



**HAL**  
open science

# De la modélisation des effets des facteurs et ressources de l'environnement abiotique sur la productivité forestière

Jean-Daniel Bontemps

► **To cite this version:**

Jean-Daniel Bontemps. De la modélisation des effets des facteurs et ressources de l'environnement abiotique sur la productivité forestière. Sylviculture, foresterie. Université de Lorraine, 2016. tel-03602393

**HAL Id: tel-03602393**

**<https://hal.science/tel-03602393>**

Submitted on 12 Apr 2022

**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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0  
International License

# De la modélisation des effets des facteurs et ressources de l'environnement abiotique sur la productivité forestière

Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches (HDR)

**Jean-Daniel Bontemps**

Docteur en Sciences Forestières

Université de Lorraine  
Ecole Doctorale « Ressources, Produits, Procédés, Environnement » (RP2E)

Soutenu le 16 Septembre 2016 à Nancy

## **Jury**

David Makowski (DR, INRA) – rapporteur

Eric Dufrêne (DR, CNRS) – rapporteur

Alain France (DR, INRA) – rapporteur

Silvain Plantureux (PR, ENSAIA) – examinateur, parrain de HDR

Thierry Doré (PR, AgroParisTech) – examinateur

Nathalie De Noblet (DR, CEA) – examinateur

Laurent Saint-André (DR, INRA) – examinateur

Claude Millier (DR émérite, INRA) - examinateur



## Résumé

**Contexte** – Les recherches examinées portent sur la dynamique des forêts tempérées, plus particulièrement sur la productivité forestière et sa modélisation, à partir d'observations quantitatives opérées à des échelles spatio-temporelles régionale à nationale et pluri-décennale à centennale, et à des niveaux d'organisation définis par l'espèce ligneuse, la population d'arbres, et l'arbre forestier, et caractérisant une recherche à « grande échelle ». Les questions abordées ont trait aux variations spatio-temporelles de la productivité forestière, analysée au travers de la croissance dimensionnelle et de la densité du bois, ses co-variations avec les facteurs de l'environnement abiotique, et l'effet conjoint des facteurs de gestion. Les principaux résultats exposés comprennent la mise en évidence et la quantification de changements temporels, souvent marqués, de la productivité et de la densité du bois, leurs variations régionales à locales et la diversité des réponses spécifiques, la comparaison entre indicateurs de productivité, l'analyse des facteurs causaux et le lien avec le climat, l'eutrophisation et le changement climatique dont la signature est plus récente. Au plan méthodologique, ces recherches ont conduit à tester et mettre en place des procédures quantitatives couvrant des aspects d'échantillonnage, de modélisation de la croissance, et de lien avec les facteurs environnementaux.

**Démarche** – Ces recherches mettent aussi en évidence les limites de l'observation corrélative pour l'interprétation du lien entre les variations de productivité et les facteurs et environnementaux et leurs changements, et pour la mise en œuvre d'une démarche prédictive, dont le besoin est amplifié par le contexte climatique actuel. Elles soulignent la faiblesse conceptuelle de la science forestière sur ce plan, et le défaut de modèles parcimonieux et robustes permettant d'atteindre cet objectif. On propose en conséquence de s'interroger sur les concepts disponibles et les régularités identifiées pour l'analyse, la formalisation et la modélisation du lien entre productivité des écosystèmes forestiers et facteurs environnementaux, à des échelles agrégées qui restent cohérentes avec celles des recherches présentées, en explorant les champs disciplinaires de l'agronomie, l'écologie, les bio-géosciences, et l'éco-physiologie, pour peu que les modèles à base mécaniste de ce domaine soient exploités de façon synthétique.

**Faits de la recherche** – Une revue large de la littérature visant à présenter l'état de l'art sur la prise en compte des facteurs environnementaux dans les modèles agronomiques, écologiques, et éco-physiologiques est menée. Elle présente les principales écoles de pensée contributrices, aborde la notion et la hiérarchisation des ressources et facteurs de l'environnement abiotique, examine et interroge la notion de courbe ou fonction de réponse à ces ressources/facteurs depuis les travaux séminaux de l'agronomie, aborde la question de l'articulation ou d'effet conjoint de ces ressources/facteurs sur la productivité, et les notions de ressources essentielles, de co-limitation et d'interaction. Une synthèse suggère un premier cadre de formalisation, et permet d'examiner les difficultés de son identification, résultant des résolutions d'observation usuelles et de l'intégration temporelle, de l'hétérogénéité des populations échantillonnées sur des grands domaines géographiques, et du défi posé par les phénomènes d'acclimatation ou les changements de régime de fonctionnement des organismes ou écosystèmes, et pouvant remettre en cause une démarche de modélisation déterministe.

**Perspectives de recherche** – Des perspectives de recherche sont enfin exposées, visant i) à renouveler l'observation de la productivité et son lien avec les facteurs/ressources environnementaux, au travers des façons d'observer, des échelles d'études, et des outils statistiques mis en œuvre, ii) à exploiter les modèles mécanistes, de façon faible ou synthétique, pour identifier les régularités que suggère la connaissance des processus éco-physiologiques sur ces relations, iii) à évaluer enfin la fiabilité des conditions de l'observation pour restituer ces relations, et notamment l'agrégation temporelle et les hétérogénéités entre populations, au moyen d'approches de simulation expérimentale et de modélisation statistique. Ces axes doivent conduire à formuler une nouvelle génération de modèles synthétiques exprimant la relation entre l'environnement abiotique et la productivité forestière.



# 1. Introduction, position du problème

## 1.1 Des insatisfactions et un besoin : formaliser pour comprendre et prédire

Une première réflexion relative aux travaux d'observation des écosystèmes forestiers – dans le cas présent d'observation rétrospective de la croissance forestière – tient au fait que la mise en évidence des phénomènes appelle d'emblée leur interprétation causale, bien que cette dernière n'en soit initialement pas un objectif premier. Dans le cas contraire, on se trouverait dans la situation contradictoire de consentir un effort conséquent à la caractérisation fine de variations spatio-temporelles (chronologies, variations inter-régionales et cartographie) et inter-spécifiques et de s'en tenir là, alors même que ces descriptions fournissent simultanément un support matériel à l'exploration de leurs causes environnementales. Derrière la recherche de variations spatiales et temporelles de productivité d'une part, on anticipe en effet l'implication de causes environnementales, qu'on dénomme communément « changements environnementaux » (temporels) ou « facteurs/fertilité stationnel(le)s » (spatial), et on anticipe une approche corrélative. Derrière la recherche de différences inter-spécifiques d'autre part, on pressent une implication du « tempérament de l'espèce », qu'on dénomme encore « autécologie » ou encore « niche écologique » de l'espèce. Or ces derniers concepts ne sont autre chose que la réponse de l'espèce aux facteurs de l'environnement (autoécologie), ou la position privilégiée qu'elle peut occuper dans l'espace environnemental abstrait (niche).

Dans le contexte de nos travaux, aborder cette interprétation causale a conduit à mettre en correspondance de l'information relative aux facteurs environnementaux et aux patrons de productivité, par des approches statistiques reposant sur la corrélation. Si cette approche a permis des avancées et des contributions aux débats, nous faisons cependant le constat qu'elle aboutit à des interprétations : i) qui sont « ad hoc » par nature, sans *a priori* fort quant au signe des évolutions ou des associations de facteurs qui pourront être détectées (on fait des « observations pour voir », à l'image des « expériences pour voir » commentées par Claude Bernard au sujet de la méthode expérimentale, Bernard 1865), ii) qui autorisent rarement des conclusions définitives, mais qui amènent à privilégier une ou des hypothèses, et iii) qui ne permettent pas d'extrapoler en dehors des contextes analysés. Dans ces situations, il nous semble qu'on manque d'un cadre théorique ou conceptuel quantitatif, qui viendrait contextualiser les situations d'études, « borner » ou « contraindre » les raisonnements (ce cadre est souvent élaboré lors des interprétations en mobilisant les connaissances de disciplines connexes), et permettrait de confronter des prédictions quantitatives aux observations.

Une seconde réflexion relative à ces travaux tient au fait qu'ils sont de nature essentiellement rétrospective (« ce qui s'est produit »), quand se pose aussi et inévitablement la question prospective (« ce qui pourrait se produire ») dans le contexte de l'impact futur des changements globaux sur la vitalité et la productivité des forêts. A cette question, qui nous a souvent été posée, nous répondons que nous ne croyons pas raisonnable, aujourd'hui, d'aborder une démarche prédictive à partir de modèles statistiques ayant un fondement purement empirique, et nous pensons encore que les

disciplines fondées sur la stricte observation sont véritablement mises à l'épreuve de ces changements environnementaux (notion de « crise »). Les raisons tiennent : i) au caractère lacunaire, restreint et parfois non-séparable des gradients environnementaux, qui ne permettent pas d'établir la « réponse » de l'espèce en toute généralité, ii) au nombre parfois considérable de prédicteurs environnementaux candidats, qui pose le problème statistique de la « sélection de variables », iii) au caractère contraint des méthodes statistiques existantes, utiles pour mettre en évidence des signaux et des associations, mais qui ne donnent pas nécessairement la « liberté » permettant de formuler des lois de réponse aux facteurs environnementaux et leurs associations, avec un plus grand réalisme écologique, iv) à la nécessité d'une forme « d'hypothèse d'ergodicité » relative aux systèmes étudiés, qui garantirait que les relations établies sur la base de gradients spatiaux puissent se transposer dans le temps, mais qui est invalidée de façon évidente par l'existence d'une variabilité génétique et d'une adaptation des populations d'arbres à leur milieu, ou encore par l'existence de phénomènes temporels d'acclimatation, dès lors que ces phénomènes sont ignorés.

Pour autant, renoncer à cette « injonction » de prédiction ne paraît pas davantage raisonnable face à l'enjeu que constitue le changement climatique, ni même lorsqu'on appartient à une école de modélisation. Une recherche qui se veut scientifique est de surcroît censée fournir des connaissances valides, ayant une vocation prédictive. Renoncer à cet enjeu revient alors à renoncer à « croire à l'existence de lois » qui régiraient les systèmes en dépit de leur complexité (Bertalanffy 1973). Pour faire face aux problèmes mentionnés précédemment (identification/étendue des gradients, problème de sélection de variables, formulation des lois de réponses aux facteurs environnementaux), nous suggérons qu'à nouveau, le développement d'un cadre conceptuel quantitatif relatif à l'effet des facteurs environnementaux, à confronter aux données de l'observation (avec un bénéfice réciproque : identification paramétrique du premier, contrainte conceptuelle sur les inférences issue des secondes) serait utile à ces développements.

En somme, nous suggérons ici de rééquilibrer la part des raisonnements conceptuels et empiriques pour aborder les questions de compréhension et de prédiction du déterminisme environnemental de la productivité, avec le « modèle » (statistique inférentiel ou conceptuel) pour faire vivre leur relation (Legay 1973). Cette position n'est pas différente de celle de Leffelaar (1990) au sujet des modèles agronomiques, et qui rappelle entre autres nécessités : 1) celle d'identifier des niveaux de détail suffisant pour permettre de progresser dans les connaissances, sans perdre contact avec le niveau d'organisation visé *in fine*, 2) celle de conduire l'effort nécessaire d'inventaire des concepts et théories disponibles pour formuler des modèles, à rassembler parmi des disciplines variées.

## 1.2 Un champ de recherche original, un besoin d'inter-disciplinarité

Notre analyse est que ce champ de recherche n'a pas fait l'objet de développements significatifs à ce jour dans les champs de la science forestière ni de la dendro-écologie, et qu'il est à ce titre original.

Pour s'en convaincre, il est d'abord utile d'analyser la façon dont la science forestière (prise dans son acception stricte de la section 1.3 du bilan de recherches) formalise typiquement la dynamique de production dans un système forestier pur et régulier, avec comme exemple la structure d'équation utilisée dans des simulateurs français de la dynamique forestière (Le Moguedec et Dhôte 2012):

$$\Delta G = R f_1(H_0) f_2(RDI) \Delta t$$

Par exemple instanciée en :

$$\Delta G = p_1 + p_2 \{R (H_0/K)^{1-m} (1 - H_0/K)^m\} \{(1 + p_3) RDI / (p_3 + RDI)\} \Delta t$$

où  $\Delta G$  est la productivité en surface terrière à l'hectare du peuplement,  $H_0$  est la hauteur dominante,  $RDI$  est l'indice de densité relative des peuplements,  $\Delta t$  le pas de temps sur lequel se forme l'accroissement, et  $p_1$ ,  $p_2$ ,  $p_3$ ,  $R$  et  $m$  sont des paramètres, parmi lesquels  $R$  est le paramètre de « fertilité stationnelle ».

Cette formulation nous enseigne d'abord que la productivité du peuplement est reliée à son accroissement en hauteur dominante (loi de Eichhorn, 1904), au niveau de stock sur pied du peuplement (avec un effet saturant, loi de Langsaeter ou « thinning response hypothesis », Skovsgaard et Vanclay 2008), et à la fertilité stationnelle.

Elle indique ensuite que chacun de ces effets sous-tend des lois propres : le stock sur pied est mesuré par un indice fondé sur la loi d'allométrie d'auto-éclaircie ( $RDI = N / N_{max}$ , où  $\ln N_{max} = a - b \ln D_g$  avec  $N$  la densité du peuplement,  $N_{max}$  la densité à l'émergence de la mortalité, et  $D_g$  le diamètre quadratique moyen, Reineke 1933) ; l'accroissement en hauteur dominante est représenté ici par la loi de croissance de Richards, asymptotique sigmoïde, et classique pour les végétaux (Richards 1959).

Ainsi, tandis que pas moins de 4 lois dendrométriques et leur formulation mathématique associée sont mobilisées pour décrire les effets liés à la densité et au vieillissement des peuplements, la notion de « fertilité stationnelle » est régie par un simple paramètre ; une « boîte noire », qu'on autorise à varier entre peuplements, et qu'on interprète éventuellement *a posteriori*. C'est dire le peu de cas que la science forestière a pu porter aux déterminants de la fertilité jusqu'alors !

Intuitivement, ce constat se comprend toutefois bien, et il souligne deux propriétés des systèmes forestiers qui sont fondamentales pour la gestion : leur longue durée de vie, liée au caractère pérenne des espèces ligneuses, et la possibilité d'en manipuler la densité, une des dimensions qui fonde la sylviculture. A l'inverse, il n'est généralement pas d'usage de manipuler les facteurs de la fertilité stationnelle dans les systèmes forestiers tempérés dont la gestion est traditionnellement extensive, ce qui explique qu'on se soit accommodé de sa description par un paramètre synthétique (notion classique « d'indice de fertilité », Perthuis de Laveillault 1803 traduit par Batho et Garcia 2006, Garcia 2006) dans des contextes supposés stationnaires.

Avec l'émergence des changements environnementaux, il est cependant devenu impossible de se satisfaire d'un tel cadre. Depuis une vingtaine d'années, ce constat a donc motivé des



travaux visant à identifier les facteurs environnementaux (facteurs climatiques, topographiques, trophiques) régissant les variations de ces « paramètres de fertilité », notamment de l'indice de fertilité, par des approches essentiellement statistiques à « grande échelle » (Bontemps et Bouriaud 2014), compatibles avec la résolution traditionnelle des analyses de la dynamique forestières. Mais il faut constater que ces approches étaient relativement peu préparées à une démarche qui s'apparente à l'ouverture d'une « boîte de Pandore », étant restées purement empiriques, et n'étant pas exemptes des difficultés mentionnées plus haut (confusion de gradients, choix des indicateurs, sélection de variables, formalisation de leurs effets simultanés). Il apparaît aussi que la science forestière ne s'est pas encore saisie de méthodes statistiques plus récentes, consacrant pourtant quelques progrès sur les problèmes de sélection de variables, ou de représentation plus réaliste des effets de ces facteurs environnementaux (approches non-paramétriques, procédures de ré-échantillonnage et validation croisée, Heikkinen et al. 2006, Prasad et al. 2006, Meynard et Quinn 2007, Marmion et al. 2009). De ce point de vue, elle montre un véritable retard sur les approches empiriques des sciences écologiques, plus dynamiques sur ces questions.

Face à ces difficultés, il ressort souvent des débats scientifiques que les approches de modélisation mécaniste des écosystèmes, fondées sur la description de processus physiologiques (intra-individuels) et éco-physiologiques (liés à une population dans son environnement) indiqueraient « la » voie de progrès sur ces questions, pour la raison évidente que les modèles correspondants, parce qu'ils explicitent ces processus, obligent d'emblée à considérer les dépendances fonctionnelles aux facteurs et ressources du milieu (Korzukhin et al. 1996, Mäkelä et al. 2000, Fontès et al. 2010), ainsi que l'utilisation de ces ressources au sein des organismes. Ces approches ne sont d'ailleurs pas sans quelques succès, s'agissant par exemple de l'exploration quantitative des causes passées des changements de productivité (projet *Recognition*, van Oijen et al. 2008).

Mais elles font l'objet de débats récurrents quant au réalisme et à la complétude des représentations (Zeide 2003), à leur utilisation opérationnelle pour la gestion (Mäkelä et al. 2000) ou pour examiner l'impact du changement climatique (Luckai et Laroque 2002, Kimmins et al. 2008). Une difficulté majeure réside encore dans l'effort de paramétrisation et d'initialisation requis pour ces modèles, qui défient leur utilisation sur des étendues forestières larges, malgré les avancées permises par les technologies de télédétection (Coops et Waring 2001).

A ces critiques, nous ajoutons notre propre scepticisme, qui tient à l'absence de justification profonde de la nécessité qu'il y aurait à s'intéresser à des niveaux d'organisation restreints (organes et organismes), pour comprendre le déterminisme environnemental de la productivité d'écosystèmes, et au déséquilibre qui serait alors engendré par la prise en compte simultanée des autres facteurs classiques de la dynamique à des niveaux d'organisation supérieurs (développement, densité et compétition, etc). Il n'y a en effet pas de raison *a priori* d'exclure l'existence ou l'émergence de « lois » à des échelles écologiques, qui traduiraient l'effet de ces facteurs environnementaux sur les dynamiques d'écosystèmes, ni de raison d'y renoncer. Dans sa revue sur le rôle de la physiologie pour la foresterie, Kramer (1986) mettait déjà en garde sur le fait que « la productivité forestière est

sans doute plus souvent et plus sévèrement contrainte par des stress environnementaux, que par des défaillances des processus physiologiques des arbres eux-mêmes ». A cet égard, il est instructif que les quelques tentatives fructueuses d'utilisation de modèles mécanistes à ces fins reposent : i) sur une formulation agrégée de telles lois, d'inspiration éco-physiologique, mais traduites au niveau du peuplement et peu consommatrices en paramètres (le modèle '3-PG' et ses applications en est un exemple, Landsberg et Waring 1997, Landsberg et al. 2003), ou ii) sur une méta-modélisation de ces modèles mécanistes (vus comme des boîtes noires, dont on modélise statistiquement des variables de sortie synthétiques en fonctions de variables d'entrées, en vue de leur inclusion dans des modèles de dynamique forestière afin de traduire la dépendance aux facteurs environnementaux (Matala et al. 2006, Kärkkäinen et al. 2008).

Ainsi, nous n'excluons pas ces approches a priori comme une ressource potentielle pour aborder ces questions, mais nous l'envisageons dans un sens « faible » et une logique d'abord « utilitariste » : que peuvent nous enseigner les modèles mécanistes, qui visent à une agrégation et une synthèse quantitative des connaissances sur les processus à l'origine de la croissance et de la productivité des écosystèmes, sur les relations qui existent entre facteurs de l'environnement et productivité aux échelles qui nous préoccupent ? Observe-t-on l'émergence de lois quantitatives simples ?

En termes de champs disciplinaires et de connaissances à explorer, deux autres directions nous semblent tout aussi fécondes. Ce sont d'une part celles de l'agronomie, et d'autre part celle de l'écologie (des populations et de l'écologie fonctionnelle) :

- L'agronomie est en effet le pendant « naturel » de la science forestière pour les cultures. Or dans ce dernier champ, autant les questions liées à la pérennité et à la manipulation des populations biologiques concernées se posent peu, autant la manipulation des facteurs environnementaux de la production (fertilisation et irrigation notamment) sont prégnantes sur ces systèmes plus intensifs, car elles ont trait à l'optimisation des coûts de production. Aussi n'est-il pas étonnant que les champs de l'agronomie, et de l'agro-économie se soient fait écho de ce type de question depuis des temps très éloignés (Liebig, 1840, Mitscherlich 1909).
- Le champ de l'écologie des populations et des communautés a connu au siècle dernier des évolutions qui donnent une résonance assez singulière à la présente analyse. Au début du XX<sup>e</sup> siècle, la compréhension des dynamiques démographiques des populations et des interactions entre espèces (compétition, exclusion compétitive et successions) a connu un essor important avec le développement de modèles théoriques de type Lotka-Volterra (Volterra 1931), visant à décrire les processus de croissance, de compétition, et de prédation. Or l'insuffisance de ces modèles, fondés sur le principe de densité-dépendance, a été explicitée dans les années 1970. Les critiques alors formulées tenaient à leur essence essentiellement descriptive, à la nécessité de les ajuster *a posteriori* à des expériences-type, et finalement à leur manque fondamental de pouvoir prédictif (Tilman 1990). C'est ce qui a justifié que les ressources du milieu, et que les processus de compétition/déprédation pour/de ces ressources, soient explicités

dans la nouvelle génération de modèles écologiques qui en a résulté (Tilman 1988), et qui sont considérés comme « mécanistes » (au sens où interviennent les processus écologiques), bien que d'un grain supérieur à celui des modèles éco-physiologiques. Ces travaux ont permis des avancées importantes dans la formalisation des théories de la niche écologique (Leibold 1995).

On ajoutera encore l'intérêt *a priori* de champs ou disciplines connexes, tels que la stœchiométrie écologique (« ecological stoichiometrics », Elser et al. 2000, Sterner et Elser 2002), qui ont beaucoup progressé ces dernières années.

### 1.3 Résumé et démarche

Nous pensons que les approches et travaux réalisés en science forestière sur la question de l'effet de l'environnement et ses changements sur la productivité des systèmes forestiers manquent d'un cadre conceptuel quantitatif, qui ait au minimum vocation à structurer les interprétations relatives aux faits de l'observation, et qui, de façon plus ambitieuse, puisse permettre le développement d'une nouvelle génération de modèles explicitant à part entière ces dépendances, tout en conservant une résolution compatible avec les impératifs liés à la prise en compte des systèmes forestiers à grande échelle spatio-temporelle, et à leur caractère opérationnel.

Nous constatons que cette question, originale dans ce domaine, trouve des échos au sein de disciplines telles que l'agronomie et l'écologie, où elle a pu faire l'objet de développements antérieurs à considérer, tout en notant que même dans le champ de l'écologie, l'importance du rôle des facteurs abiotiques dans la structuration et le fonctionnement des communautés a dû être réaffirmé (Dunson et Travis 1991<sup>1</sup>). C'est également la position réaffirmée par Kramer (1986) concernant les apports possibles de l'écophysiologie à la science forestière. Nous pensons aussi qu'il est possible de tirer un profit minimal d'approches mécanistes développées en éco-physiologie. Nous considérons enfin que certains développements statistiques récents méritent une attention plus approfondie dans l'examen de ces questions. Le pari est donc de croire envisageable le développement d'une autoécologie quantitative et prédictive pour les systèmes forestiers, fertilisée par différentes écoles de pensée.

Afin de préciser la nature de ce cadre conceptuel : 1) nous proposons d'abord un retour d'expérience sur quelques situations emblématiques rencontrées dans nos recherches (section 2), 2) Nous conduisons ensuite une revue de la littérature dans les disciplines précédemment évoquées (section 3), et 3) nous précisons enfin quelques directions de recherche pour progresser dans le domaine (section 4).

---

<sup>1</sup> "We are not arguing that abiotic parameters are necessarily more important than any of a group of multiple factors that may be involved in regulating community structure, only that they must be included as possible controlling variables in any complete study."

## 2 Le besoin d'un cadre formel quantitatif : retour d'expérience sur quelques situations de recherche emblématiques, raisons d'insatisfaction

### 2.1 Implication de la disponibilité en azote dans les changements de productivité du hêtre dans le Nord de la France (Bontemps et al. 2011 [10])

Dans cette étude, l'évolution de la productivité du hêtre a été estimée dans deux secteurs (Nord et Nord-Est du pays). Ces estimations montrent une évolution essentiellement concentrée dans la seconde moitié de siècle, et deux fois plus prononcée dans le Nord-Est (niveau maximum + 60%) que dans le Nord (maximum + 30%).

Plusieurs arguments nous ont amené à privilégier l'hypothèse de l'implication des dépôts atmosphériques azotés dans ces changements : 1) malgré le manque de données retraçant la chronologie de ces dépôts, les enregistrements directs (Rothamstead au Royaume-Uni, Blake 1999) ou les reconstitutions à partir de l'air séquestré dans des carottes de glace (Preunkert et al 2003 au Mont-Blanc, Hastings et al. 2009 au Groenland) indiquent une forte progression de ces dépôts dans la seconde moitié du siècle, qui correspond à l'augmentation de consommation des énergies fossiles dans l'industrie et les transports, ainsi que l'emploi de fertilisation azotée en agriculture. A l'inverse, les chronologies de température et de précipitations ne permettent pas de détecter de changement majeur à cette période. C'est ce que nous appelons « l'argument temporel » ; 2) il existe un patron spatial de ces dépôts atmosphériques en France, plus marqués dans l'Est. L'analyse de ces dépôts récents (Croisé et al. 2005) montre l'implication de l'altitude du relief et du régime des précipitations dans cette structuration. A partir de ces modèles, nous avons simulé les dépôts atmosphériques azotés totaux sur les deux échantillons, et ils sont en moyenne 40% plus élevés dans le Nord-Est. C'est ce que nous appelons « l'argument spatial » ; 3) Dans des deux secteurs étudiés, une quinzaine de situations d'observation sont analysées, et font l'objet d'analyses de sols. Nous avons montré qu'il existe dans les deux secteurs une corrélation spatiale positive entre disponibilité azotée (rapport C:N des sols) et productivité. Dans le Nord, le niveau de disponibilité azotée est moindre (sols lessivés et plus pauvres) que dans le Nord-Est, et suggère une contrainte nutritionnelle plus marquée. C'est ce que nous appelons « l'argument du facteur limitant ». A partir de ces 3 arguments, nous concluons dans le sens indiqué.

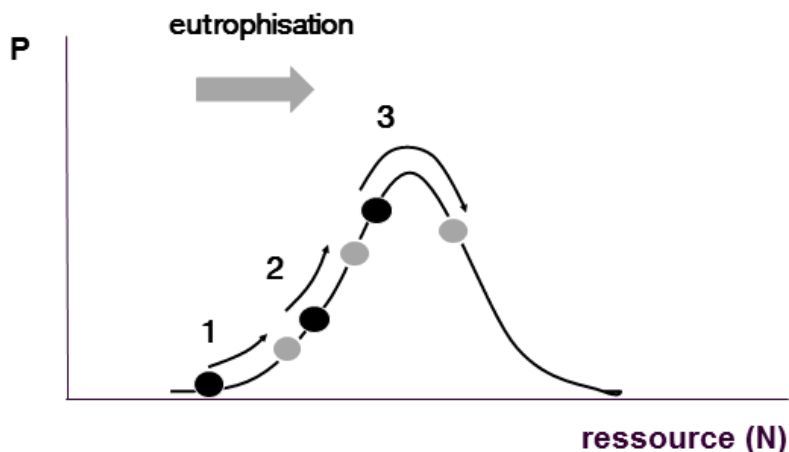
Au-delà de ces conclusions, certaines incertitudes demeurent cependant :

- 1) En premier lieu, la disponibilité en azote des sols est plus restreinte dans l'échantillon Nord, et on peut avancer l'hypothèse que ce facteur est plus limitant qu'à l'Est. Aussi pourrait-on imaginer qu'un niveau donné de dépôts azotés, même plus faible que dans l'Est, puisse aussi conduire à une réponse plus intense de la productivité, et finalement à une inversion d'ordre dans les changements de productivité des deux régions,
- 2) Des travaux conduits en biogéochimie mettent par ailleurs en évidence qu'une augmentation excessive de la disponibilité azotée peut conduire à l'acidification des écosystèmes (lessivage des nitrates et réduction associée de la teneur en cations

basiques), une hypothèse formalisée sous le terme de « nitrogen saturation hypothesis » (Aber, 1998), situation qui pourrait cette fois impliquer une stagnation ou un déclin de productivité dans les secteurs les plus eutrophisés. Cette hypothèse a souvent prévalu dans l'interprétation des dépérissements forestiers européens et nord-américains (voir aussi Pinto et al. 2007 sur le sapin dans les Vosges). Il a encore été mis en évidence que le phénomène de saturation ne devenait systématique qu'au-delà d'un niveau de dépôts azotés de 25 kg/ha/an (Dise et Right 1995). Ces éléments suggèrent à nouveau qu'il n'aurait pas été impossible d'obtenir des résultats différents sur la base de nos échantillons (par exemple progression de productivité moindre dans le Nord-Est, voire une baisse). Nous avons également mis en évidence un effet limitant du phosphore sur ce dernier échantillon, alors que sa teneur moyenne n'est pas différente de celle de l'échantillon Nord, ce qui peut indiquer une transition de facteur limitant, et avec elle un début de saturation azotée (Braun et al. 2009, Vitousek et al. 2010, Crowley et al. 2012).

- 3) Dans le secteur Nord, une contrainte hydrique plus marquée a également été identifiée, et pourrait constituer un second facteur limitant aux évolutions de productivité, comme alternative à l'hypothèse d'une plus forte contrainte azotée.

Ce qu'on pressent dans les deux premières situations, c'est que la connaissance de « courbes de réponse » spécifiques à la disponibilité en azote (l'existence d'un mode, la forme de cette réponse dans le domaine limitant) permettrait de resituer les différents contextes d'étude, et argumenter de façon plus solide sur la proximité à des situations de saturation, ou sur l'intensité de réponse à un apport azoté dans des contextes où l'azote est limitant (**Figure 1**). Dans la troisième situation, il faudrait cette fois disposer de deux courbes de réponse, mais aussi de savoir comment elles s'articulent (effet conjoint de ces deux facteurs). En termes de modélisation, cela pose la question de la « combinaison » ou de « l'articulation » de ces deux fonctions de réponse.



**Figure 1. Courbe et types de réponse théoriques de la productivité forestière à la disponibilité en azote et à un phénomène d'enrichissement en azote (N).** Le postulat est une courbe à optimum. 1: écosystème fortement N-limité où l'eutrophisation ne lève que très partiellement la contrainte, réponse positive, 2: écosystème moins fortement N-limité, réponse supérieure à un même enrichissement, 3: écosystème proche de la saturation, l'enrichissement conduit à une diminution de productivité.

## 2.2 Changements de densité du cerne et phénomène de divergence chez l'épicéa (Franceschini et al. 2012 [19] ; Franceschini et al. 2013 [26])

Dans ces études, on s'est intéressé aux variations historiques des densités moyennes : du cerne, du bois initial et du bois final de l'épicéa dans les Vosges, et à leurs relations avec les facteurs climatiques. La baisse de densité du bois final est la plus marquée, avec un minimum à  $-50\text{kg/m}^3$  dans la décennie 1970 (Franceschini et al. 2012, [7]).

