HAL
open science

Le rôle de la diversité sur la stabilité des processus des écosystèmes forestiers en contexte de changement climatique

Marion Jourdan

To cite this version:

Marion Jourdan. Le rôle de la diversité sur la stabilité des processus des écosystèmes forestiers en contexte de changement climatique. Ecologie, Environnement. AgroParisTech, 2018. Français. NNT : 2018AGPT0009 . tel-02612232

HAL Id: tel-02612232

https://pastel.hal.science/tel-02612232

Submitted on 19 May 2020

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.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT DES SCIENCES ET INDUSTRIES DU VIVANT ET DE L'ENVIRONNEMENT - AGROPARISTECH

N°: 2018AGPT0009

En Ecologie Fonctionnelle

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau – n°584
Portée par l'Université de Montpellier

Unité de recherche CEFE, UMR CNRS

LE ROLE DE LA DIVERSITE SUR LA STABILITE DES PROCESSUS DES ECOSYSTEMES FORESTIERS EN CONTEXTE DE CHANGEMENT CLIMATIQUE

Présentée par Marion JOURDAN
Le 16 novembre 2018

Sous la direction de Stephan HÄTTENSCHWILER
et Xavier MORIN

Devant le jury composé de

Stephan HÄTTENSCHWILER, Directeur de recherche, CNRS	Directeur de thèse
Xavier MORIN, Chargé de recherche, CNRS	Co-Encadrant de thèse
Michael SCHERER-LORENZEN, Professeur, Université de Freiburg	Rapporteur
Bart MUYS, Professeur, Université de Leuven	Rapporteur
Céline MEREDIEU, Chargée de recherche, INRA	Examinatrice
Claude PLASSARD, Directrice de recherche, INRA	Présidente du jury
Miriam BUITRAGO, Animatrice du secteur forêt et changement climatique, ADEME	Membre invitée

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT DES SCIENCES ET INDUSTRIES DU VIVANT ET DE L'ENVIRONNEMENT - AGROPARISTECH

N°: 2018AGPT0009

En Ecologie Fonctionnelle

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau – n°584
Portée par l'Université de Montpellier

Unité de recherche CEFE, UMR CNRS

LE ROLE DE LA DIVERSITE SUR LA STABILITE DES PROCESSUS DES ECOSYSTEMES FORESTIERS EN CONTEXTE DE CHANGEMENT CLIMATIQUE

Présentée par Marion JOURDAN
Le 16 novembre 2018

Sous la direction de Stephan HÄTTENSCHWILER
et Xavier MORIN

Devant le jury composé de

Stephan HÄTTENSCHWILER, Directeur de recherche, CNRS	Directeur de thèse
Xavier MORIN, Chargé de recherche, CNRS	Co-Encadrant de thèse
Michael SCHERER-LORENZEN, Professeur, Université de Freiburg	Rapporteur
Bart MUYS, Professeur, Université de Leuven	Rapporteur
Céline MEREDIEU, Chargée de recherche, INRA	Examinatrice
Claude PLASSARD, Directrice de recherche, INRA	Présidente du jury
Miriam BUITRAGO, Animatrice du secteur forêt et changement climatique, ADEME	Membre invitée

AVANT-PROPOS

Ce travail de thèse s'inscrit dans le projet DISTIMACC (**DI**versité, **ST**abilité et fonctionnement des écosystèmes forestiers : quelle **I**ngénierie et quels **M**élanges pour l'**A**daptation au **C**hangement **C**limatique, de la Provence aux Alpes du Nord ?), un projet BGF (Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques publiques). Ce travail a également été possible grâce au co-financement de la thèse par l'ADEME (Agence de l'Environnement et de la Maitrise de l'Energie).

Ce manuscrit de thèse est composé d'une introduction et d'un matériel et méthode en français, résumant les approches développées et les données utilisées dans les différents chapitres. Ensuite le manuscrit est composé de cinq chapitres en anglais, précédés d'un résumé en français. Les quatre premiers chapitres portent sur la productivité et le dernier sur la décomposition de la litière en forêt. Ce travail est clôturé par une discussion générale sur le travail entrepris, ainsi que sur les perspectives qu'il ouvre. Chaque chapitre est suivi des annexes et de la bibliographie associées. Toutes les photos proviennent du projet.

Remerciements

Comme je l'ai déjà dit à ma soutenance, je suis seule à présenter un travail qui est le fruit d'une collaboration de trois ans avec de nombreuses personnes. Il est donc important de prendre le temps d'écrire mes remerciements de thèse: partie scientifiquement moins intéressante, mais humainement cruciale. J'ai donc pris tout le temps qui m'était disponible et c'est loin d'avoir été suffisant. J'ai longtemps hésité entre une version formelle et une version expansive des remerciements à attacher à la version finale de cette thèse. Je vais tenter un compromis, comme je tenterais de n'oublier personne et de ne pas être trop longue.

Je voulais commencer par remercier mes financeurs, sans qui cette thèse n'auraient pas été logistiquement possible : l'ADEME et le programme BGF du GIP-ECOFOR de 2014.

Je tenais à remercier mes deux rapporteurs, Michael Scherer-Lorenzen et Bart Muys, ainsi que mes deux examinatrices, Céline Meredieu et Claude Plassard, d'avoir évalué mon travail et de m'avoir remis le grade de docteur. Merci également à Myriam Buitrago de m'avoir suivi tout au long de ma thèse et d'avoir assisté à la soutenance.

Je voudrais remercier tous les chercheurs avec qui j'ai eu la chance de collaborer : Georges Kunstler, François Lebourgeois, Thomas Cordonnier, Catherine Riond, Philipe Dreyfus, François de Coligny, Christian Piedallu et Patrick Vallet. Merci également à mon référent ED , Jean-Frederic Terral.

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont été d'un soutien technique indispensable : les équipes de la Plateforme d'Analyse Chimique Environnemental (PACE), du Terrain d'Expérience (TE) et le la gestion du CEFE. Merci aux nombreux étudiants avec qui j'ai travaillé pendant ces trois ans : Rémi, Nicolas, Alice, Gaëtan, Brieuc, Ophélie, Lucile, Laurane, Manon, Stessy et Anaïs. Travailler avec vous et vous encadrer a été une très belle expérience ; et même si j'ai toujours eut l'air débordé, j'espère avoir répondu à toutes vos interrogations. Merci également à David Degueldre, Virginie Pons et Johanne Nahmani pour l'aide précieuse sur le terrain. Un remerciement tout particulier à Ponchese et Jonas, avec qui j'ai eu la chance de partager plus que des missions terrain. J'espère vous revoir bientôt. Merci également à Sylvain Coq pour ton aide sur ma thèse et ma courte, mais instructive, expérience dans un de tes modules de cours.

Un grand merci à l'équipe FORECAST qui a su maintenir un équilibre rare entre légèreté et sérieux, rendant chaque pause agréable. Donc merci à Florent Mouillot, Jean-Marc Limousin & Jean-Marc Ourcival, Isabelle Chuine, Joanna, Julie (notre grigri aura donc fait ses preuves jusqu'au bout), Juliane (pour nos discussions enflammées et nos nombreuses sorties), Iris (pour ton soutien lors des nombreuses conversations « déglingues »), Jordane, Swanni, mais aussi pour quelques mois Soline, Thomas, Valentin, Bertrand et Julien. Un merci tout spécial à Mickaël (le Robocop en titane) qui aura partagé tous ses enseignements sur la thèse à la jeune doctorante que j'étais. Et bien sûr merci à mes compagnes de galère, Marianne et Daphné avec qui j'aurais vécu cette aventure du début à la fin en riant et en refaisant le monde tous les midis.

Le CEFE regorge de nombreux autres talents que l'on peut solliciter pour parler sciences autour d'un thé ou que l'on peut appeler à la rescousse quand on veut , au hasard, débattre sur la beauté d'un script R, énumérer le nom de toutes les plantes du globe, parler de tout et de rien, se rappeler le bon vieux temps, réviser un peu son anglais, parler de papillons ou préparer un conseil de labo. Alors merci à Matthias, Jules, Kevin, Floriane, Pierre, Lauren, Thomas et Rémi. Merci pour votre aide. Votre bonne humeur et nos conversations m'ont été très chères, même si elles se sont fatalement espacées avec le temps.

Je voudrais également remercier les deux personnes qui m'ont encadré chacun à leur manière durant ces trois ans. Le paragraphe ne sera jamais assez long pour que je puisse être exhaustive... Avec eux j'ai autant appris sur les aspects techniques et scientifiques, que sur le milieu de la recherche ou sur moi. Merci à vous Stephan et Xavier. Vous observez et interagir avec vous a été l'expérience la plus enrichissante de ces dernières années. Merci de m'avoir laissé naviguer librement dans mon sujet de thèse, tout en vérifiant que je ne sois pas au bord de la noyade. Merci à toi Stephan pour ta gentillesse, ton sourire et tes conseils toujours avisés. Et merci à toi Xavier de ne pas m'avoir oublié dès septembre 2014 et de m'avoir donné l'opportunité de travailler sur ton projet de recherche. Merci d'avoir répondu présent tout au long de ma thèse dès que cela était possible pour toi. J'espère que l'on pourra recollaborer ensemble à l'avenir. Au-delà de ça je suis contente d'avoir pu côtoyer « the famous Xavier Morin » dans un autre contexte que le labo ou le terrain. Merci de m'avoir fait rencontrer tous ces gens avec qui j'ai fait la fête (F-X, Guido, Sylvia, Manuella, Adelise, Eric, Charly, Laura et bien d'autres).

Merci à ceux qui m'ont donné envie de faire de la recherche il y a maintenant 6 ans. Donc merci à l'équipe de primatologie du département d'éco-anthropologie du MNHN, et surtout à Sabrina Krief – de m'avoir ouvert les portes de sa recherche-, à Sarah Bortolamiol –pour m'avoir fait réaliser qu'on pouvait soulever des montagnes ou plutôt les gravirent seulement avec sa volonté- et à Marie Cibot et Victor Narat – pour m'avoir fait découvrir un cadre de travail si enrichissant et stimulant. Cette expérience m'aura donné envie de persévérer dans cette voie malgré les doutes.

Mais que serait devenue cette thèse sans le soutien indéfectible de beaucoup de mes proches ? Alors à vous aussi merci.

Merci à mes amis de tout bord, qui auront su me faire rire en toute occasion et écouter attentivement les petites comme les grosses contrariétés, chacun à votre manière. Je mets là tous ces noms dans le désordre (nous savons ce que je vous dois), donc merci à Jade et Antoine, merci à Claire, Calypso, Marion et Chloé, merci à Lucile, mais aussi à Charly, Jean, Manon, MarionP, Mathilde, Mathieu, Valentin, Jonathan et tous les autres, merci aussi à Alix et Christelle.

Merci à mes collocs, qui ont su être ma famille à Montpellier, que vous soyez resté 2 mois ou 3 ans dans la maison, vous m'avez tous permis de laisser la journée de boulot au pas de notre porte. Donc grand merci à Léa et Izumi (pour toutes nos discussions philosophiques au pied du lit), mais aussi à Anne, Alexis, Rune, Camille, Juliette, Eva et Paula. Et un merci tout particulier à Marco et Antoine, qui auront essuyé la plus part de mes états d'âme pendant ces années. Courage Antoine la fin est proche !

Merci également à ma famille : mes parents, mes grand-parents, Laure, Marc et Valentin. Même si le titre de ma thèse vous semble toujours aussi difficile à ordonner, vous m'avez montré à maintes reprises que vous croyez en moi et en mes capacités. C'est si précieux et cela ne peut pas se résumer en quelques mots sur une page au milieu d'autres remerciements! Merci encore à vous tous.

Enfin Jean-Noël : toi qui n'as jamais fléchi à m'accompagner dans cette aventure qui n'était pas la tienne, toi qui as essuyé le gros des tempêtes, toi qui as bien souvent fait preuve de patience, de gentillesse et de compréhension. Merci d'avoir été là. Merci d'être là.

INTRODUCTION

1 L'effet du changement climatique sur les écosystèmes 5
2 La notion de stabilité en écologie 7
3 La productivité et la décomposition : deux processus centraux dans le fonctionnement de l'écosystème. 9
4 Choix de l'étude des écosystèmes forestiers 10
5 Diversité, stabilité et productivité 13
5.1 Le lien diversité-productivité historiquement très étudié 13
5.2 La stabilité temporelle 14
5.3 La résistance, la résilience et la récupération 17
5.4 L'étude du fonctionnement des écosystèmes via plusieurs échelles : du peuplement à l'individu 20
5.5 La gestion forestière : son effet sur la relation diversité-stabilité et ses enjeux. 21
6 Diversité et décomposition 23
6.1 Effet des variables climatiques sur la décomposition 23
6.2 Effet de la diversité sur la décomposition 23
6.3 Effet diversité sur résistance/résilience à un événement stressant 26
7 Poser les hypothèses centrales du travail de thèse 29
Références 30

MATERIEL ET METHODES

1 Trois approches complémentaires 45
2 Etude de la productivité ligneuse via un dispositif d'observation de terrain 46
2.1 Localisation et structure du dispositif 46
2.2 Description d'une placette et échantillonnage dendrochronologique 50
2.3 Acquisition des données de croissance 50
2.4 Données climatiques utilisées 51
3 L'étude du processus de décomposition grâce à la mise en place d'un dispositif expérimental ... 57
3.1 Dispositif expérimental 57
3.2 Caractéristiques de la litière 60
3.3 Traitement des données en laboratoire 60
4 ForCEEPS : travail avec un gap-modèle 52
4.1 Qu'est-ce qu'un « gap-model »? 52
4.2 Fonctionnement détaillé du modèle ForCEEPS 53
4.2.1 Établissement des semis 56
4.2.2 Croissance 56
4.2.3 Mortalité des arbres 56
REFERENCES 61

CHAPITRE I

1 INTRODUCTION 80
2 MATERIALS AND METHODS 83
2.1 Field data 83
2.2 Climatic data 83
2.3 Stability metrics 84
2.4 Data analyses 87
3 RESULTS 88
3.1 Temporal stability (TS) 88
3.2 SNBE 88
4 DISCUSSION 89
REFERENCES, FIGURES AND SUPPLEMENTARY MATERIALS 93

CHAPITRE II

1 INTRODUCTION 125
2 MATERIAL AND METHODS 128
2.1 Field data 128
2.2 Species studied 129
2.3 Climatic data 129
2.4 Data analyses 130
3 RESULTS 134
3.1 Diversity and climate effects on resistance and recovery 134
3.2 Net diversity effect on resistance and recovery 135
4 DISCUSSION 135
4.1 Response pattern and effects of extreme drought conditions 135
4.2 How mixed stand can buffer drought impact? 136
4.3 Possible consequences for forest management in the Alps 138
5 CONCLUSION 139

CHAPITRE III

1 INTRODUCTION 175
2 MATERIAL AND METHODS 178
2.1 Description of the forest dynamics model 178
2.1.1 General description 178
2.1.2 Species parameters 180

2.1.3 Sites and species……..180
2.1.4 Climatic data……...181
2.1.5 Simulation design……181
2.2 Analyses of the results.....183
2.2.1 Vulnerability of monospecific stands……183
2.2.2 Management effect on monospecific stand vulnerability……...184
2.2.3 Mixed vs. monospecific stand management……...184
3 RESULTS.....185
3.1 Vulnerability of monospecific stands.....185
3.1.1 Stand vulnerability through species composition……...185
3.1.2 Stand vulnerability through average productivity……..186
3.1.3 Stand vulnerability through stand total biomass……187
3.2 Effect of management on the vulnerability of monospecific stands.....187
3.3 Relative effect of management on stand vulnerability between mixed and monospecific stands……187
3.3.1 “Stable management” scenario……...187
3.3.2 “Conversion management” scenario……...188
4 DISCUSSION 188
4.1 Species vulnerability under climate change 188
4.2 Contribution to management 189
4.3 Inputs of ForCEEPS 191
4.4 Perspectives 192
REFERENCES, FIGURES AND SUPPLEMENTARY MATERIALS……..193

CHAPITRE IV

1 INTRODUCTION.....233
2 MATERIALS AND METHODS 235
2.1 Field data 235
2.2 Dendrochronological data 236
2.3 Temporal stability.....236
2.4 Resistance and recovery 237
3 RESULTS.....238
3.1 Temporal stability.....238
3.2 Resistance and recovery to drought.....238
4 DISCUSSION 239
4.1 Temporal stability of individual trees did not depend on stand composition.....239
4.2 Physiological differences and heterospecific interactions may lead tree resilience to drought……..240

4.3 Temporal stability and resilience: two complementary approaches 241
4.4 Limits and perspectives of our work 242

CHAPITRE V

1 INTRODUCTION 275
2 MATERIALS AND METHODS 277
2.1 Study sites and experimental design 277
2.2 Design of simulated extreme summer drought 278
2.3 Litterbag construction 278
2.4 Litterbag harvest and laboratory analysis 279
2.5 Data analyses 280
2.5.1 Mass loss dynamics 280
2.5.2 Carbon and nitrogen loss 280
2.5.3 Litter diversity effect vs stand diversity effect 281
3 RESULTS 281
3.1 Rain exclusion during summer 281
3.2 Litter mass loss rates 282
3.3 Carbon and N dynamics 282
3.4 Net biodiversity effects on decomposition 283
4 DISCUSSION 284
4.1 Summer drought effects on decomposition 284
4.2 Tree mixture effects on decomposition 286
REFERENCES, FIGURES AND SUPPLEMENTARY MATERIALS 288

DISCUSSION GENERALE

1 Résumé des résultats 317
2 De la compréhension de la relation diversité-stabilité à l'implication à la gestion 320
2.1 Apport à la compréhension de l'effet de la diversité sur la stabilité 320
2.1.1 Importance de la composition 320
2.1.2 Un effet du climat difficilement quantifiable 324
2.2 Apport à la gestion forestière 327
3 L'importance d'une étude comparative sur la stabilité 328
3.1 L'intérêt de travailler avec plusieurs grandeurs 328
3.2 L'étude conjointe de deux échelles sur le lien diversité-stabilité 328
3.2.1 De l'échelle peuplement à l'échelle individuelle pour la productivité 328
3.2.2 De la diversité arborée à la diversité au sein de la litière pour la décomposition 329
3.3 L'importance de mettre en perspective plusieurs processus 330

3.4 L'intérêt d'utiliser plusieurs approches 331
4 Perspectives 333
4.1 Déterminer les mécanismes sous-jacents aux patrons observés 333
4.1.1 L'importance de la physiologie végétale dans la compréhension de la relation diversité-stabilité 333
4.1.2 L'étude des communautés de décomposeurs est incontournable 333
4.2 Etendre le dispositif de terrain 334
4.2.1 Elargir le gradient climatique 334
4.2.2 Travailler sur d'autres espèces 335
4.3 Ajouter une dimension économique 336
REFERENCES……337

INTRODUCTION

MISE EN CONTEXTE ET QUESTIONNEMENTS.

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Au cours des dernières décennies, un changement climatique important a été observé, se traduisant notamment par une nette augmentation des températures à l'échelle du globe depuis les années 50 (Pachauri, Mayer, & Intergovernmental Panel on Climate Change, 2015), même si certaines régions ne répondent pas à cette tendance. L'augmentation globale des températures s'accompagne de l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes venant perturber le fonctionnement des écosystèmes terrestres (Pachauri et al., 2015), avec une augmentation de la prévalence des sécheresses, en fréquence comme en intensité (Allen et al., 2010; Sterl et al., 2008), des incendies (Liu, Zhang, Cai, & Tong, 2010; Meyn, Taylor, Flannigan, Thonicke, & Cramer, 2010), des tempêtes (Leckebusch & Ulbrich, 2004; Wang, Li, Tao, Liu, & Zhou, 2009) et des invasions de pathogènes (Logan, Regniere, & Powell, 2003). Ces tendances sont cependant à nuancer en fonction des régions géographiques : par exemple, dans le Nord de l'Europe une augmentation des précipitations est prédite, tandis que le contraire est prédit au Sud. Les scénarios climatiques français d'ici 2100 (rendu accessible par Météo-France sur le site «Drias», http://www.drias-climat.fr/) prévoient l'accentuation de ces tendances climatiques (Fig. 1 et 2).

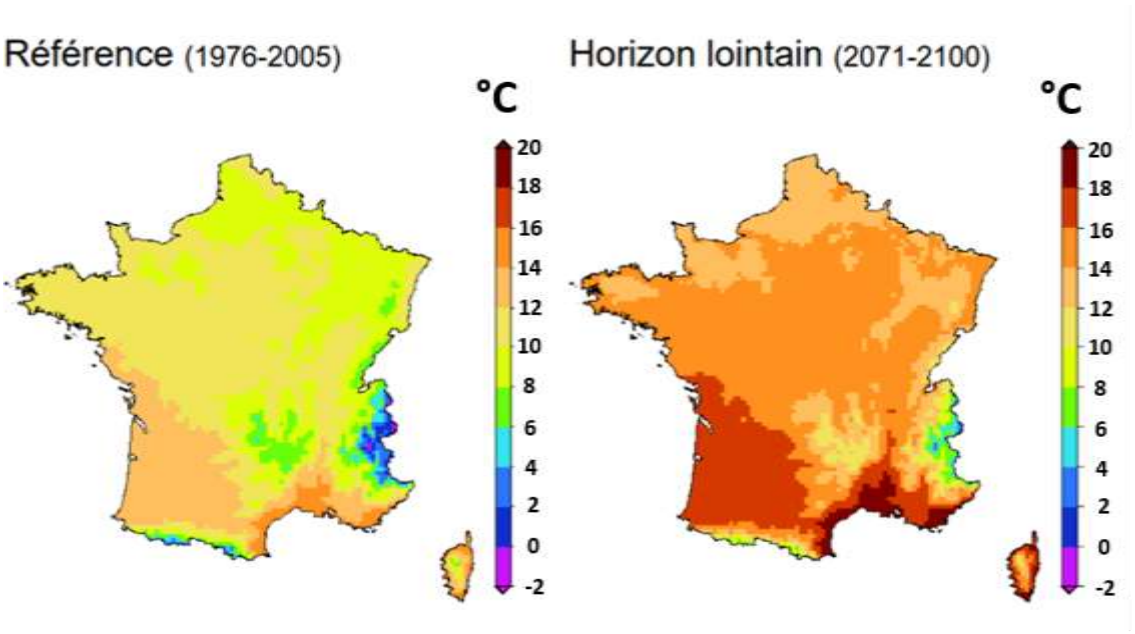


Figure 1: *Cartographie française des températures moyennes quotidiennes de 1976 à 2005 (à gauche) et de 2071 à 2100 en considérant le scénario RCP 8.5 (à droite). Source Météo-France/CNRM2014, modèle Aladin*

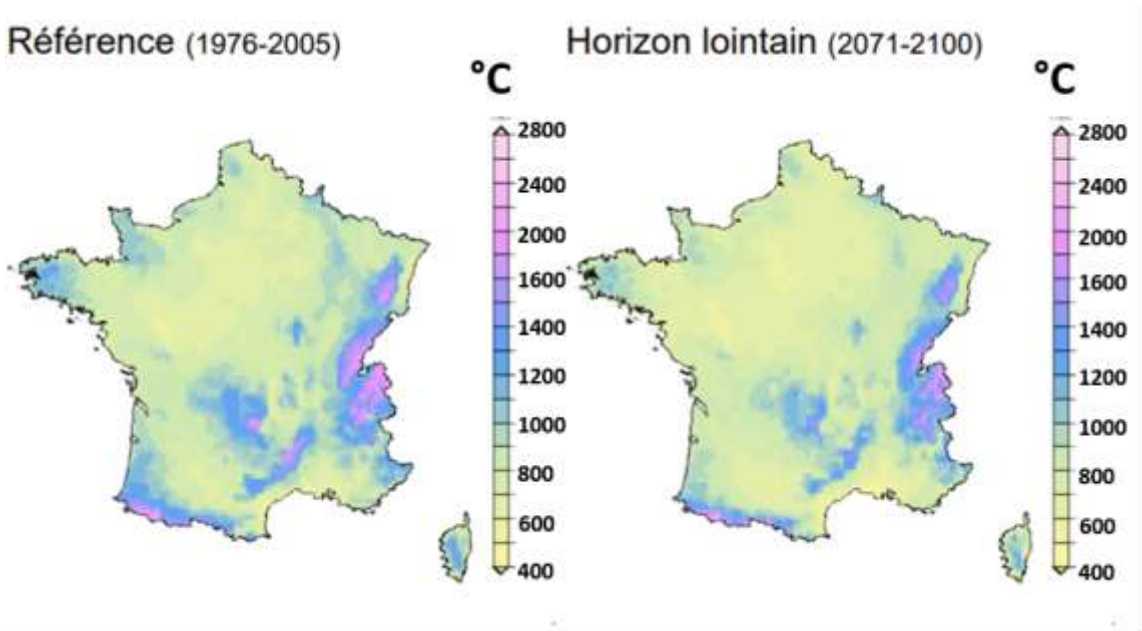


Figure 2 : *Cartographie française des précipitations annuelles de 1976 à 2005 (à gauche) et de 2071 à 2100 en considérant le scénario RCP 8.5 (à droite). Source Météo-France/CNRM2014, modèle Aladin.*

1 L'effet du changement climatique sur les écosystèmes

Le changement climatique, qui s'inscrit dans un contexte de changements globaux (changement d'occupation des sols, espèces invasives, dépôts azotés), impactent *directement* les processus écosystémiques terrestres – comme la productivité, la décomposition et le recyclage des nutriments – et les services qui en découlent – comme purification de l'eau, production de bois ou de produit non ligneux – en modifiant les conditions environnementales. En effet, les individus de certaines espèces peuvent alors se retrouver exposés à des conditions environnementales, notamment climatiques, ne correspondant plus à leur niche écologique (voir Encadré 1), c'est-à-dire beaucoup moins propices à leur développement ou leur survie. Ces changements de niches peuvent impacter chaque individu et par association toutes les échelles : populations, espèces, communautés, écosystèmes, jusqu'aux biomes (Valladares, 2008). Des changements environnementaux importants et/ou prolongés ou répétés peuvent ainsi entrainer la mort d'individus ou la disparition d'espèces moins adaptées à leur milieu actuel, en raison d'une diminution des ressources, des blocages phénologiques ou autre. En réaction aux changements subis, les organismes peuvent également s'adapter ou migrer.

La modification des variables climatiques des dernières décennies affecte également *indirectement* les écosystèmes terrestres, car la composition des communautés et la diversité changent *de facto*. Par exemple, il est possible d'observer sur le terrain les effets du changement climatique sur la flore forestière française (Bertrand et al., 2011; Lenoir et al., 2008): changement de répartition ou de composition des communautés, par une migration différentielle en altitude entre espèces. De plus les prédictions faites aussi bien à l'aide de modèles statistiques (Thomas et al., 2004) que de modèles basés sur des processus biologiques et écologiques (Keenan, Carbone, Reichstein, & Richardson, 2011; Morin, Viner, & Chuine, 2008) ont confirmé que des changements importants de diversité des communautés forestières (que ce soit en nombre d'espèces ou en composition) sont très probables sous l'effet du changement climatique. De tels changements de biodiversité sont susceptibles d'affecter le fonctionnement des écosystèmes. En effet les processus écosystémiques et leurs services (source Millennium Ecosystem Assessment (Program), 2005), sont sensibles à la diversité en espèces de l'écosystème (Hooper et al., 2012; Loreau, 2010). Cela pourrait mener à terme à la dégradation irréversible du fonctionnement des écosystèmes concernés - défini comme le flux d'énergie et de matière, et le recyclage de matière résultants de l'activité des êtres vivants dans l'écosystème et de leurs interactions (Ghilarov, 2000).

Encadré 1 : La notion de niche écologique

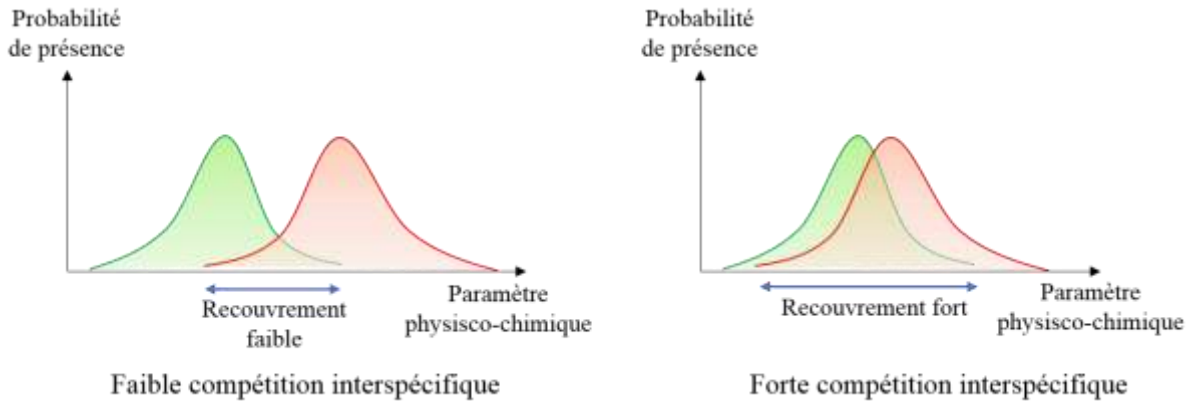
La niche écologique d'une espèce est un concept théorique, central en écologie. Il traduit à la fois la «position» occupée par une espèce dans un écosystème et la somme des conditions nécessaires pour le maintien d'une population viable de cette espèce.

La description d'une telle «niche» se fait sur la base des paramètres physico-chimiques, caractérisant les milieux où évoluent l'espèce, et des paramètres biologiques, incluant les relations avec les espèces avoisinantes et la modification de l'habitat par l'espèce.

Deux types de niches ont été définis par Hutchinson (1957): la niche fondamentale et la niche réalisée. La niche fondamentale réunit toutes les conditions environnementales nécessaires à la présence et l'existence d'une espèce. La niche réalisée, quant à elle, est réduite à l'espace qu'elle est contrainte d'occuper, du fait des intéractions biotiques avec les autres espèces. Elle est souvent comprise dans la niche fondamentale.

On dit de deux espèces qu'elles ont la même niche si elles utilisent la même ressource de la même manière. Dans ce cas, la théorie prédit qu'elles ne peuvent cohabiter. En effet, il en résulte, à court terme,une compétition et les lois de la sélection naturelle tendent à favoriser celle qui est la mieux adaptée à la niche (c'est-à-dire celle qui dans ces conditions peut se reproduire le plus efficacement). Par contre deux espèces peuvent occuper un même territoire, mais dans des niches écologiques différentes.

Deux espèces peuvent aussi occuper des niches écologiques chevauchantes dans l'espace et/ou dans le temps. On parle alors de récupération. Les deux espèces peuvent cohabiter si ce chevauchement n'est pas trop important. Il en résulte une compétition interspécifique plus ou moins forte, les ressources disponibles devenant encore plus limitantes.



Nous détaillerons au cours de l'introduction et des chapitres certaines des hypothèses clés expliquant l'importance de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans un contexte de changement climatique, mieux connaître le fonctionnement des écosystèmes semble primordial, notamment du point de vue de la conservation de diversité à l'échelle locale, comme de celui de la préservation de certains services écosystémiques (voir encadré 2,

Gamfeldt et al., 2013). Il existe ainsi de nombreux travaux sur la relation diversité-fonctionnement se focalisant sur le niveau moyen d'un processus, comme la productivité de l'écosystème (Paquette & Messier, 2011; Tilman, Reich, & Isbell, 2012) ou la décomposition de la matière organique (Chapman & Koch, 2007; Gessner et al., 2010). En revanche, peu d'études se sont intéressées à l'effet de la diversité sur la stabilité des processus écosystémiques, surtout dans les écosystèmes forestiers (Perot, Vallet, & Archaux, 2013).

2 La notion de stabilité en écologie

La stabilité de l'écosystème comporte plusieurs facettes : la stabilité temporelle, mais également la résilience, la résistance et la récupération (Ives & Carpenter, 2007). La stabilité temporelle est l'inverse du coefficient de variation des séries annuelles des valeurs du processus (CV), c'est-à-dire le ratio de la moyenne et l'écart-type du fonctionnement de ce processus sur une période de temps définie. Elle permet d'étudier la variabilité interannuelle d'un processus (Fig. 4).

La résilience, la résistance et la récupération sont trois grandeurs qui caractérisent l'effet d'un évènement stressant sur un processus. La résistance, la résilience et la récupération sont quant à elles des grandeurs qui permettent de quantifier la réponse, de l'individu ou de l'écosystème, associé à un stress ponctuel, unique ou répété, ou à une perturbation (Pimm, 1984). La résistance, quelle que soit l'échelle considérée, est la capacité à tamponner les effets d'un stress sur le fonctionnement. Elle se définit souvent par le rapport entre le niveau de fonctionnement du processus pendant la période de stress et le niveau de fonctionnement de référence du

Encadré 2 : Services écosystèmiques

Les écosystèmes et plus généralement la biodiversité soutiennent et procurent de nombreux services dits **services écosystémiques**, généralement classés comme bien commun, car vitaux ou utiles pour les autres espèces, l'humanité et ses activités économiques (UICN).

Les services écosystémiques sont communément admis comme les bénéfices que les humains retirent des écosystèmes (définition tirée de l'évaluation des écosystèmes pour le millénaire). Il faut distinguer les «services» des «fonctions» écosystémiques (également abordées dans cette introduction) qui les produisent : les fonctions sont les processus qui permettent le fonctionnement et le maintien des écosystèmes, alors que les services sont le résultat de ces fonctions. Ces services sont par exemple dans le cas d'un écosystème forestier la production de l'oxygène de l'air, l'épuration naturelle des eaux, la création de biomasse ligneuse et l'activité des organismes qui produisent et entretiennent l'humus, et permettant le recyclage permanent des nutriments. Toutefois, une fonction écologique ne prend la forme d'un service à l'homme que dans la mesure où les pratiques sociales le reconnaissent d'utilité pour le bien-être humain.

La quantification et l'évaluation de ces services est très débattu depuis la fin du XXème siècle, entre autre pour les écosystèmes forestiers. Mais l'*Évaluation des écosystèmes pour le millénaire* distingue quatre catégories de services : les services d'approvisionnement, les services de régulation, les services de soutien, et les services culturels.

- **les services d'approvisionnement** sont les produits tangibles tirés des écosystèmes. Dans le cas de la forêt on peut citer entre autre, la production de bois, mais aussi des produit forestiers non ligneux (gibier, fruits, champignons, plantes médicinales).
- **les services de régulation** sont les avantages intangibles assurés par le bon fonctionnement des écosystèmes. En forêt, cela s'illustre par exemple le stockage du carbone. La forêt capte 15% des émissions française de CO_2.
- **les services socioculturels** représentent les apports non-matériels de la biodiversité, obtenus à travers la relation qu'entretient l'humanité avec la Nature. Ces services renvoient aux aspects esthétiques, spirituels, récréatifs, éducatifs qu'apporte la nature ou encore la source d'inspiration qu'elle représente pour les sociétés humaines ;
- **les services de soutien** sont ceux nécessaires à la production de tous les autres services, assurant le bon fonctionnement de la biosphère. Leurs effets touchent indirectement les êtres humains et sont perceptibles sur le long terme. Les écosystèmes forestiers sont particulièrement impliqués dans ces derniers, via par exemple la productivité primaire et les cycles géochimiques.

Il est très difficile voire impossible de donner une valeur marchande et monétarisée des services fournis par les écosystèmes (pris de la nature). Cependant une valeur économique est souvent citée et fait l'objet de nombreuses recherches. Citons entre autres, une étude de l'IRSTEA (Brahic and Terreaux 2009) sur les méthodes d'évaluation économique de la biodiversité dans les forêts tempérées. Une des difficultés pour la mesure de la valeur de la biodiversité et des services rendus par les écosystèmes est qu'une grande partie de cette valeur n'est pas directement marchande, mais relative à la résilience écologique et au potentiel écologique.

processus (Fig. 3). La résilience est la capacité à retrouver un niveau de fonctionnement après un stress ponctuel équivalent au fonctionnement de référence du processus. Elle peut être définie par le ratio entre le niveau de fonctionnement du processus après la période de stress et le niveau référence (Fig. 3) ou le temps nécessaire pour atteindre de nouveau le niveau de référence. Enfin la récupération est la capacité à récupérer un niveau de fonctionnement de référence après un épisode de stress. Elle se définit souvent par le ratio entre le niveau moyen

juste après le stress et le niveau atteint lors du stress (Fig. 3). Ici n'est présenté qu'une des nombreuses manières de calculer chacune des grandeurs considérées. Pour chacune de ces grandeurs, il est donc important de bien choisir le niveau que l'on prend comme référence, car le calcul y est très sensible. Il peut être différent en fonction des approches choisies ou des processus étudiés. Une approche expérimentale, sur la décomposition par exemple, permet de prendre comme niveau de référence un traitement témoin. A contrario pour une approche empirique (comme pour l'étude de la production de bois), le niveau de référence est souvent la productivité des années juste avant l'année de l'évènement stressant.

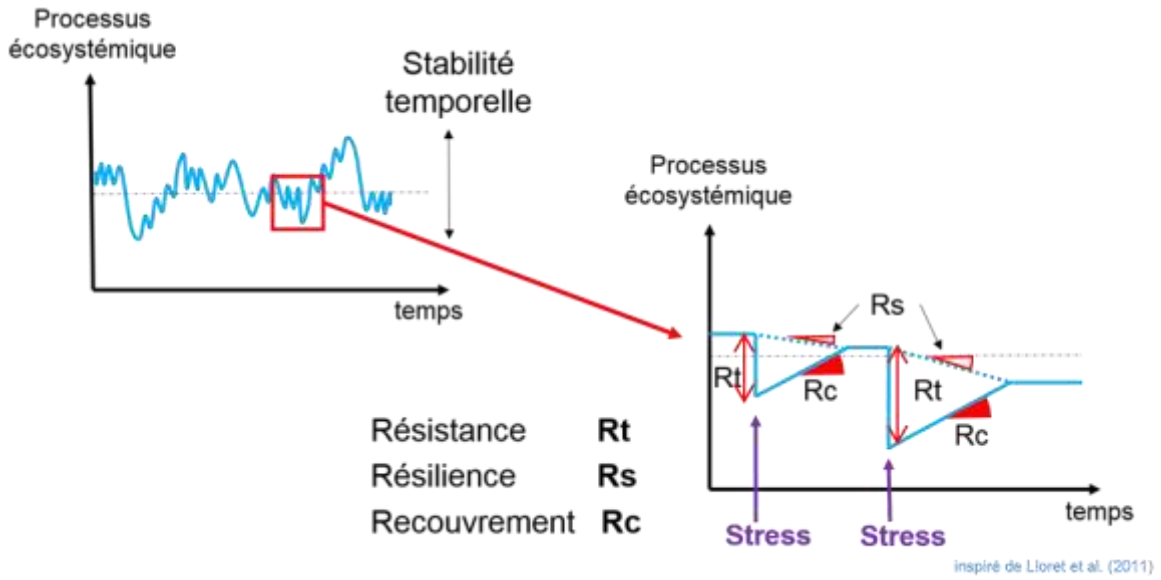


Figure 3 : *Schéma simplifié, présentant les grandeurs liées à la stabilité. La stabilité temporelle (utilisée dans les chapitres 1, 2 et 4) est représentée sur le graphique de gauche, alors que sur le graphique de droite sont représentés la résistance et la récupération (utilisée dans les chapitres 3, 4 et 5), ainsi que la résilience.*

Etudier la stabilité *via* plusieurs grandeurs permet de mettre en perspective la réaction de l'écosystème/individu à plusieurs échelles de temps (DeClerck, Barbour, & Sawyer, 2006). Donohue et al. (2016) ont montré que peu d'études considéraient plusieurs grandeurs de manière conjointe.

3 La productivité et la décomposition : deux processus centraux dans le fonctionnement de l'écosystème.

Parmi les nombreux processus qui régissent les écosystèmes, deux processus sont cruciaux et complémentaires : la productivité et la décomposition de la litière. Ces deux

processus constituent deux étapes clefs dans le transport et le stockage des différents nutriments, entre autres dans le cycle du carbone et de l'azote (Fig. 4). Le processus de production fait référence à l'accumulation de biomasse nouvellement créée suite au processus de photosynthèse. Elle permet notamment le stockage de carbone atmosphérique par la plante *via* la croissance et la création de matière (ligneuse ou non). La décomposition permet la dégradation de la matière organique morte, libérant du carbone dans l'atmosphère et des nutriments sous des formes pouvant être utilisées pour la production végétale et microbienne (Chapin, Matson, & Mooney, 2002).

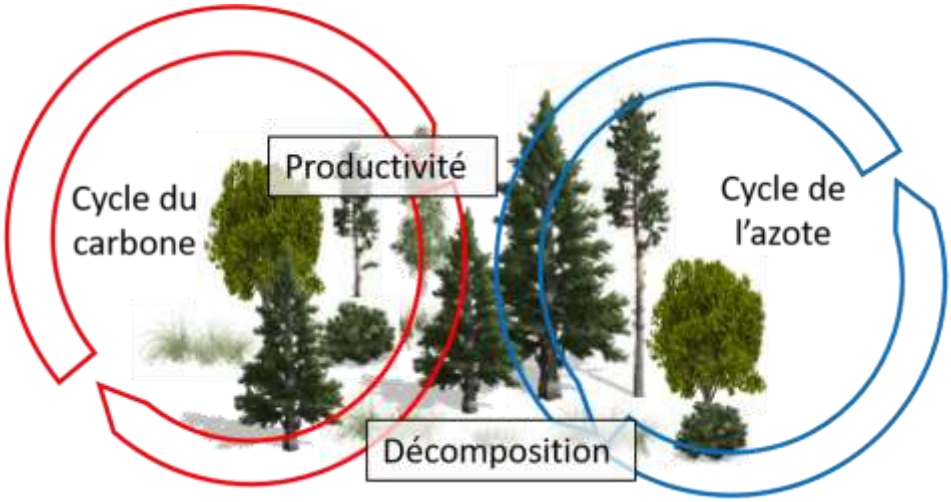


Figure 4 : *Intégration des processus étudiés dans les cycles du carbone et de l'azote.*

Ces deux processus sont essentiels au fonctionnement des écosystèmes. Ils font intervenir des communautés très différentes : les communautés végétales pour la productivité et celles des décomposeurs, microorganismes comme détritivores, pour la décomposition.

4 Choix de l'étude des écosystèmes forestiers

Les écosystèmes forestiers occupent plus de 30 % de la superficie des terres émergées à l'échelle du globe et également plus de 30 % de la superficie de la France métropolitaine (source IFN, 2013). La forêt française abrite 73 espèces de mammifères, 120 d'oiseaux, ainsi que 72% de la flore métropolitaine (source : Ministère de l'agriculture français). D'après l'UICN, la France accueille également quatre des cinq principales zones biogéographiques européennes (atlantique, continentale, méditerranéenne et alpine) et abrite plus de 75% des types d'habitats naturels dits prioritaires au niveau européen et aussi 40% de la flore d'Europe.

La forêt structure notre paysage et répond à de multiples enjeux sociétaux concernant la production ligneuse, la protection de l'environnement et des populations face aux risques

naturels, mais également l'accueil du public et autres fonctions récréatives. Cela en fait un milieu important à préserver et à étudier du point de vue sociétal. La forêt est à l'origine de nombreux services écosystémiques (Encadré 2) : de la protection des populations à la régulation du changement climatique. La forêt de montagne est au cœur de politique de protection des zones habitables, contre les chutes de blocs, les avalanches ou l'érosion. De même, l'étude des milieux forestiers sont une priorité également, car, via leur sol, il possède une grande capacité de stockage de carbone : 80 t/ha par an en France (source : ADEME).

L'étude des écosystèmes forestiers a de nombreux intérêts lors de l'étude de son fonctionnement au cours du temps. L'historique de la production annuelle d'un arbre en milieu tempéré est facilement accessible grâce à un seul prélèvement et à l'étude dendrochronologique en laboratoire. La dendrochronologie est la méthode qui permet, par analyse des anneaux de croissance ou cernes, de reconstituer les changements climatiques et environnementaux, via leur impact sur la croissance de l'arbre.

En écologie fonctionnelle, les écosystèmes forestiers permettent de travailler à une échelle de temps plus longue que la plupart des milieux naturels, sans avoir besoin de mettre en place un suivi de terrain. Grâce à la dendrochronologie et la durée de vie longue des arbres (100-200 ans dans nos forêts gérées), il est possible de travailler sur de longues séries temporelles de croissance Cela permet d'obtenir des mesures de la réponse des espèces aux fluctuations climatiques ou structurale subies par le peuplement forestier ou les individus sur une période de temps pouvant aller jusqu'à plusieurs décennies. La durée de vie longue des arbres implique également des dynamiques de populations plus lentes. Sur quelques décennies, période courte en comparaison avec l'espérance de vie des arbres, les effets des fluctuations environnementales, abiotiques (changement climatiques) ou biotiques (différence de la composition forestière), peuvent être étudiée dans des communautés qui ne fluctuent pas énormément d'une année sur l'autre en composition ou en structure. Bien sûr, plus longue est la série temporelle, plus l'incertitude sur la structure et la composition du peuplement sera grande.

La relation diversité-fonctionnement de l'écosystème est beaucoup plus étudiée, *via* les expérimentations en milieux prairiaux, comparé aux études en milieux forestiers. Les premières expérimentations ont débuté fin des années 80 sur le site de Cedar Creek (Tilman et al., 1996) et ne se sont jamais arrêtées (Tilman et al., 2001). D'autres dispositifs expérimentaux sur les prairies ont vu le jour depuis (en Europe par exemple Hector et al., 1999) En effet les écosystèmes prairiaux, qui sont moins longé vives, permettent une expérimentation plus facile

sur l'effet de la composition des communautés en conditions environnementales contrôlées, en comparaison avec les écosystèmes forestiers. Malgré l'intérêt majeur de l'expérimentation, l'effet de la diversité sur le fonctionnement des milieux forestiers a été davantage étudié *via* des études empiriques, basées sur des observations de terrain, ou de la modélisation. Les observations *in situ* permettent d'obtenir des données représentatives d'une réalité de terrain. Par contre elles ne peuvent s'affranchir de tous les facteurs confondants environnementaux : biotiques, *via* les interactions, ou abiotiques, *via* le climat ou le sol. Les plus vieilles plantations expérimentales allouées à l'étude de l'effet de la diversité sur des peuplements forestiers ont à peine une vingtaine d'années (Grossman, Cavender-Bares, Hobbie, Reich, & Montgomery, 2017, avec entre autre le réseau TreeDivNet http://www.treedivnet.ugent.be/). Ces dispositifs expérimentaux permettent de commencer à étudier des peuplements avec de réelles interactions entre individus et la présence d'un contexte micro-climatique forestier au niveau du sol pour l'étude de la décomposition. Les études à venir sur ces dispositifs apporteront surement énormément à la connaissance sur le lien diversité-fonctionnement.

Deux types d'écosystèmes forestiers montagnards alpins seront étudiés dans ce travail : les peuplements de hêtre commun (*Fagus sylvatica*) et de sapin pectiné (*Abies alba*), en peuplement monospécifique comme en peuplement mélangé, ainsi que les peuplements de hêtre commun et de chêne pubescent (*Quercus pubescens*). Ces trois espèces ont une place importante dans les forêts tempérées montagnardes et méditerranéennes françaises. Il est intéressant de les comparer car elles ont des caractéristiques physiologiques différentes, et donc des réponses aux conditions climatiques qui varient d'une espèce à l'autre. Ainsi, le hêtre commun est sensible aux conditions sèches et aux gelées tardives, mais récupère facilement ; le sapin est thermophile mais se développe mieux en conditions humides ; alors que le chêne pubescent est très résistant à la sécheresse par rapport aux deux autres espèces. Hêtre et sapin sont des espèces de fin de succession, ou dryades, alors que le chêne pubescent est une espèce plus héliophile (Rameau, Mansion, & Dumé, 1999). Enfin le sapin est une espèce sempervirente, le hêtre est une espèce caducifoliée et le chêne est marcescent, ce qui, associé à des qualités de litière (forme, surface, texture, chimie) très différentes entre espèces, en font trois espèces très intéressantes à étudier en ce qui concerne la dynamique de décomposition.

Ce sont également des écosystèmes à forte biodiversité et certains massifs forestiers bénéficient même de différents niveaux de protection : parcs nationaux (celui de la Vanoise et celui des Ecrins, dans le Nord des Alpes), réserve biologique intégrale (dans le massif du Vercors depuis 2009) ou dirigée (dans celui de la Ste-Baume depuis 1973). De plus maintenir

ces forêts permet également la préservation des services écosystémiques, comme par exemple la production de bois. Le sapin par exemple est l'une des espèces les plus rentables économiquement dans le Nord des Alpes (source FCBA).

5 Diversité, stabilité et productivité

En contexte de changement climatique, comprendre la relation diversité-stabilité dans les écosystèmes forestiers est essentiel. L'augmentation attendue des températures et de la fréquence et de l'amplitude des sécheresses (Fig. 1 et 2) pourrait, selon les espèces et les régions, augmenter ou réduire la productivité moyenne des peuplements forestiers et, par conséquent, sa stabilité temporelle (Boisvenue & Running, 2006; Bonan, 2008; Charney et al., 2016; Gauthier, Bernier, Kuuluvainen, Shvidenko, & Schepaschenko, 2015; Lindner et al., 2010). Ces variations climatiques ont une forte influence sur la productivité des peuplements forestiers (Latte, Lebourgeois, & Claessens, 2015) : (i) en réduisant directement la productivité des peuplements (Lindner et al., 2014), (ii) en augmentant l'intensité et la fréquence des anomalies de croissance et donc la variance de la productivité des peuplements (Ols, Hofgaard, Bergeron, & Drobyshev, 2016), et (iii) en augmentant la synchronicité de croissance des espèces, ce qui limite les compensations de croissance entre espèces (Shestakova et al., 2016). De nombreuses études montrent que la diversité peut stabiliser la productivité (Ives & Carpenter, 2007), entre autre dans les milieux prairiaux (Hector et al., 2010), et tamponner les variations dues au climat, *via* plusieurs mécanismes que nous détaillerons ci-dessous.

5.1 Le lien diversité-productivité historiquement très étudié

Le rôle de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes, souvent focalisé sur la productivité, a d'abord été mis en évidence de manière théorique *via* des modèles basés sur des écosystèmes simples (Loreau, 1998, écosystème végétal structuré par la compétition pour la ressource en nutriments du sol), et de manière expérimentale sur des écosystèmes herbacées (Hector, 1999; Tilman, 1996). Les premières expérimentations portaient sur des milieux aux conditions très contrôlées (Ecotron, Naeem et al., 1995) ou des expérimentations de prairies artificielles comme les dispositifs de la réserve scientifique de Cedar Creek (Tilman, 1996). Elles permirent de montrer un effet généralement positif du nombre d'espèces sur la production de biomasse totale de la communauté herbacée (Hector et al., 1999). Ces effets ont été confirmés par les modèles théoriques, mettant en avant deux mécanismes explicatifs : la complémentarité spatiale racinaire et une plus grande efficacité d'extraction de la ressource sous-terraine avec l'augmentation de la diversité.

Concernant les écosystèmes forestiers, la relation diversité-productivité a été principalement étudiée à grande échelle *via* les inventaires forestiers nationaux (Liang et al., 2016; Paquette & Messier, 2011). Paquette & Messier (2011) ont montré un effet positif de la diversité sur la productivité des arbres, à grande échelle. Ils remarquent un fort contrôle des conditions climatiques et environnementales sur cet effet. Des différences importantes ont été notées entre la forêt tempérée et la forêt boréale québécoise. En forêt tempérée, la complémentarité semble moins importante, car les conditions environnementales sont plus favorables, favorisant les interactions compétitives. En forêt boréale, les interactions compétitives seraient très limitées à cause des conditions climatiques plus stressantes. D'autres études, travaillant sur des cas particuliers (voir entre autre la revue bibliographique de Forrester, 2014), mettent en avant des résultats plus nuancés, dépendant également des conditions abiotiques, comme la fertilité du site. Cette approche a mis en évidence que l'effet de la diversité sur la productivité dépendait également des espèces considérées (Toïgo et al., 2015; Vilà et al., 2013). Certains processus causaux, comme l'effet de complémentarité, ont été également mis en avant dans le travail de Forrester (2014).

Même si le niveau moyen des processus a longtemps été au centre des considérations, l'intérêt des études actuelles se porte de plus en plus sur les grandeurs liées à la stabilité des processus, qui permettent de mieux comprendre la réaction des espèces et des écosystèmes au changement climatique.

5.2 La stabilité temporelle

L'effet de la diversité sur la stabilité temporelle à l'échelle de l'écosystème se base principalement sur l'hypothèse d'assurance écologique. Cette hypothèse soutient que le fonctionnement associé aux communautés plus riches en espèces est plus stable dans le temps que celui des communautés moins riches. Selon l'hypothèse d'assurance, plus grande est la richesse fonctionnelle, plus grande sont les probabilités qu'au moins une espèce réponde différemment aux perturbations et aux évènements stressants. Une diversité spécifique élevée augmente les chances d'avoir une richesse fonctionnelle élevée.

Sur un plan théorique, il a déjà été montré que les changements de diversité peuvent affecter la stabilité des écosystèmes (Ives & Carpenter, 2007). Au niveau expérimental, en ce qui concerne la stabilité temporelle, certaines expériences menées au cours des deux dernières décennies sur les écosystèmes prairiaux ont montré une relation positive entre diversité et stabilité de la productivité (Hector et al., 2010; Tilman, Reich, & Knops, 2006), confirmant les

attendus théoriques basés sur l'hypothèse d'assurance écologique (Yachi & Loreau, 1999). Les différentes espèces ont des réponses contrastées au climat, ce qui conduit à l'émergence de dynamique compensatoire de leurs productivités, stabilisant la productivité à l'échelle de la communauté. Plusieurs mécanismes ont été mis en avant pour expliquer cette hypothèse (Loreau & de Mazancourt, 2013; Tilman, 1999), parmi eux: l'asynchronie temporelle de réponse des espèces aux fluctuations environnementales, et la stimulation de productivité, ou « overyielding ».

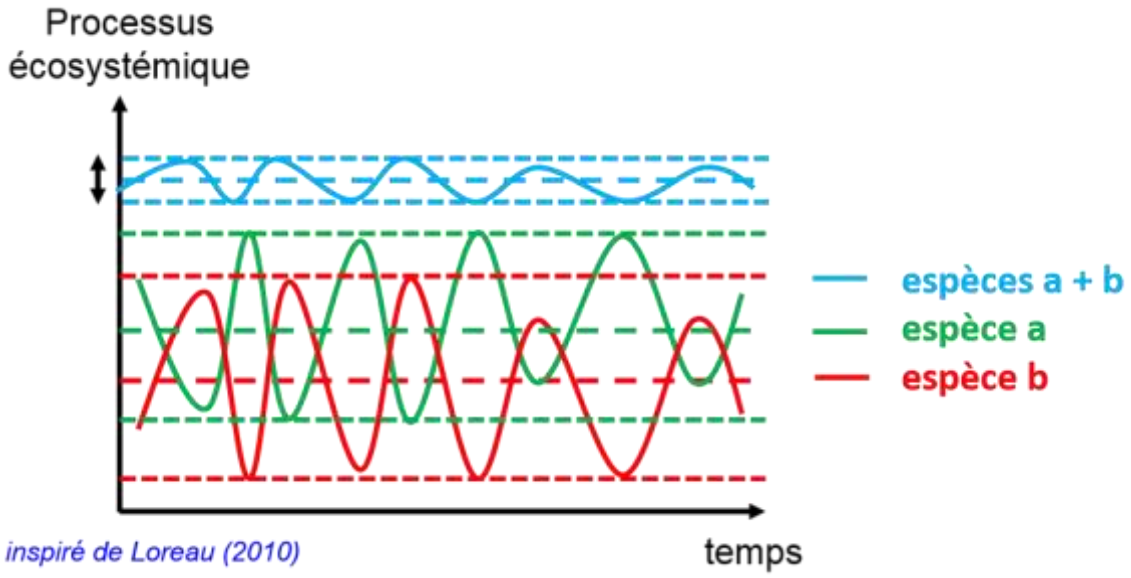


Figure 5 : *Schéma simplifié, expliquant l'effet compensatoire de l'asynchronie. Le graphique représente les variations du processus écosystémique en fonction du temps de la part représentée par l'espèce a (en vert) et l'espèce b (en rouge) dans un peuplement en mélange à deux espèces. Les variabilités sont très fortes pour chacune des deux espèces. La courbe bleu représente les variations du processus écosystémique en fonction du temps de l'ensemble du peuplement mélangé. La variabilité est beaucoup moins forte, par compensation mutuelle des niveaux faibles et forts du processus étudié des deux espèces a et b.*

Les individus d'une même espèce, comme ils partagent la même niche (Encadré 1), ont des besoins similaires simultanément, ce qui est moins probable pour des individus d'espèces différentes. Ainsi, un peuplement avec une diversité plus forte abrite plus d'espèces ayant des besoins non simultanés et des sensibilités différentes aux conditions climatiques. La perte de productivité des individus d'une espèce, due à un stress climatique par exemple, peut être ainsi compensée par l'augmentation de la productivité des individus d'une autre espèce moins sensible à ce même événement stressant. Les deux espèces sont dit asynchrones. En effet, les réponses physiologiques de deux espèces sont différentes et donc peuvent entrainer un temps

et une intensité de réponse différente. Dans ce cas le niveau d'asynchronie entre les espèces a une influence directe sur l'écart type de la productivité et donc sur la stabilité (voir Fig. 5).

L'*overyielding* décrit le fait que la productivité d'un écosystème en mélange est plus élevée que la somme des productivités des communautés monospécifiques associées, (pondérée par les proportions de chaque espèce dans le mélange), c'est-à-dire en l'absence d'interactions entre espèces dans le mélange. L'*overyielding* a un effet mathématique sur la stabilité temporelle, puisqu'il correspond à une augmentation de la moyenne de la productivité d'un mélange donné, tout en conservant la variance constante. Il est basé sur la complémentarité de niche entre espèces et sur le fait qu'en moyenne la compétition interspécifique est plus forte que la compétition intraspécifique. Plus les espèces ont des besoins différents et plus l'effet d'*overyielding* peut être fort. Cela laisse supposer que l'effet de la diversité sur la stabilité va énormément dépendre de la composition spécifique de la communauté.

Certaines études (Caldeira, Hector, Loreau, & Pereira, 2005; May, 2000) montrèrent que la diversité pouvait avoir un effet déstabilisant sur la productivité des espèces prises individuellement. Tilman et al. (2006) unifièrent ces deux séries de résultats en montrant que l'effet de la diversité était différent en fonction de l'échelle considérée : stabilisant pour les communautés mais déstabilisant pour les populations individuelles.

D'autres hypothèses se basent sur l'effet portfolio pour expliquer le lien qu'il existe entre diversité et stabilité. L'effet portfolio fait référence à l'augmentation de la stabilité avec le nombre d'espèce liée au fait que plus le nombre de constituants du système augmente, plus la variance d'un système sera faible et donc stable (Doak et al., 1998). Toutefois Isbell, Polley, & Wilsey (2009) ont montré que cet effet n'expliquait souvent qu'une faible part de la relation entre la diversité et le niveau moyen d'un processus ou de sa stabilité.

Les écosystèmes prairiaux sont des écosystèmes composés majoritairement d'espèces herbacées annuelles, ce qui en fait des écosystèmes à la composition potentiellement changeante de manière interannuelle. De plus les plus vieux dispositifs expérimentaux ayant une 20aine d'années, la validation des tendances décrites ci-dessus à long terme est limitée (Cardinale, Hillebrand, Harpole, Gross, & Ptacnik, 2009; Hooper et al., 2005). Pour résoudre ce problème et tester l'effet stabilisant de la diversité sous une large gamme de conditions environnementales, il est nécessaire de généraliser les études à d'autres écosystèmes comme les forêts (Scherer-Lorenzen et al., 2005).

A ce jour, peu d'études se sont intéressées directement à l'effet de la diversité sur la stabilité temporelle de la productivité forestière. De plus, ces quelques exemples ont souvent porté sur des peuplements localisés, comme par exemple les peuplements résineux de Sierra Nevada (DeClerck et al., 2006), les mélanges de montagne dans les Vosges (Lebourgeois, Gomez, Pinto, & Mérian, 2013), ou le gradient européen sur le mélange hêtre-pin sylvestre (Pretzsch et al., 2015). Pour sa part, DeClerck et al. (2006) n'observent pas de relation entre la diversité des conifères et la stabilité temporelle de la productivité de peuplements forestiers de la Sierra Nevada. Selon les auteurs, cette absence de relation pourrait être due au faible gradient de richesse spécifique considéré et une forte ressemblance de réponse des espèces face aux fluctuations environnementales. del Río et al. (2017) and del Río, Schütze, & Pretzsch (2014) observent un effet positif de la diversité sur la stabilité temporelle de la productivité, à travers un gradient climatique, à l'échelle de l'Allemagne ou de l'Europe. Le travail sur des cas particuliers limite la généricité des résultats trouvés. D'autres études plus récentes, *via* un travail sur plus d'espèces, permettent d'obtenir un message plus générique. Jucker, Bouriaud, Avacaritei, & Coomes (2014), avec une approche semi expérimentale, et Morin et al (2014), grâce à une approche de modélisation par gap-model, incluent plus d'espèces et de types de mélange dans leurs études. Ils montrent, conformément à la théorie et aux études empiriques menées dans d'autres écosystèmes, que la diversité a tendance à stabiliser la productivité des peuplements forestiers au cours du temps, mais que cela peut dépendre de la composition ou des conditions climatiques (Jucker et al., 2014). Jucker et al. (2014), à l'échelle d'une 20aine d'années, et Morin et al. (2014), à l'échelle de plusieurs centaines d'années, expliquent les patrons trouvés en s'appuyant eux aussi sur l'hypothèse d'assurance écologique (Yachi & Loreau, 1999).

Cette thèse a pour originalité d'allier à la fois une approche centrée sur l'utilisation de simulations, issues d'un gap modèle intégrant l'influence du climat comme (Morin et al., 2014), et une approche semi expérimentale, grâce à un dispositif de terrain alliant une disposition sous forme de triplet comme Pretzsch et al. (2010) et un gradient climatique comme Jucker et al., (2014).

5.3 La résistance, la résilience et la récupération

La résistance, la résilience ou la récupération constituent des notions différentes de la stabilité décrite par la stabilité temporelle. Ces deux catégories de grandeurs sont complémentaires et nécessaires à une étude intégrative de la stabilité d'un processus. La

résistance, résilience ou la récupération, vont chercher à expliquer la réaction immédiate à un stress ponctuel. Cependant quand on étudie la stabilité temporelle, on cherche à étudier les mécanismes de réactions à des stress répétés ou prolongés. Les trois grandeurs ne sont toutefois pas étudiées avec la même récurrence. Donohue et al. (2016) a répertorié une 40aine d'études sur la résistance pratiquement toutes basées sur les données expérimentales ou empiriques, contre plus de 150 d'études pour la stabilité temporelle. Le même nombre d'études travaille sur la résilience au sens large, c'est-à-dire la résilience défini ci-dessus (§ 2) et la récupération. A noter que dans ce cas-là plus de la moitié des travaux sont théoriques. Des trois grandeurs dont il est question dans ce paragraphe, la résistance est de loin la plus utilisée sur des jeux de données de terrain.

Les travaux sur la résistance, la résilience et la récupération après stress s'intéressent à l'effet sur un individu ou un ensemble d'individus d'un évènement stressant, telle une sécheresse ou une exposition à des températures extrêmes. Les facteurs explicatifs principalement étudiés pour comprendre l'effet d'un évènement stressant sur la productivité sont soit édaphiques (type de sol, topographie), soit dendrométriques (âge, DBH,…). Des études ont été réalisées sur l'effet de la diversité sur la baisse de productivité dû à un stress hydrique mais aussi à d'autres évènements stressants ponctuels, comme les tempêtes (Dhôte, 2005) ou les attaques d'insectes (Jactel, Brockerhoff, & Piou, 2008). D'après Jactel et al. (2017), deux types d'approches ont principalement été utilisés pour tester la résistance à la sécheresse dans les forêts mélangés : (i) des approches dendroécologiques qui comparent la réponse d'écosystèmes entre des années sèches et des années plus favorables climatiquement, et (ii) des approches écophysiologiques comparant l'efficacité de l'utilisation de l'eau selon les peuplements.

Les études dendroécologiques portant sur la croissance des arbres au cours des années sèches rapportent le plus souvent des effets positifs de la diversité sur la productivité annuelle (Lebourgeois et al., 2013; Merlin, Perot, Perret, Korboulewsky, & Vallet, 2015; Metz et al., 2016; Pretzsch et al., 2013). Cependant la croissance de certaines espèces d'arbres seraient plus favorisées que d'autres par le peuplement en mélange, comme le sapin pectiné (Lebourgeois et al., 2013) ou le hêtre (Pretzsch et al., 2013). Dans certains cas la résistance d'un peuplement mélangé peut être plus faible en comparaison d'un peuplement monospécifique (Pretzsch et al., 2013). Par conséquent, les différences de réponses entre les forêts monospécifiques et mélangées apparaissent plutôt liées à l'identité des espèces qu'au nombre d'espèces dans le peuplement (Forrester et al., 2016; Lübbe, Schuldt, & Leuschner, 2015). Quelques études

suggèrent que l'effet du mélange (que ce soit à l'échelle du peuplement ou de l'individu) soit lié aux différences physiologiques entre les espèces. Ces différences peuvent se transcrire par une différence de réaction à la sécheresse. En effet il est possible de différencier deux types d'espèces : les espèces anisohydriques, réagissant lentement à la sécheresse utilisant les ressources à leur maximum, et les espèces isohydriques, réagissant rapidement à un stress pour se préserver au maximum de la cavitation. Les différences physiologiques peuvent également être dû une différence d'acquisition de lumière (Fichtner et al., 2017). D'autres études basent leurs explications mécanistiques sur la différence du niveau de compétition ou de facilitation entre les peuplements monospécifiques et les peuplements mélangés. L'hypothèse centrale, qui est applicable pour toutes les variables liées à la stabilité, est qu'une espèce pourrait faciliter (Callaway et al., 2002; Choler, Michalet, & Callaway, 2001) ou empêcher (Singh, Kohli, Batish, & Kaushal, 1999) l'établissement ou le maintien d'une autre espèce par rapport à elle-même. Il n'y a pas de consensus sur le signe de l'effet d'une augmentation interaction hétérospécifique (Montgomery, Reich, & Palik, 2010).

Les études écophysiologiques ont montré que le lien diversité des espèces d'arbres et sensibilité à la sécheresse des forêts dépend énormément du biome considéré (Grossiord et al., 2014). D'après cette étude, les forêts méditerranéennes ou montagnardes, ne montrent pas d'effet de la diversité significatif sur la résistance des peuplements à la sécheresse. En forêts tempérées et tropicales, où les sécheresses sont moins intenses, l'effet positif de la diversité sur la résistance à la sécheresse a pu être montré par plusieurs études (Kunert & Cárdenas, 2015; Schwendenmann, Pendall, Sanchez-Bragado, Kunert, & Hölscher, 2015 - pour les forêts tropicales - ; et Forrester, Theiveyanathan, Collopy, & Marcar, 2010; Gebauer, Horna, & Leuschner, 2012 - pour les forêts tempérées). De plus, Grossiord et al. (2014) ont observé à la fois des effets positifs ou aucun effet de l'interaction interspécifique en forêts boréales et hémi boréales. Ils associent ce patron à «l'hypothèse du gradient de stress» (*SGH*), en précisant qu'ils n'ont pas voulu directement la tester. *SGH* a été développée par Bertness & Callaway (1994). Ils ont théorisé une facilitation interspécifique croissante dans les écosystèmes avec l'augmentation des conditions stressantes. He and Bertness (2014) ont montré que la compétition interspécifique peut se transformer en facilitation lorsqu'un stress environnemental croît. Cette hypothèse a été affinée par d'autres études aux extrêmes des gradients de stress. En effet, Maestre et al. (2010), puis Michalet, Le Bagousse-Pinguet, Maalouf, & Lortie (2014), résument plusieurs études qui ont observé l'effondrement de la facilitation en conditions très stressantes, passant parfois de la facilitation à la compétition. En milieu boréal, avec des sols

plus pauvres et moins profonds, Grossiord, Granier, Gessler, Jucker, & Bonal (2014) montrent également que les effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers peuvent dans certains cas être négatifs dans les peuplements mélangés. En effet dans ce cas particulier, les ressources du sol peuvent s'épuiser à cause de la complémentarité des espèces. Leur étude met en évidence la nécessité de prendre en compte non seulement les caractéristiques de croissance des espèces mais aussi les traits fonctionnels de ces espèces, c'est-à-dire une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique d'un organisme mesurée à l'échelle des individus affectant sa performance individuelle (Violle et al., 2007). La réponse des espèces d'arbres à la sécheresse dans les forêts mélangées peut être très variable, selon la composition du mélange, mais également selon les conditions environnementales. Il est donc actuellement difficile d'identifier un ou plusieurs schémas généraux du rôle de la diversité sur l'effet d'une sécheresse ponctuelle sur la productivité au niveau des peuplements.

5.4 L'étude du fonctionnement des écosystèmes via plusieurs échelles : du peuplement à l'individu

Pour pouvoir comprendre de manière plus fine le lien entre diversité et stabilité, il est nécessaire de travailler aussi bien à l'échelle peuplement qu'à l'échelle individuelle. En effet une vision plus complète du sujet implique de décliner ces questions aux deux niveaux d'organisation: (i) le niveau peuplement, pour considérer la production totale du peuplement, et (ii) le niveau individuel qui permet de comprendre la répartition des ressources disponibles. De plus les mécanismes explicatifs mis en avant ne sont pas les mêmes. A l'échelle individuelle on peut plus facilement étudier le comportement moyen d'un arbre et comparer les différences physiologiques entre espèces, comme le caractère hydrique de l'espèce (Klein, Yakir, Buchmann, & Grünzweig 2014) ou sa stratégie d'acquisition de lumière (Fichtner et al., 2017). L'échelle peuplement met plutôt l'accent sur les mécanismes comme la complémentarité, qu'elle soit temporelle, avec l'asynchronie (del Río et al., 2017; Jucker et al., 2014), ou spatial au niveau de l'acquisition de ressource, comme présenté plus haut.

Les études du lien entre diversité et productivité moyenne sont pour la plus part centrées sur le niveau écosystème. Les travaux à l'échelle individuelle sont beaucoup plus récents que celles au niveau peuplement (Chamagne et al., 2017; de-Dios-García, Pardos, & Calama, 2015; Antonio Gazol et al., 2015; O'Brien et al., 2017). En effet, la réponse de la productivité de l'arbre au climat a longtemps été étudié au niveau individuel, afin de comprendre les mécanismes physiologiques sous-jacents (Allen et al., 2010), mais dans la majorité des cas, la

diversité n'est pas considérée comme un facteur explicatif clé, comparé aux caractéristiques dendrométriques (diamètre ou age : Zang, Hartl-Meier, Dittmar, Rothe, & Menzel, 2014)) et les conditions environnementales -climatiques, stationnelles ou topographiques (Gazol, Camarero, Anderegg, & Vicente-Serrano, 2017; Gazol et al., 2015; Natalini, Correia, Vázquez-Piqué, & Alejano, 2015). Ce lien diversité-productivité a été approfondi plus récemment à l'échelle locale ou micro-locale. Par exemple Fichtner et al. (2017) ont montré que l'effet diversité du voisinage d'un individu peut être inversé d'une espèce à l'autre, en fonction de leur profil physiologique et du niveau de compétition subie. Quand la compétion est faible, la diversité a un effet positif sur les espèces acquisitrices, caratérisées par une surface foliaire et une richesse foliaire en azote élevées, comme beaucoup de feuillus par exemple. La tendance est inversée, quand la compétition est forte. Pour les espèces conservatrices, caractérisées par une forte densité du bois et une feuille coriace, comme les résineux par exemple, les patrons sont inversés. Cette étude nous apprend également que le niveau d'intéraction entre les individus d'un même voisinnage est très dépendant du statut de l'arbre. Ils concluent qu'une étude au niveau local, à l'échelle individuelle est necessaire pour mieux comprendre l'effet de la diversité à l'échelle de l'écosystème. Les deux niveaux d'étude sont donc complémentaires.

5.5 La gestion forestière : son effet sur la relation diversité-stabilité et ses enjeux.

Tamponner l'effet des variations climatiques sur le fonctionnement des processus des écosystèmes forestiers, comme la productivité, est un enjeu crucial pour plusieurs raisons. En effet les forêts apportent de multiples services à l'homme (Encadré 2), qui sont pour certains difficilement quantifiable : de la préservation d'un paysage à l'épuration de l'eau en passant par la sécurité en zone de montagne ou en bordure de zone désertique. Gérer ces écosystèmes de manière à ce qu'ils subissent avec le moins d'amplitude le changement climatique c'est favoriser le maintien sur le long terme de leur fonctionnement et entre autre du cadre de vie associé. De plus la préservation du fonctionnement actuel des écosystèmes forestiers est cruciale pour maintenir la faune et la flore caractéristiques de ces milieux. En effet la recherche de la conservation des processus forestiers est également souhaitable pour des raisons patrimoniales. Enfin les écosystèmes forestiers sont les seuls producteurs primaires de la ressource bois. Il serait nécessaire pour la filière bois de limiter le risque de trop grande irrégularité, de diminution ou d'interruption dans l'approvisionnement. Pour toutes ces raisons, il est important pour les gestionnaires de privilégier une gestion qui tamponne au maximum les stress successifs induits par le changement climatique.

INTRODUCTION

La gestion est le seul outil dont nous disposons pour maintenir le fonctionnement des écosystèmes et les services qui en découlent. Les milieux forestiers en Europe sont, pour la très grande majorité, gérés et donc soumis à une forte pression anthropique. Cette dernière a d'ailleurs des conséquences à plus ou moins long terme. Sur le court terme, les éclaircies sylvicoles ont une forte influence sur les arbres restant sur la parcelle, en agissant directement sur le voisinage de ces derniers. Le gain de lumière et d'espace pour les houppiers tout comme la diminution de la compétition pour les ressources en eau et en nutriment induisent d'importantes réactions chez les individus voisins (gain en productivité ponctuelle par exemple). On peut se libérer de ce biais en étudiant des périodes de temps plus courtes que les rotations sylvicoles (une 20aine d'années), c'est ce que nous avons décidé de faire. Sur le long terme, le contrôle démographique des espèces présentes, *via* la favorisation de certaines espèces au profit d'autres, peut maintenir des compositions en essences à l'équilibre alors qu'elles ne seraient que des états transitoires sans interventions humaines. Il est difficile de quantifier cet effet, même si il a une implication importante dans notre travail.

Les possibilités de modulation *via* la gestion sont nombreuses. Il est possible de faire varier la densité, la fréquence des interventions, le traitement ou la conduite. Le maintien d'une forte diversité a déjà été identifié comme un levier stabilisant sur la production de biomasse en contexte climatique extrême (forte température ou sécheresse) dans certains autres écosystèmes végétaux (Kikvidze et al., 2005; Mulder, Uliassi, & Doak, 2001) ou de manière théorique Bertness & Callaway (1994). Ces résultats s'appuient sur l'hypothèse du gradient de stress (*SGH*), développée par Bertness & Callaway (1994). En ce qui concerne les écosystèmes forestiers les résultats des études sont moins unanimes, tout dépend des conditions environnementales et des espèces considérées (Grossiord et al., 2014, 2014). Le choix de la gestion en peuplement mélangé s'est déjà avéré efficace pour stabiliser les peuplements forestiers face à des évènements extrêmes dû aux changements climatiques -tempête (Dhôte, 2005), ou les attaques d'insectes(Jactel, Brockerhoff, & Piou, 2008), épidémie de ravageurs. La poursuite des travaux sur le lien diversité-stabilité, et diversité-fonctionnement en général, est nécessaire pour mieux comprendre entre autre comment l'effet de la composition influe le fonctionnement du peuplement forestier et est modulée par les conditions environnementales stressantes. C'est ce dont a besoin le décisionnaire politique ou le gestionnaire pour faire les choix les plus appropriés afin de conserver les écosystèmes forestiers et leurs services, malgré l'impact du changement climatique.

