

Monitoring de la résilience de croissance des peuplements mélangés au changement climatique : l'apport de l'inventaire forestier national

Lionel R. Hertzog^{1*}, Patrick Vallet², Jean-Daniel Bontemps¹

¹ ENSG, IGN, INRAE, Laboratoire d'inventaire forestier, 14 rue Girardet, F-54000, Nancy

² Université Grenoble Alpes, INRAE, LESSEM, 2 rue de la Papeterie, F-38400 Saint-Martin d'Hères

* Auteur correspondant : Lionel Hertzog, lionel.hertzog@ign.fr

ORCID : 0000-0003-0869-9672

Monitoring de la résilience de croissance des peuplements mélangés au changement climatique : l'apport de l'inventaire forestier national

Cette étude explore la résilience de la productivité des peuplements forestiers mélangés en France dans un contexte de changements climatiques, à partir des données de l'inventaire forestier national. 21 mélanges d'essences et leurs monocultures associées ont été analysés par modélisation en deux étapes contrôlant les biais observationnels. Cinq indicateurs de résilience ont été établis. Les résultats montrent une plus grande stabilité moyenne des mélanges, mais sans supériorité systématique par rapport aux monocultures associées. Deux dimensions de la résilience par étude de corrélation sont identifiées. L'étude souligne le potentiel d'un suivi national par l'inventaire pour évaluer la résilience des forêts mélangées.

Monitoring the growth resilience of mixed stands to climate change: contribution of the national forest inventory

This study explores the resilience of the productivity of mixed forest stands in France in the context of climate change using national forest inventory data. Twenty-one species mixtures and their respective monocultures were analysed using models in two stages and by controlling for observational bias. Five resilience indicators were established. The results show the mixtures to have higher average stability but no systematic superiority relative to the associated monocultures. A correlation study allowed two dimensions of resilience to be identified. The present study underlines the potential for national monitoring via inventory to evaluate the resilience of mixed forests.

Messages clés :

- Les peuplements mélangés affichent une stabilité de productivité supérieure à celle des monocultures, en raison d'une fréquence moindre d'années à productivité exceptionnellement élevée.
- Aucun avantage généralisé des mélanges par rapport aux monocultures associées n'est observé.
- L'inventaire forestier national est un outil pertinent pour le suivi de la résilience des forêts face aux changements climatiques.

Mots clés : Indicateurs, diversité, productivité, stabilité, résistance

Highlights:

- Mixed stands show higher productive stability than monocultures due to a lower frequency of years in which productivity was exceptionally high.
- No general advantage of mixtures over the monocultures is observed.
- The national forest inventory is a relevant tool for monitoring the resilience of forests to changes in climate.

Keywords: Indicators, diversity, productivity, stability, resilience

Citation de l'article : Hertzog, L.R., Vallet, P. et Bontemps, J.D. (2025). Monitoring de la résilience de croissance des peuplements mélangés au changement climatique : l'apport de l'inventaire forestier national. *Revue forestière française*, 76(2), 187-200. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2025.9612>



Licence Creative Commons

Attribution - 4.0 International (CC BY 4.0)

Face aux changements climatiques et à l'augmentation de la fréquence des perturbations (sécheresses, pathogènes...), les peuplements forestiers ont besoin d'être adaptés afin de préserver les fonctions écosystémiques des forêts (Patacca *et al.*, 2023). Différents leviers d'adaptation existent, dont notamment la gestion active des essences en présence afin de favoriser les peuplements mélangés en espèces (peuplements avec deux essences ou plus). De nombreux travaux académiques ont porté sur les relations entre diversité en essences des peuplements et, d'un côté, la productivité (Zheng *et al.*, 2024), mais également, de l'autre côté, la stabilité ou la résilience aux perturbations (Bauhus *et al.*, 2017). Le consensus majoritaire de ces travaux est que des peuplements plus riches en essences sont en moyenne plus productifs (Depauw *et al.*, 2024) et présentent une plus grande stabilité/résilience face aux perturbations biotiques et abiotiques (Jactel *et al.*, 2017). Toutefois la question de savoir si cette résilience concerne aussi la croissance reste une question ouverte. De plus, ces relations diversité-résilience dépendent de nombreux facteurs comme les conditions environnementales, l'identité fonctionnelle des essences en présence et peuvent être dans certains cas neutres voir négatives (Grossiord, 2020 ; Merlin *et al.*, 2015 ; Pardos *et al.*, 2021 ; Vanhellefont *et al.*, 2019). Elles dépendent aussi de la façon d'appréhender la résilience.

Afin d'étudier les interrogations des gestionnaires forestiers sur les mélanges et leurs besoins de connaissance fondamentales, Coll *et al.*, (2018) ont mené une étude auprès d'un large ensemble de gestionnaires en Europe. Les deux questions les plus fréquentes concernent la relation entre mélange et résilience : « Quels mélanges apportent les meilleures résistance et résilience face au changement climatique et aux perturbations ? » et « Est-ce que les mélanges sont plus résistants et résilients face au changement climatique et aux perturbations ? ». Ces résultats démontrent le besoin en connaissance des gestionnaires forestiers par rapport aux relations entre diversité des peuplements forestiers et résilience. Ils restent cependant imprécis quant aux fonctions et variables cibles pour lesquelles la résilience est attendue.

Le concept de résilience est désormais d'usage courant parmi les acteurs forestiers. Pour autant sa définition précise, sa relation à d'autres concepts connexes comme la résistance, la stabilité ou la récupération, ainsi que sa quantification sont plus vagues et variables. En écologie, les relations entre diversité et stabilité ont une longue histoire amorcée dans les années 1950 sous le prisme des modèles théoriques (May, 1973). Depuis, de nombreux travaux à la fois théoriques et empiriques ont étudié ces relations. Ces travaux ont mené à un foisonnement de méthodes et de définitions de ces concepts de résilience, de résistance, de récupération et de stabilité, ce qui a également mené

à une masse de travaux visant à unifier ces définitions et ces quantifications (Donohue *et al.*, 2016 ; Nikinmaa *et al.*, 2020 ; Van Meerbeek *et al.*, 2021). Cela conduit à une terminologie variable concernant les mêmes indicateurs. Par exemple, le ratio post-perturbation / pré-perturbation est appelé « résilience » dans Lloret *et al.*, (2011) quand Donohue *et al.* (2016) appellent cette quantité « résistance ». Mais la résilience peut également être conceptualisée de façon différente, parfois définie comme un des aspects de la stabilité d'un système, parfois comme un concept englobant différents indicateurs. Dans cet article, la résilience est définie comme la capacité des forêts à maintenir des niveaux de productivité stables dans un contexte de changement climatique. Cette capacité peut être quantifiée au moyen de multiples indicateurs, notamment des indicateurs mesurant la tendance, la stabilité ou bien la présence d'anomalies dans des séries temporelles. La productivité est utilisée comme variable cible du fait de son importance pour le fonctionnement des écosystèmes forestiers ainsi que pour les activités sylvicoles, et de l'expertise établie sur cet indicateur ces dernières années (Hertzog *et al.*, 2025 ; Ols *et al.*, 2022).

Les forêts françaises constituent un cadre d'étude pertinent pour les mélanges et leurs résiliences. Du fait de l'amplitude climatique couverte sur le territoire, un large ensemble d'espèces ligneuses est observé. Ainsi, 21 000 compositions différentes de peuplements sont observées par l'inventaire forestier national. Ces mélanges occupent également une part importante de la surface forestière, la moitié des peuplements forestiers étant composés de plus d'une essence (Morneau *et al.*, 2008). L'étude de la résilience des mélanges en France s'est centrée sur quelques mélanges emblématiques dans des contextes spécifiques, comme les mélanges sapin-hêtre ou sapin-épicéa en zone montagneuse (Jourdan *et al.*, 2020 ; Lebourgeois *et al.*, 2013) ou encore le mélange chêne sessile-pin sylvestre dans le centre de la France (Bello *et al.*, 2019 ; Merlin *et al.*, 2015). Les résultats montrent des différences selon les essences en présence mais aussi selon les contextes (Pardos *et al.*, 2021) et traduisent une relation complexe entre mélange et résilience.

