



**HAL**  
open science

## Synthèse des résultats de la littérature scientifique sur les peuplements mélangés

Jordan Bello, Loïc Nicolas, Thierry Sardin

► **To cite this version:**

Jordan Bello, Loïc Nicolas, Thierry Sardin. Synthèse des résultats de la littérature scientifique sur les peuplements mélangés. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2022, 76, pp.4-17. hal-04001833

**HAL Id: hal-04001833**

**<https://hal.science/hal-04001833v1>**

Submitted on 23 Feb 2023

**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.

# Synthèse des résultats de la littérature scientifique sur les peuplements mélangés

De l'avis général, les peuplements mélangés ont de nombreux avantages. On les dit plus productifs que les peuplements purs, plus résistants ou plus résilients face aux attaques des ravageurs ou aux événements climatiques sévères, etc. Mais par quels processus et que sait-on vraiment ? Jordan Bello a épluché la littérature scientifique disponible pour en faire la synthèse.

Les peuplements mélangés sont, depuis des années, favorisés par de nombreux sylviculteurs en raison de plusieurs avantages apparents par rapport aux monocultures. La diversité d'essences dans le peuplement serait à l'origine d'une résistance et ou d'une résilience accrue face aux aléas biotiques (pathogènes...) et abiotiques (sécheresse, feux, tempêtes). On lit aussi souvent que le mélange induit une augmentation de la productivité, ce qui pourrait devenir un atout également intéressant. Autre argument de poids en faveur des peuplements mélangés, ils sont mieux acceptés par la société qui les considère souvent comme plus « naturels », comme le reflet d'une sylviculture plus responsable et respectueuse de l'environnement, et plus riche en biodiversité.

La présente synthèse traite des **résultats de la recherche académique** sur les peuplements mélangés, et n'abordera pas les aspects de gestion (la gestion fait l'objet d'un guide de sylviculture en cours d'élaboration). Le but est ici d'apporter des éléments de compréhension du comportement de ces peuplements et des mécanismes sous-jacents afin d'éclairer les gestionnaires sur la mise en place et la conduite de mélanges adaptés selon le contexte. On ne trouvera pas ici d'itinéraire technique pour une situation donnée mais des résultats issus de la Recherche concernant les aspects dendrométriques, écologiques ou éco-physiologiques donnant des clés de compréhension et d'interprétation du comportement des arbres en peuplements mélangés.

Dans cette synthèse nous allons d'abord tenter de définir la notion de peuplements mélangés et décrire les différents types de mélange en intégrant notamment la notion d'échelle spatiale. Nous évaluerons ensuite la part que représentent ces peuplements en forêt française métropolitaine. Enfin nous aborderons les résultats de la communauté scientifique concernant l'effet du mélange des peuplements sur la biodiversité, la résistance aux aléas biotiques et abiotiques ainsi que sur la productivité, sans chercher l'exhaustivité mais en essayant d'être le plus représentatif possible de la littérature scientifique actuelle.

## Sommaire de la synthèse

- 05 CARACTÉRISATION DES PEUPELEMENTS MÉLANGÉS
- 06 LES DIFFÉRENTS TYPES DE MÉLANGES  
Mélanges à l'échelle de l'unité de gestion  
Mélanges à l'échelle de la forêt  
Composition du mélange
- 07 IMPORTANCE DES PEUPELEMENTS MÉLANGÉS EN FRANCE MÉTROPOLITAINE
- 08 HYPOTHÈSES SOUS-JACENTES AUX AVANTAGES DES PEUPELEMENTS MÉLANGÉS
- 09 EFFET DU MÉLANGE SUR LA BIODIVERSITÉ
- 09 MÉLANGE ET RÉSISTANCE AUX ATTAQUES BIOTIQUES
- 10 MÉLANGE ET RÉSISTANCE AUX CONTRAINTES ABIOTIQUES  
Accès à l'eau  
Accès à la lumière  
Accès aux nutriments
- 13 MÉLANGE ET PRODUCTIVITÉ
- 15 CONCLUSION

## Caractérisation des peuplements mélangés

L'expression « peuplement mélangé » est utilisée par les forestiers pour décrire des situations assez disparates qui vont de la présence de quelques « divers » à un mélange de deux essences à parts égales. En pratique, le forestier a besoin de critères descriptifs de son peuplement pour pouvoir prendre les meilleures décisions possibles pour la conduite de celui-ci. Il existe quatre paramètres majeurs pour la description des peuplements (Bock et Richter, 2002) :

- Inéquienneté : dispersion des âges des individus du peuplement
- Composition : nombre d'espèces d'arbres (à l'exclusion des arbustes)
- Irrégularité : structure du peuplement (horizontale et/ou verticale)
- Capital (ou accroissement) : biomasse

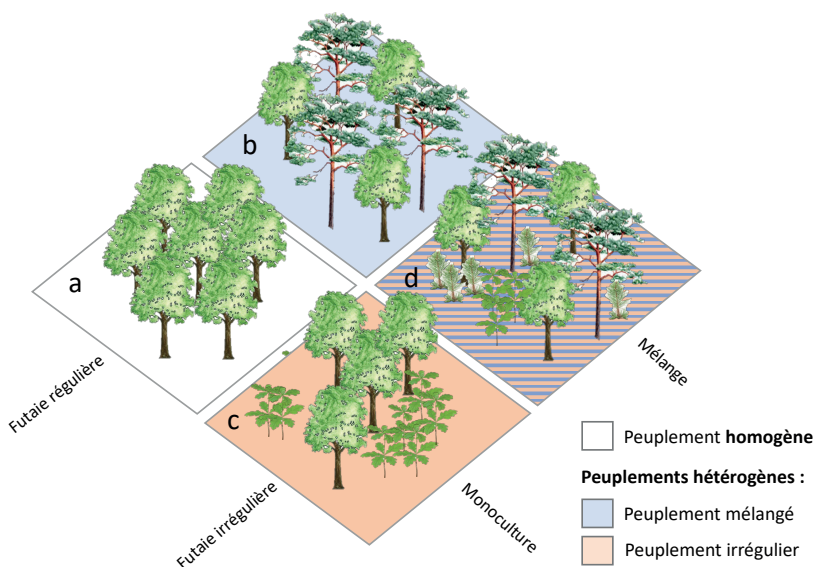
Deux de ces paramètres sont particulièrement pertinents pour définir un peuplement mélangé : la **composition** et l'**irrégularité**. Les deux autres servent surtout à la description ou qualification de l'état du peuplement (capital et inéquienneté).

Concernant la **composition**, il arrive qu'on parle de « mélange » dans une parcelle dès lors qu'une autre essence que l'essence principale est présente, quelle que soit la proportion qu'elle représente. Or il y a une grande différence entre un peuplement mélangé avec une faible proportion d'essences diverses (ou d'une essence d'accompagnement à but cultural mais sans rôle de production) et un peuplement mélangé composé de plusieurs essences principales (2, 3, 4 essences voire plus). On voit bien ici que les objectifs, et donc la gestion qui va s'appliquer à ces deux « extrêmes », ne seront pas comparables.

L'institut national de l'information géographique et forestière (IGN) utilise pour l'Inventaire forestier une définition plutôt statistique et qualifie un peuplement mélangé à partir du **nombre d'essences nécessaire pour obtenir un taux de couvert libre relatif de 75 % du peuplement**. Le taux de couvert libre relatif correspond à la projection verticale sur le sol des houppiers ayant un accès direct à la lumière de chaque essence, rapporté au taux de couvert libre du peuplement. Cette définition a le mérite de placer un cadre objectif autour de ces termes. Cependant, elle présente l'inconvénient de ne pas tenir compte de la structure et exclut les peuplements mélangés par strate, où une essence dominée n'a pas directement accès à la lumière.

Pour la **structure** du peuplement, on différencie la **structure horizontale** de la **structure verticale**. La première concerne l'organisation spatiale des individus de chaque essence dans le peuplement. On va ainsi distinguer des mélanges intimes (pied à pied ou par bouquets/placeaux) et des mélanges dits par « parquets » ou à l'échelle de la forêt ; voir ci-après la définition des types de mélanges. La structure verticale correspond à l'organisation des arbres dans les différentes strates qui composent le peuplement (étage principal + autres strates). Ainsi, un peuplement régulier composé d'une essence dans son étage principal et d'une autre en sous-étage (ex : taillis sous futaie) est un peuplement mélangé.

**Attention :** Ne pas confondre peuplement hétérogène, peuplement irrégulier et peuplement mélangé. Un peuplement monospécifique irrégulier est hétérogène par la structure (âges différents, distribution des classes de diamètre) mais non mélangé. En revanche les peuplements mélangés sont hétérogènes par leur composition, que leur structure soit irrégulière ou non (Fig. 1).



← **Figure 1.** Représentation schématique des notions d'irrégularité, mélange et hétérogénéité. Par opposition à un peuplement homogène en monoculture régulière (a), on distingue différents types de peuplements hétérogènes : futaie régulière mélangée (b), futaie irrégulière en monoculture (c), et futaie irrégulière mélangée (d).

## Les différents types de mélanges

L'échelle à laquelle on considère la notion de peuplement va conditionner différents types de mélanges avec des conséquences importantes sur les interactions observées. La diversification des essences peut se produire à différentes échelles spatiales et peut donc s'analyser en différents niveaux de diversité (alpha, beta et gamma) (Fig. 2).

L'effet de l'échelle de considération de la diversité d'essences sur les aptitudes écosystémiques ne donne pas toujours des résultats univoques. Il y a des études qui montrent que le mélange le plus favorable est celui qui favorise les interactions interspécifiques (entre essences différentes) et donc il faudrait augmenter la diversité dans la parcelle (c.a.d. la diversité alpha). D'autres montrent un effet au moins aussi bénéfique du mélange entre les parcelles (diversité bêta), qui diminue par exemple l'impact des perturbations climatiques sur la production de biomasse (Sebald et al., 2021).

