

A scenic view of a mountain valley with a river and dense forest. The mountains in the background are partially shrouded in mist or low clouds. The foreground shows a lush green forest with a river flowing through it.

# Le rôle du "*tree packing*" dans les relations diversité-productivité en forêt (et de l'intérêt des modèles forestiers sur cette question)

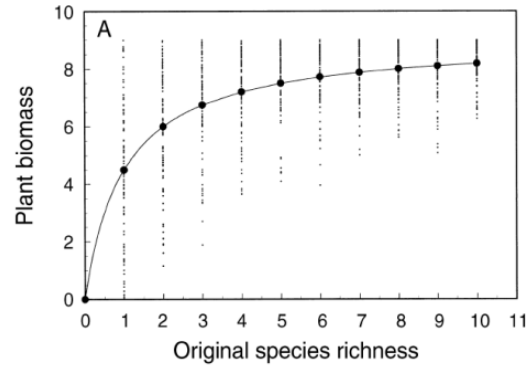
Xavier Morin

Maude Toïgo, François de Coligny, Patrick Vallet

Joannès Guillemot, Maxime Cailleret, Lorenz Fahse

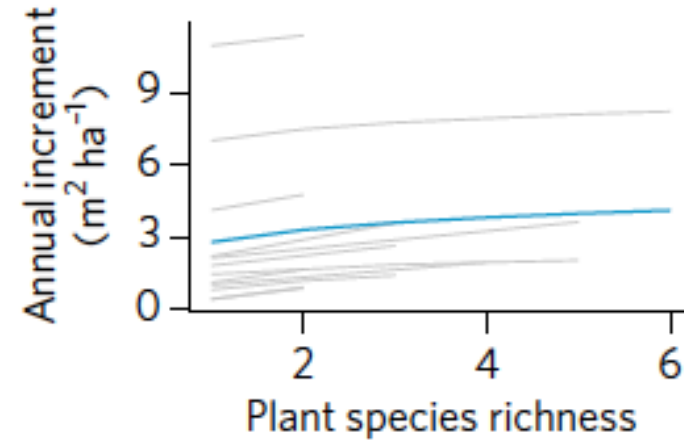
# Relation diversité-fonctionnement en forêt

## Travaux théoriques



Loreau 1998

## Experimentations

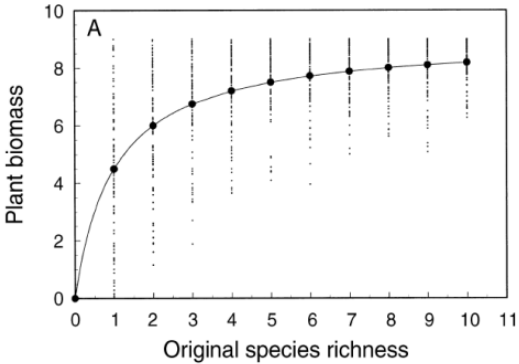


Guerrero-Ramirez et al. 2017  
Grossman et al. 2018



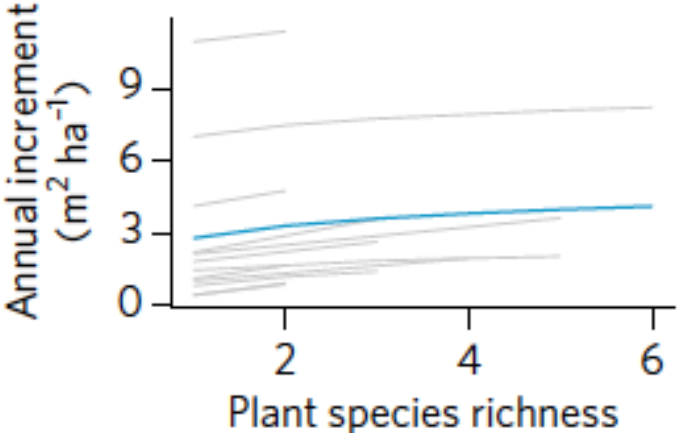
# Relation diversité-fonctionnement en forêt

## Travaux théoriques



Loreau 1998

## Experimentations

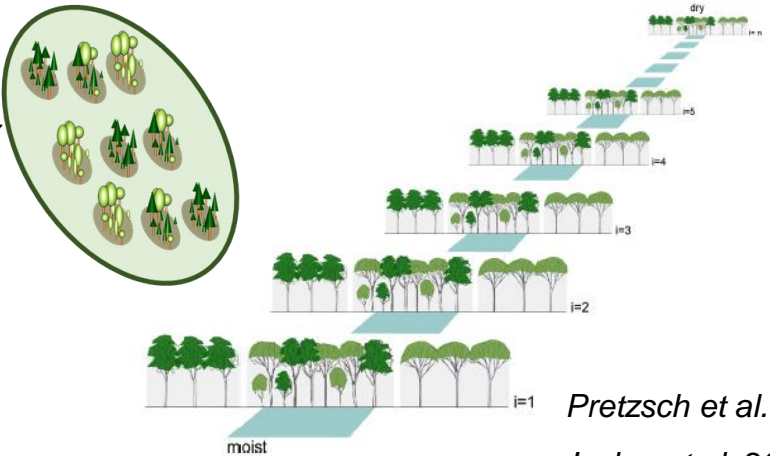


Guerrero-Ramirez et al. 2017  
Grossman et al. 2018

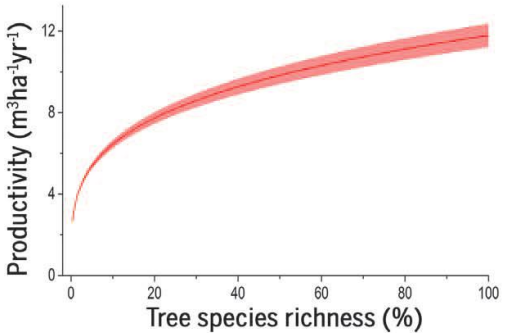
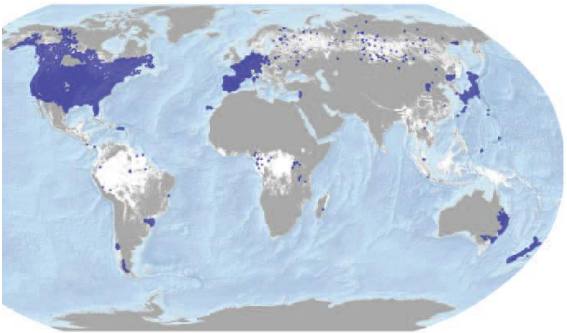
## Observations



Jourdan et al. 2019



Pretsch et al. 2015  
Jucker et al. 2014

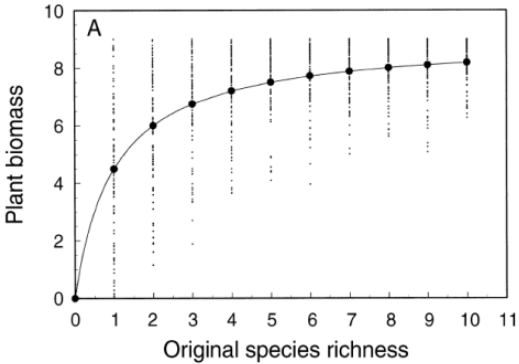


Liang et al. 2016 Ratcliffe et al. 2016  
Vila et al. 2013 Paquette & Messier 2011



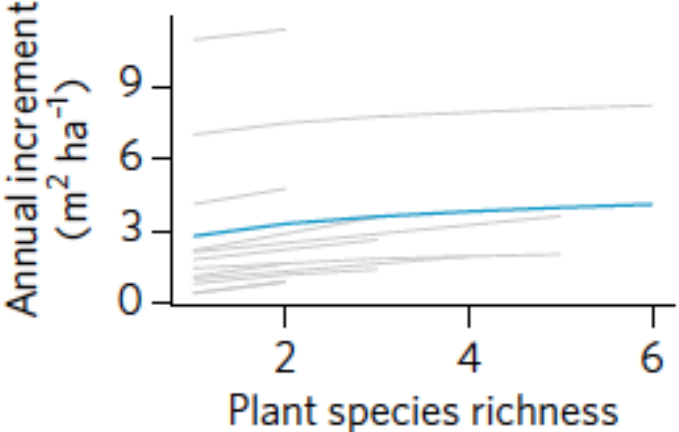
# Relation diversité-fonctionnement en forêt

## Travaux théoriques



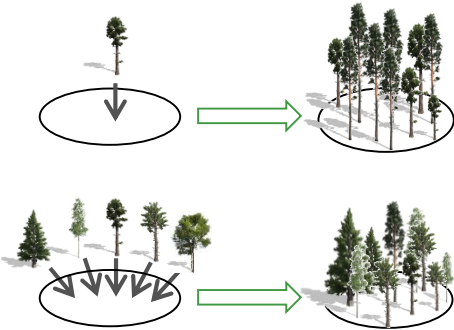
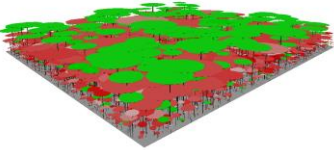
Loreau 1998

## Experimentations



Guerrero-Ramirez et al. 2017  
Grossman et al. 2018

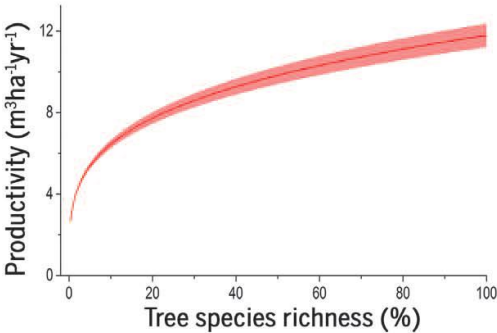
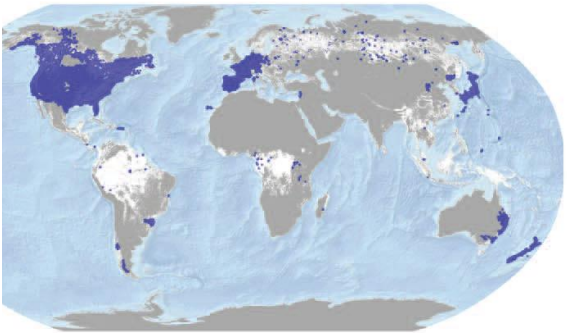
## Simulations avec des modèles de dynamique



Morin et al. 2011  
Morin et al. 2014

Bohn & Huth 2017

## Observations



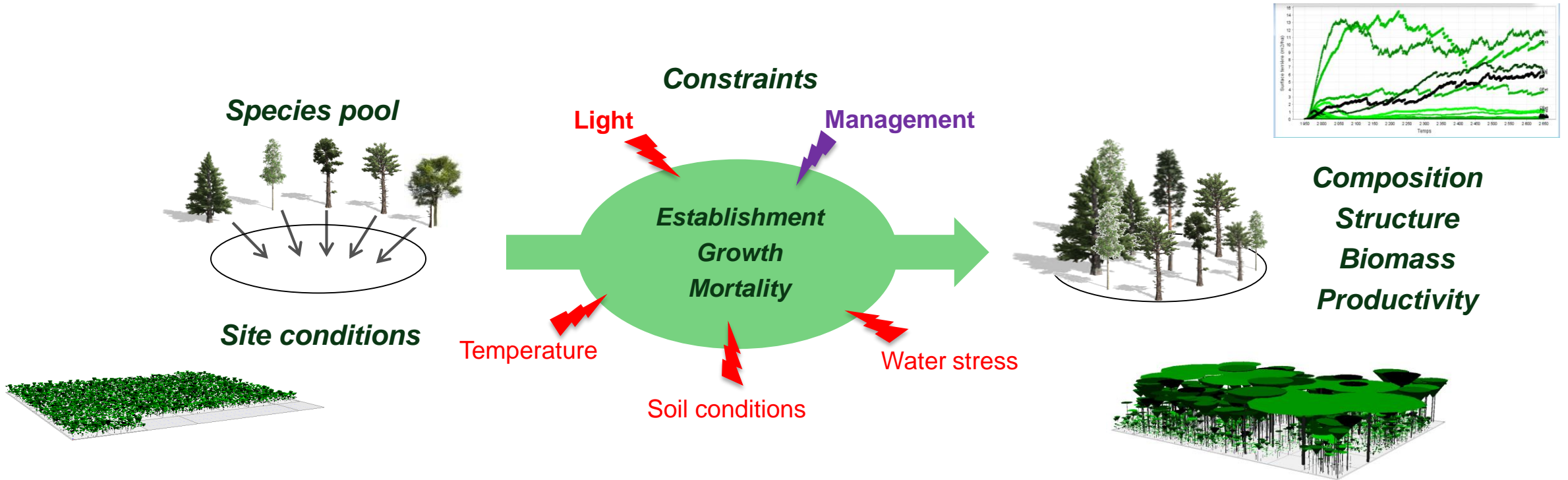
Liang et al. 2016  
Vila et al. 2013

Ratcliffe et al. 2016  
Paquette & Messier 2011

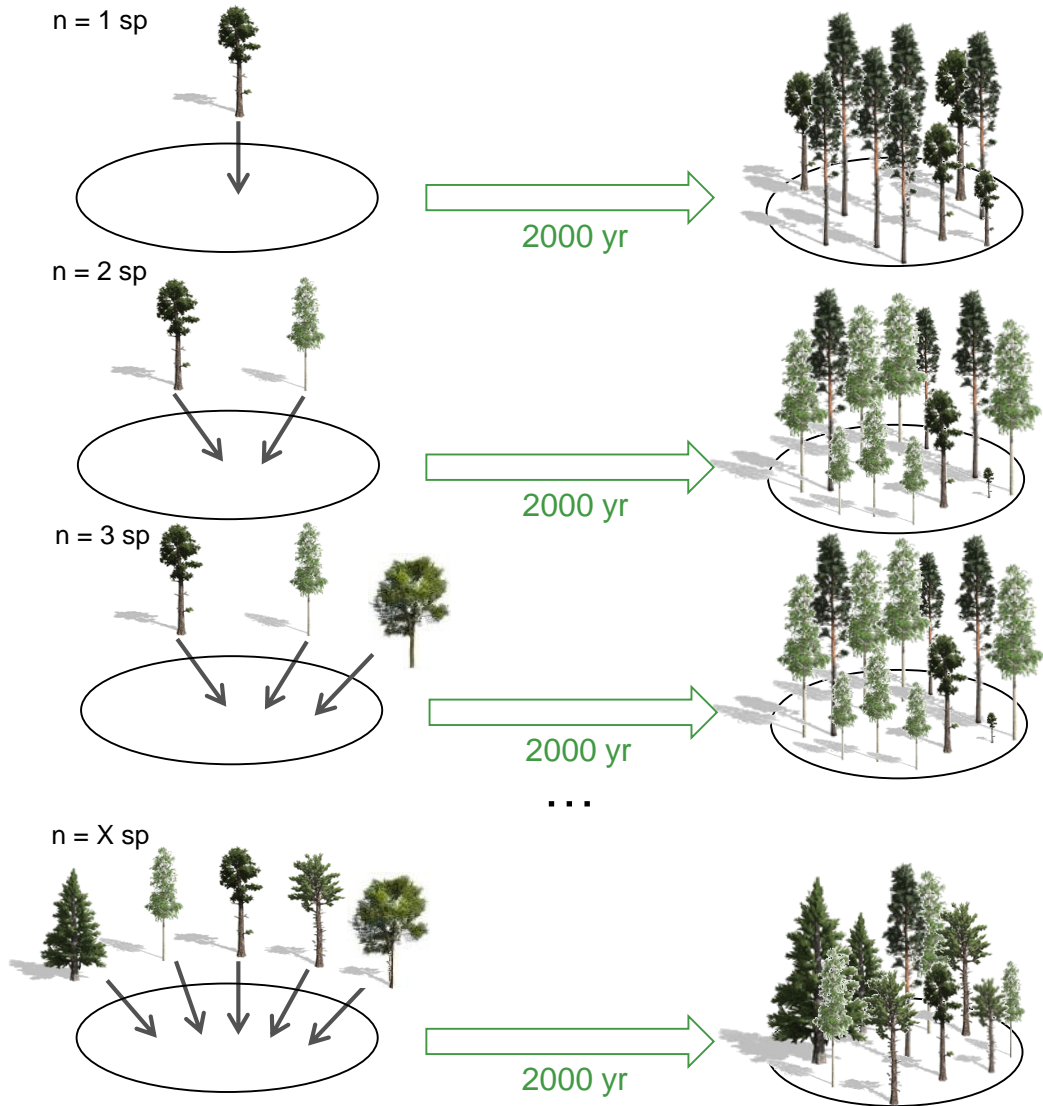
# Modèles de dynamique forestière ou modèles de trouées

## Schéma 'classique'

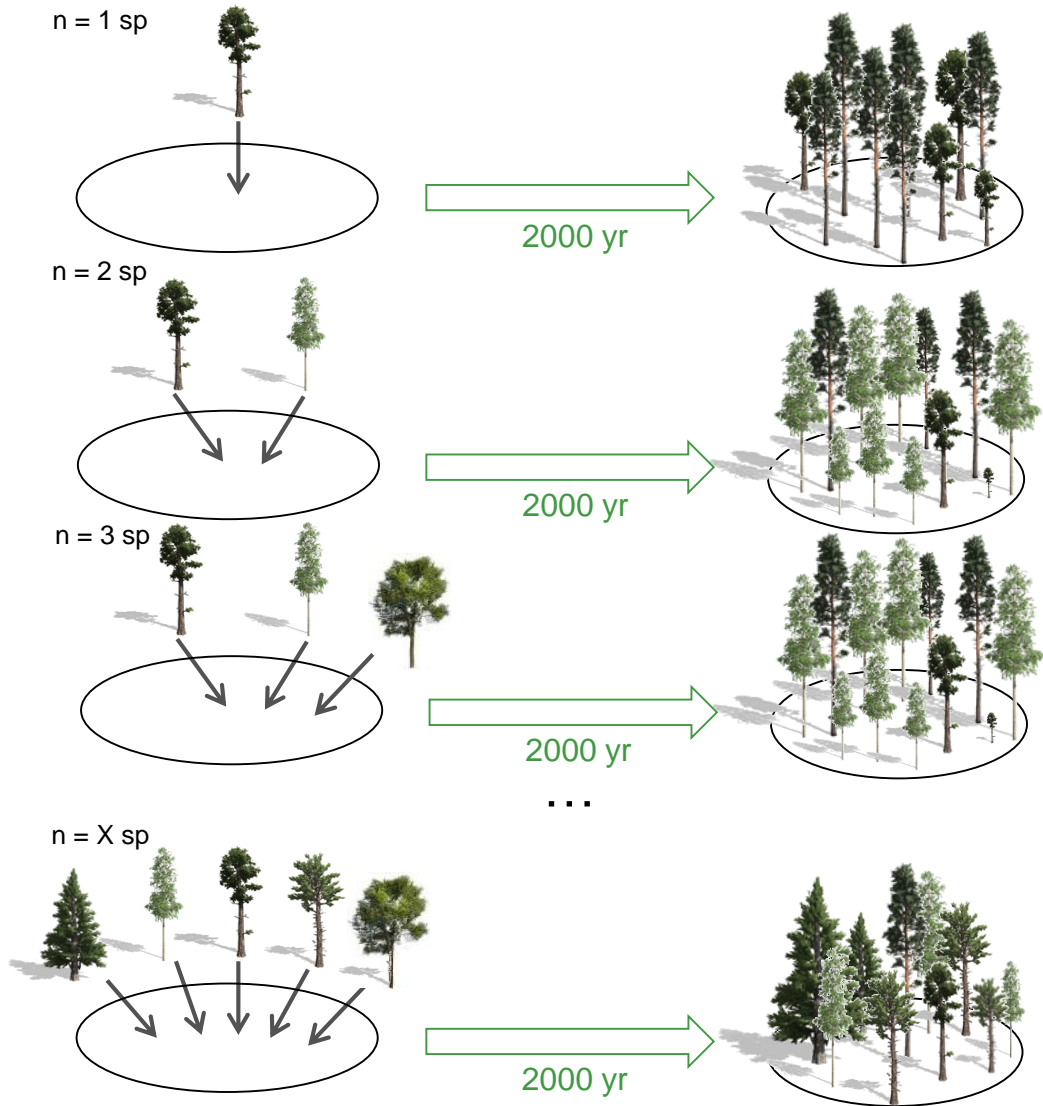
- Description quantitative des dynamiques de populations d'arbres, en réponse à des contraintes
- Sur de petites placettes ('patches') indépendantes
- Individu- ou cohorte-centrés



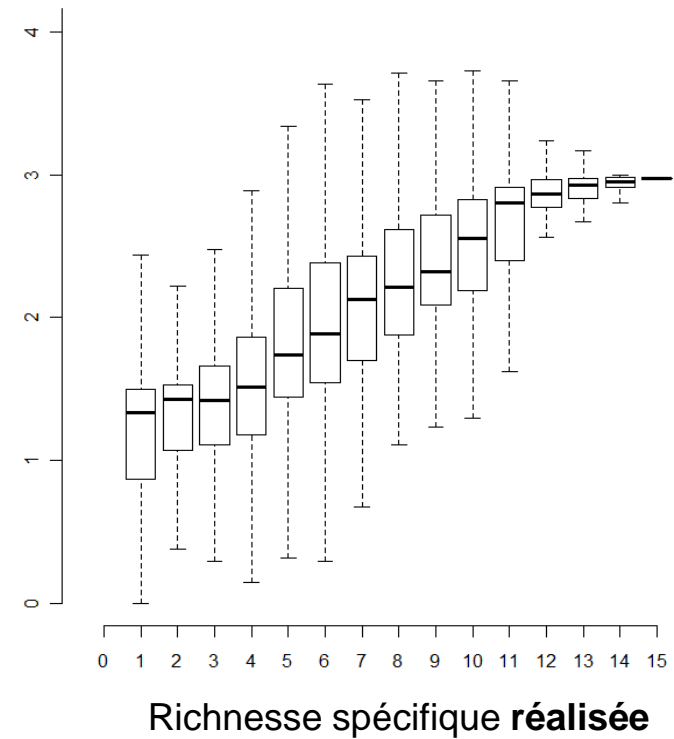
# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées



# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées

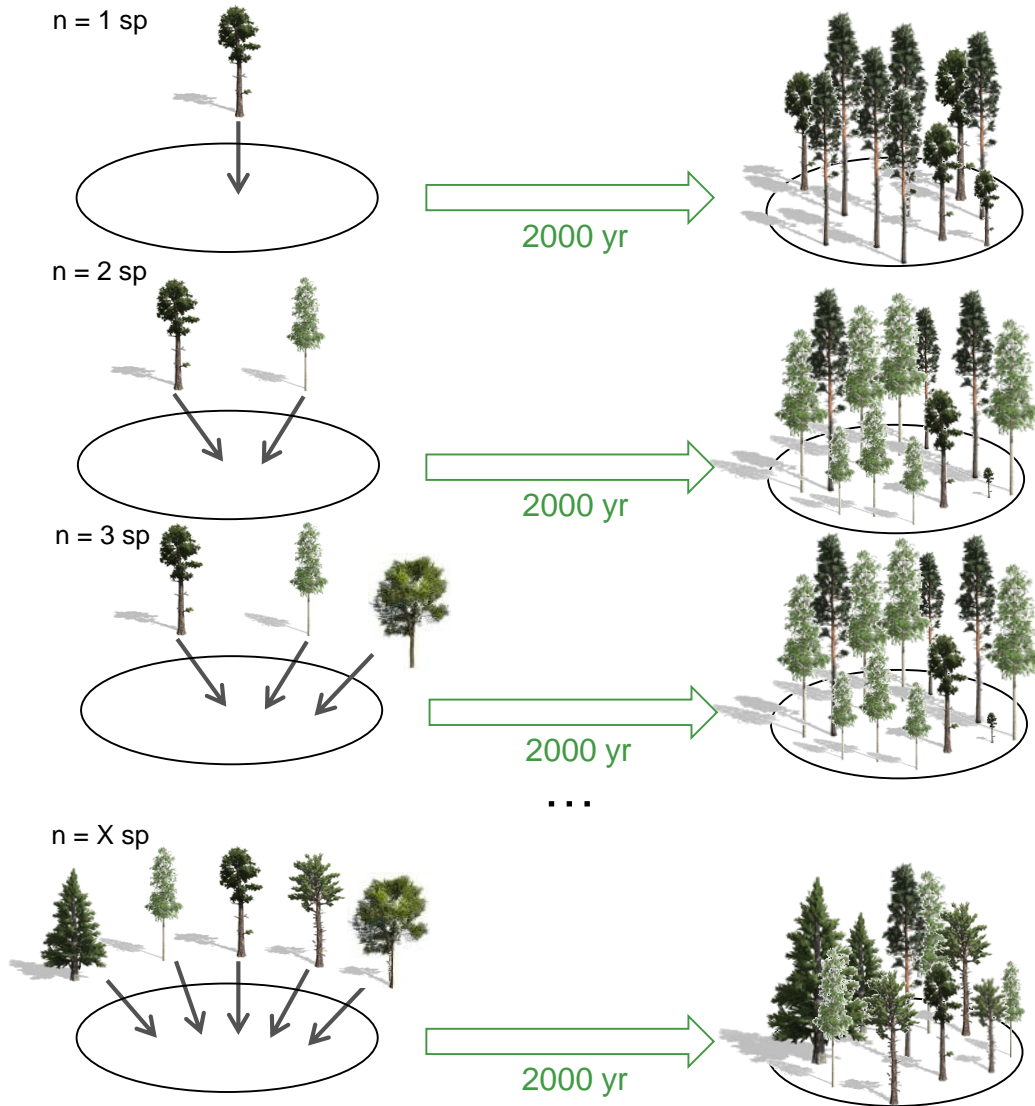


Productivité ( $t \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ )

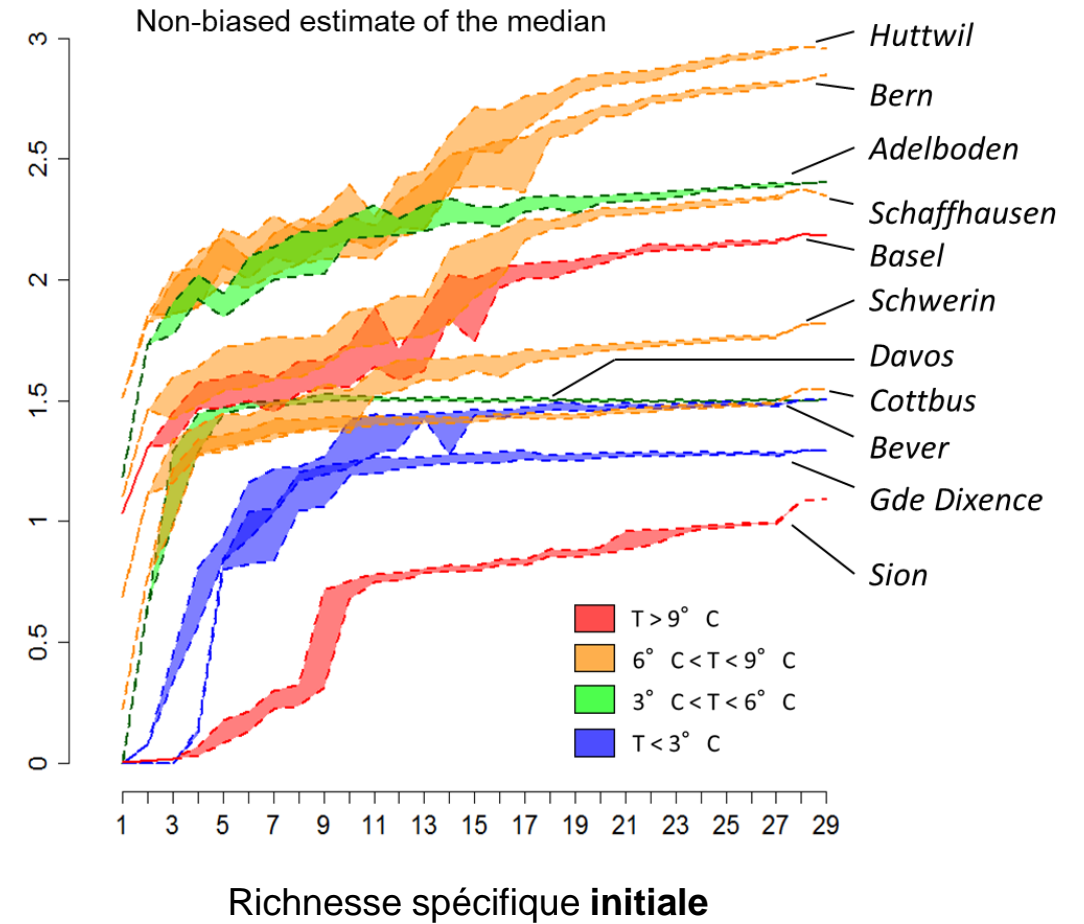




# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées



Productivité ( $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ )



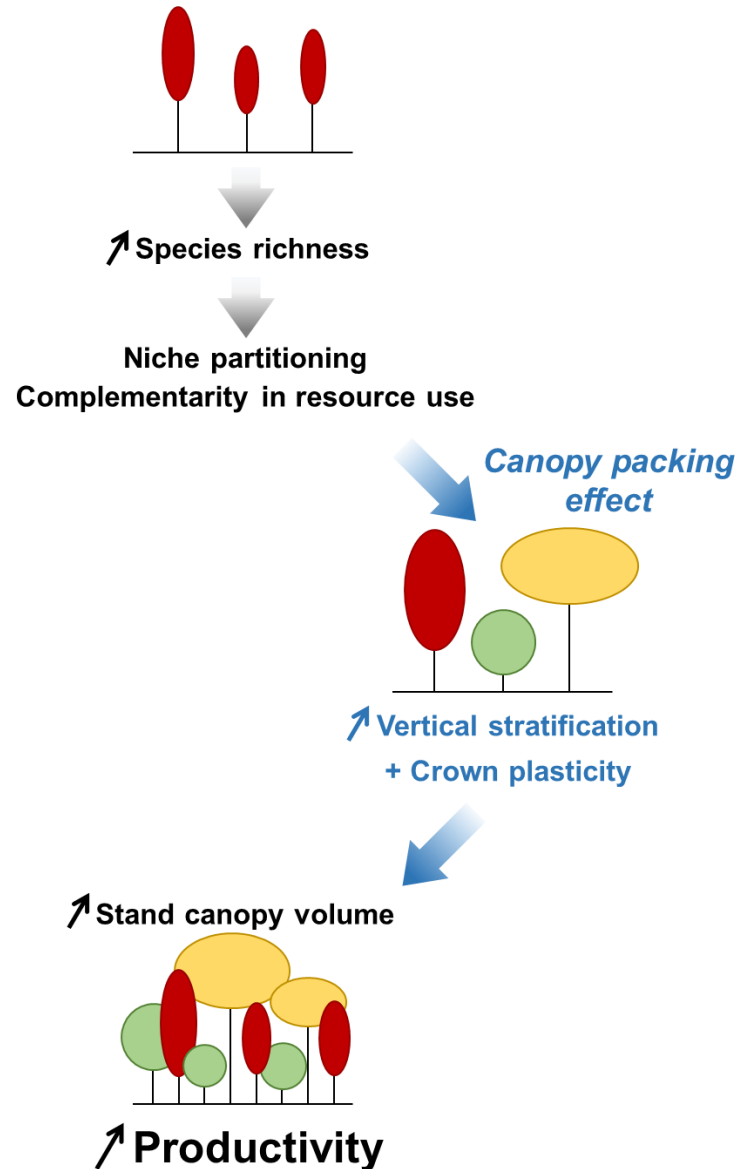
✓ Conforme aux attendus à l'échelle peuplement



# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées

*Quels mécanismes ?*

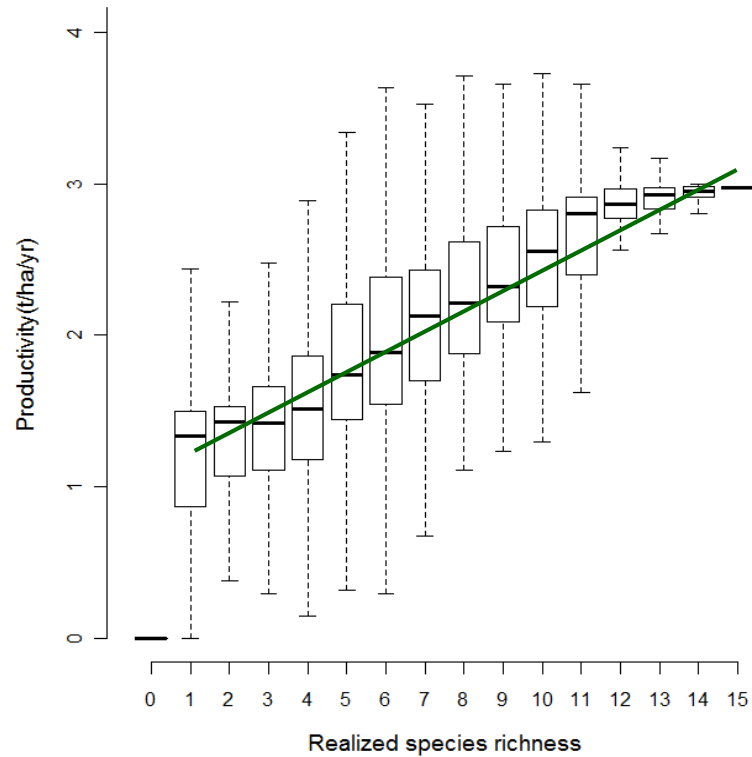
À l'échelle peuplement



*Jucker et al. 2015  
Pretzsch 2015*

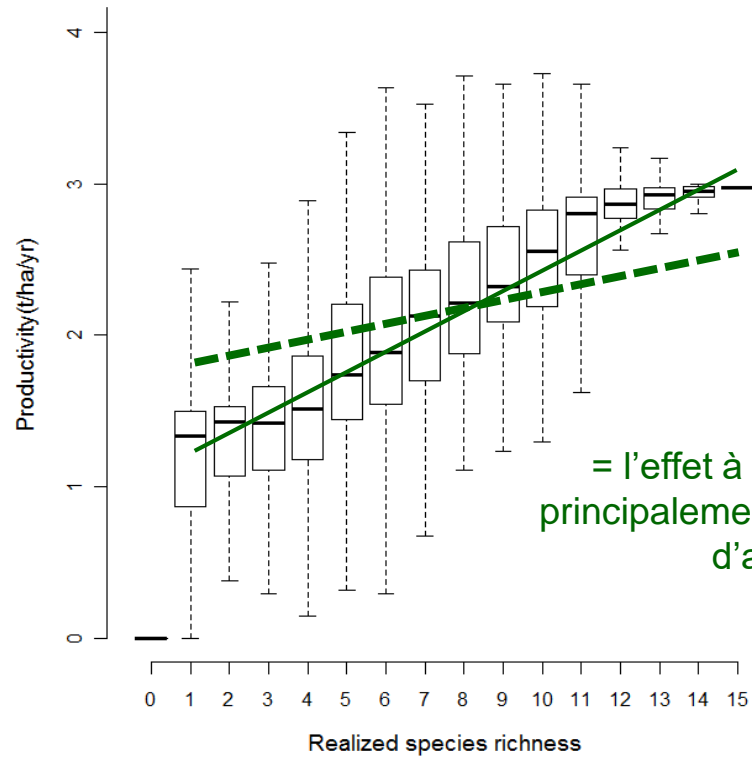
# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées

A l'échelle individuelle ?