Pour conclure sur cette partie, un nombre assez limité d'études, toutes très récentes, existent sur le lien entre diversité et stabilité de la productivité en forêt. C'est un sujet d'étude en plein développement, mais il existe encore peu de travaux transversaux, qui allient plusieurs échelles de travail ou plusieurs grandeurs (DeClerck et al., 2006), pour avoir une vision plus complète de la relation climat-productivité forestière au cours du temps.

6 Diversité et décomposition

La décomposition de la litière et ses mécanismes moteurs sont relativement bien compris. Elle est influencée à la fois par des facteurs environnementaux abiotiques (climat - température, précipitation - ou type de sol) et par des facteurs biotiques (composition de la litière ou des organismes décomposeurs).

6.1 Effet des variables climatiques sur la décomposition

Le climat a un effet bien connu sur la décomposition, *via* la température (Trofymow, Goodman, & Thomson, 2001) et l'humidité contrôlée en grande partie par l'intensité des précipitations (Aerts, 1997; Gholz, Wedin, Smitherman, Harmon, & Parton, 2000; Pastor & Post, 1986). A l'exception des conditions extrêmes, une augmentation de la température et de l'humidité tendent à accélérer la vitesse de décomposition. Le climat affecte la décomposition de manière directe et indirecte. Il affecte tout d'abord les communautés d'organismes acteurs dans le processus de décomposition (Swift et al. 1979, Cadish & Giller 1997), et notamment sur la structure trophique de cette dernière (Schimel, Gulledge, Clein-Curley, Lindstrom, & Braddock, 1999), très sensible aux variations extrêmes et aux stress hydriques (Manzoni, Schimel, & Porporato, 2012). Ensuite, il impacte la qualité de la litière de manière indirect, par l'influence du climat sur les arbres : modification de la teneur en C:N des feuilles ou de la quantité de feuilles tombant. L'influence du climat peut être plus directe en affectant les conditions de litière au sol, la fertilité du sol expliquant la plus grande part du taux de décomposition de la litière.

6.2 Effet de la diversité sur la décomposition

La plupart des connaissances sur le processus de décomposition est issu d'expériences étudiant chaque espèce de litière séparément. Cette situation ne reflète pas la situation réelle dans de nombreux écosystèmes, où plusieurs espèces sont en mélange.

De façon similaire à son effet sur la productivité, la diversité semble également avoir un impact sur le processus de décomposition au sein de la litière. Il est très important d'explorer

cette relation diversité-fonctionnement également pour le processus de décomposition. Le rôle de la composition et de la diversité de la litière végétale sur le processus de décomposition a été l'objet d'assez nombreuses études. La plupart montrent que les litières monospécifiques ne se décomposent pas de la même manière que les litières en mélange. Par exemple dans leur méta-analyse, Gartner & Cardon (2004) ont montré que dans 50% des cas, la litière en mélange se décompose plus rapidement que ce que l'on pouvait prévoir à partir des vitesses de décomposition des mêmes espèces considérées isolément. Une décomposition plus lente qu'attendue, qualifiée d'antagoniste, est observée dans 20% des cas, tandis que dans 30%. 30% des cas, aucun effet de mélange n'est observé.

La prédominance de ces effets synergiques ou antagonistes, regroupés sous le vocable d'effets non additifs, indique que les interactions entre les espèces de litière sont assez courantes et conduisent à des trajectoires de décomposition distinctes de celle observées pour des litières monospécifiques (Scherer-Lorenzen, Schulze, Don, Schumacher, & Weller, 2007). Ces résultats soulèvent la question des mécanismes sous-jacents. Hättenschwiler, Tiunov, & Scheu, (2005) proposent plusieurs hypothèses : (i) les effets synergiques résultant du transfert des nutriments entre les types de litière, (ii) la complémentarité d'utilisation des ressources par les décomposeurs et (iii) les conditions microclimatiques améliorées ou la diversité des habitats.

Des considérations théoriques et expérimentales suggèrent que les effets synergiques positifs dépendent de la complémentarité des ressources qu'offrent aux organismes décomposeurs la présence de différents types de litières (Barantal, Schimann, Fromin, & Hattenschwiler, 2014; Handa et al., 2014). En d'autres termes, une ressource limitante dans une litière, qui en ralentit la décomposition, pourra être plus abondante dans la litière d'une autre espèce située à proximité. La décomposition de la litière de « mauvaise » qualité sera alors accéléré, et par extension la vitesse de décomposition du mélange dans son ensemble. (Chapman, Whittaker, & Heal, 1988; Wardle, Bonner, & Nicholson, 1997). Cela peut notamment être permis par le transfert de certains éléments vers la litière de plus faible qualité. Ce mécanisme est pertinent à considérer seulement si un nutriment spécifique (N) est le seul facteur limitant. Ces mécanismes - le transfert d'azote de la litière à forte teneur à la litière faible teneur, l'augmentation de l'activité microbienne et celle de la perte en masse dans la litière de plus faible qualité - ont été supposés pour des combinaisons d'espèces particulières (Briones & Ineson, 1996; Salamanca, Kaneko, & Katagiri, 1998). Pourtant, ce phénomène synergique n'est pas systématique (Klemmedson, 1992; Staaf & Staaf, 1980; Thomas, 1968), indiquant que ces effets dépendent du contexte et/ou des espèces en présence. Plus récemment, Handa et al.

(2014) et Barantal et al. (2014) ont démontré que les effets positives dépendent plutôt des contributions de ressources complémentaires des différents types de litières et non celle d'une litière riche en nutriments qui va stimuler la dégradation d'une litière pauvre. Handa et al. (2014), dans une expérience à grande échelle à travers différents biomes (entre autre méditerranéen et tempéré), ont mis en évidence les conditions spécifiques de ces transferts de nutriments, qui pourraient être attribués aux champignons saprotrophes (voir l'extension de la discussion). Cela n'a toutefois jamais été démontré. D'autres nutriments que l'azote, comme le calcium, le magnésium et le potassium (Jacob, Viedenz, Polle, & Thomas, 2010), peuvent également être transférés entre les espèces de litière et participer aux effets synergiques, mais la plupart des études ne mesurent pas ces caractères, ce qui limite les observations de tels transferts.

Plus généralement, en présence de macrofaune du sol, plus la différence entre la composition en C:N:P est importante entre les espèces du mélange de litière et plus le taux de décomposition est fort (Barantal et al., 2014; Hättenschwiler & Jørgensen, 2010). Cette différence stoechiométrique explique donc une grande part de l'effet mélange. En effet les besoins nutritionnels de la faune du sol sont très variés et chacune des espèces composant la litière contribue au besoin de la faune. Ces résultats soulignent la contribution de la faune du sol à la décomposition de la litière (García-Palacios, Maestre, Kattge, & Wall, 2013).

Enfin une importante diversité d'espèce au sein du mélange modifie les propriétés physiques de la couche de litière, en permettant un habitat ave une architecture plus diversifié pour la faune (Hansen, 2000; Wardle, Nilsson, Zackrisson, & Gallet, 2003)). Makkonen, Berg, van Logtestijn, van Hal, & Aerts (2013) ont également testé l'effet de la différence des caractères physiques sur la décomposition des litières pour les plantes vasculaires. Ils ont signalé que plus la différence de capacité de rétention d'eau entre espèce composant la litière est importante et plus les effets synergiques le sont également lors de conditions hydriques limitantes. Cependant, de tels traits sont rarement mesurés dans des études de décomposition de litières mixtes, masquant l'importance relative de tels effets.

D'autre part, les différentes tailles, formes et structures des feuilles contribuent à des organisations géométriques distinctes, modifiant finalement la structure microclimatique et la diversité d'habitat pour la communauté des décomposeurs. Ainsi, De plus, l'augmentation de la diversité des microhabitats dans les litières est associée à une augmentation de la richesse en espèces de la faune du sol (Hansen & Coleman, 1998; Kaneko & Salamanca, 1999). Ces résultats suggèrent que les changements de microenvironnement dans la litière peuvent avoir

un impact important sur la communauté des décomposeurs et de ce fait sur la dynamique de décomposition. Cependant, il est possible que les effets positifs de la diversité sur l'environnement des décomposeurs et les interactions entre niveaux trophiques soient sous-estimés, car l'échelle spatiale et temporelle des études sur les litières ne permet pas à la communauté des décomposeurs de réagir à ce changement de diversité limité dans l'espace (expérimentation souvent faite avec des sachets de 10 cm de côté) et dans le temps (expérimentation faite majoritairement sur 2-3 ans). Notre étude présentera également ces limites.

6.3 Effet diversité sur résistance/résilience à un événement stressant

D'autres études ont manipulé la diversité végétale pour comprendre les effets sur la résilience des communautés de microorganismes du sol. Il n'y a pas de consensus dans la littérature. Par exemple (Orwin & Wardle, 2005) n'ont trouvé aucun effet de la diversité spécifique de la litière, mais un fort effet de la composition des espèces végétales sur la résistance et la résilience des communautés microbiennes à une perturbation hydrique. De plus, (Pfisterer & Schmid, 2002) ont trouvé une corrélation négative entre la richesse en espèces végétales d'un côté et la résistance et la résilience microbienne à la sécheresse de l'autre. (Griffiths, Bonkowski, Roy, & Ritz, 2001) quant à eux n'ont pas observé de modifications de la stabilité fonctionnelle du sol lors de l'augmentation du nombre d'espèces végétales en prairies. Cela amène à se demander comment la diversité module la réponse des organismes acteurs de la décomposition à la suite d'un stress hydrique ?

Si on réinvestit les mécanismes détaillés plus haut pour mettre en lien la diversité spécifique de la litière avec la réponse des communautés de décomposeurs à de fort taux de stress hydrique, il est possible de s'intéresser à deux mécanismes déjà cités plus haut : (i) l'effet de redondance, et (ii) la création d'un micro climat *via* la diversité de structures foliaires. Selon l'effet de redondance, si la communauté des décomposeurs est plus diversifiée alors la perte d'une espèce sera plus facilement compensée par la présence d'une autre espèce qui aura un rôle similaire dans la chaine trophique responsable de la décomposition. Or il a été montré que la diversité des espèces constituant la litière affecte la diversité des communautés de décomposeurs à tous les niveaux trophiques : microorganismes (Santonja et al., 2017) et les acarien oribate (Hansen, 2000; Migge, Maraun, Scheu, & Schaefer, 1998). Donc indirectement la diversité au sein de la litière pourrait impliquer une plus grande résistance (et donc une meilleure stabilité) du processus de décomposition face à un stress ponctuel, comparé aux

litières monospécifiques. De plus il a été admis plus haut qu'une litière mélangée avait une meilleure capacité de rétention d'eau, grâce entre autres à une plus grande hétérogénéité de structure. Cette hétérogénéité pourrait permettre à la litière de rester humide plus longtemps, même en cas de conditions particulièrement sèches (mais pas plus de quelques jours cependant. Donc pour une intensité de stress équivalente, le stress ressenti par les organismes composant la communauté des décomposeurs ne serait pas équivalent entre une litière monospécifique et une litière mélangée, surtout les premiers jours après l'évènement stressant. La résistance de la décomposition à la sécheresse serait également plus grande *via* ce mécanisme.

Bien sûr ces mécanismes étant fortement dépendant des espèces présentes dans la litière, la résistance et la récupération dépendent surtout de la composition de la litière.

Il est admis depuis longtemps que les conditions climatiques et surtout microclimatiques ont une influence sur le processus de décomposition de la litière forestière (Aerts, 1997). Plus récemment de nombreuses études ont montré qu'il y avait un lien entre la composition spécifique de la litière et sa décomposition. Certaines espèces favorisent la dégradation de la litière quand d'autres la ralentissent. Des explications autant basées sur la structure que sur des phénomènes synergiques ont été mis en avant. Dans ce contexte s'intéresser à l'effet conjoint du climat et de la composition parait capital, surtout quand il est question de la résistance et de la récupération à un stress hydrique intense, dont la fréquence devrait augmenter dans les prochaines années.

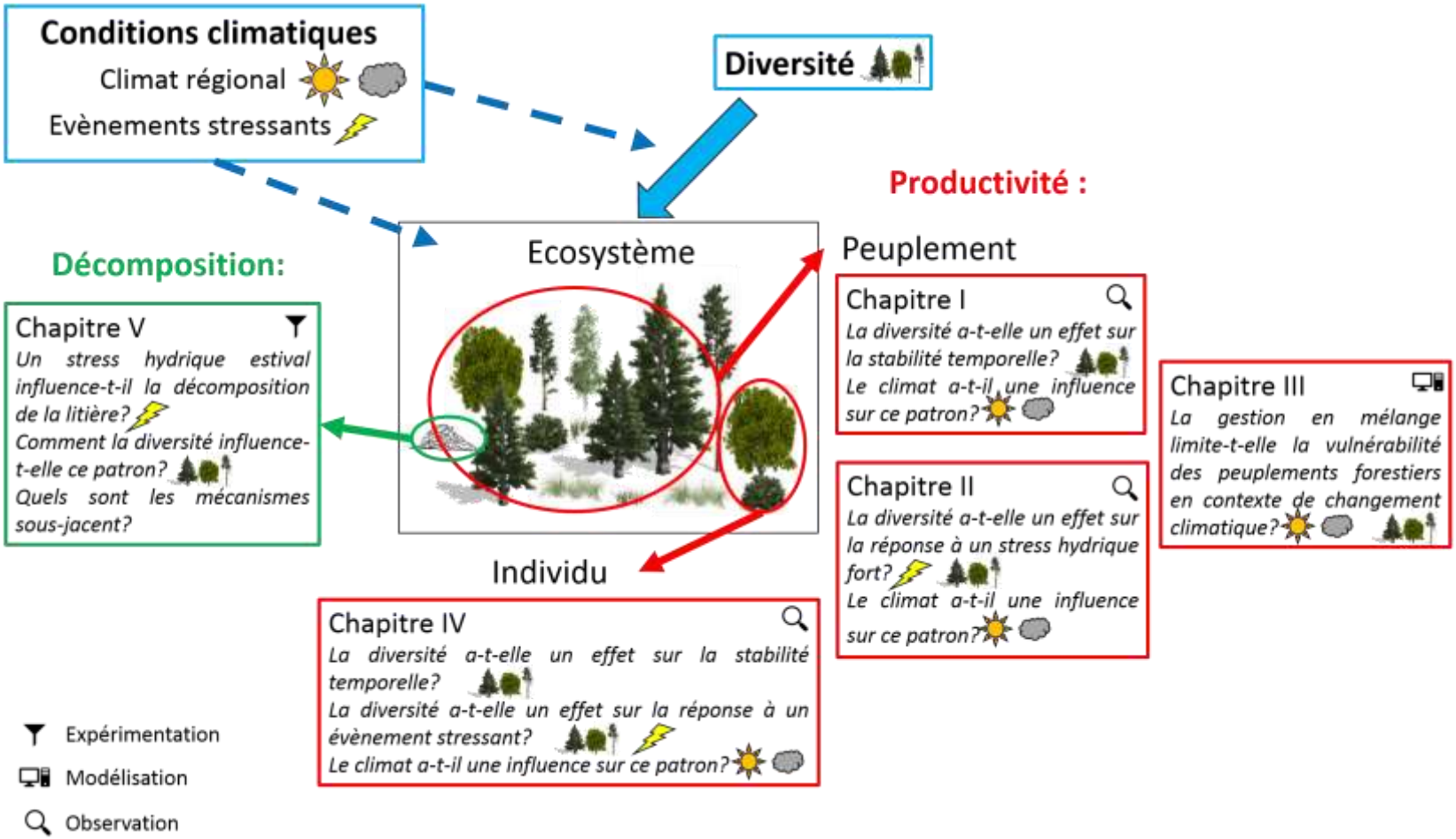


Figure 6 : *Schéma récapitulatif des questions abordées dans ce travail de thèse, réparties par chapitre. En bleu sont représentés les facteurs, abordés dans ce travail, ayant un effet sur le fonctionnement de l'écosystème forestier. En rouge sont présentés les chapitres liés à la productivité, à l'échelle peuplement (chapitre I, II et III) ou individuelle (chapitre IV), Enfin en vert est représenté le chapitre traitant de la décomposition (Chapitre V).*

7 Poser les hypothèses centrales du travail de thèse

Cette introduction a permis de mettre en lumière de nombreuses questions restant en suspens et de nombreuses réponses déjà amorcées demandant à être précisées. En s'appuyant majoritairement sur l'hypothèse d'assurance écologique et celle de gradient de stress, ce travail de thèse cherchera à :

1. Tester et quantifier l'effet stabilisant de la diversité arborée sur la productivité forestière
2. Identifier l'importance de l'effet de la composition en espèces de la litière ou du peuplement sur la décomposition.
3. Estimer l'effet du climat sur les processus des écosystèmes forestiers et sur l'effet de la diversité sur la productivité des arbres.

Voici le plan choisi pour répondre à ces différentes questions.

Matériel et Méthode

Chapitre I : Diversité spécifique et stabilité temporelle de la productivité en forêt de montagne : effet de la composition, du climat et de l'asynchronie.

Soumis

Chapitre II : La réponse de la productivité à la sécheresse dépend de la composition en espèce du peuplement : exemple du hêtre (*Fagus sylvatica*), du sapin (*Abies alba*) et du chêne pubescent (*Quercus pubescens*) en forêt de montagne.

En préparation

Chapitre III : Prédiction sur le devenir des peuplements monospécifiques et importance de la gestion sous scenario de changement climatique.

En préparation

Chapitre IV : Comment les interactions au voisinage d'un arbre contrôlent sa stabilité temporelle, sa récupération et sa résistance en forêt de montagne ?

Soumis

Chapitre V : Dynamique de décomposition du carbone et de l'azote en forêt de montagne : effet de la sécheresse estivale et de la diversité.

En préparation

Discussion et Perspectives

Références

Aerts, R. (1997). Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos*, *79*(3), 439. doi:10.2307/3546886

Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., … Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, *259*(4), 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001

Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N., & Hattenschwiler, S. (2014). C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1796), 20141682–20141682. doi:10.1098/rspb.2014.1682

Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, *9*(5), 191–193.

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., … Gégout, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, *479*(7374), 517–520. doi:10.1038/nature10548

Boisvenue, C., & Running, S. W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, *12*(5), 862–882. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x

Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, *320*(5882), 1444–1449.

Briones, M. J. I., & Ineson, P. (1996). Decomposition of eucalyptus leaves in litter mixtures. *Soil Biology and Biochemistry*, *28*(10-11), 1381–1388.

Cadisch, G & Giller, K. E. (1997). Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. 409 p.

Caldeira, M. C., Hector, A., Loreau, M., & Pereira, J. S. (2005). Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos*, *110*(1), 115–123.

Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., … Cook, B. J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, *417*, 844.

Cardinale, B. J., Hillebrand, H., Harpole, W. S., Gross, K., & Ptacnik, R. (2009). Separating the influence of resource “availability” from resource “imbalance” on productivity-diversity relationships. *Ecology Letters*, *12*(6), 475–487. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01317.x

Chamagne, J., Tanadini, M., Frank, D., Matula, R., Paine, C. E. T., Philipson, C. D., … Hector, A. (2017). Forest diversity promotes individual tree growth in central European forest stands. *Journal of Applied Ecology*, *54*(1), 71–79. doi:10.1111/1365-2664.12783

Chapin, F. S., Matson, P. A., & Mooney, H. A. (2002). *Terrestrial decomposition*. Springer.

Chapman, K., Whittaker, J. B., & Heal, O. W. (1988). Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *24*(1-3), 33–40.

Chapman, S. K., & Koch, G. W. (2007). What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? *Plant and Soil*, *299*(1-2), 153–162. doi:10.1007/s11104-007-9372-8

Charney, N. D., Babst, F., Poulter, B., Record, S., Trouet, V. M., Frank, D., … Evans, M. E. K. (2016). Observed forest sensitivity to climate implies large changes in 21st century North American forest growth. *Ecology Letters*, *19*(9), 1119–1128. doi:10.1111/ele.12650

Choler, P., Michalet, R., & Callaway, R. M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, *82*(12), 3295–3308.

DeClerck, F. A., Barbour, M. G., & Sawyer, J. O. (2006). Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. *Ecology*, *87*(11), 2787–2799.

de-Dios-García, J., Pardos, M., & Calama, R. (2015). Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean stone pine. *Forest Ecology and Management*, *358*, 230–239. doi:10.1016/j.foreco.2015.09.014

del Río, M., Pretzsch, H., Ruíz-Peinado, R., Ampoorter, E., Annighöfer, P., Barbeito, I., … Bravo-Oviedo, A. (2017). Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris-Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *Journal of Ecology*, *105*(4), 1032–1043. doi:10.1111/1365-2745.12727

del Río, M., Schütze, G., & Pretzsch, H. (2014). Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, *16*(1), 166–176. doi:10.1111/plb.12029

Dhôte, J.-F. (2005). Implication of forest diversity in resistance to strong winds. In *Forest diversity and function* (pp. 291–307). Springer.

Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., O'Malley, R. E., & Thomson, D. (1998). The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology. *The American Naturalist*, *151*(3), 264–276. doi:10.1086/286117

Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petchey, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., … Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, *19*(9), 1172–1185. doi:10.1111/ele.12648

Drobyshev, I., Gewehr, S., Berninger, F., & Bergeron, Y. (2013). Species specific growth responses of black spruce and trembling aspen may enhance resilience of boreal forest to climate change. *Journal of Ecology*, *101*(1), 231–242. doi:10.1111/1365-2745.12007

Fichtner, A., Härdtle, W., Li, Y., Bruelheide, H., Kunz, M., & von Oheimb, G. (2017). From competition to facilitation: how tree species respond to neighbourhood diversity. *Ecology Letters*, *20*(7), 892–900. doi:10.1111/ele.12786

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

Forrester, D. I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., & Grossiord, C. (2016). Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. *Journal of Applied Ecology*, *53*(6), 1725–1734. doi:10.1111/1365-2664.12745

Forrester, D. I., Theiveyanathan, S., Collopy, J. J., & Marcar, N. E. (2010). Enhanced water use efficiency in a mixed Eucalyptus globulus and Acacia mearnsii plantation. *Forest Ecology and Management*, *259*(9), 1761–1770. doi:10.1016/j.foreco.2009.07.036

Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., … Bengtsson, J. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, *4*, 1340. doi:10.1038/ncomms2328

García-Palacios, P., Maestre, F. T., Kattge, J., & Wall, D. H. (2013). Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters*, *16*(8), 1045–1053. doi:10.1111/ele.12137

Gartner, T. B., & Cardon, Z. G. (2004). Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, *104*(2), 230–246.

Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., & Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, *349*(6250), 819–822.

Gazol, A., Camarero, J. J., Anderegg, W. R. L., & Vicente-Serrano, S. M. (2017). Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests: Forest growth resilience to drought. *Global Ecology and Biogeography*, *26*(2), 166–176. doi:10.1111/geb.12526

Gazol, A., Camarero, J. J., Gutiérrez, E., Popa, I., Andreu-Hayles, L., Motta, R., … Carrer, M. (2015). Distinct effects of climate warming on populations of silver fir (*Abies alba*) across Europe. *Journal of Biogeography*, *42*(6), 1150–1162. doi:10.1111/jbi.12512

Gebauer, T., Horna, V., & Leuschner, C. (2012). Canopy transpiration of pure and mixed forest stands with variable abundance of European beech. *Journal of Hydrology*, *442-443*, 2–14. doi:10.1016/j.jhydrol.2012.03.009

Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., & Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(6), 372–380.

Ghilarov, A. M. (2000). Ecosystem functioning and intrinsic value of biodiversity. *Oikos*, *90*(2), 408–412.

Gholz, H. L., Wedin, D. A., Smitherman, S. M., Harmon, M. E., & Parton, W. J. (2000). Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, *6*(7), 751–765. doi:10.1046/j.1365-2486.2000.00349.x

Griffiths, B. S., Bonkowski, M., Roy, J., & Ritz, K. (2001). Functional stability, substrate utilisation and biological indicators of soils following environmental impacts. *Applied Soil Ecology*, *16*(1), 49–61.

Grossiord, C., Granier, A., Gessler, A., Jucker, T., & Bonal, D. (2014). Does Drought Influence the Relationship Between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Boreal Forests? *Ecosystems*, *17*(3), 394–404. doi:10.1007/s10021-013-9729-1

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Checko, E., … 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. doi:10.1073/pnas.1411970111

Grossman, J. J., Cavender-Bares, J., Hobbie, S. E., Reich, P. B., & Montgomery, R. A. (n.d.). Species richness and traits predict overyielding in stem growth in an early-successional tree diversity experiment. *Ecology*, n/a–n/a. doi:10.1002/ecy.1958

Handa, I. T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M. P., Bruder, A., Butenschoen, O., … Hättenschwiler, S. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, *509*(7499), 218–221. doi:10.1038/nature13247

Hansen, R. A. (2000). Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology*, *81*(4), 1120–1132.

Hansen, R. A., & Coleman, D. C. (1998). Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari: Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology*, *9*(1-3), 17–23.

Hättenschwiler, S., & Jørgensen, H. B. (2010). Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest: Decomposition in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, *98*(4), 754–763. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01671.x

Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *36*(1), 191–218. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932

Hector, A. (1999). Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, *286*(5442), 1123–1127. doi:10.1126/science.286.5442.1123

Hector, A., Hautier, Y., Saner, P., Wacker, L., Bagchi, R., Joshi, J., … Loreau, M. (2010). General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology*, *91*(8), 2213–2220. doi:10.1890/09-1162.1

He, Q., & Bertness, M. D. (2014). Extreme stresses, niches, and positive species interactions along stress gradients. *Ecology*, *95*(6), 1437–1443.

Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., … O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, *486*(7401), 105–108. doi:10.1038/nature11118

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., … others. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, *75*(1), 3–35.

Isbell, F. I., Polley, H. W., & Wilsey, B. J. (2009). Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecology Letters*, *12*(5), 443–451. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01299.x

Ives, A. R., & Carpenter, S. R. (2007). Stability and diversity of ecosystems. *Science*, *317*(5834), 58–62.

Jacob, M., Viedenz, K., Polle, A., & Thomas, F. M. (2010). Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (Fagus sylvatica). *Oecologia*, *164*(4), 1083–1094. doi:10.1007/s00442-010-1699-9

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

Jactel, H., Brockerhoff, E., & Piou, D. (2008). Le risque sanitaire dans les forêts mélangées.

Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., & Coomes, D. A. (2014). Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, *17*(12), 1560–1569. doi:10.1111/ele.12382

Kaneko, N., & Salamanca, E. (1999). Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak–pine stand in Japan. *Ecological Research*, *14*(2), 131–138. doi:10.1046/j.1440-1703.1999.00292.x

Keenan, T. F., Carbone, M. S., Reichstein, M., & Richardson, A. D. (2011). The model–data fusion pitfall: assuming certainty in an uncertain world. *Oecologia*, *167*(3), 587–597. doi:10.1007/s00442-011-2106-x

Kikvidze, Z., Pugnaire, F. I., Brooker, R. W., Choler, P., Lortie, C. J., Michalet, R., & Callaway, R. M. (2005). Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology*, *86*(6), 1395–1400.

Klein, T., Yakir, D., Buchmann, N., & Grünzweig, J. M. (2014). Towards an advanced assessment of the hydrological vulnerability of forests to climate change-induced drought. *New Phytologist*, *201*(3), 712–716.

Klemmedson, J. O. (1992). Decomposition and nutrient release from mixtures of Gambel oak and ponderosa pine leaf litter. *Forest Ecology and Management*, *47*(1), 349–361. doi:10.1016/0378-1127(92)90284-G

Kunert, N., & Cárdenas, A. (2015). Are Mixed Tropical Tree Plantations More Resistant to Drought than Monocultures? *Forests*, *6*(12), 2029–2046. doi:10.3390/f6062029

Latte, N., Lebourgeois, F., & Claessens, H. (2015). Increased tree-growth synchronization of beech (Fagus sylvatica L.) in response to climate change in northwestern Europe. *Dendrochronologia*, *33*, 69–77. doi:10.1016/j.dendro.2015.01.002

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

Leckebusch, G. C., & Ulbrich, U. (2004). On the relationship between cyclones and extreme windstorm events over Europe under climate change. *Global and Planetary Change*, *44*(1-4), 181–193. doi:10.1016/j.gloplacha.2004.06.011

Lenoir, J., Gégout, J. c., Marquet, P. A., de Ruffray, P., & Brisse, E. L. (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, *320*(5884), 1763–1768. doi:10.1126/science.1157704

Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., … Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, *354*(6309), aaf8957–aaf8957. doi:10.1126/science.aaf8957

Lindner, M., Fitzgerald, J. B., Zimmermann, N. E., Reyer, C., Delzon, S., van der Maaten, E., … Hanewinkel, M. (2014). Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management*, *146*, 69–83. doi:10.1016/j.jenvman.2014.07.030

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., … Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, *259*(4), 698–709. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.023

Liu, X., Zhang, J., Cai, W., & Tong, Z. (2010). Information diffusion-based spatio-temporal risk analysis of grassland fire disaster in northern China. *Knowledge-Based Systems*, *23*(1), 53–60. doi:10.1016/j.knosys.2009.07.002

Logan, J. A., Regniere, J., & Powell, J. A. (2003). Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *1*(3), 130–137.

Loreau, M. (1998). Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(10), 5632–5636.

Loreau, M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1537), 49–60. doi:10.1098/rstb.2009.0155

Loreau, M., & de Mazancourt, C. (2013). Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, *16*, 106–115. doi:10.1111/ele.12073

Lübbe, T., Schuldt, B., & Leuschner, C. (2015). Species identity and neighbor size surpass the impact of tree species diversity on productivity in experimental broad-leaved tree sapling assemblages under dry and moist conditions. *Frontiers in Plant Science*, *6*. doi:10.3389/fpls.2015.00857

Maestre, F. T., Bowker, M. A., Escolar, C., Puche, M. D., Soliveres, S., Maltez-Mouro, S., … Escudero, A. (2010). Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along stress gradients? Insights from semi-arid plant and biological soil crust communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1549), 2057–2070. doi:10.1098/rstb.2010.0016

Makkonen, M., Berg, M. P., van Logtestijn, R. S. P., van Hal, J. R., & Aerts, R. (2013). Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*, *122*(7), 987–997. doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20750.x

Manzoni, S., Schimel, J. P., & Porporato, A. (2012). Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology*, *93*(4), 930–938.

May, R. M. (2000). Relation Between Diversity and Stability, in the Real World. *Science*, *290*(5492), 714. doi:10.1126/science.290.5492.714

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. doi:10.1016/j.foreco.2014.11.032

Metz, J., Annighöfer, P., Schall, P., Zimmermann, J., Kahl, T., Schulze, E.-D., & Ammer, C. (2016). Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Global Change Biology*, *22*(2), 903–920. doi:10.1111/gcb.13113

Meyn, A., Taylor, S. W., Flannigan, M. D., Thonicke, K., & Cramer, W. (2010). Relationship between fire, climate oscillations, and drought in British Columbia, Canada, 1920-2000. *Global Change Biology*, *16*(3), 977–989. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02061.x

Michalet, R., Le Bagousse-Pinguet, Y., Maalouf, J.-P., & Lortie, C. J. (2014). Two alternatives to the stress-gradient hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from

facilitation to competition. *Journal of Vegetation Science*, *25*(2), 609–613. doi:10.1111/jvs.12123

Migge, S., Maraun, M., Scheu, S., & Schaefer, M. (1998). The oribatid mite community (Acarina) of pure and mixed stands of beech (Fagus sylvatica) and spruce (Picea abies) of different age. *Applied Soil Ecology*, *9*(1-3), 115–121.

Millennium Ecosystem Assessment (Program) (Ed.). (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC: Island Press.

Montgomery, R. A., Reich, P. B., & Palik, B. J. (2010). Untangling positive and negative biotic interactions: views from above and below ground in a forest ecosystem. *Ecology*, *91*(12), 3641–3655.

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. doi:10.1111/ele.12357

Morin, X., Viner, D., & Chuine, I. (2008). Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology*, *96*(4), 784–794. doi:10.1111/j.1365-2745.2008.01369.x

Mulder, C. P. H., Uliassi, D. D., & Doak, D. F. (2001). Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(12), 6704–6708.

Natalini, F., Correia, A. C., Vázquez-Piqué, J., & Alejano, R. (2015). Tree rings reflect growth adjustments and enhanced synchrony among sites in Iberian stone pine (Pinus pinea L.) under climate change. *Annals of Forest Science*, *72*(8), 1023–1033. doi:10.1007/s13595-015-0521-6

O'Brien, M. J., Engelbrecht, B. M. J., Joswig, J., Pereyra, G., Schuldt, B., Jansen, S., … Macinnis-Ng, C. (2017). A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *Journal of Applied Ecology*, *54*(6), 1669–1686. doi:10.1111/1365-2664.12874

Ols, C., Hofgaard, A., Bergeron, Y., & Drobyshev, I. (2016). Previous growing season climate controls the occurrence of black spruce growth anomalies in boreal forests of Eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, *46*(5), 696–705. doi:10.1139/cjfr-2015-0404

Orwin, K. H., & Wardle, D. A. (2005). Plant Species Composition Effects on Belowground Properties and the Resistance and Resilience of the Soil Microflora to a Drying Disturbance. *Plant and Soil*, *278*(1-2), 205–221. doi:10.1007/s11104-005-8424-1

Pachauri, R. K., Mayer, L., & Intergovernmental Panel on Climate Change (Eds.). (2015). *Climate change 2014: synthesis report*. Geneva, Switzerland: Intergovernmental Panel on Climate Change.

Paquette, A., & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(1), 170–180. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x

Pastor, J., & Post, W. M. (1986). Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry*, *2*(1), 3–27.

Perot, T., Vallet, P., & Archaux, F. (2013). Growth compensation in an oak–pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (Diprion pini). *Forest Ecology and Management*, *295*, 155–161. doi:10.1016/j.foreco.2013.01.016

Pfisterer, A. B., & Schmid, B. (2002). Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature*, *416*(6876), 84.

Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, *307*, 321.

Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P. H., Kohnle, U., Nagel, J., … Zingg, A. (2010). Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, *67*(7), 712–712. doi:10.1051/forest/2010037

Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., … Bravo-Oviedo, A. (2015). Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (Pinus sylvestris L.) and European beech (Fagus sylvatica L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, *134*(5), 927–947. doi:10.1007/s10342-015-0900-4

Pretzsch, H., Schütze, G., & Uhl, E. (2013). Resistance of European tree species to drought stress in mixed *versus* pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation: Drought stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, *15*(3), 483–495. doi:10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x

Rameau, J.-C., Mansion, D., & Dumé, G. (1999). *{Flore forestière française, Montagnes}* (Vol. 2). Institut pour le Développement Forestier. Retrieved from http://mfkp.org/INRMM/article/14070951

Rozas, V., Lamas, S., & García-González, I. (2009). Differential tree-growth responses to local and large-scale climatic variation in two *Pinus* and two *Quercus* species in northwest Spain. *Écoscience*, *16*(3), 299–310. doi:10.2980/16-3-3212

Salamanca, E. F., Kaneko, N., & Katagiri, S. (1998). Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of Quercus serrata and Pinus densiflora using field and laboratory microcosm methods1. *Ecological Engineering*, *10*(1), 53–73.

Santonja, M., Fernandez, C., Proffit, M., Gers, C., Gauquelin, T., Reiter, I. M., … Baldy, V. (2017). Plant litter mixture partly mitigates the negative effects of extended drought on soil biota and litter decomposition in a Mediterranean oak forest. *Journal of Ecology*, *105*(3), 801–815. doi:10.1111/1365-2745.12711

Scherer-Lorenzen, M., Potvin, C., Koricheva, J., Schmid, B., Hector, A., Bornik, Z., … Schulze, E.-D. (2005). The design of experimental tree plantations for functional biodiversity research. In *Forest Diversity and Function* (pp. 347–376). Springer.

Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E., Don, A., Schumacher, J., & Weller, E. (2007). Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *9*(2), 53–70. doi:10.1016/j.ppees.2007.08.002

Schimel, J. P., Gulledge, J. M., Clein-Curley, J. S., Lindstrom, J. E., & Braddock, J. F. (1999). Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga. *Soil Biology and Biochemistry*, *31*(6), 831–838.

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

Naeem, S., Thompson L. J., Lawler S. P. . (n.d.).

Shestakova, T. A., Gutiérrez, E., Kirdyanov, A. V., Camarero, J. J., Génova, M., Knorre, A. A., … Voltas, J. (2016). Forests synchronize their growth in contrasting Eurasian regions in response to climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(3), 662–667. doi:10.1073/pnas.1514717113

Singh, H. P., Kohli, R. K., Batish, D. R., & Kaushal, P. S. (1999). Allelopathy of gymnospermous trees. *Journal of Forest Research*, *4*(3), 245.

Staaf, H., & Staaf, H. (1980). Influence of Chemical Composition, Addition of Raspberry Leaves, and Nitrogen Supply on Decomposition Rate and Dynamics of Nitrogen and Phosphorus in Beech Leaf Litter. *Oikos*, *35*(1), 55. doi:10.2307/3544726

Sterl, A., Severijns, C., Dijkstra, H., Hazeleger, W., Jan van Oldenborgh, G., van den Broeke, M., … van Velthoven, P. (2008). When can we expect extremely high surface temperatures? *Geophysical Research Letters*, *35*(14). doi:10.1029/2008GL034071

Swift, M. J., Heal, O. W., and Anderson, J. M. (1979), Decomposition in Terrestrial Ecosystems, University of California Press, Berkeley.

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., … Hannah, L. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, *427*(6970), 145.

Thomas, W. A. (1968). Decomposition of Loblolly Pine Needles With and Without Addition of Dogwood Leaves. *Ecology*, *49*(3), 568–571. doi:10.2307/1934129

Tilman, D. (1996). Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability. *Ecology*, *77*(2), 350–363. doi:10.2307/2265614

Tilman, D. (1999). The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles101. *Ecology*, *80*(5), 1455–1474. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2

Tilman, D. (2001). Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science*, *294*(5543), 843–845. doi:10.1126/science.1060391

Tilman, D., Reich, P. B., & Isbell, F. (2012). Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(26), 10394–10397. doi:10.1073/pnas.1208240109

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. doi:10.1038/nature04742

Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.-D., Piedallu, C., & Courbaud, B. (2015). Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, *103*(2), 502–512. doi:10.1111/1365-2745.12353

Trofymow, J. A., Goodman, D. M., & Thomson, A. J. (2001). Developing an online database of descriptions of ectomycorrhizae. *Journal of Ecosystems and Management*, *1*(1).

Valladares, F. (2008). A Mechanistic View of the Capacity of Forests to Cope with Climate Change. In D. F. Bravo, D. R. Jandl, D. V. LeMay, & P. K. von Gadow (Eds.), *Managing Forest Ecosystems: The Challenge of Climate Change* (pp. 15–40). Springer Netherlands. Retrieved from http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-8343-3_2

Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., … Trasobares, A. (2013). Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production. *PLoS ONE*, *8*(2), e53530. doi:10.1371/journal.pone.0053530

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x

Wang, D., Li, X., Tao, W.-K., Liu, Y., & Zhou, H. (2009). Torrential rainfall processes associated with a landfall of severe tropical storm Bilis (2006): A two-dimensional cloud-resolving modeling study. *Atmospheric Research*, *91*(1), 94–104. doi:10.1016/j.atmosres.2008.07.005

Wardle, D. A., Bonner, K. I., & Nicholson, K. S. (1997). Biodiversity and Plant Litter: Experimental Evidence Which Does Not Support the View That Enhanced Species Richness Improves Ecosystem Function. *Oikos*, *79*(2), 247. doi:10.2307/3546010

Wardle, D. A., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O., & Gallet, C. (2003). Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(6), 827–835. doi:10.1016/S0038-0717(03)00118-4

Zang, C., Hartl-Meier, C., Dittmar, C., Rothe, A., & Menzel, A. (2014). Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology*, *20*(12), 3767–3779. doi:10.1111/gcb.12637

MATERIEL ET METHODES

MATERIEL ET METHODES

1 Trois approches complémentaires 45
2 Etude de la productivité ligneuse via un dispositif d'observation de terrain 46
2.1 Localisation et structure du dispositif 46
2.2 Description d'une placette et échantillonnage dendrochronologique 50
2.3 Acquisition des données de croissance 50
2.4 Données climatiques utilisées 51
3 L'étude du processus de décomposition grâce à la mise en place d'un dispositif expérimental ... 57
3.1 Dispositif expérimental 57
3.2 Caractéristiques de la litière 60
3.3 Traitement des données en laboratoire 60
4 ForCEEPS : travail avec un gap-modèle 52
4.1 Qu'est-ce qu'un « gap-model »? 52
4.2 Fonctionnement détaillé du modèle ForCEEPS 53
4.2.1 Établissement des semis 56
4.2.2 Croissance 56
4.2.3 Mortalité des arbres 56
REFERENCES 61

MATERIEL ET METHODES

Le but de ce chapitre est de présenter de manière générale les outils qui ont été utilisés dans cette étude et leurs aspects complémentaires. Il s'agit de faire une présentation des trois approches utilisées : le dispositif de terrain et le modèle de dynamique forestière par trouées, ForCEEPS, et le dispositif expérimentaux.

1 Trois approches complémentaires

Les outils d'étude en écologie sont pluriels: l'observation, l'expérimentation, la modélisation et l'étude théorique. Ce travail regroupe les trois premières approches. Chacune d'entre elles apportant un regard différent et complémentaire. Elles présentent également chacune leurs propres avantages et limites.

Dans notre travail le design de terrain choisi, sous forme de triplets de placettes, nous permet d'être plus proches d'une démarche semi-expérimentale. Cette configuration ne permet toutefois qu'un contrôle limité sur l'objet d'étude (via la sélection de la composition ou de la structure verticale ou horizontale des peuplements) et aucun sur les conditions environnementales (climatique, ressources hydriques, nutriments, niveau de lumière). La dendrochronologie permet d'estimer l'historique de la productivité sur plusieurs dizaines d'années. La collecte de données de terrain peut donc se limiter (comme dans notre cas) à une prise de données, surtout quand on considère les écosystèmes forestiers. Cependant dans ce type de dispositif, il est plus difficile d'établir le suivi de certaines grandeurs importantes en dynamique forestière, comme le suivi de la mortalité des arbres ou des conditions climatiques locales, par exemple. Pour ce faire il existe également des dispositifs de suivi de long terme (par exemple le réseau de placettes forestières Renecofor en France - Lebourgeois, Bréda, Ulrich, & Granier, 2005). De tels suivis restent assez couteux et rares, et demandent un investissement sur le long terme.

Les approches, basées sur les modèles de dynamique forestière, tendent à se développer dans l'étude du lien entre diversité et fonctionnement, moyen ou stabilité (Morin, Fahse, Scherer-Lorenzen, & Bugmann, 2011). En effet, ces modèles peuvent permettre de réaliser des tests dans des conditions climatiques variées, et/ou de tester un nombre de peuplements plus grands à plus grande échelle que ce que permettent les études empiriques ou les expérimentations. En travaillant dans le domaine de la prospection sur le court ou long terme, il est possible d'étendre son champ de travail au-delà de ce qu'il est actuellement possible d'observer. Les modèles de dynamique forestière sont également des outils possibles pour la gestion forestière, car ils peuvent permettre d'éclairer la prise de décision des gestionnaires au

sujet de la sylviculture future en testant des itinéraires sylvicoles, par exemple. Cette approche nécessite tout de même énormément de données de terrain ou d'expérimentation pour leur conception, leur calibration et leur validation.

L'expérimentation repose sur le contrôle d'une part importante des conditions environnementales. Le contrôle des conditions environnementales permet dans certains cas d'appliquer des contraintes qui n'existent pas encore dans les milieux naturels et de tester des hypothèses formulées à partir des observations de terrain ou de modèles théoriques. Par exemple dans notre expérimentation *in situ* sur la décomposition de la litière (voir §3), la mise en place des exclusions de pluie sur la saison estivale permet de simuler l'intensification des sécheresses prévues avec le changement climatique. Certains écosystèmes, plus facilement manipulables, et certains processus, s'inscrivant notamment davantage sur le court terme, se prêtent mieux que d'autres à ce type d'approche. Par exemple les dispositifs forestiers expérimentaux qui étudient la productivité sont assez rares – par exemple Puechabon sur le chêne vert (Estiarte et al., 2016) ou ORPHEE sur les mélanges pin-chênes-bouleau dans les Landes-, ce qui permet pour l'instant une étude limitée. En revanche les dispositifs expérimentaux étudiant la décomposition de la litière forestière (Santonja, Fernandez, Gauquelin, & Baldy, 2015; Santonja et al., 2017) sont plus courant.

Chacune de ces méthodes a des limites, comme rappelé ci-dessus. Les combiner permet de compenser les différents points faibles. La diversification des outils permet de travailler sur des aspects différents ou avec des angles d'attaque multiples. Il aurait été moins abordable pour nous par exemple de travailler sur la productivité d'arbres adultes tout en travaillant sur la diversité du peuplement qui les abrite sans passer par des observations de terrain. De même travailler sur un processus dynamique, comme la décomposition de la litière, serait quasiment impossible sans un protocole expérimental, permettant de connaitre la masse initiale et la masse finale.

2 Etude de la productivité ligneuse via un dispositif d'observation de terrain

2.1 Localisation et structure du dispositif

Ce dispositif de terrain est constitué de placettes échantillonnées dans des massifs forestiers français, réparties en six sites selon un gradient latitudinal avec des conditions climatiques contrastées (du Nord au Sud) : Bauges (Combe d'Ire), Vercors (Lente), Mont

Ventoux (Beaumont du Ventoux), Luberon-Lagarde (Lagarde d'Apt), Grand Luberon (Saint-Martin du Castillon) et Sainte-Baume (Fig. 1). Ils ont été sélectionnés afin de minimiser, autant que possible, le biais associé aux conditions topographiques et climatiques. Ainsi, tous les sites sont caractérisés par un substrat rocheux calcaire, avec une exposition majoritairement Nord-Ouest (Annexe 1).

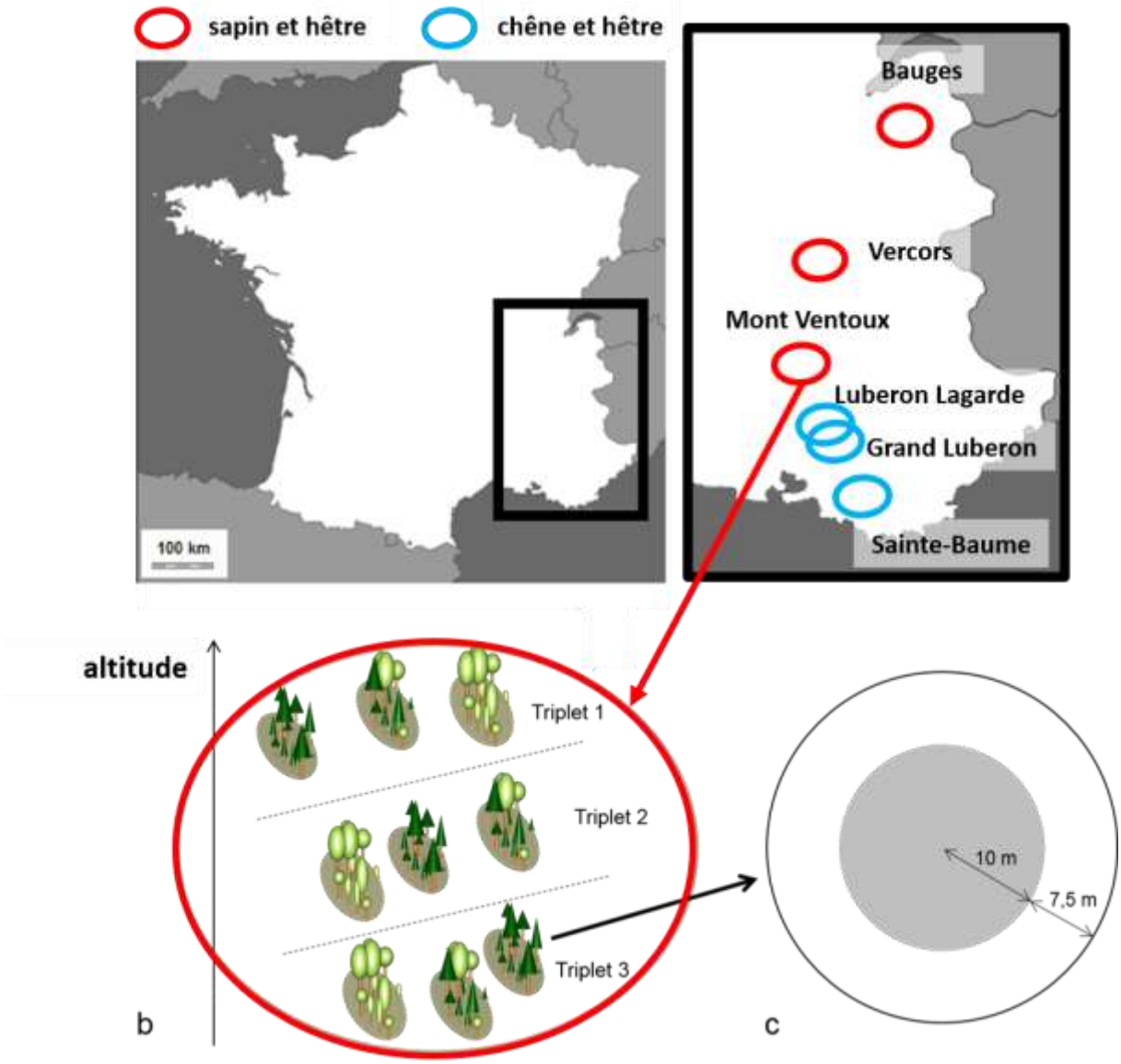


Figure 1 : *Schéma du dispositif de terrain dans les Alpes française, De gauche à droite et de haut en bas : la localisation du gradient et des 6 sites avec les espèces présentes sur chaque site (a), la disposition des placettes par triplets sur le gradient d'altitude (b) et la dimension de la placette, zone centrale et zone tampon (c).*

Cette approche semi-expérimentale s'appuie sur la comparaison entre des peuplements forestiers monospécifiques dominés par une espèce (soit au moins 90% de la surface terrière

totale représentée par l'espèce cible) et des peuplements forestiers dominés par un mélange à deux espèces (soit en moyenne 45% de chaque espèce). Il est question dans cette étude de trois espèces forestières : le hêtre commun (*Fagus sylvatica* [L.], Annexe 2), le sapin pectiné (*Abies alba* [L.], Annexe 3) et le chêne pubescent (*Quercus pubescent* [L.], Annexe 4). Seul le hêtre commun est présent dans tous les sites du dispositif de terrain, ce qui en fait l'espèce-témoin du dispositif. Il est possible de distinguer deux parties : le gradient nord (Bauges, Vercors, Mont Ventoux) qui est centrée sur des peuplements de hêtre et de sapin, et le gradient sud (Luberon Lagarde, Grand Luberon, Sainte-Baume) avec des forêts de hêtres et de chênes pubescents. D'autres espèces sont présentes dans les peuplements étudiés (érable sycomore, érable à feuilles d'obier, sorbier, pin, épicéa, houx), mais ils représentent une faible part de la surface terrière de ces peuplements (moins de 1% en moyenne par placette). La plupart des peuplements sont constitués de futaie irrégulière, sauf dans le site du Grand Luberon où la plupart des peuplements se présentent sous forme de taillis. Dans la mesure du possible, les placettes ont été regroupées en triplets au sein de chaque site, c'est-à-dire une placette monospécifique de hêtre, une monospécifique de sapin ou de chêne et une placette en mélange à deux espèces (sapin-hêtre ou chêne-hêtre). La structure du peuplement est généralement homogène au sein d'un triplet, les placettes constituant un triplet ayant été choisies aussi proches que possible (177 m en moyenne) pour minimiser les différences topographiques et micro-climatiques. Pour chaque site, les triplets échantillonnés sont répartis sur plusieurs altitudes (selon un gradient altitudinal, plus ou moins fort en fonction des sites), afin que l'effet du climat puisse être testé à la fois à l'échelle régionale (à travers les sites) et locale (au sein de chaque site). Soixante-sept placettes ont été échantillonnées grâce à ce dispositif, pour un total de 22 triplets complets.

Les forêts étudiées étant aussi partiellement gérées (Bauges, Vercors et Ventoux), un critère de sélection fut également que les placettes n'aient pas subies d'éclaircies au cours des dernières années, et si possible dans les 20 dernières années, ce qui recoupe avec notre période d'étude (de 1997 à 2012). Nous supposons donc que nos résultats ne sont que faiblement affectés par les effets directs de la sylviculture.

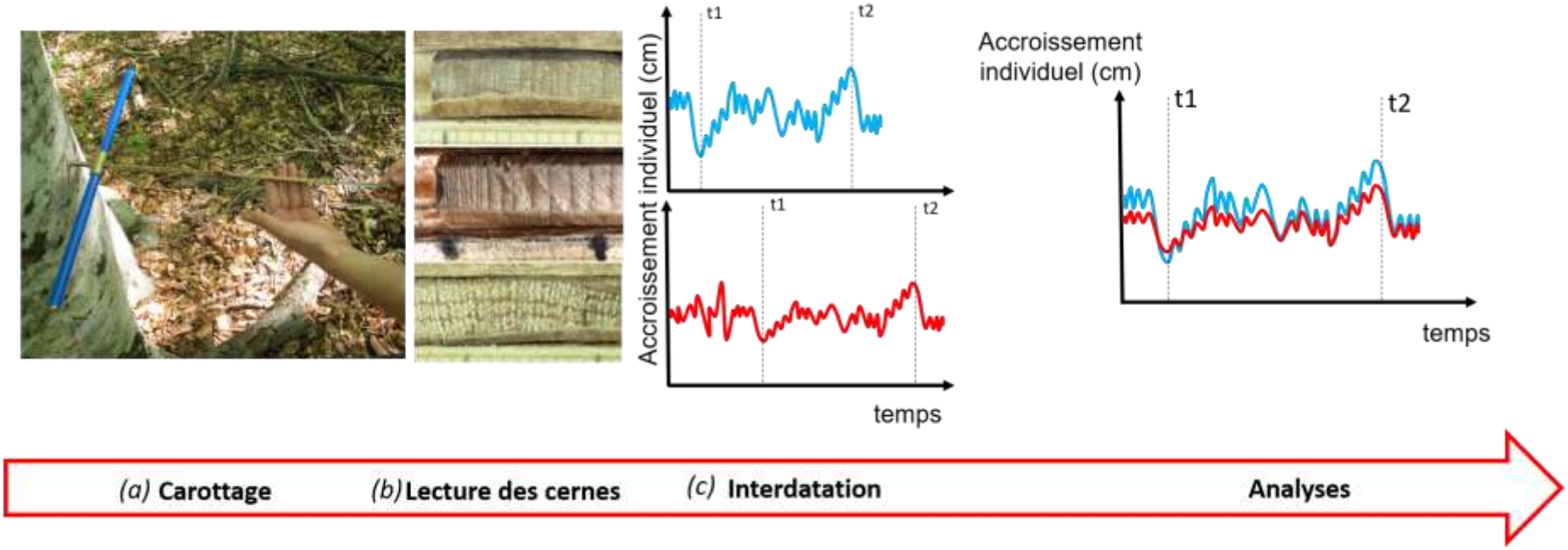


Figure 2 : Schéma simplifié de l'obtention des données de croissance individuelle, montrant l'extraction (a), la lecture (b) et l'interdatation (c).

2.2 Description d'une placette et échantillonnage dendrochronologique

Une placette est constituée d'un cercle de 17,5 m de rayon, comprenant une zone centrale de 10 m de rayon et une couronne de 7,5 m (zone tampon) (Fig. 1). Après une phase de prospection et de choix de localisation, chaque placette a été géolocalisée et caractérisée par sa pente, son altitude, son exposition, et ses caractéristiques pédologiques. Ensuite dans la zone centrale, pour chaque individu de diamètre supérieur à 7.5 cm à hauteur de poitrine (DHP), a été mesuré: essence, circonférence, hauteur totale et de première branche. Chaque arbre de la zone centrale a également été carotté à la tarière de Pressler à hauteur de poitrine pour des analyses dendrochronologiques. Tous les arbres ayant un DHP supérieur à 7,5 cm ont été carottés, sauf les peuplements en taillis où seule la plus grosse tige de chaque cépée a été carottée. Dans la zone tampon, seuls les arbres dominants ont été mesurés (essence, DHP, la hauteur de couronne et hauteur total) et aucun prélèvement de bois n'a été fait sur ces derniers. Dans la zone centrale comme dans la zone tampon, tous les individus mesurés ont été géolocalisés par rapport au centre de la placette (azimuth et distance). Les placettes ont été échantillonnées entre 2013 et 2016.

2.3 Acquisition des données de croissance

Nous avons étudié la dynamique de croissance des peuplements forestiers en utilisant l'accroissement des arbres sur la période de 1997 à 2012. Pour l'ensemble des carottes extraites à la tarière de Pressler le même protocole a été utilisé (Fig. 2).

Avant la lecture chaque carotte a été coupée et passée à la craie, pour améliorer les conditions de « lecture » en augmentant le contraste entre bois d'hiver et bois d'été. Chaque série d'accroissements a été photographié pour la première fois avec une caméra à haute résolution couplée à une lentille binoculaire. La largeur de chaque cerne a été évaluée avec le logiciel ImageJ (https://imagej.nih.gov/ij/index.html), avec une précision de 0,01 mm. Ces séries d'accroissement ont été interdatées en suivant la méthode de Lebourgeois and Merian (2012), afin de synchronier les séries de croissance des différents individus (et de corriger les erreurs qui auraient pu arriver lors de la première lecture). Pour faciliter cette étape les années avec des valeurs d'accroissement remarquables sont sélectionnées, c'est-à-dire les années où au moins 70% de l'effectif des arbres étudiés présente une diminution ou une augmentation significative de l'accroissement (10% d'écart à la moyenne). Pour détecter ces années j'ai utilisé le script R développé par Pierre Mérian (POINTER -avec sa documentation téléchargeable sur https://sites.google.com/site/pierreemerian/rscripts). Elles n'ont toutefois pas été standardisées, ce qui permet habituellement d'éliminer les variations de basse et moyenne fréquence. Cela

permet de ne pas perdre d'informations lors de l'étude de la résistance et du recouvrement. Sur une période de temps aussi courte, moins de 20 ans, et dans une zone n'ayant pas subi d'opération de gestion, c'est-à-dire sans coupe, cela n'a en effet pas semblé pertinent. Les accroissements en diamètre ont été transformés en accroissement en surface terrière (BAI) en utilisant le DHP mesuré. Certains carottes étaient trop difficiles à lire avec une grande précision et n'ont donc pas été pris en compte. Nous avons finalement obtenu des séries de croissance fiables pour 1235 arbres (596 hêtres, 387 sapins, 240 chênes et 12 pour d'autres espèces d'arbres - principalement des pins, des érables et des épicéas). Nous avons également déterminé l'âge des individus quand c'était possible.

2.4 Données climatiques utilisées

Nous avons utilisé deux types de données climatiques. La température moyenne associée à la précipitation dans la première analyse, et le SPEI (« *Standardized Precipitation Evapotranspiration Index* ») dans les deux autres analyses. Toutes les données climatiques sont des données mensuelles et ont été extraites des couches SIG de résolution de 1km existant pour l'ensemble de la France pour chaque année de la période 1993-2013 (Piedallu & Gégout, 2007). Ces cartes ont été élaborées à l'aide de relevés continus de stations météorologiques du réseau Météo France. Pour chaque variable, des modèles mensuels ont été élaborés en utilisant la Régression Géographiquement Pondérée (*GWR*, Fotheringham et al., 2002) avec des variables spatialement distribuées décrivant la topographie, le rayonnement solaire, l'occupation du sol et les distances aux mers (Piedallu, Gégout, Lebourgeois, & Seynave, 2016). La validation croisée a été utilisée pour valider ces cartes.

Dans la deuxième analyse, nous avons utilisé le SPEI, une variable calculée pour déterminer le début, la durée et l'ampleur des événements de sécheresse par rapport aux conditions normales, sur la période de temps étudiée. Le SPEI est dérivé du SPI (« *Standardized Precipitation Index* », Guttman, 1999) et représente un bilan d'évaprotranspiration (Thornthwaite, 1948) calculé à différentes échelles de temps, en utilisant la différence mensuelle entre les précipitations et l'évapo-transpiration potentielle ou ETP (Sergio M. Vicente-Serrano, Beguería, & López-Moreno, 2010; S. M. Vicente-Serrano et al., 2013). Le SPEI est fréquemment utilisé dans des études écologiques utilisant des données de croissance radiale (Merlin, Perot, Perret, Korboulewsky, & Vallet, 2015; Pretzsch et al., 2016).

Nous avons calculé le SPEI annuelle entre 1995 et 2012 avec le package *SPEI* (Sergio M. Vicente-Serrano et al., 2010); sur la période de croissance de Février à Juillet (Vanoni,

Bugmann, Nötzli, & Bigler, 2016). Le SPEI a été calculé à partir de données *raster* de précipitations et d'ETP d'une résolution de 1 km, dérivées de données de stations météorologiques (Bertrand et al., 2011; Piedallu & Gégout, 2007).

Les données issues de ce dispositif de terrain seront principalement utilisées dans les chapitres I, II et IV.

3 ForCEEPS : travail avec un gap-modèle

3.1 Qu'est-ce qu'un « gap-model »?

Les modèles de dynamique forestière ou modèle des trouées (« *gap-models* ») sont « individu-centrés » ou « cohorte-centrés » (Bugmann, 2001). Selon le schéma « classique » (Botkin, Janak, & Wallis, 1972), l'établissement des semis, la croissance et la mortalité des arbres se font en fonction de facteurs biotiques (la compétition pour la lumière) et très souvent abiotiques (climat et propriétés du sol). Toujours selon ce schéma classique, la dynamique se déroule sur de petites parcelles indépendantes les unes des autres, appelées « patch ». Pour en résumer simplement le fonctionnement, la mortalité d'un arbre mène à une augmentation de la lumière dans la canopée et au sol, ce qui peut être vu comme la création d'une trouée dans la canopée (d'où le nom de modèles de trouées, ou « gap-models »). L'augmentation de lumière stimule la croissance des arbres présents en sous étage de l'arbre mort, précédemment dominés (Bugmann, 2001), et améliore les conditions de recrutement (par l'augmentation de lumière au sol). Ce résumé simpliste est complexifié par la prise en compte des contraintes abiotiques, les différences entre espèces au niveau de leurs tolérances environnementales (climat, sol, compétition à la lumière), et le nombre d'individus considérés dans les simulations (Bugmann, 2001).

Les modèles de trouées ont initialement été utilisés en milieu tempéré pour comprendre la succession forestière (Botkin et al., 1972; Bugmann, 1996) et les mécanismes sous-jacents aux dynamiques des écosystèmes forestiers, par exemple pour la structuration en âge ou la composition spécifique (Shugart 1998, 2003; Bugmann, 2001; Pretzsch, 2010). Les processus biotiques et abiotiques impliqués dans la dynamique de végétation présentée ci-dessus peuvent être intégrés de manière plus ou moins simple, il en est de même pour la structure du peuplement (Bugmann, 2001). Par exemple, le modèle ForCEEPS prend en compte l'effet de plusieurs variables climatiques (température, précipitations), mais reste simpliste sur les conditions édaphiques du sol. Cependant, un tel modèle semble donc intéressant pour étudier l'effet du climat sur la dynamique forestière, et/ou d'explorer l'impact du changement climatique sur le

fonctionnement de l'écosystème forestier. De nombreux modèle du même type que les « gap-models » ont également été développés pour d'autres écosystèmes (comme les prairies, Coffin & Lauenroth, 1990 ; les toundras alpines, Humphries, Coffin, & Lauenroth, 1996 ; les forêts tropicales, Bossel & Krieger, 1991).

Plus récemment, ils ont été appliqués pour explorer d'autres types de questions, comme par exemple pour tester les liens entre diversité en arbres et productivité forestière (Morin et al. 2011, 2014). Ce type de modèle couplé avec des modules de sylviculture permet également de tester l'effet de la gestion sur la dynamique forestière, par exemple en contexte de changement climatique.

3.2 Fonctionnement détaillé du modèle ForCEEPS

Le modèle de trouées ForCEEPS utilise le schéma classique des « gap models » (Botkin 1972). La version utilisée dans cette thèse est dérivée du modèle FORCLIM (FORests in changing CLIMate, Bugmann, 1994), avec quelques différences, lui-même « héritier » des premiers modèles de trouées développés dans les années 1970. Selon le schéma classique, ForCEEPS repose sur quatre principes majeurs (Bugmann, 2001):

(1) Une forêt est constituée d'une multitude de petites parcelles, ou « *patch* ». La taille d'un patch est fixe et est souvent comprise entre 500 et 1000 m^2 dans ForCEEPS.

(2) Les patches sont indépendants les uns des autres. Il n'y a donc pas de dispersion possible entre les patchs et chacun suit sa propre dynamique. La forêt ainsi simulée peut être comparée à une mosaïque de patchs forestiers à des stades de succession différents.

(3) Le sol des patches est horizontalement homogène, tout comme toutes les caractéristiques à une hauteur donnée, et ce qui implique que le modèle n'a pas besoin d'être spatialement explicite.

(4) Enfin, les houppiers des arbres sont modélisés comme des disques fins se trouvant au sommet du tronc de chaque arbre.

En se basant sur ces principes, ForCEEPS permet de prédire la composition spécifique, la biomasse et la productivité de forêts en intégrant des contraintes biotiques et abiotiques sur l'établissement, la croissance et la survie annuelle des arbres. Comme la dynamique forestière est simulée de manière indépendante au sein de chaque patch, les propriétés à l'échelle de l'écosystème forestier sont obtenues en agrégeant les propriétés de chaque patch.

MATERIEL ET METHODES

ForClim v2.9.6 (Bugmann & Solomon, 2000; Didion et al., 2009), dont est dérivé ForCEEPS, a été confronté plusieurs fois à des données de terrains d'Europe centrale (forêts tempérées et alpines situées en Suisse et en Allemagne). La version du modèle utilisée ici est calibrée pour les 30 espèces d'arbres et arbustes dominantes de la zone d'intérêt, à savoir les forêts alpines. Les paramètres des espèces dominantes (hêtre, chênes pédonculé, pubescent et sessile, épicéa, sapin et pin sylvestre) ont été recalibrées par rapport à ForClim v2.9.6. Ceci a été réalisé en utilisant les données IGN-IFN (conjointement avec d'autres données trouvées dans la littérature, notamment pour les hauteurs maximales atteintes par les différentes essences), car celles-ci couvrent l'ensemble des conditions abiotiques en France. Ces données ont permis de calibrer la fonction de croissance optimale, processus-clé du modèle. Puis, les fonctions liées aux facteurs environnementaux réduisant la croissance effective par rapport à la croissance optimale -besoins thermiques (somme de degrés-jours) la niche de régénération (gamme de température) et la tolérance au stress hydrique- ont aussi été recalibrées grâce à des données de la littérature (en particulier : données EUFORGEN http://www.euforgen.org/species/, Niinemets & Valladares, 2006). Enfin le modèle a été validé en confrontant ses sorties de biomasse produite (productivité) et de biomasse accumulée avec les données du réseau de placettes permanentes RENCOFOR (Estiarte et al., 2016). Ces résultats de validation sont en cours de publication (Morin et al, soumis).

La section suivante a pour but de préciser le fonctionnement du modèle en détail.

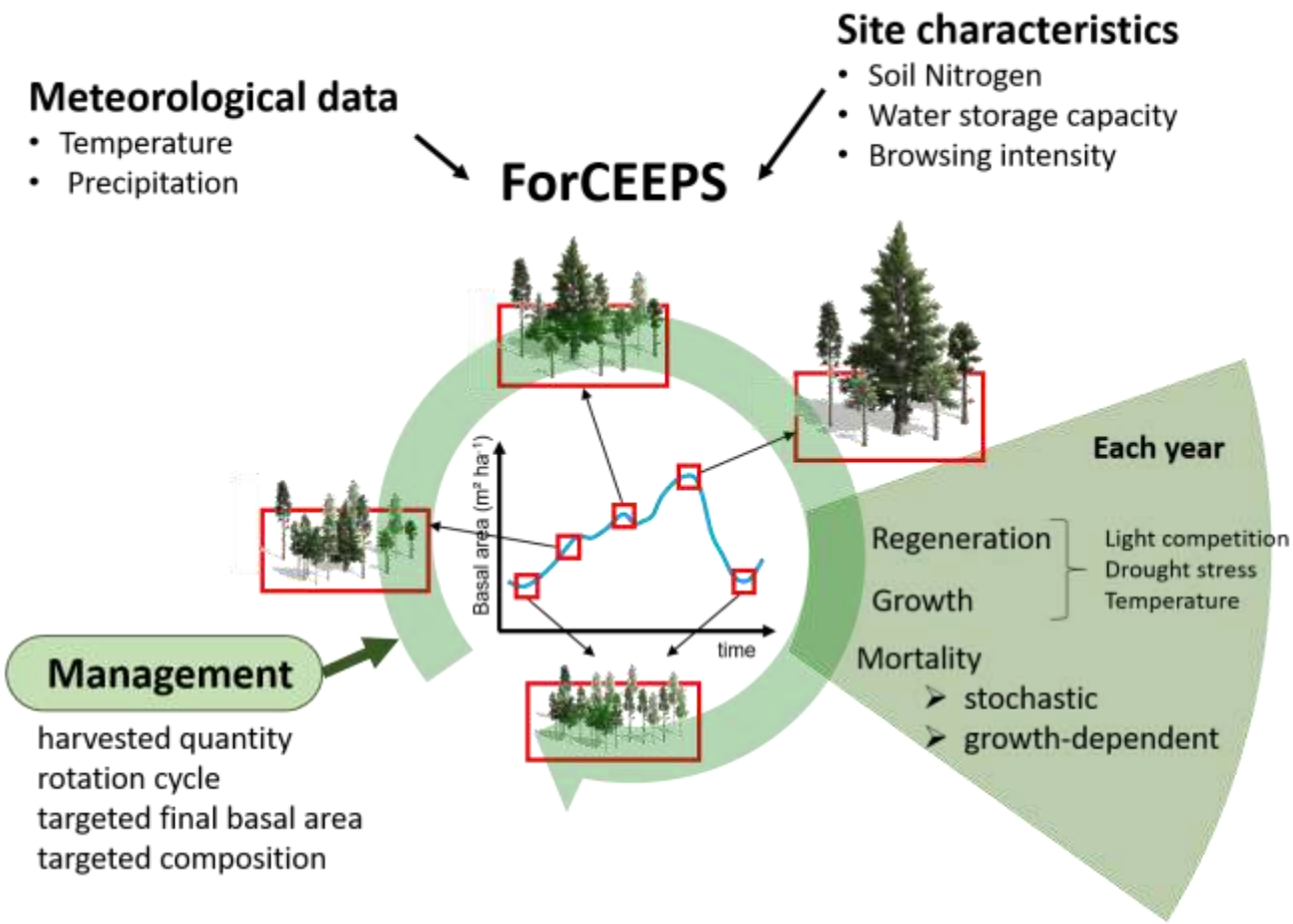


Figure 4 : *Schéma simplifié du modèle de dynamique forestière, ForCEEPS. Le cycle représenté par la flèche verte matérialise la dynamique forestière observable à l'échelle du patch : recrutement, croissance et mortalité. Les facteurs influençant ces trois étapes sont biotique (en bleu), comme abiotique (en rouge). Le diagramme central représente l'évolution de la biomasse du peuplement au cours du temps.*

3.2.1 Établissement des semis

Dans la version de ForCEEPS utilisée, les processus de reproduction, de dispersion et de germination des graines ne sont pas pris en compte, sous l'hypothèse qu'un patch se trouve dans une matrice forestière avec des arbres semenciers. Chaque patch reçoit donc une pluie de graines de toutes les espèces incluses dans la simulation chaque année. Le recrutement se fait *via* l'établissement de jeunes arbres, de 1,27 cm de DPH. L'établissement des semis est contraint par la température hivernale minimale, la température durant la saison de croissance, la disponibilité de la lumière au niveau du sol et la pression d'herbivorie. Un arbre présent dans un patch modifie la compétition lumineuse et non l'accessibilité à la ressource hydrique.

3.2.2 Croissance

Comme pour de nombreux modèles de trouées, dans FORCEEPS chaque arbre est caractérisé par son diamètre à hauteur poitrine (*DHP*) comme une variable d'état et la croissance correspond donc à l'incrément annuel de celui-ci. De manière analogue à l'établissement des semis, quatre facteurs sont importants : la température durant la saison de croissance, la disponibilité de la lumière, la quantité d'azote du sol et enfin l'humidité relative du sol.

3.2.3 Mortalité des arbres

La mortalité des arbres est déterminée selon deux composantes. La première composante correspond à une mortalité aléatoire, dont la probabilité augmente avec l'âge de l'arbre, et qui se produit à très faible fréquence. La seconde composante est stress-induite et dépend des conditions suboptimales de croissance définie pour chaque espèce, selon le principe qu'un arbre avec une faible croissance plusieurs années consécutives a une probabilité de mortalité plus élevée. Cela peut ainsi traduire différents patrons de mortalité observés *in situ* : les jeunes arbres souffrent d'une mortalité élevée à cause d'une forte compétition pour la lumière, les individus âgés à cause d'une baisse de vigueur, et les espèces les moins tolérantes aux conditions climatiques particulièrement stressantes.

Les données issues des simulations avec ForCEEPS seront principalement utilisées dans le chapitre III.

4 L'étude du processus de décomposition grâce à la mise en place d'un dispositif expérimental

4.1 Dispositif expérimental

L'expérimentation sur la décomposition a été mise en place à l'automne 2015 et a duré jusqu'au printemps 2018 (Fig. 3). Les dispositifs expérimentaux sont situés dans quatre des six massifs forestiers du dispositif initial (décrit ci-dessus) : Sainte Baume, Grand Luberon, Mont Ventoux et Vercors. Ces sites constituent un gradient latitudinal dans les Alpes externes françaises. Ce gradient climatique, allant du climat méditerranéen au climat continental dégradé (Leroux 1990), permet d'étudier la décomposition de trois espèces arborées : le hêtre, le sapin et chêne. Ces litières peuvent être disposées en mélange ou en monospécifique. Pour ce travail deux triplets ont été sélectionnés pour chaque site, chacun à une altitude.

Les dispositifs expérimentaux ont été placés sur huit triplets sur l'ensemble des quatre sites, soit deux par site. Sur chaque placette, quatre blocs de répétitions ont été installés, contenant chacun huit sachets (15 x 15 cm, maille inférieure (vers le sol) de 0,5 x 0,5 mm et maille supérieure de 5 x 8 mm pour permettre le passage de la macrofaune) remplis de la litière standard (voir §3.2) représentant la composition de la canopée (50-50 de chaque espèce pour les peuplements mélangés et 100 d'une espèce pour les peuplements purs), deux sachets de la cellulose, et deux sachets contenant des bâtonnets de bois. Ces deux derniers étaient utilisés comme matériel standard récalcitrant (bois) ou avec une chimie simple (cellulose) permettant de dissocier l'effet de la canopée de l'effet global de la litière propre à la placette (Joly et al. 2017). Un total de 4 sites x 2 altitudes x 3 placettes x 4 blocs x 2 sachets = 192 sachets remplis de la cellulose, 192 sachets remplis de bâtonnets de bois, et 4 sites x 2 altitudes x 3 placettes x 4 blocs x 8 sachets = 768 sachets de litière. Pour tester l'effet du mélange de litière sous canopée identique, deux sachets supplémentaires de chacune des litières pures dans chaque bloc des placettes à deux espèces, donc 4 sites x 2 altitudes x 1 placette x 4 blocs x 2 espèces x 2 sachets = 128 sachets, ont été ajoutés.

L'ensemble de ces sachets ont été mis en place sur le terrain en octobre 2015 et protégés des sangliers ou d'autres animaux avec une grille de fil de fer attachée fermement au sol. Cinq récoltes ont été faites (aux printemps 2016, 2017 et 2018, ainsi qu'aux automnes 2016 et 2017) pour suivre la dynamique de la décomposition au cours du temps. Ces récoltes ont permis aussi de suivre la résistance et la récupération du processus de décomposition face à une sécheresse

estivale accrue. L'expérimentation a duré deux ans et demi, comprenant trois hivers et deux étés.

