Aix*Marseille université
Socialement engagée

NNT : 2024AIXM0335

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université
le 8 novembre 2024 par

Camille ROUET

Effets du mélange d'espèces sur la structure aérienne et le fonctionnement des écosystèmes forestiers

Une approche par modélisation mécaniste et LiDAR terrestre appliquée à la hêtraie-sapinière alpine

Discipline
Sciences de l'Environnement

Spécialité
Ecologie

École doctorale
ED 251 SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

Laboratoire/Partenaires de recherche
INRAE, UR 0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes
ADEME, Agence de la transition écologique
Office National des Forêts

Composition du jury

Benoit COURBAUD HDR, ICPEF - INRAE (LESSEM)	Rapporteur
Thomas CORDONNIER HDR - ONF (pôle RDI Dole)	Rapporteur
Nathalie KORBOULEWSKY DR - INRAE (EFNO)	Présidente du jury
Sylvie DURRIEU HDR, ICPEF - INRAE (TETIS)	Examinatrice
Bruno FADY DR - INRAE (URFM)	Directeur de thèse
Xavier MORIN DR - CNRS (CEFE)	Co-directeur de thèse

Membres invités
Jean LADIER - ONF (pôle RDI Avignon)
Hendrik DAVI - DR - INRAE (URFM)

INRAE
ADEME AGENCE DE LA TRANSITION ÉCOLOGIQUE
Office National des Forêts

Affidavit

Je soussigné, Camille Rouet, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Hendrik Davi (2020 - 2022), puis de Bruno Fady et Xavier Morin (2022 - 2024), dans le respect des principes d'honnêteté, d'intégrité et de responsabilité inhérents à la mission de recherche. Les travaux de recherche et la rédaction de ce manuscrit ont été réalisés dans le respect à la fois de la charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et de la charte d'Aix-Marseille Université relative à la lutte contre le plagiat.

Ce travail n'a pas été précédemment soumis en France ou à l'étranger dans une version identique ou similaire à un organisme examinateur.

Fait à Avignon, le 8/11/2024



Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

Avant-propos

Cette thèse est composée de trois chapitres principaux, rédigés selon un format de publication scientifique, en anglais et en français. L'introduction générale, la présentation des articles ainsi que la discussion générale sont rédigées en français. La règle de proximité est employée pour accorder le genre.

Ce travail a été rendu possible par le financement de l'ADEME et de l'Office National des Forêts, et a été préparé au sein de l'INRAE. Le projet Forgenius (financé par l'Union Européenne) a également soutenu la réalisation de la thèse.

Les photographies placées en début de chapitre ont été prises par moi-même en hêtraies-sapinières dans le Vercors.

Liste des publications réalisées dans le cadre du projet de thèse :

1. PDG-Arena : An ecophysiological model for characterizing tree-tree interactions in heterogeneous and mixed stands. (2024) Camille Rouet, Hendrik Davi, Arsène Druel, Bruno Fady, Xavier Morin, bioRxiv, ver.4, peer-reviewed and recommended by PCI Forest and Wood Sciences, doi : 10.1101/2024.02.09.579667.
2. Species mixing increases light interception efficiency and productivity while reducing Leaf Area Index in beech-fir stands (2024) [soumis le 16 juillet 2024 à *Journal of Ecology*].

Participation aux conférences au cours de la période de thèse :

1. *Unravelling the eco-physiological mechanisms of drought resilience in mixed beech-fir forests using a process-based model*. INTECOL , Genève, présentation le 7 septembre 2022
2. PDG-Light, un nouveau modèle de croissance forestière individu-centré et basé sur le modèle à base éco-physiologique CASTANEA. FOREM, présentation le 9 mai 2023
3. PDG-Light : Un modèle basé sur les processus éco-physiologiques et simulant les interactions entre arbres en mélange forestier. REGEFOR, Nancy, poster présenté le 19 juin 2023

Remerciements

Je remercie chaque membre du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse en tant que rapporteur ou examinateur.

Je me dois d'exprimer ma profonde gratitude envers toutes les personnes qui ont contribué, directement ou indirectement, à la réalisation de cette thèse.

Tout d'abord, je remercie mes encadrants pour leur soutien constant, leurs conseils éclairés, et leur patience tout au long de ce travail de recherche. Merci à Hendrik Davi de m'avoir fait confiance dès le premier jour, de m'avoir initié à la modélisation écophysiologique et d'avoir partagé avec moi l'esprit de la recherche. À l'Assemblée, tu as notamment fait entendre les alarmes des scientifiques de l'environnement et tu as porté les revendications des précaires de la recherche ; en ce sens tu contribue encore à la qualité de la recherche publique. Je remercie spécialement Xavier Morin et Bruno Fady qui m'ont supervisé suite au départ d'Hendrik. Merci pour votre accompagnement généreux et pour votre assistance, tant que sur le plan humain que scientifique, qui ont permis l'aboutissement de ce projet.

Pour leur travail sur les articles, je remercie sincèrement Charlie Teurnier, Arsène Druel, Olivier Martin-Ducup, Maxime Soma ainsi que Jean Ladier, Catherine Riond et Philippe Dreyfus. Vos compétences et votre active collaboration ont été indispensables à la qualité scientifique de ces travaux. Un merci particulier à Charlie pour ton aide précieuse à la récolte et l'analyse des données LiDAR ; ton stage eut un effet statistiquement significatif quant au bon déroulement de la thèse. Je n'oublie pas non plus Léanne Carpentier, Manon Couty, et Chloé Guisnet pour leur participation dans le pré-traitement des données LiDAR.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à François de Coligny pour son aide dans le développement du modèle. Ton expertise technique a grandement facilité l'avancement de ce projet. Plus globalement, ton apport à la communauté des modélisateurs forestiers est inestimable. Je suis également reconnaissant à Nicolas Martin, Albert Olioso, Guillaume Simioni et François Pimont pour toutes les discussions enrichissantes qui ont ouvert de nouvelles perspectives et renforcé mon travail de recherche.

Je remercie chaleureusement toutes celles et ceux qui m'ont aidé sur le terrain : William Brunetto, Nicolas Mariotte, Arnaud Jouineau, Jorge Castel-Clavera, Arsène Druel, Alice Copie, Victor Fririon, Renaud Decarsin, et Bertille Loiseau. Vous avez été essentiels à la collecte des données et ce fût un plaisir de parcourir avec vous les forets du Ventoux, du Vercors et des Bauges.

Merci à toutes les agentes et agents de l'URFM, qui en font un lieu de travail collectif, bienveillant et sain.

Je remercie enfin Lola, ma famille et mes amis avignonnais, valentinois, grenoblois et lyonnais pour leur soutien indéfectible et leur compréhension, le long de ces quatre années de travail, d'apprentissage, de rencontres et de découvertes, mais aussi d'incertitudes, d'errances et de doutes. Votre présence et vos encouragements ont été d'une grande importance pour moi.

Table des matières

Pages liminaires **i**
Affidavit . . . i
Avant-propos . . . ii
Liste de publications et participation aux conférences . . . iii
Remerciements . . . iv
Table des matières . . . vi
Liste des figures . . . x
Liste des tableaux . . . xii

Chapitre 1 Introduction générale **1**
« Qui aurait pu prédire ? » . . . 2
1.1 Les forêts mélangées, un levier d'adaptation au changement climatique ? 4
1.1.1 Les mélanges sont-ils plus productifs ? . . . 6
1.1.2 Les mélanges résistent-il mieux face aux perturbations ? . . . 8
1.2 Interactions et processus écophysiologiques en mélange forestier . . . 10
1.2.1 Comment penser et mesurer les interactions interspécifiques ? . 10
1.2.2 Sur quels processus reposent la complémentarité ? . . . 14
1.2.3 Pourquoi ce n'est jamais simple ? Le rôle du milieu et des caractéristiques structurelles du peuplement . . . 20
1.3 Le cas du mélange Hêtre-Sapin . . . 23
1.3.1 Géographie des hêtraies, sapinières, et hêtraies-sapinières . . . 24
1.3.2 Les interactions du hêtre et du sapin . . . 24
1.3.3 GMAP, un dispositif d'étude du fonctionnement des mélanges . 30
1.4 Problématique . . . 32

Chapitre 2 Évaluation par LiDAR terrestre de l'effet du mélange sur la structure aérienne en hêtraie-sapinière **34**
Résumé . . . 35
2.1 Introduction . . . 38
2.2 Materials and methods . . . 40
2.2.1 Sites of the study . . . 40
2.2.2 Inventory data collection . . . 40
2.2.3 LiDAR data collection and voxelization . . . 40
2.2.4 Stand metrics . . . 41
2.2.5 Replication statement . . . 43
2.2.6 Statistical analysis . . . 43
2.3 Results . . . 43
2.3.1 Overyielding . . . 43
2.3.2 Tree height and PAD-weighted height . . . 43
2.3.3 Plant Area Index . . . 44
2.3.4 Canopy absorbance . . . 44
2.3.5 Extinction coefficient . . . 44

2.3.6 Gap fraction and canopy packing . . . 45
2.4 Discussion . . . 45
2.4.1 Species mixing decreased stand competition and increased basal area growth . . . 45
2.4.2 Overyielding is not explained by a higher LAI but by a higher LIE 45
2.4.3 Implications of a lower LAI in mixed stands . . . 45
2.4.4 Metrics for characterizing inter-voxel clumping . . . 46
2.4.5 Limits and perspectives . . . 46
2.5 Conclusion . . . 47
2.6 Declarations . . . 47
2.6.1 Author contributions . . . 47
2.6.2 Declaration of competing interest . . . 47
2.6.3 Funding source . . . 47
2.6.4 Data repository . . . 47
2.6.5 Credits . . . 47
2.6.6 License . . . 47
2.7 Appendix A. Supplementary results figures . . . 47

Chapitre 3 Développement d'un modèle forestier pour simuler le fonctionnement des mélanges 52

Résumé . . . 53
3.1 Introduction . . . 55
3.2 Materials and methods . . . 57
3.2.1 Model description . . . 57
3.2.2 Data set . . . 62
3.2.3 Simulation plan . . . 62
3.2.4 Model evaluation . . . 63
3.2.5 Access to model and data . . . 63
3.3 Results . . . 64
3.3.1 Comparison of PDG-Arena and CASTANEA . . . 64
3.3.2 Model performance . . . 64
3.3.3 Mixing and structure effects . . . 64
3.4 Discussion . . . 64
3.5 Conclusion . . . 68
3.6 Declarations . . . 68
3.6.1 Author contributions . . . 68
3.6.2 Declaration of competing interest . . . 68
3.6.3 Funding source . . . 68
3.6.4 Credits . . . 68
3.6.5 License . . . 68
3.7 Appendix A. Height-diameter relationship . . . 68
3.8 Appendix B. Supplementary description of PDG-Arena . . . 68
3.8.1 Appendix B1. Computing Leaf Mass per Area . . . 68

3.8.2 Appendix B2. Estimation of the attenuation coefficient with reverse-engineering . . . 70
3.8.3 Appendix B3. Distribution of radiations into canopy layers and into sun and shade leaves . . . 71
3.8.4 Appendix B4. Reduction of absorbed radiations in SamsaraLight 72
3.9 Appendix C. Supplementary results . . . 72

Chapitre 4 Évaluation par simulation des effets de la densité et du stress hydrique sur le fonctionnement écophysiologique du mélange hêtre-sapin 80
Résumé . . . 81
4.1 Introduction . . . 82
4.2 Matériels et méthodes . . . 84
4.2.1 Modèle . . . 84
4.2.2 Placettes . . . 84
4.2.3 Plan de simulation . . . 84
4.2.4 Analyse . . . 85
4.3 Résultats . . . 85
4.3.1 Effet de la densité et de l'espèce (hors effets du mélange) . . . 85
4.3.2 Effet du mélange . . . 86
4.3.3 Effet de la densité sur l'effet du mélange . . . 86
4.3.4 Effet du déficit hydrique sur l'effet du mélange . . . 87
4.4 Discussion . . . 88
4.4.1 Processus du modèle et mécanismes identifiés par la littérature 88
4.4.2 Simulation du fonctionnement des mélanges . . . 90
4.4.3 Enjeux écophysiologiques pour les interactions interspécifiques 91
4.4.4 Enjeux pour la sylviculture . . . 92
4.5 Conclusion . . . 92
4.6 Déclarations . . . 92
4.6.1 Contributions des auteurs . . . 92
4.6.2 Déclaration de conflits d'intérêts . . . 92
4.6.3 Source de financement . . . 92
4.6.4 Licence . . . 92

Chapitre 5 Discussion générale 96
5.1 Caractérisation du fonctionnement du mélange hêtre-sapin . . . 97
5.1.1 Le stress hydrique, revers de l'*overyielding*? . . . 97
5.1.2 Une réduction de l'indice foliaire par le mélange . . . 99
5.1.3 Quels effets des variables stationnelles? . . . 100
5.2 Vers une modélisation du fonctionnement des forêts diversifiées... et de leur évolution . . . 101
5.2.1 Perspectives ouvertes avec PDG-Arena . . . 101
5.2.2 Perspectives de développement pour PDG-Arena . . . 104
5.3 Apports du LiDAR terrestre et perspectives . . . 106
5.3.1 Caractériser le lien entre LAI, LIE et transpiration . . . 106

5.3.2 Aller plus loin avec l'approche géométrique 107
5.4 Conclusion et indications pour la gestion forestière 109

Bibliographie **112**

ANNEXES **130**

Résumé de la thèse **132**
Abstract and keywords 132
Résumé et mots clés 133

Liste des figures

1.1 Évolution et répartition par secteur des émissions nettes de CO_2 en France 3
1.2 Comparaison de la sensibilité à certaines perturbations forestières majeures et des services écosystémiques associés pour des forêts monospécifiques et diversifiées en espèces 7
1.3 Classification des interactions interspécifiques observées entre essences forestières 12
1.4 Équation de la production écologique par rapport à la lumière et hypothèses quant à la manière dont l'exploitation de la lumière peut être accrue en mélange forestier 16
1.5 Profondeurs moyennes de prélèvement hydrique pour 125 espèces, triées selon le type fonctionnel de plante et le biome 17
1.6 Cadre conceptuel expliquant la variation des interactions de complémentarité interspécifiques le long d'un gradient spatial ou temporel . . 22
1.7 Carte de fréquence d'occurence et de répartition géographique pour *Fagus sylvatica* et *Abies alba* 25
1.8 Coupe longitudinale schématique et simplifiée de la bordure nord des Alpes 25
1.10 Estimation de l'effet net du mélange sur la productivité de cinq mélanges communs de France 28
1.11 Description du dispositif GMAP 31

2.01 Résumé en image de l'article *Species mixing increases light interception efficiency and productivity while reducing Leaf Area Index in beech-fir stands.* 36
2.1 Métriques pour évaluer les termes de l'équation de la producton écologique et le niveau de compétition pour la lumière 39
2.2 Design expérimental de la campagne de mesures de LiDAR terrestre . . 41
2.3 Illustration de section verticale d'un ensemble de voxel représentant un peuplement 43
2.4 Croissance en surface terrière selon la composition 43
2.5 *Plant Area Index* selon la composition 44
2.6 Coefficient d'extinction selon la composition 44
2.7 Hauteur moyenne d'arbre selon la composition 48
2.8 Hauteur moyenne de la végétation selon la composition 48

2.9 Absorbance de la canopée selon la composition 48
2.10 *Gap fraction* selon la composition 48
2.11 *Canopy packing* selon la composition 49

3.1 Representation schématique des entrées et du fonctionnement des modèles CASTANEA et PDG-Arena 58
3.2 Représentation du *Leaf Area Index* dans les modèles CASTANEA et PDG-Arena 59
3.3 Production primaire brute simulée avec PDG-Arena et CASTANEA . . . 65
3.4 Production primaire brute et absorbance simulées avec PDG-Arena pour les peuplements mélangés 66
3.5 Relation entre la hauteur et le diamètre des arbres du dispositif GMAP 69
3.6 Production primaire brute simulée avec CASTANEA et PDG-Arena à l'échelle du peuplement et mesurée sur le dispositif GMAP 73
3.7 Production primaire brute simulée avec PDG-Arena à l'échelle individuelle et mesurée sur le dispositif GMAP 75
3.8 Déficit annuel maximal en eau et transpiration simulées avec PDG-Arena pour les peuplements mélangés 75

4.1 Absorbance, GPP, transpiration et niveau minimal de réserve hydrique atteint dans l'année en fonction de la densité et de l'espèce 86
4.2 Effet net du mélange sur l'absorbance, la GPP, la transpiration et le niveau minimal de réserve hydrique en fonction de la densité et du type de mélange 87
4.3 Effet net du mélange à l'échelle de l'espèce sur l'absorbance, la GPP et la transpiration en fonction de la densité 87
4.4 Effet net du mélange en fonction du stress hydrique et de la densité . . 88
4.5 Diagramme de relation entre modélisation et observation, et entre mécanismes et fonctionnement des écosystèmes et des modèles 89

5.1 Chaîne de traitement pour la reconstruction de QSM 108
5.2 Représentation schématique de la couronne du hêtre commun observée en peuplements monospécifique et mélangé avec l'épicéa 109
A.3 Historique des changements de température à l'échelle planétaire et causes du réchauffement récent 131

Liste des tableaux

1.1 Caractéristiques des placettes du réseau GMAP 31

2.1 Valeur des métriques et de l'effet net de la biodiversité 44

3.1 Échelles temporelle et spatiale des mécanismes du modèle PDG-Arena 59
3.2 Caractéristiques des placettes utilisées pour évaluer le modèle 63
3.3 Matrice de similarité de la production primaire brute entre CASTANEA et PDG-Arena utilisant différents types d'inventaires 65
3.4 Evaluation des performances de CASTANEA et de PDG-Arena à l'échelle du peuplement 66
3.5 Paramètres de la relation hauteur-diamètre 69
3.6 Evaluation des performances de CASTANEA et de PDG-Arena à l'échelle du peuplement (sans retirer les valeurs aberrantes) 74
3.7 Evaluation des performances de PDG-Arena à l'échelle individuelle . . 74

4.1 Description des variables du plan de simulation 85

CHAPITRE 1

Introduction générale



« Qui aurait pu prédire ? »

En raison des émissions de gaz à effets de serre, la température moyenne à la surface du globe est aujourd'hui plus élevée de 1,0 °C en comparaison à la période 1850-1900 (GIEC, 2021, voir figure A.3). En outre, l'élévation des températures au niveau des terres émergées est actuellement de 1,6 °C et, selon la trajectoire économique empruntée à l'échelle mondiale, elle pourrait atteindre jusqu'à 9,7 °C à l'horizon 2100 [1].

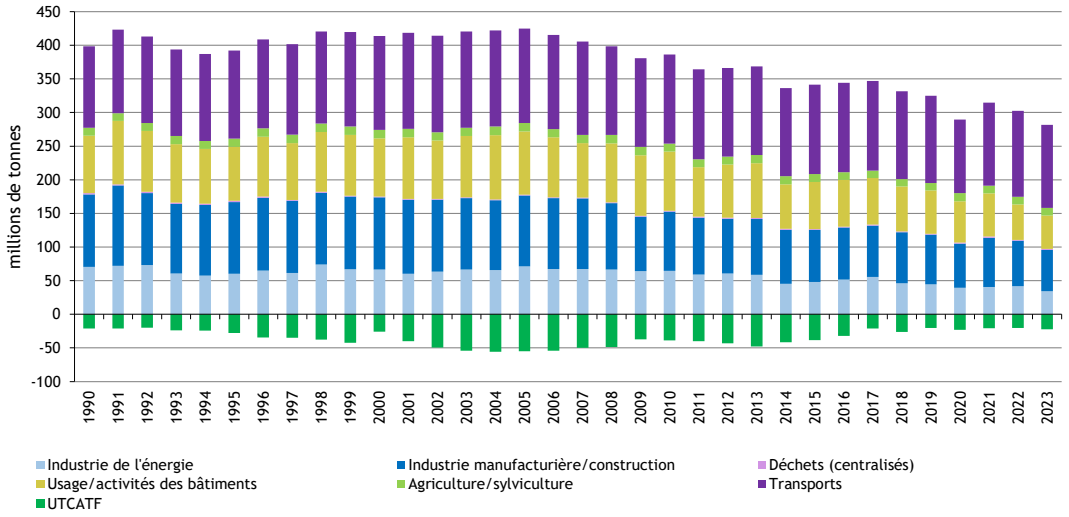
En réponse, l'accord de Paris sur le climat, adopté en 2015 et aujourd'hui signé par la grande majorité des États, fixe l'objectif de maintenir l'élévation moyenne des températures sous la barre des 1,5 °C en plafonnant les émissions mondiales de gaz à effets de serre. À l'échelle française, la lutte contre le changement climatique passe par la Stratégie Nationale Bas Carbone, qui vise à atteindre en 2050 la neutralité carbone (c'est-à-dire un équilibre net entre les émissions et les absorptions de gaz à effets de serre).

Les écosystèmes forestiers en climat tempéré sont déjà affectés par le changement climatique (Rakovec et al., 2022 ; Senf et Seidl, 2021 ; Knutzen et al., 2023 ; Schuldt et al., 2020), notamment du fait de l'augmentation en fréquence et en intensité des évènements climatiques extrêmes, tels que les sécheresses, les tempêtes et les feux de forêts (Lindner et al., 2010). Au niveau français, les forêts constituent pourtant l'un des seuls - sinon le seul - puits de carbone conséquents, nécessaires à la compensation des émissions des secteurs de l'énergie, de la construction, des transports et de l'agriculture (figure 1.1a).

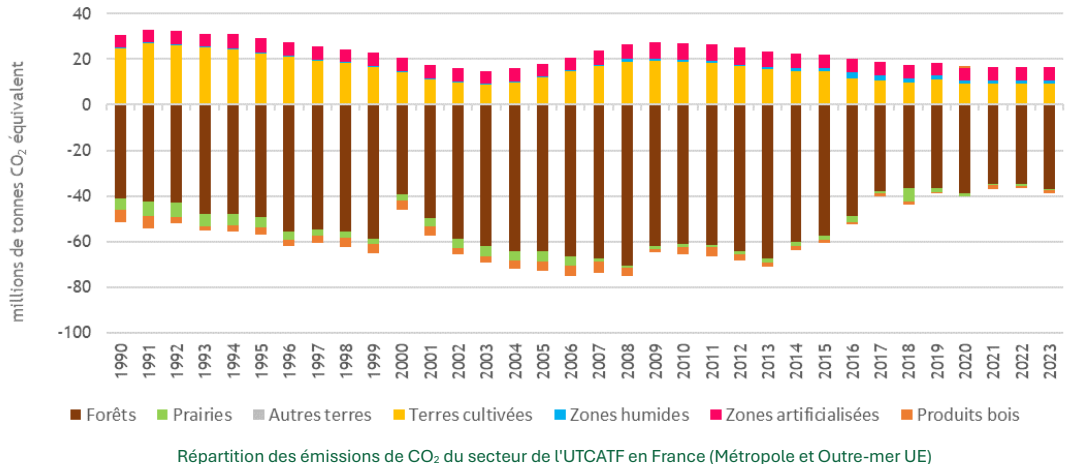
La double contrainte de l'adaptation et de la lutte contre le changement climatique place donc la forêt dans une situation critique. Selon le rapport Secten (Citepa, 2024), le secteur UTCATF (Utilisation des terres, changements d'affectation des terres et forêt) "ne parvient pas à maintenir un puits de carbone aussi important que prévu, du fait de la fragilisation des forêts face aux sécheresses répétées, attaques parasitaires, feux, et hausses des récoltes de bois". Ainsi, "le puits net de CO_2 de ce secteur est passé de presque -50 Mt dans les années 2000 à environ -20 Mt dans les années 2019 à 2023" (figure 1.1b), tandis que l'objectif à atteindre pour cette période était de -45 Mt CO_2.

La capacité de séquestration du carbone des forêts ainsi que la préservation des

1. Pour le scénario d'émissions très élevées de gaz à effets de serre (SSP5-8.5), les projections *très probables* étant comprises entre +3,3 et +5,7 °C, et la hausse des températures sur les terres émergées étant supérieures de 1,4 à 1,7 fois par rapport à celle à l'échelle du globe, la hausse maximale proposée ici est de $5,7 \times 1,7 = 9,69$ °C (GIEC, 2021).



a) Tiré de Citepa (2024) (p. 126)



b) Tiré de Citepa (2024) (p. 519)

FIGURE 1.1 – Évolution et répartition par secteur des émissions nettes de CO_2 en France. (a) Le secteur UTCATF (Utilisation des terres, changements d'affectation des terres et forêt) est l'unique puits de carbone français et (b) son taux d'absorption décline pendant la décennie 2010, en raison de l'affaiblissement du secteur forestier qui en est le principal contributeur.

nombreux services écosystémiques associés à cet écosystème (incluant la production de bois énergie et de bois d'oeuvre, la procuration d'habitats pour de nombreuses espèces, la lutte contre l'érosion des sols, l'amélioration de la qualité de l'eau et l'accueil des visiteurs, voir Brockerhoff et al., 2017) sont donc au cœur des préoccupations d'une gestion forestière à l'ère de l'anthropocène (Keenan, 2015).

Dans ce contexte, les mélanges forestiers sont promus en raison de leur capacité à fournir ces services écosystémiques tout en conservant une forte résilience, ainsi que pour leur potentiel à diversifier les risques grâce à la variabilité des réponses de chaque espèce au climat (van der Plas et al., 2016 ; Seynave et al., 2018 ; Messier et al., 2022 ; del Río et al., 2022). Cependant, par rapport aux forêts monospécifiques, il est plus difficile d'anticiper les effets du changement climatique sur les mélanges en raison de la complexité des mécanismes d'interactions entre espèces.

Un des objectifs de l'écologie forestière auquel ce travail souhaite contribuer est de mieux comprendre les mécanismes écophysiologiques régissant le fonctionnement des mélanges forestiers afin de quantifier les effets liés à l'interaction entre les espèces, d'anticiper au mieux leur réponse face au changement climatique et d'éclairer ainsi les décisions de gestion forestière. Premièrement, il sera nécessaire de définir la notion de mélange forestier et de lister les spécificités de ce type de peuplement dans le cadre du changement climatique. Ensuite, je reviendrai sur les processus physiologiques qui engendrent le fonctionnement spécifique des mélanges et les facteurs de complexité qui conditionnent l'étude scientifique de ces processus. Troisièmement, je décrirai les connaissances établies quant au fonctionnement du mélange Hêtre-Sapin, qui sera le cas d'étude de mes travaux. Enfin, j'introduirai les trois chapitres - rédigés sous la forme de publications scientifiques - constituant le cœur de mes travaux de thèse et présenterai les problématiques auxquelles ils tentent de répondre.

1.1 Les forêts mélangées, un levier d'adaptation au changement climatique ?

En raison de la multiplicité des points de vues existant autour des forêts (gestionnaires, États, écologues, etc.), il n'existe pas de stricte définition des forêts mélangées. Je retiendrai la définition de Bravo-Oviedo et al. (2014), selon laquelle :

> *A mixed forest is a forest unit, excluding linear formations, where at least two*

> *tree species coexist at any developmental stage, sharing common resources (light, water, and/or soil nutrients).*

Celle-ci met l'accent sur le partage de ressources communes entre espèces coexistantes. Nous nous concentrerons donc sur la diversité au sein des placettes forestières, qui a d'importantes implications en terme de fonctionnement écophysiologique (Chisholm et al., 2013), plutôt qu'à la diversité entre les placettes forestières, qui a d'autres implications, notamment écologiques mais aussi en terme de gestion forestière (Sebald et al., 2021 ; Heinrichs et al., 2019).

Deux tiers de la forêt européenne sont dominés par au moins deux espèces selon FAO (2020), ce qui indique une présence importante de mélanges. À l'échelle française, les mélanges représentent la moitié de la surface et de la production des forêts et sont particulièrement représentés dans les grandes régions écologiques Grand-Est semi continental et Jura (IGN, 2016).

Bien que les forêts mélangées représentent l'essentiel des forêts naturelles, l'utilisation passée des terres - en particulier le fait que des espaces aujourd'hui forestiers aient connu une utilisation agricole - ainsi que la gestion forestière ont conduit à une simplification des peuplements au cours des siècles, c'est-à-dire à une diminution de la diversité en espèces et en tailles des arbres forestiers. Bauhus et al. (2017c) identifient plusieurs raisons, non-exclusives, à cela :

- une part importante des forêts secondaires (les forêts dont la structure a été affectée par l'activité humaine, représentant 66% de la surface forestière mondiale, et 97% de la surface forestière européenne, hors Russie, FAO, 2021) est issue d'afforestation ou de reforestation, sur des sols affaiblis par l'utilisation agricole et les coupes à blanc et donc favorables à un faible groupe d'espèces ;
- les plans d'afforestation/reforestation ont suivi un modèle d'inspiration agricole basé sur la monoculture ;
- les objectifs économiques de ces forêts orientaient les objectifs de gestion vers une production uniformisée en terme de dimension et de propriétés du bois, ce qui était plus facile en se basant sur la monoculture ;
- les mélanges forestiers disposent souvent d'une ou de plusieurs espèces moins profitables qu'une autre et ayant été écartées ;
- les interactions interspécifiques engendrent plus de complexité car elles dépendent de l'identité des espèces en interaction, mais aussi de la structure du peuplement et de la nature du climat et du sol ;
- enfin, la plupart des connaissances et savoir-faire forestiers sont bâtis autour

des forêts monospécifiques, causant un effet d'inertie.

Ainsi, la gestion forestière est historiquement tournée autour des peuplements monospécifiques pour des raisons circonstancielles, de profitabilité économique et d'inertie technologique et scientifique. Les mélanges occupent toutefois une place importante parmi les préoccupations des gestionnaires forestiers, en raison de leur importance géographique, mais aussi car ils permettent de diversifier et répartir les risques de perturbations sur plusieurs espèces, ce qui limite le risque de perte de production et d'interruption du couvert forestier (Sardin et al., 2008 ; Perot et Vallet, 2012). Avec le changement climatique, on comprend que l'enjeu de réduction des risques devienne quasi-central.

En outre, le renforcement des mélanges forestiers est également un moyen de lutter contre l'effondrement de la biodiversité observé à l'échelle mondiale (IPBES, 2019) en fournissant une multiplicité d'habitats aux invertébrés, oiseaux et mammifères (Brockerhoff et al., 2017 ; Ampoorter et al., 2020). L'effet positif de la diversité spécifique peut s'observer tant à l'échelle du peuplement qu'à une échelle supérieure (Heinrichs et al., 2019). Ainsi est-il recommandé de favoriser la diversité des essences forestières tant à l'échelle locale qu'à l'échelle régionale pour préserver la biodiversité des écosystèmes forestiers.

Mais les mélanges forestiers intéressent également gestionnaires comme scientifiques en raison de leur fonctionnement physiologique intrinsèque, qui diffère généralement par rapport à celui des forêts monospécifiques : les mélanges auraient une meilleure productivité en biomasse ainsi qu'une meilleure résilience face à diverses perturbations, au delà d'un simple effet de répartition des risques (figure 1.2).

1.1.1 Les mélanges sont-ils plus productifs ?

Il est aujourd'hui admis que la diversité des espèces favorise généralement la productivité primaire et la biomasse des écosystèmes (Cardinale et al., 2011 ; Balvanera et al., 2006 ; van der Plas, 2019 ; Loreau, 2010b). Concernant les écosystèmes forestiers, l'étude de la relation diversité-productivité est difficile et coûteuse en raison de la longévité et de la taille des arbres, mais de nombreux travaux existent désormais. Ceux-ci évaluent le lien entre la diversité spécifique et la productivité - estimée par le volume, la biomasse ou la surface terrière des peuplements - en isolant les effets du site, du climat et de la densité. Ainsi, la plupart montrent que les forêts mélangées sont en moyenne plus productives que les forêts monospécifiques en conditions équivalentes (un résultat appelé *overyielding*) et ce, dans plusieurs grands biomes (notamment

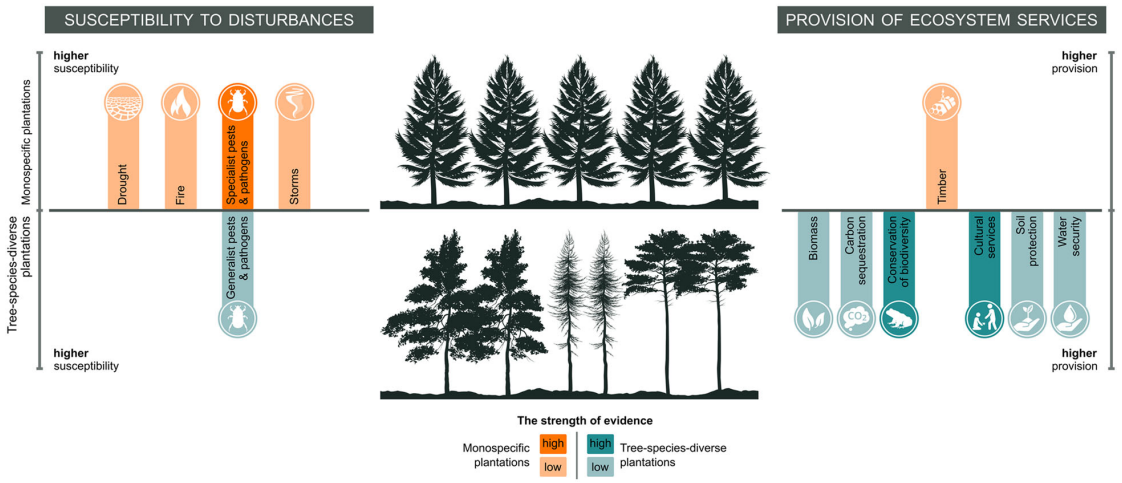


FIGURE 1.2 – Tiré de la revue de Messier et al. (2022). Comparaison de la sensibilité à certaines perturbations forestières majeures (à gauche) et des services écosystémiques associés (à droite) pour des forêts monospécifiques (en haut) et diversifiées en espèces (en bas). La direction des barres indique quel type de forêt est plus sensible aux différentes perturbations et quel type est plus à même de fournir les différents services écosystémiques. L'intensité de la couleur des barres verticales représente la force des preuves à l'appui de chaque conclusion (certitude élevée ou faible), telle qu'évaluée par les auteurs cités par Messier et al. (2022). La revue concerne les plantations forestières mais les sources utilisées concernent autant les plantations que les forêts naturelles ou semi-naturelles.

tropical, méditerranéen, tempéré et boréal ; voir Forrester et Bauhus, 2016 ; Liang et al., 2016 ; Chisholm et al., 2013 ; Paquette et Messier, 2011 ; Piotto, 2008 ; Vilà et al., 2007). Dans une méta-analyse de 54 études dans le monde, Zhang et al. (2012) ont trouvé que les mélanges étaient en moyenne 24% plus productifs que les forêts monospécifiques. Dans une autre méta-analyse de 30 études, Jactel et al. (2018) indiquent quant à eux un *overyielding* de 15% pour les mélanges.

Bien que la productivité des mélanges soient probablement supérieure à celle des forêts monospécifiques, il n'est pas évident de dire si cela induit une hausse de la valeur économique de la production. D'abord, la gestion des forêts mélangées impliquent un suivi plus régulier des peuplements et une connaissance plus fine des espèces et de leur interactions (Chen et al., 2017 ; Liu et al., 2018 ; Felton et al., 2016). De plus, malgré l'*overyielding* des mélanges, les peuplements les plus productifs sont souvent des monocultures d'espèces très productives (Chisholm et Dutta Gupta, 2023). L'intérêt économique des mélanges est donc moins à chercher dans le rendement d'exploitation brut que dans la stabilité de la production, et nécessite d'être évalué au cas par cas (Knoke et al., 2008).

La productivité primaire a un intérêt net sur le fonctionnement des écosystèmes en fournissant des ressources aux organismes hétérotrophes. Ainsi, la productivité est un bon indicateur de l'activité globale de l'écosystème et des services écosystémiques associés (Vargas et al., 2019 ; Zhou et al., 2022). De plus, l'accroissement de la productivité des mélanges induit un accroissement du carbone stocké dans les arbres (Hulvey et al., 2013 ; Rodriguez de Prado et al., 2023) mais aussi dans le sol forestier (Gamfeldt et al., 2013 ; Augusto et Boča, 2022 ; Chen et al., 2023 ; voir cependant Dawud et al., 2017 qui montre que le choix du groupe fonctionnel a plus d'effet sur le carbone stocké que la diversité).

Favoriser la diversité des essences forestières est donc un levier à développer pour favoriser le fonctionnement de l'écosystème forestier et l'attenuation du changement climatique par le captage de carbone. Les valeurs d'*overyielding* moyen cachent cependant une certaine disparité : l'effet du mélange est soumis à plusieurs facteurs (climat, site, composition, etc.), qui seront discutés dans la section 1.2.

1.1.2 Les mélanges résistent-il mieux face aux perturbations ?

De même que la relation liant diversité et productivité, une hypothèse importante en écologie des communautés est que la diversité d'un écosystème favorise sa stabilité

(Loreau, 2010a), définie comme la faible variabilité temporelle d'un processus écosystémique (comme la productivité primaire), ou comme le maintien de la composition des communautés. Mais qu'en est-il des écosystèmes forestiers face aux principales perturbations auxquelles ils font face ?

Les attaques d'insectes ravageurs font partie des principaux risques forestiers associés au changement climatique. Bien que les mécanismes de régulation des insectes soient complexes, il est probable que le risque d'attaque augmente dans les décennies à venir, notamment dans un contexte où les défenses des arbres sont affectés par les épisodes de sécheresses (Pureswaran et al., 2018 ; Jactel et al., 2019). Face à cela, les mélanges forestiers pourraient être un atout de choix car ils subissent moins de dégâts des insectes ravageurs spécialistes (c'est-à-dire qui ne cible qu'une espèce ou un nombre restreint d'espèces), selon une méta-analyse de Jactel et al. (2021).

Les mélanges seraient également plus résistants face aux petits mammifères herbivores et aux maladies fongiques (Jactel et al., 2017). De plus, la résistance aux incendies et aux tempêtes serait également meilleure en mélange feuillu-conifère qu'en peuplement de conifères purs (Jactel et al., 2017).

La relation entre diversité et résistance des forêts face aux épisodes de sécheresse se montre plus ambiguë. Selon une revue de 28 études en forêts boréales, tempérées, tropicales et méditerranéennes par Grossiord (2019), 42% des cas indiquent un effet positif du mélange sur la résistance à la sécheresse, 15% un effet négatif et 35% un effet mixte, c'est-à-dire soit positif, soit négatif, en fonction de la situation. Seules 8% des études ne rapportent pas d'effet entre diversité spécifique et résistance à la sécheresse. Le mélange a donc un effet marqué sur le fonctionnement hydrique des peuplements dans la majorité des cas, mais il n'est pas nécessairement positif, aggravant parfois le stress hydrique. Comme nous le verrons dans la section 1.2, plusieurs facteurs interfèrent dans la relation entre diversité et résistance à la sécheresse.

Le mélange d'essences a des effets souvent positifs, mais hétérogènes

Les mélanges forestiers apparaissent comme une alternative pertinente aux forêts monospécifiques dans le contexte du changement climatique et de la chute de la biodiversité (figure 1.2). Mélanger les essences forestières permet de répartir les risques biologiques et économiques, d'accueillir plus de biodiversité, mais aussi d'améliorer la productivité en biomasse et de séquestrer plus de carbone. En outre, la diversité des espèces d'arbres a un effet généralement positif sur la résistance des peuplements

à certaines perturbations, en particulier les attaques d'insectes spécialistes, les tempêtes et incendies (pour les mélanges feuillus-conifères), ainsi que les sécheresses. Derrière ces tendances générales, basées sur des moyennes, la relation entre diversité et fonctionnement en forêt est complexe et multifactorielle : tous les mélanges ne sont pas plus productifs que leurs équivalents monospécifiques, et certains sont plus sensibles à la sécheresse. Il convient donc d'élucider le fonctionnement des mélanges forestiers en allant un cran plus bas, au niveau des mécanismes, c'est-à-dire, des processus écophysiologiques.

1.2 Interactions et processus écophysiologiques en mélange forestier

La **relation entre diversité et fonctionnement** (RDF) fait partie des grands champs d'étude de l'écologie. Elle a abondamment été décrite et étudiée tant théoriquement qu'expérimentalement pour les écosystèmes prairiaux. Bien que des différences existent entre la RDF en forêt et dans les autres écosystèmes, les concepts nécessaires à son étude sont essentiellement similaires.

Afin de comprendre en quoi la diversité en essences peut affecter le fonctionnement d'un peuplement, je reviendrai sur les concepts de l'écologie théorique pouvant être appliqués au cas forestier. Je listerai ensuite les mécanismes écophysiologiques identifiés dans la RDF en forêt, notamment tempérée. Enfin, je détaillerai les facteurs stationnels qui conditionnent la nature de la RDF.

1.2.1 Comment penser et mesurer les interactions interspécifiques ?

L'étude du fonctionnement des mélanges forestiers entre dans le champ théorique reliant la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. En particulier, nous nous concentrerons sur les concepts traitant de la diversité horizontale, c'est-à-dire concernant les interactions entre espèces de même niveau trophique. L'effet du mélange d'essences sur la biodiversité abritée en forêts ne sera donc plus discuté.

La **compétition** est la matrice des interactions interspécifiques : les relations entre organismes en cohabitation, d'espèces similaires ou différentes, sont largement conditionnées par leur rapport aux ressources leur permettant de croître, de se maintenir en vie et de se reproduire (Loreau, 2010b). On désigne par niche écologique la position occupée par une espèce dans un écosystème, définie par les conditions nécessaires à son

bon développement. La niche d'une espèce dépend de ses traits fonctionnels, soit ses caractéristiques morphologiques ou physiologiques affectant sa performance. Ainsi, deux espèces occupant la même niche sont en compétition (dite inter-spécifique) pour l'accès aux ressources. De même, deux individus de la même espèce sont aussi en compétition (dite intra-spécifique). La compétition entre deux espèces signifie que l'impact de l'une sur les ressources est négatif pour l'autre.

À l'opposé de la compétition, les interactions favorisant le développement ou les performances d'une espèce sans se faire au détriment d'une autre sont qualifiées de **complémentaires** (figure 1.3). Les mécanismes de complémentarité sont généralement rangés soit dans la catégorie de facilitation, soit de relâchement de la compétition (Bauhus et al., 2017b). Les interactions interspécifiques de type complémentaire ne peuvent être appréciées qu'en comparant le fonctionnement de peuplements en situation de mélange avec celui d'autres peuplements équivalents en situation monospécifique.

Lorsque deux individus ou espèces exploitent différentes ressources, ou emploient des stratégies différentes d'accès aux ressources, elles occupent des niches différentes, ce qui a pour effet de réduire la compétition. **Le relâchement de la compétition apparaît donc lorsque la compétition inter-spécifique est inférieure à la compétition intra-spécifique**, ce qui advient grâce à une différenciation de niche. Ainsi, l'exploitation des ressources à l'échelle des individus et de l'écosystème est maximisée et le stress diminué.

D'autre part, **on parle de facilitation lorsque qu'une espèce, de part sa présence ou son activité, améliore l'environnement d'une autre**, en fournissant une ressource ou en modifiant les caractéristiques du milieu (Fichtner et al., 2017). La facilitation est une interaction ubiquitaire dans la biosphère (McIntire et Fajardo, 2014) et concernent souvent des espèces de niveaux trophiques différents, en particulier la faune et la flore d'écosystèmes modelés par des espèces ingénieures. La facilitation joue également un rôle concernant la diversité horizontale et se confond alors parfois avec le relâchement de la compétition.

Les spécificités de la relation diversité-fonctionnement en écosystème forestier

Plusieurs spécificités sont à noter quant à l'étude de la RDF dans les écosystèmes forestiers (Forrester et Bauhus, 2016).

Une première différence avec les écosystèmes prairiaux traditionnellement étu-

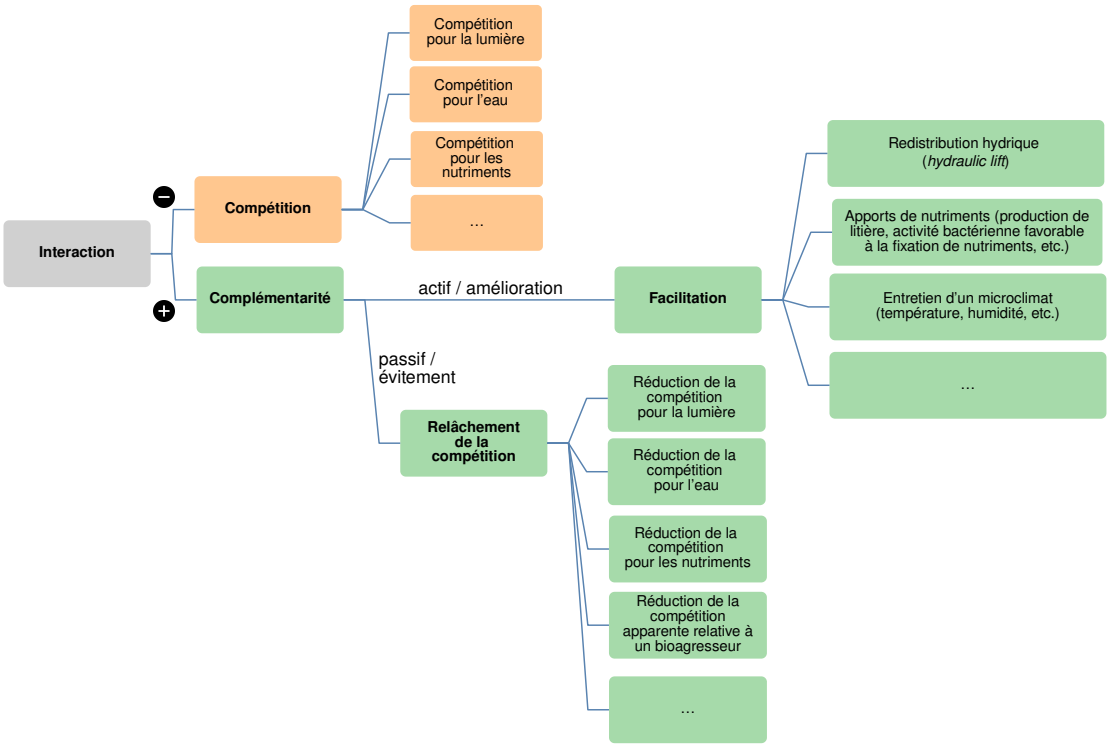


FIGURE 1.3 – Classification des interactions interspécifiques observées entre essences forestières. La compétition caractérisent le rapport exclusif du partage des ressources entre espèces. La complémentarité a lieu, soit par une différenciation dans l'usage des ressources (relâchement de la compétition), soit par l'amélioration de l'environnement d'une espèce (facilitation).

diés tient dans la longévité des arbres. Les taux de mortalité, de recrutement et de renouvellement d'espèce sont plus faibles à l'échelle des cycles sylvicoles. Cela a une conséquence sur une notion importante dans l'étude de la RDF : l'**effet de sélection**. Celui-ci est régulièrement observé lorsque l'on évalue l'effet de la richesse spécifique *initiale* d'un écosystème sur son fonctionnement *final*. Une espèce particulièrement performante (par exemple, une espèce plus productive) étant plus susceptible d'être présente dans un écosystème riche que dans un écosystème pauvre, le premier aura plus de chance d'être performant que le second - quand bien même la performance de l'écosystème riche ne serait due qu'au fonctionnement de cette seule espèce et non aux interactions interspécifiques (Loreau, 2010b ; voir par exemple Morin et al., 2011). Lorsque l'on étudie les mélanges forestiers, le nombre d'espèces gérées est connu à l'avance et il n'est pas envisagé de le faire varier, du moins à court terme. De même, l'abondance relative de chaque espèce varie probablement moins en forêt que dans une expérience en prairie. L'effet de sélection n'est donc pas pertinent lorsque l'on étudie le fonctionnement des mélanges à un temps t et peut être ignoré. Je ne me concentrerai donc par la suite que sur les effets liés aux interactions.

La seconde spécificité est liée à l'importance des compartiments ligneux chez les arbres. L'accumulation de ressources par les individus détermine leur structure et celle des peuplements. Je séparerai donc les notions ayant trait au **fonctionnement** d'un peuplement (qui sont dynamiques et concernent notamment l'exploitation des ressources) et celles ayant trait à sa **structure** (qui sont statiques et concernent la morphologie des individus, la biomasse des compartiments de feuille, de bois et de racines, et la densité des peuplements). La spécificité de la structure des écosystèmes forestiers a deux conséquences : d'une part, la structure d'un peuplement est un facteur déterminant de la RDF en forêt (voir section 1.2.3) ; d'autre part, il est pertinent de s'intéresser à l'effet du mélange sur la structure des peuplements. En particulier, de part la différenciation de niches, il est attendu (et souvent observé) que la compétition soit amoindrie en mélange, amenant à une hausse de la densité maximale (Pretzsch et Biber, 2016 ; Pretzsch et Schütze, 2016, 2021).

Troisièmement, en raison de la variabilité en taille souvent observée en forêts naturelles et semi-naturelles, et des implications liées à la structure du peuplement sur son fonctionnement, il est utile d'étudier l'effet du mélange tant sur le peuplement (*e.g.*, effet de la diversité sur la productivité de l'écosystème) qu'au niveau des individus (*e.g.*, effet de la compétition inter-spécifique sur la taille des couronnes).

Dans le cadre de cette thèse, l'effet du mélange sera uniquement étudié à l'**échelle du peuplement**. Pour cela, nous utiliserons l'**effet net du mélange** (ENM), inspiré de l'effet net de la biodiversité (*net biodiversity effect*, NBE, Loreau, 2010b). L'ENM peut être calculé pour n'importe quelle variable : productivité, transpiration, absorbance, densité, etc. Il s'agit du taux de variation entre sa valeur observée en mélange $V_{obs(m)}$ et sa valeur prédite $V_{pred(m)}$ sous l'hypothèse qu'il n'y a pas d'effet de complémentarité. La valeur prédite est calculée à partir des valeurs observées pour chaque espèce i en peuplement monospécifique $V_{obs(i)}$ et de leur abondance relative dans le mélange p_i (considérant, selon les cas, la surface terrière, le volume, ou le nombre d'arbre) :

$$V_{pred(m)} = \sum_i \left(p_i \times V_{obs(i)} \right) \tag{1.1}$$

$$ENM = \frac{V_{obs(m)} - V_{pred(m)}}{V_{pred(m)}}$$

Une valeur positive ou négative de l'ENM sera interprétée comme un effet de complémentarité entre les essences.

1.2.2 Sur quels processus reposent la complémentarité ?

Intéressons-nous maintenant aux processus écophysiologiques au cœur de la RDF en forêt. On considère que les arbres sont en compétition pour l'eau, la lumière, et les nutriments, mais les interactions reposent également sur les relations des arbres avec les insectes parasites. Compte-tenu de l'ensemble des ressources auxquelles les espèces sont en compétition, les interactions complémentaires peuvent avoir des effets multiples, complexes, voir contradictoires.

Je listerai ici les mécanismes de relâchement de la compétition et de facilitation identifiés en mélange ainsi que certains modes de différenciation interspécifiques pouvant induire de la complémentarité. D'autres revues de la littérature existant déjà (Forrester, 2017 ; Forrester et Bauhus, 2016), je mentionnerai essentiellement les mécanismes étudiés ou discutés dans les chapitres suivants. Si la plupart de ces mécanismes ont été observés en mélange, il est plus qu'improbable de tous les retrouver dans un mélange donné. Ainsi la complémentarité entre les essences est à évaluer au cas par cas.

Les processus de relâchement de la compétition

L'**accès à la lumière** est un des principaux facteurs limitant du fonctionnement des

plantes. Ainsi, il n'est pas étonnant que l'espace aérien soit le lieu de diversification des stratégies des arbres et donc, parfois, de complémentarité entre les espèces. Williams et al. (2021) ont identifié plusieurs hypothèses quant à la façon dont un relâchement de la compétition pour la lumière peut engendrer de l'*overyielding* en mélange. Pour cela, ils sont partis de l'équation de production écologique (figure 1.4a) faisant le lien entre la productivité primaire nette (*net primary productivity*, NPP) et les radiations photosynthétiquement actives (*photosynthetically active radiations*, PAR) incidentes, la fraction de PAR interceptée (fAPAR) et l'efficacité d'interception de la lumière (*light use efficiency*, LUE). La fAPAR peut elle-même être décomposée en deux composants : l'indice foliaire (*Leaf Area Index*, LAI) et l'efficacité d'interception de la lumière (*Light Interception Efficiency*, LIE).

Selon Williams et al. (2021), mis à part le PAR incident, chacun des termes de l'équation de production écologique peut être l'objet de variation en mélange (figure 1.4b et c). Ainsi, l'overyielding peut être induit par un accroissement :

- (H1.1) du LAI (qui peut être causé par une complémentarité dans l'usage de l'espace (*canopy packing*) ou par un meilleur accès aux ressources lié à un autre processus) ;
- (H.1.2) du LIE (qui peut être causé par une utilisation moins agglomérée de l'espace par les couronnes, voir *canopy packing*) ;
- (H2) du LUE (qui peut être causé soit par la position optimale de chaque espèce dans la canopée par rapport à sa courbe de réponse de la photosynthèse à la lumière, soit par une amélioration du taux maximale de photosynthèse pour une des espèces).

Les hypothèses H1.1 et H1.2 peuvent être inclues dans la notion de *canopy packing*, qui décrit la maximisation de l'usage de l'espace aérien par les couronnes des arbres, souvent observée en mélange (Jucker et al., 2015 ; Pretzsch, 2014). Le *canopy packing* est parfois décomposé en deux mécanismes allant de pair (Jucker et al., 2016) : la stratification verticale (l'agencement et la morphologie des couronnes d'espèces différentes favoriseraient un emboîtement plus dense) et la plasticité phénotypique (les couronnes seraient plus grandes en contexte de compétition hétérospécifique). L'hypothèse H2 fait quant à elle écho à la notion de tolérance à l'ombre (Valladares et Niinemets, 2008), les espèces n'ayant pas les mêmes besoins en terme d'irradiance.