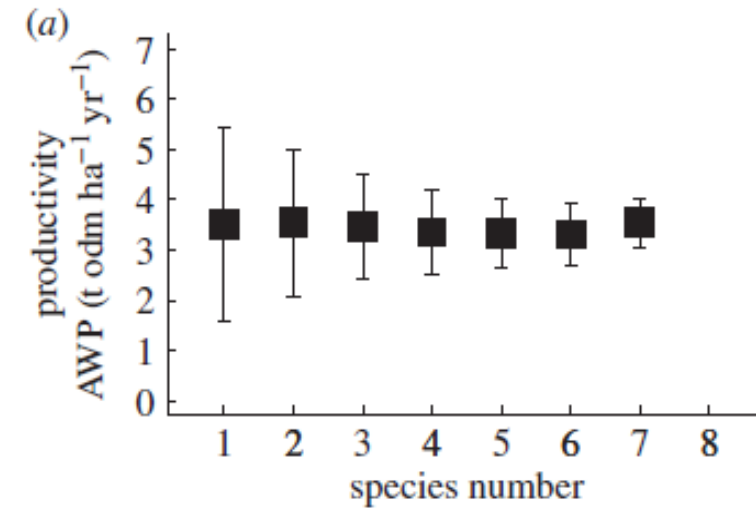
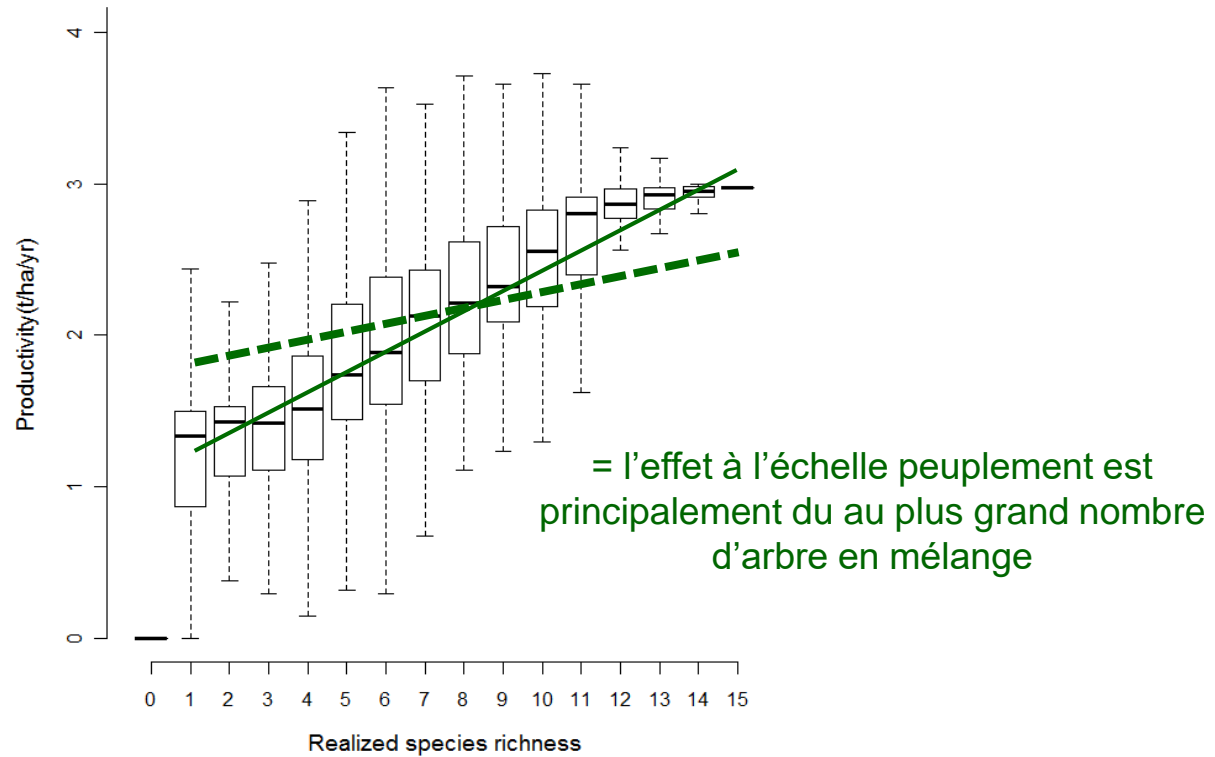
# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées

A l'échelle individuelle ?  
= l'effet est très atténué



# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées

A l'échelle individuelle ?  
= l'effet est très atténué

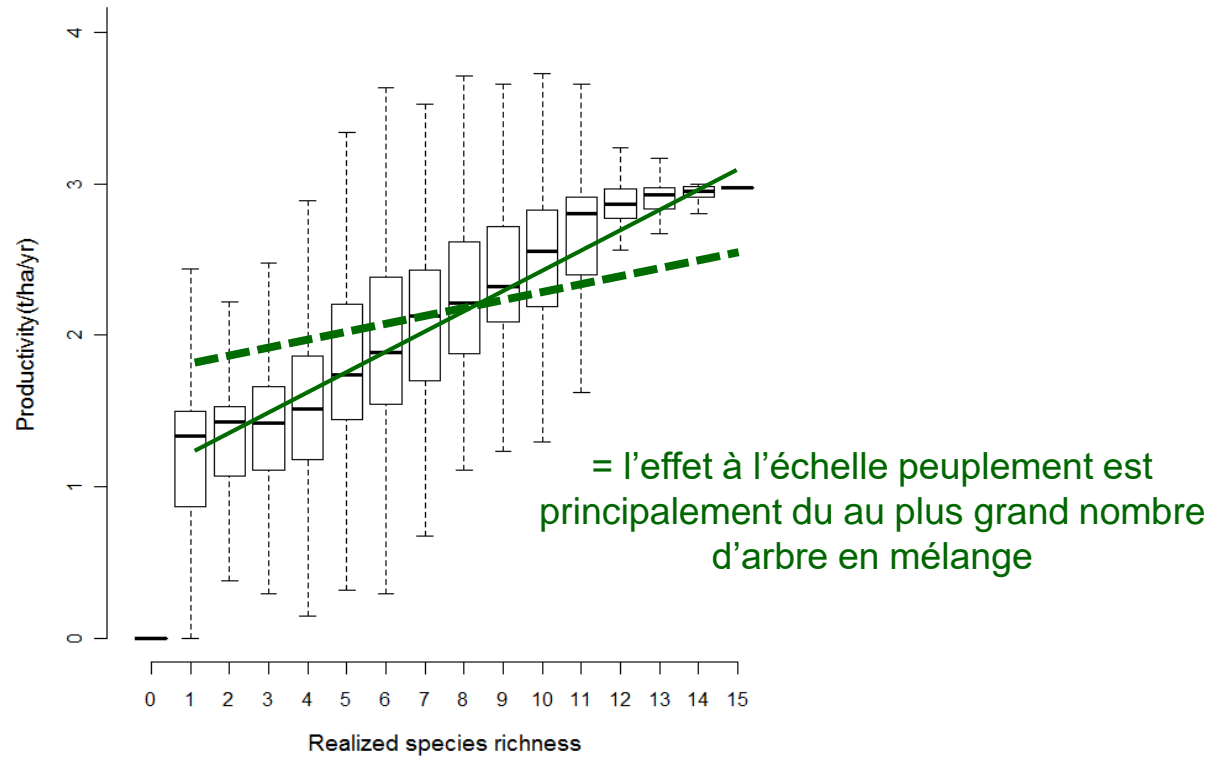


Bohn & Huth 2017

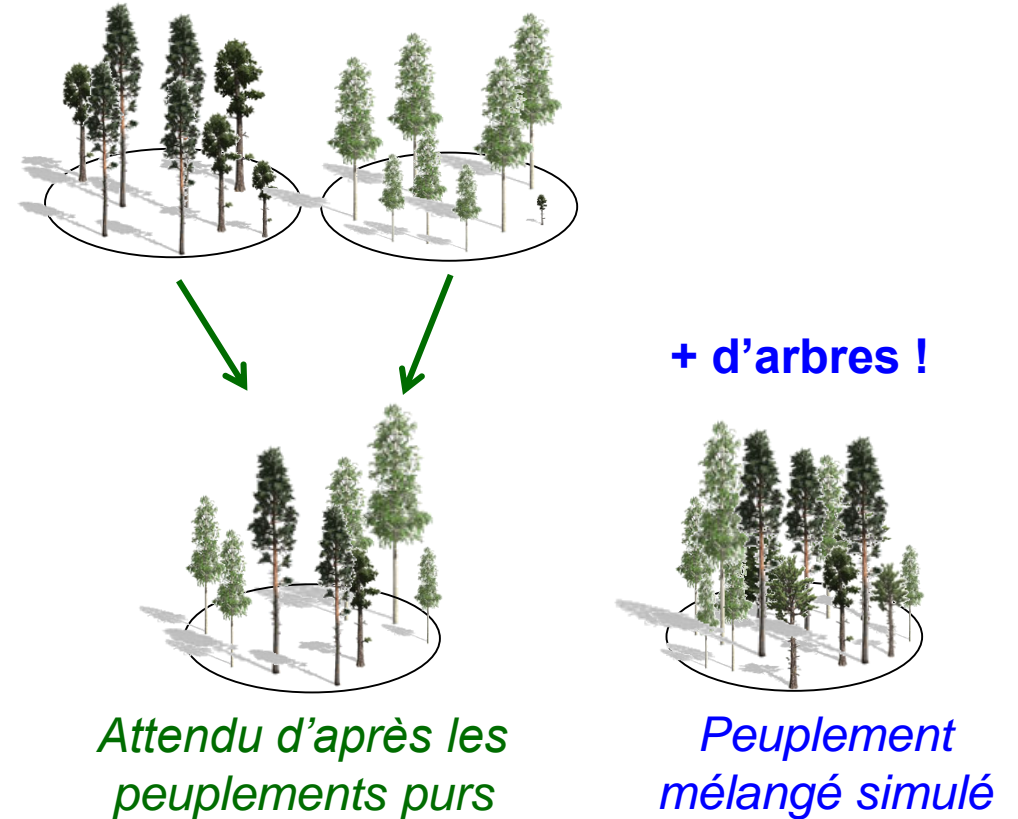


# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées

A l'échelle individuelle ?  
= l'effet est très atténué



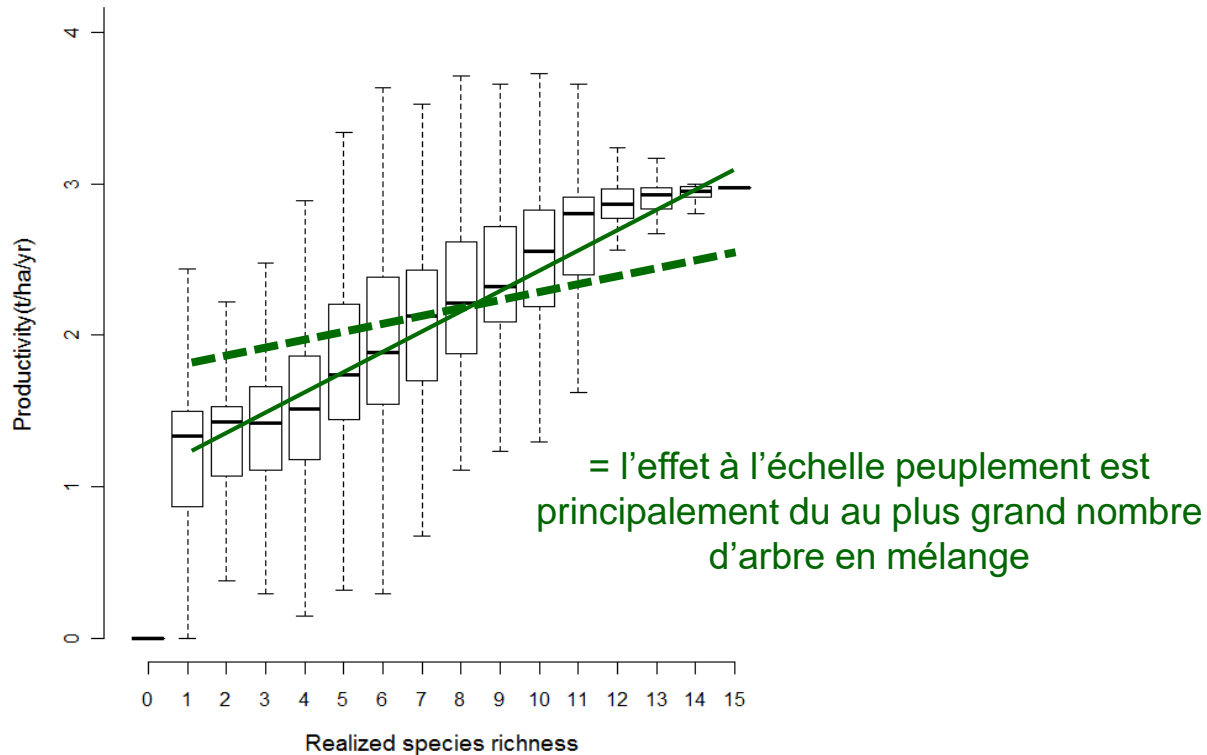
Les mélanges simulés ont des densités d'arbres + fortes qu'attendues d'après les peuplements purs



# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées

A l'échelle individuelle ?  
= l'effet est très atténué

Les mélanges simulés ont des densités d'arbres  
+ fortes qu'attendues d'après les peuplements purs



Attendu d'après les  
peuplements purs

+ d'arbres !



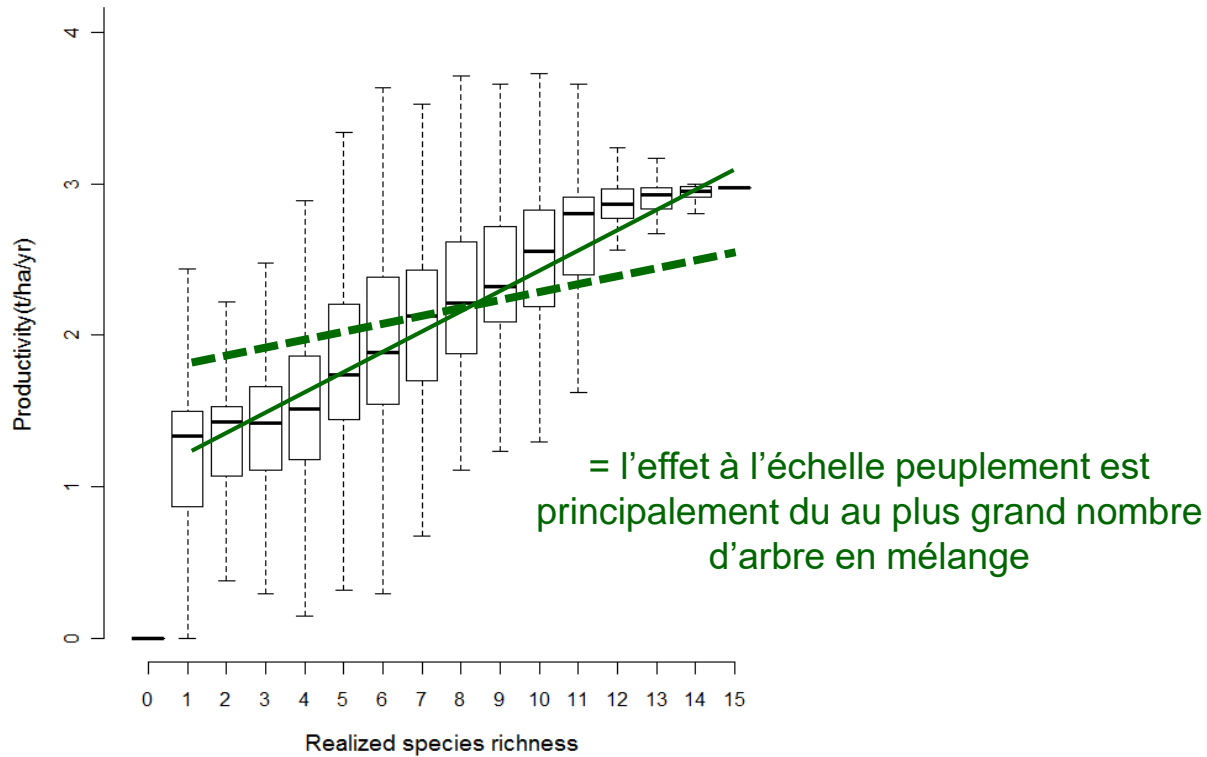
Peuplement  
mélangé simulé

'Tree packing' = réalité ou artefact ?

# Tester les relations diversité-fonctionnement avec un modèle de trouées

A l'échelle individuelle ?  
= l'effet est très atténué

Les mélanges simulés ont des densités d'arbres  
+ fortes qu'attendues d'après les peuplements purs



Attendu d'après les  
peuplements purs

+ d'arbres !



Peuplement  
mélangé simulé

'Tree packing' = réalité ou artefact ?

⇒ un test en deux étapes

# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement



# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

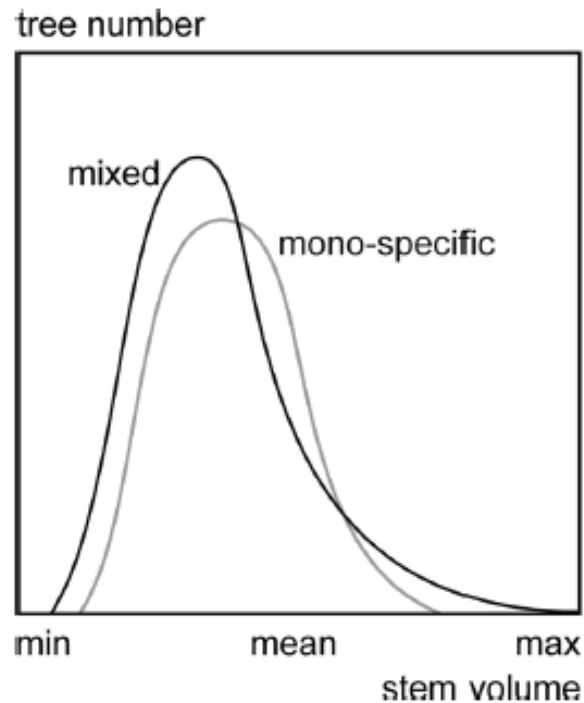
Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

Pretzsch & Schütze 2016 *Eur. J. For. Res.*

Pretzsch & Biber 2016 *Can. J. of For. Res.*



Question très peu explorée...

# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

*Dans les expérimentations*



= Densité contrôlée



# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

*Dans les expérimentations*



= Densité contrôlée



Dispositif expérimental *ORPHEE*



List of the 32 plots corresponding to the 31 combinations

1	Bp	Betula pendula			
2	Cr	Quercus robur			
3	Op	Quercus pyrenaica			
4	Qi	Quercus ilex			
5	Pp	Pinus pinaster			
6	Bp	Cr			
7	Bp	Op			
8	Bp	Qi			
9	Bp	Pp			
10	Cr	Op			
11	Cr	Qi			
12	Cr	Pp			
13	Op	Qi			
14	Op	Pp			
15	Qi	Pp			
16	Bp	Cr	Op		
17	Bp	Cr	Qi		
18	Pp	Cr	Bp		
19	Op	Op	Bp		
20	Op	Pp	Bp		
21	Pp	Bp	Qi		
22	Cr	Op	Qi		
23	Cr	Pp	Op		
24	Qi	Cr	Pp		
25	Op	Qi	Pp		
26	Bp	Cr	Qi	Op	
27	Cr	Pp	Bp	Op	
28	Pp	Cr	Bp	Qi	
29	Pp	Op	Qi	Bp	
30	Op	Pp	Qi	Cr	
31	Bp	Pp	Op	Qi	Cr
32	Bp	Pp	Op	Qi	Cr





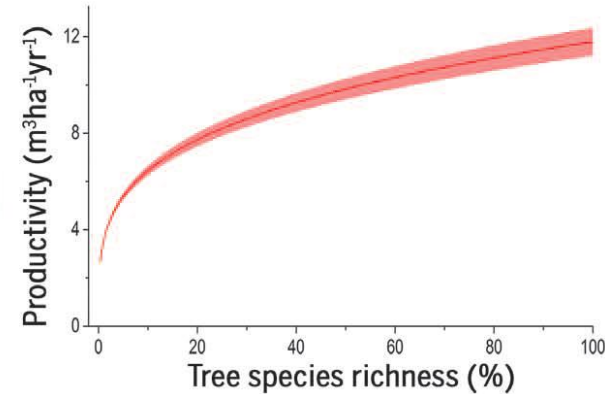
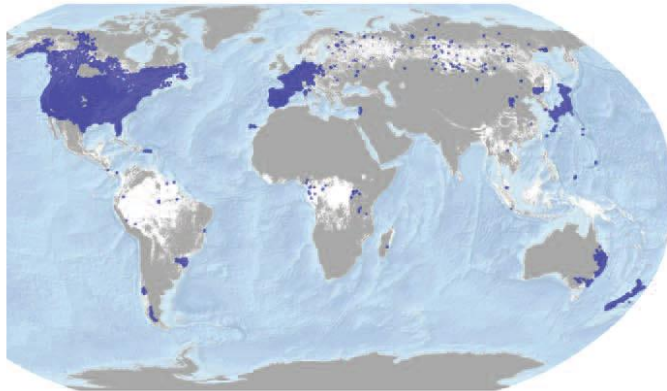
# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

## Dans les observations

Données d'inventaires

Liang et al. 2016 *Nature*



= correction pour la densité

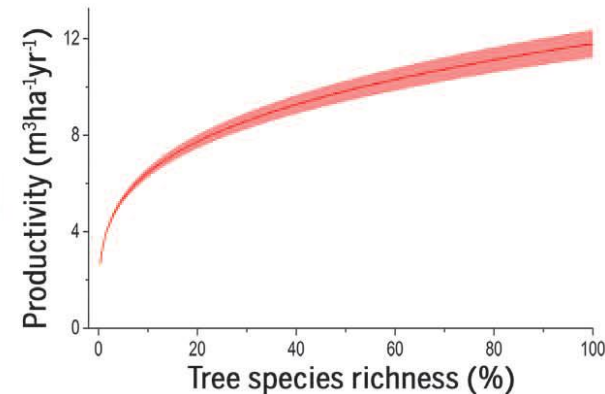
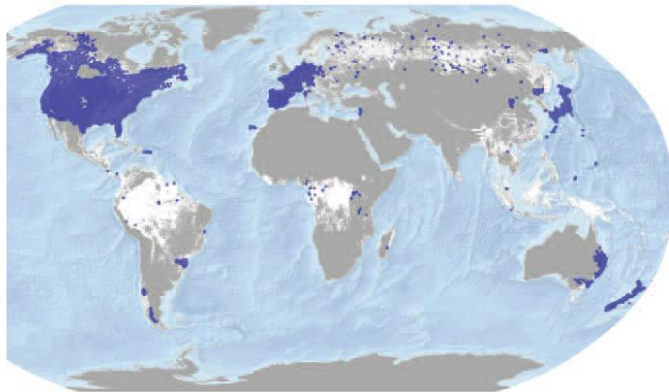
# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte que les peuplements monosp. ?

## Dans les observations

Données d'inventaires

Liang et al. 2016 *Nature*

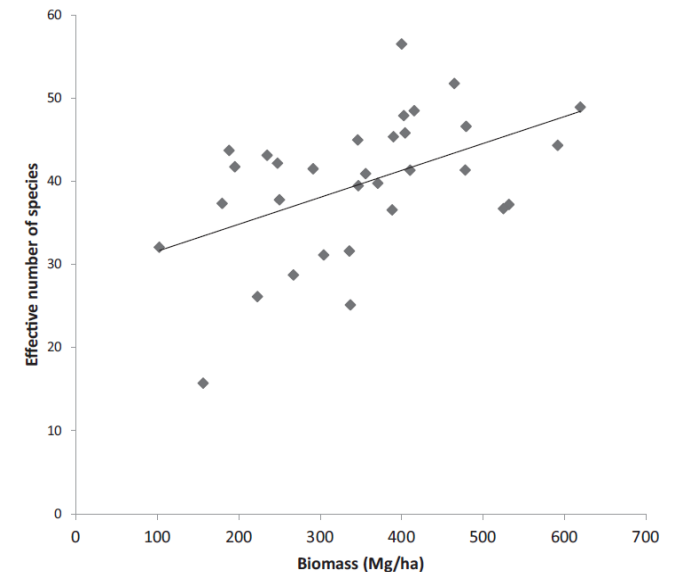


= correction pour la densité

## Relationships between tree species diversity and above-ground biomass in Central African rainforests: implications for REDD

MICHAEL DAY<sup>1\*</sup>, CRISTINA BALDAUF<sup>2</sup>, ERVAN RUTISHAUSER<sup>1</sup> AND TERRY C. H. SUNDERLAND<sup>1</sup>

*Environmental Conservation* 41 (1): 64–72 2013

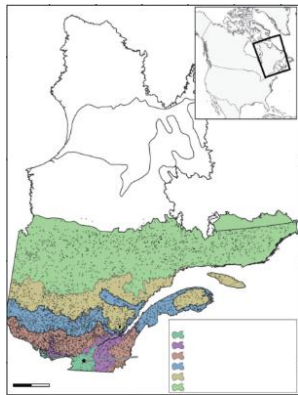


# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

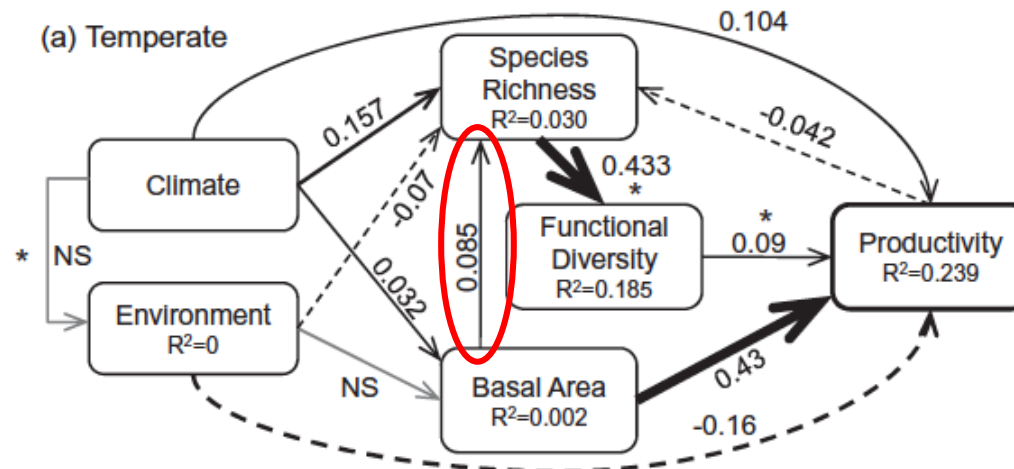
Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte que les peuplements monosp. ?

## Dans les observations

Données d'inventaires



Forêts du Québec

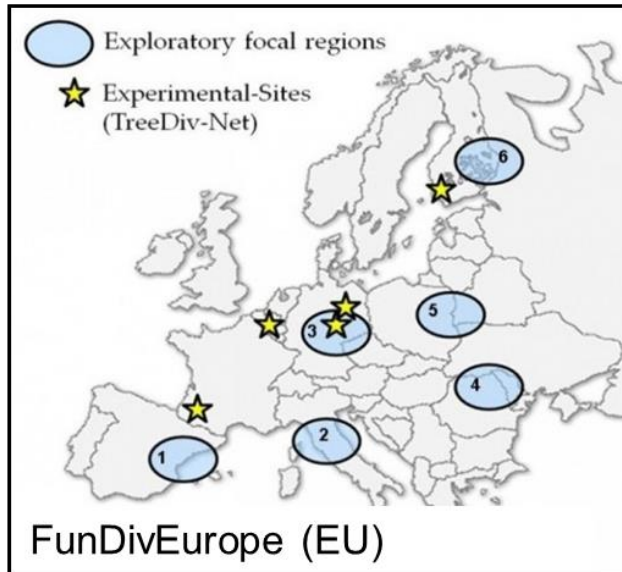


# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

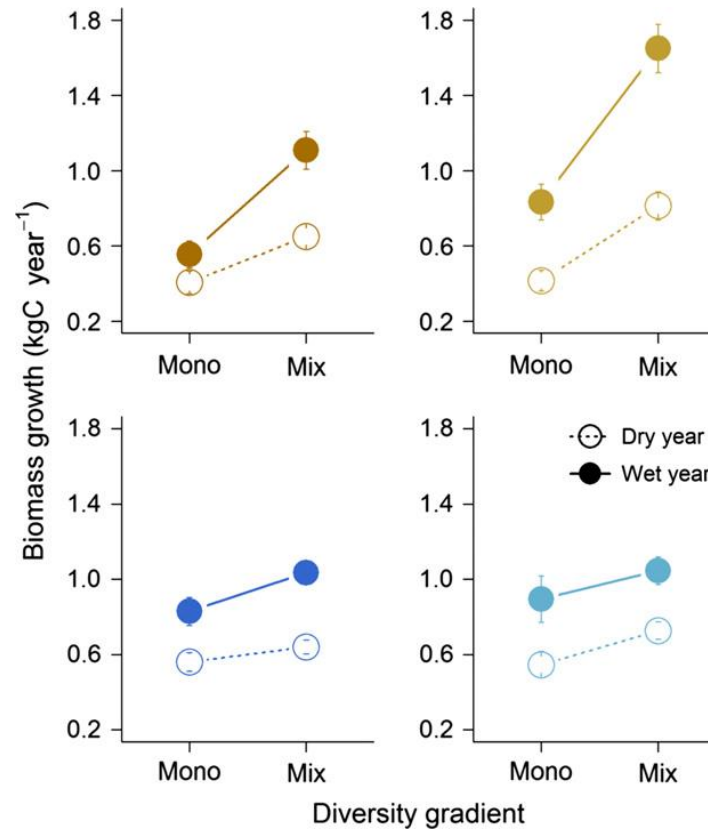
Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte que les peuplements monosp. ?

## Dans les observations

Approches semi-expérimentales



Jucker et al. 2014 *J. Ecol.*



= contrôle pour la densité ou surface terrière



# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

Question très peu explorée...

# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

Test sur des données européennes

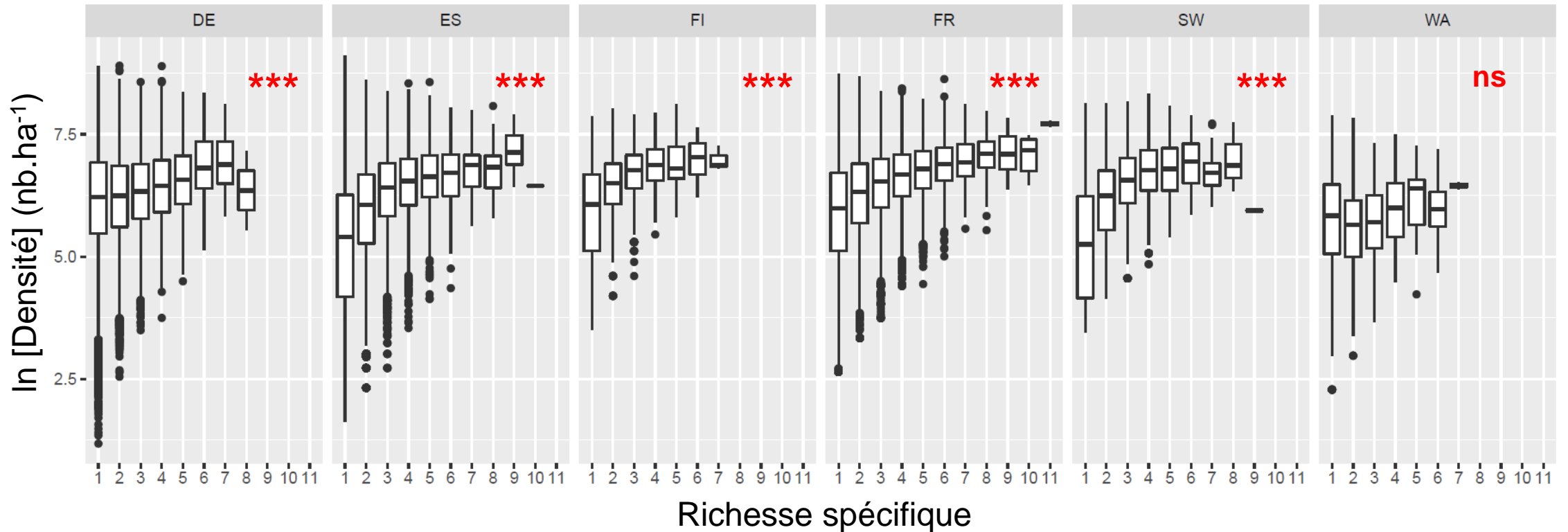
- Données d’inventaires pour 6 pays en Europe, selon un fort gradient climatique :  
*Finlande, Suède, Allemagne, Wallonie, France, Espagne*

Projet FunDivEU

- *Hypothèse* : Densité d’arbres à l’ha augmente avec la richesse spécifique

# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte que les peuplements monosp. ?



190,335 plots

2,367,776 arbres

DE+ES+FI+FR+SW > 98% des données

# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

Test sur des données européennes

- Données d’inventaires pour 6 pays en Europe, selon un fort gradient climatique :  
*Finlande, Suède, Allemagne, Wallonie, France, Espagne*

Projet FunDivEU

- *Hypothèse* : Densité d’arbres à l’ha augmente avec la richesse spécifique



# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

Test sur des données européennes

- Données d’inventaires pour 6 pays en Europe, selon un fort gradient climatique :  
*Finlande, Suède, Allemagne, Wallonie, France, Espagne*

Projet FunDivEU

- *Hypothèse* : Densité d’arbres à l’ha augmente avec la richesse spécifique ✓

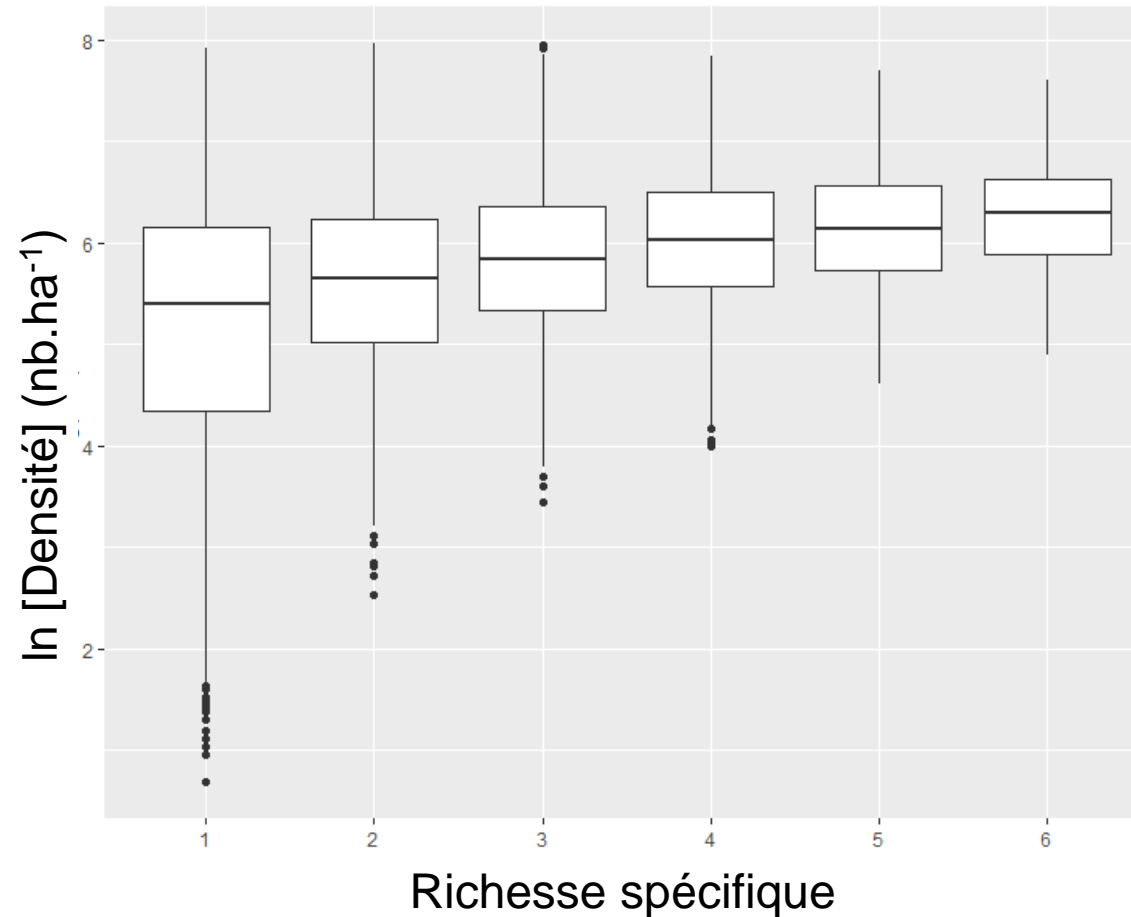
- Mais effet de la gestion ? = Test sur les données du PSDRF (RNF)





# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?



n=5138 plots  
(placettes sans gestion depuis 20 ans)



La dernière classe  
c'est SR >=6

# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

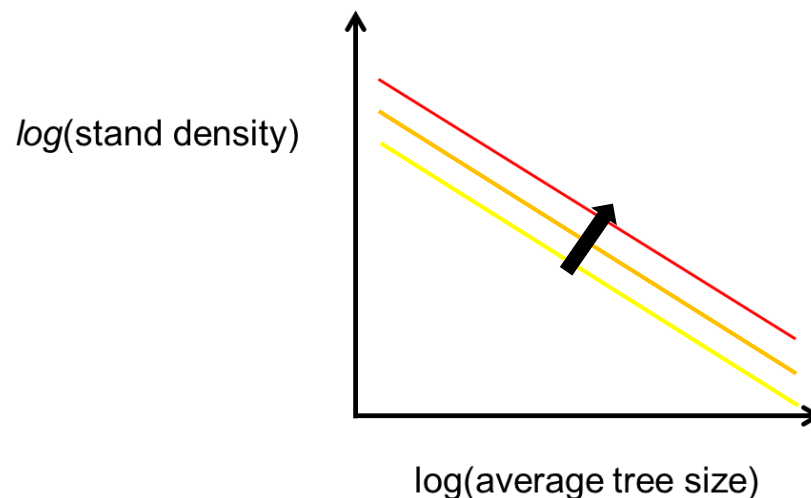
**Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?**

- Importance de la taille moyenne des arbres sur la densité
- Focus sur les droites d'auto-éclaircies (DAE)  
= *densité maximum en fonction du diamètre moyen dans le peuplement*

# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

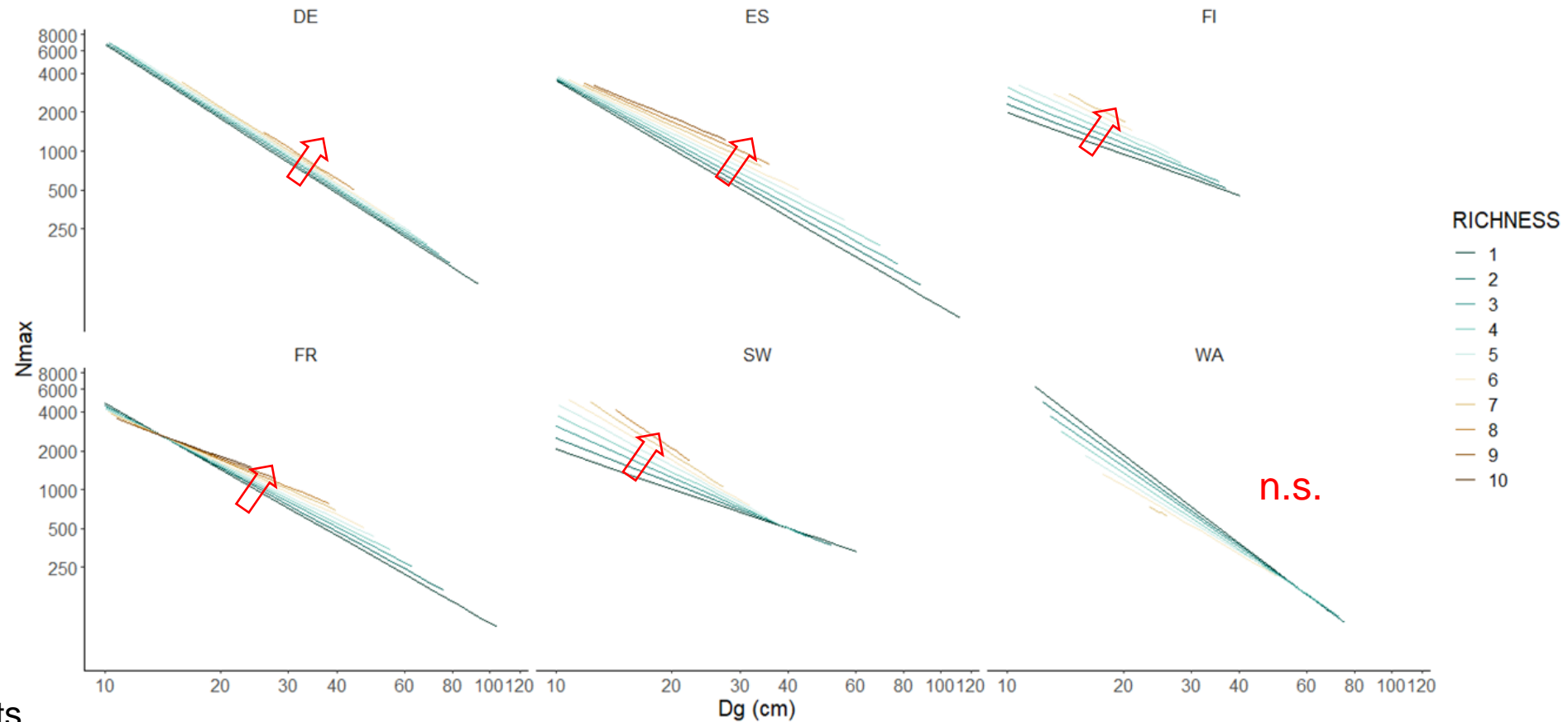
Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

- Importance de la taille moyenne des arbres sur la densité
- Focus sur les droites d'auto-éclaircies (DAE)  
= densité maximum en fonction du diamètre moyen dans le peuplement
- Hypothèse : DAE doivent être de + en + « hautes » quand la richesse spécifique ↗



# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte que les peuplements monosp. ?

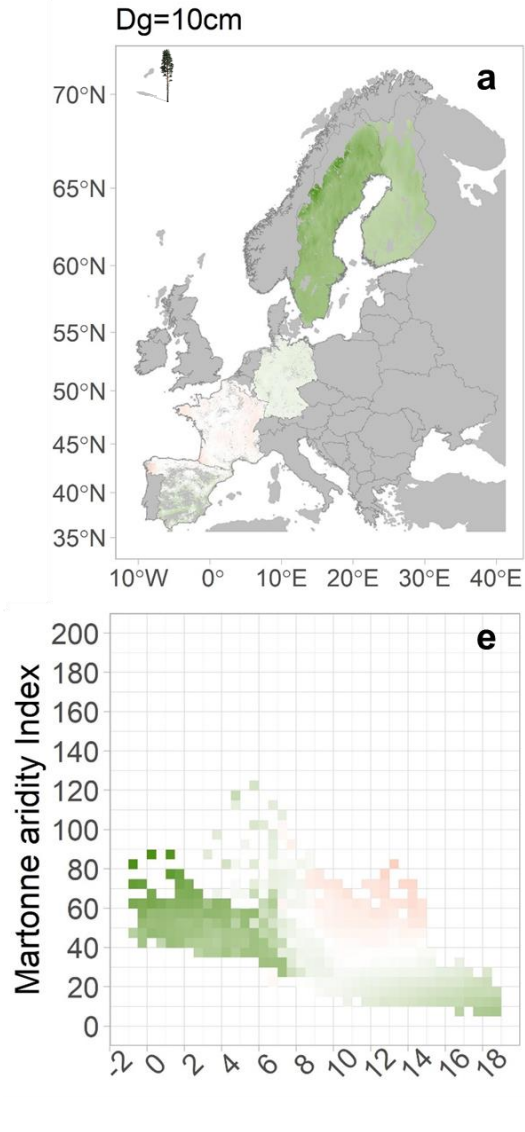


190,335 plots

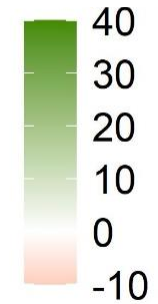
2,367,776 arbres

DE+ES+FI+FR+SW > 98% des données

# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

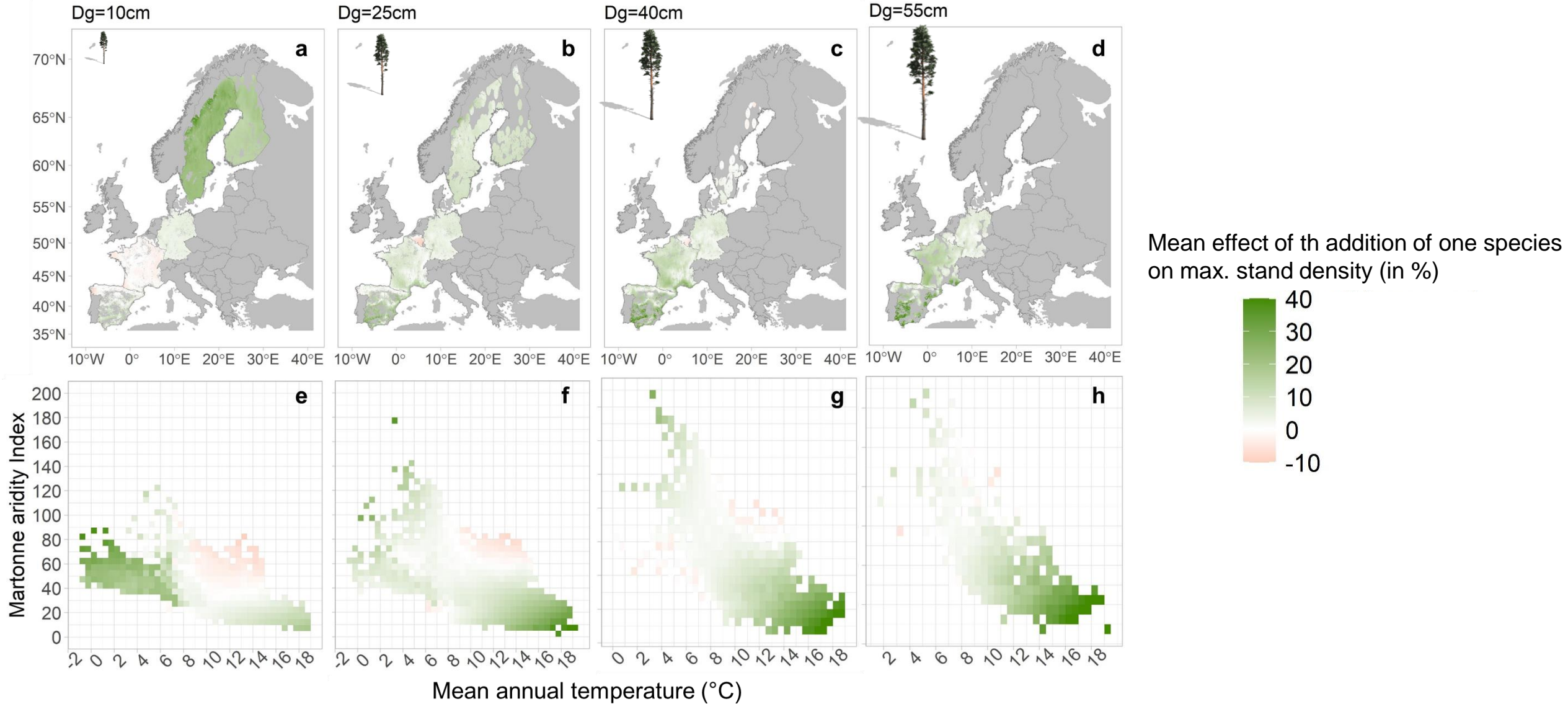


Mean effect of the addition of one species  
on max. stand density (in %)



Mean annual temperature (°C)

# 1. "Tree packing" : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement





# 1. “Tree packing” : richesse spécifique (SR) et densité du peuplement

Densité max *in natura* des peuplements mélangés + forte  
que les peuplements monosp. ?

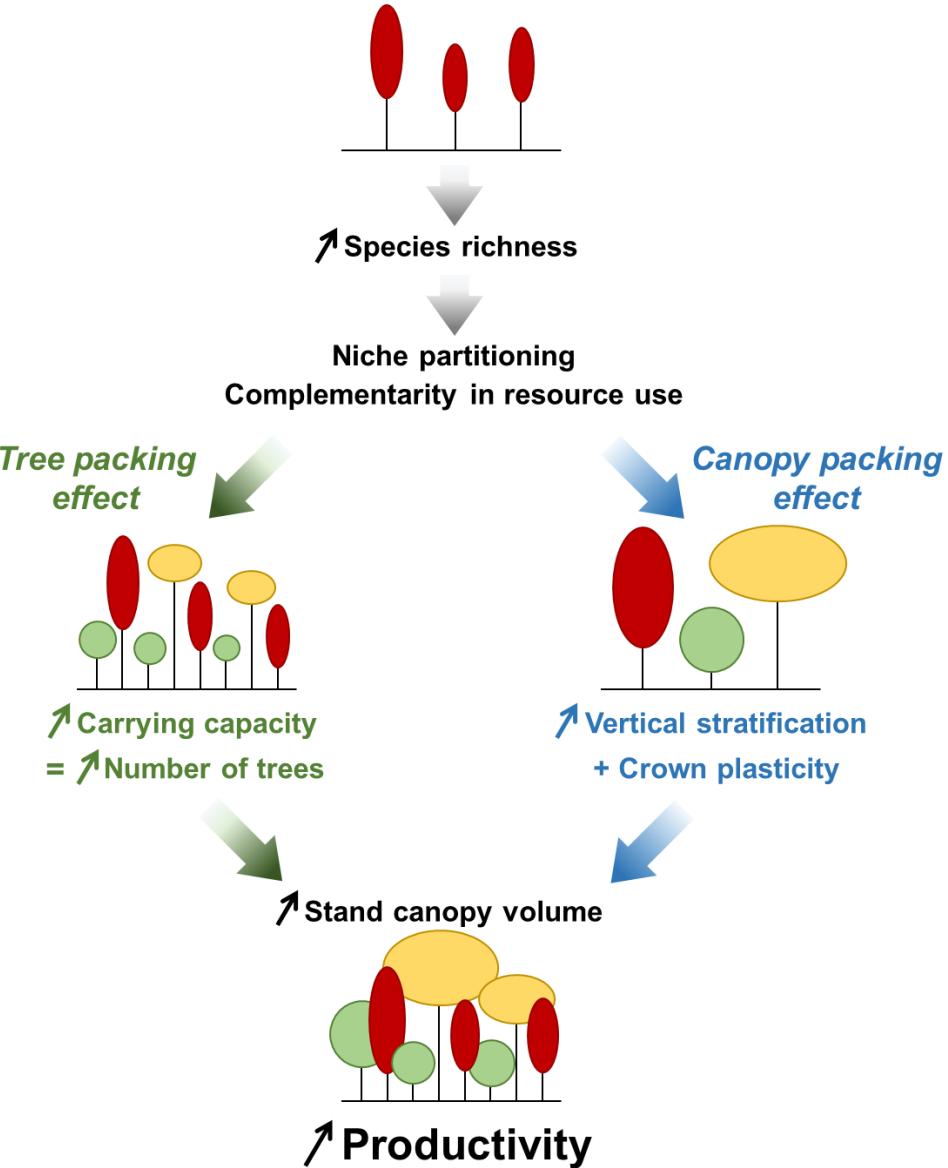
Question très peu explorée...

...mais il semblerait que ce patron existe, *en moyenne*

## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

# 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

Est-ce que le 'tree packing' influence la productivité du peuplement ?

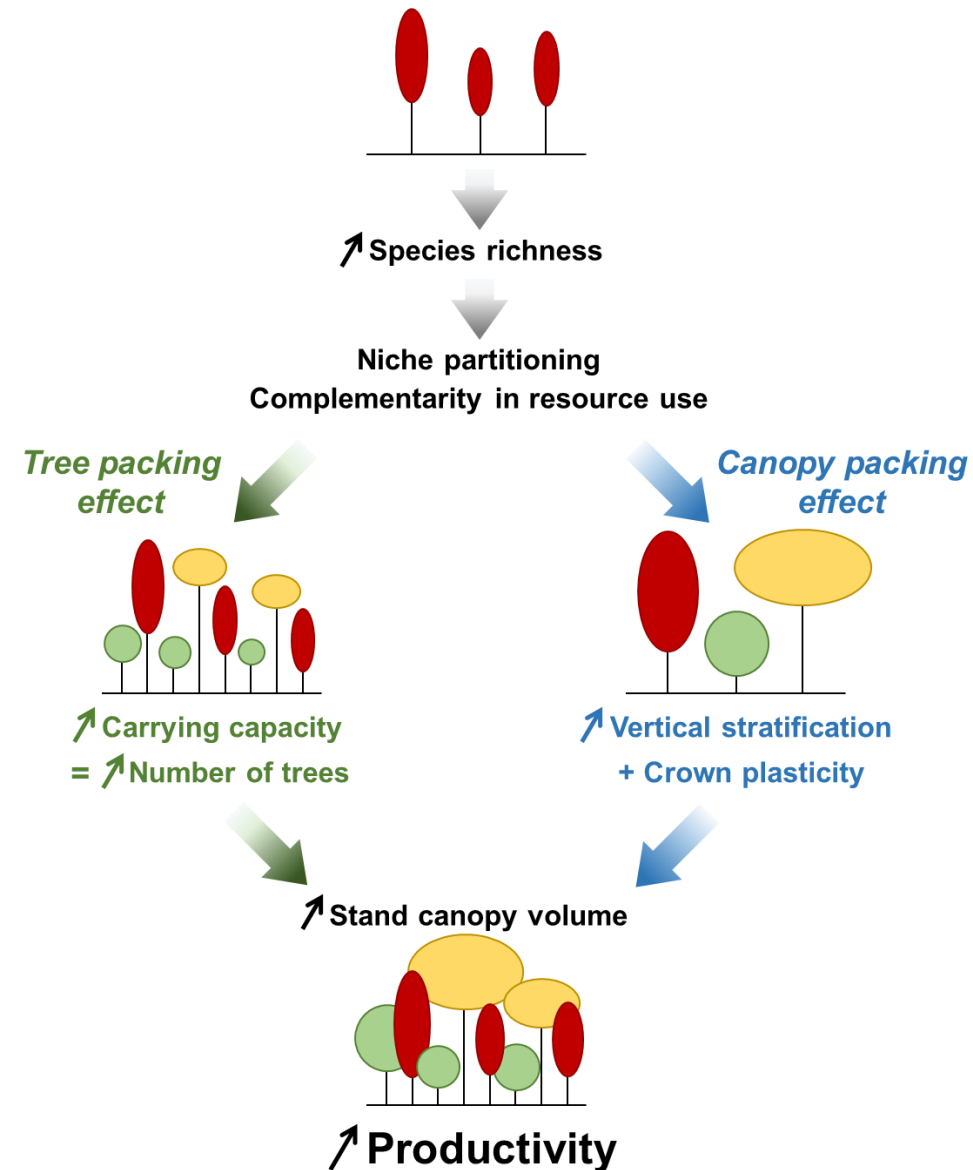


## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

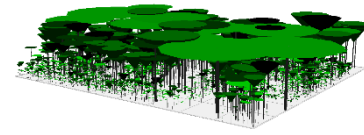
### Est-ce que le 'tree packing' influence la productivité du peuplement ?

- Trop de facteurs confondants dans les données de terrain...  
= *intérêt de l'approche par simulations*

- Mais les modèles de dynamique 'classiques' ont des limites  
(cf Morin et al. 2011)  
= *Besoin d'un modèle où la densité peut être contrôlée*



# *FORest Community Ecology and Ecosystem Processes* model



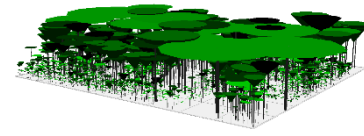
Projet initié en 2013, avec François de Coligny



Morin et al.

[http://capsis.cirad.fr/capsis/help\\_en/forceps](http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/forceps)





Projet initié en 2013, avec François de Coligny



Morin et al.

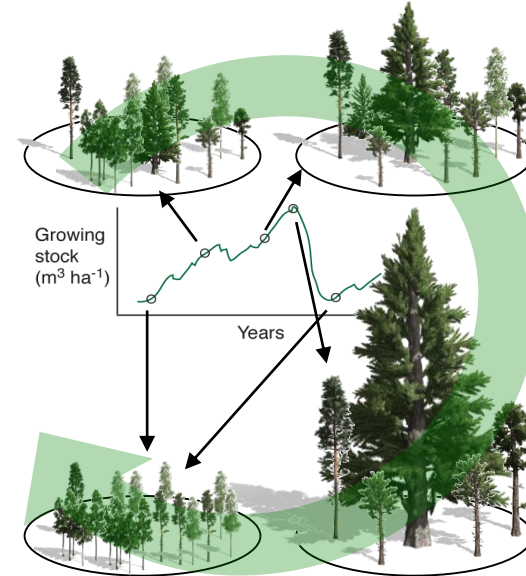
[http://capsis.cirad.fr/capsis/help\\_en/forceps](http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/forceps)



## • Un modèle de trouées classique...

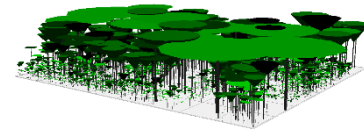
- Dérivé de ForCLIM (Bugmann 1994, 1996)
- *Recrutement / Croissance / Mortalité*
- Croissance optimale limitée par réducteurs

*Climat / Sol / Competition / Gestion*





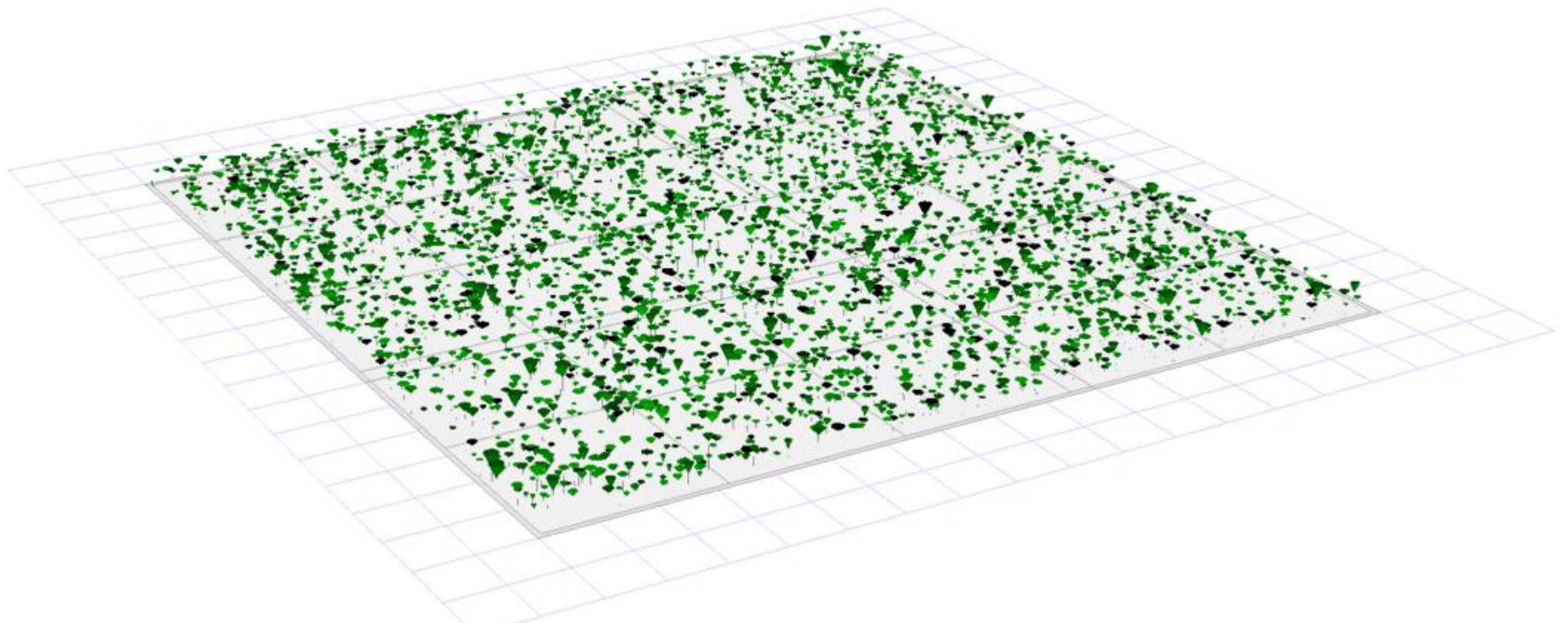
# FORest Community Ecology and Ecosystem Processes model

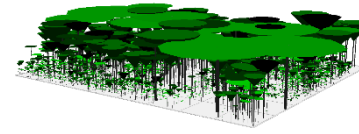


Morin et al.

[http://capsis.cirad.fr/capsis/help\\_en/forceeps](http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/forceeps)

eg. simulation sur 1000 years





Projet initié en 2013, avec François de Coligny



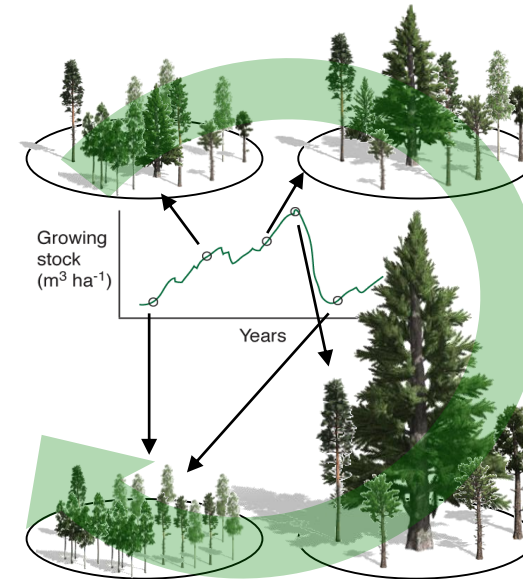
Morin et al.