La densité du bois final est classiquement reliée aux températures estivales, et la densité maximale du cerne est un proxy couramment utilisé en dendroclimatologie pour reconstituer les températures passées. Des travaux ont cependant montré que cette relation présentait un affaiblissement inhabituel dans les décennies récentes, connu sous le terme de phénomène de « divergence » (D'Arrigo et al. 2008). Nous avons pu mettre en évidence ce « phénomène » sur la densité du bois final sur cet échantillon, c'est-à-dire une instabilité dans la corrélation avec les températures estivales, et un affaiblissement transitoire localisé dans la période 1950-1980 (la corrélation diminue de 0.85 à 0.50 sur la période, atteignant la limite de significativité à 5%), par conséquent synchrone à la baisse de densité constatée :

- 1) Un premier commentaire tient au fait que la densité du bois est certainement sous contrôle environnemental multi-factoriel (Franceschini et al. 2013, [26]). Sa non-prise en compte (rendue nécessaire pour l'inversion de modèles en dendroclimatologie) peut être la cause de « l'émergence » de ce « phénomène » sous l'angle de vue particulier que constitue la relation avec les températures estivales (D'Arrigo et al. 2008). Dans cette situation, il serait utile de procéder à une modélisation multi-facteurs de la densité du bois final, afin d'examiner si le phénomène, pris sous cet angle particulier, se « maintient » ;
- 2) Loehle (2009) a proposé une autre interprétation au phénomène, qui tiendrait à l'existence d'une relation à optimum entre les indicateurs de densité du cerne, et les températures dont on vise la reconstitution. Afin d'accroître la force de la relation, on se place en effet traditionnellement dans des contextes forestiers connus pour être limitants au plan des températures. Ce qu'argumente Loehle, c'est que les périodes climatiques inhabituellement chaudes pourraient conduire à atteindre et dépasser ce seuil, dans une zone où la densité y serait donc moins sensible, avec pour conséquence d'être dans l'incapacité de reconstituer les événements chauds du passé. Ici, c'est donc la forme de la « courbe de réponse » de la densité du bois final à la température qui est invoquée pour rendre compte du phénomène. Nous ne croyons cependant pas à cette hypothèse dans notre contexte, puisque la période 1940-1980 est connue pour avoir consacré une stagnation, voire un léger refroidissement des températures (Jones et al. 1982, Jones et Moberg 2003).

Dans l'optique de tester ces deux hypothèses, nous avons mis en œuvre une première approche statistique, visant à modéliser la densité du bois par un panel large d'indicateurs climatiques (Franceschini et al. 2013, [26]). Deux formulations de modèles ont été testées : l'une traduisant un simple effet linéaire de ces facteurs, l'autre testant un effet quadratique

additionnel (pour approcher la notion de courbe de réponse). Le constat principal tient au fait qu'une part importante du signal de « divergence » disparaît dès lors que plusieurs facteurs environnementaux sont intégrés à la modélisation (effets négatifs de la disponibilité estivale en eau, effets négatifs des températures minimales de fin de saison de végétation). L'inclusion des effets quadratiques n'apporte pas de contribution significative. Il demeure de plus des anomalies de densité négatives non expliquées, qui pourraient tenir à un compromis croissance-densité, ou à un effet additionnel de la disponibilité en azote (voir famille de questions « Q2 »).

Dans cette situation, les progrès sur la compréhension du phénomène de divergence sont permis par le fait de se placer dans un cadre environnemental multi-dimensionnel simultané, et/ou d'envisager une réponse non-linéaire de la densité du bois à des facteurs environnementaux. Ce qui émerge à nouveau, c'est donc la notion d'un « cadre de référence quantitatif », ou un « modèle » qui décrirait la forme et l'articulation de ces effets, et permettrait des explorations plus quantitatives des variations constatées. Une première approche statistique a été tentée ici, mais elle présente des limites liées au cadre linéaire utilisé (régression PLS : l'additivité des différents effets et limites pratiques pour décrire les curvi-linéarités de réponses). Elle suggère donc qu'à côté de cet effort de description empirique, un effort de formalisation plus conceptuel pourrait être mené en parallèle à partir des mêmes hypothèses, conduisant à des modèles dont l'ajustement aux données pourrait à son tour être étudié (mais dans ce cas, le modèle est justifié a priori par des connaissances et des concepts à formuler, plutôt que par l'ajustement aux données).

### **2.3 Autoécologie des essences : analyse de modèles empiriques, de variations régionales et de gradients (Bontemps et Bouriaud 2014 [27] ; Charru 2012, doctorat)**

On s'intéresse dans cette dernière situation aux modèles statistiques visant à décrire l'autoécologie des espèces ligneuses traduite en termes d'influence de facteurs environnementaux sur la croissance.

Nous avons mené une revue de la littérature relative aux modèles environnementaux de la productivité des espèces ligneuses, et en particulier de l'indice de fertilité (Bontemps et Bouriaud 2014 [27]; pour des exemples français, on pourra consulter Seynave et al. 2005, 2008) :

- 1) Un premier constat tient au fait que les modèles développés reposent très généralement sur des régressions linéaires multiples, et sont à ce titre additifs. Les interactions entre facteurs ne sont la plupart du temps pas recherchées, et quand elles le sont, restent rarement identifiées. Or l'additivité de l'effet de facteurs environnementaux sur la productivité a bien peu de sens écologique. Elle signifie en effet qu'à niveau d'indice de fertilité fixé, la compensation, ou la « substitution » de facteurs est possible, puisque pour une variation donnée d'un facteur, la variation

d'un autre facteur peut la compenser, et ce mutuellement pour tous les facteurs considérés. De ce point de vue, il n'existerait pas de facteur qui ait un caractère essentiel (eau, température, nutrition, etc). Il est évident ici que c'est le cadre de l'observation statistique qui contraint l'identification des phénomènes recherchés,

- 2) Un second constat tient à ce que les effets des variables sont la plupart du temps linéaires, et que bien peu de travaux identifient des curvi-linéarités dans les effets de certains facteurs (voir Seynave et al. 2005), qui à nouveau ont pu ne pas être recherchés dans le cadre restreint des méthodes statistiques implémentées. Sans même parler des réponses à optimum évoquées précédemment, on pourrait s'étonner par exemple que des phénomènes tels qu'une saturation à la disponibilité en eau ne soient pas plus souvent identifiées. Les rares travaux qui se sont prêtés à des approches plus flexibles (par exemple non-paramétriques), ont mis en évidence cette notion de « courbe » ou de « fonction » de réponse de façon remarquable (voir par exemple Watt et al. 2010 avec des GAMs, Generalized Additive Models).

Une explication pourrait encore résider dans l'existence de différenciations génétiques entre populations d'arbres. Une progression qualitative marquée dans l'étendue géographique de ce type d'études (usage de SIG et de bases de données a en effet été constatée, les études de portée nationale étant fréquentes). A ces échelles, il n'est pas impossible qu'une différenciation progressive de la sensibilité des populations à des facteurs climatiques ait pu s'opérer le long de ces mêmes gradients (écoclines), depuis la recolonisation post-glaciaire. Aussi, la relation productivité-climat mise en évidence sur un gradient spatial pourrait ne pas renseigner sur la nature locale de cette même réponse. Une tentative intéressante de prise en compte simultanée de la structuration génétique et les facteurs environnementaux sur la productivité est celle de Monserud et Rehfeldt (1990). Ce type d'approche reste anecdotique.

Nous complétons ce constat par quelques observations remarquables effectuées dans le cadre de la thèse de Marie Charru. Dans ce travail, il était matériellement possible d'étudier les relations entre productivité d'une espèce et facteurs environnementaux dans plusieurs régions, et de les comparer. L'étude a été menée avec une technique linéaire (la régression PLS). Le constat préliminaire du doctorant a été de constater un « instabilité » de l'effet d'un même facteur dans plusieurs régions, conduisant à une mise en doute de la technique statistique. Une analyse plus approfondie a alors consisté à représenter l'intensité de l'effet du facteur sur le gradient pour lequel il était observé (sans extrapolation), et de superposer cette relation pour l'ensemble des régions.

Dans certaines configurations (réponse de l'épicéa au pH et au C:N du sol, réponse du chêne pédonculé au bilan hydrique d'avril), il est apparu que ces différents segments dessinaient autant de tangentes locales à ce qui prenait alors la forme d'une courbe de réponse à ces facteurs, saturante dans le cas du pH, à optimum dans le cas du bilan hydrique (Charru 2012, p338). En utilisant alors une technique de régression PLS non-paramétrique, cette courbe était restituée par l'ajustement !



Si l'on croise ces constats, on peut donc conclure que les « observations » autoécologiques que l'on peut établir sont très dépendantes de l'outil statistique, et que les outils couramment utilisés dans le domaine des sciences forestières ne prêtent pas assez d'attention à des phénomènes qui peuvent avoir une justification biologique ou écologique profonde : le caractère non-additif de l'effet simultané de différents facteurs environnementaux sur la productivité, ou leur caractère non-linéaire.

Ces faits attirent également l'attention sur le possible rôle spatial de la structuration génétique des populations, un facteur qui invalide typiquement l'hypothèse « d'ergodicité » qu'on peut juger désirable pour établir des lois de réponses utilisables sur un axe temporel à partir de leur construction spatiale. Le plus possible, il faut essayer d'établir ces lois de réponses en tenant compte de ces structurations, dès lors que l'information pertinente existe.

## 2.4 Bilan

Les situations de recherche qui viennent d'être commentées ont en commun de faire émerger une représentation mentale correspondant à un « système » organisé et articulé de fonctions de réponses aux différents facteurs environnementaux. Ce système a intuitivement valeur aux échelles des observations, auxquelles il puisse être confronté, et fournirait donc un cadre phénoménologique stable, sans qu'il soit nécessaire d'en formuler les causes biologiques profondes. Il constituerait donc l'équivalent, pour cette composante environnementale de la productivité, de ces « lois de système » postulées par Bertalanffy (1973), et qui régiraient les systèmes de production forestière.

Dans la mesure où il existe des fondements généraux qui permettraient de le formuler, il nous semble que ce cadre permettrait de faire progresser l'interprétation des observations conduites sur les questions qui relient la productivité forestière à son environnement. Il s'agit donc dans la suite d'identifier des faits tangibles sur lesquels s'appuyer pour les cerner, et dont on sait qu'ils ne seront pas fournis par les travaux conduits en science forestière. C'est là l'enjeu de la revue de littérature qui suit.



très bien représentées, et correspondent bien à l'idée de formalisation de ces réponses, les notions de fonction de réponse, d'hypothèse, d'expérience et de test, étant bien identifiées, 4) les concepts de limitation, de co-limitation, de stratégie, de compétition, de niche écologique sont fréquemment invoqués, 5) des auteurs d'époques très différentes, tels que Justus von Liebig, Eilhard Mitscherlich, David Tilman, Stuart Chapin (III), Mike Austin, et James Elser, apparaissent enfin au rang des principaux artisans de ces approches.

Nous synthétisons ces travaux selon quatre sections à suivre : 1) la première est relative aux ressources et facteurs de l'environnement, leur identification, leur hiérarchisation, et leur mesure ; 2) la seconde est relative à la notion de « courbe de réponse » (ou de « fonction de réponse », « fonction dose-réponse » ou « fonction de production »), et elle montre un aperçu historique des courbes utilisées ou développées, leurs propriétés mathématiques, leurs variations suivant les facteurs considérés, et examine des questions liées au changement d'échelle ou à l'effet de synergies de facteurs sur la forme de ces courbes ; 3) la troisième est consacrée aux synergies entre facteurs/ressources, et à la formalisation mathématique de leurs effets conjoints. Elle fait écho aux débats qui opposent la notion de limitation unique, à celle de co-limitation ou limitation multiple, et s'intéresse à la notion de fonction combinatoire – ou d'opérateur d'agrégation – des effets marginaux de ces différents facteurs ; 4) dans une dernière section enfin, on tente de synthétiser ces éléments et en tirer quelques faits structurants pour la modélisation des effets de ces facteurs/ressources sur la productivité des écosystèmes, avant d'esquisser quelques axes de recherche pour tenter de progresser.

## 3.2 Ressources et facteurs environnementaux

L'examen des facteurs environnementaux qui influencent la productivité végétale appelle d'emblée un certain effort de caractérisation systématique, même si des considérations plus aval pourront amener à en restreindre le nombre.

### 3.2.1 Notion de facteur et de ressource

Pour les espèces végétales, on appellera « ressource » un élément ou une molécule qui a un caractère essentiel au développement, et qui est consommé par la plante (Tilman 1980). Les ressources peuvent être « épuisables » (eau, éléments minéraux) ou « non-épuisables » (CO<sub>2</sub> atmosphérique, lumière). On appellera « facteur » une condition de l'environnement ambiant qui a une influence directe sur le fonctionnement physiologique et le développement, mais qui n'est pas consommée (Austin 2002). La température, le pH et le vent sont des exemples typiques de facteurs environnementaux (bien que le vent joue un rôle dans l'allocation de croissance des végétaux ligneux, Meng et al. 2008, son effet potentiel sur la productivité n'a jamais été démontré, Watt et al. 2010). Certains facteurs peuvent également être exclusivement à l'origine de stress ou de toxicité pour les végétaux (aluminium et métaux lourds, Göransson et Eldhuset 1991, Kahle 1993; ozone, Ollinger et al. 1997, Ainsworth et al. 2012).

Différentes terminologies co-existent pour désigner ces concepts. Ainsi Austin (2002) distingue-t-il trois types de gradients reliés au développement des végétaux : 1) le « gradient de ressource » identifiable à la notion précédente de « ressource », 2) le « gradient direct » identifiable à la notion de « facteur », et 3) le « gradient indirect » qui n'a en réalité aucune signification physiologique pour les végétaux (par exemple l'altitude ou les coordonnées géographiques, qui sont corrélées à des facteurs climatiques), et qu'on pourrait désigner par le terme « d'indicateur » ou de « proxy » environnemental. Austin observe encore que certains facteurs, comme l'eau, peuvent s'identifier à un gradient de ressource à un niveau de disponibilité faible, et à un gradient direct à disponibilité forte (conditions anaérobies de l'engorgement, voir aussi section 3.3.5). Il faut enfin éviter la confusion avec les notions introduites par Grime (1977) au sujet des stratégies de survie des espèces végétales, et qui distinguent gradient de stress, de perturbation, et de compétition, en donnant à la notion de « stress » une acception très large qui inclut en réalité les ressources, facteurs et toxines définis précédemment.

### 3.2.2 Ressources nécessaires au développement végétal

Les ressources nécessaires au développement végétal sont au nombre d'une petite vingtaine, et se distinguent selon qu'elles sont aériennes, avec la lumière, le carbone (CO<sub>2</sub>) et l'oxygène (O<sub>2</sub>), et souterraines avec l'eau, les macronutriments minéraux (N, P, S, sous formes le plus souvent oxydées, et les cations alcalins K, Mg, Ca) et les micronutriments, parmi lesquels une majorité d'éléments métalliques (Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Mo, Co, Si, B) et le chlorure (Marschner 1985). Cette séparation physique des ressources donne un rôle fondamental à la morphologie des plantes et l'allocation de croissance dans l'acquisition de ces ressources (Tilman 1980). Sans être exhaustif (voir Marschner 1985 et Sterner et Elser 2002 pour plus de détails), on rappellera quelques éléments relatifs à leur rôle fondamental. Le carbone est l'élément fondamental des polymères de structure de végétaux (cellulose, hémicelluloses, pectines), ainsi que des sucres et de l'amidon, impliqués dans le stockage de l'énergie. L'azote entre dans la composition des acides aminés, et par conséquent dans celle des protéines de structure ou des enzymes. Il a donc un rôle fondamental dans le métabolisme. Une part importante de l'azote végétal est mobilisée dans l'enzyme Rubisco, responsable de l'assimilation du carbone. Le phosphore a un rôle physiologique ubiquiste, et entre dans la composition de l'ADN et de l'ARN (où cet élément joue un rôle de stabilité majeur), et des nucléotides impliqués dans le métabolisme énergétique (ATP). Le calcium est un élément de structuration de la paroi pecto-cellulosique (ponts calcium des pectines), et est donc présent en quantité importante dans le bois. Le soufre joue un rôle essentiel dans la structure secondaire et tertiaire des protéines et enzymes (ponts di-sulfure). Plusieurs éléments métalliques entrent enfin dans la composition de pigments ou de protéines métalliques, tels que le magnésium (pigments chlorophylliens), le fer (cytochromes et protéines fer-soufre), le zinc (enzymes de réplication de l'ADN), le manganèse et le cuivre (enzymes). Plusieurs de ces éléments minéraux (Na, K, Ca, Cl) participent également aux équilibres électro-chimiques intra-cellulaires.

### 3.2.3 Hiérarchisation des ressources selon leur caractère limitant

Il est utile d'essayer d'ordonner et de hiérarchiser l'importance de ces différentes ressources pour la croissance des organismes végétaux.

Une première idée générale est que la productivité des communautés végétales est essentiellement contrainte par les ressources du sol, c'est-à-dire l'eau et les éléments minéraux, le rôle de l'eau pouvant lui-même influencer la disponibilité en minéraux, ainsi que de l'oxygène dissous (Chapin et al. 2002). Cette idée est compatible avec l'analyse de Thomas et Sadras (2001) selon laquelle le système photosynthétique a initialement évolué en milieu aquatique, où les ressources en lumière et en carbone minéral sont restreintes, et les conditions de températures défavorables. Le rayonnement de ce système en milieu aérien se serait alors accompagné d'un excès relatif de ces ressources, devenues non-épuisables, ainsi que de l'azote minéral, et qui expliquerait : 1) d'une part une capacité « pathologique » à fixer du carbone (Thomas 2002) fondée sur un azote largement disponible, et à mettre en œuvre des stratégies évolutives à faible coût (stockage de carbone, dispersion de graines, stratégies de défense contre les herbivores), 2) en parallèle, l'émergence de limitations fortes par l'eau, le phosphore et d'autres éléments minéraux, et l'investissement dans un appareil racinaire permettant l'acquisition de ces ressources. Il faut encore noter l'existence d'un compromis général entre disponibilité en lumière et ressources minérales (Tilman 1988) en milieu terrestre, qui tient au fait que les communautés se développant sur des milieux pauvres ont généralement des niveaux de biomasse faibles qui autorisent une forte pénétration de la lumière, et réciproquement. Ici, la densité de la communauté végétale est un indicateur pouvant servir de support à la formulation de ce compromis.

Une seconde idée générale est que de nombreux éléments traces nécessaires au métabolisme ne sont requis qu'en faibles quantités (notion de micronutriment, parmi lesquels Mn, Cu, B, Zn, Mo) et que leur apport serait le plus souvent satisfait par le flux d'eau absorbé par les racines (Marschner 1985, Chapin et al. 2002). Ainsi les macronutriments (N, P, K, puis Ca, Mg) jouent-ils un rôle premier dans la limitation de la productivité des écosystèmes végétaux. Parmi ces éléments, la limitation fondamentale de la productivité des écosystèmes forestiers boréaux et tempérés par l'azote est un fait établi (Tamm 1991, par contraste avec l'hypothèse de Thomas et Sadras 2001), et vérifié dans des travaux récents concernant les forêts tempérées (Vadeboncoeur 2010). Au niveau global, l'azote et le phosphore apparaissent comme les deux ressources limitantes fondamentales des écosystèmes terrestres (méta-analyse d'Elser et al. 2007), ce qui pourrait résulter du fait que les écosystèmes forestiers tropicaux, qui se développent sur des substrats plus anciens et lessivés, sont quant à eux davantage limités par le phosphore (Chapin et al. 2002).

Une troisième idée générale est que le rôle du phosphore a reçu une attention bien plus modérée que celui de l'azote à ce jour, y compris dans les études empiriques de relations milieu-productivité (une seule étude référencée dans la revue de Bontemps et Bouriaud 2014), malgré des éléments significatifs en faveur de son caractère contraignant (Vitousek et al. 2010), dont deux sont ici détaillés. En premier lieu, le cycle du phosphore est un cycle beaucoup plus « contraint » que le cycle de l'azote, ce qui tient : 1) à l'inexistence d'apports

atmosphériques de phosphore et à une source unique liée à l'altération de la roche-mère, 2) à l'existence d'une seule forme de phosphore minéral disponible (ion phosphate plus ou moins réduit), qui a de plus tendance à former des précipités avec des ions métalliques, ou à être immobilisé dans les argiles, 3) une minéralisation du phosphore organique qui dépend largement de l'activité mycorrhizienne (Chapin et al. 2002), et dont les différentes sources font encore l'objet de recherches (Turner 2008). En second lieu, la disponibilité en azote dans les écosystèmes forestiers a fortement augmenté au cours des dernières décennies, du fait des dépôts atmosphériques azotés résultant de la combustion d'énergies fossiles et de l'utilisation d'engrais (Blake et al. 1999, Hastings et al. 2009), conduisant à un accroissement de la limitation de la productivité par le phosphore (Vitousek et al. 2010) qui commence à être détectée (Braun et al. 2009, Vadeboncoeur 2010, Bontemps et al. 2011, [10]). Pour ces raisons, une attention particulière doit être portée à cet élément.

### 3.2.4 La température : un facteur... et des ressources

La température est un facteur climatique, qui conditionne en premier lieu le niveau d'activité métabolique des organismes (contrôle des cinétiques de réactions, Gillooly et al. 2001), et dont l'effet est classiquement décrit par la loi empirique dite du « Q10 » (activité multipliée par un facteur « Q10 » pour une augmentation des conditions de 10°C), dans des gammes de température conventionnelles. Ce facteur conditionne par extension la période pendant laquelle les organismes végétaux se développent. Les variations saisonnières marquées des climats tempérés et boréaux (où le rayonnement solaire est à la fois à l'origine de variations de lumière et de température) sont ainsi à l'origine de l'existence de phases phénologiques (de feuillaison et croissance, notamment), marquées chez les espèces ligneuses caducifoliées, et décrites par des indicateurs tels que des sommes de degrés-jours. Le contrôle direct de la vitesse d'élongation des organes végétaux par la température a également été mis en évidence (Lewicka and Pietruszka 2010). De façon remarquable, la durée de la saison de végétation est le principal facteur explicatif des différences de productivité primaire existant entre biomes (Chapin et al. 2002). Au niveau global, l'ajustement de la NPP par durée de la saison de végétation ne révèle par ailleurs aucune structuration résiduelle avec la température (Kerkhoff et al. 2005).

La température assure cependant un contrôle tout aussi fondamental sur la disponibilité d'autres ressources de l'environnement (Agren 2008). Elle conditionne par exemple la minéralisation de la matière organique (Portner et al. 2010), et avec elle la disponibilité en éléments minéraux dans les sols (Cassman and Munns 1980), ou encore la disponibilité en eau de l'écosystème, via l'augmentation de la demande évaporative (Castellvi et al. 1996). Ainsi, des expériences conduites dans la toundra montrent-elles que la NPP augmente davantage en réponse à un apport d'azote qu'à un réchauffement expérimental, bien qu'apparaissant initialement très corrélée à la température. De même les températures optimales pour l'assimilation photosynthétique du carbone, typiquement au dessus de 30 à 35°C selon les espèces (Dreyer et al. 2001) sont-elles bien au-delà des températures rencontrées dans des climats où le stress hydrique devient systématique, par exemple Méditerranéen.



Le contexte des changements environnementaux fait de la température un facteur de tout premier plan à considérer dans des modèles prédictifs de productivité végétale. Les effets directs et indirects (interactions facteur – ressources) de la température, mentionnés ci-dessus appellent donc une attention toute particulière pour leur formulation dans les modèles en question, et l'identification de ces effets peut s'avérer délicate.

### 3.2.5 Mesure de la disponibilité des ressources/facteurs du milieu

La mise en relation entre productivité des écosystèmes et ressources/facteurs environnementaux suppose de pouvoir documenter le niveau de disponibilité des ressources, et d'utiliser des indicateurs ou descripteurs appropriés. Cette description doit être la plus explicite possible, ce qui exclut les indicateurs indirects (ou gradients « distaux », Austin 2002) tels que les indicateurs topographiques ou floristiques synthétiques (Cajander 1926). S'agissant de facteurs climatiques, les indicateurs topographiques deviennent par ailleurs inappropriés avec le découplage progressivement induit par les changements climatiques. Concernant les indicateurs floristiques, utiles pour prédire les ressources environnementales à large échelle et donc à faible coût, les échelles de ressources de type Ellenberg ou Landolt ont un caractère implicite (pas d'unité) et sont fondées sur l'expertise, ce qui conduit à les écarter. Les méthodes de bio-indication plus récentes (Gégout et al. 2003, Gégout et al. 2005) permettent cependant d'indiquer des caractéristiques plus explicites du milieu, bien qu'encore assez sommaires (variables synthétiques comme le pH, le rapport C:N, ou l'engorgement).

Les éléments minéraux sont le plus souvent décrits par une concentration dans la solution du sol, issue d'analyses en laboratoire, et qui est assimilée à leur « disponibilité » (Tilman 1988). Le calcul d'une quantité disponible à l'hectare à une profondeur de sol donnée est une alternative. Il est encore important de faire observer que le caractère limitant d'une ressource peut être lié à un niveau faible mais stationnaire de concentration, ou au taux de renouvellement de cette ressource dans le milieu (altération minérale ou minéralisation de matière organique). Cette distinction conduit à identifier des ressources limitantes par leur concentration ou par leur renouvellement (« concentration/replenishment limited »), avec des conséquences potentiellement majeures sur le contrôle de la productivité de l'écosystème (Rastetter and Shaver 1992). En pratique, il peut être difficile d'apprécier le taux de renouvellement d'une ressource minérale (voir à ce sujet Andrianarisoa et al. 2009 au sujet de l'azote minéral). Les discussions relatives au choix d'une méthode appropriée pour l'évaluation du phosphore disponible, considéré comme limité par son renouvellement, en sont une autre illustration (Gégout et Jabiol 2001, Bonneau et al. 2003).

La mesure de la disponibilité en eau dans l'écosystème n'admet pas de méthode privilégiée. Elle peut inclure des mesures et des modélisations de flux (précipitations et évapotranspirations, Lebourgeois et Piedallu 2005, et qui peuvent inclure la composante radiative de l'écosystème), des modélisations de la taille du réservoir souterrain en eau à une profondeur donnée (Piedallu et al. 2011), voire un véritable calcul de bilan d'eau qui fait intervenir les réservoirs et flux d'eau (Piedallu et al. 2013). Les flux latéraux et verticaux, et leur contribution à la disponibilité en eau, restent cependant mal documentés. Certains

travaux considèrent encore simultanément le niveau de disponibilité en eau des sols et le niveau d'humidité atmosphérique (par exemple mesuré par un déficit d'évaporation de l'air ou VPD), tel que c'est le cas dans le modèle de production forestière '3-PG' (Landsberg and Waring 1997, Running et Nemani 1987).

Au cours des décennies récentes, la documentation des facteurs climatiques et nutritifs a bénéficié très significativement du développement des méthodes de spatialisation, des grilles de sondage systématiques des inventaires forestiers nationaux sur lesquelles sont réalisés des relevés écologiques et floristiques (possibilité de bio-indiquer systématiquement des facteurs de l'environnement), et du développement de grandes bases de données écologiques (Bontemps et Bouriaud 2014). A titre d'illustration, on citera en France les spatialisations nationales du climat moyen (AURELHY, Bénichou et Lebreton 1987) et journalier (SAFRAN, Quintana-Ségui et al. 2008), les spatialisations de flux de lumière (Piedallu et al. 2007), de réserve utile (Piedallu et al. 2013), ou de facteurs du sol tels que le pH, le C:N, ou le taux de saturation en bases S:T (Coudin et al. 2006).

Au plan temporel, l'analyse de la productivité forestière repose sur l'analyse de cernes de croissance, et pose une difficulté pratique résidant dans le caractère pluri-annuel (données de type IFN, réseaux d'expériences sylvicoles) ou annuel (analyses de cernes) des accroissements d'arbre, mais jamais en deçà. La mise en relation d'accroissements pluri-annuels avec des facteurs de l'environnement à variation rapide (température et précipitations notamment) conduit à choisir des indicateurs représentatifs de ce type de période (cumuls, moyennes ou quantiles des valeurs annuelles). Les accroissements annuels sont mis en correspondance de descripteurs annuels, saisonniers ou mensuels du climat (Charru et al. 2014, [29]). La disponibilité croissante en données météorologiques journalières permet de s'intéresser à la fréquence et l'intensité d'événements pluvieux ou thermiques. Des travaux ont ainsi montré qu'à niveau de précipitation ou de température annuels donnés, l'utilisation de descripteurs de la fréquence et de l'intensité d'événements permettait d'accroître fortement le pouvoir prédictif de modèles de productivité à résolution annuelle (Porporato et al. 2006).

La documentation du taux de CO<sub>2</sub> ne pose en première analyse pas de difficulté particulière, puisque il s'agit d'un gaz « bien mélangé », et que les mesures conduites en plusieurs points du globe ont permis de confirmer l'homogénéité spatiale de sa concentration troposphérique (CDIAC, Chahine et al. 2005). On est donc fondé à utiliser les séries de référence pour des analyses temporelles de productivité. En deuxième analyse, l'identification par des approches d'observation à grande échelle du caractère limitant du CO<sub>2</sub> atmosphérique est rendue malaisée, puisqu'elle ne peut s'appuyer sur des corrélations spatiales complémentaires, classiques pour l'analyse des effets de l'eau et de la nutrition minérale. Le caractère monotone et positif de son évolution temporelle n'apporte donc aucune preuve formelle de son implication dans des évolutions de productivité, elles-aussi positives, et la question suscite toujours le débat (Huang et al. 2007, Koutavas 2008 et les commentaires associés).

La méta-analyse de Körner et al. (2006) sur les expériences d'enrichissement en CO<sub>2</sub> apporte ici des éléments utiles. Ces auteurs font d'abord observer que la ressource en CO<sub>2</sub> est limitante (« scarce »), puisque la photosynthèse répond toujours positivement à cette



ressource, et que l'enrichissement en CO<sub>2</sub> est utilisé en routine dans les serres horticoles. Ces auteurs identifient en revanche les forêts comme appartenant aux systèmes « en état stable », où les communautés sont denses, la compétition établie, et où les éléments minéraux contrôlent de façon ultime l'évolution du système, par opposition à des communautés « en expansion », où l'espace est disponible, et des communautés « découplées » du milieu où la disponibilité de l'ensemble des ressources est bonne, y compris l'espace. Dans ces dernières, la stimulation de la séquestration de biomasse par le CO<sub>2</sub> peut atteindre un facteur deux ou trois. A l'inverse, le premier type de système – qui n'a fait l'objet que de peu d'expériences à ce jour (expériences FACE) – montre des effets systématiquement modérés et transitoires sur la séquestration de biomasse, mais une stimulation de la biomasse des racines fines qui accredit l'idée d'une limitation ultime par les éléments minéraux, et qui est compatible avec la vision de Thomas et Sadras 2001).