L'**accès à l'eau** est également un facteur limitant dans nombres d'écosystèmes forestiers. Comme on l'a vu, le mélange est parfois un facteur protecteur contre les sécheresses (Pardos et al., 2021 ; Grossiord, 2019 ; Lebourgeois et al., 2013). Une première

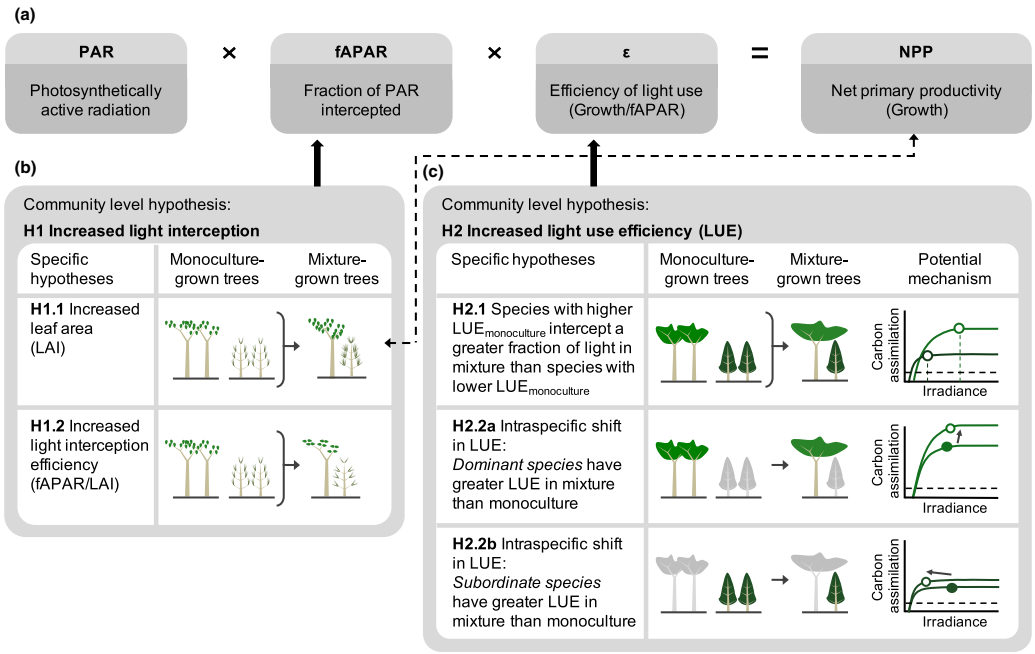


FIGURE 1.4 – Tiré de Williams et al. (2021). (a) Équation de la production écologique par rapport à la lumière et hypothèses quant à la manière dont peuvent être accrues en mélange forestier (b) les radiations interceptées - par l'entremise de l'indice foliaire (LAI) ou de l'efficacité d'interception de la lumière (LIE) - et (c) l'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE).

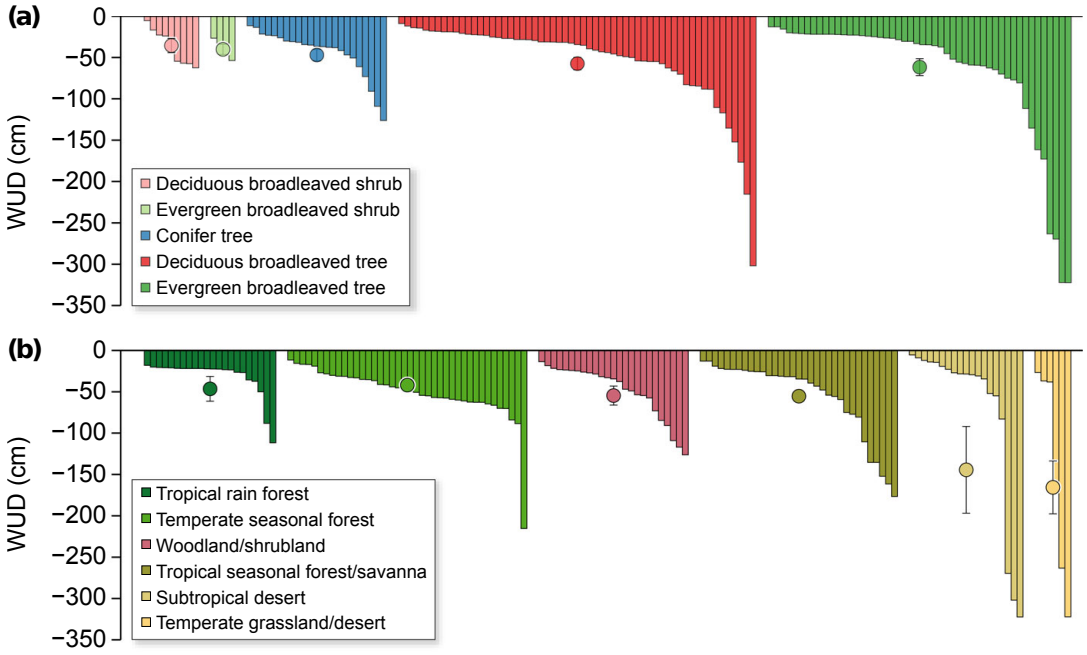


FIGURE 1.5 – Tiré de Bachofen et al. (2024). Profondeurs moyennes de prélèvement hydrique pour 125 espèces, triées selon (a) le type fonctionnel de plante et (b) le biome. Les cercles indiquent les valeurs moyennes (± erreur type) par type fonctionnel et par biome.

hypothèse pour expliquer cela concerne la stratification verticale de l'enracinement et du prélèvement en eau entre les espèces. Cela peut amener les espèces à puiser dans des réservoirs différents et donc réduire le niveau de compétition pour l'eau. Bien que déterminante, la profondeur d'enracinement des arbres est cependant difficile à mesurer. De plus, la profondeur de prélèvement hydrique dépend plus du milieu que du type fonctionnel des plantes (figure 1.5). Des revues d'ensemble commencent cependant à voir le jour (Bachofen et al., 2024). Si la profondeur d'enracinement peut différer entre espèces, elle peut également être affectée par la présence d'espèces voisines, ce qui peut jouer sur la stratification.

L'**accès aux nutriments** compte également des mécanismes de relâchement de la compétition, de part une différenciation spatiale, temporelle et chimique des stratégies (Forrester, 2017). Ces mécanismes ne seront pas étudiés dans cette thèse mais jouent un rôle important dans certains mélanges : dans une revue concernant des plantations majoritairement tropicales, Richards et al. (2010) montrent ainsi un accroissement de la quantité des nutriments captés en mélange dans 50% des études. En foret tempérée la compétition pour les nutriments est cependant un aspect mineur

par rapport à celle pour l'eau et la lumière.

Enfin, la **résistance aux insectes parasites spécialistes** dans les mélanges peut s'expliquer par plusieurs mécanismes (Jactel et al., 2021), dont des mécanismes de complémentarité. Pour un arbre d'une espèce ciblée par un parasite spécialiste, la présence de voisins hétérospécifiques agirait comme une barrière réduisant la probabilité pour le parasite de le rencontrer (et augmentant la probabilité pour celui-ci de mourir). Ensuite, les propriétés gustatives ou défensives des arbres en mélange pourraient être altérées et devenir défavorables au parasite. Enfin, la biodiversité accrue en mélange pourrait favoriser l'abondance de prédateurs du parasite. Alors que certains incluent ces mécanismes dans la catégorie des facilitations (la présence de voisins hétérospécifiques protégeraient l'espèce ciblée Bauhus et al., 2017b ; Forrester et Bauhus, 2016), il me semble qu'ils peuvent aussi être considérés comme des mécanismes de relâchement de la compétition (figure 1.3). Le fait de partager un parasite commun peut être assimilé à de la compétition apparente, ou dit autrement, à une compétition pour l'espace libre de parasite (Holt et Bonsall, 2017). Ainsi, en contexte de parasitisme par des insectes spécialistes, la protection par des voisins hétérospécifiques est un facteur de complémentarité, dans le sens où cela induit un relâchement de la compétition apparente.

Les processus de facilitation

Contrairement à un mécanisme de relâchement de la compétition, qui équivaut à l'*absence* de l'espèce cohabitante en terme de pression sur la ressource, on parle de facilitation lorsque la *présence* ou l'*activité* de l'espèce cohabitante engendre une plus grande accessibilité de la ressource ou une amélioration de l'environnement.

La redistribution hydrique, ou *hydraulic lift*, est un mécanisme physiologique observé dans les écosystèmes agricoles et forestiers (Alagele et al., 2021), impliquant (1) un prélèvement hydrique la journée dans des zones profondes du sol et (2) une redistribution la nuit aux plantes avoisinantes de part la diffusion horizontale ou de part un réseau mycorhizien partagé. Ce phénomène a encore peu été étudié en forêt (Hafner et al., 2017 ; Nadezhdina et al., 2010) mais pourrait contribuer à la facilitation dans les mélanges.

La facilitation est impliquée dans plusieurs mécanismes d'interactions favorisant la disponibilité et l'absorption des nutriments. De part leur physiologie et leur symbiotes, certaines espèces forestières fournissent ainsi un plus grand apport de litière, une meilleure fixation de l'azote ou de meilleurs taux de minéralisation des matières

organiques du sol, profitant au fonctionnement de leurs espèces voisines (Richards et al., 2010).

D'autres mécanismes pourraient impliquer de la facilitation, comme le micro-climat engendré par le couvert forestier (Bauhus et al., 2017a ; Beugnon et al., 2024), ou le partage d'eau, de nutriments ou de ressources carbonées par un réseau mycorhizien partagé (Simard et al., 2012).

La diversification des stratégies des espèces

Au delà des mécanismes de relâchement de la compétition et de facilitation bien identifiés, il faut citer les mécanismes de différenciations interspécifiques, qui définissent les stratégies respectives d'utilisation des ressources et peuvent donc influer de manière plus ou moins directe sur la complémentarité entre espèces.

En particulier, la **phénologie foliaire** des essences définit la période pendant laquelle celles-ci capte la lumière, l'eau et les nutriments. Tandis que les espèces décidues ont une utilisation des ressources concentrée en printemps, été et automne en climat tempérée, les sempervirents les exploitent de manière plus étalée dans le temps (bien que l'ensolleillement soit un facteur déterminant pour eux aussi et accroissent leur production et leur transpiration en été). Sans dire qu'une différence de phénologie induit de la complémentarité en soi (on n'a pas observé d'espèce dont les feuilles ne se développeraient qu'en hiver, et qui serait donc complémentaires aux décidus), cette différenciation temporelle joue un rôle important dans la manière donc les espèces interagissent (Bauhus et al., 2017b).

La **diversité des traits hydrauliques** semble également jouer un rôle majeur dans la résistance des peuplements aux sécheresses (Anderegg et al., 2018). La stratégie d'usage de l'eau est souvent caractérisée par un gradient allant des espèces isohydriques (qui régule sa transpiration en cas de sécheresse afin de stabiliser son statut hydrique) aux espèces anisohydriques (qui continue à transpirer en cas de sécheresse, quitte à subir une forte tension hydrique). Toutefois, pour appréhender la stratégie hydrique d'une espèce, de nombreux traits sont à considérer (Martínez-Vilalta et Garcia-Forner, 2017) : conductance maximale, conductance résiduelle, marge de sécurité hydrique, sensibilité de la fermeture stomatique au statut hydrique, vulnérabilité à la cavitation, mais aussi profondeur racinaire, etc. Au delà de l'effet mesuré de la diversité des traits hydrauliques sur la résistance à la sécheresse, comment la différenciation engendre de la complémentarité reste mal connu (Grossiord, 2019) et pourrait être étudié par le développement de modèles forestiers hydrauliques (voir

par exemple Cochard et al., 2021).

Des interactions multi-dimensionnelles basées sur les traits

Les mécanismes de complémentarité listés ici expliquent la complexité de la RDF : les interactions mettent en jeu plusieurs dimensions de l'environnement forestier - lumière, eau, nutriments et parasites - et dépendent largement des traits fonctionnels propres à chaque espèce. L'effet positif d'une interaction sur une variable (par exemple, le *canopy packing* favorisant l'absorption lumineuse) peut se répercuter sur d'autres (par exemple, la productivité ou le stress hydrique, Schume et al., 2004 ; Forrester et al., 2016) ou aller dans le sens inverse d'une autre interaction (par exemple, la stratification racinaires facilitant l'accès à l'eau).

De plus, si les interactions ont un effet sur le fonctionnement, c'est-à-dire sur l'exploitation des ressources, elles induisent aussi un effet sur la structure des peuplements et des individus. Ainsi, le mélange peut potentiellement accroître le LAI (Morin et al., 2011), la biomasse en racines fines (Brassard et al., 2013), la densité (Pretzsch et Biber, 2016) et/ou la variabilité en diamètre des arbres. Le mélange peut également affecter la morphologie des individus, augmentant notamment leur taille de couronne (Martin-Ducup et al., 2016). Ces aller-retours entre fonctionnement et structure sont déterminants dans le fonctionnement des forêts mélangées (Pretzsch, 2017b,a).

1.2.3 Pourquoi ce n'est jamais simple ? Le rôle du milieu et des caractéristiques structurelles du peuplement

La complexité des interactions interspécifiques ne se limite pas à la multi-dimensionnalité des interactions, ni à la diversité des traits. Même en observant un unique critère de performance et un unique couple d'espèces, la relation diversité-fonctionnement est variable entre les peuplements (par exemple, l'*overyielding* en mélange sapin-épicéa peut être positif ou nul selon la qualité du site, selon Toïgo et al., 2015a). La nature du milieu (climat et type de sol) et du peuplement (structure et type de sylviculture) déterminent en effet les conditions dans lesquelles les espèces interagissent.

Pour comprendre l'effet du site sur la nature des interactions (positive, neutre ou négative) entre espèces, j'utiliserai le cadre proposé par Forrester (2014). Ce cadre vient compléter, pour le cas forestier, l'hypothèse de gradient de stress, qui stipule que les interactions positives seraient plus répandues dans les environnements difficiles.

Selon Forrester (2014), l'effet positif de complémentarité sur l'accès à une ressource (évalué par exemple par l'ENM) serait plus fort dans les situations où cette ressource serait rare (figure 1.6). La variation de la disponibilité d'une ressource peut être spatiale (qualité nutritionnelle de sites, gradient d'aridité climatique, altitude, etc.) ou temporelle (variabilité inter-annuelle de la ressource hydrique, augmentation de la compétition pour la lumière avec l'âge d'un peuplement, etc.), ce qui explique la variabilité de la RDF.

La **nature du sol** conditionne ainsi la nature des interactions interspécifiques. Forrester (2017) recense plusieurs études montrant que la complémentarité est plus importante à mesure que la disponibilité en azote diminue pour des peuplements mélangés de *Eucalyptus grandis*, *Pseudotsuga menziesii* et *Eucalyptus saligna* avec les espèces fixatrices d'azotes *Acacia mangium*, *Alnus rubra* et *Falcataria mollucana* (respectivement). D'autre part, grâce aux données de l'inventaire forestier national en France, Toïgo et al. (2015a) montrent que l'*overyielding* est supérieur dans les sites les moins productifs pour les mélanges à base de hêtres communs, de sapins pectinés et d'épicéas. Leur étude n'étant pas centré sur les mécanismes, il n'est pas possible de dire quelle(s) ressource(s) et quels processus physiologiques entrent en jeu dans la modulation de la RDF par le site.

Il a aussi été montré que la relation entre diversité et résistance à la sécheresse dépendait notamment des **conditions climatiques** stationnelles. Cependant, cette relation n'est pas univoque : si l'on pourrait s'attendre à voir une meilleure résistance des mélanges dans les sites les plus arides, en conformité avec le cadre de Forrester (2014), les observations ne vont pas dans ce sens, montrant une meilleure résistance des mélanges à la sécheresse pour les forêts tempérées de hêtre et les forêts de thermophiles décidus, mais pas dans les forêts méditerranéennes (Grossiord et al., 2014b). Pardos et al. (2021) trouvent certes un effet du mélange sur la résilience des peuplements à la sécheresse dans les sites les plus arides, mais cet effet est peu marqué. Ces deux études ont en commun d'étudier l'effet du mélange sur la résistance à la sécheresse en se basant sur la richesse spécifique, c'est-à-dire en considérant les espèces de manière indifférenciée. Ceci pourrait expliquer l'inconsistance observée de la modulation de la RDF par le climat.

En toute logique, le niveau d'interaction entre deux individus est contraint par la distance qui les sépare. De plus, à haute densité, les ressources deviennent plus rare et la compétition plus forte. La **densité** serait donc un facteur d'intensification générale des interactions (Forrester, 2017). Cela a effectivement été observé dans des

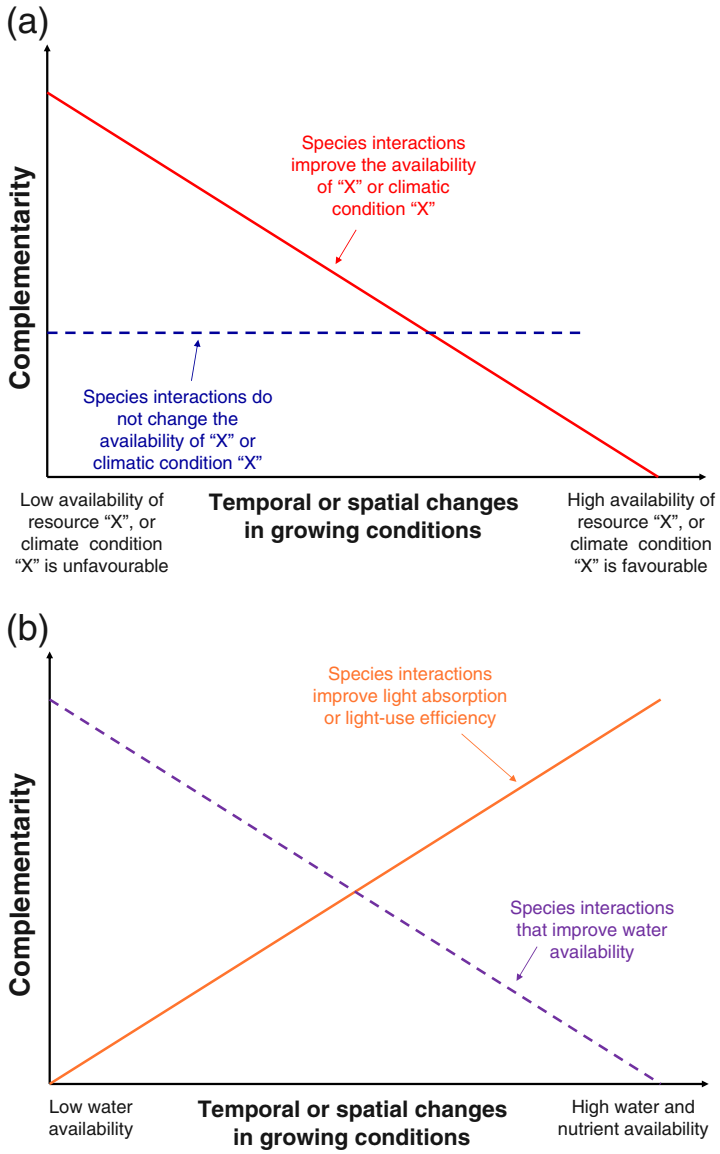


FIGURE 1.6 – Tiré de Forrester et Bauhus (2016). Cadre conceptuel expliquant la variation des interactions de complémentarité interspécifiques le long d'un gradient spatial ou temporel. (a) Cas général : une interaction de complémentarité qui accroît l'accès à une ressource tend à avoir un effet relatif plus important lorsque celle-ci est rage (ligne rouge). Pour une interaction qui n'est pas liée à cette ressource, l'effet de complémentarité ne dépend pas de son abondance (ligne bleue pointillée). (b) Cas particulier montrant deux interactions évoluant en opposition pour un même changement environnemental. La ligne bleue pointillée indique une interaction de complémentarité pour l'accès à l'eau et prend de l'importance dans les peuplements soumis à un risque de sécheresse. La ligne rouge indique l'effet de complémentarité d'une interaction améliorant l'accès à la lumière. Cette interaction devient plus importante dans les sites mieux fournis en eau et en nutriments, car le LAI y est plus développé, ce qui rend l'accès à la lumière plus déterminant pour les performances des individus.

expériences contrôlant le niveau de densité (Mina et al., 2018). De même, le LAI des peuplements et l'âge des individus peuvent avoir un effet similaire d'intensification des interactions (Mina et al., 2018). Pour comprendre l'effet de la densité, il est toutefois nécessaire d'identifier sur quelle ressource elle fait peser le plus fort risque d'indisponibilité (Forrester, 2017). De plus, une trop forte densité pourrait annuler l'effet de complémentarité en exacerbant la compétition pour les ressources. Par exemple, en condition de déficit hydrique intense, l'effet de complémentarité potentiel pour l'usage de l'eau pourrait être masqué par le manque de ressources, engendrant le même niveau de stress en peuplement mélangé qu'en peuplement monospécifique.

Évaluer les interactions de manière contrôlée

La base écophysiologique des interactions interspécifiques explique pourquoi la RDF dépend largement de la composition des mélanges forestiers, et pas simplement de la richesse spécifique en terme de nombre d'espèce (Ratcliffe et al., 2016 ; Pardos et al., 2021). Les bases théoriques de Forrester (2014) proposent également une explication à la forte modulation des interactions par le contexte stationnel (figure 1.6). Pour élucider la nature des interactions interspécifiques en mélange - c'est-à-dire évaluer les conditions de possibilité et les conséquences des interactions de complémentarité - il faut donc les appréhender au cas par cas, en évaluant l'effet du mélange (1) pour une communauté d'espèces données (voire, entre seulement deux espèces), (2) sur un processus physiologique donné et (3) dans des conditions environnementales données.

1.3 Le cas du mélange Hêtre-Sapin

Dans ce travail de thèse, j'utiliserai le mélange Hêtre-Sapin comme cas d'étude pour évaluer les interactions interspécifiques. Je reviens ici sur les caractéristiques géographiques générales des hêtraies, sapinières et hêtraies-sapinières, avant de dresser les connaissances que nous avons sur le fonctionnement de ces deux espèces et de leurs interactions.

1.3.1 Géographie des hêtraies, sapinières, et hêtraies-sapinières

Le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) et le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sont deux espèces communes du continent européen représentant respectivement 11,9 et 3,2% du stock sur pied de ce territoire (hors fédération de Russie, FAO, 2020) et 10 et 8%, respectivement du territoire français métropolitain (IGN, 2022). Le hêtre est une espèce décidue que l'on retrouve dans une large partie de l'Europe occidentale (figure 1.7a). Il domine une partie des écosystèmes forestiers de plaine et de basse montagne (catégorie forestière 6 dans EEA, 2007) ainsi qu'une partie des étages montagnards (catégorie 7) des Pyrénées, des Alpes, des Carpates, des Apennins et des Alpes dinariques.

Le sapin pectiné est un conifère situé principalement dans les écosystèmes montagnards européens (figure 1.7b). Il est dominant ou co-dominant au sein des étages montagnards précédemment cités (catégorie 7), ainsi que dans des étages plus élevés (catégorie 3.2).

Les hêtraies-sapinières, co-dominées par ces deux essences, se retrouvent à l'intersection des aires de répartition de celles-ci, c'est-à-dire, à l'étage montagnard - y compris en limite de climat méditerranéen - dans les massifs alpins, apennins, dinariques et des Carpates (catégorie 7 EEA, 2007, voir figure 1.8 pour le cas des Alpes du Nord)

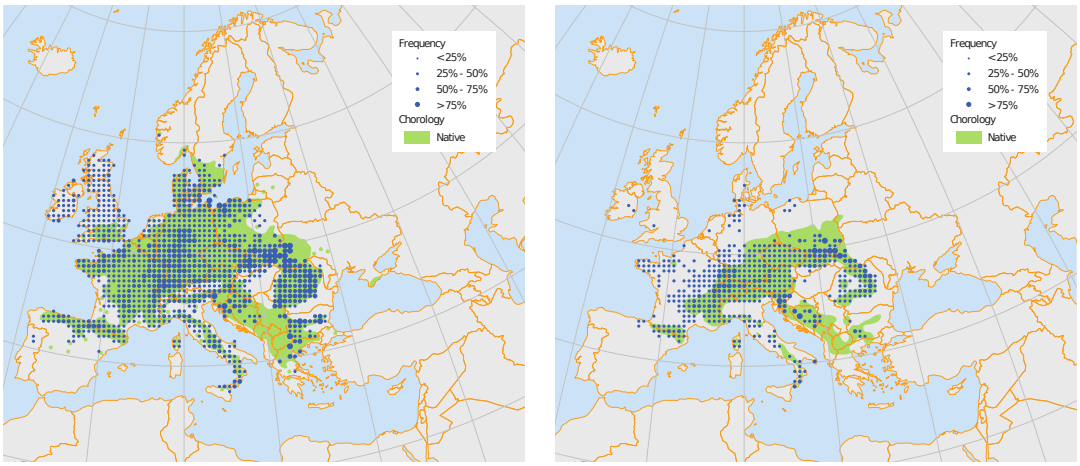
1.3.2 Les interactions du hêtre et du sapin

Fonctionnement écophysiologique

Le hêtre et le sapin sont relativement proches en terme écologique : étant deux espèces de fin de succession écologique, elles sont particulièrement tolérantes à l'ombre et produisent beaucoup de feuilles, ce qui les rend très compétitives (Leuschner et Meier, 2018 ; voir figure 1.9). Les deux espèces sont notamment sensibles à la sécheresse (dans leur marge Sud) et aux gelées tardives (Gazol et al., 2019).

Malgré ces similitudes, le hêtre et le sapin ont un fonctionnement contrasté et complémentaire qui peut expliquer leur présence en mélange. Premièrement, le hêtre est un feuillu décidu, et le sapin un conifère sempervirent. Par conséquent, le hêtre concentre son activité hydraulique et photosynthétique pendant sa période de végétation, tandis que le sapin peut être actif la majorité de l'année.

Ensuite, les sapins ont des couronnes coniques, tandis que celles des hêtres sont ellipsoïdales, et sont particulièrement plastiques, c'est-à-dire qu'elles s'adaptent à



a) *F. sylvatica* b) *A. alba*

FIGURE 1.7 – Tirée de Durrant et al. (2016) et Mauri et al. (2016). Carte de fréquence d'occurence (points bleus) et de répartition géographique (remplissage vert) pour *Fagus sylvatica* et *Abies alba*. Les occurrences proviennent des observations de terrain telles que rapportées par les inventaires forestiers nationaux. Les aires de répartition indigène sont dérivée plusieurs sources par les auteurs.

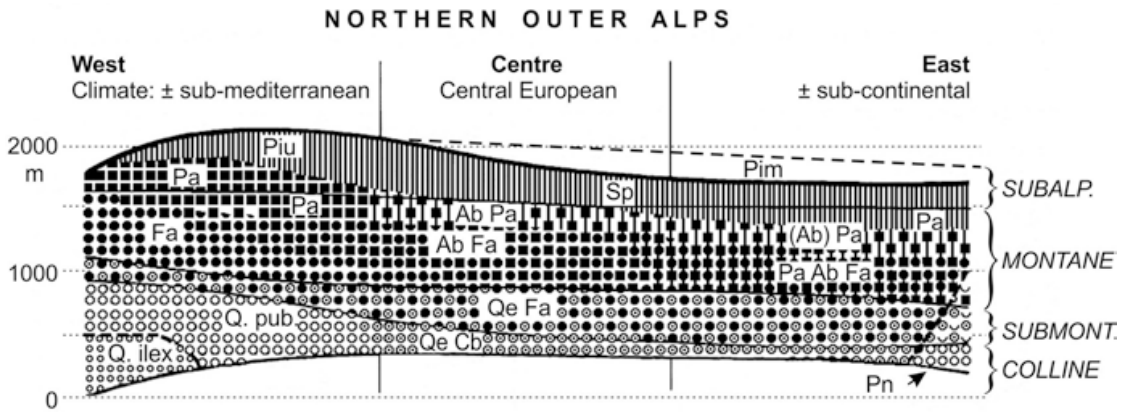


FIGURE 1.8 – Tiré de Leuschner et Ellenberg (2017). Coupe longitudinale schématique et simplifiée de la bordure nord des Alpes, des Alpes françaises subméditerranéennes aux Alpes orientales autrichiennes. Ab – *Abies alba*, Cb – *Carpinus betulus*, Fa – *Fagus sylvatica*, Pa – *Picea abies*, Pim – *Pinus mugo*, Piu – *Pinus uncinata*, Pn – Pinus nigra, Qe – *Quercus petraea* + *robur*, Q.ilex – *Quercus ilex*, Q.pub. – *Quercus pubescens*.

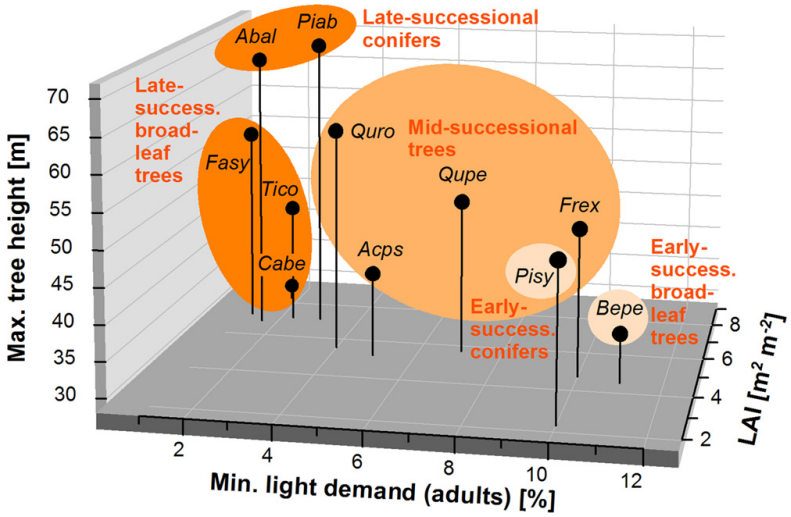


FIGURE 1.9 – Tiré de Leuschner et Meier (2018). Classification en groupe fonctionnel de 11 espèces forestières d'Europe centrale selon la hauteur maximale, la demande minimale en lumière des feuilles d'ombres d'arbres adultes et leur LAI. La classification repose également sur les traits suivants : taux de photosynthèse par unité de masse, profondeur racinaire, densité du bois et sensibilité aux gelées hivernales. Abal – *Abies alba*, Acps – *Acer pseudoplatanus*, Bepe – *Betula pendula*, Cabe – *Carpinus betulus*, Fasy – *Fagus sylvatica*, Frex – *Fraxinus excelsior*, Piab – *Picea abies*, Pisy – *Pinus sylvestris*, Qupe – *Quercus petraea*, Quro – *Quercus robur*, Tico – *Tilia cordata*.

leur environnement local pour mieux exploiter l'espace aérien (Dieler et Pretzsch, 2013 ; Schröter et al., 2012). En particulier, les couronnes de hêtre s'adaptent en fonction des espèces voisines : elles sont plus basses et ont une forme plus étalées lorsqu'elles sont en mélange avec l'épicéa plutôt qu'en hêtraies pures (Pretzsch, 2014). La complémentarité des formes et la plasticité des couronnes pourraient participer à de l'*overyielding* en causant du *canopy packing* (Jucker et al., 2015).

La stratégie d'acquisition hydrique diverge également entre les deux espèces. Le sapin adopte une stratégie plutôt isohydrique, c'est-à-dire d'évitement du stress hydrique par la fermeture précoce des stomates en cas de déficit hydrique du sol (Vitasse et al., 2019), tandis que le hêtre est plus anisohydrique, continuant à transpirer et à croître à des niveaux de potentiel hydrique pouvant parfois engendrer l'embolie de ses xylèmes (Geßler et al., 2007). De plus, l'horizon d'extraction de l'eau serait plus profond dans le cas du sapin (entre 20 et 80cm) que du hêtre (entre 0 et 30cm ; Magh et al., 2019 ; Stokes et al., 2007).

Enfin, Magh et al. (2018) indiquent que le sapin induirait de la redistribution hydraulique profitant au hêtre, en raison d'une amélioration du statut hydrique du hêtre lié à la présence de sapins dans son voisinage. Cependant, leurs résultats peuvent être interprétés comme un relâchement de la compétition pour l'eau induit par le sapin en raison de sa plus faible compétitivité hydrique. Par ailleurs, Töchterle et al. (2020) montrent que la redistribution hydraulique peut exister en hêtraie-sapinière, mais avec une ampleur marginale.

Complémentarité et *overyielding*

Compte tenu de ces différences physiologiques, des interactions complémentaires peuvent être attendues de part une différenciation de niche. Utilisant des données de croissance individuelles et annuelles sur un siècle dans une trentaine de hêtraies-sapinières-pessières en Europe centrale, del Río et al. (2021) montrent que les courbes de croissance sont relativement asynchrones entre les espèces, comparativement au niveau intra-spécifique. Selon les auteurs, cela est typiquement un indicateur de complémentarité de niches, liée à une différenciation temporelle dans l'usage des ressources et/ou dans la réaction aux perturbations.

Cette différenciation de niche peut engendrer une différence de fonctionnement, notamment en terme de productivité. Dans un dispositif de comparaison de placettes dans les Alpes (nommé GMAP, voir section 1.3.3), Jourdan et al. (2021) indiquent que le mélange de hêtre et de sapin aurait une plus grande stabilité de sa productivité

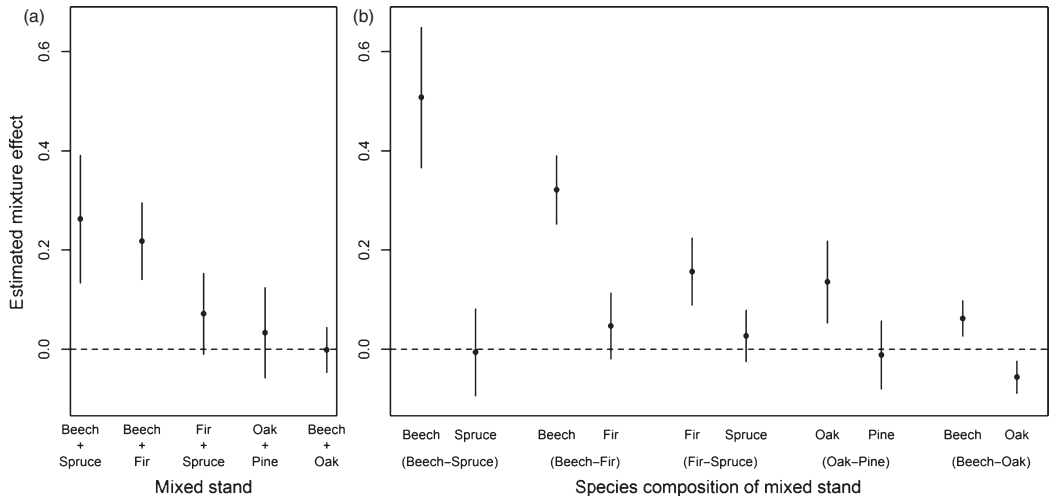


FIGURE 1.10 – Tiré de Toïgo et al. (2015a). Estimation de l'effet net du mélange (et intervalle de confiance à 95%) sur la productivité (a) de cinq mélanges communs de France et (b) pour chacune des espèces de ces mélanges. L'effet net du mélange est évalué à partir d'un modèle statistique calibré sur les données de l'inventaire forestier national pour un mélange à 50%.

dans le temps, une observation corrélée avec le niveau d'asynchronie interannuelle des croissances entre les espèces. Ensuite, selon les données de l'inventaire forestier national (Toïgo et al., 2015a), les peuplements en mélange de hêtre et de sapin sont en moyenne 22% plus productifs que leurs homologues monospécifiques (figure 1.10). L'effet passe par un accroissement de la productivité du hêtre de 32% tandis que celle du sapin augmente à peine (+4%). Selon cette même étude, l'effet est plus fort sur les sites les moins productifs (+46% pour le hêtre, +27% pour le sapin) que sur les sites les plus productifs (+20% pour le hêtre, -20% pour le sapin). Schwarz et Bauhus (2019), en Europe centrale, trouvent également un effet positif du mélange, profitant aux hêtres et plus particulièrement aux sapins, et Versace et al. (2021) observent un effet positif du mélange sur la croissance des sapins dans les Apennins.

Enfin, dans des hêtraies-sapinières-pessières, Torresan et al. (2020) montrent à l'inverse que la diversité a un effet négatif sur la productivité à l'échelle du peuplement, tandis que c'est la variabilité en diamètre (diversité structurelle) qui l'améliore. Ces résultats contrastés et avec une forte influence du climat, du site (lié à la pente, à la texture du sol, etc.), et probablement de la lignée génétique (Bosela et al., 2016) illustrent à nouveau la complexité de la RDF en forêt, même lorsque l'on isole un nombre réduit d'espèces.

Résistance à la sécheresse de la hêtraie-sapinière

De part l'importance en Europe et son adaptabilité à de nombreux biomes, il est particulièrement important d'évaluer la réaction du hêtre face aux effets du changement climatique. En raison des sécheresses ayant tendance à s'aggraver, une diminution de sa croissance est déjà observée (Martinez del Castillo et al., 2022 ; Leuschner, 2020 ; Granier et al., 2007), en particulier dans sa marge Sud (Jump et al., 2006 ; Piovesan et al., 2008). Quant au sapin, des études paléoécologiques montrent qu'il aurait précédemment occupé une niche plus large que celle qu'il occupe actuellement, indiquant une possible adaptabilité à des températures plus chaudes (Tinner et al., 2013). Toutefois, il ne semble pas en mesure de rester en bonne santé si le climat est trop aride (Tinner et al., 2013 ; Vitasse et al., 2019 ; Bledý et al., 2024).

En zone d'influence méditerranéenne, le sapin serait tout autant voire plus sensible que le hêtre (Cailleret et Davi, 2011 ; Gazol et al., 2019 ; Bosela et al., 2018 ; Jourdan et al., 2021). Cependant, le hêtre est réputé plus sensible aux sécheresses que le sapin en Europe centrale (Leuschner et Ellenberg, 2017 ; Kahmen et al., 2022 ; Gillerot et al., 2021 ; Zang et al., 2014). Il est donc possible que le sapin atteigne une limite nette de résistance à la sécheresse en marge Sud, mais reste relativement résistant en marge Nord, tandis que le hêtre, parvienne mieux à s'adapter, de manière à réagir de la même manière aux sécheresses en zone méditerranéenne qu'en zone océanique. Dans tous les cas, les deux espèces semblent réagir au stress hydrique, mais de manière différente selon le milieu et peut-être de la lignée évolutive (Dounavi et al., 2016).

Quelques études ont évalué l'effet du mélange sur la résistance à la sécheresse du hêtre et/ou du sapin. Étudiant l'effet du mélange sur le sapin dans les Vosges, Lebourgeois et al. (2013) montrent que celui-ci est plus résistant aux événements de sécheresses extrêmes lorsqu'il est mélangé au hêtre. De même, dans des mélanges de sapins, de hêtres et de pins sylvestres des Pyrénées, Gazol et Camarero (2016) montrent que les sapins dont le voisinage a une plus grande diversité fonctionnelle retrouvent plus vite une performance normale suite aux sécheresses extrêmes (l'effet n'est pas testé sur les autres espèces). En forêt allemande, Magh et al. (2018) montrent que la présence de sapins peut améliorer l'acquisition en eau du hêtre (l'effet sur le sapin n'est pas testé).

D'autres études indiquent un effet plus neutre du mélange. Dans les Alpes françaises, Jourdan et al. (2021, 2020) ne trouvent pas d'effet net du mélange sur la réponse des hêtraies-sapinières à la sécheresse. Dans des mélanges de hêtres, sapins, épicéas et pins sylvestres des Carpates, Bosela et al. (2019) ne trouvent pas

non plus d'effet du mélange à long terme sur la sensibilité à la sécheresse du sapin et du hêtre. Ils notent cependant un effet positif du mélange sur la résistance et la résilience du sapin suite à la sécheresse de 2003. Enfin, les études de Schwarz et Bauhus (2019) sur des hêtraies-sapinières en Europe centrale et de Gillerot et al. (2021) en hêtraie-sapinière-pessière suisse ne montrent pas d'effet protecteur du mélange quant à la sécheresse sur l'une ou l'autre des espèces.

En conclusion, il est très probable que le hêtre et le sapin, de part leurs différences de traits fonctionnels, interagissent largement en mélange, c'est-à-dire : que leur interactions engendrent un fonctionnement qui va au delà de la simple addition de leur fonctionnement respectif en peuplement monospécifique. Les hêtraies-sapinières peuvent être plus productives que leurs équivalents monospécifiques, avec une productivité plus stable dans le temps, et mieux résister aux épisodes de sécheresses extrêmes. Cependant, les conditions (climat, sol, provenance...) dans lesquelles les interactions sont positives restent à déterminer ; et leurs causes sont encore incertaines.

1.3.3 GMAP, un dispositif d'étude du fonctionnement des mélanges

Le Gradient Méditerrano-Alpin de Placettes forestières (GMAP) est un dispositif de suivi de placettes destiné à l'étude du fonctionnement des écosystèmes forestiers mélangés[2]. Il est organisé en triplets de placettes, chacun comportant une placette monospécifique de hêtre, une placette monospécifique d'une autre espèce et une placette en mélange des deux espèces (figure 1.11b). GMAP comprend le couple hêtre-sapin (*Fagus sylvatica* L. et *Abies alba* Mill.) et le couple hêtre-chêne pubescent (*Fagus sylvatica* L. et *Quercus pubescens* Willd.). Plusieurs triplets sont compris sur chacun des six sites, disposés des Pré-alpes françaises (Bauges, Vercors et Ventoux pour le mélange hêtre-sapin) à la Méditerranée (Lubéron, Grand Lubéron et Saint Baume pour le mélange hêtre-chêne pubescent, voir figure 1.11c).

Je me suis appuyé dans le cadre de mon étude sur les placettes des Bauges, du Vercors et du Mont Ventoux. Celles-ci sont composées de hêtres et de sapins de 30 cm de diamètre, en futaie régulières et irrégulières (écart-type des diamètres entre 10 et 15 cm en moyenne, voir tableau 1.1). Les placettes ne sont pas gérées depuis 1996 et ont des densités et des surfaces terrières comparables. On peut noter que, en mélange, les hêtres sont dominants (hauteur de 18 m en moyenne) par rapport aux sapins (hauteur de 14 m).

2. Voir https://oreme.org/observation/foret/gmap/.

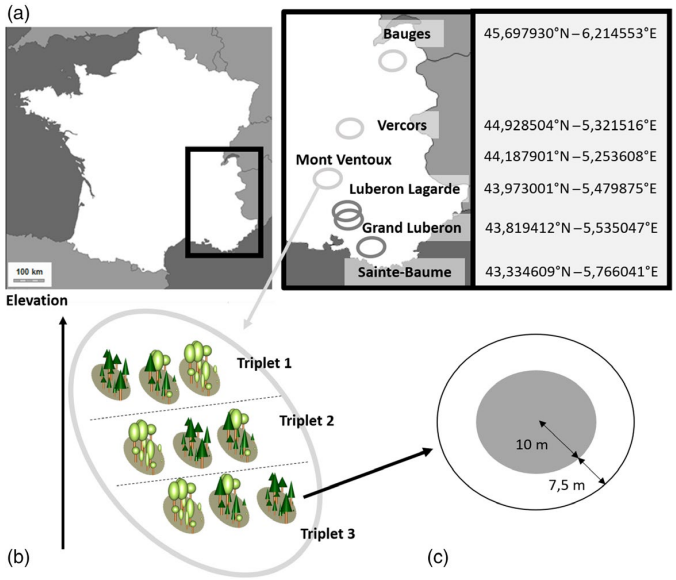


FIGURE 1.11 – Tiré de Jourdan et al. (2020). Description du dispositif GMAP. (a) Localisation des 6 sites. (b) Organisation des placettes en plusieurs triplets au sein de chaque site. (c) Représentation d'une placette. L'aire grisée est la zone principale de 10 m de rayon, dans laquelle tous les arbres de diamètre supérieur à 7.5 cm sont échantillonnés. Le cercle externe correspond à la zone tampon dans laquelle les arbres dominants sont échantillonnés.

Type de placette	N	Densité *tiges/ha*	Surface terrière *cm/ha*	D hêtre moyen *cm*	D hêtre écart-type *cm*	D sapin moyen *cm*	D sapin écart-type *cm*	H hêtre moyenne *m*	H sapin moyenne *m*
Hêtraie	14	830	56	29	9,2	14	2,3	19	6,4
Sapinière	12	840	62	13	1,5	31	15	8,4	16
Mélange	13	890	64	29	9,6	29	17	18	14

TABLEAU 1.1 – Caractéristiques des hêtraies, sapinières et hêtraies-sapinières du réseau GMAP. N : nombre de placettes, D : diamètre à 1,30 m, H : hauteur.

Pour chaque placette, un inventaire a été réalisé dans une zone de 10 m de rayon, relevant le diamètre, la hauteur, la position et l'espèce des arbres. De plus, des mesures dendrochronologiques ont été réalisées sur une partie des individus afin d'évaluer leur croissance annuelle sur la période 1996-2013 (Jourdan et al., 2019). L'organisation en triplet est particulièrement intéressante pour l'étude de l'effet net du mélange en isolant au mieux les variables confondantes (comme la densité, la pente ou la texture du sol), celles-ci ayant été écartées lors du choix des placettes par triplets.

1.4 Problématique

Afin d'évaluer l'effet du mélange en hêtraie-sapinière sur son fonctionnement, au niveau des processus et en contrôlant le facteur environnemental, j'ai mis en œuvre deux approches de recherches complémentaires, basées sur le LiDAR terrestre et la modélisation mécaniste.

Premièrement, j'ai cherché à caractériser la structure de la canopée à l'aide du LiDAR terrestre. Cet outil permet de mesurer la répartition spatiale en trois dimensions des éléments végétaux de manière précise et relativement rapide. Il est de plus en plus utilisé pour décrire les mécanismes écologiques liés à l'interception de la lumière et à la compétition aérienne en forêt régulière comme hétérogène (Calders et al., 2020). Basée sur le dispositif GMAP (section 1.3.3), cette étude vise notamment à tester si le mélange hêtre-sapin induit de l'*overyielding*, réduit la compétition aérienne, et s'il accroît l'indice foliaire et l'efficacité d'utilisation de la lumière (chapitre 2 : Évaluation par LiDAR terrestre de l'effet du mélange sur la structure aérienne en hêtraie-sapinière).

Ensuite, j'ai développé un modèle de croissance forestière, PDG-Arena, dans le but de simuler le fonctionnement des forêts diversifiées en essence et en structure. Le modèle est basé sur CASTANEA, un modèle mécaniste écophysiologique (Dufrêne et al., 2005), et simule le fonctionnement d'arbres individuels en compétition pour la lumière et pour l'eau. CASTANEA étant paramétré en conditions principalement monospécifiques, PDG-Arena vise à simuler des interactions interspécifiques en partant du fonctionnement connu des espèces, sans hypothèse quant au fonctionnement spécifique des mélanges (hormis la compétition, matrice des interactions entre arbres). Le nouveau modèle et son fonctionnement sont présentés dans

une publication, ainsi que son évaluation grâce aux données du dispositif GMAP. PDG-Arena est évalué en terme de performance de prédiction sur des données de croissances annuelles, d'une part en comparaison à CASTANEA, et d'autre part en isolant les effets des interactions interspécifiques et de la structure (chapitre 3 : Développement d'un modèle forestier pour simuler le fonctionnement des mélanges).

Enfin, disposer d'un modèle basé sur les processus est particulièrement précieux pour évaluer l'effet du mélange en interaction avec des variables environnementales. À partir de simulations réalisées avec PDG-Arena, j'ai évalué l'effet du mélange hêtre-sapin sur plusieurs variables physiologiques (absorbance, productivité, transpiration, déficit hydrique) et selon différents niveaux de densités, de réserves utiles et différentes compositions. J'ai testé en particulier si le mélange induit de l'*overyielding* et une transpiration accrue, si la densité accroît l'effet net du mélange, et si le déficit hydrique limite l'*overyielding* (chapitre 4 : Évaluation par simulation des effets de la densité et du stress hydrique sur le fonctionnement écophysiologique du mélange hêtre-sapin).

CHAPITRE 2

Évaluation par LiDAR terrestre de l'effet du mélange sur la structure aérienne en hêtraie-sapinière



Résumé

Afin d'évaluer comment le mélange d'essences affecte la structure aérienne des peuplements de hêtraies-sapinières, j'ai mis en œuvre une campagne de mesure par LiDAR terrestre au sein du dispositif de suivi GMAP (voir section 1.3.3). Suivant l'hypothèse d'une complémentarité entre les couronnes de hêtres et de sapins, il était attendu (i) que le mélange augmente l'indice foliaire (dit *Leaf Area Index*, ou LAI, indiquant la quantité de feuilles par unité de surface de sol) ainsi que l'efficacité d'interception de la lumière (c'est-à-dire l'absorbance à LAI égal) ; (ii) ce qui réduirait la compétition pour la lumière et se traduirait par une baisse de la hauteur des arbres et de la hauteur moyenne du feuillage et (iii) améliorerait la croissance radiale des peuplements.

Les méthodes classiques basées sur l'optique (photographies hémisphériques, LI-COR LAI-2000) évaluent la quantité de feuilles d'un peuplement en mesurant l'absorbance moyenne sur une placette et en utilisant une valeur supposée de coefficient d'extinction. Le LiDAR, grâce à une capture en trois dimensions des éléments végétaux aériens, ouvre la possibilité d'évaluer non seulement la quantité de feuilles et de bois, mais aussi leur disposition dans l'espace. Ainsi, le LiDAR permet d'évaluer directement la surface foliaire (et donc le LAI) et le coefficient d'extinction, indicateur de l'efficacité d'interception de la lumière.

Dans cette étude, 36 placettes de hêtres et de sapins, monospécifiques et en mélanges, ont été analysées par LiDAR terrestre en juillet 2022 et en juin et septembre 2023. A partir des données brutes, la densité de surface de végétation (*Plant Area Density*, PAD) a été calculée à l'échelle de voxels (c'est-à-dire de cubes quadrillant l'espace) de 20 cm. Sur la base des données LiDAR ainsi que de données d'inventaires existantes, huit métriques ont été calculées pour chaque placette : (1) la productivité a été évaluée *via* la croissance des arbres en surface terrière sur la période 1996-2013 ; (2-3) la hauteur moyenne des arbres et la hauteur moyenne de feuillage ont permis d'évaluer la compétition pour la lumière ; (4) le *Plant Area Index* (PAI), représentant la densité d'éléments végétaux au niveau de la placette, a été utilisé comme *proxy* du LAI ; (5) l'absorbance, soit la proportion de lumière absorbée par le peuplement, a été calculée par à une simulation de lancer de rayon basée sur la répartition du PAD ; enfin (6-8), le *gap fraction* (la proportion de surface de sol n'étant pas couvert), le *canopy packing* (la proportion de volume aérien exploré par la végétation) et le coefficient d'extinction de la lumière ont été évalués pour rendre compte de l'efficacité d'interception de la lumière (figure 2.01). Grâce à la structure en triplets de placettes

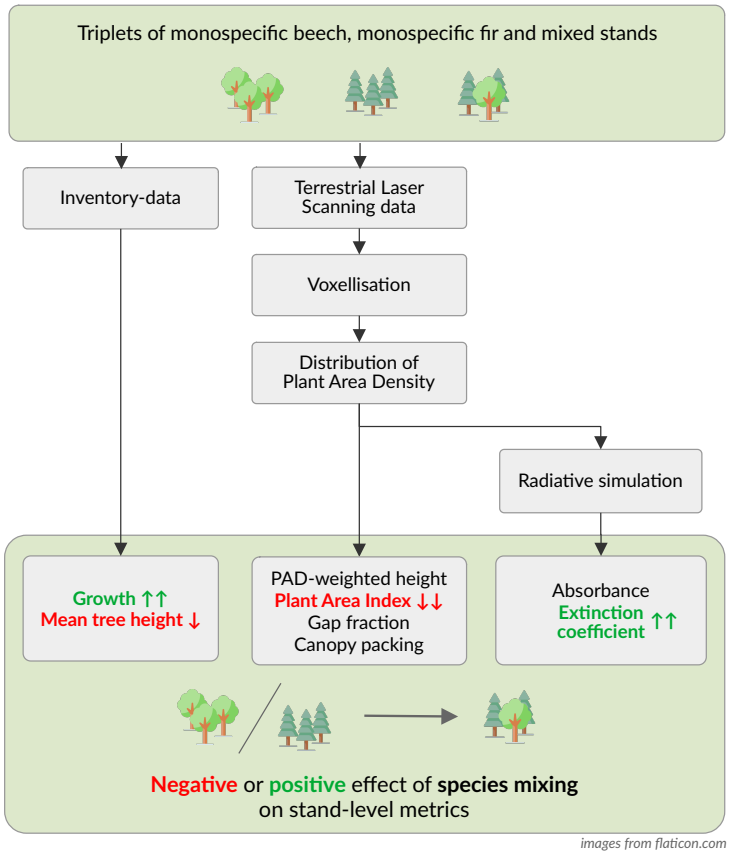


FIGURE 2.01 – Résumé en image de l'article *Species mixing increases light interception efficiency and productivity while reducing Leaf Area Index in beech-fir stands.*

monospécifiques et en mélange du dispositif GMAP, l'effet net du mélange a été évalué pour chaque métrique.

Nos résultats montrent notamment que, conformément à notre hypothèse, la croissance en surface terrière est plus élevée en mélange. De même, la compétition pour la lumière, évaluée *via* la hauteur des troncs, est plus faible. Cependant, contrairement à notre hypothèse, le LAI (estimé par le PAI) est diminué par le mélange d'essences. Toutefois, l'absorbance n'est pas affectée par le mélange ; ce qui, avec le LAI plus faible, se traduit par un coefficient d'extinction plus élevé. La hausse du coefficient d'extinction (indiquant une meilleure efficacité de l'interception de la lumière) peut être causée par une plus grande complémentarité entre les formes de couronnes, bien que les valeurs de *gap fraction* et de *canopy packing* n'en rendent pas compte. Par ailleurs, la réduction du LAI pourrait être causée par une moindre allocation des ressources vers la couronne en raison de la plus grande efficacité d'interception de la

lumière.