[http://capsis.cirad.fr/capsis/help\\_en/forceps](http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/forceps)



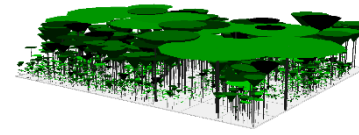
- **Un modèle de trouées classique...**

- Dérivé de ForCLIM (Bugmann 1994, 1996)
- *Recrutement / Croissance / Mortalité*
- Croissance optimale limitée par réducteurs  
*Climat / Sol / Competition / Gestion*



- **...mais où la densité peut être contrôlée**



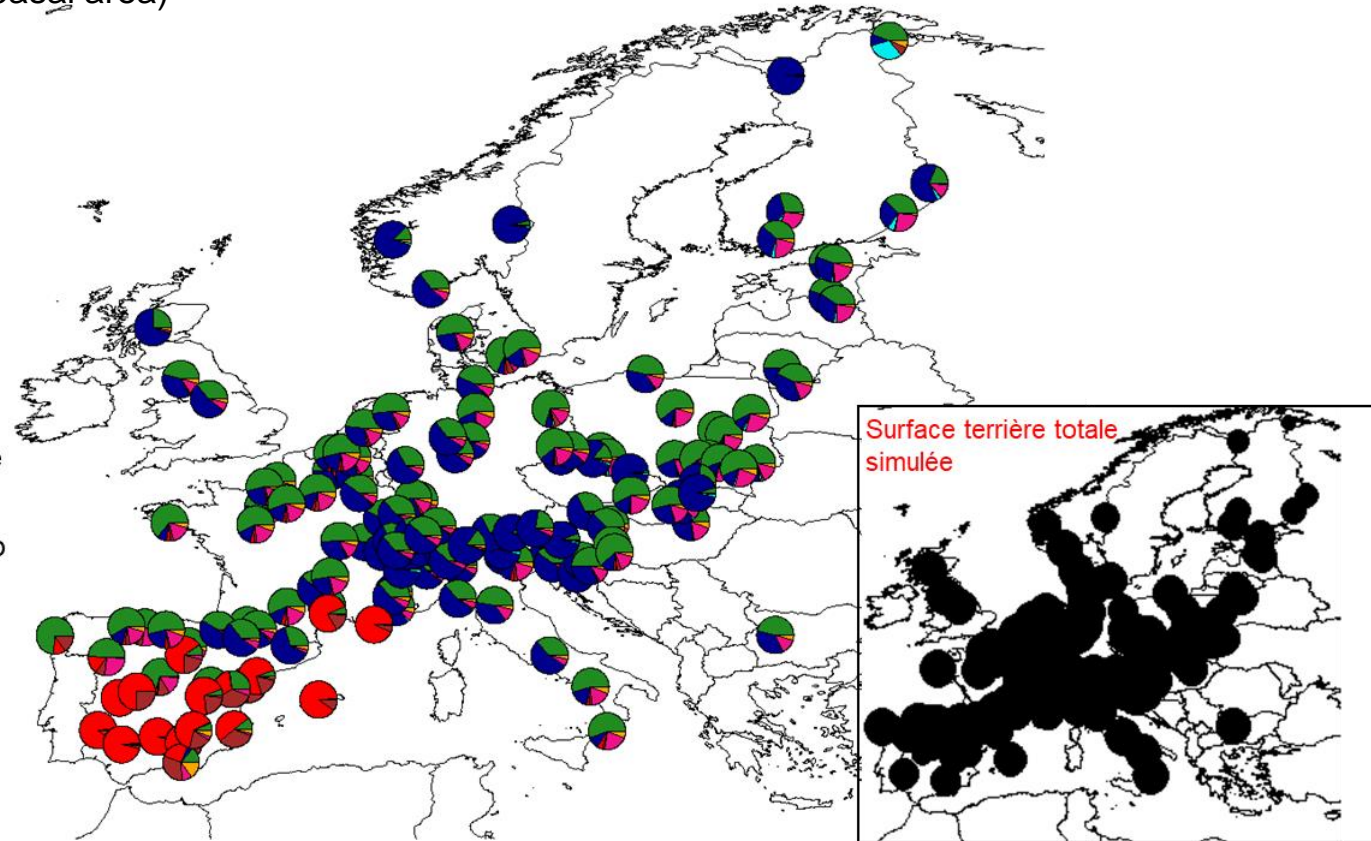


Validation *via* la végétation naturelle potentielle = validation qualitative



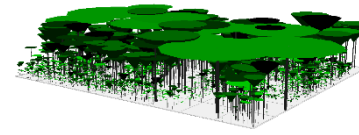
**Simulations après 2000 ans**  
(in % of basal area)

- Feuillus Dominants
- Sapin + Epicéa
- Pins
- Feuillus de montagne
- Conifères de montagne
- Chêne vert + Pin d'Alep
- Tilleuls

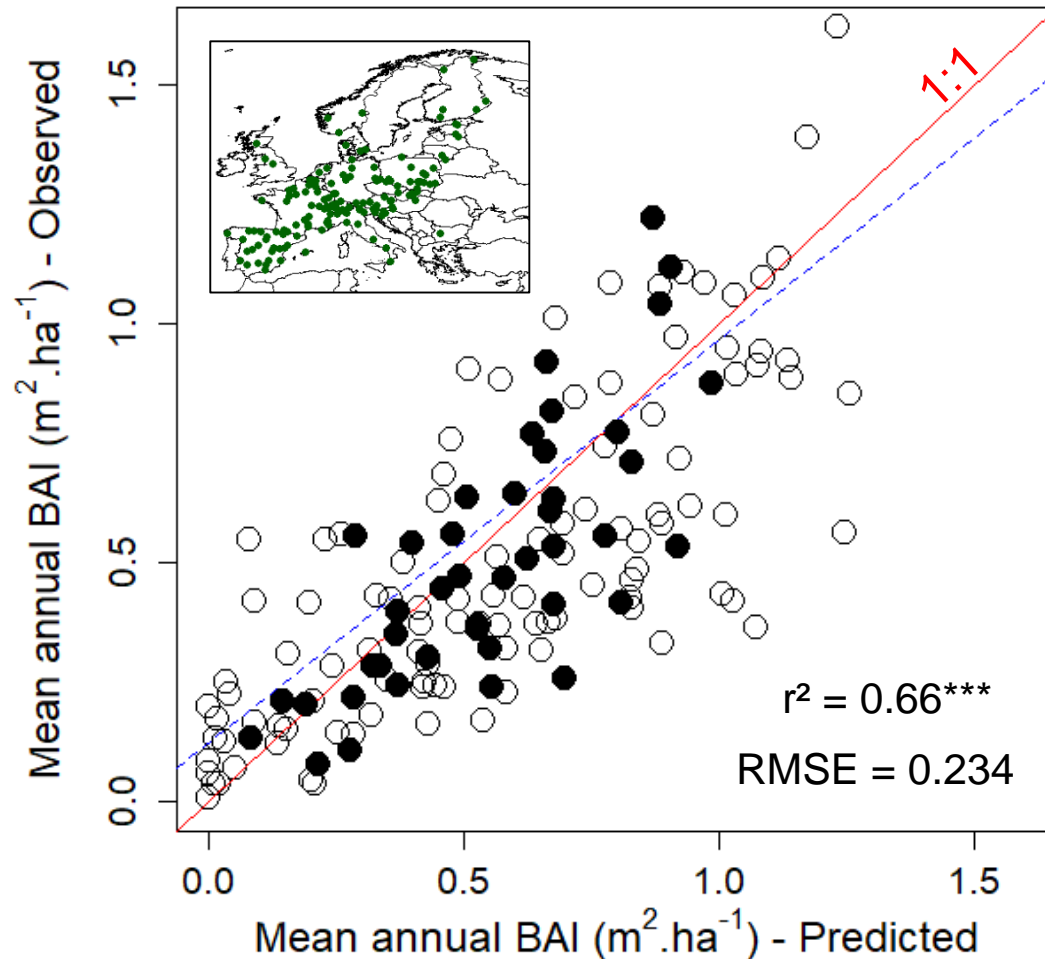


148 ICP sites + Puéchabon + Font Blanche





Validation *via* productivité annuelle = validation **quantitative**



- Peuplements mélangés
- Peuplements monospécifiques

✓ **Validé pour les principaux types de forêts EU**

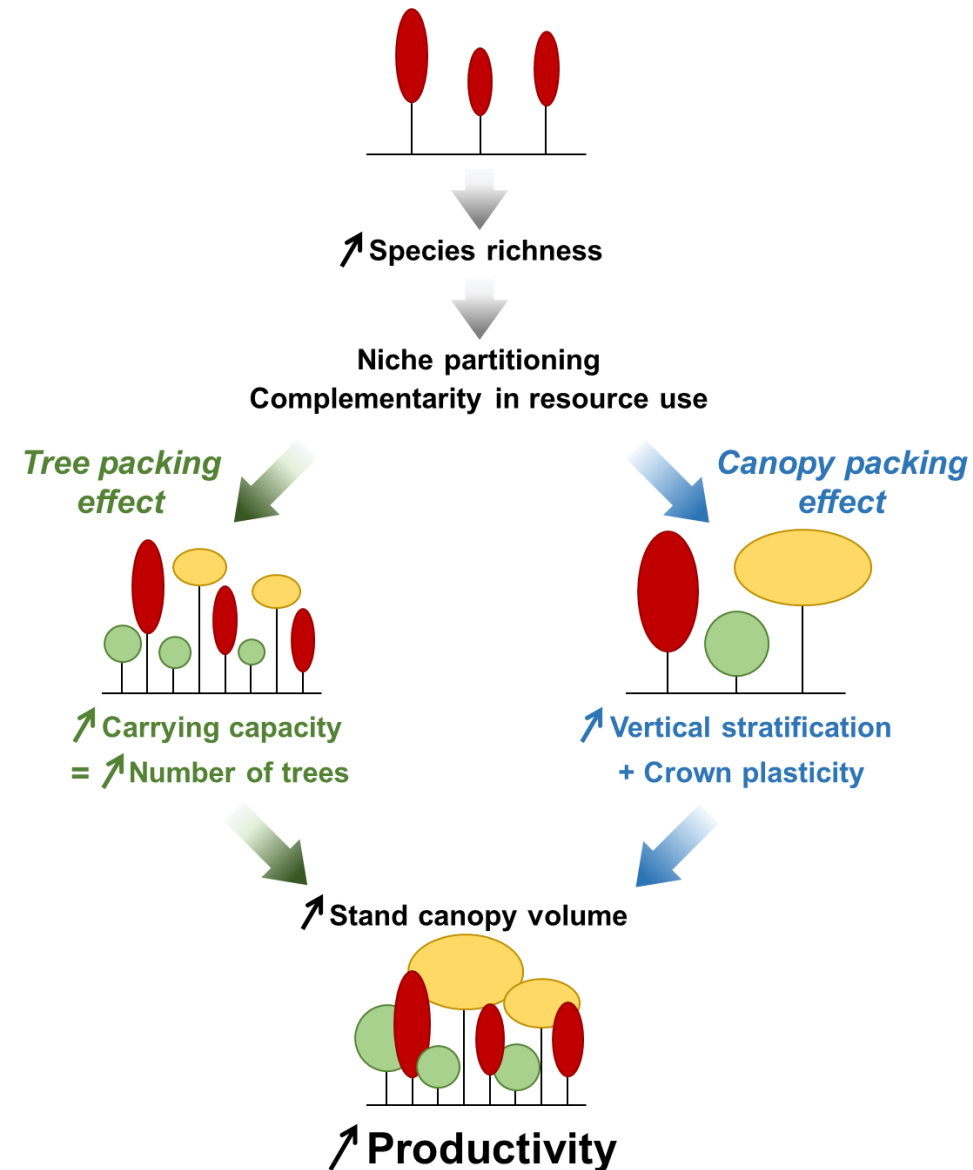
- = 35 esp et des climats variés
- = Composition ET fonctionnement
- = Peuplements monospécifiques et mélangés



## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

### Est-ce que le 'tree packing' influence la productivité du peuplement ?

- Trop de facteurs confondants dans les données de terrain...  
= *intérêt de l'approche par simulations*
- Mais les modèles de dynamique 'classiques' ont des limites  
(cf Morin et al. 2011)  
= *Besoin d'un modèle où la densité peut être contrôlée*
- *Hypothèse* : effet diversité – fort quand la densité est contrôlée



## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

### Tester l'effet du 'tree packing' via des simulations

= Simuler la relation SR-Prod en contrôlant ou pas pour la densité

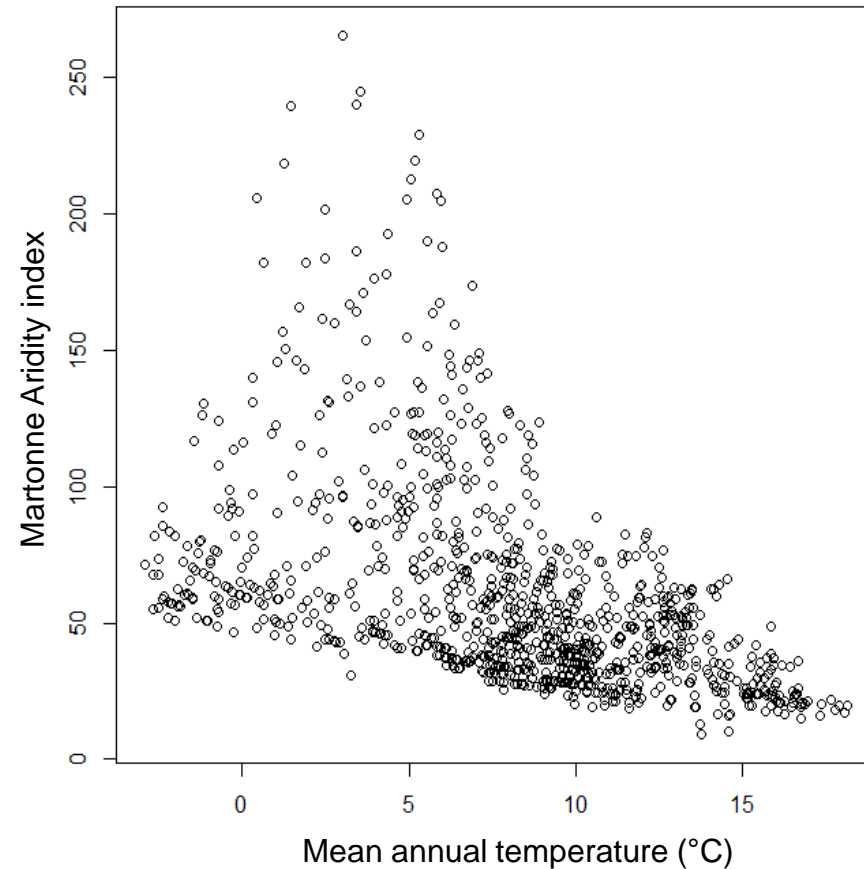
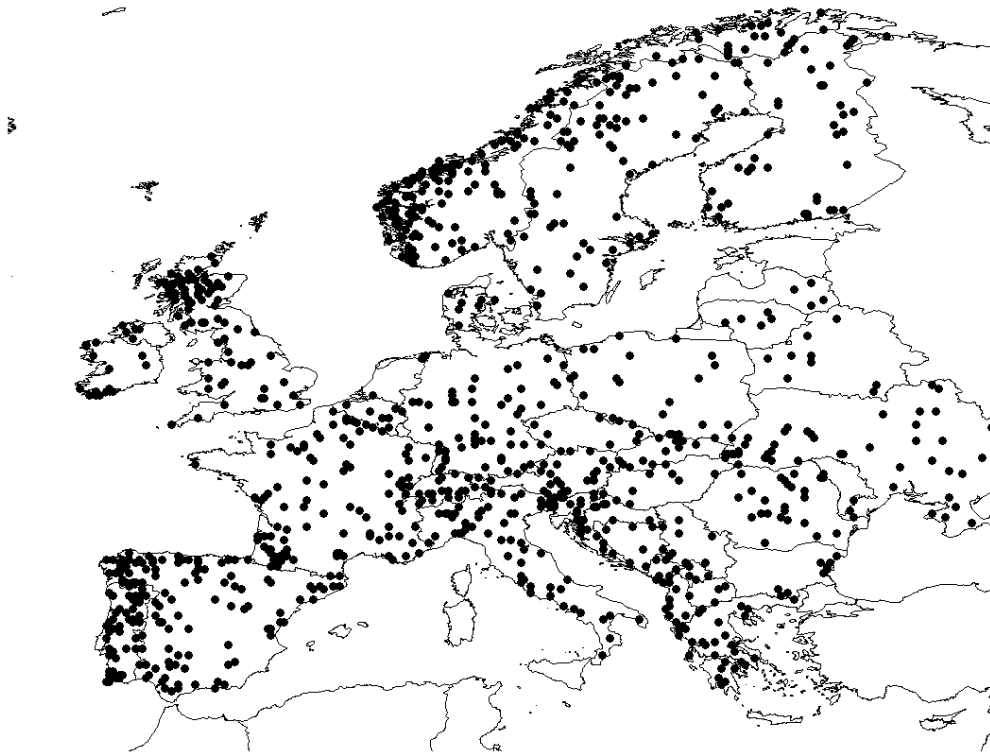


## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

### Tester l'effet du 'tree packing' via des simulations

= Simuler la relation SR-Prod en contrôlant ou pas pour la densité

- Sélection de 1,015 sites selon un échantillonnage stratifié dans l'espace climatique



## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

### Tester l'effet du 'tree packing' via des simulations

= Simuler la relation SR-Prod en contrôlant ou pas pour la densité

- Sélection de 1,015 sites selon un échantillonnage stratifié dans l'espace climatique
- Sélection d'un pool d'espèces et de composition des communautés



*22 espèces d'arbres les plus répandues  
en Europe*



~~4,194,303 combinaisons~~

*2,307 combinaisons*

## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

### Tester l'effet du 'tree packing' via des simulations

= Simuler la relation SR-Prod en contrôlant ou pas pour la densité

- Sélection de 1,015 sites selon un échantillonnage stratifié dans l'espace climatique
- Sélection d'un pool d'espèces et de composition des communautés
- Scénarios de densité des peuplements

*Densité libre*

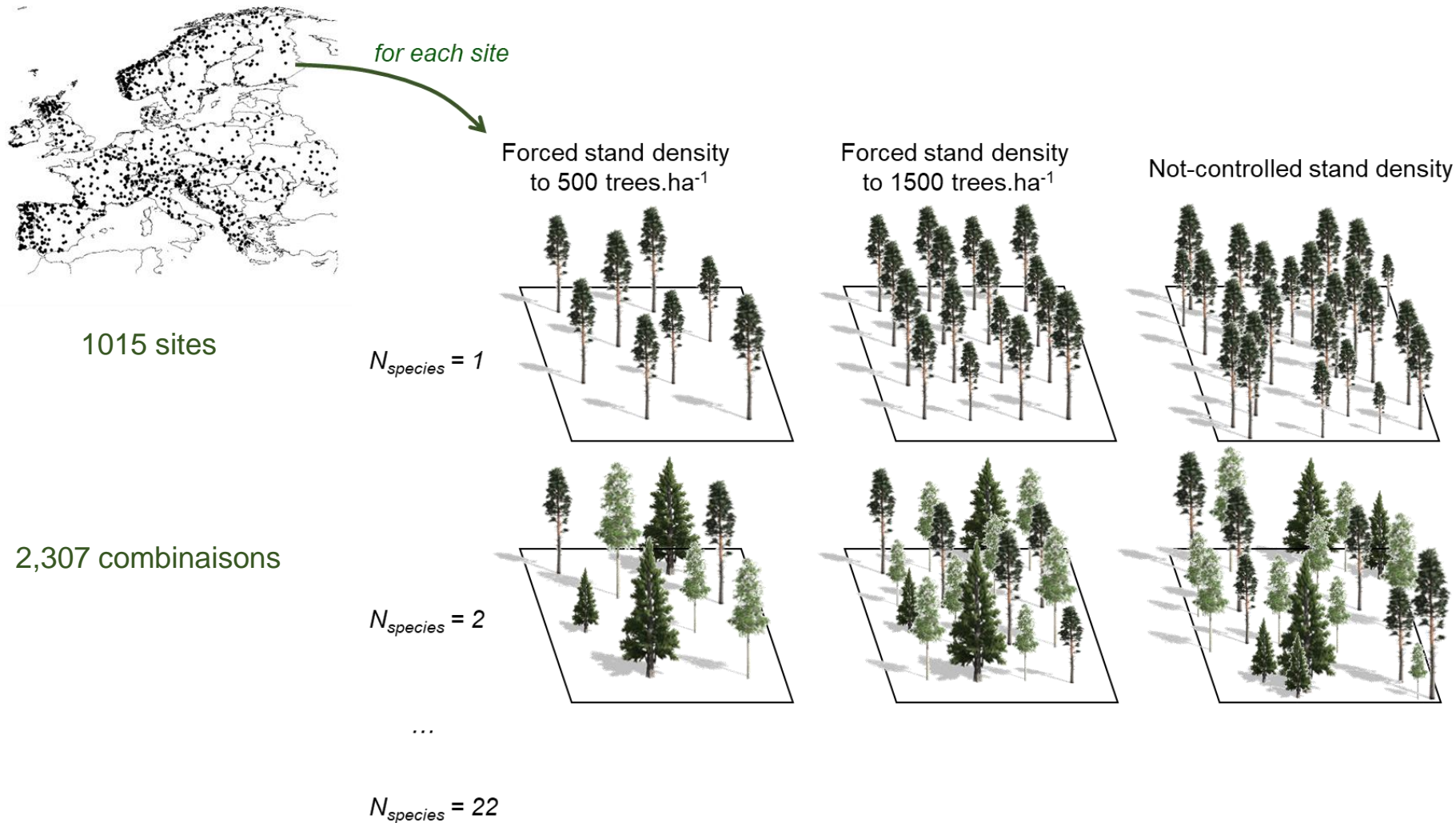
*Densité forcée*    500 trees.ha<sup>-1</sup>

1500 trees.ha<sup>-1</sup>

## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

### Tester l'effet du 'tree packing' via des simulations

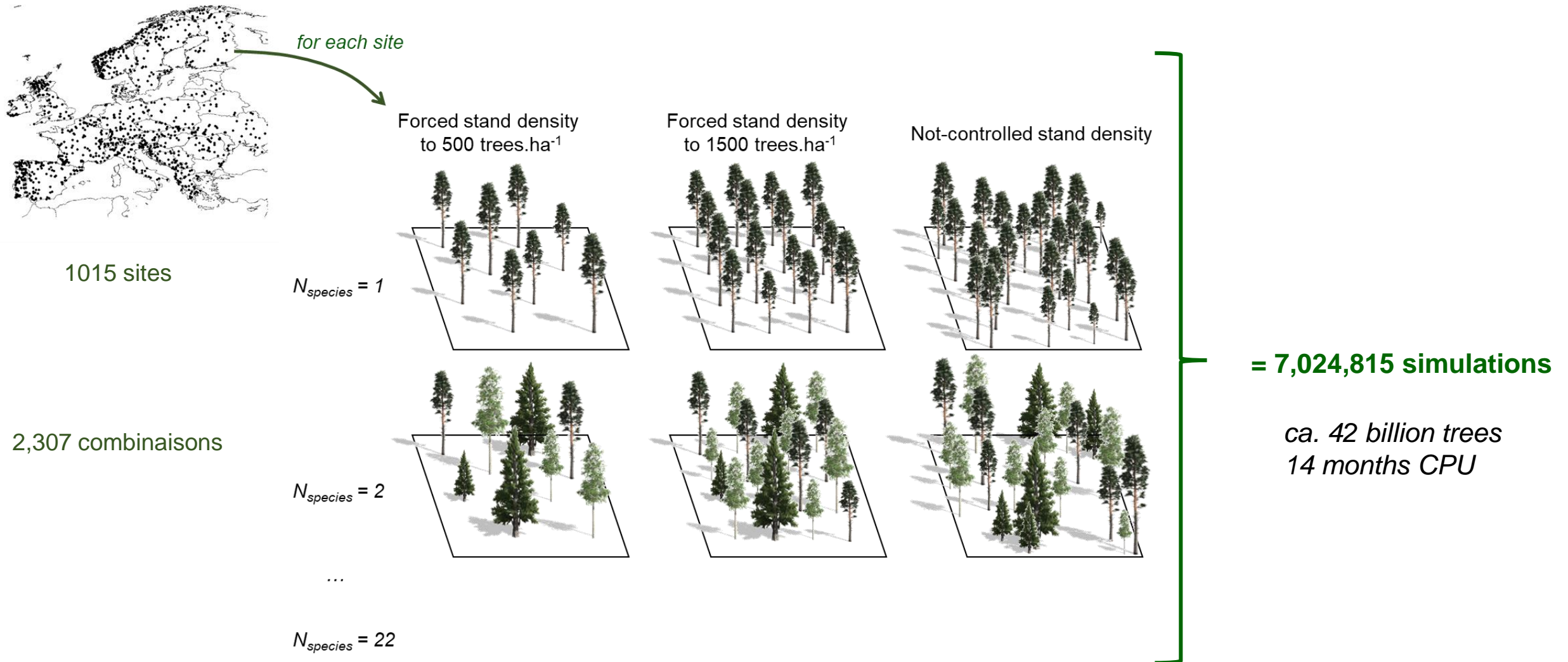
= Simuler la relation SR-Prod en contrôlant ou pas pour la densité



## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

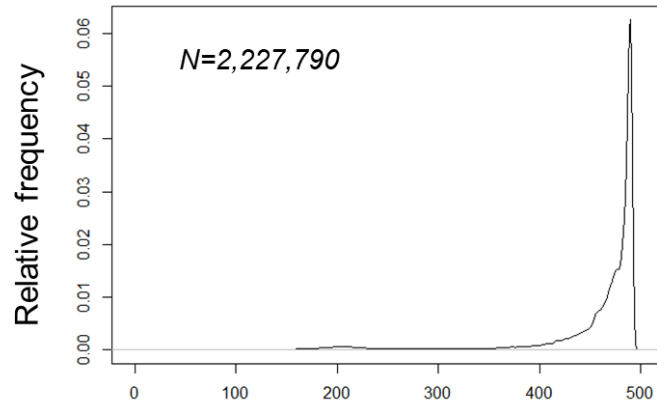
### Tester l'effet du 'tree packing' via des simulations

= Simuler la relation SR-Prod en contrôlant ou pas pour la densité

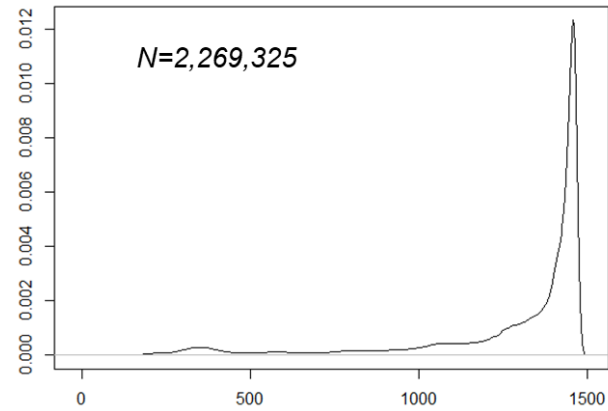


## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

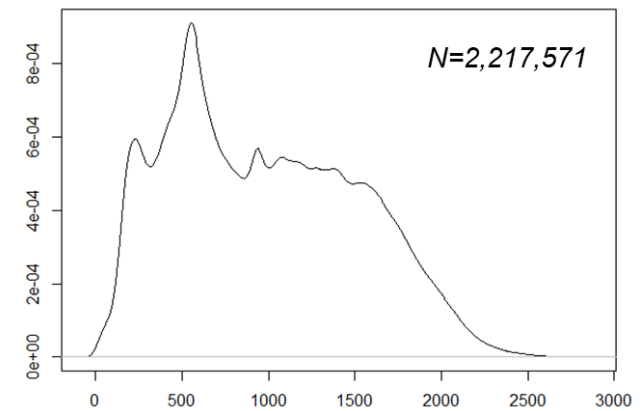
Densité forcée à 500 trees.ha<sup>-1</sup>



Densité forcée à 1500 trees.ha<sup>-1</sup>



Densité libre



Realized stand density (NbTrees.ha<sup>-1</sup>)

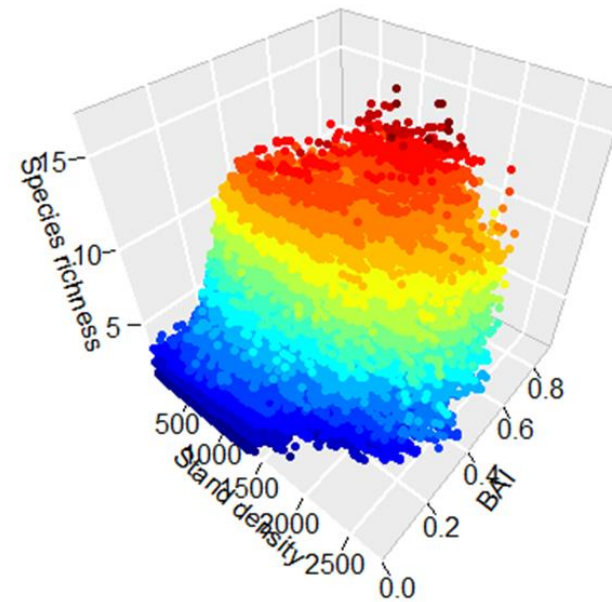
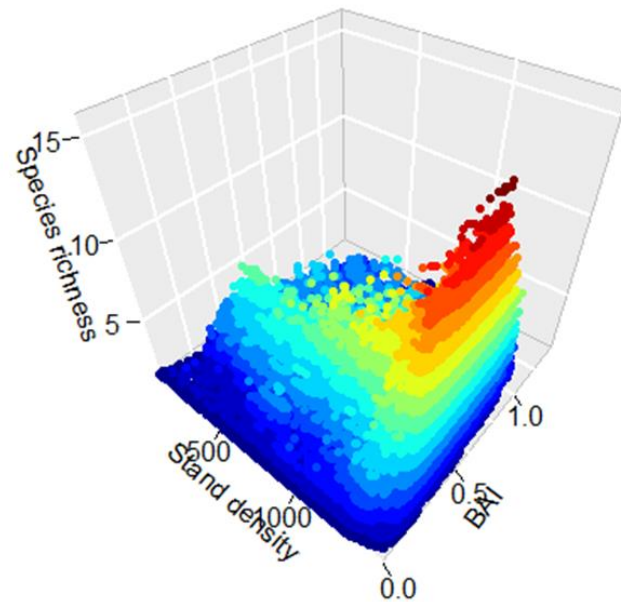
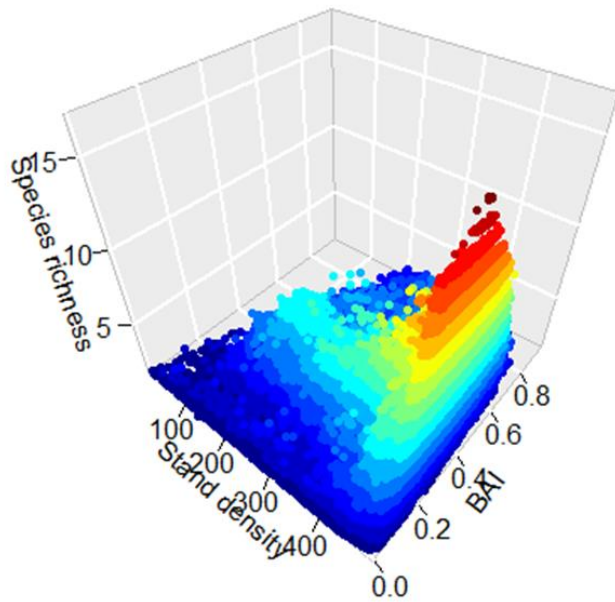


## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

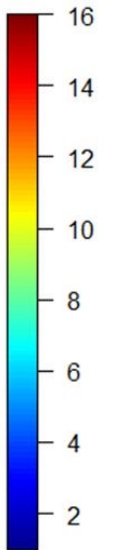
Densité forcée à 500 trees.ha<sup>-1</sup>