Pour progresser, une première idée pourrait être de tirer parti du gradient de pression atmosphérique lié à l'altitude, et permettant d'isoler des conditions de moindre disponibilité en CO<sub>2</sub> (stratégie à l'origine des travaux de dendrochronologie de Lamarche et al. 1984, très certainement la première publication documentant des changements de productivité forestière). Une analyse théorique de cette situation a ainsi permis de montrer que ce gradient peut conduire à des variations significatives de l'activité photosynthétique, de l'ordre de 5 à 15% (Gale 1972). Une difficulté essentielle réside cependant dans la confusion possible de ce gradient avec des gradients de lumière et de température (Gale 2004), qui appellent donc des analyses plus intégratrices (conditions d'orientation, analyses multi-massifs). S'agissant de l'identification du caractère véritablement limitant de cette ressource pour la productivité de l'écosystème, une seconde stratégie peut consister à isoler des situations géographiques où seule cette ressource aurait connu une variation temporelle (Pinto et al. Soumis [36], dans la Cordillère des Andes chilienne).

Une seconde idée, fondée sur la distinction de trois types de systèmes de Körner et al. (2006), serait d'exploiter l'idée que l'effet potentiel du CO<sub>2</sub> sur la productivité forestière peut dépendre au premier ordre de la densité des communautés, et que plutôt que l'effet direct de sa concentration, c'est son interaction avec des indices de densité des peuplements qui est à rechercher.

### 3.2.6 Un premier bilan

Les éléments précédents indiquent quelques repères fondamentaux : 1) Il est en premier lieu essentiel d'explicitier le rôle de ressources du sol comme l'eau et les macro-éléments minéraux tels que l'azote et le phosphore sur la productivité des écosystèmes forestiers. L'existence ou la faisabilité technique de spatialisations à résolution suffisante de variables climatiques et de facteurs nutritionnels appuient ce constat ; 2) La température est le facteur fondamental dont l'effet doit être explicité. Les interactions avec les ressources dont il peut contrôler la disponibilité sont à rechercher ; 3) La prise en compte de l'effet de micronutriments ou de la toxicité des ressources apparaît plus secondaire (Rubio et al. 2003). Selon les contextes, la recherche d'effet d'éléments toxiques tels que l'aluminium, couramment documenté dans les bases de données environnementales sur les sols

forestiers, est envisageable ; 4) L'effet de la concentration en CO<sub>2</sub> peut être recherché, mais la difficulté d'analyse de gradients de cette concentration ne permet de l'envisager que dans une perspective d'analyses à grande profondeur temporelle et géographique, sans doute supra-nationale à continentale ; 5) Enfin, l'analyse des effets de la lumière suppose de pouvoir combiner des indicateurs de rayonnement incident à des facteurs de structure ou de densité des écosystèmes, et présente nécessairement un caractère indirect.

Certains de ces facteurs sont nécessairement corrélés au sein des écosystèmes forestiers (nutrition minérale et température ou précipitations, Jenny et Leonard 1934, engorgement et oxygène du sol, Coutts et Philipson 1978, eau et température,...), et pas nécessairement séparables. Ces liaisons peuvent ainsi être la cause de confusions de facteurs dans les analyses empiriques pouvant appuyer le développement de modèles de productivité. Face à cette difficulté, une première attitude peut être de séparer leurs effets par l'analyse de grandes bases de données environnementales. Mais on peut aussi accepter ces liaisons comme une base interprétative permanente à l'observation et à la modélisation, avec le bénéfice d'une réduction de la dimension du problème (on en appelle alors à la notion de gradient proximal précédemment évoquée, Austin 2002).

### 3.3 Courbes de réponse

Si la distinction entre la notion de courbe de réponse et articulation de réponses à plusieurs facteurs (3.4) paraît intuitivement commode au plan de la modélisation phénoménologique, il peut exister une relation assez profonde entre ces deux aspects (voir Gleeson et Tilman 1992), qui peut être une difficulté à la formulation et à la stabilité de tels modèles, et sur laquelle nous aurons l'occasion de revenir en plusieurs lieux de cette synthèse. On s'intéresse en premier lieu à des ressources environnementales.

#### 3.3.1 Loi de Liebig ou loi du « facteur limitant »

Au plan historique, la formulation de courbe de réponse la plus ancienne est sans doute celle relative à la loi de Justus von Liebig ou « loi du facteur limitant » (Liebig 1840, agronomie allemande), dont il est par ailleurs vraisemblable qu'elle ait été initialement formulée par Sprengel (1828, cité par van der Ploeg et al. 1999). Liebig est à ce titre considéré comme le fondateur de la théorie de la nutrition minérale des plantes. La loi en question stipule « 1) qu'une culture sera contrainte par la ressource la moins disponible parmi un ensemble de ressources essentielles, 2) que le rendement sera proportionnel à la disponibilité de cette ressource, 3) que le rendement ne pourra être augmenté par l'apport d'une ressource déjà fortement disponible dans le sol ». Ces éléments sont à l'origine de la courbe de Liebig, qualifiée également de « courbe à réponse linéaire et plateau » (« LRP response », Berck and Helfand 1990), représentée sur la **Figure 3** et dont la formulation mathématique est :

$$P = \min (k R, P_{\max})$$

où  $P$  est la productivité d'une culture (par exemple son rendement annuel),  $R$  est la disponibilité d'une ressource du milieu,  $P_{\max}$  est le niveau de rendement maximum, et  $k$  est un paramètre (une efficacité d'utilisation de la ressource).

Ici comme pour l'ensemble des lois présentées par la suite, on peut encore remarquer que différentes paramétrisations de ces lois sont possibles, afin de représenter : 1) des phénomènes de seuil minimum de disponibilité en une ressource en deçà de laquelle la productivité serait nulle (faire intervenir  $(R - R_s)$  au lieu de  $R$ , où  $R_s$  correspond à ce seuil minimum, **Figure 3**), 2) une distinction entre ressource naturellement disponible dans l'écosystème, et ressource apportée par fertilisation (on fait intervenir  $(R + R_f)$  au lieu de  $R$ , où  $R_f$  correspond à l'apport de ressource par fertilisation).

D'emblée, la loi de Liebig est cependant source d'ambiguïté, puisque elle est logiquement invoquée comme loi de l'effet d'une seule ressource sur une production (Berck and Helfand 1990), mais aussi dans un cadre multifactoriel (Grimm et al. 1990), qu'on peut en réalité identifier dans la formulation séminale de Liebig : la formulation courante – et en réalité plus répandue dans la littérature récente – consiste en effet à indiquer « qu'une production répondra linéairement à l'apport de la ressource la plus limitante jusqu'à ce qu'une autre ressource le devienne à son tour ». Dans cette dernière formulation, c'est donc le caractère limitant d'une seconde ressource qui est la cause de l'émergence d'un plateau partiel dans la réponse à la première ressource. Le raisonnement peut être généralisé à  $n$  ressources, jusqu'à ce qu'un plateau intrinsèque de production soit atteint, par exemple lié à une aptitude génétique (Grimm et al. 1987, Nijland et al. 2008). Les travaux de modélisation agronomique donnent donc une généralisation à plusieurs ressources de cette loi, en y faisant intervenir un tel plateau :

$$P = \min (k_1 R_1, k_2 R_2, \dots, P_{\max})$$

Dans ces conditions, la fonction de réponse à chacune des ressources est linéaire, et l'opérateur du « minimum » apparaît alors comme un opérateur d'agrégation de ces différentes fonctions. Dans ce contexte où la loi du minimum correspond d'abord à cet opérateur, on ne s'étonnera pas que certains auteurs en donnent une formulation plus générale encore, relativement aux lois marginales d'effet des ressources (Grimm et al. 1987) :

$$P = \min (f_1 (R_1, p_1), f_2 (R_2, p_2) \dots, P_{\max})$$

où  $f_1, f_2 \dots$  deviennent « des fonctions de réponse d'une forme mathématique quelconque, « compatibles avec la théorie de la production » (même référence), par exemple la loi de Mitscherlich (Paris 1992).

### 3.3.2 Loi de Mitscherlich ou loi des rendements marginaux décroissants

La loi de Mitscherlich est une seconde loi agronomique du genre, formulée au début du XX<sup>e</sup> siècle (Mitscherlich 1909), et connue sous le nom de loi des rendements marginaux

décroissants (« law of diminishing marginal returns »). Cette loi décrit l'effet de la disponibilité d'une ressource sur le rendement par une fonction exponentielle négative, monotone, concave et saturante, dont les formes différentielles et intégrées sont données ci-dessous. Parce qu'elle exprime que la variation relative de l'écart entre  $P$  et  $P_{\max}$  est proportionnelle à la variation absolue de la ressource, elle est également connue sous le nom de « loi de l'activité constante » (Humphrey 1997, Nijland et al. 2008) :

$$dP/dR = a (P_{\max} - P)$$

$$P = P_{\max} (1 - \exp(-a R))$$

$$\ln(1 - P/P_{\max}) = -a R$$

avec  $a$  un paramètre.

Historiquement, cette loi a été testée statistiquement sur un ensemble remarquable de 27.000 expériences agronomiques en Allemagne, pour des facteurs comme l'azote, le phosphore, et le potassium. Les propriétés de son ajustement ont conduit Mitscherlich à indiquer « qu'il existe une loi qui gouverne les effets des facteurs de croissance, et que cette loi est exacte » (van der Paauw 1952). Si les analyses critiques n'ont pas remis en cause sa capacité à décrire les données expérimentales, elles pointent cependant la variabilité du paramètre «  $a$  » avec le type de culture (ce dont on se satisferait volontiers). On pourrait également reprocher son caractère téléonomique à sa formulation différentielle courante, qui indique que l'efficacité productive d'une ressource dépend, non de sa disponibilité, mais de l'écart entre productivité courante et maximale. Il a enfin été suggéré que la loi de Mitscherlich permet de prolonger la loi de von Liebig pour un niveau de ressource qui n'est fondamentalement limitant que pour une parmi plusieurs ressources (Rubio et al. 2003, de Wit 1992), et qui explique que le paramètre « d'activité » ( $a$ ) soit constant. L'hypothèse de Liebscher (1895, voir section 3.4) se situe dans une position intermédiaire.

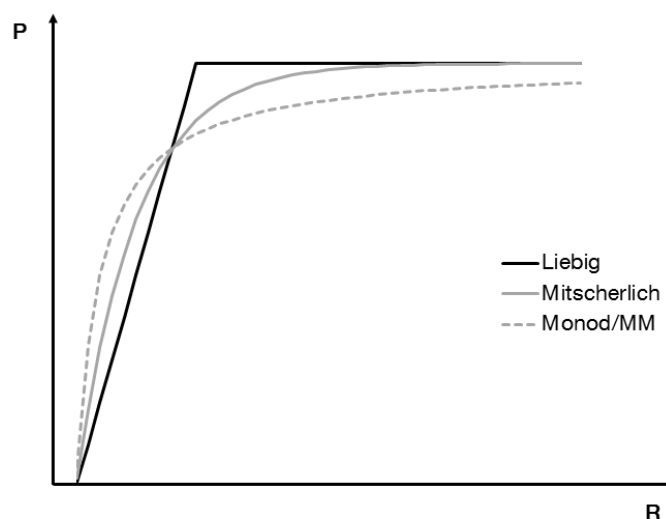


Figure 3. Allure géométrique de quelques lois de production classiques, d'origine agronomique ou cinétique. MM : Michaelis-Menten.

### 3.3.3 Autres lois de production

D'autres lois sont régulièrement utilisées pour modéliser la relation entre production et ressources du milieu, dans les domaines de l'écologie ou de l'agronomie. De façon marquante, elles partagent la même propriété de conduire à des rendements marginaux décroissants. On citera la loi de Cobb-Douglas (ou fonction puissance inférieure à l'unité, Humphrey 1997, Nijland et al. 2008), ou la loi de Michaelis-Menten, encore appelée modèle de Monod (Droop 1973, Tilman 1977) :

$$\text{Cobb-Douglas:} \quad P = a R^b$$

avec  $b < 1$

$$\text{Monod:} \quad P = P_{\max} / (1 + a/R)$$

où  $a$  est la disponibilité en ressource  $R$  qui permet d'atteindre la moitié de la productivité maximale.

Ces lois trouvent une justification théorique plus ou moins marquée. Ainsi la loi de Liebig est-elle comparée à des lois monotones continues de type purement polynomial (Grimm et al. 1987). Au contraire, les lois saturantes sont souvent justifiées par la prévalence de phénomènes de saturation cinétique associés aux réactions métaboliques (par exemple réponse de la photosynthèse à la disponibilité en  $\text{CO}_2$  ou en lumière, Farquhar et al. 1980, Thornley 1998) ou aux processus d'absorption racinaire, qui conduisent à transporter ces lois au niveau de l'individu ou de la population (Droop 1973, Adams et al. 2004).

L'hypothèse de saturation reste plus forte que celle liée à la seule décroissance du rendement marginal. Nous éviterons de statuer sur cette différence, en faisant remarquer ici qu'il est rare que les écosystèmes forestiers, qui se sont historiquement maintenus sur les sols les plus pauvres, sans fertilisation associée, soient saturés en une ressource. Une exception notable est celle de l'hypothèse de saturation des écosystèmes en azote, discutée au paragraphe 2.1. L'hypothèse paraît plus probable pour les ressources en eau (Adams et al. 2004, Watt et al. 2010).

### 3.3.4 Compatibilité de la loi du minimum avec les lois de productions continues

La coexistence de la loi de Liebig (**Figure 3**) avec des lois différentiables en tout point du gradient de ressource – bien qu'elles traduisent pour la plupart un phénomène de saturation – est à l'origine d'un débat de longue date. Dans une approche de comparaison statistique, Grimm et al. (1987) l'ont ainsi relancé en montrant que l'ajustement de la loi de Liebig prise au sens strict conduisait à un ajustement plus approprié que celui de lois continues sur un ensemble de productions agricoles aux Etats-Unis.

Une avancée théorique significative a cependant été permise par l'intégration dans le raisonnement de la notion d'hétérogénéité et de niveau d'organisation dans les systèmes étudiés. Berck and Helfand (1990) ont ainsi montré que ces deux types de lois étaient compatibles, à la condition de postuler la validité « locale » de la loi de Liebig, et d'introduire

de l'hétérogénéité spatiale locale dans le niveau des ressources disponibles pour une population. En postulant alors différents processus aléatoires de distribution de cette hétérogénéité, et en procédant par sommation, ces auteurs ont montré que les lois continues de réponse émergeaient au niveau de la productivité d'une population par unité de surface. Ainsi des distributions aléatoires de type « Pareto », « exponentielle », ou « uniforme » génèrent-elles des lois de réponses agrégées de type « Cobb-Douglas », « Mitscherlich » ou « quadratique », respectivement.

Le processus du calcul révèle encore qu'on obtiendrait un résultat de même nature en supposant une hétérogénéité inter-individuelle dans la paramétrisation de la loi de Liebig, qui aurait par exemple une origine génétique. Ainsi, même avec une validité locale, la loi du facteur limitant n'est pas nécessairement celle qu'on pourrait observer de façon phénoménologique à l'échelle des écosystèmes ou de cultures, à moins qu'elles ne présentent des conditions d'homogénéité particulières (populations clonales, milieu très artificialisé).

Enfin, des essais de modélisation ont montré qu'il était possible de proposer une généralisation mathématique des lois de production, permettant de les intégrer dans un cadre unique (Nijland et al. 2008). On soulignera qu'un cadre de ce type a d'abord une vocation pragmatique d'intégration (voir la démarche similaire de Garcia (2005) pour la notion de courbe de croissance), mais ne permet pas d'expliquer en profondeur les raisons qui conduiraient au choix d'une fonction de réponse plutôt qu'une autre, sachant qu'il peut s'avérer difficile en pratique de décider du choix d'une de ces fonctions – qui ont des propriétés très semblables – par ajustement statistique.

### 3.3.5 Lois de production à optimum : quelle réalité écologique ?

Les lois précédemment évoquées partagent la propriété de la productivité marginale décroissante. Or une autre géométrie couramment invoquée pour des fonctions de réponses environnementales est celle de courbe de réponse à optimum (plus ou moins prononcé, et allant jusqu'à un plateau intermédiaire), que ce soit en physiologie végétale (Marschner 1985), dans les travaux empiriques d'écologie des populations (Austin et al. 1994), ou dans les approches théoriques de la niche écologique (Maguire 1973), c'est-à-dire à des niveaux d'organisation écologiques très différents. On est donc fondé à se poser la question de la signification d'un tel optimum, et à identifier les raisons de cette différence de comportement. Par exemple, cette géométrie dépend-elle de la ressource considérée ?

La notion de loi de réponse à optimum conduit rapidement à celle de « toxicité » d'une ressource, dans des conditions d'excès qui conduiraient à des dysfonctionnements physiologiques (Marschner 1985). Parmi les exemples les plus courants relatifs aux écosystèmes forestiers, on peut ainsi citer l'effet de l'engorgement en eau des sols, ou encore celui de la saturation en azote (Aber et al. 1998). Il semblerait également que des réponses à optimum soient plus courantes pour des oligo-éléments qui jouent un rôle de micronutriment, tels que le fer ou le manganèse (Marschner 1985). Au plan de la modélisation, ces réponses ont fait l'objet de formalisations spécifiques. On citera la

généralisation de la fonction de réponse de Mitscherlich (Mitscherlich 1948, Schneeberger 2009) qui fait intervenir un produit de fonctions exponentielles permettant de rendre compte d'un processus de sur-fertilisation, ou encore la fonction « beta » formulée par Austin et al. (1994), pour faire objection aux courbes à optimum symétriques de la distribution des espèces ajustées par régression logistique (**Figure 4**) :

$$\text{Mitscherlich généralisé:} \quad P = P_{\max} (1 - \exp(-a_1 R)) \exp(-a_2 R)$$

avec  $a_1, a_2 > 0$ , ou :

$$P = P_{\max} (1 - \exp(-a_1 R)) \exp(-a_2 R^2)$$

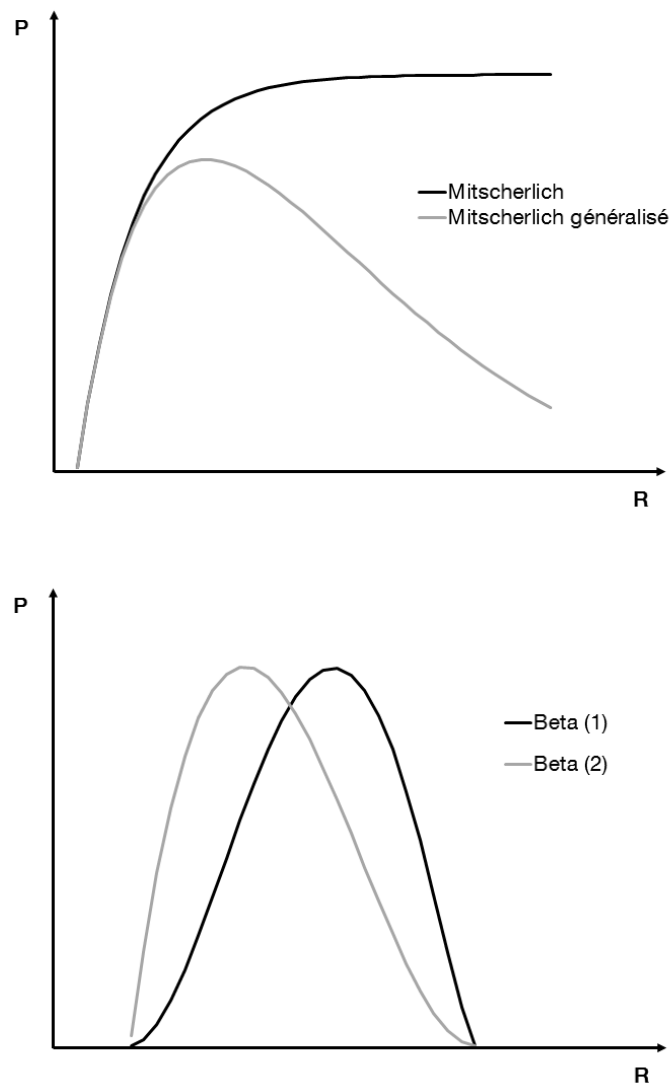
selon les acceptions données par Pretzsch (2009) ou Schneeberger (2009).

Et :

$$\text{Fonction bêta :} \quad P = a (x - x_1)^{b_1} (x_2 - x)^{b_2}$$

avec  $x_1$  et  $x_2$ ,  $b_1$  et  $b_2$  des paramètres.

Un examen plus approfondi nous amène toutefois à mettre en doute l'idée qu'une ressource puisse avoir un effet toxique "direct", et à suggérer, comme c'est le cas avec la loi du minimum, que cette géométrie de réponse puisse en réalité masquer l'effet conjoint d'une seconde ressource. Ainsi ferons-nous observer que dans le cas de l'engorgement hydrique, la cause de dysfonctionnement végétal tient en réalité à la raréfaction parallèle d'une seconde ressource, à savoir l'oxygène présent dans le sol (Coutts and Philipson 1978). De même la notion de saturation azotée tient-elle à la forte labilité des nitrates dans la solution du sol, et au lessivage de l'azote en excès conduisant à un appauvrissement parallèle en cations minéraux, parmi lesquels les cations basiques (Na, Ca, Mg, Ca) qui sont autant de constituants de la "fertilité" des sols. Ces éléments sont remplacés par des cations acides issus du complexe absorbant des sols, ce qui entraîne un processus d'acidification des sols (Aber 1998). Il en va de même pour l'effet à optimum du manganèse sur la croissance. Un excès de ce micronutriment conduit d'abord à un effet inhibiteur sur l'absorption racinaire du magnésium (Marschner 1985). Dans l'ensemble de ces situations, c'est donc la disponibilité d'une seconde ressource qui est réduite par l'augmentation de celle d'une première ressource.



**Figure 4. Allure géométrique de courbes de réponse à optimum.** Haut : loi de production de Mitscherlich généralisée. Bas : fonction bêta de Austin, utilisée en distribution des espèces.

En parallèle, il faut encore constater que les facteurs pour lesquels une toxicité directe est avérée ne sont le plus souvent pas des ressources, au sens de facteurs utiles à – et consommés par – les plantes, mais des facteurs de stress, comme c'est le cas pour l'ozone (notion de stress oxydatif, Ainsworth et al. 2012), ou encore la toxicité aluminique (Göransson et Eldusset 1991). Même dans ce dernier cas, il est intéressant de noter qu'un des mécanismes de la toxicité de l'aluminium est de jouer un rôle de cation compétiteur pour les sites de fixation racinaire ou au sein de la plante, empêchant l'absorption du calcium. Un autre mécanisme est encore d'inhiber l'élongation racinaire, et correspond cette fois à une véritable toxicité de cet élément (Marschner 1985).

Au plan de la modélisation, l'effet de ces facteurs de stress exclusif a fait l'objet de développements beaucoup plus marginaux. Il peut être représenté par un simple effet

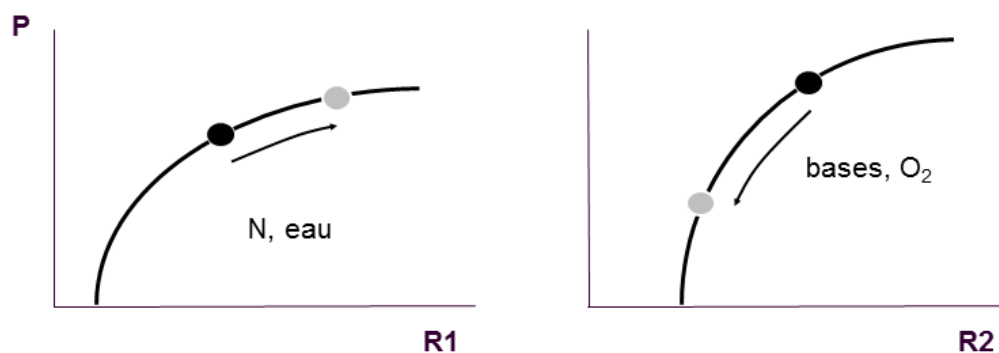


linéaire décroissant sur l'activité photosynthétique (Ollinger et al. 1997 dans le cas de l'ozone), une loi de Liebig inversée relativement au gradient du facteur, ou encore par une loi sigmoïde saturante, elle aussi inversée. Un exemple de loi sigmoïde est fourni par van Genuchten et Gupta (1993) concernant l'effet dépressif de la salinité des sols sur le rendement de cultures (on notera cependant que le chlorure fait aussi partie des oligo-éléments, et que les causes de sa toxicité peuvent être liées, soit à une limitation de l'absorption racinaire des cations, retenus dans la solution saline du sol, soit à une déshydratation et une perte de turgescence des tissus de la plante) :

$$P = P_{\max} / (1 + aT^b)$$

où T est un facteur de stress, et a et b des paramètres (a, b > 0).

Dans la mesure où l'augmentation d'une première ressource peut s'accompagner de la diminution d'une seconde, avec un effet productif marginal de cette dernière qui serait plus marqué que pour la première, par définition en situation d'excès, il est tout à fait possible de rendre compte de ce déclin de productivité par des courbes marginales obéissant à la loi des rendements décroissants (voir **Figure 5** pour l'interprétation proposée). Ainsi, la mise en évidence phénoménologique d'une loi de réponse à optimum pour une ressource donnée pourrait en réalité correspondre à un effet d'interaction entre ressources (et plus exactement une co-variation négative entre elles), et relever davantage du problème de l'articulation de fonctions de réponses simples, que de la formulation de réponses plus complexes.



**Figure 5. Interprétation bi-factorielle d'une courbe de réponse apparente à optimum de la productivité à une ressource.** Dans cette situation, la productivité présente une réponse à optimum à la disponibilité en azote (N) ou en eau, mais avec des réponses fonctionnelles en réalité croissantes et concaves. L'augmentation de chacune de ces ressources cause en réalité la diminution de deux autres ressources (respectivement cations basiques, ou oxygène du sol), avec un effet conjoint dépressif sur la productivité, les premiers facteurs étant dans une région saturante, les seconds dans une région très limitante.

Ces dimensions supplémentaires n'appellent cependant pas nécessairement leur intégration dans un cadre de modélisation : la co-variation entre ces facteurs implique en effet à la fois une difficulté pratique à les séparer dans des approches expérimentales ou d'observation, mais aussi la possibilité d'en rendre compte de façon implicite et pragmatique par une courbe à optimum au facteur dont l'excès génère un appauvrissement d'autres ressources, tout en gardant ce type d'interprétation à l'esprit. Il faut également rappeler que les écosystèmes forestiers restent situés dans des conditions de milieu pauvres où l'essentiel des ressources sont limitantes, ce qui peut rendre cette configuration anecdotique. Rubio et al. (2003) font ainsi observer que l'ordre de grandeur dans les concentrations de ressources qui conduisent à passer d'une situation de limitation à une situation de toxicité varie typiquement de 1 à 4. De ce point de vue, les situations les plus évidentes restent à notre sens celles de l'engorgement hydrique ou de la saturation en azote des sols.

### 3.3.6 Lois de réponse au facteur température

#### *Lois cinétiques et constats empiriques*

Comme indiqué à la section 3.2.4, et sans trop anticiper sur la section 3.4, la température peut influencer directement la cinétique d'assimilation du carbone et le rythme de croissance des organismes végétaux, mais aussi modifier indirectement le renouvellement ou la raréfaction d'autres ressources environnementales nécessaires à leur croissance (par exemples minérales, Portner et al. 2010), de même que les cinétiques de leur absorption.

Les effets de la température sont donc multiples, tout en reposant assez largement sur des phénomènes de cinétique qui amènent à des généralisations successives au niveau de l'organisme, de l'écosystème ou des biomes (Gillooly et al. 2001, Kerkhoff et al. 2005). Ainsi, la loi d'action de la température sur la productivité ou d'autres processus peut-elle être représentée à un instant donné par des formes mathématiques monotones croissantes issues de la cinétique chimique (**Figure 6**), de type « Van't Hoff » (loi exponentielle de la température ou loi du « Q10 »), « Arrhénius » ou « Boltzmann » (loi exponentielle d'un inverse négatif de la température, Gillooly et al. 2001, Portner et al. 2010), ou plus récemment « Lloyd-Taylor » (Lloyd et Taylor 1994), pour exprimer la décroissance de l'énergie d'activation de la loi d'Arrhénius avec la température, et qui traduit une réponse monotone convexe puis concave), et qui interviennent multiplicativement sur les processus :

Van't Hoff ou « Q10 » (avec  $k = Q_{10}$ ) :  $f(T) = k^{(T-T_0)/10}$

Arrhénius ou Boltzmann :  $f(T) = \exp(-k(1/T - 1/T_0))$

Lloyd-Taylor :  $f(T) = \exp(k(1/(T_0 - T_c) - 1/(T - T_c)))$

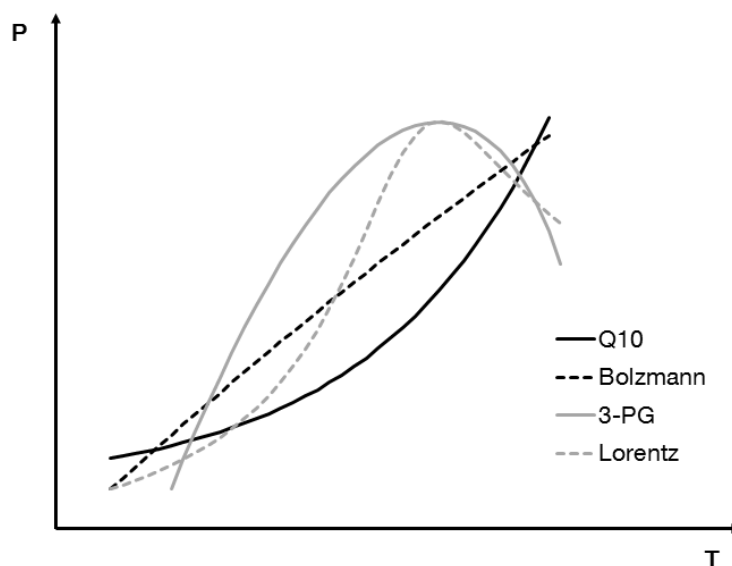
avec  $T_c$  une température critique, et  $T_0$  une température de référence.

Cependant, l'idée que l'effet de la température se traduise par une réponse à optimum apparaît beaucoup plus convaincante que pour l'effet des ressources de l'environnement (voir 3.3.5) :

- 3) A l'échelle des processus photosynthétiques, de formes de réponse à optimum sont ainsi utilisées pour traduire le processus de désactivation de la Rubisco, enzyme responsable de l'assimilation du carbone, avec l'augmentation de la température, et qui reposent sur des modifications de la loi d'Arrhénius (Dreyer et al. 2001, Medlyn et al. 2002) ;
- 4) A l'échelle de la croissance d'organes végétaux, des travaux de biophysique de croissance visant à intégrer sa réponse à la température ont montré qu'une loi de réponse de type « fonction de Lorentz », fondée sur une analogie avec un oscillateur harmonique, permettait d'ajuster des phénomènes d'élongation à optimum, par exemple chez le maïs (Lewicka et Pietruszka 2006, 2010, Pietruszka et al. 2007). Cette fonction est donnée par :

$$f(T) = k T / \sqrt{a + (T - T_c)^2}$$

où  $T_c$  est la température critique ou température de l'optimum ;



**Figure 6. Allure géométrique de courbes de réponse classiques au facteur température.** Q10 : loi du « Q10 » ou loi exponentielle, Boltzmann ou « loi d'Arrhénius », 3-PG : puissance d'une parabole concave utilisée dans le modèle de productivité '3-PG' (Sands et Landsberg 1997), fonction de Lorentz.