Ainsi, le mélange hêtre-sapin semble réduire l'effet de la compétition pour la lumière de part une amélioration du coefficient d'extinction et améliorer la productivité à l'échelle de la placette. Cette étude est la première à évaluer comment le mélange d'espèces affecte le LAI ainsi que le coefficient d'extinction et à montrer que le mélange peut réduire le LAI. Nos résultats soutiennent l'idée que l'efficacité d'interception de la lumière, plutôt que le LAI, serait responsable de l'*overyielding* dans certains peuplements mélangés. Enfin, les conséquences d'une baisse du LAI peuvent être importantes sur le bilan radiatif mais aussi hydrique des peuplements mélangés, notamment en réduisant la transpiration liée à la surface de feuille.

Cette étude a donné lieu à un article, soumis à la revue Journal of Ecology en juillet 2024 sous le titre *Species mixing increases light interception efficiency and productivity while reducing Leaf Area Index in beech-fir stands*. La version soumise à la revue est reproduite ci-dessous.

Species mixing increases light interception efficiency and productivity while reducing Leaf Area Index in beech-fir stands

Camille Rouet[a,b,*], Charlie Sorribas[a], Olivier Martin-Ducup[a], Maxime Soma[c], François Pimont[a], Xavier Morin[d]

[a] *INRAE, URFM, Avignon, France*
[b] *ADEME, Angers, France*
[c] *INRAE, Aix Marseille Univ, RECOVER, Aix-en-Provence, France*
[d] *CEFE, CNRS, Univ. Montpellier, EPHE, IRD, Montpellier, France, Montpellier, France*

Abstract

According to an increasing number of studies, mixed forests are supposed to be more resilient to disturbances, sequester more carbon, and provide a better habitat for biodiversity than monospecific forests. However, the functional mechanisms that underlie the diversity-productivity and diversity-resistance relationships remain only partially understood. A high Leaf Area Index (LAI) appears to be a key characteristic involved in driving overyielding in mixed forests. Classical LAI estimation from field measurement such as LICOR or hemispherical photography presents several limits that Terrestrial Laser Scanning (TLS) can overcome using a three-dimensional representation of vegetation elements. Here, we evaluated stand-level growth, competition, and canopy structural traits of 36 mixed and monospecific stands, with common beech and silver fir, using TLS and inventory data. We showed that, in comparison to monospecific stands, mixed stands had a 25.9% overyielding and 9.3% lower tree heights. Also, mixed stands had a 22.5% lower LAI (estimated from the Plant Area Index, PAI, which includes leaves and branches) but a 18.3% higher light extinction coefficient, which corresponds to a more efficient interception for a given LAI. This results in a similar canopy absorbance and gap fraction, despite PAI differences. Canopy packing was also similar between mixed and monospecific stands, suggesting that this better efficiency was not achieved by a more complete filling of the canopy, but rather by a better arrangement of vegetation elements in relation to light.

Synthesis. Our results support the idea that overyielding in mixed forests is driven by a reduced competition for light. They indicate that LAI may not be the primary factor explaining overyielding in mixed forests, since it may rely on an increased extinction coefficient. Furthermore, our results indicate that beech and/or fir trees invest less carbon in their branch and leaf compartments when mixed, which could be beneficial for other compartments, and potentially for their resistance to drought.

Keywords: species mixing; French Alps; common beech; silver fir; Terrestrial Laser Scanning; overyielding; competition; Leaf Area Index

1. Introduction

Mixed forest management and mixed forest plantations are increasingly cited as important strategies to adapt forests to global change (Seynave et al., 2018; Messier et al., 2022). Compared to monospecific stands, they appear to be more biologically productive on average (Zhang et al., 2012; Jactel et al., 2018) and have a more stable productivity over time (del Río et al., 2017; Jourdan et al., 2021), which can increase their carbon sequestration (Augusto and Boča, 2022; Chen et al., 2023). Moreover, mixed stands seem to be more resistant to various bioaggressors, and admixing broadleaves to conifers seems to enhance resistance to fire and windstorms (Jactel et al., 2017). In addition, stand resistance to drought seems to be enhanced by species mixing (Liu

*Corresponding author
Email address: contact.camille.rouet@pm.me (Camille Rouet)

et al., 2022; Grossiord, 2019). Still, the patterns of the diversity-productivity and diversity-resistance relationships in forests are context-dependent. They vary greatly with stand composition (Pardos et al., 2021; Metz et al., 2016; Forrester et al., 2016), structure, soil and climate (Forrester and Bauhus, 2016; Toïgo et al., 2015a; Jactel et al., 2018; Liu et al., 2022; Grossiord et al., 2014). Thus, these patterns are likely to evolve with climate change (Ammer, 2019), making it necessary to deepen our understanding of the diversity-functioning relationship.

One key hypothesis to explain the overyielding (i.e. increased productivity) in mixed stands relies on an increased light use in comparison with monospecific stands (Forrester and Bauhus, 2016; Forrester, 2017). By using the ecological production equation, Williams et al. (2021) decomposed this mechanism into two components: an increase in light interception and in light use efficiency (Figure 1, top). On the one hand, the increased light interception can be caused by a greater Leaf Area Index (LAI) in mixed stands (due to, for example, complementarity between crown architectures). Moreover, the light interception can also increase through the light interception efficiency (LIE), that is the light absorption per unit of LAI, for example by decreasing the canopy clumping. On the other hand, the light use efficiency (LUE), i.e. the productivity gain per unit of absorbed radiation, can be enhanced by the contrasting reactions of coexisting species to light (described, for instance, by species shade tolerance, Niinemets and Valladares, 2006). Coexistence can result in a less saturated light-response curve for at least one species, thus increasing the photosynthetic activity for a given amount of intercepted light at the community level. Finally, a shift in the intrinsic LUE of one of the species can also be observed in mixed stands (Williams et al., 2021).

An increase in LAI and LIE can explain the higher filling of canopy space observed in mixed stands. This phenomenon is often termed canopy packing and is tackled by comparing individual tree crowns from mixed and monospecific stands. Jucker et al. (2015) measured canopy packing as the fraction of canopy volume (delimited by the maximum tree height and the lower crown base height) that is occupied by tree crown. They subdivided the cause of canopy packing into vertical stratification (defined as the vertical complementarity of species leaves distribution) and crown plasticity (defined as an increase in crown size). Analyzing survey plots from various types of European forest, they showed that canopy

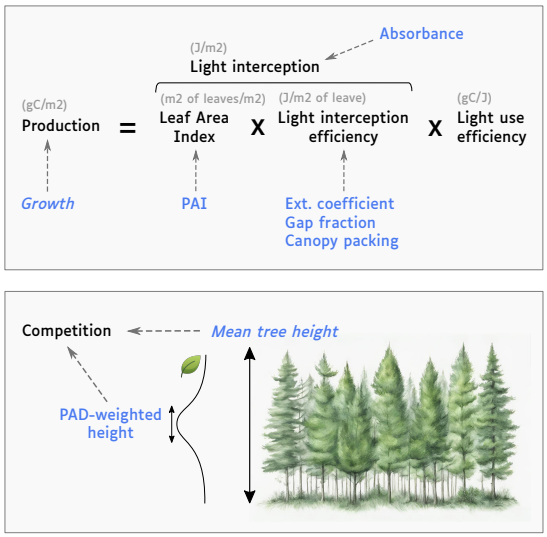


Figure 1: The metrics (in blue) used as proxies of terms of the production ecology equation with respect to light (top) and of the level of competition for light (bottom). The metrics were measured using either inventory data (italic) or TLS data (regular).

packing was higher in mixed stands and that it was mainly driven by an increase in crown size. Using data from long-term experiments in a temperate forest, Pretzsch (2014) showed that mixed stands exhibit greater individual crown projection area but also lower crown base height. In these two studies, the size of crowns can be interpreted as a proxy for individual leaf surfaces. Their conclusions thus imply that species mixing generally increases LAI. However, the effect of species mixing on LIE remains unclear or overlooked.

In recent years, Terrestrial Laser Scanning (TLS) has been used to evaluate the crown and canopy structure of forests. Given its very high resolution, this method is thought to be more robust and precise than traditional measurement devices or allometric models (Calders et al., 2020; Vandendaele et al., 2022). Using TLS, Kunz et al. (2019) characterized the size and shape of individual crowns in a diversity-functioning experiment in a subtropical plantation. They showed that pairwise crown complementarity was higher in mixed stands due to variations in crown shape and size, with shape being the major driver. An increase in individual crown volume by species mixing has also been observed using TLS in sugar maple (Martin-Ducup et al., 2016), beech (Barbeito et al., 2017) and spruce forests (Bayer et al., 2013).

Besides individual crown size, the effect of species mixing on LAI has been studied to some extent using either optical measurements or direct measurements of leaf samples. In subtropical and tropical regions, a positive relationship has been observed by le Maire et al. (2013); Unger et al. (2013) and Peng et al. (2017), although the study from Unger et al. (2013) did not isolate species richness from stand density and elevation and that of Peng et al. (2017) attributed the effect to a selection effect. However, Castro-Izaguirre et al. (2016) did not observe a link between tree diversity and LAI. In temperate forests, Jacob et al. (2010), Forrester et al. (2010) and Williams et al. (2021) observed a positive effect of species mixing on LAI in, respectively, an old-growth broadleaved forest, a mature eucalyptus-acacia plantation, and a young tree plantation experiment with temperate-boreal species.

Moreover, the effect of species mixing on LIE has been even less explored, since it requires independent evaluations of the LAI and stand absorbance. In a subtropical and young tree diversity experiment, Forrester et al. (2019) found no effect of species richness on individual LIE, but did not evaluate stand LIE. If le Maire et al. (2013) found that stand-level LAI and absorbance was increased by species mixing in an eucalyptus-acacia plantation, they did not find any effect on the absorbance per unit of leaf area. Finally, in young temperate-boreal plantations, Williams et al. (2021) also observed a positive net effect of species diversity on LAI, but not on LIE.

Conventional 2D optical measurements are fundamentally limited by the assumptions they make regarding canopy clumping and leaf angle distribution (Zhang et al., 2014). These two traits define the extinction coefficient (which is a proxy of LIE) in the Beer-Lambert law. As a result, 2D optical measurements cannot measure both LAI and LIE, since they need one to evaluate the other. Having the ability to capture the 3D distribution of wood and foliage, TLS has the potential to overcome this limitation (Vincent et al., 2017; Zhu et al., 2018). In fact, the volumetric description of leaf area density obtained by this technology offers a convenient way to both evaluate the LAI from the ground perspective and simulate the light interception through canopy with a radiative transfer model (Béland and Kobayashi, 2021). In other words, TLS is suitable for measuring both LAI and LIE.

Here, we present a study of the effect of species mixing on several functional traits of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) plots organized in triplets (i.e. two monospecific and one mixed plots). Using TLS and inventory data, our aim was to assess how species diversity affects the level of competition, stand growth and canopy traits which are related to light interception. Compared to monospecific stands in the same conditions, we hypothesized that mixed stands had: (i) less intense competition for light; (ii) greater productivity; (iii) greater LAI; (iv) greater LIE.

2. Materials and methods

2.1. Sites of the study

The data were collected at three sites of the Mediterranean-Alpine Gradient of Forest Plots (GMAP, Jourdan et al., 2019), a network of French Pre-Alps forest plots organized in triplets (Figure 2). The plots have a limestone bedrock and are oriented north/northwest. Our study includes 36 common beech and silver fir monospecific and mixed plots (representing in total 1125 trees), located in the Mont Ventoux, Vercors, and Bauges mountain ranges (see the complete description in Jourdan et al., 2019). Each plot consists of a 10-meter radius area, within which trees with a DBH (diameter at breast height) greater than 7.5 cm are surveyed.

Plots are grouped in triplets, each containing a monospecific beech plot, a monospecific fir plot and a mixed beech-fir plot. Four triplets are located in the Vercors, five on Mont Ventoux, and four in the Bauges. Plots belonging to the same triplet are comparable in terms of DBH, number of trees and altitude.

For each plot, stand-level metrics were evaluated based on previously sampled inventories and growth data on the one hand (Jourdan et al., 2019), and original Terrestrial Laser Scanning data on the other.

2.2. Inventory data collection

Inventory data were collected from 2014 to 2016 and include, for each tree of each plot, its species, DBH, height, and its crown base height. A dendrochronological survey was also conducted between 2014 and 2016 to obtain the annual basal area increment from 1996 to 2013, as well as the age of the trees (Jourdan et al., 2019, 2021).

2.3. LiDAR data collection and voxelization

A TLS survey was conducted using a FARO Focus 3D X 130 scanner in leaf-on conditions in June and July 2022 (in Vercors and Ventoux) and June and September 2023 (in Bauges). A multiscan approach

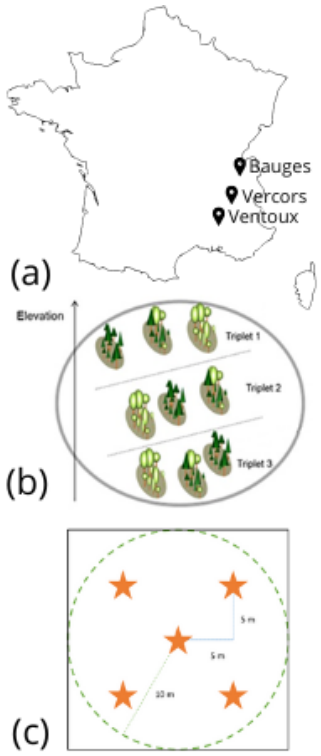


Figure 2: Experimental design. (a) Location of GMAP network sites in France. (b) Organization of triplets on each site. (c) Acquisition of LiDAR data on each plot. The dashed circle represents the perimeter of the 10-meter radius plot. The stars indicate the LiDAR positions for the five scans conducted. The 3D data set covers the entire black square within which the plot is included.

consisting of five scans per plot was used. The first scan was placed at the center of the plot, while the others were arranged along each diagonal, following two 5-meter vertical and horizontal translations (Figure 2c).

We used a voxelization method and the AMAPVox package, version 1.10.4 (Vincent et al., 2017). A voxel resolution of 20 cm was chosen as it provides a good estimate of Plant Area Density (PAD, vegetation surface index per unit volume expressed in m^2/m^3) while minimizing occlusion (Nguyen et al., 2022).

The occlusion of the plots was quantified following the method from Nguyen et al. (2022): we found that, for every horizontal layer of each plot, more than 95% of its non-empty voxels were sufficiently explored (i.e. at least 200 laser rays entered it).

To estimate leaf area according to Pimont et al. (2019), five voxel variables were stored: the number of incoming rays, the number of rays hitting an object in the voxel, distance traveled in the voxel by incoming rays, the distance traveled in the voxel by rays hitting an object in the voxel and the distance to the ground. PAD was then derived at the voxel scale following Equation 4 from Pimont et al. (2019), which is:

$$PAD = \frac{H}{G \times \sum z_e} \times (N_i - \frac{\sum_{hits} z_e}{\sum z_e}) \quad (1)$$

where H is a correction factor for the intra-voxel clumping and the footprint of the laser beam (estimated by Soma et al., 2018 using the same scanner), and G is the leaf projection function after perpendicular projection to the viewing angle. Here, we assumed that the orientation of leaves followed a spherical distribution; hence, $G = 0.5$ for every viewing angles. N_i corresponds to the number of laser beams that encountered an object in the voxel, and $\sum z_e$ is the sum of the distances traveled by beams inside the voxel. $\sum_{hits} z_e$ is the sum of the distance traveled by intercepted beams in the voxel.

To only select elements associated with trees and not the understorey, all voxels below a limit of 3 m were ignored when computing the metrics.

2.4. Stand metrics

To evaluate the terms of the ecological production equation and the intensity of competition for light (Figure 1), we measured two stand-level metrics using inventory data (growth, mean tree height), and six stand-level metrics derived from TLS data (PAD-weighted height, Plant Area Index, absorbance, extinction coefficient, gap fraction, canopy packing).

2.4.1. Inventory-based metrics

The growth, in cm²/year, was calculated for each stand as the mean basal area increment during the 1996-2013 period as a proxy of productivity.

Mean tree height, in m, was used as a measure of the level of competition for light (Thorpe et al., 2010; del Río et al., 2019).

2.4.2. TLS-based metrics

To evaluate competition for light, we also characterized the vertical distribution of the vegetation by computing the PAD-weighted height. To do this, the mean PAD value was computed for each horizontal layer of voxels. Then, we computed the mean height of the layers weighted by their mean PAD.

LAI was evaluated using a proxy, the Plant Area Index (PAI), which is the surface of plant per unit of soil, without differentiating leaves from wood elements. Semantic segmentation algorithms allowing the separation of woody and leafy point clouds exist but present many uncertainties that we were unable to evaluate in the context of the present study. As a consequence, we kept both in order to avoid introducing errors. The PAI was calculated for each stand by vertically integrating the PAD over each column of voxels and averaging the resulting PAI per column.

To evaluate the light interception per stand, the canopy absorbance was evaluated through a radiative simulation based on the distribution of PAD among voxels, using the AMAPvox software, version 1.10.4 (Vincent et al., 2017). The simulation used virtual sensors located three meters above the ground every 20 cm, simulating the sun trajectory from January 1, 2023, at 00:01 to December 31, 2023, at 23:59 at the longitude of the plot. The simulation follows the TURTLE model of Dulk (1989) and accounts for the interception of direct and diffuse rays within the canopy, which is characterized by the distribution of PAD within the spatialized voxels. The sky clearness was set at 50%. A three-meter buffer zone was defined on each side to avoid edge effects resulting from simulating an isolated plot. Furthermore, virtual sensors with transmittance less than 0.1 were removed as they are likely to be located in tree trunks. The plot transmittance was defined as the mean transmittance of the remaining sensors. Lastly, the canopy absorbance A_{sim} was derived from the simulated transmittance T_{sim} by using the following equation:

$$A_{sim} = 1 - T_{sim} \tag{2}$$

Using TLS, we evaluated three canopy structural traits that contribute to LIE: the extinction coefficient, which expresses how much light is intercepted per unit of plant area as it passes through the canopy; the gap fraction, which indicates the proportion of vertical light gaps left by the leaves; the canopy packing, which measures the proportion of volume explored by leaves in the canopy.

To evaluate the extinction coefficient based on PAI and T_{sim}, we used the Beer-Lambert law (Bailey et al., 2020), which is usually expressed as:

$$T_{sim} = exp(-G(\theta) \times \Omega \times \frac{PAI}{cos(\theta)}) \tag{3}$$

with Ω the canopy-level clumping and $G(\theta)$ the projection of the leaves on the plane perpendicular to the sun direction, which depends on θ, the sun zenith angle. Since the leaf angle distribution was supposed to be spherical (i.e. $G = 0.5$, independently of the sun angle) and the sun trajectory was the same for all simulations, the values of $G(\theta)$ and $cos(\theta)$ are similar for all stands. Thus, another version of the Beer-Lambert model is more suitable for our purposes (Zhang et al., 2014):

$$T_{sim} = exp(-k \times PAI) \tag{4}$$

with k the extinction coefficient, which integrates the leaf surface projection, the effect of the sun angle over the year and the canopy clumping. This formulation let us compute the extinction coefficient k as:

$$k = \frac{-1}{PAI} \times \log(T_{sim}) \tag{5}$$

The gap fraction was computed as the proportion of columns of empty voxels (Hardiman et al., 2013).

Lastly, the canopy packing was computed as the proportion of filled voxels among canopy voxels, with canopy voxels defined as voxels that are either filled or located below filled voxels (Figure 3). Our evaluation of canopy packing differs from those of Jucker et al. (2015) as it is not based on individual crown characteristics but on the disposition of non-empty voxels.

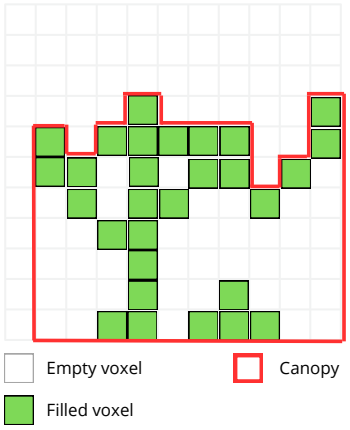


Figure 3: Illustration of a vertical section of a set of voxels representing a stand. To compute canopy packing, canopy voxels are defined as those located below filled voxels.

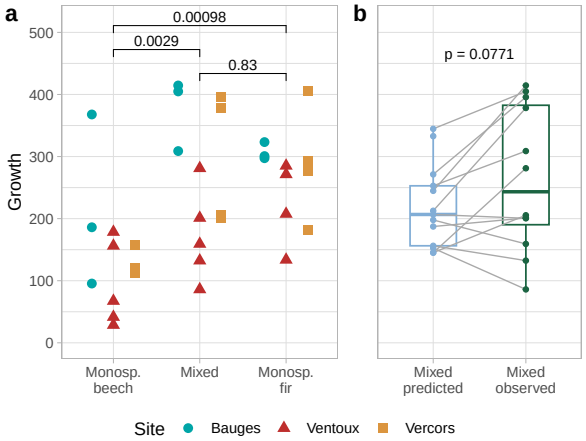


Figure 4: Growth per stand in basal area in cm²/year from year 1996 to 2013. Comparison between the different stand compositions (a) and between the predicted and observed values in mixed stands (b).

2.5. Replication statement

Scale of inference	Scale at which the factor of interest is applied	Number of replicates at the appropriate scale
Stand	Stand	12 monospecific beech, 11 monospecific fir and 13 mixed stands

2.6. Statistical analysis

Two tests were carried out on each metric to test our hypotheses. First, observed values were compared pairwise between forest compositions (fir, beech, mixture) using the two-sided Wilcoxon rank-sum test.

Second, the net biodiversity effect (NBE, Loreau, 2010) was quantified by comparing the observed values in mixed stands with predictions based on monospecific stand values. For a given triplet, the mixed stand prediction was the mean of the observed values in the two monospecific stands, weighted by the observed proportion of each species in the mixed stand based on basal area. Predicted and observed values were then compared using a two-sided Wilcoxon signed rank test, which accounts for the pairing of plots inside triplets.

To form 13 complete triplets during the NBE analysis, four monospecific plots appeared twice in triplets, and a monospecific beech plot was discarded. Since one of the mixed stands did not have growth data, the pairwise comparison and the NBE analysis for growth were conducted on, respectively, 35 sites and 12 triplets. The result data set and triplet arrangement can be found in an online repository (see section 6.4).

3. Results

The average value of metrics per groups of composition, as well as pairwise group comparisons, are shown in Table 1a. Additionally, the NBE analysis, which compares the average observed and predicted values in mixtures, is shown in Table 1b.

3.1. Overyielding

Compared to monospecific-based predictions, the overall observed growth in mixed plots was 25.9% larger on average (Table 1b, p-value = 0.0771), indicating an overyielding, although barely not significant. The growth response to species mixing was contrasted, with a positive NBE in 7 triplets out of 13 (Figure 4b).

Pairwise comparisons (Figure 4a) showed that mixed stands had a significantly greater growth than monospecific beech (Table 1a, 264 vs 136 cm^2/year, p-value = 0.0029) but a growth similar to monospecific fir (264 vs 270 cm^2/year, p-value = 0.83).

3.2. Tree height and PAD-weighted height

Tree mean height was significantly lower in mixed plots, when compared to predictions (-9.3%, p-value = 0.0479, Figure A.7).

	a. Pairwise group comparison			b. Obs. vs pred. in mixture
	Pure beech	Mixture	Pure fir	Net biodiversity effect (%)
Growth	136^{a}	264^{b}	270^{b}	$25.9^{\dagger}$
Mean tree height	16.6	15.0	16.1	-9.3^{*}
PAD-weighted height	12.5	13.4	13.1	2.5
PAI	2.76^{a}	1.98^{b}	2.35^{ab}	-22.5^{**}
Absorbance	52.1	48.9	50.2	−3.8
Ext. coefficient	0.287	0.358	0.322	18.3^{*}
Gap fraction	3.55	3.14	4.70	−23.5
Canopy packing	16.7	19.1	18.4	11.0
N	12	13	11	

Table 1: Stand-level metrics and Net Biodiversity Effect (NBE). (a) Mean observed values in monospecific beech, mixed and monospecific fir plots. Different letters indicate significantly different values (p-value lower than 0.05) when comparing groups using a two-sided Wilcoxon rank-sum test. (b) NBE per metric, defined as the relative difference between observed values in mixtures and predicted values based on observations in paired monospecific plots. NBE was tested using a two-sided Wilcoxon signed rank test (significance of p-values are expressed by symbols with † : < 0.10, * : < 0.05 and ** : < 0.01). Growth is in cm^2/year. Mean height and PAD-weighted height are in m. PAI and extinction coefficient have no unit. Absorbance, gap fraction and canopy packing are in %.

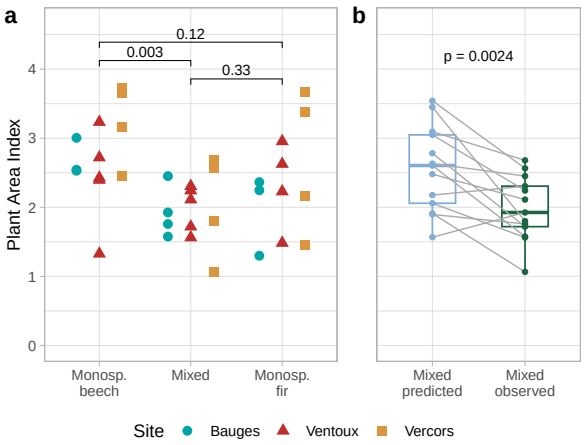


Figure 5: Comparison of Plant Area Index (no unit) between the different stand composition (a) and between the predicted and observed values in mixture (b).

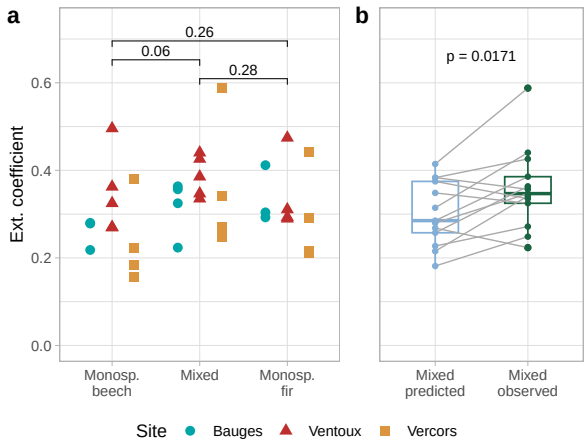


Figure 6: Comparison of the extinction coefficient (no unit) between the different stand composition (a) and between the predicted and observed values in mixture (b).

The PAD-weighted height was not significantly different between the groups (respectively 12.5, 13.4 and 13.1 m in beech, mixed and fir plots) and species mixing had no significant effect on PAD-weighted height (2.5%, p-value > 0.05, Figure A.8).

3.3. Plant Area Index

The observed PAI in mixed stands was lower than that predicted (-22.5%, p-value = 0.0024) as shown in Figure 5b. The pairwise comparison showed that PAI was lower for mixed stands than for monospecific beech stands (1.98 vs 2.76, p-value = 0.003) and monospecific fir stands (1.98 vs 2.35), although the latter comparison was not significant (p-value = 0.33).

3.4. Canopy absorbance

The light absorption by canopy was similar in mixed plots compared to predictions (-3.8%, p-value = 0.1465), and no significant differences were found between groups of monospecific beech, mixed and monospecific fir plot (52.1, 48.9, 50.2%, respectively, Figure A.9).

3.5. Extinction coefficient

The mixed stands showed a higher extinction coefficient by 18.3% on average (p-value = 0.0171), with

a positive NBE observed in 9 out of 13 triplets (Figure 6b).

Regarding pairwise comparisons, the extinction coefficient was greater in mixed stands than in monospecific fir stands (0.358 vs 0.322) and monospecific beech stands (0.358 vs 0.287), although the difference was, respectively, not significant (p-value = 0.28) and marginally significant (p-value = 0.06).

3.6. Gap fraction and canopy packing

No statistical differences were observed for gap fraction between monospecific beech, mixed and monospecific fir plots (3.55, 3.14 and 4.70% respectively, Figure A.10). The NBE on gap fraction was contrasted, with a negative mean NBE of -23.5% (p-value = 0.3757) but also a positive NBE in 8 out of 13 triplets.

Likewise, canopy packing showed no significant effect using pairwise comparisons (16.7, 19.1, 18.4% for monospecific beech, mixture and monospecific fir, respectively, Figure A.11). The canopy packing was 11% higher in the observed mixtures than predicted with monospecific plots, but the NBE was not significant (p-value = 0.2163).

4. Discussion

4.1. Species mixing decreased stand competition and increased basal area growth

Using inventory and TLS-based data on triplets of monospecific beech, monospecific fir and mixed beech-fir plots, we evaluated the Net Biodiversity Effect (NBE) on stand-level metrics of competition, growth and canopy structure (Table 1).

Firstly, species mixing had a significant negative effect on tree mean height. These results indicate a marked reduction of competition for light (Thorpe et al., 2010; del Río et al., 2019) in mixed stands. It is consistent with the results of Jucker et al. (2015), who observed a decrease of 1.6 m in tree height in mixtures compared to monospecific stands in mature European forests and with those of Martin-Ducup et al. (2016), who observed a reduction of competition index in mixed stands when compared to pure stands. However, TLS-derived data did not show differences between the groups of composition concerning the PAD-weighted height. In other words, although the height of trees is lower in mixed stands, the average height of the intercepting vegetation elements is not different.

The NBE analysis showed a large but not significant overyielding of 25.9% (p-value = 0.0771) in mixed stands. Also, mixed stands showed values comparable to those of monospecific fir stands for growth (264 vs 270 cm^2/year). Therefore, our results indicate that mixed beech-fir stands can be as productive as monospecific fir stands while maintaining an equilibrium between species.

In a study on French national forest inventory, Vallet and Perot (2016) found that dominant tree height decreases when mixing species. They also found that, similarly, basal area increment decreases with species mixing. However, we found that species mixing had a negative impact on tree height and a positive one on basal area growth, which implies an allocation preference toward radial growth.

4.2. Overyielding is not explained by a higher LAI but by a higher LIE

Contrary to our hypothesis, we found that species mixing was significantly associated with a 22.5% lower PAI, which we interpret as a lower LAI. Nevertheless, the radiative modelling based on TLS data shows that canopy absorbance decreased by only 3.8% in mixed stands compared to monospecific stands, despite a lower PAI. Actually, the absorbance is not statistically different between the three compositions.

The discrepancy between PAI and absorbance is explained by the extinction coefficient, which is raised by 18.3% by species mixing. Our evaluation of the PAI, as well as the radiative simulation used to calculate absorbance, assumed a homogeneous PAD distribution and a random leaf orientation within voxels. Thus, variations in the simulated extinction coefficient can only be attributed to a difference in the disposition of voxels and of the PAD among voxels, i.e. in inter-voxel clumping. Our study therefore shows that mixed stands have a better LIE than monospecific stands due to a less clumped canopy.

4.3. Implications of a lower LAI in mixed stands

Using a heterogeneous data set based on mature European forests, Jucker et al. (2015) found that canopy packing was mostly explained by variation in crown size rather than by vertical stratification. Although it is not strictly identical, the increase in crown size can be interpreted as an increase in tree leaf area. On the contrary, and using another method, we found that the PAI, a proxy for LAI, was reduced in mixed stands and that the disposition of leaves

improved the light absorption per leaf unit. Hence species mixing may have opposite effects on the canopy structure, depending on the species and site. In our case, the decrease in LAI, while maintaining basal area growth, could be due to decreased competition for light and a reinvestment of resources in other compartments (root, reserves, defenses, etc.), which could contribute to the resistance of mixed stands to perturbations (Jactel et al., 2017).

It is to be noted that an increase in LAI or LIE (found, e.g., by le Maire et al., 2013), while it may have a positive effect on tree growth, may also increase water loss through transpiration and canopy interception, which can adversely affect the drought resistance of mixed stands (Schume et al., 2004; Forrester, 2015; Forrester et al., 2016; Toïgo et al., 2015b). Here, the lower leaf surface we found in the mixed stands could lead to better resistance to drought by limiting residual transpiration in case of water stress. Therefore, the contrasting effect of species mixing on LAI could explain why tree diversity is sometimes positive, sometimes negative on the response of forest to drought (Grossiord, 2019). It remains to be determined whether transpiration can effectively be limited by such a mechanism, since the absorbance of the canopy was maintained in our mixtures. Studies on how species mixing affect transpiration, production, leaf area and clumping are still needed.

4.4. Metrics for characterizing inter-voxel clumping

Although species mixing was associated with an increase in the extinction coefficient, indicating a greater LIE, two metrics related to LIE did not show significant variation with species mixing and between groups of composition: the gap fraction and canopy packing. The gap fraction was below 5% in mixed and monospecific stands, indicating a closed canopy. Therefore, this metric may be inefficient to detect a mixing effect on the canopy structure in mature forests that use all horizontal space.

In addition, we did not show any differences between mixed and monospecific stands for canopy packing. Like the extinction coefficient, canopy packing is related to canopy clumping: a more clumped canopy explores less space, i.e. has a lower canopy packing. However, it does not consider the quantity of leaves inside each voxel: it only evaluates the disposition of voxels that are not empty. Thus, to evaluate clumping, we recommend using metrics that can account for both the quantity and disposition of the leaf surface. Moran's I (Shortridge, 2007) would fit these conditions: it is an index that captures the positive or negative spatial autocorrelation by letting the user choose the distance function. It could be used to evaluate the autocorrelation of PAD between nearby voxels, although the computation cost could be high due to the high number of pairs of voxels.

4.5. Limits and perspectives

First, we only evaluated a case study of mature beech and fir stands in the Pre-Alps with no management. We encourage study of the link between species mixing, LAI and LIE on others species pairs. We also want to stress that inventory data and TLS data represent different periods of time: 1996-2013 for basal area increment and 2022-2023 for TLS data. Although the three-dimensional organization of plant area density reflects the long history of growth and interaction between trees, our values of PAI could be affected by more recent drought events associated with moderate to severe defoliation (Rakovec et al., 2022; Knutzen et al., 2023). The respective impact of these events on monospecific and mixed forests canopy is yet unknown.

In the method used to analyze TLS data, we did not differentiate between plant surface and leaf surface (i.e. PAI was supposed to be representative of LAI) while considerations on radiations mostly concern leaf surface. However, existing methods still have difficulty discriminating wood from leaves of conifers (Sun et al., 2021). Also, it has been observed that beech crowns in mixed stands were less dense, with flatter branches and a higher number of thin branches (Bayer et al., 2013). Therefore, the lower PAI we observed in the mixed stands could be due to a lower amount of woody elements rather than a lower leaf surface.

Furthermore, we used the hypothesis of a spherical leaf angle distribution as a convenient solution to estimate the PAD ($G = 0.5$ in Equation 1), even though leaf angle distribution is more complex in reality (Pisek et al., 2022). Thus, a part of the variation we observed in PAI could be attributed to differences in the leaf angles instead of the leaf area.

As we pointed out, evaluations of crown size and shape on the one hand and leaf surface and clumping on the other constitute two complementary approaches (individual scale versus stand scale evaluation). Our study could then be continued by evaluating the plasticity of the crowns of individuals in relation to species mixing (Kunz et al., 2019). This would shed light on whether LAI variation with species mixing is associated with a change in crown size and

shape and/or vertical stratification. In addition, it would allow us to separate the leaf surface between individuals of both species to evaluate the mixing effect on beech and fir separately.

5. Conclusion

We followed an original approach using inventory data, TLS and voxelization to characterize the competition for light, productivity and canopy structure of monospecific and mixed beech and fir stands.

By measuring both the LAI and extinction coefficient, and by exploring the vertical distribution of the foliage, we showed the advantage of TLS over optical measurements. Moreover, our voxel-based approach completes existing studies on mixed stands that measure the size and shape of individual crowns using traditional devices or TLS, and brings contrasting results such as an enhanced LIE due to species mixing.

We found that there is a reduced competition for light in mixed stands in comparison to monospecific stands, as shown by the lower tree height. An overyielding was found in mixtures, which can be explained by a more efficient light interception, as shown by the greater extinction coefficient. Therefore, we hypothesize that mixtures could be more resistant to water stress than monospecific stands because of a lower investment in foliage while maintaining comparable light interception. Finally, we conclude that mixed beech-fir forests maintain a high productivity while optimizing the use of aerial space.

6. Declarations

6.1. Author contributions

Camille Rouet: Conceptualization, Investigation, Software, Visualization, Writing - Original Draft. **Charlie Sorribas**: Investigation, Software, Visualization, Writing - Original Draft. **Olivier Martin-Ducup**: Methodology, Writing - Review. **Maxime Soma**: Methodology, Writing - Review. **François Pimont**: Resources, Writing - Review. **Xavier Morin**: Resources, Data Curation, Supervision, Writing - Review.

6.2. Declaration of competing interest

The authors of this publication declare that they have no conflicts of interest.

6.3. Funding source

This work was financed by ADEME (the French Agency for Ecological Transition), ONF (the French National Forests Office) and INRAE (the French National Research Institute for Agriculture, Food and the Environment). The observation design used in this study is part of the GMAP network, partly funded by the OSU OREME.

6.4. Data repository

A description of the result data set (including the altitude, number of tree, mean DBH and age, basal area and proportion of species per plot, as well as the triplet arrangement and the metrics) can be found on an online repository (Rouet, 2024).

6.5. Credits

The icon in from Figure 1 is from flaticon.

6.6. License

For the purpose of Open Access, the authors have applied a CC BY-NC 4.0 public copyright license to any Author Accepted Manuscript (AAM) version arising from this submission.

Appendix A. Supplementary results figures

This section is relative to the metrics that appear in Table 1 but are not shown in figures of the main text. Pairwise group comparison in monospecific beech, mixture and monospecific fir, as well as observed versus predicted value in mixture are shown for mean tree height (Figure A.7), PAD-weighted height (Figure A.8), canopy absorbance (Figure A.9), gap fraction (Figure A.10) and canopy packing (Figure A.11).

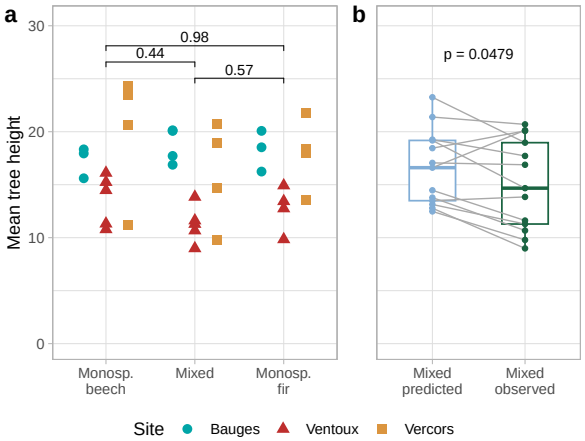


Figure A.7: Mean tree height per stand, in m. (a) Pairwise group comparison in monospecific beech, mixed and monospecific fir plots. (b) Comparison between the observed and predicted values in mixtures.

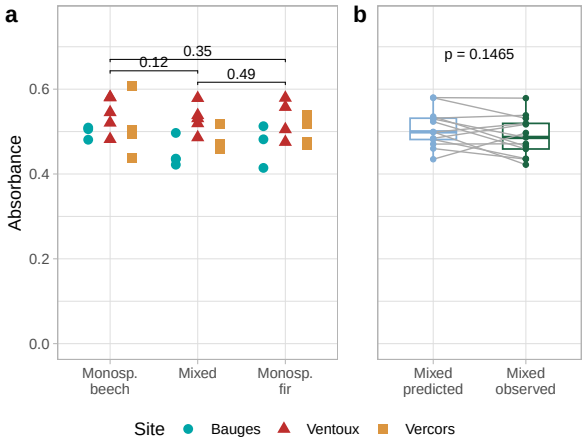


Figure A.9: Mean canopy light absorbance per stand (expressed in per unit). (a) Pairwise group comparison in monospecific beech, mixed and monospecific fir plots. (b) Comparison between the observed and predicted values in mixtures.

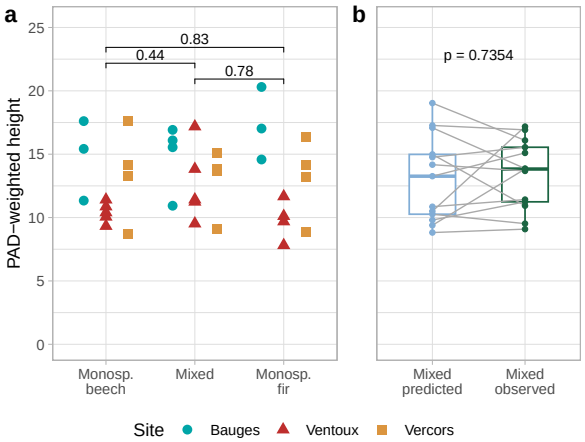


Figure A.8: Mean height weighted by mean PAD per horizontal slice, in m. (a) Pairwise group comparison in monospecific beech, mixed and monospecific fir plots. (b) Comparison between the observed and predicted values in mixtures.

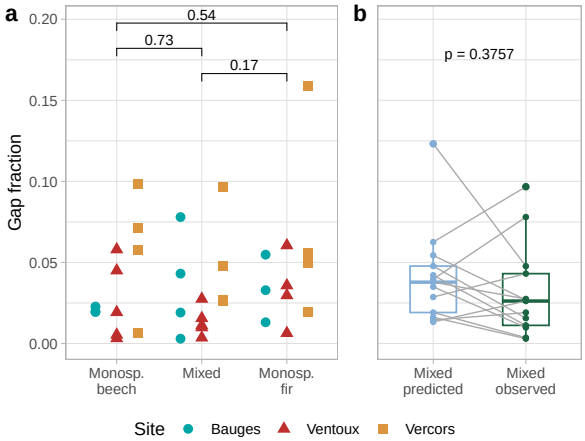


Figure A.10: Mean gap fraction per stand (expressed in per unit). (a) Pairwise group comparison in monospecific beech, mixed and monospecific fir plots. (b) Comparison between the observed and predicted values in mixtures.

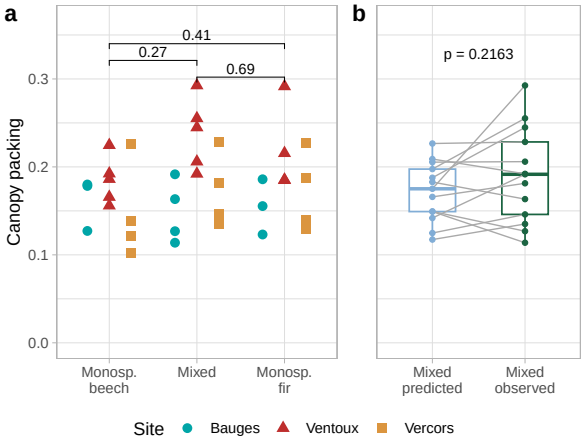


Figure A.11: Mean canopy packing (expressed in per unit). (a) Pairwise group comparison in monospecific beech, mixed and monospecific fir plots. (b) Comparison between the observed and predicted values in mixtures.

References

Ammer, C., 2019. Diversity and forest productivity in a changing climate. New Phytologist 221, 50–66. doi:10.1111/nph.15263.

Augusto, L., Boča, A., 2022. Tree functional traits, forest biomass, and tree species diversity interact with site properties to drive forest soil carbon. Nature Communications 13, 1097. doi:10.1038/s41467-022-28748-0.

Bailey, B.N., Ponce de León, M.A., Krayenhoff, E.S., 2020. One-dimensional models of radiation transfer in heterogeneous canopies: a review, re-evaluation, and improved model. Geoscientific Model Development 13, 4789–4808. doi:10.5194/gmd-13-4789-2020.

Barbeito, I., Dassot, M., Bayer, D., Collet, C., Drössler, L., Löf, M., del Rio, M., Ruiz-Peinado, R., Forrester, D.I., Bravo-Oviedo, A., Pretzsch, H., 2017. Terrestrial laser scanning reveals differences in crown structure of Fagus sylvatica in mixed vs. pure European forests. Forest Ecology and Management 405, 381–390. doi:10.1016/j.foreco.2017.09.043.

Bayer, D., Seifert, S., Pretzsch, H., 2013. Structural crown properties of Norway spruce (Picea abies [L.] Karst.) and European beech (Fagus sylvatica [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. Trees 27, 1035–1047. doi:10.1007/s00468-013-0854-4.

Béland, M., Kobayashi, H., 2021. Mapping forest leaf area density from multiview terrestrial lidar. Methods in Ecology and Evolution 12, 619–633. doi:10.1111/2041-210X.13550.

Calders, K., Adams, J., Armston, J., Bartholomeus, H., Bauwens, S., Bentley, L.P., Chave, J., Danson, F.M., Demol, M., Disney, M., Gaulton, R., Krishna Moorthy, S.M., Levick, S.R., Saarinen, N., Schaaf, C., Stovall, A., Terryn, L., Wilkes, P., Verbeeck, H., 2020. Terrestrial laser scanning in forest ecology: Expanding the horizon. Remote Sensing of Environment 251, 112102. doi:10.1016/j.rse.2020.112102.

Castro-Izaguirre, N., Chi, X., Baruffol, M., Tang, Z., Ma, K., Schmid, B., Niklaus, P.A., 2016. Tree Diversity Enhances Stand Carbon Storage but Not Leaf Area in a Subtropical Forest. PLOS ONE 11, e0167771. doi:10.1371/journal.pone.0167771.

Chen, X., Taylor, A.R., Reich, P.B., Hisano, M., Chen, H.Y.H., Chang, S.X., 2023. Tree diversity increases decadal forest soil carbon and nitrogen accrual. Nature 618, 94–101. doi:10.1038/s41586-023-05941-9.

Dulk, J.A.d., 1989. The interpretation of remote sensing : a feasibility study. Ph.D. thesis. Wageningen University & Research.

Forrester, D.I., 2015. Transpiration and water-use efficiency in mixed-species forests versus monocultures: effects of tree size, stand density and season. Tree Physiology 35, 289–304. doi:10.1093/treephys/tpv011.

Forrester, D.I., 2017. Ecological and Physiological Processes in Mixed Versus Monospecific Stands, in: Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), Mixed-Species Forests: Ecology and Management. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 73–115. doi:10.1007/978-3-662-54553-9_3.

Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. Current Forestry Reports 2, 45–61. doi:10.1007/s40725-016-0031-2.

Forrester, D.I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., Grossiord, C., 2016. Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. Journal of Applied Ecology 53, 1725–1734. doi:10.1111/1365-2664.12745.

Forrester, D.I., Rodenfels, P., Haase, J., Härdtle, W., Leppert, K.N., Niklaus, P.A., von Oheimb, G., Scherer-Lorenzen, M., Bauhus, J., 2019. Tree-species interactions increase light absorption and growth in Chinese subtropical mixed-species plantations. Oecologia 191, 421–432. doi:10.1007/s00442-019-04495-w.

Forrester, D.I., Theiveyanathan, S., Collopy, J.J., Marcar, N.E., 2010. Enhanced water use efficiency in a mixed *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* plantation. Forest Ecology and Management 259, 1761–1770. doi:10.1016/j.foreco.2009.07.036.

Grossiord, C., 2019. Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests. New Phytologist 228, 42–49. doi:https://doi.org/10.1111/nph.15667.

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Chećko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finér, L., Pollastrini, M., Scherer-Lorenzen, M., Valladares, F., Bonal, D., Gessler, A., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. Proceedings of the National Academy of Sciences 111, 14812–14815. doi:10.1073/pnas.1411970111.

Hardiman, B.S., Bohrer, G., Gough, C.M., Curtis, P.S., 2013. Canopy Structural Changes Following Widespread Mortality of Canopy Dominant Trees. Forests 4, 537–552. doi:10.3390/f4030537.

Jacob, M., Leuschner, C., Thomas, F.M., 2010. Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. Annals of Forest Science 67, 503–503. doi:10.1051/forest/2010005.

Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., Castagneyrol, B., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J.R., Koricheva, J., Meurisse, N., Brockerhoff, E.G., 2017. Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. Current Forestry Reports 3, 223–243. doi:10.1007/s40725-017-0064-1.

Jactel, H., Gritti, E.S., Drössler, L., Forrester, D.I., Mason, W.L., Morin, X., Pretzsch, H., Castagneyrol, B., 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests: climate matters. Biology Letters 14, 20170747. doi:10.1098/rsbl.2017.0747.

Jourdan, M., Lebourgeois, F., Morin, X., 2019. The effect of tree diversity on the resistance and recovery of forest stands in the French Alps may depend on species differences in hy-

draulic features. Forest Ecology and Management 450, 117486. doi:10.1016/j.foreco.2019.117486.

Jourdan, M., Piedallu, C., Baudry, J., Defossez, E., Morin, X., 2021. Tree diversity and the temporal stability of mountain forest productivity: testing the effect of species composition, through asynchrony and overyielding. European Journal of Forest Research 140, 273–286. doi:10.1007/s10342-020-01329-w.

Jucker, T., Bouriaud, O., Coomes, D.A., 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. Functional Ecology 29, 1078–1086. doi:10.1111/1365-2435.12428.

Knutzen, F., Averbeck, P., Barrasso, C., Bouwer, L.M., Gardiner, B., Grünzweig, J.M., Hänel, S., Haustein, K., Johannessen, M.R., Kollet, S., Pietikaeinen, J.P., Pietras-Couffignal, K., Pinto, J.G., Rechid, D., Rousi, E., Russo, A., Suarez-Gutierrez, L., Wendler, J., Xoplaki, E., Gliksman, D., 2023. Impacts and damages of the European multi-year drought and heat event 2018–2022 on forests, a review. EGUsphere , 1–56doi:10.5194/egusphere-2023-1463.

Kunz, M., Fichtner, A., Härdtle, W., Raumonen, P., Bruelheide, H., von Oheimb, G., 2019. Neighbour species richness and local structural variability modulate aboveground allocation patterns and crown morphology of individual trees. Ecology Letters 22, 2130–2140. doi:10.1111/ele.13400.

Liu, D., Wang, T., Peñuelas, J., Piao, S., 2022. Drought resistance enhanced by tree species diversity in global forests. Nature Geoscience , 1–5doi:10.1038/s41561-022-01026-w.

Loreau, M., 2010. CHAPTER 3. Biodiversity and Ecosystem Functioning, in: From Populations to Ecosystems. Princeton University Press, pp. 56–78. doi:10.1515/9781400834167.56.

le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F.J., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.P., Laclau, J.P., 2013. Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species Eucalyptus grandis and Acacia mangium plantations. Forest Ecology and Management 288, 31–42. doi:10.1016/j.foreco.2012.03.005.

Martin-Ducup, O., Robert, S., Fournier, R.A., 2016. Response of sugar maple (Acer saccharum, Marsh.) tree crown structure to competition in pure versus mixed stands. Forest Ecology and Management 374, 20–32. doi:10.1016/j.foreco.2016.04.047.

Messier, C., Bauhus, J., Sousa-Silva, R., Auge, H., Baeten, L., Barsoum, N., Bruelheide, H., Caldwell, B., Cavender-Bares, J., Dhiedt, E., Eisenhauer, N., Ganade, G., Gravel, D., Guillemot, J., Hall, J.S., Hector, A., Hérault, B., Jactel, H., Koricheva, J., Kreft, H., Mereu, S., Muys, B., Nock, C.A., Paquette, A., Parker, J.D., Perring, M.P., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schnabel, F., Verheyen, K., Weih, M., Wollni, M., Zemp, D.C., 2022. For the sake of resilience and multifunctionality, let's diversify planted forests! Conservation Letters 15, e12829. doi:10.1111/conl.12829.

Metz, J., Annighöfer, P., Schall, P., Zimmermann, J., Kahl, T., Schulze, E.D., Ammer, C., 2016. Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. Global Change Biology 22, 903–920. doi:10.1111/gcb.13113.

Nguyen, V.T., Fournier, R.A., Côté, J.F., Pimont, F., 2022. Estimation of vertical plant area density from single return terrestrial laser scanning point clouds acquired in forest environments. Remote Sensing of Environment 279, 113115. doi:10.1016/j.rse.2022.113115.

Niinemets, U., Valladares, F., 2006. Tolerance to Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern Hemisphere Trees and Shrubs. Ecological Monographs 76, 521–547. doi:10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2.

Pardos, M., del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Defossez, E., Engel, M., Godvod, K., Jacobs, K., Jansone, L., Jansons, A., Morin, X., Nothdurft, A., Oreti, L., Ponette, Q., Pach, M., Riofrío, J., Ruíz-Peinado, R., Tomao, A., Uhl, E., Calama, R., 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. Forest Ecology and Management 481, 118687. doi:10.1016/j.foreco.2020.118687.

Peng, S., Schmid, B., Haase, J., Niklaus, P.A., 2017. Leaf area increases with species richness in young experimental stands of subtropical trees. Journal of Plant Ecology 10, 128–135. doi:10.1093/jpe/rtw016.

Pimont, F., Soma, M., Dupuy, J.L., 2019. Accounting for Wood, Foliage Properties, and Laser Effective Footprint in Estimations of Leaf Area Density from Multiview-LiDAR Data. Remote Sensing 11, 1580. doi:10.3390/rs11131580.

Pisek, J., Diaz-Pines, E., Matteucci, G., Noe, S., Rebmann, C., 2022. On the leaf inclination angle distribution as a plant trait for the most abundant broadleaf tree species in Europe. Agricultural and Forest Meteorology 323, 109030. doi:10.1016/j.agrformet.2022.109030.

Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. Forest Ecology and Management 327, 251–264. doi:10.1016/j.foreco.2014.04.027.

Rakovec, O., Samaniego, L., Hari, V., Markonis, Y., Moravec, V., Thober, S., Hanel, M., Kumar, R., 2022. The 2018–2020 Multi-Year Drought Sets a New Benchmark in Europe. Earth's Future 10, e2021EF002394. doi:10.1029/2021EF002394.

Rouet, C., 2024. Data from: Species mixing increases light interception efficiency and productivity while reducing Leaf Area Index in beech-fir stands. doi:10.5281/zenodo.12594116.

del Río, M., Bravo-Oviedo, A., Ruiz-Peinado, R., Condés, S., 2019. Tree allometry variation in response to intra- and interspecific competitions. Trees 33, 121–138. doi:10.1007/s00468-018-1763-3.

del Río, M., Pretzsch, H., Ruíz-Peinado, R., Ampoorter, E., Annighöfer, P., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Madrickiene, E., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović, D., Svoboda, M., Zlatanov, T.M., Bravo-Oviedo, A., 2017. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in Pinus sylvestris–Fagus sylvatica mixtures across Europe. Journal of Ecology 105, 1032–1043. doi:10.1111/1365-2745.12727.

