariate  $x$  for tree  $i$  of plot  $j$  at time  $t$ .  $x$  can represent DBH or height.

$\mathbf{X}$  : Vector of  $x_{ijt}$ .

$x_{ijt,0}$  : Latent covariate (“True value”)  $x$  for tree  $i$  of plot  $j$  at time  $t$ .

$\mathbf{X}_0$  : Vector of  $x_{ijt,0}$ .

$\sigma_x^2$  : Covariate measurement error parameter.

$y_{ijt}$  : Response variable  $y$  for tree  $i$  of plot  $j$  at time  $t$ .  $y$  can represent height, crown radius or crown height.

$\mathbf{Y}$  : Vector of  $y_{ijt}$ .

$\sigma_y^2$  : Response measurement error parameter.

$f$  : Best mathematical function relating the covariate to the response.

$N$  : Normal distribution,  $LN$  : Log-normal distribution,  $IG$  : Inverse-gamma distribution.

#### Likelihood

$$\begin{aligned} & p(\mathbf{Y}, \mathbf{X} | \mathbf{X}_0, \sigma_x^2, K_{ij}, \text{other parameters of } f, \sigma_y^2, \tau^2) \\ &= \prod_{i=1}^I \prod_{t=1}^{T_i} p(y_{ijt} | f(x_{ijt,0}, K_{ij}, \text{other parameters of } f), \sigma_y^2, \tau^2) p(x_{ijt,0} | x_{ijt}, \sigma_x^2) \\ &= \prod_{i=1}^I \prod_{t=1}^{T_i} LN(y_{ijt} | f(x_{ijt,0}, K_{ij}, \text{other parameters of } f), \sigma_y^2, \tau^2) LN(x_{ijt,0} | \log(x_{ijt}), \sigma_x^2) \end{aligned}$$

#### First level priors

$$p(K_{ij}) = LN(K_{ij} | \mu_j, V)$$

$$p(\tau^2) = IG(\tau^2 | s_1, s_2)$$

$$p(r) = N(r | m_r, V_r) \text{ for height-DBH allometry}$$

$$p(b) = N(b | m_b, V_b) \text{ for crown radius-DBH allometry}$$

#### Second level priors

$$p(\mu_j) = LN(\mu_j | m, W)$$

$$p(V) = IG(V | t_1, t_2)$$

#### Joint posterior

$$\begin{aligned} & p(\text{parameters}, \mathbf{X}_0 | \mathbf{X}, \mathbf{Y}) \\ & \propto \prod_{i=1}^I \prod_{t=1}^{T_i} LN(y_{ijt} | f(x_{ijt,0}, K_{ij}, \text{other parameters of } f), \sigma_y^2, \tau^2) LN(x_{ijt,0} | \log(x_{ijt}), \sigma_x^2) \\ & \quad \times p(K_{ij}) p(\tau^2) p(\text{other parameters of } f) \\ & \quad \times p(\mu_j) p(V) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& p(\text{parameters}, \mathbf{X}_0 | \mathbf{X}, \mathbf{Y}) \\
& \propto \prod_{i=1}^I \prod_{t=1}^{T_i} LN(y_{ijt} | f(x_{ijt,0}, K_{ij}, \text{other parameters of } f), \sigma_y^2, \tau^2) LN(x_{ijt,0} | \log(x_{ijt}), \sigma_x^2) \\
& \quad \times LN(K_{ij} | \mu_j, V) IG(\tau^2 | s_1, s_2) p(\text{other parameters of } f) \\
& \quad \times LN(\mu_j | m, W) IG(V | t_1, t_2)
\end{aligned}$$

### 3.8.6 Appendix S6 : Competition index in allometric relations

Considering the neighborhood of each tree, we computed up to nine competition indexes with the associated basal area for (i) all the trees, (ii) the bigger trees or (iii) the smaller trees on three different distances : 5, 10 or 15 m. The basal area of smaller trees was not tested for height because of the absence of an obvious ecological hypothesis relating height to this competition index. Adding a competition index did not improve the models DIC in the three allometric functions we studied (Tab. 3.7).

### 3.8.7 Appendix S7 : Means and standard deviations of the estimated parameters

The Gibbs sampling makes it possible to obtain the conditional posterior distribution of each parameter using Markov Chains Monte Carlo (MCMC) (Casella and George 1992). We made 20,000 iterations for each MCMC with a burning period of 10,000 steps and a thinning of 10. We then obtained 1000 estimations per parameter. Tab. 3.8 shows the mean and standard deviation associated with the distribution of each parameter.

### 3.8.8 Tables

Site number	Site name	Country	Alps region	Elevation (m)	Latitude	Longitude	Surface (ha)	Number of trees (first census)	Species (% of stems at first census)			First census	Second census
									Fir	Spruce	Others		
1	Luan	Switzerland	Canton of Vaud	1442	46° 21' 45" N	6° 58' 16" E	1.00	339	24	22	54	2004	—
2	Miroir1	France	Tarentaise	1357	45° 36' 18" N	6° 53' 07" E	0.25	375	95	5	0	1994	2006
3	Miroir3	France	Tarentaise	1377	45° 36' 19" N	6° 53' 09" E	0.25	319	91	9	0	1994	2006
4	Premol	France	Belledone	1434	45° 06' 41" N	5° 51' 26" E	0.80	503	34	45	20	2005	—
5	Queige	France	Beaufortain	1358	45° 41' 57" N	6° 27' 30" E	0.50	285	51	49	0	2002	—
6	Sixt	France	Haut Giffre	1520	46° 01' 16" N	6° 48' 51" E	0.25	608	1	95	5	1994	2006
7	SteFoy	France	Tarentaise	1642	45° 33' 08" N	6° 54' 23" E	0.25	219	0	99	1	1994	2006
8	StRhemy	Italy	Aosta Valley	1874	45° 50' 16" N	7° 11' 18" E	0.30	96	0	91	9	2003	—
9	Teppas	Italy	Aosta Valley	1720	45° 02' 36" N	6° 40' 30" E	2.00	939	73	21	6	1998	—

TAB. 3.4: Plot characteristics

Variable	Model	Mean ( $\sigma^2$ )	Sd ( $\sigma^2$ )	Measurement error (%) confidence interval at 95%	
				lower bound	upper bound
DBH		2.21E-05	3.42E-06	-0.93	0.94
H	$z_{it} \sim LN(\log z_{i,0}, \sigma^2)$	3.97E-03	6.13E-04	-11.84	13.43
CH		7.78E-02	1.23E-02	-42.76	74.69
CR		2.42E-02	3.75E-03	-26.74	36.50

TAB. 3.5: **Means and standard deviations for the distribution of the errors variance.** Means and variances are calculated from the thousand simulations of  $\sigma^2$  obtained with MCMC. They are used to identify a posterior distribution for the variance of errors using the moment matching technique. Credible interval at 95% for the measurement errors can also be obtained. As errors are multiplicative they can be expressed in percentage.

(a) H-DBH							
Model description	Model number	Mathematical function	Parameters	Effects (Y: yes, n: no)	Deviance mean	pD	DIC
				Covariate DBH			
Mean model	H1	$y = m$	$m$	n	4012.59	1.99	4014.58
Linear model	H2	$y=1.3 + ax$	$a$	Y	276.47	1.94	278.41
Power model	H3	$y=1.3 + ax^b$	$a, b$	Y	271.90	3.25	275.15
Monod model	H4	$y=1.3 + \frac{ax}{b+x}$	$a, b$	Y	176.10	2.97	179.07
Michaelis-Menten model	H5	$y=1.3 + K e^{\left(\frac{-c}{K}x\right)}$	$K, c$	Y	168.09	3.18	171.26
Gompertz model	H6	$y = K e^{\left(-\log\left(\frac{K}{1.3}\right)e^{(-rx)}\right)}$	$K, r$	Y	-198.82	3.05	-195.78

(b) CH-H							
Model description	Model number	Mathematical function	Parameters	Effects (Y: yes, n: no)	Deviance mean	pD	DIC
				Covariate H			
Mean model	CH1	$y = m$	$m$	n	2868.67	1.98	2870.65
Power model	CH3	$y=ax^b$	$a, b$	Y	1521.62	2.90	1524.52
Linear model	CH4	$y=\frac{1}{1+K}x$	$K$	Y	1529.80	2.01	1531.81

(c) CR-DBH							
Model description	Model number	Mathematical function	Parameters	Effects (Y: yes, n: no)	Deviance mean	pD	DIC
				Covariate DBH			
Mean model	CR1	$y = m$	$m$	n	1685.17	1.99	1687.15
Linear model	CR2	$y=ax$	$a$	Y	1862.47	2.01	1864.48
Power model	CR3	$y=Kx^b$	$K, b$	Y	301.95	2.96	304.91

TAB. 3.6: **Model comparison for the three allometric relations.** Allometries are (a) height as a function of DBH, (b) crown height as a function of height and (c) crown radius as a function of DBH. The lower the DIC, the best the model. A difference of more than 25 in the DIC rules out the model with the higher DIC. For equivalent DIC, we selected the model with the lower deviance. If the deviance difference was inferior to 25, we applied the parsimonious principle selecting the model with fewer parameters (with the lowest pD).

(a) H-DBH			Effects (Y: yes, n: no)										Fir		Spruce			
Model description	Model number	Mathematical function	Covariate DBH	D5	D5- Bigger	D5- Smaller	D10	D10- Bigger	D10- Smaller	D15	D15- Bigger	D15- Smaller	Deviance mean	pD	DIC	Deviance mean	pD	DIC
Gompertz model	H7	$y = K e^{\left(-\log\left(\frac{K}{1.3}\right)e^{(-rs)}\right)}$ parameters: $K, r$	Y	n	n	-	n	n	-	n	n	-	-152.8	7.4	-145.4	-178.3	9.1	-169.3
	H8-1		Y	Y	n	-	n	n	-	n	n	-	-151.2	9.2	-142.0	-177.7	9.7	-168.0
	H8-2		Y	n	Y	-	n	n	-	n	n	-	-151.6	9.1	-142.5	-178.0	9.8	-168.1
	H8-3		Y	n	n	-	Y	n	-	n	n	-	-156.9	8.9	-148.0	-179.0	9.4	-169.5
	H8-4		Y	n	n	-	n	Y	-	n	n	-	-151.5	8.7	-142.8	-178.5	9.9	-168.6
	H8-5		Y	n	n	-	n	n	-	Y	n	-	-151.7	9.0	-142.7	-179.5	9.8	-169.7
H8-6	Y	n	n	-	n	n	-	n	Y	-	-151.3	8.9	-142.4	-177.5	10.0	-167.5		
(b) CH-H			Effects (Y: yes, n: no)										Fir		Spruce			
Model description	Model number	Mathematical function	Covariate H	D5	D5- Bigger	D5- Smaller	D10	D10- Bigger	D10- Smaller	D15	D15- Bigger	D15- Smaller	Deviance mean	pD	DIC	Deviance mean	pD	DIC
Linear model	CH4	$y = \frac{1}{1+K} x$ parameter: $K$	Y	n	n	n	n	n	n	n	n	n	510.8	6.6	517.4	780.8	6.5	787.4
	CH5-1		Y	Y	n	n	n	n	n	n	n	n	511.1	7.9	518.9	782.5	8.2	790.7
	CH5-2		Y	n	Y	n	n	n	n	n	n	n	511.0	7.9	518.9	781.6	8.0	789.6
	CH5-3		Y	n	n	Y	n	n	n	n	n	n	512.1	7.9	520.0	781.9	8.0	790.0
	CH5-4		Y	n	n	n	Y	n	n	n	n	n	510.7	7.8	518.5	782.7	8.4	791.2
	CH5-5		Y	n	n	n	n	Y	n	n	n	n	510.6	7.9	518.5	782.4	8.3	790.7
	CH5-6		Y	n	n	n	n	n	Y	n	n	n	512.0	7.9	520.0	782.1	8.1	790.2
	CH5-7		Y	n	n	n	n	n	n	Y	n	n	510.7	7.6	518.4	782.9	8.6	791.5
	CH5-8		Y	n	n	n	n	n	n	n	Y	n	508.3	7.9	516.2	781.7	8.4	790.1
CH5-9	Y	n	n	n	n	n	n	n	n	Y	510.5	7.8	518.4	781.9	8.2	790.1		
(c) CR-DBH			Effects (Y: yes, n: no)										Fir		Spruce			
Model description	Model number	Mathematical function	Covariate DBH	D5	D5- Bigger	D5- Smaller	D10	D10- Bigger	D10- Smaller	D15	D15- Bigger	D15- Smaller	Deviance mean	pD	DIC	Deviance mean	pD	DIC
Power model	CR4	$y = Kx^b$ parameters: $K, b$	Y	n	n	n	n	n	n	n	n	n	-114.8	8.0	-106.7	10.9	7.9	18.8
	CR5-1		Y	Y	n	n	n	n	n	n	n	n	-115.4	9.2	-106.3	11.6	9.1	20.7
	CR5-2		Y	n	Y	n	n	n	n	n	n	n	-117.2	9.3	-108.0	12.0	9.2	21.1
	CR5-3		Y	n	n	Y	n	n	n	n	n	n	-113.8	9.3	-104.6	10.4	9.2	19.6
	CR5-4		Y	n	n	n	Y	n	n	n	n	n	-114.0	9.3	-104.7	8.9	9.0	17.9
	CR5-5		Y	n	n	n	n	Y	n	n	n	n	-114.3	9.0	-105.3	10.7	9.0	19.8
	CR5-6		Y	n	n	n	n	n	Y	n	n	n	-115.3	9.1	-106.2	11.2	9.2	20.4
	CR5-7		Y	n	n	n	n	n	n	Y	n	n	-115.9	9.1	-106.8	12.0	9.2	21.1
	CR5-8		Y	n	n	n	n	n	n	n	Y	n	-118.0	9.0	-109.0	10.3	9.0	19.3
CR5-9	Y	n	n	n	n	n	n	n	n	Y	-114.2	9.3	-105.0	11.1	9.1	20.2		

TAB. 3.7: **Models comparison with competition index.** Allometries are (a) height as a function of DBH, (b) crown height as a function of height and (c) crown radius as a function of DBH. Competition indexes were computed from the basal area of all the trees, of the bigger trees or of the smaller trees within circles of three different radius : 5, 10 or 15 meters.

(a) H-DBH		<i>Abies alba</i>		<i>Picea abies</i>	
Parameter	Signification	Mean	Sd	Mean	Sd
$\mu$ [Luan]		3.36E+00	4.18E-02	3.39E+00	4.13E-02
$\mu$ [Miroir1]		3.26E+00	4.07E-02	–	–
$\mu$ [Miroir3]		3.36E+00	3.81E-02	–	–
$\mu$ [Premol]		3.22E+00	3.29E-02	3.39E+00	3.34E-02
$\mu$ [Queige]	site fixed effects	3.30E+00	2.43E-02	3.53E+00	2.24E-02
$\mu$ [Sixt]		–	–	3.51E+00	2.36E-02
$\mu$ [SteFoy]		–	–	3.43E+00	3.13E-02
$\mu$ [StRhemj]		–	–	3.29E+00	2.75E-02
$\mu$ [Teppas]		3.35E+00	1.44E-02	3.20E+00	3.14E-02
$r$	fixed f parameter	8.40E-02	8.25E-04	7.70E-02	1.13E-03
$V$	variance of individual random effects	4.03E-02	3.34E-03	2.72E-02	2.20E-03
$\sigma^2y$	variance of log-measurement errors on response H	3.97E-03	6.14E-04	3.97E-03	6.14E-04
$\sigma^2x$	variance of log-measurement errors on covariate DBH	2.21E-05	3.40E-06	2.21E-05	3.40E-06
$r^2$	variance of log-errors	2.39E-02	1.95E-03	3.46E-02	2.13E-03
(b) CH-H		<i>Abies alba</i>		<i>Picea abies</i>	
Parameter	Signification	Mean	Sd	Mean	Sd
$\mu$ [Luan]		4.23E-01	1.28E-01	8.61E-01	7.62E-02
$\mu$ [Miroir1]		-5.19E-01	5.02E-02	–	–
$\mu$ [Miroir3]		-1.74E-01	6.53E-02	–	–
$\mu$ [Premol]		-5.26E-01	1.03E-01	5.44E-02	1.22E-01
$\mu$ [Queige]	site fixed effects	6.63E-01	4.04E-02	6.20E-01	7.54E-02
$\mu$ [Sixt]		–	–	4.26E-02	9.20E-02
$\mu$ [SteFoy]		–	–	4.47E-01	4.06E-02
$\mu$ [Teppas]		2.50E-01	3.13E-02	3.54E-01	8.58E-02
$V$	variance of individual random effects	1.02E-01	5.03E-03	1.09E-01	5.42E-03
$\sigma^2y$	variance of log-measurement errors on response CH	7.79E-02	1.19E-02	7.79E-02	1.19E-02
$\sigma^2x$	variance of log-measurement errors on covariate H	3.97E-03	6.14E-04	3.97E-03	6.14E-04
$r^2$	variance of log-errors	3.81E-02	4.12E-03	6.60E-02	8.96E-03
(c) CR-DBH		<i>Abies alba</i>		<i>Picea abies</i>	
Parameter	Signification	Mean	Sd	Mean	Sd
$\mu$ [Luan]		-3.43E-01	5.79E-02	-6.33E-01	6.66E-02
$\mu$ [Miroir1]		-6.35E-01	4.30E-02	–	–
$\mu$ [Miroir3]		-5.72E-01	4.90E-02	–	–
$\mu$ [Premol]		-6.17E-01	5.78E-02	-8.60E-01	5.39E-02
$\mu$ [Queige]	site fixed effects	-3.52E-01	3.01E-02	-7.56E-01	3.54E-02
$\mu$ [Sixt]		–	–	-1.01E+00	4.27E-02
$\mu$ [SteFoy]		–	–	-9.50E-01	2.79E-02
$\mu$ [Teppas]		-4.73E-01	2.37E-02	-7.44E-01	3.81E-02
$b$	fixed f parameter	4.53E-01	4.68E-03	5.17E-01	5.15E-03
$V$	variance of individual random effects	7.95E-02	3.57E-03	8.26E-02	3.66E-03
$\sigma^2y$	variance of log-measurement errors on response CR	2.42E-02	3.73E-03	2.42E-02	3.73E-03
$\sigma^2x$	variance of log-measurement errors on covariate DBH	2.21E-05	3.40E-06	2.21E-05	3.40E-06
$r^2$	variance of log-errors	2.66E-02	2.33E-03	2.70E-02	2.32E-03

TAB. 3.8: Means and standard deviations of the estimated parameters for the best allometric models. Allometries are : (a) height as a function of DBH, (b) crown height as a function of height and (c) crown radius as a function of DBH.

### 3.8.9 Figures

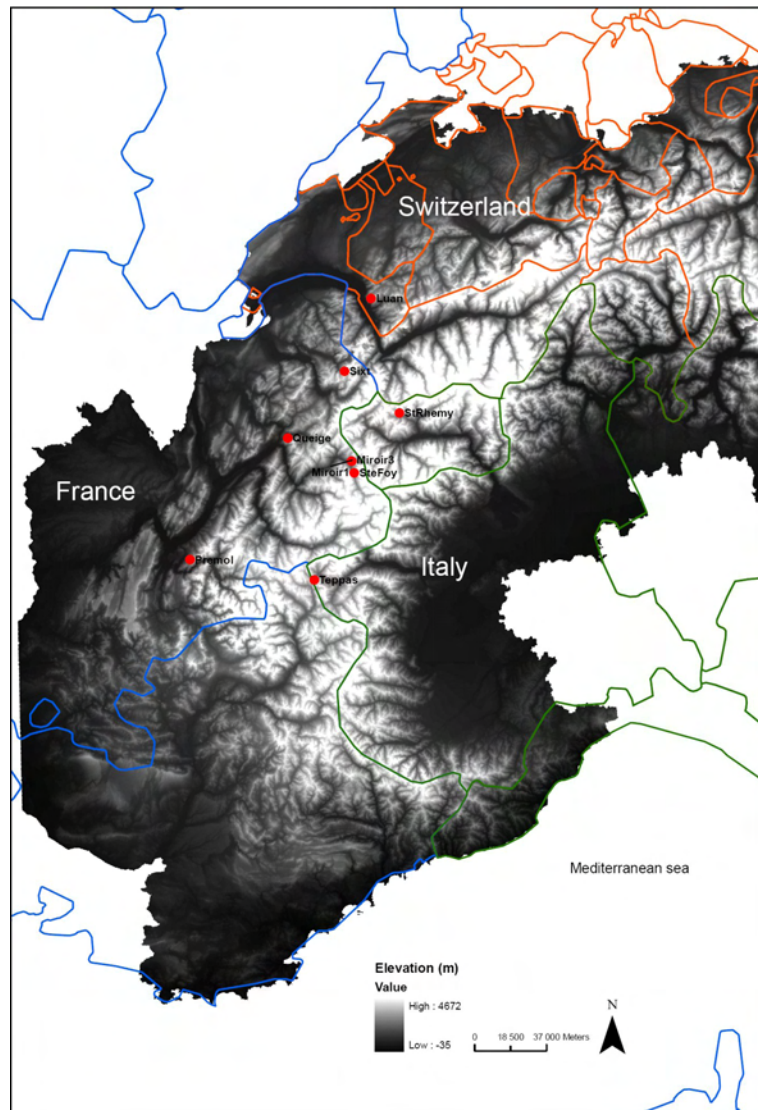


FIG. 3.6: Map of the nine plots composing the data-set. They are all located at the mountain elevation belt (800-1800 m) in the Western Alps. Six plots are in the French Alps (French administrative areas are delimited with blue lines), two plots are in the Italian Alps (green lines) and one plot is in the Swiss Alps (orange lines).



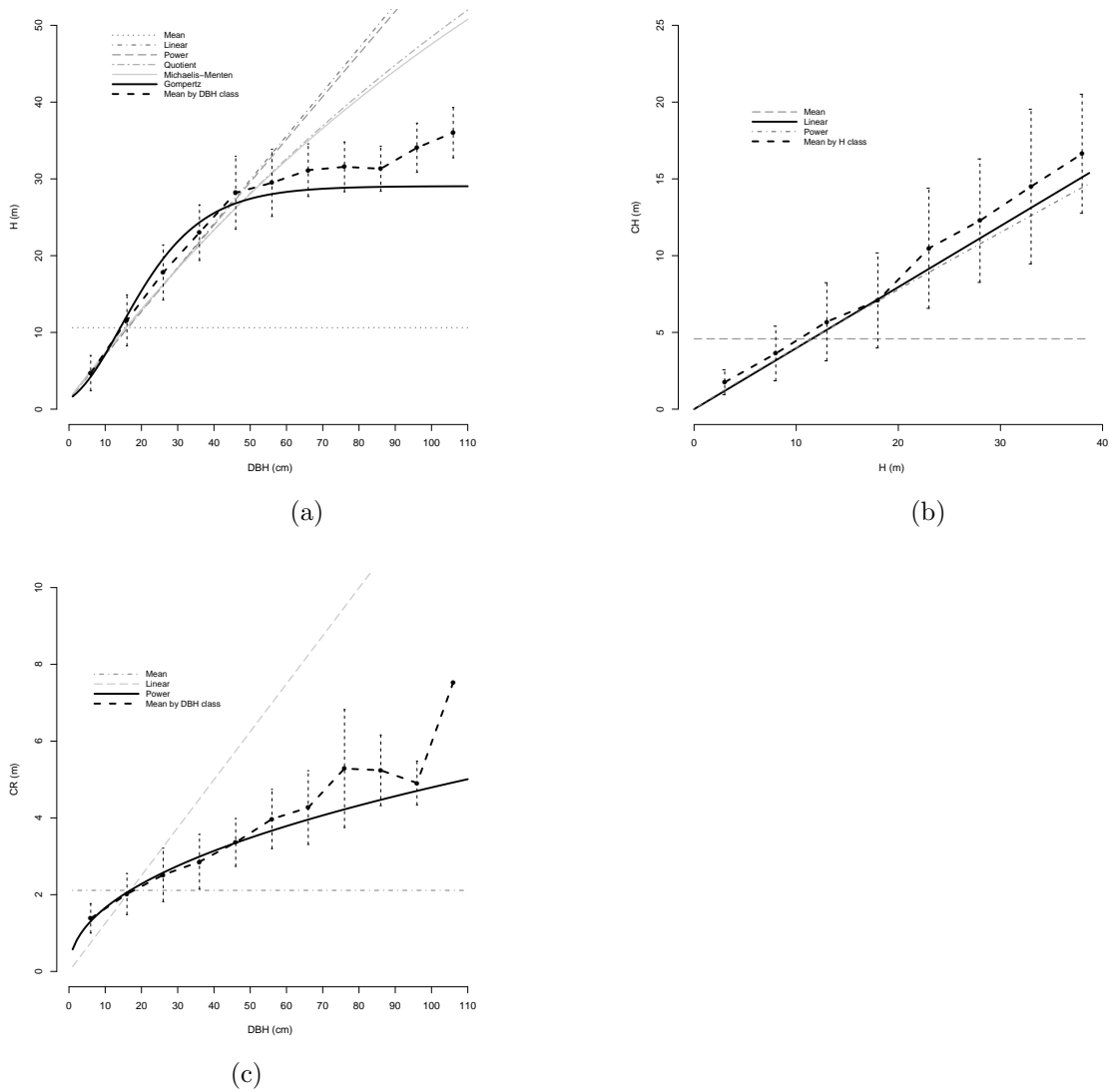
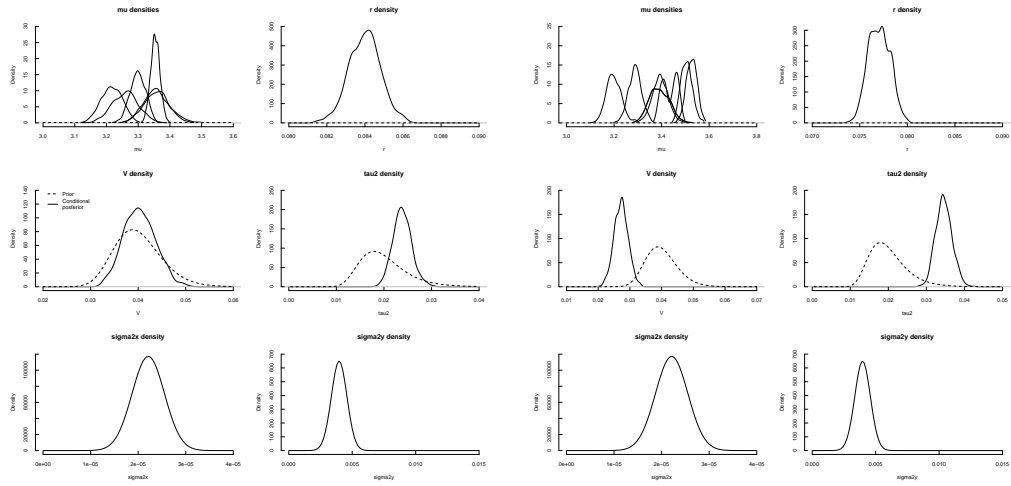


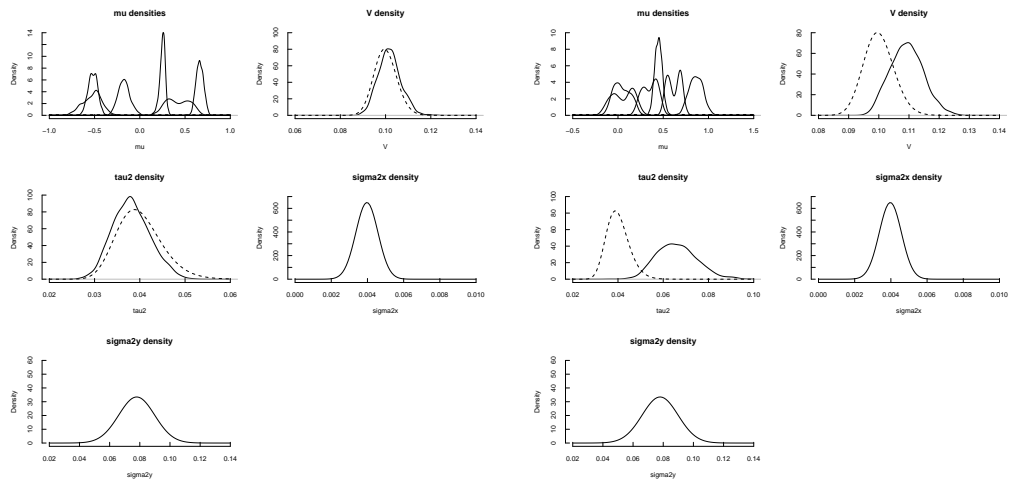
FIG. 3.7: Graphical superposition of calibrated mathematical functions with points representing the mean of the response by covariate class. Allometries are : (a) height as a function of DBH, (b) crown height as a function of height and (c) crown radius as a function of DBH. Some parametric functions may be too much constrained by an unbalanced data-set, where the number of smaller trees is much more important than the number of bigger trees. Here we show that the graphical superposition of the mathematical function selected and the mean by DBH class (or H class) was good and that selected models were not biased because of an unbalanced data-set.

*Abies alba*

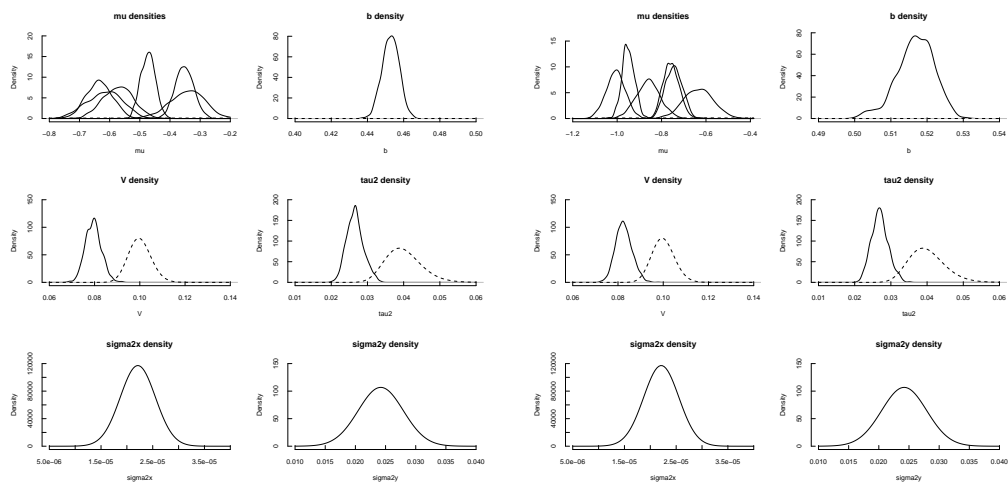
*Picea abies*



(a)



(b)



(c)

FIG. 3.8: **Posteriors and priors for parameters.** Allometries are : (a) height as a function of DBH, (b) crown height as a function of height and (c) crown radius as a function of DBH. Priors are represented with dashed lines (- -) and posteriors with plain lines (—). We used informative priors for variances and posterior distributions for measurement errors on response ( $\sigma_y^2$ ) and on covariate ( $\sigma_x^2$ ).

## CHAPITRE 4

---

### Biases in the estimation of size dependent mortality models : advantages of a semi-parametric approach.

---

(Under review in the *Canadian Journal of Forest Research*)

Ghislain Vieilledent<sup>\*,1,2</sup>      Benoît Courbaud<sup>1,5</sup>      Georges Kunstler<sup>1</sup>

Jean-François Dhôte<sup>3,4</sup>      and      James S. Clark<sup>5</sup>

[\*] **Corresponding author** : \E-mail : ghislain.vieilledent@cemagref.fr

\Phone : 00.33.4.76.76.27.62 \Fax : 00.33.4.76.51.38.03

[1] **Cemagref**–Mountain Ecosystems Research Unit, 2 rue de la Papeterie, BP 76, F–38402 Saint-Martin-d’Hères cedex, France

[2] **AgroParisTech**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[3] **INRA**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[4] **ONF**–Département Recherche, Boulevard de Constance, F–77300 Fontainebleau, France

[5] **Duke University**–Nicholas School of the Environment and Earth Sciences, box 90328 Durham NC, 27708, USA

## Abstract :

### Abstract in English

Mortality rate is thought to show a U-shape relationship to tree size. This shape could result from a decrease of competition-related mortality as diameter increases from small size, followed by an increase of senescence and disturbances-related mortality for large trees. Modeling mortality rate as a function of diameter is nevertheless difficult, first because this relationship is strongly non-linear, and second because data can be unbalanced, with few observations for large trees. Parametric functions, which are inflexible and sensitive to the distribution of observations, tend to introduce biases in the estimation of mortality rates.

In this study, we used mortality data for *Abies alba* Mill. (Silver Fir) and *Picea abies* (L.) Karst. (Norway Spruce) to demonstrate that estimates of mortality rate for extreme diameters were biased when using classical parametric functions. This bias resulted in misleading interpretations of species life-history traits depending highly on the choice of the function. We then propose a semi-parametric approach allowing a more flexible relationship between mortality and diameter, and we showed that the relatively shade-tolerant *A. alba* has a smaller annual mortality rate (2.75%) than *P. abies* (3.78%) for small diameter trees (DBH < 15 cm) and that *P. abies*, thought to be more sensitive than *A. alba* to bark beetles attacks and windthrows, had a higher mortality rate (up to 0.46%) for high DBH ( $\geq 50$  cm) than *A. alba* (up to 0.30%). Our approach enhances mortality rate estimation from tree size and should help forecast more precisely forest community dynamics.

### Résumé en français

La relation entre le taux de mortalité et la taille des arbres est supposée présenter une forme en U. Cette forme serait associée à une diminution de la mortalité due à la compétition pour les faibles diamètres, suivie d'une augmentation de la mortalité due à la sénescence et aux perturbations. La modélisation du taux de mortalité en fonction du diamètre est difficile, d'une part parce que la relation est fortement non-linéaire et d'autre part parce que les données sont déséquilibrées, avec peu d'observations disponibles pour les gros arbres. Les fonctions paramétriques habituellement utilisées ont tendance à être peu flexibles et sensibles à la répartition des données.

Dans cette étude, nous nous sommes appuyés sur la mortalité d'*Abies alba* Mill. (Sapin Pectiné) et de *Picea abies* (L.) Karst. (Epicéa Commun) pour démontrer que l'estimation du taux de mortalité pour des diamètres extrêmes était biaisée lorsque l'on utilisait des fonctions paramétriques. Les biais conduisent à de mauvaises interprétations concernant les histoires de vie des espèces qui dépendent fortement du choix de la fonction. Nous avons donc proposé une approche semi-paramétrique plus flexible pour représenter la relation

entre mortalité et diamètre. Nous avons montré qu'*A. alba*, l'espèce la plus tolérante à l'ombre, avait un taux de mortalité annuel plus faible (2.75%) que *P. abies* (3.78%) pour les faibles diamètres (DBH < 15 cm) et que *P. abies*, l'espèce supposée la plus sensible aux attaques d'insectes et aux coups de vent, avait un taux de mortalité annuel supérieur (jusqu'à 0.46%) à *A. alba* (jusqu'à 0.30%) pour les forts DBH ( $\geq 50$  cm). Notre approche améliore l'estimation du taux de mortalité en fonction de la taille des arbres et devrait aider à prédire plus précisément la dynamique des communautés forestières.

**Keywords** : *Abies alba*, Alps, Bayesian statistics, diameter, forest dynamics models, *Picea abies*, semi-parametric models, tree mortality, U-shape.

## 4.1 Introduction

Understanding how mortality risk is influenced by tree size is frustrated by the fact that tree death is rarely observed, especially for large trees. The relationship between size and mortality risk varies among species, in part due to differences in shade tolerance and longevity, and it influences forest stand dynamics (Franklin et al., 1987; Harcombe, 1987; Monserud, 1976). Mortality rate is generally modeled as a U-shape function of diameter. Smaller individuals present high mortality rates due to competition from the overstory. Large trees can also have high mortality rates due to senescence and susceptibility to insect attacks or windthrows (Harcombe, 1987). Due to long life span, small differences in annual mortality rate can translate to huge differences in terms of population dynamics (Pacala et al., 1996). Thus, even small differences between species and size classes can have dramatic effect on production of offspring and life expectancy, thus determining community composition, structure, and carbon storage.

The data-sets that are used for mortality estimation come from long-term or permanent plot that contain few large trees, few of which die in any given year (Hawkes, 2000; Lorimer et al., 2001). Permanent plots are rarely followed for more than several years (Wunder et al., 2007) and national forest inventories are principally based on managed forests where logging also limits natural tree death. Moreover, methods vary among inventories (e.g. a minimum diameter of 7.5 cm for the French national forest inventory and 12 cm for the Swiss national forest inventory (Ulmer, 2006)) so that data for small diameters are less numerous than for other diameters when we combine data-sets. The U-shape mortality-diameter curve is usually modeled using a parametric logistic (Wunder et al., 2007; Yao et al., 2001) or a parametric log-normal function (Uriarte et al., 2004). Parametric models assume strict model shapes although the exact shape of the mortality-diameter relationship is uncertain a priori (Draper, 1995; Lavine, 1991). This may lead to bias estimates where the mortality-diameter curve is highly skewed (Wyckoff and Clark, 2000). In addition, when using parametric models, estimation at one diameter depends on estimations at all other diameters. When data-sets are unbalanced and relations are strongly non-linear, the disproportionate influence of intervals with many observations can lead to biased estimations in intervals with few observations (Lavine, 1991; Wyckoff and Clark, 2000), with misleading results for small and large diameters in our context.

In this study, we analyzed mortality-diameter relationships for *Abies alba* Mill. (Silver Fir) and *Picea abies* (L.) Karst. (Norway Spruce). Data came from French and Swiss national forest inventories and a permanent-plots network data set. We compared a semi-parametric model to three classical parametric models described by i) a logistic function including a degree two polynomial on DBH (Yao et al., 2001), ii) a more flexible logistic function including a degree three polynomial on DBH and iii) a log-normal function implying a slight upturn of the mortality for high DBH (Uriarte et al., 2004). We used a Bayesian framework to estimate parameters, both for the semi-parametric model and the three parametric models and we compared models goodness of fit for each diameter class thanks to the deviance criterion. We simulated unbalanced and balanced data-sets, and tested for the effect of unbalanced data on the four models shape. Our objectives in this study

were to demonstrate i) first, that parametric approaches lead to divergent results when estimating mortality for extreme diameters ( $DBH < 15$  cm and  $DBH \geq 45$  cm), ii) second, that the unbalancedness of the data dramatically affects the shape of the parametric models, whereas the semi-parametric model is not affected iii) third, that the semi-parametric approach results in unbiased estimations allowing a more accurate comparison of species ecological strategies.



## 4.2 Materials and methods

### 4.2.1 Field data

Mortality rate estimations for *A. alba* and *P. abies* were based on three different data-sets : (i) Swiss national forest inventory (NFI), (ii) French NFI and (iii) permanent-plots from the Cemagref network.

The Swiss NFI includes 1982 permanent sample plots established between 1983 and 1985 and measured again between 1993 and 1995. Tree attributes (tree species, state dead or alive and DBH) were collected on two concentric circular plots, 200 m<sup>2</sup> for trees of at least 12 cm in diameter at breast height and 500 m<sup>2</sup> for trees of at least 36 cm in DBH (Ulmer, 2006). Logged trees were not taken into account. The Swiss NFI stands were dominated by *A. alba* or *P. abies* and had an elevation from 800 to 1800 m (mountain-belt elevation). Plots were all situated in the Swiss Alps.

The French NFI was analyzed for the twelve administrative areas that constitute the French Alps. Measurements were taken from 1992 to 2002 on 4776 temporary plots and are part of the third NFI. Tree attributes were taken on three concentric circular plots with a radius of 6, 9 and 15 m for trees having DBH between 7.5 and 22.5 cm, between 22.5 and 37.5 cm and above to 37.5 cm, respectively. Dead trees for which death was estimated to be less than 5 years were identified on the basis of the dates of past tempests and the state of the bark. As for the Swiss NFI, logged trees were not included in the analysis.

The two National Forest Inventories were completed by 7 permanents-plots from the Cemagref network located in the French Alps. Plots were installed from 1994 to 2002 and measured again from 2005 to 2006. No silvicultural operations had been performed on these plots for at least ten years before installation. Plots range from 0.25 to 1 ha. Stands were dominated by *A. alba* and *P. abies*. Plot elevations ranged from 800 to 1800 m. All trees with a minimum of 5 cm DBH were measured.

Death was attributed to windthrow or not (standing dead trees). Combining these three data-sets, we obtained a large sample size with a total of 22127 *A. alba* and 45237 *P. abies*. Nevertheless, the data-set was highly unbalanced with numerous trees between 15 and 45 cm of DBH and few trees for DBH less than 15 cm and for DBH greater than 45 cm (Fig. 4.1).

### 4.2.2 Parametric models to compute mortality rate as a function of DBH

Mortality rate was modeled separately for each species. Let  $z_i$  be the event that individual  $i$  survives ( $z_i = 1$ ) or dies ( $z_i = 0$ ) during a time interval  $Y_i$  (in years) with probability  $1 - \mu'_{D_i} : z_i \sim \text{Bernoulli}(1 - \mu'_{D_i})$ .

The parameter  $\mu'_{D_i}$  was expressed in function of the annual mortality rate  $\mu_{D_i}$  and the time interval between censuses  $Y_i$  for tree  $i$  (Monserud, 1976) :

$$\mu'_{D_i} = (1 - \mu_{D_i})^{Y_i} \tag{4.1}$$

We tested three common parametric functions to link  $\mu_{D_i}$  the annual mortality rate of tree  $i$  to  $DBH_i$ , the diameter at breast height of tree  $i$ . First, we used a logistic function including a degree two polynomial on DBH :

$$\text{logit}(\mu_{D_i}) = \mu_0 + \alpha DBH_i + \beta DBH_i^2 \quad (4.2)$$

Secondly, we used a logistic function including a more flexible degree three polynomial on DBH :

$$\text{logit}(\mu_{D_i}) = \mu_0 + \alpha DBH_i + \beta DBH_i^2 + \gamma DBH_i^3 \quad (4.3)$$

Thirdly, we used a log-normal function implying a slight upturn of the mortality for high DBH (Uriarte et al., 2004) :

$$\mu_{D_i} = 1 - K \exp \left( -\frac{1}{2} \left( \frac{\log(DBH_i/X_0)}{X_b} \right)^2 \right) \quad (4.4)$$

We used a bayesian framework to infer parameters values. Priors were chosen non-informative. Parameters  $\mu_0$ ,  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$ , which belong to the set of real numbers  $\mathbb{R}$  were drawn in a flat normal distribution :  $\mu_0, \alpha, \beta, \gamma \sim \text{Normal}(0, 1.0 \times 10^6)$ . Parameter  $K$ , which corresponds to the minimum mortality rate, has a value comprised between 0 and 1 and was therefore drawn in a flat beta distribution :  $K \sim \text{Beta}(1, 1)$ . Parameters  $X_0$  and  $X_b$  which have non-null positive real values, were drawn in a flat log-normal distribution :  $X_0, X_b \sim \text{LogNormal}(0, 1.0 \times 10^6)$ .

The conditional posterior distribution of each parameter was used to compute a posterior for mortality rate with a mean and 95% quantiles. We used R 2.5.0 software (Ihaka and Gentleman, 1996) for data manipulations and graphs, WinBUGS 1.4 (Gilks et al., 1994) for Bayesian modelling, and R2WinBUGS (Sturtz et al., 2005) to link R to WinBUGS. We checked the convergence of two Markov Chains Monte Carlo (MCMC) for each parameter using the potential scale reduction factor Rhat (at convergence, Rhat=1). We made 50 000 iterations for each MCMC with a burning period of 25 000 steps and a thinning of 50. We then obtained 1000 estimations per parameter.

### 4.2.3 Semi-parametric model to compute mortality rate as a function of DBH

#### 4.2.3.1 Modified Ayer's algorithm to determine minimum mortality and DBH bins

We used a fourth model with a semi-parametric Bayesian approach to compute mortality rate as a function of DBH. The semi-parametric model consisted of dividing the range of diameters in bins and calculating associated probabilities of mortality. The model relied on the assumption that mortality risk was decreasing until a given diameter  $DBH_0$ , afterwards mortality risk was increasing.

We used a modified Ayer’s algorithm (Ayer et al., 1955; Wyckoff and Clark, 2000) to determine i)  $DBH_0$  in the interval  $[0, 5, 10, \dots, 135]$  and ii) the values of the bins of the DBH classes respecting our assumption of decreasing mortality on the interval  $[0, DBH_0]$  and increasing mortality on  $[DBH_0, 135]$ .

We implemented the algorithm for each value of  $DBH_0$  in the interval  $[0, 5, 10, \dots, 135]$ . Our algorithm began with an arbitrarily small bin width of 5 cm DBH. DBH of all living and dead trees were partitioned into bins  $j = 1, 2, \dots, m_D$  and a corresponding annual mortality rate  $\mu_{D_j}$  for each bin  $j$  was estimated with the maximum likelihood approach. The likelihood of the model for each bin was :

$$\text{Likelihood}_j = \prod_{k=1}^{d_{D_j}} 1 - (1 - \mu_{D_j})^{Y_k} \times \prod_{l=1}^{n_{D_j} - d_{D_j}} (1 - \mu_{D_j})^{Y_l} \quad (4.5)$$

where  $d_{D_j}$  and  $n_{D_j}$  were respectively the number of dead and total trees in bin  $j$ .  $Y_k$  and  $Y_l$  were respectively the number of years between census for dead tree  $k$  and living tree  $l$  in bin  $j$ . The likelihood accounts for the different time intervals for the three inventories. The algorithm then checked for monotonic decrease of mortality rate for  $DBH \in [0, DBH_0]$  and monotonic increase of mortality rate for  $DBH \in [DBH_0, 135]$ . Bins for which  $\mu_{D_j} < \mu_{D_{j+1}}$  on  $[0, DBH_0]$  or  $\mu_{D_j} > \mu_{D_{j+1}}$  on  $[DBH_0, 135]$  were expanded (increased in width), data were re-binned, and the process was continued until a monotonic sequence was achieved on  $[0, DBH_0]$  and on  $[DBH_0, 135]$ .

For each value  $DBH_0$  in the interval  $[0, 5, 10, \dots, 135]$ , we computed model’s deviance :

$$\text{Deviance} = -2 \log \text{Likelihood} = -2 \log \sum_{j=1}^{m_D} (\text{Likelihood}_j) \quad (4.6)$$

We selected the model with the lowest deviance and identified the best  $DBH_0$  with the corresponding bins repartition.

#### 4.2.3.2 Bayesian model to infer mortality rate considering DBH

After having identified the minimum mortality rate  $DBH_0$  and the bin values for each DBH class, we estimated mortality rate of each DBH class using a Bayesian approach. Let  $z_{ij}$  be the event that individual  $i$  of diameter class  $j$  survives ( $z_{ij} = 1$ ) or dies ( $z_{ij} = 0$ ) during a time interval  $Y_i$  (in years) with probability  $1 - \mu'_{D_{ij}}$ ,  $z_{ij} \sim \text{Bernoulli}(z_{ij} | 1 - \mu'_{D_{ij}})$ . We expressed  $1 - \mu'_{D_{ij}}$  in function of the annual mortality rate  $\mu_{D_j}$  associated with diameter class  $j$  and  $Y_i$  :

$$\mu'_{D_{ij}} = 1 - (1 - \mu_{D_j})^{Y_i} \quad (4.7)$$

We used a logit transformation for mortality rate :

$$\text{logit}(\mu_{D_j}) = \lambda_{D_j} \quad (4.8)$$

and priors for the  $m_D$  parameters  $\lambda_{D_j}$  were taken non-informative with a large variance :  $\lambda_{D_j} \sim \text{Normal}(0, 1.0 \times 10^6)$ .

#### 4.2.4 Deviance comparison between approaches

In order to compare models, we computed the deviance of the four models taking into account observations in each DBH class. The deviance of model  $M \in 1, 2, 3, 4$  for bin  $j$  is :

$$\text{Deviance}_{j,M} = -2 \log \text{Likelihood}_{j,M} \quad (4.9)$$

$$\text{Likelihood}_{j,M} = \prod_{k=1}^{d_{D_j}} 1 - (1 - \mu_{D_k,M})^{Y_k} \times \prod_{l=1}^{n_{D_j} - d_{D_j}} (1 - \mu_{D_l,M})^{Y_l} \quad (4.10)$$

Annual mortality rates  $\mu_{D_i,M}$  of tree  $i$  were obtained from equations 4.2, 4.3, 4.4 and 4.8.

#### 4.2.5 Fitting models on simulated unbalanced and balanced data-sets

To test for the effect of unbalanced data-sets on parametric models shapes, we fitted the three parametric models and the semi-parametric model on two simulated data-sets, the first one being unbalanced in regard to diameter, in the same way as the real data-set is, and the second one being balanced. Contrary to the original data set, both simulated data-sets were based on time-intervals between censuses for dead and living trees –  $Y_k$  and  $Y_l$  – fixed to 1 year, eliminating the additional complexity of heterogeneous time intervals. In the simulated unbalanced data-set, each 5 cm DBH class had the same number of observations than in the original *A. alba* data-set, with a total of 22127 observations. For the simulated balanced data-set, each 5 cm DBH class had an equal number of observations (820) with a total of 22140 observations. In both simulated data-sets, the number of dead trees for each 5 cm DBH class corresponded to annual mortality rates for *A. alba* estimated with the semi-parametric model and values of individual DBH were drawn uniformly in the corresponding DBH class.

## 4.3 Results

The large data-set allowed estimating mortality rates on a large diameter range (from 5 to 125-130 cm), with relatively narrow 95% confidence envelopes (Tab. 4.1 and Fig. 4.2).

### 4.3.1 Different estimates of mortality rates with parametric approaches

Parametric functions led to dramatically different estimates for large and small diameters, where data were sparse (Tab. 4.2). For small diameters (DBH < 15 cm), the logistic function with degree two and three polynomials gave mortality rate estimates for *P. abies* that were larger than those for *A. alba*. At minimum DBH (DBH = 5 cm), the mortality estimates for the two species were much higher than with the semi-parametric approach (Fig. 4.3) with estimates of about 7% for *P. Abies* and 4% for *A. alba* (Fig. 4.2a and Fig. 4.2b). Mortality rate estimates were higher still for these values of DBH when using the log-normal function, with 8.04% for *P. abies* and 5.59% for *A. alba*. Nevertheless, in this last case, the difference in mortality between the two species was not significant (Fig. 4.2c).

For the largest trees (DBH  $\geq$  75 cm), when considering the logistic function associated with degree two polynomial, the curve for *P. abies* increased from 0.20% to 11.90% (Fig. 4.2a). By contrast, the increase did not occur for *A. alba* (Fig. 4.2a). A logistic function associated with degree three polynomial led, for both species, to a strong upturn of mortality-DBH curve for high DBH, with mortality estimates much higher than with the semi-parametric approach (Fig. 4.3). For both species, the log-normal function led to a slight increase of mortality rate for high DBH (Fig. 4.2c). Estimates of mortality rate for large diameters were lower than with the logistic function associated with polynomials (Fig. 4.3). *P. abies* had a non-significant higher mortality rate (1.71% at DBH = 130 cm) than *A. alba* (0.82% at DBH = 125 cm) (Fig. 4.2c).

For medium diameters (DBH comprised between 15 and 75 cm), where data were more numerous, there was less difference between mortality estimates when comparing the parametric functions (Tab. 4.2). Whatever the function we used, we observed a minimum mortality rate of about 0.3% around 45 cm of DBH for both species (Fig. 4.2 and Fig. 4.3).

### 4.3.2 Unbalanced data-set affects the parametric model shapes

With the simulated balanced data-set, parametric models gave equivalent mortality rate estimations (Fig. 4.4). Strong differences between parametric models for large diameters when using real and simulated unbalanced data-set (Fig. 4.3 and Fig. 4.4) were not observed when using simulated balanced data (Fig. 4.4). In contrast, unbalanced data-set didn't affect the predictions of the semi-parametric model (Fig. 4.4). When using an unbalanced data set, gain in deviance with the semi-parametric model was high both at extreme diameters where data were scarce and between 45 and 50 cm of DBH, where the mortality-DBH curve was highly skewed (Tab. 4.3 and Fig. 4.4). On the contrary, using a balanced data-set, gain in deviance for the semi-parametric model was more important (from 8 to

17%) on the skewed portion of the curve but was not large (<3%) for extreme diameters (Tab. 4.3 and Fig. 4.4).

### 4.3.3 Improved goodness of fit for the semi-parametric model

Of the four models we compared, the semi-parametric model best described the observations. For all DBH classes, the semi-parametric model had the lowest deviance (see equations [9] and [10] and Tab. 4.4). For the central DBH range (15 to 60 cm of DBH), the gain in deviance was low (<1%) but for extreme DBH where data were sparse (DBH < 15 cm and especially for DBH  $\geq$  60 cm), the gain in deviance was large, increasing from 1 to 12% (Tab. 4.4).

A U-shape mortality-DBH function with substantial differences between species for extreme diameters was obtained when using the semi-parametric approach. The deviance study for the semi-parametric approach showed that the best models had a minimum mortality rate at  $DBH_0 = 45$  cm for *A. alba* and *P. abies* with an estimate of annual mortality rate of 0.12% for *A. alba* and 0.22% for *P. abies* (Fig. 4.2d). For small diameter (DBH < 15 cm), *A. alba* had a significant smaller annual mortality rate (2.74%) than *P. abies* (3.78%). For trees having DBH  $\geq$  50 cm, the semi-parametric approach led to an increase in mortality rate for both species. This increase was substantial, but not as strong as what was suggested by the parametric degree three polynomial or log-normal approaches (Fig. 4.3). *P. abies* had a higher mortality rate (up to 0.46%) for high DBH ( $\geq$  50 cm) than *A. alba* (up to 0.33%) (Fig. 4.2d). The difference was nevertheless not significant for the last DBH class (DBH  $\geq$  75 cm) due to a very small number of observations.

## 4.4 Discussion

### 4.4.1 Bias in the estimation of a mortality-diameter function with parametric models

In this study, parametric methods provided reasonable estimates of the mortality rates corresponding to DBH intervals containing numerous observations (from 15 to 60 cm of DBH). In this range, estimates did not strongly depend on the model. However, parametric methods were unable to estimate mortality rates for extreme values of DBH with fewer observations (for  $DBH < 15$  cm and especially for  $DBH \geq 60$  cm) as shown by large differences from one function to another and by model deviance dramatically higher than with the semi-parametric model.

For parametric models, estimation at one data point depends on estimations at all other data points and therefore on the distribution of data (Lavine, 1991). While comparing estimations for parametric models with balanced and unbalanced data-sets, we demonstrated that the part of the curve where data are numerous fits correctly the data. Because parameters estimates depend mostly on these data and because of the inflexibility of parametric models in comparison with the strong non-linearity of the relationship, it leads to biased mortality rate estimates where data are scarce. Unbalanced data sets are common in mortality studies, but the consequent bias in estimations made with parametric approaches are rarely taken into account. Wyckoff and Clark (2000) also demonstrated this problem for the estimation of a monotonic decreasing mortality-growth relationship, comparing results of parametric and semi-parametric approaches. For the mortality-diameter relation, Muller-Landau et al. (2006) used regression based on the mean mortality rate within equal diameter classes to avoid undue influence of the many small individuals. Semi-parametric models avoid bias due to unbalanced data-set as estimation at one data point does not depend on estimations at all other data points.