- 5) A l'échelle de la croissance des organismes (arbre), Way et Oren (2010) ont conduit une méta-analyse de la réponse de traits de croissance et de traits physiologiques d'espèces arborées de différents contextes climatiques à une augmentation de la température ambiante (construction de réponses synthétiques). Ces analyses empiriques montrent que la croissance en masse des espèces feuillues et résineuses, ainsi que la croissance en hauteur des espèces résineuses, présentent une réponse à optimum à un réchauffement (avec un optimum entre 5 et 10°C de réchauffement, réponse de type quadratique). A l'inverse, la croissance en hauteur des espèces feuillues et la croissance diamétrique de l'ensemble des espèces répondent respectivement de façon croissante convexe (exponentielle) ou linéaire. C'est à ce même niveau de l'organisme que Loehle (2009) postule une réponse à optimum pour interpréter le phénomène de divergence (voir 2.2) ;
- 6) Dans le modèle de productivité forestière '3-PG' (biomasse à l'hectare), c'est encore une fonction à optimum qui a été introduite pour rendre compte de l'effet des températures mensuelles sur la productivité d'espèces de pins, d'épicéas et d'eucalyptus en plusieurs endroits du globe (Sands et Landsberg 2002, Coops et al. 2010). La fonction utilisée (et qui semble d'ailleurs trop contingente dans la formulation du terme exposant), est la transformation puissance (<1) d'une parabole concave):

$$f(T) = (T - T_n) / (T_{opt} - T_n) \cdot \{(T_x - T) / T_x - T_{opt}\}^{(T_x - T_{opt}) / (T_{opt} - T_n)}$$

où  $T_n$ ,  $T_{opt}$  et  $T_x$  sont respectivement les températures minimales, optimales et maximales du domaine de définition de la productivité (**Figure 6**).

S'agissant des ressources de l'environnement dont la disponibilité peut dépendre de la température, on mentionnera encore: 1) l'utilisation de fonctions à optimum à la température pour décrire la minéralisation de la matière organique des sols (Portner et al. 2010) ; 2) l'existence d'une relation croissante, linéaire ou faiblement concave de l'évapotranspiration avec la température, selon les formules d'estimation couramment utilisées (voir Lebourgeois et Piedallu 2005).

### *Intégration sur la saison de végétation*

Les lois ou patrons de réponse à la température précédemment évoqués traduisent son effet « instantané » sur les processus d'assimilation, ou sur le développement ou la croissance des organismes. Or l'analyse de la production agricole ou forestière amène à privilégier des échelles temporelles pluri-mensuelle à annuelle (agriculture), voire inter-annuelle (sylviculture), pour la formulation de ces effets.

Dans ce contexte, une approche empirique classique consiste à quantifier l'effet intégré de la température sur un cycle d'activité ou de production végétale, et plus précisément sur l'occurrence des événements phénologiques ou sur le développement/la croissance. Cette approche repose sur l'appréciation de quantité de chaleur influant sur ces processus,

mesurée par des sommes de degrés-jours (McMaster et Wilhelm 1997). Dans le domaine forestier, elles sont utilisées pour prédire l'occurrence d'événements phénologiques (Chuine 2000) ou la croissance annuelle (Rickebusch et al. 2007).

Au plan de la modélisation, ces deux situations sont cependant très distinctes (événement bref versus processus de croissance continu). Dans la seconde situation, et en postulant qu'il existe une loi de réponse de la croissance à la température (voir ci-dessus), son effet intégré sur une période de développement est alors :

$$\int_t f(T(t))dt, \text{ à comparer à la somme de degrés-jours : } \int T(t)dt$$

Il faut ici remarquer que la course intra-annuelle des températures sur la saison de végétation,  $T(t)$ , avec un profil en cloche dans les climats tempérés et boréaux, ainsi que la position de ces variations dans l'intervalle de définition de  $f(T)$  vont conditionner l'effet intégré des températures tout autant que la forme de la fonction  $f$  elle-même. Dans cette perspective, le débat sur l'existence d'une réponse à optimum de la productivité aux températures peut devenir plus secondaire. Plus précisément, la possibilité d'atteindre  $f$  par l'observation va très largement dépendre de la résolution temporelle des analyses, et de l'étendue des gradients climatiques considérés.

Parce que le caractère saisonnier du climat conduit également à des variations de disponibilité des ressources hydriques ou nutritionnelles, l'analyse vaut très largement pour l'ensemble des ressources considérées, et nous y reviendrons au paragraphe 3.5.2.

### 3.4 Effet conjoint de ressources et facteurs

La question de la nature de l'effet conjoint de ressources sur la productivité des écosystèmes et la croissance des organismes est un des débats les plus fondamentaux qui ait marqué – et marque encore – la littérature écologique et agronomique (Chapin et al. 1987, Berck et al. 1998, Rubio et al. 2003), et qui a connu un renouveau avec l'école d'analyse « stoechiométrique » (relative aux interactions résultant de la composition chimique des organismes et de la disponibilité des ressources du milieu). Cette question générale est bien identifiée dans la revue de Grierson et al. (2011: "One hundred important questions facing plant science research"): « how do plants integrate multiple environmental signals and respond? », "what is the theoretical limit of productivity and what are the major factors preventing this being realized?"

Ce débat oppose plus particulièrement deux hypothèses : 1) l'hypothèse du facteur limitant ou « loi du minimum » (hypothèse de Liebig, « LH » en anglais), qui est la plus ancienne, qui stipule que la productivité sera limitée par la ressource la moins disponible dans le milieu, et pose le caractère essentiel des ressources, 2) l'hypothèse de co-limitation ou de limitation multiple (en anglais : multiple limitation hypothesis ou « MLH »), qui suggère que la productivité peut être simultanément contrainte par plusieurs ressources, pouvant mais pas

nécessairement avoir un caractère synergique (Chapin et al. 1987), et qui tend à s'imposer comme paradigme. Il faut cependant mentionner que l'idée de co-limitation est déjà présente dans la « loi de l'optimum », formulée par Liebscher (1895) à la suite des travaux de Liebig, et qui stipule que : « la plante utilisera le facteur de production le plus limitant de façon d'autant plus efficace que les autres facteurs de production sont à leur niveau optimum » (de Wit, 1992, Kho, 2000, Nijland et al. 2008), ce qui revient à expliciter une « activité » non constante dans la loi de Mitscherlich.

La notion de limitation multiple revêt elle-même des acceptions et des formulations différentes – y compris au plan de la terminologie – qui ont été analysées par plusieurs auteurs (Tilman 1988, O'Neill et al. 1989, Saito et Goepfert 2008, Algeier et al. 2011, Harpole et al. 2011).

### 3.4.1 Modes d'effet conjoint de ressources

Une approche synthétique de la question est fournie par Tilman, qui a formulé les différents modes ou idéo-types d'effets conjoints de ressources et leurs variantes (Tilman 1988), dans l'optique générale de comprendre la co-existence ou l'exclusion des espèces telle que structurée par la compétition pour les ressources du milieu. L'approche est graphique, et se fonde sur deux ressources (R1 et R2), mais se généralise aisément. Le raisonnement s'appuie sur la notion d'isocline de croissance dans l'espace des ressources environnementales, et en particulier sur l'isocline de survie (croissance nulle, une fois déduite des termes de mortalité/prélèvement). La forme des isoclines est déterminée par le mode d'action conjointe des ressources, tandis que l'étagement des isoclines (on peut parler de « famille d'isoclines ») est déterminé par les lois de réponses marginales de la productivité à ces ressources. Tilman ne développe en revanche pas la formalisation mathématique de ces effets conjoints ni des lois de réponses marginales, et nous essayons de les préciser ou illustrer dans la suite.

Les paires de ressources sont distinguées suivant des types fondamentaux relatifs à leur caractère « parfaitement essentiel », « complémentaire » (ou encore « synergique » ou « interactif »), « parfaitement substituable », ou « antagoniste ». Ces modes d'action sont présentés à la **Figure 7** :

- 1- les **ressources parfaitement essentielles** (« perfectly essential ») génèrent une isocline en « L ». Elles sont telles que la productivité ne répond qu'à une ressource à la fois. Quand R1 est limitant, le fait d'augmenter R2 maintient la productivité sur la même isocline, et réciproquement. Il s'agit typiquement de la loi du minimum (LH), et on peut écrire :

$$P = \min (f_1 (R1), f_2 (R2), P_{\max})$$

où  $f_1$  et  $f_2$  ne sont pas nécessairement des lois de réponse linéaires (voir 3.3.1).

Mis à part cette forme (et avec la notion de ressources « commutatives », ou « loi du maximum », non présentée ici car elle correspond davantage à des modes de prédation animale), les autres modes d'action correspondent à des phénomènes de co-limitation, c'est à dire où la productivité augmente en réponse à une augmentation de n'importe quelle ressource (voir aussi Saito et Goepfert 2008).

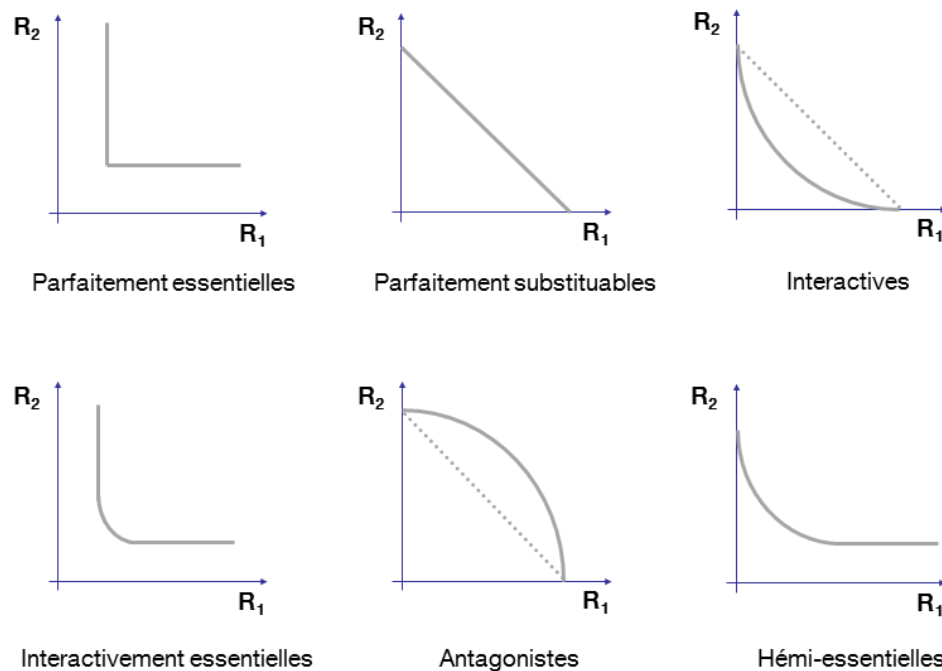


Figure 7. Isoclines de croissance caractéristiques, dans un plan environnemental à deux ressources  $R_1$  et  $R_2$ , des modes d'action conjoints idéaux de paires de ressources (Tilman 1988).

- 2- les **ressources parfaitement substituables** (« perfectly substitutable ») génèrent une isocline linéaire décroissante qui intersecte les axes des deux ressources. La productivité peut donc se maintenir à un niveau nul d'une ressource si l'autre est suffisamment disponible. Une décroissance linéaire de  $R_2$  peut toujours être compensée par une augmentation proportionnelle de  $R_1$ . On peut donc écrire :

$$R_2 = a - b R_1$$

Ce qui conduit à :

$$P = a_0 + a_1 R_1 + a_2 R_2$$

Cette formulation correspond au cadre très classique des modèles additifs (qui peut encore se généraliser en faisant intervenir des fonctions de réponse croissantes

$f_1(R1)$  et  $f_2(R2)$  mais l'isocline n'a dans ce cas plus de forme linéaire), universellement répandu dans les études d'autoécologie des espèces forestières (Bontemps et Bouriaud 2014), malgré le caractère évidemment peu plausible de ce mode d'action. Il faut donc réaffirmer ici que ces études empiriques ont un objectif premier de « screening » d'effets environnementaux, mais ne peuvent en aucun cas prétendre à quelque vocation prédictive.

- 3- les **ressources complémentaires** (« interactive », synergiques, ou interactives) génèrent des isoclines convexes décroissantes qui intersectent les axes des deux ressources. Elles présentent donc la même propriété de substituabilité (notamment lorsque l'une est absente). Par comparaison à la situation précédente, une même isocline est cependant atteinte à des niveaux inférieurs des deux ressources. En effet, dans le domaine où R1 est moins disponible, une forte décroissance de R2 peut être compensée par une petite augmentation de R1, et réciproquement. Une formulation mathématique possible correspondant à cette géométrie peut être donnée par :

$$R2 = a - b R1 - c R1 R2$$

où le terme  $R1 R2$  s'annule si  $R1 = 0$  ou  $R2 = 0$ . Cette forme conduit à :

$$P = a_0 + a_1 R1 + a_2 R2 + a_3 R1 R2$$

Il s'agit de la formulation classique d'un modèle additif avec interaction multiplicative (avec  $a_3 > 0$ ). La substitution est obtenue avec l'opérateur d'addition.

- 4- les **ressources essentielles interactives** sont une forme théorique intermédiaire entre le mode d'action de ressources interactives et essentielles. L'isocline de croissance présente une forme asymptotique en « L » arrondie à son angle. Selon le niveau de disponibilité réel des ressources, cette forme peut être assimilée à celle de ressources interactives (lorsque R1 et R2 sont faiblement disponibles, mais jamais nulles) ou de ressources essentielles (lorsque la productivité ne répond plus à une ressource en large excès). Mais même pour des disponibilités élevées d'une ressource, il n'est plus possible de compenser l'absence d'une autre ressource. Une forme mathématique immédiate compatible avec la géométrie de cette isocline est une forme d'hyperbole rectangulaire, par exemple :

$$(R2 - R2_0) = a / (R1 - R1_0)$$

Soit :

$$P = a_0 (R1 - R1_0) (R2 - R2_0)$$



L'opérateur multiplicatif exprime la loi d'action conjointe des ressources, et les constantes  $R1_0$  et  $R2_0$  définissent les niveaux minimum de R1 et R2 nécessaires à la survie. De ce point de vue, on peut les interpréter comme des termes de « maintenance ».

L'effet linéaire des ressources n'est pas spécialement plausible (voir section 3.3), et on peut à nouveau généraliser cette formulation en écrivant :

$$P = P_0 f_1(R1 - R1_0) f_2(R2 - R2_0)$$

avec  $f_1$  et  $f_2$  des fonctions croissantes concaves.

Cette loi d'action conjointe appelle plusieurs commentaires :

\* Pour Tilman (1988), les ressources nécessaires aux organismes végétaux ont fondamentalement un caractère essentiel. Toutefois, dès qu'on postule et explicite la possibilité d'un compromis d'allocation pour l'acquisition de ressources (plasticité morphologique), et que l'on optimise ce compromis pour la croissance, l'isocline de croissance correspondant à des ressources essentielles présente un angle arrondi (Rapport 1971). Comme exemple de ce type de compromis, une plus grande disponibilité en lumière peut permettre un investissement supérieur dans l'appareil souterrain pour l'acquisition de ressources minérales (Chapin et al. 1987). L'idée qu'une plus grande disponibilité en azote soit investie dans la Rubisco pour une fixation supérieure de carbone est un exemple de plasticité physiologique. La notion de ressources essentielles interactives est donc présente comme fondamentale.

\* Cette forme d'action conjointe conduit à ne pas trancher de façon catégorique le débat opposant les notions de limitation unique ou multiple, et suggère plus précisément que c'est l'état de disponibilité des ressources R1 et R2 qui conditionne un comportement proche de l'une ou l'autre de ces limitations.

\* Sans que le rapprochement ait été fait, cette formulation multiplicative est encore à la base des modèles fondés sur la notion d'efficience. Elle est centrale dans le modèle de productivité forestière '3-PG' (Landsberg et Waring 1997) fondé sur des principes physiologiques (avec l'exception que l'effet conjoint de l'eau du sol et de l'eau atmosphérique obéit à une loi du minimum, conduisant à un opérateur emboîté).

- 5- les **ressources antagonistes** correspondent à des ressources substituables dont la consommation simultanée induit un niveau de productivité inférieur à celui qui serait attendu sous l'hypothèse de ressources parfaitement substituables. L'isocline correspondante intersecte les deux axes de ressources, et est en symétrie de l'isocline de ressources complémentaires, relativement à l'isocline des ressources parfaitement substituables. Au plan de l'interprétation, cette situation peut correspondre à une toxicité résultant de l'absorption conjointe de ces deux ressources, ou à la génération d'un effort d'acquisition supplémentaire relativement

à la somme des efforts marginaux d'acquisition. Cela peut être par exemple le cas pour des cations en compétition (situation symétrique) pour les sites d'absorption racinaire (Collender 1941), ou pour des ressources dont l'une peut avoir un effet dépressif sur l'autre (situation asymétrique). C'est typiquement dans ce dernier cadre que se place l'effet dépressif de la teneur en eau et en oxygène des sols, ou du phénomène de saturation azotée. Par symétrie aux ressources complémentaires, un exemple de formulation de l'effet conjoint de ce type de ressources (effet antagoniste mutuel) peut être donné par :

$$P = a_0 + a_1 R_1 + a_2 R_2 - a_3 R_1 R_2$$

avec  $a_3 > 0$ .

Dans un contexte asymétrique (R1 ayant un effet dépressif sur R2), on peut encore et par exemple écrire :

$$P = a_0 + a_1 R_1 + a_2 (R_2 - f(R_1))$$

$$P = a_0 + a_1 R_1 - a_2 f(R_1) + a_2 R_2$$

avec  $f$  croissante positive et typiquement d'un ordre de grandeur inférieur à celui de R1 ou R2.

Le niveau  $R_2' = R_2 + f(R_1)$  peut s'interpréter comme la disponibilité de R2 nécessaire pour maintenir le niveau de croissance. Le lieu de l'isocline (concave) est alors donné par :

$$R_2 = a_0' - a_1' R_1 + a_2' f(R_1)$$

En termes d'intensité, Allgeier et al. (2011) distinguent encore deux types d'antagonismes: 1) la « co-limitation antagoniste » où une addition des deux ressources produit un effet inférieur à la somme de leurs effets marginaux, mais qui reste supérieur à chacune de ces deux effets (situations où l'isocline est concave), 2) l'antagonisme absolu, où l'effet conjoint reste inférieur à la somme des effets marginaux, et est de plus inférieur au plus fort des effets marginaux (ce dernier cas nous paraît toutefois impossible à atteindre si les fonctions de production associées à R1 et R2 sont monotones croissantes<sup>2</sup>).

Enfin, il ne faut pas confondre cette notion d'antagonisme avec celle de facteur de toxicité (section 3.3.5). Dans la situation où interviennent une ressource à effet positif (R2) et une toxine à effet négatif (R1), l'isocline de croissance est une trajectoire croissante dans le plan des ressources (R1, R2).

---

<sup>2</sup> Nous remercions Félix Hartmann d'avoir porté cette implication à notre attention.

L'ensemble des modes d'action conjoints mentionnés conduit à des isoclines non fermées. La notion d'isocline fermée, qui correspond à une combinaison de lois de réponse à optimum, est pourtant très répandue dans les théories et analyses statistiques de la niche écologique des espèces (Maguire 1973, voir aussi 3.3.3). Cependant, Tilman (1988) montre que la compétition des espèces pour les ressources, fondée sur des isoclines de croissance non fermées – et des réponses croissantes monotones aux ressources – peut conduire à des patrons d'abondance en biomasse à optimum sur des gradients de ressources vérifiant le principe d'exclusion (Tilman 1980). D'une certaine façon, Tilman ne croit donc pas à l'existence de réponses du développement des espèces aux ressources qui soient intrinsèquement à optimum, mais bien que ces patrons sont d'abord le produit de la compétition entre espèces (différence entre niche fondamentale et réalisée). A l'inverse, Maguire (1973) précise encore que des niveaux de ressources inhibiteurs ou létaux peuvent ne pas être observés dans les conditions réelles des écosystèmes, en accord avec le constat de Rubio et al. (2003). En revanche, et en accord avec les éléments présentés sur les lois de réponse à la température, des isoclines fermées ou en U peuvent être plus couramment observées avec la température (Chala 1990).

### 3.4.2 Arguments empiriques et biologiques en faveur de la co-limitation

#### *Arguments empiriques*

Plusieurs méta-analyses récentes se sont intéressées à la recherche des formes de co-limitation de la productivité primaire dans des écosystèmes de différents types à un niveau global. Ces études concernent de façon privilégiée les ressources minérales en azote et phosphore, et parfois d'autres éléments. En revanche, l'étude de co-limitations entre par exemple azote et carbone, ou entre azote et eau, sont très fragmentaires.

Une première étude globale est celle de Elser et al. (2007) sur des écosystèmes terrestres, marins, et d'eau douce. Une conclusion est qu'on observe très généralement une co-limitation par N et P, et non une limitation unique. Dans le cas des écosystèmes terrestres, une réponse moyenne de type additif est mise en évidence. Cependant, une analyse de second niveau montre qu'au sein de ce compartiment, la toundra et les prairies révèlent une co-limitation synergique, tandis que la forêt et la brousse révèlent une co-limitation faiblement antagoniste. L'étude de Allgeier et al. (2011), moins précise, identifie une forme de co-limitation antagoniste par N et P dans les écosystèmes terrestres (tous biomes confondus), et une forme synergique dans les écosystèmes tempérés (tous milieux confondus). Cette étude a cependant le mérite de mettre en évidence la variabilité considérable de la distribution statistique des formes de co-limitation. Dans une ré-analyse des données de Elser et al. (2007), Harpole et al. (2011) identifient une co-limitation par N et P dans un peu moins de 50% des cas (une limitation unique ou une absence de réponse dans le reste des cas), dont 20% révélant une co-limitation de type synergique. Une étude portant exclusivement sur les forêts feuillues d'Amérique du Nord (Vadeboncoeur 2010) révèle une co-limitation systématique par N, P et Ca de leur productivité, avec une réponse cependant supérieure à la disponibilité en azote. Aucune synergie d'action entre N, P et Ca

n'y est en revanche identifiée. Si une co-limitation par N et P semble souvent observée, Vitousek et al. (2010) et Craine et Jackson (2010) argumentent cependant l'idée selon laquelle une faible disponibilité en phosphore peut contraindre l'acquisition de l'azote.

Bien qu'elle porte sur une espèce non ligneuse (la lentille d'eau), l'étude de Rubio et al. (2003) mérite encore d'être mentionnée. Cette étude portant sur N, P, K et Mg visait à identifier des réponses de type MLH ou LH pour ces différents minéraux. En dépit du fait que certaines expériences ne correspondent à aucun de ces deux types de limitation, certains constats marqués ressortent : 1) une réponse à N est observée quels que soient les niveaux de K et Mg (co-limitation), mais le niveau de P limite la réponse à N de façon stricte (LH), 2) c'est aussi le cas de la réponse à Mg (K et N), quoiqu'un peu moins généralement, 3) la réponse à P selon le niveau des autres minéraux présente un comportement indéterminé. Ces résultats amènent les auteurs à conclure que le type de limitation dépend fortement des ressources considérées, et qu'à ce titre un organisme ne peut être simplement classé à réponse LH ou MLH (voir aussi Zhang et al. 2007). De plus, certains éléments révèlent un statut prioritaire d'acquisition pour la plante en ce qu'ils génèrent toujours une réponse (N, puis Mg). Le caractère limitant du phosphore pour la réponse à d'autres éléments (N, Mg et K) souligne son rôle fondamental pour les organismes végétaux. Les auteurs concluent encore quant à la « **difficulté d'articuler des modèles généraux et simplifiés pour prédire la réponse des plantes à des stress nutritifs, puisqu'aucun modèle simple ne peut rendre compte des observations** ».

Nous ajoutons pour notre part qu'une asymétrie de réponse à deux ressources (dont une seule serait essentielle), est encore prévue dans la typologie de Tilman (notion de ressources hémi-essentiels, **Figure 7**), et peut être formalisée par des opérateurs d'agrégation emboîtés. Ainsi, les faits observés en 1) et 2) peuvent se résumer par une forme du type suivant :

$$P = \min (f_P (P), f_N (N) + f_{Mg} (Mg) + f_K (K))$$

### *Arguments biologiques et théoriques*

L'idée de co-limitation a été popularisée par l'école américaine d'écologie physiologique (Chapin et al. 2002), dont la vision consiste à incorporer des processus physiologiques majeurs dans les raisonnements sur la structure et la dynamique des écosystèmes.

Une idée maîtresse est que les organismes végétaux supérieurs disposent de mécanismes ou de régulations (plasticité) leur permettant de développer un fonctionnement « homéostatique » vis-à-vis des ressources essentielles, et de développer des mécanismes de compensation des déséquilibres de disponibilité des ressources dans le milieu (Chapin et al. 1987). Un idéal théorique est celui d'une capacité d'optimisation parfaite de la structure et du fonctionnement de l'organisme, de sorte qu'il soit également limité par l'ensemble des ressources. Les stratégies permettant de tendre à cette homéostasie sont les suivantes :

- des stratégies d'allocation morphologique relatives à l'appareil racinaire, aérien, ou foliaire. Par exemple, si la lumière est abondante mais les nutriments limitants, le développement racinaire peut être une priorité l'allocation. Si l'eau est cette fois limitante, une réduction d'investissement dans l'appareil foliaire, voire une abscission foliaire, peut être observée. La revue de Poorter et Nagel (2000) précise toutefois que les changements d'allocation sont plus sensibles pour des ressources minérales que pour l'eau, la lumière ou le CO<sub>2</sub>.
- des mécanismes de régulation physiologique. Par exemple, si l'eau est limitante simultanément à la lumière, la fermeture stomatique peut constituer un mécanisme privilégié. A allocation racinaire identique, une absorption différentielle de cations peut être pilotée par une expression différentielle des transporteurs d'ions spécifiques, Chapin et al. 2002). Des phénomènes de sur-consommation et de mise en réserve de ressources minérales de disponibilité variable dans le temps mais non limitantes à un instant donné (« luxury consumption »), ou de recyclage interne, peuvent encore contribuer à une mise en équilibre des limitations.

Ce type de stratégie a pu conduire à des formalisations fondées sur une analogie d'optimisation économique (Bloom et al. 1985) reposant sur un petit nombre de principes adaptatifs (i- acquérir les ressources quand elles sont disponibles et les stocker, ii- limiter la croissance d'un organe quand le coût de maintenance est supérieur au gain, iii- équilibrer les limitations par les ressources par l'acclimatation physiologique et morphologique, iv- substituer les ressources autant que possible).

Ces principes d'acclimatation sont à mettre en correspondance avec la théorie de l'acquisition optimale des ressources (« optimal foraging », Rapport 1971, Tilman 1988) mentionnée plus avant. Ils forment également une critique manifeste à la loi du minimum. Sur un plan évolutif, c'est ce que Gorban et al. (2011) qualifient de « paradoxe de la loi du minimum », qui ne forme pas une stratégie stable, l'invention d'une plasticité capable de réduire la limitation associée à une ressource étant immédiatement bénéfique aux espèces. Dans l'analogie de Bloom et al. (1985) et l'analyse de Gorban et al. (2011), on voit apparaître la notion de « monnaie universelle » ou de « ressource d'adaptation universelle », interne à l'organisme, et qui serait investie dans cette plasticité. Le carbone est parfois désigné comme étant une telle ressource (Bloom et al. 1985). Par exemple si la ressource R<sub>i</sub> est limitante, cette ressource d'adaptation r est investie de façon à ce que la réponse à R<sub>i</sub> soit :

$$f(R_i + a_i r)$$

A ces stratégies, s'ajoutent d'autres phénomènes qui conduisent à la co-limitation (Chapin et al. 2002):

- la variation saisonnière des ressources, essentielle dans certains climats (lumière, eau, ressources minérales) peut conduire à des limitations qui diffèrent au cours du temps. L'analyse intégrée de la productivité annuelle, voire inter-annuelle, conduit alors à identifier la signature de limitations conjointes,

- dans des communautés multi-spécifiques, différentes ressources peuvent limiter différentes espèces de sorte que la productivité de l'écosystème révèle des co-limitations.

Ce dernier aspect nous paraît devoir être étendu à un niveau intra-spécifique. L'existence d'une variabilité génétique entre individus induit que la réponse « moyenne » de la productivité d'une population aux ressources du milieu est aussi la somme des réponses des individus et des populations à ces ressources (Maguire 1973, Bloom et al. 1985). Il faut donc garder à l'esprit que les réponses de productivité aux ressources du milieu, lorsqu'elles sont observées ou modélisées de façon synchronique, incorporent les phénomènes d'adaptation locale aux conditions de milieu, et n'ont pas nécessairement de valeur diachronique ou prédictive (par exemple Way et Oren 2010 pour la réponse à la température).

### *Quelques conséquences de modélisation*

Au plan de la modélisation, ce paradigme de plasticité/acclimatation forme un défi majeur, car il suggère un risque de dénaturation de complexité du fonctionnement des organismes dans la formulation de modèles simples qui tenteraient d'explicitement la dépendance aux ressources de la productivité de communautés végétales (Legay 1997, Rubio et al. 2003).

Une première conséquence directe porte sur les indicateurs de croissance à considérer. Ainsi, la productivité en volume ou biomasse à l'hectare d'un peuplement forestier sera sans doute bien moins dépendante de ces phénomènes de plasticité morphologique que des indicateurs associés à la croissance en hauteur ou en diamètre des individus (Trouvé et al. 2015 [33]). La description du compartiment racinaire reste cependant hors d'atteinte.

Une seconde conséquence est relative au caractère dynamique des phénomènes d'acclimatation, qui peuvent progressivement modifier la nature de la réponse de croissance à des ressources environnementales. Pour Thornley (1998), cette acclimatation peut se traduire par le fait que les paramètres des fonctions de réponse ne sont pas constants, mais peuvent dépendre de certaines variables d'état du système, par exemple des ressources elles-mêmes. Une autre alternative est de considérer que l'acclimatation modifie le niveau apparent de disponibilité des ressources. En étendant l'idée de Gorban et al. (2011 ; voir aussi De Groot 1983, cité par O'Neill et al. 1989), et en considérant que l'acclimatation peut se produire de façon privilégiée à des niveaux de disponibilité extrêmes, on peut par exemple écrire au plan théorique :

$$f(R + \sigma_1 \max(R_1 - R, 0)) \text{ ou } f(R + \sigma_2 \min(R_2 - R, 0))$$

où  $R_1$  faible, et  $R_2$  élevé, sont des paramètres qui définissent les seuils de l'acclimatation, et les paramètres  $\sigma$  sont positifs.

En pratique, l'identification statistique de telles fonctions est rendue malaisée, du fait de la confusion existant entre définition de  $f$  aux valeurs de R extrêmes et acclimatation, et paraît impossible à atteindre en dehors d'un cadre expérimental.

Une troisième conséquence est relative aux variations intra-population ou intra-espèce de l'intensité de réponse de la croissance aux ressources. Une population, ou une espèce, doit pouvoir être formalisée comme une famille, voire une distribution statistique d'isoclines de croissance ou de modèles de productivité associés. Une solution théorique peut donc être d'explicitier les paramètres de ces modèles comme des distributions à quantifier plutôt que des constantes. Comme la structuration génétique peut de plus présenter des patrons spatiaux (adaptation à des conditions stationnelles locales ou régionales), une approche pratique peut être de mettre en évidence une variation des paramètres de ces modèles (associés aux fonctions de réponse aux ressources) dans un voisinage spatial, par exemple par régression spatiale. Cette restriction à un voisinage peut cependant préempter la couverture de gradients de ressources suffisants pour caractériser les fonctions de réponse en toute généralité, et être à nouveau à l'origine d'une confusion entre forme et variation inter-population de la réponse. Une solution ultime serait de disposer de marqueurs génétiques adaptatifs documentés dans l'espace, comme source d'information exogène.