Schume, H., Jost, G., Hager, H., 2004. Soil water depletion and recharge patterns in mixed and pure forest stands of European beech and Norway spruce. Journal of Hydrology 289, 258–274. doi:10.1016/j.jhydrol.2003.11.036.

Seynave, I., Bailly, A., Balandier, P., Bontemps, J.D., Cailly, P., Cordonnier, T., Deleuze, C., Dhôte, J.F., Ginisty, C., Lebourgeois, F., Merzeau, D., Paillassa, E., Perret, S., Richter, C., Meredieu, C., 2018. GIS Coop: networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. Annals of Forest Science 75, 1–20. doi:10.1007/s13595-018-0692-z.

Shortridge, A., 2007. Practical limits of Moran's autocorrelation index for raster class maps. Computers, Environment and Urban Systems 31, 362–371. doi:10.1016/j.compenvurbsys.2006.07.001.

Soma, M., Pimont, F., Durrieu, S., Dupuy, J.L., 2018. Enhanced Measurements of Leaf Area Density with T-LiDAR: Evaluating and Calibrating the Effects of Vegetation Heterogeneity and Scanner Properties. Remote Sensing 10, 1580. doi:10.3390/rs10101580.

Sun, J., Wang, P., Gao, Z., Liu, Z., Li, Y., Gan, X., Liu, Z., 2021. Wood–Leaf Classification of Tree Point Cloud Based on Intensity and Geometric Information. Remote Sensing 13, 4050. doi:10.3390/rs13204050.

Thorpe, H.C., Astrup, R., Trowbridge, A., Coates, K.D., 2010. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. Forest Ecology and Management 259, 1586–1596. doi:10.1016/j.foreco.2010.01.035.

Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.D., Piedallu, C., Courbaud, B., 2015a. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. Journal of Ecology 103, 502–512. doi:10.1111/1365-2745.12353.

Toïgo, M., Vallet, P., Tuilleras, V., Lebourgeois, F., Rozenberg, P., Perret, S., Courbaud, B., Perot, T., 2015b. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in Quercus petraea–Pinus sylvestris stands. Forest Ecology and Management 345, 73–82. doi:10.1016/j.foreco.2015.02.019.

Unger, M., Homeier, J., Leuschner, C., 2013. Relationships among leaf area index, below-canopy light availability and tree diversity along a transect from tropical lowland to montane forests in NE Ecuador. Tropical Ecology 54, 33–45.

Vallet, P., Perot, T., 2016. Tree diversity effect on dominant height in temperate forest. Forest Ecology and Management 381, 106–114. doi:10.1016/j.foreco.2016.09.024.

Vandendaele, B., Martin-Ducup, O., Fournier, R.A., Pelletier, G., Lejeune, P., 2022. Mobile Laser Scanning for Estimating Tree Structural Attributes in a Temperate Hardwood Forest. Remote Sensing 14, 4522. doi:10.3390/rs14184522.

Vincent, G., Antin, C., Laurans, M., Heurtebize, J., Durrieu, S., Lavalley, C., Dauzat, J., 2017. Mapping plant area index of tropical evergreen forest by airborne laser scanning. A cross-validation study using LAI2200 optical sensor. Remote Sensing of Environment 198, 254–266. doi:10.1016/j.rse.2017.05.034.

Williams, L.J., Butler, E.E., Cavender-Bares, J., Stefanski, A., Rice, K.E., Messier, C., Paquette, A., Reich, P.B., 2021. Enhanced light interception and light use efficiency explain overyielding in young tree communities. Ecology Letters 24, 996–1006. doi:10.1111/ele.13717.

Zhang, L., Hu, Z., Fan, J., Zhou, D., Tang, F., 2014. A meta-analysis of the canopy light extinction coefficient in terrestrial ecosystems. Frontiers of Earth Science 8, 599–609. doi:10.1007/s11707-014-0446-7.

Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. Journal of Ecology 100, 742–749. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x.

Zhu, X., Skidmore, A.K., Wang, T., Liu, J., Darvishzadeh, R., Shi, Y., Premier, J., Heurich, M., 2018. Improving leaf area index (LAI) estimation by correcting for clumping and woody effects using terrestrial laser scanning. Agricultural and Forest Meteorology 263, 276–286. doi:10.1016/j.agrformet.2018.08.026.

CHAPITRE 3

Développement d'un modèle forestier pour simuler le fonctionnement des mélanges



Résumé

Mieux prévoir le fonctionnement des forêts mélangées passe par une compréhension des interactions interspécifiques tenant compte de la diversité des traits fonctionnels forestiers et des contextes de peuplement (climat, sol, structure, etc.). J'ai développé le modèle PDG-Arena dans ce but, en me basant sur le modèle écophysiologique CASTANEA. Contrairement à ce dernier modèle, qui fonctionne à l'échelle du peuplement, PDG-Arena est individu-centré ; cela permet de simuler les processus écophysiologiques tout en tenant compte des interactions entre arbres d'espèces et de tailles différentes. Dans ce chapitre, je présente le fonctionnement du modèle PDG-Arena et son évaluation. En me basant sur les données de croissance du dispositif GMAP, trois hypothèses sont testées : (i) vérifier si PDG-Arena peut reproduire le fonctionnement et les performances de CASTANEA dans des conditions comparables, (ii) évaluer l'effet de la diversité en essence et en structure sur les performances du nouveau modèle, et (iii) explorer l'impact du mélange d'essences sur la physiologie des peuplements.

PDG-Arena est conçu à partir du modèle PDG (pour Physio-Demo-Genetics, Oddou-Muratorio et al., 2020), lui-même basé sur CASTANEA (Dufrêne et al., 2005). CASTANEA est un modèle de croissance forestière peuplement-centré, simulant les processus écophysiologiques (phénologie foliaire, photosynthèse, transpiration, allocation du carbone...) de peuplements réguliers et monospécifiques. Il réalise un bilan de carbone incluant cinq compartiments (troncs, branches, racines fines, racines épaisses, feuilles), un bilan radiatif basé sur plusieurs couches de feuilles horizontales et uniformes ainsi qu'un bilan hydrique différenciant deux couches de sol. PDG, quant à lui, est un modèle qui intègre les processus écophysiologiques de CASTANEA tout en ajoutant des processus démographiques et génétiques. Il permet de simuler la dynamique évolutive des traits fonctionnels au sein de peuplements réguliers et monospécifiques, soumis à une contrainte environnementale. PDG-Arena, basé sur ces deux modèles, vise à simuler le fonctionnement de mélanges forestiers en simulant explicitement les dynamiques physiologiques individuelles et en intégrant la compétition pour la lumière et l'eau entre les arbres. Cette compétition est modélisée à l'aide de Samsara-Light, un modèle de lancer de rayons qui simule l'interception de la lumière par les couronnes des arbres en trois dimensions. La gestion de l'eau repose sur un réservoir commun partagé par tous les arbres d'une même parcelle, simulant la dynamique hydrique du peuplement. Le fonctionnement de PDG-Arena et ses différences avec CASTANEA sont représentés en figure 3.1.

Pour évaluer les performances de PDG-Arena en comparaison avec CASTANEA, j'ai utilisé des données de croissance annuelle existantes sur la période 1996-2013 provenant du dispositif GMAP (voir section 1.3.3), soit 37 parcelles de hêtres et de sapins, monospécifiques et mixtes, dans les Préalpes françaises. Des simulations ont été réalisées sur la même période en utilisant trois types d'inventaires pour chacune des placettes, afin d'évaluer séparément l'effet du mélange d'essences de celui de la structure en taille : des inventaires virtuels réguliers et monospécifiques ; des inventaires virtuels réguliers et plurispécifiques ; ainsi que les inventaires originaux, reflétant la structure réelle des peuplements (en essence et en taille).

Les simulations montrent que PDG-Arena reproduit fidèlement le fonctionnement de CASTANEA dans des conditions comparables, avec un coefficient de corrélation de 99,8 % pour la production primaire brute. L'ajout de processus individuels dans PDG-Arena ne compromet donc pas le fonctionnement de CASTANEA à l'échelle de peuplements réguliers et monospécifiques. Ensuite, l'intégration de la diversité en structure a permis une légère amélioration des performances de PDG-Arena. L'intégration de l'effet du mélange seul n'améliore pas les performances du modèle, mais fait ressortir un effet net du mélange de 5,5% sur la productivité primaire brute, de 11,1% sur l'absorbance de la canopée et de 15,8% sur la transpiration.

En conclusion, ce travail montre que l'utilisation de modèles basés sur les individus et sur les processus est pertinente pour évaluer le fonctionnement des forêts irrégulières et mélangées. PDG-Arena permet non seulement de reproduire les performances de CASTANEA, mais offre aussi des perspectives pour l'étude des dynamiques individuelles et des effets de la diversité en espèces et en structure sur le fonctionnement des peuplements. Ce modèle ouvre la voie à des explorations plus approfondies sur la résilience des forêts face aux changements climatiques.

Le modèle est présenté ainsi que son évaluation dans un article publié sur la plateforme bioRxiv (Rouet et al., 2024) et recommandé par la communauté de chercheurs *PCI Forest & Wood Sciences* suivant un processus de revue par les pairs (DOI : 10.24072/pci.forestwoodsci.100147). La version ayant été recommandée peut être consultée ci-dessous, ou dans son format original dans lequel les liens hypertextes sont conservés (DOI : 10.1101/2024.02.09.579667).

Peer-reviewed & recommended by PCI Forest & Wood Sci

PDG-Arena: An ecophysiological model for characterizing tree-tree interactions in heterogeneous and mixed stands

Camille Rouet[a,b,*], Hendrik Davi[a], Arsène Druel[a], Bruno Fady[a], Xavier Morin[c]

[a] *INRAE URFM, Domaine Saint Paul – Site Agroparc, Avignon CEDEX 9, 84914, FRANCE*
[b] *ADEME, 20 avenue du Grésillé, Angers CEDEX 1, 49004, FRANCE*
[c] *CEFE, CNRS, Univ. Montpellier, EPHE, IRD, Montpellier, FRANCE*

Abstract

In the context of the ongoing climate and biodiversity crises, mixed forest stands are increasingly considered as a sustainable management alternative to monocultures. We developed a new individual-based and process-based forest growth model, PDG-Arena, to simulate mixed forest functioning and test ecophysiological interactions among trees in mixed stands. The model builds upon the validated ecophysiological stand-scale model CASTANEA and integrates tree competition for light and water. We evaluated the performance of PDG-Arena by comparing the simulated growth with annual dendrochronological growth data from 37 common beech and silver fir monospecific and mixed plots in the French Alps. PDG-Arena showed a slightly better performance than CASTANEA when simulating even-age and monospecific forests (r^2 of 32.1 versus 29.5%). When using structure-diverse and species-diverse inventories, PDG-Arena performed better than CASTANEA in pure beech (38.3 versus 22.9%) and mixed stands (40.5 versus 36.3%), but not in pure fir stands (39.8 versus 42.0%). The new model also showed a significant positive effect of species mixing on gross primary production (+5.5%), canopy absorbance (+11.1%) and transpiration (+15.8%). Our results thus show that tree-level process-based models such as PDG-Arena, formally simulating interspecific interactions, can serve as a valuable tool to understand and simulate the carbon, light and water dynamics of mixed stands.

Keywords: ecophysiology, process-based modeling, mixed forest, competition, diversity, overyielding, drought, ray-tracing, French Alps

1. Introduction

Understanding how forest ecosystems function is a crucial step for developing forest management strategies adapted to the challenges of climate change (Bonan, 2008; Lindner et al., 2010; Trumbore et al., 2015) and more generally global change (González de Andrés, 2019). In this context, mixed forests, in comparison with monospecific stands, have received increasing attention due to their documented ability to maintain key ecosystem services while enhancing stand resilience (van der Plas et al., 2016; Seynave et al., 2018; Messier et al., 2022; del Río et al., 2022).

However, the ecophysiological functioning of mixed stands is still poorly understood (Forrester, 2014; Forrester and Bauhus, 2016). In particular, even though species mixing seems on average to increase stand productivity in comparison to monospecific stands (a phenomenon known as overyielding) (Liang et al., 2016; Zhang et al., 2012; Vilà et al., 2007; Forrester and Bauhus, 2016; Piotto, 2008), this trend depends on stand structure and species composition (Zhang et al., 2012; Ratcliffe et al., 2015), as well as abiotic conditions (Ratcliffe et al., 2016; Toïgo et al., 2015). Regarding the effect of tree species richness on the resistance of stands to drought episodes, the literature shows heterogeneous results (Grossiord, 2018). Indeed, the direction of the effect seems to depend on species composition - and particularly on the species respective strategies in reaction to soil water deficit (Pretzsch et al., 2013; Mas et al., 2024; Jourdan et al., 2020) - as well as on environmental conditions (Grossiord et al., 2014; Forrester et al., 2016; Pardos

*Corresponding author
Email address: contact.camille.rouet@pm.me (Camille Rouet)

et al., 2021).

Stand structure, particularly tree density and size variability, can act as a confounding factor in the diversity-functioning relationship (Metz et al., 2016; Dănescu et al., 2016; Cordonnier et al., 2019; Zeller and Pretzsch, 2019). To better understand the processes underlying these relationships, it is therefore important to separate the effects of mixing related to differences in stand structure (age, size, diameter) from those related to differences in the physiological functioning of species (crown architecture, water strategy, nutrient use, etc. ; see Forrester and Bauhus, 2016).

Furthermore, the interactions observed in a mixture may be of various kinds (Forrester et al., 2016), which could give rise to contradictory effects. For example, an increase in the amount of light captured in mixtures - e.g., through crown complementarity and plasticity, see Jucker et al. (2015) - could lead to an increase in gross primary production, but also in transpiration, with a potentially negative effect on available soil water (Jucker et al., 2014). Forrester (2014) proposed a conceptual model to account for the mechanisms of interaction between diversity, functioning and environment. In this framework, interspecific interactions resulting in reduced competition for a given type of resource generate beneficial effects for individuals when this resource becomes scarce.

Assessing and predicting the functioning of mixed stands therefore requires detailed knowledge of interspecific interactions. This knowledge must be based on interactions between individuals and on the ecophysiological processes underlying these interactions, i.e., the processes determining competition for light, water and nutrients (Pretzsch et al., 2017; Grossiord, 2018). This knowledge is all the more necessary as abiotic and biotic conditions are and will be transformed by global change (Ammer, 2019).

Although experimental and observational systems are necessary for studying the diversity-functioning relationship in forests, they are limited by their sample size, measurement completeness and number of confounding factors that can be controlled (Bauhus et al., 2017). Modeling can virtually overcome these limitations, subject to the assumptions contained in the model, which depend to a large extent on our ecological knowledge as well as on the availability of climatic, pedological, silvicultural and physiological data. The modeling approach has been used to put forward hypotheses to explain overyielding in mixing. For example Morin et al. (2011) showed with simulations that overyielding could be explained by the diversity of species traits related to shade-tolerance, maximum height and growth rate (although other explanations could not be ruled out). Simulations also make it possible to virtually assess the stability of the productivity of forest mixtures while testing numerous community compositions (Morin et al., 2014), even under unprecedented climatic conditions (Jourdan et al., 2021).

The literature (Korzukhin et al., 1996; Cuddington et al., 2013; Morin et al., 2021) depicts a spectrum ranging from empirical models, which are based on relationships calibrated from observations between final variables such as productivity and explanatory variables (e.g., rainfall, sunshine), to process-based models where final variables are computed using explicit elementary processes (e.g., photosynthesis, transpiration, phenology). For some authors (Fontes et al., 2010; Cuddington et al., 2013; Korzukhin et al., 1996), process-based models seem more relevant for simulating ecosystem functioning undergoing climate change because they can theoretically be applied to a larger range of environmental conditions than empirical ones. As a result, they now play an important role in research on the ecophysiological functioning and prediction of forest dynamics (Gonçalves et al., 2021; Barbosa et al., 2023). However, compared to empirical models, process-based models are more difficult to parameterize and rely on more assumptions about the ecological functioning of forests (e.g., the hypothesis that growth is primarily driven by photosynthetic activity, Fatichi et al., 2014). When it comes to simulating mixed stands, models that simulate elementary processes are expected to reproduce the mechanisms that lead to interspecific interactions, bringing us closer to understanding them (Forrester and Bauhus, 2016).

Among process-based models, a distinction is made between individual-based models, e.g., Jonard et al. (2020), and stand-scale models, e.g., Dufrêne et al. (2005). Several diversity-functioning studies in forests have highlighted the importance of tree-tree interactions in defining the nature of interspecific interactions at stand level (Trogisch et al., 2021; Jourdan et al., 2020; Guillemot et al., 2020; Jucker et al., 2015). Thus, the individual scale appears relevant for representing the key mechanisms that govern the functioning of mixed forests (Porté and Bartelink, 2002). Finally, process-based and individual-based models have the ability to distinguish the effects of competition between individuals of different species (mixing effect) and the effects of competition between

individuals of different sizes (structure effect). So far, few models are able to simulate mixed stands by taking advantage of both physiological mechanisms and the individual scale (Reyer, 2015; Pretzsch et al., 2015).

Here we present a new individual-based and process-based forest growth model, PDG-Arena (the arena represents the stand, a place where trees compete and more generally interact). Our model was developed to observe the stand scale properties that emerge when trees of different species and size compete in a given environment. It was therefore built: (i) from elementary physiological processes using the stand-scale model CASTANEA (Dufrêne et al., 2005) and (ii) by integrating interactions among trees, notably competition for light and water.

The performance of PDG-Arena was evaluated using annual growth data from a monitoring network of monospecific and multispecific stands of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.). Firstly, we tested whether PDG-Arena, despite increased complexity, accurately reproduces the performance of CASTANEA when both models are run under comparable conditions. Secondly, we evaluated PDG-Arena's performance in different conditions in terms of stand structure and species diversity. Lastly, using PDG-Arena, we evaluated the effect of species mixing on carbon, light and water processes.

2. Materials and methods

2.1. Model description

2.1.1. From CASTANEA to PDG-Arena

PDG-Arena was designed as an extension of PDG (which stands for Physio-Demo-Genetics, Oddou-Muratorio and Davi, 2014), an individual-based and spatially explicit model that combines: (1) the process-based model CASTANEA to simulate tree ecophysiology, (2) demographic processes allowing to model tree survival and reproduction and (3) a quantitative genetics simulation module accounting for the heritability and intraspecific diversity of key life history trait of the CASTANEA model. While PDG is built with the idea of simulating the evolutionary dynamics of functional traits of importance for adaptive forestry in regular monospecific stands (Lefèvre et al., 2014), PDG-Arena is designed to simulate ecological interactions between trees in diverse, multispecific stands.

CASTANEA is an ecophysiological forest growth model that simulates the dynamics of homogeneous stands (Figure 1a). Among others, it has been parameterized and validated on common beech (Fagus sylvatica L., Dufrêne et al., 2005) and silver fir (Abies alba Mill., Davi and Cailleret, 2017). CASTANEA is composed of five equal-sized leaf layers that perform photosynthesis based on stomatal conductance and on the level of radiation received by each layer, which is determined using a horizontally homogeneous multi-layer radiation model. The resulting gross primary production, minus autotrophic respiration, is then allocated into the leaf, fine root, coarse root, branch, trunk and reserves compartments (Davi et al., 2009). The amount of leaf transpiration is determined by net radiation, stomatal conductance as well as ambient temperature and vapor pressure deficit. The stomatal conductance, limiting photosynthesis and transpiration, is controlled by soil water deficit (using the critical threshold of relative extractable water REW_c in Granier et al., 1999). Lastly, leaf surface growth is controlled by day length and mean temperature. The temporal scale of the processes in CASTANEA is the same as that of PDG-Arena, as shown in Table 1.

The existing model PDG considers isolated abstract trees, simulating the dynamics of each of them using stand-scale processes of CASTANEA. All quantitative physiological variables in CASTANEA and in PDG are expressed on a per area basis: e.g., the gross primary production is expressed in gC/m^2. The first improvement of PDG-Arena over PDG is that the physiological processes simulate tree functioning instead of stand functioning (Figure 1b). To do so, physiological processes are related to the projected area of the individual crowns rather than to the stand area. This paradigm shift implied changing the definition of some variables. As depicted in Figure 2, the Leaf Area Index (LAI) is now defined for each tree as the amount of leaf surface of a tree per m^2 of soil under its crown. While the stand LAI in CASTANEA depends on gap fraction, individual tree LAI in PDG-Arena does not: the LAI of a tree only accounts for its leaf surface and its crown projection surface. The same reasoning applies to other physiological variables, such as carbon uptake, water transpiration, absorbed radiation, etc. Also, the Leaf Mass Area (LMA), as it depends on the amount of light intercepted by neighboring trees, is computed at the individual level in PDG-Arena according to the vertical profile of the leaf area of neighboring trees (see Appendix B.1).

The second improvement of PDG-Arena over PDG is that it integrates mechanisms of competition for

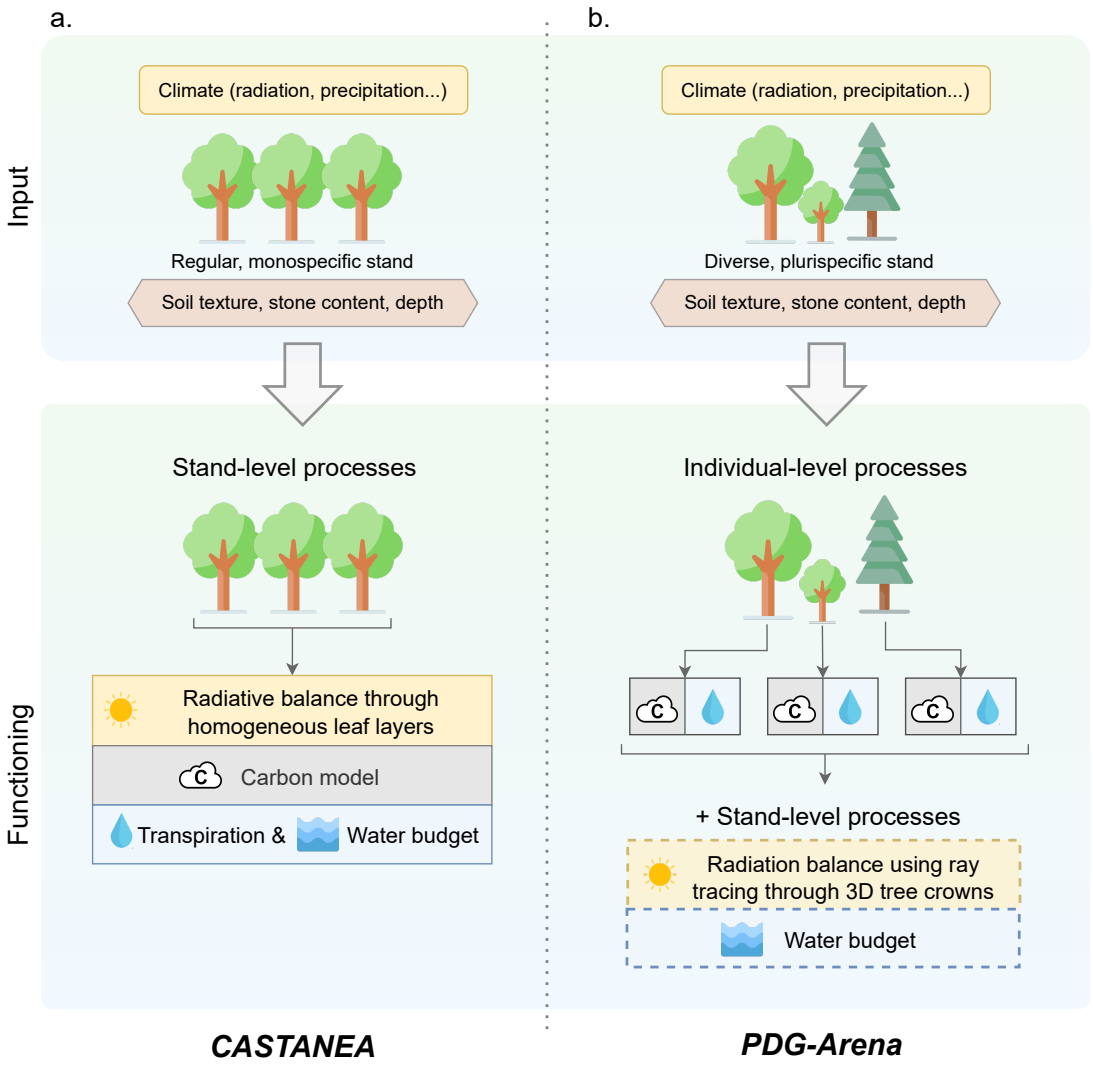


Figure 1: Conceptual diagram of the (a) CASTANEA and (b) PDG-Arena forest growth models input and functioning. CASTANEA and PDG-Arena respectively simulate the growth of regular monospecific stands and (potentially) diverse multispecific stands. In CASTANEA, all processes, including radiation balance, carbon fluxes, transpiration of trees and soil water budget occur at the stand level, on horizontally homogeneous leaf layers. PDG-Arena takes advantage of CASTANEA carbon and transpiration processes but performs them at the tree level, while a water budget is computed at the stand level. Its radiative balance is handled by the SamsaraLight library which casts light rays through a 3D representation of tree crowns. Processes involving competition between trees in PDG-Arena are shown in dashed boxes.

Table 1: Temporal and spatial scales of physical and physiological processes in PDG-Arena.

	Tree level	**Stand level**
Hourly level	Photosynthesis Respiration Crown transpiration Crown evaporation	Ray casting Soil evaporation
Daily level	Water interception Leaf phenology Carbon allocation	Water balance
Yearly level	Tree growth	

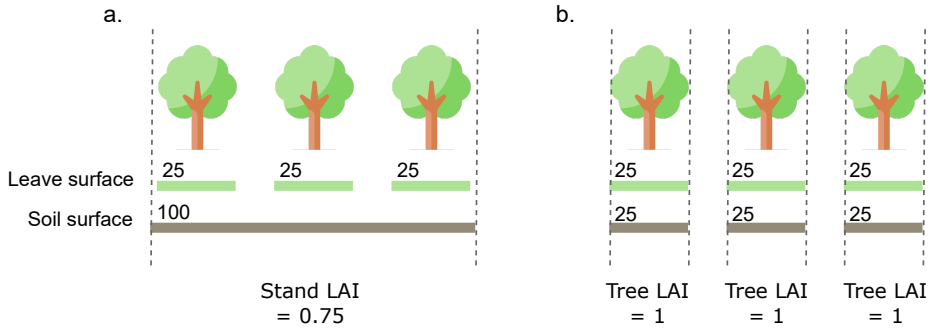


Figure 2: Difference in the representation of Leaf Area Index (LAI) between (a.) the stand-scale model CASTANEA and (b.) the individual-based model PDG-Arena. Values of leaf surface, soil surface and LAI are arbitrary.

light and water between neighboring trees (see Figure 1b) by: (i) making trees share the same stand soil water pool and (ii) simulating irradiance at tree level using a ray tracing model.

2.1.2. Competition for water

Competition for water is a crucial element in the dynamics of mixed stands. We modeled competition for water symmetrically between individuals, i.e., trees in the same plot all draw from the same water reservoir without spatial differentiation, either horizontal (distance between individuals) or vertical (depth).

Every day of simulation, the stand-level volume of precipitation is divided into a fraction that does not interact with the canopy – i.e., that falls directly to the ground – and another fraction that reaches the canopy. The fraction that interacts with the canopy is given by the proportion of soil that is directly under any tree crown. Then, this fraction of precipitation is distributed among trees according to their respective leaf surface. For each tree, a calculation of drip, runoff, and precipitation passing through the crown is performed using the same equation as in CASTANEA (Dufrêne et al., 2005). Transpiration and crown evaporation of trees are calculated individually at hourly time steps using the Penman-Monteith equation (Monteith, 1965), taking into account the energy absorbed by individual crowns (see section 2.1.3). Stand soil evaporation is computed hourly and homogeneously along the plot, following equations of CASTANEA (Dufrêne et al., 2005). Evapotranspiration from understorey vegetation is ommited.

Considering drip, runoff and water passing through the crowns on the one hand, and tree transpiration, canopy and soil evaporation and drainage on the other, a water balance is computed each day at the stand level (Table 1 and Figure 1b). Therefore, soil water status (soil moisture, litter moisture and soil potential) is the same for every tree within a plot on any given day.

2.1.3. Competition for light

Competition for light in PDG-Arena is performed using SamsaraLight, a ray tracing library derived from Courbaud et al. (2003) and maintained on the Capsis modeling platform. The integration of SamsaraLight with the physiological model CASTANEA (which is partly inspired from the approach in the HETEROFOR model, Jonard et al., 2020) is described here. Light conditions are evaluated both in the PAR (photosynthetically active radiation) domain and in the NIR (near infrared radiation) domain. For each domain, SamsaraLight generates a set of diffuse and direct beams, and computes their interception by tree crowns and soil cells. The simulated energy absorbed by crowns is then temporally distributed at the hourly scale. The energy absorbed by a crown is distributed among its five leaf layers, which are part of the CASTANEA model for each tree.

Definition of crowns.

Each tree is represented by a crown occupying a volume in space and is defined by the following variables:

- the height of the tree h;
- its crown base height, hcb;
- its crown radius $crownRadius$;
- its shape, which is considered conical in the case of silver fir and ellipsoidal in the case of common beech (shapes are vertically bounded by h and hcb and horizontally bounded by $crownRadius$);
- its leaf area density at period of full vegetation, denoted LAD, in m^2 of leaf per m^3 of crown volume;
- its attenuation coefficient k;
- its clumping index Ω defining the aggregation of the leaves inside the crown.

Tree h and hcb values are model inputs (see section 2.2). Tree crown radius is estimated using an allometric relationship based on species and diameter at breast height (DBH):

$$crownRadius = \beta_{crown} + \alpha_{crown} \times DBH \qquad (1)$$

α_{crown} and β_{crown} are species dependent parameters estimated on site at Mont Ventoux (unpublished data from one of the authors, H. Davi). Ω is species dependent and was measured on Mont Ventoux sites by Davi et al. (2008b). The attenuation coefficient k depends on species, radiation domain, type of radiation (direct, diffuse) and beam height angle. Its value is determined using reverse-engineering of SAIL (the radiation sub-model in CASTANEA) as described in Appendix B.2.

The LAD of a tree is the ratio of its leaf area to its crown volume. The leaf area of a given tree i (denoted LA_i) is determined using the stand leaf area at full vegetation (LA_{stand}, which is a simulation input,

see section 2.2). For every tree, its fraction of leaf area over stand leaf area is proportional to its theoretical leaf area LA_{th}:

$$LA_i = LA_{stand} \times \frac{LA_{th}(DBH_i, species_i)}{\sum_j^n LA_{th}(DBH_j, species_j)} \quad (2)$$

LA_{th} is given by an allometric equation based on DBH and species from Forrester et al. (2017b):

$$LA_{th}(DBH_i, species_i) = \beta_0(species_i) \times DBH^{\beta_1(species_i)} \quad (3)$$

During the radiation balance computation, each tree LAD is at its maximum. However, a fraction of the absorbed radiations per tree is removed daily depending on their current phenological state (see Appendix B.4).

Ray casting.

SamsaraLight generates two sets of beams. Firstly, diffuse rays are generated in all directions, using a 5° discretization. Secondly, direct rays are generated to follow the hourly trajectory of the sun for one virtual day per month. Each set of beams contains the energy of the entire year for both diffuse and direct radiations. The stand plot is subdivided into square cells of 1.5 m width. All beams are replicated for each ground cell, aiming at the center of the cell.

Once all the rays have been created, SamsaraLight performs the ray casting as described in Courbaud et al. (2003). For each ray, its energy is attenuated when it crosses a crown. The proportion of energy transmitted follows the formulation of the Beer-Lambert law:

$$I_T = I_0 e^{-k \times \Omega \times LAD \times l_p} \quad (4)$$

where l_p is the path length of the ray in the crown and I_0 is the energy of the beam before it intercepts the crown. Then, the energy absorbed by a crown I_A is the complement of the transmitted energy:

$$I_A = I_0 - I_T \quad (5)$$

Note that SamsaraLight does not take directly into account the reflection of light - which causes a loss of energy in the sky and a reabsorption of the energy reflected on the ground. These phenomena are taken into account when calculating the attenuation coefficient.

After interception by a crown, the ray continues its course until it reaches either a new crown or a ground cell to which the remaining energy is transmitted. A proportion of absorbed radiation ϵ is uniformly removed from soil cells to represent the light extinction from trunks, assuming a random arrangement of trees:

$$\epsilon = 1 - exp\Big(-\frac{\sum_i TS_i}{S}\Big) \quad (6)$$

where S is the stand area and $\sum_i TS_i$ is the sum of the trunk shade surface of individual trees. TS_i depends on the DBH and height of each tree i (supposing a cylindrical shape of the trunk), as well as on the hourly sun angle $\beta(h)$:

$$TS_i = DBH_i \times \frac{height_i}{tan(\beta(h))} \quad (7)$$

At the end of the ray casting, we know for each crown and each soil cell the amount of direct and diffuse energy received over a year.

Computation of hourly absorbed energy.

The hourly absorbed radiation of any element is then computed using the ray casting on the one hand and the hourly incident radiation on the other hand.

For each absorbing element i (a soil cell or a tree crown) and for each type of radiation (direct/diffuse, PAR/NIR), the energy it absorbs at hourly scale is given by the hourly incident radiation $gr(h)$ and the fraction of energy absorbed annually by this element, $I_{Ay}(i)$, divided by the total energy absorbed by all elements j over the year:

$$I_A(h, i) = gr(h) \times \frac{I_{Ay}(i)}{\sum_j I_{Ay}(j)} \quad (8)$$

The value of $I_A(h, i)$ has then to be amended because the ray casting uses values of LAD that assume trees are at their period of full vegetation. A surplus of energy is then removed afterward from each tree according to their daily level of leaf development. This surplus is redistributed into other trees and soil cells, as described in Appendix B.4.

Distribution among layers.

Within a real-life tree, some leaves can receive a large amount of light - which leads to a saturation of the photosynthesis capacities - while others are in the shade. The saturation phenomenon (and more generally the concavity of the absorbed light-photosynthesis relation) forbids calculating photosynthesis by considering an average level of light absorption for the whole canopy: this would bias upwards the estimation of photosynthesis (Leuning et al., 1995). In CASTANEA, the energy absorbed

by the canopy is therefore distributed into five layers of leaves, in which the absorbed energy is assumed to be relatively homogeneous. The layers are themselves divided between leaves under direct light (called sun leaves) and leaves in the shade. The distribution of energy into the different layers is described in Appendix B.3.

2.2. Data set

To evaluate the simulations, we used an existing data set (GMAP forest plot design, Jourdan et al., 2019, 2020) composed of 39 beech, fir and beech-fir plots sampled between 2014 and 2016. Plots are distributed on three sites from the French pre-Alps (Bauges, Ventoux, Vercors), which are described in Table 2. They consist in a 10 m radius area in which the position, height, crown base height, age, diameter and species of each tree with a DBH greater than 7.5 cm were collected once.

Out of 1177 stems, 731 were cored to assess the growth dynamics over the 18-year period 1996-2013 (Jourdan et al., 2019). Growth of non-cored stems was inferred on the assumption that basal area increment over basal area was constant for a given species and site. To be comparable with the model output, basal area increments were converted into wood volume increments. To do that, we inferred past tree heights by using values of past DBH and the relationship between measured height and DBH. Past DBH were reconstructed using basal area increments and measured DBH. Then, a model was fitted on trees of the same species and site to evaluate the relationship between measured height and DBH (see Appendix A). This model was used to compute past height based on reconstructed past DBH.

Wood volume increments were computed by multiplying each tree basal area increment with its inferred past height and Φ, a form factor coefficients which takes into account the non-cylindrical shape of the trunks (Deleuze et al., 2014). On the one hand, PDG-Arena was evaluated using wood volume increments at individual scale. On the other hand, we used the wood volume increments at stand scale to evaluate both PDG-Arena and CASTANEA.

Hourly climate data (temperature, global radiation, wind speed, precipitation and relative humidity) were obtained from the 8 km scale SAFRAN reanalysis data set (Vidal et al., 2010) for the three sites and temperatures were adapted to each stand altitude using an adjustment of 0.6 °C/100m (Rolland, 2003). Soil texture, depth and stone content were obtained for every stand (data from one of the authors, X. Morin, see section 2.5 for accessibility).

The LAI of the stands were retrieved using each plot coordinates and the 1 km resolution SPOT/PROBA-V remote sensing data set (Baret et al., 2013). We computed the average value of the yearly maximum LAI observed over the 1999-2013 period (see section 2.5 for accessibility)

2.3. Simulation plan

Using field inventories, we generated three sets of virtual inventories for PDG-Arena, following three levels of abstraction, denoted RM, R and O. The first set represents regularized monospecific inventories (RM): for each species of each stand, we generated a new inventory with equally spaced trees of the same species, age, diameter and height. For mixed stands, the simulation results using RM inventories were assembled relatively to the proportion of each species basal area. RM inventories can then be used to simulate the growth of multispecific stands while ignoring species interactions. The second set represents regularized inventories (R), in which trees of different species can coexist but trees of the same species share the same age, diameter and height. Trees in R inventories are regularly spaced in a random order, independently of the species. Lastly, original inventories (O) include the information of the real life data set, that is: species, position, diameter and height of every individual trees. For each type of inventories representing the same stand (regularized or not, with or without species interactions), the mean quadratic diameter, volume per tree and tree age per species and the basal area were conserved.

CASTANEA was used as a reference model to evaluate the performance enhancement brought by PDG-Arena. We used RM inventories for CASTANEA's stand-scale simulations. It is to be noted that, contrary to PDG-Arena, CASTANEA does not account for the stand slope. Therefore, when comparing CASTANEA and PDG-Arena results (section 3.1), the slope was put to zero in PDG-Arena inventories. In the other situations (sections 3.2 and 3.3), the slopes of the inventories simulated using PDG-Arena were those of the field data.

To sum up, we simulated the growth of 39 stands over the 18-year period 1996-2013, considering four situations: RM, R and O inventories with PDG-Arena and RM inventories with CASTANEA. Tree reproduction and intraspecific diversity, which are characteristics of PDG and therefore PDG-Arena, were switched off for these simulations.

Table 2: Characteristics of the stands used to evaluate the model. Mean value and standard deviation for each site (Bauges, Ventoux, Vercors) and composition (Mixed, Beech, Fir) are shown for variables: number of stands, altitude (in m), mean diameter at breast height per stand (in cm), density (in stem/ha), basal area (in m^2/ha), proportion of beech basal area (in %), mean age per stand, Leaf Area Index (no unit).

Site / Composition	N	altitude	mean DBH	density	basal area	% beech	mean age	LAI
Bauges	10	1100 ± 101	28.7 ± 6.7	1030 ± 685	72 ± 14	53 ± 43	89 ± 16	5.6 ± 0.2
Vercors	14	1250 ± 101	32.3 ± 8.6	657 ± 275	56 ± 14	53 ± 38	118 ± 40	5.6 ± 0.3
Ventoux	15	1250 ± 126	22.1 ± 6.3	1450 ± 623	57 ± 13	50 ± 40	105 ± 47	3.2 ± 0.3
Mixed	13	1200 ± 131	26.2 ± 7.3	1080 ± 465	64 ± 13	46 ± 10	101 ± 29	4.7 ± 0.5
Beech	14	1230 ± 118	26.7 ± 10.3	1200 ± 794	56 ± 14	97 ± 5	119 ± 35	4.7 ± 1.2
Fir	12	1190 ± 139	29.8 ± 7.4	867 ± 578	62 ± 18	5 ± 7	94 ± 50	4.7 ± 1.3
All	39	1210 ± 126	27.5 ± 8.4	850 ± 632	60 ± 15	51 ± 39	105 ± 39	2.9 ± 1.2

2.4. Model evaluation

To evaluate the similarity between each modeling situation, we used the gross primary production (GPP) as CASTANEA and PDG-Arena are carbon-based models. We computed the coefficient of correlation (r, from -1 to 1) for the simulated GPP per stand between the four situations.

To evaluate the performance of the models against field measurements, we used the simulated wood volume increment per stand. We computed the Mean Absolute Percentage Error (MAPE) and the coefficient of determination (r^2, from 0 to 1) between simulations and measurements. A low MAPE indicates that simulated wood production is on average close to measured production. An r^2 close to 1 shows a good capacity of the model to predict stand production variability. Additionally, PDG-Arena with O inventories was evaluated at the individual scale, by computing the r^2 and MAPE of the simulated versus measured wood volume increment per tree for each group of the same site, type of stand (beech, fir of mixed) and species.

Lastly, we computed the net mixing effect (NME) to assess the extent of the simulated physiological processes that can solely be attributed to species mixing. Following the computation of the net biodiversity effect by Loreau (2010), we defined the NME as the difference for a variable between its observed value in mixed stands and its predicted value based on the hypothesis that there is no complementarity effect between species. Here, we compared the value of a simulated variable with PDG-Arena using the R and RM inventories (i.e., with and without species interactions). NME was evaluated on GPP, canopy absorbance, transpiration rate and maximum water shortage (defined as the maximum difference reached during simulation between the current and full useful reserve, in mm). We chose the maximum water shortage because, in comparison to the relative extractable water (REW) because it is expressed in absolute and is therefore independent of the site depth. NME was tested against the null hypothesis using a two-sided Wilcoxon signed rank test.

2.5. Access to model and data

The PDG-Arena model is part of the Capsis framework, which aims to facilitate collaborative and shared software development for forest science (Dufour-Kowalski et al., 2012). PDG-Arena is an extension of the Physio-Demo-Genetics model, whose code is only accessible to members of the Capsis community for testing purposes. PDG-Arena can be run through Capsis either by script or via a graphical interface, using a formalized inventory (describing each tree of the plot, the plot and soil characteristics and physiological, demographic and genetic options), as well as a CASTANEA-adapted climate file.

A repository is made accessible on the Zenodo platform (Rouet et al., 2024), containing:

- the script used for the generation of inventories;
- the inventories used is the simulations;
- two data sets describing the LAI and soil textures used in the simulations;
- the results data set (including formatted data of simulations and measurements);
- the script used for the analysis of the result data set;

Raw simulation results are accessible on demand.

3. Results

3.1. Comparison of PDG-Arena and CASTANEA

Using regular and monospecific inventories (RM), CASTANEA and PDG-Arena showed similar predictions for the stand-level GPP, with a coefficient of correlation at 99.8%. However, the GPP simulated by PDG-Arena was in average 4.2% greater than that of CASTANEA (Figure 3). As shown in Table 3, which compares the 4 modeling situations based on the coefficient of correlation, simulations from PDG-Arena was closer to those of CASTANEA when using regularized inventories (R) on the one hand and when using regularized monospecific inventories (RM) on the other hand.

3.2. Model performance

The simulated versus measured stand wood volume increment for the 39 stands are reported for the CASTANEA model using RM inventories and for the PDG-Arena model using O inventories in Figure C.6. Two fir stands from the Bauges site, denoted haut_sp_2 and bas_sp_4, stand out from the point cloud, with measured growths of 1995 and 1562 cm^3/m^2/year, while the simulated growth did not exceed 973 cm^3/m^2/year for CASTANEA and PDG-Arena. In addition, simulations using values of LAI measured in 2022 using Terrestrial Laser Scanning (unpublished data from one of the author, C. Rouet) were done and showed the same discrepancy with growth measurements for these two stands, indicating that the LAI measurement is not the problem. As the inclusion of these two stands in the analysis affects the overall results, they were discarded from the following analysis (see Table C.6 for the performance analysis that includes all stands).

Simulation performances of CASTANEA and PDG-Arena against measured wood volume increments per stand are reported in Table 4. The MAPE was close between models and types of inventories, ranging from 30.1 to 33.1% in mixed stands, 53.9 to 57.9% in beech stands and 29.6 to 33.7% in fir stands. Considering the 37 stands, performances were close between CASTANEA and PDG-Arena on comparable inventories, i.e., RM inventories, with a slight advantage for PDG-Arena (r^2 32.1% vs 29.5%). Using O inventories, PDG-Arena performed better than CASTANEA on RM inventories (r^2 34.2 vs 29.5%).

Activation of species interactions in PDG-Arena (R vs RM inventories) slightly decreased the performance for mixed stands (r^2 36.3% vs 37.6%, MAPE 33.1% vs 30.7%). Using original instead of regularized inventories (O vs R), PDG-Arena displayed an improved performance on mixed (r^2 40.5 vs 36.3%, MAPE 31.5 vs 33.1%) and beech (r^2 38.3 vs 24.7%, MAPE 53.9 vs 57.9%) stands but a lower performance on fir stands (r^2 39.8 vs 50.1%, MAPE 39.8 vs 33.0%).

Figure C.7 shows the simulated versus measured wood volume increment at the tree scale using PDG-Arena and original inventories (O). The r^2 ranged from 20 to 64% depending on the set of trees, with a mean at 47%. The MAPE ranged from 50 to 146%, with a mean of 82% (Table C.7).

3.3. Mixing and structure effects

GPP and canopy absorbance simulated by PDG-Arena in mixed stands are represented in Figure 4 for RM, R and O inventories. Additionally, Figure C.8 shows the yearly transpiration rate and maximum water shortage. Comparison of simulations with R and RM inventories showed a positive net mixing effect of 5.5% on GPP (1665 vs 1578 gC/m2/year; p-value < 0.001), of 11.1% on canopy absorbance (0.452 vs 0.407; p-value < 0.001), of 15.8% on canopy transpiration (234 vs 202 mm/year; p-value < 0.001) and of 13.7% on maximum water shortage (92.5 vs 81.3 mm; p-value < 0.001).

The structure effect (evaluated by comparing O and R inventories on all 39 stands, not shown here) decreased the GPP by 3.7% (1603 vs 1665 gC/m2/year; p-value < 0.001) and the canopy absorbance by 5.2% (0.428 vs 0.452; p-value < 0.001). Transpiration showed a decrease of 3.2% (226 vs 234 mm; p-value < 0.001) and maximum water shortage a decrease of 1.9% (90.8 vs 92.51 mm; p-value < 0.05).

4. Discussion

Given the paucity of forest growth models simulating ecophysiological processes at the individual scale, we developed the individual-based model PDG-Arena from the stand-scale model CASTANEA in order to simulate the carbon, water, and radiation dynamics of mixed forests. PDG-Arena was built with the idea of observing and understanding the properties that emerge in multispecific stands, by integrating tree-level competition and without assuming the presence of positive interactions between heterospecific trees. It uses on the one hand a physiological model parameterized for monospecific stands and on the other hand an individual scale structure that allows trees to interact - the interaction being more or

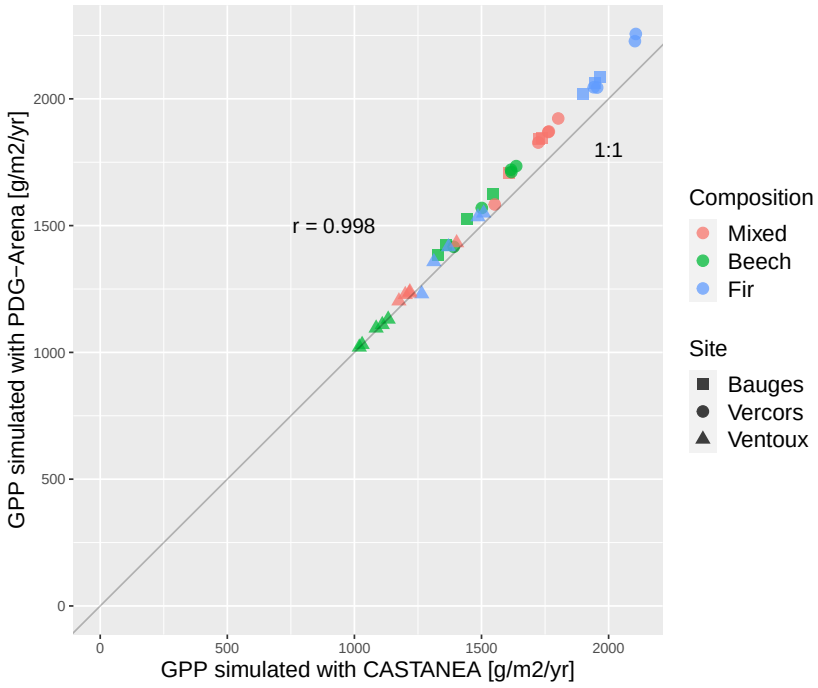


Figure 3: Gross primary production (GPP) per stand simulated by PDG-Arena and CASTANEA. Regularized monospecific inventories (RM) were used. r is the correlation coefficient.

Table 3: Matrix of similarity between simulated GPP from CASTANEA and PDG-Arena using different types of inventories: 'RM' (regularized and monospecific, i.e., without species interactions), 'R' (regularized, but with species interactions) and 'O' (original inventories). Similarity is expressed using the correlation coefficient (in %) of the simulated gross primary production for the 39 stands over the 1996-2013 period.

	CASTANEA (RM)	PDG-Arena (RM)	PDG-Arena (R)	PDG-Arena (O)
CASTANEA (RM)	100.0	-	-	-
PDG-Arena (RM)	99.8	100.0	-	-
PDG-Arena (R)	99.3	99.5	100.0	-
PDG-Arena (O)	97.7	98.5	99.0	100.0

Table 4: Evaluation of the performances of PDG-Arena and CASTANEA on the 37 stands. Coefficient of determination (r^2, in %) and Mean Absolute Percentage Error (MAPE, in %) were computed for the simulated versus measured yearly wood volume increment per stand over the period 1996-2013. Inventories are characterized as: 'RM' (regularized and monospecific, i.e., without species interactions), 'R' (regularized, but with species interactions) and 'O' (original inventories).

Set	Model	Inventories	r^2	MAPE
All stands	CASTANEA	RM	29.5	40.6
	PDG-Arena	RM	32.1	40.5
	PDG-Arena	R	32.5	41.8
	PDG-Arena	O	34.2	40.4
Mixed	CASTANEA	RM	36.3	30.1
	PDG-Arena	RM	37.6	30.7
	PDG-Arena	R	36.3	33.1
	PDG-Arena	O	40.5	31.5
Beech pure	CASTANEA	RM	22.9	55.3
	PDG-Arena	RM	25.0	57.4
	PDG-Arena	R	24.7	57.9
	PDG-Arena	O	38.3	53.9
Fir pure	CASTANEA	RM	42.0	33.7
	PDG-Arena	RM	51.9	29.6
	PDG-Arena	R	50.1	30.4
	PDG-Arena	O	39.8	33.0

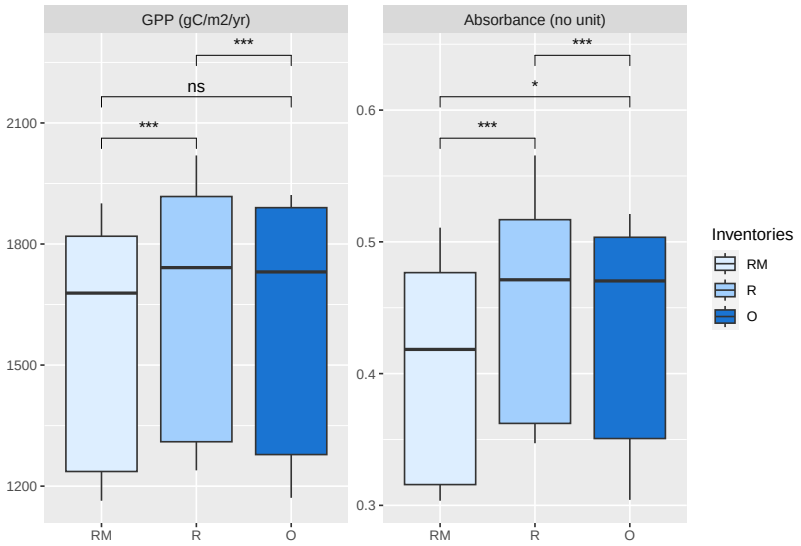


Figure 4: Gross primary production (GPP) and canopy absorbance simulated by PDG-Arena for 13 mixed stands. Three types of inventories were used: regularized monospecific inventories (RM), regularized inventories with species interactions (R) and original inventories (O). Two-sided Wilcoxon signed rank test was used (**: p-value < 0.01, ***: p-value < 0.001).

less competitive depending on the functional traits of the individuals and species.

We showed that PDG-Arena was able to reproduce the behavior of CASTANEA when simulating regularized inventories with no species interactions. Thus, the increase in complexity of PDG-Arena, required in order to simulate the functioning and interactions of distinct trees, was not at the cost of decreased performance at stand scale. Even when using original inventories (i.e., integrating the diversity in structure and species), the stand scale results of PDG-Arena were highly correlated to those of CASTANEA. This is explained by the fact that both models are based on LAI, which remains identical for each stand between simulations. Still, PDG-Arena, in comparison to CASTANEA, showed better performance when compared to measurements, in particular on beech (r^2 +15.4 percentage points) and mixed stands (r^2 +4.2 percentage points). As shown by the simulations using different types of inventories, the improvement in simulating stand growth is largely explained by the use of original stand structures, letting PDG-Arena simulate the growth of trees of various sizes.

At the individual scale, PDG-Arena explained half of the variability of tree growth, showing that it can capture the competitive status of each tree based on their leaf surface, height and position. However, the mean absolute error was often large and systematic, indicating that the model lacks calibration for each site.

Interestingly, a positive and significant net mixing effect was observed in PDG-Arena simulations on gross primary productivity by comparing simulations with interacting species to equivalent simulations with species in isolation. The simulated overyielding can be attributed to an improvement of canopy absorbance due to species mixing (Figure 4). LAI being equal between each inventory for the same stand, the increased light absorption is hence explained by a greater occupation of the aerial space due to species interactions. This effect, known as canopy packing, has been observed on a variety of mixed forests across Europe (Jucker et al., 2015; Pretzsch, 2019). Canopy packing is commonly decomposed into two mechanism: the phenotypic plasticity of the shape and size of crowns and the vertical stratification (i.e., the occupation by crowns of different vertical strata). Although it is likely to play a role in the functioning of mixed stands (Pretzsch, 2019; Dieler and Pretzsch, 2013), phenotypic plasticity is not yet implemented in PDG-Arena. Thus, our model can only simulate the vertical stratification of crowns, but not their morphological adaptation to their local competitor (see, for example, Jonard et al., 2020 and Morin et al., 2021), potentially leading to an underestimation of overyielding.

