



**HAL**  
open science

## Productivité des peuplements mélangés : quels effets des conditions environnementales dans les peuplements bi-spécifiques ?

M. Toïgo, Thomas Perot, B. Courbaud, P. Vallet

### ► To cite this version:

M. Toïgo, Thomas Perot, B. Courbaud, P. Vallet. Productivité des peuplements mélangés : quels effets des conditions environnementales dans les peuplements bi-spécifiques ?. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 2016, 53, pp.46-53. hal-01542102

**HAL Id: hal-01542102**

**<https://hal.science/hal-01542102v1>**

Submitted on 19 Jun 2017

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

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

## Productivité des peuplements mélangés : quels effets des conditions environnementales dans les peuplements bi-spécifiques ?

*L'équipe Irstea Ecosystèmes forestiers poursuit l'exploration de la productivité des peuplements mélangés à deux essences. Il ne s'agit plus seulement ici de savoir quel est l'effet de tel ou tel mélange sur la productivité par rapport aux peuplements « purs », mais si – et comment – les facteurs environnementaux (fertilité, déficit en eau...) modulent cet effet. Ce travail recourt à la modélisation pour « faire parler » les données disponibles, selon une approche adaptée. Au-delà des résultats propres à chaque assemblage étudié, il en ressort un contraste intéressant entre situations de plaine et de montagne, qui peut réconcilier les conclusions apparemment contradictoires d'études antérieures.*

L'influence du mélange d'essences forestières sur leur productivité a été étudiée en forêt tempérée, méditerranéenne, boréale ou encore tropicale. Ces travaux indiquent que le mélange d'essences peut augmenter la productivité totale du peuplement ou des essences qui le composent, mais que l'effet du mélange d'essences peut également être nul ou négatif dans certains cas. Des résultats opposés peuvent même exister entre différentes études pour un même mélange d'essences. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ces apparentes contradictions : il peut exister des variations de l'effet du mélange avec le stade de développement des essences, avec la densité du peuplement ou bien avec les conditions environnementales.

Dans le cadre d'un travail de thèse cofinancée par l'Office National des Forêts (Toïgo, 2015), nous avons étudié la manière dont les conditions environnementales modifient l'effet du mélange d'essences sur la productivité des peuplements forestiers

à deux essences. En particulier, nous nous sommes intéressés à la fertilité du site, qui renseigne sur la qualité de la station en matière de productivité, et à l'effet du déficit en eau du sol.

Premièrement grâce à la grande diversité des données de l'inventaire forestier de l'IGN, nous avons étudié l'influence de la fertilité du site pour répondre à la question suivante : l'effet du mélange est-il favorable sur les stations productives (fertiles) ou bien plutôt sur les stations peu productives ? Afin d'obtenir des résultats les plus généraux possibles, nous avons appréhendé cette question pour plusieurs couples d'essences bien représentés en France. Deuxièmement, nous avons étudié les variations au cours du temps – c'est-à-dire avec les variations annuelles du climat – de l'effet du mélange pour répondre à la question suivante : l'effet du mélange est-il favorable plutôt en cas d'année déficitaire en eau ou bien plutôt en cas d'année non limitante en eau ? Ce deuxième aspect a été étudié pour le couple chêne sessile – pin

sylvestre, emblématique de la forêt d'Orléans. Les résultats de ces deux parties de la thèse de Maude Toïgo sont présentés dans cet article.

### Influence de la fertilité du site sur l'effet du mélange

#### Principe de la méthode

Dans cette première étude, nous avons utilisé les données de l'inventaire forestier de l'IGN en peuplements réguliers pour caractériser l'effet du mélange selon une méthodologie déjà exposée dans le numéro 47 des *RenDez-Vous techniques* (Vallet et al., 2015). Le principe général est le suivant. Dans un premier temps, on développe un modèle de croissance en surface terrière pour une essence sur les placettes de peuplement pur. Ce modèle doit intégrer autant que possible les facteurs influençant la croissance du peuplement, à savoir les conditions climatiques et édaphiques, le stade de développement, et la densité du peuplement. Dans un deuxième temps, pour un ensemble de placettes de peuplements mélangés,