L'objectif de cette contribution est de proposer une vue d'ensemble de la résilience des mélanges forestiers à l'échelle de la France métropolitaine, en tenant compte de la diversité des contextes géographiques et des combinaisons d'essences, à partir des observations de l'inventaire forestier national. À ce titre il ne s'agit donc pas d'une approche expérimentale des mélanges, mais observationnelle, visant à décrire le comportement de l'existant. De ce fait, la prudence est de mise quant à la généralisation écologique des résultats, puisqu'on s'intéresse d'emblée à des mélanges suffisamment communs, stables et fonctionnels pour gagner une représentativité statistique sur le territoire métropolitain. Cette étude vise

à examiner un ensemble d'indicateurs de résilience de la dynamique de croissance pour des mélanges à deux essences présentes en nombre suffisant d'occurrences dans les échantillons de l'inventaire forestier. Ce dernier se fonde, depuis 2005, sur un plan de sondage systématique annuel du territoire métropolitain. La période considérée, 2005-2023, correspond à l'ensemble des données disponibles actuellement afin de quantifier la résilience sur une période la plus longue possible. Les inventaires forestiers départementaux antérieurs à 2005 sont utilisés comme référence. Afin de garder des tailles d'échantillons conséquentes, l'approche méthodologique utilisée n'impose pas de contraintes ou de filtres (par exemple peuplements équiennes, i.e. d'âges d'arbres identiques), ce qui amène à des échantillons plus larges au prix d'une nécessaire correction des dynamiques temporelles de croissance par modélisation. Les indicateurs sont calculés sans faire référence à des perturbations ponctuelles particulières (par exemple sécheresses), notamment parce que des perturbations progressives (par exemple augmentation des températures) tout autant que ponctuelles peuvent être à l'œuvre dans le contexte du changement climatique.

DONNÉES ET MÉTHODES

L'inventaire forestier national

L'inventaire forestier national (IFN) est une enquête statistique permanente visant à produire des informations sur la forêt française métropolitaine. Cet inventaire est, depuis 2005, basé sur l'échantillonnage annuel de points couvrant le territoire chaque année (Bouriaud *et al.*, 2023). L'IFN est opéré selon deux phases : primo, une première phase de photo-interprétation pour définir l'usage et la couverture du sol au niveau des points et, secundo, une deuxième phase de collecte de données sur le terrain sur un sous-échantillon de points identifiés comme forêt lors de la première phase. Actuellement environ 6 000 points sont échantillonnés chaque année. Duong *et al.* (2025) et Bouriaud et Bontemps (2025) décrivent en détails les concepts statistiques et les méthodes de l'IFN.

Les mesures dendrométriques

Des placettes circulaires de rayon 6, 9 et 15 m sont établies autour du point d'inventaire. Seuls les arbres ayant un diamètre à 1,3 m (dbh) supérieur à 7,5 cm sont recensés. Les arbres ayant un dbh inférieur à 22,5 cm sont mesurés sur la placette de 6 m, ceux avec un dbh inférieur à 37,5 cm sur la placette de 9 m et les arbres plus gros sont mesurés sur la placette de 15 m. L'espèce botanique de chaque arbre recensé est identifiée. La croissance des arbres vivants sur les cinq dernières années est estimée à partir de carottes

permettant de mesurer la croissance radiale. De ce fait, les observations de croissance ne sont pas indépendantes entre années successives, et introduisent logiquement un signal d'autocorrélation. Pour des raisons budgétaires, tous les arbres ne sont pas carottés ; sur chaque placette au moins un individu par classe de diamètre et par espèce présente est carotté. Le nombre de classes de diamètre a évolué de 3 classes en 2005-2007 jusqu'à 5 classes depuis 2016. Le nombre maximum d'individus mesurés par classe de diamètre a évolué de 9 en 2005-2006 à 1 depuis 2014. La croissance des arbres non carottés est imputée localement (au niveau placette) selon la formule suivante :

$$IR5_{imp} = IR5_{ref} * \left(\frac{C13_{imp}}{C13_{ref}} \right)^{\alpha}$$

Avec $IR5$ la croissance radiale des cinq dernières années, imp l'indice d'arbre dont la croissance est à imputer, ref l'indice d'arbre de référence de même essence et classe de diamètre que l'arbre à imputer, $C13$ la circonférence à 1,3 m et α un coefficient allométrique estimé en moyenne par essence et classe de diamètre. La croissance radiale sur cinq ans est utilisée pour estimer la productivité en volume annualisée en se basant sur des équations allométriques disponibles par espèce (Gohon, 2023).

Détermination et sélection des compositions

La classification des placettes par composition s'inspire de Vallet et Pérot (2011) et se fonde sur la proportion de surface terrière des différentes espèces identifiées. Cette classification permet de déterminer la composition des placettes sur l'ensemble des données IFN, incluant les données des inventaires antérieurs à 2005. Les proportions de surface terrière des essences en présence (surface terrière essence cible/surface terrière totale) sont calculées et classées par ordre décroissant. La diversité en espèces de la placette est estimée comme le nombre d'espèces nécessaires à inclure pour obtenir au minimum 80 % de la surface terrière. Les placettes avec une diversité supérieure à 2 ne sont pas considérées dans le cadre de cette étude. Par ailleurs, pour limiter les interactions avec d'autres essences dans les peuplements multispécifiques, seules les placettes de diversité 2 pour lesquelles la deuxième essence a une proportion de surface terrière supérieure à la somme de toutes les suivantes sont considérées. Appliquée aux données de l'IFN collectées entre 2005 et 2023, cette méthode de classification permet de repérer 62 compositions en monoculture (diversité = 1) pour un total de 50 338 placettes et 811 en mélanges à deux espèces pour un total de 41 147 placettes.

La distribution du nombre de placettes par composition suit une distribution en J, avec un petit nombre de compositions très fréquentes et un grand nombre de compositions rares (figure 1a). Afin de trouver un compromis entre exhaustivité des mélanges étudiés et taille d'échantillon

suffisante pour produire des indicateurs robustes, seuls les 21 mélanges les plus abondants, cumulant ensemble un peu moins de 50 % des placettes en mélanges, ont été sélectionnés (tableau 1), ces mélanges couvrent l'ensemble

du territoire (figure 1b), avec toutefois une sous-représentation dans le sud-est et la Corse. Les 14 monocultures associées à ces mélanges sont également sélectionnées.

Figure 1 | a) Distribution du nombre de placettes selon le rang fréquentiel décroissant des compositions. La ligne pointillée indique la sélection des 21 mélanges les plus abondants, représentant ensemble un peu moins de 50 % des placettes en mélanges. b) Carte de la position des placettes en mélanges avec différenciation entre les placettes appartenant à un mélange inclus dans l'analyse (rouge) et les placettes appartenant à un mélange non inclus dans l'analyse (bleu).

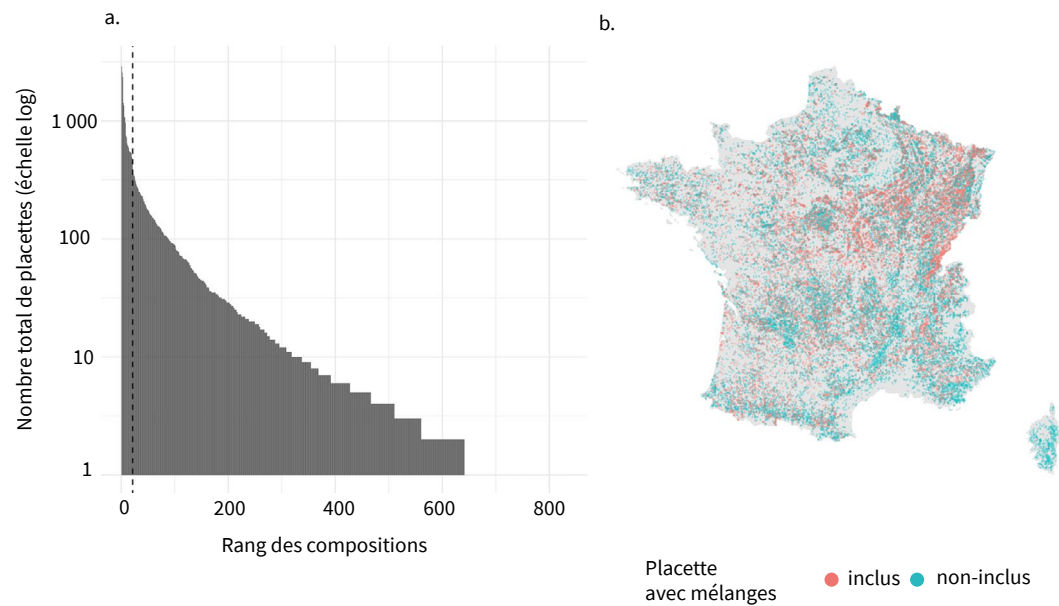


Tableau 1 | Liste des 21 mélanges sélectionnés avec le nombre de placettes.