### 3.4.3 Sur les ratios de ressources

La notion de ratio fait intervenir le rapport de concentration ou de disponibilité de deux composants chimiques – ressources ou facteurs – dans l'environnement, ou au sein des organismes étudiés. Les ratios sont généralement utilisés comme indicateurs d'état nutritionnel ou de fonctionnement des écosystèmes ou des organismes, avec un usage relativement ubiquiste, et plus ou moins fondé conceptuellement. Du fait qu'ils représentent par définition un mode d'association simultanée de ressources et/ou facteurs, il est a priori utile d'analyser leur signification dans un contexte d'analyse d'effets conjoints de ces derniers, et d'examiner l'usage qui peut en être fait dans des approches de modélisation.

#### *Les ratios comme indicateurs du fonctionnement des écosystèmes*

La notion de ratio se traduit d'abord dans l'expression de rapports de nature essentiellement empirique, entre concentrations ou sommes de concentration d'éléments dans l'environnement, à des fins de diagnostic (dysfonctionnements, déficiences). Par exemple, le rapport du carbone organique à l'azote total du sol, ou C:N, est utilisé comme indicateur de vitesse de minéralisation de la matière organique et de disponibilité azotée (Andrianarisoa et al. 2009). Le taux de saturation en bases, rapport de la disponibilité en cations basiques (Ca, K, Mg) à la teneur totale en cations, ou S:T, permet de mesurer la disponibilité en macronutriments cationiques relativement à la capacité d'échange cationique. Ces indicateurs sont régulièrement utilisés dans des approches de modélisation empirique de la productivité forestière (Bergès et al. 2005, Seynave et al. 2005, 2008).

Une situation plus spécifique correspond à l'expression d'un rapport entre disponibilité d'une ressource et concentration d'un facteur de stress ou de toxicité, par exemple

l'aluminium (acidité) ou le sodium (salinité), qui peut être assortie de valeurs seuils. Cette situation traduit alors une notion d'antagonisme d'un facteur sur l'acquisition de la ressource visée, sa disponibilité devant augmenter pour maintenir une valeur consigne du ratio lorsque le facteur de toxicité augmente. Par exemple, l'intérêt du rapport Ca:Al des sols a été mis en évidence pour caractériser l'exposition des forêts à un stress aluminique résultant de phénomènes d'acidification (Cronan et Grigal 1995). Le rapport Ca:Na est un indicateur de la disponibilité en calcium typiquement utilisé dans des conditions salines (Plaut and Grieve 1988), et les rapports Ca:Na et K:Na foliaires ont encore été utilisés pour caractériser des phénomènes de dépérissement, par exemple dans le cas du pin maritime en France, dans un contexte côtier (Guyon 1991).

S'agissant de facteurs d'antagonisme ou de toxicité, on peut rapprocher ces ratios de modèles plus généraux ayant tenté d'en formaliser l'effet sur la productivité d'une communauté. Sur la base d'une analyse mécaniste de ces antagonismes, O'Neill et al. (1989) aboutissent ainsi à un modèle de forme générale :

$$P = a_0 R1 / (a_1 + a_2 R1 + a_3 R2)$$

où  $a_0$ ,  $a_1$  et  $a_2$  sont des paramètres,  $R1$  est une ressource du milieu, et  $R2$  une ressource ayant un effet antagoniste sur  $R1$ , ou un composé toxique. Quand  $R1$  est petit devant  $R2$  (situation de vulnérabilité à une toxicité),  $P$  s'approche alors de  $a_0 R1 / (a_1 + a_3 R2)$ , forme peu éloignée d'un ratio.

Les ratios interviennent encore dans l'expression plus particulière de rapport de disponibilité entre deux ressources individuelles dans le milieu ou les organismes. Dans cette situation, le ratio traduit une notion d'équilibre, là encore assortie de valeurs seuils ou consignes. Cette notion peut être relativement empirique lorsqu'elle s'applique à la description de l'environnement, ou beaucoup plus formalisée lorsqu'elle s'applique aux organismes, à l'image de son acception en stœchiométrie des organismes et des écosystèmes (Sterner et Elser 2002), où elle traduit des invariants dans la composition et le fonctionnement biochimique des organismes et communautés. Les rapports K:Mg du sol (compétition entre ces deux éléments pour l'absorption racinaire et risque de déficience associé en Mg, Marschner 1995 p. 472) ou N:P dans les tissus foliaires (Koerselman and Meuleman 1996, Agren 2004, voir plus bas) en sont des illustrations respectives.

Dans l'orientation diagnostique, l'approche par ratios de ressources a été critiquée, d'une part parce qu'un ratio ne peut s'interpréter que relativement au caractère limitant de chacune des ressources, et d'autre part du fait du risque de l'interprétation de ratios isolés (Sumner 1978). Ces constats ont pu conduire à la mise en œuvre de méthodes systématiques de diagnostic nutritionnel, telle que la méthode « DRIS », fondée sur l'analyse de niveaux absolus et relatifs de ressources dans les tissus foliaires de productions végétales (« Diagnosis and Recommendation Integrated System », Beaufils 1957, Wallworth and Sumner 1987). La méthode prévoit l'élaboration de statistiques synthétiques par élément, mesurant un écart agrégé entre ratios réels et optimum associant un même



élément, le ratio optimum étant identifié sur des témoins non carencés, et considère couramment 4 à 5 ratios et produits simultanés de disponibilité de ressources essentielles. Elle a été appliquée à de nombreux systèmes de production forestière (Riitters et al. 1992). Si elle illustre l'intérêt des ratios pour caractériser les limitations environnementales associées à des productions végétales, elle a toutefois un objectif très éloigné de celui de modélisation prédictive fondée sur des principes généraux.

### *Les ratios dans la perspective stœchiométrique*

Dans la perspective stœchiométrique, on rencontre la notion de ratio de type « Redfield », par référence aux travaux séminaux d'Alfred Redfield (1934, 1958) qui ont mis en évidence des invariants dans les teneurs en éléments N, P et C du phytoplancton dans les océans profonds. Des ratios d'une telle régularité ont plus récemment été identifiés concernant les rapports N:P et Mg:Ca foliaires d'une cinquantaine d'espèces végétales, y compris ligneuses, et dans des habitats contrastés de la surface du globe (Garten 1976), suggérant une nécessaire plasticité d'acquisition des différentes ressources (voir section 3.4.2). Dans une méta-analyse récente et relative aux écosystèmes forestiers à un niveau global, McGroody et al (2004) ont encore confirmé l'existence d'une stœchiométrie C:N:P dans les feuilles et litières, avec une variabilité plus marquée qu'en milieu marin, et un niveau de ratio N:P plus faible associé à une limitation en N plus marquée en milieu terrestre. Toutefois, l'analyse menée à des niveaux de stratification plus fins (feuillus tempérés, résineux tempérés, et forêts tropicales) est venue confirmer une distribution d'amplitude très comparable avec les milieux marins, malgré une hétérogénéité spatiale de ces ressources en milieu terrestre, indiquant à nouveau une convergence vers des ratios de référence, et le rôle majeur des adaptations physiologiques dans le maintien de ces ratios (résorption, stockage, consommation de luxe, 3.4.2). L'éventuelle convergence vers des ratios nutritionnels communs (Chapin et al. 2002) reste sujette à débat, d'autres travaux ayant respectivement mis en évidence ou souligné: i) une structuration géographique des ratios, par exemple N:P (Reich et Oleksyn 2004), ii) une co-limitation globale des écosystèmes en N et P (Elser et al. 2007) suggérant que l'offre et la demande relatives des organismes en N:P restent en proche équilibre, iii) une variabilité naturelle des ratios due à la capacité de stockage des végétaux (Agren 2008). Bien qu'ils s'appuient sur des stratégies végétales d'adaptation et d'acclimatation communes, les concepts de limitation multiple systématique (Bloom et al. 1985) et de ratios optimums vers lesquels converger (Redfield et travaux induits) restent difficilement compatibles (Chapin et al. 2002).

Des principes stœchiométriques ont pu être utilisés pour formuler des modèles de productivité.

Par exemple, en observant que la fixation de carbone dépend de la teneur en N (protéines, notamment Rubisco), et que la production de ces dernières dépend de la teneur en P (présent en forte proportion dans l'ARN ribosomal), Agren (2004) a suggéré l'existence d'une relation générale négative entre productivité d'un système végétal et rapport N:P. C'est sur cette même idée que s'appuient Kerkhoff et al. (2005) pour aboutir à une relation hyperbolique de la productivité au rapport P:N, suivant une relation de type « rendement marginal décroissant ».

De façon plus générale, Rastetter and Shaver (1992) et Gleeson et Tilman (1992) ont utilisé le principe de maintien d'un ratio optimal entre deux ressources au sein d'un organisme comme moteur fondamental de l'allocation à la croissance d'organes spécialisés dans leur acquisition respective (notion de diète optimale ou « optimal foreaging »). En associant cette hypothèse à celle de ressources parfaitement essentielles, Gleeson et Tilman (1992) ont ainsi montré que la réponse de la productivité à la variation d'une ressource (une seconde étant en disponibilité fixée) s'exprimait sous forme d'une hyperbole du ratio entre cette ressource et la seconde, c'est-à-dire obéissait à la loi du rendement marginal décroissant.

### *Les ratios comme prédicteurs de la prévalence des espèces végétales*

Un dernier usage des ratios de ressources, plus éloigné dans ses implications mais intimement lié aux aspects précédents, a cours dans les approches théoriques de compréhension des phénomènes d'exclusion compétitive et de succession végétale, et connues sous la dénomination de théorie/hypothèse « resource-ratio » (Tilman 1985, Miller et al. 2005). L'idée centrale est que des espèces différentes peuvent exprimer des préférences et des compromis d'allocation distincts pour l'acquisition des mêmes ressources à caractère essentiel (par exemple compromis morphologique pour l'acquisition de ressources nutritives et en lumière), et prévaloir dans des régions distinctes d'un gradient de ratio de ces ressources. Au plan de la formalisation, ces compromis se traduisent dans la structuration des isoclines de croissance dans les plans de ressources environnementales (imaginer des isoclines séquentes sur la Figure 7). Dans le contexte des successions végétales, prévalence des espèces et ratio de ressources trophiques et lumineuses sont en interaction dynamique et évoluent au cours du temps (Tilman 1988, pp. 217 et suivantes). Un autre exemple est donné par l'analyse des phénomènes de compétition et de partitionnement entre espèces de diatomées sur un gradient silicium:phosphore, Si:P (Tilman 1977).

### *Bilan*

En résumé, des raisons bien distinctes peuvent conduire à considérer des ratios plutôt que des niveaux absolus de ressources comme prédicteurs utiles de la productivité forestière, leur choix étant à raisonner selon les problématiques étudiées (indicateurs pratiques, toxicité, hypothèses stœchiométriques...). Dans différentes situations, le rôle de ces ratios dans le déterminisme de la productivité est formalisé, et s'inscrit dans le cadre des lois de réponses déjà évoquées (section 3.3). Les hypothèses stœchiométrique et d'écologie des communautés amènent à privilégier certains ratios comme des prédicteurs candidats, qui restent à tester (N:P, nutriments:lumière).

### 3.4.4 Opérateurs d'agrégation

#### *Eléments généraux*

Au plan mathématique, le problème posé par la formalisation de l'effet conjoint de plusieurs facteurs et ressources sur la productivité, c'est-à-dire l'articulation de leurs effets, renvoie à la notion d'opérateur d'agrégation, mentionnée aux paragraphes 3.1, 3.3.1, et 3.4.2. La notion d'agrégation correspond en effet à la fusion de plusieurs variables d'entrée en une variable de sortie. Elle est centrale en sciences de la décision, pour des formalisations en contexte d'incertitude et d'imprécision (Calvo et al. 2002). Cette lecture, qui correspond à un champ propre des mathématiques appliquées, peut donc être un point d'entrée utile pour réfléchir et explorer plus largement les formes mathématiques appropriées à la description de cette articulation.

Au plan formel, on appelle opérateur d'agrégation  $A$  une fonction réelle de  $n$  variables, le plus souvent rééchelonnées de façon à ce que cette fonction soit un graphe de  $[0,1]^n$  sur  $[0,1]$ , et qui vérifie les propriétés de monotonie, et de préservation des bornes ( $A_n(1, \dots, 1) = 1$ , et  $A_n(0, \dots, 0) = 0$ ). La continuité n'est pas impérative.

Dans le présent contexte, on notera que l'agrégation s'opère initialement sur des fonctions marginales des variables d'entrées (les fonctions dose-réponse, ou fonctions de productivité, des ressources et facteurs) plutôt que sur ces variables directement. Si l'on excepte la situation de courbes de réponses à optimum, les opérateurs d'agrégation de productivité sont donc, en général, croissants.

#### *Opérateurs classiques en modélisation de la productivité*

Ces opérateurs d'agrégation peuvent avoir un caractère élémentaire, à l'image des opérateurs « minimum » associé à la loi de Liebig, « additif » associé à des ressources parfaitement substituables, ou encore « multiplicatif » associé à des ressources interactives essentielles, ces deux derniers étant associés à une notion de co-limitation. L'opérateur « division » est encore associé aux concepts de ratios et phénomènes d'antagonismes.

Ces opérateurs peuvent être utilisés de façon sérielle pour représenter l'effet conjoint de plusieurs facteurs et ressources. C'est par exemple le cas pour le modèle de productivité dérivé de principes métaboliques (WBE) et stœchiométriques (Kerckhoff et al. 2005), où le large recours à des analyses dimensionnelles et allométriques conduit à une formulation multiplicative, c'est-à-dire traduisant une co-limitation de nature synergique (on donne également la forme des effets marginaux des différentes ressources à des fins d'illustration) :

$$P = k f(P_T:N_T) f(N_L) f(T)$$

où  $P$  est la productivité primaire nette instantanée,  $P_T$  et  $N_T$  les concentrations totales à l'hectare en phosphore et azote de la communauté végétale,  $N_L$  la concentration moyenne

foliaire en azote, et T la température (les effets de la disponibilité en eau ne sont pas représentés),  $f$  les fonctions de réponses partielles à ces ressources et facteurs, et k une constante. Et :

$$P = k (P_T:N_T / (P_T:N_T + k_{P:N})) k_L N_L \exp (-E_p / R T)$$

où la réponse au ratio P:N obéit à une loi de Monod (voir 3.4.3), l'effet de la température se traduit par le facteur de Boltzmann, et l'effet de la teneur en azote foliaire est linéaire.

Des compositions d'opérateurs élémentaires peuvent encore être opérées pour représenter des phénomènes plus hétérogènes associés à la diversité de modalité d'action des ressources (notion de « priorité » d'effet, opérateurs « emboîtés »), comme c'est le cas dans le modèle à base éco-fonctionnelle '3-PG' (Landsberg et Waring 1997, Landsberg et al. 2003), ou dans l'interprétation partielle des expériences de Rubio et al. (2003, section 3.4.2) :

- Modèle '3-PG' :

$$P = \Phi_{\text{pau}} \cdot \min (f_D, f_\theta) \cdot f_T \cdot f_{FR} \cdot f_{\text{age}}$$

où les termes  $f_D$ ,  $f_\theta$ ,  $f_T$  et  $f_{FR}$  sont respectivement des fonctions de réponses au déficit d'évaporation de l'air, à la disponibilité en eau du sol, à la température (initialement associée aux nombre de jours de gel) et à un indice de disponibilité nutritive,  $\Phi_{\text{pau}}$  est le rayonnement photosynthétiquement actif, et P une productivité primaire. Et on a dans le cas de ce modèle :

$$f_D = g_{\text{cmax}} \exp (-k_g D), f_\theta = 1 / (1 + (1 - r_\theta)^c)^n, f_T = 1 - \text{Njours gel} / \text{Njours}$$

où  $g_{\text{cmax}}$ ,  $k_g$ , c et n sont des paramètres (c, n > 0), D le déficit d'évaporation de l'air, et  $r_\theta$  la teneur en eau du sol.

Ces termes prennent des valeurs bornées sur [0, 1] et apparaissent comme des « modificateurs » d'une productivité potentielle. L'opérateur « minimum » indique que les disponibilités en eau du sol et atmosphérique ont chacune un caractère essentiel relativement à l'autre. En revanche il y a co-limitation par la disponibilité en nutriments et l'eau. On notera cependant que l'application d'un opérateur de type « produit » à des modificateurs bornés sur [0,1] est assimilable à un opérateur du minimum de type « ET » logique non-compensateur (si une ressource atteint le niveau nul, il n'y a pas de substitution ou de compensation possible par une autre ressource, et si elle est proche de ce niveau absorbant, le niveau des autres ressources intervient peu), qui a conduit à en critiquer l'utilisation dans un contexte de dimensionnalité forte (Droop 1973). On remarquera également qu'il n'existe pas dans ce modèle d'interactions fonctionnelles entre niveaux d'eau et de nutriments, ni entre la température et les autres ressources,

- Interprétation de Rubio et al. (2003) :

$$P = \min (f_P (P), f_N (N) + f_{Mg} (Mg) + f_K (K))$$

où le phosphore a un caractère essentiel relativement à l'ensemble des autres éléments N, Mg et K, ces derniers apparaissant comme substituables au plan phénoménologique.

### *Autres opérateurs*

Des opérateurs d'agrégation plus complexes ont pu être utilisés pour modéliser le déterminisme de la productivité. Il est à souligner que cette complexité s'accompagne cependant d'une perte croissante d'interprétation fonctionnelle. Nous l'illustrons avec l'opérateur d'agrégation « gamma » (Zimmermann et Zysno 1980), utilisé pour la modélisation du déterminisme de la croissance forestière en hauteur dominante (Pretzsch 2009, pp. 387 et suivantes), par ailleurs proxy traditionnel pour la productivité à l'hectare des peuplements purs et réguliers. Cet opérateur repose sur l'association de deux sous-opérateurs de comportement extrême: un opérateur  $A_1$  de type « ET » multiplicatif non-compensateur (proche d'un opérateur du minimum) défini par la fonction « produit » sérielle, et un opérateur  $A_2$  de type « OU » entièrement compensateur défini par la somme algébrique (proche d'un opérateur du maximum) :

$$A_1 = \prod_i f_i(R_i)$$

$$A_2 = 1 - \prod_i (1 - f_i(R_i))$$

où les  $f_i$  sont les fonctions de réponse aux ressources environnementales  $R_i$ , et sont bornées sur [0,1].

L'opérateur  $A_1$  déjà évoqué dans le cadre du modèle '3-PG', correspond à des ressources interactives essentielles. L'opérateur  $A_2$  est compensateur au sens où la saturation en une ressource ( $f_i(R_1) = 1$ ) conduit à une productivité maximale, indépendamment du niveau des autres ressources (proche d'une loi du maximum). Dans le cas simple à deux ressources, cet opérateur s'écrit encore :

$$A_2 = f_1(R_1) + f_2(R_2) - f_1(R_1) f_2(R_2)$$

Il est donc à rapprocher de la forme mathématique associée à des ressources antagonistes (voir 3.4.1), dont le prolongement extrême correspond à des ressources commutatives (Tilman 1988), c'est-à-dire à la « loi du maximum », avec une notion de compensation parfaite (et que Tilman considère ne pouvoir s'appliquer qu'au règne animal).

L'opérateur d'agrégation « gamma » est finalement formé du produit pondéré (paramètre  $\gamma$ ) des deux opérateurs, et peut s'approcher du comportement de l'un des deux opérateurs extrêmes suivant les valeurs de  $\gamma$ . L'évaluation de ce paramètre est opérée par ajustement statistique :

$$P = A_1^\gamma A_2^{(1-\gamma)} \quad \text{avec } \gamma \in [0,1]$$

### *Complexité, apprentissage automatique, et régularités*

Plus récemment, les problèmes multidimensionnels de l'écologie (déterminisme environnemental des niches des espèces et de la productivité des communautés) ont été abordés de façon empirique par les techniques quantitatives d'apprentissage automatique (« machine learning »), pour l'essentiel non paramétriques, et fondées sur des principes de régression, de discrimination, ou de classification (arbres de régression boostés ou BRT, régression PLS, forêts aléatoires de Breiman, réseaux de neurones artificiels ANN ; Heikkinen et al. 2006, Marmion et al. 2009, Aertsen et al. 2010, Charru et al. 2014, [29]).

Sans rentrer dans le détail, ces techniques ont en commun de chercher à prévoir ou discriminer une variable de sortie en fonction de prédicteurs nombreux, à partir d'un petit nombre de règles d'agrégation associées et répétées de façon intensive. Elles présentant toutes un caractère sous-optimal au plan de l'estimation statistique, au sens où les problèmes combinatoires rendent impossible l'examen exhaustif de l'ensemble des modèles possibles pour chaque approche, et le choix d'un estimateur efficace.

Ce contexte marque une rupture franche avec la philosophie des sections précédentes, puisqu'on renonce ici *a priori* à une formulation explicite fondée sur des lois d'agrégation définies. C'est donc une forme de reconnaissance assez nette de la complexité des phénomènes et processus à l'œuvre dans ces déterminismes. Pour un certain nombre de ces techniques, on ne renonce pour autant pas à identifier *a posteriori* des régularités dans les effets marginaux et conjoints des facteurs les plus significatifs. La technique d'arbres de régression boostés (BRT, Elith et al. 2008) permet d'illustrer le propos. Elle a été appliquée à la prédiction de la productivité forestière (Aertsen et al. 2010) :

Les BRT sont en effet une technique de régression par famille d'arbres de régression (plusieurs centaines à plusieurs milliers suivant les cas d'étude). Chaque arbre successif est ajusté sur les résidus associés à l'arbre précédent, le jeu de données d'apprentissage faisant en parallèle l'objet d'un tirage aléatoire à chaque itération. Le prédicteur final est donc la somme des prédictions associées à chaque arbre, modulée par un taux d'apprentissage. Chaque arbre repose quant à lui sur une hiérarchie de ramifications binaires, chacune fondée sur une condition logique de type OU exclusif associée à une valeur seuil sur l'échelle des valeurs d'un prédicteur. Les prédicteurs successivement retenus pour les ramifications permettent d'expliquer un niveau de variabilité décroissant dans la variable à prédire. Le nombre de niveaux dans la hiérarchie correspond directement à l'ordre maximal des interactions envisagé entre les prédicteurs. L'effet de chaque prédicteur étant en effet conditionnel au niveau du précédent, il s'agit par définition d'une interaction statistique, d'ordre croissant. Le parcours d'une branche de l'arbre correspond à un opérateur sériel de type ET sur des conditions associées à chaque prédicteur. Au final, l'opérateur d'agrégation à l'œuvre dans un BRT est une somme d'opérateurs sériels de type ET. L'introduction d'une dimension stochastique à chaque itération conduit par ailleurs à de petites variations, associées aux fluctuations d'échantillonnage, sur les seuils conditionnels

associés aux prédicteurs. Ce sont ces variations entre arbres, et leur sommation dans la prédiction, qui sont à l'origine de la restitution de courbes de réponse « continues » (nombreuses « marches d'escaliers » aux effets minimes) dans les simulations lorsque sont parcourus les gradients des prédicteurs. De même, les interactions entre prédicteurs peuvent être examinées et pesées en parcourant des plans ou volumes des prédicteurs étudiés, selon leur ordre, et permettent ainsi une lecture directe de la forme constatée d'isoclines de productivité mentionnées plus haut (Aertsen et al. 2010).

Ce type d'outil permet donc des explorations sans *a priori* de la nature d'un déterminisme multifactoriel, et la recherche *a posteriori* de régularités, qui offrent l'opportunité d'une confrontation aux principes qui ont été développés. Avec des approches et des situations assez distinctes, des approches statistiques non-paramétriques appliquées à des situations empiriques multi-dimensionnelles (Elith et al 2008) ou tentant de « résumer » les dépendances environnementales de modèles fondés sur des processus écophysologiques (Matala et al. 2006) suggèrent de telles régularités (rendements marginaux décroissants, ressources à effets synergiques, ...).

### 3.5 Synthèse : repères et orientations pour une modélisation du déterminisme environnemental de la productivité

Le constat général est que la compréhension de ce déterminisme a conduit à raisonner des formalisations et établir des faits significatifs et partagés, dans différentes écoles de l'agronomie et de l'écologie. Ces éléments n'ont que peu diffusé dans la science forestière à ce jour. Il y a donc matière à une retranscription et à des développements utiles.

#### 3.5.1 Eléments généraux

Les principes ou concepts qui se dégagent doivent être d'abord vus comme des points d'appui structurants et « raisonnables », sans avoir nécessairement de caractère définitif étant donné la complexité intrinsèque des phénomènes à l'œuvre (hétérogénéité environnementale et génétique, stratégies d'espèces, phénomènes d'acclimatation morphologiques et physiologiques, etc), comme viennent le souligner des approches plus mécanistes (approches stoechiométriques, théories de l'acquisition optimale des ressources, analyse mécaniste des phénomènes de co-limitation). Nous listons ces principaux éléments qui se dégagent:

- 1- Une part importante des travaux récents s'est concentrée sur l'effet des ressources nutritionnelles, et leur mode d'action conjoint (N, P, K, Ca...) et souligne leur caractère structurant pour la productivité des écosystèmes végétaux. L'attention portée à ces macronutriments contraste avec les approches synthétiques de la « fertilité » forestière, et la recherche par ailleurs plus classique d'effets du « climat » sur la productivité. Une interprétation évidente tient à la difficulté de documenter le niveau de disponibilité de ces ressources de manière simple et exhaustive sur de larges territoires. Néanmoins, les grandes bases de données, les méthodes de bio-indication et de spatialisation rendent cette documentation possible, à un niveau

comparable à celui actuellement offert par les bases de données climatiques. Au-delà des indicateurs synthétiques actuellement documentés (C:N, pH) ou des proxys de fertilité utilisés dans les modèles (3-PG), il paraît essentiel de porter un effort sur la documentation des principaux éléments, et en particulier de la disponibilité en phosphore, dont le caractère limitant s'est très certainement renforcé avec l'accroissement de disponibilité en azote au cours des dernières décennies. Plus généralement, la nécessité de définir et documenter des indicateurs les plus proches possibles de la disponibilité en ressources est à réaffirmer. L'usage de ratios peut exprimer de façon efficace des partitions de situations environnementales ou de comportements spécifiques. Leur intégration dans des réponses représentant un écart à un ratio fixe (approches stœchiométriques) est à garder à l'esprit ;

- 2- Le principe de « rendements marginaux décroissants » ressort très largement comme un « mode d'action » privilégié des ressources environnementales sur la productivité dans les différentes formalisations et observations établies. Sa justification tient à l'existence de phénomènes généraux de saturation dans l'absorption ou le métabolisme de ces ressources, au point d'apparaître comme un invariant à différents niveaux d'organisation. On peut ici citer Droop (1973; Saito et Goepfert 2008): « one is driven to the conclusion that the biochemical details of uptake and utilization of the various nutrients have very little bearing on the appearance of the kinetic relationship between substrate concentration and growth [...]. The burden of this argument holds some comfort for ecologists, for it suggests that they may be spared the necessity of becoming biochemists in addition to being mathematicians ». Les effets “toxiques” d'une ressource ne paraissent par ailleurs pas devoir se manifester à des niveaux de disponibilité rencontrés dans des conditions naturelles. Une conséquence est que l'identification de réponses à optimum dans différentes analyses empiriques relève probablement d'une interaction (antagonisme) avec des ressources dont l'effet n'est pas explicité (voir 3.3.5 et **Figure 5**) ;
- 3- L'identification de l'effet du CO<sub>2</sub> atmosphérique représente un enjeu majeur dans le contexte environnemental présent et futur, mais pose problème du fait de l'absence de gradient spatial exploitable par des approches d'observation synchroniques, et ne peut se faire par des approches diachroniques que si : i) l'ensemble des autres facteurs/ressources à variation temporelle sont contrôlés, ii) s'ils ne présentent pas des co-variations trop prononcées. Les expériences d'écosystème menées sur plusieurs années restent insuffisantes pour préciser la nature de cette réponse, et concernent des taux de CO<sub>2</sub> non rencontrés jusqu'alors en conditions naturelles. En l'état, les réponses établies dans le cadre quantitatif des recherches sur la photosynthèse servent largement de référence, bien qu'elles aient été établies en conditions contrôlées, et à court terme, et que l'intensité de l'activité photosynthétique ne présente que peu de lien direct avec la séquestration de biomasse (Kramer 1986, Chapin et al. 2002, Körner et al. 2006). Elles sont toutefois en cohérence avec le paradigme des rendements marginaux décroissants. Une voie étroite consisterait à exploiter des gradients altitudinaux par approche d'observation,



avec là encore des problèmes d'identifiabilité. Une autre voie serait de préciser les associations longitudinales, notamment au travers des interactions avec le CO<sub>2</sub>, parmi lesquelles l'interaction avec la densité des peuplements (analyse temporelle par classe de densité, avec une réponse potentiellement moins marquée dans des communautés denses), ou avec des facteurs trophiques/hydriques (avec une réponse supérieure dans des contextes pauvres ou secs, Luo et al. 1999, Körner et al. 2006, Huang et al. 2007),

- 4- Une singularité notable est sans doute le mode d'action du facteur température sur le métabolisme et la croissance, pour lequel une notion de « réponse à optimum » paraît plus tangible, à la fois sur la base d'analyses de processus physiologiques variés (photosynthèse, élongation tissulaire), et d'observations empiriques de croissance. L'identification d'un tel optimum est fondamentale pour l'exploration des conséquences potentielles du réchauffement climatique présent et futur et doit être recherchée. La température agit par ailleurs de manière ubiquiste, car elle influence indirectement la disponibilité des autres ressources. Il faut donc être attentif, non seulement à l'identification d'un effet propre de la température, mais aussi à ses interactions avec d'autres facteurs, par exemple nutritionnels. Cela peut être également le cas de l'eau ;
- 5- L'effet des facteurs de toxicité est moins couramment analysé, et est traduit par des réponses négatives de la productivité, ou de façon plus précise et plus fonctionnelle, par la formalisation d'un effet d'antagonisme sur la disponibilité d'autres ressources. Cet antagonisme se traduit dans des formes faisant intervenir des ratios ayant pour dénominateur la teneur environnementale du composé toxique. Dans cette dernière situation, il faut toutefois disposer de connaissances sur la nature véritable de la toxicité ;
- 6- La co-limitation ou limitation multiple est le mode d'action conjoint de ressources environnementales que les analyses empiriques, physiologiques et théoriques amènent à privilégier largement sur un mode d'action de type limitation unique (loi du minimum). Des approches relatives à l'effet des hétérogénéités environnementales spatiales et temporelles, des stratégies d'adaptation des espèces et à leur dimension évolutive, et des phénomènes d'acclimatation conduisent pour l'essentiel à dépasser le cadre de la limitation unique, soit en suggérant qu'il ne peut être stable, soit en montrant que les phénomènes de co-limitation émergent d'une analyse de la productivité à des échelles spatiales et temporelles agrégées ;
- 7- Quelques éléments permettent de préciser la nature potentielle de ces co-limitations : i) L'idée que les ressources nécessaires aux organismes végétaux ont un caractère essentiel, mais peuvent agir de façon synergique lorsqu'elles sont en disponibilité restreinte, conduit à la notion de ressources essentielles synergiques, avec des isoclines environnementales de croissance caractéristiques. De façon remarquable, cette même notion se retrouve dans des écoles très différentes, le plus souvent sans même être explicitement formulée. Les modèles de productivité des écoles d'écologie de la production, les modèles forestiers tels que '3-PG' ou ceux

fondés sur des principes métaboliques/stœchiométriques, et plusieurs modèles de production culturale sont emblématiques de ce type de co-limitation (Gonzalez-Dugo et al. 2010, table 1). Ils font intervenir des formulations de type potentiel-réducteur, en mobilisant un opérateur « produit ». A notre connaissance, '3-PG' représente aussi le seul cas de modèle forestier fondé sur des concepts robustes d'écologie de la production, et qui commence à connaître des applications à grande échelle du fait de sa simplicité de paramétrisation. Cette formulation a par ailleurs le mérite de proposer une continuité avec la loi du facteur limitant dès qu'une ressource serait de disponibilité relative bien moindre que les autres ressources, et l'avantage technique de pouvoir s'analyser par des modèles statistiques logarithmiques ; ii) Les méta-analyses globales des limitations des écosystèmes forestiers par des ressources minérales, les plus abouties à ce jour, ne confirment cependant pas ce comportement pour les écosystèmes forestiers, mettant en évidence des co-limitations de nature additive et parfois antagoniste. Le grain des analyses reste toutefois grossier. Il n'existe pas d'élément empirique d'ampleur pour les autres ressources. Cette hésitation se retrouve encore dans des opérateurs hybrides utilisés dans le domaine de la croissance forestière, et qui introduisent un degré de substituabilité plus ou moins marqué entre ressources. In fine, il est utile de retenir que le principe de substituabilité, assez universellement répandu dans les analyses statistiques de la productivité forestière, n'est pas le modèle privilégié par des approches plus fonctionnelles et dans des écoles variées. La notion de co-limitation synergique peut servir de nouveau point de référence mental, et amène à déplacer le paradigme de « référence ». L'exploration empirique des isoclines environnementales de croissance doit servir de point d'entrée ;

### 3.5.2 Cadre formel, observation et problèmes d'identification

Sur la base de ces éléments, on peut alors tenter de **proposer un cadre formel de référence, qui doit être pris comme un point de repère, et qui va permettre de situer plus précisément quelques problèmes relatifs à l'identification du déterminisme de la productivité par l'observation**, puis introduire quelques perspectives de recherche.