With the simulated balanced data-set, gain in deviance for the semi-parametric model was more important on the range of data where the mortality-diameter curve was highly skewed (from 45 to 55 cm of DBH). Whereas the exact shape of the mortality-diameter relationship is uncertain, parametric models assume a strict inflexible shape. Putting aside the problem due to unbalanced data, parametric models fail at representing the strong non-linearity of the true mortality-diameter relationship (Draper, 1995; Lavine, 1991). Semi-parametric model perform better in this case as they do not assume a strict model shape as parametric models do (Draper, 1995; Lavine, 1991; Wyckoff and Clark, 2000).

Bias in mortality estimation may lead to inaccurate demographic models and poor predictions at extreme diameters. Mortality rates for extreme values of DBH are especially important as they provide a quantitative description of species life-history strategies, such as longevity or shade-tolerance (Harcombe, 1987). Difference in survival at small diameters can be related to difference in shade-tolerance (Nakashizuka, 2001). At small diameters, a tradeoff between survival in resource-limited environments and rapid growth in rich environments can promote coexistence, as formalized in the successional niche theory (Pacala and Rees, 1998). Low mortality for high diameter contributes to a longer life-span and

may promote species coexistence by allowing adults survive over long periods of poor recruitments, as formalized in the storage effect theory (Warner and Chesson, 1985). A small difference in annual mortality rate estimation can modify substantially the population and community dynamics on a long time scale, with a huge impact on tree life span. Indeed, annual mortality rate cumulates each year so that for an initial number of 1000 trees, a small difference of 1‰ for the annual mortality rate on a 100 years time-interval leads to a difference of  $1000 \times [1 - (1 - 0.001)^{100}] \simeq 95$  dead trees.

The semi-parametric approach we developed allowed making the most of existing data by combining several data-sets despite variable time-intervals for dead counts and by avoiding the bias related to unbalanced data-sets. The semi-parametric model provided maximum flexibility to accommodate patterns in data with minimal assumptions. We only supposed a monotonic decrease followed by a monotonic increase for mortality-diameter relation. Although the estimate of mortality risk in any one bin depended on adjacent bins (to achieve monotonicity), the dependency was weak relative to that of parametric models.

#### 4.4.2 Advantages of the semi-parametric method for forest dynamics study

The estimates of mortality obtained with parametric approaches are dramatically dependent on the function chosen, without clear statistical advantage for one or the other, to identify confidently ecological differences between species. The semi-parametric approach, more flexible and less dependent on the balance in the data, appeared more reliable to identify species strategies. We showed that *A. alba* had a smaller annual mortality rate (2.74%) than *P. abies* (3.78%) for low DBH (< 15 cm) and that *P. abies* had a higher mortality rate (up to 0.46%) than *A. alba* (up to 0.33%) for high DBH (> 50 cm).

Few studies tried to compare *A. alba* and *P. abies* in terms of mortality as a function of diameter although they commonly coexist in the Alps at the mountain-belt elevation (800-1800 m). In an analysis on the Austrian National Forest Inventory data, Monserud and Sterba (1999) found opposite results for low DBH (DBH < 20 cm). In their study, *A. alba* had a higher annual mortality rate (around 1.6%) than *P. abies* (around 1.1%), but parameter uncertainty led to a non-significant difference between the two species. The difference between the two studies may be attributed to the differences of modelling approaches or to site characteristics which were not taken into account in both cases. Another study by Eid and Tuhus (2001) based on the Norwegian National Forest Inventory gave mortality estimates similar to ours for *P. abies* at low DBH (around 3.5% for DBH < 15 cm). For high DBH (DBH  $\geq$  60 cm), species comparison is often not proceeded as data for big trees are missing (Eid and Tuhus, 2001; Monserud and Sterba, 1999; Wunder et al., 2007), which urges to combine national data-sets.

Small trees are potentially those receiving low levels of light in the sub-canopy and the lower small tree mortality for *A. alba* than for *P. abies* is in agreement with species life-history strategies. The relative shade-tolerance of *A. alba* and *P. abies* has previously been observed and demonstrated by various authors (Grassi and Bagnaresi, 2001; Schütz, 1969;



Stancioiu and O'Hara, 2006; Wasser and Frehner, 1996). The characteristics describing photosynthetic performance at low light (dark respiration rate, apparent quantum yield and light compensation point) suggest that *A. alba* is better suited to maintain a positive carbon balance in shaded conditions than *P. abies* (Grassi and Bagnaresi, 2001). The shorter longevity of *P. abies* compared to *A. alba*, associated with a higher vulnerability to disturbances such as rock-fall (Stokes et al., 2005), storms (Lundstrom et al., 2007) and insects attacks (Zolubas, 2003) is also in agreement with our results reporting a higher mortality rate for *P. abies* than for *A. alba* for high DBH.

We believe that the potential bias of parametric methods in the estimation of mortality at extreme diameter has been largely overlooked in previous studies. We showed that this bias can have important consequences on the estimation of tree species life history traits such as shade tolerance and longevity. We think that further studies of tree survival should take in account this potential bias. The semi-parametric approach presented in this study can be useful to do so.

## 4.5 Tables

<i>Abies alba</i>			<i>Picea abies</i>		
Parameter	Mean	Sd	Parameter	Mean	Sd
Parametric approach			Parametric approach		
Logistic function - degree 2 polynomial			Logistic function - degree 2 polynomial		
$\mu_0$	-5.096	0.033	$\mu_0$	-5.083	0.024
$\alpha$	-1.096	0.038	$\alpha$	-1.136	0.018
$\beta$	0.127	0.035	$\beta$	0.267	0.014
Logistic function - degree 3 polynomial			Logistic function - degree 3 polynomial		
$\mu_0$	-5.070	0.033	$\mu_0$	-5.099	0.024
$\alpha$	-1.229	0.034	$\alpha$	-1.122	0.023
$\beta$	0.051	0.031	$\beta$	0.287	0.021
$\gamma$	0.049	0.009	$\gamma$	-0.005	0.005
Log-normal function			Log-normal function		
$K$	0.998	0.001	$K$	0.998	0.000
$X_o$	56.336	8.736	$X_o$	48.981	2.388
$X_b$	7.282	0.582	$X_b$	5.653	0.168
Semi-parametric approach			Semi-parametric approach		
$\lambda[0,15)$	-3.569	0.038	$\lambda[0,15)$	-3.237	0.024
$\lambda[15,20)$	-3.851	0.060	$\lambda[15,20)$	-3.884	0.035
$\lambda[20,25)$	-4.488	0.084	$\lambda[20,25)$	-4.553	0.055
$\lambda[25,30)$	-5.180	0.127	$\lambda[25,30)$	-4.924	0.075
$\lambda[30,35)$	-5.416	0.157	$\lambda[30,35)$	-5.312	0.098
$\lambda[35,40)$	-5.603	0.122	$\lambda[35,40)$	-5.706	0.089
$\lambda[40,45)$	-5.737	0.133	$\lambda[40,45)$	-5.919	0.104
$\lambda[45,50)$	-6.766	0.207	$\lambda[45,50)$	-6.145	0.105
$\lambda[50,55)$	-6.489	0.346	$\lambda[50,55)$	-5.914	0.171
$\lambda[55,70)$	-6.117	0.156	$\lambda[55,75)$	-5.761	0.098
$\lambda[70,135)$	-5.770	0.301	$\lambda[75,135)$	-5.426	0.291

TAB. 4.1: Values of parameters for the semi-parametric approach and the parametric functions. (a) For Fir, (b) for Spruce. For equations see materials and methods.

DBH (cm)	L-Poly2	L-Poly3	Log-N	SP
<i>Abies alba</i>				
min=5	0.0432	0.0381	0.0559	0.0274
15	0.0197	0.0205	0.0186	0.0208
45	0.0029	0.0027	0.0027	0.0012
75	0.0009	0.0009	0.0030	0.0033
max=125	0.0006	0.0591	0.0082	0.0033
<i>Picea abies</i>				
min=5	0.0717	0.0739	0.0804	0.0378
15	0.0242	0.0241	0.0240	0.0202
45	0.0028	0.0028	0.0025	0.0022
75	0.0020	0.0022	0.0052	0.0046
max=130	0.1190	0.0927	0.0171	0.0046

TAB. 4.2: Mortality rate for specific values of DBH estimated with 3 different parametric models and a semi-parametric model for *Abies alba* and *Picea abies*. Models are L-Poly2 for logistic function with degree two polynomials, L-Poly3 for logistic function with degree three polynomials, Log-N for log-normal function and SP for semi-parametric model.

Deviance comparison for unbalanced data									
DBH (cm)	L-Poly2	L-Poly3	Log-N	SP	% gain			nj-dj	dj
					vs. LP2	vs. LP3	vs. LN		
[0,15)	1301	1300	1305	1294	1	0	1	5030	141
[15,20)	412	412	413	409	1	1	1	2000	42
[20,25)	209	209	209	209	0	0	0	1715	19
[25,30)	127	127	127	124	2	2	2	1826	10
[30,35)	89	89	90	89	0	0	1	1480	7
[35,40)	93	93	93	93	0	0	0	1926	7
[40,45)	108	108	109	108	0	0	0	2574	8
[45,50)	33	33	34	31	6	5	7	1795	2
[50,55)	30	30	30	30	0	0	0	1264	2
[55,70)	57	58	57	57	1	1	0	1788	4
[70,135)	28	28	28	26	7	8	5	485	2
Total	2488	2487	2493	2471	1	1	1	21883	244

Deviance comparison for balanced data									
DBH (cm)	L-Poly2	L-Poly3	Log-N	SP	% gain			nj-dj	dj
					vs. LP2	vs. LP3	vs. LN		
[0,15)	613	615	629	608	1	1	3	2394	66
[15,20)	167	168	170	165	1	1	3	803	17
[20,25)	100	100	100	99	0	1	0	811	9
[25,30)	52	52	52	51	3	2	2	816	4
[30,35)	51	51	51	51	1	0	1	816	4
[35,40)	40	40	41	40	1	1	2	817	3
[40,45)	40	40	40	40	1	0	2	817	3
[45,50)	18	18	19	16	12	10	17	819	1
[50,55)	17	17	18	16	8	8	15	819	1
[55,70)	84	85	86	84	0	0	2	2454	6
[70,135)	520	517	516	515	1	0	0	10621	39
Total	1702	1700	1723	1684	1	1	2	21987	153

TAB. 4.3: **Comparing models deviance for simulated unbalanced and balanced data-sets.** We computed the deviance of each model for each diameter class and the gain obtained by using the semi-parametric approach. Models are L-Poly2 for logistic function with degree two polynomials, L-Poly3 for logistic function with degree three polynomials, Log-N for log-normal function and SP for semi-parametric model.  $n_j$  and  $d_j$  are the number of total trees and dead trees for class  $j$ . There were 820 observations for each 5 cm DBH class for the balanced data-set. In comparison with the unbalanced data-set, the higher gain in deviance using the semi-parametric model was not observed for extreme large diameters but for the skewed portion of mortality-DBH curve, between 45 and 55 cm of DBH.

Deviance comparison									
DBH (cm)	L-Poly2	L-Poly3	Log-N	SP	% gain			nj-dj	dj
					vs. LP2	vs. LP3	vs. LN		
<i>Abies alba</i>									
[0,15)	4451	4433	4488	4381	2	1	2	4423	748
[15,20)	1629	1624	1638	1620	1	0	1	1787	255
[20,25)	845	846	845	846	0	0	0	1623	111
[25,30)	536	539	530	527	2	2	1	1777	59
[30,35)	385	385	383	383	0	1	0	1446	41
[35,40)	428	428	427	426	0	0	0	1889	44
[40,45)	472	472	472	471	0	0	0	2534	48
[45,50)	165	163	165	159	4	2	4	1783	14
[50,55)	112	111	113	110	2	1	3	1256	10
[55,70)	239	242	237	236	1	3	0	1770	22
[70,135)	98	101	90	88	10	12	2	478	9
Total	9360	9344	9388	9248	1	1	1	20766	1361
<i>Picea abies</i>									
[0,15)	10163	10169	10182	10036	1	1	1	7291	1941
[15,20)	4720	4721	4720	4708	0	0	0	4616	741
[20,25)	2412	2410	2410	2403	0	0	0	4104	316
[25,30)	1713	1712	1711	1708	0	0	0	4036	207
[30,35)	1026	1025	1025	1019	1	1	1	3176	115
[35,40)	1022	1021	1017	1017	0	0	0	4196	108
[40,45)	905	905	902	903	0	0	0	4887	93
[45,50)	553	554	553	552	0	0	0	3502	55
[50,55)	417	417	417	416	0	0	0	2269	43
[55,75)	679	676	668	664	2	2	1	3140	71
[75,135)	99	98	94	91	8	7	3	319	11
Total	23708	23708	23699	23518	1	1	1	41536	3701

TAB. 4.4: Comparing models deviance for each DBH class for real data-sets with *Abies alba* and *Picea abies*. We computed the deviance of each model for each diameter class and the gain obtained by using the semi-parametric approach. Models are L-Poly2 for logistic function with degree two polynomials, L-Poly3 for logistic function with degree three polynomials, Log-N for log-normal function and SP for semi-parametric model. The minimum deviance is obtained with the semi-parametric model for every diameter class with gain mostly in high diameter classes.  $n_j$  and  $d_j$  are the number of total trees and dead trees for class  $j$ .

## 4.6 Figures

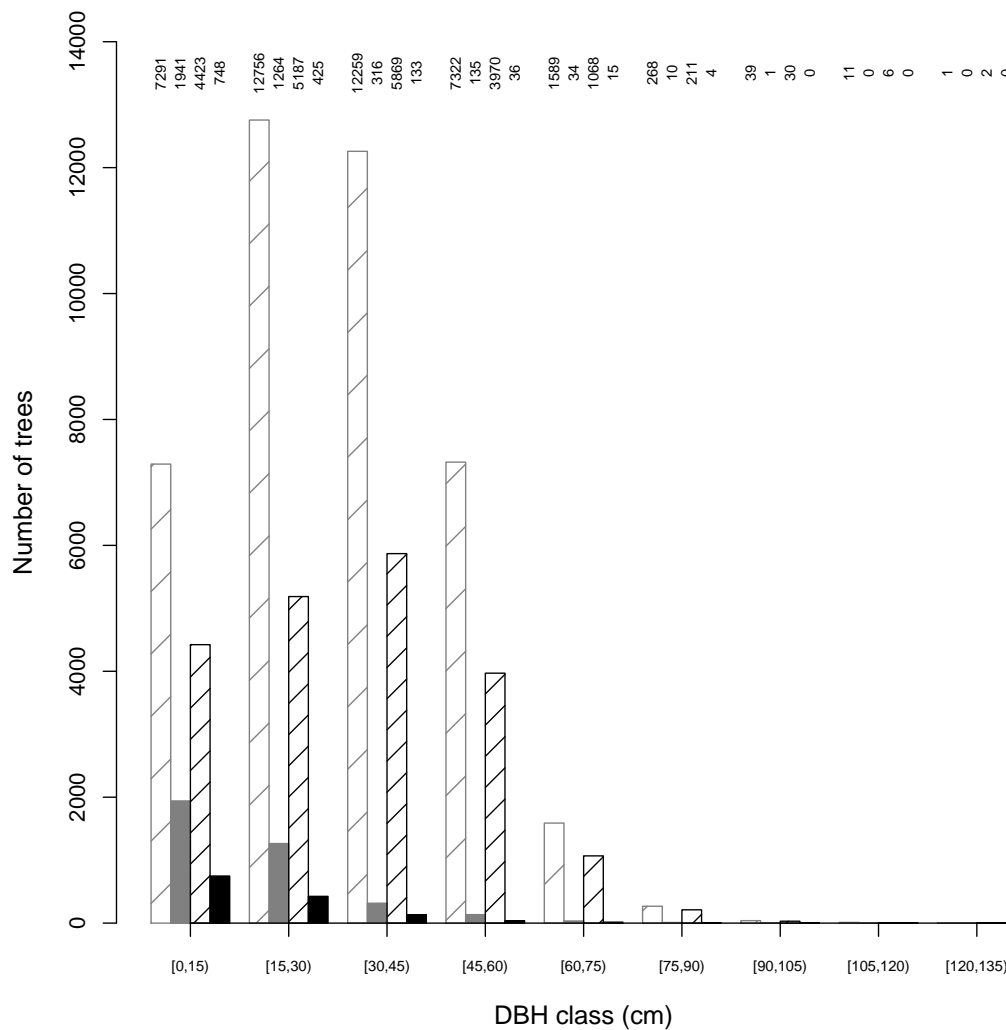


FIG. 4.1: **Data distribution by DBH class.** Number of living trees is represented by transparent boxes with shaded lines for *Abies alba* (black) and *Picea abies* (grey). Number of dead trees is represented by colored boxes. The exact number of trees is written-down vertically at the top of each box.

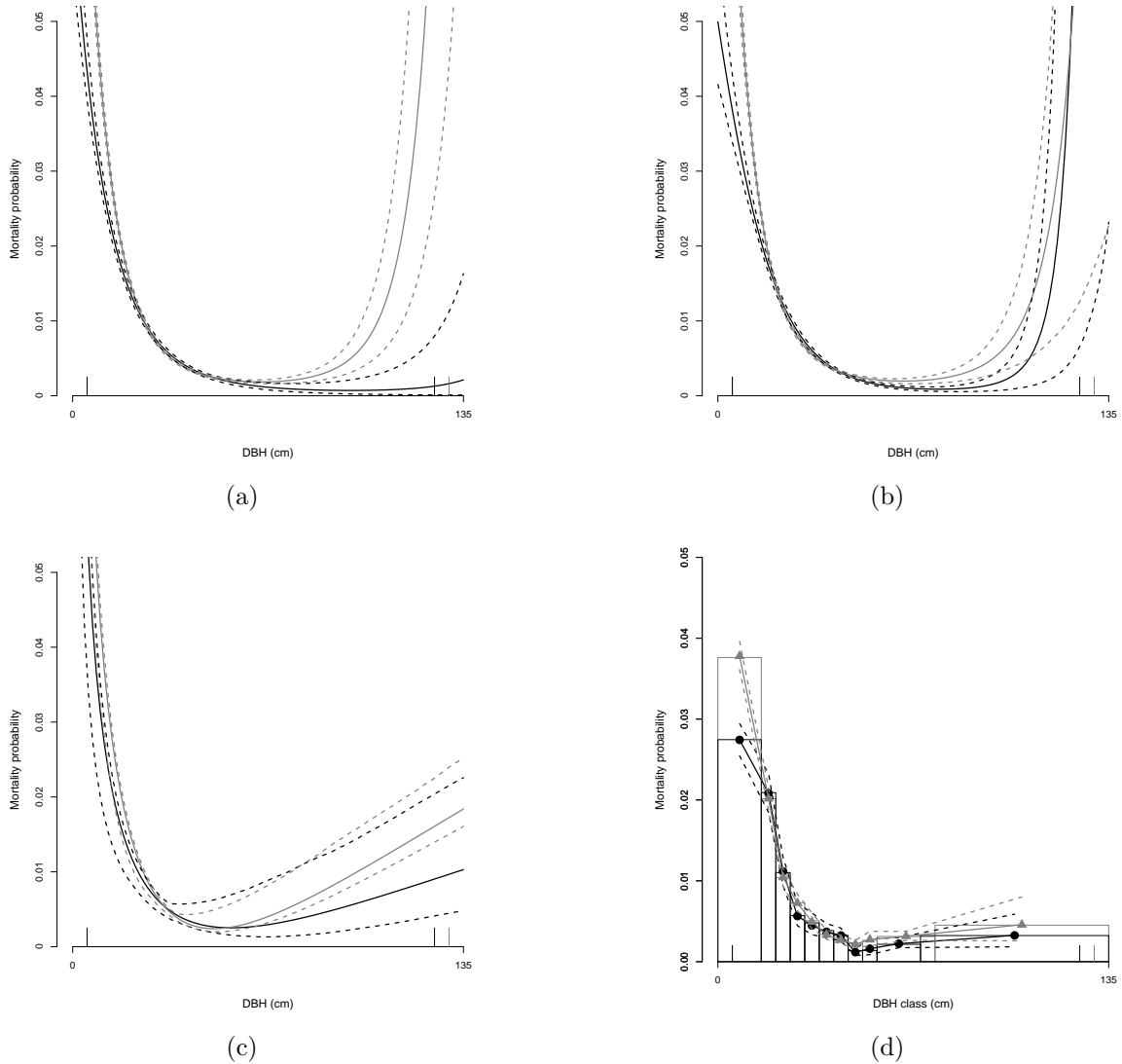


FIG. 4.2: **Comparison of parametric and semi-parametric models estimating mortality rate as a function of DBH.** (a) Logistic function with degree two polynomial, (b) logistic function with degree three polynomial, (c) log-normal function, (d) semi-parametric model. Models for *Abies alba* (black lines and dots) and *Picea abies* (grey lines and triangles) are represented with posterior mean (—) and 95% quantiles (---). On graphic (d) bar widths represent bins values obtained from modified Ayer’s algorithm and bar height represent maximum likelihood estimates obtained within Ayer’s algorithm. Vertical lines on the DBH axis indicate range of data for *Abies alba* (black) and *Picea abies* (grey).

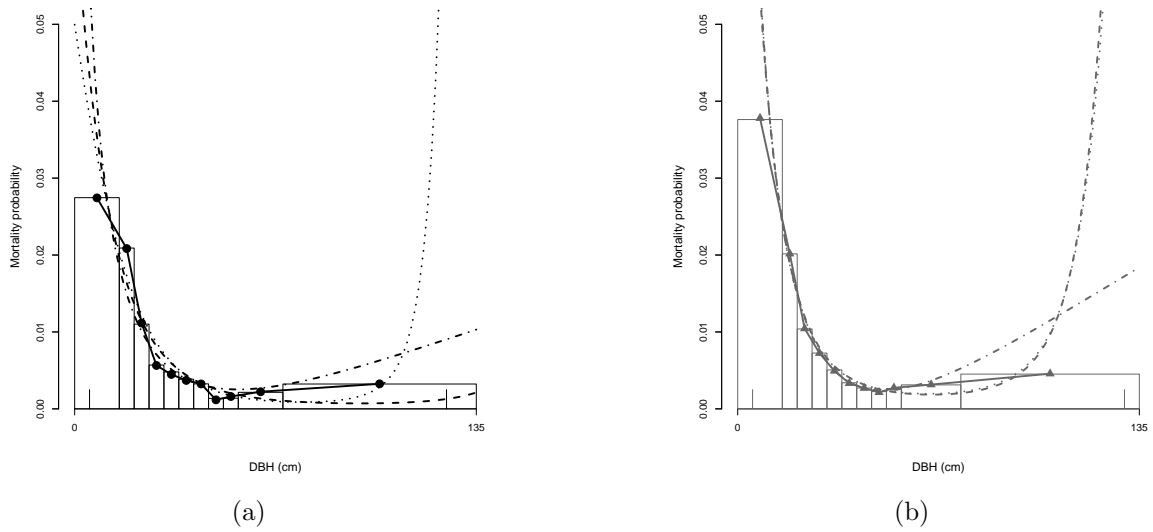
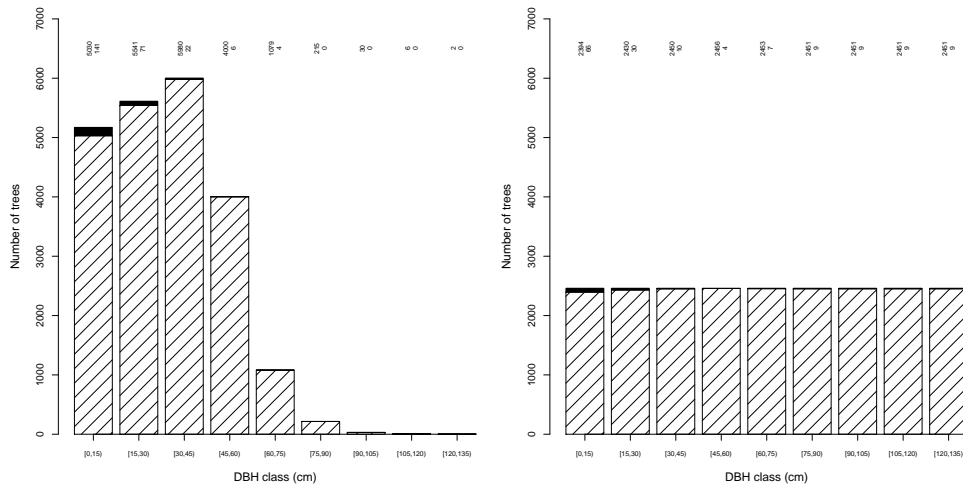
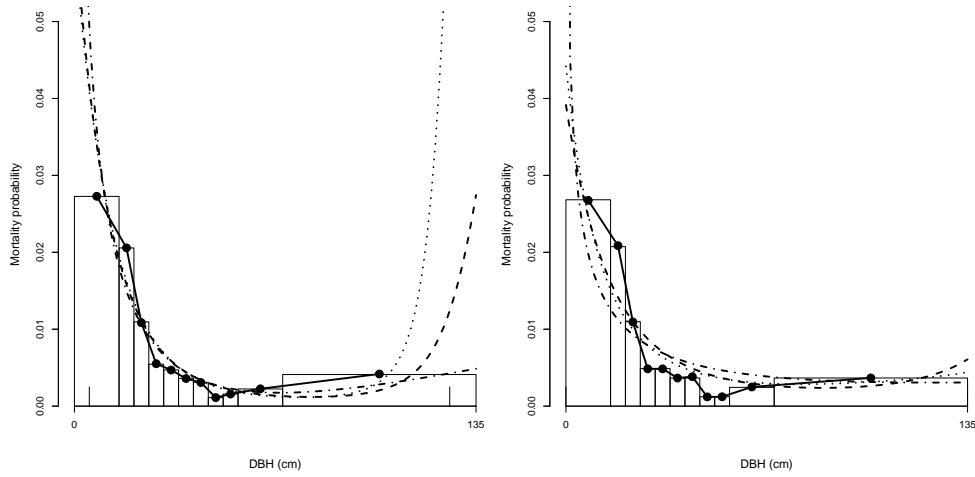


FIG. 4.3: Curves comparison for *Abies alba* (a) and *Picea abies* (b) with real **unbalanced data-set**. Semi-parametric curve (—) is compared to a logistic function with degree two polynomial (---), with degree three polynomial (···) and to a log-normal function (-·-). Bar widths represent bins values obtained from modified Ayer's algorithm for semi-parametric model and bar height represent maximum likelihood estimates obtained within Ayer's algorithm. Vertical lines on the DBH axis indicate range of values for observations.





(a)



(b)

FIG. 4.4: **Comparing model fits for unbalanced and balanced data-sets.** (a) Data repartition for the unbalanced (left) and the balanced (right) data-set. Number of living trees is represented by transparent boxes with shaded lines and number of dead trees is represented by colored boxes. The exact number of living and dead trees is written-down vertically at the top of each vertical bar. (b) Corresponding models fits for the unbalanced (left) and the balanced (right) data-set. For each data-set, we fitted a semi-parametric model (—), a parametric logistic model with degree two polynomial (---), with degree three polynomial ( $\cdots$ ) and a parametric log-normal model ( $-\cdot-$ ). Bar widths represent bins values obtained from modified Ayer’s algorithm for semi-parametric model and bar height represent annual mortality rate for *A. alba* used to simulate mortality data.

---

### Mortality of Silver Fir and Norway Spruce in the Western Alps – A semi-parametric Bayesian approach combining size-dependent and growth-dependent mortality.

---

(As submitted to *Journal of Vegetation Science*)

Ghislain Vieilledent<sup>\*,1,2</sup>      Benoît Courbaud<sup>1</sup>

Georges Kunstler<sup>1</sup>      and      Jean-François Dhôte<sup>3,4</sup>

[\*] **Corresponding author** : \E-mail : ghislain.vieilledent@cemagref.fr

\Phone : 00.33.4.76.76.27.62 \Fax : 00.33.4.76.51.38.03

[1] **Cemagref**–Mountain Ecosystems Research Unit, 2 rue de la Papeterie, BP 76, F–38402 Saint-Martin-d’Hères cedex, France

[2] **AgroParisTech**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[3] **INRA**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[4] **ONF**–Département Recherche, Boulevard de Constance, F–77300 Fontainebleau, France

**Abbreviations** : DBH : Diameter at Breast Height (DBH = 1.30 m), *P. abies* : *Picea abies* (L.) Karst. (Norway Spruce), *A. alba* : *Abies alba* Mill. (Silver Fir), NFI : National Forest Inventory.

**Running headline** : Combining size- and growth-dependent tree mortality.

## Abstract :

*Question* : Tree mortality can be modeled using two complementary covariates, tree size and tree growth. Tree growth is an integrative measure of tree vitality while tree diameter is a good index of sensitivity to disturbances and can be considered as a proxy for tree age which determines senescence. Few mortality models integrate both covariates as classical model calibration need large permanent plots data-sets which are rare. How then to obtain a multivariate mortality model including size and growth when permanent plots data are not available?

*Location* : To answer this question, we studied *A. alba* and *P. abies* mortality in the French and Swiss Alps.

*Method* : Our study proposes an alternative semi-parametric Bayesian method which includes a random sample of living and dead trees with diameter and growth measurements.

*Results* : We were able to obtain a mortality model combining both size-dependent and growth-dependent mortality. We demonstrated that *A. alba* had a lower mortality rate (10%) than *P. abies* (18%) for low growth ( $< 20/100 \text{ mm.an}^{-1}$ ). We also demonstrated that for higher diameters ( $\text{DBH} \geq 70 \text{ cm}$ ), *P. abies* had a higher mortality rate (0.45%) than *A. alba* (0.32%).

*Conclusion* : Our results fit to the mechanisms of colonization-competition trade-off and of successional niche which can explain, in part, the coexistence of the two species in the Alps. The method we developed should be of valuable help to forecast tree mortality and to improve the efficiency of forest dynamics model.

**Keywords** : *Abies alba*, Bayesian statistics, coexistence, forest dynamics models, growth-related mortality, longevity, non-parametric models, *Picea abies*, shade-tolerance, size-related mortality.

## 5.1 Introduction

### 5.1.1 Tree mortality process

Natural mortality of trees is an important mechanism of forest dynamics (Monserud and Sterba, 1999). It provides a quantitative description of components of life-history, such as longevity or shade-tolerance that determine species succession or coexistence (Harcombe, 1987).

Natural mortality of trees can be separated in two categories : regular and irregular mortality (Hawkes, 2000; Lee, 1971; Monserud, 1976). Regular mortality is associated to a progressive reduction of vitality. It can result either from competition for light, water and soil nutrients for less competitive trees (Peet and Christensen, 1987) or from senescence defined as a decrease in resources utilization efficiency because of limitations in respiratory efficiency or hydraulic conductance for older trees (Gower et al., 1996; Hubbard et al., 1999; MacFarlane et al., 2002). Irregular mortality can be described as mortality caused by random events or hazards, e.g. by insect attacks, fire, wind, snow or rock falls (Lee, 1971) which can determine a high part of mortality especially in highly disturbed stands such as mountain stands (Clark, 1996; Coomes et al., 2003; Nishimura, 2006; Worrall et al., 2005). Decreasing vitality leads to increasing susceptibility to fatal agents, e.g. insects, fungi and drought, so that irregular and regular mortality are inextricable.

On a statistical point of view, mortality can be modeled using two complementary covariates : tree size and tree growth. Growth is an integrative measure of tree vitality which, at low age, depends principally on competition. For a given size, fast growing individuals are supposed to have a higher survivorship than slow growing individuals (Bigler and Bugmann, 2003; Kobe and Coates, 1997; Kunstler et al., 2005; Lin et al., 2001; Monserud, 1976; Wyckoff and Clark, 2000, 2002). In combination with growth, tree diameter is a good index of sensitivity to disturbances. Bigger trees with bigger crowns are more sensitive to hard wind and heavy snow whereas smaller trees are protected by the canopy effect (Canham et al., 2001; Fridman and Valinger, 1998; Peltola et al., 1999; Valinger and Fridman, 1997). Moreover it seems that insects affect preferentially older trees (Zolubas, 2003) and that fires and large mammals cause more mortality among small trees (Muller-Landau et al., 2006). Tree diameter can be considered as a proxy for tree age which determines senescence for largest trees.

### 5.1.2 Taking into account both size- and growth-dependent mortality in a flexible model

Despite its importance in determining species strategies and forest dynamics, tree mortality is often misrepresented (Franklin et al., 1987; Hawkes, 2000). Most of mortality models in forest systems predict only growth-dependent mortality or a specific type of size-dependent irregular mortality (Hawkes, 2000; Monserud, 1976). In her review on woody plant mortality algorithms, Hawkes (2000) underlined that only a third of the models integrate combinations of covariates to determine mortality. Many of them combine com-

petition indexes and size (Eid and Tuhus, 2001; Moore et al., 2004; Uriarte et al., 2004; Yao et al., 2001). Competition determines indirectly the carbon balance of a tree by depriving it of resources. Nevertheless, since competition, age and abiotic factors all affect growth, growth is a more integrative measure of whole-plant carbon balance, which determines tree vitality (Kobe et al., 1995). Tree growth can be estimated from tree-ring series, which provide high resolution records of tree growth, or from consecutive permanent plot censuses which give a coarse resolution of growth through DBH increment measures (Wunder et al., 2007). Permanent plots surveys are less destructive than tree coring to obtain growth measures but they imply at least three censuses on long time intervals to link mortality observations between the second and third census to past growth between the two first censuses. Such experimental devices are not always available (but see Wunder et al. (2007) and Monserud (1976)) so that some authors have proposed statistical methods to obtain mortality-growth models from a reduce sample of dead and living trees from a unique census (Kobe et al., 1995; Wyckoff and Clark, 2000). Nevertheless, no method has been proposed to combine both growth and size in a multivariate mortality model when permanent plots data are not available.

When permanent plots data are available, competition indexes (or growth) and size are often combined in a parametric regression, such as the logistic regression, to determine mortality estimates (Eid and Tuhus, 2001; Moore et al., 2004; Uriarte et al., 2004; Wunder et al., 2007; Yao et al., 2001). Parametric functions have two disadvantages when trying to calibrate mortality models. First, they assume a strict model shape which may not conveniently represent the highly skewed shape of mortality given growth and size. Second, their estimations depend highly on the distribution of the data points which are often unbalanced in regard to diameter due to much less observations for big trees (Lavine, 1991; Vieilledent et al., in reviewb; Wyckoff and Clark, 2000).

### 5.1.3 Objectives and hypothesis

In this study we propose an alternative semi-parametric Bayesian method to model both size-dependent and growth-dependent mortality using diameter and past radial growth as covariates. The method is applicable when long-term permanent plots data are not available. The approach relies principally on a prior mortality rate obtained from National Forest Inventories associated to a random sample of living and dead trees with diameter and past radial growth measurements obtained from tree-ring series on a reduced number of plots.

We focused on two species : *Abies alba* Mill. (Silver Fir) and *Picea abies* (L.) Karst. (Norway Spruce) which appear spontaneously in mixed or pure stands at the mountain-belt elevation (800-1800 m) in the Western Alps. Our objective was to accurately model size- and growth-dependent mortality for these two species in order to interpret the results regarding species strategies and dynamics. Ecological hypothesis was that (i) *A. alba* was more resistant to low growth than *P. abies* as it is considered to be the relative shade-tolerant species and that (ii) *P. abies* was more sensitive than *A. alba* for high diameter as it is considered to be more sensitive to drought, insects, snow damage and storms at this elevation.

## 5.2 Materials and methods

### 5.2.1 Field data for mortality-diameter model

Mortality rate estimations given diameter for *A. alba* and *P. abies* were based on three different data-sets : (i) Swiss national forest inventory (NFI), (ii) French NFI and (iii) permanent-plots from the Cemagref network.

The Swiss NFI includes 1,982 permanent sample plots established between 1983 and 1985 and measured again between 1993 and 1995. Tree attributes (tree species, state dead or alive and DBH) were collected on two concentric circular plots, 200 m<sup>2</sup> for trees of at least 12 cm in diameter at breast height and 500 m<sup>2</sup> for trees of at least 36 cm in DBH (Ulmer, 2006). Logged trees were not taken into account. The Swiss NFI stands were dominated by *A. alba* or *P. abies* and had an elevation from 800 to 1800 m (mountain-belt elevation). Plots were all situated in the Swiss Alps.

The French NFI was analyzed for the twelve administrative areas that constitute the French Alps. Measurements were taken from 1992 to 2002 on 4,776 temporary plots and are part of the third NFI. Tree attributes were taken on three concentric circular plots with a radius of 6, 9 and 15 m for trees having DBH between 7.5 and 22.5 cm, between 22.5 and 37.5 cm and above to 37.5 cm, respectively. Dead trees for which death was estimated to be less than 5 years were identified on the basis of the dates of past tempests and the state of the bark. As for the Swiss NFI, logged trees were not included in the analysis.

The two National Forest Inventories were completed by 7 permanents-plots from the Cemagref network located in the French Alps. Plots were installed from 1994 to 2002 and measured again from 2005 to 2006. No silvicultural operations had been performed on these plots for at least ten years before installation. Plots range from 0.25 to 1 ha. Stands were dominated by *A. alba* and *P. abies*. Plot elevations ranged from 800 to 1800 m. All trees with a minimum of 5 cm DBH were measured.

Death was attributed to windthrow or not (standing dead trees). Combining these three data-sets, we obtained a large sample size with a total of 22,127 *A. alba* and 45,237 *P. abies*.

### 5.2.2 Mortality-diameter model

#### 5.2.2.1 Modified Ayer's algorithm to determine DBH bins

We used a semi-parametric Bayesian approach to compute mortality rate as a function of DBH. A semi-parametric model has two advantages in comparison with parametric models. First, it is very flexible and doesn't assume a strict model shape and second, it is much less dependent on the unbalancedness of the data (Lavine, 1991; Vieilledent et al., in reviewb; Wyckoff and Clark, 2000). Semi-parametric models are then particularly adapted to the study of skewed tree mortality curves based on unbalanced data in regard to diameter or growth (Vieilledent et al., in reviewb; Wyckoff and Clark, 2000). For all statistical analysis, the two species were treated separately. The semi-parametric model consisted in dividing the range of diameters in bins and in calculating associated probabilities of

mortality. The model relied on the assumption that mortality risk was decreasing until a given diameter  $DBH_0$ , afterwards mortality risk was increasing.

We used a modified Ayer's algorithm (Ayer et al., 1955; Wyckoff and Clark, 2000) to determine i)  $DBH_0$  in the interval  $[0, 5, 10, \dots, 135]$  and ii) the values of the bins of the DBH classes respecting our assumption of decreasing mortality on the interval  $[0, DBH_0]$  and increasing mortality on  $[DBH_0, 135]$ .

We implemented the algorithm for each value of  $DBH_0$  in the interval  $[0, 5, 10, \dots, 135]$ . Our algorithm began with an arbitrarily small bin width of 5 cm DBH. DBH of all living and dead trees were partitioned into bins  $j = 1, 2, \dots, m_D$  and a corresponding annual mortality rate for each bin  $\mu_{D_j}$  was estimated with the maximum likelihood approach. The likelihood of the model for each bin was :

$$\text{Likelihood}_j = \prod_{k=1}^{d_{D_j}} (1 - (1 - \mu_{D_j})^{Y_k}) \times \prod_{l=1}^{n_{D_j} - d_{D_j}} (1 - \mu_{D_j})^{Y_l} \quad (5.1)$$

where  $d_{D_j}$  and  $n_{D_j}$  were respectively the number of dead and total trees in bin  $j$ .  $Y_k$  and  $Y_l$  were respectively the number of years between census for dead tree  $k$  and living tree  $l$  in bin  $j$ . The likelihood accounts for the different time intervals for the three inventories. The algorithm then checked for monotonic decrease of mortality rate for  $DBH \in [0, DBH_0]$  and monotonic increase of mortality rate for  $DBH \in [DBH_0, 135]$ . Bins for which  $\mu_{D_j} \leq \mu_{D_{j+1}}$  on  $[0, DBH_0]$  or  $\mu_{D_j} \geq \mu_{D_{j+1}}$  on  $[DBH_0, 135]$  were expanded (increased in width), data were re-binned, and the process was continued until a monotonic sequence was achieved on  $[0, DBH_0]$  and on  $[DBH_0, 135]$ .

For each value  $DBH_0$  in  $[0, 5, 10, \dots, 135]$ , we computed model's deviance :

$$\text{Deviance} = -2 \log(\text{Likelihood}) = -2 \log\left(\prod_{j=1}^{m_D} \text{Likelihood}_j\right) \quad (5.2)$$

We selected the model with the lowest deviance and identified the best  $DBH_0$  with the corresponding bins repartition.

### 5.2.2.2 Hierarchical Bayes model to infer on the annual mortality rate given DBH

After having identified the minimum mortality rate  $DBH_0$  and the bin values for each DBH class, we estimated mortality rate of each DBH class using a Bayesian approach. Let  $z_{ij}$  be the event that individual  $i$  of diameter class  $j$  survives ( $z_{ij} = 1$ ) or dies ( $z_{ij} = 0$ ) during a time interval  $Y_i$  (in years) with probability  $1 - \mu'_{D_{ij}}$ ,  $z_{ij} \sim \text{Bernoulli}(z_{ij}|1 - \mu'_{D_{ij}})$ . We expressed  $\mu'_{D_{ij}}$  in function of the annual mortality rate  $\mu_{D_j}$  associated with diameter class  $j$  and in function of the time interval  $Y_i$  :

$$\mu'_{D_{ij}} = 1 - (1 - \mu_{D_j})^{Y_i} \quad (5.3)$$

We used a logit transformation for mortality rate :

$$\text{logit}(\mu_{D_j}) = \lambda_{D_j} \quad (5.4)$$

and priors for the  $m_D$  parameters  $\lambda_{D_j}$  were taken non-informative with a large variance :  $\lambda_{D_j} \sim \text{Normal}(\lambda_{D_j}|0, 1.0 \times 10^6)$ . We obtained a posterior  $\mu_{D_j}$  for each diameter class  $j$  for each species.

### 5.2.3 Field data including growth and diameter for dead and living trees

Growth data for dead and living trees were not available in the National Forest Inventories data-sets. To estimate size and recent growth history for dead and living trees, we measured the DBH and we cored all recently dead trees with height  $> 1.30$  m that we found on the Cemagref plots and a random sample of living trees with height  $> 1.30$  m on each plots. The annual mean radial growth on the five last years were obtained from cores analysis which was performed using a LINTAB 5 with the TSAP software. We measured the DBH of all dead and sampled living trees using a metric diameter tape. A total of 2,589 living trees and 53 dead trees were measured for *A. alba* and respectively 2,270 and 179 for *P. abies* (Fig. 5.1).

As we had no idea of the date of death for dead trees and as we only cored a sample of living trees on each plot, we lacked the proportions of living and dead trees that determine annual mortality rate (Wyckoff and Clark, 2000). In that case, classical statistics such as the logistic regression presented above for the mortality-diameter relationship can't be used to infer annual mortality rate in function of past radial growth and diameter. Nevertheless, it is possible to compute the probability for a dead tree to be in the diameter class  $j$  and in the growth class  $k$  :  $p(D_j, G_k|\text{dead})$  and the corresponding probability for a living tree :  $p(D_j, G_k|\text{alive})$ . Taken together, these two probabilities can be used to compute the annual mortality rate given diameter class  $j$  and growth class  $k$  :  $p(\text{dead}|D_j, G_k)$  (see next part for details).

Too few dead trees were measured for large diameters ( $\text{DBH} \geq 45$  cm) with respectively 3 and 4 dead trees for *A. alba* and *P. abies* (Fig. 5.1). As a consequence, we were not able to accurately decompose annual mortality rate for diameter and growth classes for these values of diameter. For trees with  $\text{DBH} \geq 45$  cm we only obtained mortality rate estimates as a function of diameter using National Forest Inventories and Cemagref permanent plots data. This was not supposed to affect the quality of the mortality model for largest trees. Indeed, competition affecting growth occurs principally for small trees. Moreover, senescence, which is supposed to affect growth of all trees of the same age in the same way, is taken into account through diameter covariate which can be considered as a proxy for age.



## 5.2.4 Mortality rate integrating both DBH and past radial growth for each species

### 5.2.4.1 Use of the Bayes formula to compute the combined mortality rate

For smaller trees (with DBH < 45 cm), we obtained the combined mortality rate  $\mu_{DG_{jk}} = p(\text{dead}_{D<45}|D_j, G_k)$  in function of the diameter class  $j$  and the growth class  $k$  using the Bayes' formula and the prior probability of death for a tree with DBH < 45 cm that we denoted  $\mu_{D<45} = p(\text{dead}_{D<45})$  :

$$\begin{aligned}\mu_{DG_{jk}} &= p(\text{dead}_{D<45}|D_j, G_k) = \frac{p(D_j, G_k|\text{dead}_{D<45})p(\text{dead}_{D<45})}{p(D_j, G_k)} \\ &= \frac{p(D_j, G_k|\text{dead}_{D<45})\mu_{D<45}}{p(D_j, G_k|\text{dead}_{D<45})\mu_{D<45} + p(D_j, G_k|\text{alive}_{D<45})(1 - \mu_{D<45})}\end{aligned}\quad (5.5)$$

We denoted  $R_{jk}$  the following odd ratio :

$$R_{jk} = p(D_j, G_k|\text{dead}_{D<45})/p(D_j, G_k|\text{alive}_{D<45}) \quad (5.6)$$

Given that

$$p(D_j, G_k|\text{dead}_{D<45}) = d_{DG_{jk}} / \sum_{j,k} d_{DG_{jk}} \quad (5.7)$$

and

$$p(D_j, G_k|\text{alive}_{D<45}) = (n_{DG_{jk}} - d_{DG_{jk}}) / \sum_{j,k} (n_{DG_{jk}} - d_{DG_{jk}}) \quad (5.8)$$

with  $d_{DG_{jk}}$  and  $n_{DG_{jk}} - d_{DG_{jk}}$  respectively the number of dead and living trees in diameter class  $j$  and growth class  $k$ , the odds ratio  $R_{jk}$  was written as :

$$R_{jk} = (d_{DG_{jk}} \sum_{j,k} (n_{DG_{jk}} - d_{DG_{jk}})) / ((n_{DG_{jk}} - d_{DG_{jk}}) \sum_{j,k} d_{DG_{jk}}) \quad (5.9)$$

We then obtained a simple expression for the combined mortality rate :

$$\mu_{DG_{jk}} = (R_{jk}\mu_{D<45}) / (R_{jk}\mu_{D<45} + (1 - \mu_{D<45})) \quad (5.10)$$

### 5.2.4.2 Determination of the prior

To compute  $\mu_{DG_{jk}}$  we needed to determine  $\mu_{D<45} = p(\text{dead}_{D<45})$ , which is the prior probability of death for a tree with DBH < 45 cm (Eqn. 5.10). We selected the trees with DBH < 45 cm in the data-set composed by the two National Forest Inventories and the Cemagref permanent plots which integrated diameter measures. We inferred on  $\mu_{D<45}$  using a Bayesian approach. Let  $y_i$  be the event that individual  $i$  with DBH < 45 cm survives ( $y_i = 1$ ) or dies ( $y_i = 0$ ) during a time interval  $Y_i$  (in years) with probability  $1 - \mu'_{D<45}$ ,

$y_i \sim \text{Bernoulli}(y_i | 1 - \mu'_{D<45})$ . We expressed  $1 - \mu'_{D<45}$  in function of the annual mortality rate  $\mu_{D<45}$  :

$$\mu'_{D<45} = 1 - (1 - \mu_{D<45})^{Y_i} \quad (5.11)$$

We used a logit transformation for mortality rate :

$$\text{logit}(\mu_{D<45}) = \lambda_{D<45} \quad (5.12)$$

and the prior for parameter  $\lambda_{D<45}$  was taken non-informative with a large variance :  $\lambda_{D<45} \sim \text{Normal}(\lambda_{D<45} | 0, 1.0 \times 10^6)$ . We obtained a posterior for  $\mu_{D<45}$  for each species.

### 5.2.4.3 Two-dimensional Ayer's algorithm to determine diameter and growth bins

The mortality model given diameter and growth assumed that annual mortality rate was decreasing on  $[0, \text{DBH}_0)$  for diameter (cm) and on  $[0, 800)$  for growth ( $1/100 \text{ mm.an}^{-1}$ ). We then used a modified two-dimensional Ayer's algorithm to determine diameter and growth bins that respected these two hypotheses (Ayer et al., 1955). Our algorithm began with arbitrarily small bin widths of 5 cm for diameter and of  $10/100 \text{ mm.an}^{-1}$  for growth. Diameter of all living and dead trees were partitioned into bins  $j = 1, 2, \dots, q_D$  and growth were partitioned into bins  $k = 1, 2, \dots, r_G$ . A corresponding annual mortality rate for each bin  $\mu_{DG_{jk}}$  was estimated with Eqn. 5.9, 5.10 and 5.12. For each couple  $(j, k)$ , we checked firstly that  $\mu_{DG_{jk}} > \mu_{DG_{(j+1)k}}$  and secondly that  $\mu_{DG_{jk}} > \mu_{DG_{j(k+1)}}$ . If the inequality was not respected, bins were expanded (increased in width), data were re-binned, and the process was continued until a monotonic sequence was achieved on  $[0, \text{DBH}_0)$  for diameter and on  $[0, 800)$  for growth.

### 5.2.5 Mortality-growth model

We were interested in comparing species behavior regarding growth-dependent mortality to interpret the results in terms of species strategies and successional dynamics. For each class of growth  $g$  of width equal to  $20/100 \text{ mm.an}^{-1}$ , we computed the annual mortality rate  $\mu_{G_g}$  :

$$\begin{aligned} \mu_{G_g} &= \int_{j=1}^{q_D} \int_{k=1}^{r_G} \mu_{DG_{jk}} p(DG_{jk \cap g}) dj dk \\ &= \sum_{j=1}^{q_D} \sum_{k=1}^{r_G} \mu_{DG_{jk}} n_{jk \cap g} / (\sum_{j=1}^{q_D} \sum_{k=1}^{r_G} n_{jk}) \end{aligned} \quad (5.13)$$

## 5.3 Results

We obtained a mortality model integrating both size-dependent and growth-dependent mortality for *A. alba* and *P. abies*. The model was based on an efficient use of the scarce mortality data including a random sample of living and dead trees with DBH measurements and growth measurements obtained from tree-ring series. The flexible semi-parametric model, based on minimal assumptions in regard to model shape, led to a realistic mortality model which confirmed the previous knowledge concerning species shade-tolerance and longevity.

### 5.3.1 Mortality-diameter relationship

Using NFI data and Cemagref plots, we were able to obtain a mortality-diameter model. For both species, we observed a U-shape mortality-DBH relationship with a minimum mortality rate around 45 cm (Fig. 5.2). For the smallest diameter class (DBH < 15 cm), *P. abies* had a higher mortality rate (3.76%) than *A. alba* (2.75%). For high diameters (DBH  $\geq$  45 cm), *P. abies* had a higher mortality rate than *A. alba* (Fig. 5.2) with a maximum mortality rate of 0.45% for *P. abies* and 0.32% for *A. alba* in the biggest DBH class (Tab. 5.1).

To compute the combined size-dependent and growth-dependent mortality, we needed to estimate a prior mortality probability for DBH < 45 cm. On this diameter range, *P. abies* had a significantly higher annual mortality rate prior (1.49%) than *A. alba* (1.38%) (Fig. 5.3).

### 5.3.2 Mortality-growth relationship

For both species, mortality rate was increasing as growth was decreasing (Fig. 5.4). Fast growing individuals ( $> 60/100$  mm.an<sup>-1</sup>) had a lower annual mortality rate ( $< 2\%$ ) than slow growing individuals (Tab. 5.1 and Fig. 5.4).

For a same value of growth, *P. abies* had a higher mortality rate than *A. alba* (Tab. 5.1 and Fig. 5.5). The difference of mortality rate between the two species was increasing as growth was decreasing with a mortality rate for growth inferior to 20/100 mm.an<sup>-1</sup> of 18.42% for *P. abies* against 10.21% for *A. alba* (Tab. 5.1). We demonstrated that, in our context, *A. alba* was more resistant to low growth than *P. abies*.

### 5.3.3 Size- and growth-dependent mortality model

The semi-parametric model allowed a flexible description of mortality as a function of diameter and growth for DBH < 45 cm. With our method, we were able to differentiate growth-related and size-related mortality on that range of diameter (Fig. 5.5). For a given DBH class, a less vigorous tree with a lower growth had a higher mortality rate than a more vigorous tree with a higher growth (Fig. 5.5). The semi-parametric model didn't assume a strict model shape and allowed us to represent the skewed shape of the mortality

surface (Fig. 5.5). Such a skewed shape would have been difficult to catch with a classical parametric model assuming a strict model shape.

The low number of data for large trees ( $\text{DBH} \geq 45$  cm) (Fig. 5.1) didn't permit to separate growth-related mortality from size-related mortality. Because growth-related mortality affects principally small sub-canopy trees which suffer competition, this was not supposed to affect the quality of the mortality model for large trees. For large trees ( $\text{DBH} \geq 45$  cm), size-related mortality referred both to irregular mortality and senescence (Fig. 5.2 and Fig. 5.5).

## 5.4 Discussion

### 5.4.1 A model combining size-dependent and growth-dependent mortality

The mortality model we developed integrates both size-dependent and growth-dependent mortality which are taken into account through diameter and past radial growth covariates. Tree mortality increased with decreasing growth for smaller trees (DBH < 45 cm) affected by competition. Mortality had a U-shape relation with diameter accounting for disturbance-related mortality and senescence.

Most mortality models published to date have focused on one type of mortality. Some authors studied only carbon balance related mortality using growth as covariate (Bigler and Bugmann, 2003; Dobbertin, 2005; Kobe and Coates, 1997; Kunstler et al., 2005; Lin et al., 2001; Monserud, 1976; Wyckoff and Clark, 2000, 2002). A first limit is that growth-mortality models alone are not sufficient for a good description of mortality as disturbances are not taken into account in the mortality process. Secondly, in forest dynamics models, tree growth is often related to local resource availability such as quantity of light (Courbaud et al., 2003), soil moisture or quantity of nutrients (Korzukhin and Ter-Mikaelian, 1995; Lexer and Hönninger, 2001). But, resource availability may not be the limiting factor for growth and carbon balance. For older trees, senescence mechanisms such as decreasing respiratory efficiency and decreasing hydraulic conductance may limit growth. Such mechanisms are not easily quantified and implemented in forest dynamics models so that carbon balance related mortality is not well represented. Adding a mortality-diameter relation with an increasing mortality for DBH  $\geq$  45 cm allows taking into account mortality associated to senescence mechanisms as diameter can be considered as a proxy for age. Other authors studied mortality due only to specific disturbances such as rock fall, insects (Hansen et al., 2006), snow damage (Fridman and Valinger, 1998; Peltola et al., 1999) or windthrows (Canham et al., 2001) without considering growth-related mortality so that a tree with high growth and a tree with low growth were not differentiated in terms of mortality probability.

Some other models integrated both type of mortality. In the 1996 version of SORTIE model (Pacala et al., 1996), regular mortality was growth-dependent and was combined to a fixed background mortality rate of 1% assigned to both juvenile and adult trees. Depending on the model version, irregular mortality associated to severe disturbances such as windthrow was added (Papaik and Canham, 2006). In the ForClim model (Bugmann, 1994), mortality was divided into age-related mortality, stress-induced mortality and disturbance-related mortality. In these cases, mortality models don't use specifically collected data, but also empirical data collected in other locations or sensible estimates (Hawkes, 2000). In contrast, our method allows estimating mortality rate combining both size-dependent and growth-dependent mortality from field observations.