### ■ Mélanges à l'échelle de l'unité de gestion

À l'échelle de la parcelle forestière, plusieurs types de mélanges peuvent être distingués qu'ils soient naturels ou installés de main d'homme. La diversité qu'on observe à cette échelle correspond à la diversité « alpha ». La métrique pour cette échelle est l'hectare.

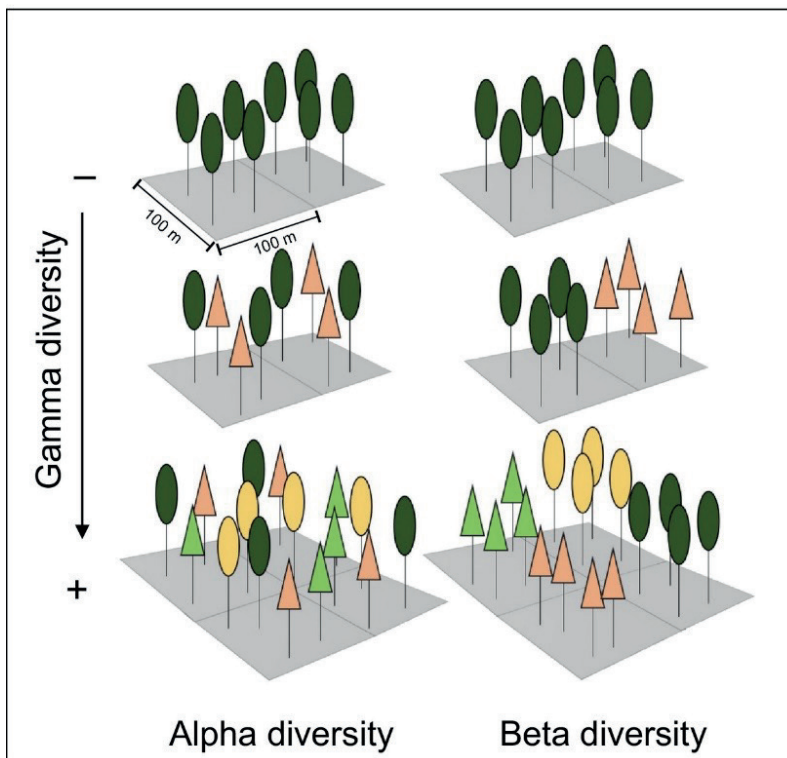
→ Le mélange « pied à pied » (ou mélange « intime » au sens le plus étroit)

**En plantation**, ce type de mélange correspond à l'alternance d'un plant (ou quelques plants) d'essences différentes sur la même ligne de plantation. Ainsi, pour chaque individu son voisin sera de l'essence différente. **En régénération naturelle** la caractérisation est plus délicate. On parlera de mélange intime « pied à pied » lorsque le peuplement est constitué d'au moins deux essences réparties de façon aléatoire sur la parcelle, sans que les essences forment des regroupements distincts ou un motif particulier. Noter que ce qui apparaît comme un regroupement sur un ou quelques ares au stade semis peut correspondre à l'état d'adulte à un seul individu. C'est dans ce type de mélange que les interactions **interspécifiques** sont maximisées car le voisinage direct d'individus de même essence est très limité (voire inexistant en plantation).

→ Le mélange par ligne

Ce cas est possible **uniquement en plantation**.

Le mélange se fait généralement en alternant des lignes dont l'essence est différente : alternance d'une ligne à l'autre ou par séries de 2-3 lignes (au-delà, c'est un motif de mélange par bande). Néanmoins, il peut également s'agir de plantation dans un peuplement déjà existant (enrichissement, accompagnement...). En comparaison du mélange pied à pied, ce type de mélange augmente les interactions intraspécifiques (entre deux individus de même essence) au détriment des interactions interspécifiques, qui peuvent cependant rester conséquentes.



← **Figure 2.** Schématisation des différentes échelles d'étude de la diversité. Diversité alpha = diversité à l'échelle de la parcelle, beta = diversité à l'échelle du massif et diversité gamma = nombre d'essences différentes (d'après Sebald et al., 2021).

→ Le mélange en placeaux (jusqu'à un are) ou bouquets (max 50 ares)

Le mélange en placeaux consiste en l'introduction d'une ou plusieurs essences nouvelles au sein d'une matrice existante, en procédant par petites surfaces allant jusqu'à un are, réparties souvent de façon systématique. Les interactions intraspécifiques augmentent quelque peu dans cette configuration et à l'inverse, la part des interactions entre espèces diminue. On parle de mélange en « bouquets » lorsque les essences se distribuent par plages de surface comprise entre 5 et 50 ares, réparties de façon systématique ou non dans la parcelle.

→ Le mélange par parquets (mini 50 ares)

Les mélanges par parquets correspondent au même principe que les bouquets mais avec des surfaces unitaires de plus d'un demi-hectare. À partir de cette échelle, on sort des schémas de mélange intime et les interactions interspécifiques sont majoritairement réduites aux effets de bordures entre les parquets mis en place.

→ La possibilité de mélange vertical

En plus des types de mélanges selon la structure horizontale, on peut avoir des mélanges par strates, et ils peuvent même se combiner (ex : taillis-sous-futaie par parquets).

## ■ Mélanges à l'échelle de la forêt

Si l'on se place à une échelle plus large, la juxtaposition de plusieurs parcelles en monoculture d'essences différentes constitue un massif forestier qui peut être vu comme un mélange de plusieurs entités elles-mêmes monospécifiques, mais on n'est plus à proprement parler dans le cas des peuplements mélangés. La diversité observée entre les parcelles forestières est dite diversité « bêta » et la métrique à cette échelle est l'unité de gestion (ou la propriété forestière).

Les interactions interspécifiques sont presque absentes à cette échelle car chaque parcelle est constituée d'une seule essence. Mais certaines peuvent quand même se produire (masquage de la ressource pour des ravageurs, protection contre le vent...) et les caractéristiques inhérentes aux différentes essences présentes dans le massif permettent d'obtenir une diversité de ces interactions à plus large échelle.

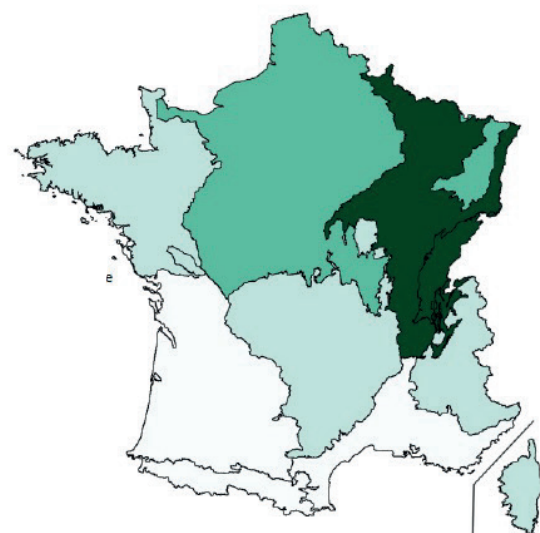
## ■ Composition du mélange

La composition en essences implique également plusieurs variantes possibles aux types de peuplements mélangés cités précédemment. En effet, le mélange peut se composer de deux essences simplement ou d'une infinité, avec des conséquences différentes sur le fonctionnement du peuplement. Le nombre d'essences différentes dans le système observé qualifie la diversité dite « gamma ». De plus, au sein d'un mélange, la proportion des essences peut également varier et donner plusieurs schémas possibles (par exemple un mélange bispécifique peut être équilibré entre les deux essences, ou alors l'une des deux peut être largement majoritaire).

## Importance des peuplements mélangés en France métropolitaine

Au sens de la définition de l'IGN, les peuplements mélangés avec au moins deux essences représentent 7,2 Mha, soit 50 % des surfaces boisées métropolitaines (forêts publiques et privées). Cela concerne les mélanges réguliers et irréguliers et seulement les mélanges intimes ou par bouquets, en raison du fait que le protocole de l'Inventaire forestier utilise des placettes circulaires de 25 m de rayon (Morneau et al., 2016). Il ne peut donc pas y avoir de représentation des mélanges par parquets (voire à l'échelle du massif) : ils sont par construction inclus dans les 50 % de monocultures du territoire, sans qu'on puisse estimer leur part réelle à partir de ces données. Ce constat d'une majorité de peuplements mélangés n'est pas une surprise : on sait que sous nos latitudes les forêts sont naturellement mélangées (Landeau et al., 2008), avec néanmoins une richesse de la composition des mélanges très variable selon les régions (SER et GRECO).

Cependant la répartition des peuplements mélangés n'est pas homogène sur l'ensemble du territoire métropolitain (Fig. 3). La proportion est plus importante dans les forêts du quart nord-est de la France (Morneau et al., 2016). Par ailleurs on trouve en majorité des mélanges bispécifiques (67 % contre 25 % à trois essences et seulement 8 % avec 4 essences ou plus). Les essences dont la plus grande part du volume se trouve en peuplement mélangé (volume mélange vs volume monoculture) sont les essences dites « d'accompagnement » et à l'inverse les essences dites « de production » ont une part de volume en mélange plus faible. Parmi ces peuplements mélangés, 66 % sont composés uniquement de feuillus, 6 % de résineux et les mélanges mixtes feuillus-résineux représentent 27 %.



Pourcentage de mélange

- < 40 %
- 40 - 50 %
- 50 - 60 %
- 60 - 70 %
- > 70 %

↑ **Figure 3.** Proportion de forêts mélangées en surface par grande région écologique (Source : Morneau et al., 2016).