Lors des périodes estivales, des systèmes d'exclusion totale de pluie sont ajoutés à la moitié des blocs expérimentaux, c'est-à-dire deux par placette, pendant deux mois en été afin d'accentuer la sécheresse estivale. Les systèmes d'exclusion sont installés dans le sens de la pente afin de protéger de la pluie et du ruissellement. Les ouvertures sur trois côtés permettent une bonne circulation de l'air pour minimiser les effets sur le microclimat (température), et la bâche utilisée pour l'exclusion est transparente afin de ne pas trop modifier les conditions lumineuses. L'efficacité de cette exclusion était suivie par un dispositif de monitoring microclimatique (Decagon Devices Inc. Pullman, WA, USA) en installant un capteur d'humidité du sol (EC-5 ou GS-1) et un capteur de température de sol (RT-1) à 5 cm de profondeur dans le sol, dans un bloc « exclusion » et un bloc « contrôle » (dans chacune des placettes en peuplement mélangé, soit deux par site). Une mesure était prise toutes les trois heures pendant toute la période de l'expérimentation.

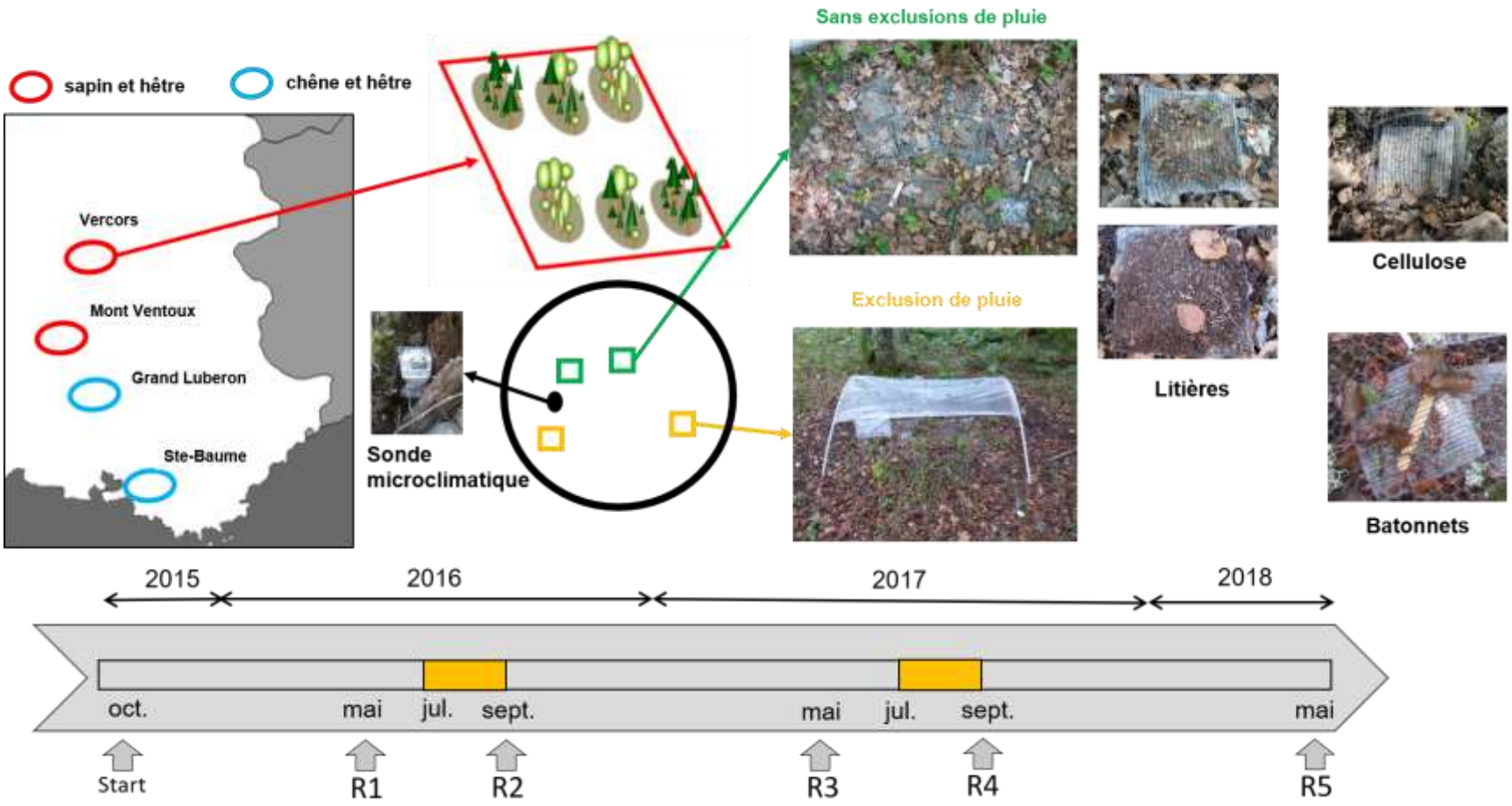


Figure 3 : *Schéma du dispositif expérimental dans les Alpes française. Ce schéma représente le design expérimental (a) avec la localisation régional, la disposition des placettes sur chaque site et la disposition des blocs expérimentaux sur chaque placette. Y est associé le calendrier de l'expérimentation de la mise en place à la dernière récolte.*

4.2 Caractéristiques de la litière

La litière utilisée ici est issue pour le hêtre et le sapin d'une forêt roumaine près de Râşca (47 ° 36'N, 26 ° 23'E) et pour le chêne d'une forêt méditerranéenne près de Montpellier (47 ° 60'N, 3 ° 60'E). Ses caractéristiques initiales sont regroupées dans l'Annexe 4. Nous avons caractérisé finement le carbone et l'azote que nous allons suivre, ainsi que d'autres composés : fibres (cellulose, hémi-cellulose et lignine), dosage des tanins condensés et des minéraux. Ce choix permet de dissocier l'effet site/placette de l'effet de la qualité de la litière qui varie entre les différents sites.

4.3 Traitement des données en laboratoire

Les grandeurs que nous avons choisies pour suivre le processus de décomposition sont la perte en masse de carbone et celle d'azote. Pour ce faire, en plus de relever la masse des échantillons récoltés, la proportion d'azote et de carbone dans chaque échantillon est analysée. Après la récolte, chaque échantillon est séché pendant 48h à 30°C à l'étuve. Ils sont ensuite triés, par séparation des espèces les unes des autres dans les sachets en mélange (tous les éléments non présents initialement sont retirés).

Ensuite, la litière a été triée par espèce, nettoyée des particules étrangères (par exemple des morceaux de graines ou des écailles de bourgeon) et pesée avec une précision de ± 0,01 g (Precisa 3610CD, Balco, St Mathieu de Treviers, France). Nous avons évalué la décomposition en quantifiant la perte de masse par rapport à la masse initiale et la perte de C et de N par rapport à la quantité initiale de ces éléments. Pour la détermination des concentrations en C et N dans la litière décomposée, tous les échantillons ont été broyés à une taille inférieure à 1 mm (broyeur FOSS cyclotec, ThermoFisher scientific, Waltham, États-Unis) et analysés avec un analyseur élémentaire (Flash 1112 series EA, ThermoFinnigan, Milan, Italie). Nous avons ensuite calculé les pertes en C et N en pourcentage du montant initial. Outre les concentrations en C et N, nous avons caractérisé la qualité de la litière initiale avec les concentrations de lignine, d'hémicellulose et de cellulose déterminées par extraction (van Soest et Wine 1967) avec un analyseur de fibres (Fibersac 24; Ankom, Macedon, NJ, USA, tannins utilisant la méthode acide butanol et les minéraux Ca, Mg, Mn et Fe utilisant le minéralisateur (Ethos One, Milestone, Brøndby, Danemark) et le spectromètre d'absorption atomique (spectromètre AA de la série Ice 3000, ThermoFisher scientific, Waltham, USA).

Les données issues de ce dispositif de terrain seront principalement utilisées dans le chapitre V.

REFERENCES

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., … Gégout, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, *479*(7374), 517–520. doi:10.1038/nature10548

Bossel, H., & Krieger, H. (1991). Simulation model of natural tropical forest dynamics. *Ecological Modelling*, *59*(1), 37–71. doi:10.1016/0304-3800(91)90127-M

Botkin, D. B., Janak, J. F., & Wallis, J. R. (1972). Some Ecological Consequences of a Computer Model of Forest Growth. *The Journal of Ecology*, *60*(3), 849. doi:10.2307/2258570

Bugmann, H. (2001). A review of forest gap models. *Climatic Change*, *51*(3-4), 259–305.

Bugmann, H. K. M. (1994). *On the ecology of mountainous forests in a changing climate: a simulation study* (PhD Thesis). ETH Zurich.

Bugmann, H. K. M. (1996). A Simplified Forest Model to Study Species Composition Along Climate Gradients. *Ecology*, *77*(7), 2055. doi:10.2307/2265700

Bugmann, H. K., & Solomon, A. M. (2000). Explaining forest composition and biomass across multiple biogeographical regions. *Ecological Applications*, *10*(1), 95–114.

Coffin, D. P., & Lauenroth, W. K. (1990). A gap dynamics simulation model of succession in a semiarid grassland. *Ecological Modelling*, *49*(3-4), 229–266.

Didion, M., Kupferschmid, A. D., Lexer, M. J., Rammer, W., Seidl, R., & Bugmann, H. (2009). Potentials and limitations of using large-scale forest inventory data for evaluating forest succession models. *Ecological Modelling*, *220*(2), 133–147. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.09.021

Estiarte, M., Vicca, S., Peñuelas, J., Bahn, M., Beier, C., Emmett, B. A., … Janssens, I. A. (2016). Few multiyear precipitation-reduction experiments find a shift in the productivity-precipitation relationship. *Global Change Biology*, *22*(7), 2570–2581. doi:10.1111/gcb.13269

Guttman, N. B. (1999). Accepting the standardized precipitation index: A calculation algorithm1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, *35*(2), 311–322.

Humphries, H. C., Coffin, D. P., & Lauenroth, W. K. (1996). An individual-based model of alpine plant distributions. *Ecological Modelling*, *84*(1-3), 99–126.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., & Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (Fagus sylvatica L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, *19*(4), 385–401. doi:10.1007/s00468-004-0397-9

Lebourgeois, F., & Merian, P. (2012). Principes et méthodes de la dendrochronologie. *LERFOB, AgroPariTech, Centre de Nancy, 85p*. Retrieved from http://www.researchgate.net/profile/Francois_Lebourgeois/publication/235989567_Principes_et_mthodes_de_de_la_dendrochronologie/links/02e7e51543aaf00764000000.pdf

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. doi:10.1016/j.foreco.2014.11.032

Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., & Bugmann, H. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species: Species richness promotes forest productivity. *Ecology Letters*, *14*(12), 1211–1219. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x

Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, *76*(4), 521–547.

Piedallu, C., & Gégout, J.-C. (2007). Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Annals of Forest Science*, *64*(8), 899–909. doi:10.1051/forest:2007072

Piedallu, C., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., & Seynave, I. (2016). Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *Journal of Vegetation Science*, *27*(2), 387–399. doi:10.1111/jvs.12370

Pretzsch, H. (2010). *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. Retrieved from http://link.springer.com/10.1007/978-3-540-88307-4

Pretzsch, H., Del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., … Coll, L. (2016). Mixing of Scots pine (Pinus sylvestris L.) and European beech (Fagus sylvatica L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology and Management*, *373*, 149–166.

Santonja, M., Fernandez, C., Gauquelin, T., & Baldy, V. (2015). Climate change effects on litter decomposition: intensive drought leads to a strong decrease of litter mixture interactions. *Plant and Soil*, *393*(1-2), 69–82. doi:10.1007/s11104-015-2471-z

Santonja, M., Fernandez, C., Proffit, M., Gers, C., Gauquelin, T., Reiter, I. M., … Baldy, V. (2017). Plant litter mixture partly mitigates the negative effects of extended drought on soil biota and litter decomposition in a Mediterranean oak forest. *Journal of Ecology*, *105*(3), 801–815. doi:10.1111/1365-2745.12711

Shugart, H. (1998) Terrestrial Ecosystems in Changing Environments. Cambridge University

Press, Cambridge.

Shugart, H. (2003) A Theory of Forest Dynamics. The Blackburn Press, New York. 50, 50 (1967).

Thornthwaite, C. W. (1948). An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review*, *38*(1), 55. doi:10.2307/210739

Vanoni, M., Bugmann, H., Nötzli, M., & Bigler, C. (2016). Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. *Forest Ecology and Management*, *382*, 51–63. doi:10.1016/j.foreco.2016.10.001

Van Soest, P. J. and Wine, R. H. (1963) J. Assoc. Official Anal. Chemists

Vicente-Serrano, S. M., Beguería, S., & López-Moreno, J. I. (2010). A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Journal of Climate*, *23*(7), 1696–1718. doi:10.1175/2009JCLI2909.1

Vicente-Serrano, S. M., Gouveia, C., Camarero, J. J., Begueria, S., Trigo, R., Lopez-Moreno, J. I., … Sanchez-Lorenzo, A. (2013). Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(1), 52–57. doi:10.1073/pnas.1207068110

MATERIEL ET METHODES

ANNEXES

MATERIEL ET METHODES

Annexe 1 : Description des sites.

	Bauges	Vercors	Ventoux	Luberon Lagarde	Grand Luberon	Sainte Baume
• Caractéristiques du site						
Latitude, longitude (°)	45.697930°N 6.214553°E	44.928504°N 5.321516°E	44.187901°N 5.253608°E	43.973001°N 5.479875°E	43.819412°N 5.535047°E	43.334609°N 5.766041°E
MAT (°C)	6.3-7.6	5.4-7.1	5.6-7.3	9.2-9.6	9.7-10.7	9.9-10.2
SAP (mm)	1994-2079	1387-1541	1208-1224	1026-1027	790-796	725-775
Pente (°)	20	17	27	12	30	11
Altitude (m)	980-1242	1084-1365	1007-1345	1052-1121	929-1041	725-775
Espèces	*F. sylvatica* *A. alba*	*F. sylvatica* *A. alba*	*F. sylvatica* *A. alba*	*F. sylvatica* *Q. pubescens*	*F. sylvatica* *Q. pubescens*	*F. sylvatica* *Q. pubescens*
• Caractéristiques de la forêt						
Nombre d'arbres (hêtre/sapin/chêne)	36/39/0	80/68/0	143/114/0	68/0/35	101/0/68	52/0/109
Moyenne (±ET) AST du hêtre (cm)	23(±10)	11(±8)	4(±5)	2(±2)	4(±5)	8(±6)
Moyenne (±ET) AST du sapin (cm)	39(±33)	24(±18)	13(±11)	-	-	-
Moyenne (±ET) AST du chêne (cm)	-	-	-	2(±1)	3(±2)	5(±4)
Hauteur dominante (m)	38	30	22	19	12	31
Surface terrière (m²/ha)	75	56	56	40	34	54
Conduite du peuplement	High stand	High stand	High stand	Coppice	Coppice stand	High stand
• Caractéristiques du sol						
Texture	clay-silt	clay-silt	clay-silt-sand	silt-sand	silt-sand	clay-silt
Profondeur de sol	65(±5)	68 (±11)	73 (±11)	50(±5)	50(±10)	56(±7)

Coordonnées: latitude and longitude; *MAT*: Température moyenne annuelle ; *SAP*: Somme annuelle des précipitations*; AST* accroissement en surface terrière

Annexe 2 : *Fagus sylvatica* (Hêtre commun)

Fagus sylvatica est une espèce d'arbres à feuilles caduques, indigène d'Europe, appartenant à la famille des Fagaceae.

Il est l'une des principales essences constitutives des forêts tempérées caducifoliées d'Europe où on peut le trouver en peuplements exclusifs de hêtraies pures ou le plus souvent associé à d'autres espèces majeures.

C'est une essence de climat tempéré humide. Les forestiers en pratiquent de longue date la sylviculture pour produire du bois de futaie anciennement destiné à l'ameublement, il est également utilisé comme source de bois de chauffage, surtout en zone de montagne.

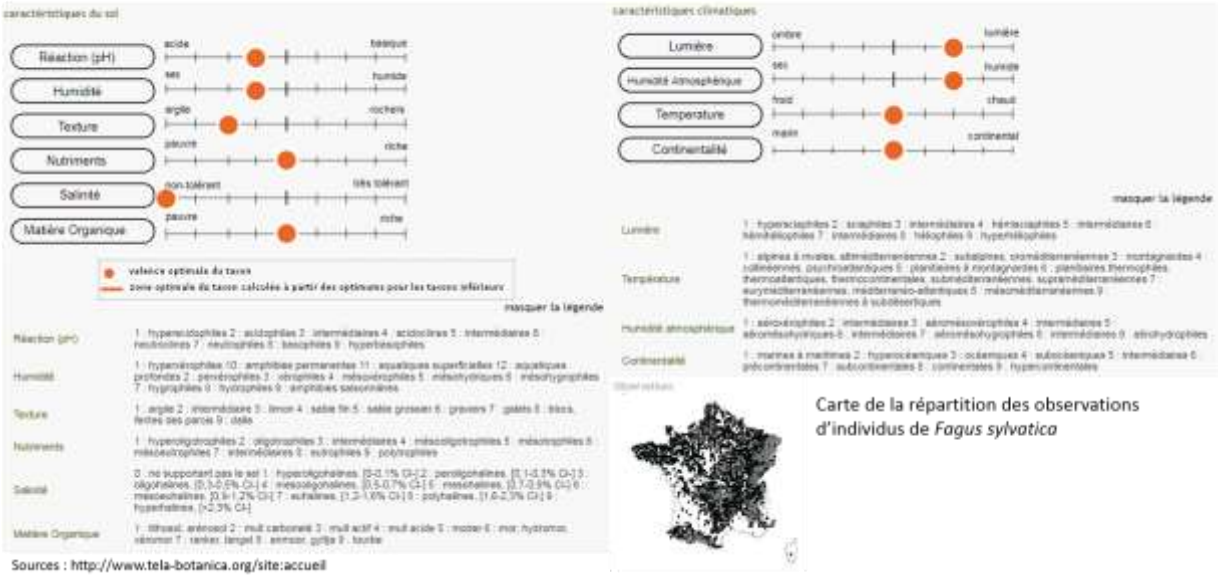
Le Hêtre commun est un grand arbre. Sur les sols de bonne fertilité, il peut s'élever facilement jusqu'à 25 à 35 m de hauteur. En futaie, le hêtre développe un tronc long et mince, dégagé de ses branches jusqu'à 15 ou 20 m de hauteur.

Divers types de sylviculture sont pratiquées dans les hêtraies européennes. Les peuplements de hêtre, plus ou moins mélangés avec d'autres essences, sont ainsi conduits en futaie régulière ou en futaie irrégulière. Jadis ils étaient traités en taillis ou en taillis sous futaie, même si le traitement en taillis simple ne convient guère au hêtre (rejets peu vigoureux).

Le bois du hêtre est très utilisé dans la fabrication de nombreux objets et ustensiles. Son grain fin et court en fait un bois facile à travailler notamment en petite menuiserie et il peut être facilement courbé par cintrage. Il se prête à toutes sortes de fabrications à condition qu'il n'y ait pas de longue portée (il est donc rarement utilisé en charpente) et qu'on ne le laisse pas dehors. C'est également un bois de feuillu utilisé depuis le milieu du XXe pour la production de pâte à papier. C'est aussi un excellent bois de chauffage, grâce à un pouvoir calorifique très élevé. Ce sont les bois d'éclaircie, de moins bonne qualité qui sont destinés à ces deux derniers usages.

L'industrie de transformation est inégalement développée selon les pays. La France, en 2003, exportait 589 000 m3 de hêtre sous forme de bois ronds, à faible valeur ajoutée, et seulement 177 000 m3 de bois sciés alors que, la même année, la Roumanie exportait seulement 29 000 m3 de bois ronds, mais 488 000 m3 de sciages, favorisant ainsi l'activité nationale.

Caractéristiques pédoclimatiques de *Fagus sylvatica*



Sources : http://www.tela-botanica.org/site:accueil

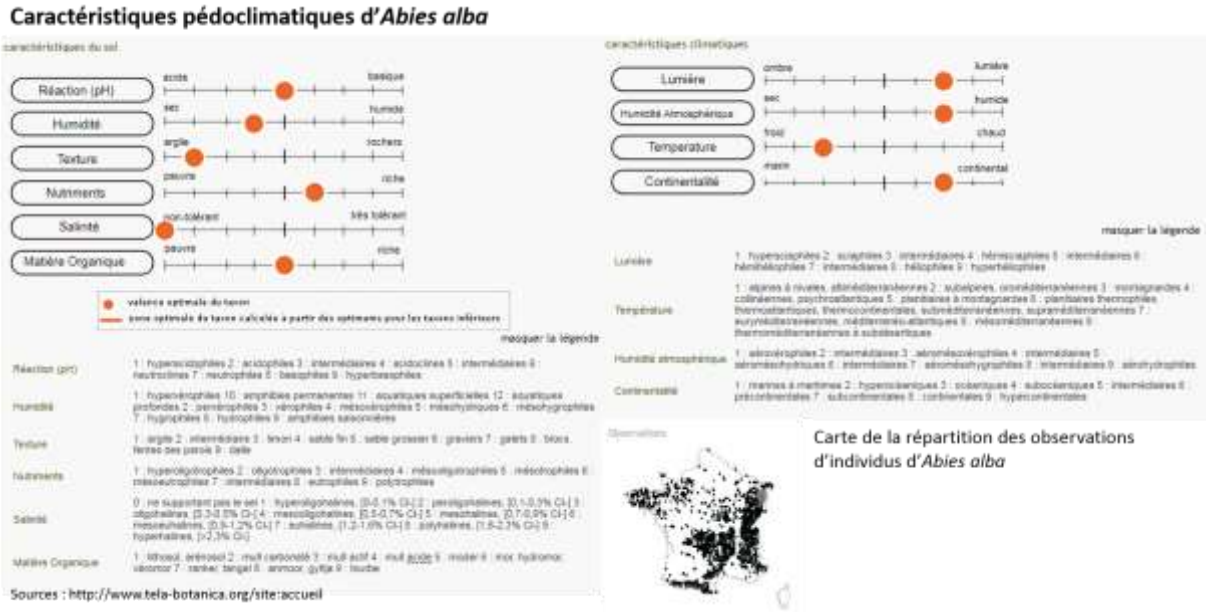
Annexe 2 : Abies alba Mill. (Sapin pectiné)

Abies alba est un conifère de la famille des Pinacées. Le sapin pectiné peut atteindre une hauteur de 60-80 m. Il vit jusqu'à 500 ans et le diamètre de son tronc peut atteindre 2 m. La cime est d'abord conique, pointue puis ovoïde, et enfin tabulaire (étalée). Le tronc est droit, les branches horizontales.

On trouve le sapin principalement dans les bois caducifoliés d'Europe méridionale, occidentale et centrale, à l'étage montagnard, sur des substrats stabilisés. Il nécessite une importante humidité atmosphérique.

Son aire de répartition est périalpine (à tendance méridionale). En France, on le trouve en Corse (1000 à 1 700 m), dans les Pyrénées (900 à 1 500 m), le Massif central (700 à 1 500 m), les Alpes (700 à 1 700 m), le Jura (500 à 1 100 m) et les Vosges (400 à 1 100 m). On le trouve généralement à une altitude comprise entre 400 et 1 800 m, de l'étage montagnard à l'étage subalpin inférieur.

Le sapin est très abrouti par les cervidés (beaucoup plus en hiver qu'en été). De plus les lièvres et les lapins peuvent provoquer des dégâts au niveau des pousses et cela entraîne des fourches.
C'est une essence importante pour la foresterie en Europe.



Annexe 3 : *Quercus pubescens* (Chêne pubescent)

Quercus pubescens est une espèce d'arbres à feuillage caduc des régions tempérées de l'hémisphère nord, appartenant à la famille des Fagaceae.

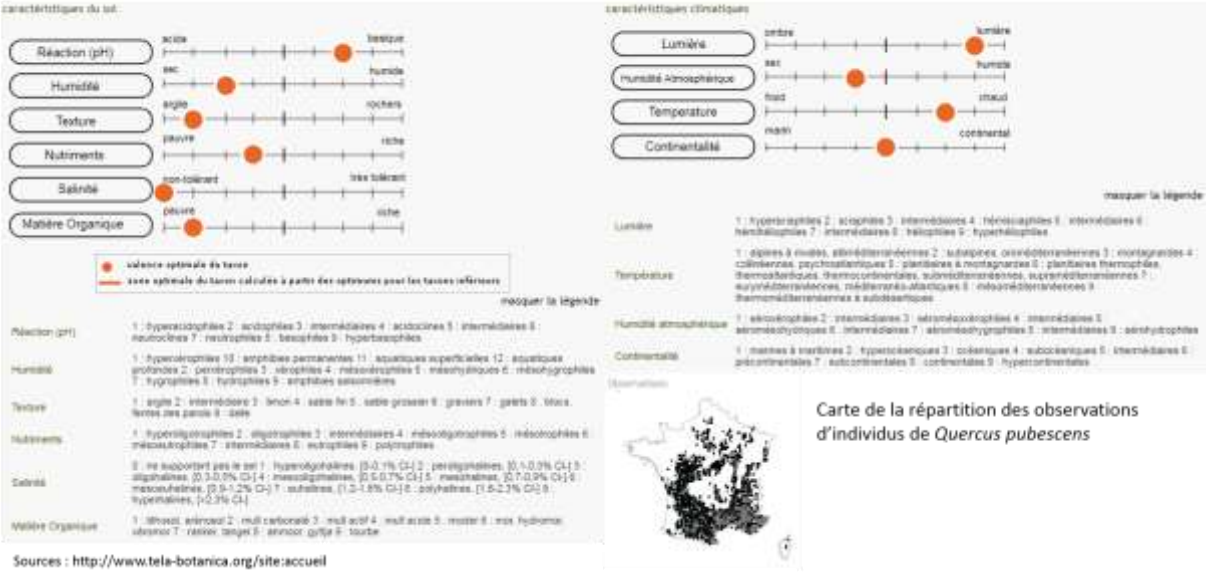
Le chêne pubescent mesure environ 10 à 25 mètres de haut, avec un tronc souvent court et tortueux en pleine lumière, et long et droit en forêt. Son feuillage est caduc.

Cette espèce est présente essentiellement dans l'Europe du Sud et le Moyen-Orient, à l'étage méditerranéen et à l'étage collinéen, on ne la retrouve donc pas au-dessus de 1 400 mètres d'altitude. Elle est également présente en Europe centrale, et elle se développe sur sol calcaire dans la moitié nord de la France.

C'est une espèce héliophile et thermophile, mais elle supporte très bien le froid. Le Chêne pubescent se développe sur pratiquement tous les types de sol. Pour ces différentes raisons on la classe souvent dans les espèces post-pionnières

Avec le chêne vert et le chêne rouvre, le chêne pubescent, aussi appelé chêne truffier, est une des principales espèces de chêne utilisée pour la trufficulture. Contrairement aux deux autres espèces il n'a pas vraiment de valorisation économique.

Caractéristiques pédoclimatiques de *Quercus pubescens*



Sources : http://www.tela-botanica.org/site:accueil

Annexe 4 :

	C	N	CELLULOSE	HEMICELLULOSE + pectines	LIGNIN	[condensed TANNINS]	[Ca]	[Mg]	[Mn]	[Fe]
Abies alba	48.5(±0.35)	1.45(±0.22)	144(±0.6)	44(±5)	18(±1.8)	3.16(±0.33)	15.6(±0.64)	1.64(±0.05)	1.00(±0.06)	0.45(±0.10)
Fagus sylvatica	46.9(±0.11)	0.85(±0.09)	18(±0.7)	39(±2)	21(±0.4)	8.07(±1.10)	11.4(±1.81)	1.99(±0.05)	0.41(±0.07)	0.22(±0.06)
Quercus pubescens	43.9(±2.91)	0.85(±0.03)	16(±0.6)	50(±2)	19(±0.7)	3.08(±0.71)	11.5(±5.26)	2.26(±0.37)	0.06(±0.01)	0.47(±0.03)

Traits chimiques des litières des trois espèces étudiées. Carbone, azote, cellulose, hemicellulose, lignine, and tannin condensé sont donnés en pourcentage de masse de litière sèche of total litter dry mass. Ca, Mg, Mn and Fe sont donnés en mg/g.

CHAPITRE I

DIVERSITE SPECIFIQUE ET STABILITE TEMPORELLE DE LA PRODUCTIVITE EN FORET DE MONTAGNE : EFFET DE LA COMPOSITION, DU CLIMAT ET DE L'ASYNCHRONIE.

CHAPITRE I

1 INTRODUCTION 80
2 MATERIALS AND METHODS 83
2.1 Field data 83
2.2 Climatic data 83
2.3 Stability metrics 84
2.4 Data analyses 87
3 RESULTS 88
3.1 Temporal stability (TS) 88
3.2 SNBE 88
4 DISCUSSION 89
REFERENCES, FIGURES AND SUPPLEMENTARY MATERIALS 93

CHAPITRE I

Le changement climatique modifie les processus de l'écosystème directement par son effet sur les conditions environnementales, mais aussi indirectement en modifiant la composition de la communauté. La diversité des écosystèmes est reconnue pour affecter le fonctionnement moyen de l'écosystème. Des études théoriques et expérimentales suggèrent que la diversité peut également stabiliser la productivité des communautés au fil du temps, grâce à l' « overyielding » et à l'asynchronie des réactions des espèces aux fluctuations de l'environnement. Cette tendance a été principalement confirmées par des expériences menées dans les prairies. Quelques études récentes sur les écosystèmes forestiers ont suggéré la même tendance mais avec des résultats contrastés.

Dans ce chapitre, nous avions pour objectif de tester si la diversité des arbres pouvait stabiliser la productivité des peuplements forestiers - en utilisant comme proxy la croissance en surface terrière - pour deux types de mélanges hêtre-sapin (*Fagus sylvatica* [L.]-*Abies alba* [L.]) et hêtre-chêne (*Fagus sylvatica* [L.]-*Quercus pubescent* [L.]). De plus, nous avons testé l'impact du climat sur ce modèle. Pour se faire nous avons utilisé des données sur les cernes des arbres provenant de parcelles forestières monospécifiques ou mixtes réparties le long d'un gradient latitudinal dans les Alpes françaises. Nous avons essayé de quantifier l'effet de la diversité sur la stabilité temporelle de la productivité, en considérant uniquement l'effet non additif du mélange.

Nous avons constaté que l'effet de diversité sur la stabilité varie en fonction de la composition du peuplement. En fait, la plupart des peuplements de hêtre-sapin n'ont pas d'effet stabilisateur significatif sur la productivité par rapport aux monocultures, contrairement aux peuplements de hêtre-chêne qui ont montré une productivité moins stable en peuplements mélangé. Nous testons en outre si ces tendances pourraient être expliquées par le niveau d'asynchronie, l' « overyielding » ou des conditions climatiques. Nous avons constaté qu'ils ne peuvent pas être entièrement expliqués par ces mécanismes ou facteurs. L'asynchronie peut contribuer à stabiliser les peuplements de hêtre-sapin, alors qu'une total synchronie observée dans les peuplements de hêtre-chêne peut expliquer pourquoi ces mélanges sont moins stables. Les tendances sur la stabilité temporelle sont significatives, mais elles ne le sont pas quand on considère seulement les effets non additifs de la stabilité temporelle. De plus, la stabilité de la productivité ne semble pas avoir été fortement influencée par l' « overyielding ». Nous avons également mis en évidence que le gradient de stress pourrait modifier l'intensité de l'influence de la diversité sur la stabilité.

Bénéficiant d'une conception originale combinant la diversité et les effets climatiques, cette étude fournit des informations sur les relations entre la diversité, le climat et la productivité forestière. Il souligne en outre l'importance de la compréhension des mécanismes qui sous-tendent ces effets. Cela nécessiterait des travaux futurs dans ce sens. Mieux décrire les effets de la diversité et de la composition sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers semble être crucial pour les gestionnaires forestiers afin de promouvoir la stabilité dans le contexte de changement climatique.

CHAPITRE I

TITLE

Tree diversity and the temporal stability of mountain forest productivity: testing the effect of species composition, through asynchrony and overyielding

Marion Jourdan[1,2,*], Christian Piedallu[3], Jonas Baudry[1], Xavier Morin[1]

AUTHORS DETAILS

[1] CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919, route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France

[2] Agence de l'environnement et de la Maîtrise de l'Energie, 20, avenue du Grésillé- BP 90406 49004 Angers Cedex 01, France

[3] AgroParisTech, UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), ENGREF

14 rue Girardet, CS14216, FR- 54042 Nancy Cedex, France

*corresponding author: marion.jourdan@cefe.cnrs.fr

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

XM conceived the original question and field setup of this study. MJ and XM designed the research and developed the methodology. MJ, JB and XM collected the data; CP simulated the climatic data; MJ processed and analyzed the data; MJ and XM led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

CHAPITRE I

Number of words:

Abstract: 247 words

Main text: 6691 words

References: 1398 words

Tables and Figures: 966 words

ABSTRACT

Climate change modifies ecosystem processes directly through its effect on environmental conditions, but also indirectly by changing community composition. Theoretical studies and grassland experiments suggest that diversity may increase and stabilize communities' productivity over time. Few recent studies on forest ecosystems suggested the same pattern but with a larger variability between the results. In this paper, we aimed to test stabilizing diversity effect for two kinds of mixtures (*Fagus sylvatica* - *Quercus pubescens* and *Fagus sylvatica* - *Abies alba*), and to assess how climate may affect the patterns. We used tree ring data from forest plots distributed along a latitudinal gradient across French Alps. We found that diversity effect on stability in productivity varies with stand composition. Most beech–fir stands showed a greater stability in productivity over time than monocultures, while beech–oak stands showed a less stable productivity. Considering non-additive effects, no significant trends were found, regardless mixed stands considered. We further found these patterns could be partially explained by asynchrony between species responses to annual climate, overyielding, and climate conditions. We also showed that the intensity of the diversity effect on stability vary along the ecological gradient, consistently with the stress gradient hypothesis for beech-oak forests. This study showed the importance of the species identity on the relationships between diversity, climate and stability of forest productivity. Better depicting diversity and composition effects on forest ecosystem functioning appears to be crucial for forest managers to promote productivity stability in the context of on-going climate change.

Key words: climate change, Alps forest, *Quercus pubescens*, *Fagus sylvatica*, *Abies alba*

1 INTRODUCTION

Climate change affects ecosystem functioning and its related services directly through its effect on environmental conditions (Olesen et al. 2007; Malhi et al. 2008), but also indirectly by changing community composition (Bertrand et al. 2011), because changes in community diversity may affect ecosystem functioning (Hooper et al. 2005; Cardinale et al. 2012), as shown in many ecosystems for mean productivity (Hector 1999; Paquette and Messier 2011). Predicting the direction and strength of these two types of effects (direct and indirect) remains a difficult task (Morin et al. 2018), partly because indirect effects have multiple facets. Former studies have shown that species diversity affects ecosystem productivity through a "performance enhancing" effect (i.e. an increasing mean ecosystem productivity) and a "buffering effect" (i.e. a decrease in temporal variance of ecosystem productivity). The latter effect is consistent with the ecological insurance hypothesis (Yachi and Loreau 1999) stating that diversity should mitigate the impact of environmental fluctuations on ecosystem functioning. Thus, changes in species composition within communities seems to not only affect mean level reached by a given ecosystem process, e.g. productivity, but it also impacts its temporal stability (often assessed as the inverse of the coefficient of variation of productivity over time, Lehman and Tilman 2000).

Regarding the performance enhancing effect, numerous theoretical, empirical and experimental studies have shown that species-rich communities generally benefit from "overyielding" in comparison to species-poor communities (Cardinale et al. 2007; Loreau and Hector 2001), i.e. greater-than-expected productivity in diverse ecosystems when compared to expectations inferred from component monocultures. This pattern has been mostly explained by "niche partitioning" in more diverse communities, i.e. a greater complementarity between species niches leads to an increase in resource uptake at the community level and also by decreased competition in more diverse communities, especially between conspecifics (Tilman 1999; Hooper et al. 2005). Experimental results on this issue mainly come from herbaceous communities. Studies have also found overyielding patterns in tree communities (Jones, McNamara, & Mason, 2005; Pretzsch, 2005), and most results on this issue have been provided by empirical observations (Paquette and Messier 2011; Vilà et al. 2013; Toïgo et al. 2015). These studies show, on average, a positive effect of diversity on forest productivity. Such studies suggest that diversity effects may strongly depend on site fertility (Pretzsch et al. 2015), with notably stronger effects in harsher environment in comparison with lowlands (Paquette and Messier 2011; Toïgo et al. 2015). Other studies also find that species composition is also relevant (Forrester 2014).

The buffering effect is much less explored and tested, particularly in forests. Here, we focus on *TS* of ecosystem productivity, calculated using annual basal area increment (*BAI*), across years (Tilman 1996). A positive effect of biodiversity on temporal stability (*TS*) is theoretically expected, as shown by analytical or simulation models for various ecosystems (Morin et al. 2011; Loreau and de Mazancourt

2013)). This expectation for diversity-stability relationships is confirmed through experiments (Hector et al. 2010; Isbell et al. 2015) and observation-based studies (Isbell et al. 2009; Hautier et al. 2014), mostly in grassland ecosystems. Only few studies deal with *TS* of stand productivity in forest ecosystems (DeClerck et al. 2006; Jucker et al. 2014; Aussenac et al. 2017; del Río et al. 2017).

Most studies based on observation *in situ* show a positive effect of diversity on *TS* in forest ecosystems (DeClerck et al. 2006; del Río et al. 2017), except one that find positive or negative effects depending on study sites (Jucker et al. 2014), while not testing how site characteristics (e.g. soil fertility, climate conditions,…) may explain this variability in observed patterns. It is noteworthy that most of these studies do not consider all dominant trees within the communities and instead focused on a few of them. There is thus no strong consensus on the effect of tree species richness on *TS* at the ecosystem level.

The mechanisms by which diversity may drive the stability of ecosystem processes over time remain weakly understood (Loreau and de Mazancourt 2013). Two main processes are proposed: i) overyielding and ii) asynchrony in species responses to environmental conditions (Hector et al. 2010). Overyielding mathematically increase ecosystem *TS* by increasing mean ecosystem productivity (higher μ) while keeping the temporal variability of ecosystem processes (σ) constant (Lehman and Tilman 2000). The effect of asynchrony is related to the temporal complementarity between species, occurring in the case of differential responses of species to environmental conditions, and reducing variability in productivity at the community level (Loreau and de Mazancourt 2013) – induced by niche differences among species (Yachi and Loreau 1999). In forest ecosystems, the few studies that have focused on this issue found that stability in productivity generally increased with asynchrony, either through modeling (Morin et al. 2014) or empirical approaches (Jucker et al. 2014; del Río et al. 2017).

The impact of climate conditions on the strength of the diversity-stability in productivity relationships remains largely unknown, especially in tree communities. To our knowledge, only Jucker et al. (2014) or del Río et al. (2017) explore this effect and found that environmental conditions may affect the stability of aboveground wood production. However, this finding is not obtained by comparing the same species mixtures along climatic gradients (Jucker et al. 2014) or is not explicitly tested (del Río et al. 2017). Yet, depicting how climate conditions may impact diversity effect on forest functioning appears critical in the context of on-going climate change, especially in Mediterranean and/or mountainous environments which are particularly sensitive to future environmental changes (Thuiller et al. 2005). Furthermore, differences between the responses of species are supposed to be more marked in stressful conditions, according the stress gradient hypothesis (*SGH*, (Lortie and Callaway 2006; Maestre et al. 2009), thus exacerbating the diversity effect in such conditions (Morin et al. 2018).

Here we aim at testing whether wood productivity (measured using *BAI*) at the stand level is more stable over time in mixed stands than in monospecific stands and whether climate conditions may

affect this possible diversity effect. To do so, we focus on two types of mixed-species forest, beech (*Fagus sylvatica* [L.]) – pubescent oak (*Quercus pubescens* [L.]) and beech – silver fir (*Abies alba* [L.]) forests in the French Alps. These mountain forest types are distributed along strong latitudinal climatic gradients (temperature and precipitation gradient), which makes them particularly interesting to explore climate effects on ecosystem functioning. Furthermore, these tree species and forest types are particularly important in this region, for both ecological and economic reasons. For instance beech-oak forests are considered of strong ecological interest in Southern French Alps (Regnery et al. 2013), while silver fir is a central species of the Northern Alps timber industry. They are thus particularly interesting to study because i) these forests have been identified as especially vulnerable to climate change (Courbaud et al. 2011), ii) beech-fir forests are well represented ecosystems in Northern French Alps while beech-oak forests are present in the Southern part, and iii) it allowed to compare two mixtures with contrasting composition. More precisely, these mixtures include two broadleaf species with contrasting shade tolerance (beech being more tolerant than pubescent oak) and drought tolerance (beech being less tolerant than pubescent oak) and a conifer and a broadleaf species with similar shade tolerance and contrasted drought tolerance (beech being more tolerant than silver fir -(Niinemets and Valladares 2006). These contrasting differences in functional properties of the two kinds of mixtures may induce various responses to same climate conditions between species. For instance, we expect that more shade-tolerant species may benefit from mixing with a less shade-tolerant species (Toïgo et al. 2015, 2017).

In this study, we test whether the productivity of mixed stands is more stable than the productivity of monospecific ones by using a network of field plots organized by triplets (i.e. a 2-species mixed stand and the two respective monospecific stands). We specifically aim at answering to the following questions:

i) Is the temporal stability of productivity at the plot scale greater in mixed stands than in monospecific stands? We expect that temporal stability of forest productivity should be stronger in mixed stands than in monospecific stands, with a stronger effect under more stressful conditions.

ii) Does species identity and climate conditions affect the direction and magnitude of the diversity effect on temporal stability in productivity? We expect the magnitude of the diversity effect to be dependent on species identity and that the role of asynchrony should increase with increasing environmental harshness, according to the SGH.

iii) What is the relative importance of the roles of overyielding *vs.* asynchrony on temporal stability? We expect that asynchrony should affect stability in productivity more strongly than overyielding, according to theoretical (Morin et al. 2014) and empirical findings (Cardinale et al. 2013).

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Field data

The field design was constituted of forest plots dominated by one species (monospecific stands) or two species (mixed stands) mainly structured by triplets of plots. These plots were located in six forest sites, distributed along a latitudinal gradient in the French Alps with contrasting climatic conditions (from North to South: Bauges, Vercors, Mont Ventoux, Luberon-Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume (Fig. 1 and Table S1)). On each site, triplets of plots were distributed along elevational gradients. All sites were characterized by limestone bedrock, with a North to West aspect. The sites have thus been selected to minimize the variability in all environmental conditions but climate, as much as possible.

The field design was divided into two parts. Northern sites (Bauges, Vercors, Mont Ventoux) are composed of beech-fir forests and Southern sites (Luberon Lagarde, Grand Luberon, Sainte-Baume) are composed of beech-oak forests. For most sites, stand structure was high forest, except in Grand Luberon where all stands showed a coppice structure. The plots were grouped into triplets within a site as much as possible, i.e. the combination of a beech monospecific plot, a fir or oak monospecific plot and a mixed plot (fir-beech or oak-beech). These triplets were distributed along an elevational gradient at the site level. Focusing on forest mixed plots with two species allows testing complementary effects in a more precise way (Forrester and Bauhus 2016; Aussenac et al. 2017) and better identifying explanatory mechanisms at a local scale. A total of 66 plots were sampled across the design (Table S1), organized in 22 triplets.

A plot was composed of a 10 m-radius disk of homogenous stand structure and composition (Fig. 1). Within this area, we measured tree characterist ics (species identity, localization, height, crown depth and diameter at breast height [DBH], i.e. at 1,30 m) and we sampled one core per tree at breast height for dendrochronological analyses using a Pressler borer. All trees with a DBH larger than 7.5 cm were cored, except for coppice stands in which only the largest stem of each coppice was cored. We thus sampled all the trees regardless of their status (dominant or understory). The slope, elevation and aspect were measured for each plot. For more details see S2 of Supplementary materials.

2.2 Climate data

To quantify the effect of climate on tree growth, we first selected variables often used in dendrochronological studies according to their known effect on tree growth (Maxime and Hendrik 2010): mean annual temperature and sum of annual precipitation, both averaged across the study period (1997 to 2012). We chose only two climatic variables to allow simple result interpretation and to keep enough statistical power for linear models. Monthly values of precipitation and temperatures were extracted from 1 km-resolution GIS layers at the whole national level (Piedallu et al. 2016). These maps were created using data from 119 and 214 non-interrupted weather stations from the Météo France network, for precipitation and temperature respectively. To build the climatic maps, a monthly model

was created for each variable using Geographically Weighted Regression (GWR, Fotheringham et al., 2002) with spatially-distributed variables describing topography, solar radiation, land use and distances to the seas (Piedallu et al, 2016). Cross-validation was used to validate these maps, showing on French territory an average r^2 ranging from 0.80 for precipitation to 0.94 for mean temperatures.

2.3 Stability metrics

We analyzed growth dynamics using tree rings collected over the 15 years from 1997 to 2012. Each tree ring was first photographed with a large-resolution camera coupled with a binocular lens. The width of each ring was then assessed with ImageJ software (https://imagej.nih.gov/ij/index.html), with an accuracy of 0.01 mm. All cores were cross-dated using the method published by (LEBOURGEOIS and MERIAN 2012). Diameter increments were transformed into basal area increments (*BAI*) using measured DBH (Biondi and Qeadan 2008)). We obtained reliable growth time-series for 1235 trees (596 beech, 387 fir, 240 oak and 12 for other trees species – mostly Scots pine, maple and spruce trees).

This study aimed at assessing forest productivity by sampling all trees in a plot instead of sampling only some a few trees like classically done (e.g. NFI-based studies). Considering all trees should allow to better quantifying the whole competitive environment within each plot, in terms of competition for light or water. However we did not obtain growth data for all trees due to the difficulty of reading some cores, especially in the southern sites. As the unreadable cores were not equally distributed across the network of plots but also inside each triplet, it was not possible to focus on only the subsample of available trees (i.e. trees with a usable core) to calculate *TS* for the whole plot. Hence to assess the productivity of the whole plot, we reconstructed of the temporal series of *BAI* of the missing individuals, i.e. 924 trees – thus *ca.* 40% of total dataset (meaning that the number of sampled trees remains much larger than what is usually done when focusing on dominant trees). To do so, we fitted a linear model for each stand type and each species in each site for each year, with *BAI* as the variable to explain and annual tree basal area as explanatory variables. With the model's estimates, we predicted a *BAI* for each missing tree time-series (models' estimates shown in Table S3).

TS of tree communities was estimated using annual *BAI* at the plot level over the last 15 years. The increment at year *j* (BAI_j) was calculated by summing the *BAI* of all trees for each plot:

$$BAI_j = \sum_i^n BAI_{ij} \quad (1)$$

with *n* being the number of trees in the plot and BAI_{ij} being the basal area increment of tree *i* at year *j*.

We used the inverse of coefficient of variation of basal area increment (Lehman and Tilman 2000) to calculate *TS* from the growth time-series:

$$TS_{1997-2012} = \frac{\mu_{BAI(1997-2012)}}{\sigma_{BAI(1997-2012)}} \quad (2)$$

with μ_{BAI} and σ_{BAI} being respectively the mean and standard deviation of plot annual basal area increments between 1997 and 2012. A high *TS* value thus corresponds to a large temporal stability in productivity.

To better test the non-additive effect of diversity on *TS*, we quantified also net biodiversity effect on temporal stability of productivity (hereafter "*SNBE*"), built in analogy to net biodiversity effect usually calculated for mean productivity (Loreau and Hector 2001). A *SNBE* value close to 0 means that the stability of stand productivity of mixed stands is close to the stability expected from monospecific stands, under the null hypothesis that there are no interspecific interactions between co-existing species. Positive and negative *SNBE* values respectively correspond to a larger and weaker stability of mixed stands productivity than expected from monospecific stands. This method made it possible to calculate gain or loss in stability of productivity when comparing mixed with monospecific stands taking into account the various relative abundances of species across sites. The chosen field design, relying on triplets of forest plots, is perfectly suited for such calculation as it provides data on mixtures and monospecific stands for the same environmental conditions. The *SNBE* thus relies on the comparison of the observed *TS* of a mixed stand (TS_{obs_i}) with a corresponding theoretical expected *TS* (TS_{th_i}).

Theoretical expected stability of mixed stand productivity was reconstituted using the productivity of species in monospecific stands and the species' relative abundance in the observed mixed stand (calculated using basal area). Thus TS_{th_i} was computed using a theoretical productivity $BAI_{th_{i,j}}$ for each mixed plot *i* and for each year *j*, according to the method developed by Loreau (1998). The productivity of each mixed stand has been partitioned into three parts (see Fig. S5): productivity of beech trees, productivity of accompanying species (fir or oak) and productivity of other species. The relative abundance of each species in the mixed stand (p_{Fagus}, $p_{Quercus\ or\ Abies}$ and p_{other}) was calculated using the summed initial basal area of each species (i.e. in 1997). The structure of stands (i.e. total basal area) was similar within a triplet in most cases (see Table S4), but we removed triplets (n = 4) because they showed too dissimilar stand characteristics (total basal area, dominant height, density) from this analysis. We thus finally obtained 22 triplets to analyse. As the effects of "other species" were negligible regarding their weak values of *BAI*, they were considered constant between monospecific and mixed stands. The theoretical expected annual productivity of each mixed plot *i* was estimated for each species using the annual productivity of monospecific stands ($BAI_{or\ Abies_{i,j}}$) at year *j* in the same triplet. The theoretical annual productivity $BAI_{th_{i,j}}$ is thus:

$$BAI_{th_{i,j}} = BAI_{Fagus_{i,j}} * p_{Fagus_i} + BAI_{Quercus\ or\ Abies_{i,j}} * p_{Quercus\ or\ Abies_i} + BAI_{Other_j} * p_{other_i} \quad (3)$$

Then using Equations (2) and (3), the *SNBE* of a mixed plot *i* is calculated as:

$$SNBE_i = TS_{obs_i} - TS_{th_i} \quad (4)$$

$SNBE_i$ was then calculated at the species level to better understand relative role of each species in the results of $SNBE_i$ at plot level. It allows to better depict the non-additive effect of diversity on temporal stability. To do so, we compared the observed productivity stability of only one species in a given mixture with theoretical productivity stability of same species calculated from the monospecific stand while respecting the relative abundance of species in mixture. The analyses of $SNBE_i$ at species level was done separately for each part of the gradient (i.e. beech-fir and beech-oak forests).

In the second approach, we used a correction for the total basal area, to take into account the possible heterogeneity of the stands structure within triplets. To do so, we used the same methodology than in the first approach (see above) but applying a correction factor for the difference in basal area between mixed and monospecific plots of the same triplet (the results will be presented Appendix 6 and 7). In this case no triplets was removed. The correction factor p_c between a monospecific stand and the mixed stand of a same triplet was calculated using the summed initial basal area of each species (i.e. basal area in 1997):

$$p_c = \frac{BA_{tot,mixed}}{BA_{tot,mono}} \quad (5)$$

with $BA_{tot,mixed}$ and $BA_{tot,mono}$ being respectively the total basal area of the mixed stand and of a monospecific stand.

$$BAI_{th_j} = BAI_{F_j} * p_F * p_{c,F} + BAI_{Q/A_j} * p_{Q/A} * p_{c,Q/A} + BAI_{Other_j} * p_{other} \quad (6)$$

Then, for both approaches, we used a Student t-test to test whether the *SNBE* values were significantly different than 0.

Two main diversity-related mechanisms are supposed to affect temporal stability of plot productivity: change in mean productivity across years (hereafter called "overyielding") and asynchrony in species response to environmental conditions (hereafter called "asynchrony"). To detect an overyielding effect, we calculated the net diversity effect (NBE_i, (Loreau and Hector 2001)), as follows:

$$NBE_i = \mu_{BAI_{obs_i}} - \mu_{BAI_{th_i}} \quad (5)$$

with $\mu_{BAI_{obs_i}}$ and $\mu_{BAI_{th_i}}$ being the real and theoretical averaged annual productivity respectively between 1997 and 2012, following the same calculation shown in Equation (3). A positive NBE_i means that mixed stand productivity was larger than expected when interspecific interactions are discarded (Loreau and Hector 2001).

For each mixed stand, we calculated an index of asynchrony to test for its possible stabilizing effect on *BAI* (de Mazancourt et al. 2013). To do so, we used the metric η developed by Gross et al. (Gross et al. 2014), defined as the average across species of the correlations between *BAI* time-series of each species and *BAI* time-series of all other species in the community. Therefore, η is calculated as follows:

$$\eta = -\left(\frac{1}{n}\right) \sum_l corr(BAI_l, \sum_{j \neq l} BAI_j) \quad (6)$$

with BAI_l being the productivity of species *l* in a community of *n* species. The index η ranges from -1 when species are perfectly synchronized to 1 when species are perfectly asynchronized, as defined in (Gross et al. 2014). The case $\eta = 0$ occurs when species' growths fluctuate independently. In our study, the maximum diversity is $n = 2$, thus η can be simply written as:

$$\eta = -\mathrm{corr}(BAI_{Fagus}, BAI_{Quercus\ or\ Abies}) \quad (7)$$

with $BAI_{Fagus\ or\ Quercus\ or\ Abies}$ being the productivity of each species in the same triplet.

2.4 Data analyses

We first tested whether *TS* varied across stand types, for the different parts of the gradient. Effects of NBE_i, asynchrony, and total basal area (G_{tot_i}), with *i* mixed plot, on TS_i were tested using linear models and AIC comparisons. We used the following model for the whole gradient:

$$TS_i \sim NBE_i + \eta_i + G_{tot_i} + Composition + (site) \quad (8),$$

with *Composition* representing the part of the gradient considered, which corresponds to species considered (i.e. fir-beech forest for North and oak-beech forest for South) and *site* is defined as a random effect.

As the effects of climate and stand composition may be confounded along the whole gradient, we thus used two other models to consider the climatic conditions at the site level (instead of a random effect for the site), one for each sub-gradient (i.e. beech-fir and beech-oak forests separately):

$$TS_i \sim NBE_i + \eta_i + G_{tot_i} + T_{mean_i} + P_i \quad (9)$$

with T_{mean_i} being the mean annual temperature and P_i being the sum of annual precipitation.

To test whether *TS* between mixed and monospecific stands may change with environmental conditions, i.e. testing the SGH with our mixed-pure stand comparison, we focused on mixed stands *vs.* beech monospecific stands because beech was the only species present along the whole gradient. To do so, we calculated the ratio $\frac{TS_{mixed}}{TS_{beech\ monosp}}$. This ratio was superior to 1 in 13 cases among the 22 triplets. Then we carried-out a linear model of the ratio against the mean productivity (in $m^2.ha^{-1}.yr^{-1}$) of each mixed stand, i.e. using the mean productivity as an integrative proxy for site's conditions.

We used the same kind of analyses to test for the effects of *NBE* and asynchrony on *SNBE*, thus using linear models and AIC comparisons. We used the following model for the whole gradient (with the both approaches: with and without stand structure correction):

$$SNBE_i \sim NBE_i + \eta_i + Composition + (site) \quad (10),$$

with *Composition* representing the part of the gradient considered, which also corresponds to the species considered (i.e. fir-beech for North and oak-beech for South) and *site* is defined as a random effect. Because of relative abundance of each species, G_{tot_i} will not be considered in this analysis.

As for the tests on *TS*, we used two other models to consider the climatic conditions at the site level (instead of a random effect for the site), one for each sub-gradient:

$$SNBE_i \sim NBE_i + \eta_i + T_{mean_i} + P_i \quad (11).$$

Like for the ratio of *TS* described above, we carried-out a linear model of $SNBE_i$ against the mean productivity of each mixed stand.

All analyses have been carried-out with R software (R version 3.3.0)

3 RESULTS

3.1 Temporal stability (*TS*)

Temporal stability of mixed stands and monospecific stands productivity (all species combined) were not significantly different across the whole gradient (*TS*, P>0.05, t-test, n=66 plots), nor for each sub-gradients (beech-fir and beech-oak forests), although the mean *TS* was stronger for mixed stands in the beech-fir forests (μ_{mixed} = 7.73±0.61 (n=14) vs. $\mu_{\text{monospecific}}$ = 6.84±0.56 (n=27), P = 0.12).

Focusing on mixed plots, we tested the effect of several potential drivers on *TS*. Relying on AIC to compare the several linear models, we found that *TS* was significantly dependent on asynchrony and *NBE* for the whole gradient (Table 1-a), but only on asynchrony for the beech-fir forests. Coefficient analysis showed that *TS* increased with asynchrony between species (Table 1-b and Fig. 3-a). In beech-oak forests, *TS* was dependent on asynchrony, *NBE*, total basal area and climatic variables. Coefficient analysis notably showed that *TS* decreased with asynchrony and *NBE*, although not significantly, and that it decreased with increasing temperatures.

No trend has been depicted in the beech-fir forests (slope estimate = -0.07; P > 0.05, r^2 = 0.001, n= 13), but the ratio $\frac{TS_{mixed}}{TS_{beech\ monosp}}$ significantly decreased with increased productivity in the beech-oak forests (slope estimate = -1.16; P < 0.01, r^2 = 0.49, n=8), meaning that diversity effect on temporal stability of productivity decreased in favorable conditions (i.e. $\frac{TS_{mixed}}{TS_{beech\ monosp}} > 1$, Fig. 5).

3.2 SNBE

The *SNBE* index was either positive or negative in the beech-fir sites depending on the triplet, but only negative values were found in the beech-fir forests (Fig. 2-a). Thus, the productivity of mixed beech-oak plots appears to be less stable than expected from the stability in productivity of monospecific plots (Fig. 2).

Calculating the *SNBE* for each species separately, we found that productivity of beech trees were less stable in the mixed stands than expected from monospecific stands in Southern sites (Fig. 2-d), while no trend was detected for oaks in Southern sites and for beech and fir in Northern sites.

Focusing on mixed plots, we tested the effect of several potential drivers on *SNBE*. Relying on AIC to compare the several linear models, we found that *SNBE* was significantly dependent on asynchrony and *NBE* for the whole gradient (Table 2-a). In beech-fir and beech-oak forests, coefficient analysis showed that *TS* increased with asynchrony between species (Table 2-b and Fig. 4-a), but trend is not significant. According to the AIC criterion, *SNBE ~ 1* (null model) is equivalent to *SNBE* ~ η.

No trend has been depicted regardless the dataset considered (P> 0.05) for the relationship between productivity and *SNBE* ratio.

The same trend was observed with the second method (i.e. correcting for possible differences in total basal area between plots inside a triplet) regarding the effect of asynchrony on *SNBE* across the whole gradient, without any significant effect of climate on each kind of tested forests. It is noteworthy that the effect of overyielding on *SNBE* was on average negative, although not significant (Appendix 6 and 7).

4 DISCUSSION

We find that species richness only marginally significantly affects the *TS* in annual productivity in both kinds of studied stands. However, *TS* appears to depend on asynchrony in species responses to environmental conditions (Table 1), especially for the beech-fir stands. The results on *SNBE*, depicting non-additive effects of species richness in the stability of productivity, shows that the stability of mixed stands do not strongly differ from expectations from monospecific stands taking species relative abundance into account (Table 2). The variability in *SNBE* values is shown to be dependent on species composition, as *SNBE* is negative for oak-beech stands and not significant for fir-beech stands. There is also no difference in *SNBE* between trees in mixed or monospecific plots when each species is examined separately, except for beech in the beech-oak forests (Fig. 2).

The few studies testing the effect of stand diversity on temporal stability of productivity in forest ecosystems generally report contrasted results (DeClerck et al. 2006; Jucker et al. 2014; del Río et al. 2017), as some of them reported increasing stability with stand diversity (Jucker et al. 2014; del Río et al. 2017) while others do not find any significant effect (DeClerck et al. 2006). Our results do not show strong differences between pure and mixed plots regarding TS, while they show a decrease in *SNBE* for one of the mixtures tested and no significant effect for the other one. However, any comparisons with our results remain nevertheless limited, because the cited studies focus on different mixed stands than those study here: conifer stands in Sierra Nevada (DeClerck et al. 2006) or Scots pine-beech across Europe (del Río et al. 2017). The study by (Jucker et al. 2014) test diversity effect on *TS* in various forest types in six sites across Europe, include beech-fir stands in one site (Romania) but no specific results on these stands are provided. However, although it is not enough to draw any generalities, it is noticeable that the negative effect of diversity on *TS* report by Jucker et al. (2014) occurred in the only Mediterranean site tested, thus in the same kind of conditions as the negative effect found in the beech-oak mixture in our study. Furthermore, Jucker et al. (2014) and two other cited studies (DeClerck et al. 2006; del Río et al. 2017) do not test the impact of climate on the same mixtures along climatic gradients.

Regarding the differences between the effect of diversity on stability in productivity at the community *vs.* species levels, (Tilman et al. 2006) show that diversity may stabilize the community while destabilizing each species by analyzing data from biodiversity and ecosystem functioning (*BEF*) experiments on grasslands, reconciling an old debate (Ives and Carpenter 2007). Although it focus on one specific two-species mixture (beech-Scot pine stands), del Río et al. (2017) find consistent results

with experimental studies on grasslands. Our results confirm also this trend for beech-oak stands, especially regarding population level, as mean *SNBE* values are significantly negative at species level for beech.

Our results further show that asynchrony in species' responses to environmental fluctuations increased *TS* of mixed beech-fir stands, while *NBE* and asynchrony do not affect significantly *SNBE* (Table 2). It is noticeable that our findings on the role of asynchrony on *TS* are consistent with theoretical expectations (Cardinale et al. 2013, but see Morin et al. 2014), and with other empirical studies on forest ecosystems (Jucker et al. 2014; del Río et al. 2017). Our results on *SNBE* tend to suggest that the trend highlighted for *TS* mostly relies on pure additive effects, i.e. related to dominance effects. However, asynchrony effect is almost marginally significant (Table 2-a) consistently with results on *TS*.

In several studies, it is demonstrated that asynchrony in species responses lead to compensatory dynamics between species (Loreau 2010; Morin et al. 2014), supporting the biodiversity insurance hypothesis (Yachi and Loreau 1999). This finding is also consistent with the finding that diversity's effect on *TS* varies among species and stand types (de Mazancourt et al. 2013). In fact, in the case of strong asynchrony, co-existing species do not experience an increase or decrease in productivity during the same years, which may explain why stand productivity is generally more stable in mixed stands relative to monospecific stands. Species asynchrony is thus expected to be higher in communities composed of functionally different species, as these species are expected to show a weaker covariation in their response to climate fluctuations in non-limiting conditions, i.e. not stressful ones (Hector et al. 2010). For instance, mixed stands stability including beech and Scot pine trees - thus two species with large functional differences (deciduous *vs.* evergreen, shade-tolerant *vs.* pioneer species, drought sensitive *vs* resistant) – is found to increase with increasing asynchrony of these two species' responses (del Río et al. 2017), although most of the studied mixed stands actually show synchronous *BAI* time-series. In our study the weak asynchrony effect may be due to that physiological difference between species not inducing a strong enough asynchrony. For example, for beech-fir mixed stands, asynchrony level vary hugely (from -0.5 to +0.5). Even it is a deciduous-evergreen mixed stand, both species have similar drought sensitivity and shade-tolerance. This weak difference may not be enough to induce a systematically strong asynchrony level at the stand level.

Regarding beech-oak mixed stands, the asynchrony effect on stability in productivity is consistent. In fact, almost all mixed beech-oak stands show negative *SNBE* (-1.37±0.69) and asynchrony (-0.21±0.26) values, which thus confirms that mixed stands with more synchronous species responses leads to stands less stable than expected in terms of productivity (Fig. 3-a). This may first seem surprising because beech and pubescent oak have different ecological strategies, with contrasting shade tolerances and, more importantly, various responses to environmental conditions. In fact, pubescent oak is supposed to be more resistant to drought than beech, while beech is better adapted to cold conditions

(Rameau et al. 1999). The three Mediterranean sites (particularly Grand Luberon and Luberon-Lagarde) are characterized by intense drought events (with particularly very little summer precipitation), but they are also located at relatively high elevation (from 750 m to 1150 m *a.s.l.*), with low temperatures in winter and spring. Therefore, while beech trees may be more sensitive to drought, the growth of pubescent oak trees may be strongly affected by air and soil temperatures as these trees are close to their elevational limit in the region (Rameau et al. 1999). As a result, the growth rates of the two species in the Mediterranean sites tend to co-vary more strongly over time compared to the beech-fir stands, as we observe in the studied plots, leading, on average, to a reduced asynchrony and to a weak or even negative effect of tree diversity on stand stability.

Testing for forest composition effect on productivity stability necessarily implies studying same species under various climate conditions. In our study, climatic range in which the same mixed stands can co-occur (i.e. same co-existing species) and can be comparable (i.e. controlling for other environmental factors, such as aspect or soil conditions) may be very constrained, which thus strongly limits the range of climatic conditions that could be explored. We therefore had to split our analyses involving the test of the effect of climatic conditions on *TS* between the beech-fir and beech-oak stands, to avoid any confounding effect of co-variation in climate conditions within species composition (Table 1-2). In doing so, no effect of the variation in climate conditions, temperature and precipitation on *SNBE* is found neither in beech-oak stands (in the beech-oak forests) nor in beech-fir stand (in fir-beech forests). The number of triplets sampled appeare to still be limiting regardless of the large field sampling effort they necessitated. One original goal of the present study is indeed to test for the effect of environmental conditions on the link between tree diversity and ecosystem functioning, which has been rarely done previously (del Río et al. 2017).

In the last two decades, study of *NBE* (Loreau and Hector 2001) on mean productivity is classically done in *BEF*-studies focusing on grasslands (Huston 1997; Marquard et al. 2009) and on forests (Morin et al. 2011; Grossman et al. 2017). Our study is the first with (del Río et al. 2017), to our knowledge, to assess the relationship between diversity and temporal stability of productivity in forests while controlling for species' relative abundances between mixed and monospecific stands. Then, similarly to the use of *NBE* instead of comparing the mean productivity of mixed and monospecific stands (as illustrated in (Morin et al. 2011), we believe that using the *SNBE* allows to focus on non-additive effect of diversity on stability in productivity and to better compare stands, especially as the relative abundance of species in *in-situ* mixed forests necessarily vary among and within sites. Furthermore, this standardization between mixed stands also allows a better exploration of the underlying processes driving temporal stability in productivity (e.g. overyielding and asynchrony). It also allows removing a large part of external variability, such as environmental conditions and variability in stand characteristics (e.g. structure) between triplets. This triplet-based design is thus perfectly suited to this analysis.

Regarding the potential links between the SGH and the diversity effects on stability in productivity, we find results consistent with the SGH when considering the *TS* ratio between mixed stands and beech monospecific stands for beech-oak stands, but not for beech-fir stands. A possible explanation is that environmental conditions in beech-fir stands may not be harsh enough to highlight any effect of the SGH, as already discussed. Contrarily, *TS* increased in mixed beech-oak stands relatively to monospecific beech stands with increasing environmental harshness in the Mediterranean sites where the conditions are much more stressful than in the beech-fir forests. However, this pattern disappeare when considering *SNBE*. This may suggest that environmental harshness modulates the diversity effect on stability in productivity mostly through changes in species dominance (i.e. a non-additive effect).

The forest plots consider here were mostly high forests. However, one site include coppice stands (Grand Luberon – although it is noticeable that there was no management in this site for the last 40 years at least). We do not take into account this difference in stand structure because Grand Luberon was the most stressful site, and it is impossible to disentangle the effects. However, this point must be kept in mind, especially to interpret the results in the Grand Luberon site.

Our sampling design allows us to obtain dendrochronological data for a large part of all the individual trees in field design. Former studies usually rely on a stratified sampling design, i.e. just a few trees in the plots are cored (DeClerck et al. 2006; Jucker et al. 2014; del Río et al. 2017). Our study the rationale is to focus on the whole stand level, which require the sampling of all trees, to minimize the error in growth estimates. We believe that doing so is especially important when studying the temporal stability in productivity at the plot level, as the contribution of each tree matters. In fact, it is shown that the number of trees sampled may be an important bias to study forest response to environmental change (Mérian et al. 2013). Reconstructing growth series of missing trees may introduce biases, because basal area increments modeled using basal area may induce a homogenization of growth at the intraspecific level that may affect *TS* as well as the calculation of asynchrony.

Finally, we believe that this approach remains key to properly understand how climate variability and diversity may affect temporal stability in productivity, especially for forest ecosystems for which experiments are difficult to carry-out and monitor in the long-term. However, using such a design imposes intense field work and brings some constraints as mentioned above, which led us to focus on a restricted number of mixtures. A continuation of this work would be to extend the range of mixtures sampled, by focusing on mixed stands including species predicted to be sensitive to climate change, e.g. *Pinus sylvestris* and *Picea abies*, in addition to the three species studied here. Another important criterion in the selection of the mixed stand composition should be the persistence or transience of the mixture. The study of permanent, or long-lasting, mixtures, as done here, provide more

complementary information on the mechanisms driving diversity-productivity relationships than more transient mixtures (e.g. beech – Scots pine mixed stands del Río et al. 2017) (Cordonnier et al. 2018).

DATA ACCESSIBILITY

Data will be deposited in the Dryad Digital Repository.

ACKNOWLEDGMENTS

This study strongly benefitted from the help of E. Defossez, for his assistance in collecting the data. We thank S. Coq and several students for additional help in collecting the data. T. Cordonnier, P. Vallet and F. Lebourgeois provided helpful comments on earlier versions of the manuscript. We also thank L. Gillespie who corrected the English of the manuscript. We greatly thank the *Office National des Forêts* for allowing access to the sites, and especially J. Ladier, P. Dreyfus and C. Riond from the *Recherche-Développement-Innovation* department for their help in selecting the plots. MJ benefitted from an ADEME grant. This study was mostly funded by the project DISTIMACC (ECOFOR-2014-23, French Ministry of Ecology and Sustainable Development, French Ministry of Agriculture and Forest) and benefitted from the ANR project BioProFor (contract no. 11-PDOC-030-01).

REFERENCES

Aussenac R, Bergeron Y, Ghotsa Mekontchou C, et al (2017) Intraspecific variability in growth response to environmental fluctuations modulates the stabilizing effect of species diversity on forest growth. J Ecol 105:1010–1020. doi: 10.1111/1365-2745.12728

Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, et al (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature 479:517–520. doi: 10.1038/nature10548

Biondi F, Qeadan F (2008) A Theory-Driven Approach to Tree-Ring Standardization: Defining the Biological Trend from Expected Basal Area Increment. Tree-Ring Res 64:81–96. doi: 10.3959/2008-6.1

Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, et al (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486:59–67. doi: 10.1038/nature11148

Cardinale BJ, Gross K, Fritschie K, et al (2013) Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. Ecology 94:1697–1707. doi: 10.1890/12-1334.1

Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, et al (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. Proc Natl Acad Sci 104:18123–18128

Cordonnier T, Kunstler G, Courbaud B, Morin X (2018) Managing tree species diversity and ecosystem functions through coexistence mechanisms. Ann For Sci 75.: doi: 10.1007/s13595-018-0750-6

Courbaud B, Kunstler G, Morin X, Cordonnier T (2011) What is the future of the ecosystem services of the Alpine forest against a backdrop of climate change? Rev Géographie Alp. doi: 10.4000/rga.1317

DeClerck FA, Barbour MG, Sawyer JO (2006) Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. Ecology 87:2787–2799

del Río M, Pretzsch H, Ruíz-Peinado R, et al (2017) Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris-Fagus sylvatica* mixtures across Europe. J Ecol 105:1032–1043. doi: 10.1111/1365-2745.12727

de Mazancourt C, Isbell F, Larocque A, et al (2013) Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. Ecol Lett 16:617–625. doi: 10.1111/ele.12088

Forrester DI (2014) The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. For Ecol Manag 312:282–292. doi: 10.1016/j.foreco.2013.10.003

Forrester DI, Bauhus J (2016) A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. Curr For Rep 2:45–61. doi: 10.1007/s40725-016-0031-2

Gross K, Cardinale BJ, Fox JW, et al (2014) Species Richness and the Temporal Stability of Biomass Production: A New Analysis of Recent Biodiversity Experiments. Am Nat 183:1–12. doi: 10.1086/673915

Grossman JJ, Cavender-Bares J, Hobbie SE, et al (2017) Species richness and traits predict overyielding in stem growth in an early-successional tree diversity experiment. Ecology. doi: 10.1002/ecy.1958

Hautier Y, Seabloom EW, Borer ET, et al (2014) Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. Nature 508:521–525. doi: 10.1038/nature13014

Hector A (1999) Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. Science 286:1123–1127. doi: 10.1126/science.286.5442.1123

Hector A, Hautier Y, Saner P, et al (2010) General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. Ecology 91:2213–2220. doi: 10.1890/09-1162.1

Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, et al (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol Monogr 75:3–35

Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. Oecologia 110:449–460. doi: 10.1007/s004420050180

Isbell F, Craven D, Connolly J, et al (2015) Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. Nature 526:574–577. doi: 10.1038/nature15374

Isbell FI, Polley HW, Wilsey BJ (2009) Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. Ecol Lett 12:443–451. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01299.x

Ives AR, Carpenter SR (2007) Stability and diversity of ecosystems. science 317:58–62

Jactel H, Gritti ES, Drössler L, et al (2018) Positive biodiversity–productivity relationships in forests: climate matters. Biol Lett 14:20170747. doi: 10.1098/rsbl.2017.0747

Jones HE, McNamara N, Mason WL (2005) Functioning of mixed-species stands: evidence from a long-term forest experiment. For Divers Funct 111–130

Jucker T, Bouriaud O, Avacaritei D, Coomes DA (2014) Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. Ecol Lett 17:1560–1569. doi: 10.1111/ele.12382

Lebourgeois F, Merian P (2012) Principes et méthodes de la dendrochronologie. LERFOB AgroPariTech Cent Nancy 85p

Lehman CL, Tilman D (2000) Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities. Am Nat 156:534–552. doi: 10.1086/303402

Loreau M (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. Philos Trans R Soc B Biol Sci 365:49–60. doi: 10.1098/rstb.2009.0155

Loreau M (1998) Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. Proc Natl Acad Sci 95:5632–5636

Loreau M, de Mazancourt C (2013) Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. Ecol Lett 16:106–115. doi: 10.1111/ele.12073

Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature 412:72

Lortie CJ, Callaway RM (2006) Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. J Ecol 94:7–16. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01066.x

Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. J Ecol 97:199–205. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x

Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, et al (2008) Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. Science 319:169–172. doi: 10.1126/science.1146961

Marquard E, Weigelt A, Temperton VM, et al (2009) Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment. Ecology 90:3290–3302

Maxime C, Hendrik D (2010) Effects of climate on diameter growth of co-occurring Fagus sylvatica and Abies alba along an altitudinal gradient. Trees 25:265–276. doi: 10.1007/s00468-010-0503-0

Mérian P, Bert D, Lebourgeois F (2013) An Approach for Quantifying and Correcting Sample Size-Related Bias in Population Estimates of Climate-Tree Growth Relationships. For Sci 59:444–452. doi: 10.5849/forsci.12-047

Morin X, Fahse L, de Mazancourt C, et al (2014) Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. Ecol Lett 17:1526–1535. doi: 10.1111/ele.12357

Morin X, Fahse L, Jactel H, et al (2018) Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. Sci Rep 8.: doi: 10.1038/s41598-018-23763-y

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

Niinemets Ü, Valladares F (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. Ecol Monogr 76:521–547

Olesen JE, Carter TR, Díaz-Ambrona CH, et al (2007) Uncertainties in projected impacts of climate change on European agriculture and terrestrial ecosystems based on scenarios from regional climate models. Clim Change 81:123–143. doi: 10.1007/s10584-006-9216-1

Paquette A, Messier C (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. Glob Ecol Biogeogr 20:170–180. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x

Piedallu C, Gégout J-C, Lebourgeois F, Seynave I (2016) Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. J Veg Sci 27:387–399. doi: 10.1111/jvs.12370

Pretzsch H (2005) Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. Ecol Stud 176:41–64

Pretzsch H, del Río M, Ammer C, et al (2015) Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (Pinus sylvestris L.) and European beech (Fagus sylvatica L.) analysed along a productivity gradient through Europe. Eur J For Res 134:927–947. doi: 10.1007/s10342-015-0900-4

Rameau J-C, Mansion D, Dumé G (1999) {Flore forestière française, Montagnes}. Institut pour le Développement Forestier

Regnery B, Paillet Y, Couvet D, Kerbiriou C (2013) Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? For Ecol Manag 295:118–125. doi: 10.1016/j.foreco.2013.01.009

Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB, et al (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. Proc Natl Acad Sci U S A 102:8245–8250

Tilman D (1999) The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles101. Ecology 80:1455–1474. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2

Tilman D (1996) Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability. Ecology 77:350–363. doi: 10.2307/2265614

Tilman D, Reich PB, Knops JMH (2006) Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. Nature 441:629–632. doi: 10.1038/nature04742

Toïgo M, Perot T, Courbaud B, et al (2017) Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. J Ecol. doi: 10.1111/1365-2745.12811

Toïgo M, Vallet P, Perot T, et al (2015) Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. J Ecol 103:502–512. doi: 10.1111/1365-2745.12353

Vilà M, Carrillo-Gavilán A, Vayreda J, et al (2013) Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production. PLoS ONE 8:e53530. doi: 10.1371/journal.pone.0053530

Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. Proc Natl Acad Sci 96:1463–1468

Tables

Table 1

Linear models of Stand Temporal Stability (*TS*) against asynchrony (η), Net Biodiversity Effect (*NBE)* and climate variables for the whole dataset (*Total*), and for beech-fir and beech-fir stands of the gradient taken separately. *n* represents number of triplets considered in each model. T_{mean} and *P* are annual mean temperature average and annual precipitation average across 1997-2012 respectively. In every model *site* is a random effect.