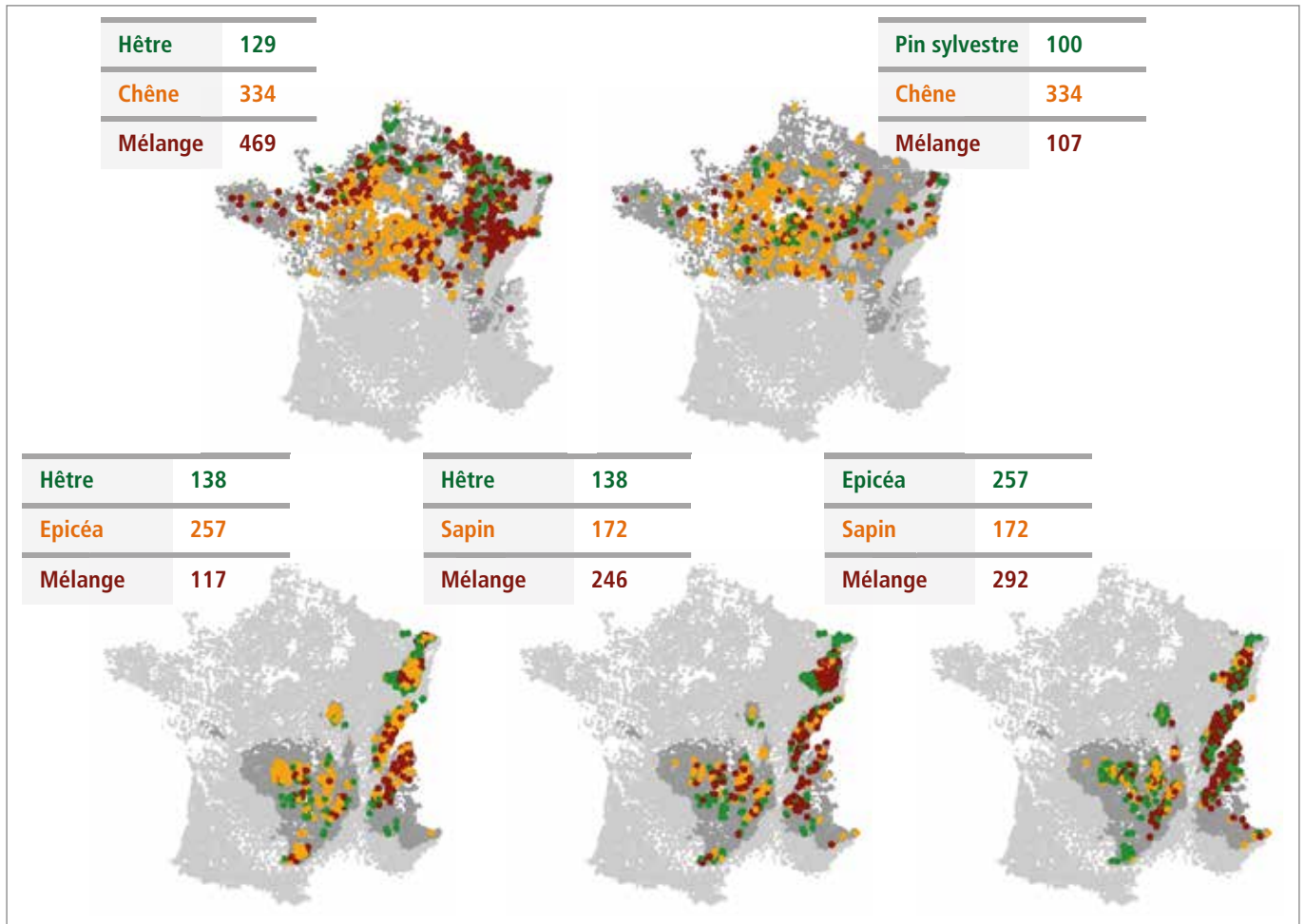


Fig. 1 : nombre et répartition des placettes de l'inventaire forestier utilisées

on applique le modèle développé précédemment, en tenant compte du taux de mélange. Le modèle donne alors une estimation de la productivité attendue pour cette essence sans prendre en compte l'effet de l'essence associée. La différence entre cette productivité estimée et la productivité observée de l'essence en peuplement mélangé correspond à l'effet du mélange sur la productivité. Pour faciliter la comparaison des effets du mélange dans diverses situations, on estime l'effet relatif du mélange, en pourcentage d'augmentation ou de diminution de la productivité du mélange par rapport au peuplement pur.

Pour étudier comment la fertilité du site peut influencer l'effet du mélange sur la productivité des essences, nous avons sélectionné cinq couples

d'essences très représentés en France, dans des conditions climatiques et édaphiques variées : deux couples de plaine, chêne sessile – pin sylvestre et chêne sessile – hêtre, et trois couples de montagne, sapin – épicéa, sapin – hêtre et hêtre – épicéa. L'ensemble de la sélection représente une base de données de 2361 placettes (figure 1).

Pour chacune des placettes en peuplement mélangé, nous avons calculé un indice de fertilité du site pour les essences considérées, basé sur les variables climatiques et édaphiques. Le détail des variables et de leur calibration est décrit dans l'article de Toïgo *et al.* (2015a). Nous avons alors pu étudier les éventuelles corrélations entre la fertilité du site et l'effet du mélange sur la croissance des essences sur cinq ans en surface terrière.

### Résultats

Nos résultats se déclinent sous trois formes. D'une part, nous avons étudié l'effet du mélange sur la productivité totale du peuplement, constitué de la somme des productivités des deux essences. D'autre part, nous avons considéré séparément les productivités de chacune des deux espèces composant le peuplement. Cette décomposition de l'effet du mélange au niveau espèce permet d'identifier différentes configurations. Par exemple, un effet positif à l'échelle de la placette peut être le fait d'une seule des deux essences, ou un effet nul du mélange au niveau peuplement peut être la résultante de deux effets opposés pour chacune des deux essences. Enfin, dans un troisième temps, nous avons décrit comment l'effet du mélange sur la productivité des essences varie

avec la fertilité du site pour chacune des essences dans chacun des cinq couples étudiés.

La figure 2 indique l'effet du mélange sur la productivité totale du peuplement et sur la productivité de chaque essence. Au niveau placette, deux couples sont significativement plus productifs en mélange qu'en peuplements purs : les couples hêtre-épicéa et hêtre-sapin. Les trois autres couples ne sont significativement ni plus productifs, ni moins productifs que les peuplements purs. Lorsqu'on décompose ces effets au niveau de l'espèce, le constat est le suivant : pour les deux premiers couples (hêtre-épicéa et hêtre-sapin), l'effet à l'échelle de la placette n'est dû qu'à une seule des deux espèces, le hêtre, qui bénéficie largement du mélange (de l'ordre de +40 % de productivité en surface terrière). Pour les couples sapin-épicéa et chêne-pin sylvestre, il y a un effet du mélange pour l'une des espèces du couple seulement, respectivement le sapin et le chêne, et il est positif. Mais il est trop faible pour obtenir un effet significativement positif à l'échelle de la placette. Enfin, pour le dernier couple, nous observons un effet positif pour le hêtre et négatif pour le chêne, de magnitude similaire, entraînant un effet nul à l'échelle de la placette.