Densité forcée à 1500 trees.ha<sup>-1</sup>

Densité libre



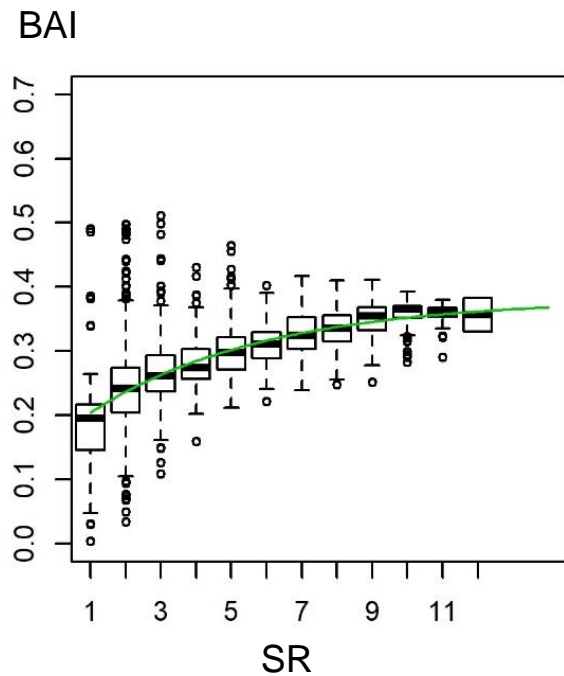
Species Richness



BAI  $\approx$  Productivité

## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

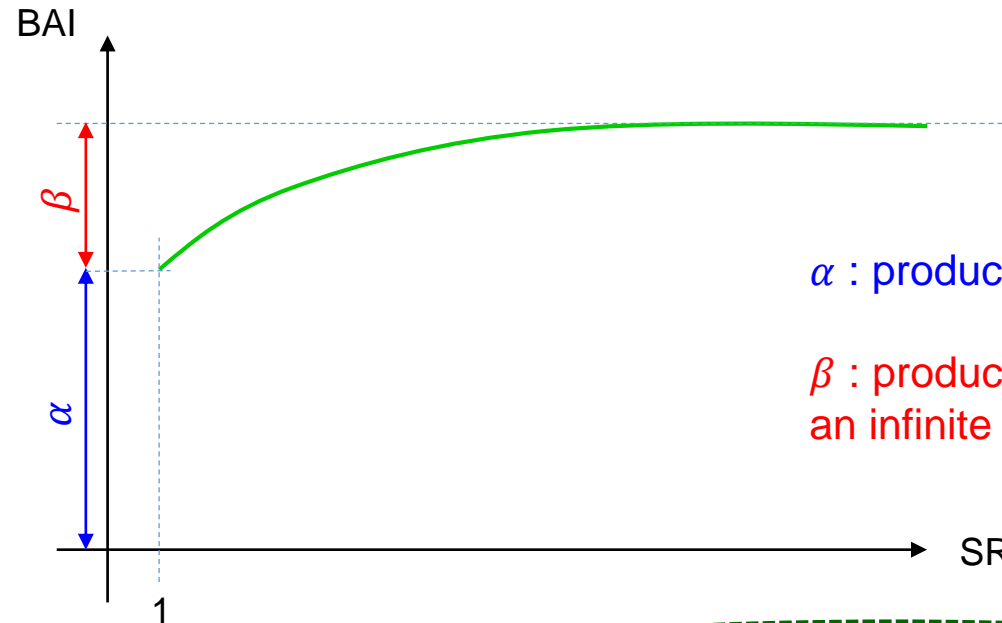
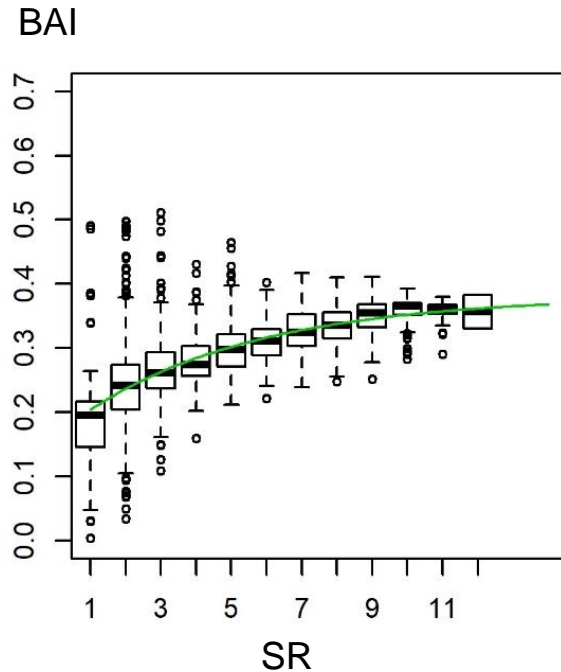
Métrique pour quantifier et comparer facilement les relations SR-Prod



## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

Métrique pour quantifier et comparer facilement les relations SR-Prod

$$\text{BAI} = \alpha \times \left( 1 - \beta \times \exp^{\ln\left(\frac{1}{2}\right) \times \frac{(\text{SR}-1)}{(\gamma-1)}} \right)$$



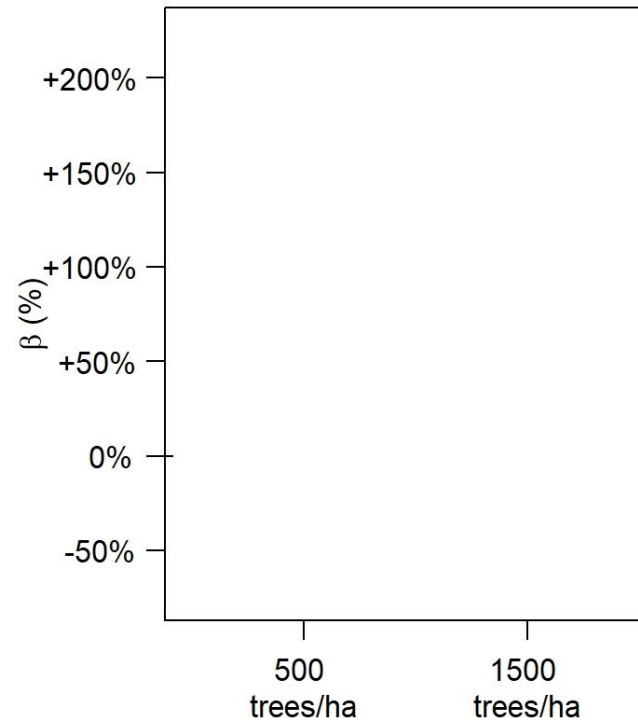
$\alpha$  : productivity value for monocultures

$\beta$  : productivity benefit or disadvantage of having an infinite nb. of species compared to monocultures

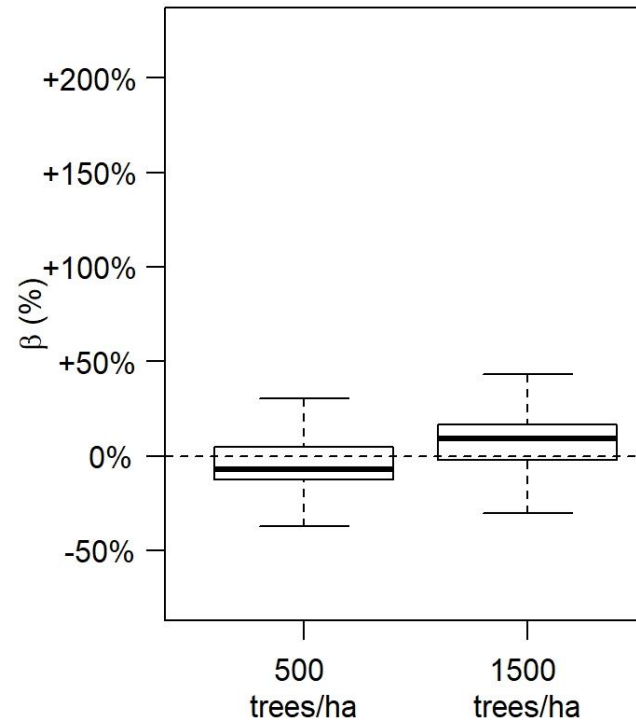
Si  $\beta > 0 \Rightarrow$  Relation SR-Prod est positive

Comparer les valeurs de  $\beta$  entre scénarios de densité

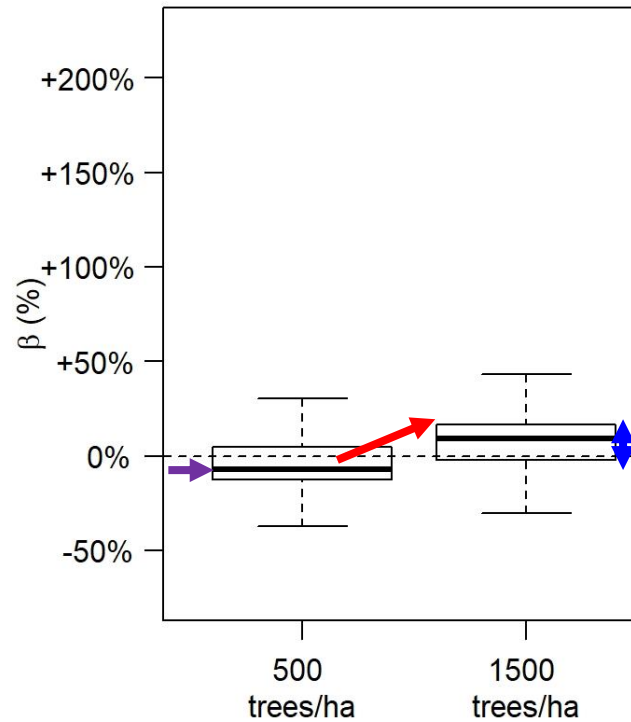
## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement



## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

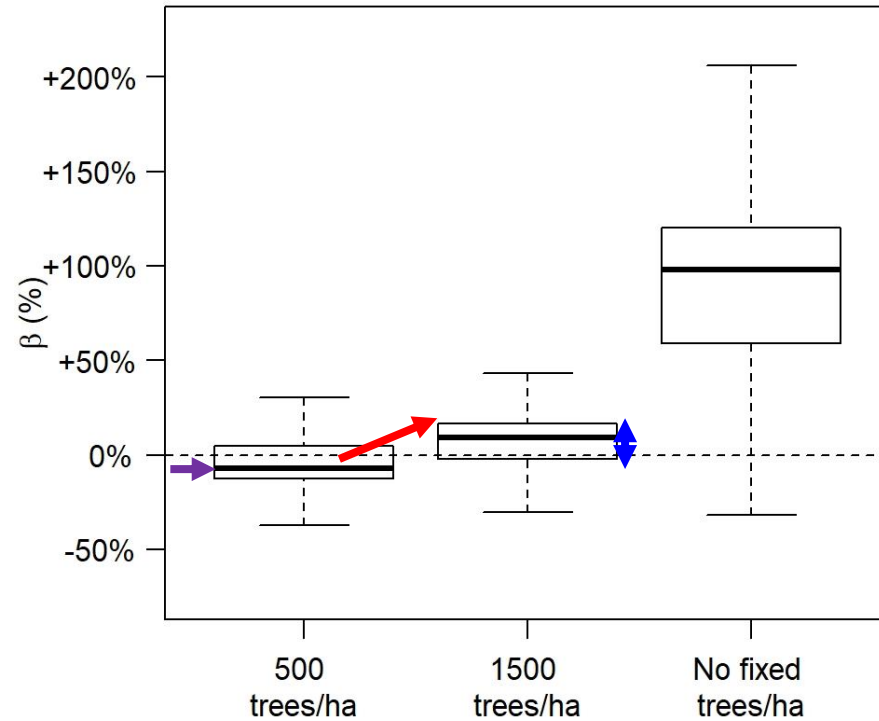


## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement



- Faible effet de SR quand la densité est faible (= peu d'interactions entre les arbres)
- Effet SR augmente avec la densité
- Taille d'effet cohérente avec celle observée en moyenne dans les expérimentations = 'canopy packing'

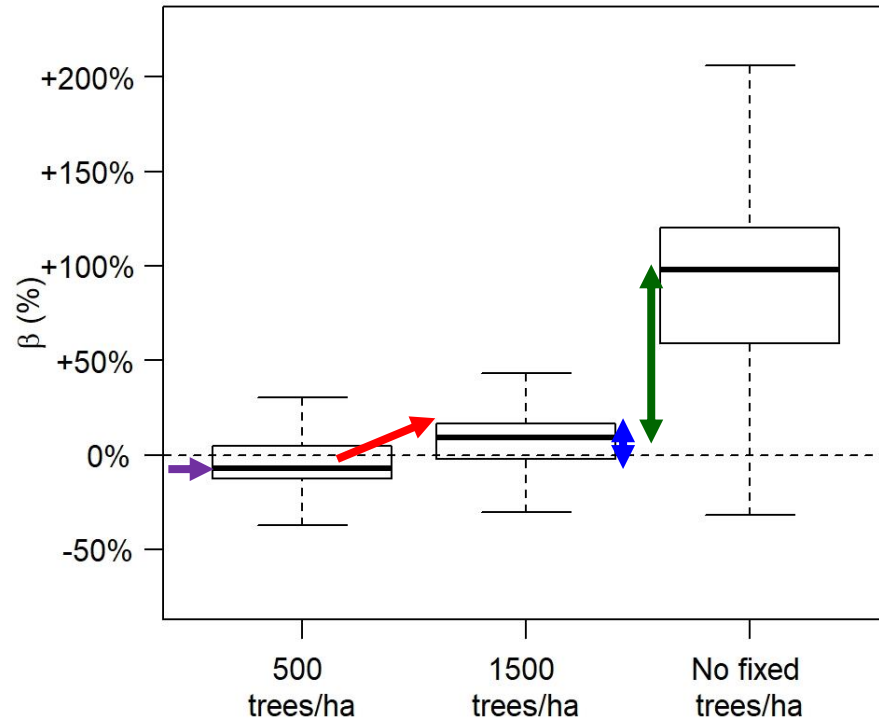
## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement



- Faible effet de SR quand la densité est faible (= peu d'interactions entre les arbres)
- Effet SR augmente avec la densité
- Taille d'effet cohérente avec celle observée en moyenne dans les expérimentations = 'canopy packing'

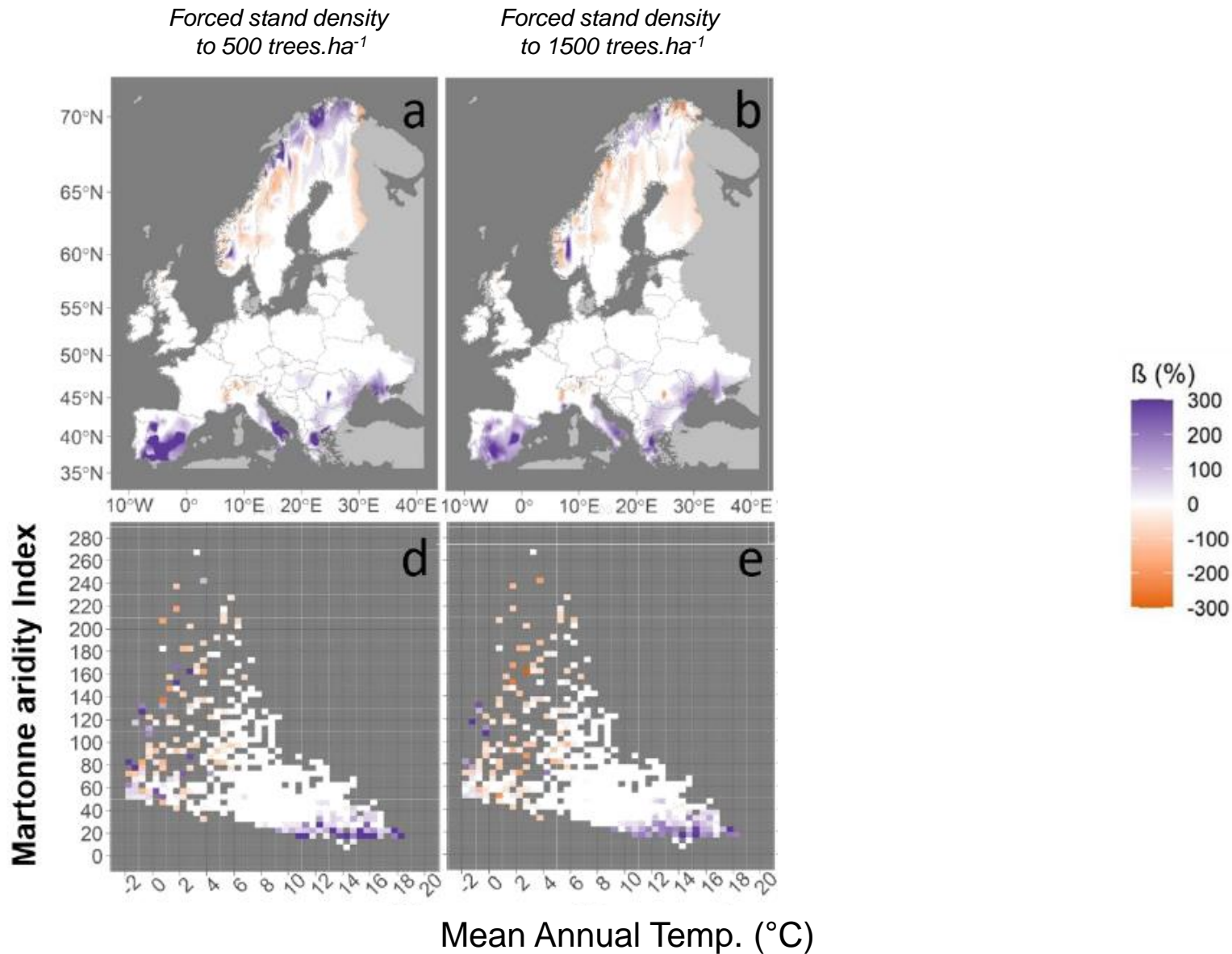


## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement



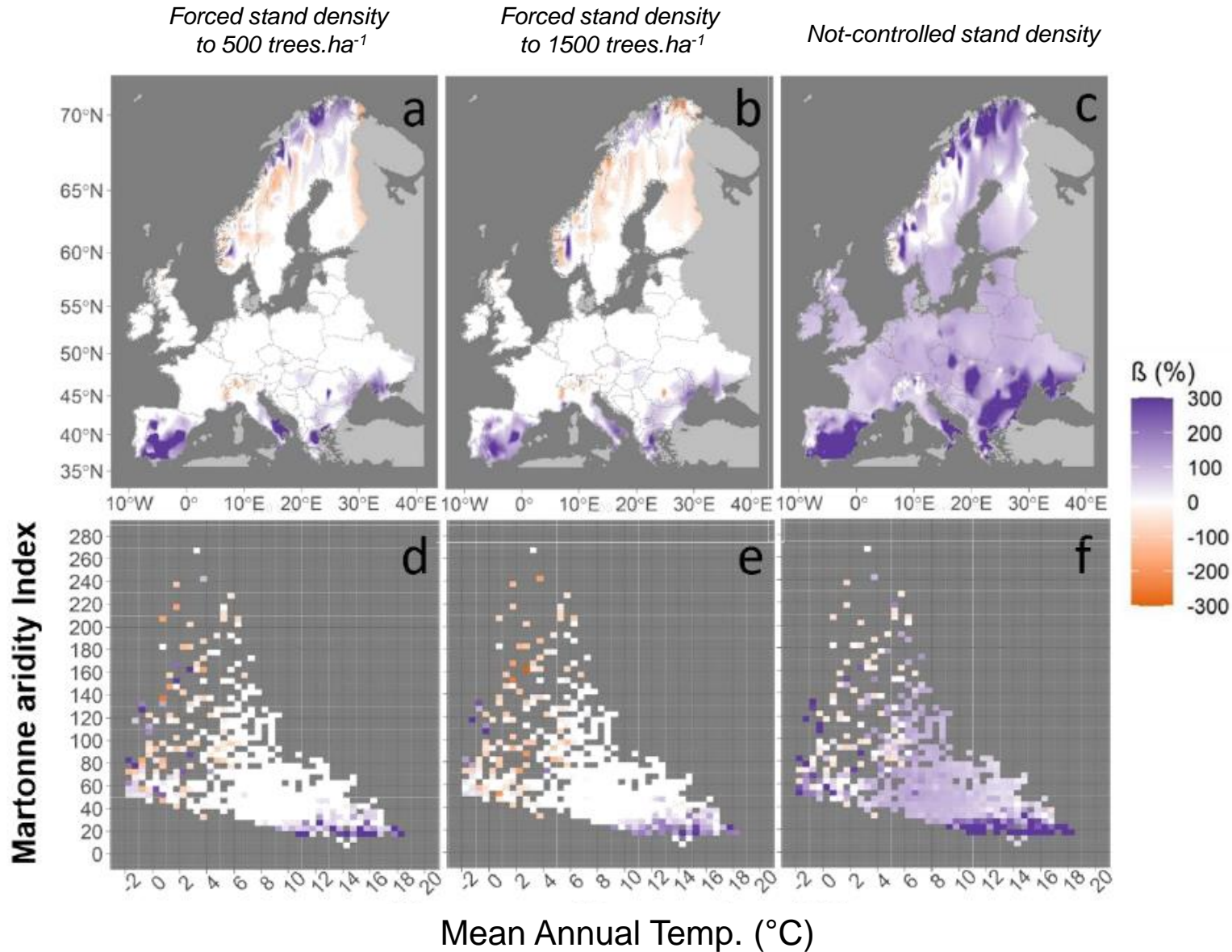
- Faible effet de SR quand la densité est faible (= peu d'interactions entre les arbres)
- Effet SR augmente avec la densité
- Taille d'effet cohérente avec celle observée en moyenne dans les expérimentations = 'canopy packing'
- Effet du 'tree packing' est fort sur le lien entre SR et productivité

## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement



- Effet du 'canopy packing' + fort dans les environnements difficiles

## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement



- Effet du 'canopy packing' + fort dans les environnements difficiles
- Importance de l'effet du 'tree packing'
- Effet + fort dans les env. difficiles

## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

Mieux quantifier les rôles relatifs du 'canopy packing' et du 'tree packing'

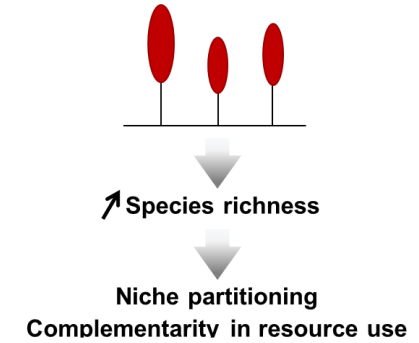
*SEM* avec simulations avec densité libre

## 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

Mieux quantifier les rôles relatifs du 'canopy packing' et du 'tree packing'

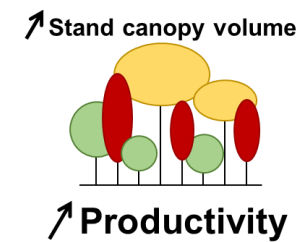
SEM avec simulations avec densité libre

SR initial  
0.71  
↓  
SR realized



$n = 2,217,571$

LAI  
0.39  
↓  
BAI



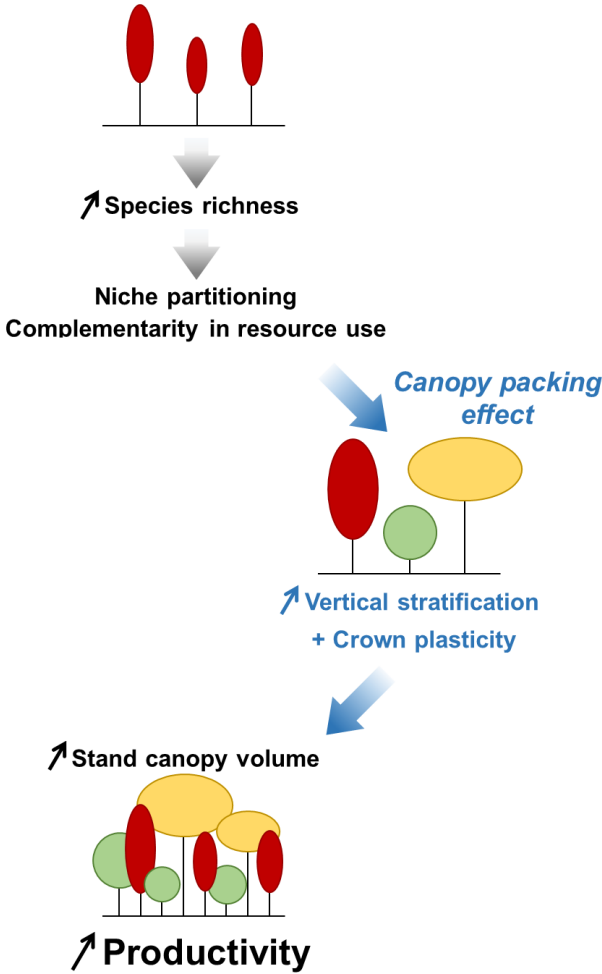
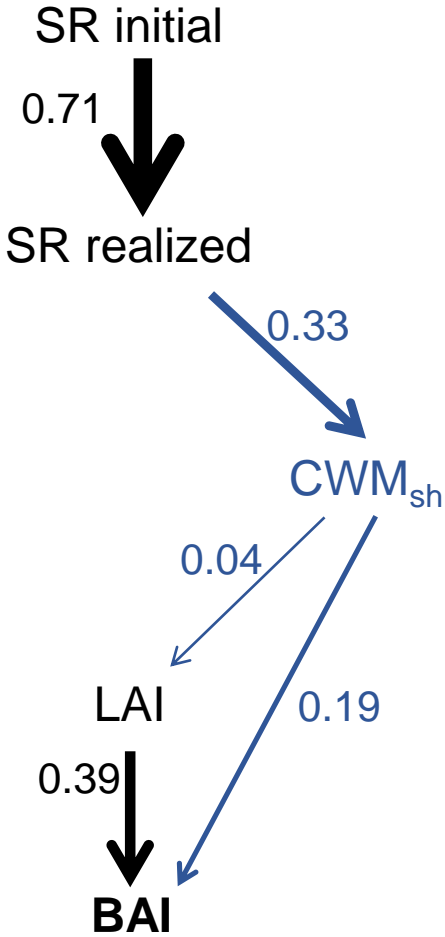
# 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

Mieux quantifier les rôles relatifs du 'canopy packing' et du 'tree packing'

SEM avec simulations avec densité libre

$n = 2,217,571$   
CFI = 0.923  
SRMR = 0.062

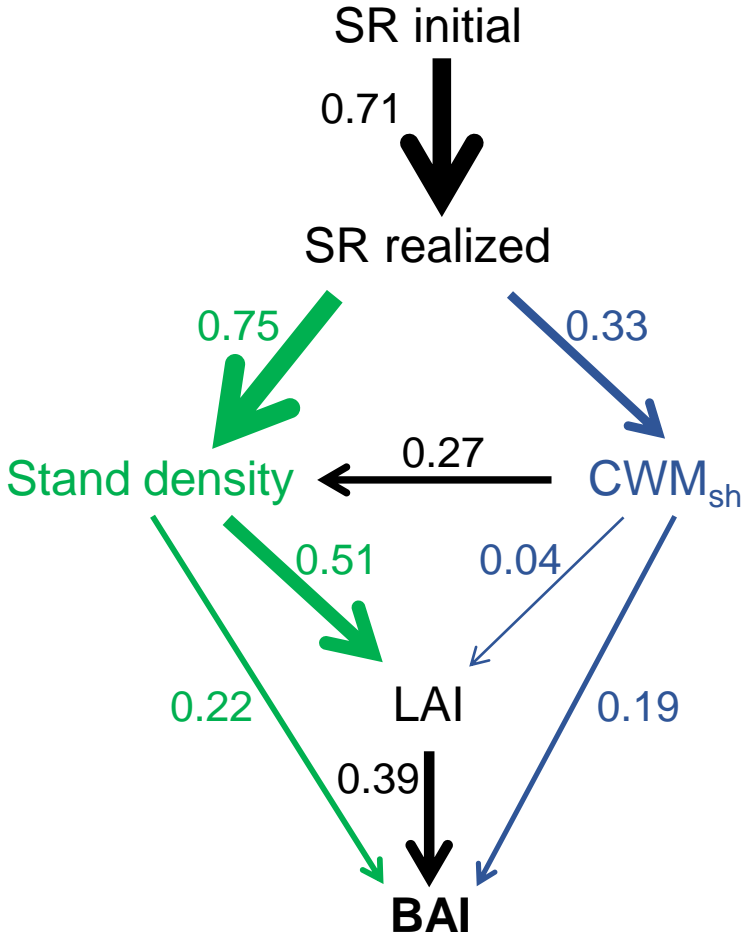
=== CPE = 0.005



# 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

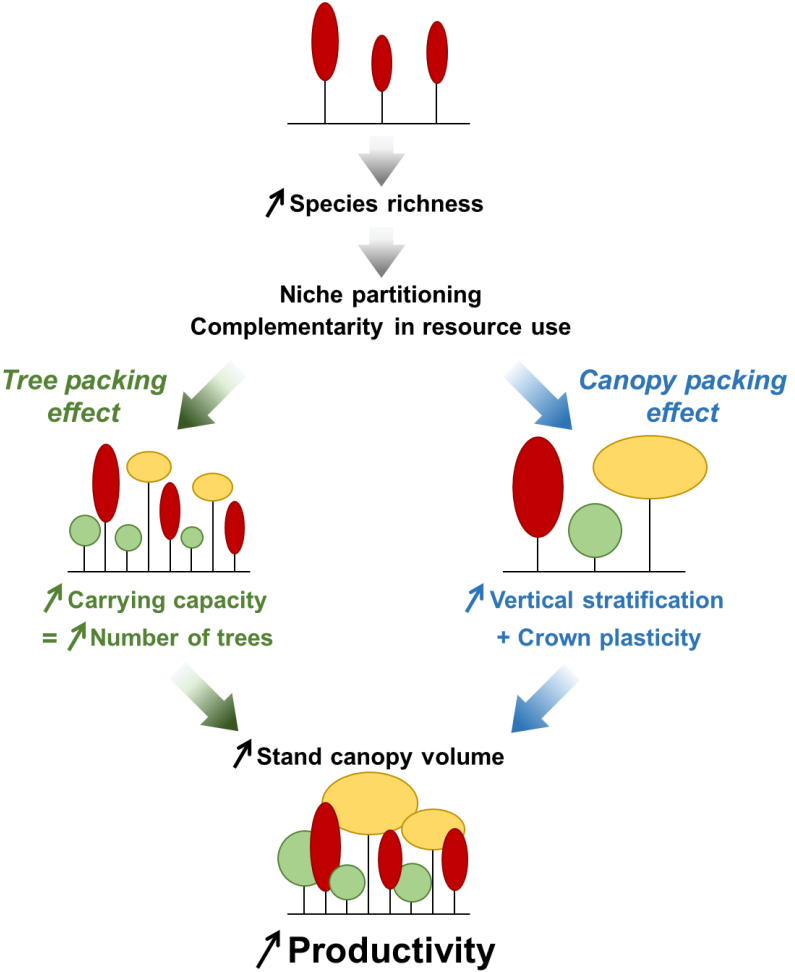
Mieux quantifier les rôles relatifs du 'canopy packing' et du 'tree packing'