On peut ainsi écrire puis instancier la productivité instantanée d'une communauté comme le processus suivant :

$$P(t) = \mathbf{A}_{i:1..n} \{f_{R,i}(R_i(t)), f_{F,i}(F_i(t)), f_{T,i}(To_i(t))\}$$

où P est la productivité instantanée de la communauté dépendant de n variables, t représente le temps, les termes  $R_i$  indiquent le niveau de disponibilité des ressources essentielles (macronutriments, eau, lumière,  $CO_2$ ), les  $F_i$  des facteurs du milieu (pH, température), et  $To_i$  des composants toxiques (ozone, aluminium), les  $f_R$ ,  $f_F$ ,  $f_T$  des fonctions de réponse à ces composants, et A un opérateur d'agrégation. Puis :

$$P(t) = \mathbf{A}_{i:1..n} \{f_{dmr,i}(R_i(t), T(t)), f_{opt}(T(t)), f_{T,i}(To_i(t))\}$$

où les  $f_{dmr}$  correspondent à des fonctions de réponse concaves croissantes obéissant au principe des rendements marginaux décroissants, et qui peuvent dépendre de la température  $T$  (et potentiellement du  $CO_2$  s'agissant de l'« efficacité » de l'eau ou des éléments minéraux, Luo et al. 1999),  $f_{opt}$  est une fonction de réponse à optimum à la température,  $f$  des fonctions de réponse à effet négatif à des composés toxiques, et avec **une forme privilégiée pour A qui peut être le produit sériel  $\Pi$** . A noter la possibilité de substituer une forme de type  $f_{dmr,i}(R_i/To_i)$  à la forme  $f_{i,j}$  ci-dessus. Nous simplifions les notations et omettons les facteurs et composés toxiques dans la suite.

Ce processus, ou « noyau », décrit la réponse d'une communauté homogène à un instant  $t$ . **C'est sa connaissance exacte qui peut permettre des prédictions robustes de la productivité, par exemple des projections sous scénarios de changements environnementaux.** Dans une perspective d'observation à large échelle de la productivité forestière, **trois difficultés** se posent alors :

1- **La productivité d'une communauté est observée à une résolution temporelle agrégée, le plus souvent annuelle** (carottes de croissance, protocole récent de l'inventaire forestier national) **à pluri-annuelle** (IFN, réseaux permanents) et rarement en deçà. Comme nous l'avons déjà mentionné au sujet la température, **c'est donc une productivité cumulée sur des périodes ou les facteurs climatiques (eau, température) et nutritionnels peuvent fortement varier** (van Ittersum and Rabbinge 1997) **qui reste seule accessible par l'observation**, c'est à dire :

$$P(t \rightarrow t+\Delta) = \int_{t \rightarrow t+\Delta} \mathbf{A}_{i=1..n} \{ f_i(R_i(t)) \} dt$$

Si certaines ressources (par exemple facteurs nutritionnels) présentent un niveau de disponibilité d'un ou plusieurs ordres de grandeur plus stationnaires que d'autres, on peut être fondé à approximer  $f_i(R_i) \equiv t$ , et simplifier  $P$ . On prend l'exemple où  $A = \Pi$  :

$$P(t \rightarrow t+\Delta) \approx \prod_{i=1..n_1} \{ f_i(\langle R_i \rangle_{t \rightarrow t+\Delta}) \} \cdot \int_{t \rightarrow t+\Delta} \prod_{i=1..n_2} \{ f_i(R_i(t)) \} dt$$

où  $\langle R_i \rangle_{t \rightarrow t+\Delta}$  désigne le niveau moyen des disponibilités des ressources  $R_i$ , stationnaires, sur l'intervalle de temps, et  $n_1$  désigne le nombre des facteurs stationnaires, et  $n_2$  leur complément à  $n$ .

Puisque les fonctions de réponse marginales sont des fonctions *a priori* continues sur l'intervalle de disponibilité des ressources, l'expression peut encore s'approcher par (théorème de la moyenne) :

$$P(t \rightarrow t+\Delta) \approx \prod_{i=1..n_1} \{ f_i(\langle R_i \rangle_{t \rightarrow t+\Delta}) \} \cdot \prod_{i=1..n_2} \{ f_i(R_i(tc_i)) \} \Delta$$

où les termes  $tc_i \in [t, t+\Delta]$ .

Dans le cadre simple d'un opérateur d'agrégation multiplicatif pour le processus, on voit ici que son intégration sur le temps s'approxime par une forme de structure proche. Dans un cadre additif sériel (substitution parfaite), on aurait encore :

$$P(t \rightarrow t+\Delta) \approx \Delta \cdot \{ \sum_{i=1..n_1} f_i(\langle R_i \rangle_{t \rightarrow t+\Delta}) + \sum_{i=1..n_2} f_i(R_i(tc_i)) \}$$

avec les  $tc_i \in [t, t+\Delta]$ .

De façon plus générale, la productivité de la communauté apparaîtra donc comme une agrégation, plus ou moins proche de la formulation initiale du processus, avec des « réalisations » particulières des fonctions  $f_i$ , propres aux conditions environnementales de la période. La répétition d'observations de  $P(t \rightarrow t+\Delta)$  sur plusieurs périodes successives ( $n_i$ ), associée à des valeurs résumées de la distribution des  $R_i(t)$  pour les ressources qui peuvent présenter de fortes variations inter-périodes (là encore le plus intuitivement la moyenne  $\langle R_i \rangle_{t \rightarrow t+\Delta}$  mais des informations plus sommaires sont parfois les seules disponibles, par exemple une estimation ponctuelle dans le temps, et d'autres indicateurs comme  $\min/\max(R_i)$  peuvent aussi avoir leur utilité), rend alors possible l'évaluation du noyau partiel  $\mathbf{A}_{i=1..n_2} f_i$ , par exemple en ajustant statistiquement les familles de prédicteurs et de réponses  $\{ \langle R_i \rangle_{t_j \rightarrow t_{j+\Delta}}, i:1..n_2, j:1..n_j \}$ ,  $\{ \int_{t_j \rightarrow t_{j+\Delta}} f_i(R_i(t)) dt, i:1..n_2, j:1..n_j \}$ . Mais l'évaluation du premier noyau partiel ne sera possible qu'en échantillonnant des contextes spatiaux où les  $\langle R_i \rangle$ ,  $i:1..n_{i1}$  varient (point suivant).

**2- Les observations à grande échelle reposent sur l'échantillonnage spatial – non nécessairement synchrone – de populations distinctes**, à partir desquelles on peut chercher à établir les lois de réponse aux différentes ressources et facteurs, précisément pour tirer parti des gradients spatiaux dans les niveaux de  $R_i$ . **Or ces populations présentent des hétérogénéités de nature à invalider l'hypothèse de constance des fonctions de réponse.** Même en se fixant dans un cadre idéal de populations mono-spécifiques homogènes, on ne peut éviter l'existence d'une variabilité de nature génétique, qui peut d'ailleurs traduire des phénomènes d'adaptation (par exemple  $f_i(R_i)$  dépend du niveau moyen de  $R$  sur des longues périodes, et est constamment plus sensible à  $R_i$  dans des contextes plus limitants). Dans ce contexte, l'observation permet d'aborder des familles d'accroissement :

$$\{P_k(t_k \rightarrow t_k+\Delta), k:1..n_k\}$$

où  $P_k$  « répond » aux ressources de l'environnement selon des termes propres:  $f_{i,k}, f_{opt,k}, f_{,k}$ .

La question qui se pose alors ici est alors liée à la non-ergodicité du processus de productivité, c'est-à-dire la possibilité de reconstituer son comportement temporel à partir de son échantillonnage spatial (voir Way and Oren 2010 pour une discussion sur l'effet de la température). En l'occurrence, si les fonctions de réponses sont bien indexées sur  $k$ , cette reconstitution à partir d'une approche totalement synchronique est impossible, ou plus exactement biaisée. Par exemple, pour identifier la fonction de réponse marginale à une ressource donnée  $R_i$ , et en supposant les autres ressources à des niveaux de disponibilité constants sur  $k$ , on dispose des familles de prédicteurs/réponses suivants :

$$\{ \langle R_i \rangle_{k, t \rightarrow t+\Delta}, k : 1..n_k \}, \{ P_k = C \int_{t \rightarrow t+\Delta} f_{ik} (R_i(t)) dt = C \Delta f_{ik} (R_i(tc_{ik})), k : 1..n_k \}$$

avec  $C$  une constante, et  $tc_{ik} \in [t, t+\Delta]$ .

L'ajustement d'une unique réponse apparente «  $f$  » sur cette famille sera donc tout aussi intégrateur des variations de conditions de  $R_i$  sur la famille d'observations  $k$ , que des différences entre les  $f_{ik}$ .

Bien que la difficulté paraisse évidente dans ce cadre, elle vient souligner un écueil pourtant classique, consistant à établir des projections « locales » de la productivité dans un environnement futur à partir de réponses établies de façon synchronique sur un domaine spatial large, selon une approche classique en autécologie des essences. **Cette approche est à proscrire.**

Si l'on « dispose » maintenant simultanément de séries temporelles de productivité sur des populations données, permettant de capturer des gradients temporels (inter-période) des facteurs à variation « rapide », et d'un échantillonnage spatial suffisamment dense pour que des gradients spatiaux des facteurs stationnaires puissent être associés à des populations d'arbre au fonctionnement « similaire » (échantillonnage diachronique et synchronique), l'identification devient possible, à condition toutefois d'utiliser des techniques statistiques permettant de structurer l'estimation des  $f_k$ , par exemple explicitement par famille (analyse de données structurées hiérarchiquement, modèles mixtes) ou dans des voisinages spatiaux à identifier (régressions spatialisées). Les séries de prédicteurs/réponses sont alors :

$$\{ \langle R_i \rangle_{k, t_{jk} \rightarrow t_{j+k+\Delta}}, j : 1..n_{jk}, k : 1..n_k \}, \{ P_k (t_j \rightarrow t_{j+\Delta}), j : 1..n_{jk}, k : 1..n_k \}$$

- 3- Les formalisations posées jusqu'à présent suggèrent un déterminisme fixiste de la productivité (paradigme de « machine »), qui apparaît comme un processus sans « mémoire » et sans plasticité, et qui ignore le caractère adaptatif des organismes végétaux. Or d'une part l'existence d'arrière-effets environnementaux (événements climatiques, stress environnementaux) ne peut être ignorée : elle a fait l'objet de recherches en dendroclimatologie, et est également suggérée par les approches

écologiques relatives à la « consommation de luxe » et à la mise en réserve de ressources en excès. D'autre part, dans un contexte environnemental non stationnaire, on doit faire l'hypothèse que les fonctions de réponse environnementales ne sont elles-mêmes pas nécessairement stables, et peuvent refléter des phénomènes d'acclimatation ponctuels (voir section 3.4.2) ou tendanciels (par exemple phénomène de divergence), en réponse à ces changements de régime environnementaux. A titre illustratif, on pourrait alors esquisser les généralisations successives suivantes:

$$f_i (R_i(t)) \rightarrow f_i (<w_t R_i>_{t-\Gamma_i \rightarrow t}) \rightarrow f_i (<w_t R_i>_{t-\Gamma_i \rightarrow t}, <R>_{\min}, <R>_{\max})$$

où  $\Gamma_i$  désigne un horizon temporel d'influence,  $w_t$  est par exemple une pondération qui dépend de l'éloignement temporel à l'instant présent, et  $f_i$  une fonction moins/plus sensible à la disponibilité en ressources au-delà/en deçà de seuils  $<R>_{\max}$  et  $<R>_{\min}$  de  $<w_t R_i>_{t-\Gamma_i \rightarrow t}$ .

A moins d'être d'une importance significative, ces phénomènes de mémoire et d'acclimatation temporels resteront très probablement hors d'atteinte aux résolutions classiques de l'observation de la productivité. Mais ils permettent de souligner la difficulté et l'enjeu d'une compréhension plus robuste de la productivité à des fins de prédiction, et rappeler à la modestie. Ils soulignent encore le caractère définitivement non « ergodique » du processus de productivité, et ce même dans un cadre idéal où une communauté homogène pouvait être répliquée à l'identique (espèce, structure, matériel génétique) dans des conditions environnementales variées de l'espace.



## 4. Quelques perspectives de recherches

Nous présentons pour finir quelques perspectives de recherche qui doivent permettre de progresser dans la compréhension, la modélisation, et la prédiction de la productivité forestière, telle qu'influencée par l'environnement abiotique, pour développer une vision plus « moderne » de l'autécologie des espèces ligneuses, et contribuer au développement de modèles forestiers. Cette vision se place au carrefour de trois approches : l'observation statistique, l'exploitation des modèles mécanistes, et la simulation expérimentale (**Figure 8**), et fait écho à l'approche raisonnée par Austin<sup>3</sup>. Leur implémentation possible est résumée au **tableau 7**.

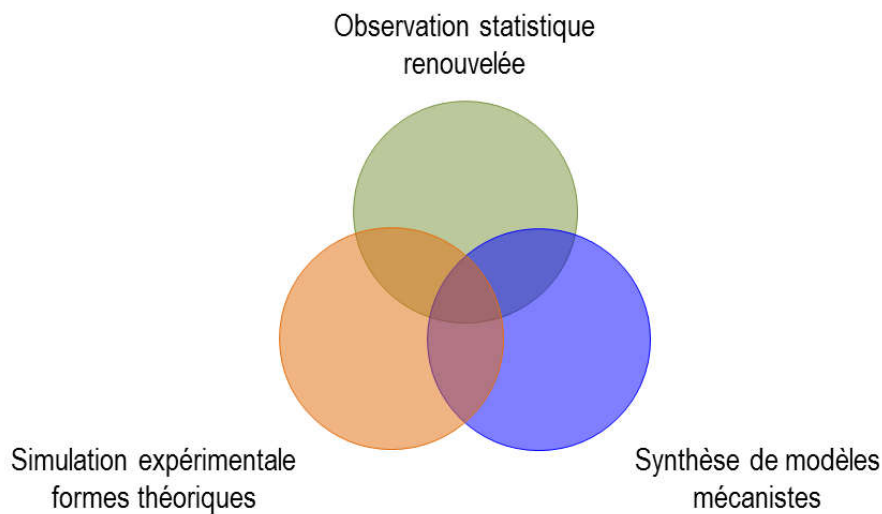


Figure 8. Stratégie de recherche à 3 piliers pour la compréhension et la modélisation du déterminisme environnemental de la productivité.

### 4.1 Mieux observer les patrons de productivité forestière

Une première direction de recherche doit être de mieux observer les patrons spatio-temporels de productivité forestière et leur association avec l'environnement abiotique, et présente trois aspects.

Au préalable, il est essentiel de mettre des indicateurs de productivité ligneuse en relation avec des ensembles appropriés d'indicateurs des ressources et facteurs environnementaux. En France, au plan des ressources et facteurs conditionnés par le climat, des analyses spatiales comme l'analyse « Safran » (Quintana-Seguy et al. 2008) offrent une base

<sup>3</sup> « The outcome of applying these ideas will be models that are more robust, include ecologically more rational responses and better prediction » (Austin 2007), « Ultimately, theory, physiological process knowledge, and dynamic modelling must be tested for explanatory power against quantitative description of the natural patterns » (Austin 2002).



spatialement systématique à haute résolution temporelle et résolution spatiale suffisante (8 km). Elles sont utilement combinées à l'existence de spatialisations de la réserve utile maximale en eau du sol (Piedallu et al. 2010). Mais elles doivent encore être complétées par une information spatialisée, et à coût raisonnable, des principales ressources nutritionnelles, et en premier lieu de l'azote et du phosphore. La concentration de ces éléments étant documentée dans des bases de données environnementales larges (Gégout et al. 2005), leur spatialisation à partir de techniques de bio-indication appliquée à des bases floristiques plus étendues, par exemple celle de l'IFN, doit être encouragée. **Les approches nutritionnelles et climatiques de la productivité étant assez classiquement cloisonnées dans la littérature, ces documentations élargies doivent permettre de « peser » le poids respectif des ressources minérales, de l'eau et de la température dans ce déterminisme de la productivité, mais aussi d'identifier la nature de leurs interactions (isoclines).**

- ➔ **Action de recherche 1.1:** Elargir la documentation spatiale du niveau de disponibilité des ressources environnementales à mettre en regard de BD de productivité de type IFN, pour préciser le poids des ressources minérales et des facteurs climatiques, ainsi que la nature des co-limitations qui leurs sont associées (dont N et P).  
**Collaboration pressentie:** équipe Jean-Claude Gégout, AgroParisTech.

Ceci étant posé, on doit en premier lieu essayer de s'affranchir du cadre contraint de l'outil quantitatif (le modèle statistique et les hypothèses structurelles qu'il impose) dans l'observation des relations entre l'environnement et la productivité. Une approche peut être de chercher à observer « simplement » les isoclines environnementales de productivité, et les « laisser parler ». Leur géométrie est en effet propre à indiquer la nature des co-limitations entre ressources, et leur étagement, l'allure des courbes de réponse marginales. Ces isoclines doivent être observées sur une productivité corrigée du stock à l'hectare ainsi que de l'âge, facteurs avec lesquels des interactions pourraient dans un second temps être recherchées. A notre connaissance, il n'existe pas de travaux publiés dans la littérature ayant recherché de telles isoclines pour des communautés ligneuses. Tilman (1988, pp. 44-45) suggère pourtant cette direction<sup>4</sup>. Pour Dunson et Travis (1991), l'étude de systèmes isolés mono-spécifiques sur lesquels étudier la réponse et la tolérance des espèces à l'environnement abiotique est aussi un préalable fondamental à l'étude du fonctionnement de communautés d'espèces. Nous pensons également que des peuplements purs, et réguliers, forment des communautés idéales à partir desquelles rechercher ces isoclines de croissance, ces communautés permettant un contrôle suffisamment précis de l'effet des facteurs de la dynamique forestière sur la productivité (densité du peuplement, stade de développement, gestion) pour que le signal environnemental puisse être isolé, et sont à prendre comme des communautés de référence pour l'étude de l'autoécologie des espèces.

---

<sup>4</sup> « Resource-dependent growth isoclines [...] can be determined using experimental monospecific stands that are allowed to go to equilibrium and attain stationary size distribution. [...] For very long-lived species for which such experiments may be impractical such as canopy trees, comparison of available soil nutrient levels and light penetration [...] for a variety of monospecific stands might prove useful in estimating isocline shape and position. »

Pour y parvenir, il est toutefois nécessaire de disposer d'une densité suffisante de points d'observation sur les gradients de ressources et facteurs, et d'en assurer la dé-corrélation maximale. Les bases de données de type IFN fournissent ici un support à privilégier, les réseaux sylvicoles permanents ou de monitoring ayant un caractère bien trop restreint. **La mise en œuvre récente d'un protocole de mesure de cerne annuel de croissance sur 5 ans au sein des placettes de l'IFN français forme un matériau de tout premier plan pour ce type d'étude (années climatiquement différentes pour des contextes stationnels semblables, et échantillonnage systématique de contextes stationnels).**

**Le projet d'observer en parallèle des indicateurs de densité du bois sur le dispositif IFN (projet JM Leban, DR INRA) doit encore permettre de systématiser les analyses à une productivité en biomasse, et vérifier la généralité des conclusions établies sur la productivité en volume.**

On ne peut toutefois exclure que les gradients environnementaux propres à un territoire national soit trop restreints, et trop corrélés, empêchant d'observer les courbes de réponse dans leur généralité, et de préciser la nature des co-limitations sur des gradients larges. **Pour cette raison, des approches couvrant des régions continentales plus larges doivent aussi être envisagées.**

→ **Action de recherche 1.2:** Observer des isoclines de productivité (volume, puis biomasse) d'espèces ligneuses dans des plans de ressources et facteurs environnementaux larges et combinant échantillonnage synchronique et diachronique, avec des protocoles IFN comme support à privilégier. Des approches associant les inventaires de plusieurs pays avec des protocoles suffisamment proches peuvent aider à compléter les gradients couverts. **Support:** BD IFN, équipe QB INRA Champenoux, projet européen ISIB4b « F2M2 »<sup>5</sup>. **Collaboration pressentie:** équipes de recherche associées à des IFN européens, ICAS (Roumanie), BFW (Austria), CRA-MFP (Italie), WSL (Suisse), JM Leban, INRA.

**Enfin, il est nécessaire de réaliser et d'évaluer le degré de dépendance de l'observation statistique à l'outil quantitatif utilisé.** Les approches très empiriques qui reposent sur un fondement linéaire (techniques de régression paramétrique) conduisent à des formulations qui ignorent ou violent nettement le cadre formel précédemment posé. Il est symptomatique que l'exploitation de techniques non-paramétriques permette d'estimer des courbes de réponse beaucoup plus plausibles, ainsi que viennent l'illustrer des modélisations de type « GAM » (Generalized Additive Models, Watt et al. 2010 : courbe à optimum à la température, courbe concave saturante à la disponibilité en eau, ANR « Oracle » (Mérian et Bontemps 2014<sup>6</sup>). Cette technique reste cependant additive. L'approche moins structurée par « BRT » (Boosted Regression Trees) suggère des isoclines de productivité là encore plus plausibles (Aertsens et al. 2010).

---

<sup>5</sup> Soumis en date du 11 juin 2015.

<sup>6</sup> Merian P., Bontemps J.-D. (2015). Modèles de distribution et de productivité pour les espèces principales de la forêt française. Rapport de recherche, ANR Oracle, 24 p.

- **Action de recherche 1.3:** un essai comparatif de reconstitution du déterminisme environnemental de la productivité, à partir d'une famille d'outils statistiques dont le choix est raisonné par une capacité croissante à approcher un formalisme plus fonctionnel. **Premières explorations:** thèse de doctorat M. Charru, ANR « Oracle. **Collaboration pressentie:** associée au projet « F2M2 », communauté de l'écologie statistique des communautés.

## 4.2 Elaborer une vision synthétique à partir de modèles mécanistes

Des modèles de fonctionnement d'écosystème fondés sur des processus écophysologiques sont couramment développés et utilisés pour simuler la NPP de communautés forestières en réponse à des variations environnementales (Dufrêne et al. 2005, Loustau et al. 2005, Matala et al. 2006, van Oijen et al. 2008).

Ces modèles visent à une explicitation fonctionnelle des processus d'acquisition et de métabolisation des ressources environnementales, de développement des organismes, et d'allocation aux différents organes qui les constituent. Ces processus sont explicitement dépendants de l'environnement (*a minima* eau, carbone, azote, température), et interviennent couramment sur 1 à 3 niveaux d'organisation différents (Mäkelä et al. 2000), c'est-à-dire une situation bien différente de celle d'un modèle comme '3-PG', qui se situe d'emblée au niveau intégré qui nous concerne. Ces modèles reposent donc sur un assemblage quantitatif des connaissances disponibles à un instant donné sur des communautés de référence, et à ce titre représentent une forme d'état de l'art sur le fonctionnement de ces communautés. **Ils ont donc un rôle potentiel à jouer pour évaluer si ces connaissances peuvent suggérer une vision intelligible et des régularités dans les déterminismes environnementaux recherchés, au niveau plus synthétique de la productivité de la communauté, et si cette vision est compatible avec le cadre synthétique précédemment formulé, ou de quelle façon elle s'en écarte.** A titre d'exemple, le modèle 'STICS' de production des cultures explicite l'effet des ressources en lumière, carbone, eau, azote, ainsi que les effets de la température, du gel, et de engorgement (Brisson et al. 2008, p. 67). Ces facteurs environnementaux affectent les différents processus (développement, croissance des feuilles, des racines, efficacité d'utilisation de la lumière, transpiration, fructification, etc) de façon différentielle. Par exemple, l'efficacité d'utilisation de la lumière dépend de la disponibilité en eau, azote, de la température et de l'engorgement suivant un opérateur multiplicatif, alors que le développement de la plante dépend de la disponibilité en eau et en azote suivant un opérateur du minimum, etc. La résultante de ces dépendances à l'échelle du rendement est ainsi impossible à prévoir de façon intuitive, et requiert des simulations.

**Nous proposons donc une exploitation « faible » de ces modèles, c'est-à-dire en leur donnant un rôle de boîte noire (il ne s'agit pas, au moins dans un premier temps, d'analyser finement la nature et les modes de représentation des processus associés) dont les entrées sont des facteurs et ressources environnementales, et la NPP à l'hectare une sortie, dont le fonctionnement peut être représenté, puis modélisé de façon statistique.** Une illustration intéressante de ce type d'approche, bien qu'elle repose sur des lissages statistiques trop

empiriques pour être intelligibles, est fournie par Matala et al. (2006, en vue d'exporter ces relations dans des modèles sylvicoles). C'est aussi une approche de l'analyse de modèles (réseau Mexico).

**Le projet de développer la mesure d'indicateurs de densité du bois sur le dispositif IFN, à large échelle, devrait de plus permettre à plus long terme d'affermir le dialogue avec la communauté écophysiolgiste (NPP), sachant les covariations non triviales entre densité du bois et facteur de la dynamique des peuplements (âge, densité, etc).**

➔ **Action de recherche 2:** Par des plans de simulation environnementaux idéaux de dimensionnalité progressive, utiliser ces modèles fonctionnels pour établir les fonctions de réponse agrégées de la productivité aux différentes ressources environnementales, et identifier le mode d'effet conjoint de ces ressources. Puis tenter de résumer réponses par des modèles statistiques. En France, le modèle Castanea (Dufrêne et al. 2005), calibré pour des essences majeures de la ressource forestière (hêtre, chêne sessile, épicéa, pin sylvestre), et qui explicite les effets de la lumière, de l'eau, du CO<sub>2</sub> et de l'azote est un support à privilégier. **Collaboration pressentie:** Equipe Eric Dufrêne, CNRS ; réseau Mexico<sup>7</sup>.

#### 4.3 Evaluer la fiabilité des conditions de l'observation empirique par simulation expérimentale

Comme nous l'avons indiqué, la connaissance du « processus de productivité » (au sens de la section 3.5.2), de ses variations au sein des populations d'arbres, et de sa structuration temporelle est nécessaire pour envisager des schémas spatio-temporels de prédiction de la productivité forestière. Une observation idéale et exhaustive de la productivité forestière et des niveaux de disponibilité des ressources et des facteurs environnementaux, systématique dans l'espace, à fine résolution temporelle, et menée sur des durées significatives permettrait d'approcher cette connaissance.

Or une telle observation, forme de désir du « démon de Laplace », n'existe pas (même s'il faut convenir que les mesures de cerne annuels sur le dispositif IFN, assorties de mesures de densité, associées à des relevés floristiques, et complétées par des données climatiques spatialisées, et leur extension progressive dans le temps, commenceraient à nous en rapprocher !). D'abord parce que les conditions réelles de l'observation des forêts sont techniquement plus modestes : 1) l'échantillonnage spatial est pluri-kilométrique et pas toujours systématique selon les dispositifs, 2) les observations ont assez rarement un caractère permanent, 3) la croissance forestière est mesurée à des résolutions annuelles à pluri-annuelles, 4) les niveaux des ressources et facteurs ne sont pas documentés de façon exhaustive, et le plus souvent de façon ponctuelle, et indirecte, lorsqu'ils ont trait aux conditions environnementales locales (nutrition minérale, conditions de disponibilité en eau, facteurs de toxicité, etc), 5) ces facteurs techniques ont eux-mêmes un caractère cumulatif. Mais plus profondément encore, et même en supposant cette observation idéale posée, les

---

<sup>7</sup> [reseau-mexico.fr](http://reseau-mexico.fr)

structurations et co-variations des ressources et facteurs environnementaux dans l'espace en conditions naturelles sont peut-être telles qu'il est impossible de disposer des plans d'observation idéaux (voir section 4.1).