Enfin, lorsqu'on analyse l'influence de la fertilité du site sur l'effet du mélange, nous obtenons les résultats de la figure 3. Sur les dix cas d'espèce étudiée en mélange, six présentent une influence significative de la fertilité sur l'effet du mélange, et ce sont les cas de montagne. Pour ces six cas, l'effet est dans le même sens : moins la station est productive, plus le mélange est favorable à la productivité. Dans quatre de ces cas, l'effet du mélange passe même de positif à négatif lorsque la productivité du site augmente. Il s'agit de l'épicéa ou du sapin en mélange avec le hêtre, ou bien de l'épicéa ou du sapin lorsqu'ils sont en mélange ensemble. Ce constat pourrait réconcilier des effets contradictoires de différentes études.

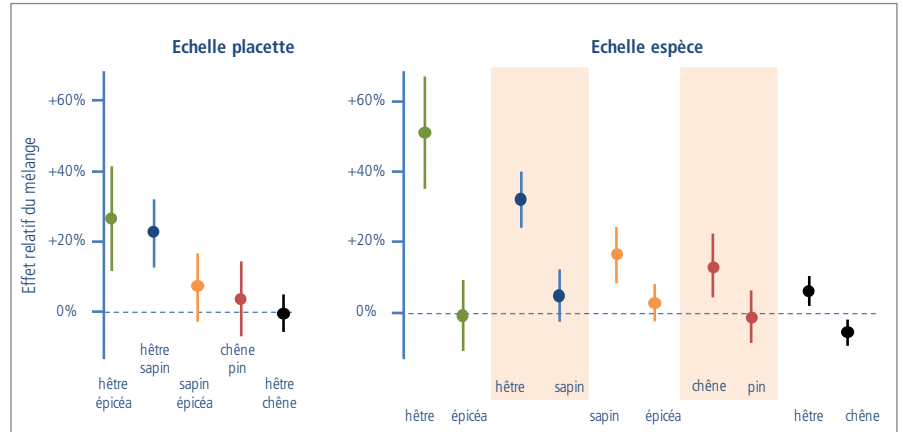


Fig. 2 : effet moyen du mélange à l'échelle de la placette (à gauche) et à l'échelle de l'espèce (à droite) pour un taux de mélange de 50% de chacune des espèces

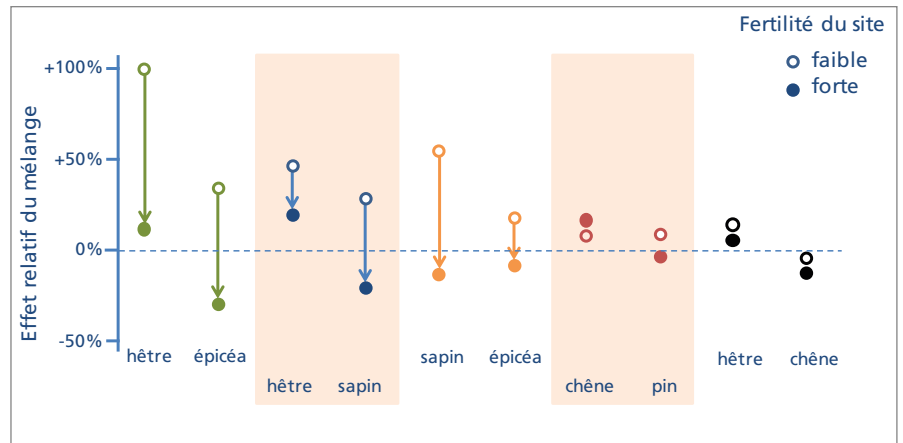


Fig. 3 : influence de la fertilité du site sur l'effet du mélange, pour un taux de mélange de 50% de chacune des espèces

Les sites les moins productifs sont matérialisés par des points ouverts, les plus productifs par des points fermés. Les flèches représentent le changement de l'effet du mélange lorsqu'on passe des sites les moins productifs aux plus productifs. L'absence de flèche indique un effet non significatif

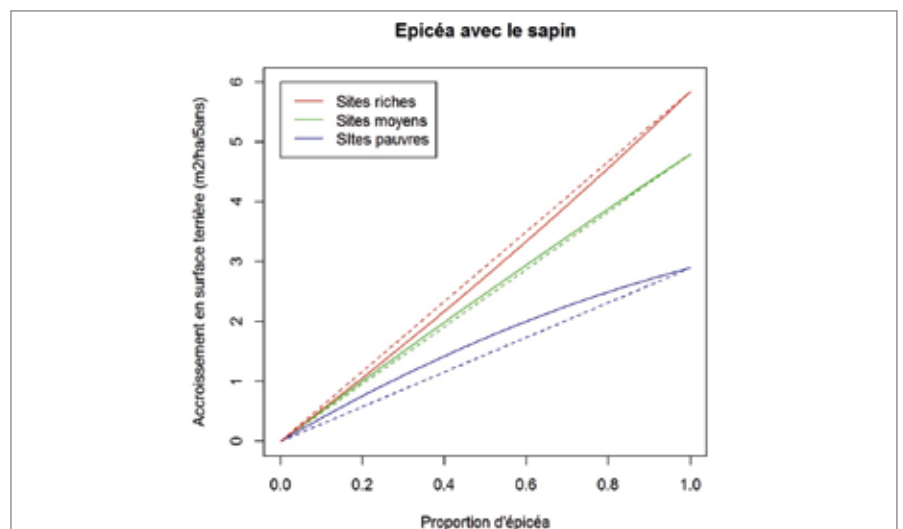


Fig. 4 : accroissement en surface terrière de l'épicéa, en fonction de sa proportion en mélange avec le sapin