### 5.4.2 A flexible model making the most of available data

The semi-parametric approach we developed allowed us to obtain a flexible representation of the two-dimensional and highly skewed shape of mortality given growth and diameter. Other authors developed parametric regressions (such as logistic regression) on permanent plots data which included both growth (either directly or indirectly through competition indexes) and size to obtain synthetic mortality models including regular and irregular mortality (Eid and Tuhus, 2001; Moore et al., 2004; Uriarte et al., 2004; Wunder et al., 2007; Yao et al., 2001). Nevertheless, it has been demonstrated that due to the unbalancedness of the data-sets coming from permanent plots and to the highly skewed shape of mortality, parametric models assuming a strict model shape may lead to biased mortality estimates and wrong interpretations concerning species life-history traits differences (Laurine, 1991; Vieilledent et al., in review; Wyckoff and Clark, 2000). The semi-parametric model we developed didn't assume a strict model shape and is less dependent on the distribution of the data points.

In order to parameterized classical logistic regression model for mortality estimation, ones needs large data-sets based on permanent plot survey with various census over long time periods (Hawkes, 2000; Wunder et al., 2007). To account for growth, at least three censuses are needed to link mortality observation between the second and third census to growth between the two first censuses. Monserud (1976) used data obtained from 20-28 years of observations and Wunder et al. (2007) used a permanent plot network initiated in the late 1940's. Such experimental devices are rare. Some authors have previously described methods using a reduce sample of dead and living trees with growth measurements to avoid the use of permanent plot data for growth-related mortality (Kobe et al., 1995; Wyckoff and Clark, 2000). We extended the method to a multivariate mortality model including both size and growth. As the mortality prior can be obtained from bibliography or previous studies, the only data needed is a random sample of dead and living trees with DBH and past radial growth measures which can be used to obtain the inverse probabilities and the odd ratio detailed in Eqn. 5.5 and 5.6. The method we propose is then easy and fast to implement when permanent plots data are not available.

### 5.4.3 A model which helps to understand and forecast *A. alba* and *P. abies* dynamics

With our model, we were able to demonstrate that *A. alba* was more resistant to low growth ( $< 60/100 \text{ mm.an}^{-1}$ ) than *P. abies* and that *P. abies* had a higher mortality rate than *A. alba* for high diameter ( $\text{DBH} \geq 45 \text{ cm}$ ). As small trees are those receiving lower levels of light and having a lower growth, the better resistance of *A. alba* to low growth can be associated to its relative shade-tolerance compared to *P. abies*. These results match the classical accepted dynamics of mixed *P. abies* and *A. alba* stands which considers *P. abies* as being the relative early-successional species (Schütz, 1969; Wasser and Frehner, 1996). Early-successional plant species are supposed to have higher fecundity, longer dispersal, faster growth when resources are abundant, and slower growth and lower survivorship

when resources are scarce compared to late-successional species (Rees et al., 2001). Such traits determine the competition-colonization trade-off (Tilman, 1994) and the successional niche (Pacala and Rees, 1998; Rees et al., 2001) which constitute hypothesis for species coexistence.

About the successional niche, previous studies have shown that *P. abies* saplings had higher growth at full light than *A. alba* (Grassi and Bagnaresi, 2001). Our results suggest that this advantage may be compensated by a higher mortality rate at low light for *P. abies* than for *A. alba*. About the colonization-competition trade-off *P. abies* is supposed to have a higher fecundity and longer dispersal than *A. alba* (Dovčiak et al., 2008; Sagnard et al., 2007). This colonization advantage may be balanced by a lower competitive ability for *P. abies* than for *A. alba* when resources (typically light) are scarce (Schütz, 1969; Wasser and Frehner, 1996). In regard to our results, we can argue that *P. abies* colonization advantage can also be compensated by a higher mortality rate for high diameter which can be interpreted as a lower life-span due to lower resistance to external perturbations such as rock-fall (Stokes et al., 2005), storms (Lundstrom et al., 2007) and insect attack (Zolubas, 2003) or to an earlier senescence.

To conclude, we emphasize the advantages of the mortality model we developed as (i) it includes both size-related and growth-related mortality (ii) making the most of the available mortality data (iii) without assuming a strict model shape for the mortality surface (iv) allowing to accurately interpret species life-histories. Therefore, the method we proposed should be of valuable help to understand and forecast more realistically forest community dynamics.

## 5.5 Tables

DBH class (cm)	Living trees ( $n_{D_j} - d_{D_j}$ )	Dead trees ( $d_{D_j}$ )	$\mu_{D_j}$ estimates (%)	Growth class (1/100 mm.an-1) $D < 45\text{cm}$	Living trees ( $n_{G_g} - d_{G_g}$ )	Dead trees ( $d_{G_g}$ )	$\mu_{G_g}$ estimates (%)
Fir							
[0,15)	4423	748	2.75	[0,20)	161	29	10.21
[15,20)	1787	255	2.09	[20,40)	257	11	3.09
[20,25)	1623	111	1.10	[40,60)	257	5	1.99
[25,30)	1777	59	0.57	[60,80)	267	2	1.55
[30,35)	1446	41	0.48	[80,100)	232	1	0.29
[35,40)	1889	44	0.39	[100,120)	219	1	0.23
[40,45)	2534	48	0.32	[120,140)	194	1	0.21
[45,50)	1783	14	0.14	[140,300)	692	0	0.00
[50,55)	1256	10	0.14				
[55,70)	1770	22	0.21				
[70,135)	478	9	0.32				
Total	20766	1361			2279	50	
Spruce							
[0,15)	7291	1941	3.76	[0,20)	119	96	18.42
[15,20)	4616	741	2.02	[20,40)	160	40	6.88
[20,25)	4104	316	1.04	[40,60)	164	16	2.78
[25,30)	4036	207	0.73	[60,80)	174	9	1.35
[30,35)	3176	115	0.51	[80,100)	167	5	0.59
[35,40)	4196	108	0.34	[100,120)	126	3	0.42
[40,45)	4887	93	0.27	[120,140)	133	2	0.17
[45,50)	3502	55	0.22	[140,300)	594	4	0.06
[50,55)	2269	43	0.26				
[55,75)	3140	71	0.31				
[75,135)	319	11	0.45				
Total	41536	3701			1637	175	

TAB. 5.1: **Values of annual mortality rate given diameter or growth.** The annual mortality probability associated to diameter class  $j$  is  $\mu_{D_j}$  and the annual mortality rate given growth class  $g$  is  $\mu_{G_g}$ . For diameter class  $j$ ,  $n_{D_j}$  is the total number of trees and  $d_{D_j}$  is the number of dead trees. For growth class  $g$ ,  $n_{G_g}$  is the total number of trees and  $d_{G_g}$  is the number of dead trees.



## 5.6 Figures

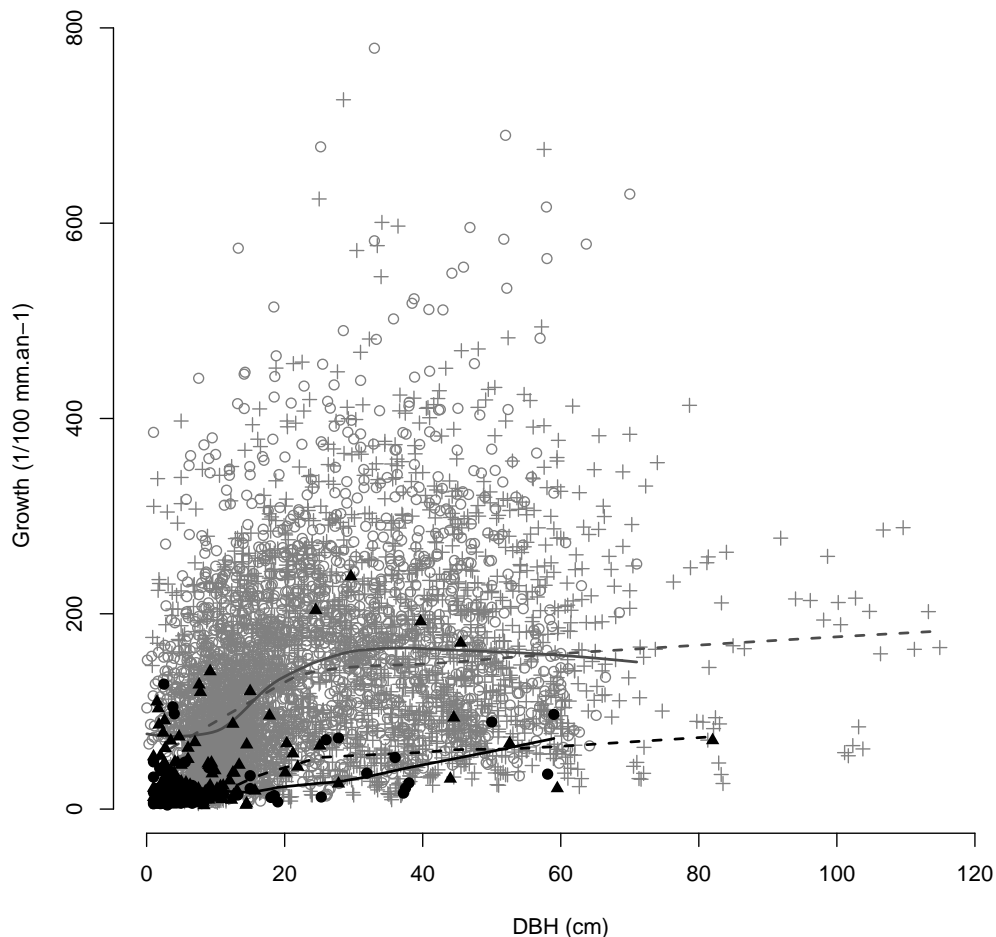


FIG. 5.1: **Data repartition for dead and living trees in regard to growth and diameter.** A total of 2,589 living trees (grey unfilled dots) and 53 dead trees (black filled dots) were measured for *A. alba* and respectively 2,270 (grey cross) and 179 (black filled triangle) for *P. abies*. Too few dead trees were measured for large DBH (see respectively 3 and 4 dead trees for *A. alba* and *P. abies* with  $\text{DBH} \geq 45$  cm) to have the ability to decompose mortality given growth and diameter on this range of diameter. We used a local smoother (see function `lowess()` in R 2.5.0 (Ihaka and Gentleman, 1996)) to visualize growth-diameter relationship for dead (black curves) and living trees (grey curves) for *A. alba* (plain lines) and *P. abies* (dashed lines). The smoother indicated that past radial growth was dramatically lower for dead trees than for living trees for both species, whatever the diameter value.

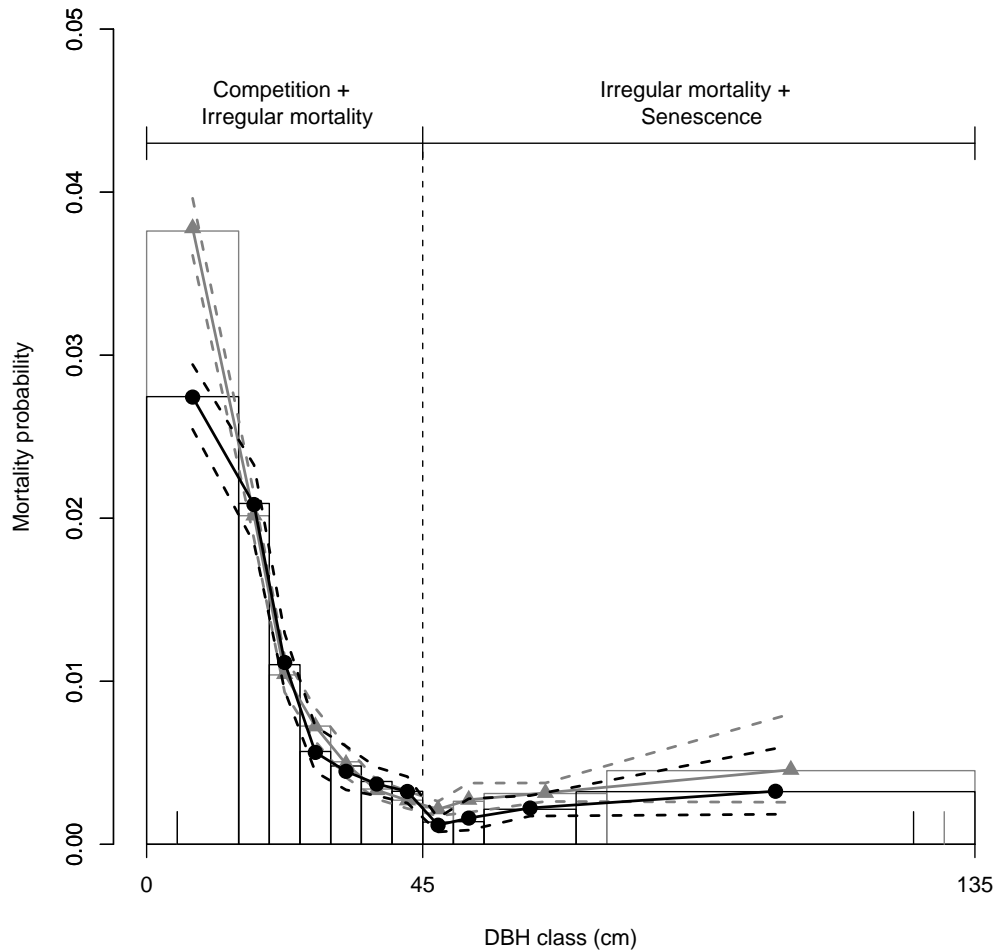


FIG. 5.2: Mortality-diameter semi-parametric model for *A. alba* and *P. abies*. Models for *A. alba* (black lines and dots) and *P. abies* (grey lines and triangles) are represented with posterior mean (—) and 95% quantiles (- - -). Bar widths represent bins values obtained from modified Ayer's algorithm and bar height represent maximum likelihood estimates obtained within Ayer's algorithm. Vertical lines on the DBH axis indicate range of data for *A. alba* (black) and *P. abies* (grey).

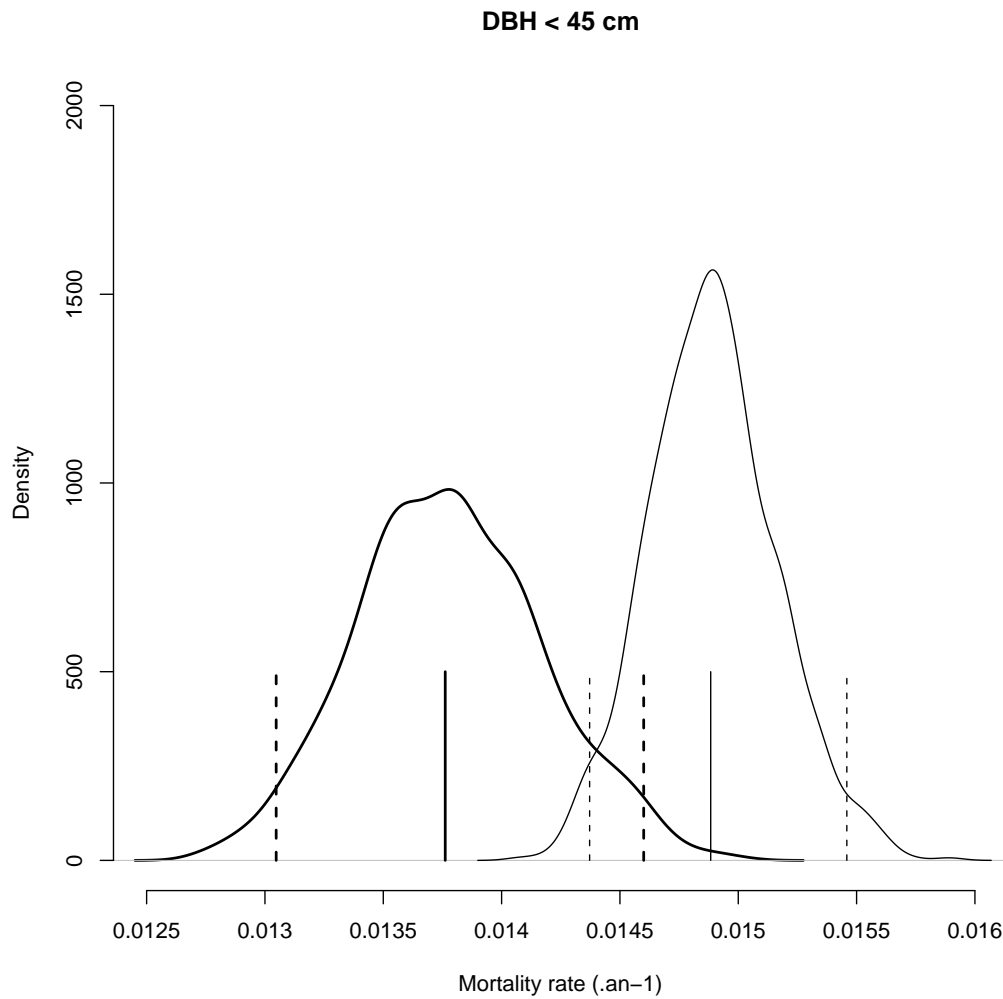


FIG. 5.3: **Small trees mortality prior ( $\mu_{D<45}$ ) for *A. alba* and *P. abies*.** Prior probability distributions for *A. alba* (bold plain line) and *P. abies* (thin plain line) are compared. Vertical plain line indicates the mean and vertical dashed lines indicate 95% credible interval. For trees with DBH < 45 cm, *P. abies* has an annual mortality rate dramatically higher than *A. alba*.

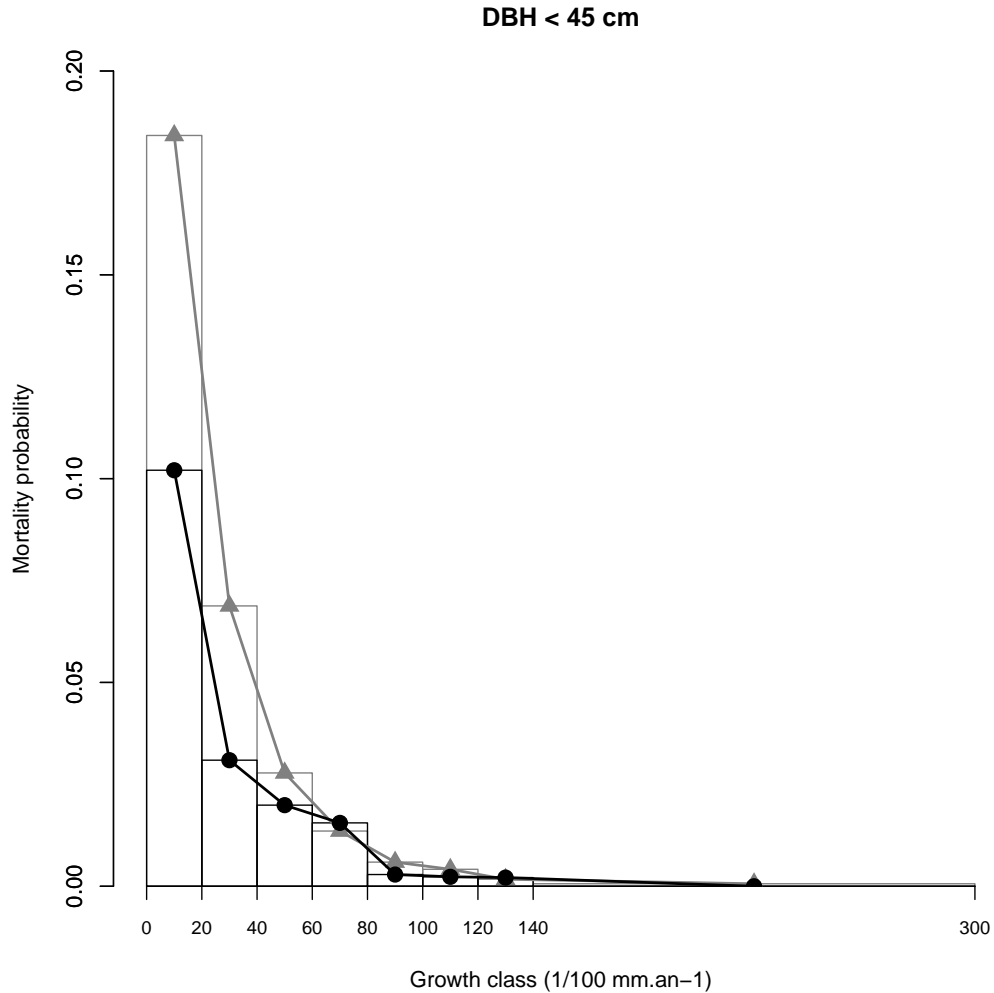
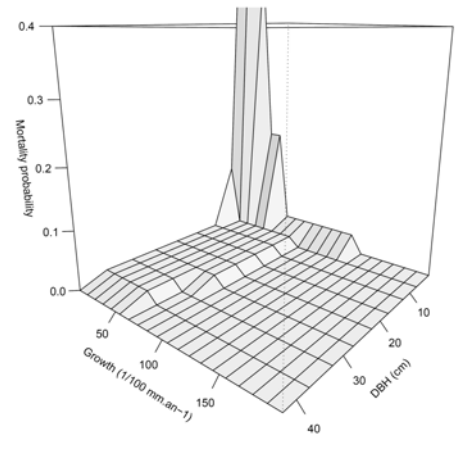
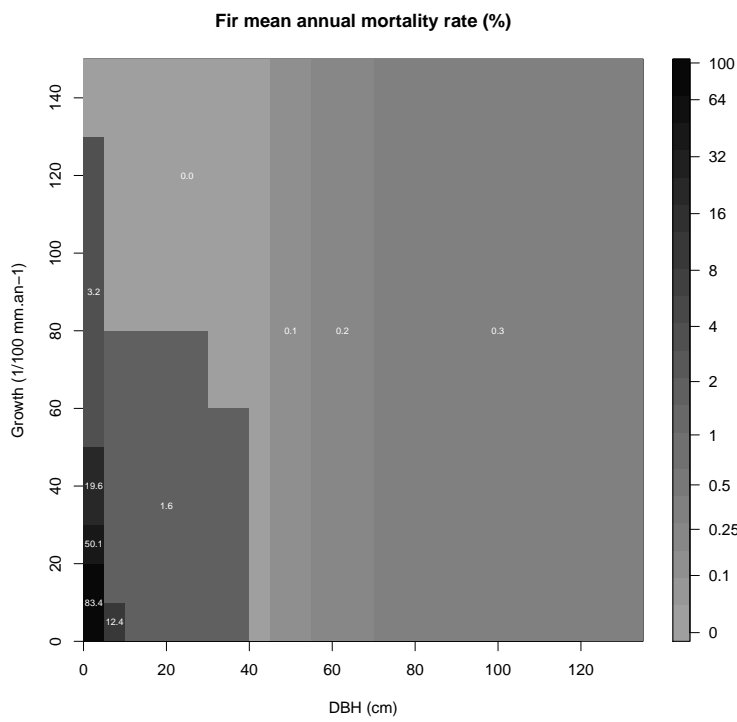
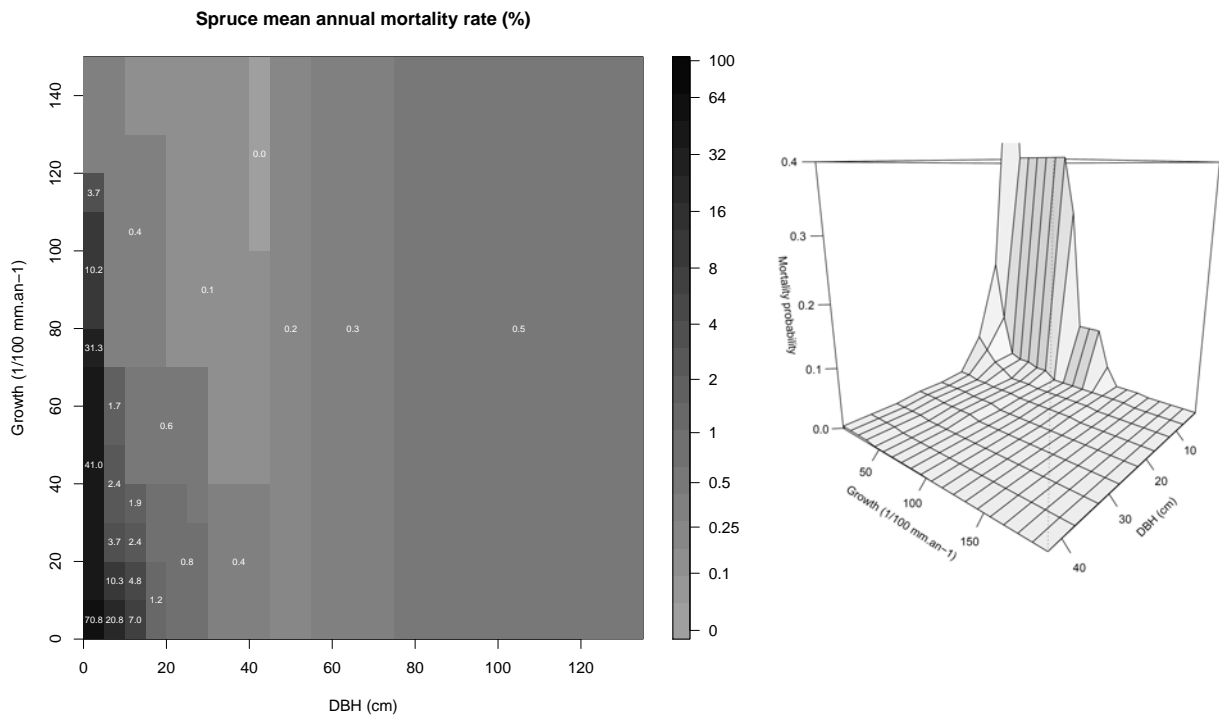


FIG. 5.4: Mortality-growth semi-parametric model for small trees (DBH < 45 cm) of *A. alba* and *P. abies*. Mortality estimates  $\mu_{G_g}$  for each growth class  $g$  of range 20/100 mm.an<sup>-1</sup> were obtained integrating the combined mortality rates  $\mu_{DG_{jk}}$  on all diameter classes  $j$  and growth class intersections  $k \cap g$  (see Eqn. 5.10). Mean posterior for *A. alba* (black lines and dots) and *P. abies* (grey lines and triangles) are represented. Bar widths represent fixed bins values of 20/100 mm.an<sup>-1</sup> for growth and bar height also represent the mean posterior. 95% credible intervals due to uncertainty on priors were too narrow to be represented on the graph. From this graph, we can see that for small trees (DBH < 45 cm) at low growth (growth < 60/100 mm.an<sup>-1</sup>), *P. abies* has a dramatically higher mortality rate than *A. alba*.



(a)



(b)

FIG. 5.5: Multivariate mortality rate estimates for *A. alba* (a) and *P. abies* (b). Bins for diameter-classes and growth-classes were obtained with the modified two-dimensional Ayer's algorithm. Mortality model is independent of growth for  $DBH \geq 45$  cm with the only assumption that mortality increases with diameter. For  $DBH < 45$  cm, the model assumes that mortality decreases both with growth and diameter. Mortality model combines size-dependent and growth-dependent mortality.



---

### Intra-individual variability and species fitness

---

(In preparation)

Ghislain Vieilledent<sup>\*,1,2</sup>      Vivien Rossi<sup>3</sup>      Benoît Courbaud<sup>1</sup>

Georges Kunstler<sup>1</sup>      and      Jean-François Dhôte<sup>4,5</sup>

[\*] **Corresponding author** : \E-mail : [ghislain.vieilledent@cemagref.fr](mailto:ghislain.vieilledent@cemagref.fr)

\Phone : 00.33.4.76.76.27.62 \Fax : 00.33.4.76.51.38.03

[1] **Cemagref**–Mountain Ecosystems Research Unit, 2 rue de la Papeterie, BP 76, F–38402 Saint-Martin-d’Hères cedex, France

[2] **AgroParisTech**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[3] **CIRAD**–UPR Dynamique Forestière, TA 10/D, Campus International de Baillarguet, F–34398 Montpellier cedex 5, France

[4] **INRA**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[5] **ONF**–Département Recherche, Boulevard de Constance, F–77300 Fontainebleau, France



### Abstract :

1. Scientists opposed two classical approaches to try to answer to the biodiversity paradox : the niche theory emphasizes niche differentiation between species and trade-offs mechanisms for stable coexistence while neutral theory assumes equivalent fitness between species and individuals with slow drift to extinction offset by speciation or immigration.
2. A first step to the consensus was to reconsider the coexistence as being high-dimensional. Differences among species in space and time can be structured and quantified with random individual and temporal effects (RITES), i.e. process-level variation that results from many causes and contribute to species diversity. Individual effects stand for intraspecific differences (such as genetics and micro-site characteristics) while temporal effects stand for inter-annual process variability (such as climate) which may affect species differently.
3. Nevertheless, a process-level variation is still missing in the RITES approach : the intra-individual variability.
4. Focusing on the trophic niche through the growth response to light for two coexisting tree species, we used an auto-regressive (AR) dynamic model within a hierarchical Bayesian framework to test for the significance of intra-individual variability. Comparing growth simulations obtained from classical niche and neutral processes to a space and time structured growth process, we demonstrated that RITES and intra-individual variability act as equalizing mechanisms in simulations for species and individual fitness.
5. *Synthesis* : Intra-individual variability is a significant process-level variation. Combined with RITES, intra-individual variability tends to equalize fitness between species and individuals. Nevertheless, as stochasticity entered in the model at known levels of spatial and temporal scale in the way determined by data, structured niche models are supposed to forecast community dynamics in a more realistic and understandable way than purely stochastic niche models.

**Keywords** : Community ecology, growth response, hierarchical Bayes, intra-individual variability, intra-specific variability, light, neutral models, niche models, stochasticity.

## 6.1 Introduction

### 6.1.1 Scientific background

One of the classical questions in ecology, defined as the biodiversity paradox, is why so many species can coexist in a given ecosystem (Hutchinson, 1959)? The intuitive explanation is that there are two alternative ways to survive together : being sufficiently different with complementarities or being sufficiently similar (Scheffer and van Nes, 2006). The first explanation promotes niche differentiation and niche complementary through trade-offs along a small number of axes (see (Rees et al., 2001) and (Wright, 2002) for a review). Trade-offs have been observed for resource competition (Tilman, 1977, 1982) or for life-history including colonization-competition trade-off (Tilman, 1994), successional-niche (Pacala and Rees, 1998) and growth at low light vs. growth at high light (Pacala et al., 1996). Trade-offs are stabilizing mechanisms : following disturbances, trade-offs are expected to return populations to their former abundances (Clark and McLachnan, 2003). Theoretically, an infinite number of species can coexist when considering a unique trade-off but when parameters obtained from real data are entered in models, classical niche theory often leads to rapid extinction of species lacking parameter combinations (Clark, 2007) that are sometimes favored in competition or in potentially rare or transient environments (Tilman, 1977; Huisman and Weissing, 1999).

A second explanation, referred as the neutral theory, invokes equivalent fitness among species and individuals and a dynamics governed by stochastic processes of birth, death and dispersal (Hubbell, 1997; Bell, 2000; Hubbell, 2001). Neutral models predict many of the basic patterns of species-rich communities (tropical forests, coral reefs) with many rare species, demonstrating their heuristic power (see relative species abundance curve fitting (Volkov et al., 2003)). Neutral theory invokes equalizing mechanisms between species and individuals to promote coexistence (Chesson, 2000b; Adler et al., 2007) with population densities drifting at random (Clark and McLachnan, 2003). Stability is achieved in the local community when considering meta-community processes inspired by the theory of island biogeography (MacArthur and Wilson, 1967) : extinction in the local community is compensated by immigration from the surrounding meta-community or by speciation (Volkov et al., 2003). A fundamental problem in the neutral approach is the strict assumption of equivalence among species and individuals that find little empirical support in general (Chave, 2004) and the absence of underlying mechanisms at the community level which explain maintenance of diversity (Clark, 2007) and leads to weak prediction of successional dynamics (Pacala and Rees, 1998).

A large literature tried to fill the theoretical gap between the two approaches (Chave, 2004; Tilman, 2004; Purves and Pacala, 2005; Gravel et al., 2006; Adler et al., 2007) with the conclusion that niche and neutral theory were two extremes of a continuum (Gravel et al., 2006; Adler et al., 2007) and that both balance of fitness equivalence and strength of stabilization through niche differentiation determine coexistence (Chesson, 2000b; Tilman, 2004; Gravel et al., 2006; Adler et al., 2007). Ecologist had to develop both niche models that include stochasticity and quasi-neutral models that allow for interspecific differences to forecast community dynamics (Chave, 2004; Adler et al., 2007).

A major input aiming at improving niche model, including both theoretical aspects and data, was the work of [Clark et al. \(2007\)](#) on forest community dynamics which starts from the recognized high-dimensional differences among species ([Hutchinson, 1961](#)). Process-level variability was structured and quantified with random individual and temporal effects (RITES), i.e. process-level variation that results from many causes and which contribute to species diversity. Individual effects stand for intraspecific differences (such as genetics and micro-site characteristics) while temporal effects stand for inter-annual process variability (such as climate) which may affect species differently. The approach of [Clark et al. \(2007\)](#) defends structuring variability at various hierarchical levels in space and time more than including purely stochastic processes where sources of stochasticity and underlying mechanisms are difficult to identify ([Adler et al., 2007](#); [Clark et al., 2007](#); [Tilman, 2004](#)).

### 6.1.2 Knowledge gap

Nevertheless, one process-level variation is missing in the actual RITES growth and dispersal models ([Clark et al., 2004b, 2003b](#)) : the intra-individual variability. Random individual effects for growth and dispersal were estimated on a short time period inferior to eleven years so that individual effects for the two processes could be confounded with transient states revealing intra-individual variability.

Taking for example the highly studied trophic niche ([Bazzaz, 1979](#); [Tilman, 1982](#); [Clark et al., 2003b](#)) through the growth-light process for trees, several biological mechanisms can affect individual growth potential which is not staying constant with time. They may be external processes such as disease, insect attacks, rock falls or tempest or internal physiological processes such as individual resource switching between vegetative and reproductive years ([Hirayama et al., 2008](#)). These random events affect individual trees sporadically in space in time and must be differentiated from inter-annual temporal variability which affects all trees of a same species at the same time.

Moreover, evidence of strong stabilizing force in plant community has been demonstrated based on the paleontological record of tree taxa ([Clark and McLachnan, 2003](#)). Individual and temporal variability has been represented so far as stabilizing forces as 'they stand for high-dimensional variation that persists within populations over time' ([Clark et al., 2007](#)) but process-level variability has not been tested as potential equalizing mechanisms based on field data (but see theoretical model of [Lichstein et al. \(2007\)](#) for intraspecific variation).

### 6.1.3 Objectives and hypothesis

Considering the trophic niche, we studied the growth-light process for trees in continuation with the work of [Clark et al. \(2003b\)](#). We focused on two species *Abies alba* Mill. (Silver Fir) and *Picea abies* (L.) Karst. (Norway Spruce) which are coexisting spontaneously in the French Alps. First, we tested for the significance of intra-individual variability as a process-level variation developing an autoregressive (AR) growth model in a hierarchical Bayesian framework relying on growth and light longitudinal data along 25 years. Second,

we demonstrated that RITES and intra-individual variability can act as equalizing mechanisms for species and individual fitness, shifting species fitness toward what would be expected in the neutral case. To do so, we compared growth simulations obtained from classical niche and neutral processes to a space and time structured growth process. Finally, leaning on our study of the trophic niche, we discussed the potential advantages and limits of a structured niche model in space and time to understand and forecast community dynamics.

## 6.2 Materials and methods

### 6.2.1 Collecting data

The aim of the field protocol was to obtain 25 repeated values of growth in function of intercepted light for individual trees of *A. alba* and *P. abies* in a particular stand. We obtained individual growth at several dates in the past from core analysis. Intercepted light was obtained from stand reconstitution in three-dimensions and from a radiation transmission model at the scale of individual trees (Courbaud et al., 2003).

#### 6.2.1.1 Field data

We based our study on the Queige sub-natural plot located in the French Northern Alps (45° 41' 57" N – 6° 27' 30" E) at 1358 m of elevation. Plot surface was 0.5 ha (100 m × 50 m) with a slope of 27° oriented to 23° (North). The forest was characteristic of an uneven-aged mixed stand of *A. alba* and *P. abies* which coexist spontaneously at the mountain-belt elevation in the Alps (800-1800 m). In spring of 2002, the stand was constituted of 77 *A. alba* and 85 *P. abies* having a diameter at breast height (DBH) superior to 10 cm. Trees were mapped with x, y and z coordinates. We measured DBH, height, crown height and crown radius for each tree having DBH superior to 10 cm in 2002. Crown height was defined as the mean of the distances from the ground to the basal living branches of the crown in four directions : upslope, downslope, left and right. Crown radius was defined as the mean of the lengths of the longest branches of the crown in these four directions. DBH was measured using a metric diameter tape. Tree height and crown height were measured with a Vertex III. Crown radius was measured using a metric tape. All trees with DBH superior to 10 cm were cored perpendicularly to plot slope at 1.30 m above ground in order to obtain 25 measurements of radial increment from 1977 to 2001. We use a Pressler auger to extract cores which were analyzed using a LINTAB 5 table with the TSAP software. Growth  $g_{it}$  of tree  $i$  between years  $t$  and  $t + 1$  was expressed as the annual basal area increment (BAI in  $\text{cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ ) with  $\text{BAI}_{it} = \text{BA}_{it+1} - \text{BA}_{it}$ .

#### 6.2.1.2 Plot reconstitution in three dimensions

We calibrated individual allometric functions for each tree in a separate study which is in the process of publication (Fig. 6.5 in Appendices). We obtained individual height-DBH functions, crown height-height functions and crown radius-DBH functions. With radial increment, we were able to compute the DBH of each tree for the 25 years going from 1977 to 2001. With individual allometries, we were able to reconstitute each tree and crown shape in three dimensions from the DBH value. We then obtained a three-dimensional reconstitution of the stand at 25 dates from 1977 to 2001 (Fig. 6.6 in Appendices). A previous study of mortality for *A. alba* and *P. abies* gave an estimate of annual mortality rate for dominant trees ( $\text{DBH} \geq 30$  cm) which were inferior to 0.3%. On a total of about 100 dominant trees, this would lead for a 25 years interval to a number of dead inferior to 8 trees :  $100 \times [1 - (1 - 0.003)^{25}] < 8$ . We considered this number to be sufficiently low to neglect the

dead dominant trees in the reconstitution and light computation. Non-dominant dead trees were also neglected as they don't play a major role in competition for light. Cutting register from the National Forest Office indicated that silvicultural operations stopped before 1977 on the plot, excepting the cutting of dead trees for sanitary reasons. On the plot, we found ten dispersed and recent stumps in regard to their state of decomposition, which may be attributed to sanitary cutting of dead trees on this period. As a consequence that no exploited trees had to be taken into account for reconstitution and light computation.

### 6.2.1.3 Light computation

For the 25 years between 1977 and 2001, we computed light intercepted by each tree using a radiation transmission model at the scale of individual trees (Courbaud et al., 2003). The model described how light rays hitting the centers of ground cells were attenuated by the canopy. Radiation distribution during the growing season was defined by rays coming from all directions in the sky (Fig. 6.7 in Appendices). Trees were modeled by parabolic shapes that were symmetrical around their geometrical axis. By calculating the entry point of a ray into a tree crown and its exit point, it was possible to calculate path length through the crown. Radiation attenuation was proportional to path length through the different crowns encountered. Total intercepted light energy  $l_{it}$  (in GJ.an<sup>-1</sup>) by each tree  $i$  during year  $t$  was calculated by adding up the energy intercepted from different rays (Fig. 6.7 in Appendices).

## 6.2.2 Comparing growth-light models with different spatio-temporal structures

To test for the intra-individual variability in the growth-light process, we compared two embedded hierarchical models linking growth  $g_{it}$  (BAI in cm<sup>2</sup>.an<sup>-1</sup>) to intercepted light  $l_{it}$  (in GJ.an<sup>-1</sup>) for tree  $i$  at year  $t$  : (i) first, a model including random individual and temporal effects (RITES, see Clark et al. (2007) and (ii) second, an autoregressive model (RITES+AR) including RITES and a stationary autoregressive process for growth with intra-individual variability and a memory effect. Data were analysed separately for each species. We chose a log-log linear model to link growth to intercepted light :

$$\log(g_{it}) = \log(\alpha_{it}) + \beta \log(l_{it}) + \epsilon_{it}, \epsilon_{it} \sim N(0, V_\epsilon) \quad (6.1)$$

with  $\alpha_{it}$  being the scale parameter which traduced the potential of tree  $i$  at date  $t$  to transform light energy into biomass and  $\beta$  being the shape parameter which traduced the shape of the growth-light relationship which was not supposed to vary between individual or date. The log-log linear model was used for several reasons. First, it led to a flexible power relation between light and growth which conveniently represented the physiological process (Wyckoff and Clark, 2005). Second, it constrained growth to be positive with multiplicative log-normal errors  $\exp(\epsilon_{it})$ , to account for data heteroscedasticity.

### 6.2.2.1 The RITES model

The RITES model (for which parameters were denoted with a superior index <sup>(1)</sup>) allowed trees to have different growth potentials  $\alpha_{it}^{(1)}$  from one individual to another due to individual variability represented by the variance  $V_b^{(1)}$  of the individual random effects  $b_i^{(1)}$  which deviated the log-growth potential from its species mean  $A^{(1)}$ . Individual variability is defined by the individual characteristics of trees, which are constant throughout tree life and change from one tree to another. Individual variability is not equivalent to a random noise. It is associated with a random parameter, but this parameter remains constant over time for each tree, leading to different individual growth trajectories for all the trees of a stand. Individual variability includes genetic characteristics, micro-site conditions and the legacy of events such as herbivory, damage and strong competition affecting the first development stages of trees (Clark et al., 2003b). The RITES model included also inter-annual variability which led to variable growth potential from one year to another due principally to climatic conditions (Clark et al., 2004b). Inter-annual variations affect all trees of a same species in the same way but can affect each species differently. They were taken into account in the model through variance  $V_\lambda^{(1)}$  of the annual random effects  $\lambda_t^{(1)}$ . We then obtained the following decomposition for the log-growth potential :

$$\log(\alpha_{it}^{(1)}) = A^{(1)} + b_i^{(1)} + \lambda_t^{(1)} \quad (6.2)$$

Consequently, the RITES model didn't allow for a change of hierarchy between individuals of a same species for the growth potential. We used a hierarchical bayesian framework to infer parameters. The likelihood of the RITES model was :

$$p(\mathbf{G}|\mathbf{L}, \boldsymbol{\alpha}^{(1)}, \beta^{(1)}, V_\epsilon^{(1)}) = \prod_{i=1}^I \prod_{t=1}^{T_i} \text{Normal}(g_{it}|l_{it}, A^{(1)}, b_i^{(1)}, \lambda_t^{(1)}, \beta^{(1)}, V_\epsilon^{(1)}) \quad (6.3)$$

$I$  was the total number of trees for each species and  $T_i$  was the total number of observations for tree  $i$  ( $T_i = 25$ ).  $\mathbf{G}$ ,  $\mathbf{L}$  and  $\boldsymbol{\alpha}$  were vectors for the set of  $\log(g_{it})$ ,  $\log(l_{it})$  and  $\log(\alpha_{it})$ . We used non-informative conjugated priors for parameters (N for Normal distribution, IG for Inverse-Gamma) :

$$\begin{aligned} A^{(1)} &\sim \text{N}(0, 1.0 \times 10^6), \beta^{(1)} \sim \text{N}(0, 1.0 \times 10^6), \\ b_i^{(1)} &\sim \text{N}(0, V_b^{(1)}), \lambda_t^{(1)} \sim \text{N}(0, V_\lambda^{(1)}), \\ V_b^{(1)} &\sim \text{IG}(1.0 \times 10^{-3}, 1.0 \times 10^{-3}), \\ V_\lambda^{(1)} &\sim \text{IG}(1.0 \times 10^{-3}, 1.0 \times 10^{-3}), V_\epsilon^{(1)} \sim \text{IG}(1.0 \times 10^{-3}, 1.0 \times 10^{-3}). \end{aligned}$$

Using a Gibbs sampler (Gelfand and Smith, 1990; Casella and George, 1992) we obtained a conditional posterior distribution for each parameter and a predictive posterior distribution for growth.

### 6.2.2.2 RITES-Autoregressive model

Contrary to the first model, the RITES+AR dynamic model (for which parameters were denoted with a superior index <sup>(2)</sup>) allowed for a change in hierarchy between individuals for growth potential due to intra-individual variability. Intra-individual variability in potential growth can be associated to a temporary change in tree vigor. A loss of vigor can result of damages such as branch breakage due to snow or tempest (Parish et al., 2008), barking removal (Vera, 2000), rock-falls (Dorren and Berger, 2006), disease (Manion, 1981), micro-site conditions degradations or physiological changes due for example to resource switching for which resource is allocated to growth or reproduction in function of the year (Smith et al., 1990; Koenig et al., 1994; Hirayama et al., 2008). A gain of vigor can result of healing of an injury, micro-site conditions enhancement or physiological resurgence. Tree vigor at date  $t$  was supposed to be dependent on tree vigor at date  $t - 1$  and we assumed a stationary autoregressive process :

$$\forall t \in \{1, \dots, 25\}, b_{it}^{(2)} = \rho b_{it-1}^{(2)} + \delta_{it}^{(2)}, \text{ with } 0 < \rho < 1 \quad (6.4)$$

$b_{i0}^{(2)}$  was the individual random effect for log-growth potential with variance  $V_b^{(2)}$ .  $b_{i0}^{(2)}$  and  $V_b^{(2)}$  were equivalent to parameters  $b_i^{(1)}$  and  $V_b^{(1)}$  in the RITES model (RITES model was embedded in the RITES+AR). Intra-individual variability was represented by the variance  $V_\delta^{(2)}$  of the intra-individual random effects  $\delta_{it}^{(2)}$ . Inter-annual variability was also taken into account in the same way as in the RITES model with annual effect  $\lambda_t^{(2)}$  and variance  $V_\lambda^{(2)}$ . We then obtained a different decomposition for the log-growth potential :

$$\log(\alpha_{it}^{(2)}) = A^{(2)} + b_{it}^{(2)} + \lambda_t^{(2)} \quad (6.5)$$

with  $\lambda_t^{(2)}$  and individual parameter  $b_{it}^{(2)}$  indexed on time  $t$ . The likelihood of the RITES+AR model was :

$$p(\mathbf{G}|\mathbf{L}, \boldsymbol{\alpha}^{(2)}, \beta^{(2)}, V_\epsilon^{(2)}) = \prod_{i=1}^I \prod_{t=1}^{T_i} N(g_{it}|l_{it}, A^{(2)}, b_{i0}^{(2)}, \rho, [\delta_{i1}^{(2)}, \dots, \delta_{it}^{(2)}], \lambda_t^{(2)}, \beta^{(2)}, V_\epsilon^{(2)}) \quad (6.6)$$

We used non-informative conjugated priors for parameters (N for Normal distribution, IG for Inverse-Gamma, B for Beta) :

$$\begin{aligned} A^{(2)} &\sim N(0, 1.0 \times 10^6), \beta^{(2)} \sim N(0, 1.0 \times 10^6), b_{i0}^{(2)} \sim N(0, V_b^{(2)}), \rho \sim B(1, 1) \\ \delta_{it}^{(2)} &\sim N(0, V_\delta^{(2)}), \lambda_t^{(2)} \sim N(0, V_\lambda^{(2)}) \\ V_b^{(2)} &\sim \text{IG}(1.0 \times 10^{-3}, 1.0 \times 10^{-3}), V_\delta^{(2)} \sim \text{IG}(1.0 \times 10^{-3}, 1.0 \times 10^{-3}), \\ V_\lambda^{(2)} &\sim \text{IG}(1.0 \times 10^{-3}, 1.0 \times 10^{-3}), V_\epsilon^{(2)} \sim \text{IG}(1.0 \times 10^{-3}, 1.0 \times 10^{-3}). \end{aligned}$$



### 6.2.2.3 Model comparison

Our first hypothesis supposed that intra-individual variability for potential growth in function of light was a significant process-level variation. To test for this hypothesis, we compared the RITES and RITES+AR models using DIC (Deviance Information Criterion) as a rough index. The DIC is the sum of the mean deviance (which represents the goodness of fit of the model :  $\text{Deviance} = -2 \log(\text{Likelihood})$ ) and of the effective number of parameters pD (with pD being the posterior mean of the deviance minus the deviance of the posterior means) (Spiegelhalter et al., 2002). A difference of more than 15 in DIC was taken as a rough index of difference between the two models and ruled out the model with the higher DIC (Spiegelhalter et al., 2002).

## 6.2.3 Growth simulations and equalizing forces

With a simulation approach, our objective was to demonstrate that spatio-temporal structured niche models tend to equalize species and individual fitness in the simulations. We simulated growth on a 25 years time interval for 10 trees of each species. Level of intercepted light was fixed to a low level of intercepted light (first quantile =  $8,657 \text{ GJ.an}^{-1}$ ) for all the trees for the 25 dates of our data set. Nevertheless, results of simulations are transposable to all intercepted light levels, from under-canopy trees to upper-canopy trees. We compared growth simulations obtained from 8 different growth processes : (i) a classical niche process, (ii) a RTES process (without individual effects), (iii) a RIES process (without temporal effects), (iv) an AR process (without individual nor temporal effects), (v) a RITES process, (vi) a RITES+AR process, (vii) a classical neutral process and finally (viii) a stochastic niche process. Each model had a different stochastic structure. For simplicity reasons in the text, we will use forward the terms “niche model” and “neutral model” in place of “niche process” and “neutral process” considering the growth-light model, even if we are aware of the fact that a complete niche model would theoretically involve all niche axis and that a complete neutral mode takes in account more demographic rates such as birth and death and meta-community processes such as immigration. Our approach remains valid to test our hypothesis of inter-annual, individual and intra-individual variability being equalizing mechanisms for the growth-light process in simulations.

### 6.2.3.1 The niche model

The simple classical niche model assumed different patterns of resource use between species but no process-level variation at the individual or annual level. Parameters for this model were equal to estimated parameters for the RITES+AR model (see Results part) with the exception that inter-annual variability  $V_{\lambda}^{(2)}$ , individual variability  $V_b^{(2)}$  and intra-individual variability  $V_{\delta}^{(2)}$  were fixed to zero. The RTES model included inter-annual variability  $V_{\lambda}^{(2)}$  while individual variability  $V_b^{(2)}$  and intra-individual variability  $V_{\delta}^{(2)}$  were fixed to zero. The RIES model included individual variability  $V_b^{(2)}$  while inter-annual variability  $V_{\lambda}^{(2)}$  and intra-individual variability  $V_{\delta}^{(2)}$  were fixed to zero. The AR model included

intra-individual variability  $V_\delta^{(2)}$  while  $V_b^{(2)}$  and  $V_\lambda^{(2)}$  were fixed to zero. The RITES model included inter-annual variability  $V_\lambda^{(2)}$  and individual variability  $V_b^{(2)}$  while intra-individual variability  $V_\delta^{(2)}$  was fixed to zero. The RITES+AR model included all process-level variations.

### 6.2.3.2 The neutral model

The neutral model (for which parameters were denoted with a superior index <sup>(3)</sup>) assumed equivalent growth-light fitness for species and individuals; that is to say a same parameter value for each species and individual (Volkov et al., 2005) with a stochastic growth-light process including the variance  $V_\epsilon^{(3)}$  of the residual errors in the simulation. Through this model, we respected neutral process assumptions. We then obtained the following decomposition for the log-growth potential of both species :

$$\log(\alpha_{it}^{(3)}) = A^{(3)} \quad (6.7)$$

Total number of individuals for the two species was equal to  $I^{(3)}$ . The likelihood of the neutral model was :

$$p(\mathbf{G}|\mathbf{L}, \boldsymbol{\alpha}^{(3)}, \beta^{(3)}, V_\epsilon^{(3)}) = \prod_{i=1}^{I^{(3)}} \prod_{t=1}^{T_i} \text{N}(g_{it}|l_{it}, A^{(3)}, \beta^{(3)}, V_\epsilon^{(3)}) \quad (6.8)$$

We used non-informative conjugated priors for parameters :

$$\begin{aligned} A^{(3)} &\sim \text{N}(0, 1.0 \times 10^6), \beta^{(3)} \sim \text{N}(0, 1.0 \times 10^6), \\ V_\epsilon^{(3)} &\sim \text{IG}(1.0 \times 10^{-3}, 1.0 \times 10^{-3}). \end{aligned}$$

### 6.2.3.3 The stochastic niche model

The stochastic niche model (for which parameters were denoted with a superior index <sup>(4)</sup>) assumed mean differences between species, such as in the structured niche model. All residual variability was relegated in the error term  $\epsilon_{it}^{(4)}$  and stochasticity of the process was taken into account in the simulations through the variance  $V_\epsilon^{(4)}$  of the errors. We fixed the parameters  $A^{(4)}$  and  $\beta^{(4)}$  of each species to the mean of the posteriors of  $A^{(2)}$  and  $\beta^{(2)}$  which were obtained from the RITES+AR model for each species. We only had to estimate the variance  $V_\epsilon^{(4)}$  of the errors for each species.

The likelihood of the stochastic niche model was :

$$p(\mathbf{G}|\mathbf{L}, V_\epsilon^{(4)}) = \prod_{i=1}^I \prod_{t=1}^{T_i} \text{N}(g_{it}|l_{it}, V_\epsilon^{(4)}) \quad (6.9)$$

We used non-informative conjugated priors for the only parameter of the model :

$$V_\epsilon^{(4)} \sim \text{IG}(1.0 \times 10^{-3}, 1.0 \times 10^{-3}).$$

#### 6.2.3.4 Comparing simulations

For each of the 8 model, we computed the number of occurrences for which the growth of a *P. abies* tree was superior to the growth of an *A. alba* tree for a low level of light (first quantile = 8,657 GJ.an<sup>-1</sup>). We compared each of the 10 trees of *P. abies* to each of the 10 trees of *A. alba* for the 25 dates so that the total number of occurrences was equal to 2,500.

## 6.3 Results

Three dimensional reconstitution of the stand in the past allowed us to obtain longitudinal data for growth as a function of light on a large 25-years time interval. The sub-natural Queige stand was particularly well adapted for reconstitution because of low mortality and no-silvicultural operations since 1977. We minimized uncertainty on light and growth variables using individual allometries to compute intercepted light and precise core analysis for individual growth. We obtained a rapid convergence for parameters as models were linearized with conjugated priors. Hierarchical models led to a subtle decomposition of variability, with a differentiation between individual, intra-individual, inter-annual and residual variability.

### 6.3.1 A high dimensional trophic niche

#### 6.3.1.1 A trophic niche differentiation between species

We observed a niche differentiation between *A. alba* and *P. abies*, in agreement with the autecology of the species given that *A. alba* is considered to be the relative shade-tolerant species compared to *P. abies*. *A. alba* had a higher growth than *P. abies* for low levels of light ( $< 110\ 000\ \text{GJ}\cdot\text{an}^{-1}$ ) whereas it had a lower growth than *P. abies* for high levels of light ( $> 110\ 000\ \text{GJ}\cdot\text{an}^{-1}$ ) (Fig. 6.1).