Composition	Nombre de placettes	Composition	Nombre de placettes
Chêne pédonculé / Charme	2 732	Chêne pubescent / Pin sylvestre	597
Chêne rouvre / Hêtre	2 461	Chêne pubescent / Chêne vert	581
Chêne rouvre / Charme	2 232	Hêtre / Charme	552
Chêne pédonculé / Châtaignier	1 360	Chêne pédonculé / Chêne pubescent	535
Hêtre / Sapin pectiné	1 265	Chêne pubescent / Petit érable	520
Chêne pédonculé / Chêne rouvre	1 033	Hêtre / Pin sylvestre	516
Sapin pectiné / Épicéa commun	1 021	Hêtre / Épicéa commun	514
Chêne pédonculé / Hêtre	921	Chêne rouvre / Pin sylvestre	511
Chêne pédonculé / Frêne	717	Chêne pédonculé / Pin maritime	466
Chêne rouvre / Châtaignier	683	Chêne pédonculé / Pin sylvestre	416
Chêne pédonculé / Bouleau	631		

Variables écologiques et dendrométriques

La croissance est affectée par de nombreux facteurs variables dans le temps, qui relèvent des conditions stationnelles, mais aussi des caractéristiques dendrométriques des peuplements (densité d'arbres, degré de maturité, structure du peuplement). Pour une analyse temporelle, il s'y ajoute par ailleurs l'effet non directionnel de variations d'échantillonnage, et, à grande échelle, les tendances de large échelle de certains des facteurs précédents (par exemple maturation des forêts françaises) qui renforcent le besoin de les contrôler.

Afin de contrôler ces facteurs, un ensemble de variables associées aux placettes d'inventaire ont été rassemblées :

- 1/ Des normales climatiques, obtenues sur la plateforme Silvae¹ : température moyenne annuelle, température maximale estivale et précipitation annuelle cumulée calculées sur la période 1961-2020 ;
- 2/ Des variables stationnelles estimées sur les placettes à partir des données collectées sur le terrain : indices trophiques et hydriques bio-indiqués par la flore (Gégout *et al.*, 2005), réserve utile du sol et altitude ;
- 3/ variables dendrométriques estimées à partir des données collectées sur le terrain : volume de bois à l'hectare, diamètre quadratique moyen (indice de maturation) et indice de Gini des surfaces terrières individuelles, choisi pour capturer l'hétérogénéité de structure des peuplements (Cordonnier & Kunstler, 2015).

Données de référence

Pour toutes les variables explicatives, une valeur de référence est définie afin d'estimer les variations interannuelles de croissance par rapport à des conditions fixées. Cette valeur de référence est la valeur moyenne prise sur l'ensemble des années considérées (2005-2023) pour toutes les variables, à l'exception du volume et du diamètre quadratique moyen, ces deux variables présentant une tendance à l'augmentation sur la période considérée. Dans ce cas, les valeurs de référence ont été choisies comme étant la moyenne observée sur le dernier cycle des données d'IFN départementaux (1987-2004).

Modélisation

La modélisation visant à estimer la productivité annuelle des peuplements est opérée en deux étapes.

La première étape consiste en la construction de forêts aléatoires distributionnelles multivariées (Cevic *et al.*, 2022) pour pondérer les observations en fonction de leur éloignement par rapport à des conditions de référence, et

ainsi contrôler la variabilité spatiale climatique, stationnelle et dendrométrique, qui pourrait affecter la productivité et les indicateurs de résilience face au changement climatique (équilibre de plans d'observations). Les forêts aléatoires distributionnelles sont une extension des forêts aléatoires (Cevic *et al.*, 2022), visant à créer des partitions de l'espace des variables explicatives pour réduire la variance dans les variables réponses dans les partitions ainsi créées. À partir des arbres ajustés, il est possible d'estimer une pondération des placettes à partir de n'importe quel point dans l'espace des variables explicatives. Par exemple, des placettes ayant pour certaines années une croissance plus élevée du fait d'une réserve utile plus importante sont isolées dans une partie de l'espace, et obtiendront une pondération faible du fait de leur éloignement par rapport aux conditions moyennes observées. De façon additionnelle, nous avons procédé à une analyse de sensibilité des pondérations prédites par rapport à la paramétrisation de ces modèles. Un jeu de paramètres optimaux a été sélectionné suite à cette analyse. Un modèle de forêts distributionnelles a été estimé séparément pour chaque composition, monoculture et mélange, avec une pondération associée à chaque placette. Cette pondération issue de la modélisation est ensuite multipliée par les poids statistiques des placettes d'inventaire. Ces poids statistiques prennent en compte l'effort d'échantillonnage variable des forêts françaises.

La deuxième étape consiste à utiliser les pondérations calculées pour estimer la croissance annuelle, à partir d'un modèle linéaire pondéré séparément pour chaque composition. La productivité par année ainsi que l'incertitude associée sont estimées à partir de ce modèle. Ce modèle ne comprend aucun autre prédicteur. Les dynamiques temporelles estimées par le modèle linéaire pour les différentes compositions sont disponibles au téléchargement depuis Hertzog (2025).

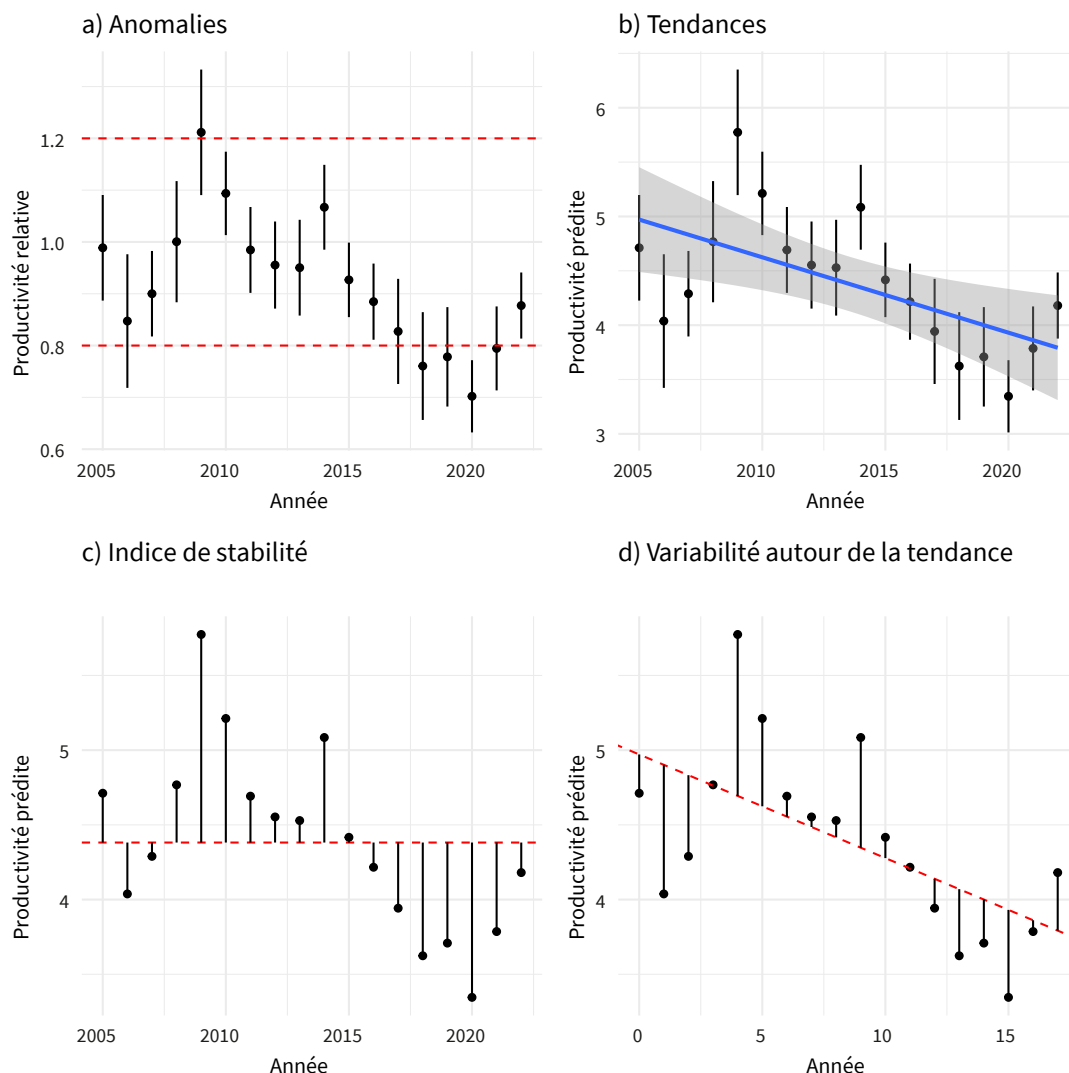
Indicateurs

Cinq indicateurs de résilience sont calculés pour chaque mélange et monoculture à partir des estimations de variations interannuelles de croissance :