Les droites pointillées indiquent la productivité attendue en peuplement pur, les courbes en traits pleins indiquent la productivité en mélange.

Une autre manière de représenter cet effet est donnée dans la figure 4. Dans cette figure, consacrée à l'exemple de l'épicéa en mélange avec le sapin, on observe que la productivité de l'épicéa en mélange avec le sapin sur les sites pauvres (en bleu) est supérieure à celle attendue en peuplement pur, alors que sa productivité sur les sites riches (en rouge), est inférieure à celle attendue en peuplement pur. Bien entendu, en valeur absolue la productivité d'une essence sur un site pauvre reste inférieure à celle sur site riche. La diminution de l'effet du mélange avec la fertilité de la station signifie que l'effet de la fertilité du site sur la productivité des essences est amoindri en peuplement mélangé par rapport au peuplement pur.

### Influence du déficit en eau sur l'effet du mélange – Le cas du mélange chêne-pin

La largeur et la densité du cerne sont deux indicateurs de la productivité de l'arbre. Cette deuxième étude a consisté d'abord à caractériser (modéliser) la relation entre la largeur ou la densité moyenne des cernes et le déficit en eau du sol chez le chêne sessile et le pin sylvestre. Ensuite il s'agissait de déterminer si l'effet du déficit en eau du sol est plus ou moins fort en mélange chêne-pin par rapport aux peuplements purs. Cette étude a été réalisée avec une méthodologie très différente de la précédente, puisqu'elle repose sur des données rétrospectives obtenues par carottages d'arbres en forêt domaniale d'Orléans.

### Échantillonnage en forêt d'Orléans

Nous avons sélectionné 24 placettes de 15 mètres de rayon en forêt domaniale d'Orléans : 8 en peuplements purs de chênes sessiles, 8 en peuplements purs de pins sylvestre, et 8 en peuplements mélangés. Ces placettes ont été sélectionnées pour avoir des caractéristiques semblables en matière d'âge, de densité, et de propriétés du sol (voir Toïgo et al. (2015 b) pour plus de détails). Dans ces placettes, 3 arbres ont été sélectionnés aléatoirement dans la strate dominante pour chaque essence, ce qui donne un échantillon de 96 arbres (tableau 1). Une carotte a été prélevée à 1,30 m sur chacun de ces arbres et analysée aux rayons X afin de mesurer la largeur et la densité des cernes (figure 5).

### Analyse de l'effet du déficit en eau et du mélange d'essences sur les cernes

Pour pouvoir étudier l'effet des fluctuations interannuelles du déficit en eau et celui du mélange d'essence sur la largeur et la densité des cernes nous avons pris en compte dans le modèle un certain nombre d'effets qui auraient pu biaiser nos résultats. Premièrement, le modèle développé prend en compte les variations à long terme de largeur et densité des cernes qui peuvent être liées à l'âge (en particulier pour le pin sylvestre) et/ou à des changements environnementaux. Deuxièmement nous avons pris en compte le fait que, pour chacune des essences, chaque arbre possède sa propre trajectoire de croissance à long terme et finalement nous avons intégré le fait que la croissance des arbres est plus semblable au sein d'une placette qu'entre les placettes. Le détail du modèle est disponible dans l'article de Toïgo et al. (2015 b).

Composition	Pur	Mélangé		Pur
Essence	<i>Q. petraea</i>	<i>Q. petraea</i>	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. sylvestris</i>

#### Échantillonnage

Nombre de placettes	8	8		8
Nombre d'arbres	24	24	24	24

#### Caractéristiques de la placette

Surface terrière (m <sup>2</sup> /ha)	22 (3)	30 (5)		31 (8)
Proportion de l'espèce	0.99 (0,01)	0.41 (0,08)	0.56 (0,08)	0.97 (0,02)
Âge des arbres	66 (11)	62 (13)	56 (10)	60 (8)
Hauteur des arbres	21 (3)	20 (1)	23 (2)	20 (2)

Tab. 1 : échantillonnage utilisé et caractéristiques moyennes des placettes (écart-types entre parenthèses)

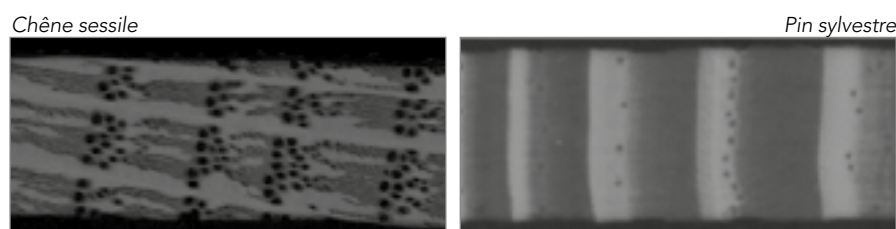


Fig. 5 : radiographies aux rayons X d'une carotte de chêne sessile et de pin sylvestre

Grâce aux données journalières du poste météorologique de Nogent-sur-Vernisson – situé en moyenne à 20 km de distance des placettes – et aux caractéristiques du sol, nous avons pu calculer le déficit en eau du sol pour chaque mois de la période 1970-2012.