SEM avec simulations avec densité libre



$n = 2,217,571$   
 CFI = 0.923  
 SRMR = 0.062

**— TPE = 0.149**  
**— CPE = 0.005**

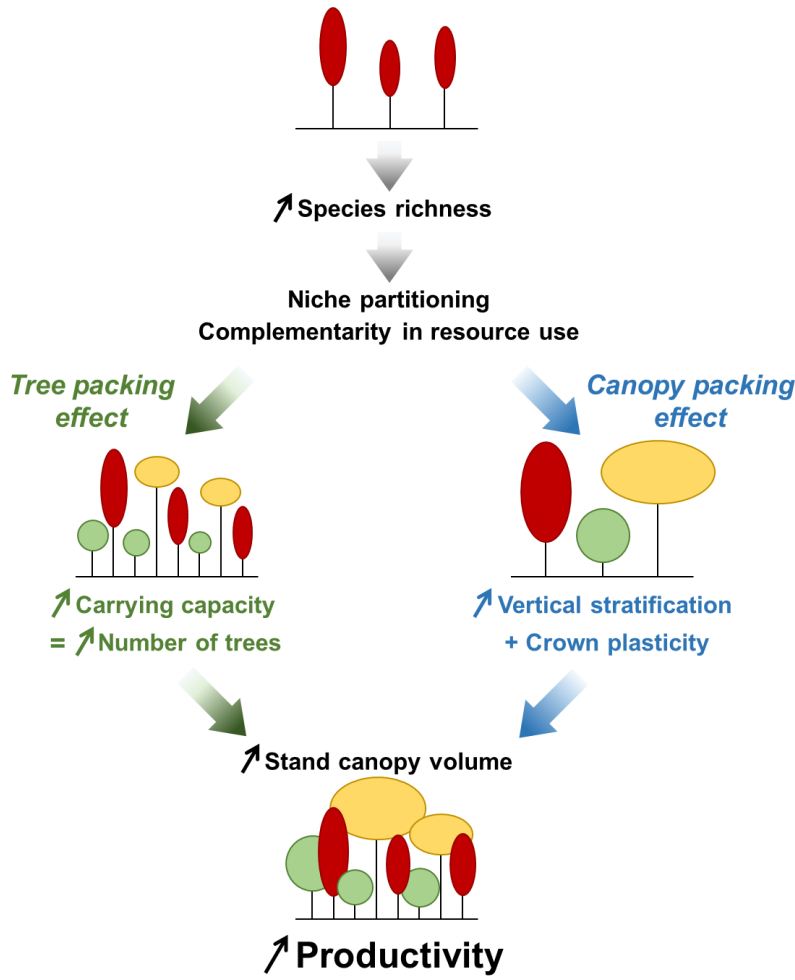
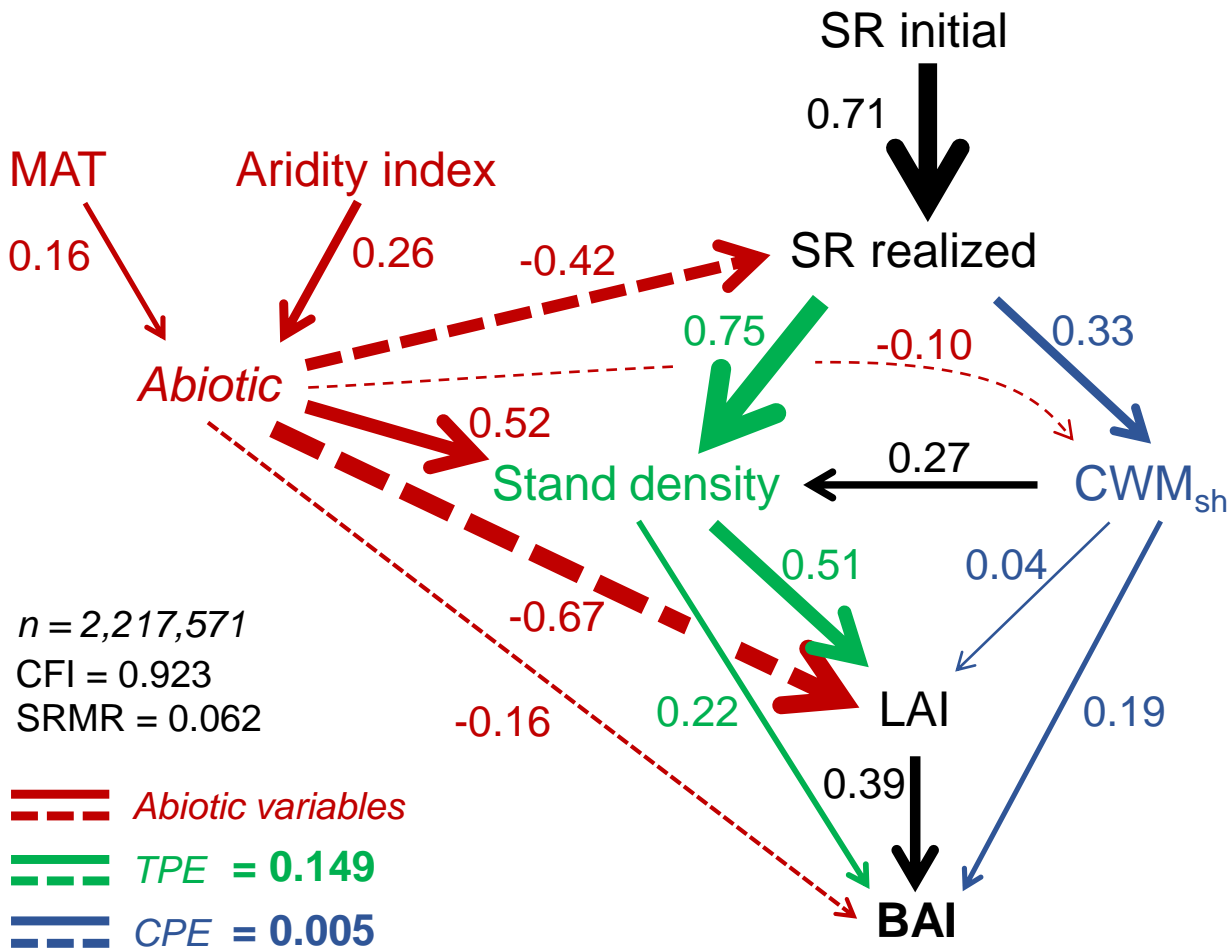




# 2. 'Tree packing' et productivité du peuplement

Mieux quantifier les rôles relatifs du 'canopy packing' et du 'tree packing'

SEM avec simulations avec densité libre



## Discussion

**L'effet du 'tree packing'** = un rôle négligé de l'effet de la richesse spécifique sur la productivité en forêt ?

Reconsidérer les résultats des expérimentations ?  
= où la densité est quasiment toujours contrôlée



...mais aussi les études BEF empiriques  
= où la densité est le plus souvent une covariable pour standardiser les comparaisons entre placettes

## Discussion

**L'effet du 'tree packing'** = un rôle négligé de l'effet de la richesse spécifique sur la productivité en forêt ?

Reconsidérer les résultats des expérimentations ?  
= où la densité est quasiment toujours contrôlée



...mais aussi les études BEF empiriques  
= où la densité est le plus souvent une covariable pour standardiser les comparaisons entre placettes

Reconsidérer le rôle des processus de coexistence dans les relations BEF

cf Cordonnier et al. 2018 *Ann. For. Sci.*

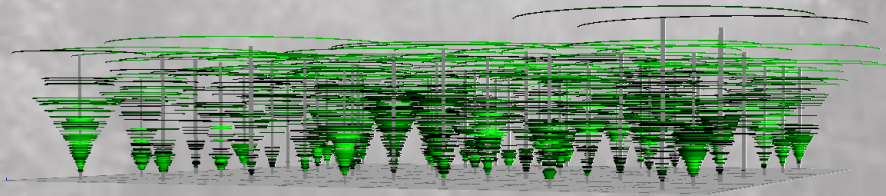
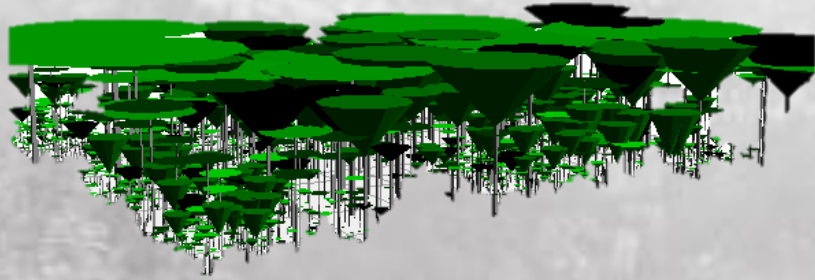
Autres co-bénéfices du mélange liés au 'tree packing' = complexité de structure  
impact sur la biodiversité associée (?)

## Conclusions

- «Preuve de concept» pour l'existence de l'effet du 'tree packing'  
= un aspect négligé des peuplements mélangés par rapport aux purs
- L'effet du 'tree packing' apparait complémentaire du 'canopy packing'
- Modèles forestiers = approches intéressantes pour étudier les questions B-EF  
...dans les limites des processus modélisés  
...mais ils peuvent même inspirer de nouvelles hypothèses

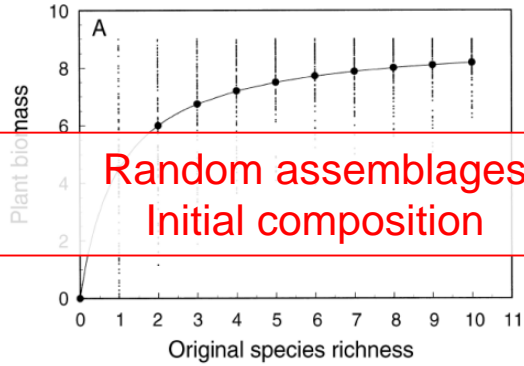
# Merci !

Patrick Vallet  
Maude Toigo  
Lorenz Fahse  
Harald Bugmann  
Joannès Guillemot  
Louise-Riotte Lambert  
Sophia Ratcliffe et le FunDivEU project  
Manuel Nicolas et le réseau RENECOFOR  
IGN-IFN  
ICP Forests  
Les équipes de Puéchabon & Font Blanche  
Eugénie Cateau - PSDRF  
  
François de Coligny



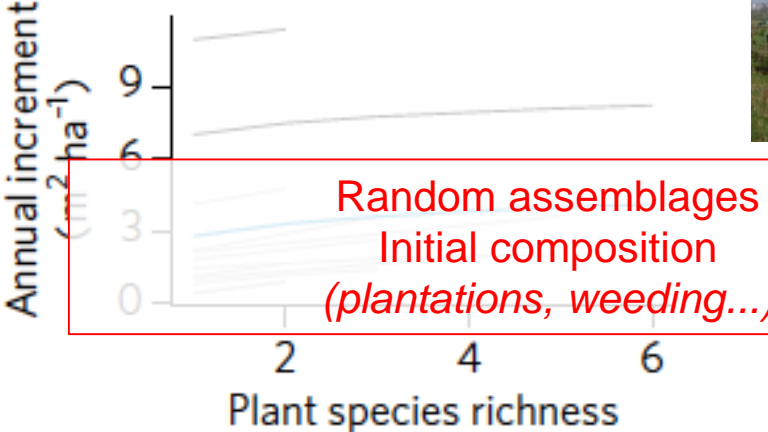
# Diversity-Productivity relationship in forests

## Theoretical works



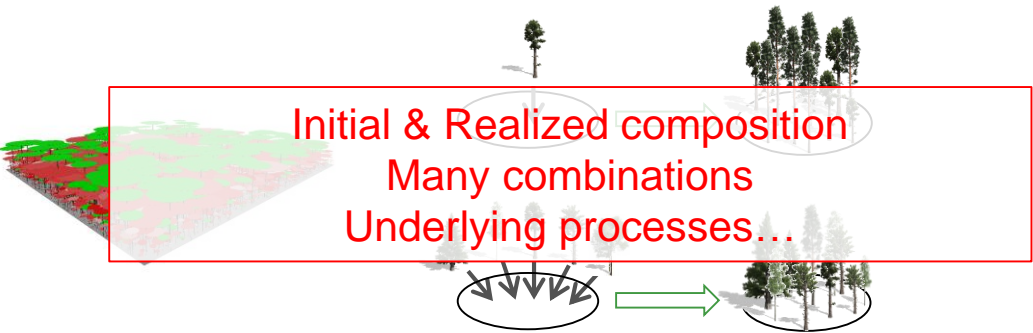
Loreau 1998

## Experiments



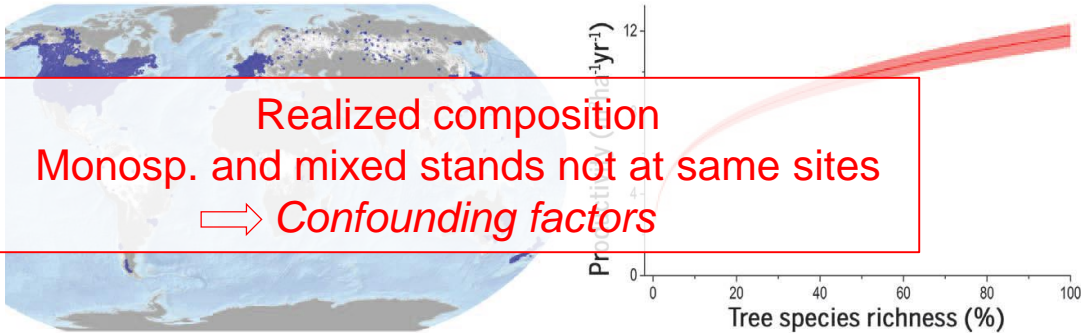
Guerrero-Ramirez et al. 2017  
Grossman et al. 2018

## Simulations with forest gap models



Morin et al. 2011 Bohn & Huth 2017  
Morin et al. 2014

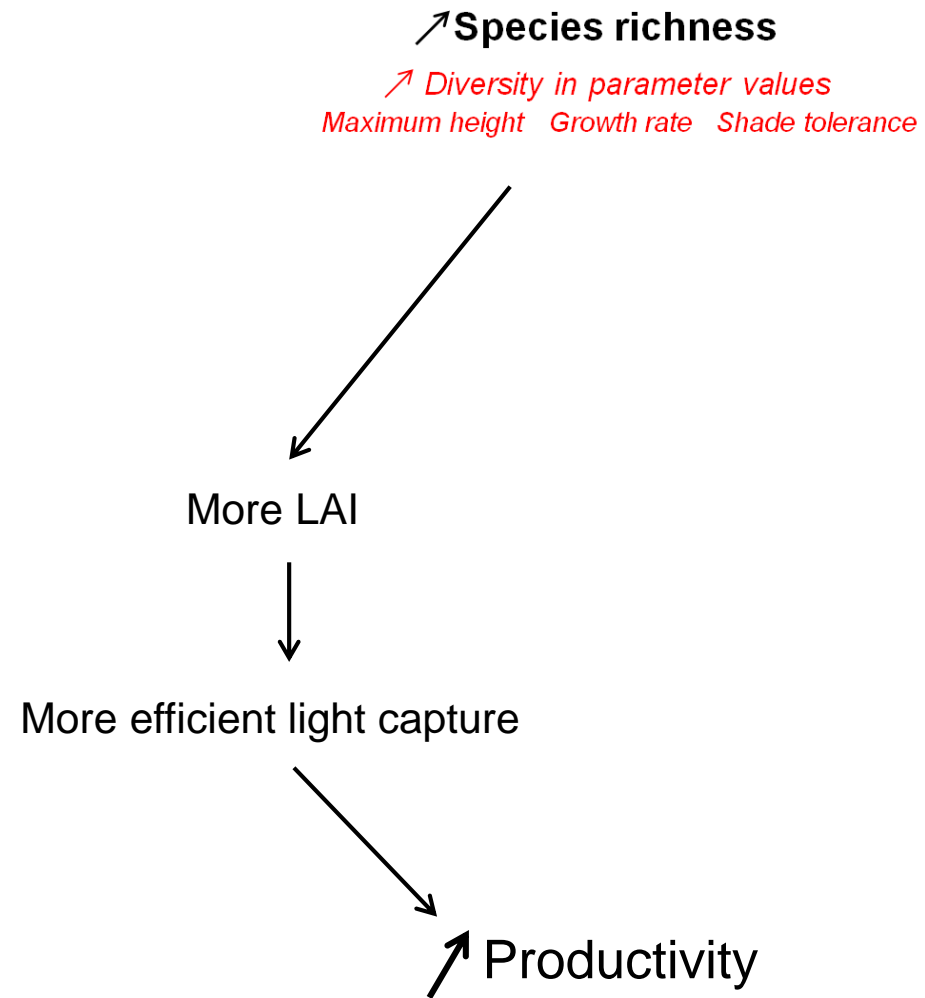
## Observations



Liang et al. 2016 Ratcliffe et al. 2016  
Vila et al. 2013 Paquette & Messier 2011

# Diversity-Productivity relationship using a gap model

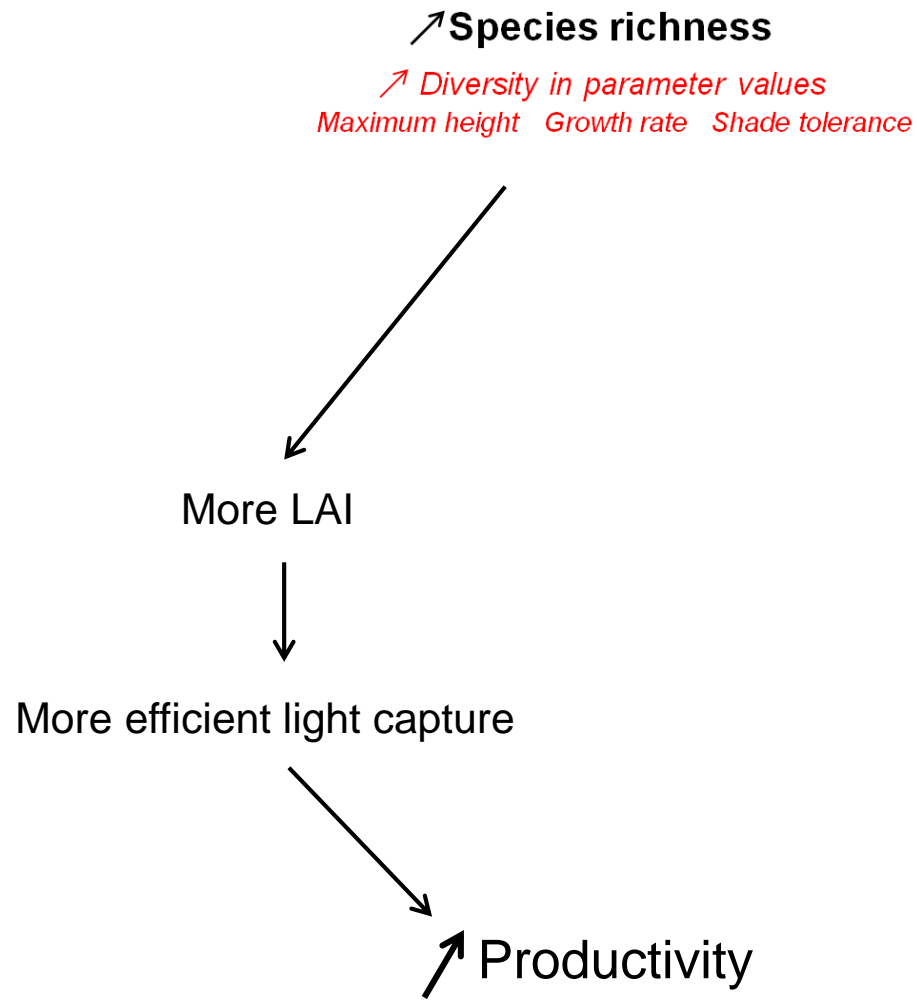
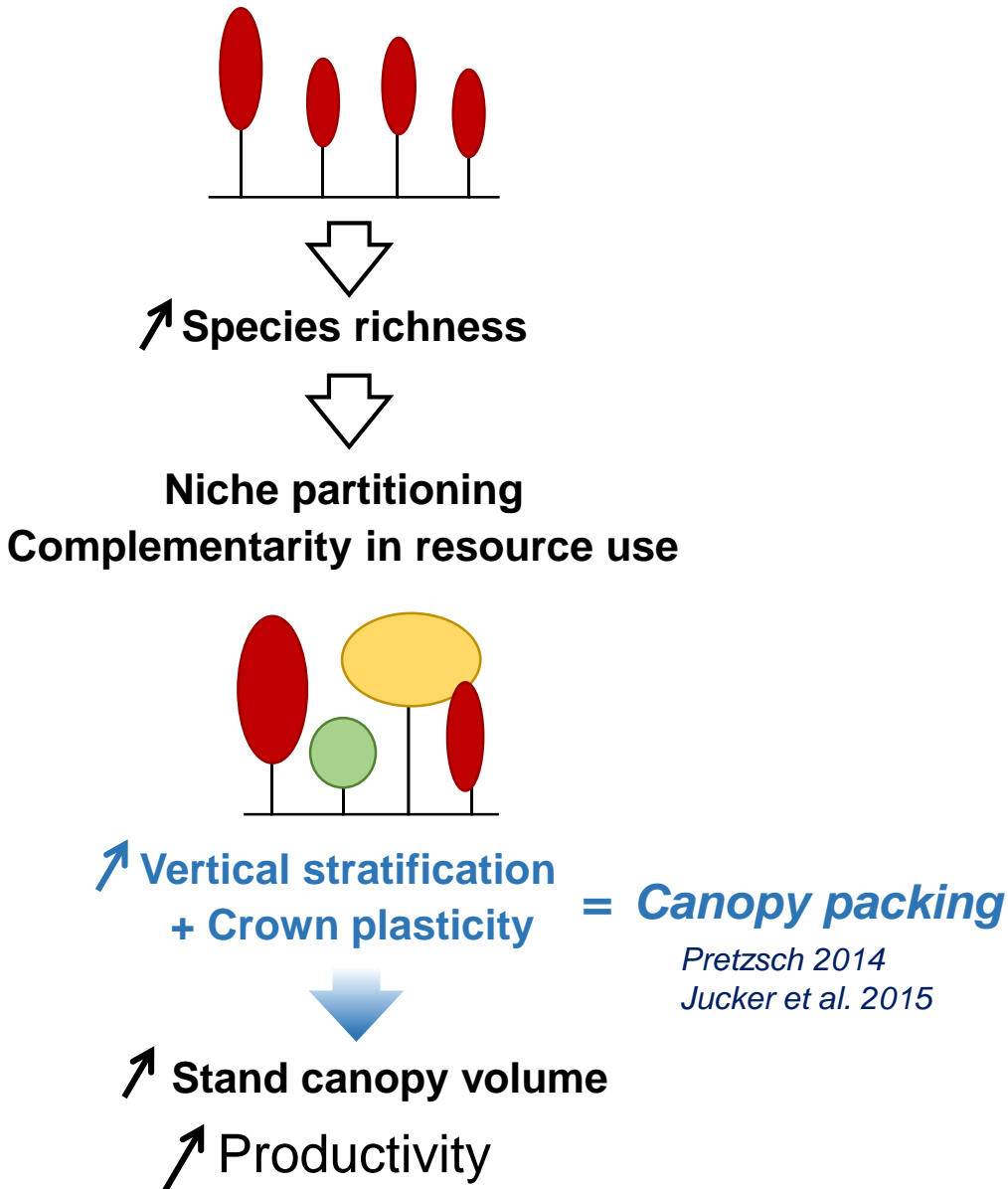
# WHY?





# Diversity-Productivity relationship using a gap model

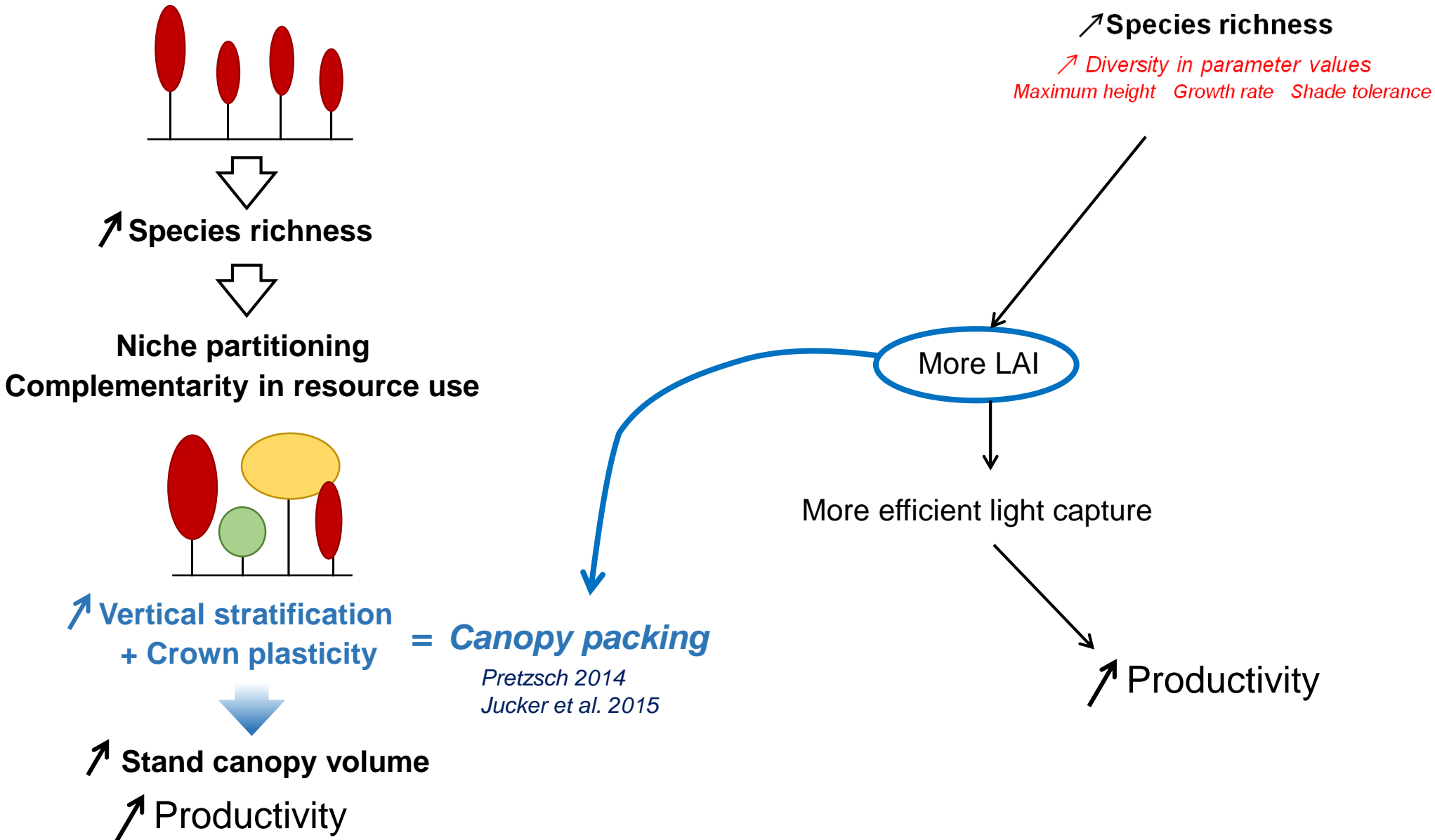
# WHY?



*Morin et al. 2011*

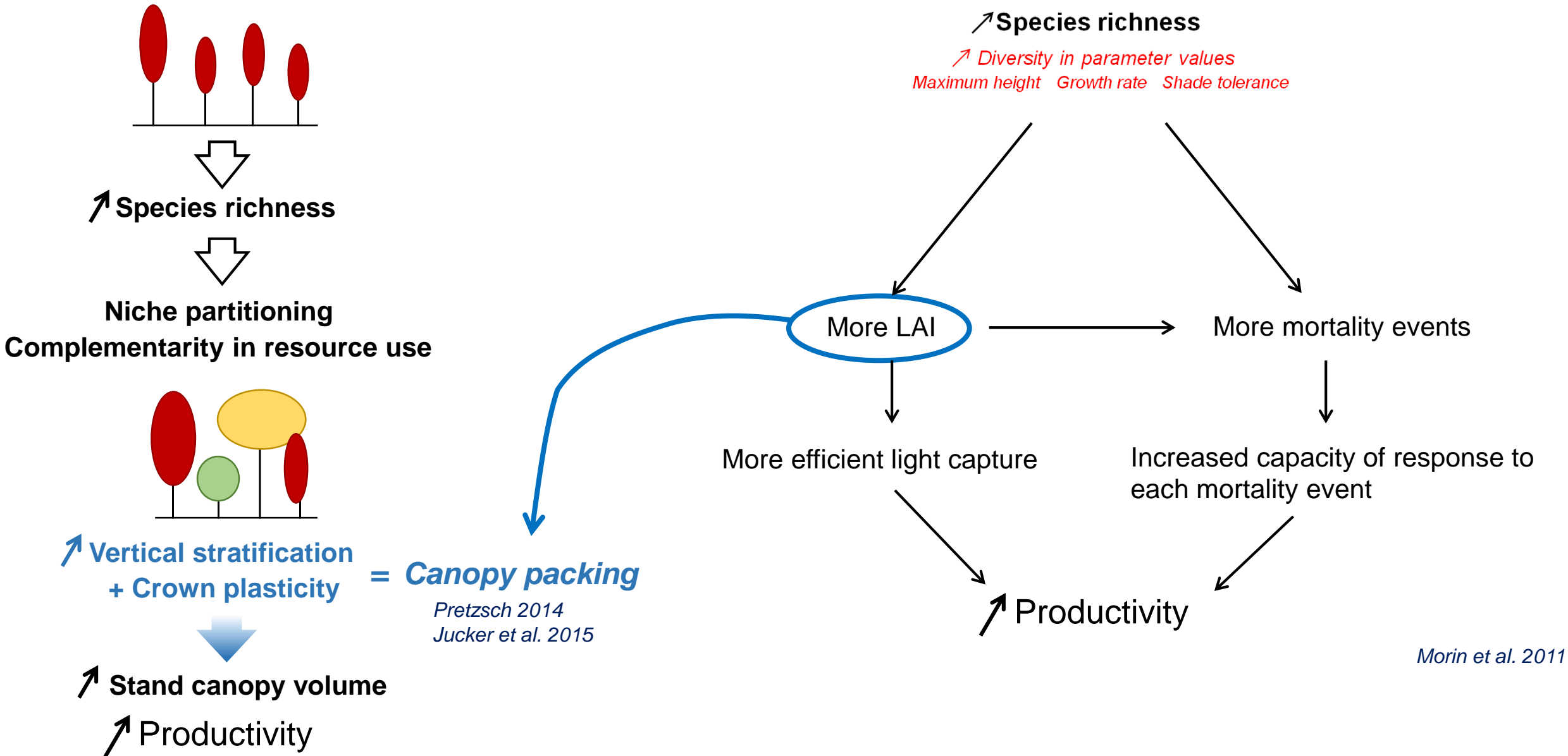
# Diversity-Productivity relationship using a gap model

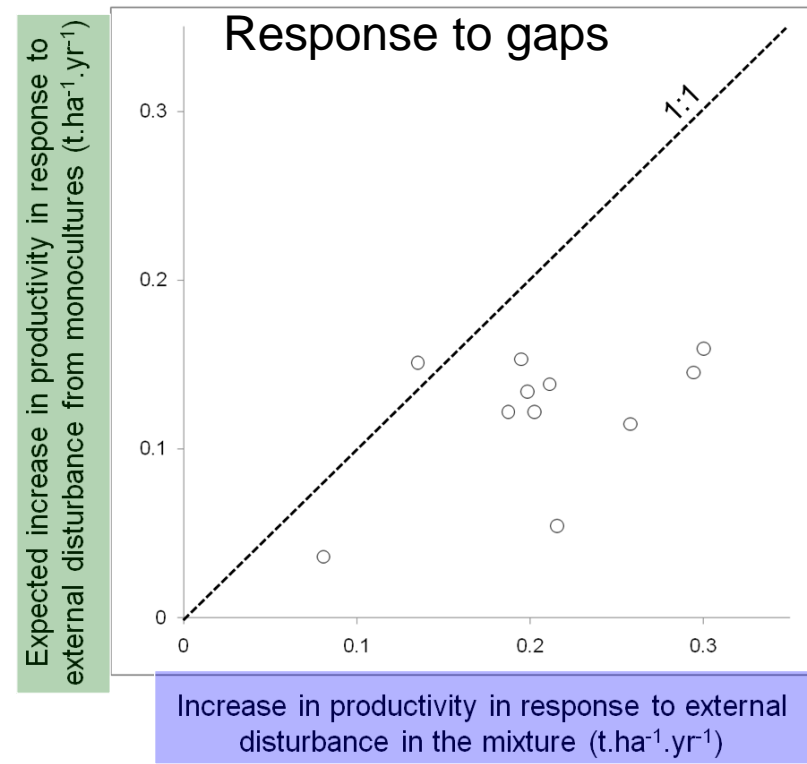
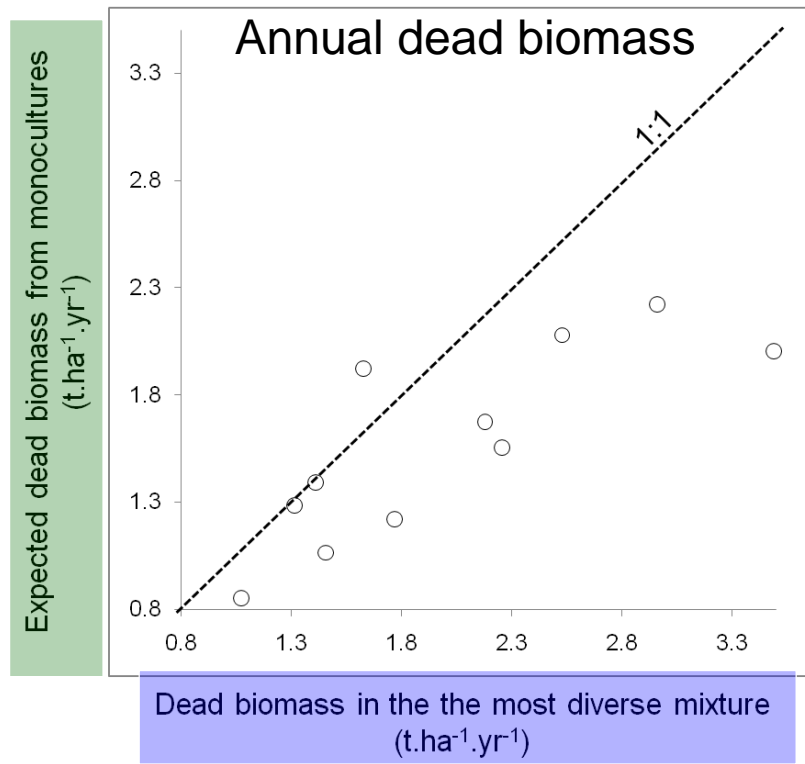
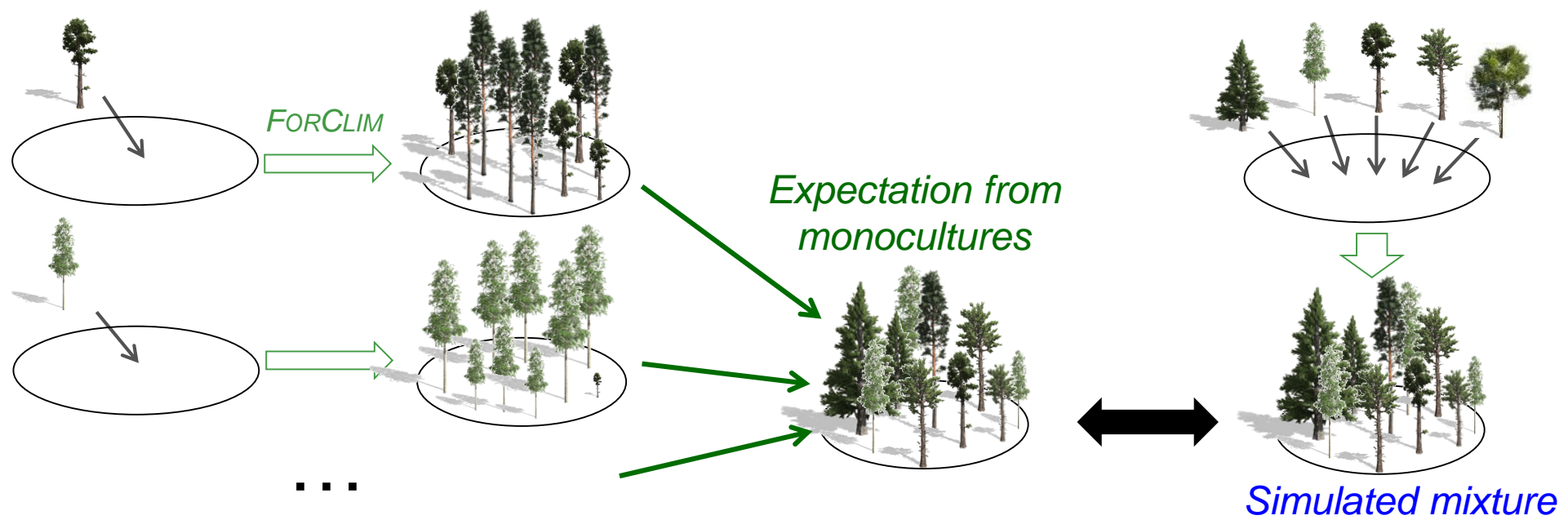
# WHY?