- 1/ Le nombre d'anomalies de croissance positives (figure 2a). Le calcul du nombre d'anomalies s'inspire de Schweingruber *et al.* (1990), la productivité annuelle estimée étant divisée par la productivité moyenne pendant la période de référence (pré-2005 et donc antérieure à la période étudiée). Si ce ratio est supérieur à 1,2 (augmentation de 20 %) il s'agit d'une anomalie positive, *a contrario* si ce ratio est inférieur à 0,8 (déclin de 20 %) il s'agit d'une anomalie négative. L'indicateur correspond au nombre

1 https://silvae.agroparistech.fr/home/?page_id=2683

Figure 2 | Illustration des indicateurs de résilience estimés sur les séries temporelles de productivité prédite : a) les anomalies excédant les seuils supérieur et inférieur de 20 % sont dénombrées sur la période ; b) tendance temporelle moyenne sur la période ; c) indice de stabilité calculé en rapportant la moyenne de productivité (rouge) à son écart-type (déviations) sur la période ; d) moyenne des anomalies absolues autour de la tendance.



d'années avec des anomalies positives, un mélange plus résilient ayant un nombre d'anomalies positives plus élevé ;

2/ Le nombre d'anomalies de croissance négatives. Indicateur équivalent au 1/ dans le sens opposé (figure 2.a). L'indicateur correspond au nombre d'années avec des anomalies négatives, un mélange plus résilient ayant un nombre d'anomalies négatives plus faible ;

3/ La tendance temporelle linéaire (Forzieri *et al.*, 2022) estimée à partir d'un modèle linéaire (figure 2.b). Une tendance plus négative indique une résilience plus faible ;

4/ Un indice de stabilité quantifié par l'inverse du coefficient de variation (Tilman *et al.*, 2006 ; figure 2.c) calculé en divisant la moyenne interannuelle des productivités estimées par leur écart-type, une valeur plus élevée indiquant une dynamique plus stable. Il faut toutefois se gar-

der de lui donner une interprétation trop qualitative, une faible stabilité pouvant traduire une capacité de réactivité de l'écosystème à des conditions temporelles favorables ;

5/ La variabilité interannuelle autour de la tendance temporelle estimée comme la moyenne de la valeur absolue des résidus du modèle linéaire utilisé pour estimer la tendance (figure 2.d). Une variabilité importante autour de la tendance indique potentiellement une résilience plus faible.

La probabilité que la résilience des mélanges soit supérieure (ou inférieure) aux deux monocultures associées est calculée pour chaque indicateur en utilisant une technique de rééchantillonnage par bootstrap. Les corrélations entre les cinq indicateurs sont également calculées afin d'étudier la redondance d'information entre indicateurs.

RÉSULTATS

Modèles et importance des variables

Les modèles de forêts aléatoires distributionnelles estimés par composition ont un R^2 moyen de 0,52 avec un minimum à 0,34 pour le petit érable (*Acer campestre*, *opalus* ou *monspessulanum*) en monoculture et un maximum à 0,66 pour le pin sylvestre en monoculture. L'importance des variables incluses dans ces modèles fait apparaître trois groupes de variables (tableau 2) :

1/ les variables dendrométriques du peuplement (volume, diamètre quadratique moyen et indice de Gini) sont les plus importantes pour prédire les variations de productivité ;

2/ les variables de conditions stationnelles (indice trophique et hydrique, réserve utile et altitude) ont des importances moyennes ;

et 3/ les variables climatiques (température et précipitations moyennes) ont les importances les plus faibles.

Comparaison globale mélanges-monocultures

En moyenne, les mélanges et les monocultures étudiés présentent des valeurs similaires pour le nombre d'anomalies négatives et la tendance temporelle linéaire (figure 3). Un écart-type deux fois plus élevé des tendances est observé pour les monocultures comparées aux mélanges (0,051 vs 0,028 m3.ha⁻¹.année⁻¹) ; en d'autres termes, les monocultures présentent des tendances plus extrêmes (positives comme négatives) quand les mélanges présentent des tendances plus ramassées autour

de zéro. Ce patron est dû à trois monocultures ayant des tendances extrêmes : le petit érable, le pin maritime et l'épicéa commun. Les mélanges présentent en moyenne des dynamiques de productivité plus stables (test-U de Mann-Whitney, $p = 0,03$) et avec une variabilité autour de la tendance plus faible (test-U de Mann-Whitney, $p = 0,17$). Les monocultures ont, en moyenne, un nombre d'anomalies positives plus important que les mélanges (+ 70 %). Ce patron est dû à trois monocultures ayant un nombre important d'anomalies positives : le bouleau, le petit érable et le pin maritime.

Corrélation entre indicateurs, taille d'échantillon et R^2

Les corrélations entre, d'un côté, les indicateurs et, de l'autre, la taille d'échantillon et le coefficient R^2 des modèles de forêts aléatoires, permettent de vérifier la sensibilité des indicateurs aux tailles d'échantillons ainsi qu'à la qualité du modèle. Les corrélations entre les indicateurs et la taille d'échantillon ne sont jamais significatives, ce qui confirme que la sélection de mélanges étudiés n'est pas sensible aux effectifs malgré leur variabilité. De même l'absence de corrélation entre le R^2 des modèles et les indicateurs indiquent qu'aucun indicateur n'est dépendant de la qualité des modèles. Les coefficients de corrélation entre indicateurs permettent de révéler des groupes d'indicateurs quantifiant le même aspect de la dynamique temporelle. Les corrélations entre indicateurs varient de - 0,53 pour le couple nombre d'anomalies positives-indice de stabilité, à 0,78 pour le couple nombre d'anomalie positives-variabilité autour de la tendance (figure 4).

Tableau 2 | Importance des variables incluses dans les modèles de forêts aléatoires distributionnelles. L'importance de chaque variable est estimée par composition et un rang est attribué allant de 1 pour la variable la plus importante à 10 pour la variable la moins importante. Les importances sont ensuite synthétisées pour l'ensemble des compositions par le rang médian, le rang minimum et le rang maximum, une valeur faible indiquant une importance plus élevée sur les 35 compositions par rapport à une valeur plus élevée.

Prédicteurs	Rang médian	Rang minimum	Rang maximum
Volume	1	1	1
Diamètre quadratique moyen	2	2	8
Gini	4	2	8
Réserve utile	5	3	10
Altitude	5	2	10
Indice trophique	5,5	3	9
Indice hydrique	6	2	10
Précipitations	7	3	10
Température maximum	9	5	10
Température moyenne	9	4	10

Figure 3 | Valeurs des indicateurs obtenus à partir des dynamiques temporelles de productivité pour les peuplements en mélanges (n = 21) et les monocultures (n = 14). Les croix indiquent les valeurs pour les différentes compositions avec en superposition la moyenne (point) et l'intervalle de confiance.