#### 6.3.1.2 A large individual variability of the species trophic niche

Individual variability needed to be estimated on large time interval otherwise estimation was biased (Fig. 6.8 in Appendices). Figure S4 showed that estimated individual effects depended on the time interval chosen and on the number of years taken into account. Indeed, when estimated on a short time interval, individual effect was confounded with a transient individual state which was changing with time. Bias was small when growth on selected time interval was relevant of the mean growth for the individual tree and bias was large when growth on selected time interval was far from the mean growth for the individual tree. This bias led to changes in individual variability estimation depending on the selected time-interval (Fig. 6.8 in Appendices). Bias was greater on time-intervals going from 1977 to 1985 with significant higher individual variability  $V_b$  compared to individual variability on a 25-years time interval. The increase of individual variability may be explained by external disturbances not taken into account in the model such as the relevant drought which occurred in 1976 and which may have affected trees differently for each individual. The bias in estimating individual variability on short time-intervals led to biased posterior predictive distribution for growth (Fig. 6.8 in Appendices). There was a significant overlap of species niche when we took into account individual variability (Fig. 6.1). Nevertheless, a lot of variability remained unstructured (Fig. 6.2).

### 6.3.1.3 A large intra-individual variability with a significant growth memory process

The RITES+AR model appeared to be significantly better than the RITES model for both species as DIC differences were strongly superior to 15 (Tab. 6.2). Intra-individual variability was significant and accounted for a large part of the variability in the growth-light process (Tab. 6.1 and Fig. 6.2). Intra-individual variability was even larger than inter-annual variability (Tab. 6.1). Predicted values for RITES+AR model were much closer to the observations than for the RITES model (Fig. 6.2). The RITES+AR model led to low residual variance compared to RITES model (Tab. 6.1) suggesting that we achieved to structure a major part of the variability existing in the growth-light process. The RITES+AR model implied a memory process for growth as growth at year  $t + 1$  had a higher probability of being close to growth at year  $t$ . The memory process was different from a random noise : it was well visible on data and correctly represented in predictions (Fig. 6.2) and in simulations (Fig. 6.3). The transient states for growth could last several years (Fig. 6.3). The RITES+AR model led to more realistic simulations than the niche model. It included the particular cases and the variability observed in nature while including species difference and process-level variation. Whereas it included a lot of stochasticity, it led to different simulations patterns than the neutral process (Fig. 6.3).

### 6.3.2 Process-level variations as equalizing forces

With the simple niche model, species hierarchy was always respected : basal area increment was significantly higher for *A. alba* than for *P. abies* for a low level of light (Fig. 6.1, Fig. 6.3 and Fig. 6.4).

The RITES model, including only inter-annual variability, changed species hierarchy in 28 cases out of 2500 (Fig. 6.3 and Fig. 6.4). Inter-annual variability had a weak equalizing effect as  $V_\lambda$  was low in our data-set (Tab. 6.1). Nevertheless, in other contexts, inter-annual variability has the potential to change strongly species hierarchy. Moreover, inter-annual variability has to be taken into account in interaction with individual variability. In this case, it allows changes in hierarchy between individuals as inter-individual mean differences may be smaller than inter-specific mean differences (see RITES model in Fig. 6.3).

Individual variability in the growth process blurred inter-specific differences as we obtained an overlap of the two species confidence envelopes at 95% when including individual variability in the growth predictive posterior distribution (Fig. 6.1). Locally, a *P. abies* tree can have a more important mean growth than an *A. alba* tree for a low level of light (Fig. 6.3). The hierarchy for growth between *P. abies* and *A. alba* was inverted in 965 cases out of 2,500 when considering individual variability (Fig. 6.4).

The autoregressive process participated highly in equalizing species fitness for the growth-light process. The hierarchy was inverted in 850 cases out of 2,500 for the AR models (Fig. 6.4). Sporadically in time, a *P. abies* tree can have a higher growth at low light than an *A. alba* tree due to intra-individual variability (Fig. 6.3).

The stochastic niche model implied a change of hierarchy in 974 cases out of 2,500. Species differences cannot be entirely blurred by stochasticity and 974 seemed to constitute a maximum mean number of cases for which species hierarchy can be inverted due to stochasticity (Fig. 6.4).

With the RITES+AR model, which included all process-level variations, this maximal mean number was approached since species hierarchy was inverted for 952 cases out of 2,500 (Fig. 6.4). For some simulations representing extreme cases, *P. abies* grew better than *A. alba* for a number of cases superior to 1,250, so that the competitive advantage of *A. alba* at low light was entirely blurred by the spatio-temporal variability of the trophic niche. Structuring spatio-temporal variability shifted the niche model toward what would be expected with a Neutral model for which species have equivalent fitness : *P. abies* was superior to *A. alba* for half of the occurrences (1,251 out of 2,500) (Fig. 6.4). Nevertheless, growth-light patterns for the community was highly different between the RITES+AR and the Neutral model as the RITES+AR integrated a structured variability through inter-annual, individual and intra-individual variability (Fig. 6.3).

## 6.4 Discussion

### 6.4.1 Intra-individual variability as a process-level variation

The RITES+AR model was better than the RITES model to fit growth data in function of light demonstrating that intra-individual variability was a significant process-level variation that must be taken into account to represent niche high-dimensionality. RITES+AR process is different from unstructured stochastic processes which have been proposed to fill the gap between niche and neutral theory (Tilman, 2004; Gravel et al., 2006) : it quantifies intra-individual variability in the growth process from one year to another including a memory effect :  $V_\delta$  is inferred from data and the potential growth of year  $t + 1$  has a higher probability to be close to the potential growth of year  $t$  due to model specification. Change in potential growth can last several years having potential impact on growth-related processes such as mortality (Kobe et al., 1995) and fecundity which drive community dynamics. We don't precisely know which factors enter in the potential growth intra-individual variability as we didn't include fixed explicit effects reflecting such process in the model. They can be any factor, unmeasured and immeasurable (Clark, 2003a), leading to an individual gain or loss of vigor. Nevertheless, a lot of information coming from data has entered the model : we know the relative importance of intra-individual variability compared to species difference, individual variability and inter-annual variability (see  $V_b^{(2)}$ ,  $V_\lambda^{(2)}$ ,  $V_\delta^{(2)}$  and  $A^{(2)}$ ,  $\beta^{(2)}$  for each species) and this variability is structured in space and time through hierarchical model specification (Clark, 2005, 2007). Clark et al. (2003b, 2004b) previously estimated RITES for growth and fecundity processes on rather short time intervals (3 years for saplings growth and up to 11 years for fecundity). Short time intervals lead to a biased estimation of individual variability as individual effects can be confounded with transient states determining intra-individual variability (Fig. 6.8 in Appendices). Including intra-individual variability leads to a complete niche structuring in space and time which extend the work of Clark et al. (2007) with the RITES approach. This supplementary process level variation may lead to more realistic simulations and a better understanding of ecological patterns.

### 6.4.2 Process-level variation and equalizing mechanisms

Our low-dimensional analysis of the trophic niche led to the result that coexisting species had significant different mean fitness for growth-light process. To have an overview of the processes and to understand complex dynamics we need to think to high-dimensional coexistence (Hutchinson, 1957; Clark et al., 2007). But low-dimensional studies must not be underestimated as all niche dimensions are not equivalent for species coexistence. Processes are organized in a hierarchy in the sense that some are key-processes for species coexistence, others are of second importance. Competition for light is one of these key processes in forest (Rees et al., 2001) : the successional-niche (trade-off between rapid growth when light is abundant vs. high seedling survival when resource is scarce) conveniently explain numerous succession dynamics in the absence of perturbations and coexistence for

intermediate perturbations (Pacala et al., 1996; Connell and Slatyer, 1977). Niche differentiation, and complementarities through trade-off, even on a small number of key axis, act as strong stabilizing mechanisms (Rees et al., 2001; Wright, 2002; Chesson, 2000b; Adler et al., 2007) which play a role in the rapid return of a community to its initial composition after a perturbation (Clark and McLachnan, 2003) without intervention of processes at the meta-community level.

In our analysis, we extended the structuring of the niche including intra-individual variability for the growth-light process. We demonstrated that process-level variations, which were included in the model through Random Individual and Temporal EffectS (RITES) and intra-individual effects, tended to equalize fitness between species and individuals for the growth-light process.

Clark et al. (2007) argued that stability in plant communities depends on high dimensional trade-offs which are summarized in the Random Individual and Temporal EffectS (RITES). They suggested that the niche overlap between species was the result of observing the growth process on one axis of the niche (the light gradient) whereas in reality, it is the consequence of multiple factors (see Tokeshi (1999) p. 153 for a graphical explanation). RITES represent highdimensional variations which result from many unmeasured and immeasurable factors (Clark et al., 2003b). As we increase our knowledge of the process, including fixed effects for several covariates, tradeoffs can emerge. This approach takes its origin in the niche theory (Hutchinson, 1957).

When considering these aspects of the RITES, we understand that they contribute to community stability : species are packed in a high-dimensional space. RITES provide new perspective to understand how species interactions are stabilized with mechanisms more general than traditional trade-offs such as the colonisation-competition trade-off (Rees et al., 2001). Nevertheless, these conclusions imply to see species as having fixed needs and characteristics in space and time. This view corresponds to mean coordinates for each species on all the axis of the niche. This was not the original view of Hutchinson (Hutchinson, 1957) which considered that in a  $n$ -dimensional space, the repartition of all the individuals in space determine the species niche. What RITES and intra-individual variability also represent are changes in species traits in space and time. Individuals are genetically different which implies variability of species traits in space. Individual genetic characteristics interact with external environmental factors to determine individual fitness (Aarssen, 1992). The individual fitness is changing with time depending on the legacy of events due to endogenous physiological changes or external environmental factors. This implies species traits to change with time. As species traits are changing in space and time, there may be a niche overlap between species in a  $n$ -dimensional space which tends to equalize species and individual fitness.

Chesson (2000b); Adler et al. (2007); Lichstein et al. (2007) underline that it is the balance between fitness inequality and stabilizing, niche-based processes in low and high dimensions that determined coexistence. Equalizing mechanisms, structured spatially and temporally, combined with trade-offs to promote coexistence (Clark et al., 2007; Lichstein et al., 2007; Courbaud et al., in review). Both type of mechanisms as to be taken into account in simulations. Nevertheless, in simulations, process-level variations only act as



equalizing mechanisms because individual and temporal effects are random. If no covariance for individual or temporal effects between processes is included in the model (such as growth coupled to fecundity or mortality), there won't be any stabilizing mechanisms in the simulations. For simulation perspectives, this implies to integrate in the model adequate processes and factors which are supposed to drive and stabilize community dynamics (Pacala et al., 1996). Interactions between a reduced number of ecological processes can lead to numerous emerging stabilizing trade-offs (Pacala et al., 1996). The residual variability must be structured and quantified in simulations to take into account equalizing mechanisms and to obtain realistic patterns in simulations which make the most of available ecological data and knowledge.

## 6.5 Acknowledgments

Grateful thanks are due to Eric Mermin and Pascal Tardif (Grenoble Cemagref) for field work and cores analysis, to Sylvie-Gourlet (CIRAD Montpellier) for comments on previous versions of the manuscript, to Eric Maldonado (Grenoble Cemagref) for help on the JAVA code used for the light computation. This work was supported by the Grenoble Cemagref, the French National Forest Office and by the French Ministry of Agriculture and Fisheries.

## 6.6 Tables

<i>A. alba</i>				
Param	RITES		RITES+AR	
	mean	sd	mean	sd
$A$	-2.018	0.202	-1.621	0.369
$\beta$	0.416	0.019	0.380	0.037
$\rho$	–	–	0.946	0.008
$V_\beta$	0.363	0.065	0.808	0.153
$V_\lambda$	0.034	0.011	0.007	0.003
$V_\delta$	–	–	0.051	0.004
$V_\varepsilon$	0.170	0.006	0.005	0.002

<i>P. abies</i>				
Param	RITES		RITES+AR	
	mean	sd	mean	sd
$A$	-3.965	0.425	-3.005	0.417
$\beta$	0.588	0.038	0.499	0.038
$\rho$	–	–	0.499	0.038
$V_\beta$	0.360	0.059	0.469	0.087
$V_\lambda$	0.011	0.004	0.010	0.004
$V_\delta$	–	–	0.045	0.003
$V_\varepsilon$	0.162	0.005	0.024	0.002

TAB. 6.1: **Parameters estimates.** For each parameter of the RITES and the RITES+AR model, we computed the mean and standard deviation of the conditional posterior distribution. Individual variability  $V_b$  is large compared to inter-annual variability  $V_\lambda$  and residual variability  $V_\varepsilon$ . Including intra-individual variability  $V_\delta$  in the RITES+AR model led to a strong decrease of residual variability.

<i>A. alba</i>				
Model	Deviance mean	pD	DIC	R2
RITES	2047.74	99.63	2147.37	0.876
RITES+AR	-4979.26	1888.06	-3091.20	0.997

<i>P. abies</i>				
Model	Deviance mean	pD	DIC	R2
RITES	2162.09	105.18	2267.27	0.862
RITES+AR	-1926.71	1258.91	-667.80	0.980

TAB. 6.2: **RITES and RITES+AR growth model comparison.** The growth RITES+AR model was significantly better than the RITES model as DIC difference was strongly superior to 15. The R-square was taken as a rough index to estimate the percentage of explained variability by each model. The RITES+AR model led to an almost complete decomposition of variability through inter-annual, individual and intra-individual variability.

## 6.7 Figures

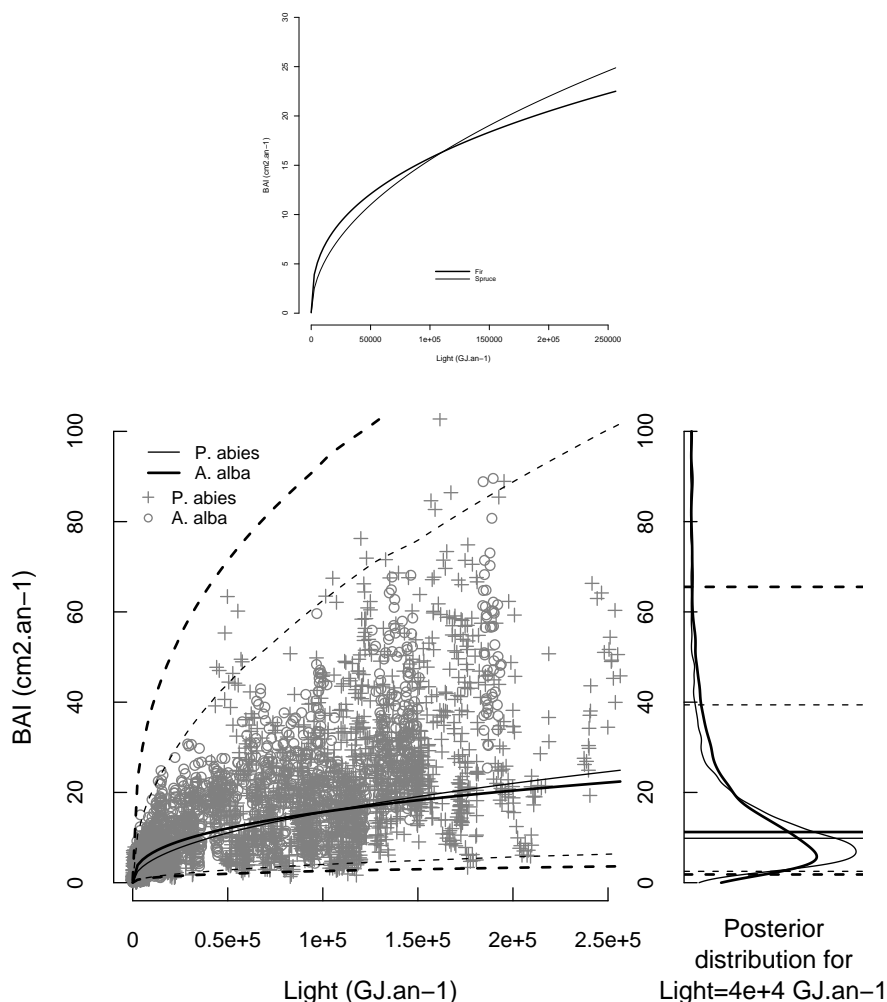


FIG. 6.1: **Species trophic niche differentiation and individual variability.** On the upper graph, we represented the growth mean predictive posterior distribution for *Picea abies* and *Abies alba* (plain lines) with 95% credible intervals (dashed lines). Growth was expressed as the basal area increment (BAI  $\text{cm}^2.\text{an}^{-1}$ ). The relative late-successional shade-tolerant species *A. alba* had a higher growth than *P. abies* for low levels of light ( $<110\,000\text{ GJ}.\text{an}^{-1}$ ). The lower graph show broad overlap of the two species confidence envelopes at 95% for growth predictive posterior distribution including individual variability  $V_b$  (see equations in materials and methods).

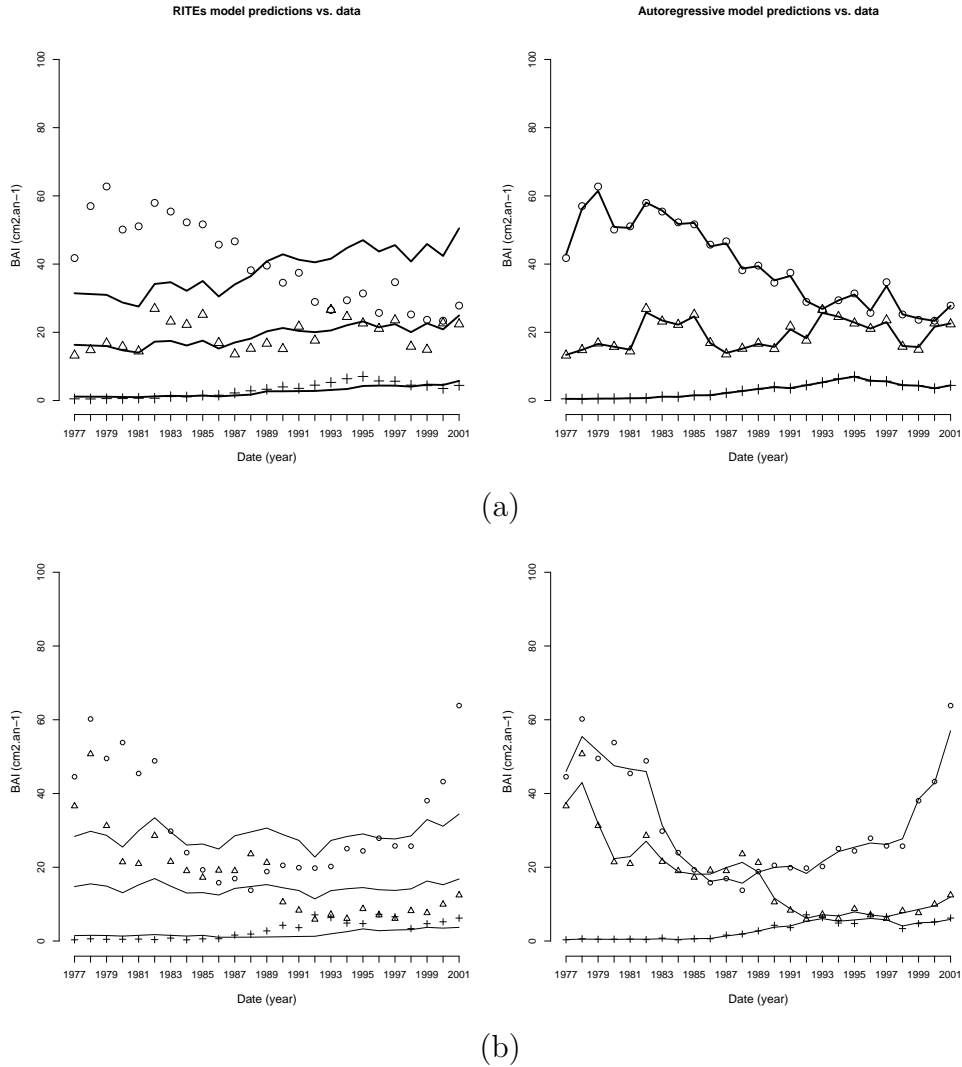


FIG. 6.2: **Predictions against data for RITES and RITES+AR models.** For the two species (*A. alba* on graphic (a) and *P. abies* on graphic (b)), we plotted growth data of three sample trees with high (circle), medium (triangle) and low (cross) mean growth on the 25 dates. On the left part, we plotted data against growth predictions of the RITES model including estimated inter-annual effect  $\lambda_t$  and individual effect  $b_i$  (see equations in materials and methods). A large residual error was observed between data and predictions. On the right part, we plotted data against growth predictions of the RITES+AR model including estimated inter-annual effect  $\lambda_t$ , individual effect  $b_{i0}$  and intra-individual effect  $b_{it}$ . A small residual error was observed between data and predictions.

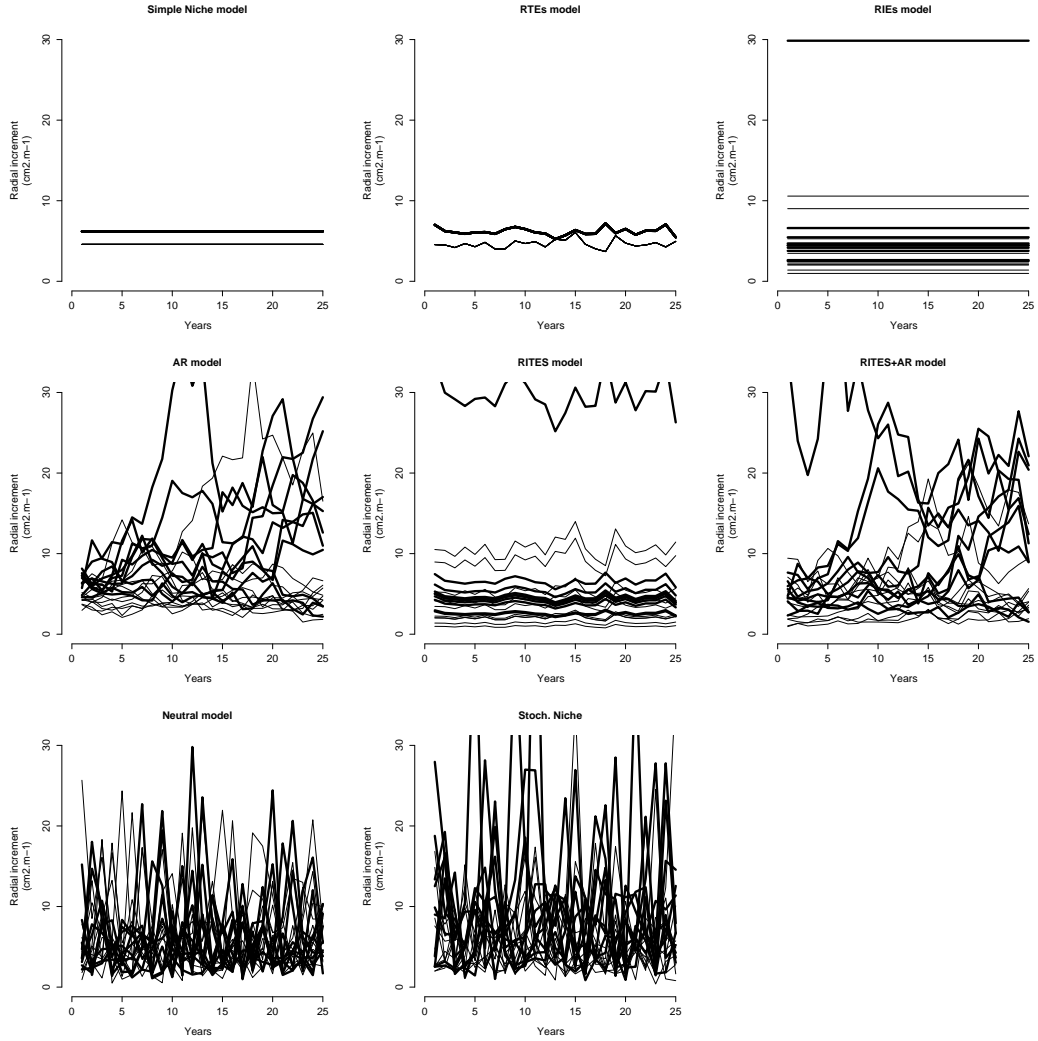


FIG. 6.3: **Growth simulations for 8 models including process variability in different ways.** For a fixed low level of light (first quantile =  $8,657 \text{ GJ.an}^{-1}$ ), we simulated the growth of ten trees for each species (*P. abies* in bold lines and *A. alba* in thin lines) on 25 dates using the 8 models. The simple niche model included no process-level variations. RTES model included interannual variability  $V_\lambda$  (see equations in materials and methods). RIES model included individual variability  $V_b$ . AR model included intra-individual variability  $V_\delta$ . RITES model included both interannual and individual variability. RITES+AR model included interannual, individual and intra-individual variability. Neutral model simulations considered equivalent fitness between species and individuals with a stochastic growth process without process-level variations. The stochastic niche model considered mean differences between species and an additional purely stochastic process.

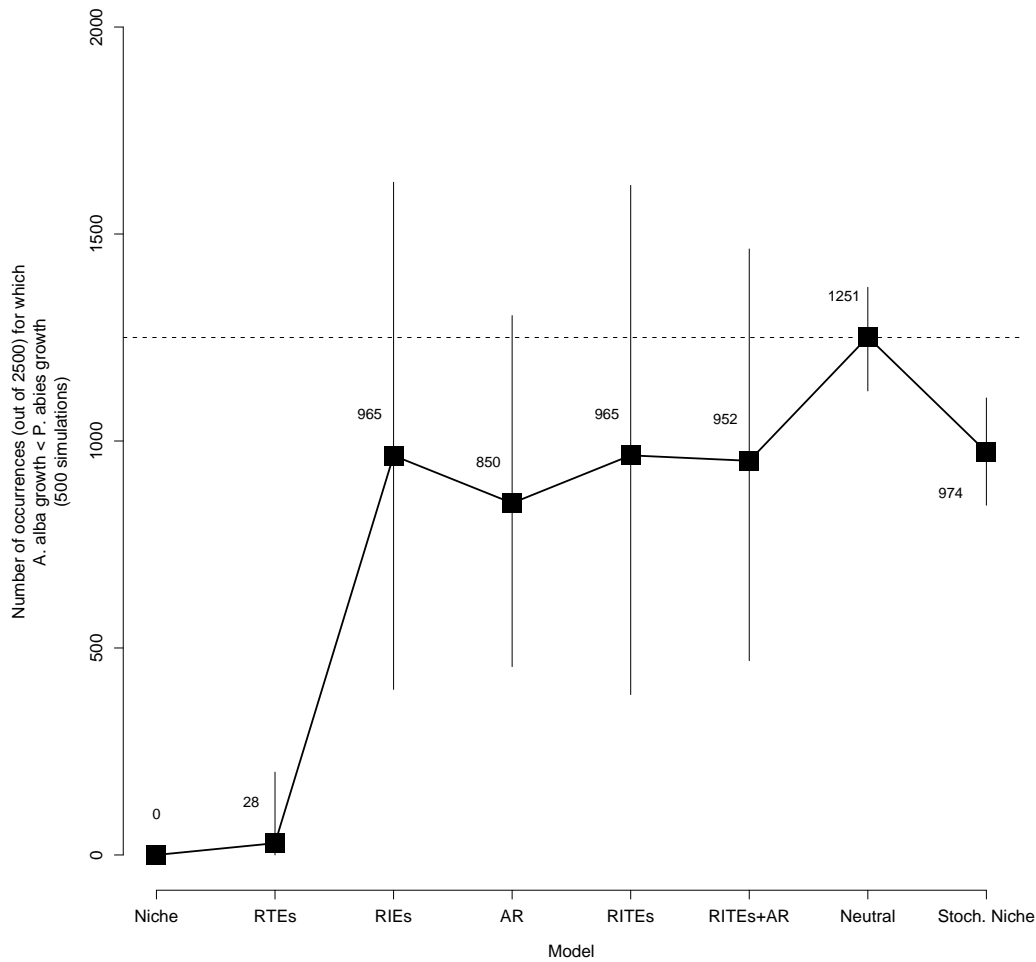


FIG. 6.4: **Spatio-temporal variability of the trophic niche and species fitness.** For a fixed low level of light (first quantile =  $8,657 \text{ GJ}\cdot\text{an}^{-1}$ ), we simulated the growth of ten trees for each species on 25 dates using 8 models including process variability in different ways. For each model, we computed the number of occurrences for which a *P. abies* tree had a superior growth than a *A. alba* tree (black squares). For each model, we made 500 simulations and plotted the 95% confidence envelopes (black lines). The horizontal dashed line marked the equality between *P. abies* and *A. alba* (1,250 occurrences out of a total of 2,500). Spatio-temporal variability of the trophic niche modulated significant species differences and brought the community dynamics closer to the behavior of a neutral system.



## 6.8 Appendices

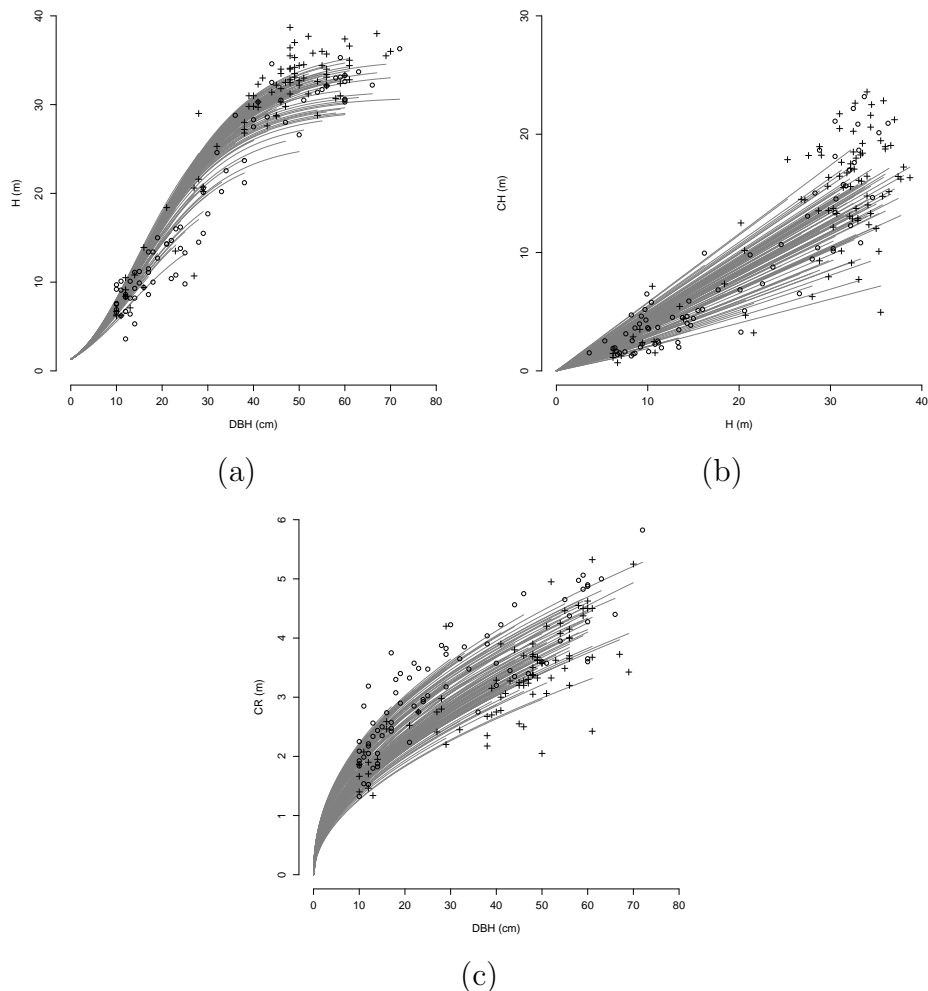


FIG. 6.5: **Individual allometries on the Queige stand.** (a) height-DBH, (b) crown height-height, (c) crown radius-DBH. Dendrometric data for trees on the Queige stand with DBH > 10 cm are represented with black dot (for *Abies alba*) and black cross (for *Picea abies*) for the year 2002. Individual allometries for each tree are represented with grey curves. We retained a Gompertz function to describe the height-DBH relation :  $H = K \exp(-\log(K/1.3) \exp(-rDBH))$ . A linear function was selected for the crown height-height relation (with the constraint that  $CH < H$ ) :  $CH = (1/(1 + K))H$  and a power function was selected for the crown radius-DBH relation :  $CR = KDBH^b$ . Functions parameters were estimated independently for each species. Bayesian hierarchical model for allometries included measurement error process and allometric process variability through individual random effect.

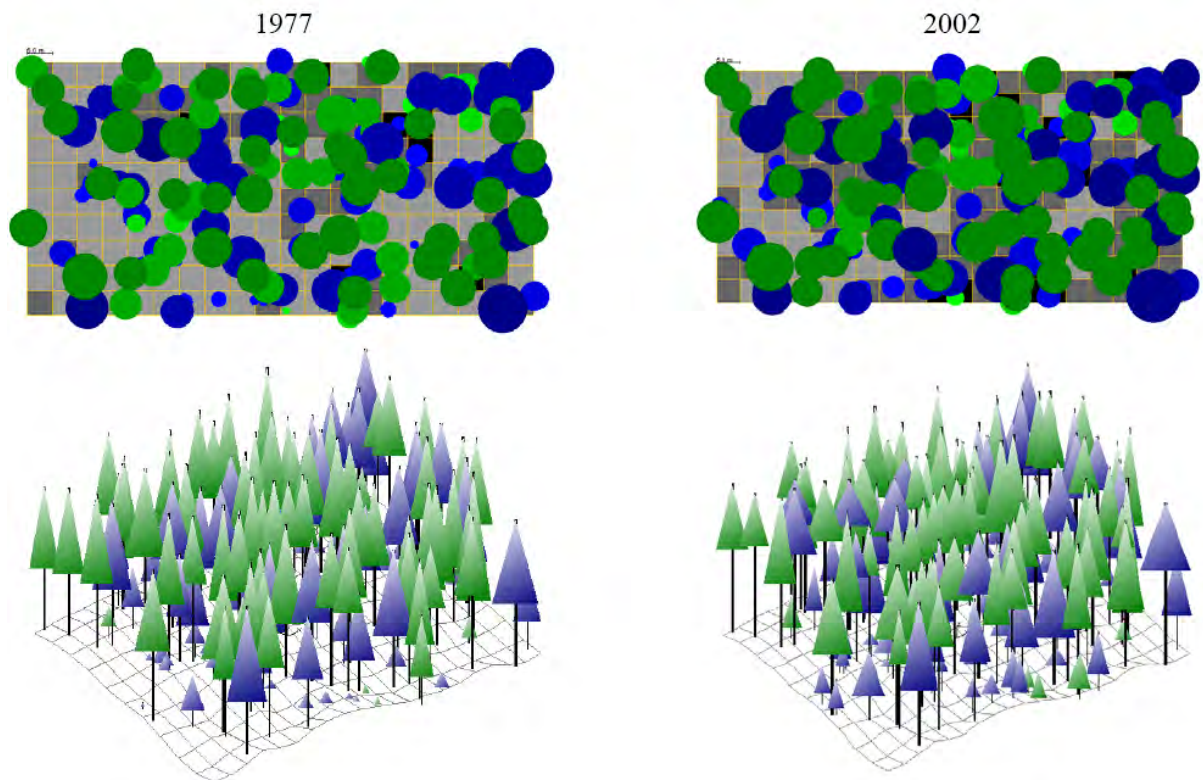


FIG. 6.6: **Three-dimension representation of the Queige stand in 1977 and 2002.** We used Samsara software (Courbaud et al., 2003) to represent tree crowns in three dimensions. *Abies alba* are represented as blue trees and *Picea abies* are in green. Upper graphics show a two-dimension representation of the stand with circle size proportional to stem diameter at breast height (DBH=1.30m).

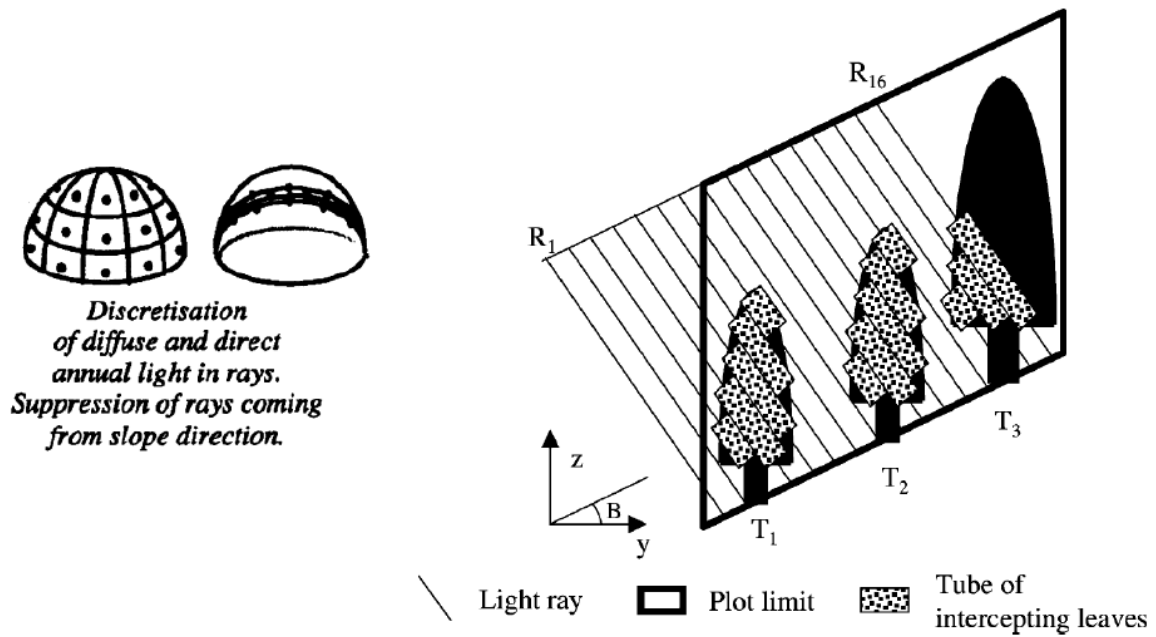
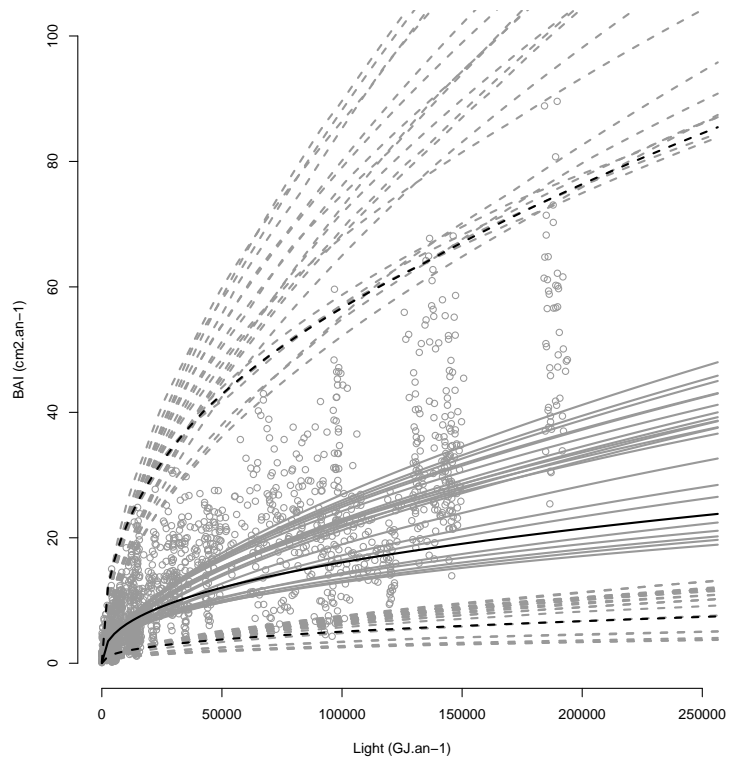
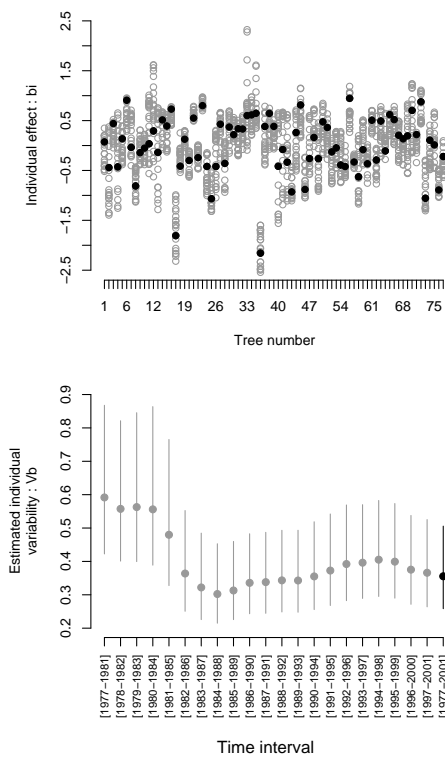
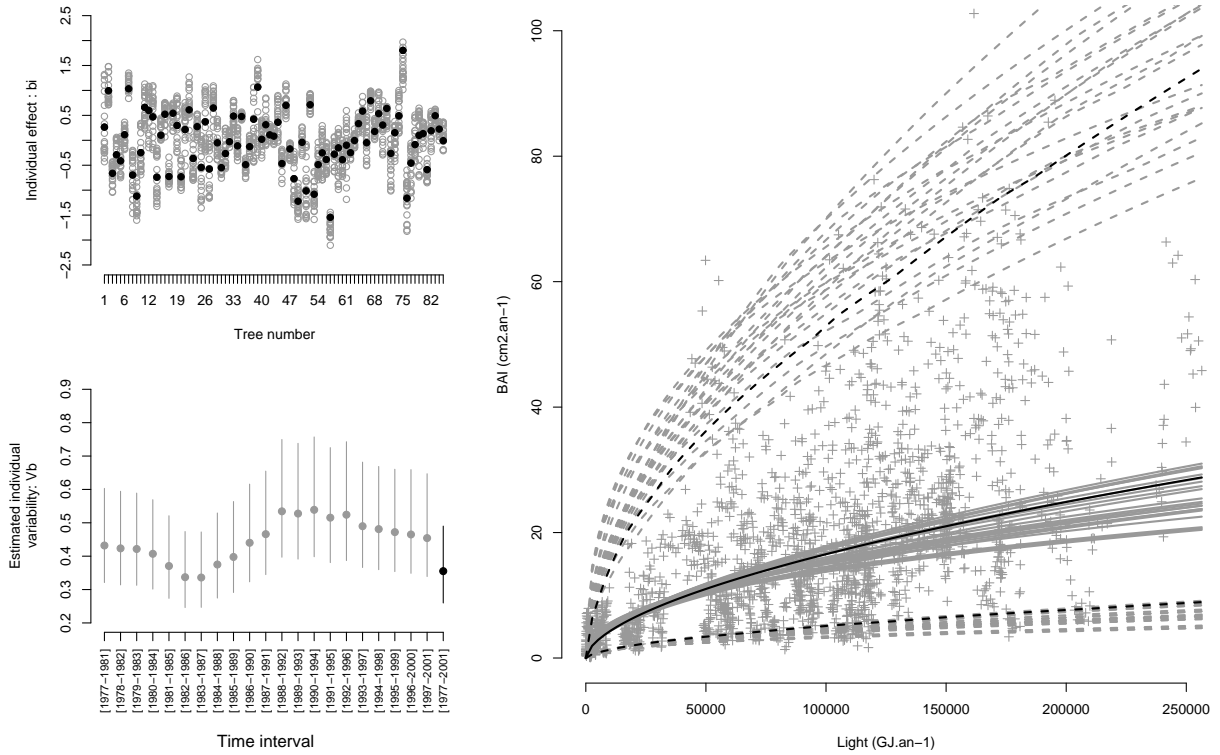


FIG. 6.7: **Radiation transmission model and intercepted light computation.** We used Samsara radiation transmission model (Courbaud et al., 2003) to compute intercepted light by each tree at the 25 dates in the past. Here we represented a cross-section of the stand in the  $y/z$  plane. The slope of the ground surface,  $B$ , is maximal in this plane.  $R_1$  to  $R_{16}$  represent parallel rays aiming at ground cell centers. They are intercepted on their way by the crowns of trees  $T_1$  to  $T_3$ . Rays are synthesized as lines, but tubes of intercepting leaves are drawn to emphasize the fact that a cross-section corresponding to cell size can be associated with each ray. Total intercepted light energy by each tree was calculated by adding up the energy intercepted from different rays.



(a)



(b)

FIG. 6.8: **Bias in estimating individual effects on a short time period.** (a) For *Abies alba*, (b) for *Picea abies*. Graphics on the upper-left side represent individual effects  $b_i$  (see equations in materials and methods) for each tree, with estimations on 21 5-years intervals : from [1977 – 1981] to [1997 – 2001] (in grey) and estimation on a 25-years time interval : [1977 – 2001] (in black). Graphics on the lower-left side represent individual variability  $V_b$ , with estimations on the 5-years intervals (in grey) and estimation on a 25-years interval (in black). Graphics on the right represent corresponding growth predictive posterior distributions.

---

### Effects of light and dispersal on the recruitment limitation of *Abies alba* and *Picea abies* in the Western Alps.

---

(In preparation for *Ecological Modelling*)

Ghislain Vieilledent<sup>\*,1,2</sup>      Benoît Courbaud<sup>1</sup>

Georges Kunstler<sup>1</sup>      and      Jean-François Dhôte<sup>3,4</sup>

[\*] **Corresponding author** : \E-mail : ghislain.vieilledent@cemagref.fr

\Phone : 00.33.4.76.76.27.62 \Fax : 00.33.4.76.51.38.03

[1] **Cemagref**–Mountain Ecosystems Research Unit, 2 rue de la Papeterie, BP 76, F–38402 Saint-Martin-d’Hères cedex, France

[2] **AgroParisTech**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[3] **INRA**–UMR1092, Laboratoire d’Etude des Ressources Forêt Bois, 14 rue Girardet, F–54000 Nancy, France

[4] **ONF**–Département Recherche, Boulevard de Constance, F–77300 Fontainebleau, France

*“The sampling effort needed to characterize [...] the role of recruitment limitation [...] is beyond most studies now in the literature. Although more extensive sampling is clearly needed to estimate demography associated with recruitment, the solution is not simply one of impossibly large and long-term experiments. Indeed, creative approaches that minimize time-consuming field work are preferred. Insights gained from models that adopt simplistic views demonstrate the value of pushing forward in the absence of ideal data sets.”* [Clark et al. \(1999\)](#)

## Abstract :

Recruitment is a key process determining forest dynamics and succession. In forest community, it is commonly admitted that recruitment limitation of late-successional species participate in a colonization-competition trade-off leading to persistence of relative early-successional species. Recruitment limitation can be attributed to fecundity, dispersal or habitat suitability.

Modelling recruitment process is a difficult task as (i) location and number of seeds, seedlings or saplings need to be linked to adult trees distribution (ii) seedling and sapling counts present excesses of zeros, (iii) the recruitment process is highly variable over time.

In the Alps, *A. alba* and *P. abies* coexist spontaneously at the mountain-belt elevation (800-1800 m) and *A. alba* is considered as the relative late-successional species. To test for the recruitment limitation of *A. alba* and to highlight if recruitment limitation was due to fecundity, dispersal or habitat suitability, we developed a creative statistical approach including inverse modelling, zero-inflated distribution and inter-annual variability in a hierarchical Bayesian framework. We demonstrated that in the old-growth forests which composed our data-set, recruitment limitation of *A. alba* was not due to dispersal limitation. Recruitment limitation was due first to habitat unsuitability defined by light conditions in the gaps (*A. alba* having a lower probability of recruitment than *P. abies* on cells with more than 20% of relative light) and second to the high inter-annual variability of the potential of recruits associated to a highly variable fecundity and seedling establishment.

**Keywords :** *Abies alba*, Alps, coexistence, colonization-competition trade-off, dispersal kernel, forest dynamics models, hierarchical Bayes, *Picea abies*, recruitment model, successional niche, zero-inflated poisson.

## 7.1 Introduction

Recruitment is important for forest dynamics and succession (Ribbens et al., 1994). It involves many stages of tree life-cycle from seeds to seedlings, saplings and adult trees and many demographic processes such as fecundity, dispersal, growth and mortality (Clark et al., 1999). In forest, populations are recruitment limited. Recruitment limitation can be due both to low and uncertain seed supply associated to trees fecundity and dispersal or to low and uncertain seedling establishment associated to habitat suitability (Clark et al., 1999). It can explain abundance, absence or rarity of the species in the community (Streng et al., 1989; Ribbens et al., 1994). Recruitment limitation participates in species coexistence through the colonization-competition trade-off (Tilman, 1994; Rees et al., 2001). It can limit the abundance of species which are the most competitive in the adult stage, giving opportunities to less competitive species, which are less recruitment-limited, to persist. Recruitment is highly variable in space and time (Clark et al., 2004b; Sagnard et al., 2007). Species-specific response to temporal variation can produce high fluctuation in seeds dispersal and seedlings establishment limiting competitive exclusion and facilitating species coexistence (Warner and Chesson, 1985).

Quantifying recruitment limitation requires appropriate statistical methods. Ones need to link the size and distribution of adult trees with the number and distribution of recruits. Under closed canopy, a first difficulty is that seed shadows of conspecific adults overlap and that identification of the mother trees need genetic analysis (Lian et al., 2008). In these cases, inverse modelling permits statistical estimates of seed shadows (Ribbens et al., 1994). Inverse modelling assumes that each recruit or seed can potentially come from all conspecific adult trees with a probability depending on their distance and size. A second difficulty when estimating seedling establishment is the excess of zeros in seedling counts associated to habitat unsuitability (Rathbun and Fei, 2006) which imply using appropriate distributions such as zero-inflated distributions (Martin et al., 2005; Rathbun and Fei, 2006). A third difficulty is that recruitment temporal variability needs to be taken into account through inter-annual random effects which imply the use of advanced statistical methods such as hierarchical Bayes (Clark et al., 2004b; Clark, 2005; Ghosh et al., 2006; Lian et al., 2008). As far as we know, no study have combined inverse modelling, zero-inflated distributions and inter-annual random effects into a hierarchical Bayesian approach with the objective of testing for recruitment limitation in forest.

In mountain forests of Northern Europe, *Abies alba* Mill. (Silver Fir) and *Picea abies* (L.) Karst. (Norway Spruce) coexist spontaneously at the mountain-belt elevation (800-1800m). *A. alba* is considered to be the relative shade-intolerant late-successional species and *P. abies* the relative shade-tolerant early-successional species (Schütz, 1969; Wasser and Frehner, 1996; Gauquelin and Courbaud, 2006). Early-successional species typically have a series of correlated traits for seeds dispersal and seedlings establishment, including high fecundity, long dispersal and rapid growth when resources (typically light) are abundant while late-successional species have the opposite traits including low fecundity, short dispersal and an ability to grow and survive when resources are scarce (Rees et al., 2001; Uriarte et al., 2005). Nevertheless, few scientific studies compared recruitment limitation



due to dispersal and resource availability for *A. alba* and *P. abies* (but see (Grassi and Bagnaresi, 2001; Grassi et al., 2004) for comparison of regeneration along a light gradient) whereas mixed stands of the two species are of high economical and ecological interest in the Northern Europe (Gauquelin and Courbaud, 2006).

Our objective was to accurately model the recruitment process of *A. alba* and *P. abies* combining inverse modelling approach, zero-inflated distribution for recruits counts and inter-annual random effects in a hierarchical Bayesian framework. While modeling recruitment, we tested the following three hypothesis : as *A. alba* was supposed to be the relative late-successional species, we assumed that it was recruitment limited by a shorter dispersal (first hypothesis), a greater ability to grow and survive at low light (second hypothesis), a lower potential of recruits even if high inter-annual variability (third hypothesis). To test these three hypothesis, we counted the number of recruits of the two species which have passed 1.30 m height during the last 10 years using growth segments. Recruit counts were done on three pure and mixed stands of the French Northern Alps. Plots were divided into  $2.5 \times 2.5$  m cells. The number of recruits appearing on each cell during the year was associated to the distribution of conspecific adult trees around the cell and to the amount of light arriving on each cell. The relative light on each cell was obtained using a light transmission model (Courbaud et al., 2003).

## 7.2 Materials and methods

### 7.2.1 Field data

#### 7.2.1.1 Recruit count

Field work took place during the end summer of the year 2006, after the vegetative period, on three plots of the French Western Alps. The Premol and the Queige plots were mixed uneven-aged *A. alba* and *P. abies* stands and the Sainte-Foy plot was a monospecific uneven-aged *P. abies* stand. Stands were sub-natural with no silvicultural operations since at least 15 years. There was no *P. abies* regeneration on the Premol site due probably to other factors than light or dispersal such as climate or biotic interactions (competition with *Fagus sylvatica* or grazing). Therefore, we selected the Premol and the Queige plots for modeling *A. alba* recruitment from light and dispersal and the Queige and Sainte-Foy plots for *P. abies*. Plots have an area going from 0.25 to 0.80 ha. They are located at the mountain-belt elevation (800–1800 m). Precise characteristics of each plot (area, geographical coordinates, elevation, orientation, slope, composition, etc.) are presented in Tab. 7.2 in Appendix 1. In the central zone delimited by a distance of 10 m from the edge of each plot, we mapped all saplings of *P. abies* and *A. alba* which had passed 1.30 m height during the last 10 years, from 1997 to 2006. Recruitment of saplings of 1.30 m height is worth quantifying. At this height, saplings acquire a DBH and can enter in most forest dynamics models as DBH is a common explicative variable for allometries, for growth and for mortality processes. We identified the year of recruitment counting annual growth segments between two nodes on the sapling stem. We assume one growth segment by year as *P. abies* and *A. alba* are not known as polycyclic species in mountainous regions. Each plot was divided into  $2.5 \times 2.5$  m cells and a number of recruits was associated to each cell for each of the 10 last years.

#### 7.2.1.2 Adult trees

On each plot, we mapped all adult trees having DBH superior to 10 cm. We measured DBH, height, crown height and crown radius of all adult trees. Crown height was defined as the mean of the distances from the ground to the basal living branches of the crown in four directions : upslope, downslope, left and right. Crown radius was defined as the mean of the lengths of the longest branches of the crown in these four directions. DBH was measured using a metric diameter tape. Tree height and crown height were measured with a Vertex III. Crown radius was measured using a metric tape. Location of conspecific adult trees and recruits on each plot is available on Fig. 7.6 in Appendix 2. Mean crown radius, mean crown height and height were used to reconstitute the crown in three dimensions assuming a conic shape. Three-dimensional stand reconstitution was used for light computation.

### 7.2.1.3 Light measurement

To compute the relative light (% of full light) arriving on each ground cell of each plot, we used an actualized version of the light transmission model developed by Courbaud et al. (2003). Light rays come from all directions of the sky and arrive at the center of each ground cells (Courbaud et al., 2003). Each time a ray touches a tree, it loses 80% of its energy (Courbaud et al., 2003; Groot, 2004). In the light model, crowns of two adjacent trees can overlap, so that a light ray coming through such crowns loses 80% of its energy twice. If a tree has a bigger crown than the population mean, it casts more shade on the ground as it intercepts more rays. Due to slow growth of trees, we assumed that variations of light regime on each cell could be neglected on the 10 years time-period. This assumption was confirmed by a reconstitution analysis on the Queige site based on tree cores and allometries (unpublished data). We then retained only one light measurement for each cell which corresponded to the light measurement for year 2006.