Malgré une représentation au moins équivalente à celle des peuplements purs, les peuplements mélangés sont encore mal connus et les questions les concernant restent nombreuses. Elles subsistent notamment à propos de l'effet du mélange sur la résistance aux stress biotiques et abiotiques, sur la productivité des peuplements ou encore la qualité des bois. Cela n'empêche pas que ces peuplements bénéficient d'une perception positive de la part de la grande majorité des acteurs forestiers et de la société, sur chacun de ces aspects.

## Hypothèses sous-jacentes aux avantages des peuplements mélangés

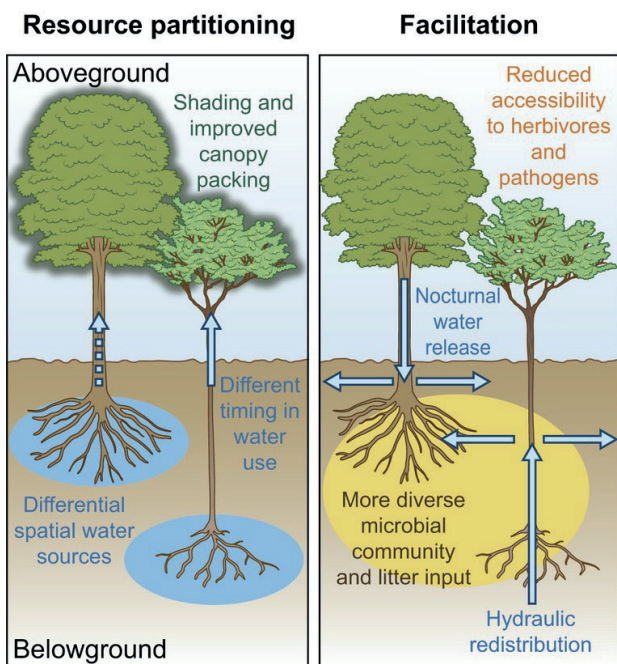
Les hypothèses d'un effet bénéfique du mélange reposent en grande partie sur la potentialité de complémentarité entre les essences qui composent le peuplement. Plusieurs processus influencent les interactions entre les individus et pour l'accès aux ressources.

Les interactions entre les individus peuvent se limiter à un **partage de la ressource** (*resource partitioning*) sous plusieurs aspects, notamment s'ils ont des besoins physiologiques ou un accès aux ressources différents dans l'espace ou le temps. Il en résulte une diminution de la compétition dans le peuplement. Par exemple, une essence ayant des capacités d'enracinement plus profond qu'une autre, pourrait permettre un prélèvement de l'une et de l'autre dans des horizons de sol distincts et améliorer ainsi l'accès à la ressource pour chaque individu ; ou bien deux essences peuvent avoir des tolérances à l'ombrage complémentaires et utiliser une qualité de lumière différente (Fig. 4).

Les interactions entre les individus peuvent cependant avoir un effet plus direct et améliorer l'accès aux ressources ou leur utilisation. Il s'agit de la **facilitation**. Le comportement particulier d'une essence pourrait ainsi augmenter la ressource utilisable par une autre, par exemple grâce à un mécanisme de redistribution plus en surface de l'eau prélevée en profondeur (Fig. 4). Les associations symbiotiques d'une essence avec des champignons ou bactéries peuvent aussi faciliter la nutrition d'une autre, en permettant par exemple de fixer l'azote atmosphérique et de le diffuser dans le sol, sous forme assimilable.

Ces phénomènes de partage de la ressource ou de facilitation dépendent ainsi des essences qui composent le mélange. Les interactions sont au cœur des effets observés et les résultats, très liés au contexte étudié, sont difficiles à extrapoler.

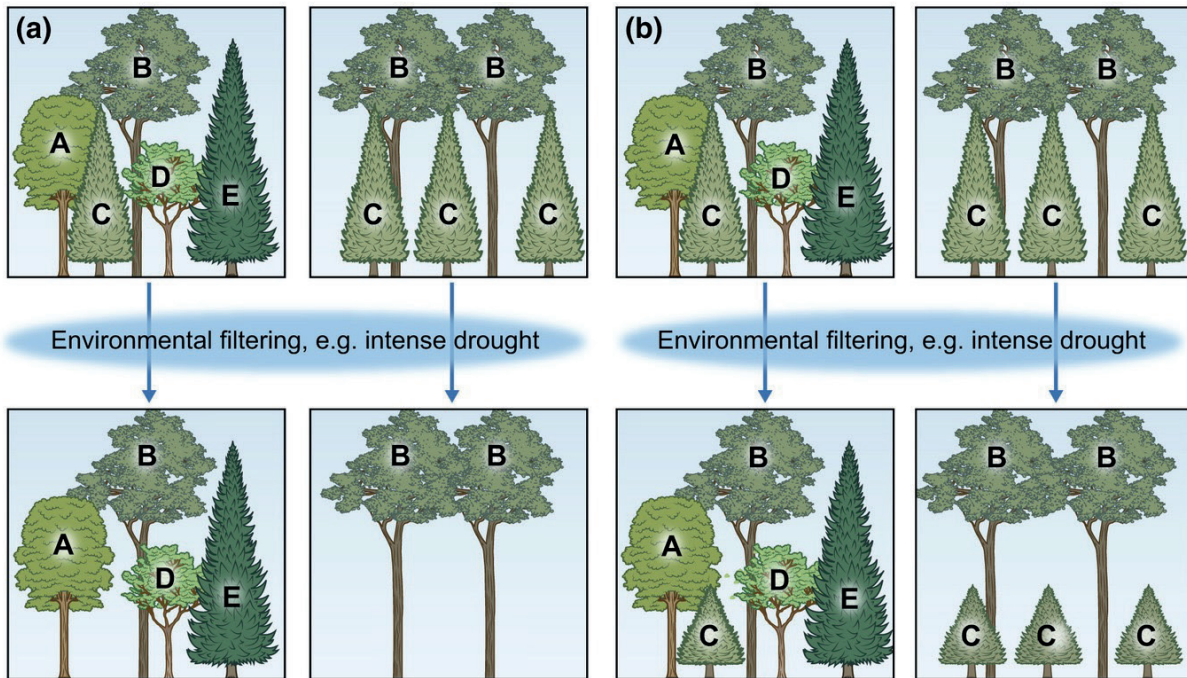
Un autre processus associé aux peuplements mélangés s'avère moins dépendant du contexte et de la nature des essences associées dans le peuplement : **l'effet de sélection**. Il s'explique par la simple présence d'individus d'essences différentes et qui ont donc des réactions différentes à un stress environnemental ou biologique. Ainsi, plus le nombre d'essences est important, plus la probabilité que des individus subsistent dans le peuplement à la suite d'une contrainte sévère est élevée. Cet effet de sélection joue également sur la productivité du peuplement. Si une essence est sensible à une contrainte mais que d'autres essences l'accompagnent, alors il y a une plus grande probabilité de limiter la baisse de productivité du peuplement (Fig. 5). Cet effet repose sur la présence physique des essences et non sur les interactions entre les individus et leur environnement.



← **Figure 4.** Représentation conceptuelle des mécanismes de partage des ressources (Resource partitioning) et de facilitation entre des individus d'essences différentes (d'après Grossiord, 2020).

Les deux essences ont des caractéristiques contrastées pour l'acquisition et l'utilisation de l'eau et des nutriments (structure du couvert, phénologie, hauteur des arbres, profondeur d'enracinement et association mycorhiziennes), soulignant les mécanismes physiques et biologiques d'interactions en forêt mélangée. De ces interactions peut résulter une simple utilisation complémentaire de la ressource (= partage des ressources, partie gauche) ou bien une augmentation des ressources pour au moins l'une des essences (= facilitation, partie droite).

Effet de sélection



↑ **Figure 5.** Illustration de l'effet de sélection en peuplement mélangé par l'impact d'une sécheresse intense en termes de mortalité (a) ou de productivité (b) (d'après Grossiord, 2020). L'essence « C », particulièrement vulnérable, meurt (a) ou réduit fortement sa croissance (b), avec impact sur le peuplement d'autant plus fort qu'elle s'y trouve en proportion importante. Parallèlement, un peuplement très diversifié (essences A, B, C, D, E) a plus de chances d'avoir une forte proportion d'essences et donc d'individus tolérants à la sécheresse.

Effet du mélange sur la biodiversité

Les peuplements mélangés sont par définition composés de plusieurs essences, et cette présence d'arbres d'essences différentes augmente la biodiversité par rapport aux monocultures. L'étude de la diversité locale en peuplements mélangés révèle des effets variables selon les groupes taxonomiques étudiés et l'identité des essences qui composent le mélange (Cavard *et al.*, 2011). On peut néanmoins noter que généralement l'introduction d'une essence feuillue dans un peuplement résineux a un effet positif sur la diversité (Korboulewsky *et al.*, 2015; Sebald *et al.*, 2021). L'étude de la richesse spécifique dans les peuplements mélangés de chêne sessile et pin sylvestre en région Centre a d'ailleurs mis en évidence une diversité plutôt intermédiaire de ces mélanges par rapport à celle observée dans les monocultures respectives (Fig. 6). Il y a des résultats qui montrent également que certaines communautés sont spécialistes des conditions que l'on rencontre uniquement en peuplement pur alors qu'aucune communauté présente dans les peuplements mélangés n'était absente dans les monocultures correspondantes (Korboulewsky *et al.*, 2021).