**Dans un tel contexte, une approche par simulation expérimentale doit aussi être envisagée, avec pour objectif d'évaluer la fiabilité/pertinence des conditions de l'observation empirique telle qu'elle est menée dans les principaux dispositifs forestiers existants (à nouveau, réseaux de placettes permanentes à vocation sylvicole de type « GIS coopérative », réseaux de monitoring environnemental de type « ICP », système de monitoring permanent des ressources forestières de type « inventaire forestier national ») et avec les collectes et reconstitutions d'information environnementale à leur niveau d'avancement actuel.**

Cette approche doit reposer sur l'exploration par simulation de déterminismes théoriques de la productivité. Pour cela, les étapes fondamentales à considérer sont : 1) de postuler des formes mathématiques candidates explicites pour le processus de productivité, plausibles ou plus exploratoires (de telles explorations ont été amorcées avec '3-PG'), 2) de les paramétrer de façon réaliste pour des gradients de ressources et facteurs tels qu'ils peuvent être rencontrés en conditions naturelles (on peut utiliser pour cela des travaux empiriques de la littérature, ou les gradients environnementaux réels), 3) de réunir une information environnementale spatio-temporelle réelle, sur des territoires forestiers régionaux, nationaux, voire continentaux, et qui permette de simuler la productivité à partir des modèles ci-dessus, 4) **de faire varier les conditions de l'observation environnementale et forestière, qui vont permettre d'échantillonner l'information environnementale d'entrée de ces modèles, et/ou les simulations de productivité qui en résultent, 5) de procéder par modélisation statistique sur ces entrées et sorties, et étudier la correspondance (la fidélité) entre l'image du processus de productivité, reconstruite *a posteriori* à partir de ces simulations, et le postulat d'origine, pour des conditions d'échantillonnage de niveau de dégradation progressif.**

Sans être exhaustif, les paramètres associés aux conditions de l'observation peuvent inclure : 1) le domaine géographique étudié, par exemple régional à national, 2) l'intensité d'échantillonnage de ce domaine, et sa nature (systématique, aléatoire, par grappes, selon les modalités courantes dans les dispositifs d'observation, 3) la nature de l'échantillonnage de la productivité, sur des points temporaires ou permanents, à des résolutions mensuelle, annuelle et pluri-annuelle (typiquement 5 ans), et sur des durées variables (typiquement 5 à 50 ans). Par ailleurs, on pourra étudier la sensibilité de ces conditions d'observation : 1) à la forme mathématique du processus postulé, et notamment l'opérateur d'agrégation, 2) au poids respectif des ressources et facteurs dans le processus de productivité, 3) à l'existence d'une variation inter-populations des courbes de réponse, spatialement structurée ou non, et d'intensité variable, 4) à l'existence de phénomènes d'acclimatation et de « mémoire » dans le processus de productivité.

➔ **Action de recherche 3:** analyser par simulation expérimentale la capacité à restituer des déterminismes de la productivité postulés de façon théorique, et paramétrés pour des conditions environnementales réelles, dans les conditions usuelles –

spatiales et temporelles – de l'observation forestière. Identifier les échelles et sources de données fiables. **Collaborations pressenties:** réseau « Mexico ».

#### 4.4 Applications : développer une nouvelle génération de modèles forestiers

Les axes de recherche précédents doivent permettre d'évaluer et de préciser progressivement le cadre formel esquissé à partir d'une revue de la littérature, au moyen d'une observation renouvelée et dont les conditions sont évaluées, et en la confrontant à des simulations issues de modèles mécanistes ou théoriques.

Une étape finalisée doit être d'instancier progressivement ce cadre, et de l'intégrer à des modèles forestiers, qui représentent par ailleurs la dynamique forestière plus classique, pour expliciter des paramètres de fertilité de type « boîte noire », ou remplacer des approches de régression empirique.

**De façon assez immédiate, cela peut être le cas de modèles privilégiant le niveau du peuplement (productivité à l'hectare), et qui intègrent également les phénomènes de développement et de densité-dépendance de la croissance, pour aborder des questions de prédiction de l'impact des changements environnementaux simultanément à la représentation de la gestion forestière.** Une question qui s'ajoute assez vite est celle des interactions éventuelles entre développement et densité d'une part, et courbes de réponse d'autre part, puisque ces interactions peuvent former une base à la définition de stratégies d'adaptation de la gestion à des changements environnementaux.

**Il nous semble encore que ces développements sur l'explicitation du rôle des ressources environnementales doivent permettre de revisiter la dynamique des peuplements (modèles arbre indépendant des distances, MAID), et des lois dendrométriques qui permettent de la caractériser** (loi de Langsaeter ou relation densité-productivité, loi d'auto-éclaircie, loi de Eichhorn ou relation hauteur dominante – production totale en volume, patrons de développement), c'est-à-dire à un niveau d'organisation inférieur, et notamment parce que la dynamique des populations d'arbres repose sur le mécanisme central de compétition pour les ressources, et la mise en place de schémas adaptatifs d'allocation à la croissance primaire et secondaire. Si l'objectif est d'abord cognitif, il devrait permettre également de reformuler des modèles (il n'est par exemple pas « normal » que la loi d'auto-éclaircie ne dépende pas des conditions de fertilité stationnelle). Nous avons commencé à aborder cet aspect dans la thèse de Raphaël Trouvé (2015). De premiers développements théoriques, fondés sur l'explicitation d'une seule ressource et l'hypothèse d'un seuil minimal de maintenance taille-dépendant pour la disponibilité de cette ressource, sont assez encourageants, puisqu'ils permettent de restituer une loi d'allométrie pour l'auto-éclaircie, la loi de Langsaeter au niveau du peuplement, et un patron de croissance sigmoïde du temps. En prolongement du point 4.4, l'introduction d'une variation inter-arbre des courbes de réponses pourrait encore permettre d'explorer les causes de la dynamique des rangs sociaux.

<b>Axe de recherche</b>	<b>Equipes support, et partenaires</b>	<b>Données/outils d'appui</b>	<b>Projets exploratoires</b>
Mieux observer les patrons de productivité	LIF/IGN AgroParisTech, équipe Ecologie, JC Gégout INRA, JM Leban	Données IFN Analyse climatique Safran Information environnementale bio-indiquée Mesures densitométriques	ANR « Oracle » EU « F2M2 » Observatoire de la biomasse
Exploiter les modèles mécanistes de production	Laboratoire ESE, équipe E. Dufrêne	Modèle mécaniste « Castanea »	Collaboration à développer
	Laboratoire BEF, L. Saint-André	Modèle E-dendro+	Labex « QLSPiM »
	Réseau Mexico	Outils de l'analyse de modèles	
Evaluer la fiabilité des conditions de l'observation	LIF/IGN	Données IFN Analyse climatique Safran Information environnementale bio-indiquée	
	Réseau Mexico	Explorations amorcées avec '3-PG'	

**Tableau 7. Résumé des collaborations, sources de données, et projets pouvant servir d'appui au projet de recherche présenté.**

## 5 Conclusions

A partir de nos recherches antérieures et des questions qui en ont émergé, nous avons cherché à identifier puis formuler un projet de recherche relatif à la modélisation du déterminisme environnemental de la productivité forestière, à explorer les apports possibles des écoles de l'agronomie, de l'écologie, et de l'écophysiologie, et à poser les bases d'un projet de recherche qui ait vocation : 1) à permettre de progresser dans la compréhension et la formulation de ce déterminisme, et de ses conséquences sur les dynamiques forestières futures, 2) à en incorporer les développements dans des modèles peuplement ou « arbre indépendant des distances » (MAID), pour atteindre une capacité prédictive plus robuste de la productivité forestière dans le contexte environnemental actuel et futur.

Si certains aspects ont commencé à être abordés dans le cadre de thèses ou de projets de recherche, ces développements restent essentiellement exploratoires, et l'effort de recherche sur ce projet reste très largement à développer. Il peut y avoir deux approches pour le mener. Une première approche, opportuniste, consiste à avancer pas à pas, au gré des occasions fournies par les projets de recherche et opportunités de thèses ou post-doc. Une seconde approche, plus stratégique, consisterait à essayer d'avancer de façon plus décisive, en proposant un projet intégré, le cas échéant à une échelle nationale ou supra-nationale.





## Références

### Articles

- Aber J.D., McDowell W., Nadelhoffer K.J., Magill A., Berntson G., Kamakea M., McNulty S., Currie W., Rustad L., Fernandez I. (1998) Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems - Hypotheses revisited. *Bioscience* 48:921-934.
- Adams B., White A., Lenton T.M. (2004) An analysis of some diverse approaches to modelling terrestrial net primary productivity. *Ecological Modelling* 177:353-391.
- Aertsen W., Kint V., Orshoven (van) J., Kürşad Ö., Muys B. (2010) Comparison and ranking of different modelling techniques for prediction of site index in Mediterranean mountain forests. *Ecological Modelling* 221:1119-1130.
- Ågren G. (2004) The C:N:P stoichiometry of autotrophs - theory and observations. *Ecology Letters* 7:185-191.
- Ågren G. (2008) Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39:153-170.
- Ainsworth E.A., Yendrek C.R., Stith S., Collins W.J., Emberson L.D. (2012) The effects of tropospheric ozone on net primary productivity and implications for climate change. *Annual Review of Plant Biology* 63:637-661.
- Allgeier J.E., Rosemond A.D., Layman C.A. (2011) The frequency and magnitude of non-additive responses to multiple nutrient enrichment. *Journal of Applied Ecology* 48:96-101.
- Andrianarisoa K.S., Zeller B., Dupouey J.-L., Dambrine E. (2009) Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France. *Forest Ecology and Management* 257:2241-2253.
- Austin M.P., Nicholls A.O., Doherty M.D., Meyers J.A. (1994) Determining species response functions to an environmental gradient by means of a  $\beta$ -function. *Journal of Vegetation Science* 5:215-228.
- Austin M.P. (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157:101-118.
- Austin M.P. (2007) Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200:1-19.
- Batho A., Garcia O. (2006) De Perthuis and the origins of site index: a historical note. *Forest biometry, modelling and information sciences* 1:1-10.
- Beaufils E.R. (1957) Research for rational exploitation of *Hevea brasiliensis* using a physiological diagnosis based on the mineral analysis of various parts of the plant. *Fertility* 3:27.
- Bénichou P., Le Breton P. (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie* 7:23-34.
- Berck P., Helfand G. (1990) Reconciling the von Liebig and differentiable crop production functions. *American Journal of Agricultural Economics* 72:985-996.
- Berck P., Geoghegan J., Stohs S. (1998) A strong test of the Von Liebig hypothesis. University of Berkeley, California 860:22.

- Bergès L., Chevalier R., Dumas Y., Franc A., Gilbert J.-M. (2005) Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil in even-aged high-forest stands in northern France. *Annals of Forest Science* 62:391-402.
- Blake L., Goulding W.T., Mott C.J.B., Johnston A.E. (1999) Changes in soil chemistry accompanying acidification over more than 100 years under woodland and grass at Rothamstead Experimental Station, UK. *European Journal of Soil Science* 50:401-412.
- Bloom A.J., Chapin F.S.I., Mooney H.A. (1985) Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:363-392.
- Bonneau M., Lévy G., Montpied P. (2003) Evaluation de la pertinence des deux méthodes d'analyse du phosphore dans les sols forestiers. *Revue Forestière Française* 55:57-64.
- Bontemps J.-D., Bouriaud O. (2014) Predictive approaches to forest site productivity: recent trends, challenges and future perspectives. *Forestry* 87:109-128.
- Braun S., Thomas V.F.D., Quiring R., Flückiger W. (2009) Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution* 158:2043-2052.
- Brisson N., Launay M., Mary B., Bauduin N. (2008) Conceptual Basis, Formalisations and Parameterization of the STICS Crop Model, Quae, Paris, 297 p..
- Cajander A.K. (1926) The theory of forest types. *Acta Forestalia Fennica* 29:1-108.
- Calvo T., Mayor G., Mesiar R. (2002) Eds. *Aggregation operators - new trends and applications*, Springer, Heidelberg New-York. 352 p.
- Cassman K.G., Munns D.N. (1980) Nitrogen mineralization as affected by soil moisture, temperature, and depth. *Soil Science Society of America Journal* 44:1233-1237.
- Castellvi F., Perez P.J., Villar J.M., Rose J.I. (1996) Analysis of methods for estimating vapor pressure deficits and relative humidity *Agricultural and Forest Meteorology* 82:29-45.
- Chahine M., Barnet C., Olsen E.T., Chen L., Maddy E. (2005) On the determination of atmospheric minor gases by the method of vanishing partial derivatives with application to CO<sub>2</sub>. *Geophysical Research Letters* 32:doi:10.1029/2005GL024165.
- Challa H. (1990) Crop growth models for greenhouse climate control, in: R. Rabbinge, et al. (Eds.), *Theoretical production ecology: reflections and prospects* Pudoc, Univ Wageningen, Wageningen. pp. 125-145.
- Chapin F.S.I., Bloom A.J., Field C.B., Waring R.H. (1987) Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37:49-57.
- Charru M. (2012) *La productivité forestière dans un environnement changeant : caractérisation multi-échelle de ses variations récentes à partir des données de l'Inventaire Forestier National (IFN) et interprétation environnementale*, AgroParisTech, Nancy. pp. 405.
- Chuine I. (2000) A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology* 207:337-347.
- Collander R. (1941) Selective absorption of cations by higher plants. *Plant Physiology*:691-720.
- Coops N.C., Waring R.H. (2001) Estimating forest productivity in the eastern Siskiyou Mountains of southwestern Oregon using a satellite driven process model, 3-PGS. *Canadian Journal of Forest Research* 31:143-154.

- Coops N.C., Hember R.A., Waring R.H. (2010) Assessing the impact of current and projected climates on Douglas-Fir productivity in British Columbia, Canada, using a process-based model (3-PG). *Canadian Journal of Forest Research* 40:511-524.
- Coudun C., Gégout J.-C., Piedallu C., Rameau J.-C. (2006) Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography* 33:1750-1763.
- Coutts M.P., Philipson J.J. (1978) Tolerance of tree roots to waterlogging. *New Phytologist* 80:71-77.
- Craine J.M., Jackson R.D. (2010) Plant nitrogen and phosphorus limitation in 98 North American grassland soils. *Plant and Soil* 334:73-84.
- Croisé L., Ulrich E., Duplat P., Jaquet O. (2005) Two independent methods for mapping bulk deposition in France. *Atmospheric Environment* 39:3923–3941.
- Cronan C.S., Grigal D.F. (1995) Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems 24:209-226.
- Crowley K.F., McNeil B.E., Lovett G.M., Canham C.D., Driscoll C.T., Rustad L.E., Denny E., Hallet R.A., Arthur M.A., Boggs J.L., Goodale C.L., Kahl J.S., McNulty S.G., Ollinger S.V., Pardo L.H., Schaberg P.G., Stoddard J.L., Weand M.P., Weathers K.C. (2012) Do nutrient limitation patterns shift from nitrogen toward phosphorus with increasing nitrogen deposition across the Northeastern United States? *Ecosystems* 15:940-957.
- De Groot W.T. (1983) Modelling the multiple nutrient limitation of algal growth. *Ecological Modelling* 18:99-119.
- De Wit C.T. (1992) Resource use efficiency in agriculture. *Agricultural Systems* 40:125-151.
- Dise N.B., Wright R.F. (1995) Nitrogen leaching from European forests in relation to nitrogen deposition. *Forest Ecology and Management* 71:153-161.
- Dreyer E., Le Roux X., Montpied P., Daudet F.A., Masson F. (2001) Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology* 21:223-232.
- Droop M.R. (1973) Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology* 9:264-272.
- Dufrêne E., Davi H., François C., Le Maire G., Le Dantec V. et al. (2005) Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part I : model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling* 185:407-436.
- Dunson W.A., Travis J. (1991) The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist* 138:1067-1091.
- Eichhorn F. (1904) Beziehungen zwischen Bestandshöhe und Bestandsmasse. *Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung* 80:45-49.
- Elith J., Leathwick J.R., Hastie T. (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77:802-813.
- Elser J.J., Sterner R.W., Gorokhova E., Fagan W.F., Markow T.A., Cotner J.B., Harrison J.F., Hobbie S.E., Odell G.M., Weider L.J. (2000) Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters* 3:540-550.

- Elser J.J., Bracken M.E.S., Cleland E.E., Gruner D.S., Harpole W.S., Hillebrand H., Ngai J.T., Seabloom E.W., Shurin J.B., Smith J.E. (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10:1135-1142.
- Farqhar G., von Caemmerer S., Berry J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149:78-90.
- Fontes L., Bontemps J.-D., Bugmann H., Van Oijen M., Gracia C., Kramer K., Lindner M., Rötzer T., Skovsgaard J.-P. (2010) Models for supporting forest management in a changing environment. *Forest Systems* 19:8-29.
- Gale J. (1972) Availability of carbon dioxide for photosynthesis at high latitudes: theoretical considerations. *Ecology* 53:494-497.
- Gale J. (2004) Plants and altitude - revisited. *Annals of Botany* 94:199.
- Garcia O. (2005) Unifying sigmoid univariate growth equations. *FBMIS* 1:63-68.
- Garcia O. (2006) Site index: concepts and methods., in: C. J. Cieszewski and M. Strub (Eds.), *Second International Conference on Forest Measurements and Quantitative Methods and Management & The 2004 Southern Mensurationists Meeting*, Warnell School of Forestry and Natural Resources, University of Georgia, Athens, GA, USA. pp. 275-283.
- Garten C.T. (1976) Correlations between concentrations of elements in plants. *Nature* 261:686-688.
- Gégout J.-C., Jabiol B. (2001) Analyses de sol en forêt : les choix du phytoécologue dans le cadre des typologies de stations ou des études scientifiques. *Revue Forestière Française* LIII:568-580.
- Gégout J.-C., Hervé J.-C., Houllier F., Pierrat J.-C. (2003) Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of vegetation science* 14:55-62.
- Gégout J.-C., Coudun C., Bailly G., Jabiol B. (2005) EcoPlant : a forest site database to link floristic data with soil resources and climatic conditions. *Journal of vegetation science* 16:257-260.
- Gillooly J.F., Brown J.H., West G.B., Savage V.M., Charnov E.L. (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248-2251.
- Gleeson S.K., Tilman D. (1992) Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *American Naturalist* 139:1322-1343.
- Gonzalez-Dugo V., Durand J.-L., Gastal F. (2010) Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30:529-544.
- Göransson A., Eldhuset T.D. (1991) Effects of aluminium on growth and nutrient uptake of small *Picea abies* and *Pinus sylvestris* plants *Trees* 5 136-142.
- Gorban A.N., Pokidysheva L.I., Smirnova E.V., Tyukina T.A. (2011) Law of the minimum paradoxes. *Bulletin of Mathematical Biology* 73:2013-2044.
- Grierson C.S., Barnes S.R., Chase M.W., Clarke M., Grierson D., Edwards K.J., Jellis G.J., Jones J.D., Knapp S., Oldroyd G., Poppy G., Temple P., Williams R., Bastow R. (2011) One hundred important questions facing plant science research. *New Phytologist*:1-7.
- Grime J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111:1169-1194.

- Grimm S.S., Paris Q., Williams W.A. (1987) A von Liebig model for water and nitrogen crop response. *Western Journal of Agricultural Economics* 12:182-192.
- Guyon J.-P. (1991) Dépérissement du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) en Vendée. Les causes écologiques. *Annals of Forest Science* 48:333-346.
- Harpole W.S., Ngai J.T., Cleland E.E., Seabloom E.W., Borer E.T., Bracken M.E.S., Elser J.J., Gruner D.S., Hillebrand H., Shurin J.B., Smith J.E. (2011) Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters* 14:852-862.
- Hastings M.G., Jarvis J.C., Steig E.J. (2009) Anthropogenic impacts on nitrogen isotopes of ice-core nitrate. *Science* 324:1288.
- Heikkinen R.K., Luoto M., Araújo M.B., Virkkala R., Thuiller W., Sykes M.T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30:751–777
- Huang J.G., Bergeron Y., Denneker B., Berninger F., Tardif J. (2007) Response of Forest Trees to Increased Atmospheric CO<sub>2</sub>. *Critical Reviews in Plant Sciences* 26:265-283.
- Humphrey T.M. (1997) Algebraic production functions and their uses before Cobb-Douglas. *Economic Quarterly* 83:51-83.
- Jenny H., Leonard C.D. (1934) Functional relationships between soil properties and rainfall. *Soil Science* 38:363-382.
- Jones P.D., Wigley T.M.L., Kelly P.M. (1982) Variations in surface air temperatures: Part 1. Northern hemisphere, 1881-1980. *Monthly weather review* 110:59-70.
- Jones P.D., Moberg A. (2003) Hemispheric and Large-Scale Surface Air Temperature Variations: An Extensive Revision and an Update to 2001. *Journal of Climate* 16:206-223.
- Kahle H. (1993) Response of roots of trees to heavy metals. *Environmental and Experimental Botany* 33:99-119.
- Kärkkäinen L., Matala J., Härkönen K., Kellomäki S., Nuutinen T. (2008) Potential recovery of industrial wood and energy wood raw material in different cutting and climate scenarios for Finland. *Biomass and Bioenergy* 32:934-943.
- Kerkhoff A.J., Enquist B.J., Elser J.J., Fagan W.F. (2005) Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography* 14:585-598.
- Kho R.M. (2000) On crop production and the balance of available resources. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 80:71-85.
- Kimmins J.P., Blanco J.A., Seely B., Welham C., Scoullar K. (2008) Complexity in modelling forest ecosystems: How much is enough? *Forest Ecology and Management* 256:1646-1658.
- Koerselman W., Meuleman F.M. (1996) The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation *Journal of Applied Ecology* 33:1441-1450.
- Körner K. (2006) Plant CO<sub>2</sub> responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist* 172:393-411.
- Korzukhin M.D., Ter-Mikaelian M.T., Wagner R.G. (1996) Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management? *Canadian Journal of Forest Research* 26:879-887.

- Koutavas A. (2008) Late 20th century growth acceleration in greek firs (*Abies cephalonica*) from Cephalonia Island, Greece: A CO<sub>2</sub> fertilization effect? *Dendrochronologia* 26:13-19.
- Kramer P.J. (1986) The role of physiology in forestry. *Tree Physiology* 2:1-16.
- Lamarche V.C., Graybill D.A., Fritts H.C., Rose M.R. (1984) Increasing atmospheric carbon dioxide : tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science* 225:1019-1021.
- Landsberg J.J., Waring R.H. (1997) A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management* 95:209–228.
- Landsberg J., Waring R.H., Coops N. (2003) Performance of the forest productivity model 3-PG applied to a wide range of forest types. *Forest Ecology and Management* 172:199-214.
- Lebourgeois F., Piedallu C. (2005) Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. *Revue Forestière Française* LVII:331-355.
- Leibold M.A. (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76:1371-1382.
- Le Moguédec G., Dhôte J.-F. (2012) Fagacées: a tree-centered growth and yield model for sessile oak (*Quercus petraea* L.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 69:257-269.
- Lewicka S., Pietruszka M. (2006) Theoretical search for the growth-temperature relationship in plants. *General physiology and biophysics* 25:125-136.
- Lewicka S., Pietruszka M. (2010) Generalized phenomenological equation of plant growth. *General physiology and biophysics* 29:95-105.
- Liebig J. von (1840) *Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie* (Organic chemistry in its applications to agriculture and physiology) Friedrich Vieweg und Sohn Publ. Co., Braunschweig, Germany.
- Liebscher G. (1895) Untersuchungen über die Bestimmung des Düngerbedürfnisses der Ackerböden und Kulturpflanzen. *J. Landwirtschaft* 43:49-216.
- Leffelaar P.A. (1990) On scale problems in modelling: an example from soil ecology, in: R. Rabbinge, et al. (Eds.), *Theoretical production ecology: reflections and prospects*, Pudoc, Wageningen. pp. 57-73.
- Lloyd J., Taylor J.A. (1994) On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology* 8:315-323.
- Loehle C. (2009) A mathematical analysis of the divergence problem in dendroclimatology. *Climatic Change* 94:233-245.
- Loustau D., Bosc A., Colin A., Ogée J., Davi H., François C., Dufréne E., Déqué M., Cloppet E., Arrouays D., Le Bas C., Saby N., Pignard G., Hamza N., Granier A., Bréda N., Ciais P., Viovy N., Delage F. (2005) Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiology* 25:813-823.
- Luckai N., Larocque G.R. (2002) Challenges in the application of existing process-based models to predict the effect of climate change on C pools in forest ecosystems. *Climatic change* 55:39-60.
- Luo Y., Reynolds J., Wang Y., Wolfe D. (1999) A search for predictive understanding of plant responses to elevated [CO<sub>2</sub>]. *Global Change Biology* 5:143-156.

- Maguire B. (1973) Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *American Naturalist* 107:213-246.
- Mäkelä A., Landsberg J., Ek A.R., Burk T.E., Ter-Mikaelian M., Ågren G., Oliver C.D., Puttonen P. (2000) Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiology* 20:289-298.
- Marmion M., Parviainen M., Luoto M., Heikkinen R.K., Thuiller W. (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 15:59-69.
- Matala J., Ojansuu R., Peltola H., Raitio H., Kellomäki S. (2006) Modelling the response of tree growth to temperature and CO<sub>2</sub> elevation as related to the fertility and current temperature sum of a site. *Ecological Modelling* 199:39–52.
- McGroddy M.E., Daufresne T., Hedin L.O. (2004) Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology* 85:2390-2401.
- McMaster G.S., Wilhelm W.W. (1997) Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology* 87:1291-1300
- Medlyn B.E., Dreyer E., Ellsworth D., Forstreuter M., Harley P.C., Kirschbaum M.U.F., Le Roux X., Montpied P., Strassemeier J., Walcroft A., Wang K., Loustau D. (2002) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell and Environment* 25:1167-1179.
- Meng S.X., Huang S., Lieffers V.J., Nunifu T., Yang Y. (2008) Wind speed and crown class influence the height–diameter relationship of lodgepole pine: Nonlinear mixed effects modeling. *Forest Ecology and Management* 256:570-577.
- Meynard C.N., Quinn J.F. (2007) Predicting species distributions: a critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography* 34:1455-1469.
- Miller T.E., Burns J.H., Munguia P., Walters E.L., Kneitel J.M., Richards P.M., Mouquet N., Buckley H.L. (2005) A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory. *American Naturalist* 165:439-448.
- Mitscherlich E.A. (1909) Das Gesetz des Minimums und das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages, *Landwirtschaftliche Jahrbücher*. pp. 537-552.
- Monserud R.A., Rehfeldt G.E. (1990) Genetic and environmental components of variation of site index in Inland Douglas-Fir. *Forest Science* 36:1-9.
- Nijland G.O., Schouls J., Goudriaan J. (2008) Integrating the production functions of Liebig, Michaelis-Menten, Mitscherlich and Liebscher into one system dynamics model. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 55:199-224.
- Ollinger S.V., Aber J.D., Reich P.B. (1997) Simulating ozone effects on forest productivity: interactions among leaf-, canopy- and stand-level processes. *Ecological Applications* 7:1237-1251.
- O'Neill R.V., DeAngelis D.L., Pastor J.J., Jackson B.J., Post W.M. (1989) Multiple nutrient limitations in ecological models. *Ecological Modelling* 46:147-163.
- Paris Q. (1992) The von Liebig hypothesis. *American Journal of Agricultural Economics* 74:1019-1028.



- Perthuis de Laillevault, R. de (1803) *Traité de l'aménagement et de la restauration des bois et forêts de la France* Madame Huzard, Paris, France, 384 p.
- Piedallu C., Gégout J.-C., Bruand A., Seynave I. (2011) Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands. *Geoderma* 160:355-366.
- Piedallu C., Gégout J.-C., Perez V., Lebourgeois F. (2013) Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography* 22:470-482.
- Pinto P., Gégout J.-C., Hervé J.-C., Dhôte J.-F. (2007) Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. *Global Ecology and Biogeography* 16:472-484.
- Plaut Z., Grieve C.M. (1988) Photosynthesis of salt-stressed maize as influenced by Ca:Na ratios. *Plant and Soil* 105:283-286.
- Poorter H., Nagel O. (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27:595-607.
- Porporato A., Vico G., Fay P.A. (2006) Superstatistics of hydro-climatic fluctuations and interannual ecosystem productivity. *Geophysical Research Letters* 33:doi:10.1029/2006GL026412.
- Portner H., Bugmann H., Wolf A. (2010) Temperature response functions introduce high uncertainty in modelled carbon stocks in cold temperature regimes. *Biogeosciences* 7:3669-3684.
- Prasad A.M., Iverson L.R., Liaw A. (2006) Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems* 9:181-199.
- Preunkert S., Wagenbach D., Legrand M. (2003) A seasonally resolved alpine ice core record of nitrate : Comparison with anthropogenic inventories and estimation of preindustrial emissions of NO in Europe. *Journal of Geophysical Research* 108:4681, doi:10.1029/2003JD003475.
- Quintana-Segui P., Le Moigne P., Durand Y., Martin E., Habets F., Baillon M., Canellas C., Franchisteguy L., Morel S. (2008) Analysis of Near-Surface Atmospheric Variables: Validation of the SAFRAN Analysis over France. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 47:92-107.
- Rapport D.J. (1971) An optimization model for food selection. *American Naturalist* 105:575-578.
- Rastetter E.B., Shaver G. (1992) A model of multiple-element limitation for acclimating vegetation. *Ecology* 73:1157-174.
- Redfield A.C. (1934) On the proportions of organic derivations in sea water and their relation to the composition of plankton, in: R. J. Daniel (Ed.), *James Johnstone Memorial Volume*, University Press of Liverpool. pp. 177-192.
- Redfield A.C. (1958) The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46:205-221.
- Reich P.B., Oleksyn J. (2004) Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS* 101:11001-11006.
- Reineke L.H. (1933) Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research* 46:627-638.
- Richards F.J. (1959) A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10:290-300.

- Rickebusch S., Lischke H., Bugmann H., Guisan A., Zimmermann N.E. (2007) Understanding the low-temperature limitations to forest growth through calibration of a forest dynamics model with tree-ring data. *Forest Ecology and Management* 246:251-263.
- Riitters K.H., Aw B.E.I., Kucera R.C., Gallant A.I., DeVelice R.L., Palmer C.J. (1992) A selection of forest condition indicators for monitoring. *Environmental Monitoring and Assessment* 20:21-33.
- Rubio G., Zhu J., Lynch J.P. (2003) A critical test of the two prevailing theories of plant response to nutrient availability. *American Journal of Botany* 90:143-152.
- Running S.W., Nemani R. (1987) Extrapolation of synoptic meteorological data in mountainous terrain and its use for simulating forest evapotranspiration and photosynthesis. *Canadian Journal of Forest Research* 17:472-483.
- Saito M.A., Goepfert T.J. (2008) Some thoughts on the concept of colimitation: three definitions and the importance of bioavailability. *Limnology and Oceanography* 53:276-290.
- Sands P.J., Landsberg J.J. (2002) Parameterisation of 3-PG for plantation grown *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and Management* 163:273-292.
- Schneeberger H. (2009) Over-fertilization: an inverse Mitscherlich process, University of Erlang-Nürnberg, Nürnberg. pp. 8.
- Seynave I., Gégout J.-C., Hervé J.-C., Dhôte J.-F., Drapier J., Bruno E., Dumé G. (2005) *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research* 35:1669-1678.
- Seynave I., Gégout J.-C., Hervé J.-C., Dhôte J.-F. (2008) Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? *Journal of Biogeography* 35:1851-1862.
- Skovsgaard J.-P., Vanclay J.K. (2008) Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry* 81:13-31.
- Sumner M.E. (1978) Interpretation of plant ratios in nutrient tissues. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 9:335-345.
- Thomas H., sadras V.O. (2001) The capture and gratuitous disposal of resources by plants. *Functional Ecology* 15:3-12.
- Thomas H. (2002) Ageing in plants. *Mechanisms of Ageing and Development* 123:747-753.
- Thornley J.H.M. (1998) Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Annals of Botany* 81:421-430.
- Tilman D. (1977) Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* 58:338-348.
- Tilman D. (1980) Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist* 116.
- Tilman D. (1985) The resource ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125:827-852.