# Diversity-Productivity relationship using a gap model

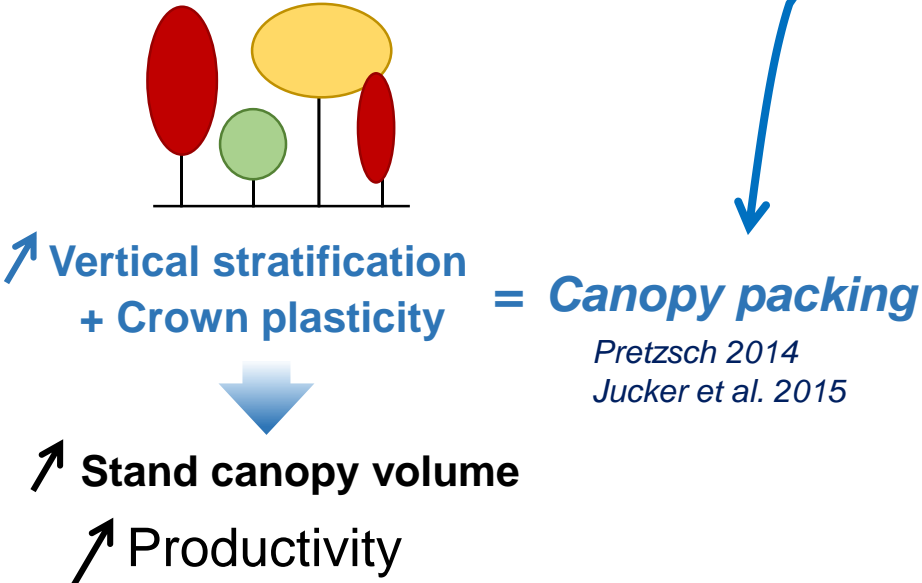
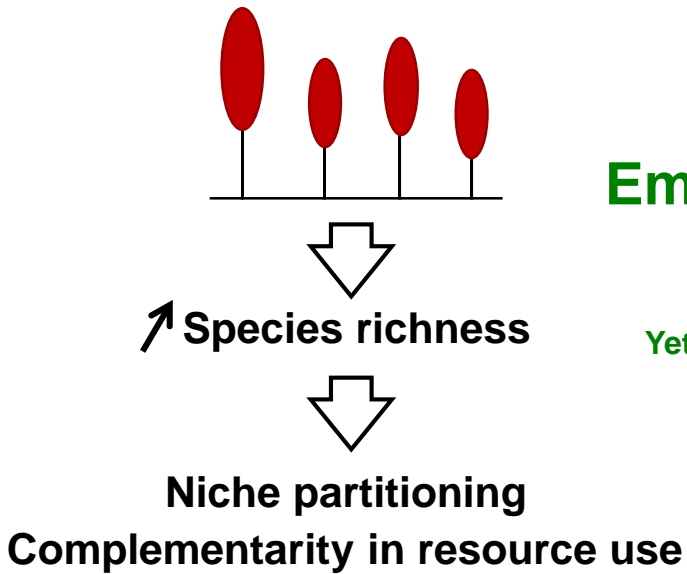
# WHY?





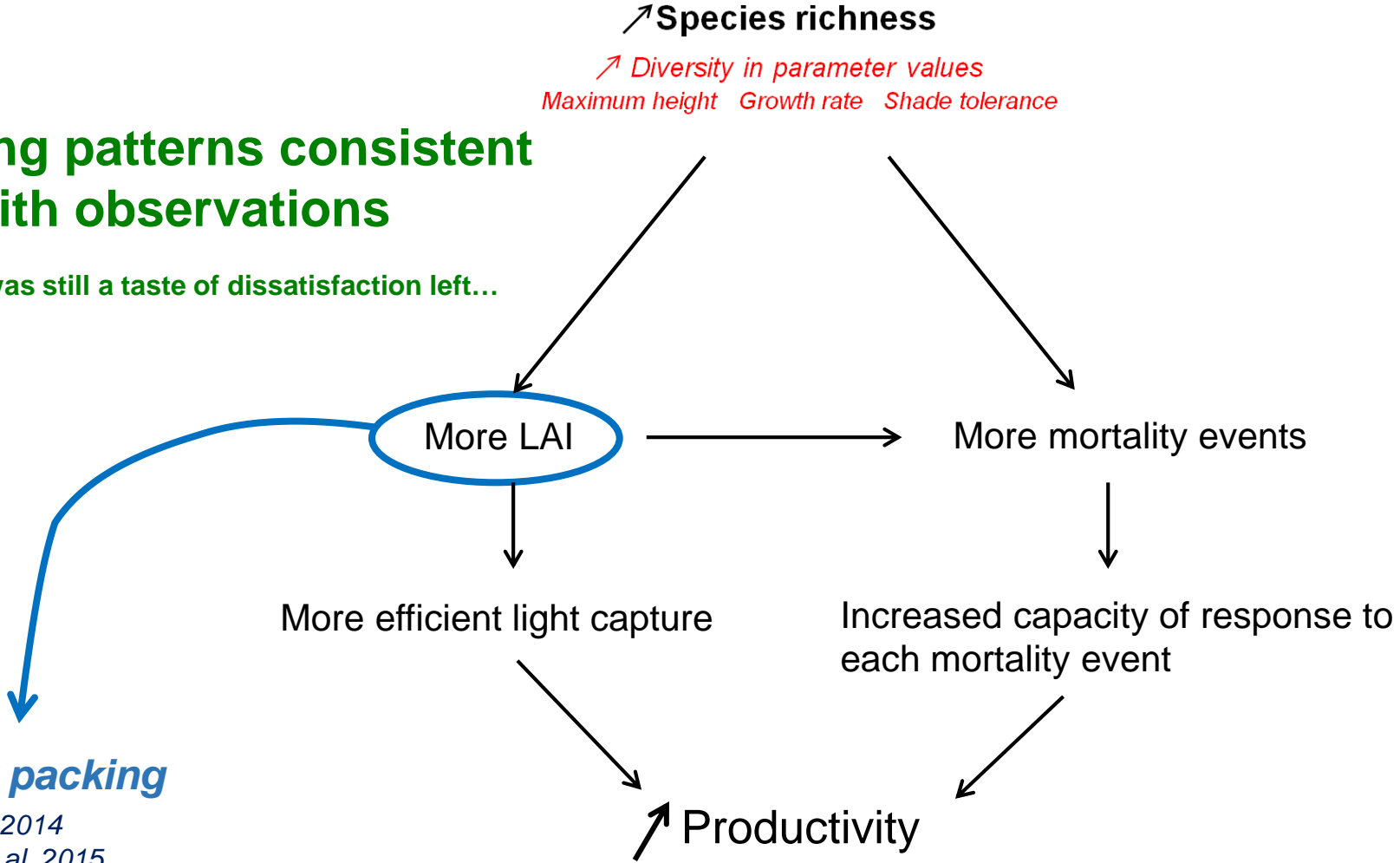
# Diversity-Productivity relationship using a gap model

# WHY?



**Emerging patterns consistent with observations**

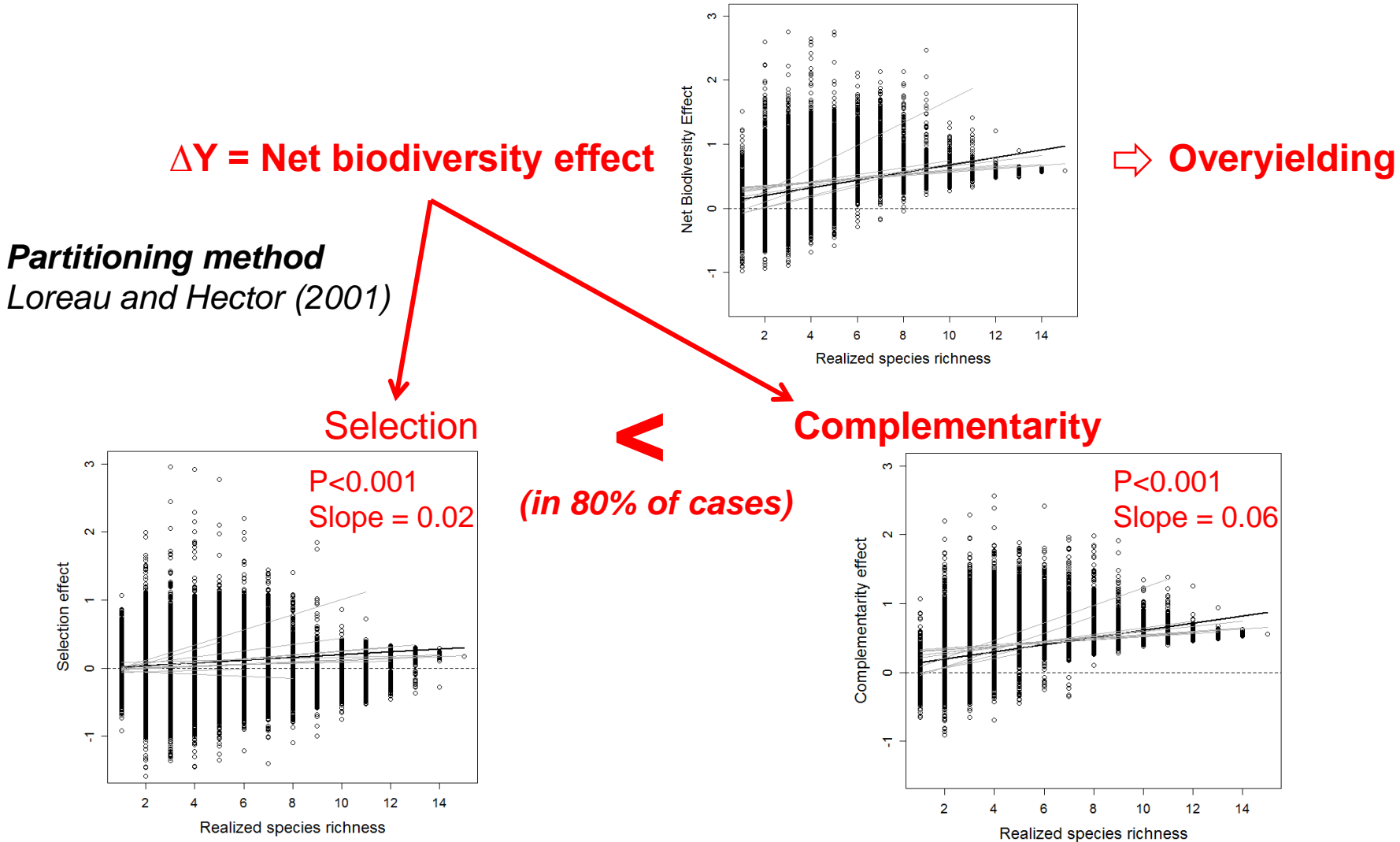
Yet, there was still a taste of dissatisfaction left...

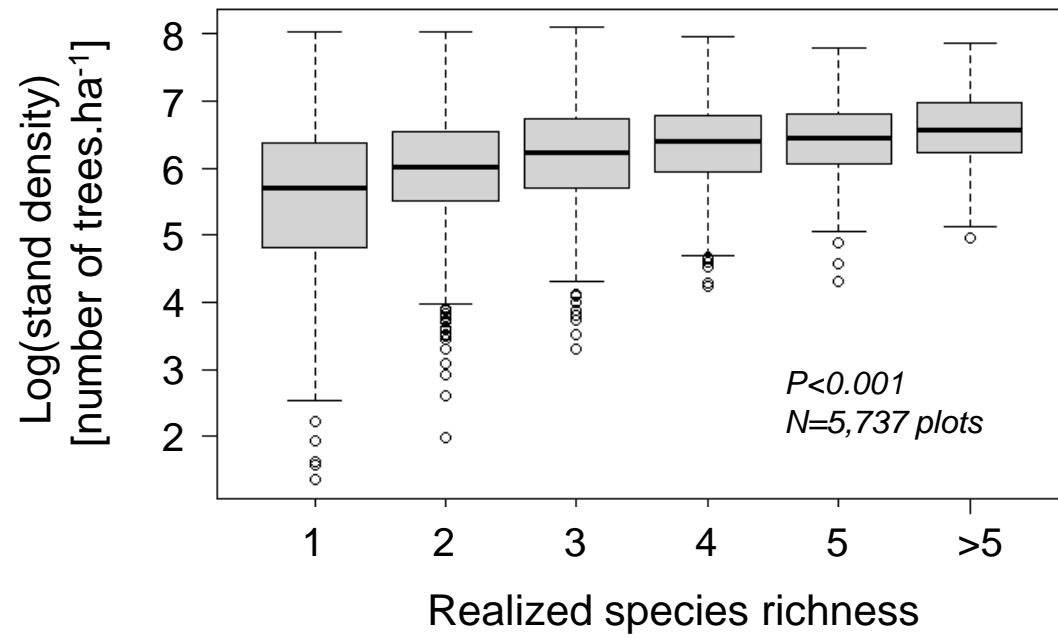


*Morin et al. 2011*

# Diversity-Productivity relationship using a gap model

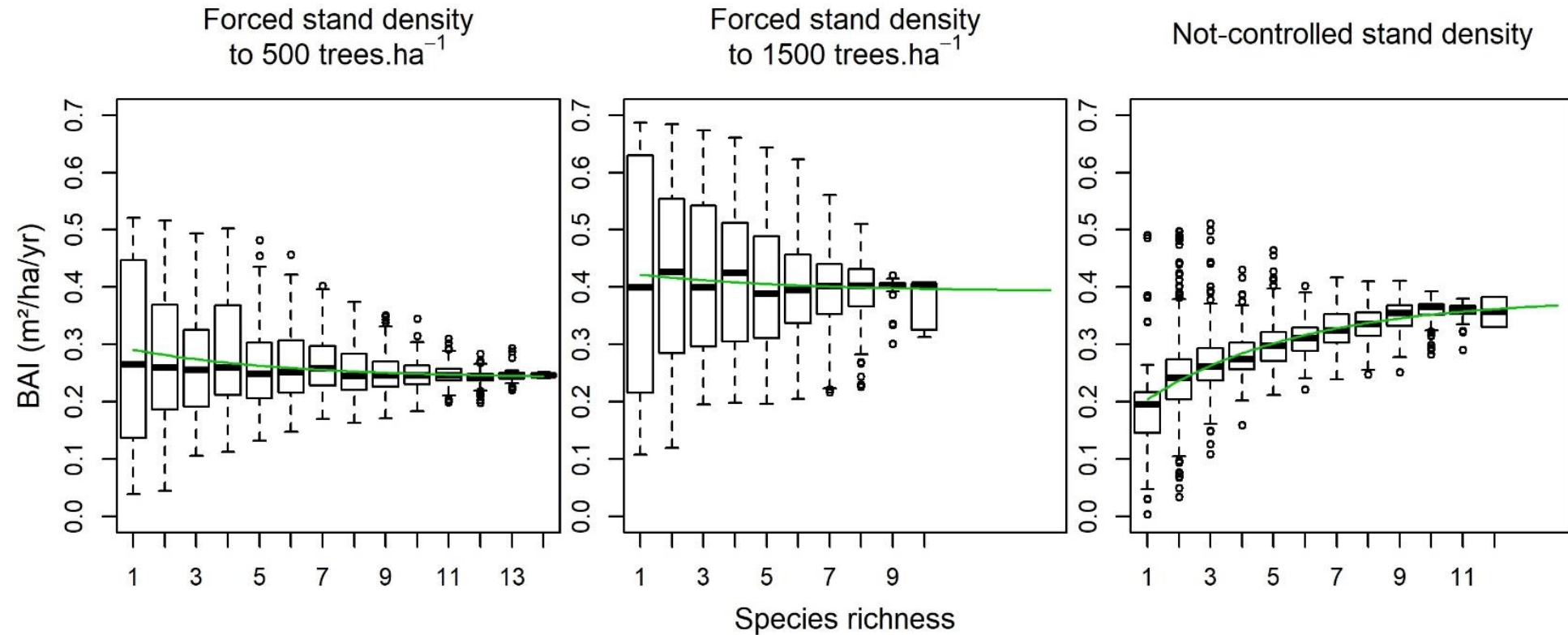
The positive trend is caused by complementarity between species



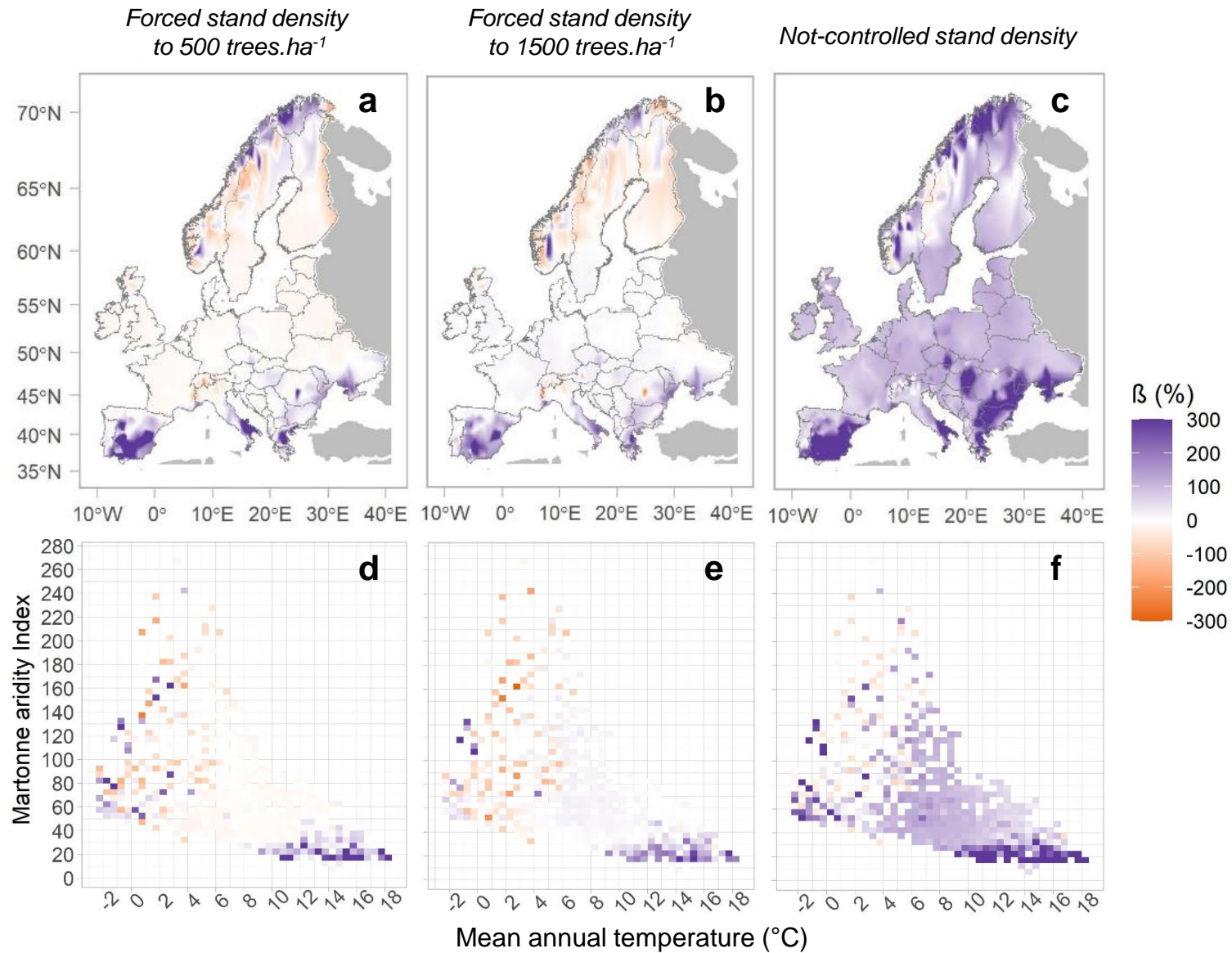




## 2. Tree packing and stand productivity

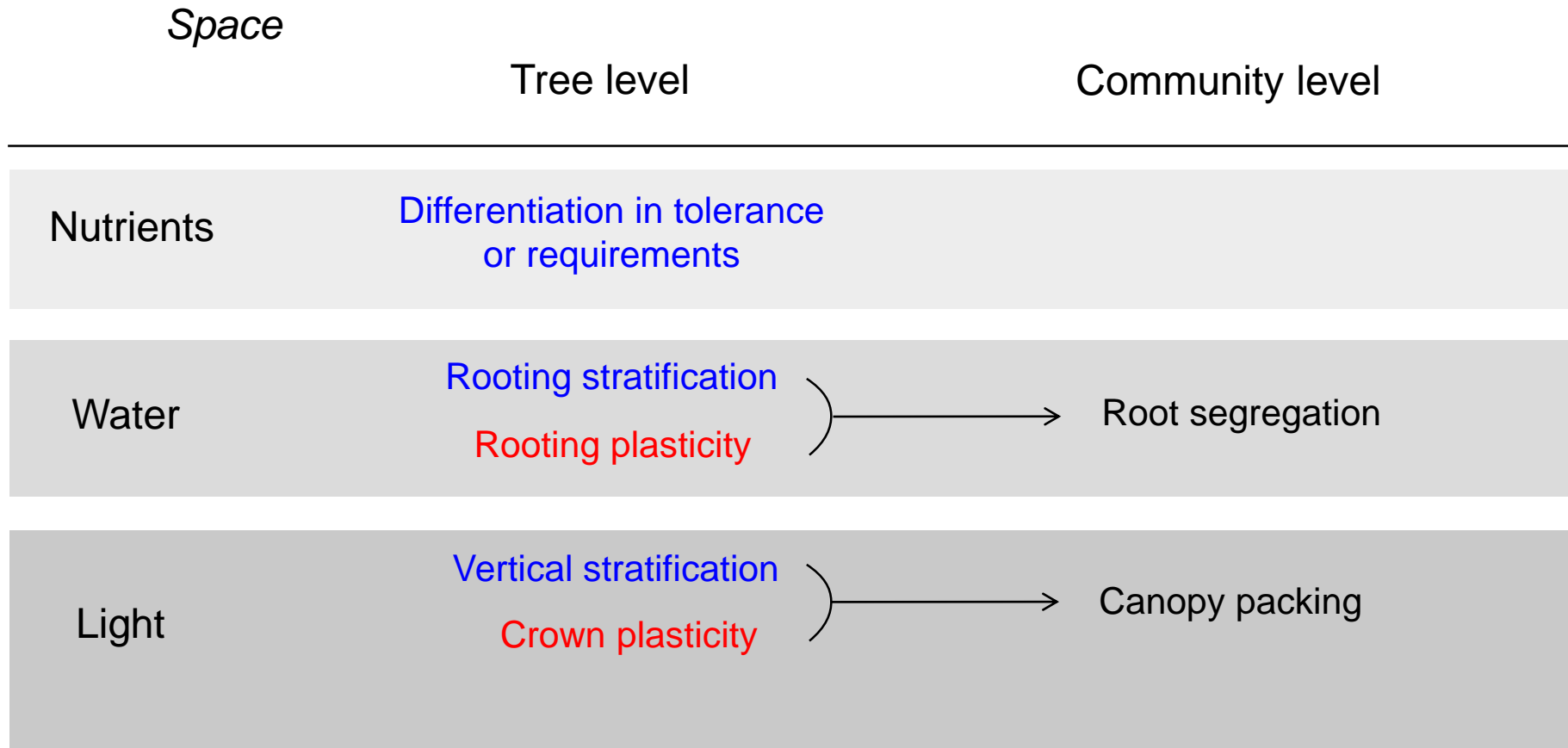


## 2. Tree packing and stand productivity



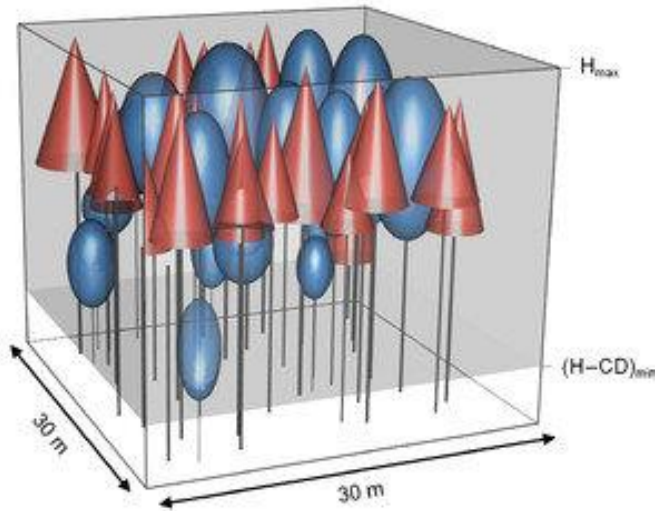
# Diversity-Productivity relationship: what mechanisms?

## Resource partitioning

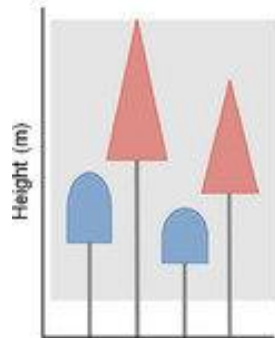


# Diversity-Productivity relationship: what mechanisms?

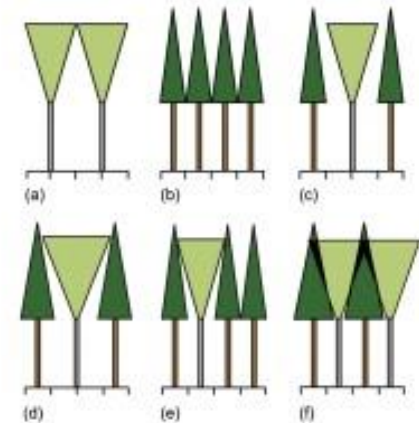
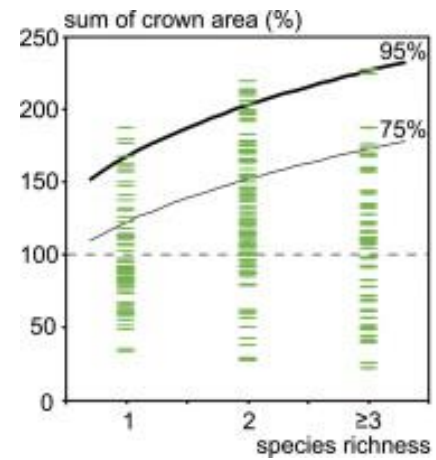
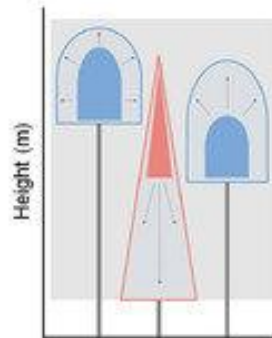
(a) Canopy packing



(b) Vertical stratification



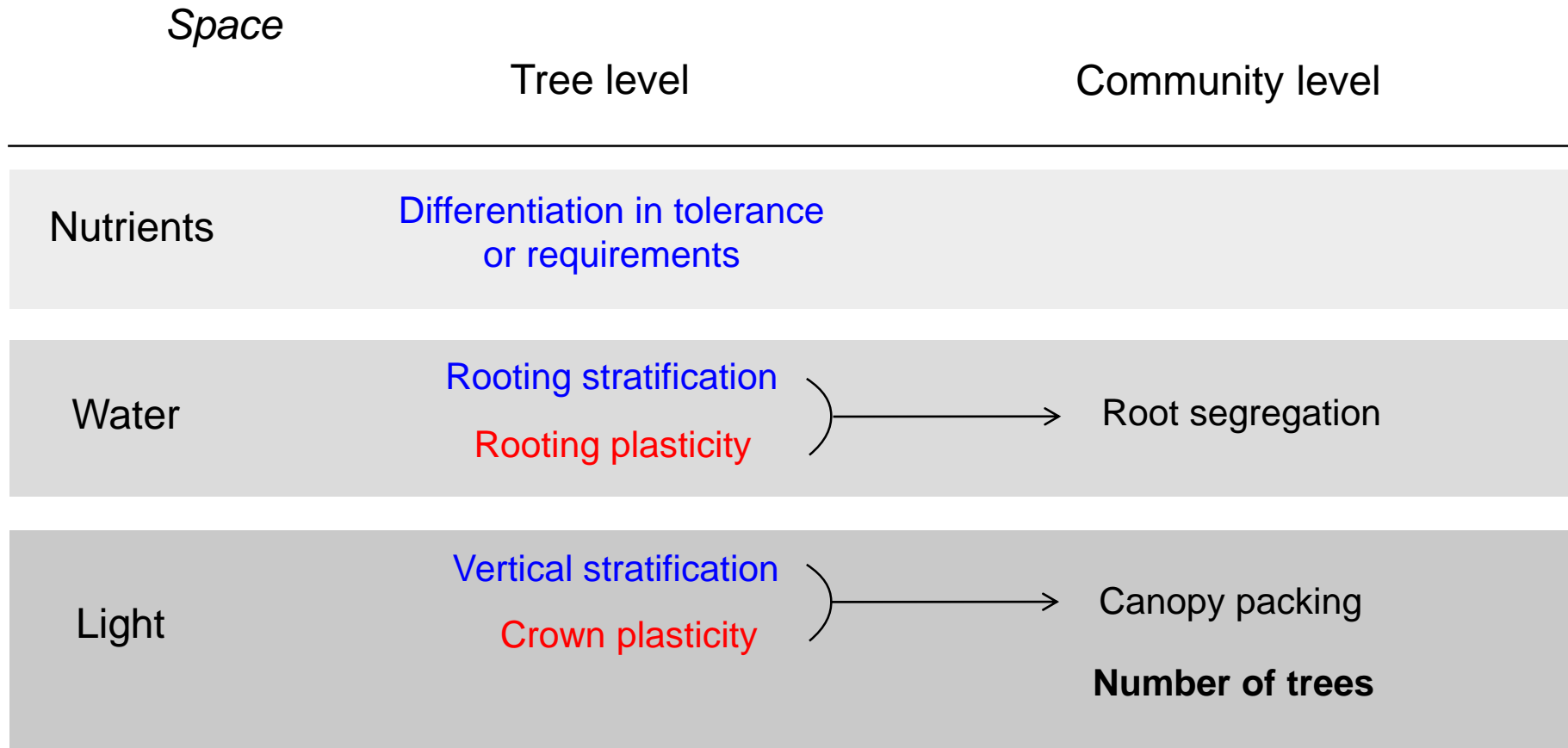
(c) Crown plasticity



Pretzsch et al. 2014 *For. Ecol. & Manag.*

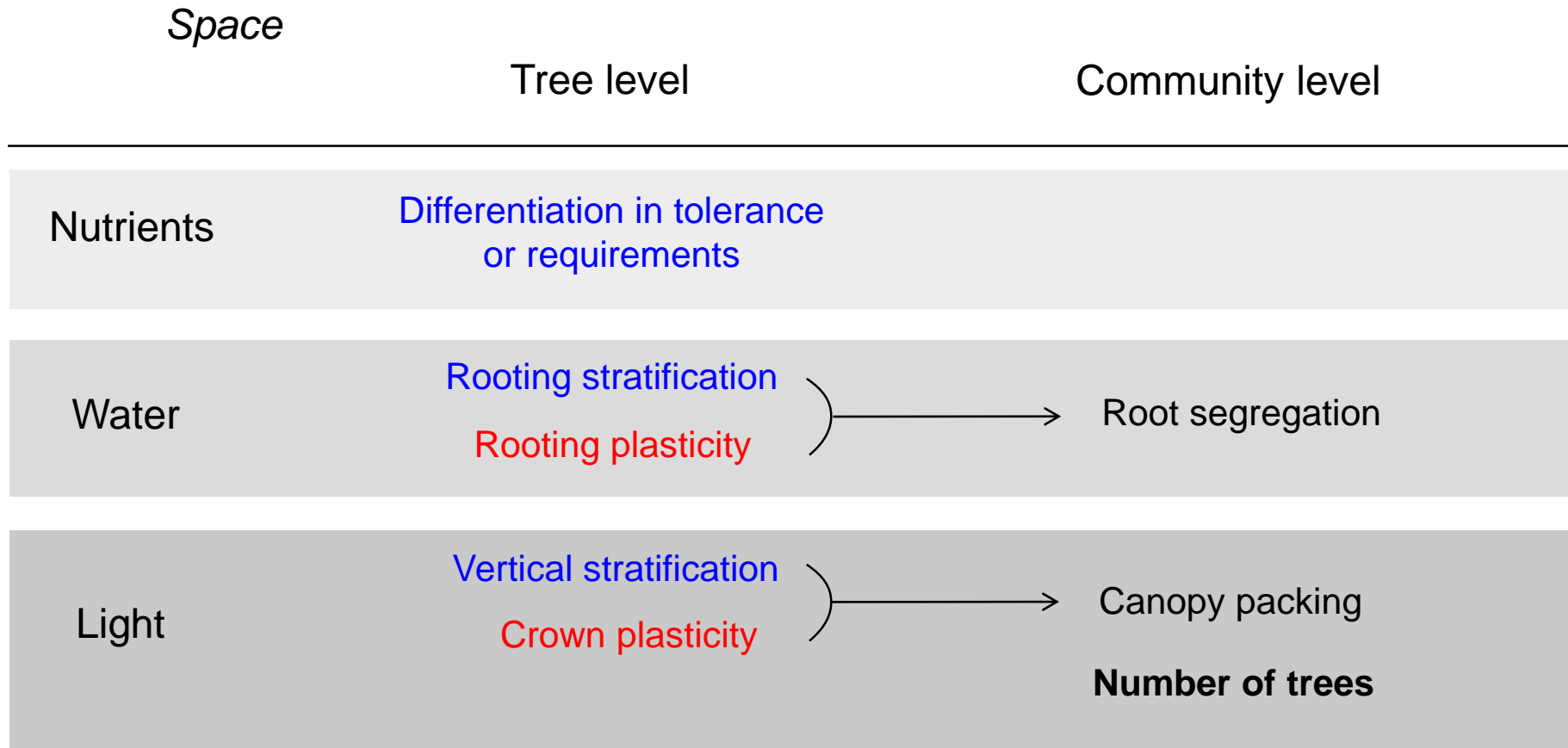
# Diversity-Productivity relationship: what mechanisms?