(a) AIC the most relevant tested linear models. AIC of most parsimonious models are highlighted in bold. (b) Coefficients estimates of explanatory variables in the selected models. Significant explicative variables are in bold.

(a)

MODEL	TOTAL	BEECH-FIR	BEECH-OAK
TS ~ 1	98	62	36
TS ~ η	94	**59**	38
TS ~ NBE	88	64	36
TS ~ Gtot	99	65	37
TS ~ Composition	97	-	-
TS ~ η + Composition	93	-	-
TS ~ NBE + Composition	87	-	-
TS ~ Gtot + Composition	96	-	-
TS ~ η + NBE + Composition	83	-	-
TS ~ η + NBE + Gtot + Composition	83	-	-
TS ~ Tmean + P	-	64	**29**
TS ~ η + NBE	**84**	59	38
TS ~ η + Tmean + P	-	60	-
TS ~ NBE + Tmean + P	-	65	-
TS ~ η + NBE + Gtot	84	61	-
TS ~ Gtot + Tmean + P	-	65	-
TS~ η + NBE + Tmean + P	-	62	-
TS~ η + NBE + Gtot + Tmean + P	-	64	-

(b)

Dataset	*Variable*	*Estimate*	*SE*	*P-value*	R^2
Total (n=22)	***η***	**3.11**	**1.19**	**0.02**	
	NBE	161.15	132.62	0.24	
beech-fir stands (n=13)	***η***	**2.83**	**1.16**	**0.03**	35
beech-oak stands (n=9)	***Tmean***	**-1.53**	**0.41**	**0.01**	70
	P	-0.005	0.004	0.27	

Table 2

Linear models of Net Biodiversity Effect on Stability (*SNBE*) against asynchrony (η), Net Biodiversity Effect (*NBE)* and climate variables for the whole dataset (*Total*), and for beech-fir and beech-fir stands of the gradient taken separately. *n* represents number of triplets considered in each model. T_{mean} and *P* are annual mean temperature average and annual precipitation average across 1997-2012 respectively. In every model *site* is a random effect.

(a) AIC the most relevant tested linear models. AIC of most parsimonious models are highlighted in bold. (b) Coefficients estimates of explanatory variables in the selected models. Significant explicative variables are in bold.

(a)

MODEL	TOTAL	BEECH-FIR	BEECH-OAK
SNBE ~ 1	107	**68**	**21**
SNBE ~ η	103	68	21
SNBE ~ NBE	97	70	22
SNBE ~ η + NBE	**92**	70	23
SNBE ~ Composition	105	-	-
SNBE ~ η + Composition	101	-	-
SNBE ~ NBE + Composition	94	-	-
SNBE ~ Gtot + Composition	104	-	-
SNBE ~ η + NBE + Composition	91	-	-
SNBE ~ η + NBE + Gtot + Composition	90	-	-
SNBE ~ Tmean + P	-	71	22
SNBE~ η + NBE + Tmean + P	-	72	-

(b)

Dataset	*Variables*	*Estimate*	*SE*	*P-value*	R^2
Total (n=22)	***η***	**3.03**	**1.47**	**0.06**	
	NBE	126	163	0.45	
beech-fir stands (n=13)	-	-	-	-	-
beech-oak stands (n=9)	-	-	-	-	-

Figure Legends

Figure 1

Field design description. (a) Study area and sites where plots were sampled. Beech-fir stands (light grey circles) are Mont Ventoux, Vercors and Bauges, with plots sampled in beech-fir forests. Beech-oak forests (dark gray circles) are in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume, with plots sampled in beech-oak forests. (b) Schematic representation of a site with three triplets stands (one monospecific stand of species A (beech), one monospecific stand of species B (fir or oak), and one mixed stand with species A and B) distributed along an elevational gradient. (c) Schematic representation of a plot, with an inner circle (grey area) in which all trees with a DBH > 7.5 cm were sampled (and an external 7.5m-crown -*buffer zone*- in which only the dominant trees).

Figure 2

SNBE index values across the gradient. The calculations of *SNBE* were done by considering all trees in the plots ("*total*") [(a) n=19], only beech trees (b), only fir trees (c), and only oak trees (d). For each panel, the analyses for each part of the gradient are shown separately. *Beech-fir* forests includes plots in Mont Ventoux, Vercors and Bauges and *Beech-oak* forests includes plots in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume. **: T-test p-value < 0.005; *: p-value < 0.05; *ns*: non-significant.

Figure 3

TS against asynchrony between species response (η) and overyielding (*NBE*) across the gradient. a) *TS* against asynchrony. b) *TS* against *NBE*. The models either included only plots in the beech-fir forests (full line and circle), only the beech-oak forests (dotted line and triangle) or all plots across the gradient (long-dashed line). One symbol (circle or triangle) corresponds to one triplet; the lines are the regression line of each model. Models estimates can be found in Table 1.

Figure 4

SNBE against asynchrony between species response (η) and overyielding (*NBE*) across the gradient. a) *SNBE* against asynchrony. b) *SNBE* against *NBE*. The models either included only plots in the beech-fir

forests (full line and circle), only the beech-oak forests (dotted line and triangle) or all plots across the gradient (long-dashed line). One symbol (circle or triangle) corresponds to one triplet; the lines are the regression line of each model. Models estimates can be found in Table 1.

Figure 5

Ratio $\frac{TS_{mixed}}{TS_{beech\ monosp}}$ against mean productivity, using mean productivity as an integrative proxy for the sites' conditions across the two gradients. Beech-fir forests include plots in Mont Ventoux, Vercors and Bauges (at left), and beech-oak forests include plots in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume (at right).

Figures

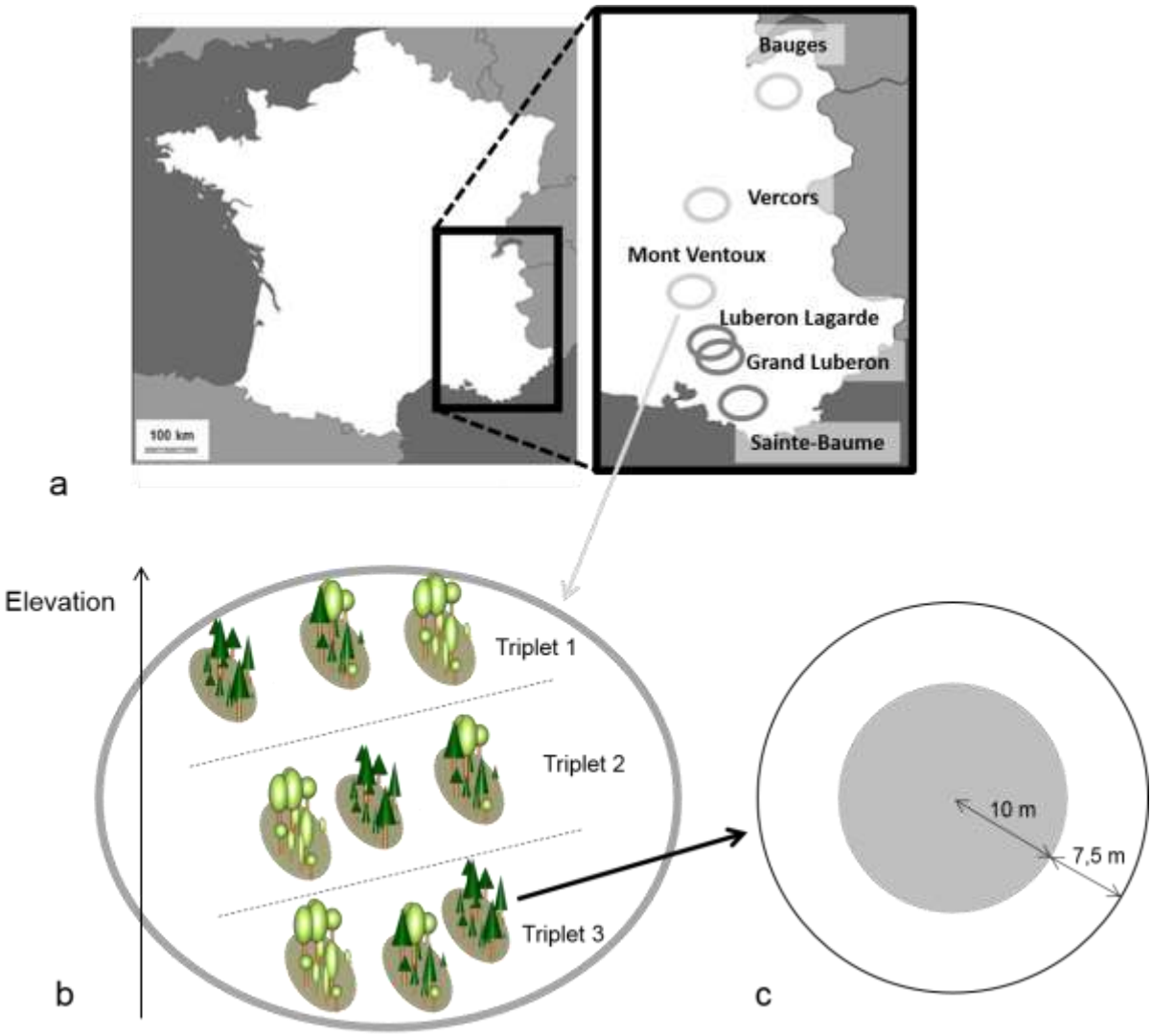


Figure 1

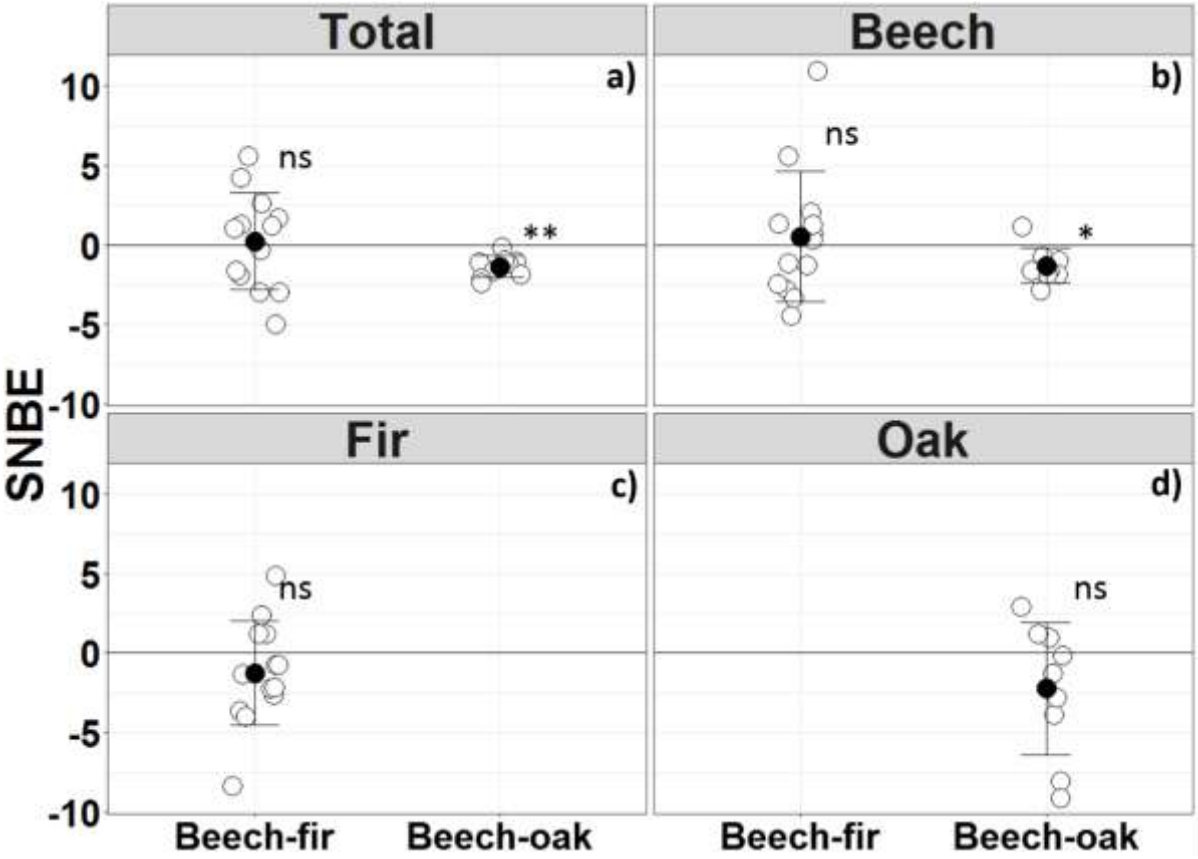


Figure 2

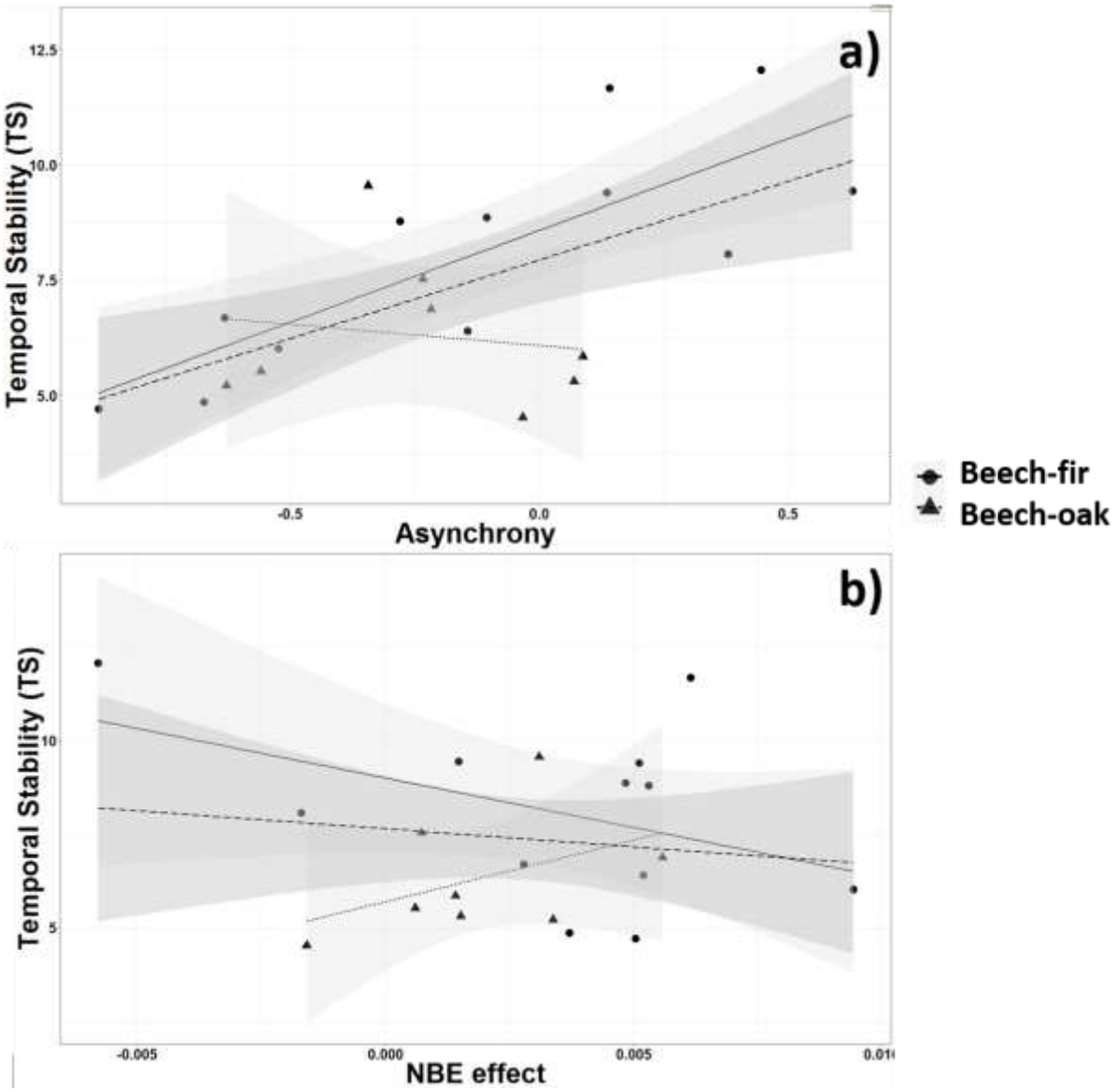

a)
Temporal Stability (TS)
12.5
10.0
7.5
5.0
-0.5
0.0
0.5
Asynchrony
Beech-fir
Beech-oak
b)
Temporal Stability (TS)
10
5
-0.005
0.000
0.005
NBE effect

Figure 3

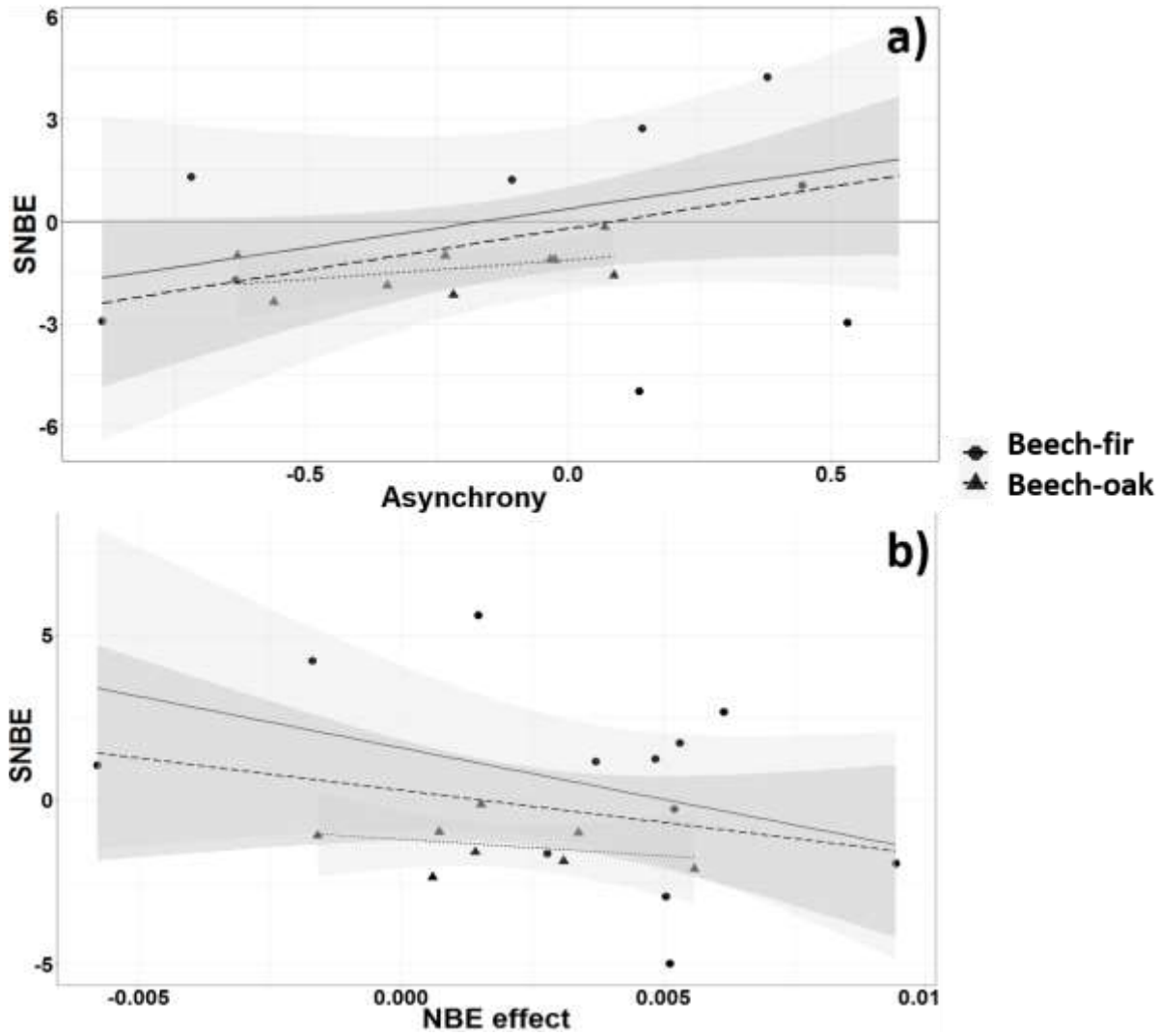

a)
SNBE
6
3
0
-3
-6
-0.5
0.0
0.5
Asynchrony
Beech-fir
Beech-oak
b)
SNBE
5
0
-5
-0.005
0.000
0.005
0.01
NBE effect

Figure 4

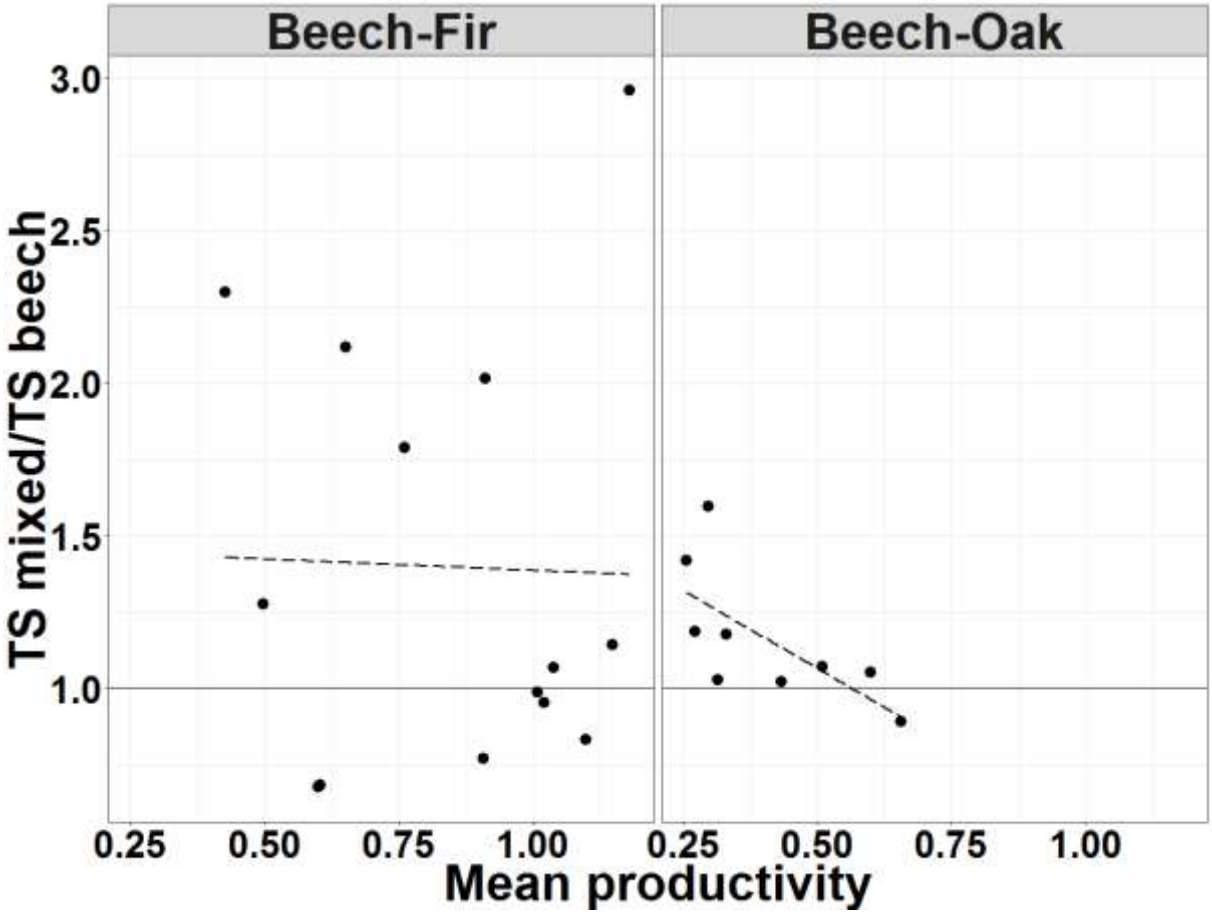

Beech-Fir
Beech-Oak
TS mixed/TS beech
3.0
2.5
2.0
1.5
1.0
0.25
0.50
0.75
1.00
Mean productivity

Figure 5

CHAPITRE I

SUPPLEMENTARY MATERIALS

CHAPITRE I

Appendix 1: Description of the sites.

Site	*Coordinates (°)*	*MAT (°C)*	*SAP (mm)*	N_{plot} *mixed*	N_{plot} *beech*	N_{plot} *fir*	N_{plot} *oak*
Bauges (Combe d'Ire)	45.697930°N 6.214553°E	6.3-7.6	1994-2079	4	5	3	-
Vercors (Lente)	44.928504°N 5.321516°E	5.4-7.1	1387-1541	5	5	4	-
Mont Ventoux (Beaumont du Ventoux)	44.187901°N 5.253608°E	5.6-7.3	1208-1224	5	5	5	-
Luberon Largarde (Lagarde d'Apt)	43.973001°N 5.479875°E	9.2-9.6	1026-1027	2	2	-	2
Grand Luberon (Saint-Martin du Castillon)	43.819412°N 5.535047°E	9.7-10.7	790-796	3	3	-	3
Sainte Baume	43.334609°N 5.766041°E	9.9-10.2	938-941	4	3	-	4

Coordinates: latitudinal and longitude; *MAT*: mean annual temperature; *SAP*: sum of annual precipitation; N_{plot} : number of sampled plots according to the forest type (i.e. mixed stand – *mixed* – and monospecific stand - *fir*, *beech* or *oak*).

Appendix 2: Supplementary Methods

This study relied on the comparison of forest plots dominated by one species (i.e. with at least 90% of the total basal area represented by the target species) against forest plots dominated by a mixture of two species (i.e. between 40 and 60% and in average with 45% of each species). The other species growing on the plots (sycamore maple, mountain ash, holly) were not considered because they represented a weak part of basal area increment (less than 1% of plot productivity). Beech was present in all sites, but regarding tree species composition, it was not possible to sample the same mixed stands across the gradient. Forest structure was homogenous inside each triplet, and triplets have been chosen so that the plots constituting a triplet were as closest as possible (177 m in average at the same altitudinal range) between monospecific and mixed stands, to minimize topographic and micro-climatic differences. In each site, the sampled triplets were distributed at several elevations, so that the effect of climate could be tested at both large spatial (across sites) and local (across triplets within a site) scales. A total of 67 plots have been sampled across the design (Table 1), distributed in 22 triplets (as one triplet actually includes 4 plots – with two repetitions for one monospecific stand).

A plot was constituted of a 17.5m-radius circle, including a 10m-radius circle (*central area*) and a 7.5m-crown (*buffer area*) (Fig. 1). For each plot, slope, elevation and aspect were measured. In the central area, we measured tree characteristics (species identity, localization, height, crown depth, diameter at breast height [*DBH*]), and sampled one core by tree at breast height for dendrochronological analyses using a Pressler borer. All trees with a DBH larger than 7.5 cm have been cored, except for coppice stands in which only the largest stem of each coppice was cored, and we thus considered all the trees in the central plot regardless their status (dominant or understory). Plots have been sampled between 2013 and 2016, depending on the plot. Most of the studied forests are managed ones, but the plots have been selected so that there was no thinning during the last decade. We thus suppose that our results only weakly affected by silvicultural effects. As no long-term data are available for these stands in terms of tree composition, we cannot take mortality events into account in the study. This should not affect the quality of the dataset and the relevance of the analyses, especially regarding the large size of our sampling.

Appendix 3:

	Bauges	Vercors	Ventoux	Luberon Lagarde	Grand Luberon	Ste-Baume
Beech	0.30/0.67	0.30/0.41	0.45/0.50	0.41/0.64	0.29/0.46	0.26/0.34
Fir	0.60/0.58	0.34/0.36	0.53/0.37	-	-	-
Oak	-	-	-	0.16/0.49	0.51/0.31	0.26/0.16

Adjusted R-squares of linear models testing the effect of DBH on BAI for each site, each species in each stand (in mixed stand/in monospecific stand). Model: $BAI_i \sim G_i$, with i representing the year.

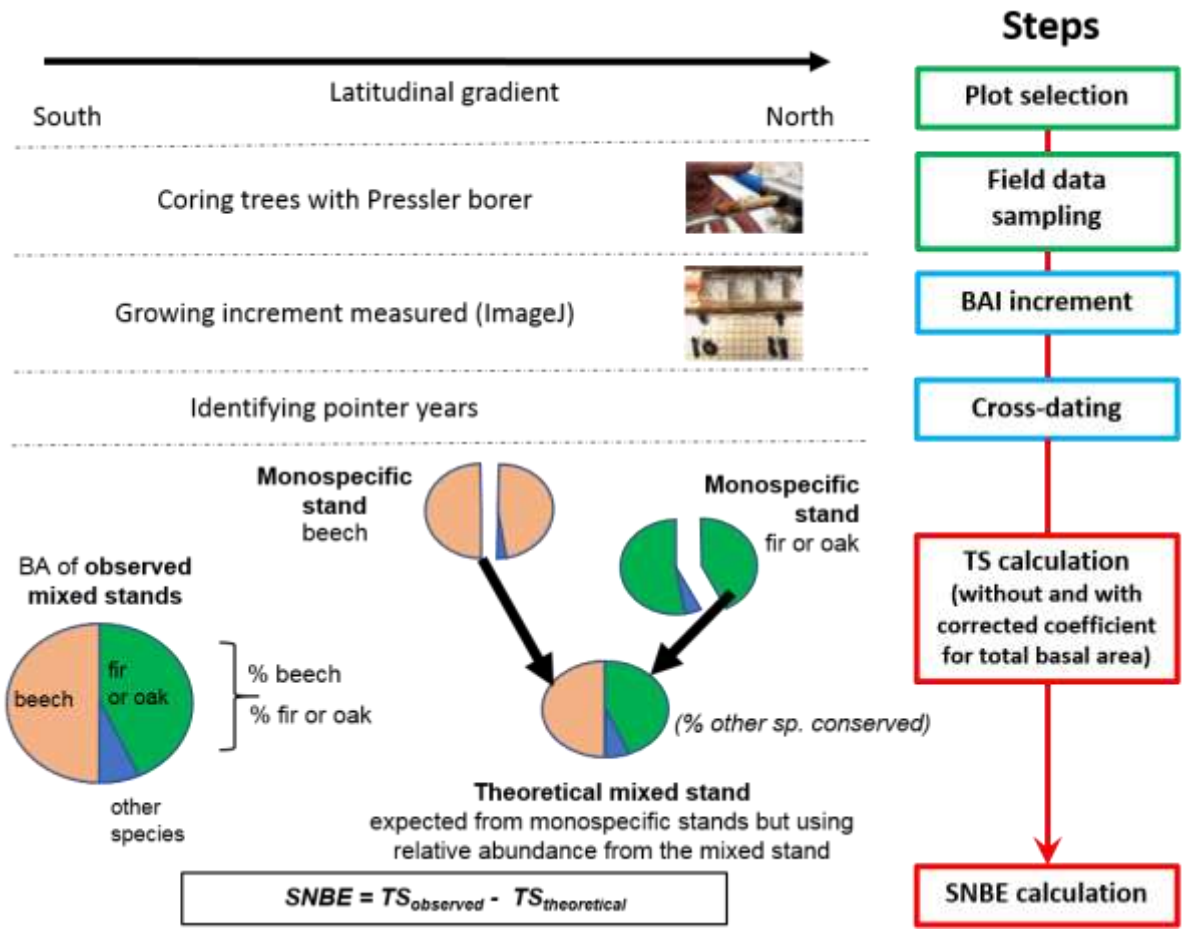
Appendix 4:

Site	code_site	H_{max}	D	G_{tot}	%coppice	$Gini_{DBH}$
Bauges	bg_bas_m_4	34	668	83	0	0,38
Bauges	bg_bas_m_5	34	764	69	0	0,34
Bauges	bg_bas_ph_4	34	541	51	0	0,37
Bauges	bg_bas_sp_4	35	605	70	0	0,39
Bauges	bg_bas_sp_5	43	796	93	0	0,44
Bauges	bg_haut_m_1	29	955	61	0	0,27
Bauges	bg_haut_m_2	33	573	74	0	0,38
Bauges	bg_haut_ph_1a	37	637	85	0,55	0,46
Bauges	bg_haut_sp_2	31	700	90	0,00	0,46
Bauges	bg_inter_m_6	39	764	64	0,00	0,34
Bauges	bg_inter_ph_6	32	318	60	0,00	0,29
Grand Luberon	gl_bas_m_3	12	2165	29	0,51	0,20
Grand Luberon	gl_bas_pc_3	10	2005	29	0,65	0,15
Grand Luberon	gl_bas_ph_3	17	2005	39	0,59	0,20
Grand Luberon	gl_haut_m_1	12	2642	36	0,64	0,17
Grand Luberon	gl_haut_pc_1	12	1719	44	0,52	0,18
Grand Luberon	gl_haut_ph_1	14	2324	38	0,79	0,19
Grand Luberon	gl_inter_m_2	12	2292	32	0,82	0,15
Grand Luberon	gl_inter_pc_2	10	1655	22	0,54	0,17
Grand Luberon	gl_inter_ph_2	18	1719	29	0,59	0,15
Luberon la garde	la_inter_m_1	16	1910	47	0,72	0,21
Luberon la garde	la_inter_m_2	15	3406	49	0,81	0,19
Luberon la garde	la_inter_pc_1	13	1241	29	0,51	0,24
Luberon la garde	la_inter_pc_2	13	1178	21	0,59	0,16
Luberon la garde	la_inter_ph_1	20	732	44	0,00	0,38
Luberon la garde	la_inter_ph_2	19	1655	42	0,81	0,30
Sainte Baume	sb_1s_m_1b	21	1496	70	0,00	0,30
Sainte Baume	sb_1s_pc_1b	19	1910	80	0,00	0,32
Sainte Baume	sb_1s_ph_1a	31	1050	68	0,00	0,30
Sainte Baume	sb_1s_ph_1b	29	1178	70	0,00	0,39
Sainte Baume	sb_2s_m_2a	21	2228	52	0,30	0,22
Sainte Baume	sb_2s_m_2b	19	1019	34	0,00	0,22
Sainte Baume	sb_2s_pc_2a	17	1178	34	0,00	0,20
Sainte Baume	sb_2s_pc_2b	16	955	38	0,00	0,21
Sainte Baume	sb_2s_ph_2a	21	1719	43	0,33	0,23
Vercors	vl_bas_m_3	30	573	61	0,00	0,17
Vercors	vl_bas_m_4	31	637	86	0,00	0,34
Vercors	vl_bas_ph_3	28	318	53	0,00	0,11

Vercors	vl_bas_ph_4	27	668	47	0,00	0,21
Vercors	vl_bas_sp_3	27	573	58	0,00	0,26
Vercors	vl_haut_m_1	19	1273	36	0,00	0,32
Vercors	vl_haut_ph_1	17	1114	28	0,00	0,20
Vercors	vl_haut_sp_1	22	955	52	0,00	0,25
Vercors	vl_inter_m_2	27	509	47	0,00	0,20
Vercors	vl_inter_m_5	26	764	82	0,00	0,34
Vercors	vl_inter_ph_2	34	446	65	0,00	0,20
Vercors	vl_inter_ph_5	28	541	68	0,00	0,16
Vercors	vl_inter_sp_2	30	446	65	0,00	0,21
Vercors	vl_inter_sp_5	26	477	51	0,00	0,28
Ventoux	vtx_bas_m_4	27	1719	71	0,35	0,32
Ventoux	vtx_bas_ph_4	15	2355	45	0,78	0,16
Ventoux	vtx_bas_sp_4	24	1464	75	0,00	0,30
Ventoux	vtx_haut_m_1a	18	1560	57	0,67	0,35
Ventoux	vtx_haut_m_1b	22	1592	68	0,70	0,35
Ventoux	vtx_haut_ph_1a	15	2355	39	0,73	0,18
Ventoux	vtx_haut_ph_1b	22	1464	62	0,52	0,21
Ventoux	vtx_haut_sp_1a	16	541	53	0,00	0,16
Ventoux	vtx_inter_m_2	23	1623	57	0,41	0,29
Ventoux	vtx_inter_m_3	23	1560	64	0,00	0,37
Ventoux	vtx_inter_ph_2	20	955	60	0,53	0,18
Ventoux	vtx_inter_ph_3	22	764	57	0,00	0,29
Ventoux	vtx_inter_sp_2	17	2483	68	0,00	0,25
Ventoux	vtx_inter_sp_3	19	509	49	0,00	0,27

Table describing the structure of the stands, with *code_site*, H_{max}, *D*, G_{tot}, *%coppice* and $Gini_{DBH}$ respectively corresponding to plots ID, tree maximum height in the plot, tree density in the plot, total basal area of the plot, coppice proportion and Gini index coefficient calculated on DBH.

Appendix 5:



Description of the several steps of the dendrochronological analyses carried-out in the study to finally calculate the SNBE index.

Appendix 6:

(a)

Model	Total	beech-fir	beech-oak
SNBE ~ 1	97	63	**25**
SNBE ~ η	89	**60**	24
SNBE ~ NBE	89	65	27
SNBE ~ η + NBE	81	62	25
SNBE ~ Composition	95	-	-
SNBE ~ η + Composition	87	-	-
SNBE ~ NBE + Composition	86	-	-
SNBE ~ Gtot + Composition	94	-	-
SNBE ~ η + NBE + Composition	**79**	-	-
SNBE ~ η + NBE + Gtot + Composition	78	-	-
SNBE ~ T_{mean} *+ P*	-	65	27
SNBE~ η + NBE + T_{mean} *+ P*	-	63	-

(b)

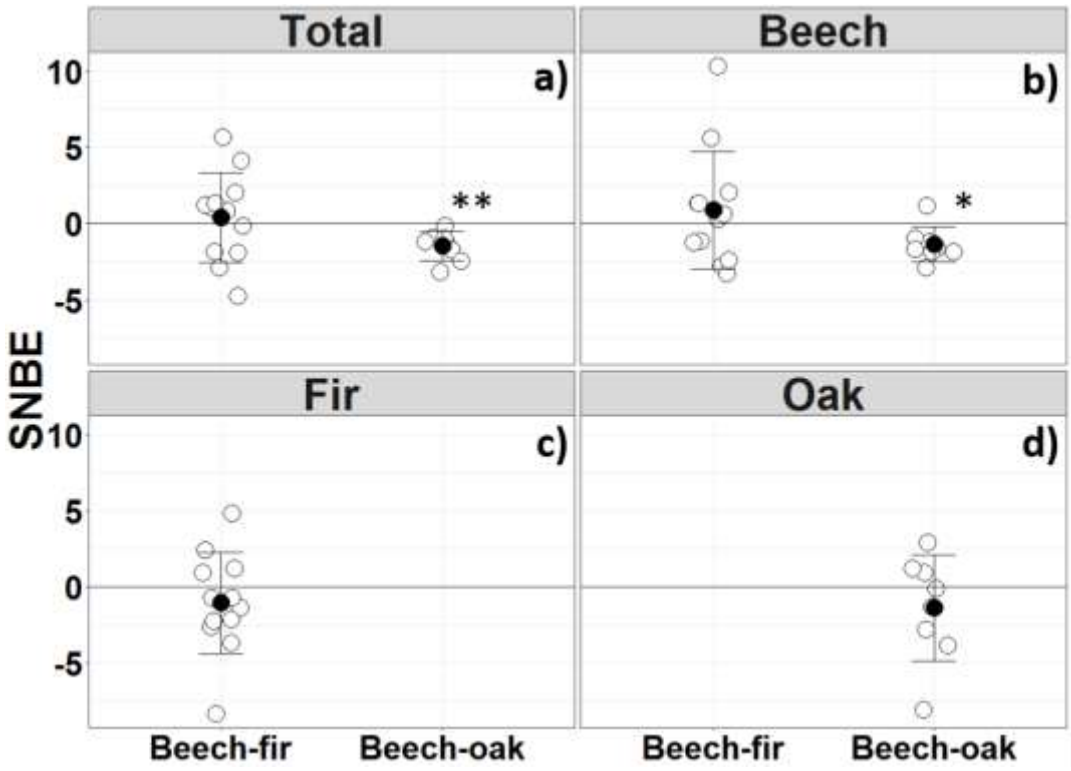
Dataset	*Variables*	*Estimate*	*SE*	*P-value*	R^2
Total (n=22)	***η***	**3.31**	**1.16**	**0.01**	
	NBE	-6.22	73.63	0.93	
	Composition	-1.52	0.94	0.18	
beech-fir stands (n=13)	***η***	**3.58**	**1.53**	**0.04**	-
beech-oak stands (n=9)	-	-	-	-	-

Linear models of Net Biodiversity Effect on Stability (*SNBE*) against asynchrony (*η*), Net Biodiversity Effect (*NBE)* and climate variables for the whole dataset (*Total*), and for beech-fir and beech-fir stands of the gradient taken separately. *η* represents number of triplets considered in each model. T_{mean} and *P* are annual mean temperature average and annual precipitation average across 1997-2012 respectively. In every model *site* is a random effect.

(a) AIC the most relevant tested linear models. AIC of most parsimonious models are highlighted in bold. (b) Coefficients estimates of explanatory variables in the selected models. Significant explicative variables are in bold.

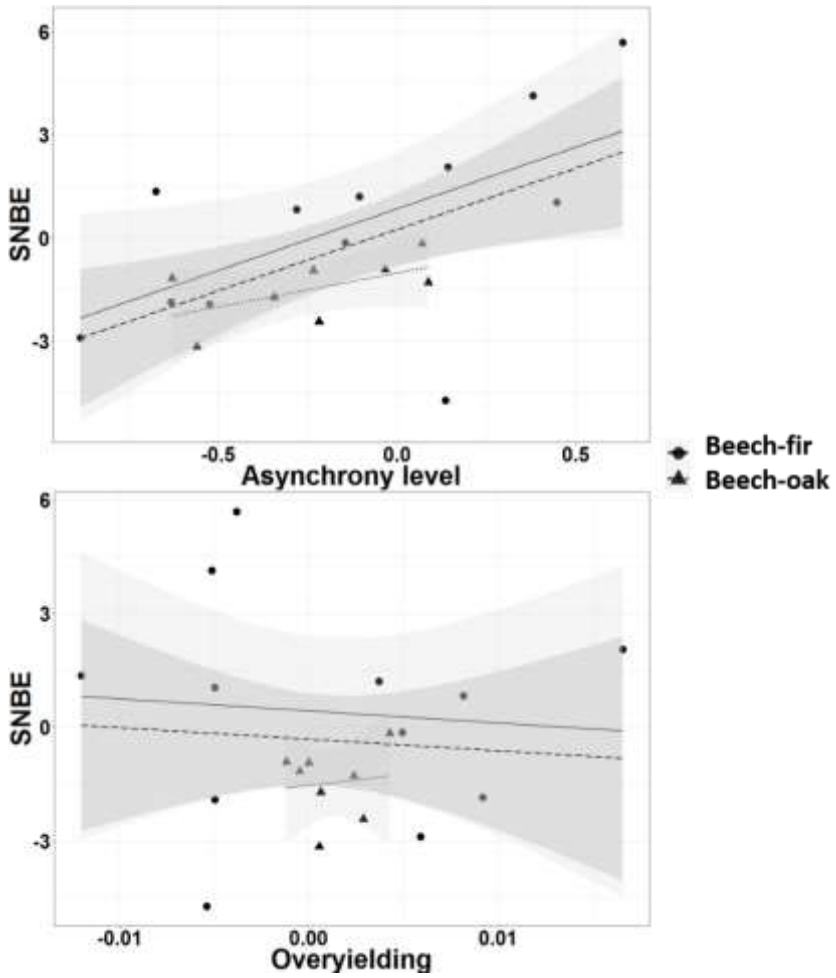
Appendix 7:

(a)



SNBE index values across the gradient. The calculations of *SNBE* were done by considering all trees in the plots ("*total*") [(a) n=19], only beech trees (b), only fir trees (c), and only oak trees (d). For each panel, the analyses for each part of the gradient are shown separately. *Beech-fir forest* includes plots in Mont Ventoux, Vercors and Bauges and *Beech-oak forests* includes plots in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume. **: T-test's p-value < 0.005; *: p-value < 0.05; *ns*: non-significant.

(b)



SNBE against asynchrony between species response (η) and overyielding (*NBE*) across the gradient. *SNBE* against asynchrony (at the top). *SNBE* against *NBE* (at the bottom). The models either included only plots in the beech-fir forests (full line and circle), only the beech-oak forests (dotted line and triangle) or all plots across the gradient (long-dashed line). One symbol (circle or triangle) corresponds to one triplet; the lines are the regression line of each model. Models estimates can be found in Table 1.

CHAPITRE II

LA REPONSE DE LA PRODUCTIVITE A LA SECHERESSE DEPEND DE LA COMPOSITION EN ESPECE DU PEUPLEMENT : EXEMPLE DU HETRE (*FAGUS SYLVATICA*), DU SAPIN (*ABIES ALBA*) ET DU CHENE PUBESCENT (*QUERCUS PUBESCENS*) EN FORÊT DE MONTAGNE.

CHAPITRE II

1 INTRODUCTION 125
2 MATERIAL AND METHODS 128
2.1 Field data 128
2.2 Species studied 129
2.3 Climatic data 129
2.4 Data analyses 130
3 RESULTS 134
3.1 Diversity and climate effects on resistance and recovery 134
3.2 Net diversity effect on resistance and recovery 135
4 DISCUSSION 135
4.1 Response pattern and effects of extreme drought conditions 135
4.2 How mixed stand can buffer drought impact? 136
4.3 Possible consequences for forest management in the Alps 138
5 CONCLUSION 139

CHAPITRE II

Les relations entre le climat et la croissance des arbres sont principalement établies sur des arbres en croissance dans des peuplements monospécifiques. Or, la réponse de l'arbre, résistance et recouvrement, après une intense sécheresse peut être affectées par les interactions interindividuelle et les conditions avoisinantes. Ici, nous visons à tester la différence de réponse entre un peuplement mélangé et un peuplement monospécifique, en considérant le processus de de croissance. Nous nous sommes concentrés sur les forêts de hêtres et de sapins (*Fagus sylvatica* [L.] et *Abies alba* [L.]) et les forêts de hêtres et de chênes (*Fagus sylvatica* [L.] et *Quercus pubescent* [L.]) dans les Alpes françaises. Nous avons utilisé un jeu de données dendrochronologiques réparti provenant de six sites le long d'un gradient latitudinal. Le dispositif de terrain, structuré en triplet, permet travailler sur les effets du mélange additif, comme non-additif. La croissance du peuplement a été évaluée à l'aide de l'accroissement en surface terrière, calculés à partir des cernes mesurés sur le terrain, avec un total de 596 hêtres, 387 sapins et 240 chênes. Pour étudier l'effet du mélange, nous quantifions l'effet de la diversité nette, représentant l'effet d'interaction interspécifique, et la différence physiologique entre espèces. Les patrons que ce chapitre a mis en lumière sont : (1) qu'il n'y a pas d'effet net de la diversité global et significatif, et (2) que la différence de réponse à une forte sécheresse, induit par une forte différence interspécifique (liée aux caractéristiques hydriques ou de prospection du sol), peut induire un effet positif du mélange (le peuplement mélangé hêtre-sapin, par exemple). Ainsi, favoriser la gestion en peuplements mélangés pourrait atténuer les effets de la sécheresse et favoriser le maintien des peuplements forestiers.

CHAPITRE II

CHAPITRE II

TITLE: Diversity effect on the resistance and recovery of beech, Silver fir and pubescent oak stands in the French

M. Jourdan[1,2,*], F. Lebourgeois[3], X. Morin[1]

[1] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, UMR 5175, FORECAST, Montpellier, France

[2] Agence de l'environnement et de la maitrise de l'énergie, ADEME, Angers, France

[3] Université de Lorraine, AgroParisTech, INRA, UMR Silva, 14 rue Girardet, F-54000 Nancy, France

*corresponding author: marion.jourdan@cefe.cnrs.fr

Abstract

The relationships between climate and tree growth are mostly established with trees growing on pure stands. However, growth resistance and recovery to climatic events may be affected by species interactions and local conditions. Here we aim at testing whether the growth response of forest stands to stressful climatic events varies between mixed and monospecific stands, under various ecological conditions. We focused on beech-fir forests (*Fagus sylvatica* [L.] and *Abies alba* [L.]) and beech-oak forests (*Fagus sylvatica* [L.] and *Quercus pubescent* [L.]) in the French Alps. We used a dendrochronological dataset gathering forest plots organized by triplets (one mixture and two monospecific stands) and distributed in six sites along a latitudinal gradient. Stand growth was assessed through basal area increments, computed from tree ring measurements, for a total of 596 beeches, 387 silver firs 240 oaks. To study mixed effect, we quantified net diversity effect, ie interspecific interaction effect, and physiological difference between species. The following general reaction patterns were found: (1) no significant net diversity effect, except for some specific cases, and (2) specific difference of response to extreme drought, due to interspecific difference in hydric characteristic or soil prospection, can induce mixture effect: beech-fir mixed stand for example. So, promoting selected mixed stand can buffer extreme event effect, adapting forest management and maintaining some economically profitable species.

Key words: Diversity, ecosystem functioning, resistance, recovery, climate change, forest, French Alps

1 INTRODUCTION

In the coming decades, intense climatic stress events are predicted to be more frequent than in the past decades (IPPC 2014, Pachauri et al., 2014; Dale et al., (2001)), in terms of both strong water or thermal stresses. Such events may affected ecosystems functioning and related services (Kellomaki et al., 2008; Malhi et al., 2008; Olesen et al., 2007) directly by altering organism physiology, but also indirectly by altering community composition (Bertrand et al., 2011; Lenoir et al., 2008) that in turn impacts ecosystem functioning (Loreau, 1998). In particular increased extreme drought frequency and intensity could be very damaging for European forest ecosystems (Maracchi et al., 2005). However, quantifying and predicting climate change impacts on ecosystem functioning remains a difficult task (Morin et al., 2018). To better understand and forecast these impacts, many studies aimed at quantifying how ecosystem functioning change along environmental gradients (Gitlin et al., 2006; Kirkman et al., 2001; Pugnaire and Luque, 2001), in particular climatic gradient (Dunne et al., 2004; Penuelas et al., 2004), which appeared a relevant way to study future climate change (by space for time substitution alternative, Blois et al., 2013; Lester et al., 2014).

Meanwhile, numerous theoretical, empirical and experimental studies have shown that species richness may strongly modify ecosystem functioning, especially productivity (Cardinale et al., 2007; Loreau & Hector, 2001). In fact, it has been depicted that species rich communities may, on average, show an increase in productivity in comparison to monocultures, a pattern called “overyielding effect”. These results have been mainly obtained in herbaceous communities, but a few experimental (Jones, McNamara, & Mason, 2005; Pretzsch, 2005), observation-based (Toïgo et al., 2015) and modelling studies (Morin et al., 2018, 2011) have also found overyielding effects in tree communities. Furthermore, it has also been suggested that diversity can stabilize productivity of ecosystem functioning over time (Ives and Carpenter, 2007). So this relationship was studied in several ecosystem: grasslands (Cardinale et al., 2007), forests (DeClerck et al., 2006; Thompson et al., 2014) or others (Allison and Martiny, 2008; Girvan et al., 2005). Stability of an ecosystem process may be quantify by several metrics (Donohue et al., 2016). Most studies have focused, so far, on temporal stability (Tilman, 1999) that is a metric referring to a medium- or long-term perspective, describing temporal variation of an ecosystem process, generally quantified by the inverse of the coefficient of variation of the temporal series of the process. Many papers studied how temporal stability varies with species diversity (Isbell et al., 2015; Jucker et al., 2014, Jourdan et al n.d.), usually showing a positive relationship between species diversity and stability at community scale modulated by

composition. Stability can also be studied by measuring response of this process after a stressful climatic event, like extreme drought, with resistance or recovery. Climate change will induce an increasing vulnerability of forest stands, becoming more sensitive to extreme drought events, predicted to be more frequent and more intense in coming decades. Forest ecosystem functioning could be deteriorated, and their services could be strongly limited. So, it is crucial to understand forest response and underlying mechanism.

The response of forest stands to a climatic stress can be analyzed by many calculation methods (Van Ruijven and Berendse, 2010; Vogel et al., 2012) with various definitions of resistance or recovery (Newton and Cantarello, 2015). Here, resistance is defined by the inverse of growth reduction experienced during a stressful event, i.e. productivity ratio during stress event and before stress. Recovery is the capacity to recover after a stressful event in terms of growth (Lloret et al., 2011), i.e. ratio between productivity after the stress and during the stress. These metrics have been much less studied in relation with diversity effect on ecosystem (Donohue et al. 2016). Yet, theoretical works have suggested that diversity has a negative effect on recovery (Loreau and Behera, 1999). However, only few empirical studied have been conducted (Pfisterer and Schmid, 2002; Tilman and Downing, 1994) and no consensus emerged from grassland studies on relationship between diversity and punctual response. Regarding forest ecosystems, community composition may have a contrasted influence on resistance and recovery depending on species, i.e. may be positive or negative (strong for white pine-white birch-trembling aspen in Arthur and Dech (2016) or Pretzsch et al. (2013); not significant for DeClerck et al (2006)), and it is often explained by physiological complementarity between species or environmental differences (Grossiord et al., 2014; Merlin et al., 2015).

In fact, difference in response to extreme stress events, like drought event, between mixed stands and pure stands can be explained by a physiological difference between species. Indeed, it is generally assumed that interspecific physiological differences are greater than intraspecific differences, for example hydraulic architecture in tree species (Cruiziat et al., 2002). This may induce different response to climatic constraints (Desplanque et al., 1998; Lebourgeois et al., 2014, 2010; Cailleret and Davi, 2010). Mixed stand response to drought events should thus be different than mixed stand response predicted from pure stands. Species diversity buffering effect can be induced by *portfolio effect* (Merlin et al., 2015), first developed by Doak et al. (1998). Diversity stabilizing effect on community process, as biomass productivity, is based on statistical process increase with number of species involved. Increasing differences between species induce stronger effect.

Two other mechanisms that focus on species interactions may be involved: modifying competition reduction and facilitation. According to many studies (Brooker et al., 2007; Canham et al., 2006; Forrester and Bauhus, 2016), intra-specific competition, central in pure stands, is in average stronger than interspecific competition. So, we can expect a relaxing inter-individual competition for water or light resources, which may conduct to stronger resistance and recovery. Regarding facilitation, the central hypothesis is that a species could facilitate (Callaway et al., 2002; Choler et al., 2001) or impede (Singh et al., 1999) the establishment or maintenance of another species compared to a same species. On this mechanism results there is no consensus on influence sign (positive or negative, Montgomery et al., 2010). It may depend on species considered, process studied or stress intensity. Indeed some studies show that relaxing diversity effect on interspecific competition was stronger with increasing stress (le Roux and McGeoch, 2010; Maestre et al., 2009), using the stress gradient hypothesis (*SGH*).

As explained before, it is crucial to study forest response to dry events and underlying events. It would be the most powerful way to develop new sylvicultural management senarios, allowing to limit stand sensitivity to drought. Stand management is an approach to mitigating negative impacts of climatic drought and helping forest adaptation (Millar et al., 2007; Seynave et al., 2018). For example, according studies developed above, mixed stand could be more resistant to extreme stressful events than monospecific stand. So, promoting community diversity seems to be an efficient solution to sustain forest functioning and better preserve most of the services, productivity or security (i.g. soil maintain and avalanche control) in mountain context. Even so a more comprehensive view on competition-driver effects is needed. This requires studying more particularly species composition and interspecific interaction as drivers of stand response to drought that could lead to valuable recommendations in forest management. Most of BEF studies in forest come from field data, but pseudo-experimental approaches *in situ* are relevant approach to study relationship between drought events and mature stand productivity, considering mixed effect. Experimental approaches (like BIOTREE, Scherer-Lorenzen, 2005) will be a promising approach in coming decades, but these stands are still young to study mature forest.

In this paper, we used a pseudo-experimental approach composed by triplet, i.e. one two-species mixed stand plot is associated with one monospecific stand plot for each of both species. This design allows to work more precisely on interaction between both species studied in different conditions. Sampled forests constituted a latitudinal gradient, with climatic gradient in Alps, which allow to study different climatic conditions. We focused on two important mixed

forest types, i.e. common beech (*Fagus sylvatica*) - pubescent oak (*Quercus pubescens*) and beech-silver fir (*Abies alba*) forests. These mixed forests are distributed along strong climatic gradients and are of critical ecological and economic importance in France. Moreover, these forests have been identified as especially vulnerable regarding climate change (Courbaud et al., 2011; UNEP, 2010). More specifically, beech-fir stands are common communities in northern external Alps while beech-oak stands are common in southern external Alps (Seynave et al., 2008; Tinner et al., 2013). Comparing these three species is also interesting because of their physiological differences, which allows to study various response to climatic stress. Among others these three species have not same sensitivity to dry conditions, which suggested response difference at an extreme drought event (see material part).

Relying on tree ring data sampled across a network of forest plots distributed along a latitudinal gradient across external French Alps, this study specifically aimed at testing:

i) whether the productivity of forest communities is more resistant and/or recover faster to extreme drought events in mixed stands than in monospecific ones;

ii) how species identity and climate conditions affect diversity effect on resistance and recovery.

We hypothesized that stand resistance and recovery depended on species richness depending mostly of composition. We expect different pattern between beech-oak and beech-fir stand. We also hypothesized that mixed effect is mostly explain by additive effect.

2 MATERIAL AND METHODS

2.1 Field data

The field design was constituted of forest plots dominated by one (pure stands) or two tree species (mixed stands). These plots were located in six forests in the French Alps, distributed along a latitudinal gradient with contrasted climatic conditions, namely (from North to South): Bauges, Vercors, Mont Ventoux, Luberon-Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume (Fig. 1 and Table S1). All sites are characterized by limestone bedrock, with an aspect from North to West, as sites have been selected to minimize variability in all environmental conditions but climate, as much as possible. This gradient has been divided into two parts according to species composition of the sampled stands: northern part (Bauges, Vercors, Mont Ventoux) with beech and fir stands, and southern part (Luberon Lagarde, Grand Luberon, Sainte-Baume) with beech and oak forests. Beech stands have been thus sampled in the six

sites. For most sites, the stand structure was high forest, except in Grand Luberon where most stands were coppice forests.

The plots have been grouped in triplets inside each site, i.e. the combination of a beech pure stand, a fir or oak pure stand, and a mixed stand (fir-beech or oak-beech). In a site, the triplets are distributed along an elevational gradient, when possible. Focusing on forest mixed plots with two species allows testing complementary effects in a more precise way (Forrester and Bauhus 2016; Aussenac et al. 2017) and better identifying explanatory mechanisms at a local scale. A total of 66 plots were sampled across the design (Table S1), organized in 22 triplets.

A plot was constituted of a 17.5m-radius circle, including a central zone of a 10m-radius circle (Fig. 1). For each plot, slope, elevation and aspect were measured. In central zone, we measured tree characteristics (species identity, localization, height, crown depth, diameter at breast height [*DBH*]) and cored trees at breast height using a Pressler borer for all trees with a *DBH* larger than 7.5 cm. In coppice stands, only the largest stem of each coppice was cored. We thus considered all the trees in a plot, regardless their status (dominant or understory).

2.2 Species studied

In this study, we focused on two kinds of mixed stands: one coniferous-hardwood species, beech-fir (with two late successional species), and one hardwood-hardwood species, beech-oak (with one dryad and one post pioneer species). These three species allowed studying two very different case of mixture effect on stand productivity, because of their physiological differences. Common beech is sensitive to dry conditions, but recovers easily after extreme stressful event (Lebourgeois et al., 2005). Silver fir is less sensitive to dry conditions, but grows better in humid conditions (Lebourgeois et al., 2010; Mauri et al., 2016). Moreover, it is a coniferous tree, so it starts its growing season earlier than beech. It may affect recovery after a drought year. Pubescent oak is a post pioneer species that is lighter demanding than the two other species. It tolerates dry soil and atmosphere (Pasta et al., 2016).

Other species were sampled in plot: maple (*Acer campestre*), spruce (*Picea abies*), scots pine (*Pinus sylvestris*), but they represented less than 10% of total composition for each plot. We did not consider it for this study.

2.3 Climatic data

We used the Standardized Precipitation Evapotranspiration Index (*SPEI*) to determine the onset, duration and magnitude of drought conditions with respect to normal conditions.

SPEI is derived of the *SPI* (Standardized Precipitation Index, Guttman, 1999), and represents a climatic water balance (Thornthwaite, 1948) calculated at different time scales, using the monthly (or weekly) difference between precipitation and *PET* (Vicente-Serrano et al., 2013, 2010). These indexes have been already successfully used in numerous ecological studies analyzing radial growth data (Merlin et al., 2015; Potop et al., 2014; Pretzsch et al., 2016).

We calculated annual *SPEI* using *R* package *SPEI* (Vicente-Serrano et al., 2010), between February and July, hereafter identified as $SPEI_{07}$, i.e. the growth period (Vanoni et al., 2016). It also allows determining the years with driest growth season of a dataset. Regarding *SPEI* values, the threshold corresponding to a drought event (at the year level) affecting tree growth is likely to vary between species and sites, but for the sake of simplicity we used a unique threshold in our analyses. A sensitivity analysis on threshold level based on AIC comparison (data not shown) showed that the best threshold was -1.17 (exploring value between -0.5 and -1.5 with 0.02 step) for our dataset (Fig. 2). This is in agreement with a recent experimental study in grasslands that used a threshold of -1.28 (Isbell et al., 2015) and a global study based on remote sensing data that used a threshold of -1 (Schwalm et al., 2017).

Monthly values of precipitation and *PET* were extracted from 1km resolution GIS layers existing for all of France for each year from 1993 to 2013. These maps were created using data from 119 and 214 non-interrupted weather stations from the “Météo France” network, for precipitation and temperature respectively. To build the climatic maps, a monthly model was created for each variable using Geographically Weighted Regression (GWR, Fotheringham et al., 2002) with spatially-distributed variables describing topography, solar radiation, land use and distances to the seas (Piedallu et al., 2016). Cross-validation was used to validate these maps, showing on French territory average R^2 ranging between 0.80 for precipitation to 0.94 for mean temperatures.

2.4 Data analyses

Dendrochronological analyses

We studied growth dynamics using tree rings for the last 18 years before sampling, i.e. from 1995 to 2013. Each tree ring was first photographed with a large-resolution camera coupled with binocular lens. Then the width of each ring was assessed with ImageJ software (https://imagej.nih.gov/ij/index.html), with an accuracy of 0.01 mm. All cores, i.e. 2159 trees, were cross-dated for each species using specific species pointer years, as described in Lebourgeois and Merian, (2012), but without series standardization. This analysis allows to be

sure that chronologies were synchronized, without corrected interannual variations amplitude. Diameter increments were transformed into basal area increment (*BAI*) using measured DBH, as commonly done (Biondi and Qeadan, 2008). Some cores were too difficult to read with accuracy and were thus not reliable and have been discarded for the analyses. We therefore finally used growth time-series for 1235 trees, with 596 beeches (mean age: 106±45 year sold), 387 firs (mean age: 75±38 years old) and 240 oaks (mean age: 87±40 years old).

This study aimed at assessing forest productivity by sampling all trees in a plot instead of sampling only some a few trees like classically done (e.g. NFI-based studies). Considering all trees should allow to better quantify the whole competitive environment within each plot, in terms of competition for light or water. However, we did not obtain growth data for all trees due to the difficulty of reading some cores, especially in the southern sites. As the unreadable cores were not equally distributed across the network of plots but also inside each triplet, it was not possible to focus on only the subsample of available trees (i.e. trees with a usable core) to calculate *TS* for the whole plot. Hence to assess the productivity of the whole plot, we reconstructed of the temporal series of *BAI* of the missing individuals, i.e. 924 trees – thus *ca.* 40% of total dataset (meaning that the number of sampled trees remains much larger than what is usually done when focusing on dominant trees). To do so, we fitted a linear model for each stand type and each species in each site for each year, with *BAI* as the variable to explain and annual tree basal area as explanatory variables. With the model's estimates, we predicted a *BAI* for each missing tree time-series (models' estimates shown in Table S3).

Assessing resistance and recovery

To assess resistance and recovery we used annual *BAI* at the stand level, for the last 18 years. This annual productivity at year *j* (BAI_j) is approximated by summing the basal area increment of all trees for each plot:

$$BAI_j = \sum_i^n BAI_{ij} \qquad (1)$$

with *n* being the number of trees in the plot and BAI_{ij} being the basal area increment of tree *i* at year *j*.

Diversity and climate effects on resistance and recovery

To test for the diversity effect at the stand level, we used the following model:

$$BAI_{i,j} = \beta * BA_i + \gamma * DLSPEI_{i,j} + b_{t,s} + \varepsilon_i \qquad (2)$$

with i and j being respectively the plot index and the year; BA_i being the total initial basal area for each plot and $\boldsymbol{\beta}$ its coefficients; $DLSPEI_{i,j}$ being the matrix produced by the DLNM R package (Gasparrini, 2011) to model the distributed lag effect of $SPEI_{07}$ and γ their coefficients; $b_{t,s}$ being the triplet and site random effect; and $\boldsymbol{\varepsilon}_i$ being the residual normal error.

We modelled the lag effect from current year (lag 0) up to the four previous years (i.e. lag 1 up to lag 4). To do so, we used a threshold function for *SPEI* values below -1.17 and then a linear function to represent the drought effect. All *SPEI* values above threshold are considered to be without effects, and the others are considered normally. To model distributed lag effects, being the most similar to classical representation of resistance and recovery (see Lloret et al., 2011), we used an intercept at lag 0, representing immediate reduction due to drought (corresponding to the resistance), and a slope, representing linear recovery over time (Fig. S3). This choice of model was supported by a preliminary analysis that assumed the independence of climate effects for each lag. We thus obtained two parameters for the linear part of relationship to define climate effect on plot $BAI_{i,j}$: *intercept* and *slope*. This model was fitted separately for each stand type: beech, fir, beech-fir, oak and beech-oak. Beech stands are separated in two groups, stands in Bauges, Vercors and Ventoux (northern part of the climatic gradient) and stands in Luberon Lagrade, Grand Luberon and Sainte-Baume (southern part of the climatic gradient. We used the *lme* and DLNM packages from the R software (R version 3.3.0) to run this analysis. Stand age average was not considered in the model. The presented model was choosen according to AIC criterion selection.

Then we tried to consider this linear model for each site separately.

<u>Resistance and recovery to an extreme drought year</u>

We tested whether climatic stress may impact forest stands in the short term, i.e. at the year during which the drought stress occurred (hereafter named “current year”) and the 3 years just after. Lloret et al. (2011) presented a framework to compute the effects of extreme one-time stress on stand (or tree) productivity during and after. In this study productivity was represented by basal area increment *BAI* instead of diameter increment in Lloret et al. (2011). Here, we used resistance (*Rt*) and recovery (*Rc*), defined below in (3) and (4). This metrics were calculated with BAI_j series, namely BAI_j during climatic stress (*Dr*), BAI_j in the respective pre-stress period (*PreDr)*, used as reference period, and BAI_j in the respective post-stress period (*PostDr*) (Zang et al 2014, Lloret et al., 2011) as:

$$Rt = Dr/PreDr \quad (3)$$

$$Rc = PostDr/Dr \quad (4)$$

PreDr and *PostDr* were calculated from average over three years (Pretzsch et al., 2013). Figure S3 allow to understand graphically the computing method.

We focused on extreme drought years, meaning with $SPEI_{07} < -1.17$ (see explanation above for this threshold), instead of considering the whole 18 years period. It allowed to better examine the effects of climate conditions on annual productivity at the stand level.

To better explain diversity effect on productivity forest resistance and recovery, we computed indices inspired by the Net Biodiversity Effect (*NBE*, Loreau, 1998). The *NBE* quantifies the net effect of diversity on a given ecosystem process (e.g. mean productivity) by comparing the productivity of a 2-species stand and the predicted productivity based on the productivity of monospecific forests - under the null hypothesis that there was no effect of species interactions on ecosystem functioning - and the relative abundance of species in the mixture. It allowed to study interspecific interaction, more specifically. We have thus transposed this approach to define two indices, called respectively $Rt_{div.eff}$ and $Rc_{div.eff}$ for productivity resistance and productivity recovery. This method allows to calculate non-additive effect of increasing diversity on *Rt* (3) or *Rc* (4).

To compute these new indices, an predicted response of mixed plots is calculated from monospecific stand plots (Rt_{pred} or Rc_{pred}), using a predicted productivity BAI_{pred_j} for each mixed plot and each year *j*. BAI_{pred_j} is calculated using observed *BAI* of each species in pure stands of the corresponding triplet. Expected Resistance (Rt_{pred}) and recovery (Rc_{pred}) are then assessed from BAI_{pred} time series. The productivity of each mixed stand can thus be partitioned in three parts: productivity of beech trees, productivity of accompanying species (fir or oak), and productivity of other species (i.e. all the species except fir, oak and beech present in the plot). The relative abundance of each species in the mixed stands (p_{Fagus}, $p_{Quercus\ or\ Abies}$, p_{other}) was calculated using the summed initial basal area of each species (i.e. basal area in 1995). Thus, predicted annual productivity $BAI_{pred,j}$ of each mixed stand at year *j* plot is calculated as follows:

$$BAI_{pred,j} = BAI_{Fagus_j} * p_{Fagus} + BAI_{Quercus\ orAbies_j} * p_{Quercus\ or\ Abies} + BAI_{Other_j} * p_{other} \quad (5)$$

where $BAI_{Fagus\ or\ Quercus\ or\ Abies,j}$ were respectively beech/oak/fir monospecific stand basal area increment at year j. Because there is no pure stand plot for the “other species” in this dataset, their predicted productivity was considered as the same than observed productivity BAI_j.

Then Rt_{pred} or Rc_{pred} are compared with the observed values (Rt_{obs} or Rc_{obs}). It is noteworthy that these calculations are possible because the plots within a triplet have a similar structure (basal area). In this analysis, we thus obtain $Rt_{div.eff}$ and $Rc_{div.eff}$ values for each triplet i :

$$Rt_{div.eff_i} = Rt_{obs_i} - Rt_{pred_i} \quad (6)$$

$$Rc_{div.eff_i} = Rc_{obs_i} - Rc_{pred_i} \quad (7)$$

We decided to study $Rt_{div.eff}$ and $Rc_{div.eff}$ for each site (for remembering: only for extreme drought years). To test whether $Rt_{div.eff}$ and $Rc_{div.eff}$ values were significantly different than 0, we used on a Wilcoxon-test. Significant positive values would mean that diversity have positive non-additive effect on resistance and recovery. Significant negative values mean that diversity have negative non-additive effect on resistance and recovery. If $Rt_{div.eff}$ and $Rc_{div.eff}$ are equal to 0 diversity have no non-additive effect on resistance and recovery.

Then we have done an analysis to quantify the stress gradient hypotheses on net diversity effect on our both mixed stands (Table and Fig S4). To do that we used a proxy, dominant high of beech, to prioritize stress across sites. These species was common to all sites and can give a very simple index related to stress level. We computed one value by triplet.

All analyses have been carried-out with R software (R version 3.3.0). The methods used are summarized in Fig. S3.

3 RESULTS

3.1 Diversity and climate effects on resistance and recovery

In the northern part of the gradient (i.e. fir and beech stands), the response (i.e. resistance and recovery) to drought events differed significantly of *BAI* average for the three stands. Moreover resistance and recovery varied between stands (Fig. 3 a) and Table 1). Beech forests appeared to be more resistant than fir and mixed stands (estimate twice lower, -0.003±0.001, than fir, -0.009±0.001, and mixed stands, -0.007±0.001). The recovery of all stands (represented by DLSPEI slope) was significantly positive. Mixed stands (0.002±0.0004) seem recover faster than beech stands (0.001±0.0003) but slower than fir stands (0.003±0.0006).

In the southern part of the gradient (i.e. oak and beech stands) (Fig. 3 b) and Table 1), extreme drought events had not significant negative effect on *BAI* at stand level. Monospecific oak and beech stand showed a positive recovery, contrary to mixed stand, although these trends

were not significant. But recovery analysis was less relevant in mixed beech-oak stand, because extreme drought event did not induce significant *BAI* decrease.

For these analyses, our dataset did not allow us to test differences between sites, meaning we cannot quantify climate gradient effect. Indeed, the number of observations per site would be too low to test as many explanatory variables. It is impossible for us to test stress gradient hypotheses.

3.2 Net diversity effect on resistance and recovery

Using the transposition of *NBE* approach to stand resistance during a stress event ($Rt_{div.eff}$) and stand recovery after a stress event ($Rc_{div.eff}$), we did not find any strong diversity effect, either for resistance and recovery (Fig. 4). However, there was a weak negative *NBE* on resistance for stand in Bauges and Ventoux, only significant for stands in the Ventoux site. Mixed stands did not seem to recover faster or slower than pure stands, except in the Bauges site, as $Rc_{div.eff}$ is significantly negative. In the Vercors site, *NBE* on recovery seemed to be positive, but it was not significant. There was no significant *NBE* on resistance and recovery in mixed beech-oak stands (i.e. Southern part of the gradient).

Most of the time mixed stand had no significant response difference than predicted from the monospecific stand, i.e. there is no *NBE* on resistance and recovery in our case. Moreover there was no clearly pattern of *NBE* on resistance and recovery across stress gradient, represented by dominant beech high (Table and Fig S4).

4 DISCUSSION

4.1 Response pattern and effects of extreme drought conditions

The two approaches used in the present study were complementary: the *BAI* model approach studied globally differences between monospecific and mixed stand responses, while $Rt_{div.eff}$/$Rc_{div.eff}$ computing dealt on species interactions effect on stand resistance and recovery. Indeed, the *BAI* model approach are not focused on the physiological differences between species or interactions, by quantifying the effect of drought on stand *BAI* during the only year in which drought occurs, but also on the four years following the drought. The $Rt_{div.eff}$/$Rc_{div.eff}$ approach allowed to test more precisely if *NBE* can explain mixture effect on resistance/recovery, comparing predicted and observed response of mixed stand. It allows to remove a large part of external variability, such as environmental conditions (climate) and focus on interspecific interaction effect. Moreover, we studied a metric computed with four years. The *BAI* model approach more focused on the physiological differences between species, by

quantifying the effect of drought on stand *BAI* during the only year in which drought occurs, but also on the four years following the drought.

The analysis of stand *BAI* showed contrasted results. In every case (both metrics and both mixtures), mixed stand have an intermediate response level compare to monospecific stand. The difference may be significant (beech-fir stand) or not (beech-oak stand). We did not find any strong patterns for $Rt_{div.eff}$ and $Rc_{div.eff}$, regardless mixed stand considered. So, we cannot conclude if interaction contribute to mixture effect on resilience.