The observed overyielding in the French National Forest Inventory for beech-fir mixtures (20%, Toïgo et al., 2015) is greater than the one we simulated. In addition to canopy packing, the real-life overyielding in mixed stands can also be explained by reduced competition for nutrients. Indeed, nutrient content in above-ground biomass and the nitrogen concentration of leaves are likely to be increased by species mixing (Richards et al., 2010). However, competition for nutrients was not integrated in PDG-Arena since its main objective was to build an individual-based model upon the physiological processes that already exist in CASTANEA.

In addition, species mixing increased the yearly water shortage due to increased transpiration (Figure C.8) at equivalent LAI. This confirms the idea that the nature of the diversity-functioning relationship in forests strongly depends on the considered resources (Forrester, 2014). According to our simulations, promoting diverse stands could maximize light interception and growth but would also increase transpiration, which would be detrimental in sites with limited water reserves. In reality, an increase in water use in mixed stands could be counter-balanced by a reduced competition for water between trees of different species (Schume et al., 2004). Although an interspecific differentiation between the water uptake depth has been observed for some species (Schwendenmann et al., 2015), our model cannot simulate this mechanism yet. A comprehensive knowledge of each species water uptake depth is still in construction but could be integrated in process-based models in the near future (Bachofen et al., 2024). Concerning the horizontal distance of tree water uptake, little data exist at the moment. The assumption of a horizontally homogeneous water uptake in our model is justified by the small surface area of the simulated plot.

One limit of this study was the nature of the data used to evaluate the model. Tree growth is an integrative measure that results from carbon, water and light uptake, whereas CASTANEA is calibrated using CO_2 fluxes (Dufrêne et al., 2005). Moreover, the modeling of carbon allocation, which plays a decisive role in simulating wood growth, is a potential source of error (Davi et al., 2009; Merganičová et al., 2019). Additionally, climate was parameterized at the site scale using an 8 km resolution data set instead of at the stand scale, although climatic variables such as pre-

cipitation could vary between stands due to local topography.

5. Conclusion

The new individual-based model PDG-Arena we developed is able to simulate the interactions between trees in monospecific and mixed stands and predict their productivity based on an explicit tree inventory. Compared to CASTANEA, PDG-Arena showed improved predictive capability for beech and mixed beech-fir forests. The model can simulate the growth of small-sized stands (less than 1 ha), of regular or irregular structure, and composed of trees of similar or different species (given that the species ecophysiological properties are parametrized in CASTANEA). As PDG-Arena simulates the competition for water and light between trees with no preconceived ideas about the direction of interspecific interaction (from competition to complementarity), it can be used to test specific hypotheses about mixed forests and better understand the diversity-functioning relationship in forests under contrasted scenarios. For example, the model could be used to explore the following open questions, keeping in mind that the answers are largely species-specific and environment-dependent (Ratcliffe et al., 2015; Forrester et al., 2017a): is overyielding more likely to occur in less productive sites (Toïgo et al., 2015)? Can overyielding increase water stress in mixed stands (Forrester et al., 2016)? Are mixed stands more resilient to drought (Grossiord, 2018)? Lastly, being built on the basis of a physio-demo-genetics model, PDG-Arena is suitable to evaluate the evolutionary dynamics of functional traits of a population under various biotic (stand composition, density and structure) and abiotic (soil, climate) constraints, as intraspecific diversity is a major adaptive force in natural tree populations (Lefèvre et al., 2014; Oddou-Muratorio et al., 2020; Fady et al., 2020).

6. Declarations

6.1. Author contributions

Camille Rouet: Conceptualization, Methodology, Software, Visualization, Writing - Original Draft. **Hendrik Davi**: Conceptualization, Supervision. **Arsène Druel**: Methodology, Writing - Review. **Bruno Fady**: Project administration, Supervision, Writing - Review. **Xavier Morin**: Methodology, Data Curation, Supervision, Writing - Review.

6.2. Declaration of competing interest

The authors of this publication declare that they have no conflicts of interest.

6.3. Funding source

This work was financed by ADEME, the French Agency for Ecological Transition, and ONF, the French National Forests Office. The observation design used in this study is part of the GMAP network, partly funded by the OSU OREME (https://oreme.org/observation/foret/gmap/).

6.4. Credits

Figures 1 and 2 were designed using images from flaticon.com.

6.5. License

For the purpose of Open Access, the authors have applied a CC BY-NC 4.0 public copyright licence to any Author Accepted Manuscript (AAM) version arising from this submission.

Appendix A. Height-diameter relationship

For each group of trees of the same species and site, a linear model (Equation A.1) was fitted on the logarithms of their measured height (in m) and DBH (in cm) as shown in Figure A.5. The slope and intercept parameter a and b as well as the coefficients of determination r^2 are shown in Table A.5 for each group.

$$log(height) = a \times log10(DBH) + b \qquad \text{(A.1)}$$

Appendix B. Supplementary description of PDG-Arena

Appendix B.1. Computing Leaf Mass per Area

The Leaf Mass per Area (LMA) is a leaf-level trait defined as the mass per unit area of leaves (g/m^2). LMA varies both in time during leaf growth and in space: leaf mass gain is indeed favored by local irradiance, resulting in an exponentially decreasing distribution of LMA across the canopy from top to bottom. This section describes how the spatial variation of LMA is accounted in PDG-Arena.

In the CASTANEA model, which assumes that the stand is homogeneous and monospecific, the LMA

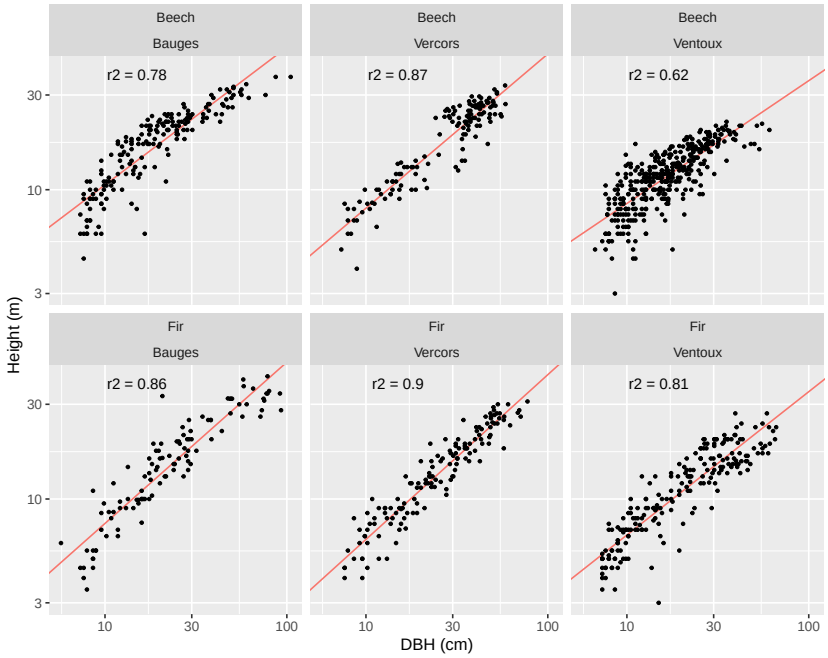


Figure A.5: Relationship between measured height and DBH. The red line indicates the model fitted on logarithmic values.

Table A.5: Parameters of the height-DBH model described in Equation A.1.

Site	Species	a	b	r^2
Bauges	Beech	0.69	0.33	0.78
Bauges	Fir	0.81	0.065	0.86
Ventoux	Beech	0.62	0.31	0.62
Ventoux	Fir	0.72	0.097	0.81
Vercors	Beech	0.78	0.13	0.87
Vercors	Fir	0.83	0.033	0.90

follows a exponentially decreasing function (Davi et al., 2008a):

$$LMA(LAI_{above}) = LMA_0 \times e^{-kLMA \times LAI_{above}} \quad \text{(B.1)}$$

LAI_{above} is the Leaf Area Index that accounts only for the leaves that are above the considered leaf. LMA_0 and $kLMA$ depend on the species and describe the decrease in LMA within the canopy, which is related to the decrease in light intensity within the canopy. Then, the average LMA within a layer is obtained by integrating $LMA(LAI_{above})$ within the layer's vertical boundaries.

In the case of PDG-Arena, the canopy is more structurally complex than in CASTANEA and can include several species. The LMA at a given position of a tree is defined taking all trees into account and using the same formula as in Equation B.1. LAI_{above} is computed by counting only the leaves of the canopy that are located above the considered leaf. It should be noted that the model is not completely accurate given that the parameter $kLMA$ and LMA_0 are those of the species of the considered leaf, although the leaves taken into account in LAI_{above} potentially come from another species. However, this method does represent the phenomenon of light attenuation which is specific to each individual.

Appendix B.2. Estimation of the attenuation coefficient with reverse-engineering

In order to know the value of the attenuation coefficients of each species in PDG-Arena, a preliminary simulation is carried out following the CASTANEA model to take advantage of SAIL, its radiation submodel (Dufrêne et al., 2005). The preliminary simulation is performed for each species on a monospecific and regularized inventory (RM inventory, see section 2.3). We define the attenuation coefficient k_1 at a given time as a function of the incident energy I_0, the energy transmitted by the vegetation I_t, and the Leaf Area Index LAI, following a Beer-Lambert model:

$$I_t = I_0 exp^{-k_1 \times LAI} \quad \text{(B.2)}$$

which is equivalent to:

$$k_1 = \frac{1}{LAI} \times log(\frac{I_0}{I_t}) \quad \text{(B.3)}$$

where I_t is defined at any time as the difference between the incident energy and the energy absorbed by the vegetation.

The coefficient of attenuation which is used in SamsaraLight, denoted k_2, is not of the same nature as k_1. Indeed, in Equation B.2, we multiply k_1 by the LAI (considering an infinite, horizontally homogeneous, leaf layer) while SamsaraLight multiplies k_2 to the Leaf Area Density LAD and the beam path length within a finite, volumetric crown (see Equation 4). Then, to go from one to the other, we must multiply k_1 by $sin(\beta)$ (with β the angle of height of the sun):

$$k_2 = sin(\beta) \times k_1 = sin(\beta) \times \frac{1}{LAI} \times log(\frac{I_0}{I_t}) \quad \text{(B.4)}$$

The coefficient k_2 depends on the height of the sun, but also on the frequency domain of the radiation. Indeed, the attenuation coefficient takes into account both the extinction of the rays (defined by the leaf and crown geometry) and the absorption by the leaves which depends on the light frequency. In the following calculations, we distinguish the PAR (photosynthetically active radiation) domain and the NIR (near infrared radiation) domain. It is assumed that these two domains represent the bulk of the incident radiation. To sum up, the attenuation coefficient depends on the species (leaf angle distribution and absorbance rate), the type of radiation (PAR/NIR, direct/diffuse) and the height angle (β).

Based on the results of the preliminary CASTANEA simulation, which executes a radiation balance using the SAIL model, we can infer the value of the attenuation coefficients of the plot for direct and diffuse radiations using Equation B.4. In the preliminary simulation, we know for direct rays the value of the height angle β at any hour. For diffuse rays, by definition β takes every value between 0 and $\pi/2$ at any hour, so we can't use the height angle information.

Direct Rays.

For direct radiation, we estimate an attenuation coefficient for each species by discriminating the PAR and NIR and defining 20 classes of attenuation coefficients corresponding to classes of the height angle β, equally distributed between 0 and $\pi/2$. For each class i of β, we performed an average on the attenuation coefficients observed during the preliminary simulation for direct radiations:

$$k_{dir}(i) = \sum_{h_i} \left[sin(\beta_i) \times \frac{1}{LAI(h_i)} \times log(\frac{I_{0dir}(h_i)}{I_{tdir}(h_i)}) \right] \times \frac{1}{n(h_i)} \quad \text{(B.5)}$$

where $k_{dir}(i)$ is the mean attenuation coefficient computed from the preliminary simulation results, for di-

rect radiation of the height angle class i (which includes $n(h_i)$ hours). For a given hour of the year h_i, $LAI(h_i)$ is the daily Leaf Area Index of the plot, $I_{0dir}(h_i)$, is the incident direct energy and $I_{tdir}(h_i)$ is the direct energy transmitted through the canopy.

Diffuse Radiation.

For diffuse radiation, we discriminate the attenuation coefficient according to the species and radiation domain only. The attenuation coefficient for diffuse light k_{dif} is assumed to be constant for any sun height angle. To switch from one formulation of the Beer-Lambert law to the other (Equation B.4), a value of β is nevertheless needed. Considering that the distribution of diffuse rays along the β height angles is uniform, we simplify the equation by using an average computation. Then, we use $\overline{sin(\beta)}$, the average of $sin(\beta)$ for β going from 0 to $\pi/2$ (which is about 0.637). For a species and a radiative domain, we compute an average on every day of year of the observed attenuation coefficient during the preliminary simulation:

$$k_{dif} = \sum_j \left[\overline{sin(\beta)} \times \frac{1}{LAI(j)} \times log\left(\frac{I_{0dif}(j)}{I_{tdif}(j)}\right) \right] \times \frac{1}{365} \quad \text{(B.6)}$$

with, for day j, $LAI(j)$ the Leaf Area Index, $I_{0dif}(j)$ the incident diffuse energy and $I_{tdif}(j)$ the diffuse energy transmitted through canopy.

Appendix B.3. Distribution of radiations into canopy layers and into sun and shade leaves

In CASTANEA, the energy absorbed by the canopy is distributed into five layers of leaves, which are themselves divided into leaves in direct light (called sun leaves) and leaves in the shade. We present here how PDG-Arena operates the distribution of the absorbed energy by individual crowns.

Proportion of sun leaves of a tree.

The proportion of sun leaves of a crown, i.e., of its leaves subjected to direct radiation, is given by a formula borrowed from the HETEROFOR model (Jonard et al., 2020). Two factors define the shading received by the leaves of a tree: on the one hand, the external shading provided by the competing trees, giving the proportion of sun leaves $pSun_{ext}$; on the other hand, the internal shading provided by the own leaves of a tree, giving the proportion of sun leaves $pSun_{int}$.

The shading provided by the competitors is given by the ratio of the direct incident energy above the tree $I_{d0}(aboveTree)$ to the potential direct incident energy $I_{d0}(potential)$, which is computed by SamsaraLight by ignoring neighbors trees:

$$pSun_{ext} = \frac{I_{d0}(aboveTree)}{I_{d0}(potential)} \quad \text{(B.7)}$$

The second quotient to be evaluated is the proportion of the leaves of the tree shaded by its own leaves. The shading by the leaves of the tree itself follows the same relationship as the direct radiation within the tree, that is to say a Beer-Lambert law:

$$pSun_{int}(l) = exp^{-k_{dir}l} \quad \text{(B.8)}$$

where $pSun_{int}(l)$ is the proportion of sun leaves remaining after the radiation passes through the crown, with l the cumulative LAI encountered by the passing beam and k_{dir} the tree extinction coefficient for direct PAR. The proportion of sun leaves at the crown entrance is supposed to be 1, ignoring leaves shaded by neighboring trees.

We can compute $LAI_{sun-int}$, the amount of leaves that are not shaded by leaves of the same tree. To do this, we need to integrate $pSun_{int}(l)$ for l ranging from 0 to LAI, the Leaf Area Index of the tree:

$$\begin{aligned} LAI_{sun-int} &= \int_0^{LAI} pSun_{int}(l)dl \\ &= \int_0^{LAI} e^{-k_{dir}l} dl \\ &= \left[\frac{e^{-k_{dir}l}}{-k_{dir}}\right]_0^{LAI} \\ &= \frac{1 - e^{-k_{dir}LAI}}{k_{dir}} \end{aligned} \quad \text{(B.9)}$$

Thus, $pSun_{int} = LAI_{sun-int}/LAI$ represents the proportion of leaf remaining in the light when shaded by the tree's own leaves.

Finally, the proportion of sun leaves of a tree is $pSun_{tree} = pSun_{ext} \times pSun_{int}$.

Distribution of radiations by layer.

If SamsaraLight allows us to know the amount of energy absorbed per tree according to each domain (PAR/NIR) and type of energy (direct/diffused), noted E_{tree}, it does not allow us to distribute this amount between layers, differentiating leaves with high interception and leaves with low interception. To do so, we firstly divide the leaf surface of a tree into n equal-sized layers, and we assume that the radiative char-

acteristics are homogeneous within a layer. We define a distribution function f_i, that determines E_i, the amount of energy that is absorbed by layer i:

$$E_i = E_{tree} \times \frac{f_i}{\sum_n f_i} \tag{B.10}$$

We assume that the distribution f_i is affected by the light interception from leaf surface that is located above the layer (whether it belongs to other trees or to the same tree). Then, we define a simple stand-scale model that describes the level of energy transmitted through the stand using the Beer-Lambert law. At any level of height located under a quantity of leaves LAI_{above}, the proportion of light transmitted through these leaves is:

$$p_{light}(LAI_{above}) = e^{-k_{st} \times LAI_{above}} \tag{B.11}$$

with k_{st} the stand level attenuation coefficient. LAI_{above} is calculated by counting the amount of leaves above the leaf layer under consideration, knowing the position and shape of each individual. A homogeneous distribution of leaf density within each individual crown is assumed. We do not consider the plot slope in this calculation, i.e., only tree height defines whether the leaves of one tree are higher than those of another.

Finally, to calculate f_i, the fraction of energy absorbed by any layer i of a crown, we compute the average value of p_{light} inside the layer by integrating it within its boundaries $LAI_{above}(i-1)$ and $LAI_{above}(i)$:

$$\begin{aligned} f_i &= \frac{\int_{LAI_{above}(i-1)}^{LAI_{above}(i)} e^{-k_{st} LAI_{above}} dLAI_{above}}{LAI_{above}(i) - LAI_{above}(i-1)} \\ \iff & \\ f_i &= \frac{e^{-k_{st} LAI_{above}(i-1)} - e^{-k_{st} LAI_{above}(i)}}{k_{st}(LAI_{above}(i) - LAI_{above}(i-1))} \end{aligned} \tag{B.12}$$

The proportion f_i is computed for each type of radiation (direct/diffuse and PAR/NIR).

Appendix B.4. Reduction of absorbed radiations in SamsaraLight

In SamsaraLight standard mode, the foliage is assumed to be at its maximum during the whole process. Thus, the energy absorbed by the trees when their leaf area is in reality lower must be revised downwards, especially for deciduous trees, which lose all their leaves in autumn. For each individual, a ratio depending on its LAI is computed each day to represent the evolution of its absorption level from 0 to 1. The level of absorption is supposed to follow the dynamic of the Beer-Lambert law:

$$ratio_{LAI} = \frac{1 - e^{-k \times LAI}}{1 - e^{-k \times LAI_{max}}} \tag{B.13}$$

For each radiation domain, k is the attenuation coefficient of a tree and $ratio_{LAI}$ is applied to its absorbed energy to take off the surplus. Nevertheless, the removed energy must be redistributed, because if it had not been intercepted, this energy would have been distributed among the other absorbing elements (crowns or soil cells). At this point, it is no longer possible to know to which element the energy should be distributed. Then, the extracted energy is redistributed to all absorbing elements, proportionally to their level of absorbed energy (after reduction according to LAI), which represents their relative interception capacity.

Appendix C. Supplementary results

Figure C.6 shows the simulated versus measured wood volume increment per stand for the 39 stands (including the outliers) using the CASTANEA model (with RM inventories) and the PDG-Arena model (with O inventories). Table C.6 shows the performance of the models at stand scale based on the r^2 and MAPE coefficients, computed without discarding the two silver fir outlier stands.

Figure C.7 shows the simulated versus measured wood volume increment per tree for the 37 stands using the PDG-Arena model with O inventories. Table C.7 shows the individual-scale performances in terms of r^2 and MAPE .

Figure C.8 shows the maximum water shortage during an average year (i.e., the maximum difference reached during a year between the current and full useful reserve, in mm) and yearly transpiration simulated by PDG-Arena for 13 mixed stands using RM, R and O inventories.

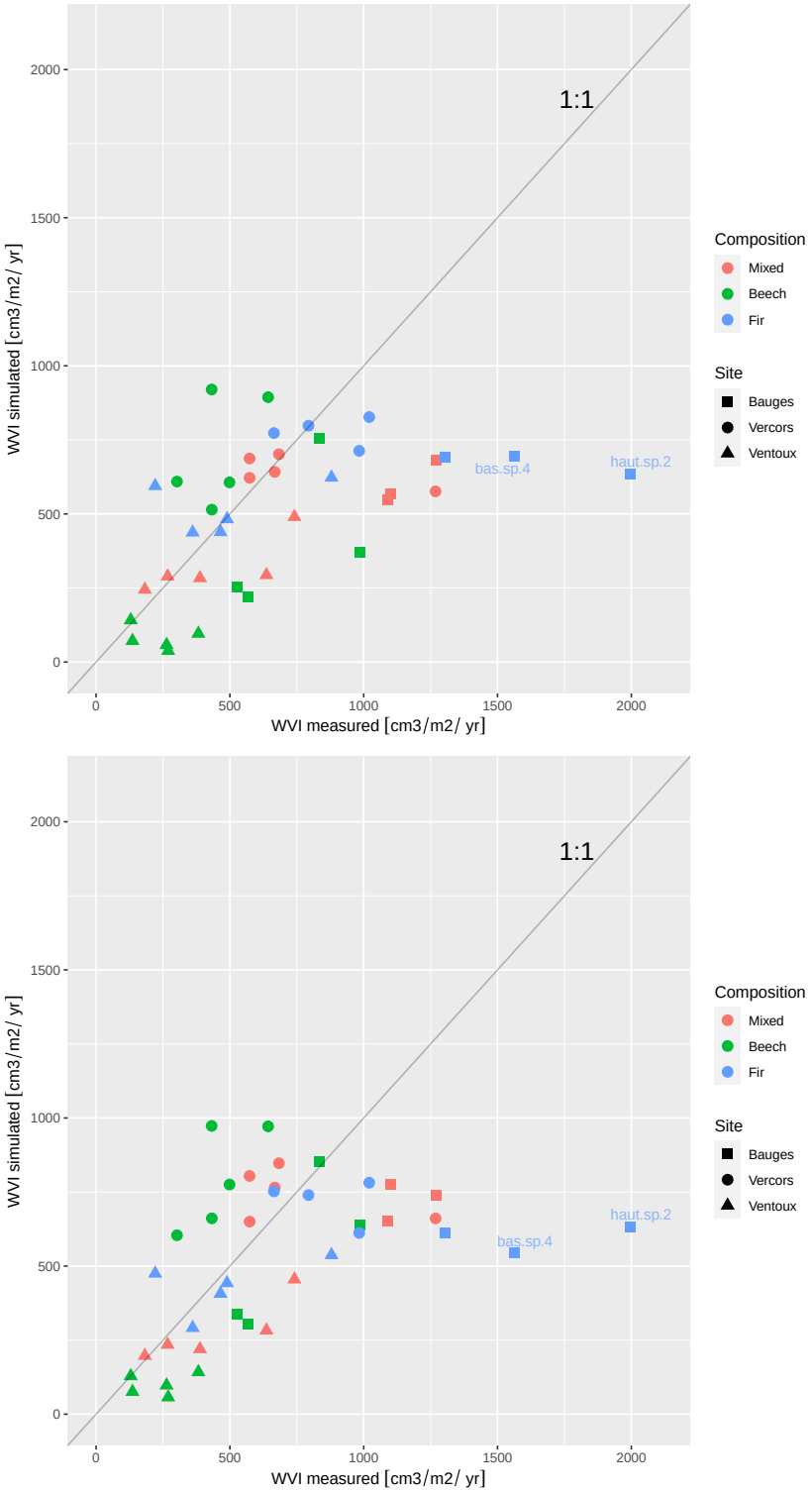


Figure C.6: Simulated versus measured wood volume increment for the 39 stands using the CASTANEA model and RM inventories (top) and using the PDG-Arena model and original inventories (O) (bottom). Labelled points are the outlier stands.

Table C.6: Evaluation of the performances of PDG-Arena and CASTANEA without discarding outliers. Coefficient of determination (r^2, in %) and Mean Absolute Percentage Error (MAPE, in %) were computed for the simulated versus measured yearly wood volume increment per stand over the period 1996-2013. Inventories are characterized as: 'RM' (regularized and monospecific, i.e., without species interactions), 'R' (regularized, but with species interactions) and 'O' (original inventories).

Set	Model	Inventories	r^2	MAPE
All stands	CASTANEA	RM	25.7	41.7
	PDG-Arena	RM	26.5	41.6
	PDG-Arena	R	26.4	42.8
	PDG-Arena	O	24.0	41.7
Mixed	CASTANEA	RM	36.3	30.1
	PDG-Arena	RM	37.6	30.7
	PDG-Arena	R	36.3	33.1
	PDG-Arena	O	40.5	31.5
Beech pure	CASTANEA	RM	22.9	55.3
	PDG-Arena	RM	25.0	57.4
	PDG-Arena	R	24.7	57.9
	PDG-Arena	O	38.3	53.9
Fir pure	CASTANEA	RM	18.0	38.4
	PDG-Arena	RM	24.8	34.9
	PDG-Arena	R	23.7	35.6
	PDG-Arena	O	19.1	38.6

Table C.7: Performance at the individual scale of the PDG-Arena model using original inventories (O). r^2 and MAPE, expressed in %, were computed on set of trees of the same site, type of stand and species.

Site	Stand type	Species	r^2	MAPE
Bauges	Mixed	Beech	36	70
Bauges	Mixed	Fir	62	68
Bauges	Pure beech	Beech	64	63
Bauges	Pure fir	Fir	20	73
Ventoux	Mixed	Beech	40	95
Ventoux	Mixed	Fir	59	50
Ventoux	Pure beech	Beech	40	69
Ventoux	Pure fir	Fir	43	95
Vercors	Mixed	Beech	51	146
Vercors	Mixed	Fir	49	68
Vercors	Pure beech	Beech	51	115
Vercors	Pure fir	Fir	48	67

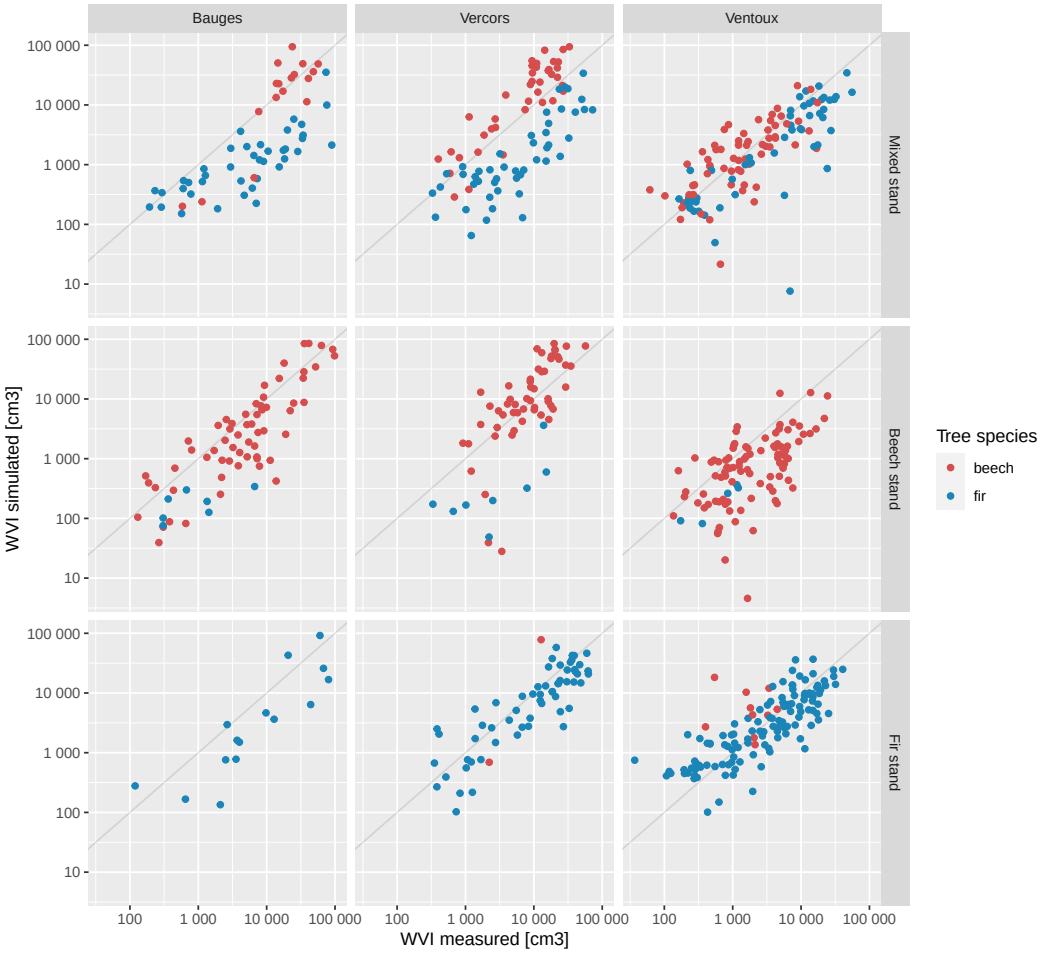


Figure C.7: Simulated versus measured wood volume increment for every cored trees using the PDG-Arena model and original inventories (log scale).

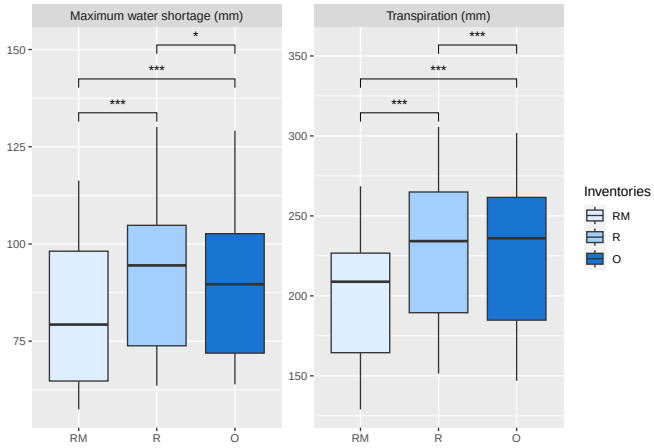


Figure C.8: Maximum water shortage (defined as the yearly maximum difference reached between the current and full useful reserve) and yearly transpiration simulated by PDG-Arena for 13 mixed stands.Three types of inventories were used: regularized monospecific inventories (RM), regularized inventories with species interactions (R) and original inventories (O). Two-sided Wilcoxon signed rank test was used (*: p-value < 0.05, ***: p-value < 0.001).

References

Ammer, C., 2019. Diversity and forest productivity in a changing climate. New Phytologist 221, 50–66. doi:10.1111/nph.15263.

González de Andrés, E., 2019. Interactions between Climate and Nutrient Cycles on Forest Response to Global Change: The Role of Mixed Forests. Forests 10, 609. doi:10.3390/f10080609.

Bachofen, C., Tumber-Dávila, S.J., Mackay, D.S., McDowell, N.G., Carminati, A., Klein, T., Stocker, B.D., Mencuccini, M., Grossiord, C., 2024. Tree water uptake patterns across the globe. New Phytologist 242, 1891–1910. doi:10.1111/nph.19762.

Barbosa, L.O., dos Santos, J.A., Gonçalves, A.F.A., Campoe, O.C., Scolforo, J.R.S., Scolforo, H.F., 2023. Competition in forest plantations: Empirical and process-based modelling in pine and eucalypt plantations. Ecological Modelling 483, 110410. doi:10.1016/j.ecolmodel.2023.110410.

Baret, F., Weiss, M., Lacaze, R., Camacho, F., Makhmara, H., Pacholcyzk, P., Smets, B., 2013. GEOV1: *LAI* and *FAPAR* essential climate variables and *FCOVER* global time series capitalizing over existing products. Part1: Principles of development and production. Remote Sensing of Environment 137, 299–309. doi:10.1016/j.rse.2012.12.027.

Bauhus, J., Forrester, D.I., Pretzsch, H., 2017. From Observations to Evidence About Effects of Mixed-Species Stands, in: Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), Mixed-Species Forests: Ecology and Management. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 27–71. doi:10.1007/978-3-662-54553-9_2.

Bonan, G.B., 2008. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. Science 320, 1444–1449. doi:10.1126/science.1155121.

Cordonnier, T., Smadi, C., Kunstler, G., Courbaud, B., 2019. Asymmetric competition, ontogenetic growth and size inequality drive the difference in productivity between two-strata and one-stratum forest stands. Theoretical Population Biology 130, 83–93. doi:10.1016/j.tpb.2019.07.001.

Courbaud, B., de Coligny, F., Cordonnier, T., 2003. Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. Agricultural and Forest Meteorology 116, 1–18. doi:10.1016/S0168-1923(02)00254-X.

Cuddington, K., Fortin, M.J., Gerber, L.R., Hastings, A., Liebhold, A., O'Connor, M., Ray, C., 2013. Process-based models are required to manage ecological systems in a changing world. Ecosphere 4, art20. doi:10.1890/ES12-00178.1.

Davi, H., Barbaroux, C., Dufrêne, E., François, C., Montpied, P., Bréda, N., Badeck, F., 2008a. Modelling leaf mass per area in forest canopy as affected by prevailing radiation conditions. Ecological Modelling 211, 339–349. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.09.012.

Davi, H., Barbaroux, C., Francois, C., Dufrêne, E., 2009. The fundamental role of reserves and hydraulic constraints in predicting LAI and carbon allocation in forests. Agricultural and Forest Meteorology 149, 349–361. doi:10.1016/j.agrformet.2008.08.014.

Davi, H., Baret, F., Huc, R., Dufrêne, E., 2008b. Effect of thinning on LAI variance in heterogeneous forests. Forest Ecology and Management 256, 890–899. doi:10.1016/j.foreco.2008.05.047.

Davi, H., Cailleret, M., 2017. Assessing drought-driven mortality trees with physiological process-based models. Agricultural and Forest Meteorology 232, 279–290. doi:10.1016/j.agrformet.2016.08.019.

Deleuze, C., Morneau, F., Renaud, J., Vivien, Y., Rivoire, M., Santenoise, P., Longuetaud, F., Mothe, F., Hervé, J., Vallet, P., 2014. Estimer le volume total d'un arbre, quelles que soient l'essence, la taille, la sylviculture, la station. Rendez-vous Techniques de l'ONF , 22–32.

Dieler, J., Pretzsch, H., 2013. Morphological plasticity of European beech (Fagus sylvatica L.) in pure and mixed-species stands. Forest Ecology and Management 295, 97–108. doi:10.1016/j.foreco.2012.12.049.

Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C., de Coligny, F., 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. Annals of Forest Science 69, 221–233. doi:10.1007/s13595-011-0140-9.

Dufrêne, E., Davi, H., François, C., Maire, G.l., Dantec, V.L., Granier, A., 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. doi:10/fjnfgr.

Dănescu, A., Albrecht, A.T., Bauhus, J., 2016. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. Oecologia 182, 319–333. doi:10.1007/s00442-016-3623-4.

Fady, B., Aravanopoulos, F., Benavides, R., González-Martínez, S., Grivet, D., Lascoux, M., Lindner, M., Rellstab, C., Valladares, F., Vinceti, B., 2020. Genetics to the rescue: managing forests sustainably in a changing world. Tree Genetics & Genomes 16, 80. doi:10.1007/s11295-020-01474-8.

Fatichi, S., Leuzinger, S., Körner, C., 2014. Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. New Phytologist 201, 1086–1095. doi:https://doi.org/10.1111/nph.12614.

Fontes, L., Bontemps, J.D., Bugmann, H., Oijen, M.v., 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.

Forrester, D.I., 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. Forest Ecology and Management 312, 282–292. doi:10.1016/j.foreco.2013.10.003.

Forrester, D.I., Ammer, C., Annighöfer, P.J., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., del Río, M., Drössler, L., Heym, M., Hurt, V., Löf, M., Matović, B., Meloni, F., den Ouden, J., Pach, M., Pereira, M.G., Ponette, Q., Pretzsch, H., Skrzyszewski, J., Stojanović, D., Svoboda, M., Ruiz-Peinado, R., Vacchiano, G., Verheyen, K., Zlatanov, T., Bravo-Oviedo, A., 2017a. Predicting the spatial and temporal dynamics of species interactions in Fagus sylvatica and Pinus sylvestris forests across Europe. Forest Ecology and Management 405, 112–133. doi:10.1016/j.foreco.2017.09.029.

Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. Current Forestry Reports 2, 45–61. doi:10.1007/s40725-016-0031-2.

Forrester, D.I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., Grossiord, C., 2016. Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. Journal of Applied Ecology 53, 1725–1734. doi:10.1111/1365-2664.12745.

Forrester, D.I., Tachauer, I.H.H., Annighoefer, P., Barbeito, I., Pretzsch, H., Ruiz-Peinado, R., Stark, H., Vacchiano, G., Zlatanov, T., Chakraborty, T., Saha, S., Sileshi, G.W., 2017b. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. Forest Ecology and Management 396, 160–175. doi:10.1016/j.foreco.2017.04.011.

Gonçalves, A.F.A., Santos, J.A.d., França, L.C.d.J., Campoe, O.C., Altoé, T.F., Scolforo, J.R.S., 2021. Use of the process-based

models in forest research: a bibliometric review. CERNE 27, e. doi:10.1590/01047760202127012769.

Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecological Modelling 116, 269–283. doi:10.1016/S0304-3800(98)00205-1.

Grossiord, C., 2018. Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests. New Phytologist 228, 42–49. doi:https://doi.org/10.1111/nph.15667.

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Chećko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finér, L., Pollastrini, M., Scherer-Lorenzen, M., Valladares, F., Bonal, D., Gessler, A., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. Proceedings of the National Academy of Sciences 111, 14812–14815. doi:10.1073/pnas.1411970111.

Guillemot, J., Kunz, M., Schnabel, F., Fichtner, A., Madsen, C.P., Gebauer, T., Härdtle, W., von Oheimb, G., Potvin, C., 2020. Neighbourhood-mediated shifts in tree biomass allocation drive overyielding in tropical species mixtures. New Phytologist 228, 1256–1268. doi:10.1111/nph.16722.

Jonard, M., André, F., de Coligny, F., de Wergifosse, L., Beudez, N., Davi, H., Ligot, G., Ponette, Q., Vincke, C., 2020. HETEROFOR 1.0: a spatially explicit model for exploring the response of structurally complex forests to uncertain future conditions – Part 1: Carbon fluxes and tree dimensional growth. Geoscientific Model Development 13, 905–935. doi:10.5194/gmd-13-905-2020.

Jourdan, M., Cordonnier, T., Dreyfus, P., Riond, C., de Coligny, F., Morin, X., 2021. Managing mixed stands can mitigate severe climate change impacts on French alpine forests. Regional Environmental Change 21, 78. doi:10.1007/s10113-021-01805-y.

Jourdan, M., Kunstler, G., Morin, X., 2020. How neighbourhood interactions control the temporal stability and resilience to drought of trees in mountain forests. Journal of Ecology 108, 666–677. doi:https://doi.org/10.1111/1365-2745.13294.

Jourdan, M., Lebourgeois, F., Morin, X., 2019. The effect of tree diversity on the resistance and recovery of forest stands in the French Alps may depend on species differences in hydraulic features. Forest Ecology and Management 450, 117486. doi:10.1016/j.foreco.2019.117486.

Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., Dănilă, I., Duduman, G., Valladares, F., Coomes, D.A., 2014. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity-productivity relationships in Iberian forests. Journal of Ecology 102, 1202–1213. doi:10.1111/1365-2745.12276.

Jucker, T., Bouriaud, O., Coomes, D.A., 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. Functional Ecology 29, 1078–1086. doi:10.1111/1365-2435.12428.

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. doi:10.1139/x26-096.

Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzere, J., Gidoin, C., Karam, M.J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. Annals of Forest Science 71, 723–739. doi:10.1007/s13595-013-0272-1.

Leuning, R., Kelliher, F.M., Pury, D.G.G.D., Schulze, E.D., 1995. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. Plant, Cell & Environment 18, 1183–1200. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00628.x.

Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H., de Miguel, S., Paquette, A., Hérault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C.B., Glick, H.B., Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.J., Pfautsch, S., Viana, H., Vibrans, A.C., Ammer, C., Schall, P., Verbyla, D., Tchebakova, N., Fischer, M., Watson, J.V., Chen, H.Y.H., Lei, X., Schelhaas, M.J., Lu, H., Gianelle, D., Parfenova, E.I., Salas, C., Lee, E., Lee, B., Kim, H.S., Bruelheide, H., Coomes, D.A., Piotto, D., Sunderland, T., Schmid, B., Gourlet-Fleury, S., Sonké, B., Tavani, R., Zhu, J., Brandl, S., Vayreda, J., Kitahara, F., Searle, E.B., Neldner, V.J., Ngugi, M.R., Baraloto, C., Frizzera, L., Bałazy, R., Oleksyn, J., Zawiła-Niedźwiecki, T., Bouriaud, O., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Valladares, F., Jagodzinski, A.M., Peri, P.L., Gonmadje, C., Marthy, W., O'Brien, T., Martin, E.H., Marshall, A.R., Rovero, F., Bitariho, R., Niklaus, P.A., Alvarez-Loayza, P., Chamuya, N., Valencia, R., Mortier, F., Wortel, V., Engone-Obiang, N.L., Ferreira, L.V., Odeke, D.E., Vasquez, R.M., Lewis, S.L., Reich, P.B., 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. Science 354. doi:10.1126/science.aaf8957.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J., Marchetti, M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management 259, 698–709. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.023.

Loreau, M., 2010. CHAPTER 3. Biodiversity and Ecosystem Functioning, in: From Populations to Ecosystems. Princeton University Press, pp. 56–78. doi:10.1515/9781400834167.56.

Mas, E., Cochard, H., Deluigi, J., Didion-Gency, M., Martin-StPaul, N., Morcillo, L., Valladares, F., Vilagrosa, A., Grossiord, C., 2024. Interactions between beech and oak seedlings can modify the effects of hotter droughts and the onset of hydraulic failure. New Phytologist 241, 1021–1034. doi:10.1111/nph.19358.

Merganičová, K., Merganič, J., Lehtonen, A., Vacchiano, G., Sever, M.Z.O., Augustynczik, A.L.D., Grote, R., Kyselová, I., Mäkelä, A., Yousefpour, R., Krejza, J., Collalti, A., Reyer, C.P.O., 2019. Forest carbon allocation modelling under climate change. Tree Physiology 39, 1937–1960. doi:10/ghkr6m.

Messier, C., Bauhus, J., Sousa-Silva, R., Auge, H., Baeten, L., Barsoum, N., Bruelheide, H., Caldwell, B., Cavender-Bares, J., Dhiedt, E., Eisenhauer, N., Ganade, G., Gravel, D., Guillemot, J., Hall, J.S., Hector, A., Hérault, B., Jactel, H., Koricheva, J., Kreft, H., Mereu, S., Muys, B., Nock, C.A., Paquette, A., Parker, J.D., Perring, M.P., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schnabel, F., Verheyen, K., Weih, M., Wollni, M., Zemp, D.C., 2022. For the sake of resilience and multifunctionality, let's diversify planted forests! Conservation Letters 15, e12829. doi:10.1111/conl.12829.

Metz, J., Annighöfer, P., Schall, P., Zimmermann, J., Kahl, T., Schulze, E.D., Ammer, C., 2016. Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. Global Change Biology 22, 903–920. doi:10.1111/gcb.13113.

Monteith, J., 1965. Evaporation and environment. Symposia of the Society for Experimental Biology .

Morin, X., Bugmann, H., Coligny, F.d., Martin-StPaul, N., Cailleret, M., Limousin, J.M., Ourcival, J.M., Prevosto, B., Simioni, G., Toigo, M., Vennetier, M., Catteau, E., Guillemot, J., 2021. Beyond forest succession: A gap model to study ecosystem functioning and tree community composition under climate change. Functional Ecology n/a. doi:https://doi.org/10.1111/

1365-2435.13760.

Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H., 2014. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. Ecology Letters 17, 1526–1535. doi:10.1111/ele.12357.

Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H., 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species: Species richness promotes forest productivity. Ecology Letters 14, 1211–1219. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x.

Oddou-Muratorio, S., Davi, H., Lefèvre, F., 2020. Integrating evolutionary, demographic and ecophysiological processes to predict the adaptive dynamics of forest tree populations under global change. Tree Genetics & Genomes 16, 67. doi:10.1007/s11295-020-01451-1.

Oddou-Muratorio, S., Davi, H., 2014. Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. Evolutionary Applications 7, 453–467. doi:10.1111/eva.12143.

Pardos, M., del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Defossez, E., Engel, M., Godvod, K., Jacobs, K., Jansone, L., Jansons, A., Morin, X., Nothdurft, A., Oreti, L., Ponette, Q., Pach, M., Riofrío, J., Ruíz-Peinado, R., Tomao, A., Uhl, E., Calama, R., 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. Forest Ecology and Management 481, 118687. doi:10.1016/j.foreco.2020.118687.

Piotto, D., 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. Forest Ecology and Management 255, 781–786. doi:10.1016/j.foreco.2007.09.065.

van der Plas, F., Manning, P., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M.A., Hector, A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Berthold, F., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Coomes, D., Coppi, A., Bastias, C.C., Muhie Dawud, S., De Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.X., Jucker, T., Koricheva, J., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Pollastrini, M., Raulund-Rasmussen, K., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., Zielínski, D., Fischer, M., 2016. Jack-of-all-trades effects drive biodiversity–ecosystem multifunctionality relationships in European forests. Nature Communications 7, 11109. doi:10.1038/ncomms11109.

Porté, A., Bartelink, H.H., 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. Ecological Modelling 150, 141–188. doi:10.1016/S0304-3800(01)00476-8.

Pretzsch, H., 2019. The Effect of Tree Crown Allometry on Community Dynamics in Mixed-Species Stands versus Monocultures. A Review and Perspectives for Modeling and Silvicultural Regulation. Forests 10, 810. doi:10.3390/f10090810.

Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), 2017. Mixed-species forests : ecology and management. Springer, Berlin.

Pretzsch, H., Forrester, D.I., Rötzer, T., 2015. Representation of species mixing in forest growth models. A review and perspective. Ecological Modelling 313, 276–292. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.06.044.

Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. Plant Biology 15, 483–495. doi:https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x.

Ratcliffe, S., Holzwarth, F., Nadrowski, K., Levick, S., Wirth, C., 2015. Tree neighbourhood matters – Tree species composition drives diversity–productivity patterns in a near-natural beech forest. Forest Ecology and Management 335, 225–234. doi:10.1016/j.foreco.2014.09.032.

Ratcliffe, S., Liebergesell, M., Ruiz-Benito, P., González, J.M., Castañeda, J.M.M., Kändler, G., Lehtonen, A., Dahlgren, J., Kattge, J., Peñuelas, J., Zavala, M.A., Wirth, C., 2016. Modes of functional biodiversity control on tree productivity across the European continent. Global Ecology and Biogeography 25, 251–262. doi:https://doi.org/10.1111/geb.12406.

Reyer, C., 2015. Forest Productivity Under Environmental Change—a Review of Stand-Scale Modeling Studies. Current Forestry Reports 1, 53–68. doi:10.1007/s40725-015-0009-5.

Richards, A.E., Forrester, D.I., Bauhus, J., Scherer-Lorenzen, M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. Tree Physiology 30, 1192–1208. doi:10.1093/treephys/tpq035.

Rolland, C., 2003. Spatial and Seasonal Variations of Air Temperature Lapse Rates in Alpine Regions. Journal of Climate 16, 1032–1046. doi:10.1175/1520-0442(2003)016<1032:SASVOA>2.0.CO;2.

Rouet, C., Morin, X., Druel, A., 2024. Inputs, results data and analysis script for the evaluation of the PDG-Arena forest growth model on beech-fir stands. doi:10.5281/zenodo.12191049.

del Río, M., Pretzsch, H., Ruiz-Peinado, R., Jactel, H., Coll, L., Löf, M., Aldea, J., Ammer, C., Avdagić, A., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Cerný, J., Collet, C., Condés, S., Drössler, L., Fabrika, M., Heym, M., Holm, S.O., Hylen, G., Jansons, A., Kurylyak, V., Lombardi, F., Matović, B., Metslaid, M., Motta, R., Nord-Larsen, T., Nothdurft, A., den Ouden, J., Pach, M., Pardos, M., Poeydebat, C., Ponette, Q., Pérot, T., Reventlow, D.O.J., Sitko, R., Sramek, V., Steckel, M., Svoboda, M., Verheyen, K., Vospernik, S., Wolff, B., Zlatanov, T., Bravo-Oviedo, A., 2022. Emerging stability of forest productivity by mixing two species buffers temperature destabilizing effect. Journal of Applied Ecology 59, 2730–2741. doi:10.1111/1365-2664.14267.

Schume, H., Jost, G., Hager, H., 2004. Soil water depletion and recharge patterns in mixed and pure forest stands of European beech and Norway spruce. Journal of Hydrology 289, 258–274. doi:10.1016/j.jhydrol.2003.11.036.

Schwendenmann, L., Pendall, E., Sanchez-Bragado, R., Kunert, N., Hölscher, D., 2015. Tree water uptake in a tropical plantation varying in tree diversity: interspecific differences, seasonal shifts and complementarity. Ecohydrology 8, 1–12. doi:10.1002/eco.1479.

Seynave, I., Bailly, A., Balandier, P., Bontemps, J.D., Cailly, P., Cordonnier, T., Deleuze, C., Dhôte, J.F., Ginisty, C., Lebourgeois, F., Merzeau, D., Paillassa, E., Perret, S., Richter, C., Meredieu, C., 2018. GIS Coop: networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. Annals of Forest Science 75, 1–20. doi:10.1007/s13595-018-0692-z.

Toïgo, 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, 502–512. doi:10.1111/1365-2745.12353.

Trogisch, S., Liu, X., Rutten, G., Xue, K., Bauhus, J., Brose, U., Bu, W., Cesarz, S., Chesters, D., Connolly, J., Cui, X., Eisenhauer, N., Guo, L., Haider, S., Härdtle, W., Kunz, M., Liu, L., Ma, Z.,

Neumann, S., Sang, W., Schuldt, A., Tang, Z., van Dam, N.M., von Oheimb, G., Wang, M.Q., Wang, S., Weinhold, A., Wirth, C., Wubet, T., Xu, X., Yang, B., Zhang, N., Zhu, C.D., Ma, K., Wang, Y., Bruelheide, H., 2021. The significance of tree-tree interactions for forest ecosystem functioning. Basic and Applied Ecology 55, 33–52. doi:10.1016/j.baae.2021.02.003.

Trumbore, S., Brando, P., Hartmann, H., 2015. Forest health and global change. Science 349, 814–818. doi:10.1126/science.aac6759.

Vidal, J.P., Martin, E., Franchistéguy, L., Baillon, M., Soubeyroux, J.M., 2010. A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. International Journal of Climatology 30, 1627–1644. doi:10.1002/joc.2003.

Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T., Obón, B., 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. Ecology Letters 10, 241–250. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01016.x.

Zeller, L., Pretzsch, H., 2019. Effect of forest structure on stand productivity in Central European forests depends on developmental stage and tree species diversity. Forest Ecology and Management 434, 193–204. doi:10.1016/j.foreco.2018.12.024.

Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. Journal of Ecology 100, 742–749. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x.

CHAPITRE 4

Évaluation par simulation des effets de la densité et du stress hydrique sur le fonctionnement écophysiologique du mélange hêtre-sapin



Résumé

Dans ce chapitre, j'ai souhaité évaluer les effets du mélange de hêtre et de sapin sur le fonctionnement écophysiologique (absorbance, productivité primaire, transpiration et niveaux de réserves hydriques) dans des peuplements de densité variable et soumis à un stress hydrique. Grâce au modèle PDG-Arena, j'ai simulé les dynamiques de peuplements réguliers de hêtraies-sapinières sur un site virtuel dans le Vercors. Les simulations ont permis d'évaluer l'effet net du mélange afin de tester : (i) si le mélange induit un accroissement de la transpiration et de la productivité (*overyielding*) ; (ii) si la densité accentue l'effet du mélange ; (iii) si le stress hydrique limite les possibilités d'*overyielding* en mélange. Les résultats ainsi que leurs implications en terme de gestion sylvicole sont discutées au regard des processus intégrés ou non au modèle, ainsi que de la littérature existante quant au fonctionnement du mélange de hêtre et de sapin.

Cette étude a été rédigée sous la forme d'un article en français, présenté ci-dessous.