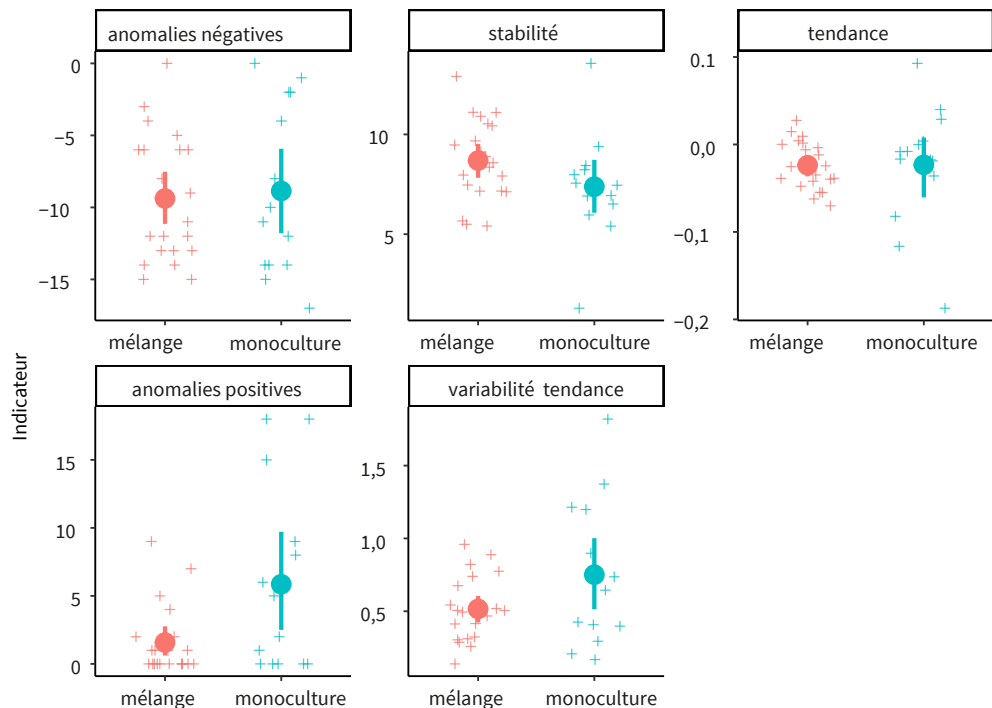
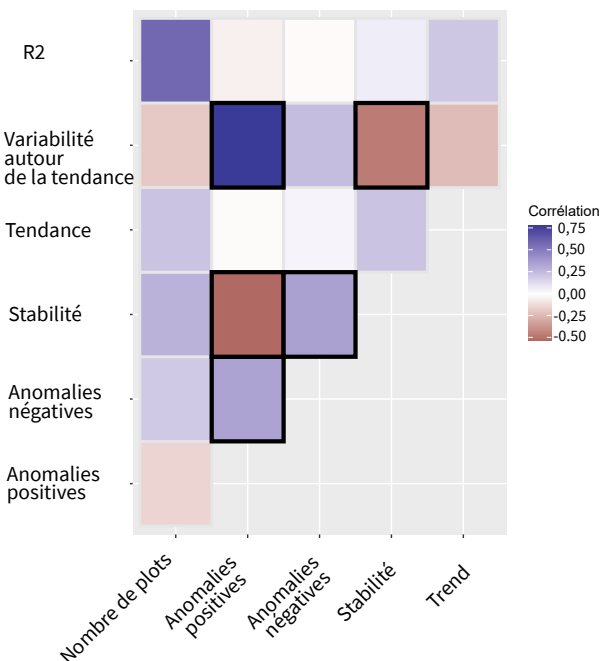


Figure 4 | Corrélation de Pearson entre les indicateurs, les R^2 des modèles de forêts aléatoires et la taille d'échantillon. Les corrélations surlignées en noir ont une probabilité critique inférieure à 0,05.



Des corrélations significatives (au seuil de 0,05) sont observées pour les couples d'indicateurs suivants : nombre d'anomalies positives-négatives, nombre d'anomalies négatives-indice de stabilité, nombre d'anomalies positives-indice de stabilité, nombre d'anomalies positives-variabilité autour de la tendance, variabilité autour de la tendance-indice de stabilité.

Comparaison par triplet mélanges-monocultures

La probabilité qu'un mélange présente une résilience supérieure aux deux monocultures associées pour les cinq indicateurs suivis est présentée sur la figure 5, et la probabilité inverse est présentée en figure 6. En premier lieu, aucun mélange ne présente une résilience supérieure ou inférieure aux monocultures sur les cinq indicateurs suivis. 11 des 21 mélanges suivis présentent une résilience supérieure aux deux monocultures associées sur au moins un des indicateurs. Le même nombre de mélanges présente une résilience inférieure aux deux monocultures associées sur au moins un des indicateurs. Le tableau 3 présente les mélanges ayant un nombre donné d'indicateurs de résilience supérieurs ou inférieurs aux deux monocultures associées. Six mélanges sont plus résilients sur au moins un des indicateurs et moins résilients sur aucun. Le contraire est également observé avec six mélanges moins résilients sur au moins un indicateur et plus

Tableau 3 | Tableau croisé des mélanges étant supérieurs ou inférieurs aux monocultures associées pour un nombre donné d'indicateurs. Par exemple, trois mélanges sont supérieurs aux monocultures associées pour un indicateur et inférieurs aux monocultures associées pour aucun indicateur. Les lignes ou colonnes non indiquées ne contiennent aucun mélange (par exemple aucun mélange inférieur aux monocultures sur trois indicateurs).

	Mix < Monos : 0 indicateur	Mix < Monos : 1 indicateur	Mix < Monos : 2 indicateurs
Mix > Monos : 0 indicateur	Chêne pédonculé – Bouleau Chêne pédonculé – Frêne Chêne pubescent – Petit érable Hêtre – Sapin	Chêne pédonculé – Châtaignier Chêne pédonculé – Chêne rouvre Chêne rouvre – Charme Chêne rouvre – Châtaignier Hêtre – Charme	Chêne rouvre – Pin sylvestre
Mix > Monos : 1 indicateur	Chêne pédonculé – Chêne pubescent Chêne pédonculé – Pin maritime Hêtre – Épicéa	Chêne pédonculé – Pin sylvestre Chêne rouvre – Hêtre	Hêtre – Pin sylvestre
Mix > Monos : 2 indicateurs	0	Chêne pubescent – Pin sylvestre	Chêne pédonculé – Hêtre
Mix > Monos : 3 indicateurs	Chêne pédonculé – Charme Chêne pubescent – Chêne vert Sapin – Épicéa	0	0

Figure 5 | Probabilité que le mélange soit plus résilient que les deux monocultures associées pour les différents indicateurs considérés. Les mélanges sont ordonnés par abondance (de bas en haut du moins abondant au plus abondant). Pour les indicateurs suivants, le mélange est plus résilient quand la valeur de l'indicateur est supérieure aux deux monocultures : anomalie positive, stabilité et tendance. À l'inverse, le mélange est plus résilient quand la valeur de l'indicateur est inférieure aux deux monocultures pour les anomalies négatives et la variabilité autour de la tendance. Une probabilité supérieure à 0,8 est indiquée par un surlignage en noir.