## Resource partitioning



# Diversity-Productivity relationship: what mechanisms?

## Resource partitioning



**= Can diverse forest « accept » more trees?  
Consequences for EF?**

# Diversity-Productivity relationship using a gap model

## WHY?

### *HYPOTHESIS:*

Increasing species richness => Increasing diversity in some '*traits*' => More productivity at the community level

✓ OK

### *HYPOTHESIS:*

Increasing diversity in some '*traits*' => More efficient light capture => More LAI

✓ OK



# Diversity-Productivity relationship using a gap model

## WHY?

### *HYPOTHESIS:*

Increasing species richness => Increasing diversity in some '*traits*' => More productivity at the community level



### *HYPOTHESIS:*

Increasing diversity in some '*traits*' => More efficient light capture => More LAI



### *HYPOTHESIS:*

More LAI => Increased shading regime => More mortality events

*But also:* More diversity in some '*traits*' => Increased capacity of response to each mortality event

# Diversity-Productivity relationship using a gap model

## WHY?

### *HYPOTHESIS:*

Increasing species richness => Increasing diversity in some '*traits*' => More productivity at the community level

✓ OK

### *HYPOTHESIS:*

Increasing diversity in some '*traits*' => More efficient light capture => More LAI

✓ OK

### *HYPOTHESIS:*

More LAI => Increased shading regime => More mortality events

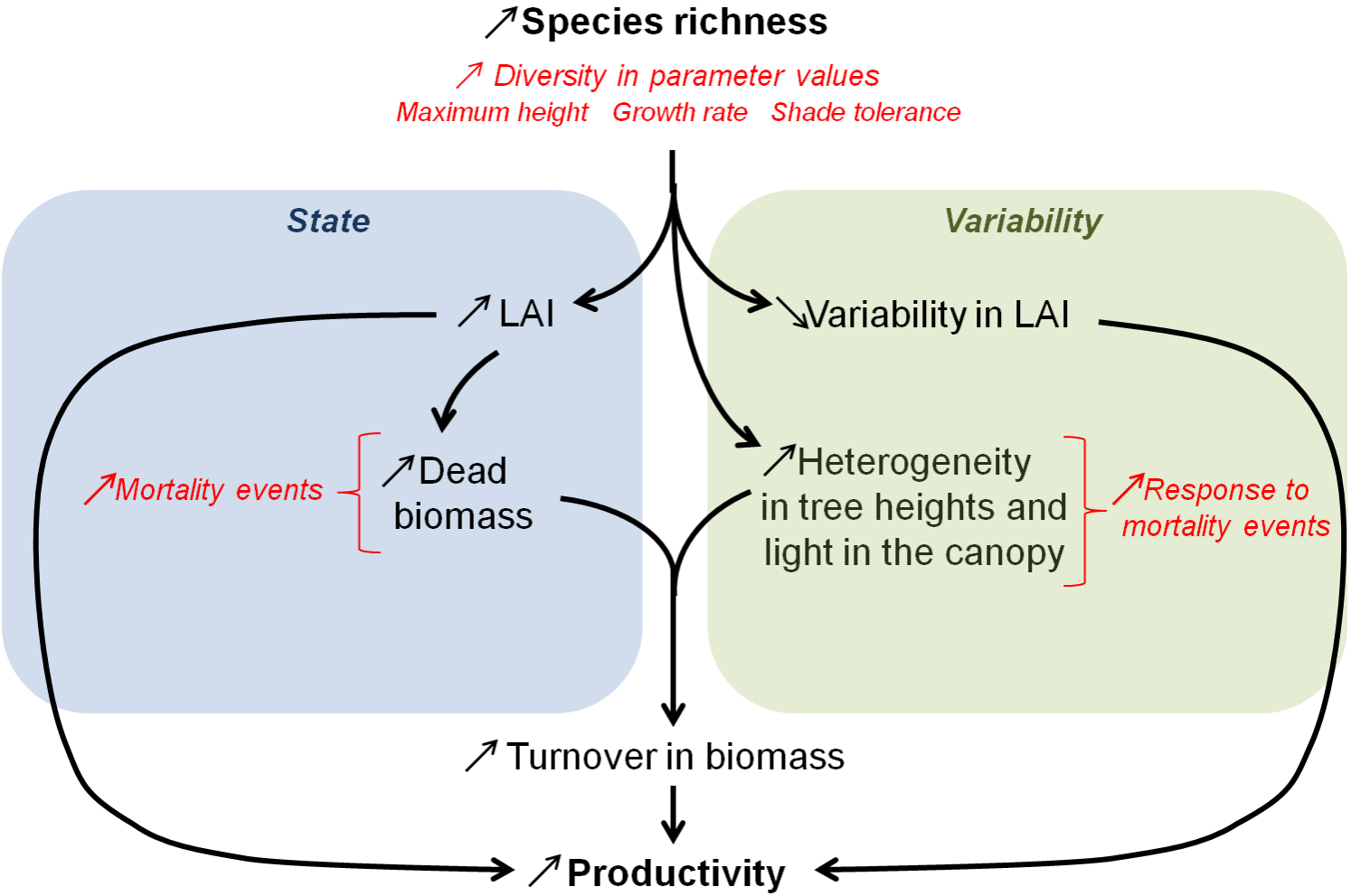
*But also:* More diversity in some '*traits*' => Increased capacity of response to each mortality event

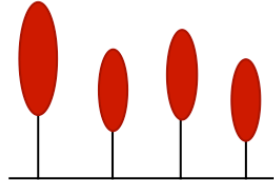
✓ OK

# Diversity-Productivity relationship using a gap model

Yet, there was a still feeling of « non-finished » le

## WHY?

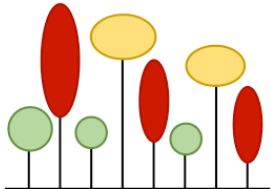




↗ Species richness

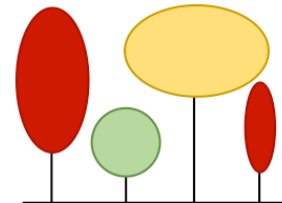
Niche partitioning  
Complementarity in resource use

*Tree packing effect*



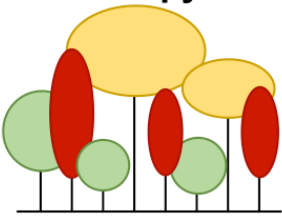
↗ Carrying capacity  
= ↗ Number of trees

*Canopy packing effect*



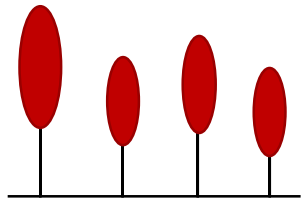
↗ Vertical stratification  
+ Crown plasticity

↗ Stand canopy volume



↗ Productivity

# 1. Diversity-Productivity relationships using a gap model

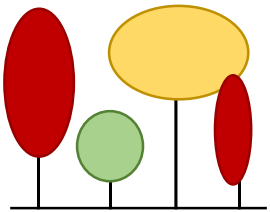


↑ Species richness



Niche partitioning

Complementarity in resource use



↑ Vertical stratification  
+ Crown plasticity

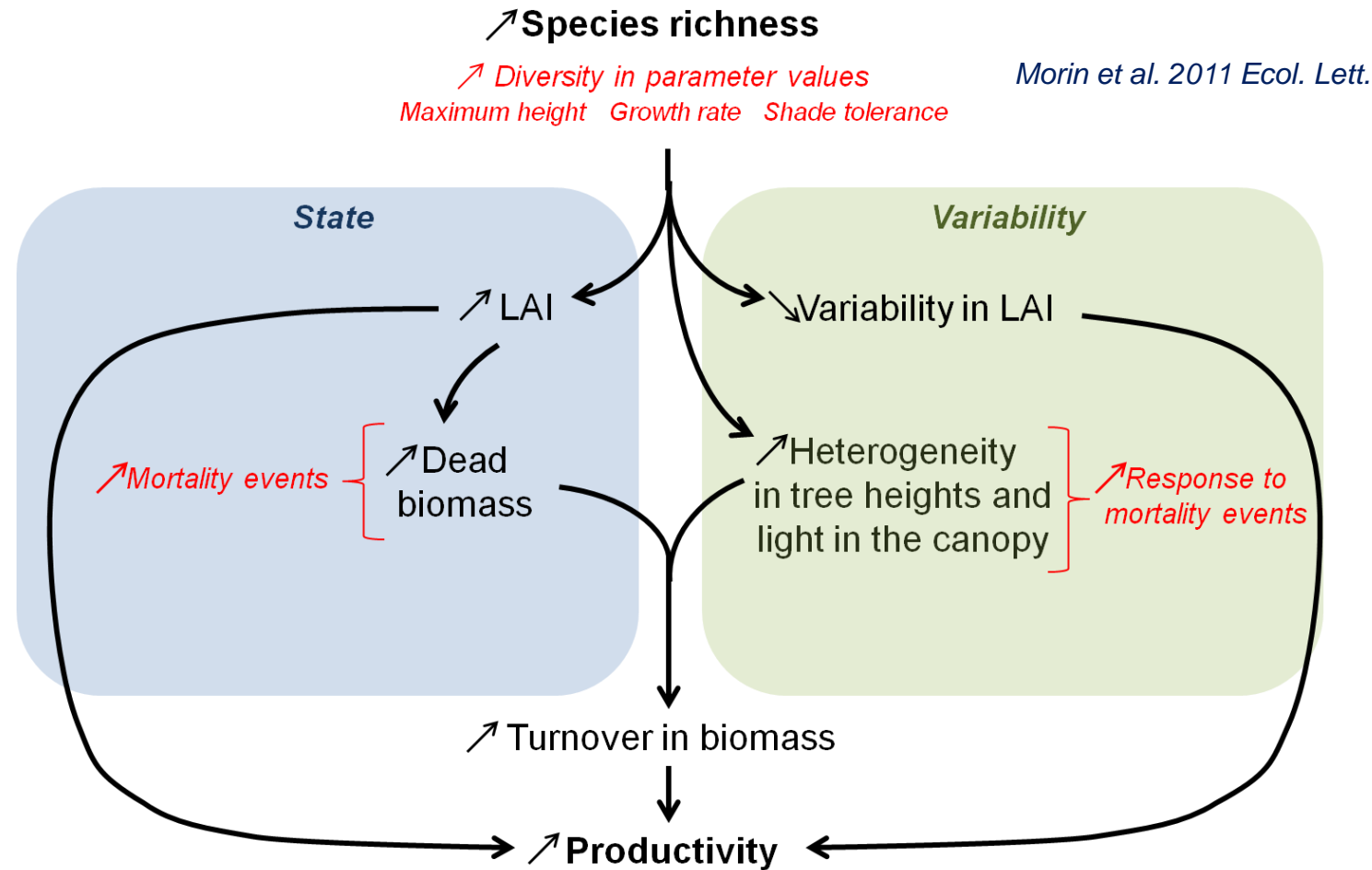


↑ Stand canopy volume

↑ Productivity

**Canopy packing**

Pretzsch 2014 FEM  
Jucker et al. 2015 Func. Ecol.

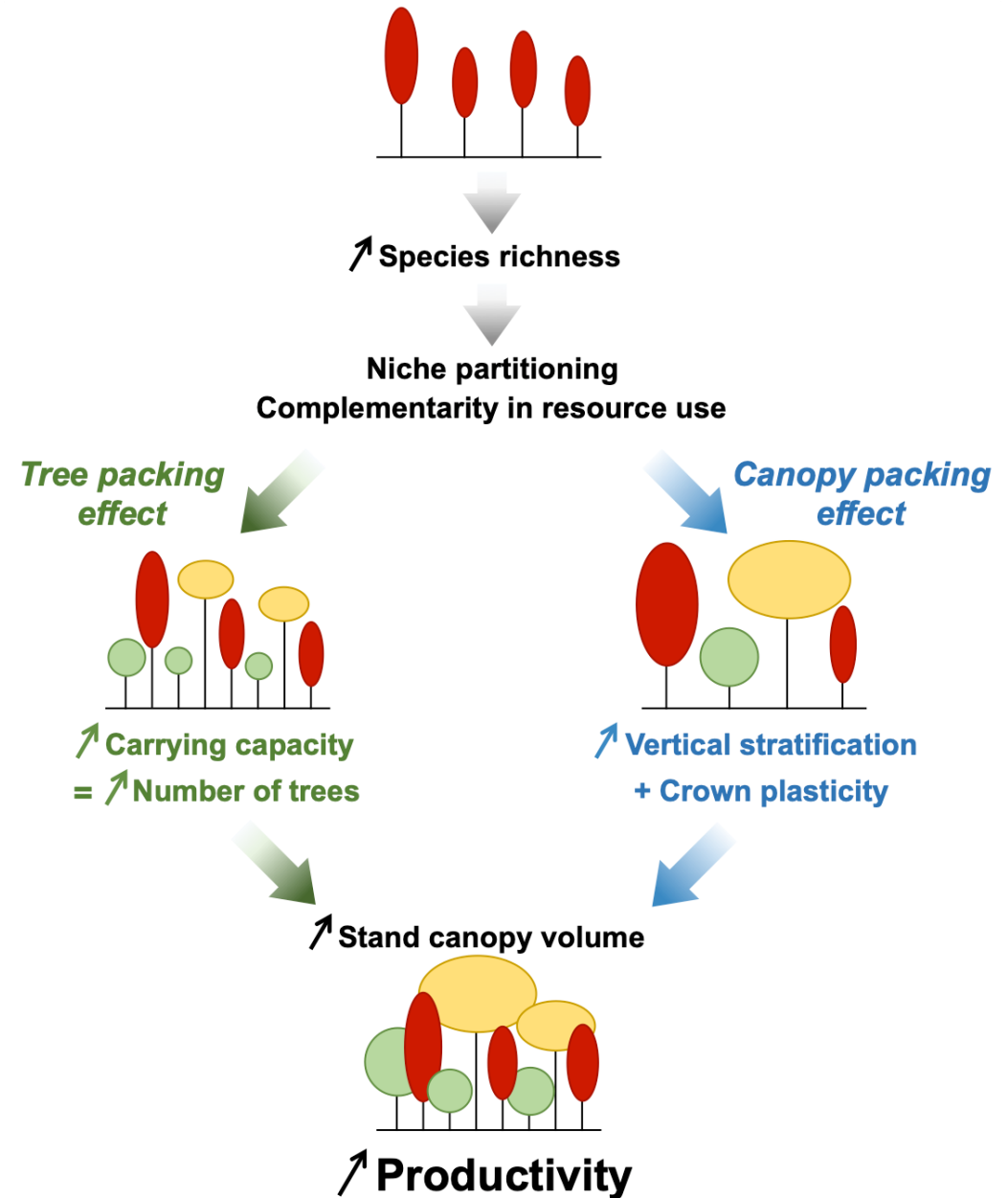


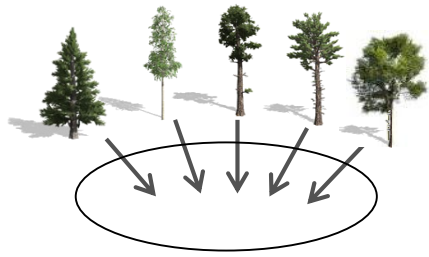
Confirming observed patterns

Deriving explanatory hypotheses from models' results

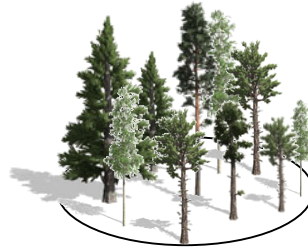
# Conclusions & Perspectives

- Forest models can be an original modelling approach to test BEF and climate change questions
- Forest models can help in designing new hypotheses
- Testing the effect of stand density and its dependence on species diversity





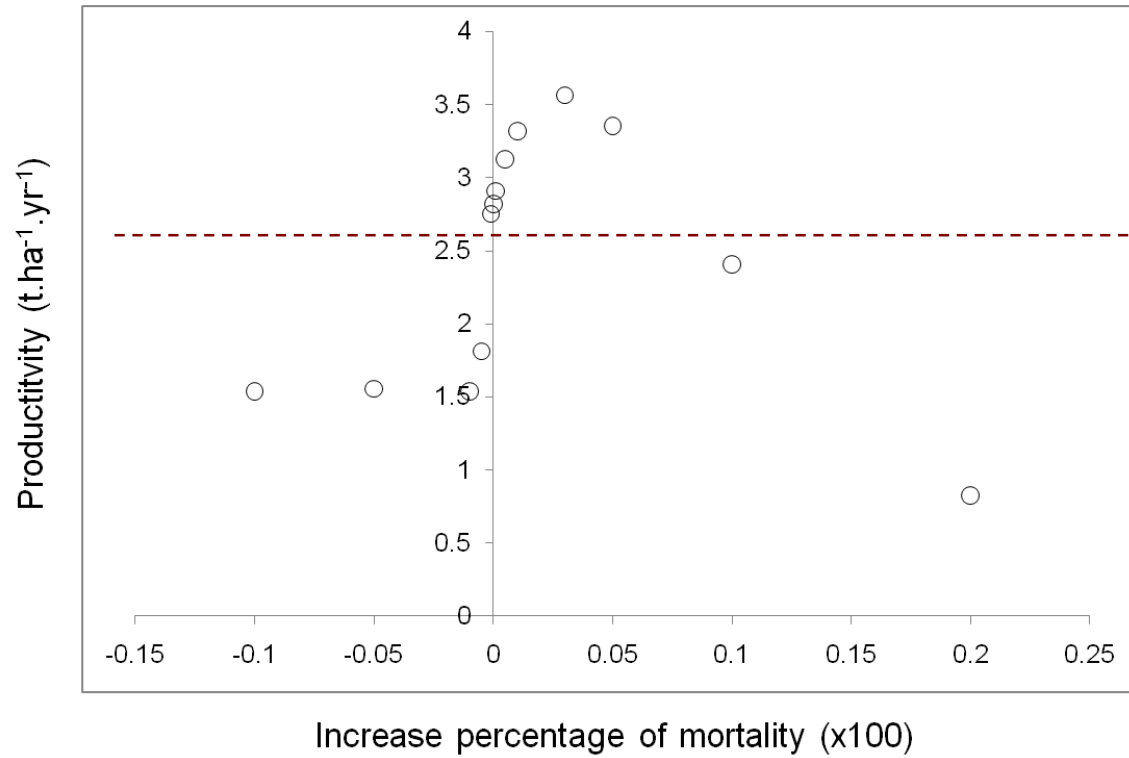
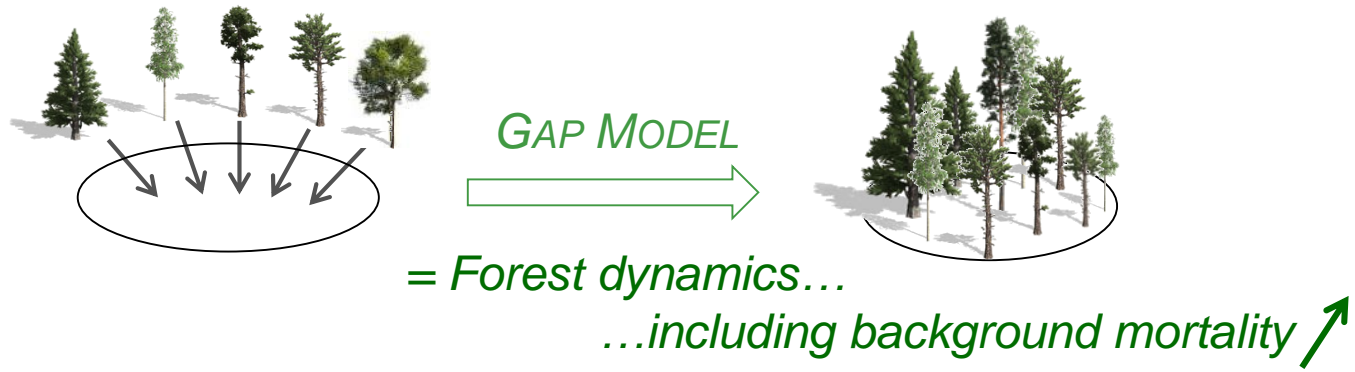
*GAP MODEL*

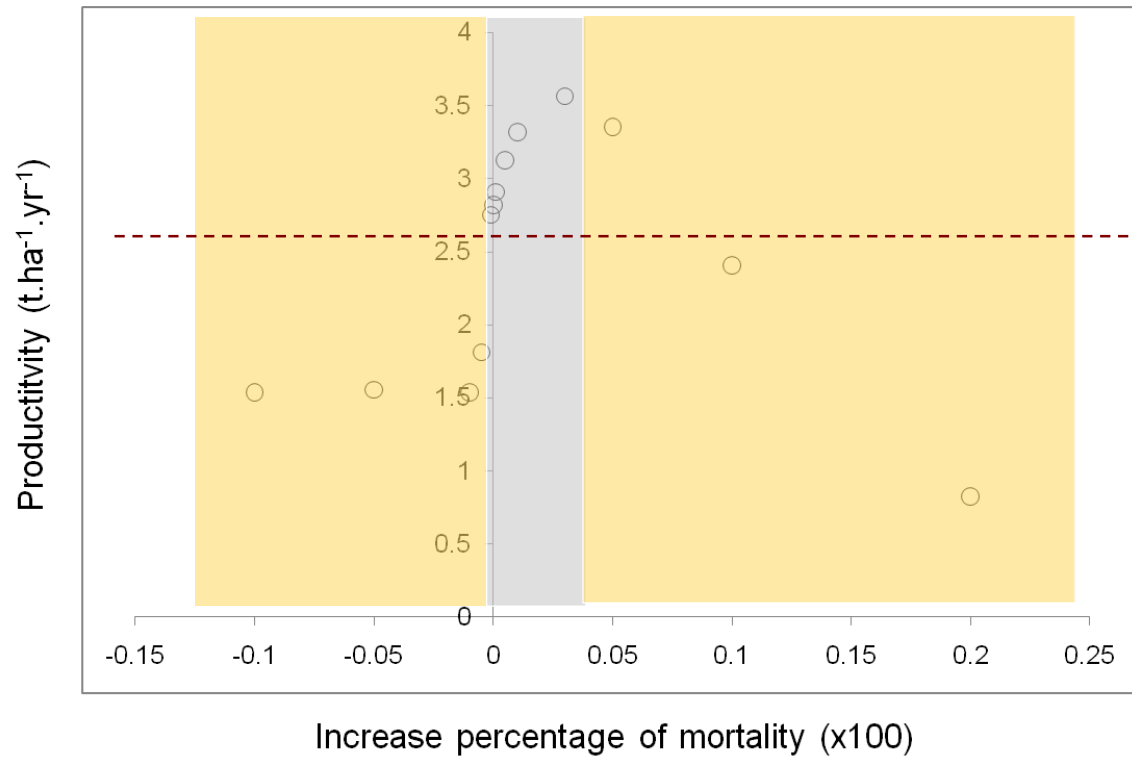
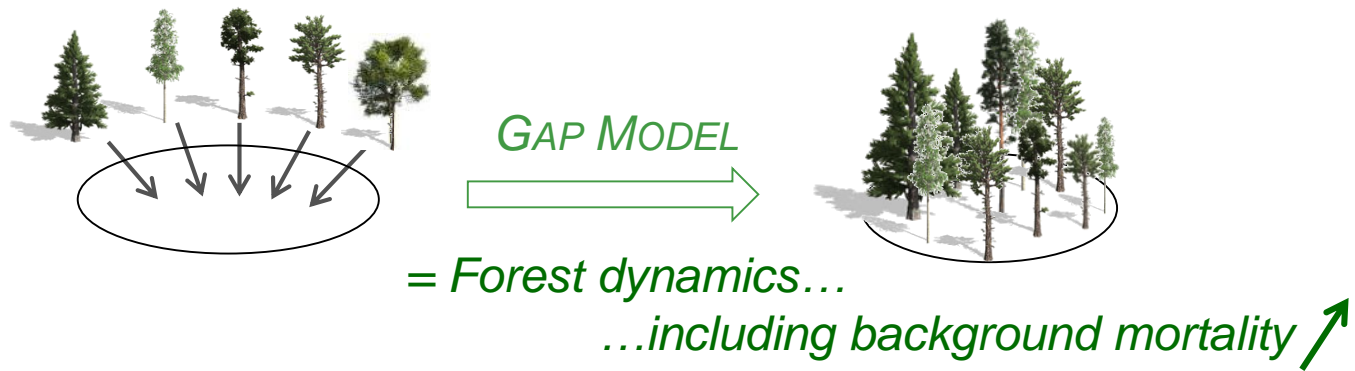


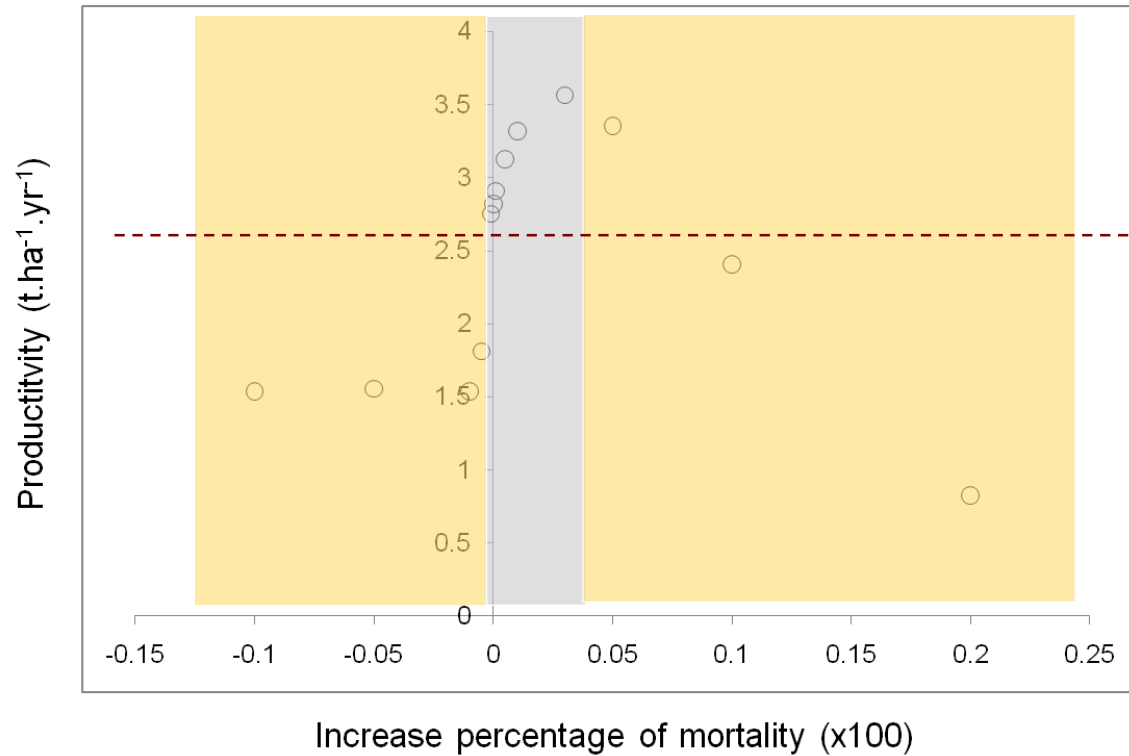
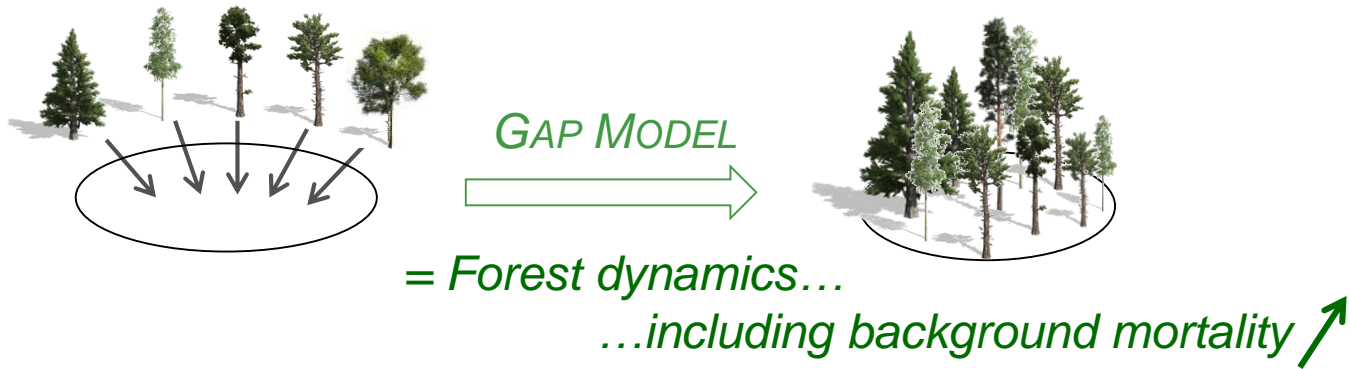
*= Forest dynamics...*

*...including background mortality ↗*









✓ **Validated with the simulations...**  
**+ confirmed with field data**