4.2 How mixed stand can buffer drought impact?

According to previous studies, led on a less important dataset, stand resistance and recovery can depend on stand composition (Arthur and Dech, 2016; Pretzsch et al., 2013) as in beech-fir stand in our study, or not as in beech-oak stand (DeClerck et al., 2006). It appears that the discrepancies among studies could be explained by a strong species-specific effect, related to the various physiological requirements between species. For instance, Delzon (2015) and Klein et al. (2014) summarized main trees strategies to respond to extreme drought. First there is avoidance strategy to physiological stress, thanks to water storage (Meinzer et al., 2009) and stomatal regulation (Collatz et al., 1991) or thanks a deep root system (Bréda et al., 2006). Second there is tolerance strategy to physiological stress, thanks to xylem resistance to cavitation or turgor less point. Previous work about beech, spruce and oak stand resistance (Pretzsch et al., 2013) highlight hydraulic character plurality importance to understand differences in buffering composition effect between mixed stand. It is possible to distinguish two main hydraulic character (Martínez-Vilalta and Garcia-Forner, 2017; Tardieu and Simonneau, 1998): isohydric (as spruce and fir) or anisohydric (as oak and beech). Martínez-Vilalta and Garcia-Forner (2017) places the emphasis on the temporal dynamics of gas exchange and drought responses, which induces by stomatal sensitivity. So, for the same stress intensity anisohydric species resisted stronger than isohydric species which avoid damage, with stomatal closure. For anisohydric species, extreme drought events may cause damages on some organ trees may be important (roots, leaves or branches) because of cavitation (Delzon and Cochard, 2014; Maherali et al., 2006). Cailleret et al. (2017) and Choat et al. (2012) also showed a drought vulnerability difference between hardwood and coniferous species.

Mixed stand effect difference, depending on composition, could also be explain by the interspecific differences of root prospection between species (Büttner and Leuschner, 1994; Leuschner et al., 2001). Some species have deep rooting (silver fir and pubescent oak), while others have more superficial rooting (beech). Differences in rooting strategy between the tree's

species present in a mixed stand may allow a greater complementarity. So specific differences or roots morphologic adaptations (Schmid and Kazda, 2001) can induce a better water extraction along soil profile, even if the soil compartments are not tight between them.

Mixed stands composed by two species with the same hydraulic features and the same rooting strategy should show similar responses to an extreme drought event than in pure stands, as it was the case for beech-oak mixed stands. We analyze also mixed stand response to drought events including beech basal area proportion as explanatory variables in equation (2). For oak-beech, beech proportion has no significant effect on stand response to drought events (Fig. S5). In this case, there is no complementarity between the two species, because their drought responses seem to be similar. Buffering effect, i.e. a limited *BAI* decrease during an extreme drought event, in mixed stand is limited or absent. Mixed effect could even increase drought effect.

Contrariwise, mixed stands composed by two species with contrasted hydraulic features and rooting strategies respond differently, as it was the case for fir-beech mixed stands. In this type of mixed stands, strong buffer effect may be found. Pure beech stands are more resistant than pure fir stands because of hydraulic character difference between species. Mixed beech-fir stands, and pure fir stands showed similar resistance values, remaining at an intermediate level. Indeed, fir contributed much more than beech to mixed stand *BAI* (73±33% of *BAI* for fir). Mixture buffering effect seems extremely limited. Moreover, we analyze mixed stand response to drought events including beech basal area proportion as explanatory variables in equation (2). We show that increasing beech proportion induces an increasing stand resistance (Fig. S5), i.e. decreasing fir proportion induces a decreasing stand resistance. Thus, fir strongly led the trend of response of the mixed stands in this part of the gradient. Regarding recovery, pure fir stands recovered faster than pure beech stands probably because damages after extreme drought are weaker for isohydric species. Damages can be relatively weak, or reverse embolism strategies can be developed by trees (Cochard, 2006; Cochard and Delzon, 2013; Taneda and Sperry, 2008). Mixed stands recovery is also at intermediate level between monospecific beech and fir stands, but difference is no significant. To sum up, mixed stands appear to have intermediate response compare to monospecific stand, even if pattern is closer to monospecific fir stands.

These various results showed that stand composition may influence stand response to extreme drought events (beech-fir mixed stands), or not (beech-oak mixed stands). This

difference could be explained by interspecific physiological differences. We tried to find physiological mechanisms to explain trends found in this study. We cannot intend to highlight underlying physiological mechanisms intervening during or after drought events. To go further, a more ecophysiological approach should be developed, with installation of experimental protocols.

For remembering in both analyses, we cannot observe increasing stress effect on diversity effect on resistance and recovery. We cannot validate the *SGH*. Increasing stress gradient and number of observations could solve problem of the first analyses. Moreover, further analysis with other index than fertility index, temperature or precipitation average for example, will be necessary. In this study, climatic data are simulated data (see material and method), which are not precise enough to obtain climatic values for each triplet. A monitoring device was set up in 2013 on every triplet. That will allow to use more precise climatic data for further analysis on this gradient.

It should be noticed that our study period is considered as the 20 warmest years of the century. On average over the gradient according to Météo-France (Gibelin et al., 2014) temperatures were higher by at least one degree compared to the reference temperature (1961-1990). Among others, this may influence recovery and explain why no clear pattern was emerging. Indeed, stress intensity could have been too strong to distinguish (or not) buffer effects on stand resistance and recovery related to stand diversity, like in the southern part of the gradient for example.

4.3 Possible consequences for forest management in the Alps

In our study, mixed beech-fir stand buffer extreme drought effect on BAI, i.e. higher resistance, compare to monospecific fir stand. Moreover, higher beech proportion induces higher stand resistance. Recovery is equivalent between monospecific fir stand and mixed beech-fir stand. Still, our results suggest that mixed stand could be a solution to buffer extreme drought effect, mostly through increasing resistance. Limiting impacts of extreme event is crucial in forest to allow ecosystem maintaining and adaptation. Currently forest provides a multitude of ecosystem services, like wood production, where species composition is central, and protection in mountain areas or biodiversity conservation. In both last cases, stand structure maintaining (basal area, density, tree dominant high) is at least as important as compositions, or even more. This could justify 50-50 mixed beech-fir management, maintaining fir and forest cover in climate change, in more stressful sites, even beech is less economically profitable. Hence, foresters could already favor mixture to better cope with future climatic conditions.

With our field design it was difficult to be more specific on management recommendations (with optimal species proportion for example), because we studied bimodal species proportion (100% in monospecific *vs* 50% in mixed stands) and we did not consider regeneration dynamics (see Bernard et al in preparation). Moreover others mixture effects, depending on stand composition, were also highlight in literature: on light availability (Messier et al., 1998), which can have negative consequences on mixed forest renewal compared to monospecific stand; or on herbivory impact, which is an important pressure on silver fir regeneration (Mårell et al., 2012).

Finally, it is necessary to evaluate gain or loss of mixed stand productivity (per species) compared to a monospecific stand, for a longer time scale. To do so we ask if we interest only on wood production: Does fir productivity gain, thank higher resistance in mixed stand, counterbalance fir productivity loss due to decreasing fir proportion in mixed stand? This does not seem to be the case if we consider only fir *BAI* (proxy of the productivity), on average significantly higher in fir stand than in the mixture, whether we consider only stressful years or average on the entire study period (Fig S6). It is necessary to find a trade-off in mixture management between increasing beech proportion, inducing higher resistance but fir productivity loss, or decreasing beech proportion, inducing lower resistance but fir productivity maintain. More globally: Does mixture management allow to maintain forest ecosystem services as good as monospecific management? As regards the wood production services, there is on average no significant differences in stand productivity (i.e. sum of total stand *BAI* between 1995 and 2013) between fir and mixed stand in Vercors and Ventoux, whether we consider only stressful years or average on the entire study period (Fig S6). Thus, mixture management can maintain wood production level in more stressful sites. What about other services?

5 CONCLUSION

Decomposition of diversity effect to highlight net diversity effect of mixing was inconclusive. Moreover, there was a strong species identity effect in the mixture, probably due to physiological differences. Local climate could affect this trend, but our study does not allow us to clearly validate this hypothesis. Beech-fir mixture showed interesting intermediate responses to monospecific stands. These results, although they remained to be confirmed, assume that mixing effect is largely based on physiological differences.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

XM conceived the original question and field setup of this study; MJ and XM designed the research, developed the methodology and collected the data; MJ processed and analyzed the data; MJ, FL and XM led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

DATA ACCESSIBILITY

Data will be deposited in the Dryad Digital Repository

ACKNOWLEDGMENTS

This study strongly benefitted from the help of E. Defossez, for his assistance in collecting the data. We also thank S. Coq and several students for additional help in collecting the data. We are grateful to G. Kunstler for his help in analyzing the data. We greatly thank the French *Office National des Forêts* for allowing access to the sites, and especially J. Ladier, P. Dreyfus and C. Riond for their help in selecting the sites. MJ benefitted from an ADEME grant. This study was mostly funded by the project DISTIMACC (ECOFOR-2014-23, French Ministry of Ecology and Sustainable Development, French Ministry of Agriculture and Forest), and also benefitted from the ANR project BioProFor (contract no. 11-PDOC-030-01).

REFERENCES

Allison, S.D., Martiny, J.B., 2008. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. Proc. Natl. Acad. Sci. 105, 11512–11519.

Arthur, C.M., Dech, J.P., 2016. Species composition determines resistance to drought in dry forests of the Great Lakes – St. Lawrence forest region of central Ontario. J. Veg. Sci. 27, 914–925. https://doi.org/10.1111/jvs.12416

Aussenac, R., Bergeron, Y., Ghotsa Mekontchou, C., Gravel, D., Pilch, K., Drobyshev, I., 2017. Intraspecific variability in growth response to environmental fluctuations modulates the stabilizing effect of species diversity on forest growth. J. Ecol. 105, 1010–1020. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12728

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., Gégout, J.-C., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature 479, 517–520. https://doi.org/10.1038/nature10548

Biondi, F., Qeadan, F., 2008. A Theory-Driven Approach to Tree-Ring Standardization: Defining the Biological Trend from Expected Basal Area Increment. Tree-Ring Res. 64, 81–96. https://doi.org/10.3959/2008-6.1

Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C., Jackson, S.T., Ferrier, S., 2013. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. Proc. Natl. Acad. Sci. 110, 9374–9379.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann. For. Sci. 63, 625–644. https://doi.org/10.1051/forest:2006042

Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., TielböRger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., Michalet, R., 2007. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. J. Ecol. 0, 070908024102002–??? https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x

Büttner, V., Leuschner, C., 1994. Spatial and temporal patterns of fine root abundance in a mixed oak-beech forest. For. Ecol. Manag. 70, 11–21.

Cailleret, M., Jansen, S., Robert, E.M.R., Desoto, L., Aakala, T., Antos, J.A., Beikircher, B., Bigler, C., Bugmann, H., Caccianiga, M., Čada, V., Camarero, J.J., Cherubini, P., Cochard, H., Coyea, M.R., Čufar, K., Das, A.J., Davi, H., Delzon, S., Dorman, M., Gea-Izquierdo, G., Gillner, S., Haavik, L.J., Hartmann, H., Hereş, A.-M., Hultine, K.R., Janda, P., Kane, J.M., Kharuk, V.I., Kitzberger, T., Klein, T., Kramer, K., Lens, F., Levanic, T., Linares Calderon, J.C., Lloret, F., Lobo-Do-Vale, R., Lombardi, F., López Rodríguez, R., Mäkinen, H., Mayr, S., Mészáros, I., Metsaranta, J.M., Minunno, F., Oberhuber, W., Papadopoulos, A., Peltoniemi, M., Petritan, A.M., Rohner, B., Sangüesa-Barreda, G., Sarris, D., Smith, J.M., Stan, A.B., Sterck, F., Stojanović, D.B., Suarez, M.L., Svoboda, M., Tognetti, R., Torres-Ruiz, J.M., Trotsiuk, V., Villalba, R., Vodde, F., Westwood, A.R., Wyckoff, P.H., Zafirov, N., Martínez-Vilalta, J., 2017. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. Glob. Change Biol. 23, 1675–1690. https://doi.org/10.1111/gcb.13535

Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D., Cook, B.J., 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. Nature 417, 844.

Canham, C.D., Papaik, M.J., Uriarte, M., McWilliams, W.H., Jenkins, J.C., Twery, M.J., 2006. Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests. Ecol. Appl. 16, 540–554.

Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M., Weis, J.J., 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. Proc. Natl. Acad. Sci. 104, 18123–18128.

Chamberlain, S.A., Bronstein, J.L., Rudgers, J.A., 2014. How context dependent are species interactions? Ecol. Lett. 17, 881–890. https://doi.org/10.1111/ele.12279

Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature 491, 752–755. https://doi.org/10.1038/nature11688

Choler, P., Michalet, R., Callaway, R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology 82, 3295–3308.

Cochard, H., 2006. Cavitation in trees. Comptes Rendus Phys. 7, 1018–1026. https://doi.org/10.1016/j.crhy.2006.10.012

Cochard, H., Delzon, S., 2013. Hydraulic failure and repair are not routine in trees. Ann. For. Sci. 70, 659–661. https://doi.org/10.1007/s13595-013-0317-5

Collatz, G.J., Ball, J.T., Grivet, C., Berry, J.A., 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. Agric. For. Meteorol. 54, 107–136.

Courbaud, B., Kunstler, G., Morin, X., Cordonnier, T., 2011. What is the future of the ecosystem services of the Alpine forest against a backdrop of climate change? Rev. Géographie Alp. https://doi.org/10.4000/rga.1317

Cruiziat, P., Cochard, H., Améglio, T., 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. Ann. For. Sci. 59, 723–752.

Dale, V.H., Joyce, L.A., Mcnulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J., Michael Wotton, B., 2001. Climate Change and Forest Disturbances. BioScience 51, 723. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2

DeClerck, F.A., Barbour, M.G., Sawyer, J.O., 2006. Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. Ecology 87, 2787–2799.

Delzon, S., 2015. New insight into leaf drought tolerance. Funct. Ecol. 29, 1247–1249. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12500

Delzon, S., Cochard, H., 2014. Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. New Phytol. 203, 355–358.

Desplanque, C., Rolland, C., Michalet, R., 1998. Dendroécologie comparée du sapin blanc (Abies alba) et de l'épicéa commun (Picea abies) dans une vallée alpine de France. Can. J. For. Res. 28, 737–748.

Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E., Thomson, D., 1998. The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology. Am. Nat. 151, 264–276. https://doi.org/10.1086/286117

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. Ecol. Lett. 19, 1172–1185. https://doi.org/10.1111/ele.12648

Dunne, J.A., Saleska, S.R., Fischer, M.L., Harte, J., 2004. Integrating experimental and gradient methods in ecological climate change research. Ecology 85, 904–916.

Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. Curr. For. Rep. 2, 45–61. https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2

Gasparrini, A., 2011. Distributed lag linear and non-linear models in R: the package dlnm. J. Stat. Softw. 43, 1.

Gibelin, A.-L., Dubuisson, B., Corre, L., Deaux, N., Jourdain, S., Laval, L., Piquemal, J.-M., Mestre, O., Dennetière, D., Desmidt, S., 2014. Evolution de la température en France depuis les années 1950: Constitution d'un nouveau jeu de séries homogénéisées de référence. Rubr. Climatol.

Girvan, M.S., Campbell, C.D., Killham, K., Prosser, J.I., Glover, L.A., 2005. Bacterial diversity promotes community stability and functional resilience after perturbation. Environ. Microbiol. 7. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00695.x

Gitlin, A.R., Sthultz, C.M., Bowker, M.A., Stumpf, S., Paxton, K.L., Kennedy, K., MuñOz, A., Bailey, J.K., Whitham, T.G., 2006. Mortality Gradients within and among Dominant Plant Populations as Barometers of Ecosystem Change During Extreme Drought. Conserv. Biol. 20, 1477–1486. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00424.x

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Checko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finer, 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. Proc. Natl. Acad. Sci. 111, 14812–14815. https://doi.org/10.1073/pnas.1411970111

Guttman, N.B., 1999. Accepting the standardized precipitation index: A calculation algorithm1. JAWRA J. Am. Water Resour. Assoc. 35, 311–322.

Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T.M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S.T., Mori, A.S., Naeem, S., Niklaus, P.A., Polley,

H.W., Reich, P.B., Roscher, C., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Thakur, M.P., Tilman, D., Tracy, B.F., van der Putten, W.H., van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W.W., Wilsey, B., Eisenhauer, N., 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. Nature 526, 574–577. https://doi.org/10.1038/nature15374

Ives, A.R., Carpenter, S.R., 2007. Stability and diversity of ecosystems. science 317, 58–62.

Jones, H.E., McNamara, N., Mason, W.L., 2005. Functioning of mixed-species stands: evidence from a long-term forest experiment. For. Divers. Funct. 111–130.

Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., Coomes, D.A., 2014. Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. Ecol. Lett. 17, 1560–1569. https://doi.org/10.1111/ele.12382

Kellomaki, S., Peltola, H., Nuutinen, T., Korhonen, K.T., Strandman, H., 2008. Sensitivity of managed boreal forests in Finland to climate change, with implications for adaptive management. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 363, 2339–2349. https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2204

Kirkman, L.K., Mitchell, R.J., Helton, R.C., Drew, M.B., 2001. Productivity and species richness across an environmental gradient in a fire-dependent ecosystem. Am. J. Bot. 88, 2119–2128.

Klein, T., Yakir, D., Buchmann, N., Grünzweig, J.M., 2014. Towards an advanced assessment of the hydrological vulnerability of forests to climate change-induced drought. New Phytol. 201, 712–716.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., Granier, A., 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (Fagus sylvatica L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees 19, 385–401. https://doi.org/10.1007/s00468-004-0397-9

Lebourgeois, F., Eberlé, P., Mérian, P., Seynave, I., 2014. Social status-mediated tree-ring responses to climate of Abies alba and Fagus sylvatica shift in importance with increasing stand basal area. For. Ecol. Manag. 328, 209–218. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.038

Lebourgeois, F., Merian, P., 2012. Principes et méthodes de la dendrochronologie. LERFOB AgroPariTech Cent. Nancy 85p.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., Ulrich, E., 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (Abies alba, Picea abies and Pinus sylvestris). J. Veg. Sci. 21, 364–376. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x

Lenoir, J., Gégout, J. c., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, E.L., 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. Science 320, 1763–1768. https://doi.org/10.1126/science.1157704

le Roux, P.C., McGeoch, M.A., 2010. Interaction intensity and importance along two stress gradients: adding shape to the stress-gradient hypothesis. Oecologia 162, 733–745. https://doi.org/10.1007/s00442-009-1484-9

Lester, R.E., Close, P.G., Barton, J.L., Pope, A.J., Brown, S.C., 2014. Predicting the likely response of data-poor ecosystems to climate change using space-for-time substitution across domains. Glob. Change Biol. 20, 3471–3481. https://doi.org/10.1111/gcb.12634

Leuschner, C., Hertel, D., Coners, H., Büttner, V., 2001. Root competition between beech and oak: a hypothesis. Oecologia 126, 276–284. https://doi.org/10.1007/s004420000507

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, 1909–1920. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x

Loreau, M., 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. Proc. Natl. Acad. Sci. 95, 5632–5636.

Loreau, M., Behera, N., 1999. Phenotypic diversity and stability of ecosystem processes. Theor. Popul. Biol. 56, 29–47.

Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature 412, 72.

M\a arell, A., Ballon, P., Hamard, J.-P., Boulanger, V., 2012. Les dispositifs de type enclos-exclos: des outils au service de la gestion et de la recherche. Rev. For. Fr. 64, p–139.

Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J., 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. J. Ecol. 97, 199–205. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x

Maherali, H., Moura, C.F., Caldeira, M.C., Willson, C.J., Jackson, R.B., 2006. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. Plant Cell Environ. 29, 571–583. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01433.x

Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W., Nobre, C.A., 2008. Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. Science 319, 169–172. https://doi.org/10.1126/science.1146961

Maracchi, G., Sirotenko, O., Bindi, M., 2005. Impacts of present and future climate variability on agriculture and forestry in the temperate regions: Europe. Clim. Change 70, 117–135.

Martínez-Vilalta, J., Garcia-Forner, N., 2017. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. Plant Cell Environ. 40, 962–976. https://doi.org/10.1111/pce.12846

Mauri, A., De Rigo, D., Caudullo, G., 2016. Abies alba in Europe: distribution, habitat, usage and threats. Eur. Atlas For. Tree Species Publ EU Luxemb. Pp E01493b Httpsw3id OrgmtvFISE-Commv01e01493b Cited Pages 7 9.

Maxime, C., Hendrik, D., 2010. Effects of climate on diameter growth of co-occurring Fagus sylvatica and Abies alba along an altitudinal gradient. Trees 25, 265–276. https://doi.org/10.1007/s00468-010-0503-0

Meinzer, F.C., Johnson, D.M., Lachenbruch, B., McCulloh, K.A., Woodruff, D.R., 2009. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. Funct. Ecol. 23, 922–930. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01577.x

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. For. Ecol. Manag. 339, 22–33. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.032

Messier, C., Parent, S., Bergeron, Y., 1998. Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. J. Veg. Sci. 9, 511–520.

Millar, C.I., Stephenson, N.L., Stephens, S.L., 2007. Climate change and forests of the future: managing in the face of uncertainty. Ecol. Appl. 17, 2145–2151.

Montgomery, R.A., Reich, P.B., Palik, B.J., 2010. Untangling positive and negative biotic interactions: views from above and below ground in a forest ecosystem. Ecology 91, 3641–3655.

Morin, X., Fahse, L., Jactel, H., Scherer-Lorenzen, M., García-Valdés, R., Bugmann, H., 2018. Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. Sci. Rep. 8. https://doi.org/10.1038/s41598-018-23763-y

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

Morneau, F., Duprez, C., Hervé, J.-C., 2008. Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultatsde l'Inventaire forestier national.

Newton, A.C., Cantarello, E., 2015. Restoration of forest resilience: An achievable goal? New For. 46, 645–668. https://doi.org/10.1007/s11056-015-9489-1

Olesen, J.E., Carter, T.R., Díaz-Ambrona, C.H., Fronzek, S., Heidmann, T., Hickler, T., Holt, T., Minguez, M.I., Morales, P., Palutikof, J.P., Quemada, M., Ruiz-Ramos, M., Rubæk, G.H., Sau, F., Smith, B., Sykes, M.T., 2007. Uncertainties in projected impacts of climate change on European agriculture and terrestrial ecosystems based on scenarios from regional climate models. Clim. Change 81, 123–143. https://doi.org/10.1007/s10584-006-9216-1

Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. Glob. Ecol. Biogeogr. 20, 170–180. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x

Pasta, S., de Rigo, D., Caudullo, G., n.d. Quercus pubescens in Europe: distribution, habitat, usage and threats. Eur. Atlas For. Tree Species San-Miguel-Ayanz J Rigo Caudullo G Houst. Durrant T Mauri Eds 156–157.

Penuelas, J., Gordon, C., Llorens, L., Nielsen, T., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmett, B., Estiarte, M., Gorissen, A., 2004. Nonintrusive Field Experiments Show Different Plant Responses to Warming and Drought Among Sites, Seasons, and Species in a North?South European Gradient. Ecosystems 7. https://doi.org/10.1007/s10021-004-0179-7

Pfisterer, A.B., Schmid, B., 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. Nature 416, 84.

Piedallu, C., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., Seynave, I., 2016. Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. J. Veg. Sci. 27, 387–399. https://doi.org/10.1111/jvs.12370

Potop, V., Boroneanţ, C., Možný, M., Štěpánek, P., Skalák, P., 2014. Observed spatiotemporal characteristics of drought on various time scales over the Czech Republic. Theor. Appl. Climatol. 115, 563–581. https://doi.org/10.1007/s00704-013-0908-y

Pretzsch, H., 2005. Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. Ecol. Stud. 176, 41–64.

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. For. Res. 132, 263–280. https://doi.org/10.1007/s10342-012-0673-y

Pretzsch, H., Del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., 2016. Mixing of Scots pine (Pinus sylvestris L.) and European beech (Fagus sylvatica L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. For. Ecol. Manag. 373, 149–166.

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

Pugnaire, F.I., Luque, M.T., 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. Oikos 93, 42–49.

Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests.

Schererlorenzen, M., Schulze, E., Don, A., Schumacher, J., Weller, E., 2007. Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species

(BIOTREE). Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 9, 53–70. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.08.002

Schmid, I., Kazda, M., 2001. Vertical distribution and radial growth of coarse roots in pure and mixed stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. Can. J. For. Res. 31, 539–548. https://doi.org/10.1139/cjfr-31-3-539

Schwalm, C.R., Anderegg, W.R.L., Michalak, A.M., Fisher, J.B., Biondi, F., Koch, G., Litvak, M., Ogle, K., Shaw, J.D., Wolf, A., Huntzinger, D.N., Schaefer, K., Cook, R., Wei, Y., Fang, Y., Hayes, D., Huang, M., Jain, A., Tian, H., 2017. Global patterns of drought recovery. Nature 548, 202–205. https://doi.org/10.1038/nature23021

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

Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2008. Is the spatial distribution of European beech (Fagus sylvatica L.) limited by its potential height growth? J. Biogeogr. 35, 1851–1862. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01930.x

Singh, H.P., Kohli, R.K., Batish, D.R., Kaushal, P.S., 1999. Allelopathy of gymnospermous trees. J. For. Res. 4, 245.

Taneda, H., Sperry, J.S., 2008. A case-study of water transport in co-occurring ring-versus diffuse-porous trees: contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refilling. Tree Physiol. 28, 1641–1651.

Tardieu, F., Simonneau, T., 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. J. Exp. Bot. 419–432.

Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S., Mosseler, A., Secretariat of the convention on the biological diversity, 2014. Forest resilience, biodiversity, and climate change: a synthesis of the biodiversity, resilience, stabiblity relationship in forest ecosystems.

Thornthwaite, C.W., 1948. An Approach toward a Rational Classification of Climate. Geogr. Rev. 38, 55. https://doi.org/10.2307/210739

Tilman, D., 1999. The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles101. Ecology 80, 1455–1474. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2

Tilman, D., Downing, J.A., 1994. Biodiversity and stability in grasslands. Nature 367, 363.

Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P.D., Steinacher, M., Untenecker, J., Vescovi, E., Allen, J.R., Carraro, G., Conedera, M., others, 2013. The past ecology of Abies alba provides new

perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. Ecol. Monogr. 83, 419–439.

Toïgo, 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

UNEP (Ed.), 2010. Mainstreaming the economics of nature: a synthesis of the approach, conclusions and recommendations of teeb, The economics of ecosystems & biodiversity. UNEP, Geneva.

Vanoni, M., Bugmann, H., Nötzli, M., Bigler, C., 2016. Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. For. Ecol. Manag. 382, 51–63. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.001

Van Ruijven, J., Berendse, F., 2010. Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought. J. Ecol. 98, 81–86. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01603.x

Vicente-Serrano, S.M., Beguería, S., López-Moreno, J.I., 2010. A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. J. Clim. 23, 1696–1718. https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1

Vicente-Serrano, S.M., Gouveia, C., Camarero, J.J., Begueria, S., Trigo, R., Lopez-Moreno, J.I., Azorin-Molina, C., Pasho, E., Lorenzo-Lacruz, J., Revuelto, J., Moran-Tejeda, E., Sanchez-Lorenzo, A., 2013. Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. Proc. Natl. Acad. Sci. 110, 52–57. https://doi.org/10.1073/pnas.1207068110

Vogel, A., Scherer-Lorenzen, M., Weigelt, A., 2012. Grassland Resistance and Resilience after Drought Depends on Management Intensity and Species Richness. PLoS ONE 7, e36992. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036992

Table

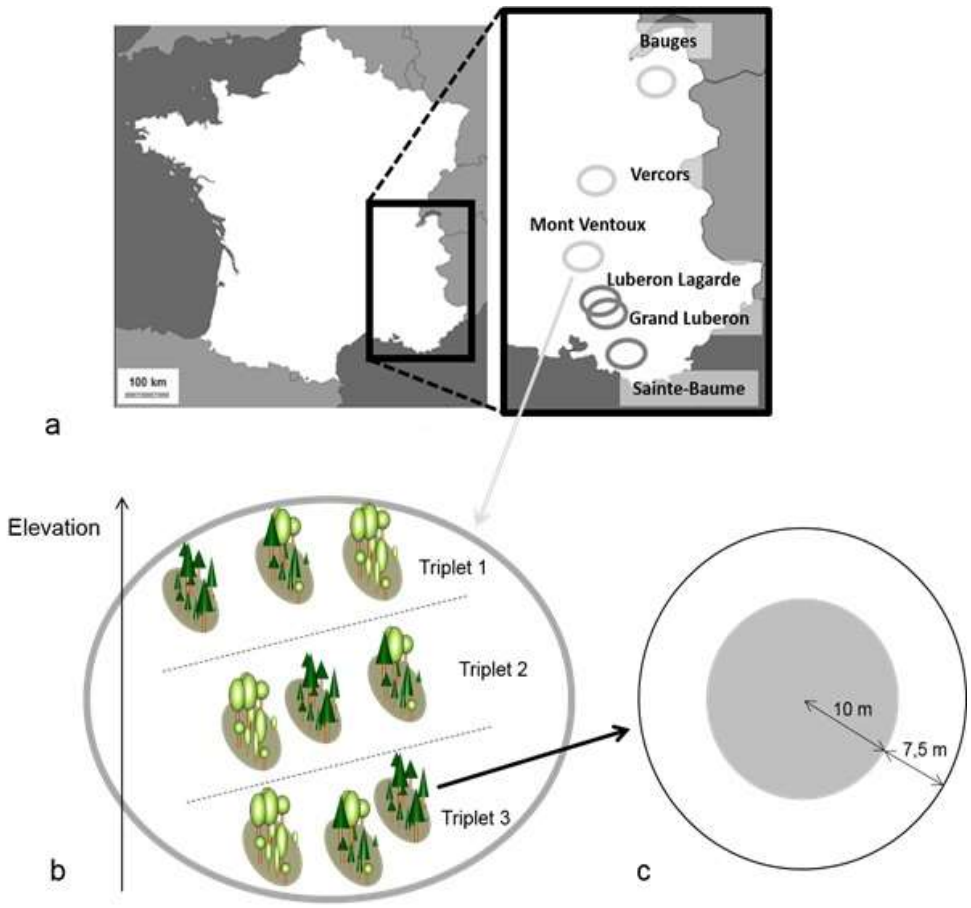
Table 1:

Dataset		Beech stand	Other pure stand (Fir or Oak)	Mixed stand
	metrics	Estimate (±SE)	Estimate (±SE)	Estimate (±SE)
Beech-Fir	*BA*	0.003 (±0.002)	0.003 (±0.006)	0.006 (±0.005)
	resistance	**-0.003** (±0.0008)	**-0.009** (±0.001)	**-0.007** (±0.001)
	recovery	**0.001** (±0.0003)	**0.003** (±0.0006)	**0.002** (±0.0004)
Beech-Oak	*BA*	-0.004 (±0.002)	0.002 (±0.002)	0.0002 (±0.004)
	resistance	-0.001 (±0.001)	-0.0004 (±0.0008)	-0.0003 (±0.001)
	recovery	0.0003 (±0.0006)	0.0004 (±0.0003)	-0.0001 (±0.0005)

Linear models tested to explain BAI for every stand with the northern (North) and southern (South) parts of the gradient taken separately. North includes plots in Mont Ventoux, Vercors and Bauges and South includes plots in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume. *BA* is the plot basal area, and *resistance* and *recovery* represent stand responses to extreme drought. Significant p-value with t-test at the 0.1 level are represented in bold.

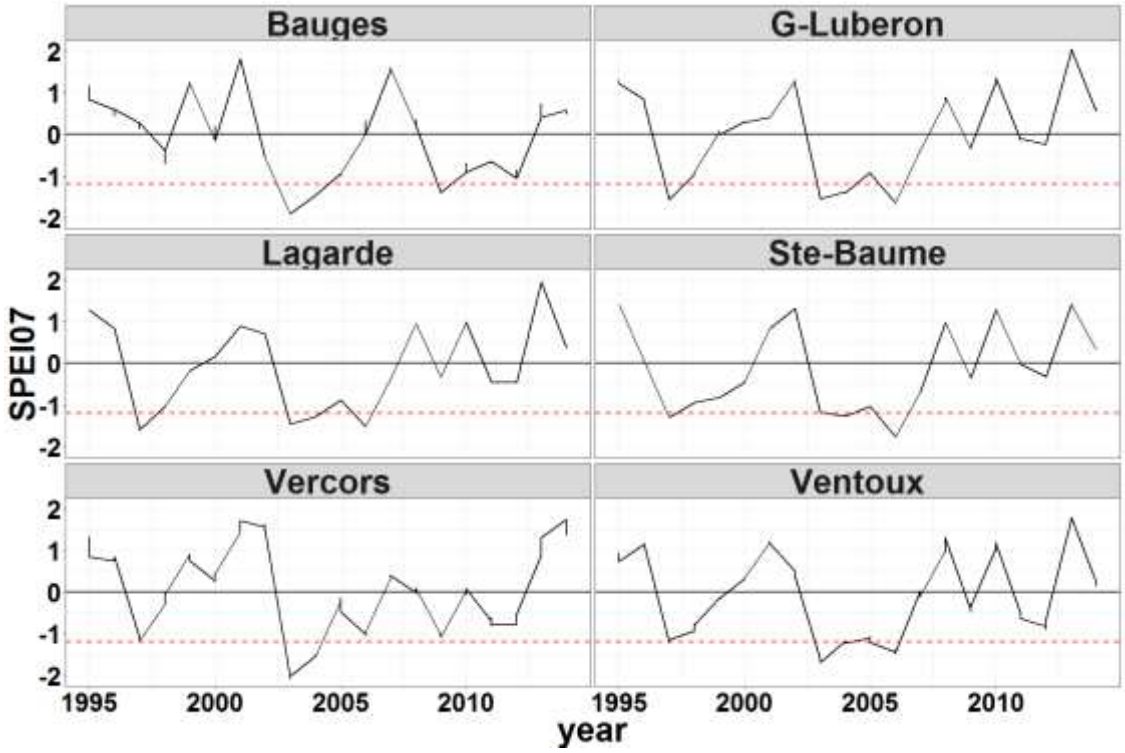
Figures

Figure 1:



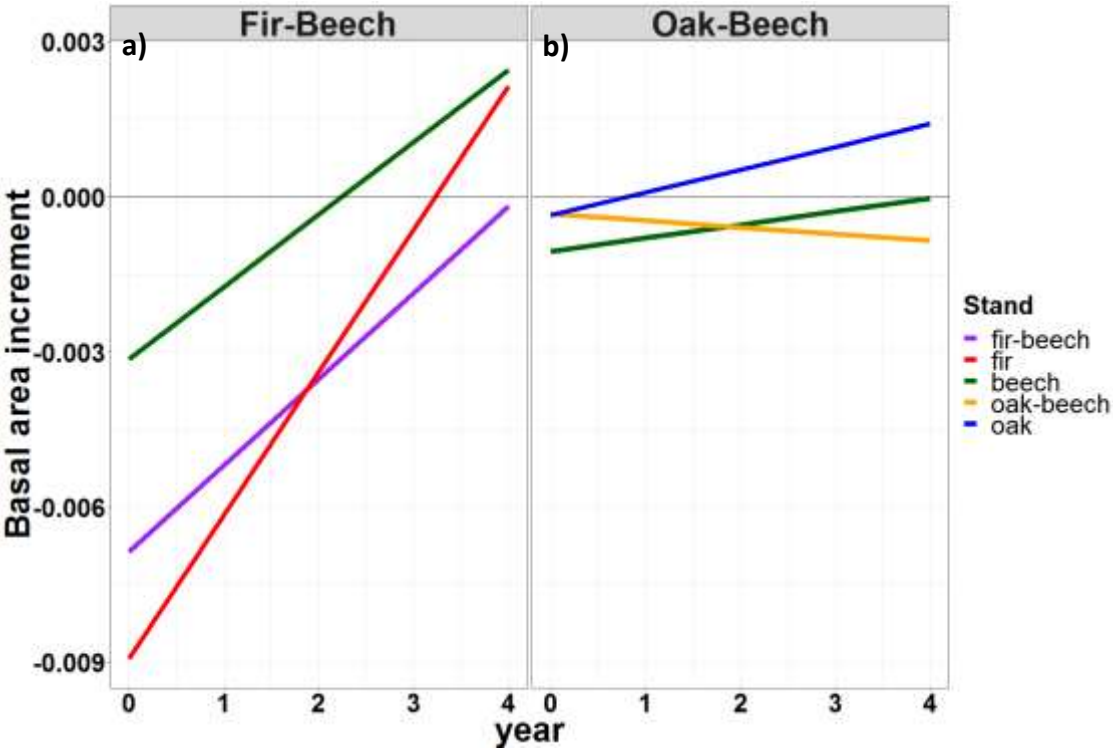
Description of the field design. (a) The study area and sites where the plots have been sampled. North sites (light grey circles) are Mont Ventoux, Vercors and Bauges, with plots sampled in beech-fir forests. South sites (dark gray circles) are in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume, with plots sampled in beech-oak forests. (b) Schematic representation of a site with three triplets of stands (one monospecific stand of species A (beech), one monospecific stand of species B (fir or oak), and one mixed stand with species A and B) distributed along an elevational gradient. (c) Schematic representation of a plot, with an inner circle (grey area) in which all trees with a DBH > 7.5 cm were sampled, and an external 7.5m-crown (*buffer zone*) in which only the trees with a larger DBH than the median DBH of trees in the inner circle have been sampled (dominant trees).

Figure 2:



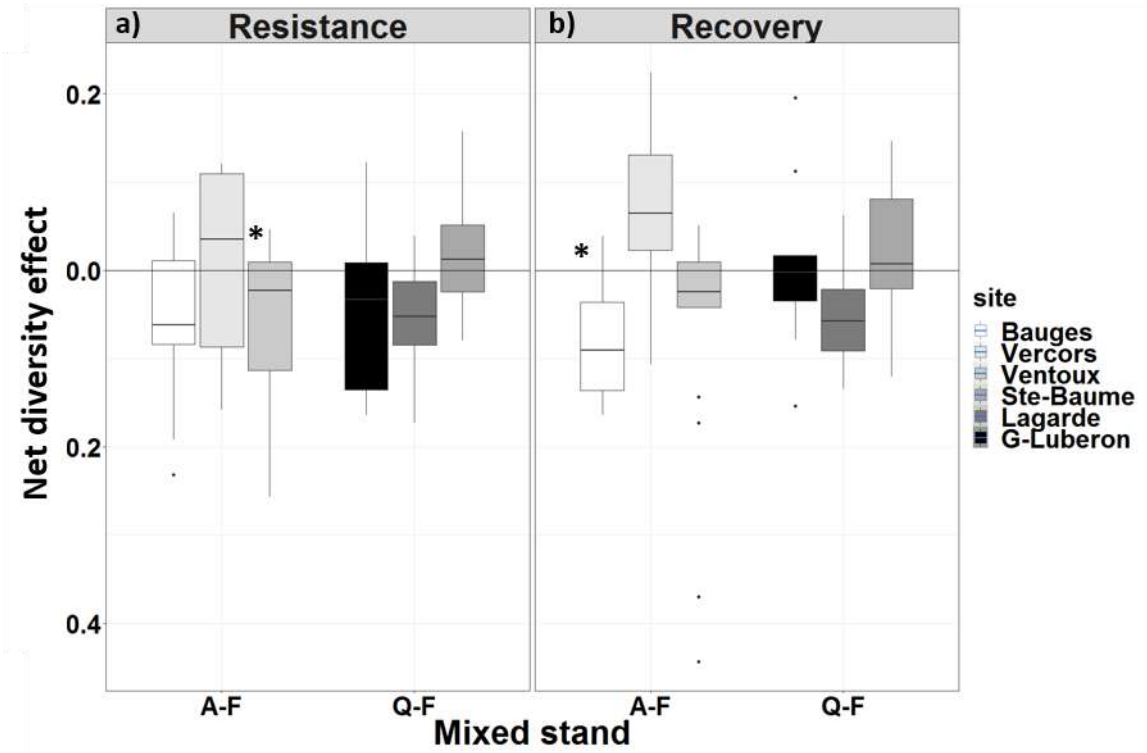
$SPEI_{07}$ trends in the six studied sites. Black line corresponds to the SPEI calculated between February and July for each year and for each site. Horizontal red lines show correspond to the threshold delimiting an extreme dry event (10% driest years), below the line. Horizontal black line represents 0 level.

Figure 3:



Graphic representation of resistance and recovery. The intercept of each line with y=0 represents the mean response of stand BAI during a year with a significant drought stress, i.e. stand *resistance*, and the slope of each line represents *recovery* of stand productivity during four years after the stress. We considered both part of gradient separately: Bauges, Vercors and Ventoux (Northern part of the gradient, a) and Luberon Lagarde, grand Luberon and Ste-Baume (Southern part of the gradient, b). Different stand is represented by different colour : purple for fir-beech stand, red for fir stand, green for beech stand, yellow for oak-beech stand and blue for oak stand.

Figure 4:



Boxplot of $Rt_{div.eff}$ and $Rc_{div.eff}$, i.e. net diversity effect on stand resistance *(a)* and stand recovery *(b)* respectively, for each site. Average were computed with all observations for each site. For remembering only driest years were considered for $Rt_{div.eff}$ and $Rc_{div.eff}$ computing, ie 2 years by site. Significant difference with 0 is indicated with (*).

CHAPITRE II

CHAPITRE II

SUPPLEMENTARY MATERIALS

CHAPITRE II

Appendix 1

Site	Coordinates(°)	Elevation (m)	MAT (°C)	SAP (mm)	Nplot mixed	Nplot beech	Nplot fir	Nplot oak
Bauges (Combe d'Ire)	45.697930°N 6.214553°E	980-1242	6.3-7.6	1994-2079	4	5	3	-
Vercors (Lente)	44.928504°N 5.321516°E	1084-1365	5.4-7.1	1387-1541	5	5	4	-
Mont Ventoux (Mont Serein)	44.187901°N 5.253608°E	1007-1345	5.6-7.3	1208-1224	5	5	5	-
Luberon Largarde (Lagarde d'Apt)	43.973001°N 5.479875°E	1052-1121	9.2-9.6	1026-1027	2	2	-	2
Grand Luberon (Cerestre)	43.819412°N 5.535047°E	929-1041	9.7-10.7	790-796	3	3	-	3
Sainte Baume	43.334609°N 5.766041°E	725-775	9.9-10.2	938-941	4	3	-	4

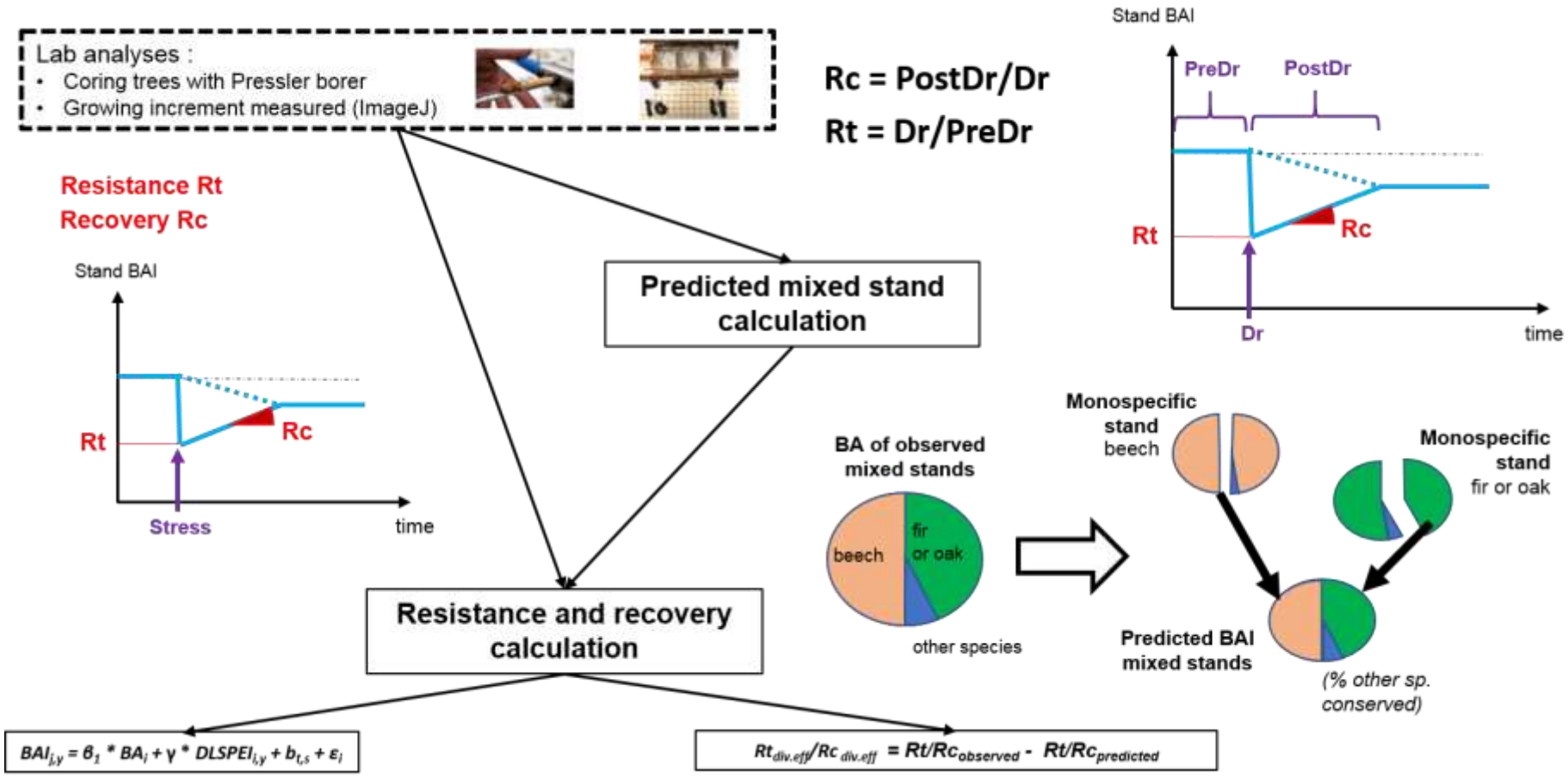
Description of the sites. *Coordinates*: latitudinal and longitude; *MAT*: mean annual temperature; *SAP*: sum of annual precipitation; *Nplot*: number of sampled plots according to the forest type (i.e. mixed stand - mixed - and monospecific stand - fir, beech or oak)

Appendix 2

a	Bauges	Vercors	Ventoux	Luberon Lagarde	Grand Luberon	Ste-Baume
Beech	0.30/0.67	0.30/0.41	0.45/0.50	0.41/0.64	0.29/0.46	0.26/0.34
Fir	0.60/0.58	0.34/0.36	0.53/0.37	-	-	-
Oak	-	-	-	0.16/0.49	0.51/0.31	0.26/0.16

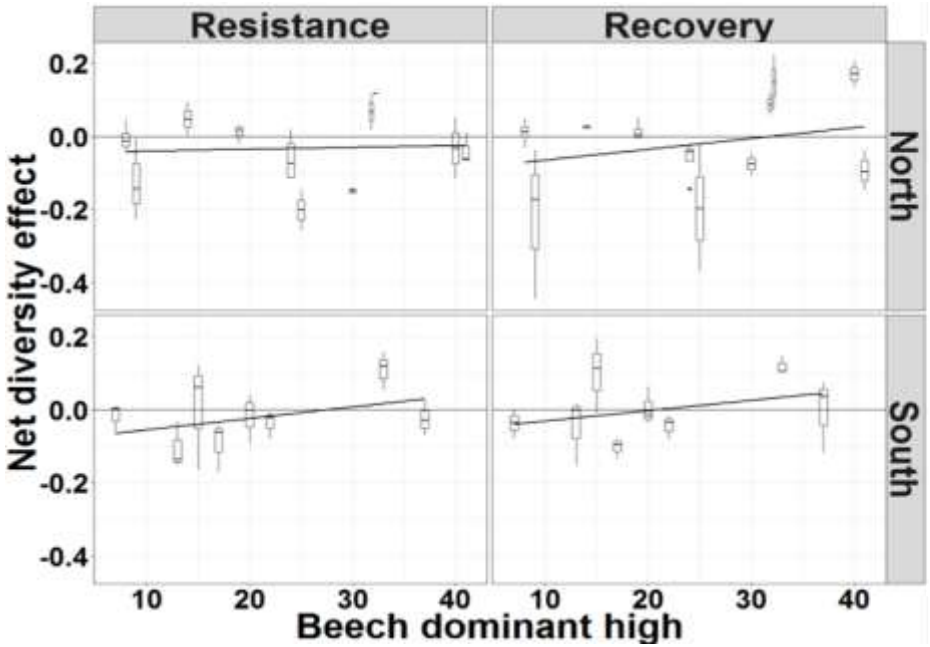
Adjusted R-squares of linear models testing the effect of DBH on BAI for each site, each species in each stand (in mixed stand/in monospecific stand). These linear models allow to reconstruct basal area increment of missing growth series, ie no readable trees dendrochronological cores.

Appendix 3



Description of the several steps of the methodology used.

Appendix 4



Model	$Rt_{div.eff}$ /$Rc_{div.eff}$	~ stress gradient (maximum beech height)	+ Site
North	$Rt_{div.eff}$	-0.002 (±0.002)	Bauges : 0.05 (±0.11) Vercors: 0.08 (±0.08) Ventoux: -0.02 (±0.05)
	$Rc_{div.eff}$	0.002 (±0.003)	Bauges : -0.18 (±0.15) Vercors: 0.01 (±0.1) Ventoux: -0.1 (±0.06)
South	$Rt_{div.eff}$	0.003 (±0.004)	Grand Luberon : -0.07(±0.06) Lagarde: -0.11 (±0.08) Ste Baume: -0.08 (±0.13)
	$Rc_{div.eff}$	**0.008 (±0.004)**	Grand Luberon : -0.08 (±0.05) Lagarde: **-0.19 (±0.08)** Ste Baume: **-0.21 (±0.12)**

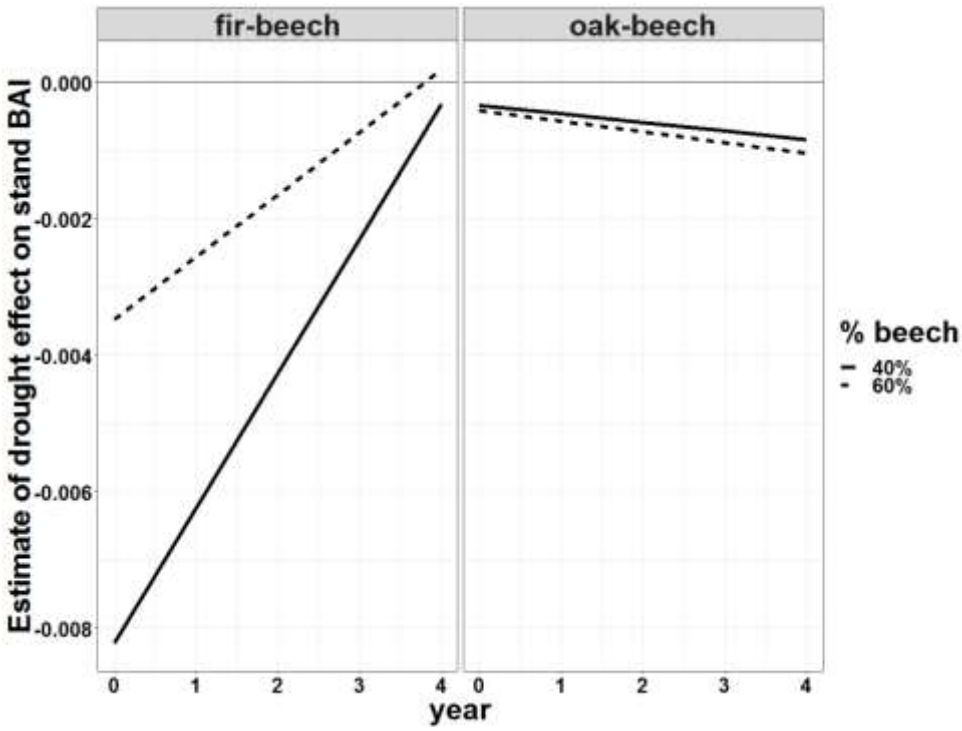
Linear models tested to explain $Rt_{div.eff}/Rc_{div.eff}$ with a proxy of stress gradient, i.e. maximum beech height, for every stand with the northern (North) and southern (South) parts of the gradient taken separately. North includes plots in Mont Ventoux, Vercors and Bauges and South includes plots in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume. Significant p-value with t-test at the 0.1 level are represented in bold.

Appendix 5

a)

Dataset	**beech-fir stand**	**beech-oak stand**
metrics	Estimate (±SE)	Estimate (±SE)
BA	0.003(±0.005)	-0.0001(±0.003)
%beech	-0.031(±0.024)	0.021(±0.008)
resistance	**-0.018(±0.005)**	-0.0001(±0.005)
recovery	**0.004(±0.002)**	-0.0001(±0.002)
resistance:%beech	**0.024(±0.011)**	-0.0004(±0.011)
resistance:%beech	-0.005(±0.004)	-0.0002(±0.004)

b)



a) Linear models tested to explain BAI for mixed stand with beech-fir stand (plots in Mont Ventoux, Vercors and Bauges) and beech-oak stand (plots in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume) taken separately.

$$BAI_{i,j} = \beta * BA_i + \gamma * DLSPEI_{i,j} + \alpha * phet_j + \delta * DLSPEI_{i,j}:phet_j + b_{t,s} + \varepsilon_i \qquad \text{(i)}$$

with *i* and *j* being respectively the plot index and the year; BA_i being the total initial basal area for each plot and β its coefficients; $phet_j$ being beech proportion (i.e. ratio between beech *BA* and total *BA*) for each plot and α its coefficients; $DLSPEI_{i,j}$ being the matrix produced by the DLNM R package to model the distributed lag effect of $SPEI_{07}$ and γ their coefficients; δ*

$DLSPEI_{i,j}$:$phet_j$ being interaction between climate effect and beech proportion for each plot and δ its coefficients ; $b_{t,s}$ being the triplet and site random effect; and $\boldsymbol{\varepsilon}_i$ being the residual normal error.

BA is the plot basal area, %phet is the beech proportion and *resistance* and *recovery* represent stand responses to extreme drought. Significant p-value with t-test at the 0.05 level are represented in bold.

b) Graphic representation of resistance and recovery. The intercept of each line represents the mean response of stand BAI during a year with a significant drought stress, i.e. stand *resistance*, and the slope of each line represents *recovery* of stand productivity during four years after the stress. We considered both mixed stands separately. Different beech proportion is represented by different lines : dotted line for 40% of beech and continuous line for 60% of beech.

Appendix 6

		Fir part of stand BAI		Total stand BAI	
Years considered	site	Mixed stand	Fir stand	Mixed stand	Fir stand
Drought years	Bauges	**0.017(±0.006)**	**0.038(±0.006)**	**0.030(±0.008)**	**0.038(±0.006)**
	Vercors	**0.013(±0.004)**	**0.025(±0.009)**	0.022(±0.005)	0.025(±0.008)
	Ventoux	**0.011(±0.004)**	**0.021(±0.006)**	0.018(±0.005)	0.022(±0.007)
All the years	Bauges	**0.310(±0.164)**	**0.662(±0.093)**	**0.493(±0.197)**	**0.652(±0.110)**
	Vercors	**0.284(±0.080)**	**0.552(±0.163)**	0.453(±0.106)	0.543(±0.162)
	Ventoux	**0.219(±0.090)**	**0.408(±0.122)**	0.349(±0.112)	0.409(±0.125)

Stand basal area mean (±standard error) by site (in Bauges, Vercors and Ventoux) and stand (mixed stand vs monospecific stand), for only dryer years (three first lines) and all the years (three lines after), for only fir part of stand BAI (two first column) and total BAI (two column after). Student test between mixed and monospecific stand with p-value <0.05 are in bold.

CHAPITRE III

PREDICTION SUR LE DEVENIR DES PEUPLEMENTS MONOSPECIFIQUE ET L'IMPORTANCE DE LA GESTION SOUS SCENARIO DE CHANGEMENT CLIMATIQUE.

CHAPITRE III

1 INTRODUCTION 175
2 MATERIAL AND METHODS 178
2.1 Description of the forest dynamics model 178
2.1.1 General description 178
2.1.2 Species parameters 180
2.1.3 Sites and species 180
2.1.4 Climatic data 181
2.1.5 Simulation design 181
2.2 Analyses of the results 183
2.2.1 Vulnerability of monospecific stands 183
2.2.2 Management effect on monospecific stand vulnerability 184
2.2.3 Mixed vs. monospecific stand management 184
3 RESULTS 185
3.1 Vulnerability of monospecific stands 185
3.1.1 Stand vulnerability through species composition 185
3.1.2 Stand vulnerability through average productivity 186
3.1.3 Stand vulnerability through stand total biomass 187
3.2 Effect of management on the vulnerability of monospecific stands 187
3.3 Relative effect of management on stand vulnerability between mixed and monospecific stands 187
3.3.1 “Stable management” scenario 187
3.3.2 “Conversion management” scenario 188
4 DISCUSSION 188
4.1 Species vulnerability under climate change 188
4.2 Contribution to management 189
4.3 Inputs of ForCEEPS 191
4.4 Perspectives 192
REFERENCES, FIGURES AND SUPPLEMENTARY MATERIALS 193

CHAPITRE III

Le changement climatique affecte directement les processus forestiers et les services qui en découlent en impactant la physiologie des organismes. Mais il influe également indirectement sur les écosystèmes forestiers en modifiant la composition des communautés. Les changements de biodiversité peuvent en effet modifier le fonctionnement des écosystèmes, puisque les processus écosystémiques – comme la productivité – sont particulièrement sensibles à la diversité spécifique, comme montré par de nombreuses études. Cet effet pourrait donc être particulièrement important dans un contexte de changement climatique, se traduisant notamment par des évènements stressants (comme les sécheresses) plus intenses et plus fréquents. Cet effet des peuplements mélangés peut se révéler être un levier précieux pour le gestionnaire, qui pourrait permettre de préserver les écosystèmes forestiers et maintenir les services écosystémiques qu'ils prodiguent face au changement climatique. Dans ce contexte, plusieurs questions émergent : (1) Est-ce que les peuplements monospécifiques sont vulnérables au changement climatique ? (2) Est-ce que la gestion peut atténuer cette vulnérabilité, (3) Est-ce que les peuplements mélangés peuvent tamponner l'effet du changement climatique sur la productivité des peuplements et notamment la production de bois ? et (4) Quel type de gestion en mélange mettre en place pour cela ? Pour ce faire nous avons utilisé une approche de modélisation, avec un gap-model (ForCEEPS). Cela nous a permis de tester différents types de peuplements et plusieurs scénarios sylvicoles en contexte de changement climatique. Ces simulations ont tout d'abord mis en évidence que les peuplements monospécifiques déjà en conditions stressantes actuellement seraient trop vulnérables face au changement climatique pour être maintenus, même en étant gérés en ce sens. De plus la gestion en mélange ou en conversion permettrait à long terme de maintenir une productivité plus forte et une production de bois plus importante.

CHAPITRE III

CHAPITRE III

TITLE: Forecasting future of forest and importance of mixed stand management in the Alps under climate change

M. Jourdan[1,2,*], P. Dreyfus[3,4], C. Riond[5], T. Cordonnier[6], B. Cornet[1], F. de Coligny[7] and X. Morin[1]

[1] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, UMR 5175, FORECAST, Montpellier, France

[2] Agence de l'environnement et de la maitrise de l'énergie, ADEME, Angers, France

[3] INRA, UR 0629 URFM Ecologie des Forêts Méditerranéennes. Centre de Recherche PACA, Avignon, France.

[4] ONF, Office National des Forêts - Département R&D, Avignon, France.

[5] ONF, Office National des Forêts - Département R&D, Avignon, France.

[6] Université Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, 2 rue de la Papeterie, BP76, Saint-Martin-d'Hères Cedex, France

[7] INRA, UMR931 AMAP, Botany and Computational Plant Architecture, TA A-51/PS2, Boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier Cedex 5, France

CHAPITRE III

Abstract

Climate change affects ecosystem processes and related services in forests directly through changes by altering the physiological responses of trees, but it also affects forest ecosystems indirectly by driving changes in communities' composition. In fact, it has been shown that ecosystem processes - such as productivity - are particularly sensitive to species diversity in many ecosystems, including forests. Regarding management issues, mixed stands may be an interesting alternative if they could maintain forest cover and ecosystem services under climate change. In this context, we aimed at answering to the following questions: (1) Are monospecific stands vulnerable to climate change? (2) Is management able to reduce this vulnerability? (3) Can mixed stands mitigate climate change impacts on stand productivity and wood production? and (4) What king of management may be applied to mixed stand on this purpose? To do so, we used a modelling approach, *via* a *"gap-model"* (ForCEEPS), which allowed testing various types of stands, with several silvicultural scenarios under climate change. These simulations first showed that monospecific stands currently under stressful conditions would be too vulnerable to climate change to be maintained, even if they were managed in this way. In addition, management by mixing species or conversion from pure to mixed stands would make it possible to maintain higher productivity and higher wood production in the long term.

Key words: Diversity, mixed forests, mountain forests, gap-model, management, climate change

CHAPITRE III

1 INTRODUCTION

One aspect of forecasted climate change is the intensification and increasing frequency of extreme climatic events during the next decades (Pachauri et al., 2014), particularly with strong drought or thermal stresses. Such events may affect ecosystems by altering their functioning and related services (Kellomaki et al., 2008; Malhi et al., 2008; Olesen et al., 2007).

Extreme drought events may be very damaging for European ecosystems (Maracchi et al., 2005), and especially for forests. Drier conditions can lead to medium or long-term damage (Bréda et al., 2006; Linares et al., 2010), or even tree death. Stressful climatic events can also weaken stands and make them more vulnerable to pathogen attacks (Desprez-Loustau et al., 2006) and increase fire risks (Dale et al., 2001). Thus intense and prolonged (or more frequent) droughts may induce forest stands dieback, as already reported (Allen et al., 2010; Bigler et al., 2006; Guarín and Taylor, 2005), sometimes with time lag of several years (Bigler et al., 2007). Furthermore, beyond these direct impacts of climate change on tree physiology, climate change effect can be also indirect by altering communities composition (Bertrand et al., 2011; Lenoir et al., 2008), which will impact ecosystem functioning in turn (Loreau, 1998). Yet, quantifying and predicting ecosystems change in composition and in functioning under climate change remains difficult (Morin et al., 2018), because of the great uncertainty in climate changes prediction (IPCC - Pachauri et al., 2014- proposes several climate scenarios) and the difficulties to forecast synergy between climate change and its direct and indirect impacts.

Meanwhile, numerous theoretical, empirical and experimental studies confirm that species richness may strongly modify ecosystem functioning, especially productivity (Cardinale et al., 2007; Loreau & Hector, 2001). In fact, it is depicted that species rich communities may, on average, show an increase in productivity in comparison to monocultures. First results have been obtained in herbaceous communities and theoretical studies (Marquard et al., 2009; Tilman et al., 1997, 1996), but a few experimental (Jones, McNamara, & Mason, 2005; Pretzsch, 2005), observation-based (Forrester et al., 2016; Toïgo et al., 2015) and modelling studies (Morin et al., 2018, 2011) have also found overyielding effects in forests. Several studies focusing on diversity-productivity relationship aim also at exploring the impact of climate on these patterns (Blois et al., 2013; Paquette and Messier, 2011).

Furthermore, it suggests that diversity can stabilize productivity over time at ecosystem scale (Ives and Carpenter, 2007): in grasslands (Cardinale et al., 2007) or in forests (DeClerck et al., 2006; Thompson et al., 2014). Mechanisms that may drive diversity effect on ecosystem processes stability over time remain weakly understood (Loreau & de Mazancourt, 2013). Most of recent forest studies highlight the importance of asynchrony effect on stabilizing effect of mixed stand (del Río et al., 2017; Jucker et al., 2014).

Most European temperate forests are managed (Morneau et al., 2008). The main stand characteristics (total basal area, tree density, species composition) of these forests are controlled since up to several centuries (Reineke, 1933). Several economic and social issues are dependent on forest management. In a context of energy transition, in which wood resource is more and more targeted by public policies anticipating a sustainable forest management under new environmental conditions to cope with both ecological and economic challenges appears as an essential task. This requires to preserve a good functioning of forest ecosystems, while allowing stand exploitation. Stand management should thus be one tool to mitigate the negative impacts of intensive drought and promoting forest adaptation (Millar et al., 2007), through density (Trouvé et al., 2017) or structural heterogeneity (Bourdier et al., 2016).

As expose above mixed stand, even with only two species (del Río et al., 2017), can buffer climate change, through increasing (Paquette and Messier, 2011) and/or stabilizing productivity. Thus mixed management could be an efficient solution to sustain forest functioning and better preserve their services. In fact pattern is more contrasted : interspecific interactions can actually be either positive or negative in mixed stands (Grossiord et al., 2014; Merlin et al., 2015), depending on environmental conditions and stand composition (Grossiord et al., 2014; Jucker et al., 2014). Mixed stand can have also a negative effect on stand response to drought stress (Grossiord et al., 2014). A better understanding how mixed stands may behave differently than monospecific stands in certain conditions is thus required, for instance by using pseudo-experimental approaches on targeted mixed stands (del Río et al., 2014; Pretzsch et al., 2013; Jourdan et al in submission) or experimental approaches (like BIOTREE, Scherer-Lorenzen et al. 2007). In these cases, climate change effect is taken into account indirectly, using environmental gradients (Jucker et al., 2014; Jourdan et al in submission) through latitudinal or altitudinal gradient.

Moreover a better assessment of the effect of management on forest stands is also a key point, although this could be difficult. Therefore, modelling approach may be pivotal to test climate change impacts and management effects on forest ecosystems. It allows working on long-term time scales (up to several hundred years), and simulating the impact of future climate change (i.e. not like dendrochronology studies that focus on the impact of past climate). In addition, effect of different stand management can be easily explored, whereas it is very difficult with experimental approaches in forests.

In this study we use a forest dynamics gap-model (Bugmann, 2001). This kind of models allows to simulate stand dynamics by considering tree interactions (if the model is individual-based) and taking into account climate conditions (i.e. either current or future climate). These models thus usually rely on the simulation of tree recruitment, annual tree growth and tree death, taking into account competition (mostly for light) between trees and environmental factors (e.g. climate, light- and soil characteristics). Some of these models can also simulate forest management, allowing the test of management scenarios.

We use the forest dynamics gap-model ForCEEPS (Morin et al. in preparation) to carry-out forest simulations in the French Alps. More precisely, we have simulated monospecific and mixed forests over the next century in four sites (Bauges, Vercors Méaudre and Lente, and Mont Ventoux). In the north of the French Alps, main forest stands are monospecific (according to IFN 2016), mostly composed of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), common beech (*Fagus sylvatica* L.), silver fir (*Abies alba* Mill.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). In this work, we will focus on these four species, because they are key components of the targeted forests and are important for forest logging. In fact, spruce and fir represent an important part of timber from France. Even their economic importance is weaker, beech and Scots pine are also widespread species in this region. For these reasons it is crucial to study these four species, for both economic and patrimonial reasons. Moreover these species allow to study how physiological differences between species may lead to various responses to climatic stresses. More precisely we aim at answering the following questions:

(1) Are monospecific stands vulnerable to climate change?
(2) Can management reduce monospecific stands vulnerability to climate change?

(3) Would mixed stands significantly mitigate climate change effects on forest productivity and wood logging under climate change?

(4) How may mixed stand management affect forest productivity and wood logging under climate change in comparison to monospecific stands?

2 MATERIAL AND METHODS

2.1 Description of the forest dynamics model

2.1.1 General description

ForCEEPS is a forest dynamics model, or gap model, simulating population dynamics of one or several tree species in small parcels of land ("patches"). The model is individual-based, and predicts notably forest composition, biomass, and productivity, by considering abiotic (climate and soil properties) and biotic constraints (competition for light) to tree establishment, growth, and survival. The patches are independent, and dynamics at the forest level are obtained by. aggregating patches together (Bugmann, 2001).

The main processes embedded in the version of ForCEEPS used in the present study are derived from FORCLIM 2.9.6. (Bugmann, 1996), except that the dynamics are simulated at the individual level (and not at the cohort level) and that ForCEEPS with observed climate time-series from the sites.

Tree establishment is determined by species-specific responses to four factors: minimum winter temperature, degree-days sum during the growing season, soil water content, light availability, and browsing pressure (Bugmann, 1996). The model does not consider seed and seedling stages; thus saplings are established with a diameter at breast height of 1,27 cm. It is also important to note that seed availability depends on species chosen. Dispersal limitation is not taken into account in this model and patches receive annual seed rain of all species included in the simulation, assuming the presence of seed-bearing trees around the simulated forest (Bugmann, 2001).

Tree growth (high, diameter, and other) depends on a species-specific optimal growth rate that is modified by abiotic (temperature, soil water content – SWC -, and nitrogen content in the soil) and biotic factors (tree size, competition for light). The main mechanism driving interactions among trees is competition for light. Forest successional dynamics is triggered by canopy-gaps,

and thus relies on differential species growth responses to light conditions. Species with different shade tolerances are characterized by different light response curves. In full light, light-demanding species (i.e. mainly early-successional species) grow faster than shade-tolerant species (i.e. usually late-successional species) that have, on average, a weaker basic growth rate. As light availability decreases, the realized growth rate of shade-tolerant species becomes stronger than shade-intolerant ones because of increasing competition for light. Furthermore, although each species have species-specific tolerances to environmental drivers, there is no competition for SWC and soil nitrogen taken into account in the model. However SWC varies across years depending on temperature, precipitations, and soil field capacity of the site.

Tree mortality is driven by both stochastic and deterministic processes and depends on two components: (i) a 'background' mortality, and (ii) a stress-dependent mortality. Background mortality is a stochastic process occurring at low frequency, increasing with trees age and depending on species' maximum longevity (detailed in Materiel and Method of this these). Stress-dependent mortality relies on the growth pattern of each tree: if a tree grows very slowly during several successive years, it is more prone to die than a tree with a better growth (detailed in Materiel and Method of this these). ForCLIM, from which ForCEEPS is derived, is a well-established model that has been originally validated by showing its ability to reproduce observed vegetation patterns at 11 sites in central Europe that span a broad climatic and environmental gradient (see Bugmann, 1996 and Didion et al., 2009). Recently, ForCEEPS was thoroughly calibrated and validated on French territory, in Northern French Alps, using French National Forest Inventory (IFN) data and RENECOFOR permanent inventory (Archaux and Frankreich, 2009). ForCEEPS has a strong ability to reproduce observed species composition, and total and relative species biomass under current climate. It appears as a robust tool to test composition and management effect on Alps forest.

The model takes into account climate time-series, and can thus consider either data reflecting current climate or future climate scenarios. ForCEEPS also includes a silvicultural module able to simulate successive thinning operations. We thus define and use sylvicultural scenarios that differ according to the objective basal area after each thinning, rotation time (time between each thinning), and targeted proportion of each species. At each thinning, trees are logged until objective basal area is reached, with top or bottom thinning.

2.1.2 Species parameters

In FORCLIM, each species is defined by 13 parameters (without intraspecific variability) that have been estimated from a large body of literature data and experimental or observational data (Bugmann, 1994). Some of these parameters were recently recalibrated, either from literature (Niinemets and Valladares, 2006), or using data from French National inventories and from the RENECOFOR network (Archaux and Frankreich, 2009). Hereafter we consider these parameters as species 'traits' as they determine physiological species responses to environmental conditions. The variability among traits reflects several trade-offs of tree life-history strategies. For instance, late-successional species are generally characterized by a slow growth, a long lifespan and a strong shade tolerance in contrast to early-successional ones (Bazzaz, 1979). It is worth noticing that observed functional patterns at community scale are emergent properties from species responses to processes embedded in the model.

2.1.3 Sites and species

Studied sites

Simulations are run at four sites in the French Alps, covering a large latitudinal gradient related to important variations of temperature and precipitation: Bauges, Vercors Méaudre, Vercors Lente and Mont Ventoux (Table S1). As requested in ForCEEPS, each site is characterized by latitude, soil field capacity and slope. The climate of each site is characterized by monthly mean temperatures and monthly sums of precipitation, with inter-annual variations. Two different elevations are tested for each site, one at 1000 m (low elevation) and 1300 m (high elevation).

Studied species

We consider four species in this study: common beech, spruce, silver fir and Scots pine. These species are widespread in the French Alps and represent economic issues, in particular fir and spruce, or patrimonial interest in mountain forest, particularly beech.

These four species allow studying various types of mixtures, because of the physiological and ecological differences between species. Beech is a hardwood species while spruce, fir and Scots pine are coniferous species. Beech and fir are late-successional and shade tolerant species, while spruce in a mid-seral species. Spruce is very sensitive to high temperatures in summer, and is the most drought-sensitive species (Caudullo et al., 2016). Beech is also sensitive to water

stress, but recovers easily after an intense drought event (Lebourgeois et al., 2005). Silver fir is less sensitive to drought, but grows better in humid conditions (Lebourgeois et al., 2010; Mauri et al., 2016) while Scots pine is an early succession and light-demanding species, tolerating drier conditions (Pasta et al., 2016).

Even we consider just four main species, other species can be included in the simulations (like sycamore maple – *Acer pseudoplatanus* – or mountain ash tree – *Sorbus aucuparia*).

2.1.4 Climatic data

In this study, we look for comparing simulation results between current climate and changing climate. Climate variables are delivered by Météo France (available in «Drias», Météo-France and project GICC Drias -CERFACS, IPSL). For the simulations under current climate, we use monthly temperatures and precipitation for the last 50 years. Then we create climate series, selecting randomly yearly climate conditions (monthly temperature and precipitation), to obtain climate 150 years' time-series of "stable" conditions between 2000 and 2150, i.e. with inter-annual variability but without any long-term trend in variable means. For the simulations under climate change, we use data generated according to the RCP 8.5 scenario (IPCC - Pachauri et al., 2014), i.e. the most extreme available scenario (in temperature and precipitation). Climate data for the future are available between 2000 and 2100. For our simulations, we need to work on 150-years period because of the timing of forest dynamics. Thus we generate climate data between 2100 and 2150 by selecting randomly yearly climate conditions (monthly temperature and precipitation) between 2075 and 2100, i.e. stabilized conditions after 2100. Then we have similar simulated period for both climate.

2.1.5 Simulation design

Preliminary analyses show that simulations with the same characteristics (site, initial inventory, and climate) but varying for their stochastic parameters used in some processes (mortality, recruitment) lead to very weak differences between simulations (productivity, biomass, composition). We thus decided to perform only one simulation per case, i.e. one initial inventory for one site/climate/management, for the sake of simulation time. Each monospecific and mixed stand simulations is simulated at each site and altitude on 50 independent patches of 1000 m² (i.e. 5 ha in total). To study a complete stand rotation, simulations are run over 150 years.

In these analyses we use three sylvicultural scenarios that differ according to the basal area (*BA*) remaining in the stand after thinning (20m²/ha, 30m²/h, or 80% of *BA* before thinning). In each case, rotation time is 12 years, as recommended by sylvicultural guides of French northern Alps (Gauquelin, 2006). All trees have the same probability of being cut (i.e. uneven-age stand management). Stand composition is also controlled in simulations with management, and we select two types of management: “stable management” and “conversion management”. “Stable management” is applied to monospecific and mixed stands, according to which thinning operations aimed at conserving initial species composition. “Conversion management” is applied to monospecific stand only, according to which the thinning operations aims at adding new species – up to a stated abundance – to a monospecific stand. Regarding mixed stands, the targeted distribution of relative abundances in the “stable” option are 50-50 or 80-20 for two species stands and 40-40-20 for three species stands. In the “conversion” option, the targeted distribution of relative abundances is 50-50 for two species mixed stands, and 30-30-40 for three species mixed stands (with 40% of the initial species of monospecific stand). Every configurations of forest composition are shown in Figure 2. We use three different simulation designs to answer to our four questions.