## 7.2.2 Recruitment model

### 7.2.2.1 Zero-Inflated Poisson model

We treated the two species independently. We considered the number of recruits  $R_{ijt}$  on cell  $i$  of plot  $j$  for year  $t$  as a random variable. Considering the distribution of  $R_{ijt}$  for both species (Fig. 7.7 in Appendix 3), we assumed that  $R_{ijt}$  followed a Zero-Inflated Poisson (ZIP) distribution. Zero-Inflated Poisson regression models have been developed to account for an excess of zeros in counts data (Lambert, 1992; Martin et al., 2005; Ghosh et al., 2006).  $R_{ijt}$  can be written as a combination of two random variables,  $R_{ijt} = R_{ijt}^* \times B_{ij}$ , with  $R_{ijt}^*$  following a Poisson distribution of parameter  $\lambda_{ijt}$  and  $B_{ij}$  following a Bernoulli distribution of parameter  $\theta_{ij}$ .

Denoting  $\mathbf{R}$  the vector of  $N$  independent observations  $R_{ijt}$ ,  $\boldsymbol{\theta}$  and  $\boldsymbol{\lambda}$  respectively the vector of  $\theta_{ij}$  and the vector of  $\lambda_{ijt}$ , the likelihood  $p(\mathbf{R}|\boldsymbol{\theta}, \boldsymbol{\lambda})$  can be written as :

$$p(\mathbf{R}|\boldsymbol{\theta}, \boldsymbol{\lambda}) = \prod_{ijt} p(R_{ijt}|\theta_{ij}, \lambda_{ijt})$$

$$p(\mathbf{R}|\boldsymbol{\theta}, \boldsymbol{\lambda}) = \prod_{ijt|R_{ijt}=0} [\theta_{ij} \exp(-\lambda_{ijt}) + (1 - \theta_{ij})] \prod_{ijt|R_{ijt}>0} [\theta_{ij} (\lambda_{ijt}^{R_{ijt}} \exp(-\lambda_{ijt})) / (R_{ijt}!)]$$
(7.1)

The mean number of saplings recruiting on cell  $i$  of plot  $j$  on year  $t$  was :

$$E(R_{ijt}) = \lambda_{ijt} \times \theta_{ij}$$
(7.2)

### 7.2.2.2 Dispersal model

Following [Lian et al. \(2008\)](#), we assumed that the mean  $\lambda_{ijt}$  of the Poisson process was determined by the seed shadow  $S_{ij}$  and by a potential of production of viable recruits  $\rho_{jt}$  which depended on the plot  $j$  and on the year  $t$  :

$$\lambda_{ijt} = S_{ij}\rho_{jt} \quad (7.3)$$

The potential of viable recruits (whose unit is  $\text{cm}^{-2}.\text{cell}^{-1}.\text{year}^{-1}$ ) was the result of the fecundity process, of the seeds establishment process and of the seedlings (young trees  $< 1.30$  m in height) survival process. It can be expressed in function of  $\alpha_j$ , a mean potential for plot  $j$  and of  $\delta_t$ , a random annual effect associated to year  $t$  :

$$\log(\rho_{jt}) = \alpha_j + \delta_t \text{ with } \delta_t \sim \text{Normal}(0, V_\delta) \quad (7.4)$$

We assumed that the seed shadows of each conspecific adult tree  $k$  of diameter  $D_k$ , located at distance  $r_{ik}$  from cell  $i$ , overlapped and participated in determining the number of recruits on cell  $i$ . Inverse modelling was used to estimate the seed shadow ([Ribbens et al., 1994](#); [Clark et al., 1999](#)). We considered the dispersal as isotropic and assumed that the dispersal kernel was described by the two-dimensional log-normal function ([Greene et al., 2004](#); [Dovčiak et al., 2008](#)) :

$$S_{ij} = \sum_k D_k^2 f(r_{ik}) \quad (7.5)$$

$$f(r_{ik}) = \left(1 / \left(sr_{ik}^2 \sqrt{8\pi^3}\right)\right) \exp\left(-(\log(r_{ik}/L))^2 / (2s^2)\right) \quad (7.6)$$

Familiarly, for the two-dimensional log-normal,  $L$  is the median distance travelled (in m) while  $s$  is the standard deviation of the logarithms of the distance travelled ([Greene et al., 2004](#)).

### 7.2.2.3 Habitat suitability

We assumed that the excess of zeros associated to the Bernoulli process was determined by the habitat unsuitability for saplings due to light conditions on the ground. We then expressed  $\theta_{ij}$  as a Gaussian function of light  $l_{ij}$  arriving on ground cell  $i$  of plot  $j$  :

$$\theta_{ij} = \left(1 / \left(\sigma \sqrt{2\pi}\right)\right) \exp\left(-\left(l_{ij} - \mu\right)^2 / \left(2\sigma^2\right)\right) \quad (7.7)$$

The optimum suitability was at  $l_{ij} = \mu$  and the width of suitable light conditions was defined by parameter  $\sigma$ .

#### 7.2.2.4 Hierarchical Bayes to estimate parameters

We adopted a hierarchical Bayesian framework which allowed us to use accumulated knowledge on dispersal and recruitment processes concerning *P. abies* and *A. alba*. A priori information entered the model through informative priors which strengthened information coming from our data (Clark, 2005, 2007). We had to estimate 7 different and highly correlated parameters with a relatively small data-set. Informative priors for tricky parameters helped to achieve convergence. We defined an uncertainty of 50% around the mean value for informative priors with normal distribution ( $2 \times \text{standard deviation} = (\text{mean} \times 50)/100$ ).

Szymura et al. (2007) demonstrated that for *A. alba* recruits, light conditions were optimal around 10% of relative light. The relative shade-tolerance of *A. alba* compared to *P. abies* has been previously observed (Schütz, 1969; Wasser and Frehner, 1996; Grassi and Bagnaresi, 2001; Stancioiu and O'Hara, 2006). Looking at the distribution of light arriving on ground cells (Fig. 7.8 in Appendix 4), we assumed that the optimum suitability was around 20% of light for *P. abies* saplings. We then used  $\mu \sim \text{Normal}(10, 10/4)$  as a prior for *A. alba* and  $\mu \sim \text{Normal}(20, 20/4)$  for *P. abies*.

Sagnard et al. (2007) and Dovčiak et al. (2008) found that median dispersal distances for *A. alba* and *P. abies* were about 15 m. Greene and Johnson (1993) demonstrated that for Pinaceae (family to which *A. alba* and *P. abies* belong), the samara equilibrium descent velocity was proportional to samara mass raised to the 1/6 power. Consequently, larger samaras were more poorly dispersed. *A. alba* has larger and heavier samaras than *P. abies* (Fig. 7.9 in Appendix 5), we then used  $L \sim \text{Normal}(15, 15/4)$  as a prior for *A. alba* and  $L \sim \text{Normal}(17.5, 17.5/4)$  for *P. abies*.

Following Dovčiak et al. (2008) for the estimation of  $s$  using a two dimensional log-normal dispersal kernel, we used  $s \sim \text{Normal}(1, 1/4)$  as a prior for both species. We used non informative priors for all other parameters :  $\alpha_j \sim \text{Normal}(0, 1.0 \times 10^6)$ ,  $V_\delta \sim \text{Uniform}(0, 0.5)$ ,  $\sigma \sim \text{Uniform}(0, 30)$ .

Conditional posterior for each parameter was obtained using a Gibbs sampler (Gelfand and Smith, 1990) available with the JAGS software (<http://www-fis.iarc.fr/~martyn/software/jags/>). The statistical model written in JAGS language is detailed in Fig. 7.10 in Appendix 6. We ran two Markov Chains Monte Carlo (MCMC) of 10000 iterations. The burn-in period was set to 5000 iterations and the thinning to 1/10. We then obtained 1000 estimations for each parameter. We checked chains convergence using the Gelman and Rubin statistic (Gelman et al., 2003). Model fitting was done on a Linux workstation with 4 Go of RAM and a bi-processor Intel EMT64 of 3.2 GHz. Computation lasted 42 hours and 45 minutes for *A. alba* model and 20 hours and 43 minutes for *P. abies* model.

## 7.3 Results

### 7.3.1 Light conditions for the recruitment of *A. alba* and *P. abies* saplings

Light conditions suitability was determined by parameter  $\mu$ , which indicated the optimal light conditions for recruitment, and by parameter  $\sigma$ , which indicated the width of suitable conditions (Tab. 7.1). The mean of the conditional posterior distribution of  $\mu$  (11.83% for *A. alba* and 21.32% for *P. abies*) was different from the mean of the prior (10% for *A. alba* and 20% for *P. abies*). Information coming from the prior had been actualized with the information coming from the data-set (Fig. 7.1). Conditional posteriors confirmed that *A. alba* had a higher probability of recruitment at low light ( $< 20\%$ ) than *P. abies* and a lower probability of recruitment at high light ( $> 20\%$ ) (Fig. 7.2). The width of light conditions suitability was relatively large ( $\sigma = 26.54$  and  $\sigma = 27.60$  respectively for *A. alba* and *P. abies*) and no absence of recruitment was observed on the range 0-50% of full light for both species (Fig. 7.2).

### 7.3.2 Dispersal distance of *A. alba* and *P. abies* seeds

Parameter  $L$  defined the median of the dispersal distance (Tab. 7.1). The mean of the conditional posterior distribution of  $L$  (17.44 m for *A. alba* and 19.08 m for *P. abies*) was different from the mean of the prior (15 m for *A. Alba* and 17.5 m for *P. abies*). As for light conditions suitability, information coming from the prior had been actualized with the information coming from the data-set (Fig. 7.1). Median dispersal distance was around 1.5 m longer for *P. abies* than for *A. alba*. With the conditional posterior for  $L$ , we obtained a credible interval at 95% for median dispersal distance of 11.48-23.89 m for *A. alba* and 11.68-27.17 m for *P. abies*. Considering confidence envelopes at 95%, we observed that difference between the two species for the median dispersal distance was not significant (Fig. 7.3).

### 7.3.3 Potential of viable recruits and inter-annual variability

A potential of viable recruits was obtained by species and by site (Tab. 7.1). The potential was highly variable in regard to site and species, going from 6.16/1000  $\text{cm}^{-2} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{year}^{-1}$  for *A. alba* on the Premol site to 35.44/1000 on the Queige site. *P. abies* had intermediate potentials, 25.73/1000 on the Queige site and 17.77/1000 on the Sainte-Foy site (Fig. 7.4). Species hierarchy in terms of potential of viable recruits was changing from site to site. The mean potential on two sites was 20.80/1000 for *A. alba* and 21.75/1000 for *P. abies*.

To have a quantitative idea of the recruitment rate, we computed the mean number of recruits by year coming from a tree of 30 cm DBH located at the center of a plot of 1 ha ( $100 \times 100$  m) with a mean relative light of 20% arriving on ground cells. We obtained a recruitment rate of 2.81% for *A. alba* and 4.04% for *P. abies*. Nevertheless, mean differences

between sites and species for the potential of viable recruits were blurred by a high inter-annual variance  $V_{\delta}$  (Tab. 7.1 and Fig. 7.5). The inter-annual variability was superior for *A. alba* ( $V_{\delta} = 0.22$ ) than for *P. abies* ( $V_{\delta} = 0.10$ ).

## 7.4 Discussion

### 7.4.1 A creative approach for modelling the recruitment process of *A. alba* and *P. abies*

We found only one paper studying *P. abies* recruitment with an inverse modelling approach (Dovčiak et al., 2008) and one paper for *A. alba* (Sagnard et al., 2007). Quantitative studies for dispersal and recruitment are rare compared to studies dealing with growth or mortality models on these two species. A first explanation could be that mortality and growth are more easily quantified using either classical permanent plot with DBH measurement on several censuses (Monserud and Sterba, 1996; Eid and Tuhus, 2001; Wunder et al., 2007) or tree cores (Desplanque et al., 1999). A second explanation could be that the estimation of the dispersal kernel parameters implies the use of recently developed statistical methods (see Ribbens et al. (1994) for the maximum likelihood approach and Clark et al. (2004b) for the Bayesian approach). As far as we know, there were no existing studies comparing recruitment limitation due both to dispersal and habitat suitability for *A. alba* and *P. abies* whereas they constitute two species of high economical and ecological interest in Northern Europe (as for example, they account for respectively 7% and 8% of the growing stock in French forests).

Using a creative approach, we obtained a recruitment model for saplings of 1.30 m in height for *A. alba* and *P. abies*. The recruitment model integrated advantages of various statistical tools which were used separately before. The inverse modelling approach introduced by Ribbens et al. (1994), which permitted to describe the seed shadow in function of the location of the saplings and of the conspecific adults, has been included into a Bayesian hierarchical framework. Such a method has been previously used by several authors, particularly to quantify intra-specific or inter-annual variability through random effects (Clark et al., 2004b; Ibanez et al., 2007; Lian et al., 2008). In these cases, a Poisson distribution was used to model the recruitment process. As there is usually an excess of zeros for recruit counts, a Zero-Inflated Poisson (ZIP) distribution should be preferred to represent the recruitment process (Martin et al., 2005; Flores et al., 2006; Rathbun and Fei, 2006). In our case, we combined a ZIP distribution, an inverse modelling approach and a hierarchical Bayesian framework in our model. Under this model, an excess of zeros is generated at a given site from a Bernoulli process for which probability parameter depends on light conditions suitability. Within suitable habitats, counts are generated according to a Poisson distribution for which parameter depends on dispersal and on saplings viability.

Informative priors influenced parameter estimates. They facilitated MCMC convergence considering the relatively scarce data collected in comparison with the complexity of the model and the high number of parameters (7 in total). Priors corresponded to accumulated knowledge on species' ecology and were fixed considering previous dispersal and recruitment studies on *A. alba* and *P. abies*. Information from the priors was actualized, priors combined to data to determine the conditional posterior of each parameter (Clark, 2005). No a priori information was available for the potential of viable recruits at 1.30 m in height, nor for the inter-annual variability. With a retrospective count of recruitment events, we obtained new



estimates for these two quantities. Having an estimate of the annual number of recruits at 1.30 m appearing on a forest plot for a given species is of valuable interest both for modelling and ecological purposes. First, recruits at 1.30 m acquire a DBH and enter most of the DBH-based growth, mortality and dispersal models developed to represent forest dynamics (Bugmann, 2001; Pacala et al., 1996). Second, it allows the analysis of the recruitment limitation at a stage closer from the adult stage than seeds or seedlings, which are the commonly studied stages for recruitment (Ribbens et al., 1994; Clark et al., 2004b; Uriarte et al., 2005; Sagnard et al., 2007). Recruits of 1.30 m are usually older than 15 years with some individuals being older than 50 years (Schütz, 1969). Light conditions and distribution of adult trees have probably changed on the last 50 years, determining pasted seed production and dispersal, germination and seedling growth and mortality. Long-term demographic studies are necessary to obtain a precise causal link between environmental conditions and the different steps leading to recruitment (Clark et al., 1999).

## 7.4.2 Recruitment limitation and coexistence of *A. alba* and *P. abies*

### 7.4.2.1 Median dispersal distance and recruitment limitation

Our results confirmed that *P. abies* had a higher median dispersal distance (19.08 m) than *A. alba* (17.44 m). Seeds of *P. abies* have a lower mass than seeds of *A. alba*. They are supposed to be dispersed farther by the wind (Greene and Johnson, 1993). Nevertheless, difference between the two species was not significant. Many others factors including (i) secondary dispersal by wind or snow reptation, (ii) wind direction, (iii) slope of the plot, could modify dispersal distance and mask species differences coming from seed morphological characteristics. Moreover, as in all studies using inverse modelling approach, we assumed that all trees in the stand could potentially participate in the seed shadow whereas many adult trees may not be fecund and all saplings may come from a reduce number of seed trees as demonstrated by Lian et al. (2008) in a stand of *Abies sachalinensis*.

Sagnard et al. (2007) found a median dispersal distance for *A. alba* in the range 13.2-19.2 m. Szymura et al. (2007) obtained an average dispersal distance of 14.1 m for the same species. These values are included into the 95% credible interval we obtained a posteriori for *A. alba* : 11.48-23.89 m. Likewise, Dovčiak et al. (2008) found a median dispersal distance for *P. abies* in the range 7.3-16.9 m (for adult trees between 15 and 35 m height). This range broadly overlaps the 95% credible interval we obtained a posteriori for *P. abies* : 11.68-27.17 m. Ribbens et al. (1994) estimated mean distances between seed trees and seedlings for several North American forest species to be between 3.5 and 16.3 m. Lian et al. (2008) found a mean dispersal distance of 31.1 m for *Abies sachalinensis* for which seeds morphology is comparable with *A. alba*'s seeds. Estimation of median dispersal distance may change due to the development stage considered in the analysis. If seed traps are used, the dispersal distance accounts for primary dispersal by wind. If seedlings and saplings counts are used, the dispersal model includes secondary succession by wind or other vectors so that median dispersal distance may be longer. Differences between median

dispersal distance estimates may be explained by the statistical approach used. Inverse modelling can be used (Ribbens et al., 1994; Clark et al., 2004b; Uriarte et al., 2005; Sagnard et al., 2007; Dovčiak et al., 2008) or distance to the nearest conspecific adult tree (Flores et al., 2006; Szymura et al., 2007) or distance to the identified mother tree (Lian et al., 2008). Moreover, several dispersal functions such as 2Dt (Clark et al., 2004b), normal (Lian et al., 2008) and log-normal (Dovčiak et al., 2008) can be used, leading to different estimation of dispersal distances (Greene et al., 2004).

Differences in dispersal distances facilitate colonization of gaps by the species with the higher dispersal distance. Our results are in agreement with the empirical knowledge which considers *P. abies* as the relative early-successional species. *P. abies* is supposed to colonize abandoned grazing areas at the mountain elevation in the Western Alps while *A. alba*, the relative late-successional species, appears progressively in the sub-canopy (Schütz, 1969; Ozenda, 1985; Wasser and Frehner, 1996; Gauquelin and Courbaud, 2006). Nevertheless, dispersal distance may not be the main factor limiting recruitment of *A. alba* compared to *P. abies* in old-growth forest. In old-growth forest, ground may be more easily saturated by seeds due to the proximity of seed trees (Rees et al., 2001; Sagnard et al., 2007).

#### 7.4.2.2 Micro-site suitability and recruitment limitation

We demonstrated that *A. alba* had a higher probability of recruitment at low light (< 20%) than *P. abies* and a lower probability of recruitment at high light (> 20%).

Grassi et al. (2004) had previously found that *A. alba* saplings were more represented in understorey environments and less represented in gaps in comparison with *P. abies*. Physiological explanations can be provided to support the hypothesis that interspecific differences in nitrogen partitioning within the photosynthetic apparatus may provide a mechanistic basis for species separation along a light gradient (Grassi and Bagnaresi, 2001). Parameters describing photosynthetic performance at low light (dark respiration rate, apparent quantum yield and light compensation point) suggested that *A. alba* was better suited to maintain a positive carbon balance in shaded conditions. By contrast, parameters describing biochemical capacity at high light (maximum electron transport rate, maximum ribulose-1,5-biphosphate carboxylation capacity) indicated that only *P. abies* was adapted physiologically to high photosynthetic photon flux densities. The bell shape we obtained with a maximum suitability for intermediate level of light is in agreement with the fact that seedlings need a minimum level of light to survive but are in competition with herbaceous vegetation which usually predominates in the centre of relatively big gaps with high levels of light (Grassi et al., 2004). Light is not the only factor determining micro-site suitability for recruitment. Other abiotic factors, such as soil characteristics, competition (Feller, 1998) or the presence of fallen logs in the stand (Lian et al., 2008), have been identified to determine the recruitment process of *Abies* and *Picea* gender.

Contrary to dispersal distance, light may be one of the main factors explaining recruitment limitation of *A. alba* in the gaps of old-growth forest. Our results confirm the successional niche hypothesis (Pacala and Rees, 1998; Rees et al., 2001). At high light, *P. abies* seedlings temporarily outperform *A. alba* seedlings, leading to persistence of the relative early-successional *P. abies* species in mixed forests under natural disturbances.

### 7.4.2.3 Potential of viable recruits and recruitment limitation

We demonstrated that *P. abies* had a higher mean potential of viable recruits (21.75/1000  $\text{cm}^{-2} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{year}^{-1}$ ) than *A. alba* (20.80/1000), leading to a higher average recruitment rate for *P. abies* (4.04%) than for *A. alba* (2.81%). Differences in potential of viable recruits may be attributed to difference in seed production, seed bank mortality, predation, germination, and seedling growth and survival (Clark et al., 1999). The potential of viable recruits was highly variable from site to site, with different species hierarchy each time.

In our case, differences in seed production could be a plausible explanation to difference in recruitment rates. *P. abies* seeds are smaller and have a lower mass than *A. alba* seeds leading to a higher number of seeds if we consider a trade-off between seed mass and seed number (Coomes et al., 2003). But this hypothesis for the couple *A. alba*–*P. abies* is not easily supported by the results obtained from previous studies on fecundity. Using seed traps or cones counts, Dovčiak et al. (2008) found an average fecundity of 3290 seeds by year for a medium-size *P. abies* tree (height = 19.5 m) while Sagnard et al. (2007) found an average fecundity of 2950 seeds by year for a medium-size *A. alba* tree (DBH = 20 cm). Estimated fecundities were highly variable with year so that a proper comparison would require long-term analysis and homogeneous protocols.

We also found a very high inter-annual variability in the potential of viable recruits. Inter-annual variability can be explained by mast seeding which corresponds to a synchronous production of a large seed crop every few years (Herrera et al., 1994; Koenig et al., 1994; Hirayama et al., 2008) or disturbances (such as climatic disturbances or grazing) inducing large mortality of seedlings lasting for several years.

Differences in recruits production, dispersal and light-conditions suitability between *A. alba* and *P. abies* provide basis for niche differentiation and recruitment limitation (Howe and Smallwood, 1982; Clark et al., 1999). A colonization-competition trade-off (Tilman, 1994) could then explain the long-term coexistence of *A. alba* and *P. abies* with *A. alba* being more competitive when resource is scarce and *P. abies* being more efficient in colonizing gap where resource is abundant. In addition, both theory and field observation tell us that recruitment variability limits interspecific competition (Clark et al., 1999, 2004b, 2007) so that inter-annual variability in the potential of viable recruits may combine to a colonization-competition trade-off to promote species coexistence in forest.

## 7.5 Acknowledgements

Grateful thanks are due to Marc Fuhr, Eric Mermin and Pascal Tardif (Grenoble Cemagref) for field work, to Martyn Plummer (International Agency for Research on Cancer) for freely providing the JAGS software, to Matthew Denwood (University of Glasgow) for statistical advices and for providing the “runjags” package interfacing R and JAGS, and to Gilles Bonnet and Eric Maldonado (Clermont-Ferrand and Grenoble Cemagref) for the maintenance of the computer cluster. This work was supported by the Grenoble Cemagref, the French National Forest Office and by the French Ministry of Agriculture and Fisheries.

## 7.6 Tables

Parameter	Mean	Standard deviation
<i>A. alba</i>		
$\alpha_{\text{Premol}}$	-5.09	0.36
$\alpha_{\text{Queige}}$	-3.34	0.28
$\mu$	11.83	2.35
$\sigma$	26.54	2.39
$L$	17.44	3.18
$s$	0.88	0.19
$V_{\delta}$	0.22	0.14
<i>P. abies</i>		
$\alpha_{\text{Queige}}$	-3.66	0.23
$\alpha_{\text{Sainte-Foy}}$	-4.03	0.41
$\mu$	21.32	3.21
$\sigma$	27.60	1.68
$L$	19.08	3.99
$s$	0.87	0.20
$V_{\delta}$	0.10	0.10

TAB. 7.1: **Parameter estimates for *A. alba* and *P. abies* recruitment models.** For each site  $j$ ,  $\alpha_j$  is the mean of the log-transformed potential of viable recruits (in  $\text{cm}^{-2} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{year}^{-1}$ ) and  $V_{\delta}$  is the variance of the inter-annual random effect around this mean. Parameter  $\mu$  defines the optimum light conditions (in % of full light) and parameter  $\sigma$  defines the width of suitable light conditions. Parameter  $L$  defines the median dispersal distance (in m) and  $s$  the shape of the dispersal curve. For details, see equations in Materials and Methods part.

## 7.7 Figures

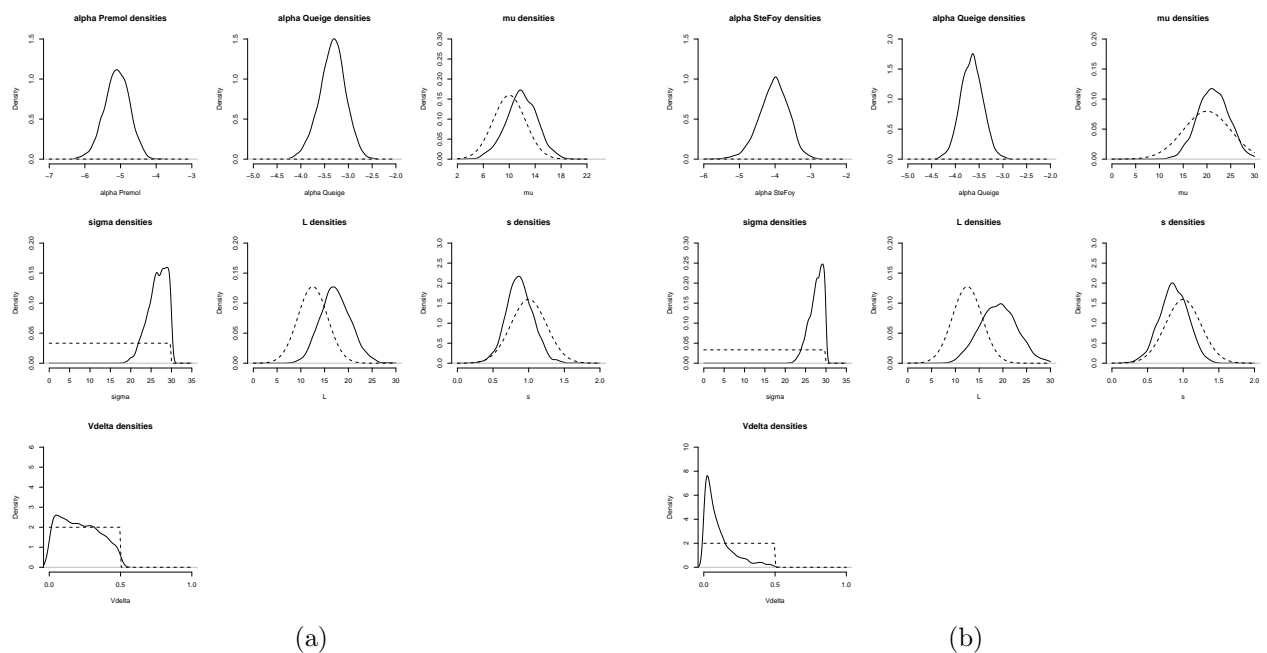


FIG. 7.1: **Prior and conditional posterior distributions for each parameter.** Prior (dashed lines) and conditional posterior (plain lines) of each parameter were compared for *A. alba* (a) and *P. abies* (b) recruitment model. Informative priors based on previous knowledge on the ecology of the two species have been used for parameter  $\mu$  which defines the optimum light conditions (in % of full light), for parameter  $L$  which defines the median dispersal distance (in m) and for parameter  $s$  which determines the shape of the dispersal curve. Non-informative priors with acceptable ecological bounds were used for the other parameters.

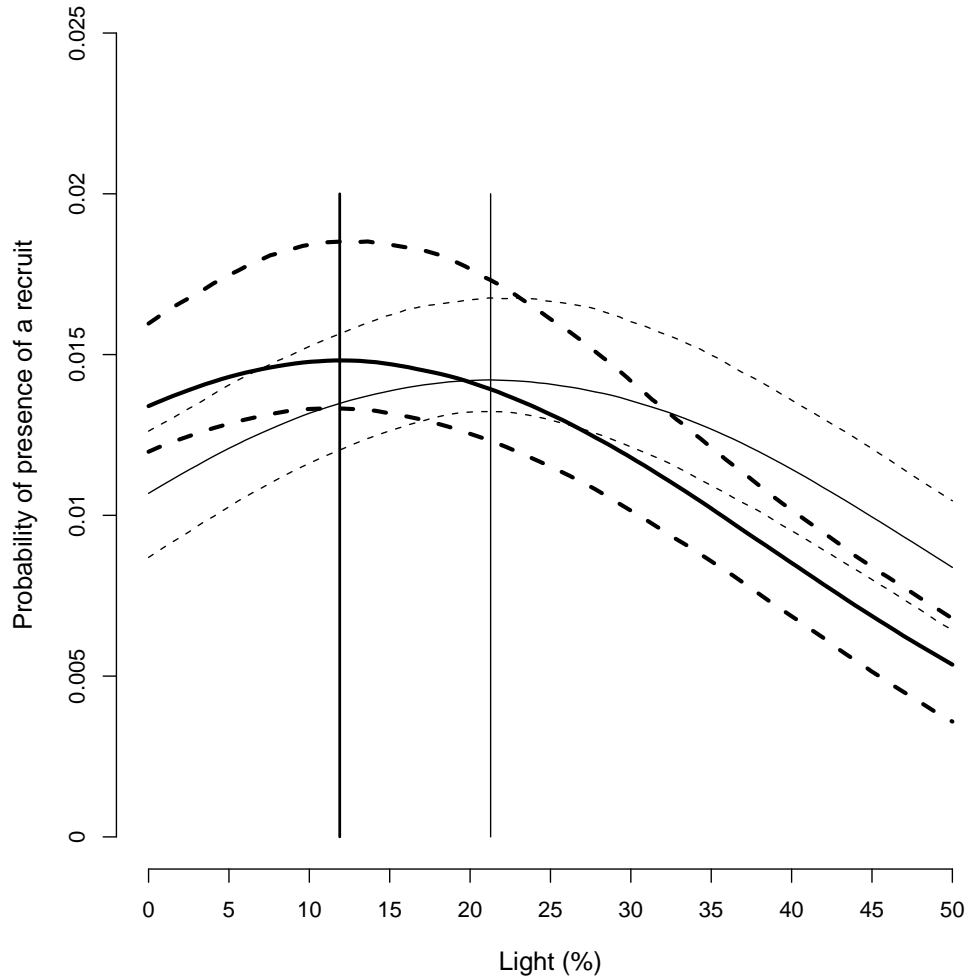


FIG. 7.2: **Light condition suitability for the recruitment of *A. alba* and *P. abies*.** Gaussian functions determine the light condition suitability for the recruitment of *A. alba* (bold lines) and *P. abies* (thin lines). Median curves (plain lines) and 95% confidence envelopes (dashed lines) are represented for each species. Vertical lines indicate estimated optimal light conditions for recruitment (11.89% of relative light for *A. alba* and 21.33% for *P. abies*).

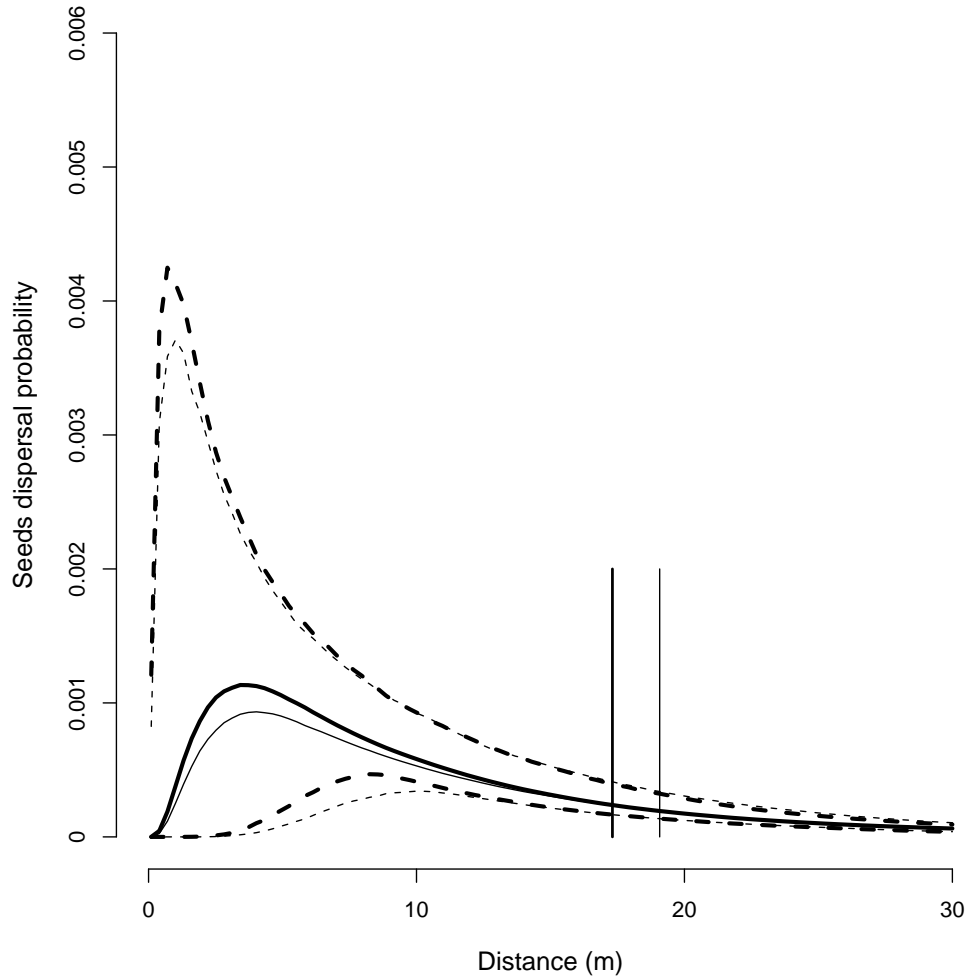


FIG. 7.3: **Seeds dispersal curves for *A. alba* and *P. abies*.** Two-dimensional log-normal functions have been used to represent seeds dispersal in function of the distance from a source adult *A. alba* tree (bold lines) and *P. abies* tree (thin lines). Median curves (plain lines) and 95% confidence envelopes (dashed lines) are represented for each species. Vertical lines indicate median dispersal distance (17.44 m for *A. alba* and 19.08 m for *P. abies*).



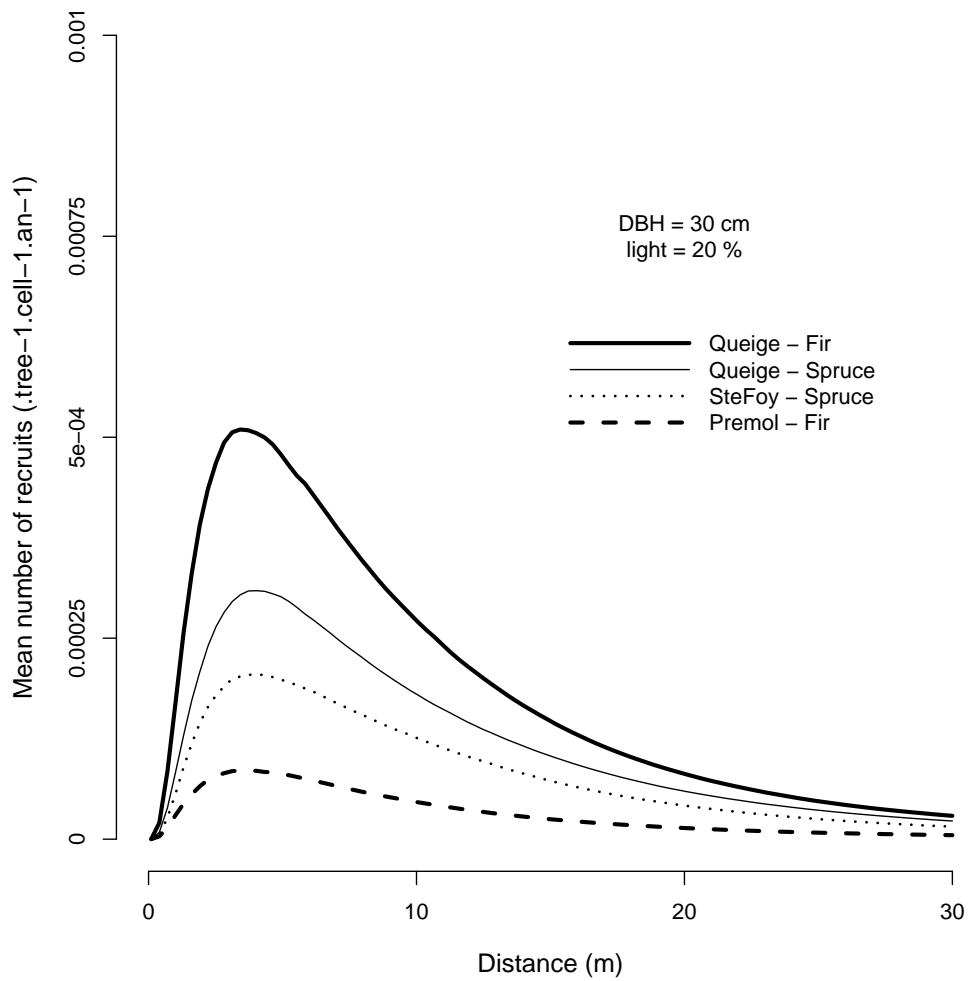


FIG. 7.4: **Mean number of recruits in function of distance, species and site.** We computed the mean number of recruits by year (see Eqn. 7.2) coming from an adult tree of 30 cm DBH for a relative light availability of 20%. We observed that recruitment dynamics was variable from species to species and from site to site. Recruitment dynamics was much stronger on the Queige site for both species than on the SteFoy and the Premol sites.

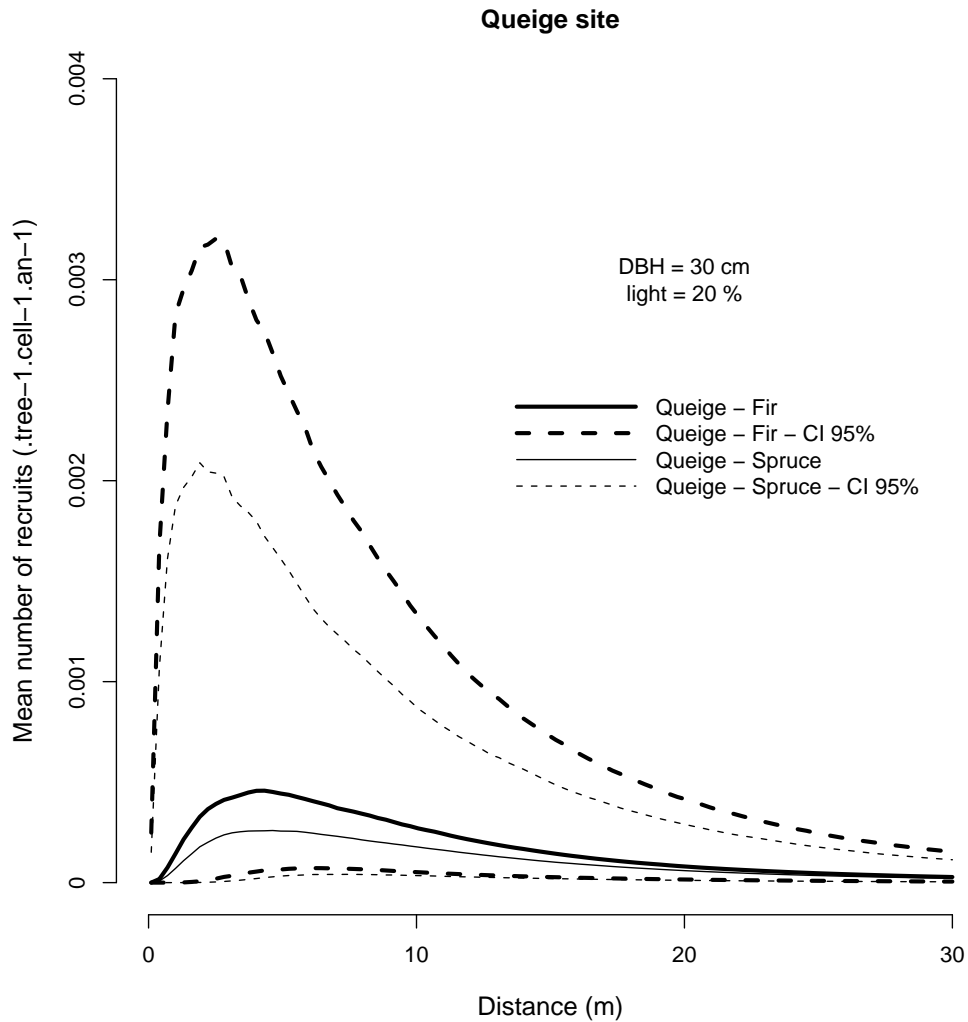


FIG. 7.5: **Inter-annual variability in the mean number of recruits on the Queige mixed site.** We represented the mean number of recruits by year (see Eqn. 7.2) coming from an adult tree of 30 cm DBH, for a relative light availability of 20%. Mean curve is drawn with a plain bold line for *A. alba* and with a plain thin line for *P. abies*. Confidence envelopes at 95% representing inter-annual variability are represented with dashed lines. Confidence envelopes for the two species overlaps and species differences on Queige site in regard to recruitment process are blurred by the inter-annual variability.

## 7.8 Appendices

Site name	Premol	Queige	SteFoy	
Alps region	Belledone	Beaufortain	Tarentaise	
Elevation (m)	1434	1358	1642	
Latitude	45° 06' 41" N	45° 41' 57" N	45° 33' 08" N	
Longitude	5° 51' 26" E	6° 27' 30" E	6° 54' 23" E	
Surface (ha)	0.80	0.50	0.25	
Slope (°)	7	27	38	
Orientation (°)	237	23	221	
Number of trees >10 cm DBH	503	285	219	
Species (% of stems)				
	Fir	34	51	0
	Spruce	45	49	99
	Others	20	0	1

TAB. 7.2: Appendix 1 : General plot characteristics.

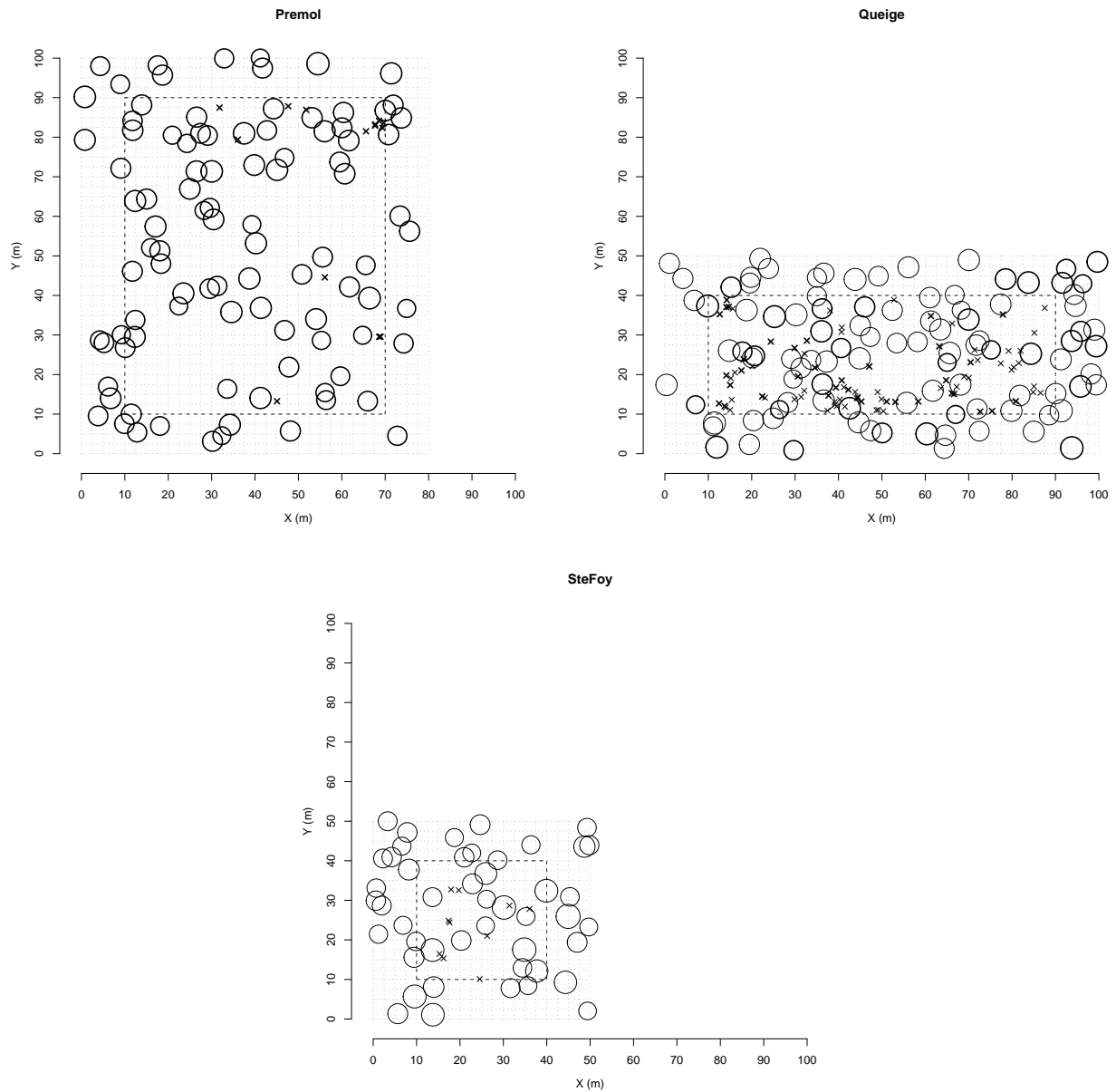


FIG. 7.6: **Appendix 2 : Repartition of conspecific adult trees and recruits on plot maps.** In the central zone delimited by a distance of 10 m from the edge of each plot, we mapped all saplings (crosses) of *P. abies* (thin lines) and *A. alba* (bold lines) which had passed 1.30 m height during the last 10 years, from 1997 to 2006. Conspecific adult trees are represented with circles proportional to their trunc diameter.

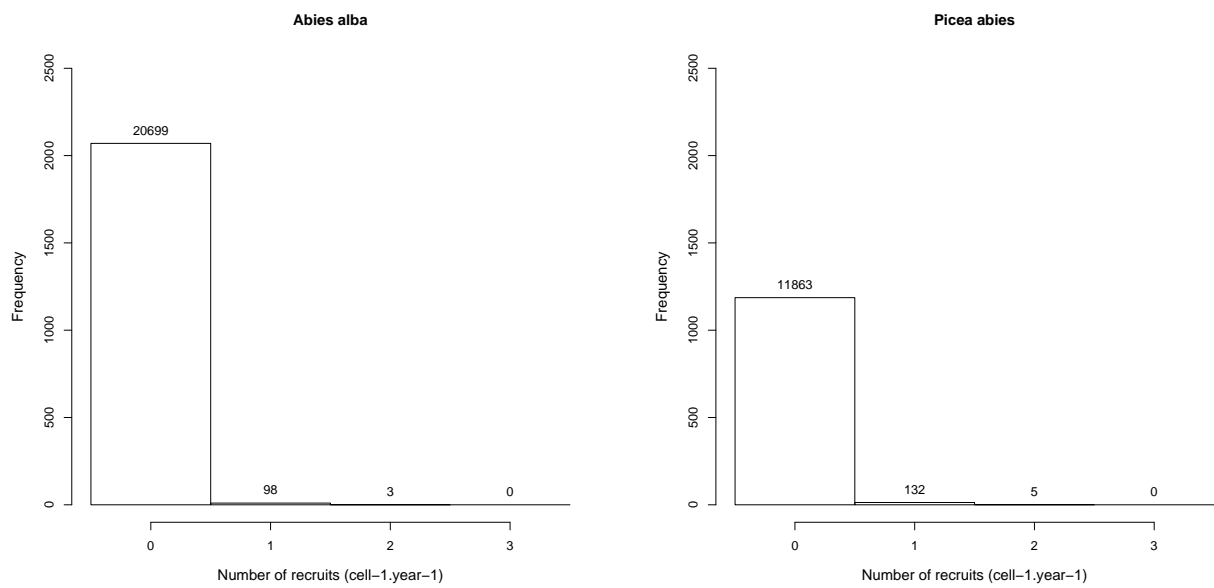
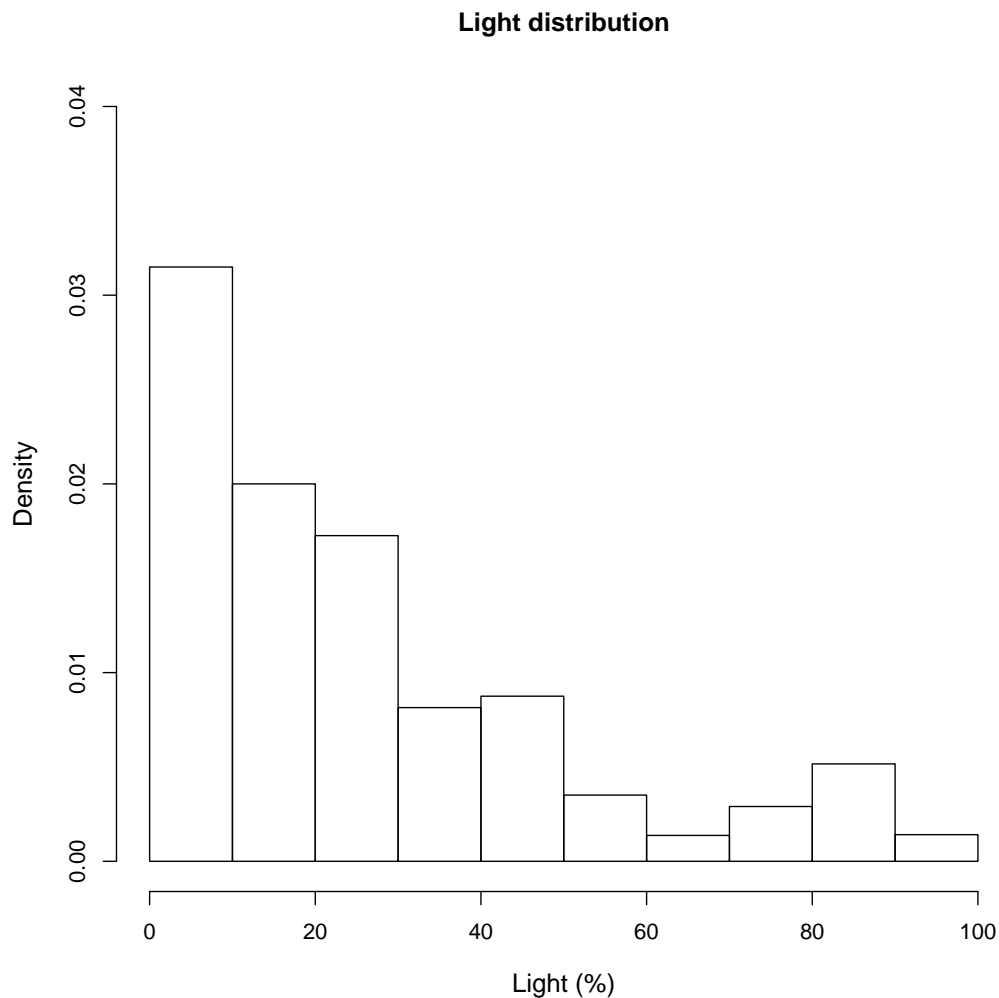


FIG. 7.7: Appendix 3 : Zero-inflated distributions of the number of recruits by cell and by year for *A. alba* and *P. abies*. We chose a zero-inflated Poisson (ZIP) distribution to represent the recruitment process for *A. alba* and *P. abies* to conveniently represent the excess of zeros in recruits counts.



**FIG. 7.8: Appendix 4 : Distribution of the relative light arriving on ground cells.** A spatially explicit radiation transmission model at the scale of individual trees (Courbaud et al., 2003) was used to compute relative light availability on each ground cell of each plot. More than 65% of cells had less than 30% of relative light. Taking into account previous knowledge on the relative shade-tolerance of *A. alba* saplings compared to *P. abies* (Grassi and Bagnaresi, 2001), prior for optimum light conditions for recruitment ( $\mu$ ) was fixed to 10% for *A. alba* and to 20% for *P. abies*, with an uncertainty of 50% around these two values.

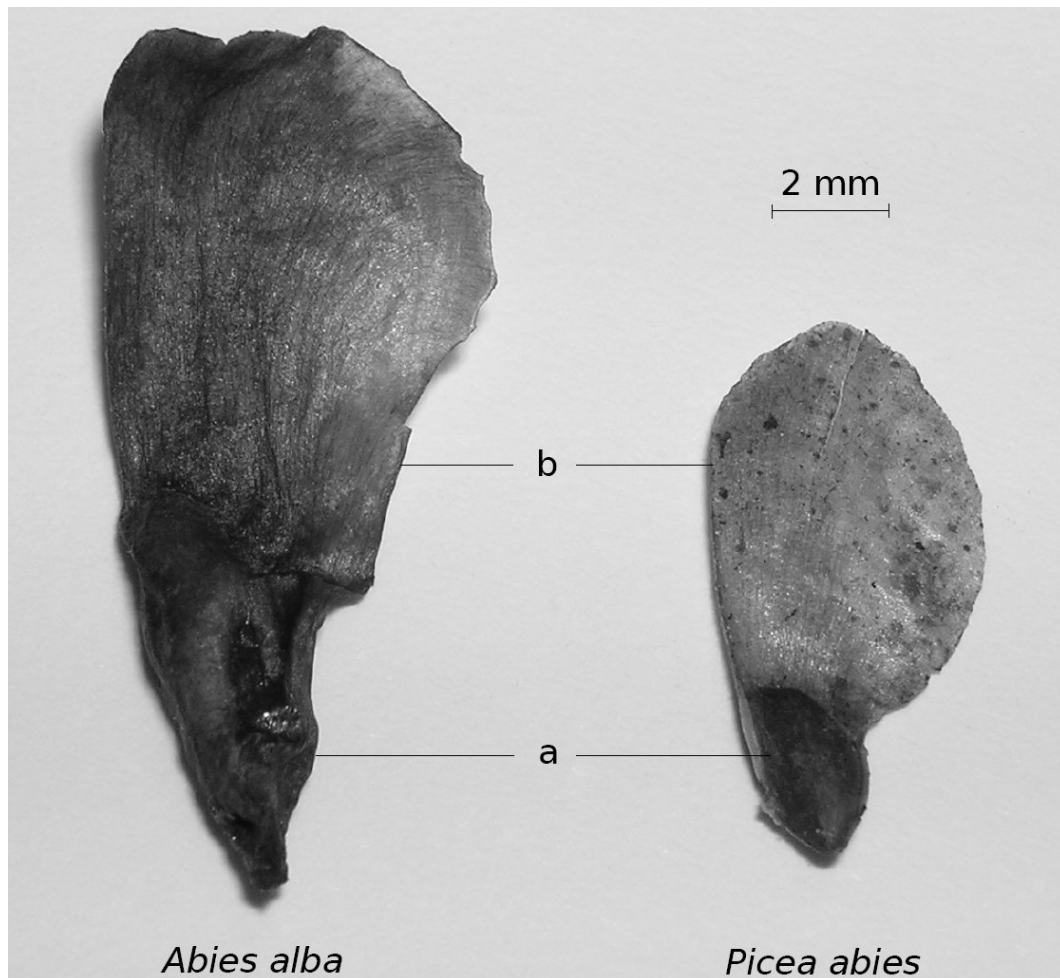


FIG. 7.9: Appendix 5 : Photo of *A. alba* and *P. abies* samaras. The shape of samaras enables the wind to carry the seeds away from the parent tree. Samaras include a flattened wing of fibrous, papery tissue which develops from the ovary wall. The seed (a) is on one side, with the wing extending to the other side (b), making the seed spiral as it falls. *A. alba* seeds are larger and heavier (5.89 g/100 seeds) than *P. abies* seeds (0.59 g/100 seeds).

```

model {

#####
# Likelihood

for (n in 1:N) {
  R[n]~dpois(phi[n])
  # "Mean trick" for ZIP distribution
  phi[n]<-lambda[n]*u[n]
  u[n]~dbern(theta[n])
  # Habitat suitability
  theta[n]<-exp(-pow(light[NIdentCell[n]]-Mu,2)/(2*Sigma*Sigma))/
    sqrt(2*pi*Sigma*Sigma)
  # Dispersal
  lambda[n]<-rho[n]*inprod(P.mat[NIdentCell[n],],F.mat[NIdentCell[n],])
  # Potential of viable recruits
  log(rho[n])<-alpha.Premol*XX[NIdentCell[n],1]+
    alpha.Queige*XX[NIdentCell[n],2]+Delta[NDate[n]]
}

# Log-normal dispersal kernel
for (i in 1:C) {
  for (j in 1:n.Adult.Trees) {
    F.mat[i,j]<-(1/(pow(2*pi,1.5)*s*r.mat[i,j]*r.mat[i,j]))*
      exp(pow(log(r.mat[i,j]/L),2)/(2*s*s))
  }
}

#####
# Priors for inter-annual random effect
for (y in 1:Y) {
  Delta[y]~dnorm(0,tauDelta)
}

#####
# Other priors - Note: Informative priors with 50% of uncertainty

# Fecundity
alpha.Queige~dnorm(0.0,1.0E-6) # Non-informative prior
alpha.Premol~dnorm(0.0,1.0E-6) # Non-informative prior
# Light
Mu~dnorm(10,1/((10/4)^2)) # Cf. Szymura 2007
Sigma~dunif(0,30) # Non-informative prior
# Dispersal
L~dnorm(15,1/((15/4)^2)) # Cf. Sagnard 2007
s~dnorm(1,1/((1/4)^2)) # Cf. Dovciak 2008

#####
# Hyper-prior for inter-annual random effect
tauDelta<-1/varDelta
varDelta~dunif(0,0.5) # Non-informative prior
}

```

FIG. 7.10: **Appendix 6 : BUGS code.** Recruitment model for *A. alba* with a ZIP distribution written in the BUGS language for the JAGS software.