Nous avons ensuite sélectionné, pour chacune des deux essences, la période pour laquelle le déficit en eau du sol est le plus limitant pour la largeur et la densité des cernes. Pour sélectionner sans *a priori* cette période, nous avons testé toutes les combinaisons possibles entre avril et septembre, pour des durées de déficit en eau allant de 2 à 6 mois, et sélectionné la variable climatique qui décrit le plus fidèlement les données grâce à un indicateur statistique, l'AIC (Akaike Information Criterion).

Notre objectif étant de déterminer si la relation entre le déficit en eau et la largeur ou la densité des cernes est modifiée en peuplement mélangé par rapport au peuplement pur, nous avons enfin intégré un terme d'interaction entre la variable représentant le déficit en eau et l'effet de la composition (peuplement pur ou mélangé).

### Effet du déficit en eau et du mélange d'essence sur les cernes

Le processus de sélection de variables a permis de mettre en évidence que pour la largeur de cernes, la période où le déficit en eau est la plus influente s'étend de mai à juillet pour le chêne

sessile, alors qu'elle s'étend de mai à septembre pour le pin sylvestre (Toïgo *et al.*, 2015b). Ces résultats sont cohérents avec d'autres résultats obtenus pour ces essences et dans ce contexte stationnel, à savoir que le chêne est plutôt sensible aux sécheresses printanières, alors que le pin est sensible aux sécheresses estivales (Merlin *et al.*, 2015). En effet, pour le chêne, la majorité de l'accroissement est achevé en juillet alors que celui du pin peut se poursuivre tant que les conditions climatiques le permettent (Michelot *et al.*, 2012). En ce qui concerne la densité moyenne du cerne, à l'inverse, la période la plus influente est identique pour les deux essences : elle s'étend de juin à juillet (Toïgo *et al.*, 2015b). Mais dans le cas du pin sylvestre, à largeur de cerne constante, le déficit en eau diminue la densité, alors qu'elle l'augmente dans le cas du chêne sessile.

L'ajustement du modèle sur le jeu de données de notre échantillon permet enfin d'étudier un éventuel effet de la composition du peuplement (pure ou mélangée) sur la largeur et la densité des cernes. Il en ressort que pour la largeur de cerne, nous

n'avons dégagé ni d'effet simple de la composition, ni d'interaction de la composition avec la variable de déficit en eau. L'influence des sécheresses sur la largeur de cerne est donc la même dans les deux compositions (cf. figures 6). Pour la densité moyenne du cerne – à largeur de cerne constante – si nous n'avons pas non plus mis en évidence d'effet moyen significatif de la composition, nous avons en revanche trouvé une interaction entre la composition et la densité moyenne du cerne. Cela signifie donc qu'il n'y a pas d'effet moyen direct de la composition sur la densité moyenne du cerne, mais que l'effet du déficit en eau sur la densité est modifié par la composition. En l'occurrence, cet effet est dans le sens d'une aggravation de l'effet du déficit en eau : l'augmentation de la densité est plus forte en mélange qu'en pur pour le chêne sessile, et la diminution de la densité est plus forte en mélange qu'en pur pour le pin sylvestre (figure 7).

Les lignes pleines représentent les intervalles de confiance à 95 % des valeurs estimées de la densité moyenne du cerne.