First, for studying monospecific stands vulnerability to climate change (question 1), we work on the four sites, at both altitudes, and with both climate scenarios (Current climate and climate RCP 8.5). In this part we do not use a management scenario, because we aim at assessing the intrinsic stand vulnerability to climate change.

Secondly, for studying effect of management on monospecific stands vulnerability to climate change (question 2), we work on the four sites, at both altitudes, and only with RCP 8.5 climate. In this part, we carry-out simulations without management and simulations with “stable management” for each thinning objective.

Finally, for studying mixed management effect on stand productivity and maintenance (question 3 and 4), we work on the four sites, at both altitudes, and only with RCP 8.5 climate. We consider monospecific and 2- and 3-mixed stands. We work with “stable management” and “conversion management” for each of the three defined thinning objectives.

2.2 Analyses of the results

2.2.1 Vulnerability of monospecific stands

In this part, we study monospecific stand vulnerability through three indices. We consider final stand composition (calculated with basal area proportion of each species at the end of the simulation, i.e. after 150 years) as the stand may experience the colonization by other species during the simulation. We also study final basal area, to study forest cover. Finally, we study mean and temporal stability (*TS*) of annual forest productivity (between 0 and 50, between 51 and 100, and between 101 and 150 years of simulation). Working on three time periods allow to more precisely assess variations in stand properties in the short and middle term.

Species composition vulnerability

To determine vulnerability of each monospecific stand, we need to compare final proportion of the target species, between current and future climate conditions. Thus, we test if final stand proportion of the target species is 70% higher than in current climate and in climate change.

Vulnerability of mean and temporal stability of productivity

Mean annual productivity (in *BAI*, i.e. m²/ha) is calculated over three periods of 50 years: from year 1 to 50 from year 51 to 100, and from year 101 to 150. The vulnerability to climate change is assessed by comparing monospecific stand productivity under current and future climate conditions. Considering that monospecific stands are vulnerable to climate change, if monospecific stand productivity under climate change is lower than in current climate. We consider each monospecific stand separately for each site and each period.

We do the same for temporal stability (*TS*). Temporal stability is defined by inverse of coefficient of variation ($CV=\sigma/\mu$). *TS* of productivity is calculated as the ratio between mean productivity and standard deviation of productivity.

Vulnerability of stand total biomass

The vulnerability to climate change is assessed by comparing stand final basal area, i.e. after 150 years of simulation, under current and future climate conditions. We consider each monospecific stand separately for each site and each period.

2.2.2 Management effect on monospecific stand vulnerability

In this part, we want to test whether management can reduce monospecific stand vulnerability under climate change. To do so, we compare stand characteristics without and with management under climate change. We focus on final stand composition and basal area to make the comparison (using a student test). Used average productivity could be touchy because of not quantifying management effect on productivity.

2.2.3 Mixed *vs.* monospecific stand management

To answer question 3 and 4, we first need to identify interesting metrics, which allows comparing the effects of monospecific stands management and mixed stands management. We select 7 variables, characterizing stand and its productivity: G_{150} (stand *BA* after 150 years), $P_{m_50_1_ssg}$ and $P_{m_50_3_ssg}$ (respectively mean productivity during the first 50 years and during the last 50 years), TS_{50_1} and TS_{50_3} (respectively temporal stability of annual productivity in m²/ha during the first 50 years and the last 50 years), and $P_{m_50_1}$ and $P_{m_50_3}$ (respectively mean logged wood - in m²/ha - during the first 50 years and the last 50 years). The first indicator (G_{150}) makes it possible to study differences in forest cover between management in monospecific and mixed stands. The following four indicators allow to compare annual productivity dynamics between mixed and monospecific stands. Finally, the two last indicators allow comparing the ability of different management scenarios to harvest wood.

Then we use a Discriminant Analysis of Principal Components (DACP) to rank the different metrics selected according to their relative contribution to the difference between groups of management scenarios (Jombart et al 2010). In other words, this analysis allow us to identify how each factor varies between the management scenarios. Focusing on the most sensitive metrics, we compare metrics mean values for monospecific stands, two-species mixed stands and three-species mixed stands (using a Wilcoxon test). So we can study effect of diversity on different metrics, which characterize forest statut.

We carry-out this analysis for the “stable management” and the “conversion management” scenarios. .

3 RESULTS

3.1 Vulnerability of monospecific stands

3.1.1 Stand vulnerability through species composition

We distinguished four categories according to the simulations outputs (Fig. 3-E):

- The target species can be maintained in monospecific stands under current climate and its final proportion is higher under climate change than under current climate (initially pre-adapted and not vulnerable),
- The target species cannot be maintained in monospecific stands under current climate (at least without management) and its final proportion is lower in climate change than in current climate (initially not pre-adapted and vulnerable),
- The target species can be maintained in monospecific stands under current climate and its final proportion is lower under climate change than under current climate (initially pre-adapted and vulnerable),
- The target species cannot be maintained in monospecific stands under current climate (at least without management) and its final proportion is higher under climate change than under current climate (initially not pre-adapted and not vulnerable).

In the last case, we can differentiate two sub-cases, depending on whether climatic change allows the maintenance of monospecific stands or not.

After 150 years of simulation under current climate, the relative abundance of the main species in monospecific stands may decrease significantly, depending on the species and the site considered (Fig. 3). Monospecific Scots pine stands did not persist on any site under current climate: 30% for Scots pine in Vercors (Fig. 3-B and C) and Bauges (Fig. 3-A), substituted equally by fir, beech and spruce. Monospecific spruce stands could not be grown in Bauges and Ventoux (Fig. 3-D) under current climate: 20% for spruce in Ventoux (Fig. 3-D), substituted by scots pine. Monospecific fir and beech stand showed a better ability to remain in monospecific stands, with a decrease in relative abundance of respectively 30 % and 20%. But monospecific beech stands and monospecific fir stands could not be grown in any site, except in Vercors Lente and in Ventoux respectively.

After 150 years of simulation, we found that climate change greatly impacted monospecific stands in each site, with an intensity depending on species and site considered. For monospecific spruce stands, the results showed an increasing loss in spruce proportion for every site, until total spruce disappearance (Ventoux and Vercors Lente). Monospecific spruce stands were in fact very vulnerable in Vercors sites, with a predicted final proportion between 0 and 40% (Fig. 3-B and C). The vulnerability was lower in Bauges (Fig. 3-A) because spruce stands remained almost monospecific according to our threshold (final proportion around 60%). Moreover vulnerability remained high in current context in Ventoux (Fig. 3-D). For monospecific Scots pine stands, the proportion remained comparable under climate change (around 25%), except in Ventoux (Fig. 3-D), where monospecific stands were much better maintained (90% instead of 25%). For monospecific fir and beech stands, climate change effect depended on the site: proportion loss was increased in Ventoux (Fig. 3-D: from 75% to 0%) and slightly decreased in Vercors (Fig. 3-B and C) and Bauges (Fig. 3-A). Monospecific beech and fir stands were highly vulnerable in Ventoux and benefitted from the strong vulnerability of spruce in Vercors sites. Others species represented less than 10% of final *BA*, regardless of site and species.

To summarise monospecific spruce stands in Ventoux and monospecific Scots pine stand in Vercors and Bauges could not be grown neither under current climate nor under climate change. Monospecific spruce stands are very vulnerable in Vercors under climate change. Monospecific beech and fir stands are very vulnerable in Ventoux. Vulnerability remains limited in other cases.

3.1.2 Stand vulnerability through average productivity

In Bauges and in Vercors (Fig. 4), monospecific stands seemed not vulnerable under climate change. In Ventoux (Fig. 4), monospecific stands were vulnerable for all species at middle-term (51-100 years), but not at long-term (101-150 years). Between 51 and 100 years, species productivity decreased drastically. Then, between 101 and 150 years, productivity recovers equivalent or greater level than monospecific stands in current climate. So climate change effect did not affect mean productivity of monospecific stand at long-term scale.

We also compared temporal stability of productivity, between current climate and climate change (Fig. 5). Temporal stability of productivity seemed vulnerable in every site (except Bauges) for every species for the last period of simulation (i.e. after 100 years), which means that

mean productivity is equivalent (see results above), but inter-annuel variability is stronger under climate change.

3.1.3 Stand vulnerability through stand total biomass

In Bauges and Vercors, monospecific stands did not appear vulnerable, i.e. we found no difference between final basal area under current climate and under climate change, except for spruce. In Ventoux, all monospecific stands seem sharply vulnerable (Fig. 6).

3.2 Effect of management on the vulnerability of monospecific stands

Management allowed to maintain or improve the initial species proportion in monospecific stands, in almost every cases (Table 1-A). Only simulated stands in the Ventoux site showed more contrasted results, significantly positive effect for Scots pine and not enough effect for beech, fir and spruce. Therefore, management appears, on average, to possibly reduce the vulnerability of monospecific stands, except in the driest site.

Management has a contrasted effect on final basal area (Table 1-B), due to the large disparity between management scenarios. Management could decrease stand vulnerability, especially on Ventoux or for spruce monospecific stand.

3.3 Relative effect of management on stand vulnerability between mixed and monospecific stands

Here we assessed whether key stand metrics (characterizing productivity, logged wood - at different time- and final stand BA) were different between monospecific and mixed stands (with 2 or 3 species) managed according to each management scenario.

3.3.1 “Stable management” scenario

Studying wood harvest is particularly interesting because it is a relevant indicator of stand production potentially exploitable. Moreover for every site, initial stand species richness seemed to affect wood harvest. The other metrics did not show any strong pattern (Fig. S2).Wood harvest was significantly different between monospecific and 3-species mixed stands in the first 50 years, but not between monospecific and 2-species mixed stands (Fig. 7 and Table 2). In the last 150 years, Wood harvest was significantly different between monospecific and both 2- and 3-species mixed stands, but also between 2- and 3-species mixed, with wood harvest increasing with stand initial species richness, except in Ventoux (where there is no wood harvest possible for every

stand type). Managed mixed stands thus appear to ensure wood harvest under climate change, except for the most stressful site.

With a statistical model (Table and Fig. S5), we can conclude that mixture management effect on mean wood harvest is significantly positive. Moreover increasing drought induces decreasing wood harvest. However, this trend becomes weaker with increasing species richness. This result seems to show a buffer effect of mixture management on drought in our specific case.

3.3.2 "Conversion management" scenario

Studying wood harvest is particularly interesting because it is a relevant stand exploitability indicator and it seems to be correlated with stand conversion. For every site, wood harvest at long term, i.e. between 100 and 150 years, depended strongly on stand targeted species richness. The "conversion management" scenario could affect other metrics, but they did not show any strong pattern (Fig. S6). In last 50 years, wood harvest of monospecific stands managed in conversion to 3-species (or 2-species) mixed stands was significantly higher than for monospecific stands with "stable" management (Fig. 8 and Table 3), except in Ventoux

Thus increasing species richness up to 3 species seems to increasing the possible wood harvest, except in the Ventoux site (Fig. 8 and Table 3). Therefore, if maximizing wood harvest is a key objective, then managing forests as mixed stands management appears as a relevant option under climate change.

4 DISCUSSION

4.1 Species vulnerability under climate change

Our simulations suggested that monospecific stands could be very vulnerable to climate change in our study zone (Northern French Alps), depending on site and species considered. The "stable management" scenario can help maintaining or increasing a dominant proportion of the target species in monospecific stands, with similar final basal area between managed and unmanaged stand under climate change, except for vulnerable species in most stressful site (fir and beech in Ventoux or for spruce in every site except Ventoux). Moreover, management of mixed stands seems to strongly enhance possible wood harvest after 100 years of simulation. This trend can be found in stands initially mixed or those in diversity conversion via management.

Stand vulnerability, as we define it in this study, appeared to strongly depend on species and sites, but also on the metrics considered (stand composition, productivity, final *BA*). We can describe several interesting trends (detailed below): species in range limit in current climate, species in middle of the range with a very strong competitive interaction under current climate, and strong competitive species in the middle of the range. In our study, first species type were illustrated by fir and beech stands in Ventoux and spruce stands in Vercors. Second species type were illustrated by beech and fir in Vercors and scots pine in Ventoux. Third species types were illustrated by spruce, fir and beech in Bauges. Spruces are still no adapted in Ventoux in current climate, so we did not discuss this case further.

For monospecific fir and beech stands in Ventoux, basal area of target species decreases very quickly (barely 50 years after simulation beginning) and drops to 10% of total proportion after 150 years under climate change. The gaps in canopy induced by mortality events may allow pioneer species, e.g. Scots pine, to colonize the patch (after 100 years). Scots pine seems to benefit from fir and beech disappearance that are more light competitive but much less tolerant to drought (Niinemets and Valladares, 2006). Thus monospecific stands mean productivity did not seem vulnerable after 150 years in Ventoux because Scots pine have replaced the target species (either spruce, fir or beech). For spruce stands in Vercors (i.e. in the two sites: Lente and Méaudre), the same trend was found. Spruce proportion decreased because of drier and warmer conditions, while fir and beech seemed to benefit from the disappearance of spruce (Niinemets and Valladares, 2006). So decreasing proportion of most drought sensitive species induce increasing proportion of most tolerant species that are subjected to strong competitive interactions in current climate.

For monospecific spruce, fir and beech stand in Bauges, our analyses did not highlight any vulnerability under climate change.

4.2 Contribution to management

According to our simulations, monospecific stands of species at its range limit must be not promoted in the coming decades (spruce, fir and beech in Ventoux, and spruce in Vercors), because they are especially vulnerable to climate change. Even if a species can be maintained in these sites, it is not dynamic enough to be maintained in monospecific stands, while forest management cannot buffer this trend. These stands are likely to change towards mixed stands

with 2 (beech-fir in Vercors Lente) or 3 species (beech-fir-spruce Vercors Méaudre at high elevation). In Ventoux, there is complete initial species substitution of late- or middle-succession species, i.e. spruce, fir and beech, by early-succession species, i.e. Scots pine. In addition, this trend is perhaps underestimated because we only considered one highly competitive species under stressful conditions (Scots pine). However, one should notice that other early-succession species (other pine species, for example) may disturb Scots pine colonization.

Despite temperature and precipitation changes, Scots pine seems to still remain less competitive than fir and beech in Vercors. This would suggest that forest managers should not try to favor a shift in composition towards less drought-sensitive species in these sites -with assisted migration (McLachlan et al., 2007; Vitt et al., 2010) or “favorable” forestry-. Assisted migration consisted of plants shifting by human to climatic habitats to which they are adapted. Contrariwise in Ventoux, where forest cover becomes very patchy, assisted migration could become one solution to maintain forest and avoid erosion. In our case one type of migration could be relevant: translocation just beyond the range limit (assisted range expansion). Indeed limited dispersal abilities and/or highly fragmented habitat (Vitt et al., 2010) can induce difficulties for some species to colonize available nearby habitat. In theory, physical factors (soil types, topography, photoperiod) and biotic factors (community composition) of recipient forests are very close to the native range of the species and may, correspond to the previous range of the species on longer time scales (Hoegh-Guldberg et al., 2008; Hunter, 2007). In mountain forest context, assisted migration could be invoked to maintain forest coverage, to protect human population against erosion, block fall or avalanche. This type of management is very controversial (Aubin et al., 2011; Pedlar et al., 2012; Winder et al., 2011). “Favorable” forestry for one species corresponds to the promotion of the development of this species through stand management. This work proposed to develop this line of work by favoring species mixtures.

If maintaining wood production is a main objective for studied forests, our simulations clearly showed that mixed stands are to be promoted mainly to 3 species mixtures. Our results strongly suggest that converting monospecific stands may significantly improve their performance in terms of wood harvest mean, and decrease their vulnerability to climate change. However one should remind that most logging interventions are not possible in mountain forests, because wood logging quantities are lower than 3m²/ha (threshold of exploitability in Northern

Alps, comm. pers C. Riond). Less than the half of tested management allowed a wood harvest higher than 3 m²/ha (45% in Bauges, 10% with “stable” management and 20-30% with “conversion” management in Vercors and 0% in Ventoux).

These results must be tempered because the targeted composition is not necessarily the actual composition in the end of simulations. For example in “stable management”, a significant part of simulations did not reach the targeted species composition after 150 years: 12% in Bauges, 37% in Vercors Méaudre, 39% in Vercors Lente and 88% in Ventoux. To sum up (Fig. S5), beech and fir have mainly a proportion higher than that aimed by management. Overall for spruce, management does not allow to maintain this species, except in Bauges. Scots pine becomes systematically dominant in Ventoux, whatever the initial species richness of stand, contrary to other sites, where it is difficult to maintain facing others species. Maintaining or reaching a proportion is more difficult in stressful site, like Ventoux. Trends are similarly in stable management and in conversion management.

4.3 Inputs of ForCEEPS

In most empirical studies, climate change is mimicked *via* a latitudinal gradient of sites (our study in Alps, Pretzsch et al., 2010) or via experimental rainfall exclusion (Estiarte et al., 2016). It is the most effective way to see climate effect on real ecosystem. Such an approach relies on the “space for time substitution” to assess climate change impacts on ecosystems (Blois et al., 2013). Field approaches relying on gradients allow a limited climatically analogy. Moreover testing forest management scenarios in situ is difficult task, inducing long-term studies. Adding climate change effect, with a latitudinal or altitudinal gradient, accentuated the difficulties. Contrarily, modelling approaches make it possible to simulate the dynamics of forest stands, while taking into account climate change and management. With simulations, it is possible to have comprehensive view of the stand development over time and on the processes driving the observed patterns. However, it must be reminded that the simulations relied on simplified mechanisms compared to real processes and stochastic events involved in ecosystem functioning. For example, in ForCEEPS competitive dynamics are centered on light acquisition and minimally included importance of roots. So competition for water and nutriments acquisition is underestimated. Moreover others incertitude are due to lack of knowledge on forest dynamic under climate change, but also difficulties to reproduce some critical mechanism. For example

regeneration that is a main driver of forest dynamic under climate change can be difficult to estimate with field data and to reproduce in gap-models (Price et al., 2001). Better models of regeneration processes are desirable for forecasting effects of climate change, but knowledges are not yet sufficient (see ONERC, 2015) and could be very different one species to another. As reminder, we tested a very limited number of management, and choose one climate change scenario. Therefore, these results should be interpreted with caution, and ForCEEPS results should rather be considered as large trends at the forest level rather than precise recommendations at the stand level.

Nevertheless, while keeping in mind its limits, the model ForCEEPS has a great potential to be a relevant tool in both functional ecology and forest management. Regarding functional ecology, using such a model would for instance allow testing hypotheses related to changing interspecific dominance under climate change. Regarding forest management, such a model could allow to test forestry itineraries under various climate scenarios, which very few models can achieve.

4.4 Perspectives

New simulations should be added to follow up the present work and determine more precisely which management would allow optimal wood harvest, for each site. For instance, a longer rotation could increase wood harvested. It may also be possible, with ForCEEPS, to add others species, especially for Ventoux, such as other pine species (maritime pine or black pine) and some species of oaks (pubescent oak or holm oak).

Moreover this study did not consider operational cost, it must be an improvable point for further study. Indeed, as discussed above, a harvest must induce benefit, otherwise it is difficult to justify to manager. The wood extracted quantity must therefore be sufficient. This constraint is very strong on French alpine productive forests and must be fully integrated.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

XM, CR, PD, TC and MJ designed the research and methodology. XM and FdC developed the model, parameterized the species, including the management module (with the help of PD). MJ and BC carried-out the simulations; MJ analyzed the data; MJ and XM led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

ACKNOWLEDGMENTS

MJ benefitted from an ADEME grant. This study was mostly funded by the project DISTIMACC (ECOFOR-2014-23, French Ministry of Ecology and Sustainable Development, French Ministry of Agriculture and Forest) and also benefitted from the ANR project BioProFor (contract no. 11-PDOC-030-01).

REFERENCES

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. For. Ecol. Manag. 259, 660–684. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001

Allison, S.D., Martiny, J.B., 2008. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. Proc. Natl. Acad. Sci. 105, 11512–11519.

Archaux, F., Frankreich (Eds.), 2009. Renecofor: dix ans de suivi de la végétation forestière ; avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95 - 2005). Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale Bois, Fontainebleau.

Aubin, I., Garbe, C.M., Colombo, S., Drever, C.R., McKenney, D.W., Messier, C., Pedlar, J., Saner, M.A., Venier, L., Wellstead, A.M., 2011. Why we disagree about assisted migration: Ethical implications of a key debate regarding the future of Canada's forests. For. Chron. 87, 755–765.

Bazzaz, F.A., 1979. The Physiological Ecology of Plant Succession. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10, 351–371. https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.002031

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., Gégout, J.-C., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature 479, 517–520. https://doi.org/10.1038/nature10548

Bigler, C., Bräker, O.U., Bugmann, H., Dobbertin, M., Rigling, A., 2006. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. Ecosystems 9, 330–343. https://doi.org/10.1007/s10021-005-0126-2

Bigler, C., Gavin, D.G., Gunning, C., Veblen, T.T., 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. Oikos 116, 1983–1994. https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16034.x

Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C., Jackson, S.T., Ferrier, S., 2013. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. Proc. Natl. Acad. Sci. 110, 9374–9379.

Bourdier, T., Cordonnier, T., Kunstler, G., Piedallu, C., Lagarrigues, G., Courbaud, B., 2016. Tree Size Inequality Reduces Forest Productivity: An Analysis Combining Inventory Data for Ten European Species and a Light Competition Model. PLOS ONE 11, e0151852. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151852

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann. For. Sci. 63, 625–644. https://doi.org/10.1051/forest:2006042

Bugmann, H., 2001. A review of forest gap models. Clim. Change 51, 259–305.

Bugmann, H.K.M., 1996. A Simplified Forest Model to Study Species Composition Along Climate Gradients. Ecology 77, 2055. https://doi.org/10.2307/2265700

Bugmann, H.K.M., 1994. On the ecology of mountainous forests in a changing climate: a simulation study (PhD Thesis). ETH Zurich.

Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M., Weis, J.J., 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. Proc. Natl. Acad. Sci. 104, 18123–18128.

Caudullo, G., Tinner, W., de Rigo, D., 2016. Picea abies in Europe: distribution, habitat, usage and threats.

Chamberlain, S.A., Bronstein, J.L., Rudgers, J.A., 2014. How context dependent are species interactions? Ecol. Lett. 17, 881–890. https://doi.org/10.1111/ele.12279

Dale, V.H., Joyce, L.A., Mcnulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J., Michael Wotton, B., 2001. Climate Change and Forest Disturbances. BioScience 51, 723. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2

DeClerck, F.A., Barbour, M.G., Sawyer, J.O., 2006. Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. Ecology 87, 2787–2799.

del Río, M., Pretzsch, H., Ruíz-Peinado, R., Ampoorter, E., Annighöfer, P., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Madrickiene, E., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović, D., Svoboda, M., Zlatanov, T.M., Bravo-Oviedo, A., 2017. Species interactions increase the temporal stability of

community productivity in *Pinus sylvestris-Fagus sylvatica* mixtures across Europe. J. Ecol. 105, 1032–1043. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12727

del Río, M., Schütze, G., Pretzsch, H., 2014. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. Plant Biol. 16, 166–176. https://doi.org/10.1111/plb.12029

Desprez-Loustau, M.-L., Marçais, B., Nageleisen, L.-M., Piou, D., Vannini, A., 2006. Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. Ann. For. Sci. 63, 597–612. https://doi.org/10.1051/forest:2006040

Didion, M., Kupferschmid, A.D., Lexer, M.J., Rammer, W., Seidl, R., Bugmann, H., 2009. Potentials and limitations of using large-scale forest inventory data for evaluating forest succession models. Ecol. Model. 220, 133–147. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.09.021

Estiarte, M., Vicca, S., Peñuelas, J., Bahn, M., Beier, C., Emmett, B.A., Fay, P.A., Hanson, P.J., Hasibeder, R., Kigel, J., Kröel-Dulay, G., Larsen, K.S., Lellei-Kovács, E., Limousin, J.-M., Ogaya, R., Ourcival, J.-M., Reinsch, S., Sala, O.E., Schmidt, I.K., Sternberg, M., Tielbörger, K., Tietema, A., Janssens, I.A., 2016. Few multiyear precipitation-reduction experiments find a shift in the productivity-precipitation relationship. Glob. Change Biol. 22, 2570–2581. https://doi.org/10.1111/gcb.13269

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

Gauquelin, X., 2006. Guide des sylvicultures de montagne: Alpes du nord françaises. Cemagref de Grenoble, Saint-Martin-d'Hères.

Girvan, M.S., Campbell, C.D., Killham, K., Prosser, J.I., Glover, L.A., 2005. Bacterial diversity promotes community stability and functional resilience after perturbation. Environ. Microbiol. 7. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00695.x

Grossiord, C., Granier, A., Gessler, A., Jucker, T., Bonal, D., 2014. Does Drought Influence the Relationship Between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Boreal Forests? Ecosystems 17, 394–404. https://doi.org/10.1007/s10021-013-9729-1

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Checko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finer, 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. Proc. Natl. Acad. Sci. 111, 14812–14815. https://doi.org/10.1073/pnas.1411970111

Guarín, A., Taylor, A.H., 2005. Drought triggered tree mortality in mixed conifer forests in Yosemite National Park, California, USA. For. Ecol. Manag. 218, 229–244. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.07.014

Hector, A., Hautier, Y., Saner, P., Wacker, L., Bagchi, R., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Spehn, E.M., Bazeley-White, E., Weilenmann, M., Caldeira, M.C., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Mulder, C.P.H., Palmborg, C., Pereira, J.S., Siamantziouras, A.S.D., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Schmid, B., Loreau, M., 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. Ecology 91, 2213–2220. https://doi.org/10.1890/09-1162.1

Hoegh-Guldberg, O., Hughes, L., McIntyre, S., Lindenmayer, D.B., Parmesan, C., Possingham, H.P., Thomas, C.D., 2008. Assisted Colonization and Rapid Climate Change. Science 321, 345. https://doi.org/10.1126/science.1157897

Hunter, M.L., 2007. Climate Change and Moving Species: Furthering the Debate on Assisted Colonization. Conserv. Biol. 21, 1356–1358. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00780.x

Ives, A.R., Carpenter, S.R., 2007. Stability and diversity of ecosystems. science 317, 58–62.

Jones, H.E., McNamara, N., Mason, W.L., 2005. Functioning of mixed-species stands: evidence from a long-term forest experiment. For. Divers. Funct. 111–130.

Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., Coomes, D.A., 2014. Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. Ecol. Lett. 17, 1560–1569. https://doi.org/10.1111/ele.12382

Kellomaki, S., Peltola, H., Nuutinen, T., Korhonen, K.T., Strandman, H., 2008. Sensitivity of managed boreal forests in Finland to climate change, with implications for adaptive management. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 363, 2339–2349. https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2204

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., Granier, A., 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (Fagus sylvatica L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees 19, 385–401. https://doi.org/10.1007/s00468-004-0397-9

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., Ulrich, E., 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (Abies alba, Picea abies and Pinus sylvestris). J. Veg. Sci. 21, 364–376. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x

Lenoir, J., Gégout, J. c., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, E.L., 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. Science 320, 1763–1768. https://doi.org/10.1126/science.1157704

Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A., 2010. Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. J. Ecol. 98, 592–603. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01645.x

Loreau, M., 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. Proc. Natl. Acad. Sci. 95, 5632–5636.

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

Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature 412, 72.

Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W., Nobre, C.A., 2008. Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. Science 319, 169–172. https://doi.org/10.1126/science.1146961

Maracchi, G., Sirotenko, O., Bindi, M., 2005. Impacts of present and future climate variability on agriculture and forestry in the temperate regions: Europe. Clim. Change 70, 117–135.

Marquard, E., Weigelt, A., Temperton, V.M., Roscher, C., Schumacher, J., Buchmann, N., Fischer, M., Weisser, W.W., Schmid, B., 2009. Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment. Ecology 90, 3290–3302.

Mauri, A., De Rigo, D., Caudullo, G., 2016. Abies alba in Europe: distribution, habitat, usage and threats. Eur. Atlas For. Tree Species Publ EU Luxemb. Pp E01493b Httpsw3id OrgmtvFISE-Commv01e01493b Cited Pages 7 9.

McLachlan, J.S., Hellmann, J.J., Schwartz, M.W., 2007. A Framework for Debate of Assisted Migration in an Era of Climate Change. Conserv. Biol. 21, 297–302. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00676.x

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. For. Ecol. Manag. 339, 22–33. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.032

Millar, C.I., Stephenson, N.L., Stephens, S.L., 2007. Climate change and forests of the future: managing in the face of uncertainty. Ecol. Appl. 17, 2145–2151.

Morin, X., Fahse, L., Jactel, H., Scherer-Lorenzen, M., García-Valdés, R., Bugmann, H., 2018. Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. Sci. Rep. 8. https://doi.org/10.1038/s41598-018-23763-y

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

Morneau, F., Duprez, C., Hervé, J.-C., 2008. Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultatsde l'Inventaire forestier national.

Niinemets, Ü., Valladares, F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. Ecol. Monogr. 76, 521–547.

Olesen, J.E., Carter, T.R., Díaz-Ambrona, C.H., Fronzek, S., Heidmann, T., Hickler, T., Holt, T., Minguez, M.I., Morales, P., Palutikof, J.P., Quemada, M., Ruiz-Ramos, M., Rubæk, G.H., Sau, F., Smith, B., Sykes, M.T., 2007. Uncertainties in projected impacts of climate change on European agriculture and terrestrial ecosystems based on scenarios from regional climate models. Clim. Change 81, 123–143. https://doi.org/10.1007/s10584-006-9216-1

Pachauri, R.K., Allen, M.R., Barros, V.R., Broome, J., Cramer, W., Christ, R., Church, J.A., Clarke, L., Dahe, Q., Dasgupta, P., 2014. Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC.

Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. Glob. Ecol. Biogeogr. 20, 170–180. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x

Pasta, S., de Rigo, D., Caudullo, G., n.d. Quercus pubescens in Europe: distribution, habitat, usage and threats. Eur. Atlas For. Tree Species San-Miguel-Ayanz J Rigo Caudullo G Houst. Durrant T Mauri Eds 156–157.

Pedlar, J.H., McKenney, D.W., Aubin, I., Beardmore, T., Beaulieu, J., Iverson, L., O'Neill, G.A., Winder, R.S., Ste-Marie, C., 2012. Placing Forestry in the Assisted Migration Debate. BioScience 62, 835–842. https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.10

Pretzsch, H., 2005. Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. Ecol. Stud. 176, 41–64.

Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P.H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zingg, A., 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. Ann. For. Sci. 67, 712–712. https://doi.org/10.1051/forest/2010037

Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed *versus* pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation: Drought stress

release by inter-specific facilitation. Plant Biol. 15, 483–495. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x

Price, D.T., Zimmermann, N.E., van der Meer, P.J., Lexer, M.J., Leadley, P., Jorritsma, I.T.M., Schaber, J., Clark, D.F., Lasch, P., McNulty, S., Wu, J., Smith, B., 2001. Regeneration in Gap Models: Priority Issues for Studying Forest Responses to Climate Change. Clim. Change 51, 475–508. https://doi.org/10.1023/A:1012579107129

Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests.

Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E., Don, A., Schumacher, J., Weller, E., 2007. Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 9, 53–70. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.08.002

Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S., Mosseler, A., Secretariat of the convention on the biological diversity, 2014. Forest resilience, biodiversity, and climate change: a synthesis of the biodiversity, resilience, stabiblity relationship in forest ecosystems.

Tilman, D., Lehman, C.L., Thomson, K.T., 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. Proc. Natl. Acad. Sci. 94, 1857–1861.

Tilman, D., Wedin, D., Knops, J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. Nature 379, 718.

Toïgo, 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

Trouvé, R., Bontemps, J.-D., Collet, C., Seynave, I., Lebourgeois, F., 2017. Radial growth resilience of sessile oak after drought is affected by site water status, stand density, and social status. Trees 31, 517–529. https://doi.org/10.1007/s00468-016-1479-1

Vitt, P., Havens, K., Kramer, A.T., Sollenberger, D., Yates, E., 2010. Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes. Biol. Conserv. 143, 18–27. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.08.015

Winder, R., Nelson, E., Beardmore, T., 2011. Ecological implications for assisted migration in Canadian forests. For. Chron. 87, 731–744.

	A/ Final % species				B/ Final basal area (m²/ha)			
	Spruce	Fir	Beech	Scots pine	Spruce	Fir	Beech	Scots pine
Bauges	+	+	+					
Vercors Lente		+	+	+	+			
Vercors Méaudre		+	+	+	+			
Ventoux			-	+	+	+	+	+

Table 1: Table represents monospecific stand vulnerability difference between un-managed and managed forest under climate change. Final species proportion (A) and final basal area (B) are used to determine management effect on vulnerability. Management can have a significant positive effect (+), a significant negative effect (-) or no significant effect ( ) on metrics. If initial species of monospecific stand is significantly higher than 70% table box is green, if initial species of monospecific stand is significantly lower than 70% table box is red, and white if not. We used Student test (p-value > 0.05) to test significance.

Stand	Period	Bauges	Vercors Méaudre	Vercors Lente	Ventoux
monospecific-bispecific stand	0-50	0.16	0.21	0.27	0.94
	100-150	**0.00**	**0.02**	**0.03**	0.29
monospecific-trispecific stand	0-50	**0.03**	**0.04**	0.06	0.69
	100-150	**0.00**	**0.00**	**0.00**	0.13
bispecific-trispecific stand	0-50	0.18	0.18	0.19	0.62
	100-150	**0.00**	**0.00**	**0.00**	0.47

Table 2: This table represents p-value student test of mean logging timber stand comparison, subject to stable management. Two period are studied: first 50 years and last 50 years. We compare monospecific stand with 2-species mixed stand (1st line) and with 3-species mixed stand (2nd line), and also 2 and 3 species mixed stand (3rd line). In bold are represented significate difference with student test p-value <0.05.

Stand	Period	Bauges	Vercors Méaudre	Vercors Lente	Ventoux
monospecific-bispecific stand	0-50	0.18	0.21	0.18	0.76
	100-150	**0.01**	**0.01**	**0.02**	0.27
monospecific-trispecific stand	0-50	**0.01**	**0.02**	**0.04**	0.36
	100-150	**0.00**	**0.00**	**0.00**	0.13
bispecific-trispecific stand	0-50	0.07	0.15	0.27	0.42
	100-150	**0.03**	**0.00**	**0.01**	0.60

Table 3: This table represents p-value student test of mean logging timber stand comparison, subject to conversion management. Two period are studied: the first 50 years and the last 50 years. We compare monospecific stand with 2 species mixed stand (1st line) and with 3 species mixed stand (2nd line), and also 2 and 3 species mixed stand (3rd line). In bold are represented significate difference with student test p-value <0.05.

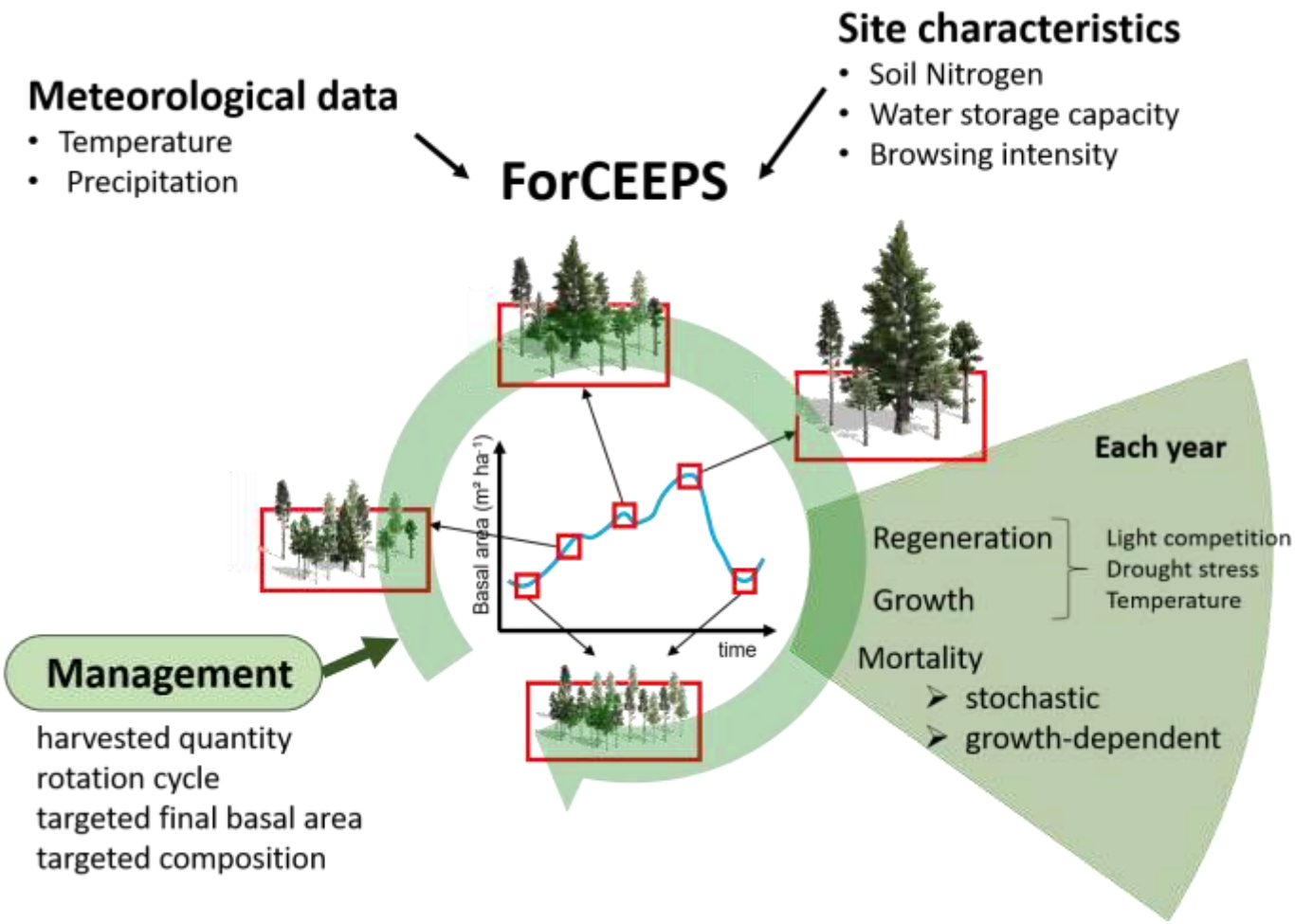


Figure 1: Simplified scheme of the gap-model ForCEEPS. The cycle, represented by the green arrow, represents the forest dynamics observable at patch scale, with recruitment, growth and mortality. The central diagram represents the variation of the basal area of a patch during a simulation.

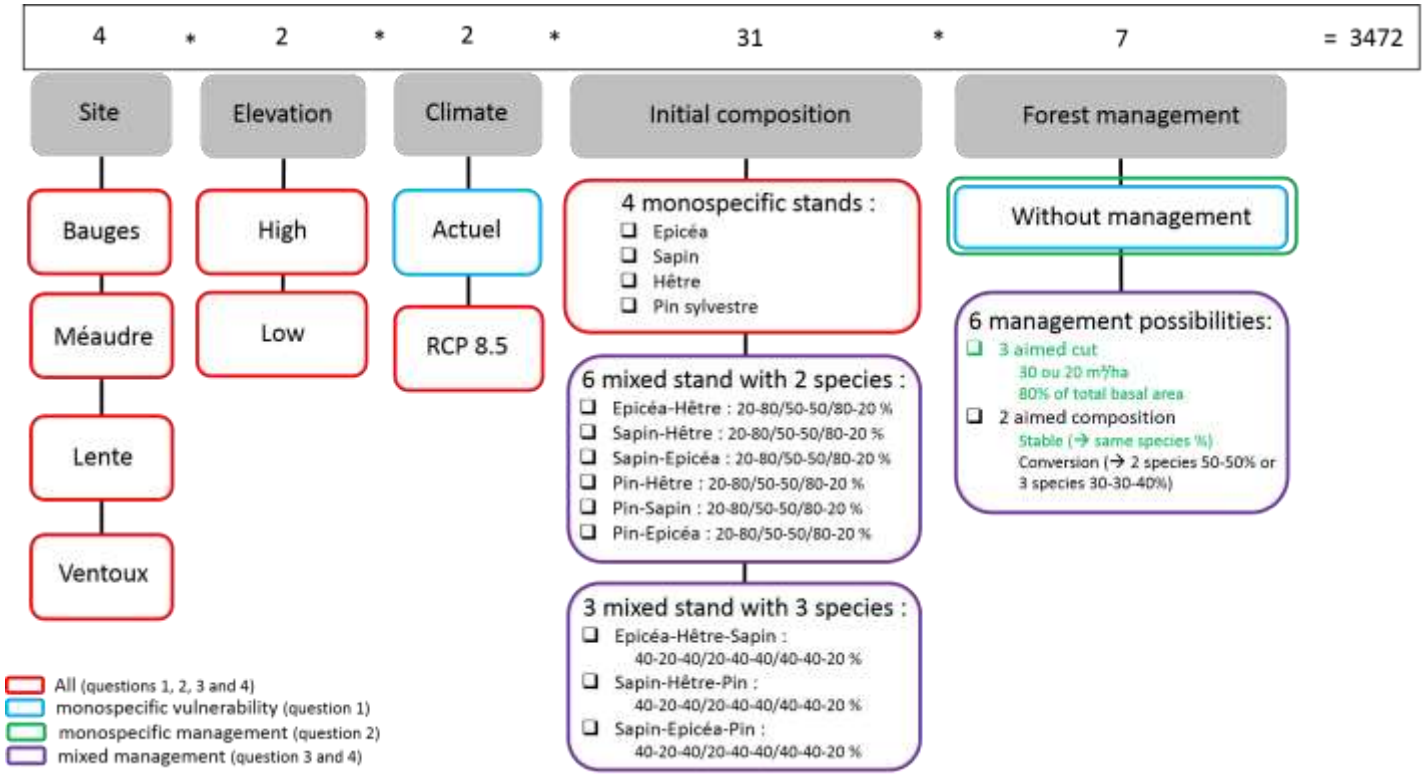
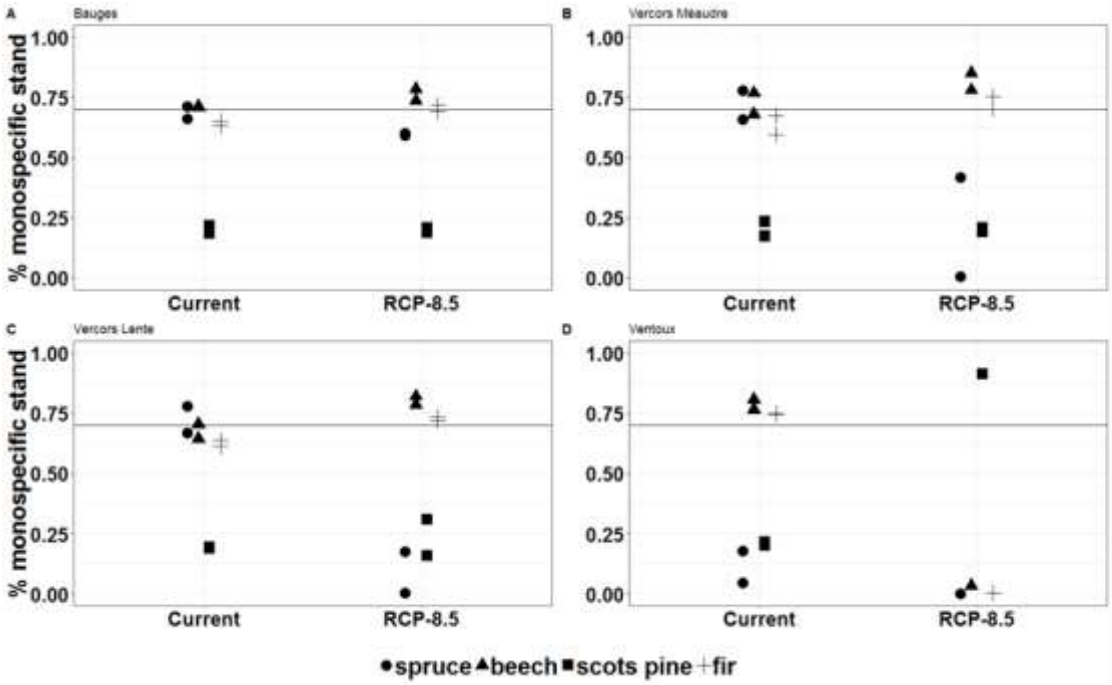


Figure 2: Scheme of the simulation design used for each question mentioned in the introduction: (1) “Are monospecific stands vulnerable to climate change?”, represented by red and blue; (2) “Can management reduce the monospecific stands vulnerability to climate change?”, represented by red and green; (3) “Would mixed stand significantly mitigate climate change effects on forest productivity and wood logging under climate change?”, represented by purple and red;(4) “Would mixed stand management significantly increase forest productivity and wood logging under climate change compare to monospecific stand?”, represented by purple and red.



	Bauges	Vercors Méaudre
Spruce		
Beech	OK	OK
Fir	OK	OK
Scots pine		

	Vercors Lente	Ventoux
Spruce		
Beech	OK	
Fir	OK	
Scots pine		OK

Figure 3: Final proportion of the target species in monospecific stands without management for each set of climate conditions: current climate or climate change (RCP 8.5). Each species is represented separately: spruce (circle), beech (triangle), Scots pine (scare) and fir (cross). Each panel refers to one site: Bauges (A), Vercors Méaudre (B), Vercors Lente (C) and Ventoux (D). The black line represents the chosen threshold between monospecific (proportion higher than 70%) and mixed stand (proportion lower than 70%). Table shows vulnerability and survival under current climate of each species for each site. Species can be pre-adapted (crossed) or not (not crossed), and vulnerable (red) or not (green) to climate change. Case where initial species proportion is greater than 70% under climate change are written “ok” in the table.

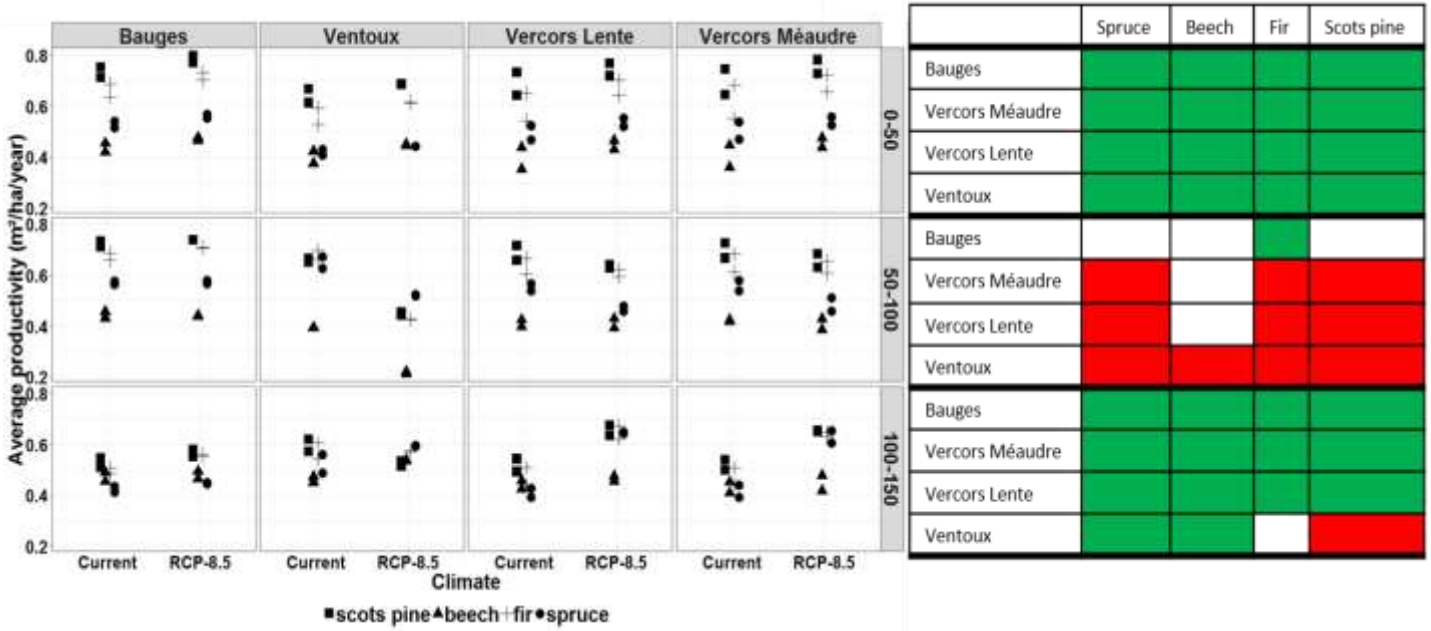


Figure 4: Mean productivity of the target species in monospecific stands without management for each set of climate conditions: current climate or climate change (RCP 8.5). Each species are represented separately: spruce (circle), beech (triangle), scots pine (scare) and fir (cross). Each column represents each site, from left to right: Bauges, Ventoux, Vercors Lente and Vercors Méaudre. Each row represents each 50 years period, from top to bottom: mean productivity over the first 50 years (first line), over the 50 years after (second line) and over the last 50 years (third line). The table shows the productivity vulnerability (i.e. mean productivity is larger under climate change than under current climate) of each species for each site across three time periods. Vulnerable monospecific stands are represented in red and non-vulnerable monospecific stands in green. Significantly according student test, i.e. p-value >0.05.

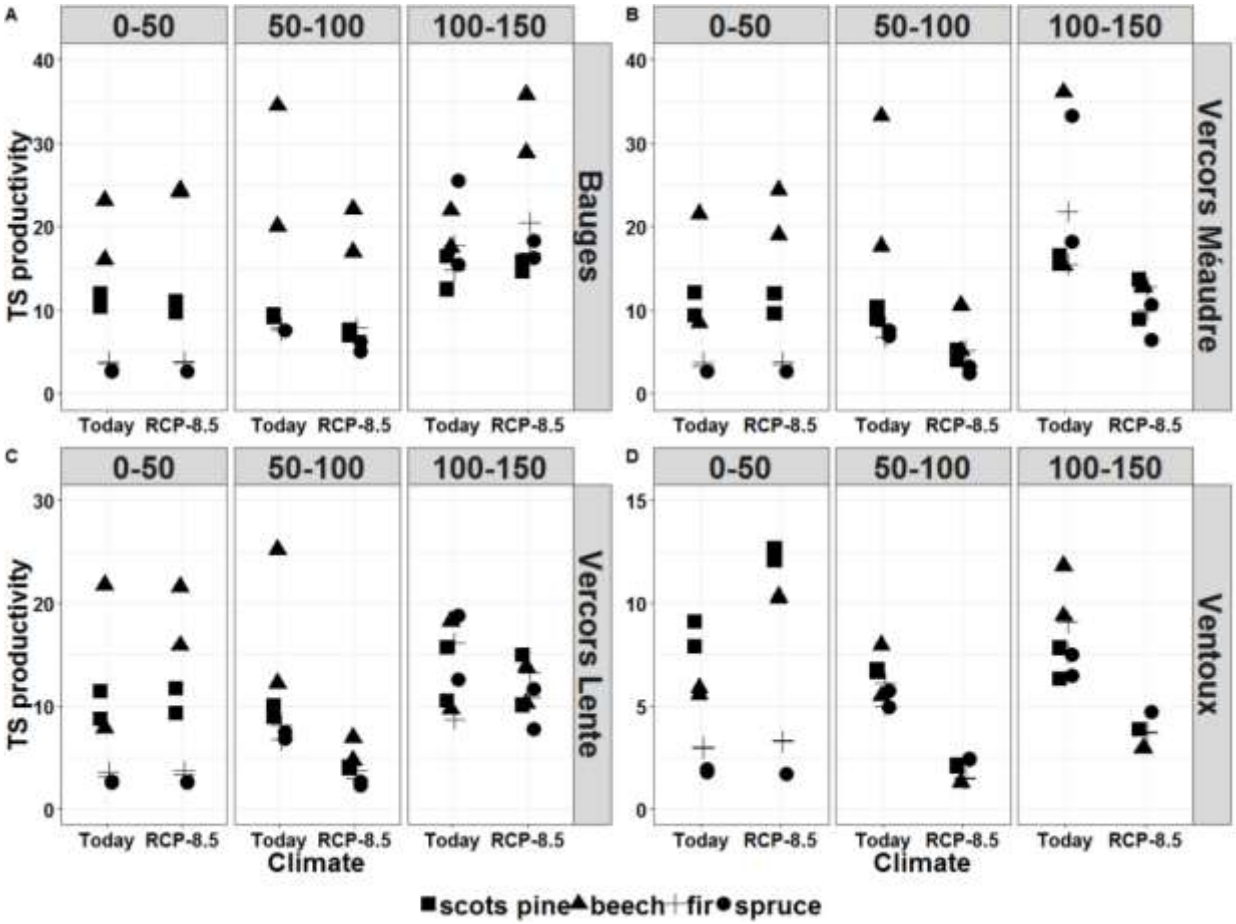
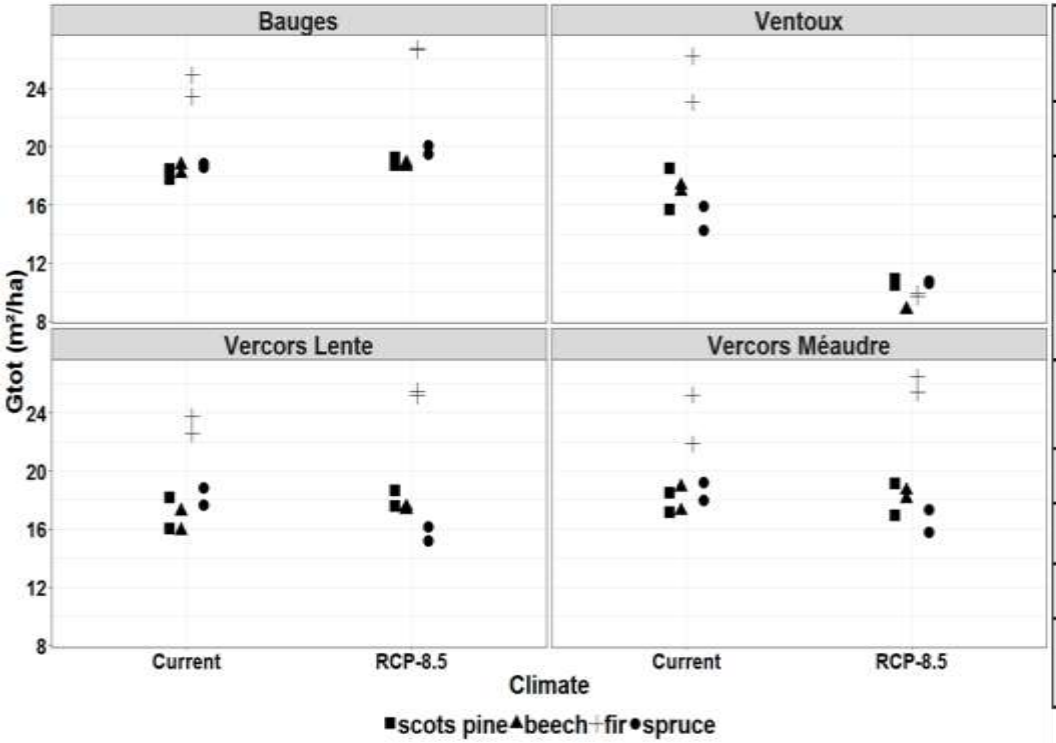


Figure 5: Represent temporal stability of productivity in function of climate, under current climate and climate change. Each site is represented separately: Bauges (A), Vercors Méaudre (B), Vercors Lente (C) and Ventoux (D). For each site we considered three period: the first 50 years (0-50), the 50 years after (50-100) and over the last 50 years (100-150). Each species are represented separately: spruce (circle), beech (triangle), scots pine (square) and fir (cross).



	Bauges	Ventoux
Spruce		
Beech		
Fir		
Scots pine		

	Vercors Lente	Vercos Méaudre
Spruce		
Beech		
Fir		
Scots pine		

Figure 6: Total stand basal area after 150 years of the target species in monospecific stands without management for each set of climate conditions: current climate or climate change (RCP 8.5). Each species are represented separately: spruce (circle), beech (triangle), scots pine (square) and fir (cross). Each panel corresponds to one site: Bauges, Ventoux, Vercors Lente and Vercors Méaudre. The table shows the vulnerability of the final basal area (i.e. final basal area under climate change is lower than under current climate) of each species for each site. Significantly vulnerable monospecific stands are represented in red and significantly non-vulnerable stand are represented in green.

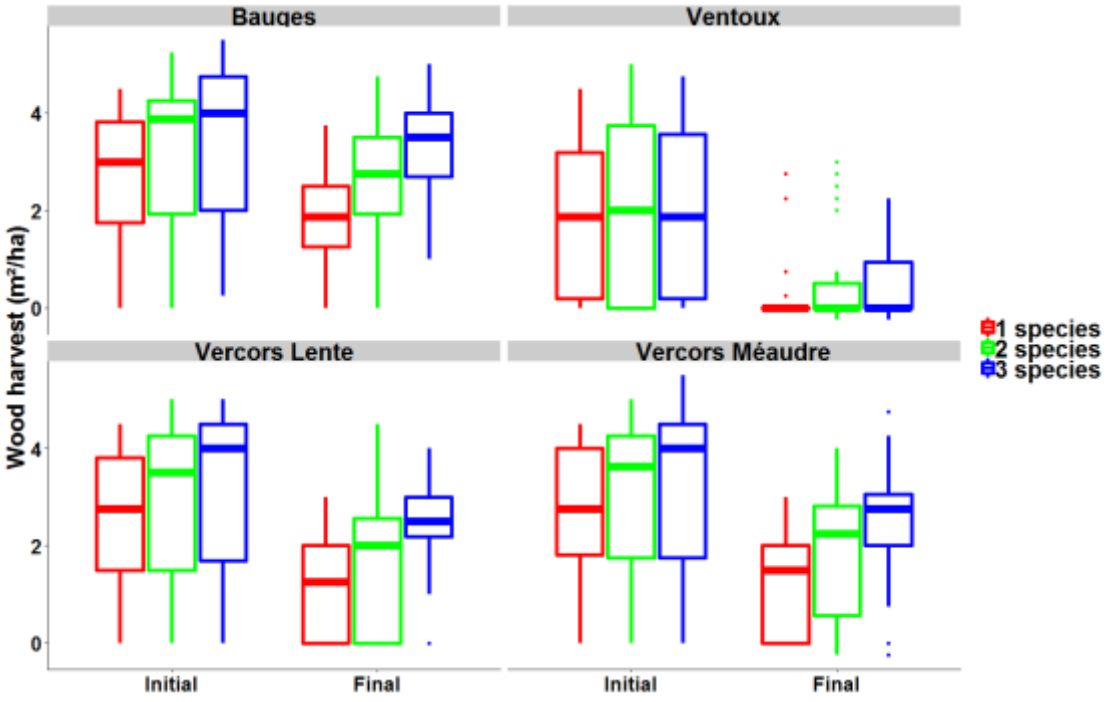


Figure 7: Wood harvest for initial (the first 50 years of the simulation) and final (the last 50 years of the simulation) time periods, with “stable management” scenarios. The management selected aims to stabilize initial stand composition. Each species richness are represented: monospecific stand (red), two-species mixed stand (green) and three-species mixed stand (blue). Each panel corresponds to one site: Bauges, Ventoux, Vercors Lente and Vercors Méaudre.

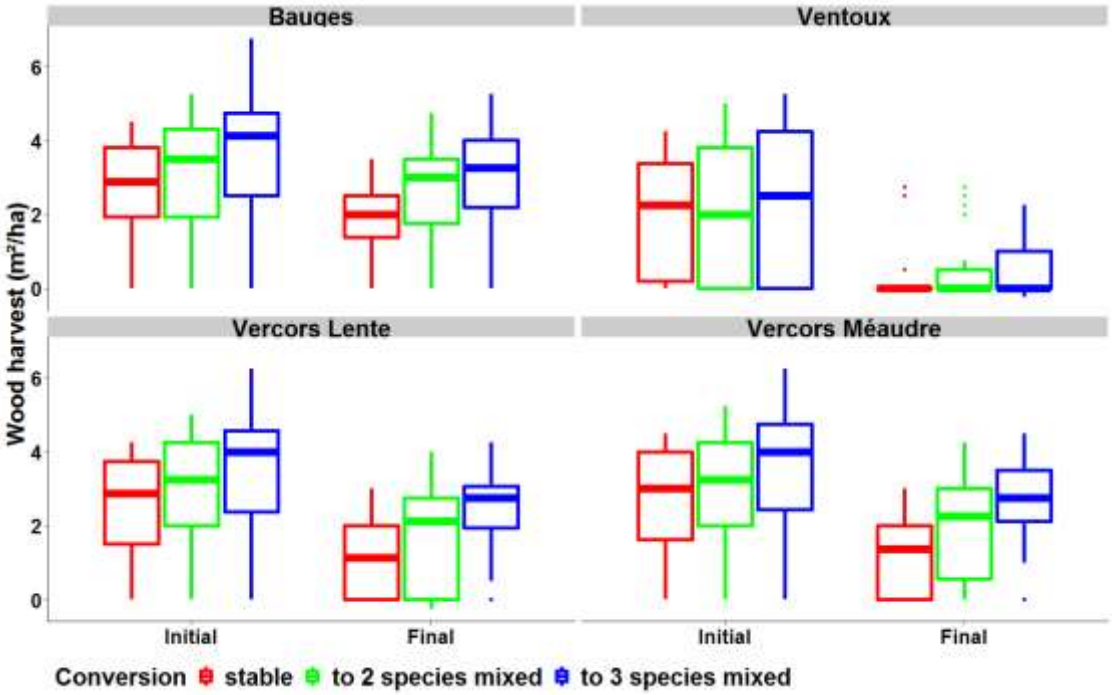


Figure 8: Wood harvest for initial (the first 50 years of the simulation) and final (the last 50 years of the simulation) time periods, with "conversion management" scenarios. The management selected aims to stabilize initial stand composition. Each species richness are represented: monospecific stand (red), two-species mixed stand (green) and three-species mixed stand (blue). Each panel corresponds to one site: Bauges, Ventoux, Vercors Lente and Vercors Méaudre.

CHAPITRE III

SUPPLEMENTARY MATERIALS

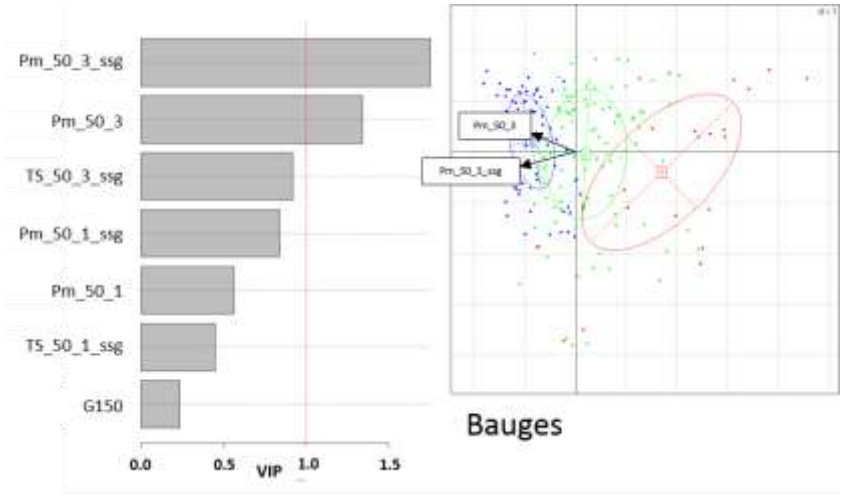
CHAPITRE III

Appendix 1:

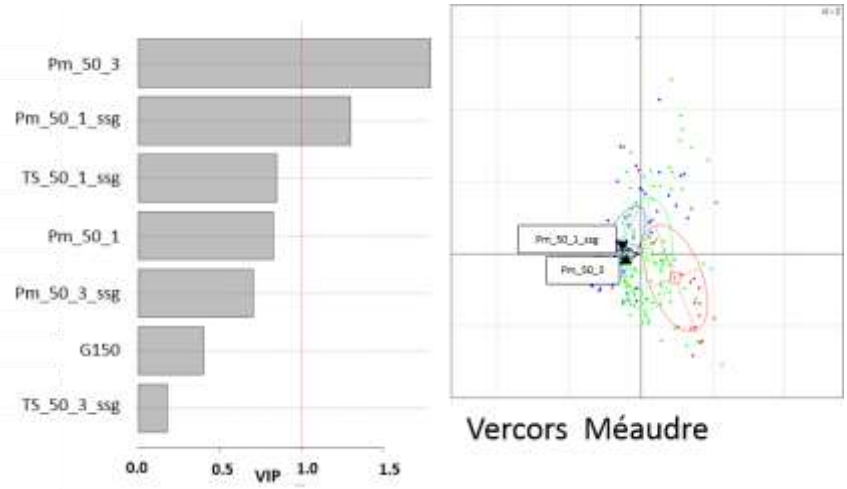
Site	Bauges		Vercors Méaudre		Vercors Lente		Ventoux	
	low	high	low	high	low	high	low	high
latitude	45.697930°N/ 6.214553°E		-		44.928504°N / 5.321516°E		44.187901°N / 5.253608°E	
Current climate								
• Temperature (°C)	7.7	6.5	7.7	5.1	7.3	5.3	8.3	6.2
• Precipitation (mm)	1770	1770	1301	1301	1346	1346	992	992
Climate change								
• Temperature (°C)	11.7	10.5	11.7	9.1	11.1	9.1	12.1	12.1
• Precipitation (mm)	1833	1833	1352	1352	1197	1197	882	882
Site characteristic								
• Elevation (m)	1000	1300	1000	1300	1000	1300	1000	1300
• Bucket size	50		30		30		25	
• Max ETP rate	12		12		12		12	
• Nitrogen	100		100		100		100	

Table summarizing site characteristics need for using ForCEEPS. Bauges, Vercors Méaudre, Vercors Lente and Ventoux are characterized coordinates, current climate and climate change variables (temperature and precipitation) and site characteristics (elevation, bucket size, max EPT rate and soil nitrogen).

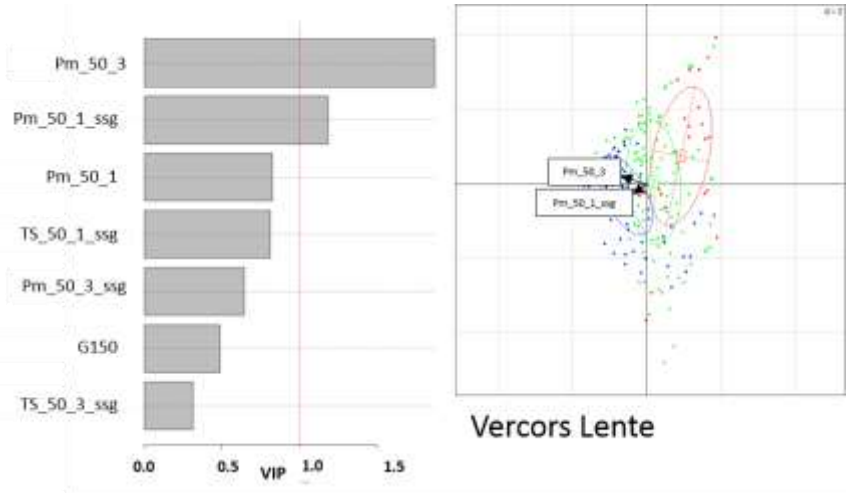
Appendix 2:



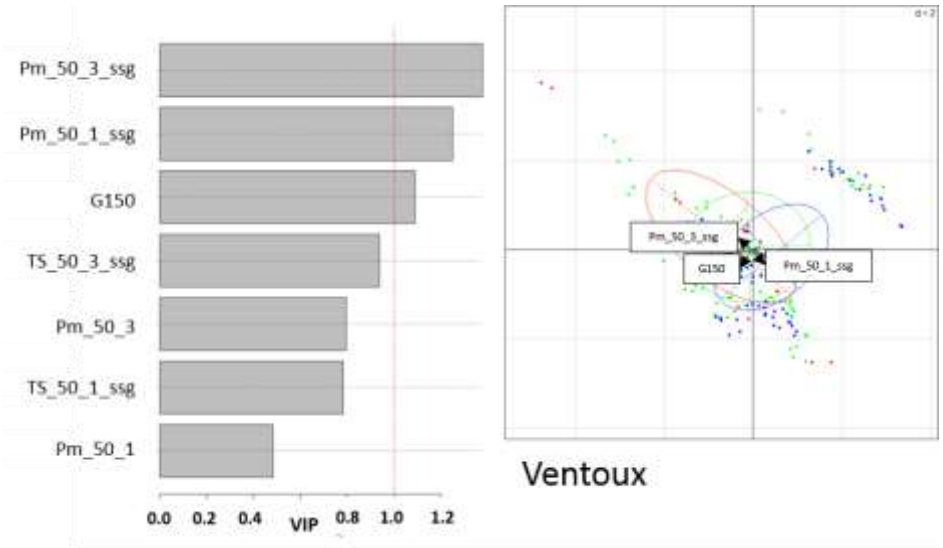
Bauges



Vercors Méaudre



Vercors Lente



Figures represent four Discriminant Analysis of Principal Components (DACP) for management type, one by site. For each site, at left graphic represents Variable Important in Projection (*VIP*), hierarchized by explicative importance in management difference. The threshold 1 (in red) differentiate the explicative factors (VIP higher than 1) and not explicative factors (VIP lower than 1). At right DACP are represented, with mean classification error rate equal to 29±0.3 for Bauges, 35.4±0.33 for Vercors Méaudre, 34.9±0.34 for Vercors Lente and 49.3±0.4 for Ventoux. Monospecific stand are in red, 2 species mixed stand in green and 3 species stand in blue.

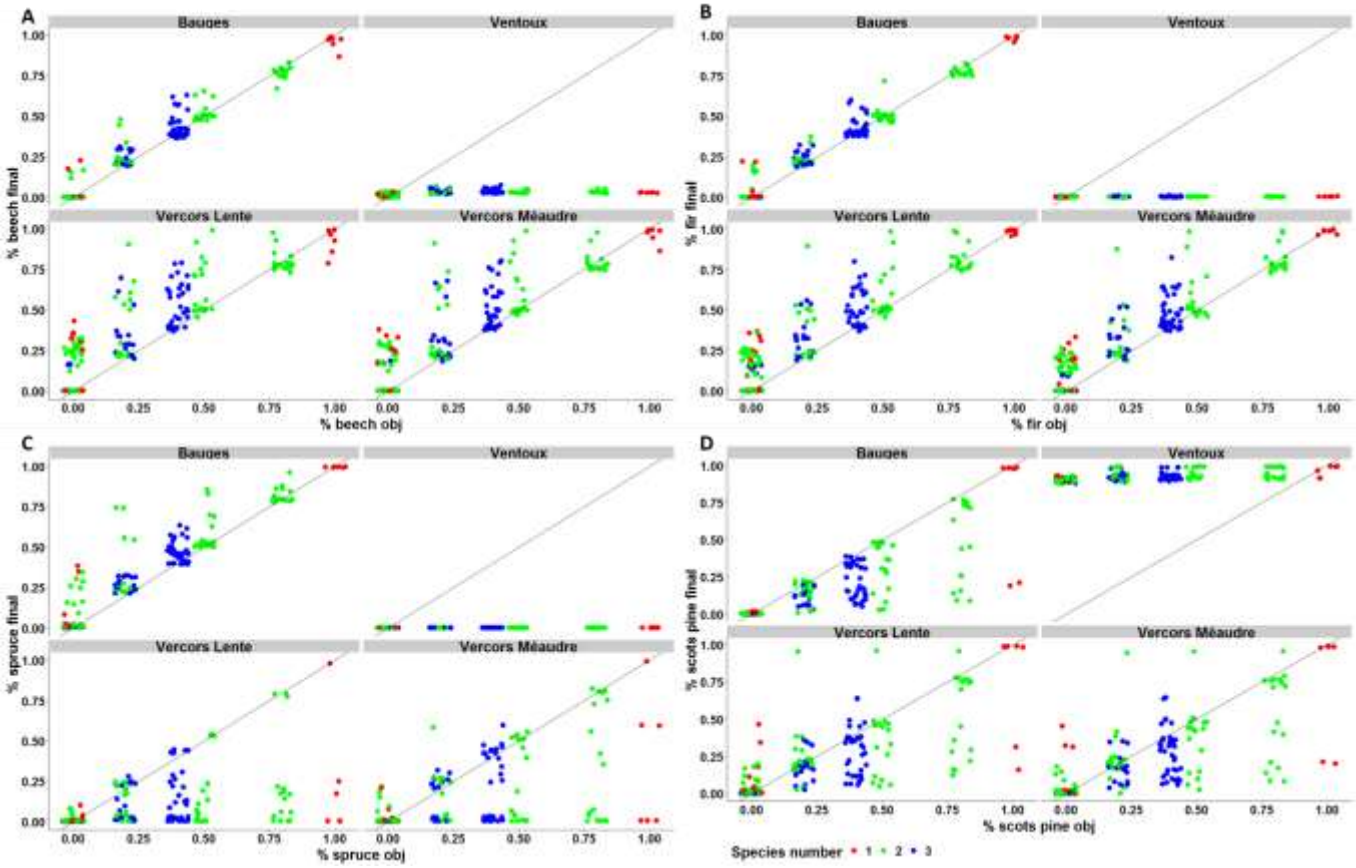
First, we can conclude that selected metrics do not explain the same part of difference between our managements for each site. Analyses in Bauges explained the most part with 71%, and Ventoux the least part with only 51%. For Bauges and both Vercors sites, mean harvest level between 101 and 150 years depends strongly on stand initial diversity. This is also the case for mean productivity between 101 and 150 in Bauges and between 0 and 50 years in Vercors. In Ventoux, mean productivity and final stand *BA* depends on initial stand diversity. Stand temporal stability is never significantly affected by initial stand diversity.

Appendix 3:

site	diversity	Productivity 100-150 (m²/ha)	Temporal stability 100-150	Average cut 0-50 (m²/ha)	Average cut 100-150 (m²/ha)	Basal area (m²/ha)
Bauges	1	0.47(±0.10)	11(±4)	2.63(±1.48)	1.83(±1)	23(±8)
Bauges	2	0.52(±0.04)	16(±6)	3.11(±1.59)	2.54(±1.21)	24(±7)
Bauges	3	0.57(±0.02)	17(±6)	3.43(±1.53)	3.29(±0.99)	25(±5)
Vercors Méaudre	1	0.50(±0.15)	9(±4)	2.55(±1.48)	1.26(±1.02)	23(±8)
Vercors Méaudre	2	0.52(±0.11)	9(±4)	2.98(±1.57)	1.86(±1.24)	24(±8)
Vercors Méaudre	3	0.54(±0.05)	9(±4)	3.32(±1.62)	2.51(±1.11)	24(±7)
Vercors Lente	1	0.50(±0.16)	9(±3)	2.52(±1.56)	1.11(±0.99)	23(±9)
Vercors Lente	2	0.53(±0.12)	9(±4)	2.92(±1.61)	1.66(±1.24)	24(±8)
Vercors Lente	3	0.54(±0.06)	9(±3)	3.24(±1.57)	2.38(±1.02)	24(±7)
Ventoux	1	0.56(±0.05)	4(±1)	1.96(±1.62)	0.25(±0.71)	19(±3)
Ventoux	2	0.55(±0.05)	4(±1)	1.99(±1.69)	0.43(±0.84)	18(±3)
Ventoux	3	0.53(±0.06)	4(±1)	2.11(±1.67)	0.52(±0.86)	17(±4)

This table summarizes the main variables used in DACP : average (±standard deviation). Each line represents one diversity level in one site. We retained: productivity average and productivity temporal stability across the last 50 years of simulation, average cut across the first and last 50 years of simulation, and final stand basal area.