## 8.1 Bilan des résultats : différences entre espèces et variabilité

### 8.1.1 Allométries du Sapin et de l'Epicéa

#### 8.1.1.1 Allométries et tolérance à l'ombre

Plusieurs études ont mis en avant les différences d'interception de la lumière entre les espèces tolérantes à l'ombre, supposées intercepter plus de lumière, et les espèces non-tolérantes à l'ombre (Canham et al., 1994; Grubb, 1998; King, 1996; Parish et al., 2008; Shukla and Ramakrishnan, 1986; Yokozawa et al., 1996).

Les houppiers des espèces tolérantes à l'ombre sont supposés être plus développés avec une hauteur à la base plus basse et un rayon plus important (Fig. 8.1). Ces différences moyennes entre espèces dans la forme du houppier ont des conséquences sur l'interception de la lumière par les individus adultes et sur l'allocation de la ressource lumineuse à l'échelle du peuplement. Le développement des espèces tolérantes à l'ombre assombrit le sous-étage forestier et limite l'installation des semis d'espèces non-tolérantes à l'ombre, accélérant ainsi la dynamique de succession.

Concernant le Sapin et l'Epicéa, au sein d'un site, des différences moyennes entre espèces pour les allométries (Fig. 3.2) et pour l'interception de la lumière (Fig. 3.4) sont observées. Mais la hiérarchie entre espèces change d'un site à l'autre (Fig. 3.4). Ces résultats sont en accord avec le concept de niche (Sec. 2.4.1 et Fig. 2.14) : suivant les caractéristiques environnementales de chaque site, les espèces sont plus ou moins adaptées et ont un houppier plus ou moins développé. De plus, sur un site donné, les différences moyennes entre espèces sont tamponnées par une très forte variabilité individuelle (Fig. 3.4).

Il existe une limite à l'interprétation des différences moyennes entre espèces. Nos résultats montrent l'importance de prendre en compte l'effet site et la variabilité individuelle dans les allométries afin de bien rendre compte de l'allocation de la ressource lumineuse dans le peuplement, à la fois au niveau de l'interception de la lumière par les arbres, qui détermine la croissance, et au niveau de la lumière arrivant au sol, qui détermine la régénération.

### 8.1.1.2 Plasticité dans la forme des houppiers

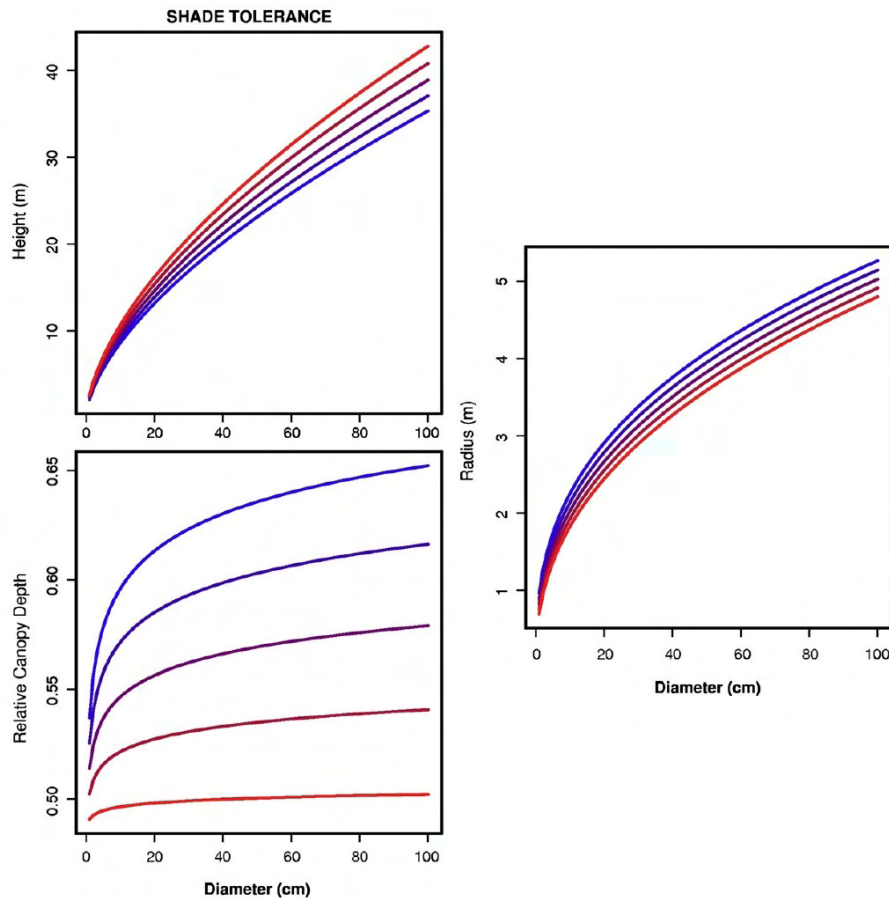
La forme des arbres est déterminée par des facteurs endogènes, qui déterminent l'architecture des espèces, et par des facteurs environnementaux (Barthelemy and Caraglio, 2007). Au sein d'une espèce, les individus ont des formes de houppier différentes. Le mécanisme principalement invoqué pour expliquer la variabilité intraspécifique dans la forme des houppiers est la plasticité des espèces vis-à-vis de la lumière et de l'espace disponible. Les individus s'adaptent à leur environnement et développent leur architecture là où les ressources sont les plus abondantes. Dans les peuplements denses, on remarque ainsi un élancement des arbres adultes lié à une augmentation du rapport Hauteur/Diamètre.

Différents modèles représentent la plasticité phénotypique dans la forme des houppiers, soit par une minimisation du recouvrement des houppiers d'individus voisins (Piboule et al., 2005), soit par un allongement vertical et une augmentation du rayon du houppier en fonction de la lumière (Vincent and Harja, 2008) ou encore par une occupation maximale de l'espace (Adams et al., 2007) (Fig. 8.2). La plasticité phénotypique conduit à une fermeture de la canopée et à une homogénéisation des conditions de lumière sous la canopée. Elle participe à accélérer la dynamique de succession en excluant les espèces héliophiles qui nécessitent de la lumière pour se régénérer.

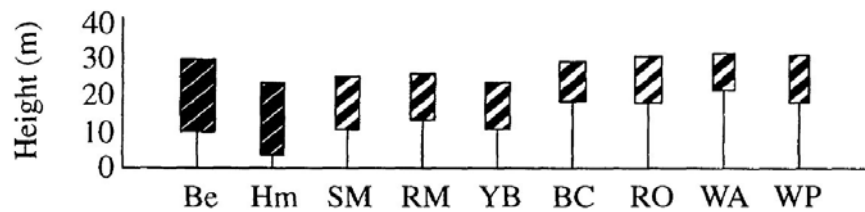
La plasticité phénotypique vis-à-vis de la lumière et de l'espace disponible est une vision déterministe de la variabilité intraspécifique dans la forme des houppiers. Nos résultats ont montré que la compétition locale n'expliquait pas la forte variabilité individuelle dans un contexte de forêt de montagne. Une forte variabilité individuelle a toutefois été quantifiée (Fig. 3.3).

La variabilité individuelle peut être due à une multitude de facteurs qui agissent à l'échelle de l'arbre. Elle peut être due à des caractéristiques génétiques qui définissent une architecture individuelle qui entre en interaction avec des paramètres environnementaux à l'échelle du micro-site : lumière, mais aussi pente, réserve en eau du sol, pierrosité, etc.. La variabilité individuelle peut également être expliquée par des perturbations ayant affecté l'individu antérieurement aux mesures. Les perturbations peuvent être associées à l'abrutissement ou à l'écorçage ainsi qu'au bris de branches dû aux chutes de neige ou aux chutes de blocs qui sont fréquentes à l'étage montagnard (Parish et al., 2008).

L'existence de la plasticité phénotypique n'est pas remise en cause par nos résultats mais l'effet de la lumière et de l'espace disponible est très difficilement isolable de celui d'autres facteurs. Le Sapin et l'Epicéa sont des conifères classés parmi les espèces les plus tolérantes à l'ombre (Ellenberg, 1988). Elles sont beaucoup moins plastiques que les espèces feuillues ou les espèces héliophiles. La faible plasticité phénotypique est masquée par des

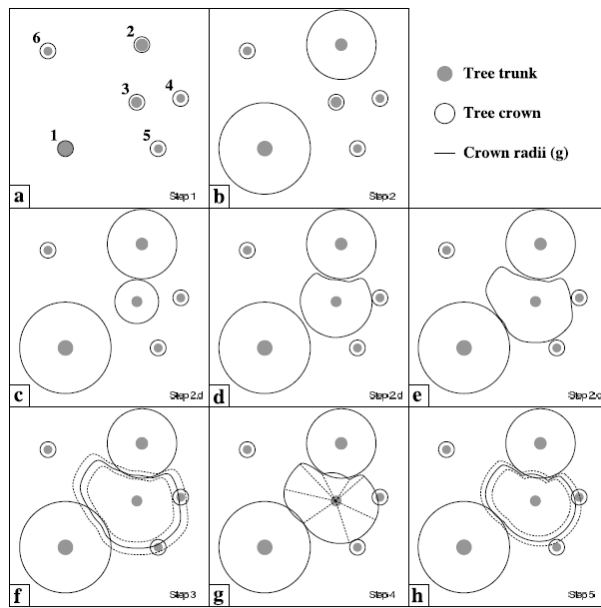


(a)

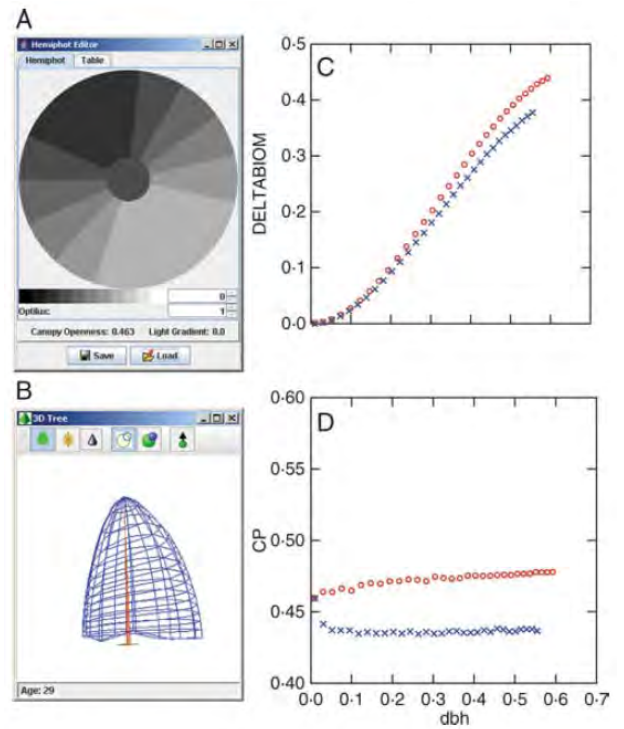


(b)

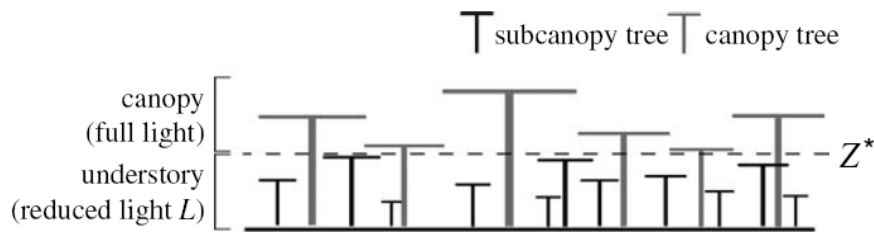
FIG. 8.1: **Tolérance à l’ombre et taille des houppiers.** (a) Les espèces les plus tolérantes à l’ombre sont en bleu, les espèces les moins tolérantes à l’ombre en rouge. Les données proviennent d’espèces du sud-est des Etats-Unis (région des Appalaches), ([Dietze et al., inpress](#)). Les espèces les plus tolérantes à l’ombre sont plus petites mais avec un houppier plus développé (rayon plus important et profondeur du houppier plus importante). “Relative canopy depth” =  $1 - (\text{base du houppier} / \text{hauteur de l’arbre})$ . (b) Les espèces sont classées par ordre de tolérance à l’ombre. Les données proviennent d’espèces d’Amérique du Nord (Connecticut). Les dimensions du houppier correspondent à celle d’un arbre adulte de 30 cm de DBH ([Pacala et al., 1996](#)).



(a)



(b)



(c)

FIG. 8.2: **Plasticité phénotypique dans la forme des houppiers.** (a) Minimisation du recouvrement des houppiers voisins (Piboule et al., 2005), (b) Allongement vertical et horizontal en fonction de la lumière (Vincent and Harja, 2008), (c) Occupation maximale de l'espace (Adams et al., 2007).

facteurs qui agissent de façon antagoniste comme la pente ou les perturbations qui sont fortes en milieu de montagne. Même si la plasticité phénotypique était prise en compte *via* un modèle de déformation asymétrique des houppiers, il est très probable que la variabilité individuelle résiduelle serait très forte.

Dans un tel contexte, il est sans doute préférable d’avoir une vision stochastique de la variabilité individuelle. L’effet individuel est un effet aléatoire qui synthétise les effets d’une multitude de facteurs en interaction qui ne peuvent être isolés les uns des autres. Bien que les effets soient aléatoires, la variabilité est structurée : les effets restent constants pour toute la durée de vie des individus et ils participent ainsi à la différenciation et à la structuration du peuplement sur le long terme (Oldeman, 1990).

La variabilité individuelle aléatoire dans la forme des houppiers conduit à une hétérogénéisation des conditions de lumière sous la canopée (Fig. 3.5). Les cellules de sol entourées d’arbres adultes aux diamètres importants, et qui sont supposées recevoir moins de 5% de lumière relative, peuvent atteindre des niveaux de lumière allant jusqu’à 15% lorsque l’on prend en compte la variabilité individuelle (Fig. 3.5). Autrement dit, la variabilité individuelle dans la forme des houppiers est à même de ralentir l’exclusion compétitive des espèces héliophiles lors de la fermeture du peuplement. Dans le cas d’un mélange Sapin-Epicéa en zone de montagne, l’Epicéa ayant une probabilité de recrutement qui augmente en fonction de la lumière avec un optimum à 21% (Fig. 7.2), la variabilité individuelle offre plus de possibilités à l’Epicéa pour se régénérer.

## 8.1.2 Mortalité du Sapin et de l’Epicéa

### 8.1.2.1 Bien estimer la mortalité

Les modèles de mortalité en forêt sont difficiles à calibrer. La mortalité est un phénomène rare (de l’ordre de 1% d’individus par an) qui nécessite d’importants jeux de données étalés dans le temps et dans l’espace afin d’observer suffisamment d’événements de mortalité (Hawkes, 2000). Les données de mortalité sont d’autant plus difficile à obtenir pour les gros arbres qui sont moins nombreux du fait de la dynamique naturelle et de l’exploitation d’arbres arrivant à maturité dans les forêts gérées.

On distingue souvent la mortalité régulière de la mortalité irrégulière (Lee, 1971). La mortalité régulière est associée à une diminution progressive de la vitalité qui peut être due à la compétition dans le jeune âge (Peet and Christensen, 1987) ou à la senescence (MacFarlane et al., 2002). La mortalité irrégulière est la conséquence de perturbations externes aléatoires comme les tempêtes, les chutes de blocs, les avalanches. Afin de recouvrir ces deux types de processus, on peut estimer la mortalité à partir de deux variables explicatives complémentaires : la croissance et le diamètre de l’arbre. La croissance, est un indicateur synthétique de la vitalité qui dépend très fortement de la compétition dans le jeune âge. Le diamètre est un bon indicateur de la sensibilité aux perturbations. Les gros arbres ayant un houppier plus développé sont plus sensibles aux coups de vent et aux fortes chutes de neige (Canham et al., 2001; Peltola et al., 1999) et semblent être plus sensibles aux attaques d’insectes (Zolubas, 2003) alors que les jeunes arbres sont plus sensibles aux feux

et à l'abrutissement (Muller-Landau et al., 2006). Le diamètre est également fortement corrélé à l'âge et constitue une bonne variable explicative de la sénescence.

Les modèles de mortalité intégrant les deux covariables sont peu nombreux (Hawkes, 2000). La méthode statistique couramment utilisée pour estimer un modèle de mortalité multivarié est une régression logistique linéaire de la croissance et du diamètre (Monserud, 1976; Wunder et al., 2007). La technique d'estimation repose le plus souvent sur des données exhaustives de placettes permanentes mesurant l'évolution du diamètre de tous les arbres au cours du temps et notant les événements de mortalité entre census (Monserud, 1976; Wunder et al., 2007). Le carottage étant une méthode de mesure pouvant entraîner une augmentation des maladies et de la mortalité au sein des peuplements, tous les arbres de la placette ne peuvent être carottés pour quantifier l'accroissement radial. La croissance est donc obtenue à partir des différences en diamètre entre deux mesures. Il faut donc au minimum trois census pour estimer la mortalité entre le 2<sup>ième</sup> et le 3<sup>ième</sup> census à partir du diamètre au 3<sup>ième</sup> census et de la croissance entre le 1<sup>er</sup> et le 2<sup>ième</sup> census. Les dispositifs de placettes permanentes sont coûteux et nécessitent un entretien sur le long terme. Ils ne sont pas toujours disponibles. Des méthodes d'estimation de la mortalité en fonction de la croissance basées sur des mesures de carottes pour un sous-échantillon d'arbres morts et vivants ont donc été développées (Kobe et al., 1995; Wyckoff and Clark, 2000). Notre approche propose d'étendre ces méthodes à un modèle multivarié afin d'obtenir une estimation de la mortalité en fonction du diamètre et de la croissance lorsqu'un dispositif de placettes permanentes n'est pas disponible.

Les modèles de régression logistique linéaire sont des modèles paramétriques. Ces modèles sont peu souples car ils font l'hypothèse d'une forme *a priori* pour la surface de réponse mortalité en fonction du diamètre et de la croissance. Ils conduisent à un biais dans l'estimation de la mortalité sur les portions de courbes où la relation est fortement non-linéaire (Fig. 4.3 et Fig. 5.5). Les modèles paramétriques sont également dépendants de la distribution des données car l'estimation en un point dépend de l'estimation en tous les autres points du jeu de données. Compte-tenu du fort déséquilibre des jeux de données pour la mortalité due au faible nombre d'individus pour les gros diamètres, l'estimation de la mortalité pour des diamètres supérieurs à 45 cm est souvent biaisée. L'approche semi-paramétrique que nous proposons permet de contourner ces difficultés car elle ne suppose pas de forme *a priori* pour la relation entre covariables et réponse et parce que les estimations ne dépendent pas de la distribution des données. L'approche semi-paramétrique permet d'interpréter finement les différences entre espèces pour la mortalité aux diamètres extrêmes.

D'un point de vue écologique, la mortalité aux diamètres extrêmes est importante car elle caractérise les traits d'histoire de vie des espèces du point de vue de la tolérance à l'ombre (pour les faibles diamètres) et de la longévité (pour les forts diamètres). Tolérance à l'ombre et longévité déterminent en partie la dynamique des espèces en mélange (Pacala et al., 1996; Warner and Chesson, 1985) (Sec. 2.4.2).

### 8.1.2.2 Différences entre espèces

Le Sapin et l'Epicéa présentent un taux de mortalité minimum autour de 45 cm de DBH. De 0 à 45 cm de DBH, la mortalité diminue progressivement, ce qui est dû en partie à une diminution de la compétition et en partie à une diminution de la sensibilité aux perturbations extérieures de type feux ou abrutissement. Au-delà de 45 cm de DBH, la mortalité augmente progressivement à cause d'une augmentation de la sénescence et de la sensibilité aux perturbations de type attaques d'insectes, coups de vents, chute de neige et interaction entre ces facteurs (Fig. 5.2). On observe également une diminution forte de la mortalité des deux espèces avec la croissance (Fig. 5.4).

Le modèle non-paramétrique permet de distinguer des différences nettes entre espèces pour la mortalité du Sapin et de l'Epicéa. A faible croissance (Croissance  $< 20/100$  mm.an<sup>-1</sup>), l'Epicéa a une mortalité plus importante (18.42%) que le Sapin (10.21%) (Fig. 5.4). De même, à faible diamètre (DBH  $< 15$  cm), l'Epicéa a un taux de mortalité plus élevé (3.76%) que le Sapin (2.75%). A faible diamètre, les arbres sont dominés par les arbres de la canopée et reçoivent peu de lumière. A plus faible niveau de lumière, la croissance est ralentie. Ces résultats peuvent être associés à la plus forte tolérance à l'ombre du Sapin dans les jeunes stades. L'Epicéa, moins tolérant à l'ombre, est exclu lors de la fermeture de la canopée.

Pour de gros diamètres (DBH  $\geq 45$  cm), l'Epicéa a un taux de mortalité supérieur (0.45% pour la plus grosse classe de diamètre : DBH  $\geq 75$  cm) à celui du Sapin (0.32%). Cela confirme les connaissances *a priori* sur les deux espèces. L'Epicéa, l'espèce à croissance la plus rapide et à enracinement superficiel, est plus sensible aux coups de vent que le Sapin. De même l'Epicéa est connu pour être plus sensible aux attaques d'insectes xylophages et de champignons au stade adulte (Wasser and Frehner, 1996) (Sec. 2.2 et Fig. 2.6). Ces résultats contribuent à limiter la longévité de l'Epicéa et à limiter sa compétitivité par rapport au Sapin au stade adulte.

### 8.1.3 Croissance du Sapin et de l'Epicéa

Pour des niveaux de lumière interceptée inférieurs à 100 000 GJ.an<sup>-1</sup>, le Sapin a une croissance supérieure à celle de l'Epicéa. Au-delà de 100 000 GJ.an<sup>-1</sup>, c'est l'Epicéa qui a une croissance supérieure à celle du Sapin (Fig. 6.1). Le site de Queige, sur lequel ont été effectuées les mesures, est un peuplement relativement ouvert avec un fort gradient de lumière interceptée. Le quantile à 75% de la lumière interceptée est égal à 116 000 GJ.an<sup>-1</sup>. Dans des peuplements plus fermés, cette valeur pour l'interception de la lumière n'est pas atteinte et le Sapin a une croissance supérieure à celle de l'Epicéa. La différence est faible et non significative compte-tenu du nombre de données sur lesquelles ont été estimés les paramètres. Mais la différence de croissance se cumule d'année en année. Comme la compétition pour la lumière est asymétrique (les gros arbres interceptent une très forte quantité de lumière, de façon disproportionnelle par rapport à leur taille (Getzin and Wiegand, 2007)), ce cumul peut conduire à une différenciation rapide des tiges des deux espèces (Oldeman, 1990).



La variabilité individuelle est cependant très forte pour les deux espèces (Fig. 6.1). Les résultats rejoignent ainsi ceux de [Clark et al. \(2003b, 2007\)](#) sur la croissance de “Tulip poplar” et de “Red maple” (Fig. 2.9). Localement, la hiérarchie entre espèces est inversée et pour un même niveau de lumière, un Epicéa peut avoir une croissance supérieure à celle du Sapin. De même, la variabilité interannuelle peut conduire à un changement de hiérarchie entre espèces dans le temps. A un instant donné (ici, pour une année particulière), pour des raisons climatiques, de maladie, les Epicéas peuvent avoir une croissance supérieure à celle des Sapins (Fig. 6.3). La variabilité intra-individuelle de la croissance au cours du temps est également significative. La croissance d’un arbre oscille autour d’un potentiel individuel en fonction des changements physiologiques affectant l’arbre ou de perturbations extérieures. Il existe un effet mémoire, ou une certaine inertie, dans la croissance individuelle : un arbre vigoureux l’année  $t$  a une plus forte probabilité d’être vigoureux l’année  $t + 1$  que d’être très affaibli. La variabilité intra-individuelle masque les différences entre espèces et entre individus et joue un rôle dans la structuration du peuplement.

La variabilité du processus de croissance en fonction de la lumière est structurée dans le temps et dans l’espace. Les différences entre individus sont stabilisées dans le temps (l’individu garde ses caractéristiques tout au long de sa vie) et les différences entre années sont stabilisées dans l’espace (tous les individus d’une même population sont affectés au même moment par l’effet annuel). Cette relative stabilité en comparaison d’un modèle neutre purement stochastique, a des conséquences sur la structuration du peuplement et la coexistence ([Clark et al., 2007](#)) (Fig. 2.10). Ces conséquences ne sont pas encore totalement explorées. Elles devront être précisées par des simulations comparant la dynamique avec et sans variabilité spatio-temporelle. Dans les observations, la variabilité est la conséquence de trade-offs multidimensionnels stabilisateurs et d’une certaine variabilité génétique qui entre en interaction avec les facteurs du milieu pour définir des trajectoires individuelles participant à l’égalisation de la fitness des espèces ([Clark et al., 2007](#); [Chesson, 2000a](#); [Adler et al., 2007](#); [Aarssen, 1992](#)) (Sec. 2.4.1 et Fig. 2.14). Toutefois, dans les simulations, la variabilité est supposée agir uniquement comme un mécanisme égalisateur de la fitness des espèces (Fig. 6.4).

### 8.1.4 Recrutement du Sapin et de l’Epicéa

Le recrutement détermine l’apparition de nouveaux individus dans une population lorsqu’ils franchissent une étape du cycle de vie. Dans notre cas, nous avons étudié le recrutement de semis de Sapin et d’Epicéa à 1.30 m. Ces nouveaux individus sont limités en nombre dans le temps et dans l’espace : une espèce très compétitive ne peut envahir tout l’espace d’un coup, le recrutement limite sa propagation. On parle alors de limitation du recrutement ou “recruitment limitation” ([Harper, 1977](#); [Grubb, 1977](#); [Clark et al., 1999](#)). Le recrutement d’une espèce est le résultat d’une multiplication des graines (la fécondité), de leur dispersion, de la germination, ainsi que de la croissance et de la survie des semis jusqu’au stade considéré. Il peut être limité par une faible propagation des graines ou bien par un faible nombre de sites favorables (encore appelés sites refuges ou “safe sites”) nécessaires à l’établissement, à la croissance et à la survie des semis ([Harper et al., 1961](#); [Fowler, 1988](#)).

La limitation par le recrutement participe à la coexistence des espèces à travers le trade-off colonisation-compétition (Tilman, 2004; Rees et al., 2001). Elle peut limiter le développement des espèces les plus compétitives au stade adulte au profit des espèces moins compétitives mais moins limitées par le recrutement.

Le recrutement est très variable d'une année sur l'autre (Clark et al., 1999; Sagnard et al., 2007). La variabilité du recrutement participe à la coexistence des espèces à travers l'effet de stockage (Warner and Chesson, 1985) (Sec. 2.4.2).

Il n'existe pas, à notre connaissance, d'étude quantitative comparant la limitation du recrutement du Sapin et de l'Épicéa en prenant en compte à la fois les aspects de propagation des graines et d'habitats favorables au recrutement. Sagnard et al. (2007) ont toutefois développé un modèle de recrutement pour le Sapin sur les pentes du Mont Ventoux en prenant en compte la dispersion et la qualité des sites pour la régénération (le type de substrat : litière, mousse, pierre, sol nu, résidus de coupe).

Le modèle de recrutement que nous proposons pour le Sapin et l'Épicéa est original car il considère des semis relativement grands (1.30 m) alors que la plupart des études sur la régénération se concentrent de façon indépendante sur les processus de fécondité et de dispersion des graines (Dovčiak et al., 2008), sur le recrutement de très jeunes semis (Sagnard et al., 2007; Ribbens et al., 1994; Lian et al., 2008) ou sur la croissance et la mortalité des semis (Kunstler, 2005). L'étude du recrutement à un stade avancé de la régénération comporte des avantages et des inconvénients. Elle permet d'obtenir un modèle de recrutement sans suivi de toutes les étapes de la régénération allant de la graine jusqu'au stade 1.30 m, qui peut prendre plus d'une quinzaine d'années pour le Sapin et l'Épicéa et même jusqu'à une cinquantaine d'années pour certains individus (Schütz, 1969). Le stade 1.30 m est intéressant car à cette hauteur, les arbres acquièrent un DBH et intègrent la plupart des modèles de croissance et de mortalité développés pour l'étude de la dynamique forestière. De plus, à un stade avancé de la régénération, on est plus à même d'observer les résultats de la limitation par le recrutement. D'un autre côté, les facteurs environnementaux (lumière, caractéristiques du sol) sont susceptibles de changer au cours de cette période et les corrélations entre présence actuelle des recrues et facteurs environnementaux peuvent être biaisées. Il faut donc vérifier que les covariables environnementales incluses dans les modèles de recrutement à 1.30 m soient relativement stables au cours du temps. C'est globalement le cas pour la lumière. Hormis une mise en lumière brusque pouvant être imputée à des chablis, les conditions de lumière en peuplements sub-naturels varient peu sur une quinzaine d'années.

Les modèles de recrutement habituellement développés quantifient le nombre de jeunes individus sur des cellules de sol en fonction de paramètres environnementaux abiotiques à l'échelle de la cellule (lumière, type de substrat) et de la distribution des individus conspécifiques adultes autour de la cellule. A 1.30 m, le nombre moyen d'individus par cellule de sol et par an est extrêmement faible et un nombre très important de cellules de sol ne contient aucun individu. Il est donc nécessaire, pour l'estimation des paramètres du modèle, d'utiliser des distributions de probabilités appropriées afin de tenir compte des excès de zéros dans les observations (Fig. 7.7). Les distributions gonflées en zéros (ou "zero inflated distribution") ont été développées dans cet objectif (Lambert, 1992; Martin et al.,

2005; Rathbun and Fei, 2006). Dans notre étude, nous avons utilisé une distribution ZIP (pour “Zero Inflated Poisson”) qui mixe une distribution de Bernoulli de paramètre  $\theta$ , qui détermine l’excès de zéro, et une distribution de Poisson de paramètre  $\lambda$ , qui détermine une faible partie des zéros et le nombre d’individus potentiels par cellule de sol. La moyenne du nombre de recrues  $R$  par cellule de sol et par an vaut  $R = \lambda \times \theta$ . La méthode des modèles inverses (ou “inverse modelling”) a été utilisée pour estimer le paramètre  $\lambda$  (Ribbens et al., 1994). Le paramètre  $\lambda$  décrit le nombre potentiel de recrues sur la cellule de sol en fonction de la taille, du nombre et de la distance des arbres conspécifiques adultes autour de la cellule, ainsi que du ratio  $\rho$ , le nombre de descendants ayant survécus jusqu’à 1.30 m par arbre adulte et par an. Le ratio  $\rho$  est supposé varier d’une année sur l’autre et intègre ainsi un effet aléatoire interannuel. Le paramètre  $\theta$  est une fonction gaussienne de la lumière, autrement dit, on considère que ce sont les conditions de lumière qui constituent le facteur limitant le recrutement, même si une grande quantité de graines est présente sur la cellule. La probabilité de recrutement est optimale pour un certain niveau de lumière. En dessous d’un certain seuil de lumière, les semis n’ont pas assez de ressources pour se développer et au-dessus d’un certain seuil, les semis rentrent en compétition avec la végétation herbacée supposée abondante. A notre connaissance, aucun modèle de recrutement ne combine une distribution ZIP, une approche par modèle inverse et des effets aléatoires interannuels pour l’estimation (i) des conditions favorables au recrutement, (ii) de la dispersion et (iii) du taux de recrutement.

La distance de dispersion moyenne de l’Epicéa estimée à partir de nos données (19.08 m) est légèrement plus grande que celle du Sapin (17.44 m) (Fig. 7.3). Cela peut, en partie, s’expliquer par le poids et la taille des graines. Les graines d’Epicéa sont beaucoup plus petites que les graines de Sapin (Fig. 7.9). Le poids de 100 graines d’Epicéa est de 0.59 g contre 5.89 g pour le Sapin. Par leur taille et leur poids, les graines d’Epicéa sont supposées être dispersées sur de plus grandes distances que pour le Sapin (Greene and Johnson, 1993). Les distances de dispersion sont proches de celles trouvées par d’autres auteurs ayant travaillé sur le Sapin et l’Epicéa. Sagnard et al. (2007) ont trouvé un intervalle à 95% de 13.2-19.2 m pour la médiane de la distance de dispersion pour le Sapin et Dovčiak et al. (2008) un intervalle de 7.3-16.9 m pour l’Epicéa. Toutefois, les différences observées à partir de nos données ne sont pas significatives. De plus, l’estimation des queues de dispersion est difficile sur des placettes forestières relativement petites ( $\leq 50$  m pour le plus petit côté) avec des peuplements mûrs qui comportent un nombre important de semenciers et où le sol est probablement saturé en graines.

Concernant le ratio de recrues observés par arbre et par an, il est très variable d’un site à l’autre et il n’est pas possible de déterminer une différence entre le Sapin et l’Epicéa pour cette caractéristique. D’après le trade-off poids des graines-nombre de graines (Fig. 2.16), l’Epicéa est censé produire un nombre plus important de graines que le Sapin. Il est possible que la probabilité d’installation et la probabilité de survie des semis soit plus faible pour l’Epicéa et qu’elles viennent contrebalancer le nombre de graines produites. Les différences entre sites sont, quoiqu’il arrive, masquées par la variabilité interannuelle (Fig. 7.5) qui est très forte pour le ratio de recrues. Ces résultats rejoignent ceux des auteurs ayant remarqué une très forte variabilité interannuelle dans la fécondité des espèces qu’ils

étudiaient (Clark et al., 2004b; Sagnard et al., 2007). La forte variabilité interannuelle du ratio de recrues pour le Sapin et l'Epicéa peut favoriser leur coexistence sur le long terme par l'effet de stockage (Warner and Chesson, 1985).

L'optimum de lumière relative pour le recrutement de l'Epicéa a été estimé à 21.32% contre 11.83% pour le Sapin. L'écart entre ces valeurs souligne les différences de tolérance à l'ombre entre l'Epicéa et le Sapin pour les jeunes stades. L'Epicéa recrute préférentiellement dans les trouées ou aux abords des trouées. L'héliophilie caractéristique de l'Epicéa dans les jeunes stades (Grassi and Bagnaresi, 2001) confère à l'espèce un avantage sur le Sapin dans les micro-sites ouverts. En revanche, sous la canopée, le Sapin, plus adapté aux faibles conditions de lumière dans les jeunes stades, a une probabilité de régénération significativement plus forte que l'Epicéa.

## 8.2 Mécanismes de coexistence et dynamique naturelle du Sapin et de l'Épicéa

### 8.2.1 Discussion sur les mécanismes de coexistence des espèces

Deux types de mécanismes interviennent pour la coexistence des espèces au sein d'une communauté : des mécanismes stabilisateurs de type trade-offs ou densité dépendance et des mécanismes égalisateurs (Chesson, 2000a; Adler et al., 2007). Il est difficile de se représenter quels peuvent être les mécanismes égalisateurs et on retrouve peu d'exemples concrets de mécanismes égalisateurs dans la bibliographie se rapportant à l'écologie de la coexistence. Aarssen (1992) évoque toutefois la variabilité génétique intraspécifique. La variabilité génétique intraspécifique interagit avec les facteurs environnementaux et peut contribuer à rapprocher le barycentre des espèces dans un espace à  $n$  dimensions représentant la niche. C'est également le degré de différence (les distances) entre l'ensemble des individus de chacune des espèces qui détermine la similarités des espèces et les mécanismes stabilisateurs nécessaires à une coexistence stable (Fig. 8.3). Plus les espèces sont différentes (plus la somme des distances entre individus de chacune des espèces est grande), plus les mécanismes stabilisateurs devront être forts pour aboutir à une coexistence stable (Fig. 2.25).

C'est l'interaction de trois gradients : gradient de différence entre espèces, gradient de variabilité individuelle et gradient d'intensité des trade-offs, qui détermine la possibilité d'une coexistence stable, l'abondance des espèces et la rapidité d'exclusion des espèces en mélange (Fig. 8.3).

Afin de bien comprendre comment interagissent ces trois gradients, il est nécessaire de raisonner sur des modèles théoriques simples qui explorent l'espace des possibilités. En première approche, (Courbaud et al., in review) ont étudié, pour une variabilité individuelle fixée, l'effet d'un gradient de différence entre espèces et d'un gradient d'intensité du trade-off colonisation-compétition sur (i) la coexistence, (ii) le temps d'exclusion et (iii) l'abondance des espèces (Fig. 8.4).

Lorsque les espèces sont très différentes, la variabilité individuelle n'a pas d'effet. En cas d'absence de trade-off, la coexistence stable est impossible. Autour du point de neutralité, les espèces sont moins différentes, la variabilité individuelle élargit la zone de trade-off et augmente les possibilités de coexistence stable. La coexistence tend à devenir instable au fur et à mesure que l'on se rapproche des conditions neutres.

Dans les modèles, les effets aléatoires individuels et temporels permettent de structurer la variabilité des processus dans le temps et dans l'espace. Cela permet de mieux retranscrire la réalité des processus écologiques par rapport à des modèles de niches purement déterministes ou bien des modèles de niches dans lesquels la variabilité est purement stochastique et non structurée (Fig. 6.3). Toutefois, dans les simulations, les effets individuels, qui sont aléatoires et tirés dans des distributions de probabilités, ont un effet égalisateur ; alors que dans la réalité, ils correspondent pour une grande part à des caractéristiques de l'espèce sur une multitude d'axes qui ont un effet stabilisateur. Comment faire dans les modèles destinés à la simulation de processus écologiques pour éviter ce problème ?

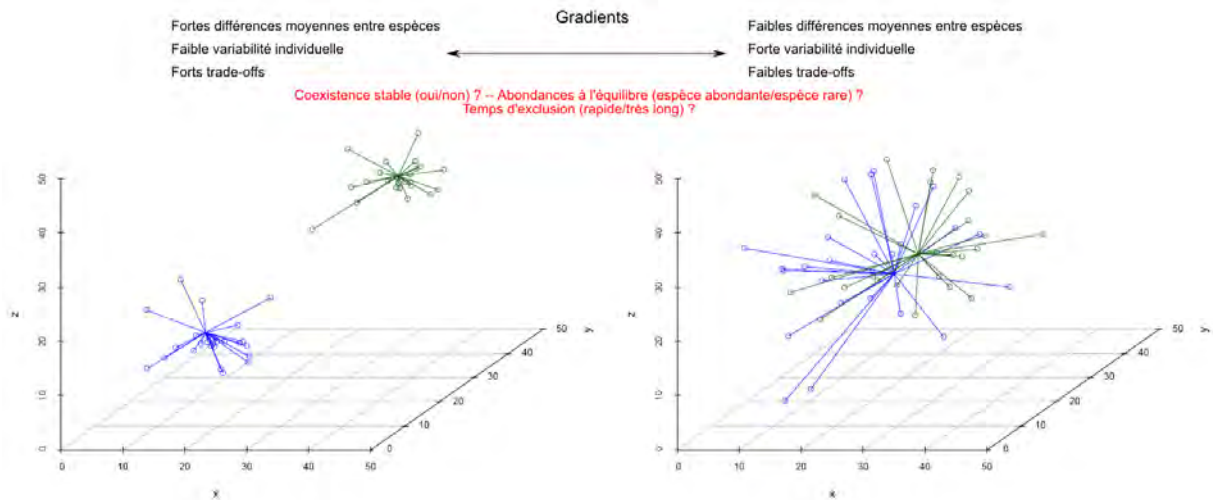


FIG. 8.3: **Schématisation de la niche de deux espèces avec variabilité individuelle et trade-offs.** La dynamique des espèces en mélange dépend (i) de leurs différences moyennes, (ii) de la variabilité individuelle, (iii) de l'intensité des trade-offs.

Une première proposition est d'identifier les axes prioritaires de la niche (en fait les processus écologiques) qui sont susceptibles d'influencer le plus fortement la dynamique de la communauté dans les écosystèmes considérés. Au sein de la niche multidimensionnelle, suivant les écosystèmes, les axes et les processus écologiques sont hiérarchisés. La croissance en fonction de la lumière est par exemple un processus déterminant de la dynamique dans les forêts tempérées (Bazzaz, 1979; Oldeman, 1990; Pacala et al., 1996; Clark et al., 2003b). On peut également rajouter des processus qui sont imposés par les objectifs assignés au modèle, par exemple la croissance en fonction de la température et de la disponibilité en eau pour l'étude de l'influence des changements climatiques sur la dynamique des communautés. Les différences entre espèces et les trade-offs apparents déterminent alors la dynamique de la communauté. (Fig. 2.18). Les processus prioritaires de la niche et les trade-offs peuvent être différents suivant les écosystèmes. Kunstler et al. (inreview), reprenant pour les écosystèmes forestiers Néo-Zélandais le schéma de Pacala et al. (1996) établi sur des écosystèmes forestiers Nord-américains (Fig. 2.18), n'observent pas les mêmes trade-offs, alors que les processus écologiques considérés sont quasiment identiques (Fig. 8.5).

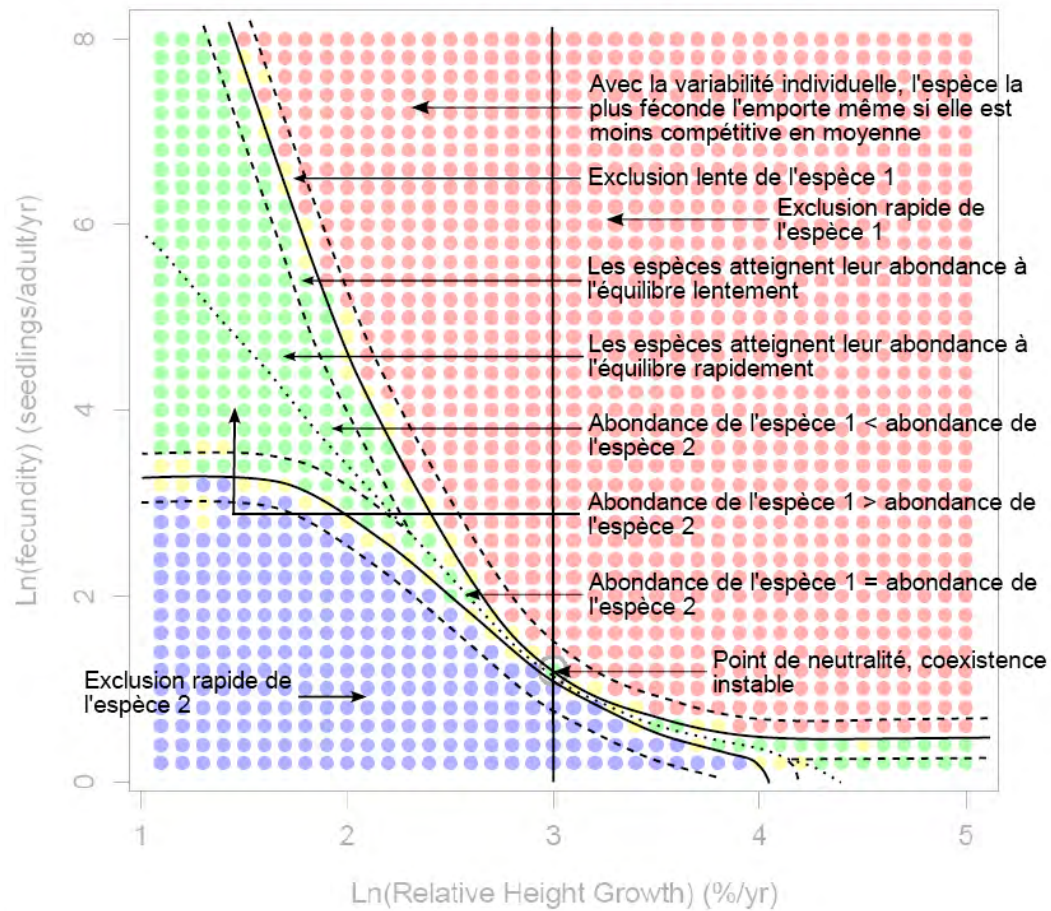


FIG. 8.4: Influence des différences moyennes entre espèces et de l'intensité du trade-off colonisation-compétition sur la coexistence de deux espèces incluant une variabilité individuelle pour la compétition (Courbaud et al., in review). Le plan représente l'espace des paramètres pour l'espèce 2. L'espèce 1 est représentée par le symbole "o". Le symbole "•" indique une coexistence stable, le symbole "•" une exclusion de l'espèce 1, le symbole "•" une exclusion de l'espèce 2 et le symbole "•" une indétermination qui dépend de la simulation. Lorsque l'on inclut la variabilité individuelle pour la compétition, les gradients de différences entre espèces et de trade-off déterminent l'existence d'une coexistence stable, l'abondance des espèces à l'équilibre et la rapidité d'exclusion des espèces.

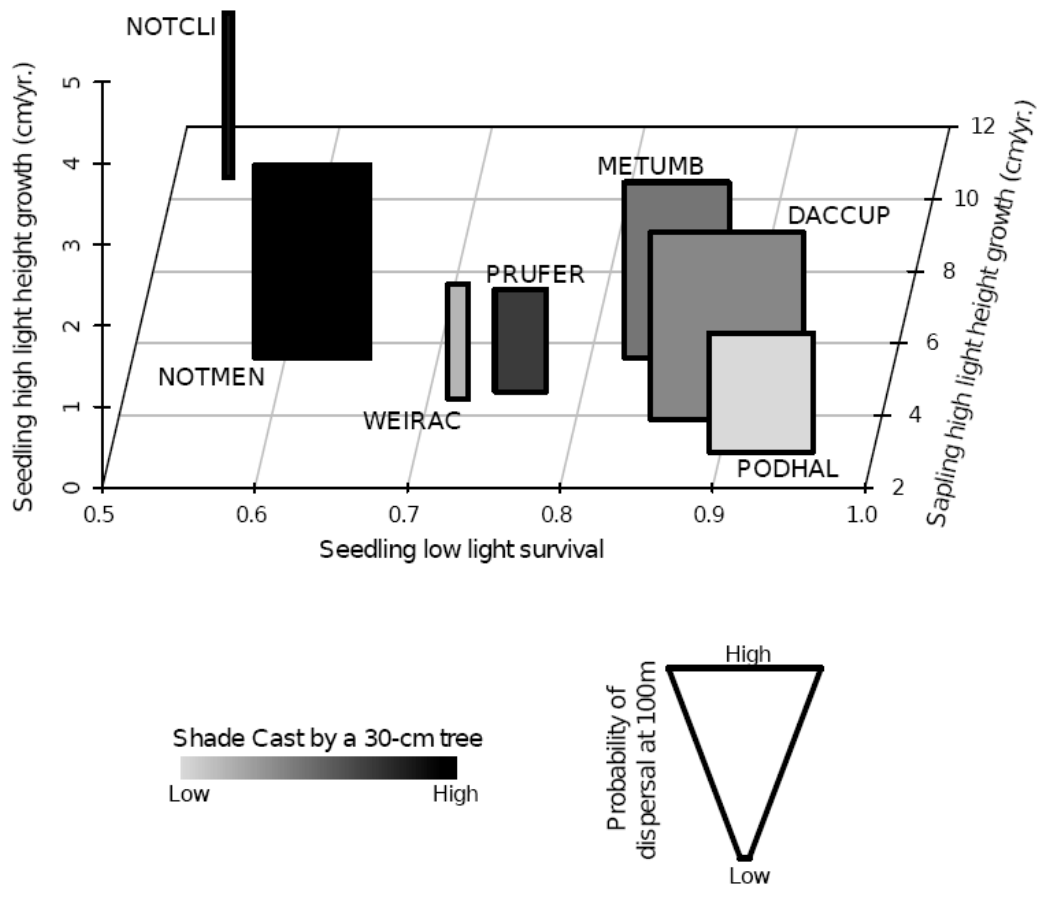


FIG. 8.5: Tests de trade-offs multidimensionnels pour des espèces forestières en Nouvelle-Zélande (Kunstler et al., inreview).



Il est possible d'intégrer des effets individuels et temporels dans les processus prioritaires sélectionnés. Ils sont quantifiés sur le terrain et synthétisent l'effet d'un ensemble de facteurs qui, pris indépendamment, déterminent de manière moindre la dynamique du système, mais qui, pris ensemble, agissent comme des mécanismes égalisateurs de la fitness des espèces. Si des effets individuels sont inclus dans différents processus, par exemple la croissance et la fécondité, il est possible de quantifier à partir des données de terrain une matrice de variance-covariance pour ces effets aléatoires et donc d'introduire des trade-offs entre processus, par exemple entre le processus de croissance et le processus de fécondité.

## 8.2.2 Application à la modélisation de la dynamique du mélange Sapin et Epicéa

### 8.2.2.1 Modèle SAMSARA2 : Simulations de la dynamique et éléments de validation du modèle

L'ensemble des fonctions allométriques et démographiques, dont la calibration est présentée dans les cinq précédents chapitres, a été implémenté dans le logiciel de dynamique forestière Samsara2 de la plateforme logiciel Capsis (Courbaud et al., 2003; de Coligny, 2007; de Coligny et al., 2003). Le logiciel intègre un modèle d'interception de la lumière appelé SamsaLight qui permet de calculer la lumière interceptée par chacun des houppiers des individus constituant le peuplement et la lumière arrivant sur les cellules de sol d'une surface que l'on peut choisir (dans les simulations présentées ci-après,  $5 \times 5$  m). Le modèle de lumière considère 50 rayons par cellule de sol qui proviennent de toutes les directions de la voûte céleste. Lorsque qu'un rayon traverse un houppier, il perd 80% de son énergie lumineuse (Groot, 2004). Le modèle de lumière ne fait pas intervenir de plasticité phénotypique. Les houppiers peuvent se recouvrir et le rayon perd 80% de son énergie autant de fois qu'il traverse de houppiers (Fig. 8.6).

Les premières simulations considèrent des peuplements virtuels purs de Sapin et d'Epicéa constitués uniquement de jeunes individus ayant un DBH de 1 cm. La position des individus est aléatoire dans une placette de 1 ha ( $100 \times 100$  m). On cherche à valider le modèle en comparant les patterns (i) d'évolution de la surface terrière en fonction du temps et (ii) de structuration du peuplement en hauteur et en diamètre, avec des patterns classiques décrits dans la littérature. On compare également les patterns obtenus avec et sans variabilité spatio-temporelle pour les processus écologiques. L'incertitude sur les paramètres n'est pas prise en compte.

Concernant l'évolution de la surface terrière, Bormann and E. (1979) décrivent une phase d'aggradation qui se termine par un pic de biomasse, une phase de transition et une phase d'équilibre (Fig. 8.7). On identifie clairement ces trois phases lorsque l'on considère l'évolution de la surface terrière en fonction du temps pour le Sapin et l'Epicéa en incluant la variabilité spatio-temporelle. Le Sapin atteint  $140 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  pour se stabiliser à  $120 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ . L'Epicéa atteint  $100 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  pour se stabiliser à  $60 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  (Fig. 8.8). Lorsque l'on ne tient pas compte de la variabilité, les patterns sont moins réalistes : (i) les surfaces terrières maximales atteintes sont beaucoup plus importantes et très éloignées

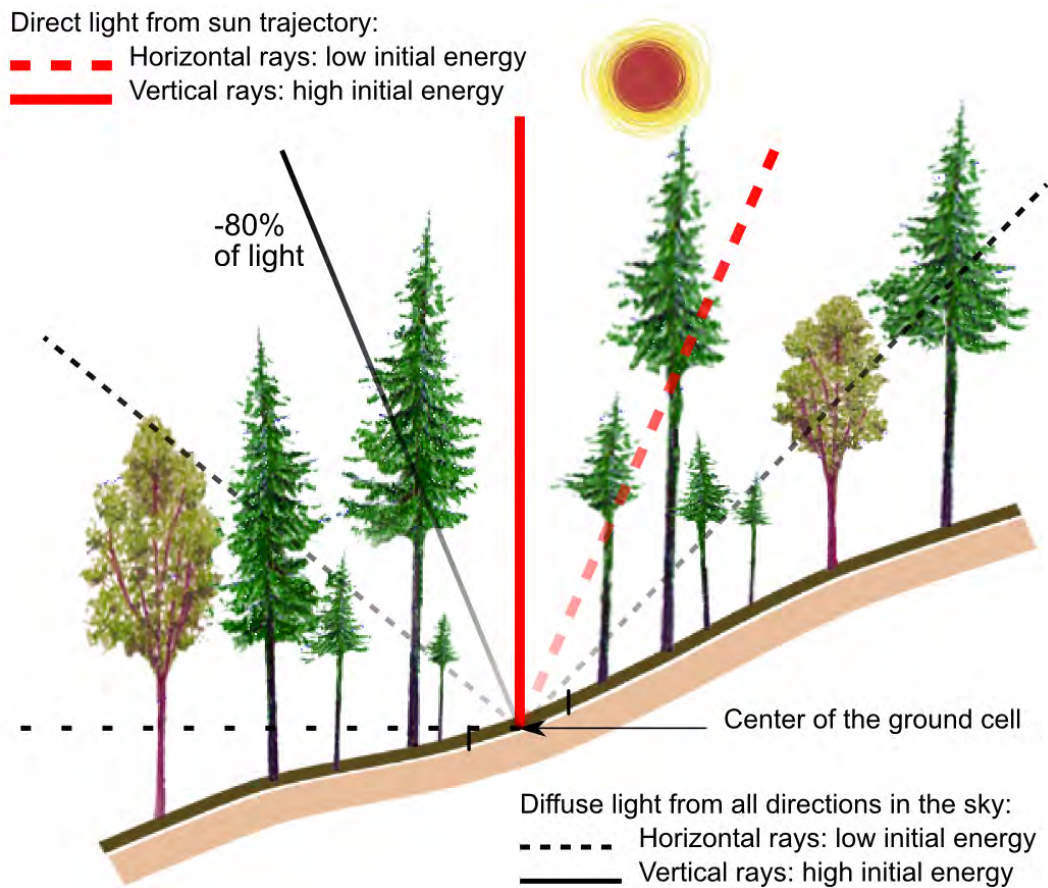


FIG. 8.6: **Modèle d'interception de lumière SamsaLight**. SamsaLight est utilisé pour calculer l'énergie lumineuse interceptée par chaque individu et l'énergie lumineuse qui atteint chaque cellule de sol.

des grandeurs classiquement observées (240 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup> pour le Sapin et 135 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup> pour l’Epicéa), (ii) la phase de stabilisation est précédée par une remontée de la surface terrière qui n’est pas décrite dans les patterns classiques (Fig. 8.7 et Fig. 8.8). Même lorsque l’on prend en compte la variabilité spatio-temporelle, on peut remarquer que les surfaces terrières atteintes par le Sapin et l’Epicéa sont relativement importantes, notamment pour le Sapin, par rapport aux chiffres habituellement rencontrés par les forestiers. Même si les informations sur des peuplements âgés et non gérés de Sapin et d’Epicéa sont rares et que la comparaison des simulations sur 1500 ans est difficile à faire avec des données de terrain, il est peu probable que la surface terrière dépasse 100 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>. Ceci peut être dû à une mauvaise estimation de la mortalité pour les gros diamètres. Le nombre de données est faible pour les diamètres supérieurs à 75 cm (Fig. 4.1) et conduit à une incertitude forte sur l’estimation de la mortalité pour les gros arbres (Fig. 5.2) qu’il serait intéressant de prendre en compte dans les simulations. De plus, la surface terrière calculée à travers les simulations est établie à partir d’une hauteur de précomptage de 1.30 m alors que les surfaces terrières sont habituellement calculées pour des diamètres de précomptage de 7.5 cm, ce qui pourrait expliquer, en partie, les fortes surfaces terrières calculées. Enfin, les effets individuels sont pour le moment tirés dans des lois log-normales pour les simulations (sur l’intervalle  $[0, +\infty[$ ). Cela peut conduire, à l’issue du tirage aléatoire, à des individus inconcevables grands qui participent à l’obtention d’une forte surface terrière. Afin de remédier à ce problème, des tirages aléatoires dans des distributions tronquées sont prévues pour les simulations futures.