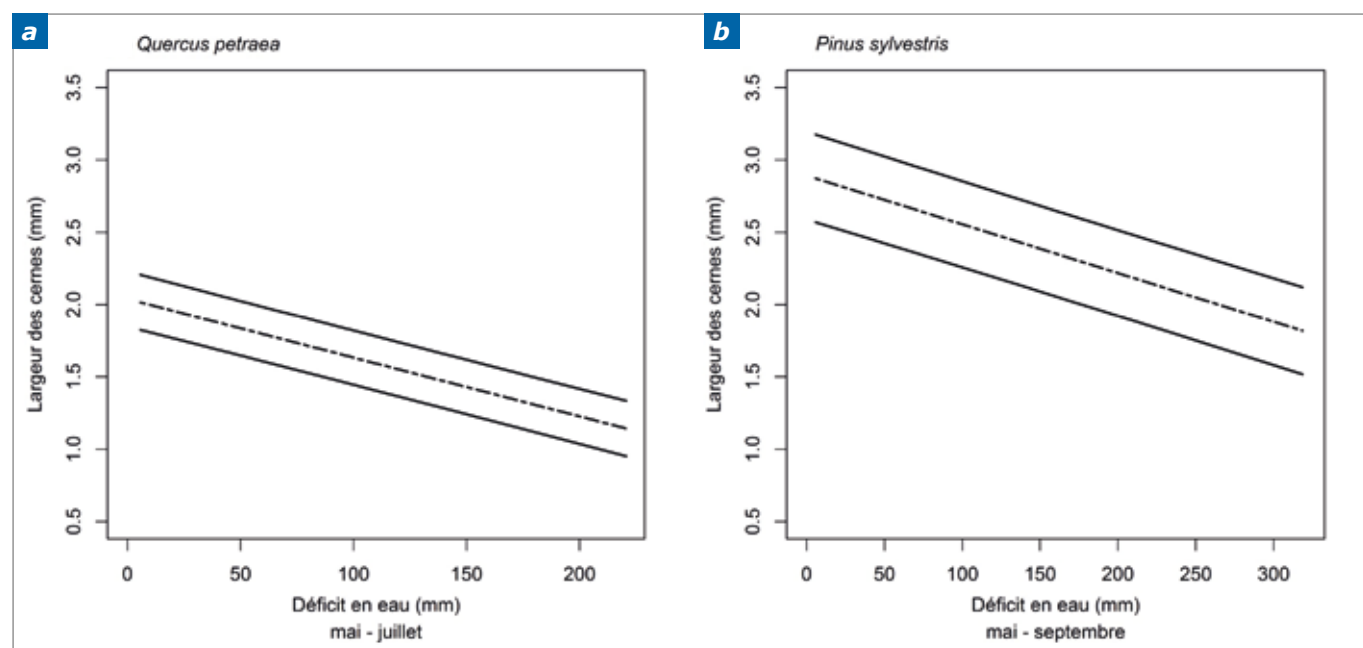


Fig. 6 : effet du déficit en eau sur la largeur des cernes, pour le chêne sessile (a) et le pin sylvestre (b)

Dans le cas du chêne sessile, le déficit en eau est calculé sur la période allant de mai à juillet, alors qu'il est calculé de mai à septembre pour le pin sylvestre. Les lignes pleines représentent l'intervalle de confiance à 95 % des valeurs estimées de la largeur de cerne.

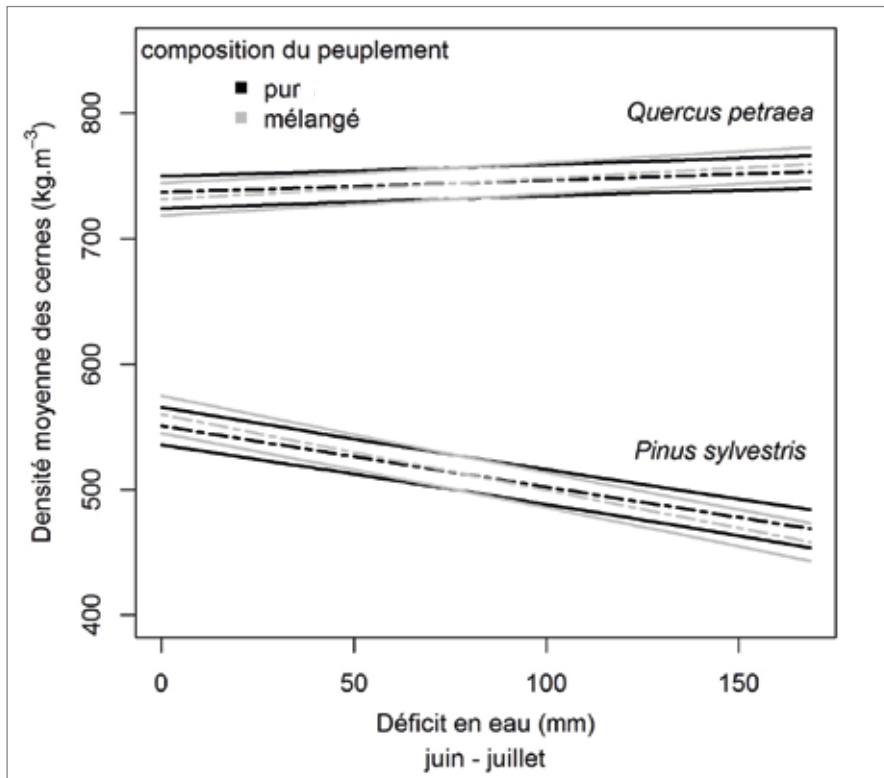
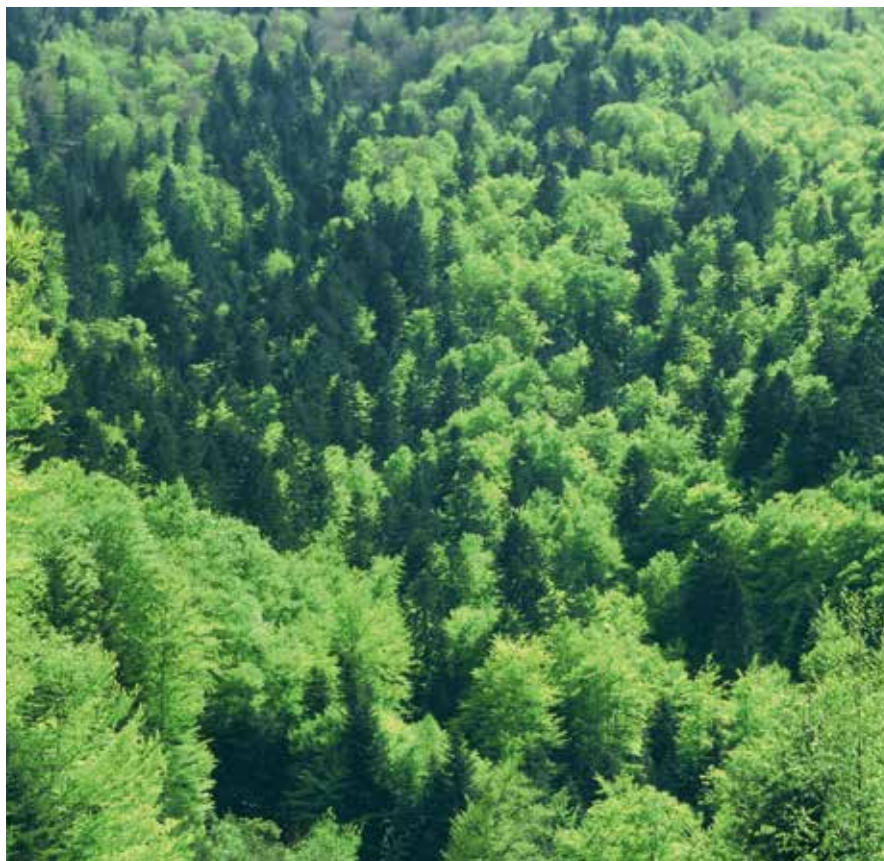