Appendix 4:

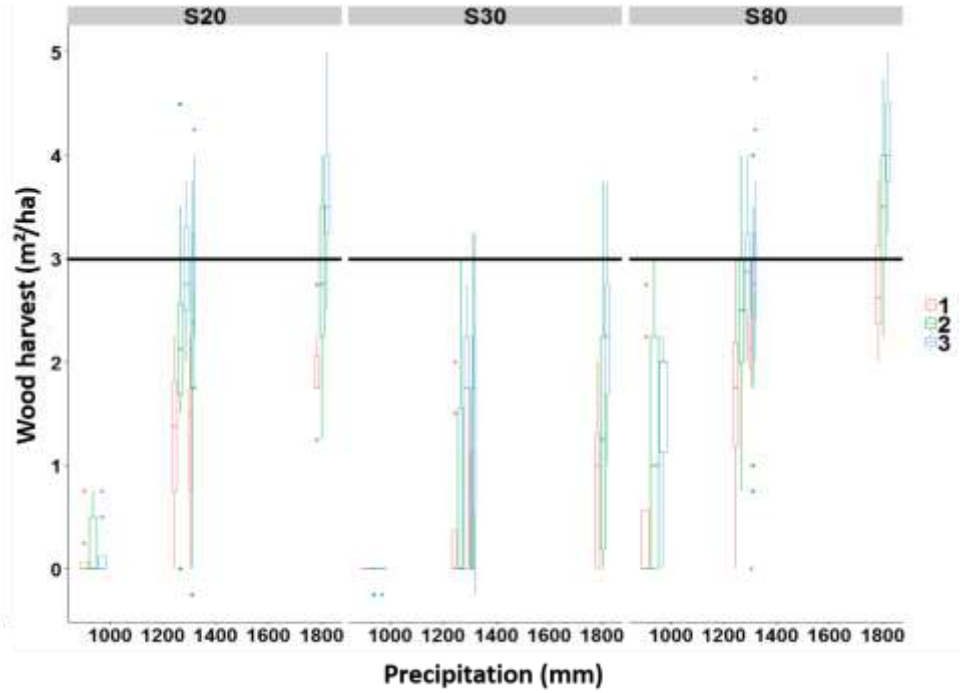


This graphic represents real final proportion in function of aimed proportion for each species: beech (A), fir (B), spruce (C) and scots pine (D). Each site is presented separately: Bauges, Ventoux, Vercors Lente and Vercors Méaudre. We also materialize levels of objective diversity with colors: monospecific stand (red), 2-species mixed stand (green) an 3-species mixed stand (blue). This figure allows to compare objective diversity and observed diversity in each stand.

CHAPITRE III

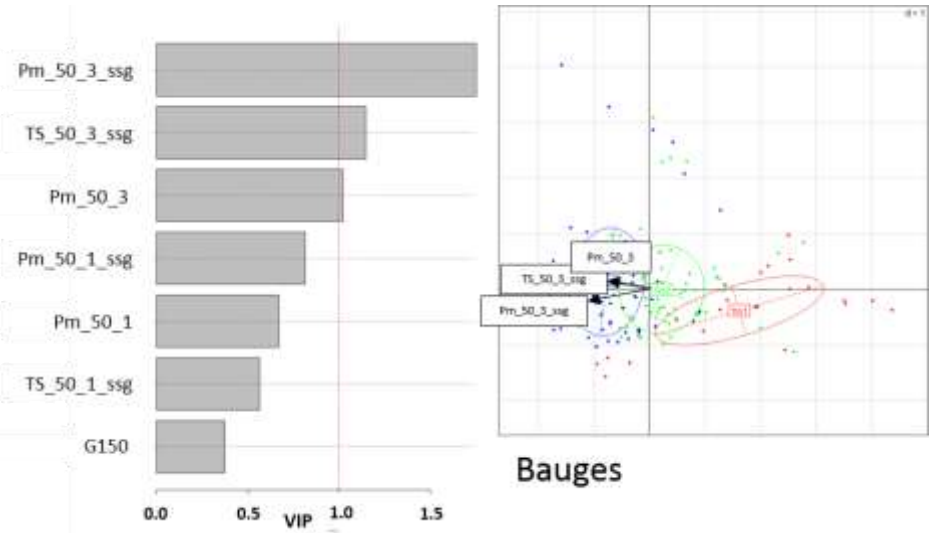
Appendix 5:

Model: Pm_50_3 ~ Precipitation + diversity + Precipitation:diversity+ cst						**R^2**
		Estimate(±SD)	Estimate(±SD)	Estimate(±SD)	Estimate(±SD)	
S20		**0.003 (±0.0004)**	**0.88 (±0.26)**	**-0.0004 (±0.0002)**	**-3.04 (±0.46)**	**0.50**
S30		**0.003 (±0.0003)**	**0.61 (±0.23)**	**-0.0005 (±0.0002)**	**-2.63 (±0.41)**	**0.28**
S80		**0.002 (±0.0003)**	**0.82 (±0.22)**	-0.0001 (±0.0002)	**-1.37 (±0.37)**	**0.59**

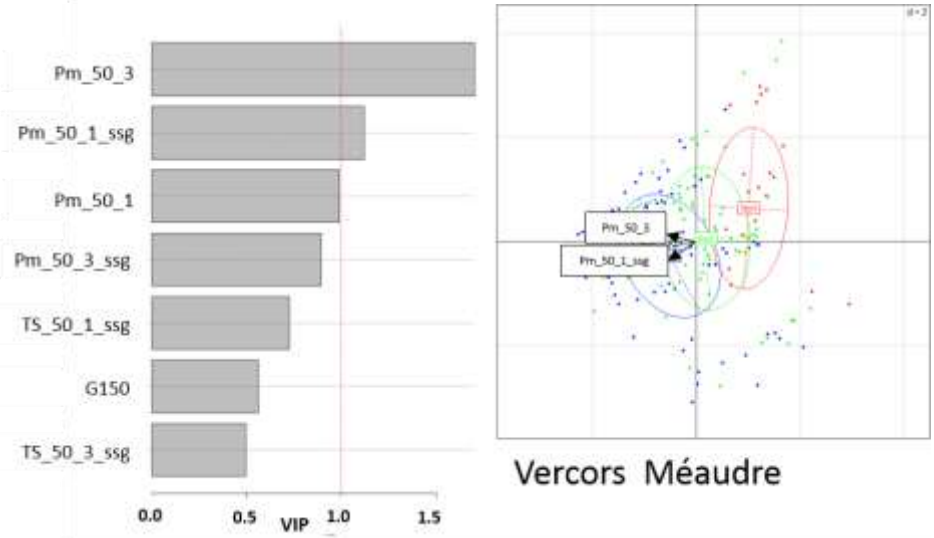


This appendix represents summary table of a linear model, which explain wood harvest average between 100 and 150 years in function of precipitation, diversity and the interaction, and the corresponding figures. We fit one model for each basal area objective scenarios -20m²/ha (S20), 30m²/ha (S30) and 80% of previous basal area (S80)-, because this variable influence greatly wood logging average. Table represents estimate (±standard deviation) of each explaining variable, bolded if p-value>0.05, and R^2 of each model. Figures represents wood harvest average in function of precipitation, considering separately each objective diversity: monospecific stand (red), 2-species mixed stand (green), and 3-species mixed stand (blue).

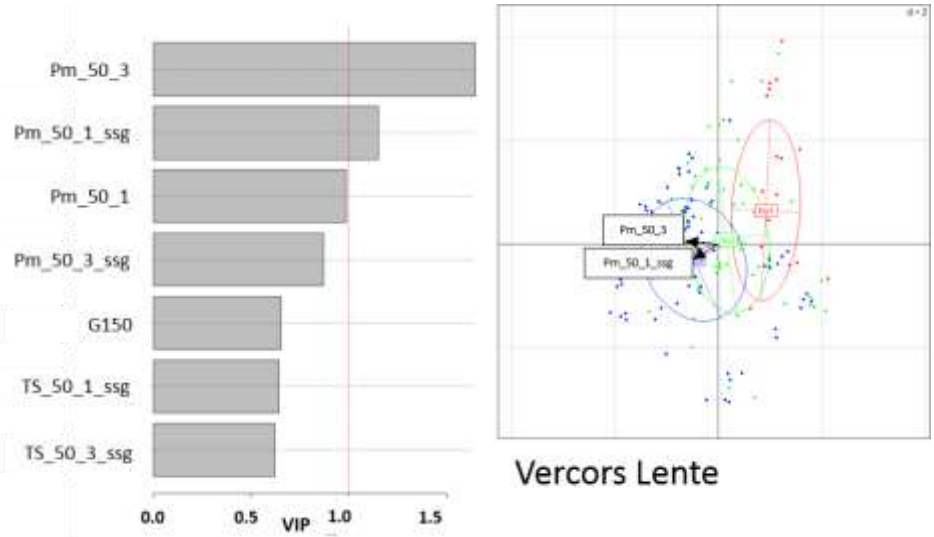
Appendix 6:



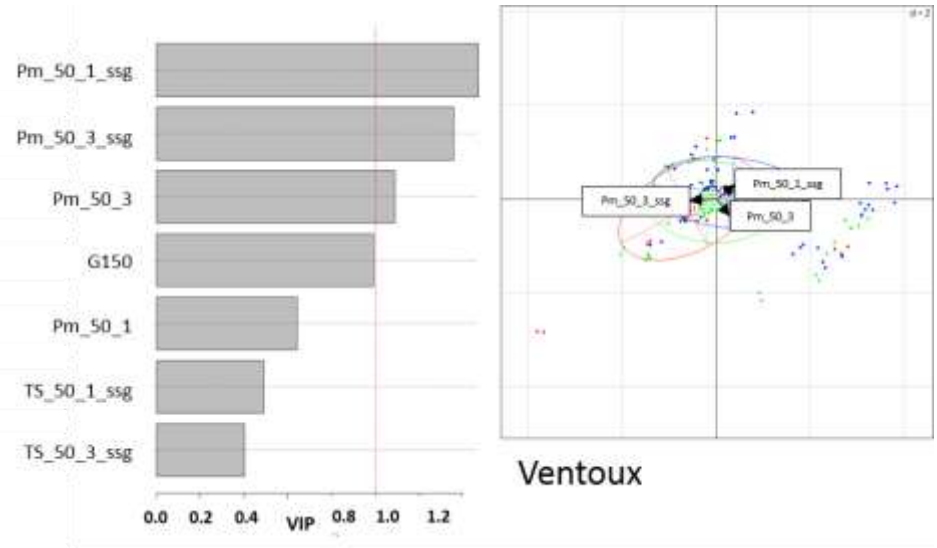
Bauges



Vercors Méaudre



Vercors Lente



Figures represent four Discriminant Analysis of Principal Components (DACP) for management type, one by site. For each site, at left graphic represents Variable Important in Projection (*VIP*), hierarchized by explicative importance in management difference. The threshold 1 (in red) differentiate the explicative factors (VIP higher than 1) and not explicative factors (VIP lower than 1). At right DACP are represented, with mean classification error rate equal to 38±0.34 for Bauges, 47.1±0.54 for Vercors Méaudre, 45.3±0.54 for Vercors Lente and 58±0.76 for Ventoux. Monospecific management are in red, conversion to 2 species mixed stand in green and conversion to 3 species stand in blue.

First, we can conclude that selected metrics do not explain the same part of difference between our managements for each site. Analyses in Bauges explained the most part with 62%, and in Ventoux the least part with only 42%. In Bauges, “conversion management” affected mean and temporal stability of productivity of last 50 years. In Vercors, average of first 50 years productivity are positively affected by objective diversity. In Ventoux, average of productivity are affected by objective diversity. Stand temporal stability is rarely significantly affected by aimed stand diversity level. To summarize initial stand objective diversity seems to globally affect mean harvest level.

Appendix 7:

site	diversity	Productivity 100-150 (m²/ha)	Temporal stability 100-150	Average cut 100-150 (m²/ha)	Average cut 0-50 (m²/ha)	Basal area (m²/ha)
Bauges	1 to 1	0.47(±0.10)	11(±4)	1.93(±0.96)	2.63(±1.45)	23(±8)
Bauges	1 to 2	0.52(±0.04)	14(±4)	2.64(±1.26)	3.11(±1.60)	24(±6)
Bauges	1 to 3	0.56(±0.03)	16(±4)	3.09(±1.14)	3.62(±1.77)	25(±5)
Vercors Méaudre	1 to 1	0.50(±0.16)	9(±4)	1.14(±1.07)	2.54(±1.52)	24(±8)
Vercors Méaudre	1 to 2	0.54(±0.11)	9(±3)	1.92(±1.31)	3.01(±1.63)	24(±8)
Vercors Méaudre	1 to 3	0.56(±0.07)	8(±3)	2.56(±1.23)	3.42(±1.77)	24(±7)
Vercors Lente	1 to 1	0.50(±0.16)	9(±4)	1.09(±1.04)	2.50(±1.55)	24(±9)
Vercors Lente	1 to 2	0.54(±0.13)	9(±3)	1.73(±1.35)	3.00(±1.64)	24(±8)
Vercors Lente	1 to 3	0.56(±0.08)	8(±3)	2.34(±1.24)	3.32(±1.75)	24(±7)
Ventoux	1 to 1	0.56(±0.05)	4(±1)	0.24(±0.74)	2.01(±1.62)	19(±3)
Ventoux	1 to 2	0.55(±0.05)	4(±1)	0.44(±0.84)	2.13(±1.74)	18(±3)
Ventoux	1 to 3	0.53(±0.07)	4(±1)	0.51(±0.82)	2.38(±1.85)	18(±4)

This table summarizes the main variables used in DACP: average (±standard deviation). Each line represents one conversion level in one site. We retained: productivity average and productivity temporal stability across the last 50 years of simulation, average cut across the first and last 50 years of simulation, and final stand basal area.

CHAPITRE III

CHAPITRE IV

COMMENT LES INTERACTIONS AU VOISINAGE D'UN ARBRE CONTROLE SA STABILITE TEMPORELLE, SON RECOUVREMENT ET SA RESISTANCE EN FORET DE MONTAGNE ?

CHAPITRE IV

1 INTRODUCTION 233
2 MATERIALS AND METHODS 235
2.1 Field data 235
2.2 Dendrochronological data 236
2.3 Temporal stability 236
2.4 Resistance and recovery 237
3 RESULTS 238
3.1 Temporal stability 238
3.2 Resistance and recovery to drought 238
4 DISCUSSION 239
4.1 Temporal stability of individual trees did not depend on stand composition 239
4.2 Physiological differences and heterospecific interactions may lead tree resilience to drought. 240
4.3 Temporal stability and resilience: two complementary approaches 241
4.4 Limits and perspectives of our work 242

CHAPITRE IV

Au cours des prochaines décennies, l'augmentation prévue de la fréquence et de l'intensité d'événements extrêmes, tels que les sécheresses, aura probablement un effet déstabilisateur important sur les écosystèmes forestiers. Récemment, des études ont montré que le mélange des espèces pourrait avoir un effet tampon. La grande majorité des études mettent l'accent sur l'effet du mélange sur la stabilité temporelle, mais le mélange pourrait également affecter la résilience des forêts aux sécheresses. Elles se concentrent pour le plus part sur le niveau écosystémique. En outre, notre compréhension des mécanismes sous-jacents reste encore limitée et peu d'études permettent de les démêler. Par exemple, nous ne savons pas comment les interactions interspécifiques pourraient affecter la stabilité et la résilience des arbres. Nous analysons ici comment les interactions intra ou interspécifiques locales affectent la stabilité temporelle et la résilience à la sécheresse des arbres individuels dans les forêts de montagne avec des séries d'accroissement en surface terrière (BAI), calculées à partir de hêtres (*Fagus sylvatica* [L.]), de sapins (*Abies alba* [L.]) et de chênes (*Quercus pubescent* [L.]). Nous avons analysé l'effet de compétition interspécifique sur la stabilité temporelle individuelle et les deux dimensions de la résilience à la sécheresse : la résistance et la récupération. Nous n'avons trouvé aucun effet de compétition interspécifique significatif sur la stabilité temporelle, mais un effet spécifique à l'espèce sur la résilience des arbres à la sécheresse. Les différences entre les espèces pourraient être dues à leurs différences dans les stratégies hydrique comme de prospection souterraine, qui peuvent influencer les interactions interspécifiques. Notre étude souligne également que les mesures de stabilité à moyen et long terme pourraient masquer un effet important de la diversité sur la résilience à court terme qui pourraient jouer un rôle crucial face au changement climatique.

CHAPITRE IV

TITLE

How neighborhood interactions control the temporal stability and resilience to drought of trees in mountain forests?

Marion Jourdan[1,2,*], Georges Kunstler[3], Xavier Morin[1]

AUTHORS DETAILS

[1] CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE - IRD

1919, route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5

France

[2] ADEME, Agence de l'environnement et de la Maîtrise de l'Energie

20, avenue du Grésillé- BP 90406 49004 Angers Cedex 01

France

[3] Univ. Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, 2 rue de la Papeterie-BP 76, F-38402 St-Martin-d'Hères, cedex, France.

*corresponding author: marion.jourdan@cefe.cnrs.fr

CHAPITRE IV

ABSTRACT

1. In next decades, the predicted increase in frequency and intensity of extreme events such as droughts is likely to have a strong effect on forest functioning. Recent studies have shown that species mixing might buffer the temporal variability of productivity. However, most studies have focused on temporal stability while species mixing may also affect forest resilience to extreme events. Furthermore, our understanding of the mechanisms underlying these effects of species mixing on forest stability and resilience remains limited. In this vein, we notably ignore how changes from intraspecific to interspecific interactions in the local neighborhood of a given tree might affect its stability and resilience.
2. Here we analyzed how local intra- or interspecific interactions affect the temporal stability and resilience to drought of individual trees in mountain forests. To do so, we used 20 years-long time series of tree basal area increment of common beeches, silver firs and pubescent oaks. We analyzed the effect of interspecific competition on i) the temporal stability and ii) the resilience to drought (resistance and recovery) of individual tree growth.
3. We found no significant interspecific competition effect on long-term temporal stability, but species-specific effect on tree short-term resilience to drought. The differences between species could be related to differences in water conservation or rooting strategies.
4. *Synthesis:* In this study we showed that stand composition influences individual tree resilience to drought events, depending of species and their physiological responses. Our study also highlighted that using long-term stability metrics might hide important effects of biodiversity on short-term resilience to extreme climatic events, which may have important implications in the face of climate change.

Key words: Diversity, mountain forest, resistance, recovery, climate change, growth

CHAPITRE IV

1 INTRODUCTION

In the last decades, on-going climate change has led to a sharp rise in temperatures (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014), but also to an increase in extreme events frequency in Southern Europe, for temperate and Mediterranean ecosystems (Pachauri et al., 2014). In these ecosystems, severe drought events have already significantly disrupted terrestrial ecosystems functioning (Allen et al., 2010; Sterl et al., 2008) and coping with their increase in intensity and frequency will certainly be a key challenge in the near future (Seidl, Schelhaas, Rammer, & Verkerk, 2014).

In this context, there has been a huge interest in testing whether biodiversity could buffer changes in ecosystem functioning caused by climate variability and extremes events. This has first be done with theoretical models (Yachi & Loreau, 1999), and then through experiments in grassland ecosystems (Tilman, Reich, & Knops, 2006). Regarding forest ecosystems, this question has been mostly tackled in observations-based studies (DeClerck, Barbour, & Sawyer, 2006; Grossiord, Granier, Gessler, Jucker, & Bonal, 2014; Jucker, Bouriaud, Avacaritei, & Coomes, 2014). Regardless the type of ecosystems, the majority of studies found evidences for a positive effect of species diversity on the temporal stability of ecosystem functioning, usually quantified as the inverse of the coefficient variation of productivity over time (see DeClerck et al., 2006; Jucker et al., 2014). Large uncertainty remains, however, about how this diversity effect varies along climate conditions (Jourdan et al. in sub). Several mechanisms have been put forward to explain why biodiversity could increase forest ecosystems temporal stability. Firstly, species diversity might lead to an increase in average productivity because of complementarity between species, a process called overyielding (Loreau, 2001). For example, resource acquisition strategies could vary from one species to another, because of differences in rooting depth that could affect access to water and nutrients (Bréda, Huc, Granier, & Dreyer, 2006), differences in crown shape that could affect light interception, or differences in phenology that could affect resources partitioning over time (Jucker et al., 2014; Pretzsch & Schütze, 2016). This overyielding effect should have a positive effect on temporal stability (Loreau & de Mazancourt 2013). An important caveat related to these complementarity effects is that they are not necessarily symmetrical between species and can be more beneficial for the most competitive species in mixture (Chen et al., 2016; Toïgo et al., 2015). Secondly, difference between species response to temporal variation in climatic or biotic (e.g. pathogens) conditions can result in temporal asynchrony in their growth, which has been shown to be a strong stabilizing factor at the stand scale (Drobyshev, Gewehr, Berninger, & Bergeron, 2013; Pretzsch, Schütze, & Uhl, 2013; Rozas, Lamas, & García-González, 2009).

Beside temporal stability, *i.e.* a metric measuring long-term patterns, tree resilience to extreme events will also be crucial in the face of climate change. It is thus essential to also explore the effect of biodiversity on tree resilience to have an integrative vision of forest stability. Several definitions of ecosystems resilience exist in the literature, but most of them share the idea that *resilience* can be divided

into *resistance* and *recovery*. Resistance is related to the immediate reduction in performance during an extreme event and recovery is the ability to recover after the extreme event (Lloret, Keeling, and Sala 2011). The role of diversity on ecosystem resilience to extreme climate events, like drought, have been much less studied than temporal stability (Donohue et al., 2016). The results of the few existing studies did not lead to a consensus, especially in forest ecosystems where some studies have reported positive effects (Lebourgeois, Gomez, Pinto, & Mérian, 2013), both negative and positive effects (Grossiord et al., 2014; Merlin, Perot, Perret, Korboulewsky, & Vallet, 2015; Pretzsch, Schütze, & Uhl, 2013) while others did not find any effect (DeClerck et al., 2006; Forrester et al., 2016). In addition, our understanding of the mechanisms underlying biodiversity effect on resilience is still limited, although they are likely to be similar to those invoked for temporal stability, as mentioned above.

Studies focusing on biodiversity effect on temporal stability or resistance and recovery to extreme events have been mainly carried-out at the stand scale, *i.e.* at the whole community level (DeClerck et al 2006, del Rio et al 2018, but see Aussenac et al., 2017). Yet, depicting local interactions between trees and disentangling how they may be involved in producing the patterns observed at the stand scale appears as a key task to better understand that the diversity effect on temporal stability and resilience, but this has been rarely done so far (but see Chen et al., 2016 for a study on average production), especially for tree resilience to extreme climatic events. Trees actually interact mainly with their local neighbours, and it is thus at this scale that biodiversity effects may be studied and where mechanisms should be examined.

Improving our understanding of how local interactions affect the temporal stability and the resistance and resilience to drought of individual trees is crucial to better understand forests response to climate change and how diversity may buffer these changes. To tackle this challenge, we tested whether the proportion of heterospecific trees in the local neighbourhood affects temporal stability and resilience to drought of individual tree growth. To do so, we focused on two widespread species-mixtures in the French Alps: common beech (*Fagus sylvatica*) - pubescent oak (*Quercus pubescens*) and beech - silver fir (*Abies alba*). We used a triplet-based approach by sampling monospecific and two species mixture stands distributed across latitudinal and elevational gradients in the Alps, covering a large range of abiotic conditions. These species are particularly interesting because they differ in their physiological preferences. Common beech is sensitive to dry conditions, but recovers easily (Durrant, de Rigo, & Caudullo, 2016; Lebourgeois, Bréda, Ulrich, & Granier, 2005); silver fir is a thermophilic species, but grows better in humid conditions (Lebourgeois, Rathgeber, & Ulrich, 2010; Mauri, De Rigo, & Caudullo, 2016); and pubescent oak is the most drought-resistant among the three species (Pasta et al., 2016). For each individual tree, we reconstructed time series of basal area growth (a proxy of wood production), and we extracted time series of drought stress indicators from climate data. We hypothesized that an increasing heterospecific proportion

in the neighbourhood of a given tree should promote either temporal stability or drought resilience of the tree growth. More specifically, we tested the following hypothesis:

1) Does heterospecific proportion in the neighbourhood increase temporal stability of tree growth?
2) Does heterospecific proportion in the neighbourhood buffer the effect of extreme drought events on tree growth, by increasing individual resistance and recovery?

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Field data

The study relies on analysing individual growth time-series of trees sampled in forest plots dominated by one species (*i.e.* monospecific stands) or by a mixture of two species. This contrast allows to maximise the variability in the proportion of heterospecific trees in the local neighbourhood. We selected sites along a latitudinal gradient from the North to the South of the French Alps. These sites are (from North to South): Bauges (Combe d'Ire), Vercors (Lente), Mont Ventoux (Beaumont du Ventoux), Luberon-Lagarde (Lagarde d'Apt), Grand Luberon (Saint-Martin du Castillon) and Sainte-Baume (Fig. 1). Within each site we selected plots along elevation gradients with at least two elevations per site (Table S1). To limit confounding factors, all plots were selected on limestone bedrock, with an aspect from North to West.

We defined plots dominated by one species as having at least 90% of total basal area represented by the target species and plots dominated by a mixture of two species as having between 40 and 60% of each species. The other species growing on the plots (sycamore maple, mountain ash, holly) were not considered because they represented a negligible part of total basal area. Beech was present over the entire gradient, but was mixed with silver fir in the North (Bauges, Vercors, Mont Ventoux) and downy oak in the South (Luberon Lagarde, Grand Luberon, Sainte-Baume). For most sites, the stand structure was high forest, except in Grand Luberon where most stands were coppice forests. Forests are mostly managed in the long-term (except in Sainte Baume and Grand Luberon), but we selected plots without management during the last decades to limit direct silvicultural effects. As far as possible, the plots have been grouped in triplets inside a site, *i.e.* the combination of a beech monospecific plot, a fir or oak monospecific plot, and one mixed plot (fir-beech or oak-beech). Forest structure and total basal area was homogenous inside each triplet, and plots constituting a triplet were as close as possible (177 m in average, and at a similar altitude) to minimize topographic and micro-climatic differences. In total 67 plots have been sampled between 2013 and 2016 (table S1), gathered in 22 triplets.

A plot was constituted of a 17.5m-radius circle, including a central area of 10m-radius and 7.5m buffer zone (Fig. 1). In the central area, we measured several tree characteristics (species identity, localization based on azimuth and distance, height, and diameter at breast height [*DBH*]), and we sampled one core by tree at breast height for dendrochronological analyses using a Pressler borer. All trees with a

DBH larger than 7.5 cm have been cored, except for coppice stands in which only the largest stem of each coppice was cored. In the buffer area, only dominant trees have been measured (but not cored) to take into account for their competitive impact. Dominant trees were identified as the trees with a DBH larger than the median DBH of trees in the central area. To describe precisely trees' local neighbourhood, we mapped all trees in these plots. For each tree in the central area we described its local neighbours as the total basal area (*BA*) of dominant tree, *i.e.* with DBH superior to mean DBH of each plot in a 7 m radius, and the proportion of heterospecific basal area in this neighbourhood (g_{hete}).

2.2 Dendrochronological data

We measured tree rings for 20 years before sampling, *i.e.* from 1995 to 2012. Each tree ring was measured with an accuracy of 0.01 mm. All cores were cross-dated using the method by Lebourgeois & Mérian (2012). Diameter increments were transformed in basal area increment (*BAI*) using reconstructed DBH (Biondi & Qeadan, 2008; Kershaw, Ducey, Beers, & Husch, 2016). In total we obtained growth time-series for 840 trees, with 253 beeches in North, 188 beeches in South, 221 firs and 178 oaks.

2.3 Temporal stability

Productivity, variance and temporal stability

We used annual tree basal area increment (*BAI*) for the 1995-2012 period to evaluate individual temporal stability (*TS*), defined as the inverse of the coefficient of variation of basal area increment time-series (Lehman & Tilman, 2000):

$$TS = \frac{\mu_{BAI}}{\sigma_{BAI}} \qquad (1)$$

with μ_{BAI} and σ_{BAI} being respectively the mean and standard deviation of individual tree basal area increment time-series between 1995 and 2012. We also studied μ_{BAI} and σ_{BAI} separately to understand what component of *TS* was the most sensitive.

Statistical model

We analysed *TS*, μ_{BAI} and σ_{BAI} with the following model:

$$Y_i = a_s + b_{t,p} + c_1 * DBH_i + c_2 * BA_i + c_3 * g_{hete,i} + e_i \qquad (2)$$

where *i* is the tree index, Y_i is *TS*, $log(\mu_{BAI})$ or $log(\sigma_{BAI})$. a_s is a fixed site effect (Bauges, Vercors, Ventoux, Grand Luberon, Luberon Lagarde or Sainte-Baume), and $b_{t,p}$ is a triplet *t* and plot *p* random effect. DBH_i is the diameter at breast height, BA_i is the basal area in the neighbourhood of tree *i* (*i.e.* at a maximum distance of 7 m of tree *i*), g_{hete} is the proportion of the basal area of heterospecific trees in the neighbourhood of the focal tree *i*, $c_{1\text{-}3}$ are the respective fitted coefficients, and e_i is the residual normal error. We validated the model hypothesis and fitted a model separately for each species and region in the Alps (*i.e.* beech in North, beech in South, fir in North and oak in South). We used $log(\mu_{BAI})$ and $log(\sigma_{BAI})$ because these

transformations allowed to normalize μ_{BAI} and $\sigma_{BAI.}$ Analyses were done with the *lme* function in the R software (R version 3.3.0).

2.4 Resistance and recovery

Climate data

We used the Standardized Precipitation Evapotranspiration Index (*SPEI*) to determine the onset, duration and magnitude of drought events with respect to normal conditions. *SPEI* is derived of the *SPI* (Standardized Precipitation Index, Guttman, 1999), and represents a simple climatic water balance (Thornthwaite, 1948) calculated at different time scales, using the monthly (or weekly) difference between precipitation and potential evapotranspiration (Vicente-Serrano, Beguería and López-Moreno 2010; Vicente-Serrano et al. 2013). *SPEI* is frequently used in ecological studies using radial growth data (Merlin et al., 2015; Pretzsch et al., 2016).

We calculated *SPEI* from February to July - hereafter identified as $SPEI_{07}$ (Vanoni, Bugmann, Nötzli, & Bigler, 2016) - between 1995 and 2012 with R package *SPEI* (Vicente-Serrano, Beguería and López-Moreno 2010). *SPEI* was computed from 1 km-resolution maps of precipitations and potential evapotranspiration, derived from weather stations data (Piedallu & Gégout, 2007; Piedallu, Gégout, Lebourgeois, & Seynave, 2016). The *SPEI* time-series by site are presented in Fig. S2. The threshold at which *SPEI* corresponds to a year with a drought significantly affecting vegetation growth is likely to vary between species and sites. Nevertheless, for the sake of simplicity, we used a unique threshold in our analysis. A sensitivity analysis based on AIC comparison (exploring value between -0.5 and -1.5 with 0.02 step, not shown here) showed that for our dataset the best threshold was -1.17. It is noticeable that this value is in agreement with a recent experimental study in grasslands that used a threshold of -1.28 (Isbell et al., 2015) and a global study based on remote sensing data that used a threshold of -1 (Schwalm et al., 2017).

Statistical model

Contrary to a lot of studies in forest ecosystems (Lloret et al., 2011; Pretzsch et al., 2013; Trouvé, Bontemps, Collet, Seynave, & Lebourgeois, 2017; Zang, Hartl-Meier, Dittmar, Rothe, & Menzel, 2014) that used a comparison between growth before and after a stressful event, we used lag-distributed effect of *SPEI* on *BAI*, considering a continuous model of individual tree growth resistance and recovery to drought. More precisely, we modelled the annual basal area increment (*logBAI*, BAI log-transformed to account for the skewed distribution) as function of tree size (*DBH*), local competitive environment (*BA* and g_{hete}), and distributed lag effect of *SPEI* below a threshold of -1.17 and their interaction with local proportion of heterospecific neighbourhood, with the following equation:

$$logBAI_{i,y} = a_s + c_1 * DBH_{i,y} + c_2 * BA_i + c_3 * g_{hete,i} + d * DLSPEI_{i,y} + g * DLSPEI_{i,y} * g_{hete,i} + b_t \mid b_{id} + e_i \quad (3)$$

where i and y are respectively the tree index and the year. a_s is the site fixed effect (Bauges, Vercors, Ventoux, Grand Luberon, Luberon Lagarde or Sainte-Baume), and $b_t \mid b_{id}$ is the triplet and individual nested random effect. DBH_i is the diameter at breast height, BA_i is the total basal area of competitors in the neighborhood, g_{hete} is the ratio between heterospecific trees basal area and total trees basal area in the neighborhood of tree i and $c_{1\text{-}3}$ are the respective fitted coefficients. ε_i is the residual normal error. $DLSPEI_{i,y}$ is the matrix modelling the distributed lag effect of $SPEI_{07}$ (produced by the DLNM R package, see Gasparrini, 2011) and d and g corresponding to their respective coefficients.

We modelled the drought lag effect from the current year (lag0) up to the four previous year (*i.e.* lag1, lag2, lag3 and lag4). To do so, we used a threshold function below -1.17 *SPEI* and then a linear function to represent the drought effect on growth. Our distributed lag effect model is closely similar to classical representation of resilience in term of resistance and recovery (see Lloret et al. 2011) with the intercept at lag0 (parameter *intercept* for the column one of matrix $DLSPEI_{i,y}$) representing the immediate growth reduction due to drought - the resistance- and the linear recovery over time (parameter *slope* the column two of the matrix $DLSPEI_{i,\ y}$) representing the recovery (Fig. S3). This linear trend was supported by a preliminary analysis assuming the independence of climate effects for each lag. Finally, to test how the proportion of heterospecific trees in the local neighbourhood may influence resistance and recovery, we included an interaction between $DLSPEI_{i,y}$ and $g_{hete,i}$ with their respective fitted coefficients g (interaction term of the *intercept* and the *slope*, respectively). This model was fitted separately per species - beech, fir and oak - and region - North (for Bauges, Vercors, Ventoux) and South (for Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume) - with *lme* and DLNM with R software (R version 3.3.0). The methods used are summarized in Fig. S3.

3 RESULTS

3.1 Temporal stability

Contrary to our expectation we did not find any effect of heterospecific proportion in the local neighbourhood on the temporal stability of tree growth or on its components taken separately (Table S4 and S5). We also did not find any effect of the total basal area of competitors in the neighbourhood, irrespectively of the species. Only tree size was found to significantly affect mean individual tree growth and its standard deviation but it did not significantly affect temporal stability (Fig. 2 and Table S6), probably because the two effects cancelled out each other.

3.2 Resistance and recovery to drought

Drought effect on growth

We found a significant effect of drought (assessed by *SPEI*) and its 4 years lags for the three species in all regions (Table 1). The resistance and recovery to drought (measured by intercept and slope of the

distributed lag effects) varied among species and regions (Table 1). The resistance and recovery to drought of fir was lower than beech in the Northern part of the gradient, consistently with its lower physiological tolerance to drought (Niinemets & Valladares, 2006). Recovery to drought was similar between beech and oak. There was also an important variation of beech resistance and recovery between Northern and Southern sites, with lower resistance but higher recovery in the South than in the North (Fig 3).

Proportion of heterospecific effect on resistance and recovery

We found a significant effect of local heterospecific basal area proportion on individual drought resistance for oak in the South and for fir in the North, but not for beech (Table 1). Heterospecific proportion increased significantly the resistance of oaks, but decreased the resistance of firs. We did not found any significant effect for beech trees (Table 1 and Fig. 3). The effect of the local heterospecific proportion on individual recovery after drought was weak. The trend was significant only for fir (Table 1 and Fig. 3), showing a faster recovery with increasing proportion of heterospecific trees.

Diversity effect on BAI

It can be noticed that the overall effect of the proportion of heterospecific neighbours on tree BAI varied depending on species. It was not significant for beech in the North, oak and fir, while it was negative for beech in mixture with oak in the South of the gradient.

4 DISCUSSION

We found that the local proportion of heterospecific trees had a weak effect on the individual temporal stability on the long-term, but a significant effect on tree resistance and recovery after drought events over a 5 years window (years 0-4). For all species, extreme drought had a significant negative effect on individual tree growth followed by a progressive recovery. The significance and the direction of the effect of the local proportion of heterospecific trees on drought resilience was different between species and seemed related to their drought tolerance.

4.1 Temporal stability of individual trees did not depend on stand composition

Our study reported no effect of the proportion of heterospecific trees on the temporal stability of tree productivity, for the three studied species and the two considered mixtures (Table 1). There was no other studies, to our knowledge, quantifying the temporal stability for the same species, even at the stand level. We may, however, discuss how our results could be consistent with results on the components of TS, even taken separately, especially average productivity. On one hand, we could have expected an increase in the average productivity for beech with increasing local heterospecific proportion, given the results presented by Toïgo et al. (2015) on the mixture effect on average stand productivity. They notably showed

that the productivity of beech greatly benefits from its mixture with silver fir, a pattern explained by the release of the strong intraspecific competition between beeches (Bolte, Kampf, & Hilbrig, 2013). In our study, we did not find such an effect at the individual level (Fig. 2). Nevertheless, we did find that the mean growth of fir trees was affected by the mixture with beech trees, which is consistent with previous findings (Toïgo et al., 2015). In the latter study, it was also showed that mixture only weakly affected the productivity beech (positively) and oak (negatively) in beech-oak mixed stands. In this case, the comparison between their results and those presented here is, however, limited because the oak species studied are not the same: sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) instead of pubescent oak.

On the other hand, Paquette & Messier (2011) showed that complementarity may be less important in temperate forests growing in a more stable and productive environment compare to boreal forests. It may explain why we did not observe any mixture effect for these three species.

4.2 Physiological differences and heterospecific interactions may lead tree resilience to drought

Regarding beech-oak stands, there was a small but significant positive effect of mixture on oak resistance to drought. Oak trees thus benefit from the mixture with beech trees. Such a pattern could be related to a reduction of water competition, from intraspecific interactions in monospecific stands to interspecific interactions in mixed stands (see Cavin, Mountford, Peterken, & Jump, 2013; and Schwendenmann, Pendall, Sanchez-Bragado, Kunert, & Hölscher, 2015). In fact, beeches are less drought-resistant than oaks (drought resistance indices are respectively 2.4±0.43 against 4.1±0.25, Niinemets & Valladares, 2006), and oaks may thus experience a water competition release during a drought event when mixed with beeches, which is consistent with the positive significant interaction between resistance and heterospecific proportion found in this case (Fig. 3 –down-left panel). However, the opposite trend is not observable for beech in beech-oak stand: replacing beeches by oaks in the vicinity of a beech tree had no significant effect on the reaction (resistance and recovery) to drought of the beech tree. Mixing beeches with oaks thus increase the resistance of oak trees, without strong negative effects on beech trees.

Regarding beech-fir stands, the resistance of beech trees was similar regardless of the local proportion of heterospecific, contrary to fir trees. Firs are negatively affected by increasing proportion of beeches in their neighbourhood during extreme drought events. This finding is in agreement with the fact that beech trees are more drought tolerant that fir according to Niinemets & Valladares (2006) (drought resistance indices are respectively 2.4±0.43 against 1.81±0.28). In this kind of mixed stand, the competition between beech and fir trees could be stronger than the competition between firs. Moreover we found that recovery of fir trees increased with the proportion of beeches in their neighbourhood. This could be explained by differences in the ecological niche of fir and beech. Indeed, the growth season of an evergreen

species like fir starts earlier than the one of a deciduous species like beech. Thus, fir trees start to use resources (light obviously, but also water and nutrients) earlier than beech trees. A fir tree surrounded by beech trees faces a less stiff competition during starting spring than a fir tree surrounded by other firs and may thus acquire more resources to face a possible drought event. Firs mixed with beeches thus recover more quickly in the years after a stressful year.

These different results showed that stand composition may strongly influence the resilience of individual trees to drought events, which can be explained by species physiological differences. Indeed species physiological response to extreme drought events can be crucial to understand our results on resistance and recovery (Anderegg et al., 2018; Pretzsch et al., 2013; Zang et al., 2014). There is a wide range of hydraulic strategies (Martinez-Vilalta, Lloret, & Breshears, 2012; Tardieu & Simonneau, 1998) ranging from isohydric (e.g. spruce and fir) to anisohydric (e.g. oak and beech) species. Isohydric species react rapidly to drought stress (by closing stomata, Brodribb & Holbrook, 2004; Cruiziat, Cochard, & Améglio, 2002) to preserve key organs from cavitation; while anisohydric species react much slower to drought, thus using their reserves to cope with the stress, risking irreversibly organ damages (leaves, branches, roots). Then, for the same drought intensity, isohydrics species must show a lower resistance than anisohydrics species (at least for the surviving trees). In this study, we studied mixed stands with both isohydrics and anisohydric species (with fir-beech stands), and with only anisohydric species (with oak-beech stands), which allowed to observe an increasing positive effect of mixture with increasing physiological complementarity between species.

To refine previous results we decided to add an analysis studying stress gradient effect on highlighted patterns (S7). Two results are to be retained:

(1) Important difference between the southern gradient sites could strongly modify interactions between trees. We should therefore consider better characterizing biotic and abiotic conditions at site scale.

(2) Accentuation of interspecific interactions effects with increasing stressful conditions. Effect of heterospecific proportion affects more negatively trees resistance and recovery in South and more positively trees resistance and recovery in North.

4.3 Temporal stability and resilience: two complementary approaches

Our results showed that heterospecific proportion did not affect temporal stability in tree growth but had a significant and “species-dependent” effect on BAI resistance and recovery after drought. Metrics based on the analysis of the long-term stability of growth can thus hide local mixing effects on the short-term response of trees to extreme events. For example, our analyses showed contradictory results of the effect of heterospecific proportion on average productivity (no effect) and annual productivity (negative effect). Our study highlights the merit to analyse biodiversity effects on both time scales (medium and short-

term response to climatic stress) to better understand response of trees to climatic constraints, strengthening bibliographic review conclusions about other communities at ecosystems level (Pennekamp et al., 2018). Moreover using climate lag effect (current year and 4 previous years) to understand trees interaction allowed us to capture the past climatic context and understand lag climatic effect.

4.4 Limits and perspectives of our work

Our field design was composed of triplets with two-species mixed plots (with differences in relative abundance of each species varying between 40 to 60% depending on the plots) associated with two monospecific plots (one for each species). Such a design allowed us to consider a continuous gradient between 0 and 60% of heterospecific competition at the individual scale (*i.e.* tree level). It could be interesting to extend this heterospecific proportion gradient, for instance by including 20-80 mixed stands.

In the present study, we used four years to estimate recovery, similarly to what was done in other studies (Pretzsch et al 2013, Lloret et al 2011, Merlin et al 2015). Our time-series (only 20 years) was too short to extend the time scale for recovery, but it would be thus interesting to test a longer time scale to study more precisely the recovery capacity of trees. Nevertheless, considering a much longer time scale in a dendrochronological analysis may be flawed because of the increased difficulty of assessing the conditions under which the trees were growing at the beginning of the period (e.g. changes in the stand composition through harvesting or disturbances).

Finally this study focused on two-species mixtures, which allows to interpret the results in the light of the interactions between the two species, but which also necessarily limits the generality of the findings. Considering other mixed stands and/or three-species mixed stands could complement our results.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

XM conceived the original question and field setup of this study. MJ, GK and XM designed the research, developed the methodology; MJ processed and analysed the data; MJ, GK and XM led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

DATA ACCESSIBILITY

Data will be deposited in the Dryad Digital Repository

ACKNOWLEDGMENTS

This study strongly benefitted from the help of E. Defossez. We also thank J. Baudry and several students for additional help in collecting the data. T. Cordonnier provided helpful comments. We greatly thank the

French *Office National des Forêts* for allowing access to the sites, and especially J. Ladier, P. Dreyfus and C. Riond for their help in selecting the plots. This study was funded by the project DISTIMACC (ECOFOR-2014-23, French Ministry of Ecology and Sustainable Development, French Ministry of Agriculture and Forest), and also benefitted from the ANR project BioProFor (contract no. 11-PDOC-030-01). MJ also benefitted from an ADEME grant.

REFERENCES

Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., … Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, *259*(4), 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001

Anderegg, W. R. L., Konings, A. G., Trugman, A. T., Yu, K., Bowling, D. R., Gabbitas, R., … Zenes, N. (2018). Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature*, *561*(7724), 538–541. doi:10.1038/s41586-018-0539-7

Aussenac, R., Bergeron, Y., Ghotsa Mekontchou, C., Gravel, D., Pilch, K., & Drobyshev, I. (2017). Intraspecific variability in growth response to environmental fluctuations modulates the stabilizing effect of species diversity on forest growth. *Journal of Ecology*, *105*(4), 1010–1020. doi:10.1111/1365-2745.12728

Biondi, F., & Qeadan, F. (2008). A Theory-Driven Approach to Tree-Ring Standardization: Defining the Biological Trend from Expected Basal Area Increment. *Tree-Ring Research*, *64*(2), 81–96. doi:10.3959/2008-6.1

Bolte, A., Kampf, F., & Hilbrig, L. (2013). Space sequestration below ground in old-growth spruce-beech forests—signs for facilitation? *Frontiers in Plant Science*, *4*. doi:10.3389/fpls.2013.00322

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, *63*(6), 625–644. doi:10.1051/forest:2006042

Brodribb, T. J., & Holbrook, N. M. (2004). Stomatal protection against hydraulic failure: a comparison of coexisting ferns and angiosperms. *New Phytologist*, *162*(3), 663–670. doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01060.x

Chen, Y., Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Hubbell, S. P., Wang, Y., & Yu, S. (2016). Positive effects of neighborhood complementarity on tree growth in a Neotropical forest. *Ecology*, *97*(3), 776–785.

Cruiziat, P., Cochard, H., & Améglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, *59*(7), 723–752.

DeClerck, F. A., Barbour, M. G., & Sawyer, J. O. (2006). Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. *Ecology*, *87*(11), 2787–2799.

Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petchey, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., … Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, *19*(9), 1172–1185. doi:10.1111/ele.12648

Durrant, T. H., de Rigo, D., & Caudullo, G. (n.d.). Fagus sylvatica in Europe: distribution, habitat, usage and threats. Retrieved from https://www.researchgate.net/profile/Giovanni_Caudullo/publication/299468838_Fagus_sylvatica_in_Europe_distribution_habitat_usage_and_threats/links/570b994b08ae8883a1ffcd63.pdf

Forrester, D. I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., & Grossiord, C. (2016). Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. *Journal of Applied Ecology*, *53*(6), 1725–1734. doi:10.1111/1365-2664.12745

Gasparrini, A. (2011). Distributed lag linear and non-linear models in R: the package dlnm. *Journal of Statistical Software*, *43*(8), 1.

Grossiord, C., Granier, A., Gessler, A., Jucker, T., & Bonal, D. (2014). Does Drought Influence the Relationship Between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Boreal Forests? *Ecosystems*, *17*(3), 394–404. doi:10.1007/s10021-013-9729-1

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Checko, E., … 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. doi:10.1073/pnas.1411970111

Guttman, N. B. (1999). Accepting the standardized precipitation index: A calculation algorithm1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, *35*(2), 311–322.

Intergovernmental Panel on Climate Change (Ed.). (2014). *Climate Change 2013 - The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press. Retrieved from http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9781107415324

Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., … Eisenhauer, N. (2015). Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, *526*(7574), 574–577. doi:10.1038/nature15374

Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., & Coomes, D. A. (2014). Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, *17*(12), 1560–1569. doi:10.1111/ele.12382

Kershaw, J. A., Ducey, M. J., Beers, T. W., & Husch, B. (2016). *Forest Mensuration*. Wiley. Retrieved from https://books.google.fr/books?id=JDFtDQAAQBAJ

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., & Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (Fagus sylvatica L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, *19*(4), 385–401. doi:10.1007/s00468-004-0397-9

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

Lebourgeois, F., & Merian, P. (2012). Principes et méthodes de la dendrochronologie. *LERFOB, AgroPariTech, Centre de Nancy, 85p*. Retrieved from http://www.researchgate.net/profile/Francois_Lebourgeois/publication/235989567_Principes_et_mthodes_de_de_la_dendrochronologie/links/02e7e51543aaf00764000000.pdf

Lebourgeois, F., Rathgeber, C. B. K., & Ulrich, E. (2010). Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (Abies alba, Picea abies and Pinus sylvestris). *Journal of Vegetation Science*, *21*(2), 364–376. doi:10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x

Lehman, C. L., & Tilman, D. (2000). Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities. *The American Naturalist*, *156*(5), 534–552. doi:10.1086/303402

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. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x

Loreau, M. (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, *294*(5543), 804–808. doi:10.1126/science.1064088

Martinez-Vilalta, J., Lloret, F., & Breshears, D. D. (2012). Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biology Letters*, *8*(5), 689–691. doi:10.1098/rsbl.2011.1059

Mauri, A., De Rigo, D., & Caudullo, G. (2016). Abies alba in Europe: distribution, habitat, usage and threats. *European Atlas of Forest Tree Species. Publ. Off. EU, Luxembourg, Pp. e01493b+. https://w3id. org/mtv/FISE-Comm/v01/e01493b (Cited on Pages 7 and 9)*. Retrieved from https://www.researchgate.net/profile/Giovanni_Caudullo/publication/299403032_Abies_alba_in_Europe_distribution_habitat_usage_and_threats/links/570b9ce208ae8883a1ffce97.pdf

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. doi:10.1016/j.foreco.2014.11.032

Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, *76*(4), 521–547.

Pachauri, R. K., Allen, M. R., Barros, V. R., Broome, J., Cramer, W., Christ, R., … Dasgupta, P. (2014). *Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC.

Paquette, A., & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(1), 170–180. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x

Pasta, S., de Rigo, D., & Caudullo, G. (n.d.). Quercus pubescens in Europe: distribution, habitat, usage and threats. *European Atlas of Forest Tree Species; San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A., Eds*, 156–157.

Pennekamp, F., Pontarp, M., Tabi, A., Altermatt, F., Alther, R., Choffat, Y., … Petchey, O. L. (2018). Biodiversity increases and decreases ecosystem stability. *Nature*, *563*(7729), 109–112. doi:10.1038/s41586-018-0627-8

Piedallu, C., & Gégout, J.-C. (2007). Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Annals of Forest Science*, *64*(8), 899–909. doi:10.1051/forest:2007072

Piedallu, C., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., & Seynave, I. (2016). Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *Journal of Vegetation Science*, *27*(2), 387–399. doi:10.1111/jvs.12370

Pretzsch, H., Del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., … Coll, L. (2016). Mixing of Scots pine (Pinus sylvestris L.) and European beech (Fagus sylvatica L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology and Management*, *373*, 149–166.

Pretzsch, H., & Schütze, G. (2016). Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *European Journal of Forest Research*, *135*(1), 1–22. doi:10.1007/s10342-015-0913-z

Pretzsch, H., Schütze, G., & Uhl, E. (2013). Resistance of European tree species to drought stress in mixed *versus* pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation: Drought stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, *15*(3), 483–495. doi:10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x

Schwalm, C. R., Anderegg, W. R. L., Michalak, A. M., Fisher, J. B., Biondi, F., Koch, G., … Tian, H. (2017). Global patterns of drought recovery. *Nature*, *548*(7666), 202–205. doi:10.1038/nature23021

Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Rammer, W., & Verkerk, P. J. (2014). Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change*, *4*(9), 806–810. doi:10.1038/nclimate2318

Sterl, A., Severijns, C., Dijkstra, H., Hazeleger, W., Jan van Oldenborgh, G., van den Broeke, M., … van Velthoven, P. (2008). When can we expect extremely high surface temperatures? *Geophysical Research Letters*, *35*(14). doi:10.1029/2008GL034071

Tardieu, F., & Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 419–432.

Thornthwaite, C. W. (1948). An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review*, *38*(1), 55. doi:10.2307/210739

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. doi:10.1038/nature04742

Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.-D., Piedallu, C., & Courbaud, B. (2015). Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, *103*(2), 502–512. doi:10.1111/1365-2745.12353

Trouvé, R., Bontemps, J.-D., Collet, C., Seynave, I., & Lebourgeois, F. (2017). Radial growth resilience of sessile oak after drought is affected by site water status, stand density, and social status. *Trees*, *31*(2), 517–529. doi:10.1007/s00468-016-1479-1

Vanoni, M., Bugmann, H., Nötzli, M., & Bigler, C. (2016). Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. *Forest Ecology and Management*, *382*, 51–63. doi:10.1016/j.foreco.2016.10.001

Vicente-Serrano, S. M., Beguería, S., & López-Moreno, J. I. (2010). A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Journal of Climate*, *23*(7), 1696–1718. doi:10.1175/2009JCLI2909.1

Vicente-Serrano, S. M., Gouveia, C., Camarero, J. J., Begueria, S., Trigo, R., Lopez-Moreno, J. I., … Sanchez-Lorenzo, A. (2013). Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(1), 52–57. doi:10.1073/pnas.1207068110

Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96*(4), 1463–1468.

Zang, C., Hartl-Meier, C., Dittmar, C., Rothe, A., & Menzel, A. (2014). Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology*, *20*(12), 3767–3779. doi:10.1111/gcb.12637

TABLES

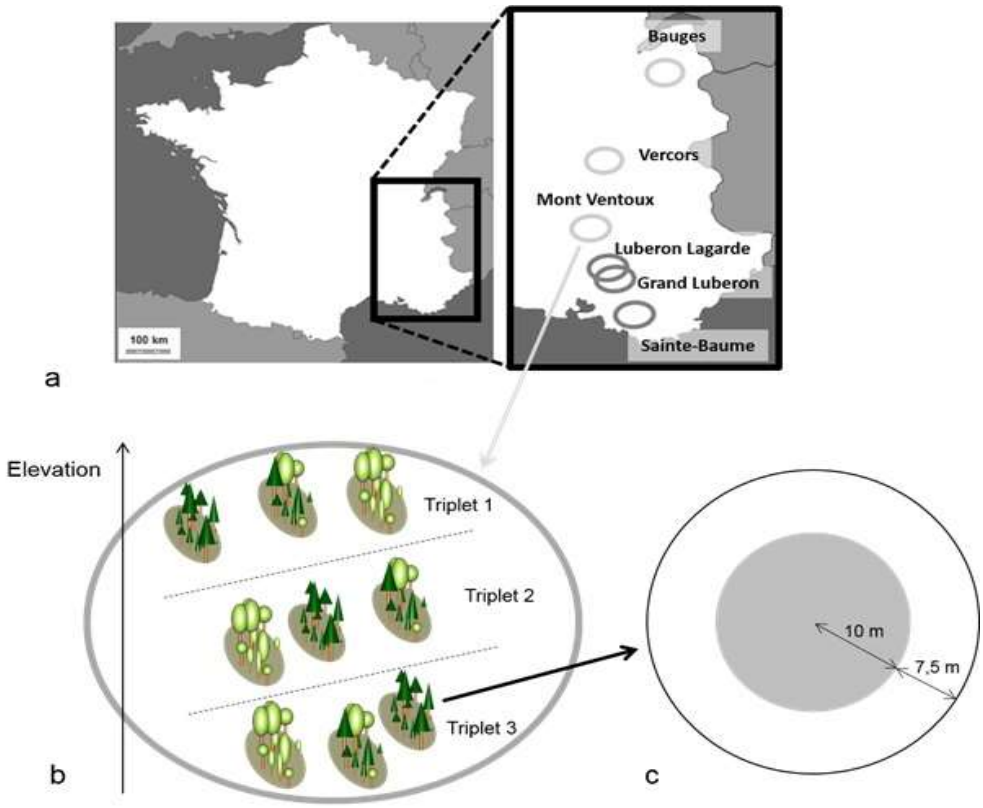
Table 1:

Model	*DBH*	*BA*	g_{hete}	*Resistance*	*Recovery*	*Resistance:* g_{hete}	*Recovery:* g_{hete}
Beech (North)	**0.045(±0.003)**	-0.00001(±0.00002)	0.12(±0.14)	**-0.24(±0.04)**	**0.109(±0.017)**	-0.17(±0.11)	0.050(±0.047)
Fir	**0.025(±0.002)**	0.000004(±0.00001)	0.40(±0.22)	**-0.28(±0.03)**	**0.04(±0.01)**	**-0.43(±0.10)**	**0.13(±0.04)**
Beech (South)	**-0.061(±0.007)**	0.00004(±0.00006)	**-1.60(±0.44)**	**-0.33(±0.06)**	**0.07(±0.02)**	-0.01(±0.15)	-0.045(±0.057)
Oak	**-0.093(±0.007)**	0.00003(±0.00004)	0.12(±0.31)	**-0.23(±0.04)**	**0.05(±0.15)**	**0.22(±0.11)**	0.007(±0.042)

Estimates (± standard deviation) of the linear models tested to explain individual annual BAI for every species with the northern (North) and southern (South) parts of the gradient taken separately. North includes plots in Mont Ventoux, Vercors and Bauges, and South includes plots in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume. DBH_i is the diameter at breast height of tree *i*, BA_i is the local total basal area of competitors in the neighborhood of tree *i*, $g_{hete,i}$ is the proportion of heterospecific trees around tree *i* (in basal area). $Resistance_i$ and $Recovery_i$ are respectively response during extreme stress year and the recovery (from 1 to 4 years) after the extreme drought. $Resistance_i$: $g_{hete,i}$ and $Recovery_i$: $g_{hete,i}$ are respectively the response during the year during which the extreme drought occurred and the recovery (from 1 to 4 years) after the extreme drought (see Material and Methods section). Significant *p-value* at the 0.05 threshold of *t*-tests are represented in bold.

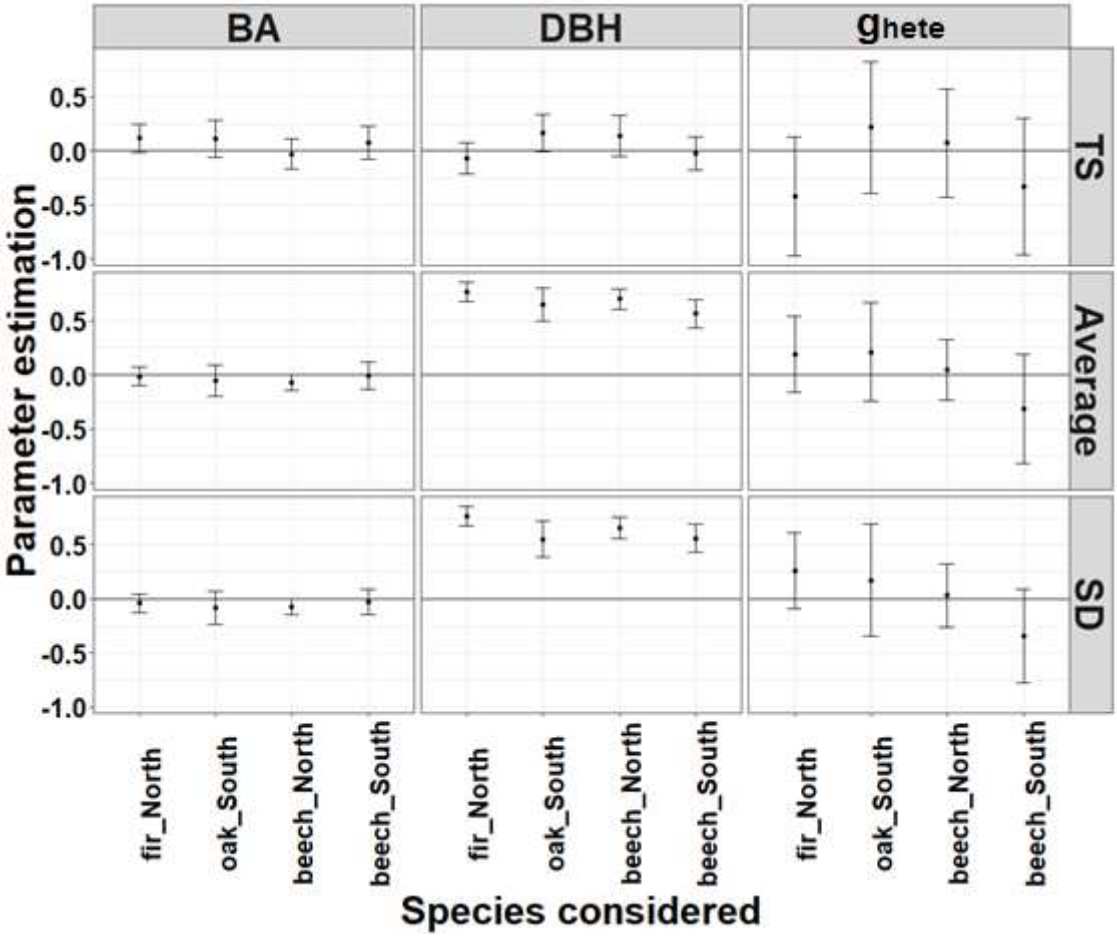
FIGURES

Figure 1



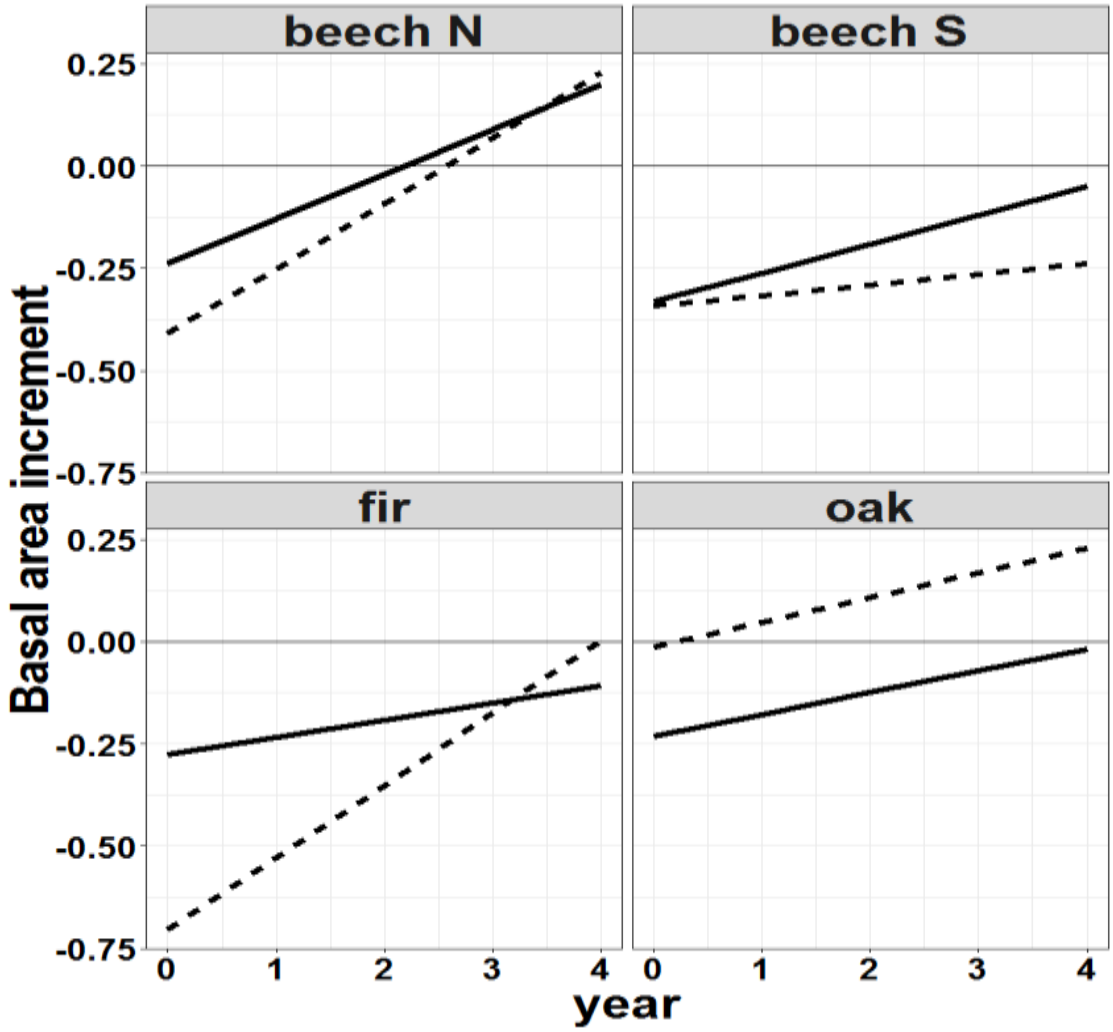
Description of the field design. (a) The study area and sites where the plots have been sampled. North sites (light grey circles) are Mont Ventoux, Vercors and Bauges, with plots sampled in beech-fir forests. South sites (dark gray circles) are in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume, with plots sampled in beech-oak forests. (b) Simplified representation of a site with three triplets of plots (one plot with monospecific stand of species A (beech), one plot with monospecific stand of species B (fir or oak), and one plot with mixed stand of species A and B) distributed along an elevational gradient. (c) Representation of a plot, with a central area (grey area) in which all trees with a DBH > 7.5 cm were sampled, and an external 7.5m-crown (buffer zone) in which only the trees with a larger DBH than the median DBH of trees in the central area have been sampled (dominant trees).

Figure 2



Estimates of the effect of the explicative variable (BA, DBH and g_{hete}) on temporal stability (*TS*) of productivity, mean and standard deviation (*SD*) for each individual model, *i.e.* one model for each species in each part of the gradient: fir (North), beech (North), oak (South) and beech (South).

Figure 3



Response of tree basal area increment after an extreme drought event (year with SPEI < -1.17). Each plot represents a species and a gradient, with *fir* (fir in North), *beech N* (beech in North), *oak* (oak in South) and *beech S* (beech in South). Dashed and solid lines are respectively for an individual tree surrounded by only conspecific (0%) and heterospecific (100%) trees, corresponding to both extremes of the percentage of heterospecific in the local neighborood.

CHAPITRE IV

CHAPITRE IV

SUPPLEMENTARY MATERIALS

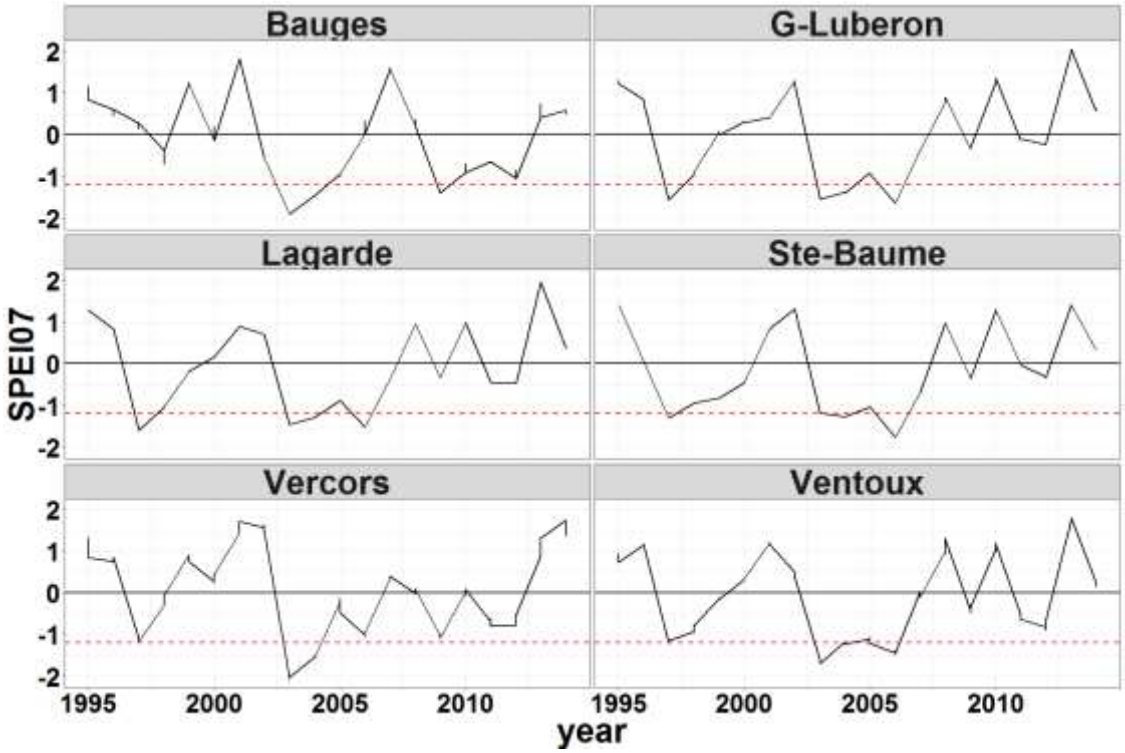
CHAPITRE IV

Appendix 1: Description of the sites.

	Bauges	Vercors	Ventoux	Luberon Lagarde	Grand Luberon	Sainte Baume
• Site characteristics						
Latitude, longitude (°)	45.697930°N 6.214553°E	44.928504°N 5.321516°E	44.187901°N 5.253608°E	43.973001°N 5.479875°E	43.819412°N 5.535047°E	43.334609°N 5.766041°E
MAT (°C)	6.3-7.6	5.4-7.1	5.6-7.3	9.2-9.6	9.7-10.7	9.9-10.2
ASP (mm)	1994-2079	1387-1541	1208-1224	1026-1027	790-796	725-775
Slope (°)	20	17	27	12	30	11
Altitude (m)	980-1242	1084-1365	1007-1345	1052-1121	929-1041	725-775
Species	*F. sylvatica* *A. alba*	*F. sylvatica* *A. alba*	*F. sylvatica* *A. alba*	*F. sylvatica* *Q. pubescens*	*F. sylvatica* *Q. pubescens*	*F. sylvatica* *Q. pubescens*
Tree number (beech/fir/oak)	36/39/0	80/68/0	143/114/0	68/0/35	101/0/68	52/0/109
• Forest characteristics						
Dominant tree high (m)	38	30	22	19	12	31
Basal area (m²/ha)	75	56	56	40	34	54
Stand type	High stand	High stand	High stand	Coppice	Coppice stand	High stand
• Soil characteristics						
Texture	clay-silt	clay-silt	clay-silt-sand	silt-sand	silt-sand	clay-silt
Soil depth	65(±5)	68 (±11)	73 (±11)	50(±5)	50(±10)	56(±7)

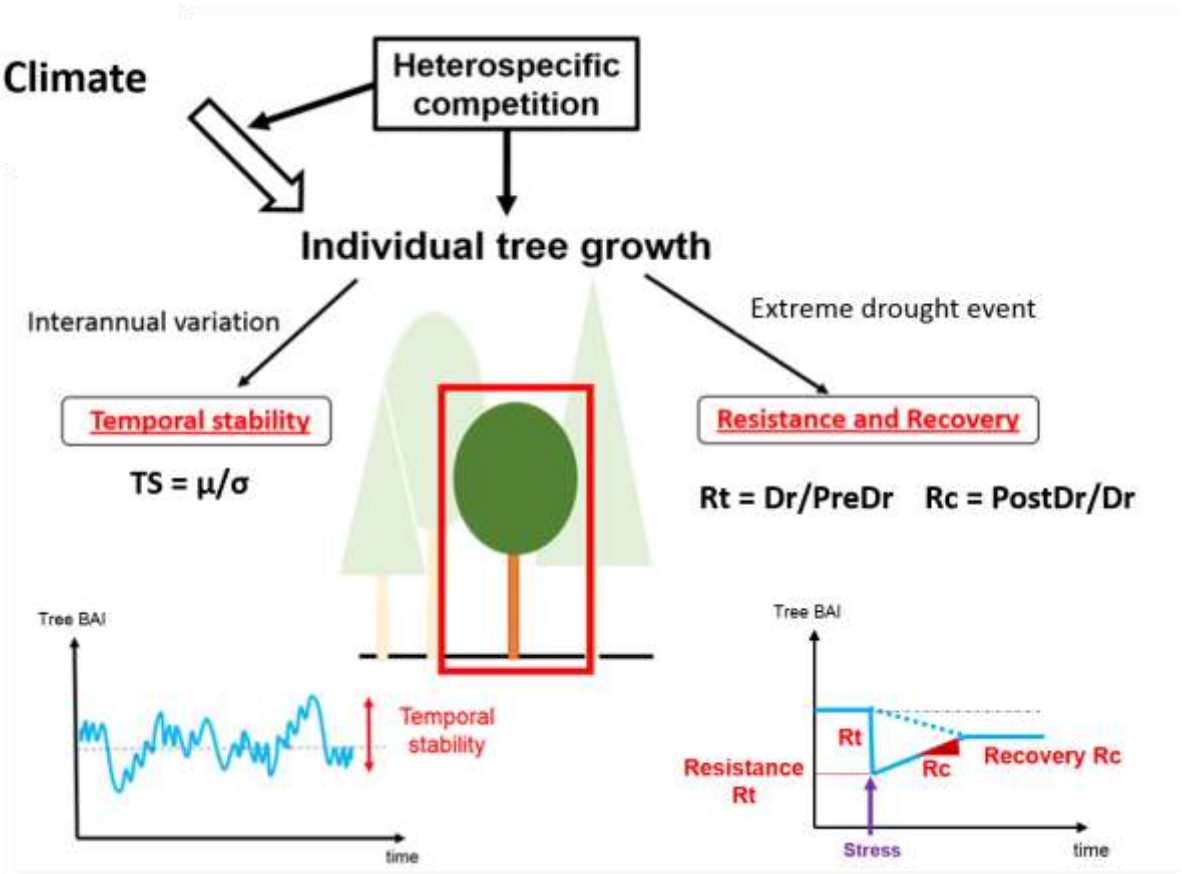
Sites description for site and forest characteristics. Site characteristics are: latitudinal and longitude, mean annual temperature (MAT, °C), annual precipitation sum (ASP, mm), slope, altitude, composition forest and tree number. Forest characteristics are: dominant tree height in monospecific beech stand, stand basal area and leaf area index.

Appendix 2: SPEI time-series



Trend in SPEI07 in the six studied sites. Black line is SPEI between February and July in function of time for each site. Red lines show the limit of extreme dry event (10% most dry years), i.e. -1.17.