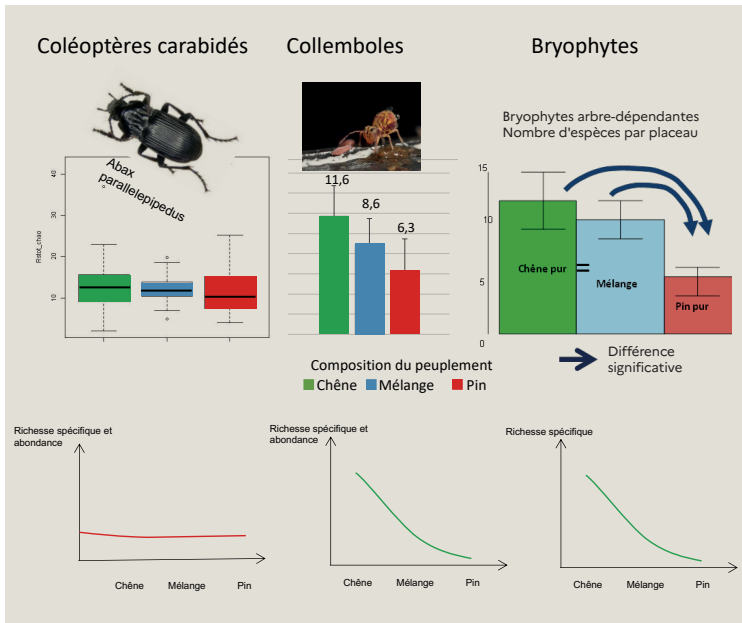
Ces résultats mettent en évidence l'intérêt d'avoir des peuplements mélangés mais en gardant aussi une certaine représentation des peuplements purs afin d'éviter la disparition de taxons inféodés à ces types de peuplements.

Mélange et résistance aux attaques biotiques

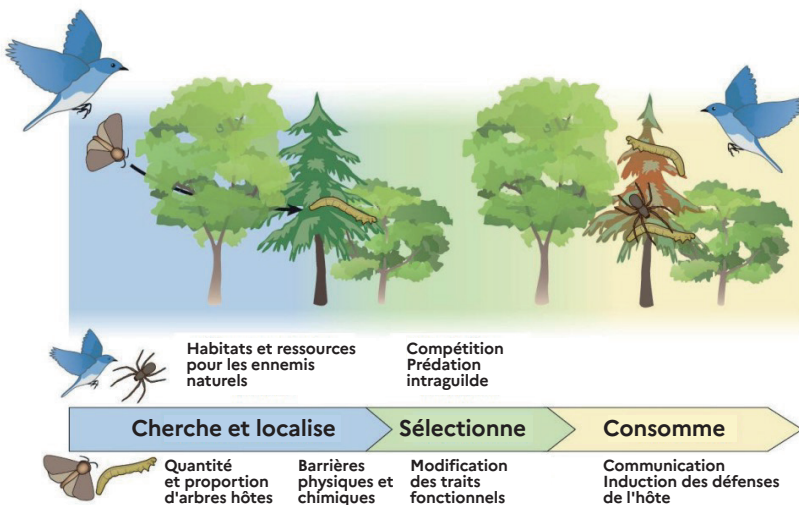
Les peuplements mélangés peuvent avoir à subir l'attaque d'un pathogène<sup>1</sup> qui va provoquer une réaction de stress chez les individus atteints, diminuant leur croissance ou entraînant même la mort dans les cas les plus contraignants. Les résultats des études scientifiques concernant l'effet des peuplements mélangés sur la résistance aux attaques biotiques sont assez positifs. Le mélange améliore souvent la résistance du peuplement à la contrainte biotique.

En effet, l'ajout d'une ou plusieurs essences au peuplement permet plusieurs mécanismes pour lutter contre les dégâts causés par les pathogènes (Fig. 7). Il est possible d'utiliser une essence non-hôte pour diminuer l'accessibilité du pathogène à l'essence hôte en l'introduisant par bandes alternées ou sous forme de lisière autour du peuplement (Dulaurent *et al.*, 2012). En diluant ainsi la ressource dans le peuplement, le pathogène aura plus de difficultés à rencontrer l'essence hôte nécessaire à son développement. De plus, certaines essences non-hôtes permettent de réduire l'attractivité (ou appétence) de l'essence hôte grâce à la sécrétion de composés volatils qui agissent sur le pathogène, comme répulsif par exemple (Jactel *et al.*, 2011). Les arbres touchés sont donc moins nombreux car, d'une part,

1 • Ici le terme pathogène s'entend dans un sens très global, incluant non seulement les champignons, bactéries et autres micro-organismes, mais aussi les insectes ravageurs



↑ **Figure 6.** Effet du mélange chêne sessile – pin sylvestre sur la richesse spécifique de différents groupes taxonomiques par rapport aux peuplements purs (Korboulewsky et al., 2021).  
La richesse spécifique n'est pas forcément maximale en peuplement mélangé, mais plutôt intermédiaire entre celles des peuplements purs.



↑ **Figure 7.** Représentation schématique des mécanismes de résistance aux pathogènes (ici, insecte phytophage) mis en place dans un peuplement mélangé (Jactel et al., 2021).

les arbres sensibles à l'attaque du pathogène sont moins représentés et, d'autre part, le développement du pathogène est ralenti. La diversification du peuplement permet également d'augmenter la présence des prédateurs naturels de l'agent pathogène (Kaitaniemi et al., 2007), ce qui contribue aussi à limiter son développement et les dégâts occasionnés.

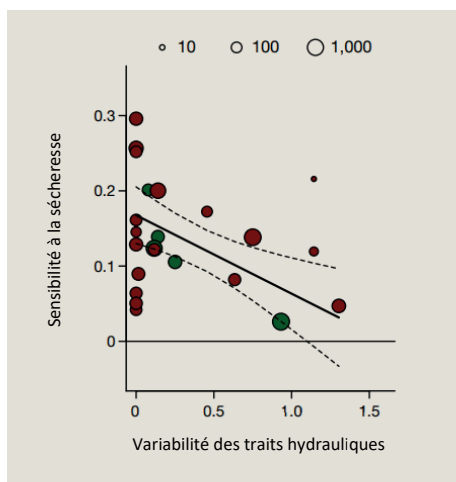
Cependant, ces résultats dépendent du niveau de spécialisation du pathogène (Jactel et al., 2021). Plus le pathogène est spécifique d'une essence hôte, plus il est dépendant de sa présence dans le peuplement. Ainsi lorsque le pathogène est très spécialiste (monophage ou oligophage), l'effet du mélange est particulièrement bénéfique. À l'inverse, lorsque le pathogène est généraliste (ou polyphage) et peut attaquer une plus grande diversité d'essences, alors l'effet du mélange sur la résistance du peuplement à ses attaques peut devenir nul voire défavorable. C'est potentiellement le cas lorsqu'une essence plus appétente est associée au peuplement initial (Jactel et al., 2008).

## Mélange et résistance aux contraintes abiotiques

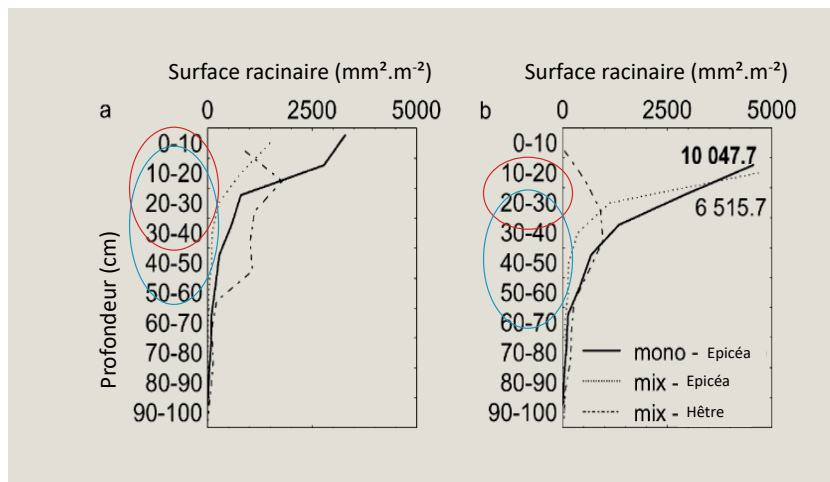
Les contraintes abiotiques sont essentiellement liées aux événements climatiques. Plusieurs projections du changement climatique laissent penser que ces contraintes se manifesteront davantage dans les années à venir (GIEC). Ainsi, les monocultures où le niveau de compétition entre les individus est souvent considéré comme supérieur, seraient moins adaptées que les peuplements mélangés aux futures conditions climatiques dans nos régions. Mais, malgré l'intérêt de la Recherche sur le sujet depuis de nombreuses années, les résultats parus dans la littérature peinent à montrer un sens uniquement positif à l'effet du mélange sur la résistance des peuplements.

L'hypothèse d'une meilleure résistance à ces contraintes est basée principalement sur les interactions fonctionnelles entre les individus.





↑ **Figure 8.** Sensibilité à la sécheresse de l'écosystème en fonction de la diversité des traits hydrauliques des essences (caractères spécifiques liés à l'utilisation de l'eau), selon l'analyse de 23 peuplements mélangés à l'échelle mondiale (Anderegg et al., 2018). Les points rouges représentent des sites avec des peuplements résineux et les verts des feuillus. La taille des points est proportionnelle à la durée du suivi de la sensibilité en nombre de jours.



↑ **Figure 9.** Distribution des racines de diamètre > 2 mm selon la profondeur en peuplement pur et mélangés de hêtres et d'épicéa sur un sol brun riche en éléments nutritifs et à engorgement temporaire (cambisol stagnant) (a) et un sol bien aéré et pauvre en éléments nutritifs (cambisol podsolique) (b) (d'après Schmid et Kazda, 2002). Il s'agit de la surface des sections transversales des racines qui apparaît sur front de fosse. Les ellipses colorées indiquent les profondeurs où l'on trouve la majorité des racines d'épicéa (rouge) et de hêtre (bleu). On remarque alors que les distributions racinaires sont davantage complémentaires sur sol aéré (b) que sur sol à engorgement temporaire, très contraignant les racines fines (a).