- Tilman D. (1990) Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition, in: J. Grace and D. Tilman (Eds.), Perspectives on plant competition, Academic Press. pp. 435-459.
- Turner B.L. (2008) Resource partitioning for soil phosphorus: a hypothesis. *Journal of Ecology* 96:698-702.
- Vadeboncoeur M.A. (2010) Meta-analysis of fertilization experiments indicates multiple limiting nutrients in northeastern deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research* 40:1766-1780.
- van der Paauw F. (1952) Critical remarks concerning the validity of the Mitscherlich effect law. *Plant and Soil* 4:97-106.
- van der Ploeg R.R., Böhm W., Kirkham M.B. (1999) On the origin of the theory of mineral nutrition of plants and the Law of the Minimum. *Soil Science Society of America Journal* 63:1055-1062.
- van Genuchten M.T., Gupta S.K. (1993) A reassessment of the crop salt tolerance response function. *Journal of the Indian Society of Soil Science* 41:730-737.
- van Ittersum M.K., Rabbinge R. (1997) Concepts in production ecology for analysis and quantification of agricultural input-output combinations *Field Crops Research* 52:197-208.
- van Oijen M., Agren G.I., Chertov O., Kellomaki S., Komarov A., Mobbs D., Murray M. (2008) Evaluation of past and future changes in European forest growth by means of four process-based models, in: H. P. Kahle, et al. (Eds.), Causes and consequences of forest growth trends in Europe, EFI, Joensuu (Finland). pp. 183-199.
- Vitousek P.M., Porder S., Houlton B.J., Chadwick O.A. (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20:5–15.
- Wallworth J.L., Sumner M.E. (1987) The Diagnosis and Recommendation Integrated System (DRIS). *Advances in Soil Science* 6:149-188.
- Watt M.S., Palmer D.J., Kimberley M.O., Höck B.K., Payn T.W., Lowe D.J. (2010) Development of models to predict *Pinus radiata* productivity throughout New Zealand. *Canadian Journal of Forest Research* 40:488-499.
- Way D.A., Oren R. (2010) Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology* 30:669-688.
- Zeide B. (2003) The U-approach to forest modeling. *Canadian Journal of Forest Research* 33:480-489.
- Zhang K., Greenwood D.J., White P.J., Burns I.G. (2007) A dynamic model for the combined effects of N, P and K fertilizers on yield and mineral composition; description and experimental test. *Plant and Soil* 298:81-98.
- Zimmermann H.-J., Zysno P. (1980) Latent connectives in human decision making. *Fuzzy Sets and Systems* 4:37-51.

## Ouvrages

- Bernard C. (1865) Introduction à l'étude de la médecine expérimentale, Le Monde, Flammarion, 298 p.
- Bertalanffy (von) L. (1973) Théorie générale des systèmes, Dunod, Paris, 308 p.

- Chapin F.S.I., Matson P.A., Mooney H.A. (2002) Principles of terrestrial ecosystem ecology Springer, New-York, USA, 436 p.
- Legay J.-M. (1997) L'expérience et le modèle - un discours sur la méthode, INRA, Quae, Paris, 112 p.
- Marschner H. (1995) Mineral nutrition of higher plants Academic Press, London San-Diego, 889 p.
- Pretzsch H. (2009) Forest dynamics, growth and yield Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, 664 p.
- Sterner R.W., Elser J.J. (2002) Ecological stoichiometry - the biology of elements from molecules to the biosphere Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 394 p.
- Tamm C.O. (1991) Nitrogen in forest ecosystems. Ecological studies 81, Springer, 116 p.
- Tilman D. (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 363 p.
- Volterra V. (1931) Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie, Jacques Gabay, Gauthiers-Villars, Paris, 214 p.



## Liste complète classée des publications et des communications



## Publications dans des revues référencées ISI

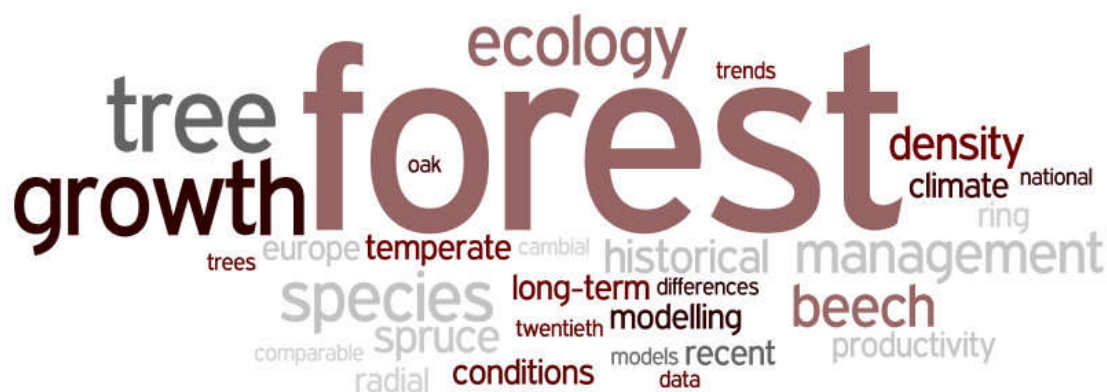


Figure 9. Carte d'analyse fréquence-pondérée des substantifs apparaissant dans les titres de publications dans des revues référencées ISI.

[1] Lenoir J., Gégout J.-C., Pierrat J.-C., Bontemps J.-D., Dhôte J.-F. (2009). Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006). *Ecography*, 32(5), 765-777.

[2] Bontemps J.-D., Hervé J.-C., Dhôte J.-F. (2009). Long-term changes in forest productivity: a consistent assessment in even-aged stands. *Forest Science*, 55(6), 549-564.

[3] Bontemps J.-D., Hervé J.-C., Dhôte J.-F. (2010). Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *Forest Ecology and Management*, 259(8), 1455-1463.

[4] Ferry B., Morneau F., Bontemps J.-D., Blanc L., Freycon V. (2010). Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 98(1), 106-116.

[5] Nouvellon Y., Laclau J.-P., Epron D., Kinana A., Mabilia A., Roupsard O., Bonnefond J.-M., Le Maire G., Marsden C., Bontemps J.-D., Saint-André L. (2010). Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal Eucalyptus plantation in the Republic of Congo. *Forest Ecology and Management*, 259(9), 1796-1807.

[6] Charru M., Seynave I., Morneau F., Bontemps J.-D. (2010). Recent changes in forest productivity and their interaction with site fertility: an analysis on national forest inventory data for Common Beech in NE France. *Forest Ecology and Management*. 260(5), 864-874.

[7] Franceschini T, Bontemps J-D, Gelhaye P, Rittié D, Hervé J-C, Gégout J-C, Leban J-M. (2010). Decreasing trend and fluctuations in the mean ring density of Norway spruce through the twentieth century. *Annals of Forest Science*, 67(8) – 816.



- [8] Fontès L., **Bontemps J.-D.**, Bugmann H., van Oijen M., Gracia C., Kramer K., Lindner M., Rötzer T. Skovsgaard J.-P. (2010). Models for supporting forest management in a changing environment. Review. *Forest systems*. Special issue, 8-29.
- [9] Bugmann H., Palahi M., **Bontemps J.-D.**, Tomé M. (2010). Trends in adapting modeling to address forest management and environmental challenges in Europe. *Forest Systems*, special issue, 3-7.
- [10] **Bontemps J.-D.**, Hervé J.-C., Leban J.-M., Dhôte J.-F. (2011). Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees*, 25(2), 237-251.
- [11] Seidl R., Fernandes P.M., Fonseca T.F., Gillet F., Jönsson A.M., Merganičová K., Netherer S., Arpaci A., **Bontemps J.-D.**, Bugmann H., González-Olabarria J.R., Lasch P., Meredieu C., Moreira F., Schelhaas M.-J., Mohren F. (2011). Modelling natural disturbances in forest ecosystems. Review. *Ecological Modelling*, 222(4), 903-924.
- [12] **Bontemps J.-D.**, Esper J. (2011). Statistical modelling and RCS filtering methods provide comparable estimates of long term trends in radial growth of common Beech in Northeastern France. *Dendrochronologia*, 29(2), 99-107.
- [13] Bertrand R., Gégout J.-C., **Bontemps J.-D.** (2011). Niches of temperate tree species converge towards nutrient-richer conditions over ontogeny. *Oikos*, 120(10), 1479-1488.
- [14] Rathgeber S., Rossi S., **Bontemps J.-D.** (2011). Cambial activity related to tree size in a mature silver fir plantation. *Annals of Botany*. 108(3), 429-438.
- [15] Franceschini T., Lundqvist S.O., **Bontemps J.-D.**, Grahn T., Olsson L., Evans R., Leban J.-M. (2011). Empirical models for radial and tangential fibre width in tree-rings of Norway spruce in northwestern Europe. *Holzforschung*, 66(2), 219-230.
- [16] Merian P., **Bontemps J.-D.**, Bergès L., Lebourgeois F. (2011). Temporal instability in climate sensitivity of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. *Plant Ecology*, 212(11), 1855-1871.
- [17] Charru M., Seynave I., Morneau F., Rivoire M., **Bontemps J.-D.** Significant differences and curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from national forest inventory data. *Annals of Forest Science*, 69(2), 195-205.
- [18] **Bontemps J.-D.**, Hervé J.-C., Duplat P., Dhôte J.-F. (2012). Shifts in the height-related competitiveness of tree species following recent climate warming and implications for tree community composition: the case of common beech and sessile oak as predominant broadleaved species in Europe. *Oikos*, 121(8), 1287-1299.
- [19] Franceschini T., **Bontemps J.-D.**, Leban J.-M. (2012). Transient historical decrease in early- and latewood density and unstable sensitivity to summer temperature for Norway spruce in North-eastern France. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(2), 219-226.
- [20] Wernsdörfer H., Colin A., **Bontemps J.-D.**, Chevalier H., Caurla S., Leban J.-M., Pignard G., Hervé J.-C., Fournier M. (2012). Large-scale dynamics of a heterogeneous forest resource are driven jointly by geographically varying growth conditions, tree species composition and stand structure. *Annals of Forest Science*, 69(7), 829-844.
- [21] **Bontemps J.-D.**, Duplat P. (2012). A non-asymptotic sigmoid growth curve for top height growth in forest stands. *Forestry*, 85(3), 353-368.

- [22] Ferry B., **Bontemps J.-D.**, Blanc L., Baraloto C. (2012). Is climate a stronger driver of tree growth than disturbance? A comment on Toledo et al. (2011). *Journal of Ecology*, 100(5), 1065-1068.
- [23] Colin F., Sanjines A., Fortin M., **Bontemps J.-D.**, Nicolini E. (2012). *Fagus sylvatica* trunk epicormics in relation to primary and secondary growth. *Annals of Botany*, 110(5), 995-1005.
- [24] Franceschini T., Longuetaud F., **Bontemps J.-D.**, Bouriaud O., Caritey B.-D., Leban J.-M. (2013). Effect of ring width, cambial age and climatic variables on the within-ring wood density profile of Norway spruce (*Picea abies* Karst L). *Trees*, 27(4), 913-925.
- [25] **Bontemps J.-D.**, Gelhaye P., Nepveu G., Hervé J.-C. (2013). When tree rings behave like foam: moderate historical decrease in mean ring density of Common beech paralleling a strong historical growth increase. *Annals of Forest Science*. 70 (4), 329-343.
- [26] Franceschini T., **Bontemps J.-D.**, Perez V., Leban J.-M. (2013). Divergence in latewood density response of Norway spruce to temperature is not resolved by enlarged sets of climatic predictors. *Agricultural and Forest Meteorology*, 180, 132-141.
- [27] **Bontemps J.-D.**, Bouriaud O. (2014). Predictive approaches to forest site productivity: recent trends, new challenges and future perspectives. *Review. Forestry*. 87(1), 109-128.
- [28] Aertsen W., Janssen E., Kint V., **Bontemps J.-D.**, Van Orshoven J., Muys B. (2014). Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *Forest Ecology and Management*. 312(1), 252-259.
- [29] Charru M., Seynave I., Hervé J.-C., **Bontemps J.-D.** (2014). Spatial patterns of historical growth changes in Norway spruce across Western European mountains and the key effect of climate warming. *Trees*. 28(1), 205-221.
- [30] Trouvé R., **Bontemps J.-D.**, Collet C., Seynave I., Lebourgeois F. (2014). Growth partitioning in forest stands is affected by stand density and summer drought in sessile oak and Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 334, 358-368.
- [31] Dreyer E., Peiffer M., **Bontemps J.-D.**, Leban J.-M. (2014). Annals of Forest Science changes its scope and complies with green open access rules. *Annals of Forest Science*, 71(4), 425-426.
- [32] Toigo M., Vallet P., Perot T., **Bontemps J.-D.**, Piedallu C., Courbaud B. (2015). Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, 103(2), 502-512.
- [33] Trouvé R., **Bontemps J.-D.**, Seynave I., Collet C., Lebourgeois F. (2015) Stand density, tree social status and water stress influence allocation in height and diameter growth of *Quercus petraea* (Liebl.). *Tree Physiology*, in press.
- \*\*\*
- [34] Charru M., Seynave I., Hervé J.-C., Bertrand R., **Bontemps J.-D.** Strong differences in recent growth changes of tree species in Western Europe driven by their climatic context and climate warming. *Global Change Biology*, soumis.

[35] Bontemps J.-D., Hervé J.-C., Franceschini T., Leban J.-M. Do tree sequester more biomass when they grow faster? A case study on Norway spruce in Northeastern France. **En preparation.**

[36] Pinto P. E., Bontemps J.-D., Pierrat J.-C., Franceschini T., Gelhaye P., Gégout J.-C., Leban J.-M. Wood density index of *Araucaria araucana* remains stationary over pre-industrial and contemporary periods in temperate southern forests. *Dendrochronologia*, soumis.

[37] Trouvé R., Bontemps J.-D., Collet C., Seynave I., Lebourgeois F. Faster growth recovery from drought on dryer sites and trees of higher social rank of sessile oak forests in France. **En preparation.**

## Book review

Bontemps J.-D. (2009). *Annals of Forest Science*, 66 (7). Tomppo E., Haakana M., Katila M., Peräsaari J. (2008). Multi-source national forest inventory – methods and applications. Springer, Series Managing forest ecosystems, 373p.

## Chapitre d'ouvrage international

Colin A., Wernsdörfer H., Thivolle-Cazat A., Bontemps J.-D. (2015). Projecting wood resources and potential wood supply of French forests: an approach to cope with forest system diversity, 14p. In: Barreiro S., Schelhass M.-J., Kaendler G., McRoberts R. Wood and biomass projection systems using National Forest Inventory data. Springer (in press).

## Publications dans des revues techniques ou de valorisation de la recherche

[A.1] Bontemps J.-D., Vallet P., Hervé J.-C., Rittié D., Dupouey J.-L., Dhôte J.-F. (2005). Des hêtraies qui poussent de plus en plus vite : vers une forte diminution de leur âge d'exploitabilité ? *Revue Forestière Française*, 57(2), 123-142.

[A.2] Bontemps J.-D., Hervé J.-C., Dhôte J.-F. (2005). Evolution de la productivité des hêtraies régulières du Nord de la France au cours du XX<sup>e</sup> siècle. *Actes du séminaire de l'Ecole Doctorale RP2E* « Ingénierie des Ressources, Procédés, Produits et Environnement », Nancy, ISBN 2-9518564-3-1, 107-114.

[A.3] Bontemps J.-D., Duplat P., Hervé J.-C., Dhôte J.-F. (2007). Croissance en hauteur dominante du hêtre dans le Nord de la France : des courbes de référence qui intègrent les tendances à long-terme. *Rendez-Vous Techniques*, ONF, Hors-Série n° 2 « Gestion des hêtraies », 39-47.

[A.4] Dhôte J.-F., Bontemps J.-D., Hervé J.-C., Rittié D., Vallet P. (2007). Changements de productivité à long terme dans les hêtraies du Nord de la France. *Rendez-Vous Techniques*,

ONF, Hors-Série n°3 « Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques », 74-80.

[A.5] Houllier F., **Bontemps J.-D.**, Dhôte J.-F. (2007). Changement de productivité des forêts : Diagnostics et théories. *In* Corvol A. (ed). Forêt et pollution. Journée d'Etudes Environnement, Forêt et Société, XVI-XXe siècles, IHMC ENS, Paris, Janvier 2006. *IHMC-CNRS, Cahier d'Etudes*, 17, 55-60.

[A.6] Merian P., **Bontemps J.-D.**, Bergès L., Lebourgeois F. (2010). Déterminisme climatique des années de croissance extrême chez le chêne sessile dans la moitié Nord de la France. *Actes du Colloque « Panorama de la dendrochronologie en France »*, Digne-les-Bains, 8-10 Octobre 2009, *Collection Edytem*, n°11, 8p.

[A.7] **Bontemps J.-D.**, Charru M., Longuetaud F., Franceschini T., Constant T. (2012). L'estimation de la biomasse et de la productivité forestières à l'épreuve des changements environnementaux. *Innovations Agronomiques*. 18, 39-52.

[A.8] **Bontemps J.-D.**, Charru M., Longuetaud F., Franceschini T., Constant T. (2012). L'estimation de la biomasse et de la productivité forestières à l'épreuve des changements environnementaux. *Revue Forestière Française*, 64(1), 41-54

[A.9] Saint-André L., Sainte-Marie J., Leguédois S., Ferry B., Lafolie F., Marsden C., van der Heijden G., Dufrêne E., **Bontemps J.-D.**, Légout A. (2014). *Revue Forestière Française*, 66(4): 479-490.

## Communications orales dans des congrès ou réunions internationaux

[B.1] **Bontemps J.-D.**, Meredieu C. (2008). Forest simulation models in France: main developments and challenges. **COST FP603, 1<sup>st</sup> plenary meeting**, Vienna, Austria, 8-9<sup>th</sup> May, 10 slides.

[B.2] **Bontemps J.-D.**, Hervé J.-C., Dhôte J.-F. (2008). Long-term trends and fluctuations of Common beech and Sessile oak growth in France during the 20<sup>th</sup> century and their compared climatic interpretations. Communication at the conference "Adaptation of forests and forest management to changing climate", **SLU University (Sweden)/ FAO/IUFRO**, Umeå, Sweden, 25-28<sup>th</sup> August, 17 slides.

[B.3] Franceschini T., **Bontemps J.-D.**, Leban J.-M. (2008). Wood density variation during the last century, Norway spruce in Northern France. Communication at the **6<sup>th</sup> IUFRO workshop**: Connexion between forest resources and wood quality: modelling approaches and simulation software, Koli, Finland, 6-14<sup>th</sup> June, 14 slides.

[B.4] **Bontemps J.-D.**, Vallet P. (2009). The growth and yield model « Fagacées » and its computational CAPSIS environment. **COST FP603, 2<sup>nd</sup> Workshop**, Barcelona, Spain, 15-16<sup>th</sup> January, 10 slides.

[B.5] Rathgeber C. B. K., Rossi S., **Bontemps J.-D.** (2009). Influence of tree social status on intra- annual dynamic of wood formation. **EuroDendro 2009**, 26-30 October, Cala Millor, Mallorca, Spain.

[B.6] Franceschini T., **Bontemps J.-D.**, Leban J.M. 2009. Wood density linked to intra- and inter-ring tracheid dimensions: a sensitivity analysis. **13th annual meeting FobAwi-FVA-LERFoB-LERMaB**, Champenoux, France, 12-13 novembre, 19 slides.

[B.7] Wernsdörfer H., **Bontemps J.-D.**, Fournier M., Colin A., Chevalier H., Hervé J.-C., Cauria S., Delacote P., Lecocq F., 2009. Development of a predictive model for the French forest resource. **13th annual meeting FobAwi-FVA-LERFoB-LERMaB**, Champenoux, France, 12-13 novembre. 9 slides.

[B.8] Mothe F., **Bontemps J.-D.**, Longuetaud F., Perez V., Rittié D., Saint-André L., Seynave I. (2010). Abial – a growth simulator for pure even-aged stands of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Vosges and Jura. **14<sup>th</sup> meeting Fobawi**, Freiburg, Germany, 9-10 Juin 2010, Montpellier, 13 diapositives.

[B.9] Rathgeber C., Rossi S., **Bontemps J.-D.**, Longuetaud, F. (2010). What a dendrochronologist can learn from studying intra-annual dynamics of wood formation? **Conference WorldDendro 2010**, Rovaniemi, Finland, 12-18 June 2010.

[B.10] Merian P., **Bontemps J.-D.**, Berges L., Lebourgeois F. (2011). Temporal instability in climate sensitivity of sessile oak (*Quercus petraea*) under temperate conditions. **International Meeting Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology (TRACE 2011)**, Orléans, France, 11-14 May 2011.

[B.11] **Bontemps J.-D.**, Charru M., Seynave I., Morneau F., Rivoire M. (2012). Re-assessing the self-thinning law and testing the species-dependence based on the french NFI data. **1<sup>st</sup> Annals of Forest Science international symposium**, Champenoux, 22 March 2012, 24 slides.

[B.12] Guehl J.-M., **Bontemps J.-D.**, Loustau D. 2013. Retrospective and prospective aspects of growth trends in relation to climate change in France. **Forest biomass conference**, Mierzecin palace, Poland, 7-9 October 2013, 24 slides.

[B.13] **Bontemps J.-D.**, Hervé J.-C., Dhôte J.-F., Leban J.-M., Charru M., Franceschini T. (2015). Environment-driven changes in the growth of French forests: an overview. Visit of the **Finnish Society of Forest Science** in Nancy, 9-10 April 2015, 59 slides.

## Communications orales dans des colloques ou réunions nationaux

### Colloques scientifiques

[C.1] **Bontemps J.-D.**, Hervé J.-C., Dhôte, J.-F. (2005). Evolution de la productivité des hêtraies régulières du Nord de la France au cours du XX<sup>e</sup> siècle, 107-114. *In Actes du Séminaire annuel de l'Ecole Doctorale RP2E*, Nancy, 13 Janvier 2005, ISBN 2-9518564-3-1, 392 p.

[C.2] Houllier F., **Bontemps J.-D.**, Dhôte J.-F. (2006). Changement de productivité des forêts : diagnostics et théories. **Groupe d'Histoire des Forêts Françaises (GHFF)**, Journée d'études IHMC ENS, Paris, Janvier 2006. CONFERENCE INVITEE.

[C.3] **Bontemps J.-D.**, Hervé J.-C., Dhôte J.-F. (2007). Evolution de la productivité des hêtraies et chênaies régulières en France au cours du XX<sup>e</sup> siècle : variabilité spatio-temporelle et facteurs sous-jacents. **Communication orale, Journées d'Ecologie Fonctionnelle (JEF)**, Biarritz, 19-22 mars 2007.

[C.4] **Bontemps J.-D.**, Hervé J.-C., Dhôte J.-F. (2007). Evolution de la productivité des hêtraies et chênaies régulières en France au cours du XX<sup>e</sup> siècle : variabilité spatio-temporelle et spécifique. Communication orale, **10<sup>e</sup> Journées Croissance Amélioration Qualité (CAQ10)**, Bordeaux, 27 mars 2007, 31 diapositives.

[C.5] Ferry B., Morneau F., **Bontemps J.-D.**, Freycon V. (2007). Effet d'un gradient édaphique sur la dynamique et la densité d'une forêt naturelle en Guyane. Mise en perspective à l'échelle amazonienne. **Ecole thématique GIP Ecofor – CNRS "Réponse des écosystèmes forestiers tropicaux aux changements globaux"**, Fréjus, 21-27 mai 2007, 20 diapositives.

[C.6] Charru M., **Bontemps J.-D.**, Seynave I., Morneau F., Hervé J.-C. (2008). Modélisation de l'évolution récente de la productivité du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et du chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) en peuplements réguliers dans 2 secteurs du Nord de la France à partir des données de l'Inventaire Forestier National (IFN). **Colloque INRA, réseau DPPE, "Modélisation pour les Ressources Naturelles"**, Montpellier, 18-20 juin 2008, 24 diapositives.

[C.7] Merian P., Lebourgeois F., **Bontemps J.-D.**, Bergès L. (2009). Évolution spatiale et temporelle de la sensibilité du chêne sessile aux événements climatiques extrêmes en France. **Colloque « Panorama de la dendrochronologie en France »**, Digne-les-Bains, 8-10 Octobre 2009, 31 diapositives.

[C.8] Rathgeber C., Rossi S., **Bontemps J.-D.**, Longuetaud F. (2009). Influence du statut social des arbres sur la dynamique intra-annuelle de la croissance radiale. **Colloque « Panorama de la dendrochronologie en France »**, Digne-les-Bains, 8-10 Octobre 2009, 31 diapositives.

[C.9] Mothe F., **Bontemps J.-D.**, Longuetaud F., Perez V., Rittié D., Saint-André L., Seynave I. (2010). Abial – a growth simulator for pure even-aged stands of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Vosges and Jura. **Réunion annuelle CAPSIS**, 21 Juin 2010, Montpellier, 15 diapositives.

[C.10] Tramon, M., Bontemps, J.-D., Blanc, L., Ferry, B. (2010). Relation entre production ligneuse et structure et composition du peuplement dans une forêt tropicale humide. Colloque **Connaissance et gestion des écosystèmes tropicaux, MEDD-GIP Ecofor**, 1-2 décembre 2010, Montpellier, France.

[C.11] **Bontemps J.-D.** (2011). Modèles pour la gestion forestière en environnement changeant – une rubrique du COST FP603. Communication orale. **14<sup>e</sup> Journées Croissance Amélioration Production (CAQ14)**, Avignon, 4-5 Avril 2011, 26 diapositives.

[C.12] **Bontemps J.-D.** (2011). Formaliser les réponses des écosystèmes forestiers aux facteurs de l'environnement pour comprendre et prédire – quelques réflexions. Communication orale invitée. **14<sup>e</sup> Journées Croissance Amélioration Qualité (CAQ14)**, Avignon, 4-5 Avril 2011, 38 diapositives. CONFERENCE INVITEE.

[C.13] Charru M., **Bontemps J.-D.** (2011). Tendances historiques de productivité pour le hêtre et l'épicéa et rôle des facteurs environnementaux. Communication orale. 14<sup>e</sup> Journées

Croissance Amélioration Production (CAQ14), Avignon, 4-5 Avril 2011, 15 diapositives.

[C.14] Charru M., **Bontemps J.-D.** (2012). Utilisation des données de l'inventaire forestier national pour mesurer et régionaliser les évolutions de la productivité forestière. **Journées de la recherche de l'IGN**, Saint-Mandé, 8-9 mars 2012, 16 diapositives.

[C.15] Wernsdörfer H., **Bontemps J.-D.**, Fournier M., Colin A., Chevalier H., Hervé J.-C., Cauria S., Delacote P., Lecocq F. (2012). Development of a predictive model for the French forest resource. Communication orale. **15<sup>e</sup> journées Croissance Amélioration Qualité (CAQ15)**, Nogent-sur-Vernisson, 2-3 Avril 2012, 8 diapositives.

[C.16] **Bontemps J.-D.** (2012). La transition forestière, en France et en Europe. Journées **Cent ans de statistiques forestières – anniversaire de la statistique Daubrée**, IGN-INRA-AgroParisTech, IGN, Saint-Mandé, 59 diapositives. CONFERENCE INVITEE.

[C.17] **Bontemps J.-D.** (2014). Changements de productivité des forêts – résultats récents, faits nouveaux. **Journées Croissance Amélioration qualité (CAQ17)**, **Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux**, 8-9 avril 2014, 41 diapositives.

## Communications à des réunions techniques ou professionnelles

[D.1] **Bontemps J.-D.**, Vallet P., Hervé J.-C., Rittie D., Dupouey J.-L., Dhôte J.-F. (2005). Des hêtraies qui poussent de plus en plus vite: vers une forte diminution de leur âge d'exploitabilité? **Journées Scientifiques et Techniques** « Le hêtre en France, aujourd'hui et demain », Champenoux, 17-19 juin 2003.

[D.2] Dhôte J.-F., **Bontemps J.-D.**, Hervé J.-C., Seynave I., Gégout J.-C., Piédallu C., Rittié D. (2005). Changements à long-terme de la productivité forestière : diagnostic, compréhension et simulation. Communication à l'**Atelier « Changement climatique et gestion forestière »**, ONF-INRA, Paris, 20 octobre 2005, 22 diapositives.

[D.3] Dhôte J.-F., **Bontemps J.-D.**, Vallet P. (2007). Modèles de croissance, aide à la décision & modélisation : complexification des problématiques, évolution des modèles, valorisation de RENECOFOR, articulation entre sources de données. **Communication au Colloque "15 ans de suivi des écosystèmes forestiers - résultats, acquis et perspectives de RENECOFOR"**, Beaune, 9-11 mai 2007, 14 diapositives.

[D.4] **Bontemps J.-D.**, Seynave I., Dhôte J.-F. (2007). La productivité du chêne et son évolution à long-terme - déterminisme environnemental et rôle des changements de l'environnement. Comm. orale au **Séminaire «Chênaie atlantique»**, ONF, Grosbois, 9 octobre 2007, 43 diapositives. COMMUNICATION INVITEE.

[D.5] Leban J.-M., **Bontemps J.-D.**, Colin A., Longuetaud F., Constant T., Martin F., Deleuze C., Dhôte J.-F. (2010). La forêt de demain. Comment est-elle pensée ? In ENSTIB, 4 novembre 2010, **Colloque «Le bois local : scieurs architectes, constructeurs, une opportunité pour construire autrement»**. **Chambre de Métiers et de l'Artisanat des Vosges**, 20 diapositives.

[D.6] **Bontemps J.-D.**, Charru M., Longuetaud F., Franceschini T., Constant T. (2012). L'estimation de la biomasse et de la productivité forestières à l'épreuve des changements environnementaux. **Carrefour de l'innovation agronomique de l'INRA**, « Forêt-Bois, quelles



ressources pour quels produits ? », Nancy, 16 décembre 2011, 34 diapositives.  
CONFERENCE INVITEE.

[D.7] Saint-André L., Sainte-Marie J., Leguesdois S., Ferry B., Lafolie F., Marsden C., Van der Heyden G., Dufrêne E., **Bontemps J.-D.**, Legout A. (2013) Les avancées de la recherche dans le domaine de la modélisation des interactions sol-plante en forêt. **4<sup>e</sup> journées REGEFOR**, INRA Champenoux, 10-12 juin 2013, 27 diapositives.

[D.8] Seynave I., **Bontemps J.-D.**, Cailly P., Cavaignac S., Cordonnier T., Daviller S., Lafond V., Meredieu C., Morneau F., Paillassa E., Perret S., Richter S. (2014). CoopEco : Un groupe pour la caractérisation écologique des dispositifs du GIS Coop. Le Chêne sessile comme exemple. **Conférence « Gis Coop : 20 ans d'expérience pour imaginer les sylvicultures de demain »**, FCBA, Paris, 2 octobre 2014, 20 diapositives.

[D.9] Trouvé R., **Bontemps J.-D.**, Lebourgeois F. Apport des réseaux du GIS Coop à l'analyse conjointe des effets de la densité et des facteurs climatiques sur la dynamique des peuplements. **Conférence « Gis Coop : 20 ans d'expérience pour imaginer les sylvicultures de demain »**, FCBA, Paris, 2 octobre 2014, 20 diapositives.

[D.10] **Bontemps J.-D.**, Mérian P., Seynave I. 2014. Modèles d'impact et essai de projection de l'effet du changement climatique sur les principales espèces de la forêt française. **Projet ANR Oracle, Carrefour d'échange avec les porteurs d'enjeux**, INRA, Paris, 16 diapositives.

## Communications à destination du grand public

L'essor des forêts. 1) La pousse vertigineuse des arbres, 2) Moins de densité dans le bois. *Est Magazine*, supplément de l'Est républicain, dossier préparé avec Jean-Marc Toussaint, journaliste, dimanche 27 avril 2014, 3p.