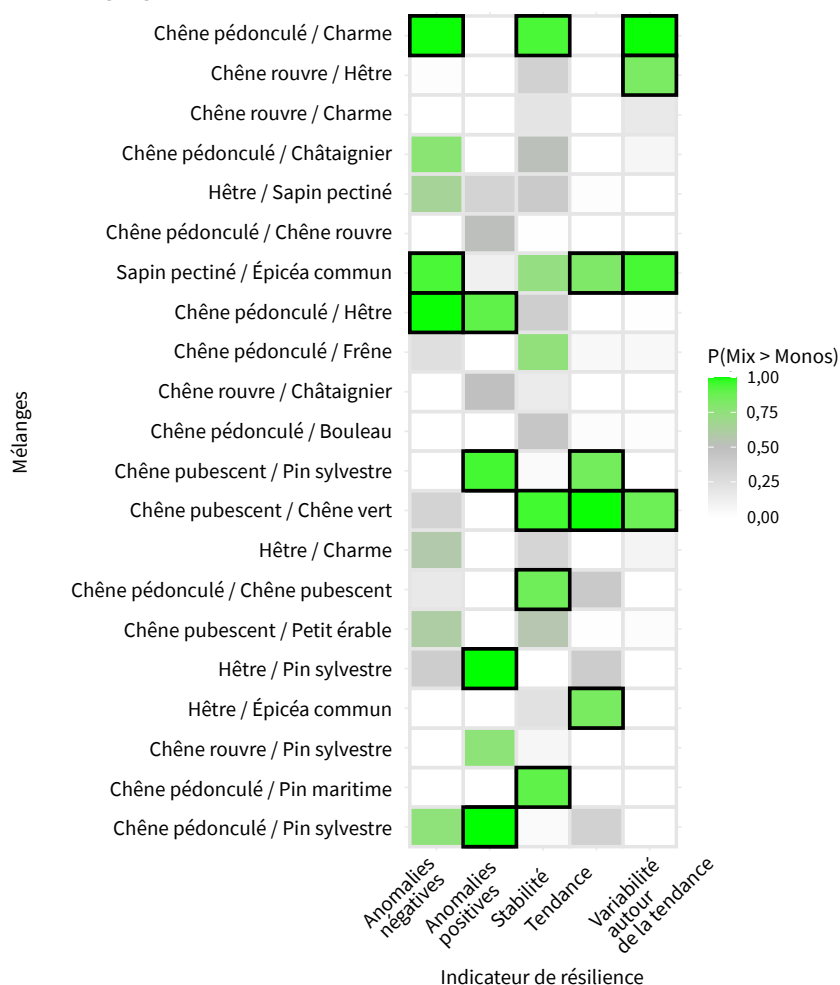
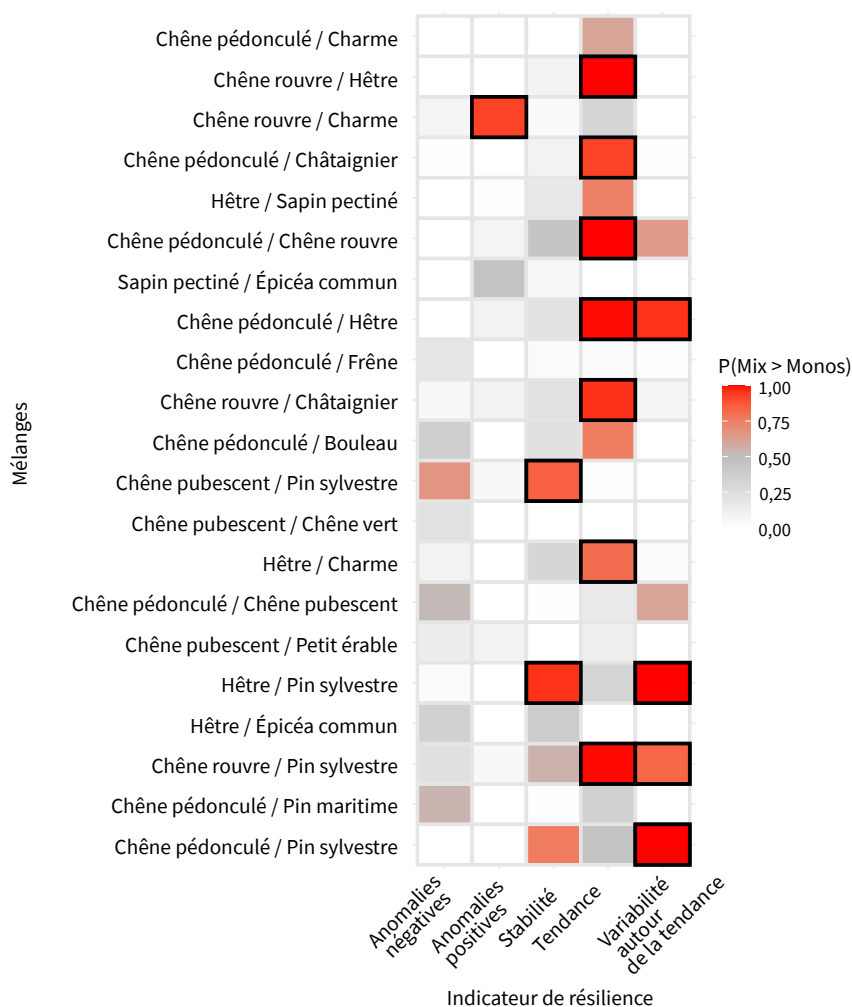


Figure 6 | Probabilité que le mélange soit moins résilient que les deux monocultures associées pour les différents indicateurs considérés. Les mélanges sont ordonnés par abondance (de bas en haut du moins abondant au plus abondant). Pour les indicateurs suivants, le mélange est moins résilient quand la valeur de l'indicateur est inférieure aux deux monocultures : anomalie positive, stabilité et tendance. À l'inverse, le mélange est moins résilient quand la valeur de l'indicateur est supérieure aux deux monocultures pour les anomalies négatives et la variabilité autour de la tendance. Une probabilité supérieure à 0,8 est indiquée par un surlignage en noir.



résilients sur aucun. Cinq mélanges sont plus résilients sur certains indicateurs mais moins résilients sur d'autres. Enfin quatre mélanges ne sont ni inférieurs ni supérieurs aux monocultures sur les indicateurs suivis. Les mélanges n'ont pas, de manière générale, une résilience supérieure aux monocultures associées sur les indicateurs calculés.

DISCUSSION

Corrélation entre indicateur et monitoring de la résilience

Parmi les cinq indicateurs de résilience calculés, cinq des dix paires d'indicateurs possibles présentent une corrélation significative. Ces corrélations mettent en évidence

deux dimensions principales capturées par ces indicateurs :

- 1/ la tendance récente de croissance dans un contexte de changement climatique,
- et 2/ la variabilité interannuelle de la croissance, incluant la stabilité, la dispersion autour de la tendance et les anomalies annuelles.

L'indice de stabilité (inverse du coefficient de variation) est corrélé dans trois de ces paires, avec un signe des corrélations cohérent avec les attentes : négatif pour le nombre d'anomalies positives et la variabilité autour de la tendance et positif pour le nombre d'anomalies négatives. Cet indice est fréquemment utilisé en écologie pour étudier notamment les liens entre diversité et stabilité (Tilman *et al.*, 2006) et apparaît donc comme un indicateur synthétique pertinent pour le monitoring de la résilience

des peuplements mélangés aux changements climatiques. À côté des indicateurs de résilience classiquement utilisés suite à des événements ponctuels (Lloret *et al.*, 2011), les indicateurs utilisés dans cette étude complètent le monitoring de la résilience des peuplements forestiers en quantifiant la résilience sur les dynamiques temporelles. Cette approche permet de s'affranchir du besoin de définir des périodes de référence *ante* et *post* perturbations, ce qui peut être un exercice délicat face aux successions de perturbations et aux tendances climatiques. Ainsi ces métriques permettent de quantifier la résilience pour d'autres types de perturbations que les perturbations ponctuelles, notamment des perturbations continues comme l'augmentation des températures avec le changement climatique.

Des mélanges globalement plus stables mais avec moins d'anomalies positives

Les mélanges montrent, en moyenne, une stabilité plus importante dans leurs dynamiques de productivité comparée aux monocultures. Cette stabilité plus importante est liée à un nombre d'anomalies positives en moyenne plus faible pour les mélanges. Un compromis entre ces deux indicateurs apparaît donc, des actions de gestion pour favoriser l'un se feront potentiellement au détriment du second. D'autres études montrent également une stabilité supérieure des mélanges, et l'expliquent par des asynchronicités dans la réponse des essences en présence face aux stress environnementaux (del Río *et al.*, 2022 ; Morin *et al.*, 2014). De ce point de vue, il est possible que cette plus forte stabilité apparente traduise un effet neutre de moyenne. Cet aspect pourrait être testé dans des recherches ultérieures en distinguant, dans la productivité des mélanges, la composante propre à chacune des espèces les constituant, et en lui appliquant l'ensemble des indicateurs étudiés.

Pas de généralité dans la résilience des mélanges par rapport aux monocultures associées

Les résultats obtenus montrent aussi que la résilience des mélanges n'est pas, de manière générale, supérieure aux monocultures associées. Pour la majorité des couples mélange/indicateurs, les indices de résilience des mélanges se situent entre les valeurs observées des monocultures associées. Cette observation est conforme à de nombreuses études antérieures (notamment Gillerot *et al.*, 2021 ; Grossiord, 2020 ; Pardos *et al.*, 2021). Deux raisons peuvent être avancées pour essayer d'en rendre compte. D'une part, il est possible que les effets de complémentarité associés aux mélanges ne s'expriment que dans des conditions stationnelles particulières (Grossiord *et al.*, 2014), qui seraient diluées dans des échantillons plus larges dont la vocation est bien de donner une image

statistique du comportement de ces mélanges par rapport à leurs monocultures associées. Cette question du « passage à l'échelle » dans la compréhension des avantages des mélanges gagnerait à être explorée davantage, par une complémentarité de réseaux d'observations d'amplitude variable. D'autre part, il est également possible – comme l'indique la situation intermédiaire des indicateurs – que la plupart des mélanges aient un effet relativement neutre quant à cette question de la résilience (Merlin *et al.*, 2015). Ainsi, on observe (tableau 1) que certaines essences sociales (chênes, hêtre commun) participent à de nombreux mélanges étudiés, c'est-à-dire sans spécificité associative marquée.