## Accès à l'eau

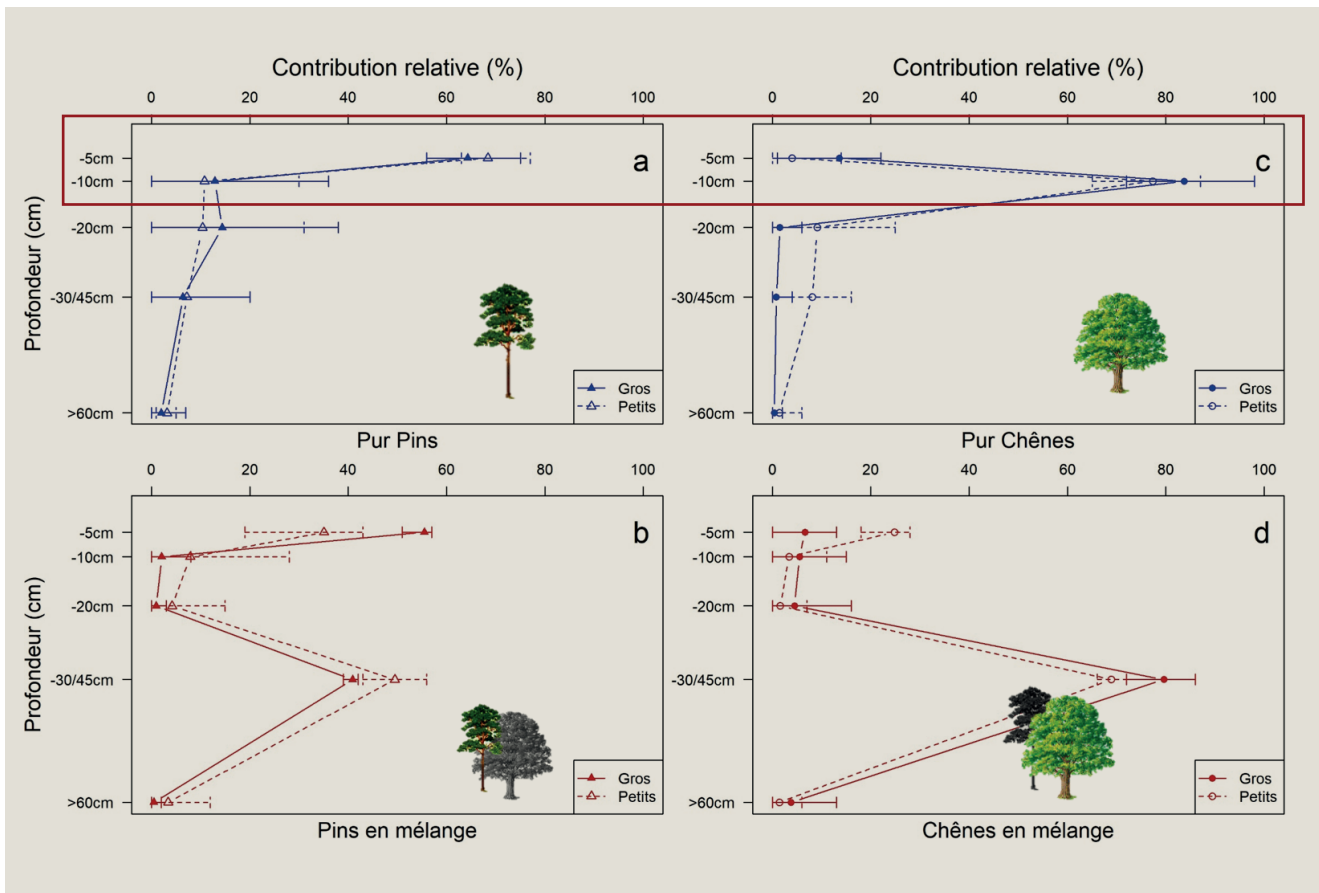
L'eau est une des premières ressources éventuellement limitantes pour la croissance et la survie des arbres. Les arbres ont besoin de prélever de l'eau du sol à plusieurs titres. En particulier, l'eau prélevée (ainsi que les minéraux) par les racines est directement acheminée vers les feuilles, siège de la photosynthèse. Or les échanges gazeux foliaires nécessaires à cette photosynthèse exigent que de l'eau (et du dioxygène) soit évacuée par les stomates (= transpiration) pour permettre de fixer du CO<sub>2</sub> en retour grâce à l'énergie lumineuse (Cycle de Calvin), c'est le moteur de la photosynthèse. De plus, cette transpiration permet également la diminution de la température à la surface de la feuille afin d'éviter une surchauffe qui lui serait fatale.

Il est donc important de chercher à maximiser l'accès du peuplement à cette ressource pour sa survie, le maintien de sa croissance ou encore pour augmenter ses performances. À l'échelle mondiale, l'association d'essences présentant des différences dans les caractères liés à l'utilisation de l'eau (résistance à la cavitation, régulation stomatiques...) diminue la sensibilité à la sécheresse (Fig. 8).

Cependant, la possibilité d'augmentation de l'accès à l'eau en associant des essences aux traits spécifiques complémentaires se révèle très dépendante du contexte dans lequel se trouve le peuplement. Par exemple, il peut se produire une complémentarité spatiale (verticale) de la distribution racinaire mais lorsque le peuplement se heurte à une contrainte physique pour le développement racinaire, cette complémentarité disparaît (Fig. 9). De plus, s'il est certain que les arbres prélèvent à des profondeurs différentes

lorsque leurs distributions racinaires sont complémentaires, il n'est pas évident qu'ils prélèvent à la même profondeur lorsque l'on n'observe pas de complémentarité physique entre les essences. Il est possible que les racines des individus ne soient pas toutes actives au même endroit dans le sol et que persiste une complémentarité dite « fonctionnelle ».

Cette complémentarité fonctionnelle est supposée se produire davantage en mélanges mixtes (feuillus – résineux) qui présentent, a priori, des besoins physiologiques plus distincts (quantitativement, spatialement ou encore temporellement) que des feuillus entre eux ou des résineux entre eux. Une complémentarité fonctionnelle partielle a été mise en évidence entre la profondeur de prélèvement de l'eau du chêne sessile et celle du pin sylvestre lors d'un épisode de sécheresse marqué en forêt d'Orléans (Fig. 10). À cette date, les arbres des deux essences en monoculture prélèvent majoritairement l'eau dans les horizons très superficiels, tandis qu'en peuplement mélangé les chênes ont un prélèvement majoritairement plus profond et les pins, même s'ils augmentent aussi leur prélèvement dans cet horizon, conservent une part non négligeable (environ 50 %) de prélèvement très superficiel. Cette manifestation partielle de complémentarité s'explique en partie par la présence d'un plancher argileux limitant la prospection racinaire plus en profondeur. Par ailleurs, **d'autres études portant sur essences différentes n'ont pas mis en évidence une telle complémentarité fonctionnelle.** Le contexte pédoclimatique ainsi que les caractéristiques dendrométriques (composition, structure...) du peuplement semblent influencer sur ces phénomènes de complémentarité fonctionnelle au niveau des racines.



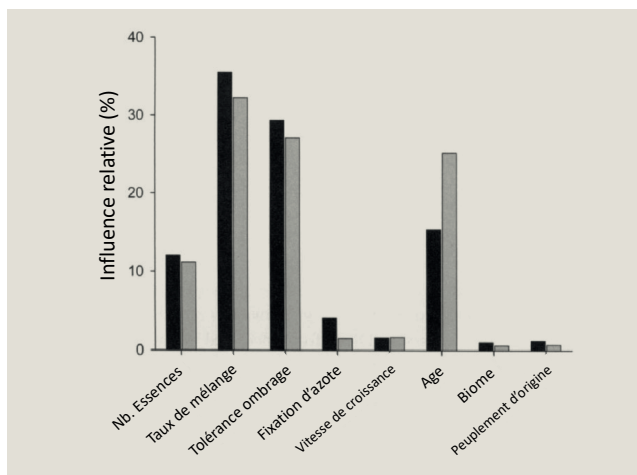
↑ **Figure 10.** Contribution relative (%) des différentes profondeurs au prélèvement d'eau par les pins (a) et les chênes (c) en monoculture et par les pins (b) et les chênes (d) en mélange, lors d'un épisode de forte sécheresse (d'après Bello et al., 2019).  
 Pour cet événement de sécheresse : en monoculture, les deux essences puisent essentiellement dans l'horizon de surface, tandis qu'en mélange, la profondeur de prélèvement se modifie, avec un phénomène de complémentarité partielle.

Quoi qu'il en soit, observer une complémentarité n'assure pas d'obtenir un peuplement plus résistant à la sécheresse... En effet, la nature des interactions diffère en fonction de l'intensité de la contrainte. Des résultats récents montrent l'évolution des interactions dans le peuplement selon que la contrainte est faible, moyenne ou forte. Il en ressort que l'association d'essences ayant des traits complémentaires sur l'utilisation de l'eau a un effet plutôt bénéfique lorsque le stress est faible, plutôt neutre en cas de stress moyen et souvent négatif lorsque le stress est intense (Haberstroh et Werner, 2022). Ce résultat s'explique en partie par la quantité de ressource exploitée. Si la complémentarité permet d'augmenter la quantité d'eau accessible alors le réservoir peut se vider plus vite et le retour à un état non contraignant peut-être plus long car il faudra plus d'eau pour le remplir à nouveau. Cela a donc pour effet d'augmenter le stress pour les individus du peuplement lorsque la contrainte s'intensifie.