Fig. 7 : effet du déficit en eau de juin-juillet sur la densité moyenne du cerne pour le chêne sessile et le pin sylvestre en peuplements purs (courbes noires) et mélangés (courbes grises)



Forêt de montagne, hêtraie-sapinière

P. Cadiran, ONF

### Bilan des résultats et interprétation

Au cours de ce travail nous avons utilisé les mélanges à deux essences pour analyser les variations de l'effet du mélange des essences sur leur productivité en fonction de la fertilité du site et du déficit en eau.

Dans l'étude conduite sur les données de l'inventaire forestier de l'IGN, l'effet du mélange sur la productivité des essences en mélange est systématiquement asymétrique. La plus grande productivité du hêtre avec le sapin ou l'épicéa par rapport au peuplement pur est le signe du relâchement d'une forte compétition intraspécifique, qui ne s'accompagne pas d'un changement de productivité pour le sapin et l'épicéa comme cela est observé pour le couple hêtre-chêne sessile. Pour ce couple de plaine, l'absence d'effet au niveau peuplement est due à un avantage compétitif du hêtre par rapport au chêne. Nos résultats illustrent également que l'assemblage d'espèces conditionne fortement l'effet du mélange : si l'effet du mélange est négatif sur le chêne en mélange avec le hêtre, le chêne bénéficie du mélange avec le pin sylvestre. Le pin sylvestre a un houppier plus clair que celui du chêne, avec la stratification aérienne souvent observée dans les peuplements mélangés chêne-pin cela pourrait conduire à une plus grande disponibilité en lumière pour le chêne en mélange par rapport au pur et expliquer sa plus grande productivité avec le pin. De plus l'effet du mélange sur le chêne sessile et le pin sylvestre ne varie pas avec la fertilité du site, c'est aussi le cas pour le couple chêne sessile – hêtre en plaine. Le constat est différent pour les couples sapin - épicéa, hêtre - épicéa et hêtre – sapin en montagne, où l'effet du mélange est positif (marginale ment significatif pour l'épicéa en mélange avec le hêtre) et où cet effet est le plus fort lorsque les conditions de croissance sont les moins bonnes.

La nature des déterminants abiotiques qui caractérisent la fertilité du site (limitants pour la croissance) est différente entre espèces de plaine et de montagne (Toigo *et al.*, 2015). En plaine les essences sont plutôt limitées par des variables liées aux ressources (ex : évapotranspiration estivale, réserve utile du sol, rapport carbone sur azote, sauf pour le pin sylvestre) alors qu'en montagne, les espèces sont plutôt limitées par les températures ou des caractéristiques topographiques du sol. Ces résultats pourraient indiquer que, dans un contexte où les ressources sont des facteurs limitants prédominants, la compétition domine. Dans les contextes où les facteurs limitant la croissance ne sont pas liés aux ressources, par exemple le froid en montagne, alors les interactions positives sont les plus fréquentes.

Si les déterminants de la croissance des essences peuvent être différents d'une espèce à l'autre, le cas particulier de la disponibilité en eau illustre le fait que les essences peuvent avoir des sensibilités différentes à un même facteur au cours de l'année. Le chêne sessile est limité principalement par la sécheresse en début et milieu de période de végétation alors que le pin y est sensible jusqu'en fin de période. Des stratégies de constitution des réserves carbonées différentes peuvent entraîner de tels décalages temporels dans la réponse des essences. Le chêne, à partir du milieu de saison de végétation, tend à ralentir la croissance radiale au profit de la constitution de ses réserves carbonées alors que la croissance radiale du pin sylvestre reste inchangée (Michelot *et al.*, 2012). Un tel décalage intra-annuel n'est pas observé pour la densité du cerne des deux essences. C'est une autre composante du signal qui diffère, la magnitude de l'effet. L'effet de la sécheresse sur la densité du bois est plus fort chez le pin sylvestre que chez le chêne sessile. Cette différence de sensibilité est cohérente avec les stratégies des deux espèces face à la sécheresse. Si le chêne maintient

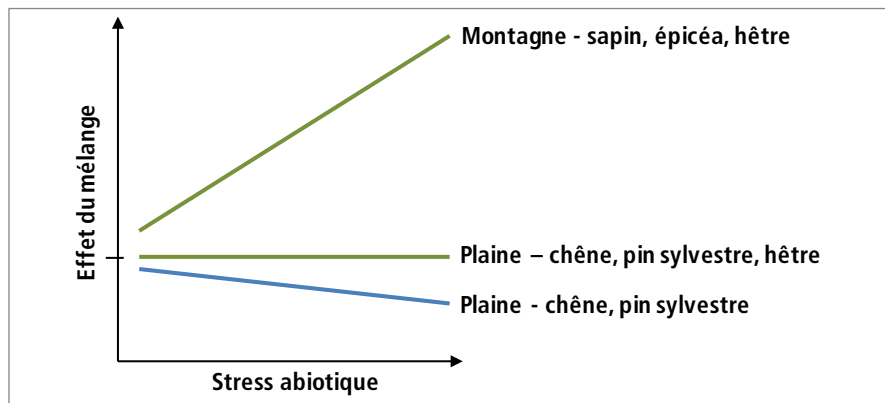


Fig. 8 : variation de l'effet du mélange sur la productivité en fonction du stress abiotique