Effets de la densité et du déficit hydrique sur les interactions interspécifiques en mélange Hêtre-Sapin simulés sur la base des processus écophysiologiques

Camille Rouet[a,b,*], Xavier Morin[c], Jean Ladier[d], Bruno Fady[a]

[a] *INRAE URFM, Domaine Saint Paul – Site Agroparc, Avignon CEDEX 9, 84914, FRANCE*
[b] *ADEME, 20 avenue du Grésillé, Angers CEDEX 1, 49004, FRANCE*
[c] *CEFE, CNRS, Univ. Montpellier, EPHE, IRD, Montpellier, France, 1919 route de Mende, Montpellier CEDEX 5, 34293, FRANCE*
[d] *Office National des Forêts, pôle RDI, 1175, chemin du Lavarin, Avignon, 84000, FRANCE*

Abstract

En comparaison des forêts monospécifiques, le mélange d'essence apparaît comme une alternative plus résiliente face au changement climatique, caractérisé par une hausse des températures, une baisse des précipitations, et une intensification des événements climatiques extrêmes comme les sécheresses, les incendies et les tempêtes. Cependant, il est encore difficile d'anticiper la réaction des mélanges face à un environnement changeant en raison de la complexité de la relation diversité-fonctionnement en forêt. En effet, les interactions entre individus et entre espèces au sein d'un peuplement dépendent à la fois de sa composition (identité et proportion des espèces), de sa structure (en densité et en âge) et de son site (climat et sol), et ont des effets différents sur chaque type de ressource (eau, lumière, nutriments...). Ici, nous avons simulé la dynamique de peuplements de hêtres et de sapins à l'aide du modèle individu-centré et basé sur les processus écophysiologiques PDG-Arena afin de comprendre les déterminants de la relation diversité-fonctionnement pour ce mélange. En particulier, nous avons évalué l'effet net du mélange (ENM) selon différents niveaux de composition, de densité, et de réserve hydrique. Premièrement, les simulations montrent un ENM positif sur l'absorbance (+8.8%), la productivité (+4.0%) et la transpiration (+11.3%), et négatif sur les réserves hydriques annuelles minimales (-17.5%). L'ENM est plus marqué et contrasté à l'échelle de l'espèce : positif sur la productivité du hêtre (+30.7%) en améliorant son absorbance (+25.8%) ; négatif sur la productivité du sapin (-16.5%) de part une limitation de la ressource en eau. Les niveaux minimaux de réserves hydriques sont d'autant plus faibles que la proportion de hêtres est élevée. De plus, la densité intensifie l'ENM sur chaque espèce, le faisant parfois varier du simple au double. Enfin, une faible réserve utile (50 plutôt que 100 mm) entraîne une diminution de l'ENM sur la productivité, passant de +4.0 à +3.2%. Nous recommandons donc de limiter les mélanges de hêtres et de sapins aux peuplements soit à faible risque de stress hydrique, soit de faible densité, afin de profiter d'un effet positif sur la croissance des hêtres sans aggraver le déficit hydrique, ni ralentir la croissance des sapins. La modélisation basée sur les processus écophysiologiques et simulant explicitement la compétition inter-individuelle est donc à même d'éclairer les choix de gestion forestière en proposant des explications mécanistes quant au fonctionnement des mélanges.

Keywords: modélisation, écophysiologie, compétition, complémentarité, Fagus sylvatica, Abies alba, densité, sécheresse

1. Introduction

Parmi les méthodes d'adaptation des forêts aux changements climatiques, la préservation et l'augmentation de la diversité des espèces gérées dans les peuplements occupe une place importante. En effet, on observe que la diversité des essences forestières est tendanciellement bénéfique pour la productivité des peuplements (Zhang et al., 2012), la préservation de la biodiversité abritée en forêt ainsi que la résistance aux perturbations, notamment aux bioagresseurs et aux sécheresses (Jactel et al., 2017; Grossiord, 2019). Cependant, derrière les ten-

*. Correspondance
Email address: contact.camille.rouet@pm.me (Camille Rouet)

dances moyennes, l'effet du mélange est soumis aux conditions locales des peuplements, qui déterminent le fonctionnement physiologique de chaque individu et espèce, et leurs interactions. Ainsi, la relation diversité-fonctionnement en forêt dépend de la composition, de la densité, de la qualité du sol et du climat du peuplement (Ratcliffe et al., 2015; Grossiord et al., 2014b; Forrester et Bauhus, 2016; Jourdan et al., 2020).

D'un point de vue théorique, il est attendu que la biodiversité d'un écosystème favorise la stabilité de ses processus - et en premier lieu de sa productivité en biomasse (Loreau et Mazancourt, 2013) - grâce à un effet de complémentarité entre les espèces qui relâche la compétition. Cette idée est notamment confirmée par des expériences de terrain dans les écosystèmes prairiaux (Isbell et al., 2015). Concernant les communautés d'arbres, elle est appuyée par des travaux théoriques (Morin et al., 2014) ainsi que dans quelques longitudinales (Jourdan et al., 2020) et expérimentales (Grossman et al., 2018). En raison de la longévité des arbres, les effets de la richesse spécifique sur le fonctionnement des forêts restent insuffisamment étudiés.

La relation diversité-fonctionnement est le résultat des interactions inter-spécifiques, elles-mêmes définies par la réaction des individus à la compétition hétéro-spécifique. Ainsi, l'identité et les traits fonctionnels des espèces en compétition jouent grandement dans la relation diversité-fonctionnement (Anderegg et al., 2018). De plus, les interactions interspécifiques peuvent être de nature différente selon le trait fonctionnel observé. Par exemple, une interaction interspécifique positive pour la croissance peut être défavorable en terme de stress hydrique (Schume et al., 2004; Forrester et al., 2016). En conséquence, il est nécessaire d'évaluer l'effet du mélange d'un ensemble d'espèce donné, sur des traits fonctionnels donnés.

La densité d'un peuplement, puisqu'elle est souvent favorisée par le mélange forestier et qu'elle favorise elle-même la croissance, est souvent un facteur confondant dans l'analyse diversité-productivité (Vilà et al., 2013). De plus, il est attendu que la densité intensifie les interactions entre les arbres et entre les espèces, que celles-ci soient négatives (compétition) ou positives (complémentarité). La densité est donc un facteur important à isoler lors de l'analyse de l'effet de la diversité (Forrester et Bauhus, 2016; Mina et al., 2018a; Chisholm et Dutta Gupta, 2023).

Les espèces ayant des capacités d'adaptation qui leur sont propres, la composition des mélanges va être amenée à évoluer avec le changement climatique (Ammer, 2019). De plus, et selon le cadre conceptuel proposé par Forrester et Bauhus (2016), les effets de la complémentarité entre deux espèces sont d'autant plus puissants que la ressource dont la disponibilité est accrue par la complémentarité est rare. Par exemple, si deux espèces se différencient par leur profondeur d'enracinement (Bolte et Villanueva, 2006), la complémentarité dans leur usage de l'eau sera plus forte en période de sécheresse. Le changement climatique va donc affecter à la fois la composition des mélanges et les conditions environnementales dans lesquelles les espèces interagissent, ce qui conditionne le type d'interaction observée entre deux espèces (complémentarité et/ou compétition). Il apparaît donc crucial d'évaluer différents scénarios de stress hydrique - la principale contrainte à venir pour les écosystèmes forestiers en Europe - afin de caractériser la relation diversité-fonctionnement et prévoir son évolution future.

L'expérimentation en forêt est difficile, en particulier quand il s'agit d'évaluer les effets de conditions climatiques changeantes et de tester un grand nombre de mélanges. La modélisation basée sur les processus apparaît donc comme un outil adéquat pour faire face aux multiples enjeux de l'étude de la relation diversité-fonctionnement en forêt (Cuddington et al., 2013; Pardos et al., 2021; Pretzsch et al., 2015). D'une part, les interactions interspécifiques peuvent être simulées au niveau du mécanisme (captation de la lumière, photosynthèse, transpiration, phénologie, etc.), ce qui permet d'évaluer les déterminants de ces interactions dans un environnement donné. De plus, le faible coût des simulations permet d'étudier les interactions entre de nombreuses espèces et dans de nombreuses conditions environnementales différentes.

La hêtraie-sapinière est un écosystème dominant à l'étage montagnard dans les Alpes, pour lequel le mélange d'essence a un effet remarqué sur la productivité (Toïgo et al., 2015). Par ailleurs, en mettant en lumière l'asynchronie des dynamiques de croissance du hêtre et du sapin, del Río et al. (2021) ont montré que ces espèces pourraient occuper des niches écologiques complémentaires. Ainsi, le mélange avec le sapin est considéré comme une alternative possible aux peuplements monospécifiques de hêtres, qui sont particulièrement menacés par les épisodes de sécheresse (Baumbach et al., 2019; Antonucci et al., 2021; Bosela et al., 2018). Si le mélange d'essence est probablement positif pour faire face aux incertitudes liées au changement climatique,

les effets physiologiques de l'interactions entre ces deux espèces sont cependant mal connus.

Nous proposons une étude du mélange de hêtre-sapin avec le modèle basé sur les individus et les processus PDG-Arena (Rouet et al., 2024) afin d'évaluer l'effet des interactions interspécifiques sur le fonctionnement écophysiologique dans plusieurs conditions de peuplement. Nous avons simulé la dynamique de peuplements monospécifiques et mélangés dans deux types de mélanges (hêtre majoritaire et sapin majoritaire) et suivant un gradient de densité et deux niveaux de réservoirs utiles en eau du sol. L'étude vise à tester les hypothèses suivantes : (i) par rapport aux peuplements monospécifiques, les peuplements mélangés ont une productivité et une transpiration plus importantes ; (ii) l'intensité de l'effet du mélange est proportionnel à la densité ; (iii) le déficit hydrique limite l'effet positif du mélange sur la croissance, notamment lorsque les peuplements sont dominés par le hêtre en raison de sa plus forte sensibilité à la sécheresse.

2. Matériels et méthodes

2.1. Modèle

Nous utilisons PDG-Arena, un modèle basé sur les processus écophysiologiques visant à simuler les interactions inter-individuelles et inter-spécifiques. Ce modèle centré sur les individus a déjà été évalué sur des hêtraies-sapinières, montrant de meilleures performances qu'un modèle de référence centré sur les peuplements (Rouet et al., 2024). En se basant sur le modèle mécaniste CASTANEA (Dufrêne et al., 2005), il simule notamment la phénologie foliaire, le bilan de carbone (photosynthèse, respiration, allocation aux compartiments souterrains et aériens) et le bilan hydrique (interception, évapo-transpiration, drainage) des arbres et du sol. PDG-Arena intègre la compétition pour la lumière en simulant l'interception des rayons du soleil par les couronnes d'arbres (grâce à l'utilisation du modèle SamsaraLight, tiré de Courbaud et al., 2003), ainsi que la compétition pour l'eau en simulant au niveau du peuplement un bilan hydrique affecté par la transpiration de chaque arbre. La taille des cellules de sol, définissant la précision de simulation du lancer de rayon, est fixée à 1 m. La variabilité génétique intra-spécifique et la reproduction ne sont pas prises en considération dans cette étude.

2.2. Placettes

Nous utilisons comme référence les placettes de hêtres et de sapins du Vercors étudiées par Jourdan et al. (2019) afin de générer des placettes virtuelles et simuler leur dynamique. Les peuplements simulés sont réguliers avec un diamètre à hauteur de poitrine (*Diameter at Breast Height*, DBH) moyen de 37 cm. Les hauteurs dominantes par placette et par espèce ont été estimées à partir de la relation hauteur dominante-diamètre moyen des placettes de Jourdan et al. (2019). Ensuite, les distributions des DBH ont été générées avec un écart-type de 10 cm et les hauteurs individuelles ont été déterminées à partir des DBH et des hauteurs dominantes par espèce. Enfin, les hauteurs de base de couronnes ont été déterminées à partir des hauteurs d'arbres individuelles et du rapport moyen par espèce entre hauteur de base de couronne et hauteur d'arbre observé (calibré grâce aux données de Jourdan et al., 2019).

Les simulations couvrent les années 2011 à 2015 comprises. Cette période a été sélectionnée car elle est suffisamment distante des événements extrêmes de canicule et de sécheresse des années 2013 et 2018 à 2020 en forêt européenne tempérée (Rakovec et al., 2022). Les données climatiques horaires (température, rayonnement global, vitesse du vent, précipitations et humidité relative) utilisées sont issues du jeu de données de réanalyse SAFRAN à l'échelle de 8 km (Vidal et al., 2010). Les données de texture, de profondeur et de teneur en pierre du sol proviennent d'une étude précédente (Rouet et al., 2024).

2.3. Plan de simulation

Le plan de simulation, détaillé en tableau 1, comprend quatre niveaux de composition (hêtre monospécifique, sapin monospécifique, mélange à majorité de hêtres, mélange à majorité de sapins), trois niveaux de densité (faible, intermédiaire, forte) et deux niveaux de réserve hydrique (50 mm ou 100 mm), soit 24 simulations au total. A défaut de simuler différents scénarios climatiques, les niveaux de réserve utile permettent de simuler des conditions environnementales de référence (100 mm) et de déficit hydrique (50 mm), caractéristiques de l'aggravatation liée au changement climatique. Les mélanges à majorité de hêtres (respectivement, de sapins) sont occupés aux deux tiers par des hêtres (respectivement, par des sapins).

La densité est de 188, 338 et 469 arbres par hectare pour les peuplements à densité faible, intermédiaire et forte, respectivement. L'indice foliaire, ou LAI

TABLE 1 – Description des variables du plan de simulation. Chaque combinaison de variable a été simulée, soit un total de 24 simulations.

Variables	Composition ×	LAI / densité ×	Réserve utile
Niveaux	Hêtre monospécifique	2.5 / faible	50 mm
	Mélange à majorité de hêtres	3.5 / intermédiaire	100 mm
	Mélange à majorité de sapins	4.5 / forte	
	Sapin monospécifique		

(*Leaf Area Index*, la surface de feuille par unité de surface de sol) annuel maximal est fixé par placette pour toute la durée de simulation et dépend également du niveau de densité avec des valeurs de 2.5, 3.5 et 4.5, respectivement.

2.4. Analyse

L'analyse des dynamiques simulées porte sur quatre variables physiologiques : l'absorbance, soit la proportion d'énergie absorbée par les arbres par rapport à l'énergie incidente ; la production primaire brute (*Gross Primary Productivity*, ou GPP), soit la quantité de carbone absorbée par photosynthèse, en gC/m^2 ; la transpiration, en mm ; le taux minimal d'eau dans le sol atteint dans l'année (*minimal Reserve of Extractable Water*, REWmin), en mm. Les trois premières variables sont analysées aux échelles du peuplement et de l'espèce, tandis que la dernière est analysée à l'échelle du peuplement uniquement. La GPP permet d'évaluer la productivité brute des peuplements tandis que l'absorbance indique en quoi cette productivité est liée à l'interception lumineuse. La transpiration permet d'évaluer la contribution de chaque espèce au bilan hydrique et le REWmin indique le statut hydrique du peuplement (qui est stressé si son REWmin est faible, notamment en dessous de 40%, voir Dufrêne et al., 2005; Granier et al., 1999). Pour chaque simulation, on évalue la valeur moyenne de chaque variable sur les cinq années.

Pour une variable donnée, l'effet net du mélange (ENM) est défini comme le taux de variation de cette variable lorsque l'on passe d'un peuplement monospécifique à un peuplement en mélange. L'ENM rend compte de l'effet des interactions interspécifiques sur le fonctionnement physiologique en écartant toute variable confondante. En pratique, on calcule d'abord une valeur de prédiction en mélange $V_{pred(m)}$ à partir des valeurs observées en peuplements monospécifiques de hêtres $V_{obs(h)}$ et de sapins $V_{obs(s)}$ ainsi que des proportions en surface terrière de hêtre et de sapin dans le mélange, p_h et p_s (équation 1). Ainsi, l'ENM est le rapport entre la valeur observée en mélange $V_{obs(m)}$ et celle prédite en mélange $V_{pred(m)}$ (ici les valeurs observées sont des valeurs simulées) :

$$V_{pred(m)} = p_h \times V_{obs(h)} + p_s \times V_{obs(s)} \quad (1)$$
$$ENM = \frac{V_{obs(m)} - V_{pred(m)}}{V_{pred(m)}}$$

L'ENM est évalué pour chaque variable physiologique et pour chaque combinaison de simulation (tableau 1). D'abord, on évaluera l'effet de la densité et de l'espèce à l'échelle du peuplement et en condition hydrique normale (RU à 100 mm) sur l'absorbance, la GPP, la transpiration et le niveau minimal de réserve hydrique. Ensuite, on évaluera l'ENM sur les variables physiologiques en conditions environnementales normales (RU à 100 mm), à l'échelle du peuplement dans un premier temps, puis à l'échelle de l'espèce ensuite. Troisièmement, on évaluera comment la densité influe l'ENM en conditions hydriques normales aux échelles du peuplement et de l'espèce. Enfin, on évaluera l'effet du déficit hydrique (RU à 50 mm) sur l'ENM à l'échelle du peuplement.

3. Résultats

3.1. Effet de la densité et de l'espèce (hors effets du mélange)

Sur les quatre compositions et avec une réserve hydrique normale (100 mm), la densité accroît l'absorbance de 18.0% par unité de LAI supplémentaire, la GPP de 18.1% et la transpiration de 14.5%. Elle réduit le REWmin avec une moyenne de -10.8% par unité de LAI supplémentaire (figure 1).

Par ailleurs, les peuplements monospécifiques de sapins ont, à LAI équivalent, une absorbance et une GPP 37.0 et 19.3% plus élevées que ceux de hêtres (figure 1). Les peuplements monospécifiques de sapins ont également une transpiration plus faible de 37.5% et maintiennent des niveaux de réserve hydrique plus élevés de 145.0% par rapport à ceux de hêtres.

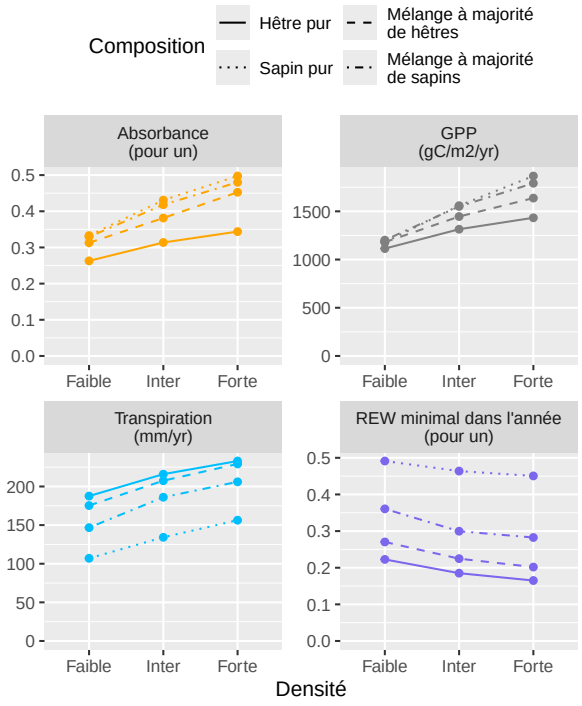


FIGURE 1 – Absorbance, GPP, transpiration et niveau minimal de réserve hydrique atteint dans l'année (REWmin) en fonction de la densité et de l'espèce. Valeur moyenne sur les cinq années pour des simulations réalisées avec une réserve utile de 100 mm.

3.2. Effet du mélange...

3.2.1. ...à l'échelle du peuplement

À l'échelle du peuplement et sur les trois niveaux de densité, l'absorbance est accrue de 8.8% en mélange, la GPP de 4.0% et la transpiration de 11.3% tandis que le niveau minimal de réserve hydrique chute de 17.5% (figure 2). L'ENM sur l'absorbance est plus élevé dans le mélange à hêtre majoritaire (10.8 vs 6.8%) tandis que l'ENM sur la transpiration est plus élevé dans le mélange à sapin majoritaire (12.9 vs 9.7%). L'ENM moyen sur la GPP et sur le REWmin est similaire dans les deux types de mélanges.

3.2.2. ...à l'échelle de l'espèce

L'ENM sur l'absorbance est essentiellement causé par un accroissement de l'absorbance du hêtre (ENM sur hêtre : 25.8%, ENM sur sapin : -0.4%, figure 3). De plus, l'ENM sur la GPP et la transpiration est systématiquement positif pour le hêtre (de 30.7 et 35.4%, resp.) et négatif pour le sapin (-16.5 et -21.4%, resp.).

En mélange à sapin majoritaire, l'ENM sur l'absorbance du hêtre (35.4%), sur sa GPP (42.6%) et sa transpiration (49.9%) est plus élevé qu'en mélange à hêtre majoritaire (16.2, 18.7 et 20.9%, respectivement). L'ENM sur la GPP du sapin est plus faible en mélange à sapin majoritaire (-11.5%) qu'en mélange à hêtre majoritaire (-21.6%). Il en va de même pour la transpiration du sapin (-16.1% vs -26.8%). Enfin, l'ENM sur l'absorbance du sapin est faible en mélange à hêtre majoritaire et à sapin majoritaire.

3.3. Effet de la densité sur l'effet du mélange...

3.3.1. ...à l'échelle du peuplement

À l'échelle du peuplement (figure 2), la densité n'a pas d'effet marqué sur l'ENM pour la GPP. Dans les mélanges à hêtre majoritaire, l'ENM sur l'absorbance est fortement accru à haute densité (9.4, 8.2 et 14.7% en densité faible, intermédiaire et forte, respectivement) et l'ENM sur la transpiration augmente légèrement avec la densité (8.9, 9.8 et 10.4%, resp.) tandis que l'ENM sur le niveau minimal de réserve hydrique augmente également en valeur absolue (-13.2, -18.9 et -22.2%, resp.). Dans les mélanges à sapin majoritaire, l'ENM sur l'absorbance augmente légèrement avec la densité (6.3, 6.6 et 7.5%, resp.) et l'ENM sur la transpiration augmente fortement en densité intermédiaire (9.8, 15.5 et 13.4%, resp.), alors que l'ENM sur le niveau minimal de réserve hydrique s'intensifie également avec la densité (-10.4, -19.4 et -20.7% resp.).

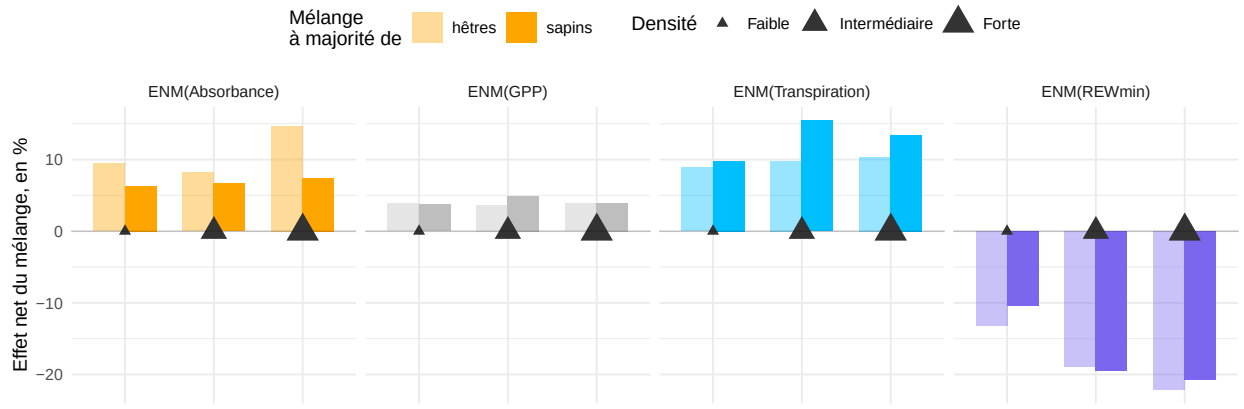


FIGURE 2 – Effet net du mélange (ENM) sur l'absorbance, la GPP, la transpiration et le niveau minimal de réserve hydrique (REWmin) en fonction de la densité et du type de mélange (mélange à majorité de hêtres, mélange à majorité de sapins). Résultats à l'échelle du peuplement pour des placettes avec une réserve utile de 100 mm.

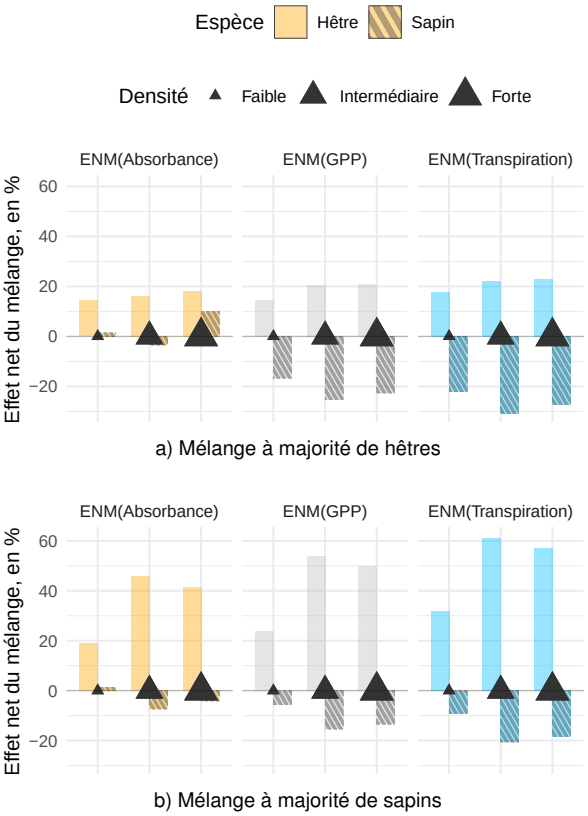


FIGURE 3 – Effet net du mélange à l'échelle de l'espèce (uni : hêtre ; rayé : sapin) sur l'absorbance, la GPP et la transpiration en fonction de la densité. Simulations réalisées avec une réserve utile de 100 mm.

3.3.2. ...à l'échelle de l'espèce

À l'échelle de l'espèce (figure 3), la densité fait augmenter l'ENM sur l'absorbance des hêtres en mélanges à hêtre majoritaire (14.4, 16.2 et 18.0% en densité faible, intermédiaire et forte, respectivement) et à sapin majoritaire (19.0, 45.8 et 41.5%, resp.). L'ENM sur l'absorbance des sapins s'accroît à haute densité dans les mélanges à hêtre majoritaire (1.5, -3.5 et 10.1%, resp.) mais pas dans ceux à sapin majoritaire.

L'ENM sur la GPP du hêtre est accentué par la densité, sans effet de la densité forte, dans les mélanges à hêtre majoritaire (14.7, 20.6 et 20.9%, resp.) et à sapin majoritaire (23.8, 54.0 et 49.9%, resp.). La même tendance s'observe pour l'ENM sur la GPP du sapin en mélange à hêtre majoritaire (-16.8, -25.3 et -22.7%, resp.) et à sapin majoritaire (-5.6, -15.5 et -13.5%, resp.).

De même, l'ENM sur la transpiration des hêtres est accru en densité intermédiaire (17.6, 22.3 et 22.8%, resp., pour les mélanges à hêtre majoritaire ; 31.7, 61.0 et 56.9%, resp., pour les mélanges à sapin majoritaire). Enfin la dynamique est similaire pour l'ENM sur la transpiration des sapins (-22.1, -30.9 et -27.4%, resp., pour les mélanges à hêtre majoritaire ; -9.1, -20.6 et -18.5%, resp., pour les mélanges à sapin majoritaire).

3.4. Effet du déficit hydrique sur l'effet du mélange

En situation de déficit hydrique par rapport à la situation de référence, l'ENM sur l'absorbance est similaire (figure 4). L'ENM sur la transpiration est peu

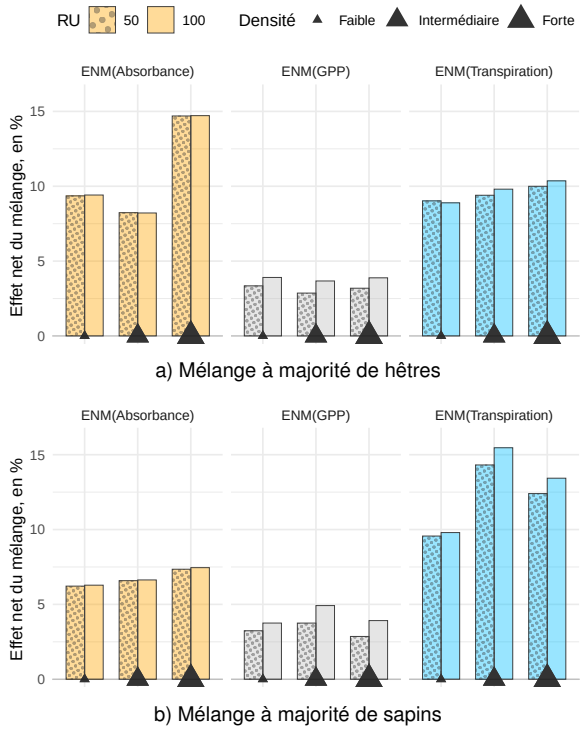


FIGURE 4 – Effet net du mélange en fonction de la réserve utile en eau (motif : 50 mm ; uni : 100 mm) et de la densité. Résultats à l'échelle du peuplement.

affecté dans les mélanges à hêtre majoritaire (9.5 vs 9.7%, resp.) et légèrement diminué pour les mélanges à sapin majoritaire (12.1 vs 12.9%, resp.). Enfin, l'ENM sur la GPP est diminué par le déficit hydrique, que ce soit en mélanges à hêtre majoritaire (3.1 vs 3.8%, resp.) ou à sapin majoritaire (3.3 vs 4.2%, resp.).

4. Discussion

Nos simulations mettent en avant quatre phénomènes dans le mélange hêtre-sapin :

1. le mélange a un effet net sur la physiologie des peuplements d'une amplitude comparable à celle de la densité ou de la composition ;
2. l'effet du mélange est plus marqué à l'échelle de l'espèce qu'à l'échelle du peuplement, avec un effet positif sur le hêtre et négatif sur le sapin ;
3. l'effet du mélange est accru par la densité ;
4. l'effet du mélange sur la productivité est limité par le déficit hydrique.

4.1. Processus du modèle et mécanismes identifiés par la littérature

Les résultats des simulations ne peuvent être comparés au fonctionnement réel des peuplements que dans la mesure où ils reflètent des processus physiologiques correctement intégrés au modèle (figure 5). Il est donc nécessaire de lister les processus pouvant jouer un rôle dans les interactions entre le hêtre et le sapin, en rappelant ceux que le modèle comprend et ceux que le modèle n'intègre pas.

D'abord, PDG-Arena intègre un modèle de phénologie foliaire journalier (Dufrêne et al., 2005), dans lequel le hêtre n'a de feuille que pendant la période de végétation, ce qui limite la période pendant laquelle il absorbe des radiations et transpire entre mars et septembre, tandis que le sapin a une transpiration et une absorption plus étalées dans l'année. La sénescence foliaire explique donc le fait que le hêtre absorbe moins de radiation que le sapin, à LAI maximal annuel équivalent (figure 1). Cela explique également pourquoi la GPP du sapin est supérieure à celle du hêtre. De plus, la plus forte transpiration du hêtre est liée à sa conductance stomatique plus élevée (g_1 dans Dufrêne et al., 2005), ce qui, couplé à la concentration plus forte de la transpiration pendant la période de végétation, réduit les niveaux minimaux de réserve hydrique des peuplements de hêtres (figure 1). Ces différences de stratégies d'acquisition de l'eau pourrait engendrer une complémentarité dans l'usage de l'eau.

Deuxièmement, PDG-Arena simule la compétition pour la lumière à l'échelle individuelle (Rouet et al., 2024), en représentant les couronnes de sapins par des cônes et celles de hêtres par des ellipsoïdes. Les hauteurs d'arbres sont basées sur la relation hauteur-DBH observées dans les placettes du Vercors de l'étude de Jourdan et al. (2019) (voir section 2.2). La complémentarité des formes et des hauteurs de couronnes peut donc participer à un effet de *canopy packing*, c'est-à-dire de maximisation de l'exploitation de l'espace aérien observée en mélange (Jucker et al., 2015).

Troisièmement, la compétition pour l'eau est simulée de manière symétrique : chaque arbre puise dans le même réservoir selon son niveau de transpiration, qui dépend de sa quantité de feuille et de sa physiologie. Cependant, le seuil de réaction des arbres au déficit hydrique (i.e. le niveau de déficit définissant la fermeture stomatique, qui elle-même limite la transpiration) est similaire entre les espèces et fixé à 40% de la réserve utile (Dufrêne et al., 2005; Granier et al., 1999).

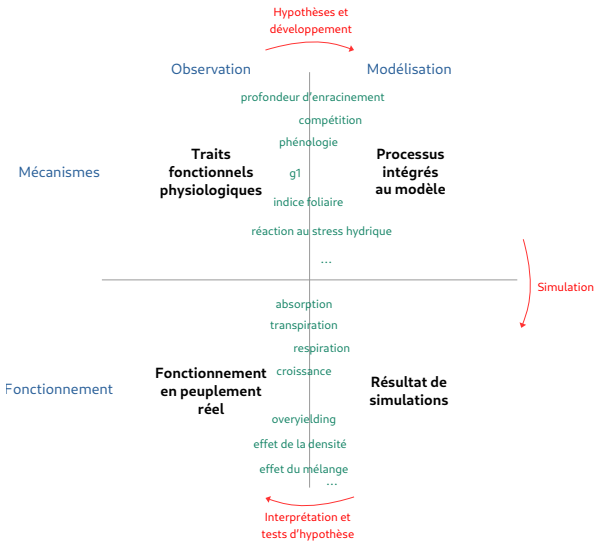


FIGURE 5 – Diagramme de relation entre modélisation (droite) et observation (gauche), et entre mécanismes (haut) et fonctionnement (bas) des écosystèmes et des modèles. Le développement vise à intégrer des processus observés aux modèles. Les simulations réalisées à partir des mécanismes de base permettent de tester des hypothèses quant au fonctionnement réel des écosystèmes. Les mécanismes (échelle inférieure) engendrent le fonctionnement des écosystèmes (échelle supérieure), mais la distinction entre les deux est poreuse car les processus sont souvent interdépendants. En vert sont indiqués des exemples d'observations relevant de la catégorie "mécanisme" ou "fonctionnement".

Bien que la largeur des couronnes soit diminuée par la densité du peuplement dans PDG-Arena (en lien avec la règle d'auto-éclaircie de Charru et al., 2012), la forme et la taille des couronnes sont indépendantes de l'environnement local des arbres. Cependant, il apparaît que les couronnes se développent de manière asymétrique et plastique, de sorte à exploiter l'espace aérien libre (Krůček et al., 2019). Cette plasticité est particulièrement remarquée chez le hêtre (Bayer et al., 2013; Schröter et al., 2012) et pourrait expliquer une partie du *canopy packing* (Jucker et al., 2015; Pretzsch, 2014). Sans modélisation directe de la plasticité et de l'asymétrie des couronnes (comme, par exemple, dans Jonard et al., 2020), le risque est donc de surestimer la compétition pour la lumière et de mal représenter la compétitivité aérienne de chaque espèce.

La littérature présente le hêtre comme une espèce anisohydrique - c'est-à-dire qui maintient ouvert ses stomates mêmes en cas de déficit hydrique - et le sapin comme une espèce isohydrique - qui ferme ses stomates et limite sa transpiration en cas de déficit hydrique (Magh et al., 2019; Versace et al., 2021; Gillerot et al., 2021; Walthert et al., 2024). De même, le hêtre est considéré comme étant moins tolérant à la sécheresse que le sapin (Versace et al., 2021; Magh et al., 2019; Kahmen et al., 2022). Dans PDG-Arena, toutes les essences ferment progressivement leurs stomates en réaction au déficit hydrique lorsque les réserves atteignent 40% (paramètre $reduc$ dans Dufrêne et al., 2005). La réponse spécifique au déficit hydrique du sol, un facteur important dans la relation entre diversité et résilience à la sécheresse (Anderegg et al., 2018), n'est donc pas modélisée.

Le hêtre et le sapin se différencient également par l'horizon d'extraction de l'eau, qui serait plus profond dans le cas du sapin et plus superficiel chez le hêtre (Magh et al., 2019; Grossiord et al., 2014a; Lebourgeois et al., 2013) - bien que des données précises sur la structure racinaire des espèces soient encore rares. De plus, Kahmen et al. (2022) montre une faible différence de profondeur d'eau extraite entre le hêtre et le sapin. PDG-Arena n'est pas en mesure de simuler l'extraction hydrique dans des horizons distincts du sol et ne peut donc pas rendre compte d'une potentielle complémentarité spatiale entre les espèces pour l'usage de l'eau.

Enfin, Magh et al. (2018) montrent que la présence du sapin relâche le stress hydrique subi par le hêtre et avance l'hypothèse que le sapin redistribuerait l'eau puisée dans un horizon profond jusqu'à un horizon accessible aux racines du hêtre. Cependant, l'étude

ne permet pas de le démontrer et le relâchement du stress hydrique pour le hêtre peut s'expliquer par la moindre compétitivité hydrique du sapin. Par ailleurs, la redistribution hydraulique a été observée dans un mélange de hêtre et de sapin, mais son importance semble trop faible pour relâcher le stress hydrique du hêtre (Töchterle et al., 2020). Cela étant, PDG-Arena ne simule pas la redistribution hydraulique, qui pourrait être un mécanisme de facilitation pour le hêtre, bien que faible.

4.2. Simulation du fonctionnement des mélanges

4.2.1. Effets du mélange

Nos simulations montrent que le mélange d'essences peut induire de profonds changements physiologiques à LAI et densité équivalentes (il est à noter que nous avons écarté l'effet du mélange sur le LAI et la densité, bien que cela soit un sujet d'étude également pertinent). Ces effets sont comparables à ceux de l'indice foliaire (variation de 10 à 20% par unité de LAI supplémentaire, selon la variable choisie) ou de la composition (de l'ordre de 20 à 40%). L'effet net du mélange à l'échelle du peuplement est ici de l'ordre de 5 à 20% et va jusqu'à 60% à l'échelle de l'espèce.

À l'échelle du peuplement, le mélange de hêtre et de sapin accroît l'absorbance à LAI constant (figure 2), ce qui implique un effet de *canopy packing* lié à la complémentarité de la géométrie des couronnes. La transpiration est également accrue en mélange, ce qui engendre une plus forte diminution des niveaux de réserve hydrique.

L'accroissement en absorbance est largement due à une meilleure absorbance du hêtre lorsqu'il est en compétition avec des sapins (figure 3). La surabsorbance du hêtre lui permet également de transpirer davantage et d'être plus productif, en particulier en mélange à majorité de sapins. En effet, lorsque le sapin est majoritaire, le niveau de réserve hydrique minimal de l'année est supérieur, laissant plus de marge aux arbres pour transpirer davantage.

De manière intéressante, le sapin ne pâtit pas de la présence du hêtre en termes d'absorbance. Autrement dit, la compétition inter-spécifique pour la lumière, en comparaison à la compétition intra-spécifique, est favorable au hêtre mais pas défavorable au sapin. D'une certaine manière, le hêtre bénéficie d'une partie de la lumière qui n'aurait pas été interceptée en peuplement monospécifique. Cela peut s'expliquer par la complémentarité de la forme des couronnes.

Le sapin - bien qu'il ne subisse pas de compétition accrue pour la lumière - est limité en croissance et en transpiration à cause du mélange (figure 3), ce qui peut être causé par le déficit hydrique accru (figure 2). En effet, la transpiration du hêtre, supérieure à celle du sapin et concentrée pendant sa période de végétation, accentue le déficit hydrique et finit par ralentir la croissance des individus des deux espèces. Par ailleurs, la limitation de la croissance et de la transpiration du sapin est accentuée en mélange à majorité de hêtres, qui atteint des niveaux de réserve hydrique de 23% en moyenne, tandis que le mélange à majorité de sapins atteint en moyenne 31% (figure 1). Ainsi, le hêtre semble d'autant plus limiter la transpiration et la croissance du sapin qu'il est majoritaire dans le mélange.

Dans nos simulations, les interactions interspécifiques sont donc bénéfiques au hêtre sur le plan radiatif ainsi que sur le plan hydrique, ce qui bénéficie à sa productivité. Pour le sapin, les interactions avec le hêtre sont neutres sur le plan radiatif, mais défavorables sur le plan hydrique, ce qui limite sa productivité réalisée. Ce résultat est cohérent avec les observations de Mina et al. (2018b) ; celles-ci indiquent que l'interaction avec le hêtre est défavorable au sapin, engendrant une compétition de type symétrique (c'est-à-dire, liée à l'exploitation de l'eau), et non asymétrique (c'est-à-dire, liée à l'exploitation de la lumière). L'idée que l'interaction avec le sapin relâche la compétition hydrique du hêtre (en lui permettant de transpirer plus) est également soutenue par Magh et al. (2018).

4.2.2. Effet de la densité sur l'effet du mélange

Comme cela était attendu, les effets du mélange sont généralement plus importants à mesure que la densité augmente, à l'échelle du peuplement comme à l'échelle de l'espèce (Figures 2 et 3).

À l'échelle de l'espèce, l'effet net du mélange (ENM) sur l'absorbance, la productivité et la transpiration du hêtre augmente en densité intermédiaire par rapport à la densité faible. Le hêtre semble donc bénéficier du contact rapproché avec le sapin, que ce soit en mélange à majorité de hêtres ou de sapins. L'ENM sur l'absorbance du sapin ne dépasse pas 10% pour toutes les densités simulées. Cependant, la densité intermédiaire accentue l'effet négatif du mélange sur sa productivité et sa transpiration. Autrement dit, quand la densité augmente jusqu'au niveau intermédiaire, les interactions interspécifiques s'accentuent pour chaque espèce. En effet, les arbres sont plus susceptibles d'interagir, en particulier pour

la lumière, lorsque l'espace qu'ils partagent est restreint.

A plus haute densité, l'ENM sur chacune des espèces n'augmente pas, voire diminue légèrement. Cela peut être dû soit à une limitation du *canopy packing*, qui atteindrait un seuil maximal en densité intermédiaire (ce qui limite l'ENM sur l'absorbance), soit à une limitation de la transpiration réalisée par fermeture stomatique en raison de réserves hydriques insuffisantes à haute densité (ce qui limite l'ENM sur la productivité et la transpiration).

À l'échelle du peuplement, la densité intensifie l'effet du mélange positif sur l'absorbance et la transpiration et négatif sur les réserves hydriques. Cependant, l'effet du mélange sur la productivité n'est pas affecté par la densité : l'effet positif sur le hêtre et négatif sur le sapin se compensent autour d'une valeur de 4%, quelle que soit la densité.

4.2.3. Effet du déficit hydrique sur l'effet du mélange

L'*overyielding* simulé, bien que faible à l'échelle du peuplement, est réduit lorsque la réserve utile est diminuée. Les seuils de sécheresse sont en effet atteints plus rapidement et plus longtemps, ce qui limite la transpiration et la GPP réalisées. Ainsi, l'*overyielding* potentiel est limité par l'accès diminué à l'eau. Contrairement à notre hypothèse, le déficit hydrique affecte similairement l'effet du mélange dans les peuplements à majorité de hêtres et à majorité de sapins et pour toutes les densités testées.

Selon nos simulations, le mélange n'est pas un facteur protecteur contre la sécheresse, mais un facteur aggravant : le mélange tend à réduire les niveaux de réserve hydrique en augmentant la transpiration, en particulier à densités intermédiaire et haute. Les résultats ne font pas apparaître de complémentarité pour l'usage de l'eau, malgré la différence de type fonctionnel entre les espèces (feuillu à forte transpiration et sempervirent). Cependant le modèle n'intègre pas plusieurs éléments pouvant éventuellement engendrer un relâchement de la compétition hydrique. Premièrement, le LAI a la même valeur dans toutes nos simulations, tandis qu'il a été observé que le LAI pouvait être plus faible en mélange, tout en conservant le taux d'absorbance, ce qui pourrait réduire la transpiration résiduelle (voir Rouet et al. 2024b). Ensuite, les essences ont le même profil de profondeur racinaire. Enfin, elles ont également le même seuil de réaction au déficit hydrique. Ces limitations pourraient être dépassées par la prise en compte de la profondeur d'extraction de l'eau en fonction de l'espèce (Bachofen et al., 2024) et par une intégration d'un modèle hydraulique plus précis et spécifique (Cochard et al., 2021). Bien que cela soit peu probable, il est également possible que des mécanismes de complémentarité pour l'eau soient à l'œuvre dans les simulations mais soient invisibilisés par l'effet du mélange positif sur la transpiration du fait de l'accroissement de l'absorbance.

4.3. Enjeux écophysiologiques pour les interactions interspécifiques

Grâce aux données de l'inventaire forestier national français, Toïgo et al. (2015) infèrent un *overyielding* moyen de 32% pour le hêtre et de 4% pour le sapin (non significatif) en mélanges à 50% des deux espèces. L'*overyielding* monte à 46% pour le hêtre sur les sites les moins productifs (c'est-à-dire, dont le climat et le sol sont moins favorables) et chute à -21% pour les sapins sur les sites les plus productifs. L'indice de productivité de site de Toïgo et al. (2015) intègre plusieurs variables climatiques, pédologiques et topographiques corrélées à la productivité mais ne permet pas de différencier les effets liés au manque d'eau, au manque de lumière, ou aux températures trop fortes ou trop faibles. En tout cas, les écarts observés par Toïgo et al. (2015) sur l'effet du mélange sont du même ordre de grandeur que ceux que nous observons, que ce soit entre les deux types de mélanges ou entre les niveaux de densité (figure 3).

Dans notre cas, l'*overyielding* est accru en situation de confort hydrique (lorsque la réserve utile est plus forte ou que la proportion de hêtres est plus faible) ainsi qu'en situation de plus forte densité. Nos résultats appuient ainsi le cadre théorique proposé par Forrester et Bauhus (2016) dans lequel l'effet positif de la diversité sur l'accès à une ressource s'accroit lorsque cette ressource devient rare. Dans notre cas, où la complémentarité interspécifique est principalement liée à l'accès à la lumière, l'effet du mélange sur la productivité est supérieur lorsque la lumière absorbée par individu est plus faible (soit, à plus forte densité). L'effet positif du mélange sur la croissance diminue lorsque le déficit hydrique vient limiter le potentiel de croissance (à trop forte densité, ou à trop forte proportion de hêtre). Le cadre de Forrester et Bauhus (2016) ne s'applique toutefois pas concernant l'utilisation de la ressource en eau (plus faibles lorsque la réserve utile est amoindrie), car aucune complémentarité pour l'usage de l'eau n'est visible dans nos simulations.

4.4. Enjeux pour la sylviculture

Sur un site à fort risque de stress hydrique, nos résultats suggèrent de limiter les mélanges hêtre-sapin à une faible densité d'une part, et de privilégier les mélanges à majorité de sapins d'autre part. Selon nos simulations, cela devrait permettre de favoriser la croissance des hêtres tout en évitant de limiter la croissance des sapins par une transpiration excessive des hêtres. A l'inverse, le mélange de hêtre-sapin à trop haute densité pourrait induire une trop forte augmentation de la transpiration du hêtre. Pour un site sans risque de stress hydrique, la présence de sapins minoritaires dans un peuplement à majorité de hêtres peut permettre de réduire la compétition intra-spécifique des hêtres pour la lumière et de favoriser leurs croissances individuelles au détriment des sapins.

5. Conclusion

À l'aide d'un modèle basé sur les processus écophysiologiques et simulant les interactions inter-individuelles, nous avons simulé la dynamique de peuplements réguliers purs et mélangés de hêtres et de sapins dans les pré-Alpes françaises, selon plusieurs niveaux de composition, de densité et de réserve hydrique. Cette étude est limitée par les processus intégrés dans le modèle, qui sont peu nombreux concernant une éventuelle complémentarité entre les espèces pour l'usage de l'eau. Nos simulations montrent que le mélange a un effet profond sur le fonctionnement des peuplements de hêtre-sapin, d'amplitude comparable à ceux de la densité et du choix de l'espèce. Premièrement, le mélange accroît l'absorbance, la transpiration et le stress hydrique. De plus, le mélange augmente légèrement la productivité globale. Surtout, il améliore la productivité du hêtre grâce à une captation de lumière accrue et réduit celle du sapin en limitant le niveau des réserves hydriques. La densité accentue nettement chacun de ces effets à l'échelle de l'espèce. Cependant, l'*overyielding* à l'échelle du peuplement n'est pas affecté par la densité, contrairement à l'effet du mélange sur le déficit hydrique qui s'intensifie avec elle. Enfin, en situation de déficit hydrique, l'*overyielding* est diminué, passant de 3.8 à 3.1% pour les mélanges à majorité de hêtre, et de 4.2 à 3.3% pour les mélanges à majorité de sapins. En résumé, nos simulations montrent que le mélange de hêtres et de sapins amplifie la productivité du hêtre par une captation accrue de la lumière et de l'eau, ce qui accroît le déficit hydrique du peuplement. L'effet du mélange étant amplifié par la densité, le mélange hêtre-sapin est donc déconseillé à densité élevée sur les sites soumis au risque de sécheresse.

6. Déclarations

6.1. Contributions des auteurs

Camille Rouet : Conceptualization, Methodology, Software, Visualization, Writing - Original Draft. **Xavier Morin** : Supervision, Writing - Review. **Bruno Fady** : Project administration, Supervision, Writing - Review. **Jean Ladier** : Conceptualization, Data Curation, Writing - Review, Funding acquisition.

6.2. Déclaration de conflits d'intérêts

Les auteurs de cette publication déclarent n'avoir aucun conflit d'intérêt.

6.3. Source de financement

Ce travail a été financé par l'ADEME (Agence de la transition écologique) et l'ONF (Office national des forêts).

6.4. Licence

Dans un souci de libre accès, les auteurs ont appliqué une licence de droit d'auteur public CC BY-NC 4.0 à toute version du manuscrit accepté par l'auteur (AAM) résultant de cette soumission.

Références

Ammer, C., 2019. Diversity and forest productivity in a changing climate. New Phytologist 221, 50–66. doi :10.1111/nph.15263.

Anderegg, W.R.L., Konings, A.G., Trugman, A.T., Yu, K., Bowling, D.R., Gabbitas, R., Karp, D.S., Pacala, S., Sperry, J.S., Sulman, B.N., Zenes, N., 2018. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. Nature 561, 538–541. doi :10.1038/s41586-018-0539-7.

Antonucci, S., Santopuoli, G., Marchetti, M., Tognetti, R., Chiavetta, U., Garfì, V., 2021. What Is Known About the Management of European Beech Forests Facing Climate Change ? A Review. Current Forestry Reports 7, 321–333. doi :10.1007/s40725-021-00149-4.

Bachofen, C., Tumber-Dávila, S.J., Mackay, D.S., McDowell, N.G., Carminati, A., Klein, T., Stocker, B.D., Mencuccini, M., Grossiord, C., 2024. Tree water uptake patterns across the globe. New Phytologist 242, 1891–1910. doi :10.1111/nph.19762.

Baumbach, L., Niamir, A., Hickler, T., Yousefpour, R., 2019. Regional adaptation of European beech (Fagus sylvatica) to drought in Central European conditions considering environmental suitability and economic implications. Regional Environmental Change 19, 1159–1174. doi :10.1007/s10113-019-01472-0.

Bayer, D., Seifert, S., Pretzsch, H., 2013. Structural crown properties of Norway spruce (Picea abies [L.] Karst.) and European beech (Fagus sylvatica [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. Trees 27, 1035–1047. doi :10.1007/s00468-013-0854-4.

Bolte, A., Villanueva, I., 2006. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (Fagus sylvatica L.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.). European Journal of Forest Research 125, 15–26. doi :10.1007/s10342-005-0075-5.

Bosela, M., Lukac, M., Castagneri, D., Sedmák, R., Biber, P., Carrer, M., Konôpka, B., Nola, P., Nagel, T.A., Popa, I., Roibu, C.C., Svoboda, M., Trotsiuk, V., Büntgen, U., 2018. Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. Science of The Total Environment 615, 1460–1469. doi :10.1016/j.scitotenv.2017.09.092.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Rivoire, M., Bontemps, J.D., 2012. Significant differences and curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from forest inventory data. Annals of Forest Science 69, 195–205. doi :10.1007/s13595-011-0149-0.

Chisholm, R.A., Dutta Gupta, T., 2023. A critical assessment of the biodiversity–productivity relationship in forests and implications for conservation. Oecologia 201, 887–900. doi :10.1007/s00442-023-05363-4.

Cochard, H., Pimont, F., Ruffault, J., Martin-StPaul, N., 2021. SurEau : a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. Annals of Forest Science 78, 55. doi :10.1007/s13595-021-01067-y.

Courbaud, B., de Coligny, F., Cordonnier, T., 2003. Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. Agricultural and Forest Meteorology 116, 1–18. doi :10.1016/S0168-1923(02)00254-X.

Cuddington, K., Fortin, M.J., Gerber, L.R., Hastings, A., Liebhold, A., O'Connor, M., Ray, C., 2013. Process-based models are required to manage ecological systems in a changing world. Ecosphere 4, art20. doi :10.1890/ES12-00178.1.

Dufrêne, E., Davi, H., François, C., Maire, G.l., Dantec, V.L., Granier, A., 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. doi :10/fjnfgr.

Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. Current Forestry Reports 2, 45–61. doi :10.1007/s40725-016-0031-2.

Forrester, D.I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., Grossiord, C., 2016. Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. Journal of Applied Ecology 53, 1725–1734. doi :10.1111/1365-2664.12745.

Gillerot, L., Forrester, D.I., Bottero, A., Rigling, A., Lévesque, M., 2021. Tree Neighbourhood Diversity Has Negligible Effects on Drought Resilience of European Beech, Silver Fir and Norway Spruce. Ecosystems 24, 20–36. doi :10.1007/s10021-020-00501-y.

Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecological Modelling 116, 269–283. doi :10.1016/S0304-3800(98)00205-1.

Grossiord, C., 2019. Having the right neighbors : how tree species diversity modulates drought impacts on forests. New Phytologist 228, 42–49. doi :https://doi.org/10.1111/nph.15667.

Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A., Berger, S., Bréchet, C., Hentschel, R., Hommel, R., Scherer-Lorenzen, M., Bonal, D., 2014a. Impact of interspecific interactions on the soil water uptake depth in a young temperate mixed species plantation. Journal of Hydrology 519, 3511–3519. doi :10.1016/j.jhydrol.2014.11.011.

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Chećko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finér, L., Pollastrini, M., Scherer-Lorenzen, M., Valladares, F., Bonal, D., Gessler, A., 2014b. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. Proceedings of the National Academy of Sciences 111, 14812–14815. doi :10.1073/pnas.1411970111.

Grossman, J.J., Vanhellemont, M., Barsoum, N., Bauhus, J., Bruelheide, H., Castagneyrol, B., Cavender-Bares, J., Eisenhauer, N., Ferlian, O., Gravel, D., Hector, A., Jactel, H., Kreft, H., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nock, C., Paquette, A., Parker, J., Perring, M.P., Ponette, Q., Reich, P.B., Schuldt, A., Staab, M., Weih, M., Zemp, D.C., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., 2018. Synthesis and future research directions linking tree diversity to growth, survival, and damage in a global network of tree diversity experiments. Environmental and Experimental Botany 152, 68–89. doi :10.1016/j.envexpbot.2017.12.015.

Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T.M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S.T., Mori, A.S., Naeem, S., Niklaus, P.A., Polley, H.W., Reich, P.B., Roscher, C., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Thakur, M.P., Tilman, D., Tracy, B.F., van der Putten, W.H., van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W.W., Wilsey, B., Eisenhauer, N., 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. Nature 526, 574–577. doi :10.1038/nature15374.

Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., Castagneyrol, B., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J.R., Koricheva, J., Meurisse, N., Brockerhoff, E.G., 2017. Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. Current Forestry Reports 3, 223–243. doi :10.1007/s40725-017-0064-1.

Jonard, M., André, F., de Coligny, F., de Wergifosse, L., Beudez,

N., Davi, H., Ligot, G., Ponette, Q., Vincke, C., 2020. HETEROFOR 1.0 : a spatially explicit model for exploring the response of structurally complex forests to uncertain future conditions – Part 1 : Carbon fluxes and tree dimensional growth. Geoscientific Model Development 13, 905–935. doi :10.5194/gmd-13-905-2020.

Jourdan, M., Kunstler, G., Morin, X., 2020. How neighbourhood interactions control the temporal stability and resilience to drought of trees in mountain forests. Journal of Ecology 108, 666–677. doi :https://doi.org/10.1111/1365-2745.13294.

Jourdan, M., Lebourgeois, F., Morin, X., 2019. The effect of tree diversity on the resistance and recovery of forest stands in the French Alps may depend on species differences in hydraulic features. Forest Ecology and Management 450, 117486. doi :10.1016/j.foreco.2019.117486.

Jucker, T., Bouriaud, O., Coomes, D.A., 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. Functional Ecology 29, 1078–1086. doi :10.1111/1365-2435.12428.

Kahmen, A., Basler, D., Hoch, G., Link, R.M., Schuldt, B., Zahnd, C., Arend, M., 2022. Root water uptake depth determines the hydraulic vulnerability of temperate European tree species during the extreme 2018 drought. Plant Biology 24, 1224–1239. doi :10.1111/plb.13476.

Krůček, M., Trochta, J., Cibulka, M., Král, K., 2019. Beyond the cones : How crown shape plasticity alters aboveground competition for space and light—Evidence from terrestrial laser scanning. Agricultural and Forest Meteorology 264, 188–199. doi :10.1016/j.agrformet.2018.09.016.

Lebourgeois, F., Gomez, N., Pinto, P., Mérian, P., 2013. Mixed stands reduce Abies alba tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. Forest Ecology and Management 303, 61–71. doi :10.1016/j.foreco.2013.04.003.

Loreau, M., Mazancourt, C.d., 2013. Biodiversity and ecosystem stability : a synthesis of underlying mechanisms. Ecology Letters 16, 106–115. doi :https://doi.org/10.1111/ele.12073.

Magh, R.K., Bonn, B., Grote, R., Burzlaff, T., Pfautsch, S., Rennenberg, H., 2019. Drought Superimposes the Positive Effect of Silver Fir on Water Relations of European Beech in Mature Forest Stands. Forests 10, 897. doi :10.3390/f10100897.

Magh, R.K., Grün, M., Knothe, V.E., Stubenazy, T., Tejedor, J., Dannenmann, M., Rennenberg, H., 2018. Silver-fir (Abies alba MILL.) neighbors improve water relations of European beech (Fagus sylvatica L.), but do not affect N nutrition. Trees 32, 337–348. doi :10.1007/s00468-017-1557-z.

Mina, M., Huber, M.O., Forrester, D.I., Thürig, E., Rohner, B., 2018a. Multiple factors modulate tree growth complementarity in Central European mixed forests. Journal of Ecology 106, 1106–1119. doi :10.1111/1365-2745.12846.

Mina, M., Río, M.d., Huber, M.O., Thürig, E., Rohner, B., 2018b. The symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. Journal of Vegetation Science 29, 775–787. doi :10.1111/jvs.12664.

Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H., 2014. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. Ecology Letters 17, 1526–1535. doi :10.1111/ele.12357.

Pardos, M., del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Defossez, E., Engel, M., Godvod, K., Jacobs, K., Jansone, L., Jansons, A., Morin, X., Nothdurft, A., Oreti, L., Ponette, Q., Pach, M., Riofrío, J., Ruíz-Peinado, R., Tomao, A., Uhl, E., Calama, R., 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition : Analysis along a climate gradient across Europe. Forest Ecology and Management 481, 118687. doi :10.1016/j.foreco.2020.118687.

Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. Forest Ecology and Management 327, 251–264. doi :10.1016/j.foreco.2014.04.027.

Pretzsch, H., Forrester, D.I., Rötzer, T., 2015. Representation of species mixing in forest growth models. A review and perspective. Ecological Modelling 313, 276–292. doi :10.1016/j.ecolmodel.2015.06.044.

Rakovec, O., Samaniego, L., Hari, V., Markonis, Y., Moravec, V., Thober, S., Hanel, M., Kumar, R., 2022. The 2018–2020 Multi-Year Drought Sets a New Benchmark in Europe. Earth's Future 10, e2021EF002394. doi :10.1029/2021EF002394.

Ratcliffe, S., Holzwarth, F., Nadrowski, K., Levick, S., Wirth, C., 2015. Tree neighbourhood matters – Tree species composition drives diversity–productivity patterns in a near-natural beech forest. Forest Ecology and Management 335, 225–234. doi :10.1016/j.foreco.2014.09.032.

Rouet, C., Davi, H., Druel, A., Fady, B., Morin, X., 2024. PDG-Arena : An ecophysiological model for characterizing tree-tree interactions in heterogeneous and mixed stands. doi :10.1101/2024.02.09.579667.

del Río, M., Vergarechea, M., Hilmers, T., Alday, J.G., Avdagić, A., Binderh, F., Bosela, M., Dobor, L., Forrester, D.I., Halilović, V., Ibrahimspahić, A., Klopcic, M., Lévesque, M., Nagel, T.A., Sitkova, Z., Schütze, G., Stajić, B., Stojanović, D., Uhl, E., Zlatanov, T., Tognetti, R., Pretzsch, H., 2021. Effects of elevation-dependent climate warming on intra- and inter-specific growth synchrony in mixed mountain forests. Forest Ecology and Management 479, 118587. doi :10.1016/j.foreco.2020.118587.

Schröter, M., Härdtle, W., von Oheimb, G., 2012. Crown plasticity and neighborhood interactions of European beech (Fagus sylvatica L.) in an old-growth forest. European Journal of Forest Research 131, 787–798. doi :10.1007/s10342-011-0552-y.

Schume, H., Jost, G., Hager, H., 2004. Soil water depletion and recharge patterns in mixed and pure forest stands of European beech and Norway spruce. Journal of Hydrology 289, 258–274. doi :10.1016/j.jhydrol.2003.11.036.

Toïgo, 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, 502–512. doi :10.1111/1365-2745.12353.

Töchterle, P., Yang, F., Rehschuh, S., Rehschuh, R., Ruehr, N.K., Rennenberg, H., Dannenmann, M., 2020. Hydraulic Water Redistribution by Silver Fir (Abies alba Mill.) Occurring under Severe Soil Drought. Forests 11, 162. doi :10.3390/f11020162.

Versace, S., Garfì, V., Dalponte, M., Febbraro Mirko, D., Frizzera, L., Gianelle, D., Tognetti, R., 2021. Species interactions in pure and mixed-species stands of silver fir and European beech in Mediterranean mountains. iForest - Biogeosciences and Forestry 14, 1. doi :10.3832/ifor3476-013.

Vidal, J.P., Martin, E., Franchistéguy, L., Baillon, M., Soubeyroux, J.M., 2010. A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. International Journal of Climatology 30, 1627–1644. doi :10.1002/joc.2003.

Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M., Trasobares, A., 2013. Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production. PLOS ONE 8, e53530.

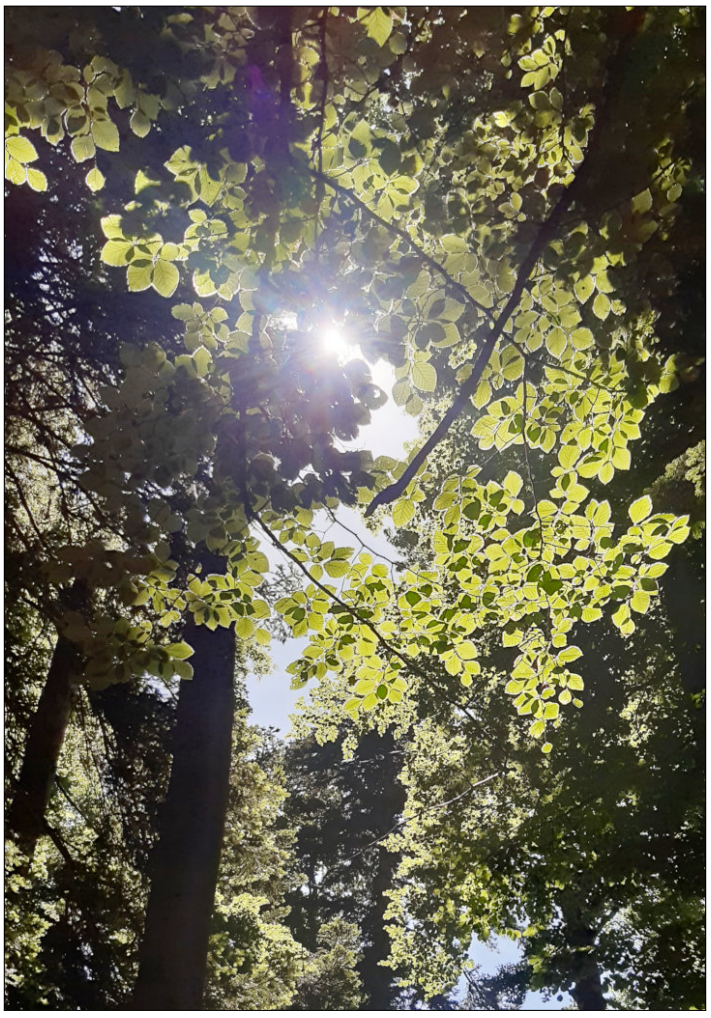
doi :10.1371/journal.pone.0053530.

Walthert, L., Etzold, S., Carminati, A., Saurer, M., Köchli, R., Zweifel, R., 2024. Coordination between degree of isohydricity and depth of root water uptake in temperate tree species. Science of The Total Environment 946, 174346. doi :10.1016/j.scitotenv.2024.174346.

Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation : a global meta-analysis. Journal of Ecology 100, 742–749. doi :10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x.

CHAPITRE 5

Discussion générale



Grâce à une campagne de LiDAR terrestre originale sur le réseau GMAP et à des données d'inventaires et dendrochronologiques existantes, j'ai évalué l'effet du mélange sur la compétition pour la lumière et la structure aérienne en hêtraie-sapinière. De plus, j'ai développé un nouveau modèle de croissance forestière, PDG-Arena, basé sur les processus et les individus, et destiné à l'étude du fonctionnement des mélanges forestiers (figure 3.1). L'évaluation de PDG-Arena montre que celui-ci reproduit fidèlement les performances du modèle de référence et centré sur les peuplements, CASTANEA. De plus, l'intégration de la diversité en essence et en structure améliore les performances en terme de prédiction de croissance. Surtout, PDG-Arena est à même de simuler des interactions interspécifiques à partir (i) des mécanismes écophysiologiques de CASTANEA adaptés à l'échelle individuelle, et (ii) de la compétition entre arbres pour l'eau et la lumière.

Les résultats issus de ces approches soulignent l'importance de la compétition aérienne dans les interactions entre le hêtre et le sapin (les données et les simulations indiquent un effet net du mélange de relâchement de la compétition pour la lumière), la pluralité des effets du mélange (effets positifs sur la productivité, la transpiration et l'efficacité d'interception de la lumière ; effets négatifs sur l'indice foliaire et le déficit hydrique) et le rôle de modulation par les variables contextuelles (la densité et le taux de voisins hétérospécifiques accroît les effets du mélange ; le déficit hydrique réduit l'*overyielding*).

5.1 Caractérisation du fonctionnement du mélange hêtre-sapin

5.1.1 Le stress hydrique, revers de l'*overyielding* ?

Les simulations réalisées avec PDG-Arena indiquent un *overyielding* relativement faible (autour de 4%), mais cohérent avec ce qui est observé *in natura*, qui résulte d'un effet net du mélange (ENM) positif sur la productivité et l'absorbance du hêtre, et négatif sur la productivité du sapin (figure 4.3).

Compte-tenu des mécanismes intégrés au modèle (voir la section 4.4.1 pour une revue de ceux-ci et de leur potentielle participation dans les interactions interspécifiques), l'*overyielding* induit par le mélange pourrait passer par un effet de *canopy packing* sans plasticité phénotypique, c'est-à-dire, par la stratification verticale des couronnes, uniquement liée aux différences d'architecture entre les deux espèces

(Jucker et al., 2015). Le hêtre ayant une forme ellipsoïdale (distribution des feuilles centrée au milieu) et le sapin une forme conique (distribution plus basse des feuilles), cela expliquerait pourquoi le hêtre profite plus du mélange en terme d'absorbance. De plus, une complémentarité temporelle liée à la phénologie foliaire des espèces pourrait entrer en jeu : en période de végétation, le hêtre pourrait préférer la compétition interspécifique à la compétition intraspécifique, tandis que, le reste du temps, le sapin profiterait de l'absence de feuilles de hêtre. Toutefois, le rôle relatif de chaque mécanisme n'a pas été testé dans cette étude. Ces résultats sont cohérents avec les observations de Toïgo et al. (2015a), montrant que le mélange hêtre-sapin serait favorable à la croissance du hêtre et neutre sur celle du sapin.

En outre, les interactions interspécifiques simulées induisent une hausse de la transpiration et une augmentation du déficit hydrique édaphique (figure 4.2). Les simulations indiquent que ces effets se font à nouveau au profit du hêtre (qui transpire plus) et au détriment du sapin (qui transpire moins). L'augmentation de la transpiration du hêtre semble liée à la hausse de son absorbance en mélange, tandis que la diminution de la transpiration du sapin est probablement liée d'une part à la forte transpiration du hêtre de part sa physiologie (i.e., hors effet net du mélange) et d'autre part à la hausse de l'absorbance (effet net du mélange) et par conséquent de la transpiration du peuplement, causant une chute des réserves hydriques. Cet effet asséchant du hêtre et des interactions a été observé par Schume et al. (2004) en mélange hêtre-épicéa. Toïgo et al. (2015b) montrent également un effet négatif des interactions entre le chêne sessile et le pin sylvestre sur la résistance à la sécheresse. Enfin, les résultats de Forrester (2015) en mélange acacia-eucalyptus soulignent que le mélange peut avoir un effet positif sur la transpiration, corrélé à l'effet positif sur la croissance des individus. Les simulations réalisées vont donc dans le sens d'un risque d'aggravation du stress hydrique, de part une hausse de l'interception lumineuse liée au *canopy packing* en mélange hêtre-sapin.

Inversement, Forrester et al. (2016) montrent, dans des forêts tempérées de basse altitude composées de chênes sessiles, d'épicéas, de frênes et d'érables sycomores et dominées par le hêtre, que la diversité spécifique a un effet positif sur la résistance à la sécheresse, de part une baisse du stress hydrique subi par le hêtre. Selon la littérature, le mélange hêtre-sapin est parfois protecteur contre le stress hydrique, parfois neutre, mais pas aggravant (voir « Résistance à la sécheresse de la hêtraie-sapinière », section 1.3.2).

Les simulations réalisées indiquent que les interactions et les différences straté-

giques interspécifiques intégrées dans PDG-Arena n'engendrent pas de complémentarité dans l'usage de l'eau. Pour expliquer l'absence d'aggravation du stress hydrique malgré l'*overyielding* observé *in situ* en hêtraie-sapinière, deux hypothèses sont envisageables : (i) l'*overyielding* serait causé par un autre processus que la hausse des interceptions radiatives via un *canopy packing* (par exemple, une complémentarité spatiale dans l'usage des nutriments) ; (ii) les pertes hydriques liées à l'*overyielding* seraient compensées par un effet de complémentarité pour l'usage de l'eau que nous ne simulons pas (par exemple, la ségrégation racinaire). Pour aller plus loin, des mesures du fonctionnement et des traits hydriques en mélange hêtre-sapin seraient donc nécessaires. De plus, l'intégration de processus hydriques plus fins dans le modèle serait souhaitable pour mieux évaluer les interactions quant à l'usage de l'eau (voir section 5.2.2).

5.1.2 Une réduction de l'indice foliaire par le mélange

Notre étude menée sur le réseau GMAP pointe d'autres effets du mélange d'espèces en hêtraie-sapinière (tableau 2.1). D'abord, les données d'inventaires montrent un ENM de +25,9% sur la croissance en surface terrière, associé à une baisse de 9,3% de la hauteur des arbres, indiquant une possible baisse de la compétition aérienne. Par ailleurs, les données de LiDAR terrestre et les simulations radiatives basées sur celles-ci révèlent un ENM de -22,5% sur le LAI (*Leaf Area Index*) et de +18,3% sur le coefficient d'extinction lumineuse (ce qui améliore l'efficacité d'interception de la lumière). Ces deux phénomènes ayant un effet opposé en terme d'interception, l'absorbance n'est pas affectée par le mélange. Cette étude atteste donc d'un *overyielding* en mélange, potentiellement causé par une baisse de la compétition aérienne via une amélioration de l'efficacité d'interception de la lumière (ou LIE, pour *Light Interception Efficiency*).

Notre hypothèse initiale était que le mélange favorise l'indice foliaire, de part la complémentarité des couronnes qui offrirait à celles-ci une plus grande marge de croissance (Jucker et al., 2015). Dans ce cadre, l'overyielding attribué aux forêts mélangées pouvait passer par un accroissement du LAI (Morin et al., 2011).

Peu d'études avaient mesuré l'effet net du mélange sur l'indice foliaire. Quelques unes pointent vers un effet positif en régions tropicale et subtropicale : en plantations jeunes pour le Maire et al. (2013) et Peng et al. (2017) et *in natura* pour Unger et al. (2013) ; cependant l'étude de Unger et al. (2013) n'a pas isolé la richesse spécifique de la densité et de l'altitude, et celle de Peng et al. (2017) attribue la hausse du LAI à un effet de sélection (voir section 1.2.1). D'autre part, Castro-Izaguirre et al. (2016) ne

trouvent pas d'effet en forêt subtropicale (composée de placettes jeunes et matures). En forêt tempérée, Jacob et al. (2010), Forrester et al. (2010) et Williams et al. (2021) ont observé un effet positif du mélange sur le LAI dans, respectivement, une forêt ancienne de feuillus d'Europe centrale, une plantation d'acacias et d'eucalyptus, et une jeune plantation expérimentale d'espèces tempérées et boréales.

De même, l'effet net du mélange sur la LIE (soit la quantité d'énergie absorbée par unité de feuille d'un peuplement) a peu été étudié. Dans une jeune forêt expérimentale subtropicale, Forrester et al. (2019) ne trouvent pas d'effet sur la LIE individuel ; cependant la LIE à l'échelle du peuplement n'a pas été étudié. De plus, le Maire et al. (2013) et Williams et al. (2021) ne trouvent pas d'effet du mélange sur la LIE à l'échelle du peuplement.

Ainsi, les résultats de notre campagne de mesure par LiDAR terrestre sont importants dans la mesure où ils sont les premiers, à notre connaissance, à relever l'importance de la LIE, plutôt que du LAI, en mélange de forêt tempérée et mature.

Bien que l'absorbance évaluée dans notre étude soit similaire entre les peuplements monospécifiques et mélangés, il est possible que la transpiration (ou, du moins, la transpiration résiduelle), soit limitée en mélange en raison du plus faible indice foliaire. Ainsi, la diminution du LAI (qui n'a pas été prise en compte dans notre étude de simulation) pourrait limiter la transpiration en mélange malgré le *canopy packing*. Une étude de l'effet du mélange sur la structure aérienne (indice foliaire et coefficient d'extinction) et sur les flux hydriques pourrait permettre d'évaluer plus en détail la relation entre *canopy packing*, *overyielding* et transpiration (voir section 5.3.1).

5.1.3 Quels effets des variables stationnelles ?

Nos résultats de simulations indiquent que la densité intensifie l'effet du mélange sur chaque espèce : à plus forte densité, l'ENM augmente sur l'absorbance, la transpiration et la productivité primaire du hêtre, et se creuse (i.e., devient plus négatif) sur la transpiration et la productivité du sapin (figure 4.3). À l'échelle du peuplement, le déficit hydrique est également accru par le mélange à mesure que la densité augmente (figure 4.2). Ces résultats correspondent à ce que nous connaissons des interactions de complémentarité, à savoir qu'elles sont plus prononcées lorsque la densité augmente (Forrester, 2017 ; Mina et al., 2018).

Certains auteurs proposent également que les effets complémentaires soient minorés à trop forte densité (« *At very high densities competition may outweigh complementary effects* », Forrester, 2014). Dans nos simulations, l'ENM sur le déficit hydrique du

peuplement et sur le fonctionnement de chaque espèce a tendance à baisser ou stagner à forte densité, en comparaison à la densité intermédiaire. Ainsi, à forte densité, nous supposons que les arbres commencent à être trop proches pour que le *canopy packing* améliore l'interception et/ou que les réserves hydriques soient trop faibles pour que les différences de transpiration et de productivité liées aux interactions soient marquées.

Par ailleurs, l'ENM est plus prononcé pour le hêtre dans les mélanges à majorité de sapins, et plus prononcé pour les sapins en mélange à majorité de hêtres (figure 4.3), ce qui confirme l'idée que l'effet du mélange dépend de la compétition interspécifique et qu'il est plus fort lorsque les proportions d'espèces sont équilibrées (Zhang et al., 2012).

Un faible effet du déficit hydrique (simulé par de plus faibles réserves hydriques), réduisant l'ENM en productivité, a été observé en simulation. Cela peut s'expliquer par le fait que les réserves hydriques limitent la productivité en peuplements monospécifiques comme mélangés, et que les interactions interspécifiques simulées n'ont pas d'effet de complémentarité sur l'usage de l'eau.

Selon les observations de l'inventaire forestier national, le hêtre profite du mélange en terme de productivité lorsqu'il se trouve sur les sites les plus secs et frais, tandis que le sapin en profite sur les sites les plus frais et pentus (Toïgo et al., 2015a). Les effets environnementaux testés ici ne sont pas les mêmes que ceux de notre étude de simulation. Cependant, les variations liées à la station de l'ENM que nous simulons et qui sont observées par Toïgo et al. (2015a) sont du même ordre de grandeur, c'est-à-dire de plusieurs dizaines de points de pourcentages.

5.2 Vers une modélisation du fonctionnement des forêts diversifiées... et de leur évolution

5.2.1 Perspectives ouvertes avec PDG-Arena

L'utilisation d'un modèle tel que PDG-Arena, permettant de simuler les interactions interspécifiques en se basant sur les processus au niveau individuel, offre de nombreuses perspectives.

Premièrement, il serait nécessaire d'aller plus loin dans l'étude des traits engendrant l'*overyielding* dans les simulations de hêtraie-sapinière. S'il semble clair que l'augmentation de l'absorbance explique la hausse de productivité simulée, les méca-

nismes responsables pourraient être finement identifiés. Par exemple, pour valider l'hypothèse d'une stratification verticale, les rôles de la forme des couronnes et de la hauteur des arbres pourraient être évalués, de même que celui de la phénologie foliaire.

De plus, PDG-Arena pourrait être utilisé pour étudier les interactions interspécifiques dans d'autres mélanges communs en forêts tempérées et méditerranéennes, comme les chênaies-pinèdes, les chênaies-hêtraies, les hêtraies-sapinières-pessières et les sapinières-pessières (IGN, 2016). CASTANEA, le modèle écophysiologique sur lequel PDG-Arena est basé, a notamment été paramétré pour le hêtre commun (Dufrêne et al., 2005), le sapin pectiné (Davi et Cailleret, 2017), l'épicéa (Guillemot et al., 2016), le sapin de douglas (Brèteau-Amores et al., 2019), le cèdre de l'Atlas (Journé et al., 2021), le pin sylvestre, (Delpierre et al., 2012), le pin maritime (Petit-Cailleux et al., 2021), le chêne vert (Delpierre et al., 2012), le chêne sessile (Guillemot et al., 2016), et le chêne pédonculé (Guillemot et al., 2016).

Interactions interspécifiques et structure en taille

La compétition pour la lumière étant par nature asymétrique (les individus les plus compétitifs récoltent une proportion très significative des ressources), le rôle de la structure en taille d'arbre mériterait d'être étudié plus en avant. En effet, le relâchement de la compétition aérienne en mélange peut passer par une optimisation de la position hiérarchique des individus au sein de la canopée, reposant sur la réaction à l'ombre de chaque espèce (Williams et al., 2021). Par exemple, nous pourrions nous demander quelle valeur prend l'*overyielding* en hêtraie-sapinière lorsque le hêtre occupe la strate supérieure ou lorsque c'est le sapin qui l'occupe.

De même, l'effet de la diversité spécifique sur la productivité semble lié à la diversité structurelle, c'est-à-dire la variabilité en taille ou en âge des arbres (Ali, 2019 ; Dănescu et al., 2016). Ainsi, l'utilisation de modèles radiatifs basés sur les individus pourrait permettre de comprendre les interactions entre ces deux composantes (Bourdier et al., 2016).

Étudier le rôle de la diversité intraspécifique

PDG-Arena étant basé sur le modèle PhysioDemoGenetics (dit PDG, Oddou-Muratorio et Davi, 2014), il est à même de simuler la variabilité d'origine génétique des traits fonctionnels observables au niveau intraspécifique - pourvu que l'on connaisse la gamme de variation d'un trait au sein d'une espèce donnée (voir par exemple les

données de Benavides et al., 2021). Au même titre que la diversité interspécifique, la diversité intraspécifique semble en effet jouer un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes (Raffard et al., 2019 ; Des Roches et al., 2018) et dans la diversification des niches (He et al., 2021). Si l'effet de la diversité interspécifique des traits commence à être étudié à grande échelle en forêt (Anderegg et al., 2018), le rôle de la diversité intraspécifique sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers reste à préciser (Westerband et al., 2021).

Simuler les trajectoires éco-évolutives

Avec la plasticité phénotypique et le réarrangement des communautés d'espèces, l'évolution génétique rapide est cruciale dans la réaction des peuplements au changement climatique (Ronce et al., 2015). Son intégration dans les stratégies sylvicoles pourrait permettre d'orienter la sélection naturelle en vue de favoriser l'adaptation des peuplements (Lefèvre et al., 2014 ; Godineau et al., 2023). L'objectif du modèle PDG est de simuler les trajectoires évolutives à partir des mécanismes écophysiologiques et démographiques (Oddou-Muratorio et Davi, 2014). PDG-Arena peut aller plus loin que son homologue, qui considérait seulement la pression sélective issue du climat, en ignorant la compétition inter-individuelle. Notre nouveau modèle offre donc la possibilité d'évaluer le potentiel d'évolution génétique rapide de traits intimement liés à la compétition, comme l'indice foliaire, la hauteur, la conductivité hydrique maximale ou la réaction au stress hydrique.

Étant donné le faible nombre de modèles physio-démo-génétiques (Oddou-Muratorio et al., 2020), PDG-Arena pourrait être un point d'appui pour simuler en milieu forestier les boucles éco-évolutives résultant des impacts réciproques des interactions écologiques sur les trajectoires évolutives (Lamarins et al., 2022). Notamment, des simulations pourraient éclairer comment le mélange d'essence affecte la pression sélective sur les individus. Une hypothèse basée sur nos simulations en hêtraie-sapinière (chapitre 4) serait que les interactions favorisent le déficit hydrique et donc la sélection d'individus plus résistants au stress hydrique. Si le mélange réduit la compétition aérienne (comme observée en chapitre 2), on s'attendrait à ce que la pression de sélection se concentrent sur la croissance latérale (taille de couronnes) plutôt que verticale (hauteur d'arbre). À un niveau plus théorique, ce type de modèle permet de poser la question de la coexistence d'espèces et du rôle des interactions interspécifiques sur la différenciation des niches.

5.2.2 Perspectives de développement pour PDG-Arena

Plusieurs points ont limité les interprétations que nous pouvons faire des simulations réalisées avec PDG-Arena, notamment en ce qui concerne les interactions interspécifiques. Je listerai ici les aspects du modèle qui pourraient être améliorés à moyen terme.

Modéliser la réponse physiologique au stress hydrique

Comme on l'a vu (section 5.1.1), les simulations réalisées indiquent un effet aggravateur du mélange hêtre-sapin sur le stress hydrique. Cependant, il est possible que PDG-Arena ne rende pas compte des interactions complémentaires pouvant exister entre les espèces. En effet, CASTANEA, le sous-modèle écophysiologique de PDG-Arena, n'est pas en mesure de simuler la diversité des réactions au stress hydrique.

La conductance stomatique hydrique dans CASTANEA est basée sur la relation de Ball et al. (1987), intégrant le rôle de l'humidité relative atmosphérique, HR, de la concentration en CO_2, C_s et du taux d'assimilation nette de CO_2 des feuilles, A :

$$g_{sH_2O} = g_0 + \frac{g_1 \times A \times RH}{C_s} \tag{5.1}$$

où g_0 est la conductance hydrique cuticulaire et g_1 une variable liée au déficit hydrique édaphique définie par :

$$g_1 = (g_{1max} - g_{1min}) \times reduc + g_{1min} \tag{5.2}$$

$reduc$ est un taux de réduction, entre 0 et 1, qui suit un effet de seuil proposé par Granier et al. (1999) : il décroît linéairement avec le niveau de réserves hydriques lorsque celui-ci passe sous les 40%. Ainsi, le taux de transpiration est essentiellement défini par le statut hydrique aérien (RH) et édaphique ($reduc$), et par g_{1min} et g_{1max}, qui déterminent les conductances stomatiques minimales et maximales pour chaque espèce.

Ce type de calcul de la réaction au stress hydrique, principalement basé sur les propriétés du sol, est régulièrement utilisé dans les modèles de surface terrestre (dont CASTANEA est issu), comme souligné par Li et al. (2021). Cependant, ces calculs ignorent le rôle des traits fonctionnels dans le contrôle de la transpiration, malgré le rôle de ceux-ci dans la résistance des forêts aux sécheresses (Hu et al., 2022). Plus encore, la diversité des traits hydriques au sein des écosystèmes forestiers semble expliquer leur plus ou moins bonne résistance aux sécheresses (Anderegg et al., 2018).

Simuler la diversité interspécifique (et intraspécifique) des stratégies d'acquisition hydriques pourrait donc permettre de rendre compte d'éventuels mécanismes de complémentarité dans l'usage de l'eau que nos simulations n'ont pas mis en évidence. Pour cela, un couplage pourrait être envisagé entre PDG-Arena et, par exemple, SurEau, un modèle simulant explicitement la conductance et la fermeture stomatiques, ainsi que la mortalité par cavitation, à partir des variables environnementales, des traits fonctionnels et des mécanismes hydrauliques (Cochard et al., 2021). Le couplage entre SurEau et PDG-Arena / CASTANEA serait facilité par le fait que ces trois modèles sont développés et maintenus sur la même plateforme, Capsis (Dufour-Kowalski et al., 2012).

Modéliser la complémentarité spatiale de l'usage du sol

Comme évoqué en section 1.2.2, la différence de profondeur d'extraction hydrique peut soutenir la complémentarité pour l'usage de l'eau entre espèces en réduisant la compétition interspécifique (Forrester, 2017). De plus, la distance séparant les individus et la portée de leur zone d'exploration racinaire définissent le niveau de la compétition sous-terraine. L'effet de la densité sur les interactions interspécifiques passe donc par le compartiment sous-terrain en plus du compartiment aérien. Pour le cas du mélange hêtre-sapin, il a été observé que le sapin puisait dans un horizon plus profond que le hêtre, et avait des racines plus profondes (Magh et al., 2019 ; Grossiord et al., 2014a ; Lebourgeois et al., 2013 ; Stokes et al., 2007 ; mais, voir Kahmen et al., 2022).

Actuellement, PDG-Arena simule une compétition symétrique pour l'usage de l'eau : tous les individus transpirent (en fonction, notamment, du rayonnement intercepté) et puisent dans un même réservoir, sans différenciation verticale ni horizontale. Pour aller plus loin, un modèle de distribution spatiale des racines pourrait être implémenté (voir par exemple Mao et al., 2015). Idéalement, la modélisation des stratégies d'enracinement demande de simuler le système racinaire (notamment sa profondeur et son amplitude radiale), les effets de la compétition hétérospécifique et de l'environnement sur son développement, ainsi que les déplacements latéraux et horizontaux de l'eau dans le sol. Une première avancée serait de modéliser des strates de sol à différents niveaux de profondeur ainsi qu'un profil vertical d'extraction hydrique par espèce, en se basant sur des données existantes, bien que celles-ci soient encore parcellaires (voir par exemple Bachofen et al., 2024).

Modéliser la plasticité phénotypique des couronnes

Selon Benavides et al. (2019), la variabilité intraspécifique des traits individuels, notamment en raison de la plasticité phénotypique, favorise les mécanismes de complémentarité entre espèces forestières. Selon Jucker et al. (2015), la plasticité des couronnes d'arbres est en effet déterminante dans le *canopy packing*. Le hêtre en particulier est reconnu pour avoir des couronnes particulièrement plastiques (Pretzsch, 2014). Ainsi il pourrait être pertinent de modéliser la réponse phénotypique des individus à leur environnement pour rendre compte des interactions interspécifiques.

Dans PDG-Arena, la forme des couronnes est radialement symétrique (cônes ou ellipsoïdes verticaux), et leur rayon est uniquement basé sur le diamètre des arbres (DBH), selon la relation :

$$crownRadius = \beta_{crown} + \alpha_{crown} \times DBH \tag{5.3}$$

β_{crown} et α_{crown} sont des paramètres estimés au niveau de l'espèce (données non publiées de Hendrik Davi sur le Mont Ventoux concernant le hêtre et le sapin). Lorsque le diamètre des troncs s'accroit, le rayon des couronnes évolue suivant la même formule. La hauteur des arbres et la hauteur de base de couronnes sont données à l'initialisation. L'accroissement en hauteur des arbres est calculé dans CASTANEA en fonction de l'accroissement en diamètre et de paramètres propres à l'espèce. L'accroissement en hauteur de base de couronnes suit proportionnellement l'accroissement en hauteur.

La plasticité de la taille et de la forme des couronnes pourrait être implémentée, par exemple en suivant l'approche de Jonard et al. (2020, voir section 2.2.5 « Crown extension »).

5.3 Apports du LiDAR terrestre et perspectives

5.3.1 Caractériser le lien entre LAI, LIE et transpiration

Ayant la capacité de mesurer la position des feuilles dans l'espace 3D, le LiDAR terrestre intègre une dimension supplémentaire en comparaison des méthodes traditionnelles de mesure du LAI, comme les photographies hémisphériques ou le LICOR LAI-2000. Ainsi, pour calculer le LAI à partir d'images en deux dimensions, ces méthodes doivent utiliser une valeur a priori du coefficient d'extinction. Les mesures réalisées par LiDAR terrestre, nous ont permis d'évaluer à la fois le LAI (via la méthode de Pimont et al., 2019) et le coefficient d'extinction lumineuse (à partir de

simulations radiatives basées sur les scans LiDAR), qui est un indicateur de l'efficacité d'interception de la lumière (LIE, pour *Light Interception Efficiency*).

De manière intéressante, notre étude indique un effet du mélange positif sur la LIE et négatif sur le LAI. Des mesures supplémentaires, et sur d'autres couples d'espèces, seraient nécessaires pour identifier l'importance respective de ces deux traits dans la relation diversité-fonctionnement. De plus, les mécanismes causant une baisse du LAI en mélange restent incertains. Une hypothèse serait que les feuilles atteignent un niveau d'éclairement « suffisant » en raison de la complémentarité des couronnes, ce qui limiterait l'investissement dans ce compartiment. Mais la baisse du LAI pourrait également provenir d'une plus forte compétition souterraine, engendrant un besoin de limiter la transpiration par une réduction de la surface foliaire.

La relation entre LAI, LIE, transpiration et *overyielding* doit donc être mieux comprise afin d'anticiper la sensibilité à la sécheresse des peuplements mélangés. Un peuplement avec un LAI faible pourrait, à absorbance égale, limiter sa transpiration, notamment sa transpiration résiduelle. Ce mécanisme pourrait être crucial dans la résistance des mélanges aux sécheresses. Par la suite, cette problématique pourra être traitée : (i) par des mesures conjointes du niveau de transpiration, du LAI et de l'absorbance en périodes printanière et estivale en peuplements mélangés et monospécifiques comparables ; (ii) par des simulations à partir de modèles basés sur les processus hydrauliques comme SurEau (Cochard et al., 2021), en évaluant la transpiration stomatique et cuticulaire en fonctionnement normal ainsi que stressé, pour des peuplements de LIE différents.

5.3.2 Aller plus loin avec l'approche géométrique

Les analyses réalisées dans le cadre de la campagne de mesure LiDAR étaient limitées à l'étude de métriques à l'échelle du peuplement, et en utilisant seulement une approche de voxellisation. Une méthode alternative et complémentaire à la voxellisation et qui pourrait être explorée avec les données recueillies est la modélisation géométrique, consistant à reconstruire virtuellement les éléments végétaux scannés : troncs, branches, feuilles, etc. (pour une revue des deux approches, voir Calders et al., 2020).

Dans notre étude, le LAI a été évalué à l'aide du *Plant Area Index* (PAI), ne différenciant pas les surfaces de feuilles de celles de branches et de troncs. Nos résultats souffrent donc d'une incertitude sur la part de PAI que l'on peut attribuer au LAI. Connaître la surface de feuilles permettrait d'évaluer les capacités photosynthétiques

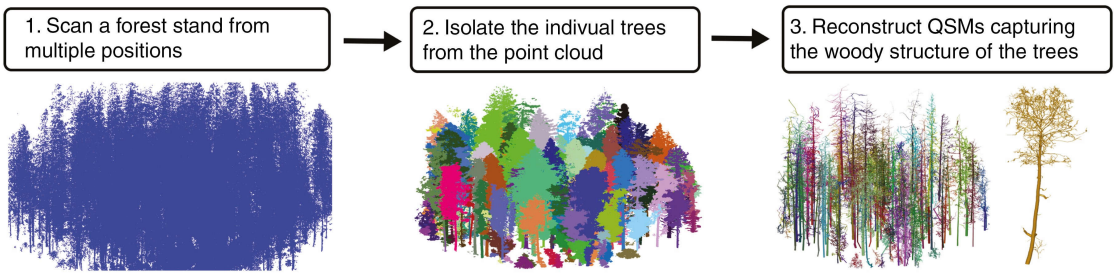


FIGURE 5.1 – Adapté de O'Sullivan et al. (2021). Chaîne de traitement pour la reconstruction de QSM. 1 : Scan d'une placette à partir de différentes positions. 2 : Segmentation des arbres individuels. 3 : Reconstruction des QSM.

des peuplements, et ainsi l'effet du mélange sur celles-ci. De plus, il est possible que les interactions interspécifiques affectent la répartition entre LAI et WAI (*Wood Area Index*, soit la surface de bois par unité de sol).

Plusieurs méthodes basées sur l'approche géométrique sont proposées pour différencier le bois des feuilles (Wang et al., 2020 ; Vicari et al., 2019), mais d'autres méthodes basées sur une approche d'intensité des rayons existent (Béland et al., 2014). Dans tous les cas, la classification bois-feuille est particulièrement délicate pour les conifères, en raison de la petite taille et de la densité des aiguilles (Sun et al., 2021), ce qui limite les possibilités de traitement en mélange feuillu-conifère.

En plus de permettre une meilleure estimation du fonctionnement photosynthétique et radiatif, la différenciation bois-feuille ouvre la voie aux modèles structurels quantitatifs (dit QSM, pour *quantitative structural model*), consistant en une reconstruction de la géométrie du bois à partir de cylindres unitaires. La reconstruction de QSM requiert également une étape de segmentation des arbres individuels (figure 5.1, et voir O'Sullivan et al., 2021, pour une revue rapide des méthodes existantes de segmentation et de reconstruction de QSM).

La reconstruction de QSM permettrait d'étudier les caractéristiques structurelles des individus et notamment de leurs couronnes pour chaque espèce. Ainsi, nous pourrions évaluer l'effet net du mélange sur la hauteur des hêtres et des sapins, ainsi que sur leur largeur de couronne et sur la complexité de leur branchage. Selon Pretzsch (2014), les hêtres en mélange avec l'épicéa auraient, en comparaison à une situation monospécifique, des couronnes plus ouvertes (structure en bouquet plutôt qu'en pinceau, voir figure 5.2), comprenant moins de branches de premier ordre et plus de second et troisième ordre. De plus, leurs branches seraient plus proches de l'horizontal, et leurs couronnes seraient plus volumineuses. Les propriétés calculées à partir des

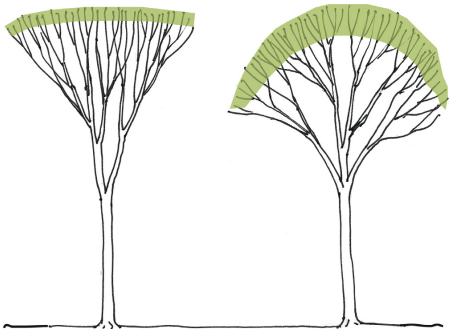


FIGURE 5.2 – Tiré de Pretzsch (2014). Représentation schématique de la couronne du hêtre commun observée en peuplement monospécifique (avec une structure en pinceau, gauche), et en peuplement mélangé avec l'épicéa (avec une structure en bouquet, droite).

QSM peuvent ainsi nous informer sur le *canopy packing* en profitant de l'échelle individuelle.

L'approche géométrique permettrait en outre de différencier les hêtres des sapins, afin d'évaluer la part du LAI revenant à chaque espèce. Ainsi, la variation du LAI liée aux interactions pourrait être attribuée à l'une ou l'autre des espèces. Enfin, la segmentation bois-feuille et la reconstruction de QSM pourraient nous informer quand à la répartition de la biomasse aérienne entre les compartiments troncs, branches et feuilles et l'effet du mélange sur celle-ci.

5.4 Conclusion et indications pour la gestion forestière

M'inscrivant dans le champ d'étude de la relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes forestiers, j'ai mis en œuvre deux approches complémentaires et originales. Premièrement, j'ai mené une campagne de mesure par LiDAR terrestre sur un dispositif de comparaison de placettes, GMAP, afin d'étudier l'effet du mélange sur la structure aérienne en hêtraie-sapinière. Deuxièmement, j'ai développé un modèle de croissance forestière, PDG-Arena, basé sur les processus et les individus en compétition pour l'eau et la lumière, et permettant de simuler le fonctionnement des mélanges forestiers.

Les données pré-existantes sur le réseau GMAP montrent que le mélange hêtre-sapin engendre un *overyielding* ainsi qu'une baisse de la compétition aérienne, mise en lumière par une baisse de la hauteur des arbres. Nos données LiDAR montrent que l'*overyielding* pourrait passer par un relâchement de la compétition pour la lumière,

de part un accroissement de l'efficacité de l'interception de la lumière (c'est-à-dire, de la quantité de lumière captée à LAI égal).

Les dynamiques simulées en hêtraies-sapinières indiquent que l'*overyielding* pourrait aller de pair avec une transpiration accrue. Elles soulignent également l'asymétrie de l'effet du mélange, qui favorise principalement l'absorbance du hêtre (et, par conséquent, sa productivité et sa transpiration) au détriment de la productivité du sapin (de part une augmentation du déficit hydrique). Suivant ces résultats de simulation - et sans préjuger d'une adaptation génétique qui pourrait favoriser l'adaptation - nous ne recommanderions donc pas le mélange hêtre-sapin dans les sites les plus à risque de stress hydrique, notamment à haute densité, car le mélange pourrait induire un déficit hydrique. La présence de hêtres co-dominants mais minoritaires dans un peuplement de sapins pourrait toutefois conférer une croissance rapide à ces hêtres, sans être trop défavorable aux sapins. Sur un site qui n'est pas à risque de sécheresse, le mélange hêtre-sapin en proportion équilibrée ou à majorité de hêtres pourrait s'avérer utile pour maximiser la productivité primaire du hêtre.

Les simulations réalisées peuvent aiguiller notre compréhension du fonctionnement de la hêtraie-sapinière, mais nécessitent un certain recul, compte tenu des incertitudes quant aux phénomènes régissant le fonctionnement des arbres en communauté et dans le contexte du changement climatique.

De plus, si nos simulations pointent vers une augmentation du déficit hydrique liée au mélange, cet effet n'est pas relevé dans les études d'observation de la littérature. Ainsi, il est possible que les interactions entre hêtres et sapins favorisent un usage complémentaire - et donc moins intensif - de l'eau, qui n'a pas été relevé par notre modèle. De manière inattendue, notre étude par LiDAR terrestre montre ainsi que l'indice foliaire peut être amoindri par le mélange, ce qui pourrait être bénéfique pour le bilan hydrique.

Les flux hydriques n'ayant pas été étudiés ici, aller plus loin nécessiterait de mieux caractériser les interactions interspécifiques concernant l'usage de l'eau. Pour cela, il serait possible : soit d'implémenter dans le modèle la réaction propre des espèces au stress hydrique, afin de tester si des mécanismes de complémentarité pour l'usage de l'eau apparaissent ; soit d'évaluer *in situ* le rôle du LAI et de l'efficacité d'utilisation de la lumière sur la productivité et la transpiration, et ce, en peuplements mélangés et monospécifiques.

PDG-Arena se montre capable de simuler des interactions interspécifiques émergentes - et, notamment, de complémentarité - à partir des processus écophysiolo-

giques élémentaires et de la mise en compétition d'individus d'espèces différentes. Ainsi, notre nouveau modèle fournit une base importante pour l'étude du fonctionnement des mélanges forestiers.

Bibliographie

Alagele, S.M., Jose, S., Anderson, S.H., Udawatta, R.P., 2021. Hydraulic lift : processes, methods, and practical implications for society. Agroforestry Systems 95, 641–657. doi :10.1007/s10457-021-00614-w.

Ali, A., 2019. Forest stand structure and functioning : Current knowledge and future challenges. Ecological Indicators 98, 665–677. doi :10.1016/j.ecolind.2018.11.017.

Ampoorter, E., Barbaro, L., Jactel, H., Baeten, L., Boberg, J., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Dawud, S.M., Deconchat, M., Smedt, P.D., Wandeler, H.D., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Joly, F.X., Koricheva, J., Milligan, H., Muys, B., Nguyen, D., Ratcliffe, S., Raulund-Rasmussen, K., Scherer-Lorenzen, M., van der Plas, F., Keer, J.V., Verheyen, K., Vesterdal, L., Allan, E., 2020. Tree diversity is key for promoting the diversity and abundance of forest-associated taxa in Europe. Oikos 129, 133–146. doi :10.1111/oik.06290.

Anderegg, W.R.L., Konings, A.G., Trugman, A.T., Yu, K., Bowling, D.R., Gabbitas, R., Karp, D.S., Pacala, S., Sperry, J.S., Sulman, B.N., Zenes, N., 2018. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. Nature 561, 538–541. doi :10.1038/s41586-018-0539-7.

Augusto, L., Boča, A., 2022. Tree functional traits, forest biomass, and tree species diversity interact with site properties to drive forest soil carbon. Nature Communications 13, 1097. doi :10.1038/s41467-022-28748-0.

Bachofen, C., Tumber-Dávila, S.J., Mackay, D.S., McDowell, N.G., Carminati, A., Klein, T., Stocker, B.D., Mencuccini, M., Grossiord, C., 2024. Tree water uptake patterns across the globe. New Phytologist 242, 1891–1910. doi :10.1111/nph.19762.

Ball, J.T., Woodrow, I.E., Berry, J.A., 1987. A Model Predicting Stomatal Conductance and its Contribution to the Control of Photosynthesis under Different Environmental Conditions, dans : Biggins, J. (Ed.), Progress in Photosynthesis Research : Volume 4 Proceedings of the VIIth International Congress on Photosynthesis Providence, Rhode Island, USA, August 10–15, 1986. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 221–224. doi :10.1007/978-94-017-0519-6_48.

Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. Ecology Letters 9, 1146–1156. doi :10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x.

Bauhus, J., Forrester, D.I., Gardiner, B., Jactel, H., Vallejo, R., Pretzsch, H., 2017a. Ecological Stability of Mixed-Species Forests, dans : Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), Mixed-Species Forests : Ecology and Management. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 337–382. doi :10.1007/978-3-662-54553-9_7.

Bauhus, J., Forrester, D.I., Pretzsch, H., 2017b. From Observations to Evidence About Effects of Mixed-Species Stands, dans : Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), Mixed-Species Forests : Ecology and Management. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 27–71. doi :10.1007/978-3-662-54553-9_2.

Bauhus, J., Forrester, D.I., Pretzsch, H., 2017c. Mixed-Species Forests : The Development of a Forest Management Paradigm, dans : Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), Mixed-Species Forests : Ecology and Management. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 1–25. doi :10.1007/978-3-662-54553-9_1.

Benavides, R., Carvalho, B., Bastias, C.C., López-Quiroga, D., Mas, A., Cavers, S., Gray, A., Albet, A., Alía, R., Ambrosio, O., Aravanopoulos, F., Auñón, F., Avanzi, C., Avramidou, E.V., Bagnoli, F., Ballesteros, E., Barbas, E., Bastien, C., Bernier, F., Bignalet, H., Bouic, D., Brunetto, W., Buchovska, J., Cabanillas-Saldaña, A.M., Cheval, N., Climent, J.M., Correard, M., Cremer, E., Danusevičius, D., Dauphin, B., Del Caño, F., Denou, J.L., Dokhelar, B., Dourthe, R., Farsakoglou, A.M., Fera, A., Fonti, P., Ganopoulos, I., García del Barrio, J.M., Gilg, O., González-Martínez, S.C., Graf, R., Grivet, D., Gugerli, F., Hartleitner, C., Heer, K., Hollenbach, E., Hurel, A., Issehuth, B., Jean, F., Jorge, V., Jouineau, A., Kappner, J.P., Kärkkäinen, K., Kesälahti, R., Knutzen, F., Kujala, S.T., Kumpula, T., Labriola, M., Lalanne, C., Lambertz, J., Lascoux, M., Le Provost, G., Liesebach, M., Malliarou, E., Marchon, J., Mariotte, N., Martínez-Sancho, E., Matesanz, S., Meischner, H., Michotey, C., Milesi, P., Morganti, S., Myking, T., Nilsen, A.E., Notivol, E., Opgenoorth, L., Østreng, G., Pakull, B., Piotti, A., Plomion, C., Poinot, N., Pringarbe, M., Puzos, L., Pyhäjärvi, T., Raffin, A., Ramírez-Valiente, J.A., Rellstab, C., Richter, S., Robledo-Arnuncio, J.J., San Segundo, S., Savolainen, O., Schneck, V., Schueler, S., Scotti, I., Semerikov, V., Henrik Sønstebø, J., Spanu, I., Thevenet, J., Tollefsrud, M.M., Turion, N., Vendramin, G.G., Villar, M., Westin, J., Fady, B., Valladares, F., 2021. The GenTree Leaf Collection : Inter- and intraspecific leaf variation in seven forest tree species in Europe. Global Ecology and Biogeography 30, 590–597. doi :10.1111/geb.13239.

Benavides, R., Valladares, F., Wirth, C., Müller, S., Scherer-Lorenzen, M., 2019. Intraspecific trait variability of trees is related to canopy species richness in European forests. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 36, 24–32. doi :10.1016/j.ppees.2018.12.002.

Beugnon, R., Le Guyader, N., Milcu, A., Lenoir, J., Puissant, J., Morin, X., Hättenschwiler, S., 2024. Microclimate modulation : An overlooked mechanism influencing the impact of plant diversity on ecosystem functioning. Global Change Biology 30, e17214. doi :10.1111/gcb.17214.

Bledý, M., Vacek, S., Brabec, P., Vacek, Z., Cukor, J., Černý, J., Ševčík, R., Brynychová, K., 2024. Silver Fir (Abies alba Mill.) : Review of Ecological Insights, Forest Management Strategies, and Climate Change's Impact on European Forests. Forests 15, 998. doi :10.3390/f15060998.

Bosela, M., Kulla, L., Roessiger, J., Šebeň, V., Dobor, L., Büntgen, U., Lukac, M., 2019. Long-term effects of environmental change and species diversity on tree radial growth in a mixed European forest. Forest Ecology and Management 446, 293–303. doi :10.1016/j.foreco.2019.05.033.

Bosela, M., Lukac, M., Castagneri, D., Sedmák, R., Biber, P., Carrer, M., Konôpka, B., Nola, P., Nagel, T.A., Popa, I., Roibu, C.C., Svoboda, M., Trotsiuk, V., Büntgen, U., 2018. Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. Science of The Total Environment 615, 1460–1469. doi :10.1016/j.scitotenv.2017.09.092.

Bosela, M., Popa, I., Gömöry, D., Longauer, R., Tobin, B., Kyncl, J., Kyncl, T., Nechita, C., Petráš, R., Sidor, C.G., Šebeň, V., Büntgen, U., 2016. Effects of post-glacial phylogeny and genetic diversity on the growth variability and climate sensitivity of European silver fir. Journal of Ecology 104, 716–724. doi :10.1111/1365-2745.12561.

Bourdier, T., Cordonnier, T., Kunstler, G., Piedallu, C., Lagarrigues, G., Courbaud, B., 2016. Tree Size Inequality Reduces Forest Productivity : An Analysis Combining Inventory Data for Ten European Species and a Light Competition Model. PLOS ONE 11, e0151852. doi :10.1371/journal.pone.0151852.

Brassard, B.W., Chen, H.Y.H., Cavard, X., Laganière, J., Reich, P.B., Bergeron, Y., Paré, D., Yuan, Z., 2013. Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. Journal of Ecology 101, 210–219. doi :https://doi.org/10.1111/1365-2745.12023.

Bravo-Oviedo, A., Pretzsch, H., Ammer, C., Andenmatten, E., Barbati, A., Barreiro, S., Brang, P., Bravo, F., Coll, L., Corona, P., Ouden, J.d., Ducey, M.J., Forrester, D.I., Giergiczny, M., Jacobsen, J.B., Lesinski, J., Löf, M., Mason, W.L., Matovic, B., Metslaid, M., Morneau, F., Motiejunaite, J., O'Reilly, C., Pach, M., Ponette, Q., Rio, M.d., Short, I., Skovsgaard, J.P., Soliño, M., Spathelf, P., Sterba, H., Stojanovic, D., Strelcova, K., Svoboda, M., Verheyen, K., Lüpke, N.v., Zlatanov, T., 2014. European Mixed Forests : definition and research perspectives. Forest Systems 23, 518–533. doi :10.5424/fs/2014233-06256.