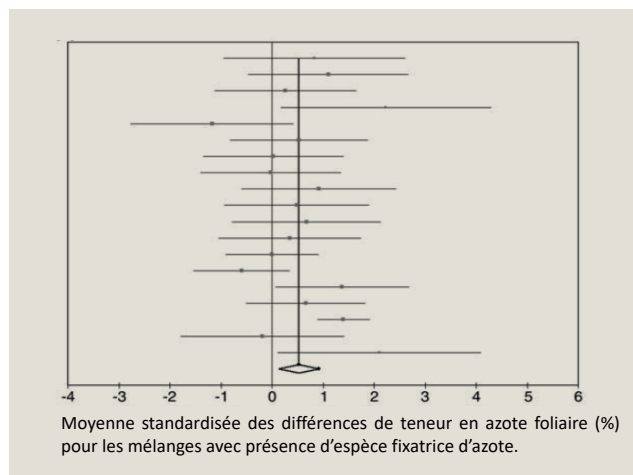
## Accès à la lumière

Le facteur lumière est connu pour être au cœur des interactions dans les peuplements de structure irrégulière. Mais il semble aussi qu'il soit plus impliqué que ce que l'on pensait dans la résistance aux contraintes abiotiques en peuplements mélangés ; les résultats de la littérature évoquent de plus en plus un pilotage de la réponse de ces peuplements par les interactions entre les différentes essences vis-à-vis de leur utilisation de la lumière.

L'association d'essences ayant des traits spécifiques de tolérance à l'ombrage complémentaires est un facteur majeur de l'effet du mélange sur la résistance aux contraintes abiotiques. La tolérance contrastée à l'ombrage est un des facteurs les plus déterminants de cet effet, avec le taux de mélange et l'âge du peuplement (Fig. 11). Cela veut donc dire que l'association d'essences avec des tolérances contrastées est de première importance pour maximiser les bénéfices du mélange, vis-à-vis notamment de la résistance à la sécheresse.



↑ **Figure 11.** Importance relative de différents facteurs sur l'effet observé du mélange (d'après Zhang et al., 2012). Les histogrammes noir et gris correspondent à des modélisations différentes, qui importent peu ici. Les facteurs les plus influents sont le taux de mélange, les différences de tolérance à l'ombrage (entre les essences) et l'âge du peuplement.



↑ **Figure 12.** Résultat d'une méta-analyse comparant des peuplements d'essence pure ou en mélange à 2 espèces ou plus : différence moyenne standardisée de la teneur en azote foliaire des arbres dans les cas où le mélange comprend une espèce fixatrice d'azote atmosphérique (d'après Richards et al., 2010). On observe une nette tendance à une plus forte teneur en azote foliaire pour les arbres ayant grandi dans des mélanges incluant une espèce fixatrice d'azote atmosphérique.

## Accès aux nutriments

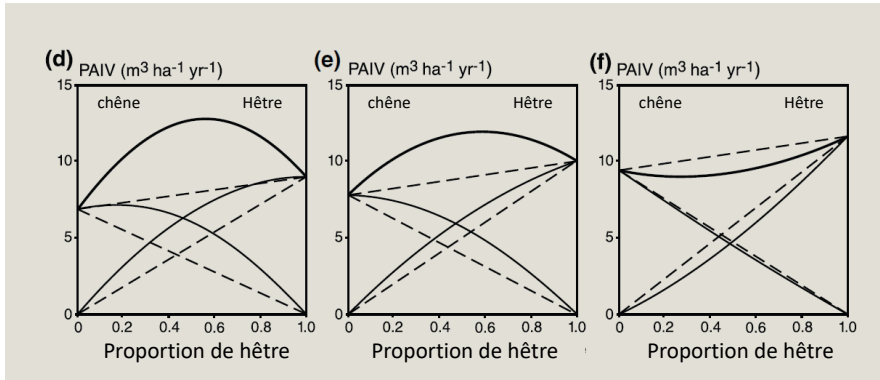
Une des contraintes majeures pour les arbres est la disponibilité en nutriments dans le sol. Il peut donc paraître judicieux, pour atténuer cette contrainte, d'associer deux essences avec des besoins physiologiques différents ou encore d'ajouter une essence capable d'augmenter la disponibilité d'une ressource limitée. C'est le cas des essences fixatrices d'azote atmosphérique par exemple.

L'azote est un élément majeur dans la nutrition des plantes notamment du fait de son implication dans la synthèse des protéines, des enzymes (coenzymes), des nucléotides ou encore des chlorophylles. Il est présent en grande quantité dans les sols mais majoritairement sous forme organique, or les plantes ne peuvent pas l'assimiler directement sous cette forme. Une transformation en azote minéral (nitrification) par des bactéries du sol est nécessaire pour que les plantes puissent l'assimiler. Il existe cependant des plantes « fixatrices » qui forment des symbioses (nodosités) avec certaines bactéries capables de capter l'azote atmosphérique et de le restituer sous une forme assimilable, permettant ainsi un échange d'azote de la bactérie vers la plante et, en retour, des sucres de la plante vers la bactérie. Cet apport supplémentaire d'azote assimilable bénéficie aussi à l'essence non fixatrice, dont la quantité d'azote foliaire augmente (Fig. 12). Ce surcroît d'azote peut être utilisé dans la synthèse de composés impliqués dans la photosynthèse (chlorophylles, RubisCO...) et servir pour augmenter la croissance ou encore la résistance aux contraintes. Le transfert d'azote entre les plantes fixatrices et non fixatrices peut se faire grâce à la **décomposition des plantes et des micro-organismes**, ou via les exsudats racinaires, ou par **transfert direct via les réseaux de mycorhizes**. Le processus de décomposition serait cependant la voie principale de transfert (Richards et al., 2010).

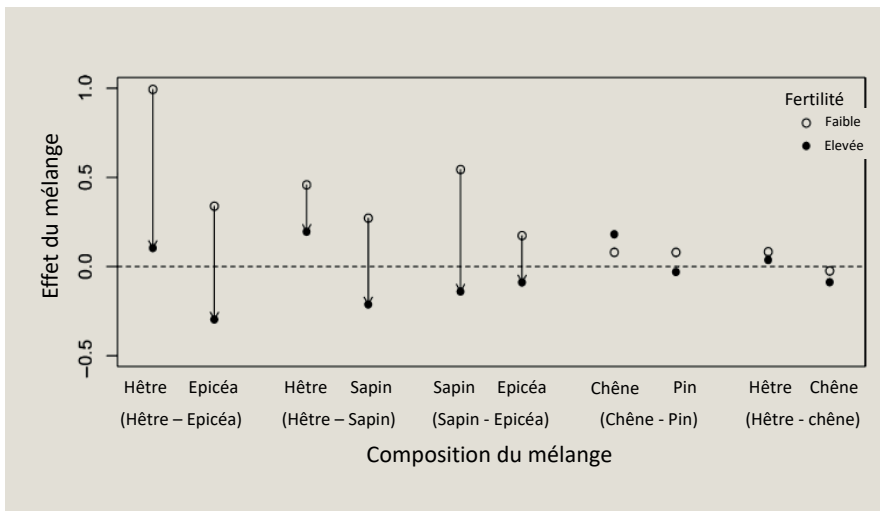
## Mélange et productivité

Le terme *overyielding* est utilisé dans la littérature scientifique pour qualifier une meilleure productivité des peuplements mélangés que celle des peuplements purs. Toutefois, il est important de bien définir cette productivité. Il peut s'agir en réalité de plusieurs phénomènes : une augmentation, par le mélange, de la productivité des deux essences, ou seulement de l'essence la plus productive avec effet nul voire négatif sur la productivité de l'essence associée, ou inversement une augmentation de la productivité de l'essence la moins productive avec effet nul voire négatif sur celle de l'essence la plus productive. Selon le cas, le bilan sur la productivité du peuplement ne sera pas équivalent. Il convient donc le plus souvent d'utiliser l'indice *transgressive overyielding* qui correspond à une meilleure productivité du peuplement mélangé comparée à la plus grande productivité des deux monocultures. Selon les situations, on peut observer une productivité augmentée ou réduite des peuplements mélangés avec présence d'un optimum qui peut être, par exemple, une certaine proportion des essences ou encore en fonction de la fertilité de la station (Fig. 13).