Pour les courbes vertes (étude à partir des données IFN), une augmentation du stress correspond à une baisse de la productivité du site; pour la courbe bleue (étude à partir des carottages), l'augmentation du stress correspond à un déficit en eau supérieur.



Brume dans la sapinière

J. L. Klein, ONF



un niveau de transpiration qui lui permet l'acquisition de carbone durant les épisodes de sécheresse, le pin régule fortement la sienne, ce qui induirait une baisse de l'acquisition du carbone et par conséquent une moindre densité du cerne (Irvine *et al.*, 1998; Cruziat *et al.*, 2002).

Ces différences de stratégies d'utilisation des ressources ne semblent pas avoir d'influence sur l'effet du mélange puisque l'aggravation de l'effet de la sécheresse est du même ordre de grandeur chez les deux essences. L'aggravation des effets du déficit en eau pour le mélange, mise en évidence dans les peuplements chêne-pin, contraste avec ce qui a été trouvé en montagne avec d'autres essences. Ainsi, Lebourgeois *et al.* (2013) ont mis en évidence que le sapin, lorsqu'il est avec le hêtre ou l'épicéa, est moins sensible à la sécheresse. Outre le fait que les deux études ont été menées sur des essences différentes, les mélanges sapin-hêtre et sapin-épicéa se trouvent également dans des conditions plus humides que le couple chêne-pin en forêt d'Orléans. Les conditions les plus sèches rencontrées dans l'étude de Lebourgeois *et al.* (2013) (74 mm de pluie en moyenne en juillet) restent supérieures aux précipitations mensuelles observées en forêt d'Orléans, quel que soit le mois considéré (un maximum de 69 mm pour les moyennes d'octobre et novembre). Ceci indique que la diminution de sensibilité à la sécheresse en mélange a été trouvée dans des conditions globalement plus humides. Ainsi la différence de résultats, en apparence contradictoire, pourrait s'expliquer par le fait qu'elles considèrent deux parties différentes du gradient de disponibilité en eau. Le mélange d'essence pourrait avoir la propriété de réduire la sensibilité des essences au déficit hydrique uniquement dans des conditions intermédiaires de sécheresse. Cela reste une hypothèse, dans la mesure où ce ne sont pas les mêmes essences, et où le contexte biogéographique est différent.

## Conclusions

Nous avons fait ressortir que chez les espèces en plaine, l'effet du mélange n'était pas ou peu dépendant des conditions environnementales (productivité du site et fluctuations climatiques). En revanche, chez les espèces en montagne, l'effet du mélange est dépendant des conditions abiotiques (figure 8). Ainsi l'effet du mélange est le plus fort sur les sites les moins favorables pour la croissance. Les indices de fertilité du site en plaine sont constitués de variables qui ont plutôt trait aux ressources contrairement à ceux que l'on trouve en montagne. Ces résultats pourraient indiquer que, dans un contexte où les facteurs de type ressources sont prédominants, la compétition domine. Dans les contextes où les facteurs limitant la croissance ne sont pas liés aux ressources, par exemple le froid en montagne, alors les interactions positives sont les plus fréquentes.

**Maude TOÏGO**

**Thomas PÉROT**

Irstea Nogent-sur-Vernisson  
UR Ecosystèmes Forestiers

**Benoit COURBAUD**

Irstea Grenoble  
UR Ecosystèmes Montagnards

**Patrick VALLET**

Irstea Nogent-sur-Vernisson  
UR Ecosystèmes Forestiers

## Références

Cruziat P., Cochard H., Ameglio T., 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science* vol. 59, pp. 723-752

Irvine J., Perks M.P., Magnani F., Grace J., 1998. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology* vol. 18, pp. 393-402

Lebourgeois F., Gomez N., Pinto P., Merian P., 2013. Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management* vol. 303, pp. 61-71

Merlin M., Pérot 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* vol. 339, pp. 22-33

Michelot A., Simard S., Rathgeber C., Dufrêne E., Damesin C., 2012. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology* vol. 32, pp. 1033-1045

Toïgo M., 2015. Productivité des forêts mélangées : Effet de la diversité des essences dans un contexte climatique et édaphique changeant. Université d'Orléans, 147 p.

Toïgo M., Vallet P., Pérot T., Bontemps J.-D., Piedallu C., Courbaud B., 2015a. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology* vol. 103, pp. 502-512

Toïgo M., Vallet P., Tuilleras V., Lebourgeois F., Rozenberg P., Perret S., Courbaud B., Perot T., 2015 b. 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* vol. 345, pp. 73-82

Vallet P., Pérot T., Toïgo M., 2015. Quels dispositifs pour comparer la croissance des peuplements purs et mélangés ? Exemple du mélange sapin-épicéa avec les données de l'Inventaire forestier national. *Rendez-Vous Techniques - ONF n° 47*, pp. 54-59