Quelques mélanges plus résilients

Parmi les 21 mélanges étudiés, six présentent une résilience supérieure à celle des monocultures correspondantes pour au moins un des indicateurs considérés, sans être inférieure pour aucun d'entre eux (tableau 3), et ce gain de résilience ne se manifeste pas de manière préférentielle sur un indicateur en particulier. Il s'agit des mélanges suivants : Chêne pédonculé-Chêne pubescent, Chêne pédonculé-Pin maritime, Hêtre-Épicéa, Chêne pédonculé-Charme, Chêne pubescent-Chêne vert et Sapin-Épicéa. Il est intéressant de noter que les deux mélanges étudiés comprenant l'épicéa commun (avec le hêtre et le sapin pectiné) montrent une résilience plus importante. Ces mélanges communs en zone montagneuse ont déjà montré leur plus grande résilience, par exemple face aux sécheresses, dans diverses études (Lebourgeois *et al.*, 2013 ; Schwarz & Bauhus, 2019). Le chêne pubescent apparaît également à plusieurs reprises dans cette liste en association avec d'autres essences de chênes à la fois moins tolérantes à la sécheresse (chêne pédonculé) et plus tolérantes (chêne vert). Ceci pourrait être dû à des mécanismes spécifiques de réponse au stress hydrique (Madritsch *et al.*, 2019).

Quelques mélanges moins résilients

Parmi les 21 mélanges étudiés, six présentent une résilience inférieure à celle des monocultures associées pour au moins un des indicateurs considérés, sans être supérieure pour aucun d'entre eux (tableau 3). Parmi ces indicateurs, une tendance de croissance significativement plus négative pour ces mélanges semble se dégager. Il s'agit des mélanges suivants : Chêne pédonculé-Châtaignier, Chêne pédonculé-Chêne rouvre, Chêne rouvre-Charme, Chêne rouvre-Châtaignier, Hêtre-Charme, Chêne rouvre-Pin sylvestre, c'est-à-dire en très large majorité des mélanges associant des espèces de chêne, qui supportent moins bien la compétition pour la lumière. Diverses études précédentes ont également montré l'absence d'effet du mélange Chêne rouvre-Pin sylvestre sur la résilience face aux sécheresses (Bello *et al.*, 2019 ; Bonal *et al.*, 2017).

Les deux mélanges étudiés comprenant le châtaignier présentent une résilience moindre aux monocultures associées. Face aux épidémies affectant le châtaignier, le mélange avec le chêne rouvre ou pédonculé n'apparaît pas comme une solution garantissant la résilience de la productivité du peuplement.

Quelques mélanges avec signaux contradictoires

Cinq mélanges présentent une résilience supérieure aux monocultures associées sur certains indicateurs mais inférieure sur d'autres. Il s'agit des mélanges suivants : Chêne pédonculé-Pin sylvestre, Chêne rouvre-Hêtre, Hêtre-Pin sylvestre, Chêne pubescent-Pin sylvestre et Chêne pédonculé-Hêtre. Les trois mélanges avec le Pin sylvestre montrent une résilience supérieure sur les indicateurs d'anomalies au prix d'une stabilité inférieure. Le compromis stabilité-anomalies évoqué plus haut s'applique donc particulièrement pour ces mélanges-là.

Limites et précautions

Plusieurs éléments viennent nuancer les résultats présentés ici. Tout d'abord, cette étude s'est concentrée sur la résilience de la dynamique de croissance des arbres adultes. La résilience des écosystèmes forestiers est impactée par de nombreuses autres composantes de ces systèmes non étudiés ici (biodiversité, sol...). L'absence de généralité dans l'effet du mélange sur la résilience de la croissance n'implique pas le même résultat pour d'autres composantes de ces systèmes (voir par exemple Jactel *et al.*, 2017) pour les réponses face aux bioagresseurs. Ensuite, cette étude ne quantifie pas la réponse de croissance à des perturbations ponctuelles, localisées dans le temps et l'espace, qui ont été identifiées (par exemple tempête de 2009 ou sécheresse de 2003) au contraire d'une pratique courante (Lloret *et al.*, 2011). Cette approche est bien adaptée aux données de l'inventaire forestier national qui montrent leur limite lorsque le domaine spatio-temporel étudié se restreint, et notamment pour l'étude de peuplements forestiers avec des compositions données. Au plan méthodologique, nous avons également observé que la paramétrisation des forêts aléatoires distributionnelles impacte les indicateurs calculés et tout particulièrement le nombre d'anomalies annuelles significatives.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

La diversification ou l'entretien de la diversité des peuplements forestiers constitue un des leviers d'adaptation aux changements climatiques pour assurer la résilience des services écosystémiques rendus par les forêts. Cette étude, fondée sur les données systématiques et représen-

tatives de l'inventaire forestier national, met en évidence une variabilité dans les résultats de la comparaison entre les 21 mélanges étudiés et les monocultures associées en termes de résilience de la productivité. Le mélange d'essences n'apparaît donc pas comme étant un levier d'action sylvicole menant systématiquement à une plus grande résilience de la productivité des peuplements forestiers face aux changements climatiques. Ce résultat peut résulter de l'échelle à laquelle l'observation est menée, de première importance pour la gestion des territoires forestiers, et ne reflétant pas spécialement d'autres échelles plus spécifiques d'étude des mélanges (par exemple Grossiord *et al.*, 2014 ; Lebourgeois *et al.*, 2013 ; Vanhellefont *et al.*, 2019).

Les résultats issus des modélisations indiquent aussi l'importance de variables contrôlables par des actions sylvicoles (stock, maturité et structure du peuplement, voir tableau 2) sur la productivité, constituant autant de leviers d'action sylvicole potentiels au-delà de la gestion de la composition via la diversification des essences en présence.

L'absence de généralité de résilience supérieure des mélanges s'entend ici strictement sur la productivité, alors que la résilience des écosystèmes forestiers peut être appréhendée de manière multifactorielle (mortalité des arbres, infestations de ravageurs, biodiversité...), et décrire le maintien fonctionnel d'un écosystème.

Enfin, dans le contexte des changements climatiques, le cadre conceptuel de la résilience — fondé sur des perturbations ponctuelles et mesurant le retour à des niveaux de productivité ou de mortalité antérieurs — mérite d'être redéfini. D'autres cadres existent, par exemple Nagel *et al.*, (2017) définissant un gradient d'approches possibles allant d'actions de gestion visant à maximiser la résistance, jusqu'à des actions accompagnant la transition des peuplements. ■

Remerciements

Nous remercions les équipes d'inventaire présentes sur le terrain tout au long de l'année pour réaliser les mesures de l'inventaire forestier national. Est également remerciée l'équipe du service de l'inventaire pour la coordination, le contrôle et l'archivage de ces données. Le RMT Aforce a soutenu ce projet avec le concours du ministère en charge des forêts, du ministère de la Transition écologique et de l'interprofession France Bois Forêt. Enfin, nous remercions les participants au *workshop* sur la résilience des mélanges pour leurs regards critiques sur la recherche autour de cette thématique.