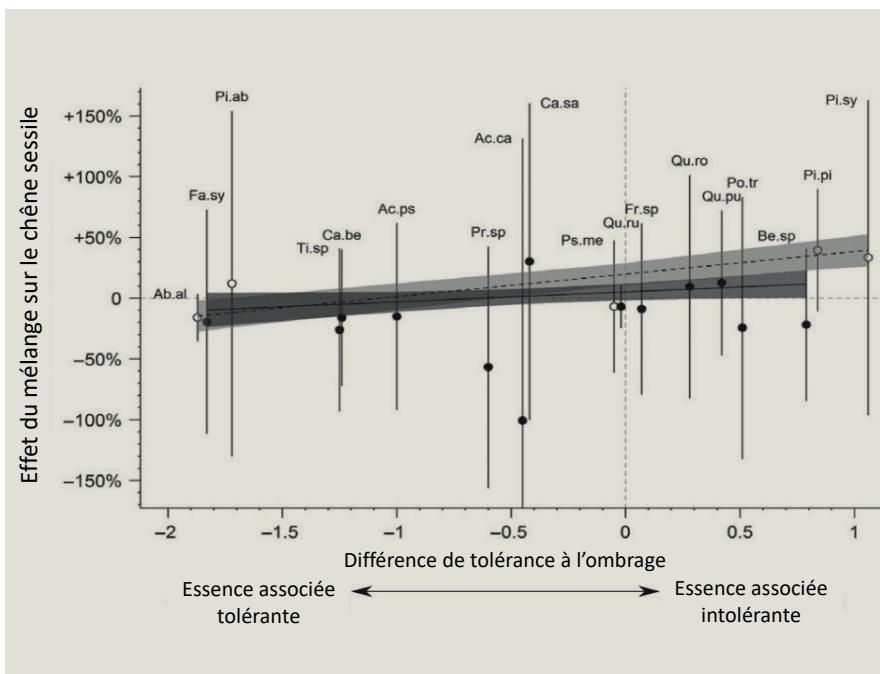
Globalement, les résultats dans la littérature montrent un effet souvent positif du mélange sur la productivité du peuplement. Cependant, la productivité étant intégratrice de l'ensemble des interactions qui se produisent dans le peuplement, cet effet du mélange est dépendant de plusieurs facteurs, à commencer par la fertilité du site. Moins le site sera fertile et plus l'effet du mélange sera important (Fig. 14). La faiblesse des ressources dans les sites peu fertiles entraîne une augmentation de l'importance des interactions entre les individus. Si la ressource devient limitante, alors les interactions qui en améliorent l'accès auront plus d'importance... de même que celles qui augmentent la compétition sur cette ressource (effets antagonistes). L'effet du mélange est donc plus net, qu'il soit positif ou négatif.



← **Figure 13.** Productivité absolue (PAIV) du mélange chêne-hêtre en fonction de la proportion des essences dans le peuplement, et pour des situations de fertilité faible (d), intermédiaire (e) ou forte (f) (d'après Pretzsch et al., 2013).  
Les lignes en tirets représentent la productivité attendue du peuplement (au prorata de la productivité des essences pures) et les lignes pleines la productivité observée.

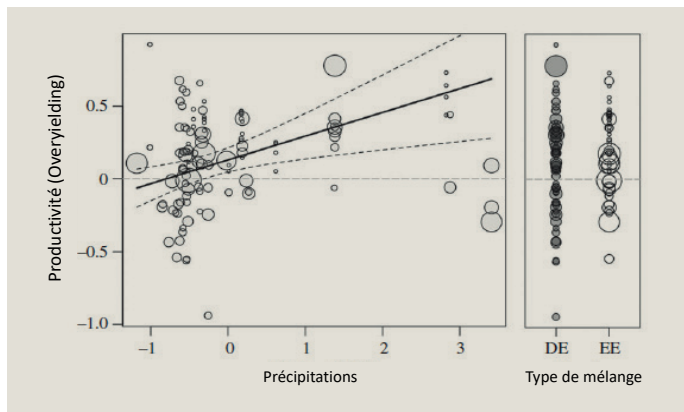


← **Figure 14.** Variation de l'effet du mélange sur la productivité en fonction de la fertilité du site et du couple d'essences associées (d'après Toïgo et al., 2015).  
Les sites les moins productifs sont représentés par des points blancs, les plus productifs par des points noirs. L'absence de flèche entre l'un et l'autre indique un effet non significatif. Le seul cas de cette étude qui rapporte un effet supérieur du mélange sur des sites de bonne fertilité par rapport aux sites ingrats n'est pas significatif (effet du mélange sur le chêne pour le couple chêne-pin).



← **Figure 15.** Effet du mélange sur la productivité du chêne sessile (*Quercus petraea*) en fonction de la tolérance à l'ombrage de l'essence associée, feuillue (points noirs, courbe pleine) ou résineuse (points blancs, courbe pointillée), pour un mélange à 50% de chaque (d'après Toïgo et al., 2017).  
La productivité est calculée à partir de l'accroissement en surface terrière, ainsi l'effet du mélange sur le chêne correspond à la valeur de cet accroissement du chêne en mélange par rapport à l'accroissement du chêne en monoculture. Un effet du mélange sur le chêne de +10% veut donc dire que l'accroissement en surface terrière du chêne en mélange dépasse de 10% son accroissement en monoculture. Abies alba (Ab.al), Acer campestre (Ac.ca), Acer pseudoplatanus (Ac.ps), Betula sp (Be.sp), Carpinus betulus (Ca.be), Castanea sativa (Ca.sa), Fagus sylvatica (Fa.sy), Fraxinus sp (Fr.sp), Picea abies (Pi.ab), Pinus pinaster (Pi.pi), Pinus sylvestris (Pi.sy), Populus tremula (Po.tr), Prunus sp (Pr.sp), Pseudotsuga menziesii (Ps.me), Quercus pubescens (Qu.pu), Quercus robur (Qu.ro), Quercus rubra (Qu.ru), Tilia sp (Ti.sp).





← **Figure 16.** Effet des précipitations et du type de mélange (DE = feuillus/résineux, EE = résineux) sur l'overyielding (Jactel et al., 2018).

Résultat d'une méta-analyse sur des études permettant de comparer la productivité de peuplements mélangés à celle des monocultures correspondantes en lien avec les facteurs climatiques sur 60 sites à travers le monde. La ligne pleine correspond au modèle ajusté sur ces données et les lignes pointillées à l'intervalle de confiance du modèle. La taille des points représente le poids de la valeur (inverse de la variance). On voit (à gauche) que lorsqu'on a un déficit de précipitation, le bénéfice du mélange est contrasté alors que plus il y a de précipitation, plus la productivité du mélange augmente (cf. tendance de la courbe).

Comme la fertilité du site, la différence de tolérance à l'ombrage entre deux essences permet d'observer un plus grand effet du mélange sur la productivité. La productivité d'une essence comme le chêne sessile, par exemple, sera améliorée lorsqu'elle sera associée à une essence plus héliophile (Fig. 15). Cela peut être lié à une complémentarité entre leurs physiologies. Une essence intolérante à l'ombre utilise de l'énergie pour mettre en place un houppier ayant un accès à la lumière directe et laisse passer (la majorité du temps) en retour une quantité importante de lumière. Ainsi, une essence moins dépendante de la lumière directe peut se développer à ses côtés et bénéficier d'un éclairage suffisant. Cependant, les essences tolérantes à l'ombre tendent à mettre en place un houppier capable de récupérer un maximum de lumière et ne laissent donc passer que peu de lumière en retour. Il devient alors très compliqué pour une autre essence de bénéficier d'une lumière suffisante pour se développer.

L'effet du mélange sur la productivité est dépendant des interactions entre les individus et donc des essences qui composent le peuplement mais aussi du type de répartition. Ainsi, pour obtenir un effet maximum du mélange, il faut privilégier les interactions interspécifiques et le mélange pied à pied est le type de mélange qui apporte cet effet maximum (Van de Peer et al., 2018).

D'une façon générale, la productivité et les interactions qui se produisent dans le peuplement sont soumises aux conditions environnementales. Un modèle général conceptuel a vu le jour depuis les années 1990, le *stress gradient hypothesis* (SGH) (Bertness et Callaway, 1994). Ce modèle fait évoluer les interactions de compétition et de facilitation le long d'un gradient de disponibilité des ressources, l'idée principale étant que les interactions de complémentarité et facilitation sont plus présentes lorsque la ressource diminue. Ce phénomène est largement observé dans la littérature avec un effet du mélange sur la croissance des peuplements plus important dans les environnements propices aux sécheresses, par exemple (Grossiord et al., 2014). Mais comme nous l'avons vu précédemment, en fonction de l'intensité et de la durée de la contrainte, les interactions antagonistes peuvent devenir prépondérantes. Il y a aussi des résultats qui infirment ce SGH en montrant un effet positif des précipitations sur l'overyielding (Fig. 16).

Il est vrai que les précipitations à elles seules ne représentent pas un bilan hydrique du peuplement mais elles sont l'entrée majeure d'eau dans le système et, d'après le SGH, on ne devrait pas avoir un meilleur effet du mélange dans des environnements plus arrosés donc plutôt moins propices aux sécheresses. Les interactions complexes et multidirectionnelles qui se produisent dans un peuplement évoluent en fonction de la disponibilité de la ressource pour laquelle elles sont directement impliquées (Forrester et Bausch, 2016) mais aussi en fonction de celle des autres ressources. En effet, lorsque les interactions permettent d'augmenter l'accès à une ressource qui était ou serait limitante, d'autres ressources peuvent devenir limitantes à leur tour (exemple : on augmente l'accès des individus à la lumière par une complémentarité dans la canopée - les individus ne sont plus en compétition pour la lumière, qui n'est donc plus limitante - mais la richesse du sol ne permet pas de synthétiser assez de protéines pour assimiler toute cette ressource - les nutriments sont devenus l'élément limitant). La contrainte s'aggravant dans le temps, car les ressources continuent de diminuer, les interactions positives deviennent dangereuses pour chaque individu et elles laissent place à une augmentation de la compétition et donc induisent un effet négatif du mélange (Maestre et al., 2009).

## Conclusion

L'intérêt porté aux peuplements mélangés remonte à plusieurs décennies. En dépit de leur existence immémoriale et d'une représentation au moins équivalente à celle des monocultures en France métropolitaine, beaucoup de questions persistent à leur sujet. Les mélanges d'essences sont présents dans des contextes extrêmement variés, ce qui implique des résultats souvent mitigés quant au sens et à la magnitude de leur effet par rapport aux monocultures. Un des rares résultats indépendants du contexte, sinon le seul, est que face aux perturbations l'effet de sélection permet d'augmenter les probabilités de maintenir une survie supérieure en peuplement mélangé.