Lorsque l’on inclut la variabilité spatio-temporelle dans les simulations, le peuplement est beaucoup plus structuré. Lorsque l’on étudie la distribution des tiges par classe de hauteur à 100 ans, on remarque que le peuplement est beaucoup plus hétérogène avec que sans variabilité (Fig. 8.9). Cela peut s’expliquer par l’effet individuel dans la croissance en fonction de la lumière et dans les allométries. Certains individus interceptent plus de lumière et grandissent plus que d’autres en conservant cet avantage sur plusieurs années. La compétition asymétrique pour la lumière s’associe aux effets individuels et aboutit à une différenciation rapide des tiges en début de phase de croissance.

La dynamique naturelle simulée sur 1500 ans aboutit à un peuplement ouvert pour l’Epicéa et fermé pour le Sapin, ce qui est en accord avec les connaissances sur l’autécologie des espèces et sur la plus grande tolérance à l’ombre pour le Sapin que pour l’Epicéa (Fig. 8.10).

### 8.2.2.2 Modèle SAMSARA2 : Simulations de la dynamique et coexistence du Sapin et de l’Epicéa

Afin de répondre à la question de l’effet de la variabilité spatio-temporelle dans les processus écologiques sur la coexistence du Sapin et de l’Epicéa, nous avons entrepris des simulations sur un peuplement mélangé de 1 ha (100 × 100 m) correspondant à une duplication de la placette de Queige (100 × 50 m) (Fig. 2.1, Tab. 3.4 et Fig. 7.6). Sur cette placette, l’état initial est caractérisé par un mélange en densité de 49% d’Epicéa et 51% de Sapin. Hormis les différences présentées dans la précédente partie (cf. évolution

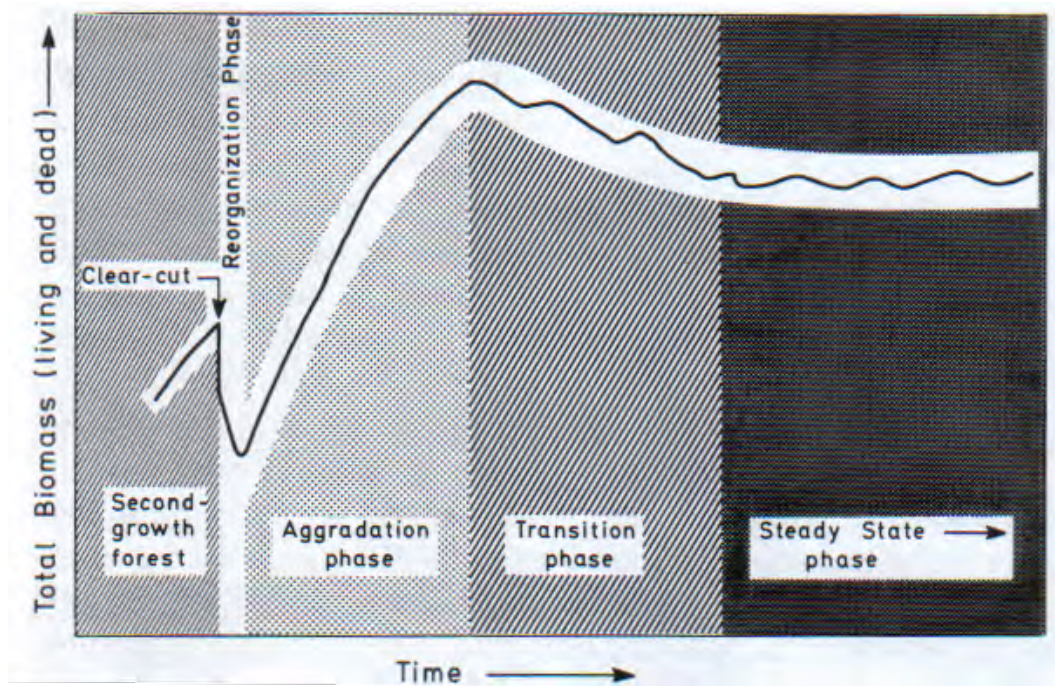


FIG. 8.7: Evolution de la biomasse d'un écosystème forestier au cours du temps (Bormann and E., 1979). Les différentes phases (aggradation, transition, équilibre) sont définies par des changements dans l'accumulation totale de la biomasse. On suppose l'absence de perturbations extérieures après la coupe. Le schéma est établi pour des forêts secondaires en zone tempérée.

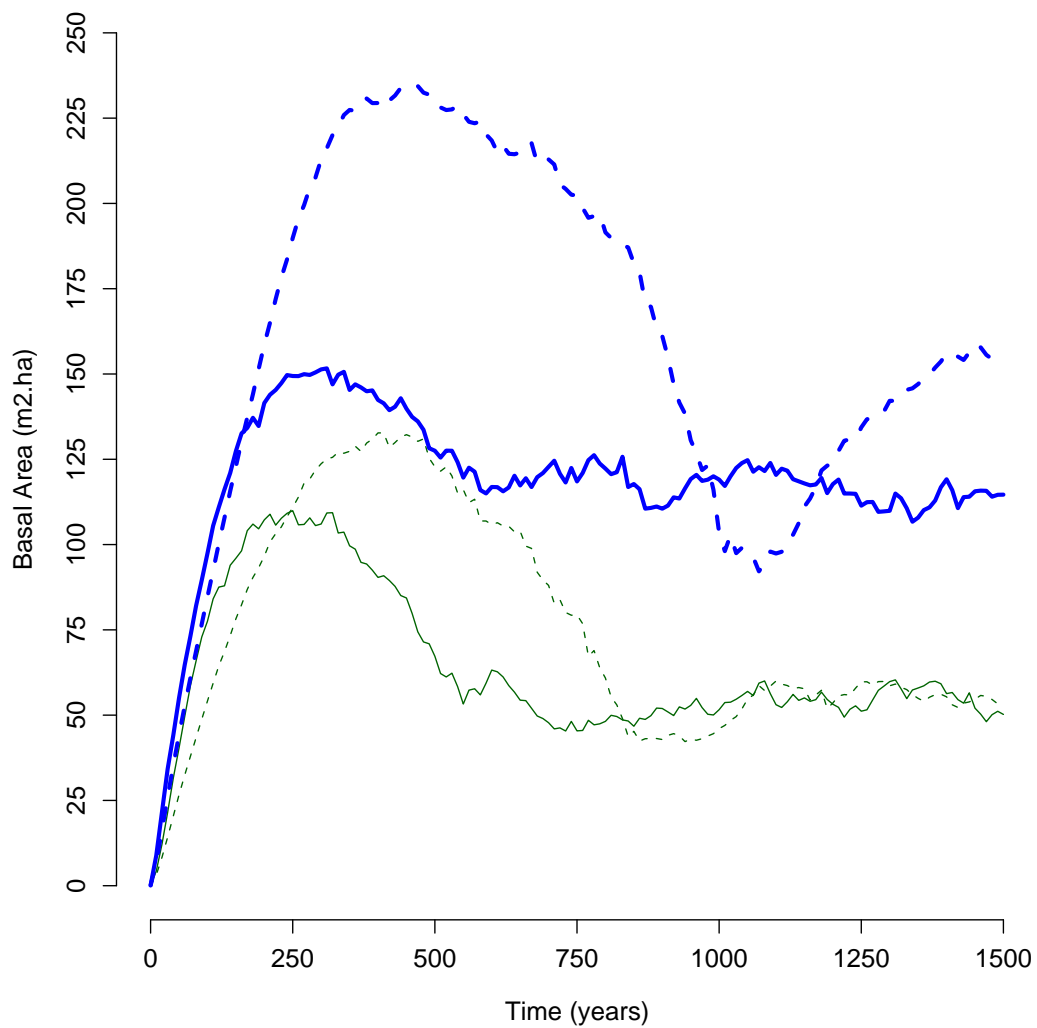


FIG. 8.8: **Evolution de la surface terrière pour des peuplements purs de Sapin et d'Epicéa.** Simulations sur 1500 ans à l'aide du logiciel Samsara2. Les peuplements initiaux sont des peuplements virtuels composés de jeunes individus de 1 cm de DBH. Le Sapin est représenté en bleu et l'Epicéa en vert. Les courbes en pointillés n'intègrent pas de variabilité spatio-temporelle.

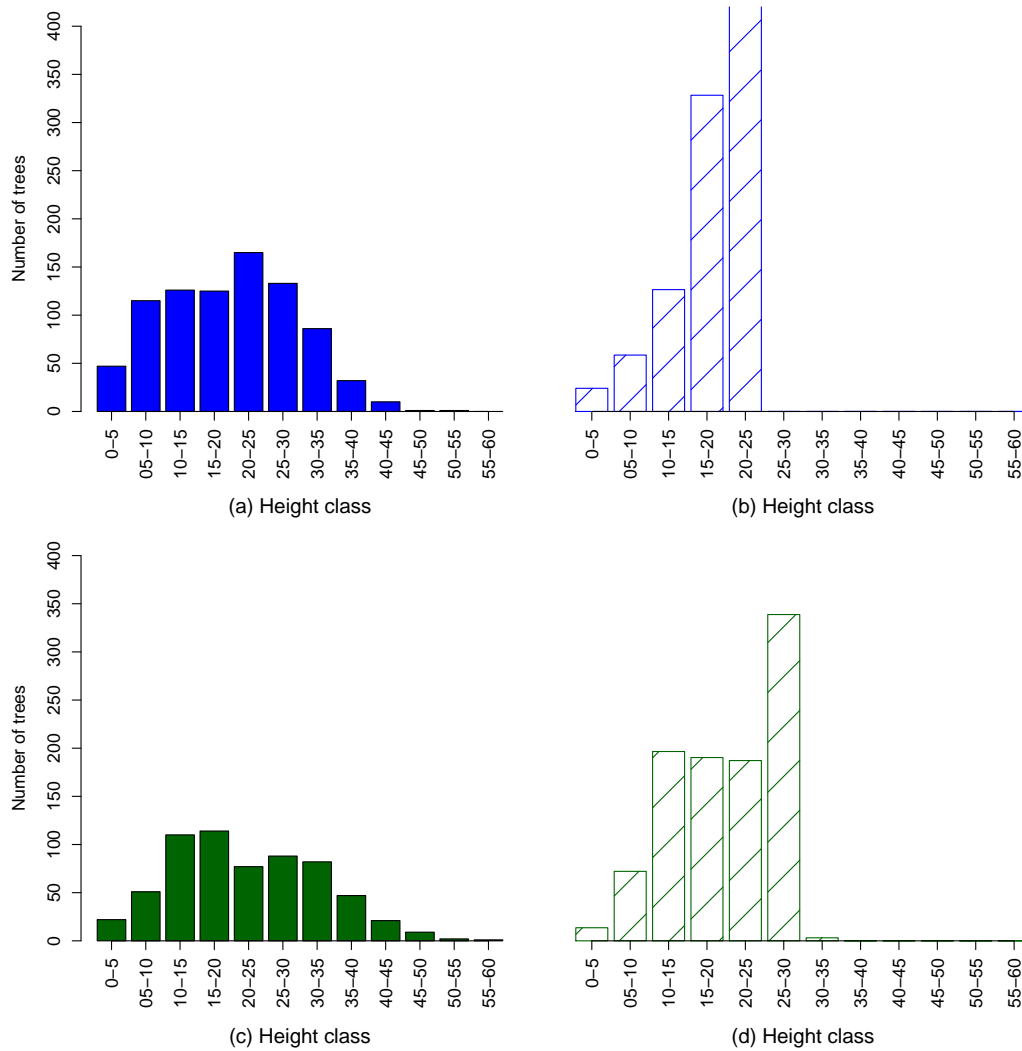


FIG. 8.9: **Distribution des hauteurs à 100 ans pour des peuplements purs de Sapin (en bleu) et d’Epicéa (en vert).** La variabilité individuelle conduit à des peuplements plus structurés verticalement ((a) et (c)) que lorsque la variabilité individuelle n’est pas prise en compte ((b) et (d)).

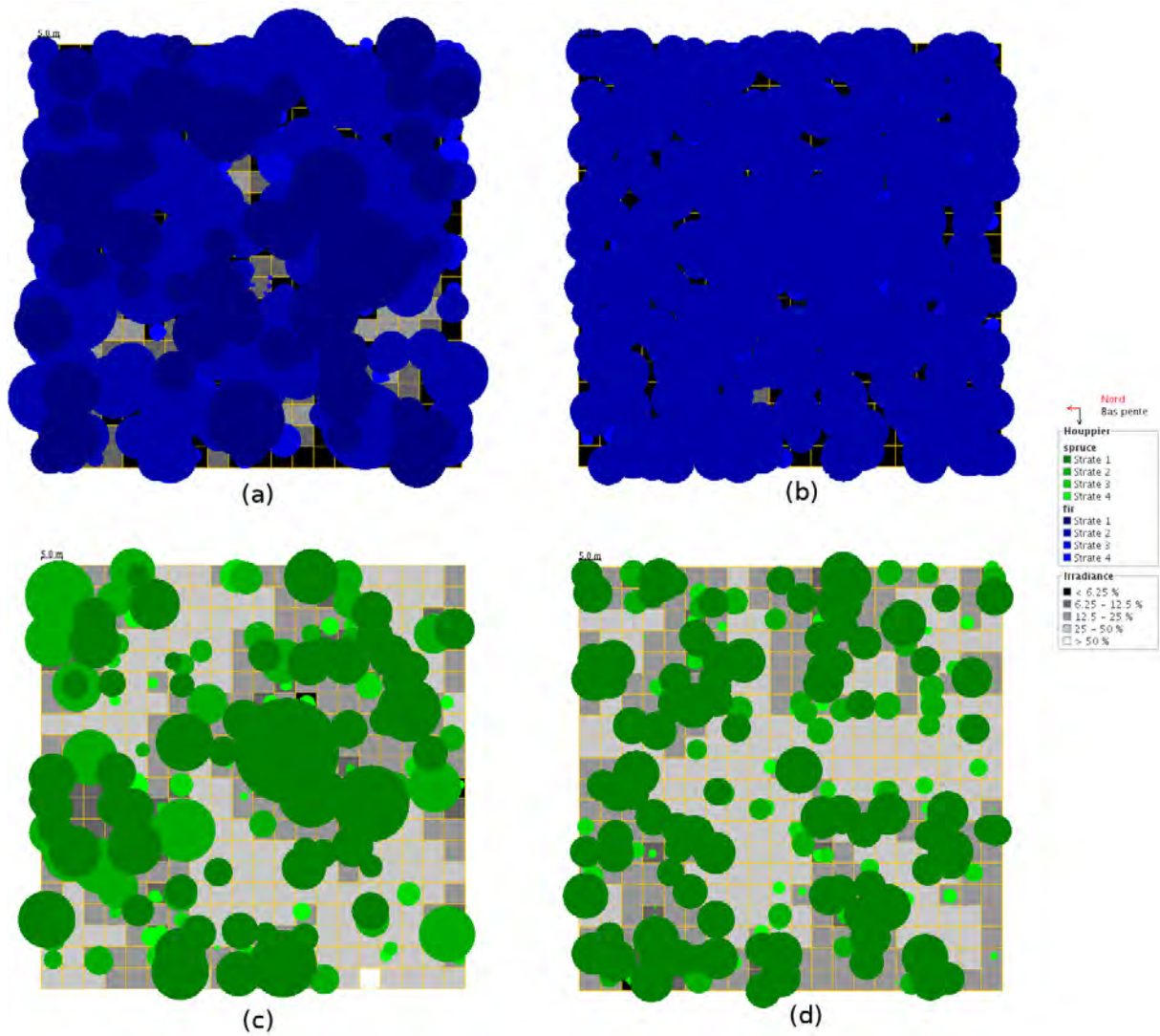


FIG. 8.10: **Peuplements obtenus après 1500 ans de dynamique naturelle simulée.** Les peuplements de Sapin (en bleu) sont plus fermés que les peuplements d’Epicéa (en vert). Le diamètre des houppiers tracés est proportionnel au DBH. Les simulations faisant intervenir la variabilité spatio-temporelle dans les processus conduisent à des peuplements plus structurés en hauteur et en diamètre.

de la surface terrière et structuration du peuplement), on n’observe pas de différences sur la dynamique de coexistence des deux espèces. L’Epicéa est exclu par le Sapin au bout de 1000 ans environ (Fig. 8.11). Ce résultat n’est pas dépendant de la simulation. Sur la dizaine de simulations effectuées sur 1500 ans pour le même état initial, les mêmes patterns ont été observés.

Les caractéristiques du Sapin et de l’Epicéa pour les allométries, la croissance en fonction de la lumière, la mortalité, le recrutement, ne conduisent pas à des trade-offs qui auraient permis la coexistence stable des deux espèces. Les différences entre espèces quantifiées dans les processus démographiques sont relativement faibles. Toutefois, ces différences se cumulent d’une année sur l’autre et interagissent d’un processus démographique à l’autre. La plus forte croissance du Sapin par rapport à l’Epicéa pour des niveaux de lumière faible, sa plus faible mortalité pour des croissances faibles et pour de faibles diamètres et une probabilité de recrutement plus forte à faible lumière lui confèrent un avantage sur l’Epicéa. La très forte variabilité individuelle dans la croissance et les allométries et la très forte variabilité temporelle dans la croissance et le recrutement ne parviennent pas à contrebalancer les différences entre espèces puisque l’on n’observe même pas de ralentissement de l’exclusion compétitive de l’Epicéa lorsque l’on prend en compte la variabilité dans les simulations (Fig. 8.11). Dans le contexte du mélange Sapin et Epicéa, la variabilité spatio-temporelle des processus écologiques n’a pas d’effet sur la coexistence. La coexistence apparente des deux espèces est cependant longue puisque l’on peut observer des individus des deux espèces pendant près de 1000 ans. Lorsque l’on compare les résultats de simulations avec les prédictions du “patch model” théorique décrit par [Courbaud et al. \(in review\)](#) et qui se base uniquement sur l’étude du trade-off colonisation-compétition, l’exclusion lente de l’Epicéa est confirmée (Fig. 8.12).

Même si dans le cas du mélange Sapin et Epicéa la variabilité n’a pas d’effet sur la coexistence, il est important d’insister sur le fait que la variabilité doit être prise en compte malgré tout pour l’étude de la dynamique des communautés. Elle constitue une réalité écologique non négligeable qui dans d’autres situations, peut favoriser la coexistence ([Clark, 2007](#); [Lichstein et al., 2007](#); [Courbaud et al., in review](#)). Elle contribue de plus à la structuration du peuplement avec des conséquences potentielles fortes sur la productivité (Fig. 8.9 et Fig. 8.8).



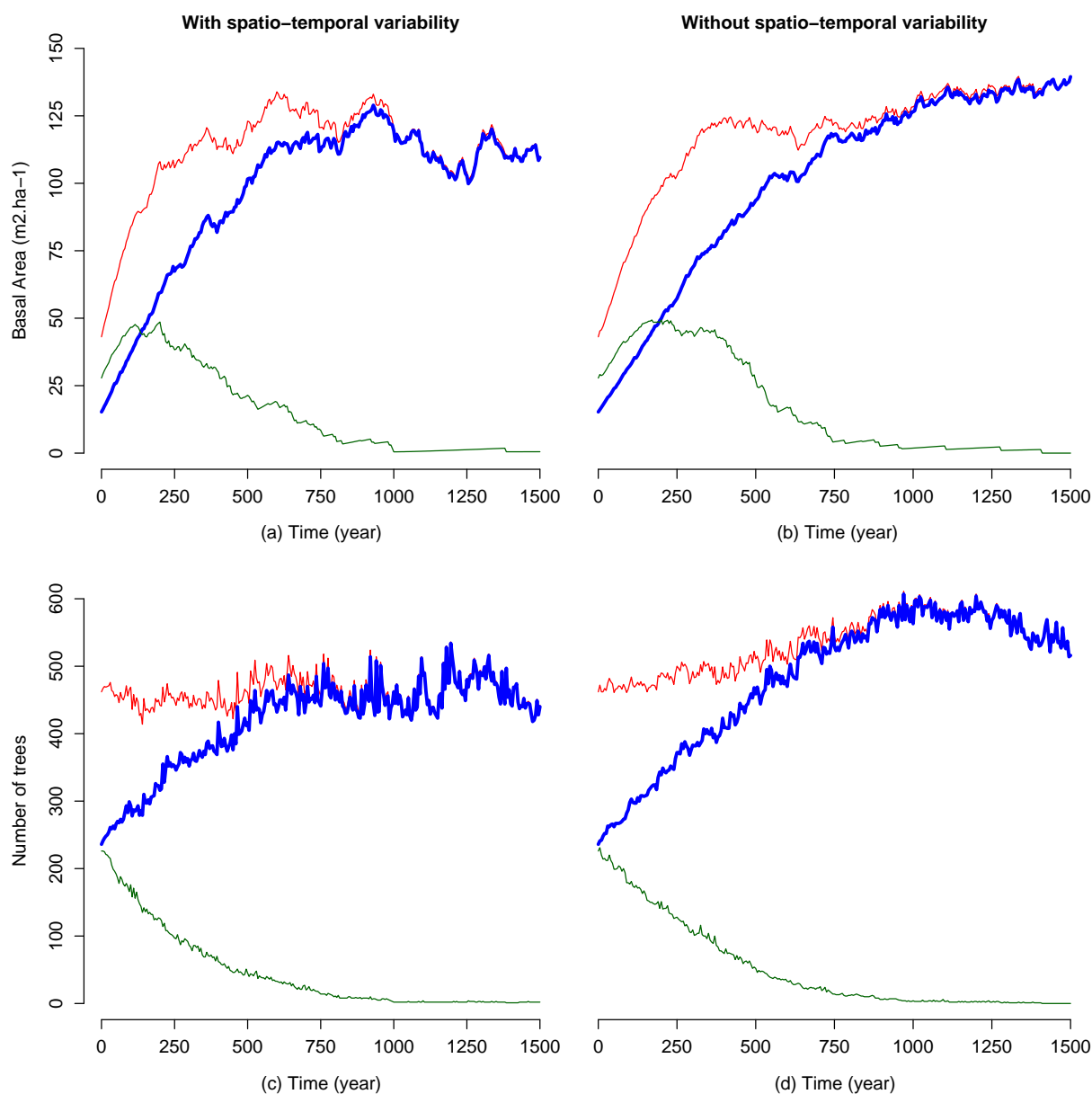


FIG. 8.11: **Dynamique naturelle et temps de coexistence du Sapin et de l'Epicéa.** Les simulations de la dynamique ont été effectuées à partir d'un peuplement initial mélangé correspondant à celui de la placette de Queige dans le massif du Beaufortain (voir également Tab. 2.1). Pour un peuplement composé à 50% de Sapin et 50% d'Epicéa, le temps d'exclusion est de l'ordre du millénaire. La dizaine de simulations effectuées pour un même état initial a abouti au même pattern sur 1500 ans.

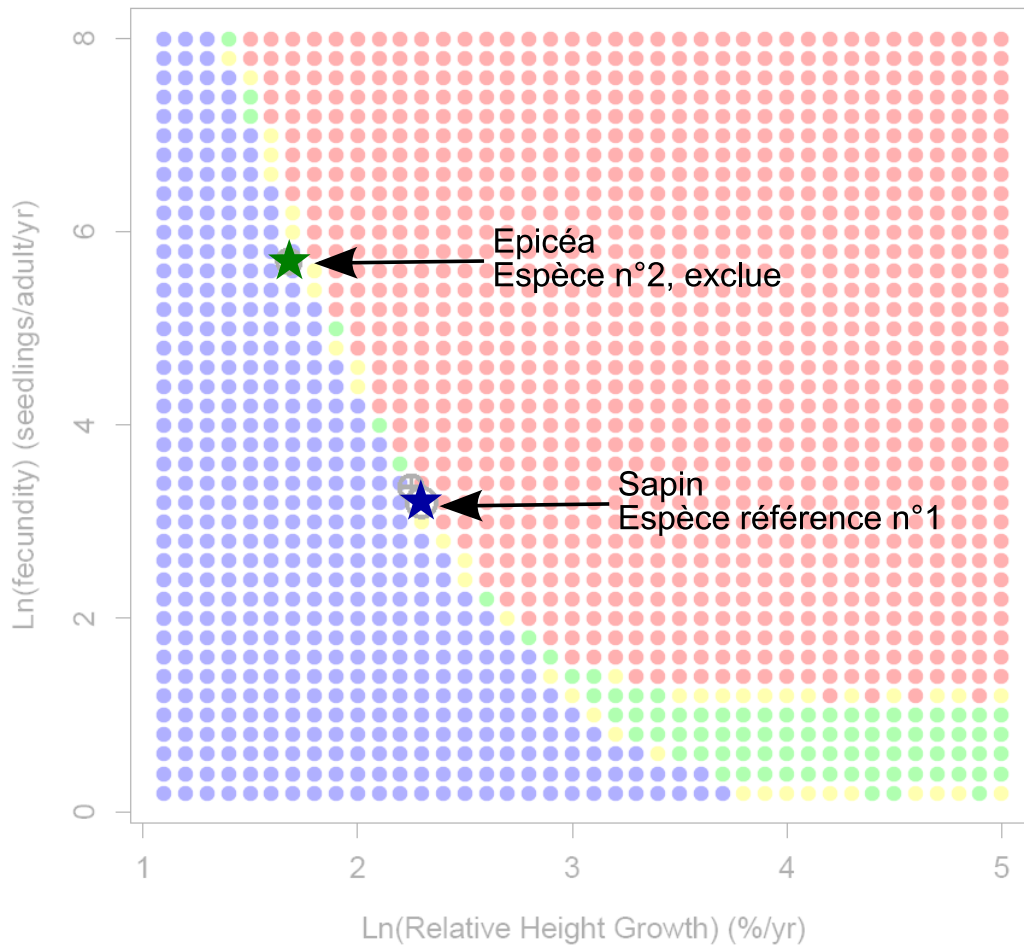


FIG. 8.12: Une exclusion lente de l'Epicéa par le Sapin d'après un "patch model" étudiant le trade-off colonisation-compétition (Courbaud et al., in review). Le Sapin est l'espèce 1 référence (symbole "★"). Le plan représente l'espace des paramètres pour l'espèce 2. Le symbole "●" indique une coexistence stable, le symbole "●" une exclusion de l'espèce 1, le symbole "●" une exclusion de l'espèce 2 et le symbole "●" une indétermination qui dépend de la simulation. Les coordonnées pour l'Epicéa sont matérialisées par le symbole "★". Dans une communauté de Sapin et d'Epicéa, le modèle prédit une exclusion lente de l'Epicéa.

## 8.3 Bilan et perspectives

### 8.3.1 Améliorations à apporter au modèle

#### 8.3.1.1 Prise en compte de la plasticité phénotypique des houppiers

L'effet de la variabilité intraspécifique dans la forme des houppiers sur l'allocation de la ressource lumineuse dans les peuplements forestiers est une question émergente en écologie forestière (Piboule et al., 2005; Adams et al., 2007; Purves et al., 2008; Vincent and Harja, 2008; Purves et al., 2008). Dans les peuplements résineux de montagne, la plasticité vis-à-vis de la lumière et de l'espace disponible est potentiellement faible et les facteurs contrebalançant l'effet de la plasticité peuvent être forts (pente, bris de branches par perturbations extérieures, etc.). Il est alors préférable de considérer une variabilité intraspécifique aléatoire. Dans des peuplements de feuillus pour lesquels les espèces sont potentiellement plus plastiques et les perturbations moins importantes, il serait intéressant d'intégrer des modèles représentant de façon déterministe la plasticité des houppiers vis-à-vis de la lumière. Le module STReTCH (Vincent and Harja, 2008) semble très adapté et est déjà implémenté sous la plateforme logiciel Capsis. Il pourrait être rapidement couplé avec le modèle de dynamique forestière Samsara2.

#### 8.3.1.2 Prise en compte des caractéristiques stationnelles dans la dynamique du Sapin et de l'Epicéa

Suivant les fonctions, l'effet du site n'est pas toujours pris en compte. Classiquement, les fonctions allométriques et démographiques sont calibrées par espèce et l'effet site est soit négligé, soit pris en compte à travers un indice (ou "site index"), qui peut être fixe ou aléatoire, ou bien à travers un ensemble de covariables qui varient à l'échelle du site : pente, exposition, substrat ou altitude, températures et précipitations pour les paramètres climatiques.

Dans les modèles développés au cours de la thèse, seules les fonctions allométriques et la fonction de recrutement font intervenir un effet site. Pour les allométries, le nombre de site est relativement important par espèce (environ six par espèce). Les effets sites sont fixes dans les modèles mixtes utilisés. Dans les simulations, lorsque l'on veut prédire la dynamique d'une espèce sur un site ne faisant pas parti du jeu de données, il est possible (i) soit de considérer l'effet moyen de l'espèce tout site confondu en calculant une moyenne pour l'effet site en première approximation, (ii) soit d'identifier le site du jeu de données qui se rapproche le plus du site de simulations, (iii) soit de recalibrer les fonctions en considérant un effet site aléatoire et en tirant aléatoirement l'effet site dans les simulations. La dernière alternative nécessite de multiplier le nombre de simulations effectuées pour avoir des prédictions probabilistes intégrant la variabilité sur les conditions stationnelles. Concernant le recrutement, les fonctions pour le Sapin et l'Epicéa prennent en compte les données obtenues uniquement sur deux sites. Or, on sait que le taux de recrutement est très variable spatialement en fonction des conditions de substrat et des conditions climatiques. Il serait donc intéressant de compléter le jeu de données pour le recrutement en appliquant

le même protocole sur plus de sites définissant un gradient de continentalité, par exemple, ou d'altitude. Toutefois, dans un premier temps, une valeur moyenne sur les deux sites peut être appliquée à chacune des espèces.

Les fonctions de croissance et de mortalité n'intègrent pas d'effet site. Pour la croissance, le protocole retenu pour quantifier la variabilité individuelle, interannuelle et intra-individuelle impliquait de carotter l'ensemble des arbres de la placette. Il était donc difficile d'appliquer ce protocole sur plusieurs placettes. Concernant la mortalité, la nécessité d'appliquer des méthodes non-paramétriques pour la calibration d'une fonction multivariée de la mortalité en fonction du diamètre et de la croissance rend difficile la prise en compte d'un effet site. Même en considérant deux Inventaire Forestier Nationaux (l'IFN Français et l'IFN Suisse), les données sont rares et l'inclusion d'un effet site aurait l'inconvénient de surparamétrer le modèle par rapport au nombre de données disponibles par classe de diamètre et de croissance. Une solution pour ces deux fonctions est d'inclure des covariables climatiques dans la fonction de croissance (voir Section 8.3.2 suivante). Cela permettrait d'envisager une dynamique forestière sous forçage climatique et également de prendre en compte les caractéristiques stationnelles pour la croissance de chacune des espèces. La mortalité étant dépendante de la croissance, les effets site auraient des conséquences indirectes sur la mortalité.

### 8.3.1.3 Poursuivre dans la recherche de méthodes statistiques adaptées aux données forestières

Les modèles statistiques que nous avons utilisés (modèles mixtes, généralisés, non-linéaires, non-paramétriques, auto-régressifs) sont bien adaptés aux traitements de données forestières qui sont caractérisées par des déséquilibres, de fortes corrélations spatiales et temporelles, des relations non-linéaires. Toutefois, le champ de la statistique est large et il nous semble important de mener une veille bibliographique sur des domaines de recherche parallèles à l'écologie forestière, de travailler au contact de statisticiens afin de pouvoir choisir les méthodes les mieux adaptées aux données disponibles et aux objectifs assignés aux modèles statistiques. Concernant la mortalité, les approches non-paramétriques sont multiples. L'algorithme de Ayer ([Ayer et al., 1955](#)), sur lequel nous nous sommes appuyés pour définir une fonction de mortalité en fonction du diamètre et de la croissance, implique un taux de mortalité par classe et des sauts entre les estimations pour deux classes voisines. D'autres méthodes non-paramétriques, comme celle des "penalized spline" (ou "P-Spline") ([Crainiceanu et al., 2005](#); [Gimenez et al., 2006a](#)) peuvent permettre d'obtenir des fonctions lissées de la mortalité en fonction des covariables.

Concernant les modèles mixtes développés au cours de la thèse, il serait intéressant de tester des covariances entre effets aléatoires individuels et temporels afin de faire émerger des trade-offs entre processus. Cela nous permettrait par exemple de savoir si un arbre ayant une forte hauteur a également un rayon de houppier élevé et une hauteur à la base faible. Il serait également intéressant de lier le processus de croissance au processus de fécondité afin d'identifier des effets de changement d'allocation des ressources par exemple de façon individuelle ou synchrone ("masting effect").

### 8.3.2 Scénarios sous forçage climatique

Les changements climatiques actuellement en cours sont particulièrement marqués dans les Alpes, avec des prévisions d'augmentation de 5.5 à 6°C de la température estivale et une diminution des précipitations d'été de 15 à 20% d'ici 100 ans (Beniston, 2006). On considère généralement que ces changements climatiques vont induire une réorganisation importante de la composition des forêts aux étages montagnard et subalpin, avec des migrations d'espèces et des événements de mortalité de masse de peuplements matures (Beckage et al., 2008; Thuiller et al., 2005). Lenoir et al. (2008) ont ainsi mis en évidence une élévation moyenne de 29 m par décennie de l'altitude optimale de 171 plantes forestières entre 1905 et 2005 en Europe occidentale. Des phénomènes de dépérissement sont également observés sur certaines espèces aux marges inférieures de leur zone de distribution. On a ainsi observé des attaques d'insectes importantes sur le Sapin et l'Epicéa à la suite de la sécheresse estivale de 2003, qui se poursuivent depuis (Seidl et al., 2008; Mantgem and Stephenson, 2007; Wermelinger et al., 2008). Plus généralement, des changements démographiques (croissance, mortalité, recrutement) sont observés sur de nombreuses essences forestières en relation avec le climat ou à la suite d'événements climatiques exceptionnels, en particulier de sécheresses (Bigler et al., 2007; Jump et al., 2007; Kunstler et al., 2005; Reich and Oleksyn, 2008). De tels changements risquent d'entraîner des pertes de biodiversité, en particulier pour les espèces de haute altitude qui ne pourront trouver de zones de refuge avec un climat favorable (Townsend, 2008).

Le modèle établi pour la dynamique du Sapin et de l'Epicéa pourrait servir de base à la construction d'un modèle de dynamique sous contraintes climatiques. Parallèlement au travail de thèse, un travail de collaboration entre l'Unité Ecosystèmes Montagnards du Cemagref de Grenoble et d'autres organismes de recherche en France et à l'étranger vise à coupler les données de croissance et de mortalité issues des placettes de l'Inventaire Forestier National Français avec des données climatiques. La base climatique utilisée a été produite par Niklaus Zimmermann (WSL) à partir des données AURHELY (données Météo France sur une grille de 1 × 1 km). Les données ont été interpolées à une échelle de 200 × 200 m en utilisant la méthode DAYMET (prise en compte d'un modèle numérique de terrain à 50 m, <http://www.daymet.org/>). Puis la variabilité temporelle a été incluse en se basant sur les anomalies climatiques de la période 1980-2000 enregistrées par le Climatic Research Unit (<http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/>), elles-mêmes interpolées à 200 × 200 m avec la méthode DAYMET. Les analyses sont donc basées sur une grille de données de 200 × 200 m de températures et précipitations mensuelles couvrant la période 1980-2000, ainsi que sur les radiations solaires mensuelles à 200 × 200 m (calcul de radiation directe par condition de ciel clair basé sur la méthode de Lalit Kumar – cette méthode ne prend pas en compte la nébulosité). Sur la base de ces données climatiques nous avons calculé deux variables bioclimatiques connues pour leur contrainte forte sur la croissance et la survie des arbres et qui sont utilisées dans le modèle FORCLIM développé par Bugmann (2001) pour modéliser la croissance : le bilan hydrique et la somme des degrés jours.

Des modèles de croissance en fonction de la température et du bilan hydrique pourront être obtenus à très court terme pour le Sapin et l'Epicéa et être intégrés dans le modèle Samsara2. Les variables climatiques affecteront indirectement le processus de mortalité qui dépend de la croissance. Il sera alors possible d'étudier l'influence des changements climatiques sur la dynamique naturelle et la coexistence du Sapin et de l'Epicéa.

Le modèle Samsara2 pourrait également être couplé à un modèle simple de métacommunauté à l'échelle du paysage avec une localisation des points sources et des taux de migration par espèce afin de faire intervenir des processus écologiques à l'échelle de la métacommunauté qui participent fortement à la coexistence (Hubbell, 2001; Calcagno et al., 2006; MacArthur and Wilson, 1967; Holyoak and Leibold, 2005) et qui ne sont pas actuellement représentés dans le modèle sous sa forme actuelle.

### 8.3.3 Tests de scénarios sylvicoles

Le modèle Samsara2 doit permettre d'entreprendre des tests de scénarios sylvicoles sur le long terme afin d'orienter les gestionnaires dans leur choix de pratiques pour la conservation du mélange Sapin-Epicéa. Initialement, une des premières préconisations de gestion portait sur la taille, le nombre et la disposition des trouées à effectuer lors des coupes dans les peuplements mélangés. Les trouées devaient être suffisamment grandes afin de faciliter la régénération de l'Epicéa (Gauquelin and Courbaud, 2006). D'après les premières simulations, l'Epicéa est effectivement limité par un faible recrutement à 1.30 m dans les peuplements fermés ce qui implique de réfléchir sur la configuration des trouées. Toutefois, il est également très limité par l'auto-éclaircie. Beaucoup moins résistant à l'ombre et aux faibles niveaux de croissance, l'Epicéa résiste mal à la compétition dans les jeunes stades (entre 1.30 m et 45 cm de diamètre). Cela implique de limiter la compétition dans les peuplements mélangés en évitant d'atteindre des surfaces terrières trop élevées qui favorisent le Sapin. Des simulations s'appuyant sur un plan d'expérience bien construit (Dagnelie, 2003; Cochran and Cox, 1957; Santner et al., 2003) devront être mises en place pour obtenir des conclusions quantitatives plus détaillées sur la base de ces premiers résultats de simulations.

### 8.3.4 Modèles multi-espèces

Les méthodes statistiques développées au cours de la thèse ont été appliquées sur les données disponibles sur le Sapin et l'Epicéa afin d'obtenir un modèle de dynamique forestière pour les deux espèces en mélange et afin de mieux comprendre les mécanismes déterminant leur coexistence. Les protocoles de terrain et les méthodes statistiques sont génériques et peuvent être appliqués à toutes les autres espèces forestières. Les données de l'Institut Forestier National Français fournissent suffisamment d'information pour calibrer les fonctions de croissance en fonction d'indices de compétition, en prenant en compte la variabilité individuelle et les fonctions de mortalité en fonction du diamètre. Ces données pourraient être complétées par celles issues du réseau de placettes permanentes du Cemagref, ou d'autres instituts, pour estimer les fonctions de mortalité en fonction de la

croissance et les fonctions de recrutement de chacune des espèces. L'objectif serait à terme de pouvoir simuler la dynamique de chacune des espèces, pures ou en mélange, afin d'améliorer les connaissances sur l'écologie des espèces et de proposer des conditions de gestion pour différents types de peuplements.

### 8.3.5 Bilan

Afin de répondre à un besoin exprimé par les gestionnaires forestiers dans la conservation du mélange Sapin-Epicéa en forêt de montagne, nous avons dû aborder l'étude théorique des mécanismes de coexistence des espèces au sein d'une communauté végétale. Les modèles théoriques utilisés (Courbaud et al., in review) et l'estimation des fonctions de croissance (Vieilledent et al., in prepb), de mortalité (Vieilledent et al., in reviewa), de recrutement (Vieilledent et al., in prepa) et des fonctions allométriques (Vieilledent et al., in reviewc), ont permis de mieux identifier l'importance des différences entre Sapin et Epicéa et le rôle de la variabilité spatio-temporelle des processus dans l'émergence de mécanismes stabilisateurs (espèces aux niches complémentaires) et égalisateurs (espèces aux niches recouvrantes) qui déterminent la dynamique d'une communauté et le cas échéant, la coexistence.

L'utilisation de méthodes statistiques adaptées (notamment les statistiques bayésiennes hiérarchiques, les modèles auto-régressifs et semi-paramétriques) ont permis de valoriser proprement les jeux de données disponibles en extrayant toute l'information incluse dans les données pour quantifier les différences entre espèces et la variabilité spatio-temporelle des processus. Les paramètres estimés ont été inclus dans le modèle de dynamique forestière Samsara2 afin de simuler la dynamique naturelle du Sapin et de l'Epicéa sur une placette test. L'Epicéa, comparativement au Sapin, régénère peu sous couvert, a une plus faible croissance à faible niveau de lumière et est plus fortement touché par le phénomène d'autoéclaircie. L'Epicéa est exclu petit à petit du peuplement. L'exclusion est lente, et la coexistence apparente des deux espèces peut s'étaler sur plusieurs centaines d'années.

Le modèle Samsara2 devrait permettre de tester des scénarios sylvicoles afin de conserver le mélange sur le long terme. Tel qu'il est construit, le modèle peut facilement intégrer des variables climatiques afin d'étudier l'impact des changements climatiques sur la dynamique naturelle. Enfin, les protocoles et méthodes statistiques utilisés sont génériques et peuvent servir de point de départ ou être appliqués à l'ensemble des espèces arborées afin de simuler la dynamique de différentes communautés forestières.

---

## Bibliographie

---

- Aarssen, L. W., 1992. Causes and Consequences of Variation in Competitive Ability in Plant-Communities. *Journal of Vegetation Science* **3** :165–174.
- Aarssen, L. W., 1995. Hypotheses for the Evolution of Apical Dominance in Plants - Implications for the Interpretation of Overcompensation. *Oikos* **74** :149–156.
- Abe, N. and T. Yamada, 2008. Variation in allometry and tree architecture among Symplocos species in a Japanese warm-temperate forest. *Journal of Plant Research* **121** :155–162.
- Adams, T. P., D. W. Purves, and S. W. Pacala, 2007. Understanding height-structured competition in forests : is there an  $R^*$  for light? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **274** :3039–3047.
- Adler, P. B., J. HilleRisLambers, and J. M. Levine, 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* **10** :95–104.
- Albert, C., W. Thuiller, G. Kunstler, G. Vieilledent, D. Coomes, S. Lavergne, N. Zimmermann, and B. Courbaud, in prep. The suitability of habitat suitability models .
- Araujo, M. B. and M. Luoto, 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* **16** :743–753.
- Araujo, M. B. and C. Rahbek, 2006. How does climate change affect biodiversity? *Science* **313** :1396–1397.
- Ayer, M., H. D. Brunk, G. M. Ewing, W. T. Reid, and E. Silverman, 1955. An empirical distribution function for sampling with incomplete information. *The Annals of Mathematical Statistics* **26** :641–647.



- Barbault, R., 1992. *Ecologie des peuplements : structure, dynamique et évolution*. Paris.
- Barthelemy, D. and Y. Caraglio, 2007. Plant architecture : A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* **99** :375–407.
- Bazzaz, F. A., 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10** :351–371.
- Beckage, B., B. Osborne, D. G. Gavin, C. Pucko, T. Siccama, and T. Perkins, 2008. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the green mountains of Vermont. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **105** :4197–4202.
- Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend, 1996. *Ecology*. Turin, third edition.
- Bell, G., 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist* **155** :606–617.
- Beniston, M., 2006. Mountain weather and climate : A general overview and a focus on climatic change in the alps. *Hydrobiologia* **562** :3–16.
- Bigler, C. and H. Bugmann, 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree-rings. *Canadian Journal of Forest Research* **33** :210–221.
- Bigler, C., D. G. Gavin, C. Gunning, and T. T. Veblen, 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the rocky mountains. *Oikos* **116** :1983–1994.
- Bjornstad, O. N. and B. T. Grenfell, 2001. Noisy clockwork : Time series analysis of population fluctuations in animals. *Science* **293** :638–643.
- Bock, J., C. Richter, and A. Franc, 2005. Panorama : les forêts mélangées dans le Nord de la France. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF* **10** :36–42.
- Bohlman, S. and S. O'Brien, 2006. Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* **22** :123–136.
- Bonner, J. T., 2006. *Why size matters : from bacteria to blue whales*. Princeton, NJ.
- Bonnier, G., 1887. Note sur des cultures comparées de mêmes espèces à diverses altitudes. *Bulletin de la Société Botanique Française* **34** :467–469.
- Bonnier, G., 1934. *Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique*. Librairie générale de l'enseignement, Paris.
- Bormann, F. H. and L. G. E., 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag.

- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West, 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85** :1771–1789.
- Bruciamacchie, M. and B. de Turckheim, 2005. La futaie irrégulière : théorie et pratique de la sylviculture irrégulière, continue et proche de la nature. Aix-en-Provence.
- Bugmann, H., 1994. On the ecology of mountainous forests in a changing climate : a simulation study. Ph.D. thesis, Swiss federal institute of technology, Zürich.
- Bugmann, H., 1996. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* **77** :2055–2074.
- Bugmann, H., 2001. A review of forest gap models. *Climatic Change* **51** :259–305.
- Buntgen, U., D. Frank, R. Wilson, M. Carrer, and C. Urbinati, 2008. Testing for tree-ring divergence in the European Alps. *Global Change Biology* **14** :2443–2453.
- Calama, R. and G. Montero, 2004. Interregional nonlinear height-diameter model with random coefficients for stone pine in Spain. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **34** :150–163.
- Calcagno, V., N. Mouquet, P. Jarne, and P. David, 2006. Coexistence in a metacommunity : the competition-colonization trade-off is not dead. *Ecology Letters* **9** :897–907.
- Calder, C., M. Lavine, P. Muller, and J. S. Clark, 2003. Incorporating multiple sources of stochasticity into dynamic population models. *Ecology* **84** :1395–1402.
- Canham, C. D., 1988. Growth and Canopy Architecture of Shade-Tolerant Trees - Response to Canopy Gaps. *Ecology* **69** :786–795.
- Canham, C. D., J. J. Cole, and W. K. Lauenroth, 2003. Models in ecosystem science. Princeton University Press, Princeton.
- Canham, C. D., A. C. Finzi, S. W. Pacala, and D. H. Burbank, 1994. Causes and Consequences of Resource Heterogeneity in Forests - Interspecific Variation in Light Transmission by Canopy Trees. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **24** :337–349.
- Canham, C. D., M. J. Papaik, and E. F. Latty, 2001. Interspecific variation in susceptibility to windthrow as a function of tree size and storm severity for northern temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **31** :1–10.
- Cardinale, B. J., K. Nelson, and M. A. Palmer, 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems : on the importance of environmental context. *Oikos* **91** :175–183.

- Casella, G. and E. I. George, 1992. Explaining the Gibbs Sampler. *American Statistician* **46** :167–174.
- Chase, J. M. and M. A. Leibold, 2003. Ecological Niches. Linking Classical and Contemporary Approaches. Chicago.
- Chave, J., 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology letters* **7** :241–253.
- Chesson, P., 1991. A need for niches? *Trends in Ecology and Evolution* **6** :26–28.
- Chesson, P., 2000a. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology* **58** :211–237.
- Chesson, P., 2000b. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **31** :343–366.
- Clark, D. B., C. Soto Castro, L. D. Alfaro Alvarado, and J. M. Read, 2004a. Quantifying mortality of tropical rain forest trees using high-spatial-resolution satellite data. *Ecology Letters* **7** :52–59.
- Clark, J. S., 1996. Testing disturbance theory with long-term data : Alternative life-history solutions to the distribution of events. *American Naturalist* **148** :976–996.
- Clark, J. S., 2003a. Uncertainty and variability in demography and population growth : a hierarchical approach. *Ecology* **84** :1370–1381.
- Clark, J. S., 2003b. Uncertainty in ecological inference and forecasting. *Ecology* **84** :1349–1350.
- Clark, J. S., 2005. Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters* **8** :2–14.
- Clark, J. S., 2007. Models for ecological data : an introduction. Princeton University Press.
- Clark, J. S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. HilleRisLambers, J. Lichter, J. McLachlan, J. Mohan, and P. Wyckoff, 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* **86** :1–16.
- Clark, J. S., S. R. Carpenter, M. Barber, S. Collins, A. Dobson, J. A. Foley, D. M. Lodge, M. Pascual, R. Pielke, W. Pizer, C. Pringle, W. V. Reid, K. A. Rose, O. Sala, W. H. Schlesinger, D. H. Wall, and D. Wear, 2001. Ecological forecasts : An emerging imperative. *Science* **293** :657–660.
- Clark, J. S., M. Dietze, S. Chakraborty, P. K. Agarwal, I. Ibanez, S. LaDeau, and M. Wolosin, 2007. Resolving the biodiversity paradox. *Ecology Letters* **10** :647–659.
- Clark, J. S., S. LaDeau, and I. Ibanez, 2004b. Fecundity of trees and the colonization-competition hypothesis. *Ecological Monographs* **74** :415–442.

- Clark, J. S., M. Lewis, J. S. McLachlan, and J. HilleRisLambers, 2003a. Estimating population spread : What can we forecast and how well? *Ecology* **84** :1979–1988.
- Clark, J. S. and J. S. McLachlan, 2003. Stability of forest biodiversity. *Nature* **423** :635–628.
- Clark, J. S., J. Mohan, M. Dietze, and I. Ibanez, 2003b. Coexistence : How to identify trophic trade-offs. *Ecology* **84** :17–31.
- Cochran, W. G. and G. M. Cox, 1957. Experimental designs. John Wiley & Sons.
- Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199** :1302–1310.
- Connell, J. H. and R. O. Slatyer, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* **111** :1119–1144.
- Coomes, D. A., R. P. Duncan, R. B. Allen, and J. Truscott, 2003. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecology Letters* **6** :980–989.
- Coomes, D. A. and P. J. Grubb, 1998. A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional Ecology* **12** :426–435.
- Coomes, D. A. and P. J. Grubb, 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* **18** :283–291.
- Cordonnier, T., 2004. Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers. Ph.D. thesis, ENGREF - Université Paris XI, Grenoble.
- Cordonnier, T., B. Courbaud, and A. Franc, 2006. The effect of colonization and competition processes on the relation between disturbance and diversity in plant communities. *Journal of Theoretical Biology* **243** :1–12.
- Courbaud, B., F. de Coligny, and T. Cordonnier, 2003. Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology* **116** :1–18.
- Courbaud, B., G. Kunstler, and G. Vieilledent, in review. Intra-specific variability, competition and species coexistence in plant communities. *Submitted to Theoretical Ecology* .
- Crainiceanu, C. M., D. Ruppert, and M. P. Wand, 2005. Bayesian analysis for penalized spline regression using WinBUGS. *Journal of Statistical Software* **14**.

- Cullen, L. E., J. G. Palmer, R. P. Duncan, and G. H. Stewart, 2001. Climate change and tree-ring relationships of *Nothofagus menziesii* tree-line forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **31** :1981–1991.
- Curtis, R. O., 1967. Height-diameter and height-diameter-age equations for second growth Douglas-Fir. *Forest Science* **13** :365–375.
- Dagnelie, P., 2003. Principes d'expérimentation - Planification des expériences et analyse de leurs résultats. Gembloux.
- Dai, X., 1996. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration : a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden. *Forest Ecology and Management* **84** :187–197.
- de Coligny, F., 2007. Efficient building of forestry modelling software with the Capsis methodology. *Pma 2006 : Second International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, Proceedings* pages 216–222.
- de Coligny, F., P. Ancelin, G. Cornu, B. Courbaud, P. Dreyfus, F. Goreaud, S. Gourlet-Fleury, C. Meredieu, and L. Saint-Andre, 2003. CAPSIS : Computer-aided projection for strategies in silviculture : Advantages of a shared forest-modelling platform. *Modelling Forest Systems* pages 319–323.
- Dean, T. J. and J. N. Long, 1986. Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Annals of Botany* **58** :833–840.
- Deleuze, C., D. Blaudez, and J. C. Herve, 1996. Fitting a hyperbolic model for height versus girth relationship in spruce stands. Spacing effects. *Annales Des Sciences Forestieres* **53** :93–111.
- Desplanque, C., C. Rolland, and R. Michalet, 1998. Dencroécologie comparée du sapin blanc (*Abies alba*) et de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans une vallée alpine de France. *Canadian Journal of Forest Research* **28** :737–748.
- Desplanque, C., C. Rolland, and F. H. Schweingruber, 1999. Influence of species and abiotic factors on extreme tree ring modulation : *Picea abies* and *Abies alba* in Tarentaise and Maurienne (French Alps). *Trees* **13** :218–227.
- Deutschman, D. H., S. A. Levin, C. Devine, and L. A. Buttell, 1997. Scaling from trees to forests : analysis of a complex simulation model. *Science* **277** :1688.
- Deutschman, D. H., S. A. Levin, and S. W. Pacala, 1999. Error propagation in a forest succession model : The role of fine-scale heterogeneity in light. *Ecology* **80** :1927–1943.
- Dhôte, J. F., T. Cordonnier, P. Dreyfus, and N. Le Goff, 2005. Quelques enjeux autour des forêts hétérogènes tempérées. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF* **10** :22–31.