RÉFÉRENCES

- Bauhus, J., Forrester, D. I., Gardiner, B., Jactel, H., Vallejo, R., & Pretzsch, H. (2017). Ecological Stability of Mixed-Species Forests. In H. Pretzsch, D. I. Forrester & J. Bauhus (Éds.), *Mixed-Species Forests: Ecology and Management* (p. 337-382). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-54553-9_7
- Bello, J., Vallet, P., Perot, T., Balandier, P., Seigner, V., Perret, S., Couteau, C., & Korbolevsky, N. (2019). How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events? *Forest Ecology and Management*, 432, 436-445. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.044>
- Bonal, D., Pau, M., Toigo, M., Granier, A., & Perot, T. (2017). Mixing oak and pine trees does not improve the functional response to severe drought in central French forests. *Annals of Forest Science*, 74(4), Article 4. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0671-9>
- Bouriaud, O., Morneau, F., & Bontemps, J.-D. (2023). Square-grid sampling support to reconcile systematicity and adaptivity in periodic spatial surveys of natural populations. *Journal of Vegetation Science*, 34(3), e13195. <https://doi.org/10.1111/jvs.13195>
- Bouriaud, O. & Bontemps, J.D. (2025). Principes de l'échantillonnage et des estimations dans l'inventaire forestier national annuel depuis 2005. *Revue forestière française*, 76(2), 149-160
- Cevic, D., Michel, L., Näf, J., Bühlmann, P., & Meinshausen, N. (2022). Distributional Random Forests : Heterogeneity Adjustment and Multivariate Distributional Regression. *Journal of Machine Learning Research*, 23(333), 1-79. <http://www.jmlr.org/papers/v23/21-0585.html>
- Coll, L., Ameztegui, A., Collet, C., Löf, M., Mason, B., Pach, M., Verheyen, K., Abrudan, I., Barbat, A., Barreiro, S., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Ferrari, B., Govedar, Z., Kulhavy, J., Lazdina, D., Metslaid, M., Mohren, F., Pereira, M., ... Ponette, Q. (2018). Knowledge gaps about mixed forests: What do European forest managers want to know and what answers can science provide? *Forest Ecology and Management*, 407, 106-115. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.055>
- Cordonnier, T., & Kunstler, G. (2015). The Gini index brings asymmetric competition to light. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(2), 107-115. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.01.001>
- 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. ... Bravo-Oviedo, A. (2022). Emerging stability of forest productivity by mixing two species buffers temperature destabilizing effect. *Journal of Applied Ecology*, 59, 2730-2741. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14267>
- Depauw, L., De Lombaerde, E., Dhiedt, E., Blondeel, H., Abdala-Roberts, L., Auge, H., Barsoum, N., Bauhus, J., Chu, C., Damteu, A., Eisenhauer, N., Fagundes, M. V., Ganade, G., Gendreau-Berthiaume, B., Godbold, D., Gravel, D., Guillemot, J., Hajek, P., Hector, A., ... Baeten, L. (2024). Enhancing Tree Performance Through Species Mixing : Review of a Quarter-Century of TreeDivNet Experiments Reveals Research Gaps and Practical Insights. *Current Forestry Reports*, 10(1), 1-20. <https://doi.org/10.1007/s40725-023-00208-y>
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petchey, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., Healy, K., Jackson, A. L., Lurgi, M., McClean, D., O'Connor, N. E., O'Gorman, E. J., & Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19(9), 1172-1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>
- Duong, T., Chauvet, G., & Bouriaud, O. (2025). Comparaison entre l'inventaire forestier national français et d'autres plans de sondage basés sur des grilles. *Revue forestière française*, 76(2), 161-172.
- Forzieri, G., Dakos, V., McDowell, N. G., Ramdane, A. & Cescatti, A. (2022). Emerging signals of declining forest resilience under climate change. *Nature*, 608(7923), 534-539. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04959-9>
- Gégout, J.-C., Coudun, C., Bailly, G., & Jabiol, B. (2005). Eco-Plant : A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, 16(2), 257-260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02363.x>
- 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(1), 20-36. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00501-y>
- Gohon, F. (2023). *Renouveau des tarifs de cubage de l'Inventaire - Ajustements 2023*. Document interne - IGN.
- Grossiord, C. (2020). Having the right neighbors: How tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytologist*, 228(1), 42-49. <https://doi.org/10.1111/nph.15667>
- Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruehlheide, H., Čečko, 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(41), 14812-14815. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411970111>
- Hertzog, L. (2025). *lional-ign/resilience_mixed: V1.1 (v1.1)* [Jeu de données]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.15574828>
- Hertzog, L. R., Piedallu, C., Lebourgeois, F., Bouriaud, O., & Bontemps, J.-D. (2025). Turning point in the productivity of western European forests associated with a climate change footprint. *Science of The Total Environment*, 967, 178843. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2025.178843>
- 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(3), 223-243. <https://doi.org/10.1007/s40725-017-0064-1>
- 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(2), 666-677. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13294>

- 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.003>
- Lloret, F., Keeling, E. G., & Sala, A. (2011). Components of tree resilience : Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120(12), 1909-1920. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x>
- Madritsch, S., Wischnitzki, E., Kotrade, P., Ashoub, A., Burg, A., Fluch, S., Brüggemann, W., & Sehr, E. M. (2019). Elucidating Drought Stress Tolerance in European Oaks Through Cross-Species Transcriptomics. *G3 (Bethesda, Md.)*, 9(10), 3181-3199. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400456>
- May, R. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton university press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctv32rq4>
- Merlin, M., Perot, T., Perret, S., Korboulewsky, N., & Vallet, P. (2015). Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 339, 22-33. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.032>
- 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(12), 1526-1535. <https://doi.org/10.1111/ele.12357>
- Morneau, F., Duprez, C., & Hervé, J.-C. (2008). Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire forestier national. *Revue forestière française*, 60(2), 107-120. <https://doi.org/10.4267/2042/18132>
- Nagel, L. M., Palik, B. J., Battaglia, M. A., D'Amato, A. W., Guldin, J. M., Swanston, C. W., Janowiak, M. K., Powers, M. P., Joyce, L. A., Millar, C. I., Peterson, D. L., Ganio, L. M., Kirschbaum, C., & Roske, M. R. (2017). Adaptive Silviculture for Climate Change : A National Experiment in Manager-Scientist Partnerships to Apply an Adaptation Framework. *Journal of Forestry*, 115(3), 167-178. <https://doi.org/10.5849/jof.16-039>
- Nikinmaa, L., Lindner, M., Cantarello, E., Jump, A. S., Seidl, R., Winkel, G., & Muys, B. (2020). Reviewing the Use of Resilience Concepts in Forest Sciences. *Current Forestry Reports*, 6(2), 61-80. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00110-x>
- Ols, C., Gschwantner, T., Schadauer, K., & Bontemps, J.-D. (2022). Unexpected Negative Effect of Available Water Capacity Detected on Recent Conifer Forest Growth Trends Across Wide Environmental Gradients. *Ecosystems*, 25(2), 404-421. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00663-3>
- Pardos, M., del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Defosse, E., Engel, M., Godvot, K., Jacobs, K., Jansone, L., Jansons, A., Morin, X., Nothdurft, A., Oreti, L., Ponette, Q., Pach, M., Riofrío, J., ... 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118687>
- Patacca, M., Lindner, M., Lucas-Borja, M. E., Cordonnier, T., Fidej, G., Gardiner, B., Hauf, Y., Jasinevičius, G., Labonne, S., Linkevičius, E., Mahnken, M., Milanovic, S., Nabuurs, G., Nagel, T. A., Nikinmaa, L., Panyatov, M., Bercak, R., Seidl, R., Ostrogović Sever, M. Z., ... Schelhaas, M. (2023). Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950. *Global Change Biology*, 29(5), 1359-1376. <https://doi.org/10.1111/gcb.16531>
- 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. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00079>
- Schweingruber, F., Eckstein, D., Serre-Bachet, F., & Bräker, U. (1990). Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia*, 9-38.
- Tilman, D., Reich, P. B., & Knops, J. M. H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441(7093), 629-632. <https://doi.org/10.1038/nature04742>
- Vallet, P., & Pérot, T. (2011). Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce : Evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science*, 22(5), 932-942. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01288.x>
- Van Meerbeek, K., Jucker, T., & Svenning, J.-C. (2021). Unifying the concepts of stability and resilience in ecology. *Journal of Ecology*, 109(9), 3114-3132. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13651>
- Vanhellemont, M., Sousa-Silva, R., Maes, S. L., Van den Bulcke, J., Hertzog, L., De Groote, S. R. E., Van Acker, J., Bonte, D., Martel, A., Lens, L. & Verheyen, K. (2019). Distinct growth responses to drought for oak and beech in temperate mixed forests. *Science of The Total Environment*, 650, 3017-3026. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.054>
- Zheng, L., Barry, K. E., Guerrero-Ramírez, N. R., Craven, D., Reich, P. B., Verheyen, K., Scherer-Lorenzen, M., Eisenhauer, N., Barsoum, N., Bauhus, J., Bruehlheide, H., Cavender-Bares, J., Dolezal, J., Auge, H., Fagundes, M. V., Ferlian, O., Fiedler, S., Forrester, D. I., Ganade, G., ... Hautier, Y. (2024). Effects of plant diversity on productivity strengthen over time due to trait-dependent shifts in species overyielding. *Nature Communications*, 15(1), 2078. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-46355-z>