Les mélanges ont un **effet positif sur la biodiversité** des peuplements dans la majorité des cas mais certaines communautés spécifiques des peuplements purs nécessitent le maintien de monocultures pour ne pas disparaître. Leurs **effets sur la sensibilité aux attaques de pathogènes sont généralement bénéfiques**, à l'exception des pathogènes généralistes (polyphages) : les mélanges sont peu efficaces vis-à-vis de ces pathogènes et peuvent même avoir un effet aggravant.

Concernant **les contraintes abiotiques, les résultats sont moins nets et dépendent davantage du contexte**. Des interactions complexes s'établissent et les liens avec la lumière se dégagent comme un facteur important dans la mise en place de l'effet du mélange. Ainsi, c'est le choix d'une **association d'essences différentes dans leur tolérance à l'ombrage qui donne un meilleur effet sur la productivité**, et la complémentarité sur l'utilisation de l'eau est favorable plutôt lorsque la sécheresse est modérée. Le bénéfice du mélange dépend également de la fertilité du site et sera ainsi **plus important sur un sol peu fertile**. Le type de mélange influe lui aussi sur la productivité avec généralement un effet positif du mélange intime favorisant les interactions interspécifiques ; pour autant, **un mélange par parquets peut avoir un effet positif sur la productivité à l'échelle du massif**. Toutefois, il faut noter que toutes ces interactions évoluent dans le temps et en fonction de la disponibilité des ressources (du contexte).

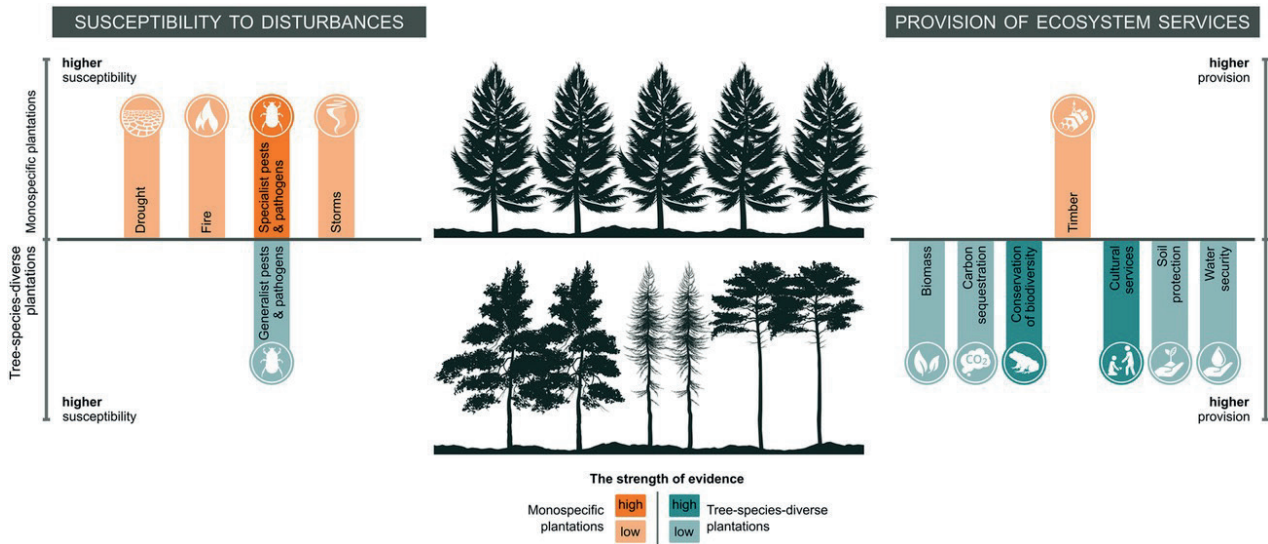
En d'autres termes, les mélanges ont généralement des effets positifs, mais pas univoques. **Il est donc important que les guides de sylvicultures favorisent la diversification des peuplements** en offrant notamment une aide au choix de la composition et de la structuration spatiale **en fonction des contextes locaux, mais sans exclure une part de monocultures**, y compris pour le maintien de la biodiversité. Cela fait écho au principe de la **forêt mosaïque** qui propose la juxtaposition de tous ces types de peuplements.

Les éléments abordés dans cette synthèse sur les avantages (ou non) des peuplements mélangés ne sont pas exhaustifs. La gestion à y appliquer, notamment, qui dépend forcément de chaque contexte, reste une question ouverte. D'un point de vue général, Messier et al. (2022) proposent un résumé visuel des connaissances actuelles sur la comparaison entre peuplements purs et mélangés, en ce qui concerne les principaux aspects de sensibilité aux perturbations, d'une part, et services écosystémiques d'autre part (Fig. 17).

Mais au-delà de ce type de représentation, le message important est bien que : **plus que le nombre d'essences dans le peuplement, c'est la composition du mélange qui importe, en lien avec son contexte**.

Jordan Bello<sup>1</sup>, Loïc Nicolas<sup>1</sup>, Thierry Sardin<sup>2</sup>

1. ONF, DT-Centre-Ouest-Aquitaine, pôle RDI Boigny  
2. ONF, DT-Midi-Méditerranée, expert national sylvicultures



↑ **Figure 17.** Résumé de la comparaison de la sensibilité aux principales contraintes forestières (à gauche) et de l'offre de services écosystémiques clés (à droite) entre les monocultures (en haut) et les peuplements mélangés (en bas) (Messier et al., 2022). La direction des barres indique la plus grande sensibilité (partie gauche) ou la plus grande offre (partie droite) entre les deux catégories de peuplements. L'intensité de la coloration représente le niveau de confiance pour chaque résultat : plus c'est intense, plus le résultat est fréquent dans la littérature.

## RÉFÉRENCES

- Andregg 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. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0539-7>
- Bello J., Hasselquist N.J., Vallet P., Kahmen A., Perot T., Korboulewsky N., 2019. Complementary water uptake depth of *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in mixed stands during an extreme drought. *Plant Soil* 437, 93–115. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03951-z>
- Bertness M.D., Callaway R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Cavard X., Macdonald S.E., Bergeron Y., Chen H.Y.H., 2011. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environ. Rev.* 19, 142–161. <https://doi.org/10.1139/a11-004>
- Dulaurent A.-M., Porté A.J., van Halder I., Vétillard F., Menassieu P., Jactel H., 2012. Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology* 14, 19–27. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00549.x>
- Forrester D.I., Bauhus J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Curr Forestry Rep* 2, 45–61. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2>
- Grossiord C., 2020. Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytologist* 228, 42–49. <https://doi.org/10.1111/nph.15667>
- Grossiord C., Granier A., Ratcliffe S., Bouriaud O., Bruelheide H., Češko E., Forrester D.I., Dawud S.M., Finér L., Pollastrini M., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 14812–14815
- Haberstroh, S., Werner, C., 2022. The role of species interactions for forest resilience to drought. *Plant Biology* n/a. <https://doi.org/10.1111/plb.13415>
- Jactel, H., Birgersson, G., Andersson, S., Schlyter, F., 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia* 166, 703–711. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1918-z>
- Jactel H., Brockerhoff E., Piou D., 2008. Disease risk in mixed forests [WWW Document]. URL <https://doi.org/10.4267/2042/18141>
- 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, undefined-undefined. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0747>
- 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. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041720-075234>
- Kaitaniemi P., Riihimäki J., Koricheva J., Vehviläinen H., 2007. Experimental evidence for associational resistance against the European pine sawfly in mixed tree stands. *Silva Fenn.* 41. <https://doi.org/10.14214/sf.295>
- Korboulewsky N., Balandier P., Dumas Y., Gosselin M., Mârell A., Pérot T., 2021. Quels intérêts et limites du mélange d'essences face aux changements globaux ? Les apports du dispositif OPTMix. *Rendez-vous techniques de l'ONF* n° 71-72, pp. 51–57
- Korboulewsky N., Pérot T., Balandier P., Ballon P., Barrier R., Boscardin Y., Richard E.D., Dumas Y., Ginisty C., Gosselin M., 2015. OPTMix-Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. *Rendez-vous techniques de l'ONF* n° 47, pp. 60–70
- Landeau S., Dreyer E., Landmann G., Deleuze C., Becquey J., Bailly M., Cozic A., 2008. Le forum d'échange des ateliers Regefor 2007 : une diversité d'activités dédiées aux forêts hétérogènes. *Revue forestière française* 60, 269. <https://doi.org/10.4267/2042/18151>
- Maestre F.T., Callaway R.M., Valladares F., Lortie C.J., 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97, 199–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/conl.12829>
- Morneau F., Vallet P., Toigo M., Dalmasso Marine, 2016. Les forêts mélangées. *IGN : L'inventaire forestier*.
- Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.-P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A., 2013. Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *Eur J Forest Res* 132, 263–280. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0673-y>
- 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 Physiol* 30, 1192–1208. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq035>
- Schmid I., Kazda M., 2002. Root distribution of Norway spruce in monospecific and mixed stands on different soils. *Forest Ecology and Management* 159(1), 37–47. DOI: 10.1016/S0378-1127(01)00708-3
- 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. *J Appl Ecol* 58, 1749–1763. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13912>
- Toigo M., Perot T., Courbaud B., Castagneyrol B., Gégout J.-C., Longuetaud F., Jactel H., Vallet P., 2018. Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *Journal of Ecology* 106, 1073–1082.
- Toigo M., Vallet P., Perot T., Bontemps J.-D., Piedallu C., Courbaud B., 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J Ecol* 103, 502–512. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12353>
- Van de Peer T., Verheyen K., Ponette Q., Setiawan N.N., Muys B., 2018. Overyielding in young tree plantations is driven by local complementarity and selection effects related to shade tolerance. *Journal of Ecology* 106, 1096–1105. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12839>
- Zhang Y., Chen H.Y.H., Reich P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis: Diversity and productivity relationships. *Journal of Ecology* 100, 742–749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x>