- Dietze, M. C., M. S. Wolosin, and J. S. Clark, inpress. Capturing diversity and interspecific variability in allometries : A hierarchical approach. *Forest Ecology and Management* .
- Dobbertin, M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress : a review. *European Journal of Forest Research* **124** :319–333.
- Dorren, L. K. A. and F. Berger, 2006. Stem breakage of trees and energy dissipation during rockfall impacts. *Tree Physiology* **26** :63–71.
- Dorren, L. K. A., F. Berger, C. le Hir, E. Mermin, and P. Tardif, 2005. Mechanisms, effects and management implications of rockfall in forests. *Forest Ecology and Management* **215** :183–195.
- Dovčiak, M., R. Hrivnák, K. Ujházy, and D. Gömöry, 2008. Seed rain and environmental controls on invasion of *Picea abies* into grassland. *Plant Ecology* **194** :135–148.
- Draper, D., 1995. Assessment and Propagation of Model Uncertainty. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological* **57** :45–97.
- Eid, T. and E. Tuhus, 2001. Models for individual tree mortality in Norway. *Forest Ecology and Management* **154** :69–84.
- Ellenberg, H., 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge.
- Emborg, J., 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* **106** :83–95.
- Feller, M. C., 1998. Influence of ecological conditions on Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) germinant survival and initial seedling growth in south-central British Columbia. *Forest Ecology and Management* **107** :55–69.
- Flores, O., S. Gourlet-Fleury, and N. Picard, 2006. Local disturbance, forest structure and dispersal effects on sapling distribution of light-demanding and shade-tolerant species in a French Guianian forest. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **29** :141–154.
- Fowler, N. L., 1988. What is a safe site? : neighbor, litter, germination date and patch effects. *Ecology* **4** :947–961.
- Franc, A., S. Gourlet-Fleury, and N. Picard, 2000. *Une introduction à la modélisation des forêts hétérogènes*. Nancy, first edition edition.
- Franklin, J. F., H. H. Shugart, and M. E. Harmon, 1987. Tree death as an ecological process. *Bioscience* pages 550–556.
- Fridman, J. and E. Valinger, 1998. Modelling probability of snow and wind damage using tree, stand, and site characteristics from *Pinus sylvestris* sample plots. *Scandinavian Journal of Forest Research* **13** :348–356.

- Gaul, D., D. Hertel, W. Borken, E. Matzner, and C. Leuschner, 2008. Effects of experimental drought on the fine root system of mature Norway spruce. *Forest Ecology and Management* **256** :1151–1159.
- Gauquelin, X. and B. Courbaud, 2006. Guide des sylvicultures de montagne - Alpes du nord françaises. CEMAGREF.
- Gause, G. F., 1934. The struggle for existence. University of Moscow.
- Geburek, T., K. Robitschek, and N. Milasowszky, 2008. A tree of many faces : Why are there different crown types in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) ? *Flora* **203** :126–133.
- Gegout, J.-C., 2001. Establishing a phytoecological data base for determining the autecology of forest flora in France. *Revue Forestiere Francaise (Nancy)* **53** :397–403.
- Gelfand, A. E. and A. F. M. Smith, 1990. Sampling-Based Approaches to Calculating Marginal Densities. *Journal of American Statistical Association* **85** :398–409.
- Gelman, A., J. B. Carlin, H. S. Stern, and D. B. Rubin, 2003. Bayesian Data Analysis. Texts in Statistical Science. Second edition edition.
- Getzin, S. and K. Wiegand, 2007. Asymmetric tree growth at the stand level : Random crown patterns and the response to slope. *Forest Ecology and Management* **242** :165–174.
- Ghosh, S. K., P. Mukhopadhyay, and J. C. Lu, 2006. Bayesian analysis of zero-inflated regression models. *Journal of Statistical Planning and Inference* **136** :1360–1375.
- Gilks, W. R., A. Thomas, and D. J. Spiegelhalter, 1994. A Language and Program for Complex Bayesian Modelling. *The Statistician* **43** :169–177.
- Gill, S. J., G. S. Biging, and E. C. Murphy, 2000. Modeling conifer tree crown radius and estimating canopy cover. *Forest Ecology and Management* **126** :405–416.
- Gillot, P., 1985. Économie de l'eau chez l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) en conditions de détresse hydrique : variabilité écophysiological des individus dans les Alpes dauphinoises ; comparaison avec le sapin (*Abies alba* Mill.). Thèse de 3e cycle. Grenoble.
- Gimenez, O., R. Covas, C. R. Brown, M. D. Anderson, M. B. Brown, and T. Lenormand, 2006a. Nonparametric estimation of natural selection on a quantitative trait using mark-recapture data. *Evolution* **60** :460–466.
- Gimenez, O., C. Crainiceanu, C. Barbraud, S. Jenouvrier, and B. J. T. Morgan, 2006b. Semiparametric regression in capture-recapture modeling. *Biometrics* **62** :691–698.
- Godard, O., 1994. De la nature du principe de précaution. Le principe de précaution, significations et conséquences.

- Gosselin, M. and O. Laroussinie, 2004. Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique.
- Gotelli, N. J. and A. M. Ellison, 2005. A primer of ecological statistics. Sunderland.
- Gower, S. T., R. E. McMurtrie, and D. Murty, 1996. Aboveground net primary production decline with stand age : Potential causes. *Trends in Ecology & Evolution* **11** :378–382.
- Grassi, G. and U. Bagnaresi, 2001. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. *Tree Physiology* **21** :959–967.
- Grassi, G., G. Minotta, G. Tonon, and U. Bagnaresi, 2004. Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **34** :141–149.
- Gravel, D., C. D. Canham, M. Beaudet, and C. Messier, 2006. Reconciling niche and neutrality : the continuum hypothesis. *Ecology Letters* **9** :399–409.
- Greene, D. F., C. D. Canham, K. D. Coates, and P. T. Lepage, 2004. An evaluation of alternative dispersal functions for trees. *Journal of Ecology* **92** :758–766.
- Greene, D. F. and E. A. Johnson, 1993. Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos* **67** :69–74.
- Groot, A., 2004. A model to estimate light interception by tree crowns, applied to black spruce. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **34** :788–799.
- Grubb, P. J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* **52** :107–145.
- Grubb, P. J., 1998. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **1** :3–31.
- Guehl, J.-M., 1985. Étude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill., *Picea excelsa* Link.). *Annals of Forest Science* **42** :23–38.
- Guicherd, P., 1994. Water Relations of European Silver Fir (*Abies-Alba* Mill) in 2 Natural Stands in the French Alps Subject to Contrasting Climatic Conditions. *Annales Des Sciences Forestieres* **51** :599–611.
- Guisan, A. and W. Thuiller, 2005. Predicting species distribution : offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8** :993–1009.
- Guisan, A. and N. E. Zimmermann, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135** :147–186.



- Hansen, E. M., B. J. Bentz, A. S. Munson, J. C. Vandygriff, and D. L. Turner, 2006. Evaluation of funnel traps for estimating tree mortality and associated population phase of spruce beetle in Utah. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **36** :2574–2584.
- Harcombe, P. A., 1987. Tree life table. *Bioscience* **37** :557–568.
- Harper, J. L., 1977. Population biology of plants. Academic Press.
- Harper, J. L., J. N. Clatworthy, I. H. McNaughton, and G. R. Sagar, 1961. The evolution of closely related species living in the same area. *Evolution* **15** :209–227.
- Hawkes, C., 2000. Woody plant mortality algorithms : description, problems and progress. *Ecological Modelling* **126** :225–248.
- Henry, H. A. L. and L. W. Aarssen, 1999. The interpretation of stem diameter-height allometry in trees : biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters* **2** :89–97.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. Lopezsofia, and J. A. Amat, 1994. Recruitment of a Mast-Fruiting, Bird-Dispersed Tree - Bridging Frugivore Activity and Seedling Establishment. *Ecological Monographs* **64** :315–344.
- Hilborn, R. and M. Mangel, 1997. The ecological detective, confronting models with data. Princeton University Press, New Jersey-USA.
- Hirayama, D., S. Nanami, A. Itoh, and T. Yamakura, 2008. Individual resource allocation to vegetative growth and reproduction in subgenus Cyclobalanopsis (*Quercus*, Fagaceae) trees. *Ecological Research* **23** :451–458.
- Holyoak, M. and M. Leibold, 2005. Metacommunities : Spatial Dynamics and Ecological Communities. The University of Chicago Press.
- Houllier, F., J. Bouchon, and Y. Birot, 1991. Modelling Forest Stand Dynamics Present Status and Future Prospects. *Revue Forestiere Francaise (Nancy)* **43** :87–108.
- Howe, H. F. and J. Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13** :201–208.
- Hubbard, R. M., B. J. Bond, and M. G. Ryan, 1999. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology* **19** :165–172.
- Hubbell, S. P., 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* **16** :Suppl : S9–S21.
- Hubbell, S. P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monographs in population biology (32). Princeton University Press, Princeton.

- Hubbell, S. P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* **19** :166–172.
- Huisman, J. and F. J. Weissing, 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* **402** :407–410.
- Hummel, S., 2000. Height, diameter and crown dimensions of *Cordia alliodora* associated with tree density. *Forest Ecology and Management* **127** :31–40.
- Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks- Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology - 22 :415-427. *Reprinted in 1991 : Classics in Theoretical Biology. Bull. of Math. Biol.* **53** :193–213.
- Hutchinson, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* **93** :145–159.
- Hutchinson, G. E., 1961. The paradox of the plancton. *The American Naturalist* **95** :137–145.
- Ibanez, I., J. S. Clark, S. LaDeau, and J. HilleRisLambers, 2007. Exploiting temporal variability to understand tree recruitment response to climate change. *Ecological Monographs* **77** :163–177.
- Ihaka, R. and R. Gentleman, 1996. R : A Language for Data Analysis and Graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5** :299–314.
- Jactel, H., E. Brockerhoff, and P. Duelli, 2005. A test of the biodiversity-stability theory : Meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors. *Forest Diversity and Function : Temperate and Boreal Systems* **176** :235–262.
- Jalkanen, R. and B. Konopka, 1998. Snow-packing as a potential harmful factor on *Picea abies*, *Pinus sylvestris* and *Betula pubescens* at high altitude in northern Finland. *European Journal of Forest Pathology* **28** :373–382.
- Janzen, D. H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* **104** :501–528.
- Jump, A. S., J. M. Hunt, and J. Penuelas, 2007. Climate relationships of growth and establishment across the altitudinal range of *fagus sylvatica* in the montseny mountains, northeast spain. *Ecoscience* **14** :507–518.
- Kantola, A. and A. Makela, 2004. Crown development in Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees-Structure and Function* **18** :408–421.
- Karban, R. and M. Huntzinger, 2006. How to do ecology. A concise handbook. Princeton University Press.

- Kelly, D. and V. L. Sork, 2002. Mast seeding in perennial plants : Why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* **33** :427–447.
- Kimura, M., 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* **217** :624–626.
- King, D. A., 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* **12** :25–44.
- Kneitel, J. M. and J. M. Chase, 2004. Trade-offs in community ecology : linking spatial scales and coexistence. *Ecology Letters* **7** :69–80.
- Kobe, R. K. and K. D. Coates, 1997. Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **27** :227–236.
- Kobe, R. K., S. W. Pacala, and J. A. Silander, 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* **5** :517–532.
- Koenig, W. D., R. L. Mumme, W. J. Carmen, and M. T. Stanback, 1994. Acorn Production by Oaks in Central Coastal California - Variation within and among Years. *Ecology* **75** :99–109.
- Kohyama, T., 1993. Size-structured tree populations in gap-dynamic forest - the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal Of Ecology* **81** :131–143.
- Korner, C., 1999. Alpine plant life : functional plant ecology of high Mountain ecosystems. Berlin.
- Korzukhin, M. D. and M. T. Ter-Mikaelian, 1995. An individual tree-based model of competition for light. *Ecological Modelling* **79** :221–229.
- Kunstler, G., 2005. Dynamique du paysage et démographie des espèces arborées dominantes. Ph.D. thesis, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier.
- Kunstler, G., R. B. Allen, D. A. Coomes, C. D. Canham, and E. F. Wright, inreview. Sustainable management and non-equilibrium dynamics : evaluation of harvesting conifers from mixed-species forest using a simulation model .
- Kunstler, G., T. Curt, M. Bouchaud, and J. Lepart, 2005. Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research* **35** :1657–1668.
- Lambert, D., 1992. Zero-Inflated Poisson Regression, with an Application to Defects in Manufacturing. *Technometrics* **34** :1–14.

- Lappi, J., 1997. A longitudinal analysis of height/diameter curves. *Forest Science* **43** :555–570.
- Lavine, M., 1991. Problems in Extrapolation Illustrated with Space-Shuttle O-Ring Data. *Journal of the American Statistical Association* **86** :919–921.
- Lee, W. K., K. von Gadow, D. J. Chung, J. L. Lee, and M. Y. Shin, 2004. DBH growth model for *Pinus densiflora* and *Quercus variabilis* mixed forests in central Korea. *Ecological Modelling* **176** :187–200.
- Lee, Y. J., 1971. Predicting mortality for even-aged stands of lodgepole pine. *Forest Chronicle* **47** :29–32.
- Legendre, P., 1993. Real Data Are Messy. *Statistics and Computing* **3** :197–199.
- Lenoir, J., J. C. Gegout, P. A. Marquet, P. de Ruffray, and H. Brisse, 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* **320** :1768–1771.
- Lenz, O., P. Nogler, and O. U. Bräker, 1988. L'évolution du temps et le dépérissement du sapin blanc dans la région de Berne. Berne.
- Levins, R. and D. Culver, 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **6** :1246–1248.
- Lexer, M. J. and K. Hönninger, 2001. A modified 3D-patch model for spatially explicit simulation of vegetation composition in heterogeneous landscape. *Forest Ecology and Management* **144** :43–65.
- Lian, C., S. Goto, T. Kubo, Y. Takahashi, M. Nakagawa, and T. Hogetsu, 2008. Nuclear and chloroplast microsatellite analysis of *Abies sachalinensis* regeneration on fallen logs in a subboreal forest in Hokkaido, Japan. *Molecular Ecology* **17** :2948–2962.
- Lichstein, J. W., J. Dushoff, S. A. Levin, and S. W. Pacala, 2007. Intraspecific variation and species coexistence. *American Naturalist* **170** :807–818.
- Lin, J., P. A. Harcombe, and M. R. Fulton, 2001. Characterizing shade tolerance by the relationship between mortality and growth in tree saplings in a southeastern Texas forest. *Canadian Journal of Forest Research* **31** :345–349.
- Loreau, M., 1998. Biodiversity and ecosystem functioning : A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95** :5632–5636.
- Loreau, M. and N. Mouquet, 1999. Immigration and the maintenance of local species diversity. *American Naturalist* **154** :427–440.

- Lorimer, C. G., S. E. Dahir, and E. V. Nordheim, 2001. Tree mortality rates and longevity in mature and old-growth hemlock-hardwood forests. *Journal of Ecology* **89** :960–971.
- Lotka, A. J., 1925. Elements of physical biology. Williams & Wilkins Co.
- Lundstrom, T., T. Jonas, V. Stockli, and W. Ammann, 2007. Anchorage of mature conifers : Resistive turning moment, root-soil plate geometry and root growth orientation. *Tree Physiology* **27** :1217–1227.
- Lévy, G. and M. Becker, 1987. Le dépérissement du sapin dans les Vosges : rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Annals of Forest Science* **44** :403–416.
- MacArthur, R. H., 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology* **1** :1–11.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson, 1967. The Theory of Island Biogeography.
- MacFarlane, D. W., E. J. Green, A. Brunner, and H. E. Burkhart, 2002. Predicting survival and growth rates for individual loblolly pine trees from light capture estimates. *Canadian Journal of Forest Research* **32** :1970–1983.
- Manion, P. D., 1981. Tree disease concepts. Englewoods Cliffs NJ.
- Mantgem, P. J. v. and N. L. Stephenson, 2007. Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology Letters* **10** :909–916.
- Martin, T. G., B. A. Wintle, J. R. Rhodes, P. M. Kuhnert, S. A. Field, S. J. Low-Choy, A. J. Tyre, and H. P. Possingham, 2005. Zero tolerance ecology : improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters* **8** :1235–1246.
- McMahon, T., 1973. Size and shape in biology. *Science* **179** :1201–1204.
- Mehtatalo, L., 2004. A longitudinal height-diameter model for Norway spruce in Finland. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **34** :131–140.
- Mittelbach, G. G., C. F. Steiner, S. M. Scheiner, K. L. Gross, H. L. Reynolds, R. B. Waide, M. R. Willig, S. I. Dodson, and L. Gough, 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity ? *Ecology* **82** :2381–2396.
- MNHN, 1997. Cahiers d'habitats Natura 2000. *Site Internet du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable*. .
- Moles, A. T. and M. Westoby, 2004. Seedling survival and seed size : a synthesis of the literature. *Journal Of Ecology* **92** :372–383.
- Monserud, R. A., 1976. Simulation of forest tree mortality. *Forest Science* **22** :438–444.

- Monserud, R. A. and H. Sterba, 1996. A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. *Forest Ecology and Management* **80** :57–80.
- Monserud, R. A. and H. Sterba, 1999. Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. *Forest Ecology and Management* **113** :109–123.
- Moore, J. A., D. A. Hamilton, Y. Xiao, and J. Byrne, 2004. Bedrock type significantly affects individual tree mortality for various conifers in the inland Northwest, USA. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **34** :31–42.
- Motta, R. and J.-C. Haudemand, 2000. Protective forests and silvicultural stability - an example of planning in the Aosta Valley. *Mountain Research and Development* **20** :180–187.
- Muller-Landau, H. C., R. S. Condit, J. Chave, S. C. Thomas, S. A. Bohlman, S. Bunyavejchewin, S. Davies, R. Foster, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, K. E. Harms, T. Hart, S. P. Hubbell, A. Itoh, A. R. Kassim, J. V. LaFrankie, H. S. Lee, E. Losos, J. R. Makana, T. Ohkubo, R. Sukumar, I. F. Sun, N. M. N. Supardi, S. Tan, J. Thompson, R. Valencia, G. V. Munoz, C. Wills, T. Yamakura, G. Chuyong, H. S. Dattaraja, S. Esufali, P. Hall, C. Hernandez, D. Kenfack, S. Kiratiprayoon, H. S. Suresh, D. Thomas, M. I. Vallejo, and P. Ashton, 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* **9** :575–588.
- Nakashizuka, T., 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology & Evolution* **16** :205–210.
- Nee, S. and R. M. May, 1992. Dynamics of metapopulations - habitat destruction and competitive coexistence. *Journal Of Animal Ecology* **61** :37–40.
- Nishimura, T. B., 2006. Successional replacement mediated by frequency and severity of wind and snow disturbances in a Picea-Abies forest. *Journal of Vegetation Science* **17** :57–64.
- Norberg, R. A., 1988. Theory of growth geometry of plants and self-thinning of plant populations : geometric similarity, elastic similarity, and different growth modes of plant parts. *American Naturalist* **131** :220–256.
- Nothdurft, A., E. Kublin, and J. Lappi, 2006. A non-linear hierarchical mixed model to describe tree height growth. *European Journal of Forest Research* **125** :281–289.
- Oldeman, R. A. A., 1990. Forests : elements of silvology. Springer-Verlag, Berlin.
- Oliver, C. D. and B. C. Larson, 1996. Forest Stand dynamics. New-York, update edition edition.

- O'Neill, R. V., 2001. Is it time to bury the ecosystem concept ? (with full military honors of course!). *Ecology* **82** :3275–3284.
- Ozenda, P., 1985. La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. Paris.
- Pacala, S. W., C. Canham, J. Saponara, J. A. Silander, R. K. Kobe, and E. Ribbens, 1996. Forest models defined by field measurements : estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* **66** :1–43.
- Pacala, S. W. and M. Rees, 1998. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *American Naturalist* **152** :729–737.
- Papaik, M. J. and C. D. Canham, 2006. Species resistance and community response to wind disturbance regimes in northern temperate forests. *Journal of Ecology* **94** :1011–1026.
- Parish, R., G. D. Nigh, and J. A. Antos, 2008. Allometry and size structure of trees in two ancient snow forests in coastal British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **38** :278–288.
- Pearman, P. B., C. F. Randin, O. Broennimann, P. Vittoz, W. O. van der Knaap, R. Engler, G. Le Lay, N. E. Zimmermann, and A. Guisan, 2008. Prediction of plant species distributions across six millennia. *Ecology Letters* **11** :357–369.
- Peet, R. K. and N. L. Christensen, 1987. Competition and tree death. *Bioscience* **37** :586–595.
- Peltola, H., S. Kellomaki, H. Vaisanen, and V. P. Ikonen, 1999. A mechanistic model for assessing the risk of wind and snow damage to single trees and stands of Scots pine, Norway spruce, and birch. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **29** :647–661.
- Peterson, G., C. R. Allen, and C. S. Holling, 1998. Ecological resilience, biodiversity and scale. *Ecosystems* **1** :6–18.
- Piboule, A., C. Collet, H. Frochot, and J. F. Dhote, 2005. Reconstructing crown shape from stem diameter and tree position to supply light models. I. Algorithms and comparison of light simulations. *Annals of Forest Science* **62** :645–657.
- Pinheiro, J. C. and D. M. Bates, 2000. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. Statistics and Computing Series. New-York.
- Pinto, P. E. and J. C. Gegout, 2005. Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science* **62** :761–770.
- Pinto, P. E., J. C. Gegout, J. C. Herve, and J. F. Dhote, 2008. Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. *Forest Ecology and Management* **255** :619–629.

- Poorter, L., L. Bongers, and F. Bongers, 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species : Traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* **87** :1289–1301.
- Price, M. F., 2003. Why mountain forests are important. *Forestry Chronicle* **79** :219–222.
- Purves, D. W., J. W. Lichstein, and S. W. Pacala, 2007. Crown plasticity and competition for canopy space : a new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species. *PLoS ONE* **2** :e870.
- Purves, D. W., J. W. Lichstein, N. Strigul, and S. W. Pacala, 2008. Predicting and understanding forest dynamics using a simple tractable model. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **105** :17018–17022.
- Purves, D. W. and S. W. Pacala, 2005. Ecological drift in niche-structured communities : neutral pattern does not imply neutral process. In *Biotic Interactions in the Tropics*. D. Burslem, M. Pinard, S. Hartley, Cambridge, UK.
- Quine, C., M. Coutts, B. Gardiner, and G. Pyatt, 1995. Forests and wind : management to minimise damage. Technical Report Bulletin 114, forestry Commission, London.
- Rameau, J. C., D. Mansion, G. Dume, and F. Institut Pour Le Developpement, 1993. Flore forestière française : guide écologique illustré. Tome 2, Montagnes. IDF.
- Rathbun, S. L. and S. L. Fei, 2006. A spatial zero-inflated poisson regression model for oak regeneration. *Environmental and Ecological Statistics* **13** :409–426.
- Rees, M., R. Condit, M. Crawley, S. Pacala, and D. Tilman, 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* **293** :650–655.
- Reich, P. B. and J. Oleksyn, 2008. Climate warming will reduce growth and survival of scots pine except in the far north. *Ecology Letters* **11** :588–597.
- Ribbens, E., J. A. Silander, and S. W. Pacala, 1994. Seedling Recruitment in Forests - Calibrating Models to Predict Patterns of Tree Seedling Dispersion. *Ecology* **75** :1794–1806.
- Ricklefs, R. and G. Miller, 1999. *Ecology* 4è ed. WH Freeman.
- Rohmeder, E., 1972. *Das Saatgut in der Forstwirtschaft*. Hamburg.
- Sagnard, F., C. Pichot, P. Dreyfus, P. Jordano, and B. Fady, 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment : recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecological Modelling* **203** :464–474.
- Santner, T. J., B. J. Williams, and W. I. Notz, 2003. *The Design and Analysis of Computer Experiments*. Springer Verlag.



- Sardin, T. and J.-L. Dunoyer, 2005. Futaies hétérogènes : pour une meilleure prise en compte dans la gestion des forêts publiques. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF* **10** :17–21.
- Saucier, J.-P., 1997. Modélisation de l'accroissement radial des quatre principales essences des peuplements mélangés de bouleau jaune et de résineux soumis à des perturbations naturelles (Québec). Thèse de doctorat. Nancy.
- Scheffer, M. and E. H. van Nes, 2006. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103** :6230–6235.
- Scherer-Lorenzen, M., C. Körner, and E.-D. Schulze, 2005. Forest Diversity and Function : Temperate and Boreal Systems. Ecological Studies 176.
- Schütz, J.-P., 1969. Etude des phénomènes de la croissance en hauteur et en diamètre du sapin (*Abies alba* Mill.) et de l'épicéa (*Picea abies* Karst.) dans deux peuplements jardinés et une forêt vierge. Ph.D. thesis, Ecole Polytechnique Fédérale Zurich, Zurich.
- Schütz, J.-P., 2004. Stabilité sylvicole des peuplements forestiers face aux tempêtes. Etat des connaissances. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF* **3** :21–28.
- Schütz, J.-P., 2005. Historique des traitements irréguliers en Europe. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF* **10** :32–35.
- Seidl, R., W. Rammer, D. Jager, and M. J. Lexer, 2008. Impact of bark beetle (*Ips typographus* L.) disturbance on timber production and carbon sequestration in different management strategies under climate change. *Forest Ecology And Management* **256** :209–220.
- Seymour, R. S. and M. L. Hunter, 1999. Principles of ecological forestry. In M. L. Hunter, editor, *Maintaining Biodiversity in forest ecosystems*, pages 22–61. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Seynave, I., J.-C. Gegout, J.-C. Herve, J.-F. Dhote, J. Drapier, E. Bruno, and G. Dume, 2004. Forestry potential of Norway spruce in eastern France - An investigation based on NFI data. *Revue Forestiere Francaise (Nancy)* **56** :537–550.
- Shukla, R. P. and P. S. Ramakrishnan, 1986. Architecture and growth strategies of tropical trees in relation to successional status. *Journal of Ecology* **74** :33–46.
- Silverton, J., 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in ecology and evolution - review* **19** :605–611.
- Skroppa, T., 2003. Technical guidelines for genetic conservation and use for norway spruce (*Picea abies*). Technical report, EUFORGEN International Plant Genetic Resources Institute.

- Smith, C. C., J. L. Hamrick, and C. L. Kramer, 1990. The Advantage of Mast Years for Wind Pollination. *American Naturalist* **136** :154–166.
- Sorrensen-Cothorn, K. A., E. D. Ford, and D. G. Sprugel, 1993. A Model of Competition Incorporating Plasticity through Modular Foliage and Crown Development. *Ecological Monographs* **63** :277–304.
- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. R. Carlin, and A. van der Linde, 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology* **64** :583–616.
- Stancioiu, P. T. and K. L. O'Hara, 2006. Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *European Journal of Forest Research* **125** :151–162.
- Sterba, H., A. Blab, and K. Katzensteiner, 2002. Adapting an individual tree growth model for Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) in pure and mixed species stands. *Forest Ecology and Management* **159** :101–110.
- Stokes, A., F. Salin, A. D. Kokutse, S. Berthier, H. Jeannin, S. Mochan, L. Dorren, N. Kokutse, M. Abd Ghani, and T. Fourcaud, 2005. Mechanical resistance of different tree species to rockfall in the French Alps. *Plant and Soil* **278** :107–117.
- Streng, D. R., J. S. Glitzenstein, and P. A. Harcombe, 1989. Woody seedlings dynamics in an East Texas floodplain forest. *Ecological Monographs* **59** :177–204.
- Sturtz, S., U. Ligges, and A. Gelman, 2005. R2WinBUGS : A package for running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software* **12** :1–16.
- Szymura, T. H., A. Dunajski, I. Aman, M. Makowski, and M. Szymura, 2007. The spatial pattern and microsites requirements of *Abies alba* natural regeneration in the Karkonosze Mountains. *Dendrobiology* **58** :51–57.
- Thuiller, W., 2007. Biodiversity - Climate change and the ecologist. *Nature* **448** :550–552.
- Thuiller, W., C. Albert, M. B. Araujo, P. M. Berry, M. Cabeza, A. Guisan, T. Hickler, G. F. Midgely, J. Paterson, F. M. Schurr, M. T. Sykes, and N. E. Zimmermann, 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions : Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **9** :137–152.
- Thuiller, W., S. Lavorel, M. B. Araujo, M. T. Sykes, and I. C. Prentice, 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102** :8245–8250.
- Tilman, D., 1977. Resource competition between planktonic algae : an experimental and theoretical approach. *Ecology* **58** :338–348.

- Tilman, D., 1982. Resource Competition and Community Structure.
- Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75** :2–16.
- Tilman, D., 1999. Diversity by default. *Science* **283** :495–496.
- Tilman, D., 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure : a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* **101** :10855–10861.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann, 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277** :1300–1302.
- Tilman, D. and S. W. Pacala, 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In R. Ricklefs and D. Schluet, editors, *Species diversity in ecological communities*, pages 13–25. University of Chicago press, Chicago.
- Tokeshi, M., 1999. Species coexistence : ecological and evolutionary perspectives. Cambridge.
- Townsend, C., 2008. Ecological applications : toward a sustainable world. Blackwell.
- Ulmer, U., 2006. Schweizerisches Landesforstinventar LFI. Datenbankauszug der Erhebungen 1983-85 und 1993-95 vom 30. Mai 2006. Technical report, WSL, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf.
- Uriarte, M., C. Canham, J. Thompson, J. K. Zimmerman, and N. Brokaw, 2005. Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest : light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. *Journal of Ecology* **93** :291–304.
- Uriarte, M., C. D. Canham, J. Thompson, and J. K. Zimmerman, 2004. A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs* **74** :591–614.
- Valinger, E. and J. Fridman, 1997. Modelling probability of snow and wind damage in Scots pine stands using tree characteristics. *Forest Ecology and Management* **97** :215–222.
- Valkonen, S. and L. Valsta, 2001. Productivity and economics of mixed two-storied spruce and birch stands in Southern Finland simulated with empirical models. *Forest Ecology and Management* **140** :133–149.
- Vera, F. W. M., 2000. Grazing ecology and forest history. Cabi Publishing, The Hague.
- Verhulst, P. F., 1838. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Correspondance mathématique et physique* **10** :113–121.

- Vieilledent, G., B. Courbaud, G. Kunstler, and J.-F. Dhôte, in prepa. Effects of light and dispersal limitation on the recruitment process of Silver Fir and Norway Spruce in the Western Alps .
- Vieilledent, G., B. Courbaud, G. Kunstler, and J.-F. Dhôte, in reviewa. Mortality of Silver Fir and Norway Spruce in the Western Alps – A semi-parametric Bayesian approach combining size-dependent and growth-dependent mortality .
- Vieilledent, G., B. Courbaud, G. Kunstler, J.-F. Dhôte, and J. S. Clark, in reviewb. Biases in the estimation of size dependent mortality models : advantages of a semi-parametric approach .
- Vieilledent, G., B. Courbaud, G. Kunstler, J.-F. Dhôte, and J. S. Clark, in reviewc. Individual variability in tree allometries determines light resource allocation in forest ecosystems – A hierarchical bayes approach .
- Vieilledent, G., V. Rossi, B. Courbaud, G. Kunstler, and J.-F. Dhôte, in prepb. Intra-individual variability and species fitness .
- Vincent, G. and D. Harja, 2008. Exploring ecological significance of tree crown plasticity through three-dimensional modelling. *Annals of Botany* **101** :1221–1231.
- Volkov, I., J. R. Banavar, F. L. He, S. P. Hubbell, and A. Maritan, 2005. Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature* **438** :658–661.
- Volkov, I., J. R. Banavar, S. P. Hubbell, and A. Maritan, 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature* **424** :1035–1037.
- Volkov, I., J. R. Banavar, S. P. Hubbell, and A. Maritan, 2007. Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs. *Nature* **450** :45–49.
- Volkov, I., J. R. Banavar, A. Maritan, and S. P. Hubbell, 2004. Neutral theory : the stability of forest biodiversity. *Nature* **427** :696 ; discussion 696–7.
- Volterra, V., 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei* **6**.
- Warner, R. and P. Chesson, 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations : a field guide to the storage effect. *The American Naturalist* **125** :769–787.
- Wasser, B. and M. Frehner, 1996. Soins minimaux pour les forêts à fonction protectrice. Office Central Fédéral des Imprimés et du Matériel, Berne.
- Weiner, J., 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution* **5** :360–364.

- Wermelinger, B., A. Rigling, D. S. Mathis, and M. Dobbertin, 2008. Assessing the role of bark- and wood-boring insects in the decline of scots pine (*pinus sylvestris*) in the swiss rhone valley. *Ecological Entomology* **33** :239–249.
- Wintle, B. A., M. A. McCarthy, C. T. Volinsky, and R. P. Kavanagh, 2003. The use of Bayesian model averaging to better represent uncertainty in ecological models. *Conservation Biology* **17** :1579–1590.
- Wolf, H., 2003. Technical guidelines for genetic conservation and use for silver fir (*abies alba*). Technical report, EUFORGEN International Plant Genetic Resources Institute.
- Worrall, J. J., T. D. Lee, and T. C. Harrington, 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea-Abies* forests of Crawford Notch, New Hampshire, USA. *Journal of Ecology* **93** :178–190.
- Wright, E. F., K. D. Coates, C. D. Canham, and P. Bartemucci, 1998. Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **28** :871–886.
- Wright, S. J., 2002. Plant diversity in tropical forests : a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130** :1–14.
- Wunder, J., B. Reineking, J. F. Matter, C. Bigler, and H. Bugmann, 2007. Predicting tree death for *Fagus sylvatica* and *Abies alba* using permanent plot data. *Journal of Vegetation Science* **18** :525–534.
- Wyckoff, P. H. and J. S. Clark, 2000. Predicting tree mortality from diameter growth : a comparison of maximum likelihood and Bayesian approaches. *Canadian Journal of Forest Research* **30** :156–167.
- Wyckoff, P. H. and J. S. Clark, 2002. The relationship between growth and mortality for seven co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *Journal of Ecology* **90** :604–615.
- Wyckoff, P. H. and J. S. Clark, 2005. Tree growth prediction using size and exposed crown area. *Canadian Journal of Forest Research* **35** :13–20.
- Wyckoff, W. R., 1990. A basal area increment model for individual conifers in the northern Rocky Mountains. *Forest Science* **36** :1077–1104.
- Yao, X. H., S. J. Titus, and S. E. MacDonald, 2001. A generalized logistic model of individual tree mortality for aspen, white spruce, and lodgepole pine in Alberta mixedwood forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **31** :283–291.

- Yokozawa, M., 1999. Size hierarchy and stability in competitive plant populations. *Bulletin of Mathematical Biology* **61** :949–961.
- Yokozawa, M., Y. Kubota, and T. Hara, 1996. Crown architecture and species coexistence in plant communities. *Annals of Botany* **78** :437–447.
- Zaccai, E., 1994. Introduction. Le principe de précaution, signification et conséquences.
- Zeide, B., 1993. Analysis of Growth Equations. *Forest Science* **39** :594–616.
- Zolubas, P., 2003. Spruce Bark Beetle (*Ips typographus* L.) Risk Based on Individual Tree Parameters. In IUFRO, editor, *Forest Insect Population Dynamics and Host Influences*, pages 96–97, Kanazawa.



---

## Liste des tableaux

---

3.1	Parameter values for priors and measurement errors . . . . .	68
3.2	Model comparison and effect selection . . . . .	69
3.3	Distribution of trees by intercepted light class . . . . .	70
3.4	Plot characteristics . . . . .	82
3.5	Means and standard deviations for the distribution of the errors variance .	83
3.6	Model comparison for the three allometric relations . . . . .	84
3.7	Models comparison with competition index . . . . .	85
3.8	Means and standard deviations of the estimated parameters for the best allometric models . . . . .	86
4.1	Values of parameters for the semi-parametric approach and the parametric functions . . . . .	105
4.2	Mortality rate for specific values of DBH estimated with 3 different parametric models and a semi-parametric model for <i>Abies alba</i> and <i>Picea abies</i> . .	106
4.3	Comparing models deviance for simulated unbalanced and balanced data-sets	107
4.4	Comparing models deviance for each DBH class for real data-sets with <i>Abies alba</i> and <i>Picea abies</i> . . . . .	108
5.1	Values of annual mortality rate given diameter or growth . . . . .	127
6.1	Parameters estimates . . . . .	154
6.2	RITES and AR growth model comparison . . . . .	155
7.1	Parameter estimates for <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> recruitment models . . . . .	180
7.2	Appendix 1 : General plot characteristics . . . . .	186





---

## Table des figures

---

2.1	Placette en mélange Sapin-Epicéa . . . . .	12
2.2	Localisation des peuplements mélangés de Sapins et d'Epicéas . . . . .	13
2.3	Recolonisation des alpages par l'Epicéa . . . . .	14
2.4	Planche botanique décrivant <i>Abies alba</i> Mill. . . . .	16
2.5	Planche botanique décrivant <i>Picea abies</i> (L.) Karst. . . . .	17
2.6	Dégâts de Bostryche typographe sur Epicéa . . . . .	20
2.7	Capsis 4.1.5 sous Linux (Java 1.5) . . . . .	23
2.8	Facteurs influençant la dynamique des peuplements forestiers . . . . .	25
2.9	Variabilité individuelle pour les processus de colonisation et de croissance . . . . .	26
2.10	Impact de la variabilité individuelle et annuelle sur la coexistence de deux espèces en compétition . . . . .	27
2.11	Un simple réseau Bayésien . . . . .	29
2.12	Un réseau Bayésien hiérarchique avec effets individuels . . . . .	31
2.13	Différences entre espèces pour la taille et la forme des graines . . . . .	34
2.14	Modèle de niche logistique basé sur des comptages de présence-absence . . . . .	35
2.15	Modèle de croissance logistique à deux paramètres, $r$ et $K$ . . . . .	36
2.16	Trade-off entre poids sec des graines et nombre de graines par individu pour 62 espèces de prairies humides dans le Nord-Est de l'Europe . . . . .	38
2.17	Etudes récentes effectuant au moins deux tests de ségrégation de niche . . . . .	40
2.18	Trade-offs multidimensionnels pour des espèces forestières dans le nord-est des Etats-Unis . . . . .	41
2.19	Trade-off imparfait en forêt tropicale de Barro Colorado Island . . . . .	41
2.20	Représentation schématique d'un modèle de niche multidimensionnel . . . . .	42
2.21	Evolution de l'abondance d'une espèce au cours du temps dans différents sites . . . . .	43
2.22	Abondance relative des espèces sur Barro Colorado Island . . . . .	45
2.23	Variabilité individuelle dans la performance de deux espèces . . . . .	47
2.24	Les effets individuels modifient la zone de coexistence . . . . .	48
2.25	Effets conjoints des mécanismes stabilisateurs et égalisateurs . . . . .	49

3.1	Graphic representation of the hierarchical Bayesian framework . . . . .	71
3.2	Predicted allometric relations for each species on each site . . . . .	72
3.3	Individual variability in allometries on the Queige site . . . . .	73
3.4	Effect of individual variability on light interception by species . . . . .	74
3.5	Effect of individual variability on light arriving on ground cells . . . . .	75
3.6	Map of the nine plots composing the data-set . . . . .	87
3.7	Graphical superposition of calibrated mathematical functions with points representing the mean of the response by covariate class . . . . .	88
3.8	Posteriors and priors for parameters . . . . .	90
4.1	Data distribution by DBH class . . . . .	109
4.2	Comparison of parametric and semi-parametric models estimating mortality rate as a function of DBH . . . . .	110
4.3	Curves comparison for <i>Abies alba</i> (a) and <i>Picea abies</i> (b) with real unbalan- ced data-set . . . . .	111
4.4	Comparing model fits for unbalanced and balanced data-sets . . . . .	112
5.1	Data repartition for dead and living trees in regard to growth and diameter	128
5.2	Mortality-diameter semi-parametric model for <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> . . . . .	129
5.3	Small trees mortality prior ( $\mu_{D<45}$ ) for <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> . . . . .	130
5.4	Mortality-growth semi-parametric model for small trees (DBH < 45 cm) of <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> . . . . .	131
5.5	Multivariate mortality rate estimates for <i>A. alba</i> (a) and <i>P. abies</i> (b) . . . . .	133
6.1	Species trophic niche differentiation and individual variability . . . . .	156
6.2	Predictions against data for RITES and RITES+AR models . . . . .	157
6.3	Growth simulations for 8 models including process variability in different ways	158
6.4	Spatio-temporal variability of the trophic niche and species fitness . . . . .	159
6.5	Individual allometries on the Queige stand . . . . .	160
6.6	Three-dimension representation of the Queige stand in 1977 and 2002 . . . . .	161
6.7	Radiation transmission model and intercepted light computation . . . . .	162
6.8	Bias in estimating individual effects on a short time period . . . . .	164
7.1	Prior and conditional posterior distributions for each parameter . . . . .	181
7.2	Light condition suitability for the recruitment of <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> . . . . .	182
7.3	Seeds dispersal curves for <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> . . . . .	183
7.4	Mean number of recruits in function of distance, species and site . . . . .	184
7.5	Inter-annual variability in the mean number of recruits on the Queige mixed site . . . . .	185
7.6	Appendix 2 : Repartition of conspecific adult trees and recruits on plot maps	187
7.7	Appendix 3 : Zero-inflated distributions of the number of recruits by cell and by year for <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> . . . . .	188
7.8	Appendix 4 : Distribution of the relative light arriving on ground cells . . . . .	189
7.9	Appendix 5 : Photo of <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> samaras . . . . .	190

7.10	Appendix 6 : BUGS code . . . . .	191
8.1	Tolérance à l'ombre et taille des houppiers . . . . .	195
8.2	Plasticité phénotypique dans la forme des houppiers . . . . .	196
8.3	Schématisation de la niche de deux espèces avec variabilité individuelle et trade-offs . . . . .	205
8.4	Influence des différences moyennes entre espèces et de l'intensité du trade-off colonisation-compétition sur la coexistence de deux espèces incluant une variabilité individuelle pour la compétition . . . . .	206
8.5	Tests de trade-offs multidimensionnels pour des espèces forestières en Nouvelle-Zélande . . . . .	207
8.6	Modèle d'interception de lumière SamsaLight . . . . .	209
8.7	Evolution de la biomasse d'un écosystème forestier au cours du temps . . . . .	211
8.8	Evolution de la surface terrière pour des peuplements purs de Sapin et d'Epicéa . . . . .	212
8.9	Distribution des hauteurs à 100 ans pour des peuplements purs de Sapin (en bleu) et d'Epicéa (en vert) . . . . .	213
8.10	Peuplements obtenus après 1500 ans de dynamique naturelle simulée . . . . .	214
8.11	Dynamique naturelle et temps de coexistence du Sapin et de l'Epicéa . . . . .	216
8.12	Une exclusion lente de l'Epicéa par le Sapin d'après un "patch model" étudiant le trade-off colonisation-compétition . . . . .	217



---

## Table des matières

---

<b>1</b>	<b>Remerciements</b>	<b>3</b>
<b>2</b>	<b>Introduction</b>	<b>9</b>
2.1	Les forêts mélangées de montagne . . . . .	9
2.1.1	Intérêt des peuplements mélangés en zone de montagne . . . . .	9
2.1.2	Gestion difficile des peuplements mélangés en zone de montagne . .	10
2.1.3	Les forêts mélangées de Sapin et d'Epicéa en zone de montagne . .	11
2.2	Autécologie du Sapin et de l'Epicéa . . . . .	12
2.2.1	Habitats du Sapin et de l'Epicéa . . . . .	12
2.2.2	Croissance . . . . .	15
2.2.3	Mortalité . . . . .	18
2.2.4	Dispersion et recrutement . . . . .	19
2.2.5	Dynamique naturelle supposée du Sapin et de l'Epicéa . . . . .	21
2.3	Variabilité et incertitude dans les modèles en écologie . . . . .	22
2.3.1	Intérêt de la modélisation . . . . .	22
2.3.2	Variabilité spatio-temporelle des processus écologiques . . . . .	23
2.3.3	Sources de variabilité et d'incertitude . . . . .	27
2.3.4	Incertainité et modèles non-paramétriques . . . . .	28
2.3.5	Statistiques bayésiennes hiérarchiques . . . . .	29
2.3.6	Prédictions probabilistes et principe de précaution . . . . .	32
2.4	Mécanismes de coexistence des espèces . . . . .	33
2.4.1	Le modèle de niche de Hutchinson . . . . .	33
2.4.2	Déclinaisons du modèle de niche de Hutchinson : notion de trade-off	36
2.4.3	Prise en compte des trade-offs multidimensionnels et des différences entre individus . . . . .	44
2.5	Objectifs du travail de thèse . . . . .	50
2.5.1	Obtenir un modèle de dynamique basé sur des données de terrain . .	50

2.5.2	Utiliser et développer des méthodes d'estimation statistiques adaptées	50
2.5.3	Plan de la thèse et hypothèses de test . . . . .	51
<b>3</b>	<b>Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems – A hierarchical Bayes approach.</b>	<b>53</b>
3.1	Introduction . . . . .	55
3.2	Materials and methods . . . . .	57
3.2.1	Field measures . . . . .	57
3.2.2	Model comparison for allometric equations . . . . .	57
3.2.3	Structure of the best model . . . . .	58
3.2.4	Computing light interception by the tree and ground cell . . . . .	60
3.3	Results . . . . .	61
3.3.1	Species and site effects . . . . .	61
3.3.2	Competition effects and crown plasticity . . . . .	61
3.3.3	Individual allometric variability . . . . .	61
3.3.4	Impact of individual allometric variability on light allocation . . . . .	62
3.4	Discussion . . . . .	64
3.4.1	Phenotypic plasticity and individual variability in crown shape . . . . .	64
3.4.2	Individual variability obscures species differences in crown size . . . . .	65
3.4.3	Intraspecific variability in crown size and successional dynamics . . . . .	66
3.5	Acknowledgements . . . . .	67
3.6	Tables . . . . .	68
3.7	Figures . . . . .	71
3.8	Appendices . . . . .	76
3.8.1	Appendix S1 : General characteristics of the nine plots composing the data-set . . . . .	76
3.8.2	Appendix S2 : Measurement errors . . . . .	76
3.8.3	Appendix S3 : Selection of the best mathematical functions for allometries . . . . .	78
3.8.4	Appendix S4 : Comparison of priors and posteriors for parameters . . . . .	79
3.8.5	Appendix S5 : Full mathematical model for allometric relations . . . . .	80
3.8.6	Appendix S6 : Competition index in allometric relations . . . . .	81
3.8.7	Appendix S7 : Means and standard deviations of the estimated parameters . . . . .	81
3.8.8	Tables . . . . .	82
3.8.9	Figures . . . . .	87
<b>4</b>	<b>Biases in the estimation of size dependent mortality models : advantages of a semi-parametric approach.</b>	<b>91</b>
4.1	Introduction . . . . .	94
4.2	Materials and methods . . . . .	96
4.2.1	Field data . . . . .	96
4.2.2	Parametric models to compute mortality rate as a function of DBH . . . . .	96

4.2.3	Semi-parametric model to compute mortality rate as a function of DBH . . . . .	97
4.2.4	Deviance comparison between approaches . . . . .	99
4.2.5	Fitting models on simulated unbalanced and balanced data-sets . . . . .	99
4.3	Results . . . . .	100
4.3.1	Different estimates of mortality rates with parametric approaches . . . . .	100
4.3.2	Unbalanced data-set affects the parametric model shapes . . . . .	100
4.3.3	Improved goodness of fit for the semi-parametric model . . . . .	101
4.4	Discussion . . . . .	102
4.4.1	Bias in the estimation of a mortality-diameter function with parametric models . . . . .	102
4.4.2	Advantages of the semi-parametric method for forest dynamics study . . . . .	103
4.5	Tables . . . . .	105
4.6	Figures . . . . .	109

**5 Mortality of Silver Fir and Norway Spruce in the Western Alps – A semi-parametric Bayesian approach combining size-dependent and growth-dependent mortality. . . . . 113**

5.1	Introduction . . . . .	115
5.1.1	Tree mortality process . . . . .	115
5.1.2	Taking into account both size- and growth-dependent mortality in a flexible model . . . . .	115
5.1.3	Objectives and hypothesis . . . . .	116
5.2	Materials and methods . . . . .	117
5.2.1	Field data for mortality-diameter model . . . . .	117
5.2.2	Mortality-diameter model . . . . .	117
5.2.3	Field data including growth and diameter for dead and living trees . . . . .	119
5.2.4	Mortality rate integrating both DBH and past radial growth for each species . . . . .	120
5.2.5	Mortality-growth model . . . . .	121
5.3	Results . . . . .	122
5.3.1	Mortality-diameter relationship . . . . .	122
5.3.2	Mortality-growth relationship . . . . .	122
5.3.3	Size- and growth-dependent mortality model . . . . .	122
5.4	Discussion . . . . .	124
5.4.1	A model combining size-dependent and growth-dependent mortality . . . . .	124
5.4.2	A flexible model making the most of available data . . . . .	125
5.4.3	A model which helps to understand and forecast <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> dynamics . . . . .	125
5.5	Tables . . . . .	127
5.6	Figures . . . . .	128



<b>6</b>	<b>Intra-individual variability and species fitness</b>	<b>135</b>
6.1	Introduction . . . . .	137
6.1.1	Scientific background . . . . .	137
6.1.2	Knowledge gap . . . . .	138
6.1.3	Objectives and hypothesis . . . . .	138
6.2	Materials and methods . . . . .	140
6.2.1	Collecting data . . . . .	140
6.2.2	Comparing growth-light models with different spatio-temporal structures . . . . .	141
6.2.3	Growth simulations and equalizing forces . . . . .	144
6.3	Results . . . . .	147
6.3.1	A high dimensional trophic niche . . . . .	147
6.3.2	Process-level variations as equalizing forces . . . . .	148
6.4	Discussion . . . . .	150
6.4.1	Intra-individual variability as a process-level variation . . . . .	150
6.4.2	Process-level variation and equalizing mechanisms . . . . .	150
6.5	Aknowledgments . . . . .	153
6.6	Tables . . . . .	154
6.7	Figures . . . . .	156
6.8	Appendices . . . . .	160
<b>7</b>	<b>Effects of light and dispersal on the recruitment limitation of <i>Abies alba</i> and <i>Picea abies</i> in the Western Alps.</b>	<b>165</b>
7.1	Introduction . . . . .	167
7.2	Materials and methods . . . . .	169
7.2.1	Field data . . . . .	169
7.2.2	Recruitment model . . . . .	170
7.3	Results . . . . .	173
7.3.1	Light conditions for the recruitment of <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> saplings . . . . .	173
7.3.2	Dispersal distance of <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> seeds . . . . .	173
7.3.3	Potential of viable recruits and inter-annual variability . . . . .	173
7.4	Discussion . . . . .	175
7.4.1	A creative approach for modelling the recruitment process of <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> . . . . .	175
7.4.2	Recruitment limitation and coexistence of <i>A. alba</i> and <i>P. abies</i> . . . . .	176
7.5	Acknowledgements . . . . .	179
7.6	Tables . . . . .	180
7.7	Figures . . . . .	181
7.8	Appendices . . . . .	186
<b>8</b>	<b>Conclusion</b>	<b>193</b>
8.1	Bilan des résultats : différences entre espèces et variabilité . . . . .	193
8.1.1	Allométries du Sapin et de l'Épicéa . . . . .	193

8.1.2	Mortalité du Sapin et de l'Epicéa . . . . .	197
8.1.3	Croissance du Sapin et de l'Epicéa . . . . .	199
8.1.4	Recrutement du Sapin et de l'Epicéa . . . . .	200
8.2	Mécanismes de coexistence et dynamique naturelle du Sapin et de l'Epicéa	204
8.2.1	Discussion sur les mécanismes de coexistence des espèces . . . . .	204
8.2.2	Application à la modélisation de la dynamique du mélange Sapin et Epicéa . . . . .	208
8.3	Bilan et perspectives . . . . .	218
8.3.1	Améliorations à apporter au modèle . . . . .	218
8.3.2	Scénarios sous forçage climatique . . . . .	220
8.3.3	Tests de scénarios sylvicoles . . . . .	221
8.3.4	Modèles multi-espèces . . . . .	221
8.3.5	Bilan . . . . .	222

## Résumé en français

Les gestionnaires forestiers sont demandeurs d'une aide à la décision pour la conservation du mélange Sapin et Epicéa en forêt de montagne. Pour répondre à leur attente, nous avons modélisé, pour les deux espèces, les fonctions démographiques (croissance, mortalité et recrutement) et les fonctions d'allométries à partir de données de terrain. Ces fonctions ont été implémentées dans un modèle de dynamique forestière afin d'améliorer les connaissances sur la dynamique naturelle des deux espèces et d'envisager des tests de scénarios sylvicoles.

L'estimation statistique des paramètres des modèles a été effectuée dans un cadre bayésien hiérarchique. Elle a permis de mettre en évidence et de quantifier les différences entre espèces : le Sapin, espèce tolérante à l'ombre comparativement à l'Epicéa, est moins sensible à l'autoéclaircie, a une croissance plus forte et un taux de recrutement plus important à faibles niveaux de lumière que l'Epicéa. Les modèles développés ont pris en compte l'incertitude sur les observations et la variabilité spatio-temporelle des processus. La variabilité individuelle (ou intraspécifique) et temporelle (interannuelle et intra-individuelle) est forte et tend à égaliser la fitness des deux espèces en inversant la hiérarchie des espèces localement dans l'espace ou sporadiquement dans le temps.

Les premières simulations à l'aide du simulateur Samsara2 indiquent un meilleur comportement du modèle lorsque la variabilité spatio-temporelle est incluse dans les processus. La variabilité assure une structuration en hauteur et en diamètre ainsi qu'une évolution de la surface terrière qui correspondent à des patterns plus réalistes que lorsque la variabilité n'est pas prise en compte. A l'issue des premières simulations sur un peuplement test en mélange, on observe une exclusion compétitive systématique de l'Epicéa par le Sapin. Les mécanismes égaliseurs associés à la variabilité ne parviennent pas à contrebalancer l'avantage compétitif du Sapin sur l'Epicéa. Toutefois, la dynamique transitoire du système est lente et la coexistence apparente des deux espèces peut s'étaler sur plusieurs centaines d'années.

**Mots-clés** : *Abies alba*, allométrie, coexistence, croissance, démographie, dynamique forestière, incertitude, lumière, mortalité, *Picea abies*, recrutement, statistiques bayésiennes hiérarchiques, trade-off, variabilité.

## Abstract in English

Practitioners and decision-makers need information on how to conserve mixed Fir and Spruce forests in mountains. To answer this question, we modelled demographic (growth, mortality, recruitment) and allometric functions from field data for the two species. These functions have been implemented in a forest dynamics model to improve the knowledge on natural dynamics of the two species and to test for silvicultural practices.

Parameter estimation was performed within a hierarchical Bayesian framework. Estimation permitted to quantify and underline species differences : Fir, the relatively shade-tolerant species compared to Spruce, was less sensitive to self-thinning, had a higher growth and a higher probability of recruitment at low light than Spruce. Models took into account observation errors and spatio-temporal process variability. Individual variability (or so-called intra-specific variability) and temporal variability (interannual and intra-individual variability) were significant and tended to equalize species fitness, inverting species hierarchy locally in space or sporadically in time.

First simulations with simulator Samsara2 showed a better behavior of the model when including process variability. Variability led to patterns for stand structuration (tree heights and diameters) and to patterns for basal-area evolution with time which were much more realistic than without variability. Running simulations on a mixed Fir and Spruce stand, we observed a competitive exclusion of Spruce by Fir. Equalizing mechanisms associated to variability were not able to blur the competitive advantage of Fir on Spruce. Nevertheless, transient dynamics of the system was slow and apparent coexistence of the two species lasted for several hundred years.

**Keywords** : *Abies alba*, allometry, coexistence, demography, forest dynamics, growth, hierarchical Bayesian statistics, light, mortality, *Picea abies*, recruitment, trade-off, uncertainty, variability.