Brockerhoff, E.G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D.I., Gardiner, B., González-Olabarria, J.R., Lyver, P.O., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I.D., van der Plas, F., Jactel, H., 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. Biodiversity and Conservation 26, 3005–3035. doi :10.1007/s10531-017-1453-2.

Brèteau-Amores, S., Brunette, M., Davi, H., 2019. An Economic Comparison of Adaptation Strategies Towards a Drought-induced Risk of Forest Decline. Ecological Economics 164, 106294. doi :10.1016/j.ecolecon.2019.04.006.

Béland, M., Baldocchi, D.D., Widlowski, J.L., Fournier, R.A., Verstraete, M.M., 2014. On seeing the wood from the leaves and the role of voxel size in determining leaf area distribution

of forests with terrestrial LiDAR. Agricultural and Forest Meteorology 184, 82–97. doi :10.1016/j.agrformet.2013.09.005.

Cailleret, M., Davi, H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring Fagus sylvatica and Abies alba along an altitudinal gradient. TREES-STRUCTURE AND FUNCTION 25, 265–276. doi :10.1007/s00468-010-0503-0.

Calders, K., Adams, J., Armston, J., Bartholomeus, H., Bauwens, S., Bentley, L.P., Chave, J., Danson, F.M., Demol, M., Disney, M., Gaulton, R., Krishna Moorthy, S.M., Levick, S.R., Saarinen, N., Schaaf, C., Stovall, A., Terryn, L., Wilkes, P., Verbeeck, H., 2020. Terrestrial laser scanning in forest ecology : Expanding the horizon. Remote Sensing of Environment 251, 112102. doi :10.1016/j.rse.2020.112102.

Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I., Gonzalez, A., 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. American Journal of Botany 98, 572–592. doi :10.3732/ajb.1000364.

Martinez del Castillo, E., Zang, C.S., Buras, A., Hacket-Pain, A., Esper, J., Serrano-Notivoli, R., Hartl, C., Weigel, R., Klesse, S., Resco de Dios, V., Scharnweber, T., Dorado-Liñán, I., van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., Jump, A., Mikac, S., Banzragch, B.E., Beck, W., Cavin, L., Claessens, H., Čada, V., Čufar, K., Dulamsuren, C., Gričar, J., Gil-Pelegrín, E., Janda, P., Kazimirovic, M., Kreyling, J., Latte, N., Leuschner, C., Longares, L.A., Menzel, A., Merela, M., Motta, R., Muffler, L., Nola, P., Petritan, A.M., Petritan, I.C., Prislan, P., Rubio-Cuadrado, A., Rydval, M., Stajić, B., Svoboda, M., Toromani, E., Trotsiuk, V., Wilmking, M., Zlatanov, T., de Luis, M., 2022. Climate-change-driven growth decline of European beech forests. Communications Biology 5, 1–9. doi :10.1038/s42003-022-03107-3.

Castro-Izaguirre, N., Chi, X., Baruffol, M., Tang, Z., Ma, K., Schmid, B., Niklaus, P.A., 2016. Tree Diversity Enhances Stand Carbon Storage but Not Leaf Area in a Subtropical Forest. PLOS ONE 11, e0167771. doi :10.1371/journal.pone.0167771.

Chen, S., Shahi, C., Chen, H.Y.H., McLaren, B., 2017. Economic analysis of forest management alternatives : Compositional objectives, rotation ages, and harvest methods in boreal forests. Forest Policy and Economics 85, 124–134. doi :10.1016/j.forpol.2017.09.006.

Chen, X., Taylor, A.R., Reich, P.B., Hisano, M., Chen, H.Y.H., Chang, S.X., 2023. Tree diversity increases decadal forest soil carbon and nitrogen accrual. Nature 618, 94–101. doi :10.1038/s41586-023-05941-9.

Chisholm, R.A., Dutta Gupta, T., 2023. A critical assessment of the biodiversity–productivity relationship in forests and implications for conservation. Oecologia 201, 887–900. doi :10.1007/s00442-023-05363-4.

Chisholm, R.A., Muller-Landau, H.C., Abdul Rahman, K., Bebber, D.P., Bin, Y., Bohlman, S.A., Bourg, N.A., Brinks, J., Bunyavejchewin, S., Butt, N., Cao, H., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L.W., Chiang, J.M., Chuyong, G., Condit, R., Dattaraja, H.S., Davies, S., Duque, A., Fletcher, C., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hao, Z., Harrison, R.D., Howe, R., Hsieh, C.F., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Larson, A.J., Lian, J., Lin, D., Liu, H., Lutz, J.A., Ma, K., Malhi, Y., McMahon, S., McShea, W., Meegaskumbura, M., Mohd. Razman, S., Morecroft,

M.D., Nytch, C.J., Oliveira, A., Parker, G.G., Pulla, S., Punchi-Manage, R., Romero-Saltos, H., Sang, W., Schurman, J., Su, S.H., Sukumar, R., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thomas, D., Thomas, S., Thompson, J., Valencia, R., Wolf, A., Yap, S., Ye, W., Yuan, Z., Zimmerman, J.K., 2013. Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. Journal of Ecology 101, 1214–1224. doi :10.1111/1365-2745.12132.

Citepa, 2024. Rapport Secten – Emissions de gaz à effet de serre et de polluants atmosphériques 1990-2023.

Cochard, H., Pimont, F., Ruffault, J., Martin-StPaul, N., 2021. SurEau : a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. Annals of Forest Science 78, 55. doi :10.1007/s13595-021-01067-y.

Davi, H., Cailleret, M., 2017. Assessing drought-driven mortality trees with physiological process-based models. Agricultural and Forest Meteorology 232, 279–290. doi :10.1016/j.agrformet.2016.08.019.

Dawud, S.M., Raulund-Rasmussen, K., Ratcliffe, S., Domisch, T., Finér, L., Joly, F.X., Hättenschwiler, S., Vesterdal, L., 2017. Tree species functional group is a more important driver of soil properties than tree species diversity across major European forest types. Functional Ecology 31, 1153–1162. doi :10.1111/1365-2435.12821.

Delpierre, N., Soudani, K., François, C., Le Maire, G., Bernhofer, C., Kutsch, W., Misson, L., Rambal, S., Vesala, T., Dufrêne, E., 2012. Quantifying the influence of climate and biological drivers on the interannual variability of carbon exchanges in European forests through process-based modelling. Agricultural and Forest Meteorology 154-155, 99–112. doi :10.1016/j.agrformet.2011.10.010.

Des Roches, S., Post, D.M., Turley, N.E., Bailey, J.K., Hendry, A.P., Kinnison, M.T., Schweitzer, J.A., Palkovacs, E.P., 2018. The ecological importance of intraspecific variation. Nature Ecology & Evolution 2, 57–64. doi :10.1038/s41559-017-0402-5.

Dieler, J., Pretzsch, H., 2013. Morphological plasticity of European beech (Fagus sylvatica L.) in pure and mixed-species stands. Forest Ecology and Management 295, 97–108. doi :10.1016/j.foreco.2012.12.049.

Dounavi, A., Netzer, F., Celepirovic, N., Ivanković, M., Burger, J., Figueroa, A.G., Schön, S., Simon, J., Cremer, E., Fussi, B., Konnert, M., Rennenberg, H., 2016. Genetic and physiological differences of European beech provenances (*F. sylvatica* L.) exposed to drought stress. Forest Ecology and Management 361, 226–236. doi :10.1016/j.foreco.2015.11.014.

Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C., de Coligny, F., 2012. Capsis : an open software framework and community for forest growth modelling. Annals of Forest Science 69, 221–233. doi :10.1007/s13595-011-0140-9.

Dufrêne, E., Davi, H., François, C., Maire, G.l., Dantec, V.L., Granier, A., 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. doi :10/fjnfgr.

Durrant, T.H., de Rigo, D., Caudullo, G., 2016. Fagus sylvatica and other beeches in Europe : distribution, habitat, usage and threats, dans : San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species. Publication Office of the European Union, Luxembourg, pp. e012b90+.

Dănescu, A., Albrecht, A.T., Bauhus, J., 2016. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. Oecologia 182, 319–333. doi :10.1007/s00442-016-3623-4.

EEA, 2007. European forest types Categories and types for sustainable forest management reporting and policy. Rapport technique 2nd edition. European Environment Agency.

FAO, 2020. FOREST EUROPE, 2020 : State of Europe's Forests.

FAO, 2021. Évaluation des ressources forestières mondiales 2020.

Felton, A., Nilsson, U., Sonesson, J., Felton, A.M., Roberge, J.M., Ranius, T., Ahlström, M., Bergh, J., Björkman, C., Boberg, J., Drössler, L., Fahlvik, N., Gong, P., Holmström, E., Keskitalo, E.C.H., Klapwijk, M.J., Laudon, H., Lundmark, T., Niklasson, M., Nordin, A., Pettersson, M., Stenlid, J., Sténs, A., Wallertz, K., 2016. Replacing monocultures with mixed-species stands : Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. Ambio 45, 124–139. doi :10.1007/s13280-015-0749-2.

Fichtner, A., Härdtle, W., Li, Y., Bruelheide, H., Kunz, M., von Oheimb, G., 2017. From competition to facilitation : how tree species respond to neighbourhood diversity. Ecology Letters 20, 892–900. doi :10.1111/ele.12786.

Forrester, D.I., 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests : From pattern to process. Forest Ecology and Management 312, 282–292. doi :10.1016/j.foreco.2013.10.003.

Forrester, D.I., 2015. Transpiration and water-use efficiency in mixed-species forests versus monocultures : effects of tree size, stand density and season. Tree Physiology 35, 289–304. doi :10.1093/treephys/tpv011.

Forrester, D.I., 2017. Ecological and Physiological Processes in Mixed Versus Monospecific Stands, dans : Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), Mixed-Species Forests : Ecology and Management. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 73–115. doi :10.1007/978-3-662-54553-9_3.

Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. Current Forestry Reports 2, 45–61. doi :10.1007/s40725-016-0031-2.

Forrester, D.I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., Grossiord, C., 2016. Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. Journal of Applied Ecology 53, 1725–1734. doi :10.1111/1365-2664.12745.

Forrester, D.I., Rodenfels, P., Haase, J., Härdtle, W., Leppert, K.N., Niklaus, P.A., von Oheimb, G., Scherer-Lorenzen, M., Bauhus, J., 2019. Tree-species interactions increase light absorption and growth in Chinese subtropical mixed-species plantations. Oecologia 191, 421–432. doi :10.1007/s00442-019-04495-w.

Forrester, D.I., Theiveyanathan, S., Collopy, J.J., Marcar, N.E., 2010. Enhanced water use efficiency in a mixed *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* plantation. Forest Ecology and Management 259, 1761–1770. doi :10.1016/j.foreco.2009.07.036.

Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. Nature Communications 4, 1340. doi :10.1038/ncomms2328.

Gazol, A., Camarero, J.J., 2016. Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought. Journal of Ecology 104, 1063–1075. doi :10.1111/1365-2745.12575.

Gazol, A., Camarero, J.J., Colangelo, M., de Luis, M., Martínez del Castillo, E., Serra-Maluquer, X., 2019. Summer drought and spring frost, but not their interaction, constrain European beech and Silver fir growth in their southern distribution limits. Agricultural and Forest Meteorology 278, 107695. doi :10.1016/j.agrformet.2019.107695.

Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., Rennenberg, H., 2007. Potential risks for European beech (Fagus sylvatica L.) in a changing climate. Trees 21, 1–11. doi :10.1007/s00468-006-0107-x.

GIEC, 2021. Résumé à l'intention des décideurs. In : Changement climatique 2021 : les bases scientifiques physiques. Contribution du Groupe de travail I au sixième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. [publié sous la direction de Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, et B. Zhou], Cambridge University Press.

Gillerot, L., Forrester, D.I., Bottero, A., Rigling, A., Lévesque, M., 2021. Tree Neighbourhood Diversity Has Negligible Effects on Drought Resilience of European Beech, Silver Fir and Norway Spruce. Ecosystems 24, 20–36. doi :10.1007/s10021-020-00501-y.

Godineau, C., Fririon, V., Beudez, N., de Coligny, F., Courbet, F., Ligot, G., Oddou-Muratorio, S., Sanchez, L., Lefèvre, F., 2023. A demo-genetic model shows how silviculture reduces natural density-dependent selection in tree populations. Evolutionary Applications 16, 1830–1844. doi :10.1111/eva.13606.

Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecological Modelling 116, 269–283. doi :10.1016/S0304-3800(98)00205-1.

Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grünwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D.,

Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C., Rodrigues, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, T., Wang, Q., 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year : 2003. Agricultural and Forest Meteorology 143, 123–145. doi :10.1016/j.agrformet.2006.12.004.

Grossiord, C., 2019. Having the right neighbors : how tree species diversity modulates drought impacts on forests. New Phytologist 228, 42–49. doi :https://doi.org/10.1111/nph.15667.

Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A., Berger, S., Bréchet, C., Hentschel, R., Hommel, R., Scherer-Lorenzen, M., Bonal, D., 2014a. Impact of interspecific interactions on the soil water uptake depth in a young temperate mixed species plantation. Journal of Hydrology 519, 3511–3519. doi :10.1016/j.jhydrol.2014.11.011.

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Chećko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finér, L., Pollastrini, M., Scherer-Lorenzen, M., Valladares, F., Bonal, D., Gessler, A., 2014b. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. Proceedings of the National Academy of Sciences 111, 14812–14815. doi :10.1073/pnas.1411970111.

Guillemot, J., Francois, C., Hmimina, G., Dufrêne, E., Martin-StPaul, N.K., Soudani, K., Marie, G., Ourcival, J.M., Delpierre, N., 2016. Environmental control of carbon allocation matters for modelling forest growth. New Phytologist , n/a–n/adoi :10.1111/nph.14320.

Hafner, B.D., Tomasella, M., Häberle, K.H., Goebel, M., Matyssek, R., Grams, T.E.E., 2017. Hydraulic redistribution under moderate drought among English oak, European beech and Norway spruce determined by deuterium isotope labeling in a split-root experiment. Tree Physiology 37, 950–960. doi :10.1093/treephys/tpx050.

He, D., Biswas, S.R., Xu, M.S., Yang, T.H., You, W.H., Yan, E.R., 2021. The importance of intraspecific trait variability in promoting functional niche dimensionality. Ecography 44, 380–390. doi :10.1111/ecog.05254.

Heinrichs, S., Ammer, C., Mund, M., Boch, S., Budde, S., Fischer, M., Müller, J., Schöning, I., Schulze, E.D., Schmidt, W., Weckesser, M., Schall, P., 2019. Landscape-Scale Mixtures of Tree Species are More Effective than Stand-Scale Mixtures for Biodiversity of Vascular Plants, Bryophytes and Lichens. Forests 10, 73. doi :10.3390/f10010073.

Holt, R.D., Bonsall, M.B., 2017. Apparent Competition. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 48, 447–471. doi :10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628.

Hu, Y., Xiang, W., Schäfer, K.V.R., Lei, P., Deng, X., Forrester, D.I., Fang, X., Zeng, Y., Ouyang, S., Chen, L., Peng, C., 2022. Photosynthetic and hydraulic traits influence forest resistance and resilience to drought stress across different biomes. Science of The Total Environment 828, 154517. doi :10.1016/j.scitotenv.2022.154517.

Hulvey, K.B., Hobbs, R.J., Standish, R.J., Lindenmayer, D.B., Lach, L., Perring, M.P., 2013. Benefits of tree mixes in carbon plantings. Nature Climate Change 3, 869–874. doi :10.1038/nclimate1862.

IGN, 2016. L'IF N°36 - LES FORÊTS MÉLANGÉES. URL : https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/IF_36.pdf.

IGN, 2022. Page web : Growing-stock volume and distribution (consulté le 2024-09-10). URL : https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?rubrique86.

IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services. Rapport technique. Zenodo. doi :10.5281/ZENODO.3826599.

Jacob, M., Leuschner, C., Thomas, F.M., 2010. Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. Annals of Forest Science 67, 503–503. doi :10.1051/forest/2010005.

Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., Castagneyrol, B., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J.R., Koricheva, J., Meurisse, N., Brockerhoff, E.G., 2017. Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. Current Forestry Reports 3, 223–243. doi :10.1007/s40725-017-0064-1.

Jactel, H., Gritti, E.S., Drössler, L., Forrester, D.I., Mason, W.L., Morin, X., Pretzsch, H., Castagneyrol, B., 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests : climate matters. Biology Letters 14, 20170747. doi :10.1098/rsbl.2017.0747.

Jactel, H., Koricheva, J., Castagneyrol, B., 2019. Responses of forest insect pests to climate change : not so simple. Current Opinion in Insect Science 35, 103–108. doi :10.1016/j.cois.2019.07.010.

Jactel, H., Moreira, X., Castagneyrol, B., 2021. Tree Diversity and Forest Resistance to Insect Pests : Patterns, Mechanisms, and Prospects. Annual Review of Entomology 66, 277–296. doi :10.1146/annurev-ento-041720-075234.

Jonard, M., André, F., de Coligny, F., de Wergifosse, L., Beudez, N., Davi, H., Ligot, G., Ponette, Q., Vincke, C., 2020. HETEROFOR 1.0 : a spatially explicit model for exploring the response of structurally complex forests to uncertain future conditions – Part 1 : Carbon fluxes and tree dimensional growth. Geoscientific Model Development 13, 905–935. doi :10.5194/gmd-13-905-2020.

Jourdan, M., Kunstler, G., Morin, X., 2020. How neighbourhood interactions control the temporal stability and resilience to drought of trees in mountain forests. Journal of Ecology 108, 666–677. doi :https://doi.org/10.1111/1365-2745.13294.

Jourdan, M., Lebourgeois, F., Morin, X., 2019. The effect of tree diversity on the resistance and recovery of forest stands in the French Alps may depend on species differences in hydraulic features. Forest Ecology and Management 450, 117486. doi :10.1016/j.foreco.2019.117486.

Jourdan, M., Piedallu, C., Baudry, J., Defossez, E., Morin, X., 2021. Tree diversity and the temporal stability of mountain forest productivity : testing the effect of species composition, through asynchrony and overyielding. European Journal of Forest Research 140, 273–286. doi :10.1007/s10342-020-01329-w.

Journé, V., Papaïx, J., Walker, E., Courbet, F., Lefèvre, F., Oddou-Muratorio, S., Davi, H., 2021. A hierarchical Bayesian model to investigate trade-offs between growth and reproduction in a long-lived plant. doi :10.1101/2021.01.26.428205.

Jucker, T., Avăcăriței, D., Bărnoaiea, I., Duduman, G., Bouriaud, O., Coomes, D.A., 2016. Climate modulates the effects of tree diversity on forest productivity. Journal of Ecology 104, 388–398. doi :https://doi.org/10.1111/1365-2745.12522.

Jucker, T., Bouriaud, O., Coomes, D.A., 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. Functional Ecology 29, 1078–1086. doi :10.1111/1365-2435.12428.

Jump, A.S., Hunt, J.M., Peñuelas, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of Fagus sylvatica. Global Change Biology 12, 2163–2174. doi :10.1111/j.1365-2486.2006.01250.x.

Kahmen, A., Basler, D., Hoch, G., Link, R.M., Schuldt, B., Zahnd, C., Arend, M., 2022. Root water uptake depth determines the hydraulic vulnerability of temperate European tree species during the extreme 2018 drought. Plant Biology 24, 1224–1239. doi :10.1111/plb.13476.

Keenan, R.J., 2015. Climate change impacts and adaptation in forest management : a review. Annals of Forest Science 72, 145–167. doi :10.1007/s13595-014-0446-5.

Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., Mosandl, R., 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species : a review on yield, ecological stability and economics. European Journal of Forest Research 127, 89–101. doi :10.1007/s10342-007-0186-2.

Knutzen, F., Averbeck, P., Barrasso, C., Bouwer, L.M., Gardiner, B., Grünzweig, J.M., Hänel, S., Haustein, K., Johannessen, M.R., Kollet, S., Pietikaeinen, J.P., Pietras-Couffignal, K., Pinto, J.G., Rechid, D., Rousi, E., Russo, A., Suarez-Gutierrez, L., Wendler, J., Xoplaki, E., Gliksman, D., 2023. Impacts and damages of the European multi-year drought and heat event 2018–2022 on forests, a review. EGUsphere , 1–56doi :10.5194/egusphere-2023-1463.

Lamarins, A., Fririon, V., Folio, D., Vernier, C., Daupagne, L., Labonne, J., Buoro, M., Lefèvre, F., Piou, C., Oddou-Muratorio, S., 2022. Importance of interindividual interactions in eco-evolutionary population dynamics : The rise of demo-genetic agent-based models. Evolutionary Applications 15, 1988–2001. doi :10.1111/eva.13508.

Lebourgeois, F., Gomez, N., Pinto, P., Mérian, P., 2013. Mixed stands reduce Abies alba tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. Forest Ecology and Management 303, 61–71. doi :10.1016/j.foreco.2013.04.003.

Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzere, J., Gidoin, C., Karam, M.J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. Annals of Forest Science 71, 723–739. doi :10.1007/s13595-013-0272-1.

Leuschner, C., 2020. Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.)—A review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 47, 125576. doi :10.1016/j.ppees.2020.125576.

Leuschner, C., Ellenberg, H., 2017. Abiotic Conditions, Flora, Ecosystem Functions and Recent Human Influence, dans : Leuschner, C., Ellenberg, H. (Eds.), Ecology of Central European Forests : Vegetation Ecology of Central Europe, Volume I. Springer International Publishing, Cham, pp. 119–347. doi :10.1007/978-3-319-43042-3_4.

Leuschner, C., Meier, I.C., 2018. The ecology of Central European tree species : Trait spectra, functional trade-offs, and ecological classification of adult trees. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 33, 89–103. doi :10.1016/j.ppees.2018.05.003.

Li, L., Yang, Z.L., Matheny, A.M., Zheng, H., Swenson, S.C., Lawrence, D.M., Barlage, M., Yan, B., McDowell, N.G., Leung, L.R., 2021. Representation of Plant Hydraulics in the Noah-MP Land Surface Model : Model Development and Multiscale Evaluation. Journal of Advances in Modeling Earth Systems 13, e2020MS002214. doi :10.1029/2020MS002214.

Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H., de Miguel, S., Paquette, A., Hérault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C.B., Glick, H.B., Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.J., Pfautsch, S., Viana, H., Vibrans, A.C., Ammer, C., Schall, P., Verbyla, D., Tchebakova, N., Fischer, M., Watson, J.V., Chen, H.Y.H., Lei, X., Schelhaas, M.J., Lu, H., Gianelle, D., Parfenova, E.I., Salas, C., Lee, E., Lee, B., Kim, H.S., Bruelheide, H., Coomes, D.A., Piotto, D., Sunderland, T., Schmid, B., Gourlet-Fleury, S., Sonké, B., Tavani, R., Zhu, J., Brandl, S., Vayreda, J., Kitahara, F., Searle, E.B., Neldner, V.J., Ngugi, M.R., Baraloto, C., Frizzera, L., Bałazy, R., Oleksyn, J., Zawiła-Niedźwiecki, T., Bouriaud, O., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Valladares, F., Jagodzinski, A.M., Peri, P.L., Gonmadje, C., Marthy, W., O'Brien, T., Martin, E.H., Marshall, A.R., Rovero, F., Bitariho, R., Niklaus, P.A., Alvarez-Loayza, P., Chamuya, N., Valencia, R., Mortier, F., Wortel, V., Engone-Obiang, N.L., Ferreira, L.V., Odeke, D.E., Vasquez, R.M., Lewis, S.L., Reich, P.B., 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. Science 354. doi :10.1126/science.aaf8957.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J., Marchetti, M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management 259, 698–709. doi :10.1016/j.foreco.2009.09.023.

Liu, C.L.C., Kuchma, O., Krutovsky, K.V., 2018. Mixed-species versus monocultures in plantation forestry : Development, benefits, ecosystem services and perspectives for the future. Global Ecology and Conservation 15, e00419. doi :10.1016/j.gecco.2018.e00419.

Loreau, M., 2010a. CHAPTER 6. Material Cycling and the Overall Functioning of Ecosystems, dans : From Populations to Ecosystems : Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis (MPB-46). Princeton University Press, pp. 164–195. doi :10.1515/9781400834167.164.

Loreau, M., 2010b. CHAPTER 7. Spatial Dynamics of Biodiversity and Ecosystem Functioning :, dans : From Populations to Ecosystems : Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis (MPB-46). Princeton University Press, pp. 196–224. doi :10.1515/9781400834167.196.

Magh, R.K., Bonn, B., Grote, R., Burzlaff, T., Pfautsch, S., Rennenberg, H., 2019. Drought Superimposes the Positive Effect of Silver Fir on Water Relations of European Beech in Mature Forest Stands. Forests 10, 897. doi :10.3390/f10100897.

Magh, R.K., Grün, M., Knothe, V.E., Stubenazy, T., Tejedor, J., Dannenmann, M., Rennenberg, H., 2018. Silver-fir (Abies alba MILL.) neighbors improve water relations of European beech (Fagus sylvatica L.), but do not affect N nutrition. Trees 32, 337–348. doi :10.1007/s00468-017-1557-z.

le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F.J., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.P., Laclau, J.P., 2013. Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species Eucalyptus grandis and Acacia mangium plantations. Forest Ecology and Management 288, 31–42. doi :10.1016/j.foreco.2012.03.005.

Mao, Z., Saint-André, L., Bourrier, F., Stokes, A., Cordonnier, T., 2015. Modelling and predicting the spatial distribution of tree root density in heterogeneous forest ecosystems. Annals of Botany 116, 261–277. doi :10.1093/aob/mcv092.

Martin-Ducup, O., Robert, S., Fournier, R.A., 2016. Response of sugar maple (Acer saccharum, Marsh.) tree crown structure to competition in pure versus mixed stands. Forest Ecology and Management 374, 20–32. doi :10.1016/j.foreco.2016.04.047.

Martínez-Vilalta, J., Garcia-Forner, N., 2017. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought : deconstructing the iso/anisohydric concept. Plant, Cell & Environment 40, 962–976. doi :10.1111/pce.12846.

Mauri, A., de Rigo, D., Caudullo, G., 2016. Abies alba in Europe : distribution, habitat, usage and threats, dans : San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species. Publication Office of the European Union, Luxembourg, pp. e01493b+.

McIntire, E.J.B., Fajardo, A., 2014. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. New Phytologist 201, 403–416. doi :10.1111/nph.12478.

Messier, C., Bauhus, J., Sousa-Silva, R., Auge, H., Baeten, L., Barsoum, N., Bruelheide, H., Caldwell, B., Cavender-Bares, J., Dhiedt, E., Eisenhauer, N., Ganade, G., Gravel, D., Guillemot, J., Hall, J.S., Hector, A., Hérault, B., Jactel, H., Koricheva, J., Kreft, H., Mereu, S., Muys, B., Nock, C.A., Paquette, A., Parker, J.D., Perring, M.P., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schnabel, F., Verheyen, K., Weih, M., Wollni, M., Zemp, D.C., 2022. For the sake of resilience and multifunctionality, let's diversify planted forests! Conservation Letters 15, e12829. doi :10.1111/conl.12829.

Mina, M., Huber, M.O., Forrester, D.I., Thürig, E., Rohner, B., 2018. Multiple factors modulate tree growth complementarity in Central European mixed forests. Journal of Ecology 106, 1106–1119. doi :10.1111/1365-2745.12846.

Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H., 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species : Species richness promotes forest productivity. Ecology Letters 14, 1211–1219. doi :10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x.

Nadezhdina, N., David, T.S., David, J.S., Ferreira, M.I., Dohnal, M., Tesař, M., Gartner, K., Leitgeb, E., Nadezhdin, V., Cermak, J., Jimenez, M.S., Morales, D., 2010. Trees never rest : the multiple facets of hydraulic redistribution. Ecohydrology 3, 431–444. doi :10.1002/eco.148.

Oddou-Muratorio, S., Davi, H., Lefèvre, F., 2020. Integrating evolutionary, demographic and ecophysiological processes to predict the adaptive dynamics of forest tree populations under global change. Tree Genetics & Genomes 16, 67. doi :10.1007/s11295-020-01451-1.

Oddou-Muratorio, S., Davi, H., 2014. Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. Evolutionary Applications 7, 453–467. doi :10.1111/eva.12143.

O'Sullivan, H., Raumonen, P., Kaitaniemi, P., Perttunen, J., Sievänen, R., 2021. Integrating terrestrial laser scanning with functional–structural plant models to investigate ecological and evolutionary processes of forest communities. Annals of Botany 128, 663–684. doi :10.1093/aob/mcab120.

Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity : from temperate to boreal forests. Global Ecology and Biogeography 20, 170–180. doi :10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x.

Pardos, M., del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Defossez, E., Engel, M., Godvod, K., Jacobs, K., Jansone, L., Jansons, A., Morin, X., Nothdurft, A., Oreti, L., Ponette, Q., Pach, M., Riofrío, J., Ruíz-Peinado, R., Tomao, A., Uhl, E., Calama, R., 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition : Analysis along a climate gradient across Europe. Forest Ecology and Management 481, 118687. doi :10.1016/j.foreco.2020.118687.

Peng, S., Schmid, B., Haase, J., Niklaus, P.A., 2017. Leaf area increases with species richness in young experimental stands of subtropical trees. Journal of Plant Ecology 10, 128–135. doi :10.1093/jpe/rtw016.

Perot, T., Vallet, P., 2012. Des forêts mélangées, une stratégie pour produire du bois face aux enjeux énergétiques et climatiques? Sciences Eaux & Territoires Cahier spécial, 6.

Petit-Cailleux, C., Davi, H., Lefèvre, F., Verkerk, P.J., Fady, B., Lindner, M., Oddou-Muratorio, S., 2021. Tree Mortality Risks Under Climate Change in Europe : Assessment of Silviculture Practices and Genetic Conservation Networks. Frontiers in Ecology and Evolution 9, 582. doi :10.3389/fevo.2021.706414.

Pimont, F., Soma, M., Dupuy, J.L., 2019. Accounting for Wood, Foliage Properties, and Laser Effective Footprint in Estimations of Leaf Area Density from Multiview-LiDAR Data. Remote Sensing 11, 1580. doi :10.3390/rs11131580.

Piotto, D., 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. Forest Ecology and Management 255, 781–786. doi :10.1016/j.foreco.2007.09.065.

Piovesan, G., Biondi, F., Filippo, A.D., Alessandrini, A., Maugeri, M., 2008. Drought-driven growth reduction in old beech (Fagus sylvatica L.) forests of the central Apennines, Italy. Global Change Biology 14, 1265–1281. doi :10.1111/j.1365-2486.2008.01570.x.

van der Plas, F., 2019. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. Biological Reviews 94, 1220–1245. doi :10.1111/brv.12499.

van der Plas, F., Manning, P., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M.A., Hector, A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Berthold, F., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Coomes, D., Coppi, A., Bastias, C.C., Muhie Dawud, S., De Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.X., Jucker, T., Koricheva, J., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Pollastrini, M., Raulund-Rasmussen, K., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., Zielínski, D., Fischer, M., 2016. Jack-of-all-trades effects drive biodiversity–ecosystem multifunctionality relationships in European forests. Nature Communications 7, 11109. doi :10.1038/ncomms11109.

Rodriguez de Prado, D., Vázquez Veloso, A., Quian, Y.F., Ruano, I., Bravo, F., Herrero de Aza, C., 2023. Can mixed forests sequester more CO2 than pure forests in future climate scenarios? A case study of Pinus sylvestris combinations in Spain. European Journal of Forest Research 142, 91–105. doi :10.1007/s10342-022-01507-y.

Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. Forest Ecology and Management 327, 251–264. doi :10.1016/j.foreco.2014.04.027.

Pretzsch, H., 2017a. Individual Tree Structure and Growth in Mixed Compared with Monospecific Stands, dans : Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), Mixed-Species Forests : Ecology and Management. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 271–336. doi :10.1007/978-3-662-54553-9_6.

Pretzsch, H., 2017b. Size-Structure Dynamics in Mixed Versus Monospecific Stands, dans : Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), Mixed-Species Forests : Ecology and Management. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 211–269. doi :10.1007/978-3-662-54553-9_5.

Pretzsch, H., Biber, P., 2016. Tree species mixing can increase maximum stand density. Canadian Journal of Forest Research 46, 1179–1193. doi :10.1139/cjfr-2015-0413.

Pretzsch, H., Schütze, G., 2016. Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. European Journal of Forest Research 135, 1–22. doi :10.1007/s10342-015-0913-z.

Pretzsch, H., Schütze, G., 2021. Tree species mixing can increase stand productivity, density and growth efficiency and attenuate the trade-off between density and growth throughout the whole rotation. Annals of Botany 128, 767–786. doi :10.1093/aob/mcab077.

Pureswaran, D.S., Roques, A., Battisti, A., 2018. Forest Insects and Climate Change. Current Forestry Reports 4, 35–50. doi :10.1007/s40725-018-0075-6.

Raffard, A., Santoul, F., Cucherousset, J., Blanchet, S., 2019. The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity : a meta-analysis. Biological Reviews 94, 648–661. doi :10.1111/brv.12472.

Rakovec, O., Samaniego, L., Hari, V., Markonis, Y., Moravec, V., Thober, S., Hanel, M., Kumar, R., 2022. The 2018–2020 Multi-Year Drought Sets a New Benchmark in Europe. Earth's Future 10, e2021EF002394. doi :10.1029/2021EF002394.

Ratcliffe, S., Liebergesell, M., Ruiz-Benito, P., González, J.M., Castañeda, J.M.M., Kändler, G., Lehtonen, A., Dahlgren, J., Kattge, J., Peñuelas, J., Zavala, M.A., Wirth, C., 2016. Modes of functional biodiversity control on tree productivity across the European continent. Global Ecology and Biogeography 25, 251–262. doi :https://doi.org/10.1111/geb.12406.

Richards, A.E., Forrester, D.I., Bauhus, J., Scherer-Lorenzen, M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species : a review. Tree Physiology 30, 1192–1208. doi :10.1093/treephys/tpq035.

Ronce, O., Boyen, C., Caillon, S., Charmantier, A., Cheptou, P.O., Chuine, I., Cormier-Salem, M.C., Cuypers, L., Davi, H., Devaux, C., Devictor, V., Goldringer, I., Kulbicki, M., Labbé, P., Landrieu, G., Lavorel, S., Leadley, P., Lefevre, F., Maris, V., Massu, N., Métaillié, J.P., Millot, M., Montchamp-Moreau, C., Morin, X., Mouillot, D., Muller, S., Pelegrin, F., Roques, A., Rovillé-Sausse, F., Salles, J.M., Silvain, J.F., Schurr, F., Thompson, J., Weill, M., 2015. Réponses et adaptations aux changements globaux : quels enjeux pour la recherche sur la biodiversité ? Prospective de recherche. Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité.

Rouet, C., Davi, H., Druel, A., Fady, B., Morin, X., 2024. PDG-Arena : An ecophysiological model for characterizing tree-tree interactions in heterogeneous and mixed stands. doi :10.1101/2024.02.09.579667.

del Río, M., Pretzsch, H., Ruiz-Peinado, R., Jactel, H., Coll, L., Löf, M., Aldea, J., Ammer, C., Avdagić, A., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Cerný, J., Collet, C., Condés, S., Drössler, L., Fabrika, M., Heym, M., Holm, S.O., Hylen, G., Jansons, A., Kurylyak, V., Lombardi, F., Matović, B., Metslaid, M., Motta, R., Nord-Larsen, T., Nothdurft, A., den Ouden, J., Pach, M., Pardos, M., Poeydebat, C., Ponette, Q., Pérot, T., Reventlow, D.O.J., Sitko, R., Sramek, V., Steckel, M., Svoboda, M., Verheyen, K., Vospernik, S., Wolff, B., Zlatanov, T., Bravo-Oviedo, A., 2022. Emerging stability of forest productivity by mixing two species buffers temperature destabilizing effect. Journal of Applied Ecology 59, 2730–2741. doi :10.1111/1365-2664.14267.

del Río, M., Vergarechea, M., Hilmers, T., Alday, J.G., Avdagić, A., Binderh, F., Bosela, M., Dobor, L., Forrester, D.I., Halilović, V., Ibrahimspahić, A., Klopcic, M., Lévesque, M., Nagel, T.A., Sitkova, Z., Schütze, G., Stajić, B., Stojanović, D., Uhl, E., Zlatanov, T., Tognetti, R., Pretzsch, H., 2021. Effects of elevation-dependent climate warming on intra- and inter-specific growth synchrony in mixed mountain forests. Forest Ecology and Management 479, 118587. doi :10.1016/j.foreco.2020.118587.

Sardin, T., Bock, J., Becquey, J., 2008. Les peuplements mélangés : enjeux et interrogations des gestionnaires. Revue forestière française 60, 121–128. doi :10.4267/2042/18133.

Schröter, M., Härdtle, W., von Oheimb, G., 2012. Crown plasticity and neighborhood interactions of European beech (Fagus sylvatica L.) in an old-growth forest. European Journal of Forest Research 131, 787–798. doi :10.1007/s10342-011-0552-y.

Schuldt, B., Buras, A., Arend, M., Vitasse, Y., Beierkuhnlein, C., Damm, A., Gharun, M., Grams, T.E.E., Hauck, M., Hajek, P., Hartmann, H., Hiltbrunner, E., Hoch, G., Holloway-Phillips, M., Körner, C., Larysch, E., Lübbe, T., Nelson, D.B., Rammig, A., Rigling, A., Rose, L., Ruehr, N.K., Schumann, K., Weiser, F., Werner, C., Wohlgemuth, T., Zang, C.S., Kahmen, A., 2020. A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. Basic and Applied Ecology 45, 86–103. doi :10.1016/j.baae.2020.04.003.

Schume, H., Jost, G., Hager, H., 2004. Soil water depletion and recharge patterns in mixed and pure forest stands of European beech and Norway spruce. Journal of Hydrology 289, 258–274. doi :10.1016/j.jhydrol.2003.11.036.

Schwarz, J.A., Bauhus, J., 2019. Benefits of Mixtures on Growth Performance of Silver Fir (Abies alba) and European Beech (Fagus sylvatica) Increase With Tree Size Without Reducing Drought Tolerance. FRONTIERS IN FORESTS AND GLOBAL CHANGE 2. doi :10.3389/ffgc.2019.00079.

Sebald, J., Thrippleton, T., Rammer, W., Bugmann, H., Seidl, R., 2021. Mixing tree species at different spatial scales : The effect of alpha, beta and gamma diversity on disturbance impacts under climate change. Journal of Applied Ecology 58, 1749–1763. doi :10.1111/1365-2664.13912.

Senf, C., Seidl, R., 2021. Persistent impacts of the 2018 drought on forest disturbance regimes in Europe. Biogeosciences 18, 5223–5230. doi :10.5194/bg-18-5223-2021.

Seynave, I., Bailly, A., Balandier, P., Bontemps, J.D., Cailly, P., Cordonnier, T., Deleuze, C., Dhôte, J.F., Ginisty, C., Lebourgeois, F., Merzeau, D., Paillassa, E., Perret, S., Richter, C., Meredieu, C., 2018. GIS Coop : networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. Annals of Forest Science 75, 1–20. doi :10.1007/s13595-018-0692-z.

Simard, S.W., Beiler, K.J., Bingham, M.A., Deslippe, J.R., Philip, L.J., Teste, F.P., 2012. Mycorrhizal networks : Mechanisms, ecology and modelling. Fungal Biology Reviews 26, 39–60. doi :10.1016/j.fbr.2012.01.001.

Stokes, A., Ghani, M.A., Salin, F., Danjon, F., Jeannin, H., Berthier, S., Kokutse, A.D., Frochot, H., 2007. Root morphology and strain distribution during tree failure on mountain slopes, dans : STOKES, A., SPANOS, I., NORRIS, J.E., CAMMERAAT, E. (Eds.), Eco-and Ground Bio-Engineering : The Use of Vegetation to Improve Slope Stability, Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 165–173. doi :10.1007/978-1-4020-5593-5_16.

Sun, J., Wang, P., Gao, Z., Liu, Z., Li, Y., Gan, X., Liu, Z., 2021. Wood–Leaf Classification of Tree Point Cloud Based on Intensity and Geometric Information. Remote Sensing 13, 4050. doi :10.3390/rs13204050.

Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P.D., Steinacher, M., Untenecker, J., Vescovi, E., Allen, J.R.M., Carraro, G., Conedera, M., Joos, F., Lotter, A.F., Luterbacher, J., Samartin, S., Valsecchi, V., 2013. The past ecology of Abies alba provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. Ecological Monographs 83, 419–439. doi :10.1890/12-2231.1.

Torresan, C., del Río, M., Hilmers, T., Notarangelo, M., Bielak, K., Binder, F., Boncina, A., Bosela, M., Forrester, D.I., Hobi, M.L., Nagel, T.A., Bartkowicz, L., Sitkova, Z., Zlatanov, T., Tognetti, R., Pretzsch, H., 2020. Importance of tree species size dominance and heterogeneity on the productivity of spruce-fir-beech mountain forest stands in Europe. Forest Ecology and Management 457, 117716. doi :10.1016/j.foreco.2019.117716.

Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.D., Piedallu, C., Courbaud, B., 2015a. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. Journal of Ecology 103, 502–512. doi :10.1111/1365-2745.12353.

Toïgo, M., Vallet, P., Tuilleras, V., Lebourgeois, F., Rozenberg, P., Perret, S., Courbaud, B., Perot, T., 2015b. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in Quercus petraea–Pinus sylvestris stands. Forest Ecology and Management 345, 73–82. doi :10.1016/j.foreco.2015.02.019.

Töchterle, P., Yang, F., Rehschuh, S., Rehschuh, R., Ruehr, N.K., Rennenberg, H., Dannenmann, M., 2020. Hydraulic Water Redistribution by Silver Fir (Abies alba Mill.) Occurring under Severe Soil Drought. Forests 11, 162. doi :10.3390/f11020162.

Unger, M., Homeier, J., Leuschner, C., 2013. Relationships among leaf area index, below-canopy light availability and tree diversity along a transect from tropical lowland to montane forests in NE Ecuador. Tropical Ecology 54, 33–45.

Valladares, F., Niinemets, U., 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 39, 237–257.

Vargas, L., Willemen, L., Hein, L., 2019. Assessing the Capacity of Ecosystems to Supply Ecosystem Services Using Remote Sensing and An Ecosystem Accounting Approach. Environmental Management 63, 1–15. doi :10.1007/s00267-018-1110-x.

Versace, S., Garfì, V., Dalponte, M., Febbraro Mirko, D., Frizzera, L., Gianelle, D., Tognetti, R., 2021. Species interactions in pure and mixed-species stands of silver fir and European beech in Mediterranean mountains. iForest - Biogeosciences and Forestry 14, 1. doi :10.3832/ifor3476-013.

Vicari, M.B., Disney, M., Wilkes, P., Burt, A., Calders, K., Woodgate, W., 2019. Leaf and wood classification framework for terrestrial LiDAR point clouds. Methods in Ecology and Evolution 10, 680–694. doi :10.1111/2041-210X.13144.

Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T., Obón, B., 2007. Species richness and wood production : a positive association in Mediterranean forests. Ecology Letters 10, 241–250. doi :10.1111/j.1461-0248.2007.01016.x.

Vitasse, Y., Bottero, A., Rebetez, M., Conedera, M., Augustin, S., Brang, P., Tinner, W., 2019. What is the potential of silver fir to thrive under warmer and drier climate ? European Journal of Forest Research 138, 547–560. doi :10.1007/s10342-019-01192-4.

Wang, D., Momo Takoudjou, S., Casella, E., 2020. LeWoS : A universal leaf-wood classification method to facilitate the 3D modelling of large tropical trees using terrestrial LiDAR. Methods in Ecology and Evolution 11, 376–389. doi :10.1111/2041-210X.13342.

Westerband, A.C., Funk, J.L., Barton, K.E., 2021. Intraspecific trait variation in plants : a renewed focus on its role in ecological processes. Annals of Botany 127, 397–410. doi :10.1093/aob/mcab011.

Williams, L.J., Butler, E.E., Cavender-Bares, J., Stefanski, A., Rice, K.E., Messier, C., Paquette, A., Reich, P.B., 2021. Enhanced light interception and light use efficiency explain overyielding in young tree communities. Ecology Letters 24, 996–1006. doi :10.1111/ele.13717.

Zang, C., Hartl-Meier, C., Dittmar, C., Rothe, A., Menzel, A., 2014. Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees : climatic drivers and levels of variability. Global Change Biology 20, 3767–3779. doi :10.1111/gcb.12637.

Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation : a global meta-analysis. Journal of Ecology 100, 742–749. doi :10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x.

Zhou, P., Zhang, H., Huang, B., Ji, Y., Peng, S., Zhou, T., 2022. Are productivity and biodiversity adequate predictors for rapid assessment of forest ecosystem services values ? Ecosystem Services 57, 101466. doi :10.1016/j.ecoser.2022.101466.

ANNEXES

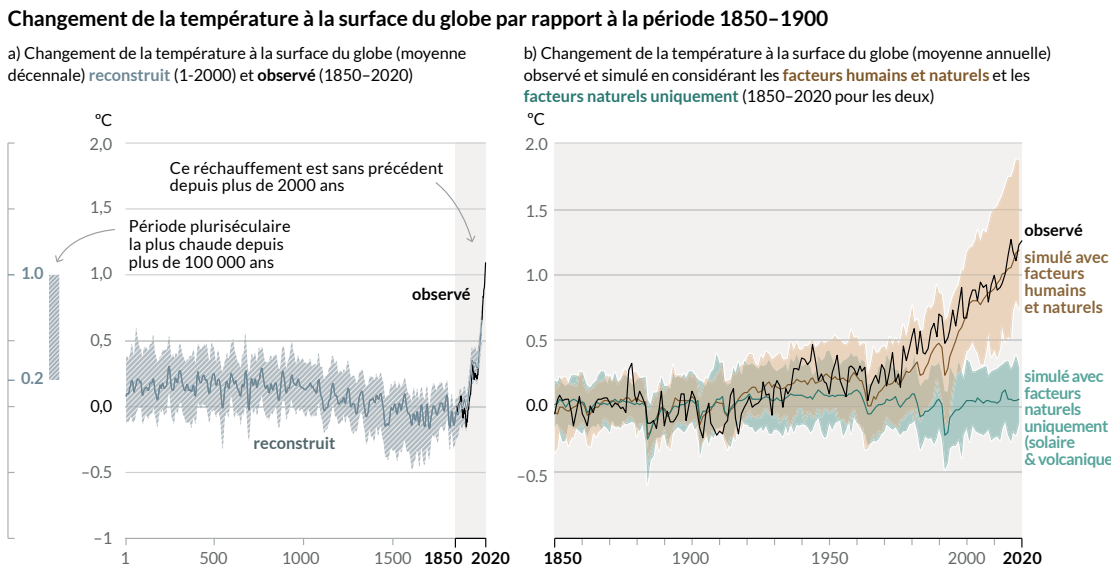


Figure RID.1 | Historique des changements de température à l'échelle planétaire et causes du réchauffement récent.

Panneau (a) Changements de la température à la surface du globe reconstruits à partir des archives paléoclimatiques (courbe grise pleine, années 1–2000) **et issus des observations directes** (courbe noire pleine, 1850–2020), par rapport à 1850–1900 et en moyenne décennale. La barre verticale de gauche indique les variations de température estimées (fourchette *très probable*) au cours de la période pluriséculaire la plus chaude depuis au moins 100 000 ans, et qui s'est produite il y a environ 6500 ans, pendant la période interglaciaire actuelle (Holocène). La dernière période interglaciaire, qui remonte à il y a environ 125 000 ans, est la précédente période passée la plus récente susceptible d'avoir connu une température plus élevée. Ces périodes chaudes passées ont été causées par des variations orbitales lentes (plurimillénaires). L'enveloppe grise hachurée, striée de lignes diagonales blanches, indique les fourchettes *très probables* des reconstructions de température.

Panneau (b) Changements de la température à la surface du globe au cours des 170 dernières années (ligne noire) par rapport à 1850–1900 et en moyenne annuelle, comparés aux changements simulés par les modèles climatiques de la phase 6 du Projet d'intercomparaison de modèles couplés (CMIP6) (voir encadré RID.1) en réponse aux facteurs humains et naturels conjugués (ligne marron) ou aux facteurs naturels uniquement (activité solaire et volcanique, ligne verte). Les lignes pleines colorées indiquent la moyenne multi-modèle, et les enveloppes colorées indiquent la fourchette *très probable* des températures simulées.

FIGURE A.3 – Tiré de GIEC (2021), p. 6. La hausse des températures moyennes observée, marquée depuis les années 1970, est causée par les facteurs humains, en particulier par les émissions de gaz à effets de serres.

Abstract and keywords

Mixed-species forests, compared to monospecific forests, emerge as a promising solution to the challenges posed by climate change to forestry. On the one hand, the variability in species responses to a novel environment provides stability. On the other hand, species diversity brings, on average, better primary productivity (called overyielding), as well as generally improved resistance to biotic and abiotic disturbances. However, our knowledge of the relationship between diversity and forest functioning is still insufficient to accurately anticipate future dynamics and risks associated with mixed stands. In particular, the role of the Leaf Area Index (LAI) in overyielding and the drought resistance capacities of mixtures are uncertain.

Focusing on the beech-fir mixture (*Fagus sylvatica* L. and *Abies alba* Mill., a dominant ecosystem of the Alps montane level), I assessed the effect of interspecific interactions on LAI, aerial competition, productivity and water deficit. First, I relied on Terrestrial Laser Scanning (TLS), conducting measurements in a design comparing monospecific and mixed-species plots. Our results show that, contrary to our hypothesis, species mixing reduces LAI. However, mixing does increase productivity and reduces competition for light. In addition, it improves light interception efficiency, indicating a complementarity in the use of the aerial space between beech and fir.

Furthermore, I have developed an individual-based and process-based forest growth model to simulate the functioning of mixed stands. This new model, PDG-Arena, builds upon the ecophysiological model CASTANEA and simulates competition for both water and light. In our simulations, species mixing induces an increase in absorbance, productivity and transpiration, which in turn increases water deficit. Species mixing has a strong positive effect on beech productivity and transpiration, but a negative effect on those of fir. Moreover, density increases both the positive and negative effects of mixing. Finally, our simulations indicate that water deficit limits the overyielding associated with species mixing.

The simulations, performed with a LAI independent of composition, tend to show that mixtures could induce a risk of water stress by increasing absorbed radiation per unit of leaves. However, our TLS measurements indicate that species mixing is also likely to reduce LAI, potentially leading to a reduction in residual transpiration.

This work highlights the necessity of considering multiple ecophysiological processes to evaluate the relationship between diversity and forest functioning. PDG-Arena is a relevant tool for conducting such studies, which will help to anticipate the response of mixed stands to climate change.

Keywords: ecophysiology, mixed forest, competition, overyielding, process-based modeling, Terrestrial Laser Scanning, French Alps, common beech, silver fir

Résumé et mots clés

Le mélange d'essences forestières, par rapport aux forêts monospécifiques, apparaît comme une solution pertinente face aux défis posés à la gestion sylvicole par le changement climatique. D'une part, la variabilité des réponses d'espèces différentes face à un environnement nouveau est source de stabilité. D'autre part, la diversité en essences apporte en moyenne une meilleure productivité primaire (appelée *overyielding*), ainsi qu'une résistance généralement améliorée face aux perturbations biotiques et abiotiques. Cependant, nos connaissances quant à la relation entre diversité et fonctionnement en forêt sont encore insuffisantes pour anticiper précisément les dynamiques futures et les risques associés aux peuplements mélangés. En particulier, le rôle de l'indice foliaire dans l'*overyielding* et les capacités de résistance à la sécheresse des mélanges sont mal connus.

Utilisant la hêtraie-sapinière comme modèle (*Fagus sylvatica* L. et *Abies alba* Mill., un mélange dominant à l'étage montagnard dans les Alpes), j'ai évalué l'effet des interactions interspécifiques sur l'indice foliaire, la compétition aérienne, la productivité et le déficit hydrique. D'une part, je me suis appuyé sur le LiDAR terrestre, en mettant en œuvre une campagne de mesures suivant un dispositif de comparaison de placettes monospécifiques et en mélange. Nos résultats montrent que, contrairement à nos hypothèses, le mélange réduit l'indice foliaire. Cependant, le mélange accroît bien la productivité et réduit la compétition pour la lumière. De plus, il améliore l'efficacité d'interception de la lumière, ce qui indique une complémentarité dans l'usage de l'espace aérien entre le hêtre et le sapin.

D'autre part, j'ai développé un modèle de croissance individu-centré et basé sur les processus afin de simuler le fonctionnement des mélanges forestiers. Ce nouveau modèle, PDG-Arena, est construit sur la base du modèle écophysiologique CASTANEA, et simule la compétition pour l'eau et pour la lumière. Dans nos simulations, le mélange induit une augmentation de l'absorbance, de la productivité et de la transpiration, ce qui accroît le déficit hydrique. Le mélange a un effet très positif sur la productivité et la transpiration du hêtre, mais un effet négatif sur celles du sapin. De plus, la densité accroît les effets positifs et négatifs du mélange. Enfin, nos simulations indiquent que le déficit hydrique limite l'*overyielding* lié au mélange.

Les simulations, réalisées avec un indice foliaire indépendant de la composition, tendent à montrer que le mélange induirait un risque de stress hydrique en accroissant le rayonnement absorbé par unité de feuille. Cependant, nos mesures de LiDAR terrestre indiquent que le mélange serait aussi susceptible de réduire l'indice foliaire, ce qui pourrait contribuer à une réduction de la transpiration, notamment résiduelle.

Ce travail montre qu'il est nécessaire d'appréhender la multiplicité des processus écophysiologiques pour évaluer la relation entre diversité et fonctionnement en forêt. PDG-Arena est un outil pertinent pour mener une telle étude et anticiper la réponse des mélanges au changement climatique.

Mots clés : écophysiologie, forêts mélangées, compétition, *overyielding*, modélisation mécaniste, LiDAR terrestre, Alpes françaises, hêtre commun, sapin pectiné