Appendix 3: Summary of our approaches steps



Dr, PreDr and PostDr represents respectively BAI during, before and after extreme drought year

Appendix 4

	Species	DBH_I	BA_I	g_{HETE}
North	fir	-0.07 (±0.14)	0.12 (±0.13)	-0.42 (±0.55)
	beech	0.14 (±0.18)	-0.03 (±0.13)	0.08 (±0.5)
South	oak	0.16 (±0.17)	0.11 (±0.17)	0.21 (±0.61)
	beech	-0.03 (±0.15)	0.08 (±0.063)	-0.33 (±0.63)

Estimates (±standard deviation) of the linear models used to test the effect of DBH_i, BA_i and g_{hete} on the temporal stability of tree productivity for each species with the northern (North) and southern (South) parts of the gradient taken separately. DBH_i is the diameter at breast height, BA_i is the local total basal area of competitors in the neighborhood, g_{hete} is heterospecific neighborhood basal area proportion around tree. Standard deviation are shown between the brackets. Significant *p-value* at the 0.05 threshold of *t*-tests are represented in bold

Appendix 5

	species	DBHi	BAi	ghete
North	fir	0.77 (±0.045)	-0.01 (±0.04)	0.19 (±0.18)
	beech	0.70 (±0.049)	-0.07 (±0.04)	0.05 (±0.14)
South	oak	0.65 (±0.080)	-0.06 (±0.07)	0.21 (±0.23)
	beech	0.57 (±0.066)	-0.01 (±0.06)	-0.31 (±0.26)

Estimates (±standard deviation) of the linear models used to test the effect of DBH_i, BA_i and g_{hete} on the mean of tree productivity for each species with the northern (North) and southern (South) parts of the gradient taken separately. DBH_i is the diameter at breast height, BA_i is the local total basal area of competitors in the neighborhood, g_{hete} is heterospecific neighborhood basal area proportion around tree. Standard deviation are shown between the brackets. Significant *p-value* at the 0.05 threshold of *t*-tests are represented in bold

Appendix 6

	species	DBHi	BAi	ghete
North	fir	0.77 (±0.04)	-0.04 (±0.04)	0.26 (±0.18)
	beech	0.66 (±0.05)	-0.07 (±0.04)	0.03 (±0.15)
South	oak	0.55 (±0.08)	-0.08 (±0.08)	0.17 (±0.26)
	beech	0.56 (±0.07)	-0.02 (±0.06)	-0.345 (±0.22)

Estimates (±standard deviation) of the linear models used to test the effect of DBH_i, BA_i and g_{hete} on the standard error of tree productivity for each species with the northern (North) and southern (South) parts of the gradient taken separately. DBH_i is the diameter at breast height, BA_i is the local total basal area of competitors in the neighborhood, g_{hete} is heterospecific neighborhood basal area proportion around tree. Standard deviation are shown between the brackets. Significant *p-value* at the 0.05 threshold of *t*-tests are represented in bold

Appendix 7:

Statistical model

In this supplementary material, we had done an analysis to quantify the stress gradient hypotheses on net diversity effect on our both mixed stands. To do that we used a proxy, dominant high of beech (*Hmax*), to prioritize stress across sites. Lower *Hmax* represents an higher stress. These species is common to all sites and can give a very simple index related to stress level. We compute one value by triplet. We modelled the annual basal area increment (*logBAI*, BAI log transformed to account for the skewed distribution) as function of tree size (*DBH*), local competitive environment (*BA* and *ghete*), proxy of fertility (dominant high of beech, *Hmax*) and distributed lag effect of SPEI below a threshold of -1.17 and their interaction with local proportion of heterospecific neighbourhood, with the following equation:

$$logBAI_{i,y} = a_s + c_1 * DBH_{i,y} + c_2 * BA_i + c_3 * g_{hete,i} + c_4 * Hmax_t + d * DLSPEI_{i,y} + l * g_{hete,i} : Hmax_t + g * DLSPEI_{i,y} * g_{hete,i} + k * DLSPEI_{i,y} * g_{hete,i} * Hmax_i + b_t \mid b_i + e_i \qquad (3)$$

where i and y are respectively the tree index and the year. a_s is the site fixed effect (Bauges, Vercors, Ventoux, Grand Luberon, Luberon Lagarde or Sainte-Baume), and $b_t \mid b_i$ is the triplet and individual nested random effect. DBH_i is the diameter at breast height, BA_i is the local total basal area of competitors in the neighborhood, g_{hete} is the ratio between heterospecific trees basal area and total trees basal area in the neighborhood of tree i, $Hmax_t$ is high of dominant beech, i.e. stress level, in triplet t, and $c_{1\text{-}4}$ are the respective fitted coefficients. ε_i is the residual normal error. $DLSPEI_{i,y}$ is the matrix modelling the distributed lag effect of $SPEI_{07}$ (produced by the DLNM R package see Gasparrini, 2011) and d their respective coefficients. We modelled the drought lag effect from the current year (lag 0) up to the four previous year (i.e. lag1, lag2, lag3 and lag 4). We used a threshold function below -1.17 SPEI and then a linear function to represent the drought effect. Our distributed lag effects model is closely similar to classical representation of resilience in term of resistance and recovery (see Lloret et al. 2011) with the intercept at lag0 (parameter *intercept* for the column one of matrix $DLSPEI_{i,y}$) representing the immediate growth reduction due to drought - the resistance- and the linear recovery over time (parameter *slope* the column two of the matrix $DLSPEI_{i,y}$) representing the recovery (Fig. S3). This linear trend was supported by a preliminary analysis assuming the independence of climate effects for each lag. Then, to test how the proportion of heterospecific trees in the local

neighbourhood may influence resistance and recovery, we included an interaction between $DLSPEI_{i,y}$ and $g_{hete,i}$ with their respective fitted coefficients *g* (one interaction of the *intercept* and one for the *slope*). And to test how stress level may influence proportion of heterospecific trees in the local neighbourhood, we included an interaction between $Hmax_t$ and $g_{hete,i}$ with their respective fitted coefficients *l*. Finally, to test how stress affects heterospecific proportion effect on stability (resistance and recovery), we included a triple interaction between $DLSPEI_{i,y}$, $g_{hete,i}$ and $Hmax_t$ with their respective fitted coefficients *k* (one interaction of the *intercept* and one for the *slope*).

This model was fitted separately per species and region - beech, fir and oak, and North (for Bauges, Vercors, Ventoux) and South (for Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume) - with *lme* and DLNM with R software (R version 3.3.0). The methods used are summarized in Fig. S3.

Results

To summarize new results, extreme drought effects on resistance and recovery, DBH, and BA do not show any differences with the main model (in regards to significance and direction of effects).

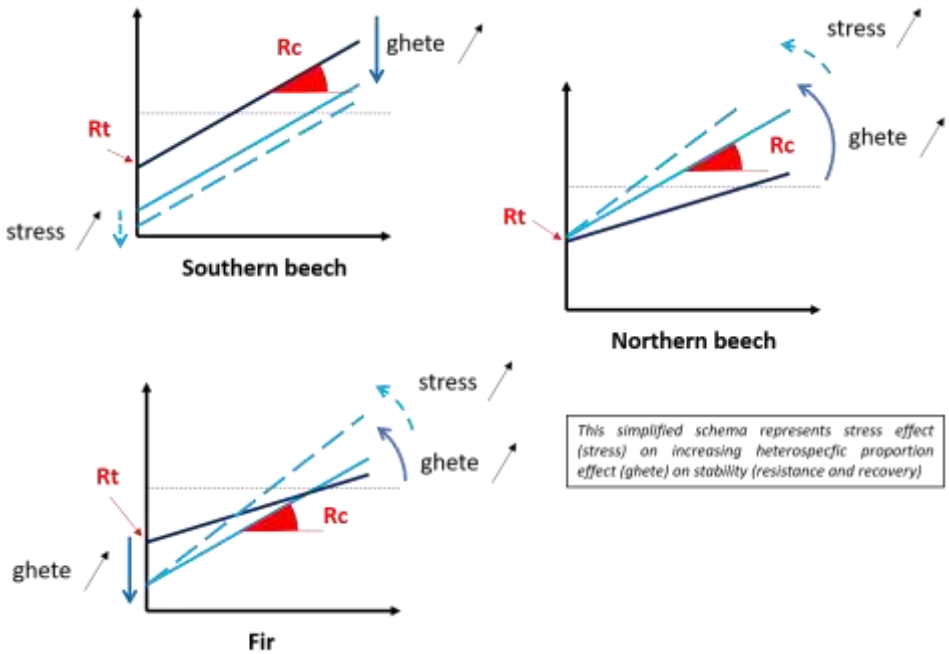
Contrariwise effect of local heterospecific proportion and its interaction with resistance and recovery show differences. For example, effect of local heterospecific proportion affects significantly positively BAI, instead of negatively. Moreover, effect of local heterospecific proportion on resistance becomes significant for beeches and no more for oaks in the Southern gradient. Similarly, effect of local heterospecific on recovery becomes significant for beeches in Northern gradient.

Finally, we also observe that stress level proxy (*Hmax*) has a significant positive effect for every species, contrary to stress level effect on effect of local heterospecific on *BAI*.

	Northern beech	Fir	Southern beech	Oak
DBH_i	**0.036 (±0.004)**	**0.023 (±0.002)**	**-0.064 (±0.007)**	**-0.108 (±0.007)**
BA_i	-0.00003 (±0.00002)	-0.000001 (±0.00001)	0.00002 (±0.00007)	0.00006 (±0.00004)
$ghete_i$	-0.361 (±0.517)	**1.629 (±0.766)**	1.021 (±3.507)	-0.706 (±2.831)
Rt_i	**-0.244 (±0.041)**	**-0.260 (±0.033)**	**-0.331 (±0.058)**	**-0.243 (±0.039)**
Rc_i	**0.116 (±0.017)**	**0.040 (±0.013)**	**0.071 (±0.023)**	**0.057 (±0.015)**
$Hmax_i$	**0.046 (±0.010)**	**0.100 (±0.009)**	**0.191 (±0.035)**	**0.186 (±0.028)**
$ghete_i$:$Hmax_i$	0.027 (±0.031)	-0.082 (±0.046)	-0.191 (±0.237)	0.044 (±0.184)
$ghete_i$: Rt_i	-0.617 (±0.316)	**-0.619 (±0.298)**	**-2.133 (±0.748)**	0.362 (±0.674)
$ghete_i$: Rc_i	**0.496 (±0.128)**	**0.382 (±0.120)**	0.455 (±0.292)	-0.291 (±0.265)
$ghete_i$: Rt_i :$Hmax_i$	0.025 (±0.017)	0.008 (±0.016)	**0.150 (±0.052)**	-0.008 (±0.043)
$ghete_i$: Rc_i :$Hmax_i$	**-0.025 (±0.007)**	**-0.013 (±0.006)**	-0.035 (±0.020)	0.020 (±0.017)

Table represented coefficient estimate (± standard deviation) of linear models tested to explain individual annual BAI for every species with the northern (North) and southern (South) parts of the gradient taken separately. North includes plots in Mont Ventoux, Vercors and Bauges and South includes plots in Luberon Lagarde, Grand Luberon and Sainte-Baume. DBH_i is the diameter at breast height, BA_i is the local total basal area of competitors in tree neighborhood, $ghete_i$ is heterospecific neighborhood basal area proportion around tree i. $Hmax_i$ represent. Rt_i and Rc_i are respectively response during extreme stress year and recovery for 4 years after. Rt_i:$ghete_i$ and Rc_i:$ghete_i$ are interaction between heterospecific neighborhood basal area proportion around tree i and, respectively, response during extreme stress year and recovery for 4 years after. Rt_i:$ghete_i$:$Hmax_i$ and Rc_i:$ghete_i$:$Hmax_i$ are interaction between heterospecific proportion tree i, dominant high of beech by triplet and, respectively, response during extreme stress year and recovery for 4 years after. Significant p-value with t-test at the 0.05 level are represented in bold.

Stress level effect on effect of local heterospecific on tree resistance and recovery can be significant. For Southern beeches, effect of local heterospecific becomes less negative on resistance in less stressful conditions (positive triple interaction, and negative interaction). For beech-fir mixed stand, effect of local heterospecific proportion becomes less positive on recovery under less stressful conditions (negative triple interaction, and positive interaction).



Perspectives and limits

This analysis adds two main understanding points.

For Southern beeches, effect of local heterospecific proportion appears to be very dependent on stress suffered by tree on each triplet. Effect of local heterospecific proportion on beech *BAI* is significantly positive instead of significantly negative effect, when quantifying stress metric is added. It could be explained by a very great heterogeneity between sites. Quantifying this biases due to sites characteristics should be important to better understand effect of heterospecific proportion on *BAI*, resistance and recovery. Indeed on Southern gradient there are huge differences between sites, which cannot be summarized by climatic effect (see S1). Effect of water availability in the soil (difference in depth and texture, S1) or different structure (S1) could also affect *BAI*, resistance, recovery and interaction between trees.

Quantifying stress gradient effect allows to observe that increasing stress induces increasing effect of heterospecific proportion (when interaction between local heterospecific proportion and stability is significant): by increasing negative effect on Southern beeches resistance and accentuating positive effect on beeches and firs recovery in mixed stand. Trend of beech and fir seems consistent with the “stress-gradient hypothesis” (SGH - Bertness & Callaway, 1994), contrary to trend of southern beech. Indeed Bertness & Callaway (1994) theorized that increasing stress induces increasing interspecific facilitation in ecosystems, so a more positive effect. He, Bertness, & Altieri (2013) showed recently that interspecific competition can switch to facilitation with increasing environmental stress. Some new studies refine this hypothesis in most stressful part of the gradient. Indeed Maestre, Callaway, Valladares, & Lortie (2009), and then Michalet, Le Bagousse-Pinguet, Maalouf, & Lortie (2014), summarize several studies which observed collapsing facilitation in very stressful ecosystem, and even switching facilitative interaction to competitive interaction. These new results are more consistent with highlighted trend on Southern beech, located on very stressful site.

Triple interaction interpretation remains risky, for this reason this analysis is presented as a perspective of main results. Moreover age is not considered in this second analysis, but it could have an important effect to differentiate stand response to extreme drought between sites. However tree age difference can be an important explicative factor for growth interannual variations. We are aware that more work is needed to validate or invalidate the stress gradient hypothesis in our case study.

CHAPITRE V

EFFETS DE LA SECHERESSE ESTIVALE SUR LES CYCLES DU CARBONE ET DE L'AZOTE LORS DE LA DECOMPOSITION DANS LES FORETS DE HETRES MIXTES DANS LES ALPES FRANÇAISES.

CHAPITRE V

1 INTRODUCTION 275
2 MATERIALS AND METHODS 277
2.1 Study sites and experimental design 277
2.2 Design of simulated extreme summer drought 278
2.3 Litterbag construction 278
2.4 Litterbag harvest and laboratory analysis 279
2.5 Data analyses 280
2.5.1 Mass loss dynamics 280
2.5.2 Carbon and nitrogen loss 280
2.5.3 Litter diversity effect vs stand diversity effect 281
3 RESULTS 281
3.1 Rain exclusion during summer 281
3.2 Litter mass loss rates 282
3.3 Carbon and N dynamics 282
3.4 Net biodiversity effects on decomposition 283
4 DISCUSSION 284
4.1 Summer drought effects on decomposition 284
4.2 Tree mixture effects on decomposition 286
REFERENCES, FIGURES AND SUPPLEMENTARY MATERIALS 288

CHAPITRE V

Le climat et la diversité végétale sont des déterminants majeurs de la dynamique de décomposition du carbone (C) et de l'azote (N) dans la litière végétale. Cependant, il existe peu d'étude qui travaille sur ces deux effets combinés sur la décomposition de la litière : la direction et l'amplitude de leur interaction ne sont pas encore bien connues. Dans ce travail nous avons utilisé une expérimentation de terrain, reproduisant une intensification estivale de la sécheresse (par exclusion total de pluie 3 mois pendant l'été), centré sur un gradient latitudinal de forêts alpines à méditerranéennes. Sur ce gradient la décomposition du hêtre (*Fagus sylvatica* [L.]) est plus particulièrement étudiée en peuplement monospécifique ou en peuplement mélangé à deux espèces : avec le sapin (*Abies alba* [L.]) et le chêne (*Quercus pubescens* [L.]). Dans ce travail nous avons prédit que (1) l'augmentation de la sécheresse estivale aurait des effets négatifs sur la perte de carbone et d'azote pendant la décomposition et que ces effets négatifs sont plus forts dans les sites les plus au Nord avec des étés relativement humides. Nous nous attendions également à ce que (2) le mélange d'espèce atténuent l'impact négatif de la sécheresse sur la décomposition en raison des effets direct de la diversité de la litière et indirects de la diversité de la canopée. Nous n'avons pas pu entièrement valider ces hypothèses. En effet nous n'avons observé que peu d'effet de la sécheresse estivale, ce qui pourrait en partie être imputable à notre design expérimental. Nous n'avons pas non plus observé un effet tampon systématique du mélange d'espèces dans la litière. L'effet peut être positif comme dans le cas du mélange hêtre-chêne ou négatif comme dans le cas du mélange hêtre-sapin, qui pourrait être expliqué respectivement par des effets synergiques ou antagonistes dépendant des caractéristiques physiques ou chimiques des feuilles de chaque espèce. Enfin cette analyse a mis en évidence que l'effet du mélange était beaucoup plus marqué à l'échelle de la litière, comparé à l'échelle peuplement, ce qui supposerait un effet microclimatique fort sur la décomposition de la litière.

CHAPITRE V

TITLE: Effects of summer drought on carbon and nitrogen cycling during decomposition in mixed beech forests across a north-south gradient in the French Alps.

Marion Jourdan[1,2,*], Stephan Hättenschwiler[1]

AUTHORS DETAILS

[1] CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE

1919, route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5

France

[2] Agence de l'environnement et de la Maîtrise de l'Energie

20, avenue du Grésillé- BP 90406 49004 Angers Cedex 01

France

*corresponding author: marion.jourdan@cefe.cnrs.fr

CHAPITRE V

ABSTRACT

Climate and plant diversity are major determinants of the decomposition dynamics of carbon (C) and nitrogen (N) in plant litter. However, there are still few studies that worked on both combined effects on litter decomposition: the direction and magnitude of their interaction are not well known. In this work we used a field experiment, reproducing a summer intensification of drought (by rainfall exclusion in summer), centered on a latitudinal gradient from Northern Alps to Mediterranean forests. On this gradient beech litter decomposition (*Fagus sylvatica*) is more particularly studied in monospecific stands or in mixed stands with silver fir (*Abies alba*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). In this work, we predicted that (1) increasing summer drought has negative effects on C and N loss during decomposition and that these negative effects are stronger in the more northern sites with relatively humid summers. We also expected that (2) species mixing mitigate negative impact of drought on decomposition due to the direct effects of litter diversity and indirect effects of canopy diversity. We could not validate these hypotheses. Indeed we have observed weaker summer drought effect than expected, which is partly attributable to our experimental design. We also did not observe a systematic buffer mixture effect in the litter. This effect can be positive for beech-oak mixture or negative for beech-fir mixture, which could be explained by synergistic or antagonistic effects depending on physical or chemical characteristics of species litter. Finally, this analysis showed that mixture effect was much more marked at litter scale, compared to stand scale, which would imply a strong microclimatic effect on litter decomposition.

Keys words: decomposition, Alps forest, diversity, rainfall exclusion, carbon, nitrogen

CHAPITRE V

1 INTRODUCTION

The general global trend of increasing temperatures since the 1980s is accompanied by higher frequencies of extreme climatic events with the potential to profoundly change ecosystem functioning (IPCC, 2014). For example, drought events become more frequent and severe (IPPC-Pachauri, Mayer, & Intergovernmental Panel on Climate Change, 2015, Dale et al., 2001) and are predicted to further increase, both in frequency and intensity during the course of the 21st century (IPCC-Pachauri et al., 2015). These predictions vary strongly among different geographical regions (Polade, Pierce, Cayan, Gershunov, & Dettinger, 2015). In the Mediterranean area and the western parts of the Alps, for example, regional climate models predict a decrease in the total amount of precipitation and an increase in the duration and frequency of summer drought (Dubrovský et al., 2014; Giorgi & Lionello, 2008; Polade et al., 2015). Because the amount and distribution of precipitation is a key climatic driver of species distribution patterns and controls ecosystem processes to a large extent, such changes are expected to modify the composition of biological communities and the functioning of ecosystems.

Decomposition that regulates the cycling of carbon (C) and nutrients to an important degree, is a major ecosystem process, which is under climatic control (Berg, McClaugherty, & Johansson, 1993; Coûteaux, Bottner, & Berg, 1995). Departing from an optimal range, decreasing and increasing temperature and humidity, both increasingly limit the activity of decomposer organisms and the biochemical processes involved in the breakdown and transformation of organic matter and the mineralization of C and nutrients (Aerts, 1997; Pastor & Post, 1986; Sanaullah, Rumpel, Charrier, & Chabbi, 2012). A number of studies simulated the predicted decrease in precipitation with partial rain exclusion and reported generally slower decomposition compared to controls with unchanged precipitation (Santonja et al. 2018; Almagro, Maestre, Martínez-López, Valencia, & Rey, 2015; García-Palacios, Maestre, Kattge, & Wall, 2013). Studies that simulated increased summer drought by a total rainfall exclusion during a limited period of the year typically found stronger effects on decomposition compared to the studies with continuous partial rain exclusion (Santonja, Fernandez, Gauquelin, & Baldy, 2015; Santonja et al., 2017; Saura-Mas, Estiarte, Peñuelas, & Lloret, 2012). Partial exclusion of rainfall is methodologically easier to set up in field experiments but does not represent well the predicted changes in precipitation, which rather forecast changes in distribution patterns of precipitation with drier and/or wetter periods (Dubrovský et al., 2014; Giorgi & Lionello, 2008; Polade et al., 2015) . Moreover, extended drought may affect decomposition and the driving organisms distinctly compared to a partial but continuous reduction

of rainfall (Fierer, Schimel, & Holden, 2003; Schimel, Balser, & Wallenstein, 2007), with different consequences for carbon and nutrient recycling.

It has recently been stressed that decomposition is very sensitive to variation in microclimatic conditions at very small spatial scales that can even override macroclimatic control over decomposition (Bradford, Berg, Maynard, Wieder, & Wood, 2016). These re-evaluations of the role of macroclimatic parameters put more emphasis on local scale conditions and plant species-specific litter quality and a recent study across a continental gradient in Europe showed that plant canopy characteristics predict variation in decomposition better than the large differences in macroclimate (Joly et al., 2017). Plant canopy composition and diversity also affected decomposition indirectly via modified environmental conditions in a plant diversity experiment (Hector et al, 1999). Beyond these indirect plant canopy effects on the decomposer environment, the structure and diversity of the litter layer can also affect the microclimatic conditions and thus decomposer activity (Hättenschwiler, Tiunov, & Scheu, 2005). The different sizes, shapes and morphologies of leaf litter originating from different plant species determine the geometric organization of litter layer and its water retention capacity, which ultimately modifies the microclimatic and habitat structure for decomposer communities.(Wardle, Nilsson, Zackrisson, & Gallet, 2003) for example observed that the presence of feather mosses in litter mixtures of subarctic plant species systematically increased litter humidity through their high water retention capacity leading to higher decomposition of mixtures including feather mosses compared to those that did not include them. Similarly, other work suggested that large differences in water-holding capacity between distinct litter types led to more synergistic effects in litter mixture decomposition under limiting water conditions (Makkonen, Berg, van Logtestijn, van Hal, & Aerts, 2013). The consequences of changing patterns in precipitation on decomposition may therefore vary considerably in function of plant canopy characteristics, the type of litter, and other local conditions. However, it is currently not well understood how the consequences of reduced precipitation on decomposition may depend on plant community characteristics. Only very few studies addressed this question at a small local scale of a particular study site (Santonja et al., 2018, 2017; Vogel, Eisenhauer, Weigelt, & Scherer-Lorenzen, 2013) and reported that the effects of plant community composition and diversity are as important, or more important in controlling litter decomposition than modified precipitation. Santonja et al. (2017) also found that higher litter diversity attenuated the overall negative drought effects on decomposition. How such interactions between plant community composition and changing precipitation play out at larger regional scales including different site conditions and plant communities is unknown.

Here we aimed at testing whether C and nitrogen (N) fluxes during leaf litter decomposition are affected by extreme drought, and whether these effects are modified by canopy composition along a north-south gradient of mixed European beech (*Fagus sylvatica*) forests in the south-west part of the French Alps. We have chosen these forests because European beech is a dominant species in temperate forests of Western Europe, and because beech were particularly sensitive by a drier climate (Niinemets & Valladares, 2006). Moreover, the north-south gradient implies a natural gradient in climatic conditions with generally longer and more pronounced drought periods in the south, which is also accompanied by a change in the co-dominant tree species associated with European beech, with silver fir (*Abies alba*) in the northern part and downy oak (*Quercus pubescens*) in the southern part. By including pure stands of each of the species and their two-species mixtures (beech-fir in the North and beech-oak in the South), these naturally occurring forests provided an ideal setup to test our hypotheses. We predicted that (1) Increased summer drought has negative effects on C and N loss during decomposition, and that these negative effects are stronger in the northern sites with relatively wet summers compared to the southern sites with already quite dry summers. We also expected that (2) mixed species canopies attenuate the negative drought impact on decomposition due to indirect canopy effects and direct litter mixing effects.

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Study sites and experimental design

We have chosen four different forests along a latitudinal gradient with contrasted climatic conditions in the south-west edge of the French Alps. The forests at the two northern sites were dominated by European beech (*Fagus sylvatica L.*) and silver fir (*Abies alba* Mill.), and those at the two southern sites were dominated by European beech and downy oak (*Quercus pubescens* Willd.). According to the French National Inventory, beech represents 12 % of all monospecific forest stands, and contributes to 38 % of all two-species mixed stands and to 92 % of all three-species mixed stands across French Alps. All of our study sites have a closed forest canopy and forests grow on limestone bedrock with a north to west exposition, but they vary to some extent in stand and soil characteristics (Table 1). All site details are summarized in Table 1 and Fig. S1.

At each of the four sites we determined two series of 300 m² plots, each composed of a monospecific stand of the two dominant local target species (European beech and silver fir at the two northern sites and European beech and downy oak at the two southern sites) and a mixture of the two species (Fig. 1). Within each plot we randomly defined four replication

blocks where we installed the litterbags for our decomposition study. Two of these blocks were randomly assigned to a summer drought treatment and the two remaining blocks were used as controls. Within each of these blocks we exposed a total of eight litterbags filled with leaf litter representing the canopy composition of the target species (either one of both local target species or a mixture of the two). This yielded a total of 4 sites x 2 plot series x 3 plots (one of each monospecific stand and one mixture of the two target species) x 4 replication blocks x 8 litterbags = 768 litterbags. To evaluate the contribution of direct litter mixture effects to the overall canopy effects on decomposition we additionally included two litterbags of single species litter of each of the two tree species present at the respective sites in all of the mixtures of the two target species. This added an additional 128 litterbags (4 sites x 2 plot series x 1 plot (mixture of the two tree species) x 4 replication blocks x 2 litterbags x 2 litter types) across the mixed species plots. In summary we placed a total of 896 litterbags (224 for each sites) in autumn 2015.

2.2 Design of simulated extreme summer drought

We applied a complete rainfall exclusion to half of all the experimental blocks, called *rainfall exclusion*, with a removable shelter for about three months during the summer (Fig 1). The removable shelter was constructed with transparent plastic sheets covering an about twice as large area than that covered by the litterbags on the forest floor. Upslope of each rainfall exclusion block, we fixed the plastic sheets down to the forest floor where we additionally dug a small 10 cm deep ditch to direct runoff from the plastic cover and potentially from the forest floor away from the area with exposed litterbags. The other three sides were kept open with the plastic sheet 50 to 80 cm above the forest floor to allow unhindered air circulation in order to minimize microclimate effects other than rain exclusion. We continuously monitored soil moisture and temperature at 5 cm soil depth in one of the rainfall exclusion and one of the control blocks of each tree species mixture plot (i.e. two at each site) using automated sensors (RT-1 and EC-5 or GS-1 sensors for temperature and moisture, respectively, Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA).

2.3 Litterbag construction

The litterbags were 18cm x 18cm large with a relatively small mesh size on the soil-facing bottom (0.5 x 0.5 mm) and a wider mesh size (5 x 8 mm) on the top, similar to the litterbags used in Joly et al.'s (2017) study. We have chosen a coarser mesh size on top of the litterbags to allow access for the whole decomposer community and a smaller mesh size on the bottom to avoid gravitational loss of small litter particles. Each litterbag was filled with 10 g of

air-dried litter material with an equal contribution of each of the two species in mixed species litterbags (i.e. 5 g each). We decided to use a common pool of leaf litter material that was collected at different sites not included in our North-South gradient in order to standardize leaf litter quality across all plots and sites, and thus, to dissociate the site and plot effects from site-specific litter quality effects. Beech and fir litter were collected in a Romanian forest nearby Râşca (47°36'N, 26°23'E) and oak leaf litter was collected in a Mediterranean forest nearby Montpellier (47°60'N, 3°60'E) . All leaf litter was collected with suspended litter traps emptied every two weeks from October 2011 to November 2012 in Romania and from November 2014 to April 2015 in Montpellier.

2.4 Litterbag harvest and laboratory analysis

The experiment was set up in October-November 2015 and the harvest of the final series of litterbags was in May 2018. In total the experiment lasted two and a half years, including three winters (2015-2016, 2016-2017 and 2017-2018) and two summers (2016 and 2017). To follow the dynamics of litter C and N loss, there were five harvests of litterbags. We collected one to two litterbags from each block at all sites after about 180 days (18th April to 5th May 2016), 360 days (26th September to 20th October 2016), 560 days (4th to 16th May 2017), 700 days (15th to 18th September 2017), and 910 days (23th to 24th April 2018). The single species litterbags exposed in the mixture plots for the assessment of litter mixing effects were removed from the field during the fourth harvest after 700 days of exposure (only one harvest). All litter and soil material that adhered at the outside of litterbags were carefully removed in the field, each litterbag was then placed in an individual paper bag and air-dried for at least 48 hours using an oven (set at a maximum temperature of 30°C). The litter was then sorted by species (in mixed litterbags), cleaned from extraneous particles (e.g. pieces of seeds, bud scales), and weighed at a precision of ± 0.01g (Precisa 3610CD, Balco, St Mathieu de Treviers, France). We assessed decomposition by quantifying mass loss relative to initial mass, and C and N loss relative to the initial amount of these elements. For the determination of C and N concentrations in decomposed litter, we ground all samples to a particle size of < 1mm (FOSS cyclotec mill, ThermoFisher scientific, Waltham, USA), and analyzed the powder with an elemental analyzer (Flash 1112 series EA, ThermoFinnigan, Milan, Italy). We then calculated litter C and N loss as a percentage of the initial amount. Besides C and N concentration, the characteristics of initial litter quality included the concentrations of lignin, hemicellulose, and cellulose determined by extraction (van Soest and Wine 1967) using a fiber analyzer (Fibersac 24; Ankom, Macedon, NJ, USA), condensed tannins using the acid butanol method (Porter et al.

1986), and the minerals Ca, Mg, Mn, and Fe using the mineralizer (Ethos One, Milestone, Brøndby, Danemark) and atomic absorption spectrometer (ice 3000 series AA spectrometer, ThermoFisher scientific, Waltham, USA)(Table 2).

2.5 Data analyses

2.5.1 Mass loss dynamics

Remaining litter mass at the five different harvests over 30 months of field exposure was fitted with a negative single exponential decay model (Olson 1963), which fitted our data better than the other frequently used models, such as linear decay or the asymptotic decay model (Berg and Laskowski 2005):

$$Mt \sim M_0 e^{-kt}, (1)$$

where M_t is the mass remaining at time *t*, M_0 is the litter mass at the beginning of decomposition, and k is the decomposition constant (rate constant).

We evaluated how much of the variability in k was explained by site, tree canopy composition, and rainfall exclusion (*rain exclusion*). Because the tree species composition, and thus litter identity differed between the northern and the southern part of the gradient we also analyzed the two parts of the gradient separately.

$$k \sim site + canopy\ composition + rain\ exclusion + litter{:}\,treatment, (4)$$

2.5.2 Carbon and nitrogen loss

In addition to the decomposition constant for total litter mass loss, we also evaluated C and N dynamics by calculating the amount of C and N remaining at each individual harvest (see above).

Remaining C and N were expressed as a percentage of initial C and N. We analyzed both response variables (C loss, and N loss) with linear mixed-effects models using the “stats” package of the R software (version 3.4.4). The fitted explicative variables included site, tree canopy composition, rainfall exclusion, and time (only for C and N loss data for which we used all five individual harvests in the model). Because the tree species composition, and thus litter identity differed between the northern and the southern part of the gradient we also analyzed the two parts of the gradient separately.

The full model for C and N loss was:

$$\frac{mC}{mN} \sim site + canopy\ composition + rain\ exclusion + \ time + litter{:}\,treatment, (4)$$

2.5.3 Litter diversity effect vs stand diversity effect

The separation of species-specific leaf litter from litterbags decomposing in the mixed species forest stands and the additional single species litterbags exposed in the same stands, allowed us to calculate the net biodiversity effect (*NBE*) on carbon and nitrogen loss (hereafter "*NBEc*", "*NBEn*") after around 700 days of litter decomposition (one harvest of single species litterbags only). The net biodiversity effects on total mass and carbon loss were almost identical, and we evaluated only carbon and nitrogen loss in further detail. The *NBE* according to (Loreau & Hector, 2001) is a commonly used metric to quantify biodiversity effects. It compares the observed process rate in mixtures with that predicted from the respective single species treatments by taking into account relative abundance of contributing species, with positive *NBE* values indicating synergistic diversity effects and negative values indicating antagonistic effects. *NBE* values not significantly different from zero indicate no diversity effects. Here we study remaining mass and increasing remaining mass induced slower decomposition rate. So In our study positive NBE induces antagonistic effects on decomposition and negative NBE induces synergistic effects on decomposition. We additionally compared these *NBE* effects at the level of litterbags in the exact same micro-environment of all mixed tree species stands with the *NBE* effects at the forest stand level. For these latter calculations, we used the data from the litterbags of single litter species and litter mixtures exposed in the respective forest stands underneath the canopy of the corresponding tree species composition.

Differences between *NBE* values of different treatments were evaluated using two-tailed student *t*-tests.

3 RESULTS

3.1 Rain exclusion during summer

The total rainfall exclusion system we installed during the two summers in 2016 (101 days from 1st July to 10th October) and in 2017 (87 days from 1st July to 26th September) remained fully intact at all sites during the whole exclusion period and appeared to have efficiently excluded rainfall. The soil moisture measurements indicated a generally lower soil humidity in the rain exclusion treatments compared to the control during the exclusion period across all sites. The differences between control and rain exclusion varied among sites and year depending on the specific rainfall patterns at the particular sites and in the two years. For example, 2016 was drier than 2017 resulting in less pronounced differences between the control and rain exclusion treatment in all sites in 2016 compared to 2017 (Fig. S2). Regular

precipitation during the whole summer at the northernmost Vercors site (Fig. S1) led to distinctively higher differences in soil moisture between control and rain exclusion treatments than for example at the Luberon site with much less rainfall during summertime.

3.2 Litter mass loss rates

Litter decomposition proceeded slowly with an average of more than 50% of the total initial mass remaining after 30 months of exposure in the field at all sites and for all litter types (Fig. 1). The decomposition constant *k*, determined with the single negative exponential model, varied between 0.08 and 0.26 among all sites and litter types (Table S3). The decomposition constant differed to variable extents between sites, different canopy compositions and rainfall exclusion treatment (Table S3). For example, in the northern part of the gradient neither site, canopy composition nor rainfall exclusions shad a significant effect on *k*. In contrast, in the southern part of the gradient *k* differed significantly between the two sites with higher *k* at Sainte Baume compared to Luberon. In addition, rainfall exclusion had an overall negative effect on *k* (Table 3). Monospecific beech stands had lower *k* than monospecific oak stands or mixed species stands, but the latter two did not differ. We can observe a very high variability in k value in monospecific stand in Ventoux. We want to notice that it can be due to two reasons: the soil of this plot is very rugged and an anthill was created in the middle of our experimentation.

Since beech was present along the whole gradient, we could evaluate the effects of site, canopy composition (pure beech vs. mixture), and rainfall exclusion on beech leaf litter decomposition. This analysis across the whole gradient showed significantly slower decomposition in Ventoux and Luberon compared to Vercors and Ste Baume (Table S4). Rainfall exclusion had an overall significant negative effect on *k*, and the canopy composition influenced beech leaf litter decomposition depending on the associated species (Table S4). In mixtures with fir *k* was lower compared to pure beech stands, but there was no difference between pure beech stands and mixtures with oak.

3.3 Carbon and N dynamics

Initial leaf litter C concentration varied somewhat among the three species, with 49%, 47%, and 44% for fir, beech, and downy oak, respectively. The proportion concentration was the same for oak and beech leaf litter and distinctively higher in fir litter (Table 2).

Carbon dynamics during decomposition followed largely the same pattern as observed for litter mass loss rates. Due to the steadily decreasing quantity of C with ongoing decomposition, the factor “time” had the strongest effect and accounted for the largest part of

variance in both parts of the gradient (Table 3 and Fig. 2). Sites differed in C loss dynamics, with a particular strong difference in the southern part of the gradient (Table 3). Rain exclusion led to lower C loss at all sites, but this negative effect was more pronounced in the northern part of the gradient (Table 3). Litter types differed in C loss dynamics in the southern part but not in the northern part of the gradient. Specifically, in pure beech stands in the South, less C is lost from decomposing leaf litter compared to pure oak stands or mixed beech-oak stands, with the latter two showing similar C loss dynamics. The selected best models explain a total of 81% and 47% of the variance in C loss dynamics in the South and the North, respectively (Table 4).

Nitrogen dynamics differed considerably from C dynamics. Most importantly, total N remaining in decomposing litter varied little over time (Fig. 3) and consequently, the factor "time" accounted for much less variance compared to the models for C dynamics (Table 5). On the other hand, the litter type had a much stronger influence on N compared to C dynamics, especially in the northern part of the gradient where litter type accounted for 10% of the variance compared to 2% in the southern part (Table 5). In both parts of the gradient across all sites we measured the lowest N loss rates from decomposing beech leaf litter in pure beech stands compared to the other litter types. In the northern part of the gradient fir litter lost the highest amount of N and beech-fir mixtures intermediate amounts. Likewise, in the southern part of the gradient, the highest amount of N was lost from pure oak leaf litter, with intermediate loss rates in mixed beech-oak litter. The site effects were comparatively weak, but differed significantly with lower N loss at the Luberon compared to the Ste Baume site (Table 5) and at the Ventoux compared to Vercors. In contrast to C dynamics, there was no rainfall exclusion effect on N dynamics. Overall, the selected best models explained a total of 38% and 54% of the variance in N loss dynamics in the South and the North, respectively (meanly thanks intercept).

3.4 Net biodiversity effects on decomposition

The mixing of litter within the mixed species forest stands under otherwise exactly the same micro-environmental conditions did not stimulate C- and N-loss in mixtures of beech and fir litter in the northern part of the gradient (positive *NBE* on remaining C and N, Fig. 4 A) and C)). This trend observed for the whole litter mixture was mostly driven by fir (similar positive *NBE* on remaining litter) for C loss (Fig. 4 A). In contrast, the negative *NBE* on N loss was mostly driven by beech (positive *NBE* on remaining litter, Fig. 4 C). When evaluating *NBE* at the stand level, the general pattern of rather negative effects for the beech-fir litter mixture as a whole persisted (positive *NBE* on remaining litter, Fig. 4 A) and C)), but was not significant

mostly because there was higher variability. It was again beech litter driving *NBE* on N loss at the stand level, but the negative fir effect observed on C loss at the microsite level was not confirmed at the stand level. In the southern part of the gradient, the mixing of beech and oak leaf litter had rather positive effects on C and N loss at the microsite level (negative *NBE* on remaining litter, Fig. 4 B) and D)). The positive *NBE* on C and N loss of the whole mixture was largely driven by beech, while oak had rather an opposite, negative effect (negative *NBE* on remaining litter Fig. 4 B) and D)), significant for N loss but not for C loss. A similar pattern was observed at the stand level, with however, a stronger compensation of negative *NBE* on oak by positive *NBE* on beech leading to an overall null effect of the whole mixture.

4 DISCUSSION

4.1 Summer drought effects on decomposition

We hypothesized a negative effect of dryer conditions on litter decomposition (i.e. decrease of leaf mass loss, carbon and nitrogen releases), as soil moisture has been reported to be the most constraining environmental condition (Aerts, 1997). In previous studies, drier climatic conditions directly negatively affected litter mass loss and C release, through a lower decomposition rates under drier conditions (Lensing & Wise, 2007; Santonja et al., 2015, 2017; Saura-Mas et al., 2012; Vogel et al., 2013; Wieder, Cleveland, & Townsend, 2009). Santonja et al. (2015, 2017), who work also one pubescent oak in Mediterranean forest, explained these trends by reducing fungal biomass and detritivores meso-fauna abundance, increasing predation pressure and a strong shift in the litter mixture interactions (with fewer synergistic interactions and more antagonistic interactions), with drier climate.

However our data confirmed this observation only partially. Overall, the total exclusion of rainfall during approximately 2.5 months in two consecutive summers (i.e. 5 months for 30 months) had only a small effect on decomposition. The decomposition rate constants calculated on the basis of mass loss dynamics were lower with rainfall exclusion in the southern part of the gradient, but accounted for a very small amount of total variation. Opposite to our prediction, k was not significantly different under rainfall exclusion compared to controls in the northern part of the gradient. However according our study rainfall exclusion effect affects negatively C decomposition, but effect is not strong contrary to previous studies. It can be due to a too low rainfall exclusion, compare to Santonja et al. (2015, 2017) with total rainfall exclusion of 3 and 4.5 months per year, or Santonja et al (2018) with partial rainfall exclusion for example.

In our experiment, rainfall exclusion effect is highly dependent on precipitation frequency at each site during the rain exclusion period. As stated in the results, if there is no precipitation the exclusion is not different from the control. Moreover macroclimate of each site of our gradient is different, so rainfall exclusion efficiency, i.e. difference between rainfall exclusion and control, can be different. This potential high difference between sites, intrinsic to climatic gradient, can decrease rainfall exclusion effect because a too high variability in efficiency. Moreover even the efficiency of rainfall exclusion were equivalent, response of decomposer community can be different. For example Gracia-Palacios showed that impact of extreme drought event on litter decomposition was lower when climatic conditions are stressful. Moreover these two last points were not considered in most of experimental studies, which consider only one site (Santonja et al., 2015, 2017, 2018).

Finally, the overall slow decomposition of our study (less than 50 % mass lost over 2.5 years) contrasted with previous cited studies and time scale of decomposition process in temperate forest in Alps (Aerts, 1997). For example, for pubescent oak Santonja et al. (2017) observed until 50-60% total mass loss against only 40-50% total mass loss (for 30 months) in our study. In previous studies we can observe for sylver fir, until 40% total mass loss after 24 months (in Edmonds, 1980) against 40% total mass loss after 30 months in our study, and for beech, until 60% total mass loss after 22 months (in Jacob, Viedenz, Polle, & Thomas, 2010) against 40% total mass loss after 30 months. This very slow dynamic can have also an impact on rainfall exclusion effects, reducing its amplitude. So it can explain also that model intercept explain the major part of the variance. To improve our litter decomposition understanding, a longer experiment is necessary. Moreover, the trends observed in this study may be only temporary, inducing mainly by leaching or fragmentation (Joly, Fromin, Kiikkilä, & Hättenschwiler, 2016), or not completely representative of entire process. In the same way, longer tendencies may be not yet observable.

These four explanations could highlight why its effect is not very pronounced for our experimentation: not enough longer rainfall exclusion, with high variability of efficiency or in decomposer community response or not enough longer experiment.

In addition, we work here on the whole experiment and not on the summer stress, which can hide still short term trend inducing experimental drought. To overcome this deficiency, we have studied more precisely resistance and recovery at summer droughts on the decomposition of carbon (Table and Fig. S5). This complementary work shows no systematical significant effect of rainfall exclusion. Control resistance and exclusion resistance are equivalent, except

in some cases in North part of the gradient. Recovery is equivalent to control and rainfall exclusion treatment. This could be explained by the very rapid rewetting of litter after the end of the exclusion period.

N loss dynamics differed fundamentally from C loss dynamics. Overall, there was very little net N loss of an average of 15% across all sites and forest stands at the end of the experiment. Rainfall exclusion did not change the patterns in N dynamics, probably as a result of the apparent N immobilization throughout most of decomposition process with only small differences in N remaining among the different harvests and a low amount of net N loss, meaning compensatory N flux in the fungal communities. However, the relative importance of N leaching, N mineralization and N immobilization might well have differed in response to rain exclusion (as in Santonja et al., 2017). Indeed they observed lower N release and higher N immobilization under drier climatic conditions. Once again differences can be due to the differently rainfall exclusion period (5 months for 30 months in our study, against 7.5 months for 24 months in Santonja et al., 2017).

4.2 Tree mixture effects on decomposition

Our second hypothesis stating that tree species mixtures would attenuate negative drought effects on decomposition was not supported by our data. The main reason for this was probably the weak overall drought effects we observed across the different study sites. On the background of weak drought effects and high unexplained variation in our data, potentially small and subtle indirect canopy composition and direct litter mixing effects on decomposition were difficult to detect. Our hypothesis was based on the few observations of positive diversity effects of mixed plant canopies on the decomposition environment (Hector, 1999; Joly et al., 2017), and of mixed litter on microclimatic conditions (Makkonen et al., 2013), which explained more rapid decomposition in mixed compared to single species communities. There are only very few studies that experimentally manipulated plant diversity and rain exclusion (Santonja et al., 2015, 2017 in Mediterranean forest). They highlighted that mixed litter with two plant species (including pubescent oak) led to a more efficient litter decomposition process, positively affecting soil biota communities. According them, faster decomposition in mixed litter can thus compensate slower decomposition rates under rainfall exclusion.

Irrespective of the drought treatment, we found significant tree species mixture effects on C and N loss. These were generally significant in the Southern part of the gradient and less in the Northern part of the gradient. Mixed litter in mixed stand have lower total decomposition rate than oak and fir (N loss), but higher than beech (N loss and C loss). So litter composition

seems affect importantly C and N loss rates. Contrariwise if we focus on only one species total beech litter decomposition rates were negatively affected by fir-beech mixture, and not by oak-beech mixture. Mixed litter shows contrasted effect, depending on the distinct species composition in the two parts of the gradient. Moreover the net response of the mixture, represented non-additive effect, was positive in the southern part of the gradient, but negative in the Northern part of the gradient (as above with additive and non-additive effects study), which can mean that mixture effect was led by non-additive effects. This trend can be due to antagonistic effect between litters, which may appear for certain mixtures (Kominoski et al., 2007; Lecerf et al., 2011) affecting negatively microbial biomass. Positive net beech-oak mixture effect can be due to synergistic effect between litters, induced by complementary of provided resources (Barantal et al. 2014 in tropical forest). Barantal et al. (2014) show that litter stoichiometric dissimilarity drives mixture effects via the nutritional requirements of soil fauna. Interestingly, these patterns were the same at the micro-site level when litterbags filled with each of the two species individually decomposed side-by-side with the mixed litterbags, and at the stand level when each litter species and mixture decomposed underneath its respective canopy composition. The stand level responses, however, were generally weaker than the micro-site level responses. Indeed microclimatic conditions remains the main driver of litter decomposition (Berg et al., 1993).

We study site effect in our model. This variable affects significantly decomposition: less stressfull sites (Ste Baume in South and Vercors in North) decompose faster than others. This macroclimatic effect is very important in decomposition process (Berg), affecting humidity in litter or atmospheric temperature. But we cannot summarize site effect to a climatic effect. Indeed, there is also topographic, soil or exposition difference between sites of this gradient. In further work, it will be necessary to study climatic effect, through continuous variables, like temperature or precipitation.

These results are remarkable as they show that leaf litter decomposition of the same species, here the dominant species beech, can either show positive or negative mixture effects depending on the identity of the associated species. Because we used the same species-specific litter pool at all sites, potential site-specific differences in litter quality, which could reinforce or attenuate these responses, can be excluded here.

To improve our work, which focuses only on decomposition result, we must study decomposers community involved in this process. Indeed having more informations about this community (composition, trophic structure and density) would better explain ours results, as

rapidly discuss above. For example, climate changes, represented here by rainfall exclusion, affects decomposers communities (Swift et al., 1979) highly sensitive to extreme variations and water stress (Manzoni, Schimel, & Porporato, 2012). The least adapted to drought species must adopt avoidance strategy, as arthropods, or enter a dormant stage until more favorable conditions. Our reflection, to understand underlying mechanism, involving decomposer community, remained at hypotheses stage, coming from literature.

REFERENCES

Aerts, R. (1997). Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos*, *79*(3), 439. https://doi.org/10.2307/3546886

Almagro, M., Maestre, F. T., Martínez-López, J., Valencia, E., & Rey, A. (2015). Climate change may reduce litter decomposition while enhancing the contribution of photodegradation in dry perennial Mediterranean grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, *90*, 214–223. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.006

Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N., & Hattenschwiler, S. (2014). C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1796), 20141682–20141682. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1682

Berg, B., McClaugherty, C., & Johansson, M.-B. (1993). Litter mass-loss rates in late stages of decomposition at some climatically and nutritionally different pine sites. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VIII. *Canadian Journal of Botany*, *71*(5), 680–692.

Bradford, M. A., Berg, B., Maynard, D. S., Wieder, W. R., & Wood, S. A. (2016). Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, *104*(1), 229–238. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12507

Couˆteaux, M.-M., Bottner, P., & Berg, B. (1995). Litter decomposition, climate and liter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, *10*(2), 63–66. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88978-8

Dale, V. H., Joyce, L. A., Mcnulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., … Michael Wotton, B. (2001). Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience*, *51*(9), 723. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2

Dubrovský, M., Hayes, M., Duce, P., Trnka, M., Svoboda, M., & Zara, P. (2014). Multi-GCM projections of future drought and climate variability indicators for the Mediterranean region. *Regional Environmental Change*, *14*(5), 1907–1919. https://doi.org/10.1007/s10113-013-0562-z

Edmonds, R. L. (1980). Litter decomposition and nutrient release in Douglas-fir, red alder, western hemlock, and Pacific silver fir ecosystems in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research*, *10*(3), 327–337. https://doi.org/10.1139/x80-056

Fierer, N., Schimel, J. P., & Holden, P. A. (2003). Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(1), 167–176.

García-Palacios, P., Maestre, F. T., Kattge, J., & Wall, D. H. (2013). Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters*, *16*(8), 1045–1053. https://doi.org/10.1111/ele.12137

Giorgi, F., & Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change*, *63*(2-3), 90–104. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.09.005

Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *36*(1), 191–218. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932

Hector, A. (1999). Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, *286*(5442), 1123–1127. https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123

Jacob, M., Viedenz, K., Polle, A., & Thomas, F. M. (2010). Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (Fagus sylvatica). *Oecologia*, *164*(4), 1083–1094. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1699-9

Joly, F.-X., Fromin, N., Kiikkilä, O., & Hättenschwiler, S. (2016). Diversity of leaf litter leachates from temperate forest trees and its consequences for soil microbial activity. *Biogeochemistry*, *129*(3), 373–388. https://doi.org/10.1007/s10533-016-0239-z

Joly, F.-X., Milcu, A., Scherer-Lorenzen, M., Jean, L.-K., Bussotti, F., Dawud, S. M., … Hättenschwiler, S. (2017). Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions across European forests. *New Phytologist*, *214*(3), 1281–1293. https://doi.org/10.1111/nph.14452

Kaufman, L. H. (1982). Stream aufwuchs accumulation: disturbance frequency and stress resistance and resilience. *Oecologia*, *52*(1), 57–63.

Kominoski, J. S., Pringle, C. M., Ball, B. A., Bradford, M. A., Coleman, D. C., Hall, D. B., & Hunter, M. D. (2007). Nonadditive effects of leaf litter species diversity on breakdown dynamics in a detritus-based stream. *Ecology*, *88*(5), 1167–1176.

Lecerf, A., Marie, G., Kominoski, J. S., LeRoy, C. J., Bernadet, C., & Swan, C. M. (2011). Incubation time, functional litter diversity, and habitat characteristics predict litter-mixing effects on decomposition. *Ecology*, *92*(1), 160–169.

Lensing, J. R., & Wise, D. H. (2007). Impact of changes in rainfall amounts predicted by climate-change models on decomposition in a deciduous forest. *Applied Soil Ecology*, *35*(3), 523–534. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.09.015

Loreau, M., & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, *412*(6842), 72.

Makkonen, M., Berg, M. P., van Logtestijn, R. S. P., van Hal, J. R., & Aerts, R. (2013). Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*, *122*(7), 987–997. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20750.x

Manzoni, S., Schimel, J. P., & Porporato, A. (2012). Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology*, *93*(4), 930–938.

Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, *76*(4), 521–547.

Pachauri, R. K., Mayer, L., & Intergovernmental Panel on Climate Change (Eds.). (2015). *Climate change 2014: synthesis report*. Geneva, Switzerland: Intergovernmental Panel on Climate Change.

Pastor, J., & Post, W. M. (1986). Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry*, *2*(1), 3–27.

Polade, S. D., Pierce, D. W., Cayan, D. R., Gershunov, A., & Dettinger, M. D. (2015). The key role of dry days in changing regional climate and precipitation regimes. *Scientific Reports*, *4*(1). https://doi.org/10.1038/srep04364

Sanaullah, M., Rumpel, C., Charrier, X., & Chabbi, A. (2012). How does drought stress influence the decomposition of plant litter with contrasting quality in a grassland ecosystem? *Plant and Soil*, *352*(1-2), 277–288. https://doi.org/10.1007/s11104-011-0995-4

Santonja, M., Fernandez, C., Gauquelin, T., & Baldy, V. (2015). Climate change effects on litter decomposition: intensive drought leads to a strong decrease of litter mixture interactions. *Plant and Soil*, *393*(1-2), 69–82. https://doi.org/10.1007/s11104-015-2471-z

Santonja, M., Fernandez, C., Proffit, M., Gers, C., Gauquelin, T., Reiter, I. M., … Baldy, V. (2017). Plant litter mixture partly mitigates the negative effects of extended drought on soil biota and litter decomposition in a Mediterranean oak forest. *Journal of Ecology*, *105*(3), 801–815. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12711

Saura-Mas, S., Estiarte, M., Peñuelas, J., & Lloret, F. (2012). Effects of climate change on leaf litter decomposition across post-fire plant regenerative groups. *Environmental and Experimental Botany*, *77*, 274–282. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.014

Schimel, J., Balser, T. C., & Wallenstein, M. (2007). Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology*, *88*(6), 1386–1394.

Swift, M. J., Heal, O. W., and Anderson, J. M. (1979), Decomposition in Terrestrial Ecosystems, University of California Press, Berkeley.

Vogel, A., Eisenhauer, N., Weigelt, A., & Scherer-Lorenzen, M. (2013). Plant diversity does not buffer drought effects on early-stage litter mass loss rates and microbial properties. *Global Change Biology*, *19*(9), 2795–2803. https://doi.org/10.1111/gcb.12225

Wardle, D. A., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O., & Gallet, C. (2003). Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(6), 827–835. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00118-4

Wieder, W. R., Cleveland, C. C., & Townsend, A. R. (2009). Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. *Ecology*, *90*(12), 3333–3341. https://doi.org/10.1890/08-2294.1

•

	Vercors	Ventoux	Luberon	Sainte Baume
• Site characteristics				
Latitude, longitude (°)	44.928504°N / 5.321516	44.187901°N / 5.253608	43.819412°N / 5.535047	43.334609°N / 5.766041
Mean Annual Temperature (°C)	5.4-7.1	5.6-7.3	9.7-10.7	9.9-10.2
Sum Annual Precipitation (mm)	1387-1541	1208-1224	790-796	938-941
Species	*Fagus sylvatica* *Abies alba*	*Fagus sylvatica* *Abies alba*	*Fagus sylvatica* *Quercus pubescens*	*Fagus sylvatica* *Quercus pubescens*
Slope (°)	28	18	30	10
Altitude (m)	1137-1390	1275-1332	872-1002	744-751
• Forest characteristics				
Dominant tree high (m)	17-33	15-21	13-16	21-31
Basal area (m^2/ha)	40-63	53-60	33-40	40-63
• Microclimatic conditions of soil				
Temperature min/max (°C)	-1/16	-1/16	-1/24	1.5/22
Humidity min/max	0.07/0.44	0.08/0.44	0/0.39	0.02/0.44
• Soil characteristics				
Texture	clay-silt	clay-silt-sand	silt-sand	clay-silt
Soil depth	68 (±11)	73 (±11)	50(±10)	56(±7)

Table 1: Summarize site characteristics: geographic (Latitude and longitude), climatic (Mean Annual Temperature and Sum Annual Precipitation), microclimatic (Minimum and maximum temperature and humidity), topographic (slope and altitude), forest (dominant high and basal area) and soil characteristic (texture and depth).

	C	N	CELLULOSE	HEMICELLULOSE + pectines	LIGNIN	[condensed TANNINS]	[Ca]	[Mg]	[Mn]	[Fe]
Abies alba	48.5(±0.35)	1.45(±0.22)	144(±0.6)	44(±5)	18(±1.8)	3.16(±0.33)	15.6(±0.64)	1.64(±0.05)	1.00(±0.06)	0.45(±0.10)
Fagus sylvatica	46.9(±0.11)	0.85(±0.09)	18(±0.7)	39(±2)	21(±0.4)	8.07(±1.10)	11.4(±1.81)	1.99(±0.05)	0.41(±0.07)	0.22(±0.06)
Quercus pubescens	43.9(±2.91)	0.85(±0.03)	16(±0.6)	50(±2)	19(±0.7)	3.08(±0.71)	11.5(±5.26)	2.26(±0.37)	0.06(±0.01)	0.47(±0.03)

Table 2: Initial litter chemistry of the three studied tree species. Carbon, nitrogen, cellulose, hemicellulose, lignin, and condensed tannin values are given in percentage of total litter dry mass. Ca, Mg, Mn and Fe are given in mg/g.

	NORTH		SOUTH	
k ~	Estimate	% variable explained	Estimate	% variable explained
Intercept	**0.12 (+/-0.03)**	**26**	**0.24 (+/-0.02)**	**67**
Site	0.02 (+/-0.02)	-	**-0.09 (+/-0.01)**	**15**
Canopy composition Beech Other	 0.05 (+/-0.04) 0.02 (+/-0.04)	-	 **-0.05 (+/-0.02)** 0.02 (+/-0.02)	 **3** -
Treatment	-0.03 (+/-0.04)	-	**-0.05 (+/-0.02)**	**2**
Litter: stress Beech Other	 -0.03 (+/-0.05) -0.06 (+/-0.05)	-	 0.01 (+/-0.03) 0.04 (+/-0.03)	-

Table 3: Effects of site, tree canopy composition, rain exclusion (treatment) on decomposition constant (*k*). Coefficient estimate, with standard deviation (in brackets), and part of variance explained are written above. The northern (Vercors and Ventoux) and southern (Luberon and Ste-Baume) part of the gradient are analyzed separately. Explicative variable with p-value < 0.05 are in bold.

	NORTH		SOUTH	
Remaining carbon mass ~	Estimate	% variable explained	Estimate	% variable explained
Intercept	**0.91 (+/-0.02)**	**84**	**0.87 (+/-0.01)**	**81**
Site	**-0.04 (+/-0.01)**	**0**	**0.1 (+/-0.01)**	**3**
Canopy composition Beech Other	 -0.01 (+/-0.02) 0.01 (+/-0.02)	-	 **0.04 (+/-0.01)** -0.01 (+/-0.01)	 **0** -
Treatment	**0.05 (+/-0.02)**	**0**	**0.03 (+/-0.01)**	**0**
Time (days)	**0.0003 (+/-0)**	**7**	**0.0004 (+/-0)**	**12**
Litter: stress Beech Other	 0.0001 (+/-0.03) -0.02 (+/-0.03)	-	 -0.01 (+/-0.02) -0.01 (+/-0.02)	-

Table 4: Effects of site, tree canopy composition, rain exclusion (treatment), and time of harvest on total remaining carbon. Coefficient estimate, with standard deviation (in brackets), and part of variance explained are written above. The northern (Vercors and Ventoux) and southern (Luberon and Ste-Baume) part of the gradient are analyzed separately. Explicative variable with p-value < 0.05 are in bold.

	NORTH		SOUTH	
Remaining nitrogen mass ~	Estimate	% variable explained	Estimate	% variable explained
Intercept	**0.94 (+/-0.03)**	**74**	**0.91(+/-0.02)**	**84**
Site	**-0.04 (+/-0.02)**	**0**	**-0.05 (+/-0.01)**	**1**
Canopy composition Beech Other	 **0.22 (+/-0.03)** **-0.15 (+/-0.03)**	 **10** **10**	 **0.11 (+/-0.03)** **-0.05 (+/-0.03)**	 **2** **2**
Treatment	0.03 (+/-0.03)	-	-0.0005 (+/-0.03)	-
Time (days)	**-0.0001 (+/-0.00003)**	**1**	**-0.0001 (+/-0)**	**1**
Litter: stress Beech Other	 -0.08 (+/-0.04) -0.02 (+/-0.04)	 - -	 0.01 (+/-0.04) -0.05 (+/-0.04)	 - -

Table 5: Effects of site, tree canopy composition, rain exclusion (treatment), and time of harvest on total remaining nitrogen. Coefficient estimate, with standard deviation (in brackets), and part of variance explained are written above. The northern (Vercors and Ventoux) and southern (Luberon and Ste-Baume) part of the gradient are analyzed separately. Explicative variable with p-value < 0.05 are in bold.

Figures

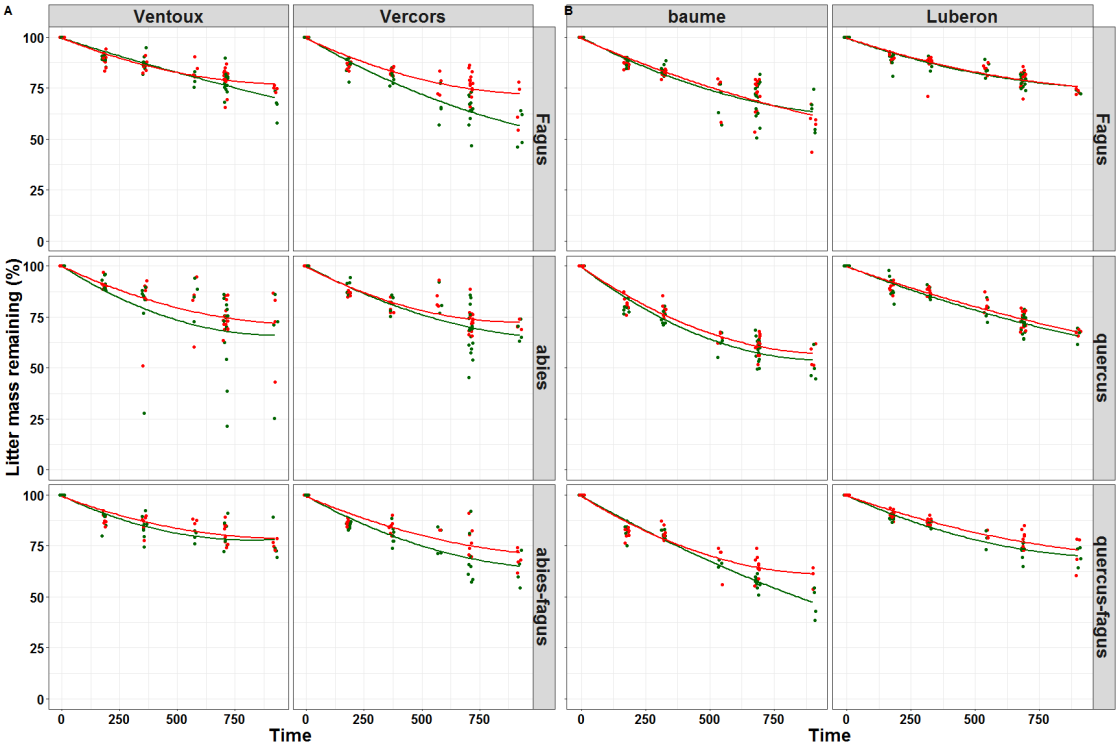


Figure 1: Total litter mass remaining as a function of time for the northern (A) and the southern (B) part of the gradient for each site and each tree species composition. Green symbols and lines denote the control and red symbols and lines the rainfall exclusion treatment. Lines represent the average negative single exponential fit of each site, stand composition and treatment.

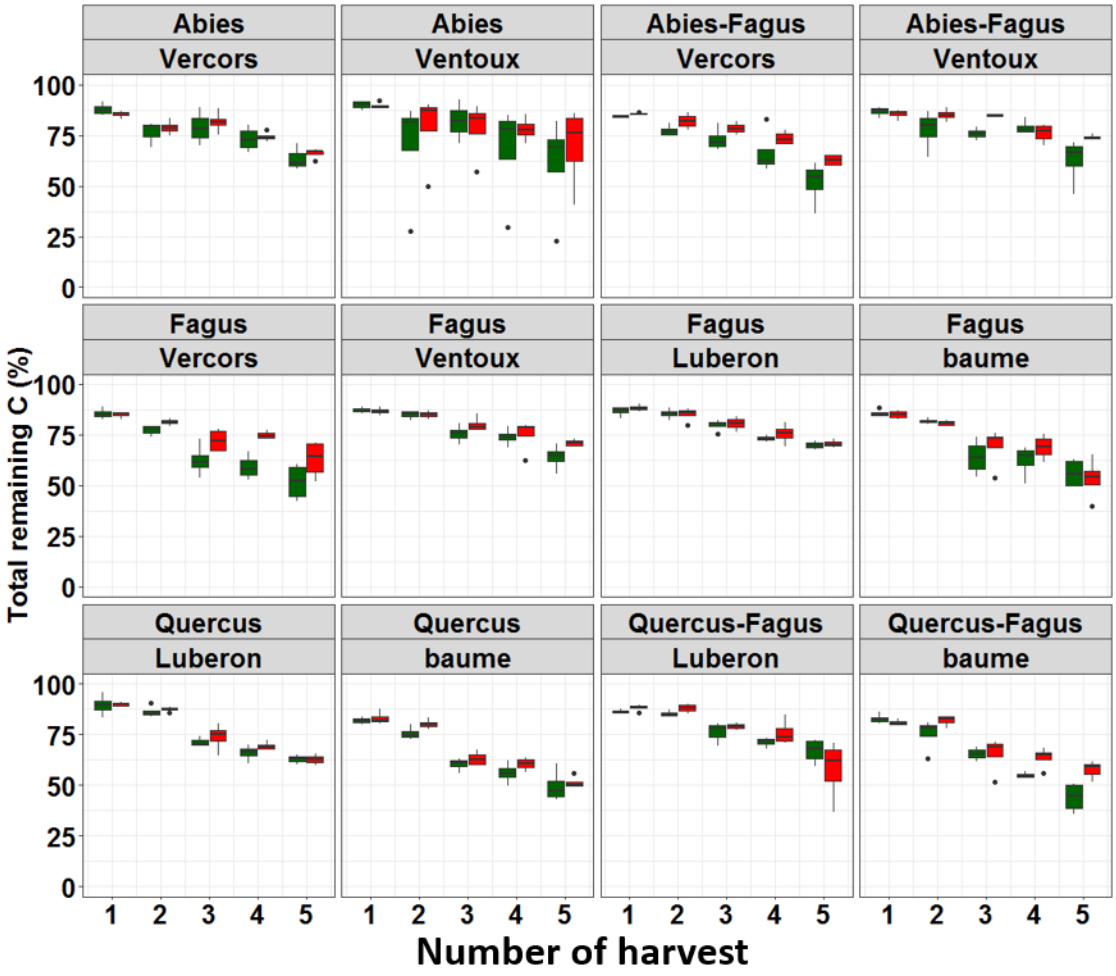


Figure 2: Total C remaining for the five consecutive harvests at the two northern sites (A) and the two southern sites (B). Boxplots in green denote the control and those in red the rain exclusion treatment.

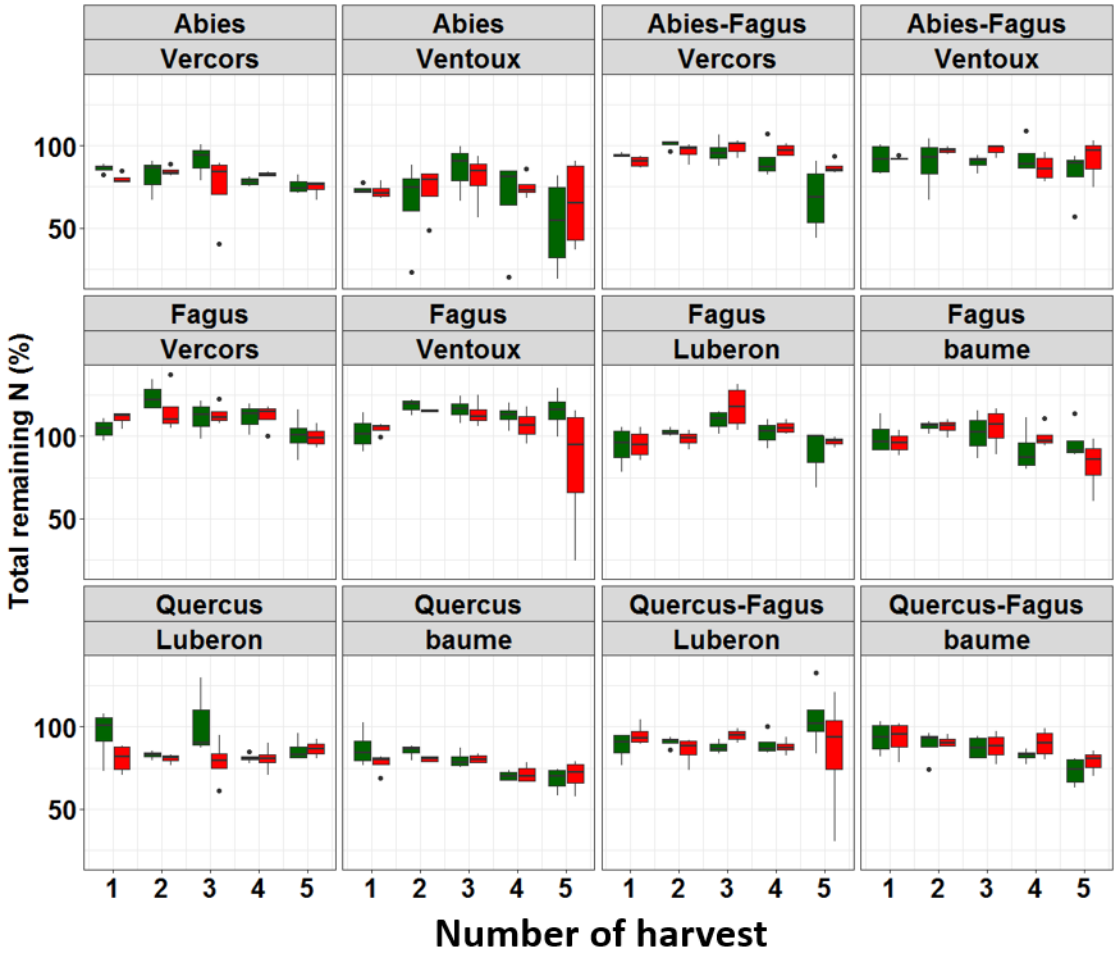


Figure 3: Total N remaining for the five consecutive harvests at the two northern sites (A) and the two southern sites (B). Boxplots in green denote the control and those in red the rain exclusion treatment.

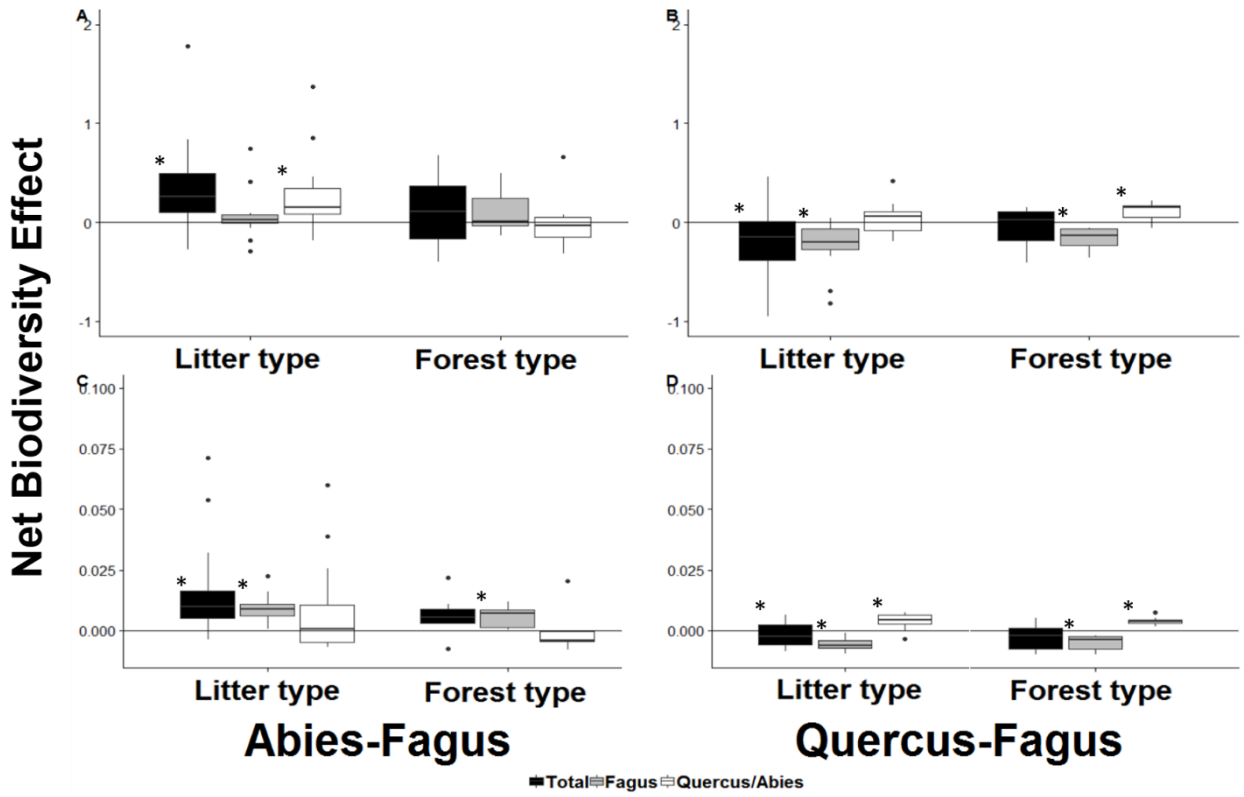


Figure 4: This graphic represents net biodiversity effect (NBE) of forest litter and forest stand on decomposition, thanks remaining carbon (A and B) and nitrogen (C and D) masse monitoring. For each mixed litter/stand, *abies-fagus* and *quercus-fagus*, NBE of total sample (black), of beech part sample (grey) and of other species part, fir or oak, sample (white) is separately plotted. Net diversity effect is presented at two levels, with litter diversity and stand diversity. Each litter type are composed of 16 observations (4 block*2 triplets*2 sites), and each stand type are composed of 8 observations (2 treatments*2 triplets*2 sites). The horizontal line (y=0) figures no net biodiversity effect. Positive value means positive diversity effect and negative value means negative diversity effect on remaining masse. * represents a Student test pvalue to 0 < 0.05

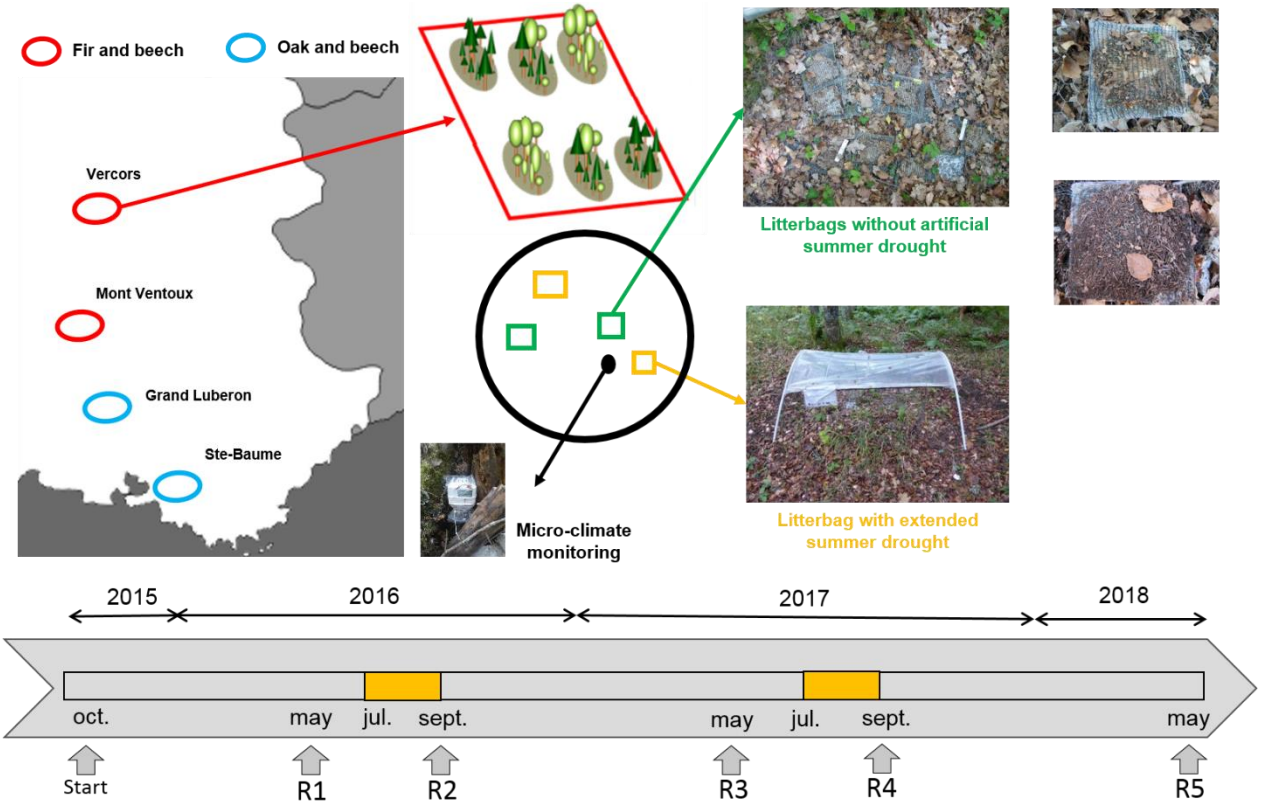
CHAPITRE V

SUPPLEMENTARY MATERIALS

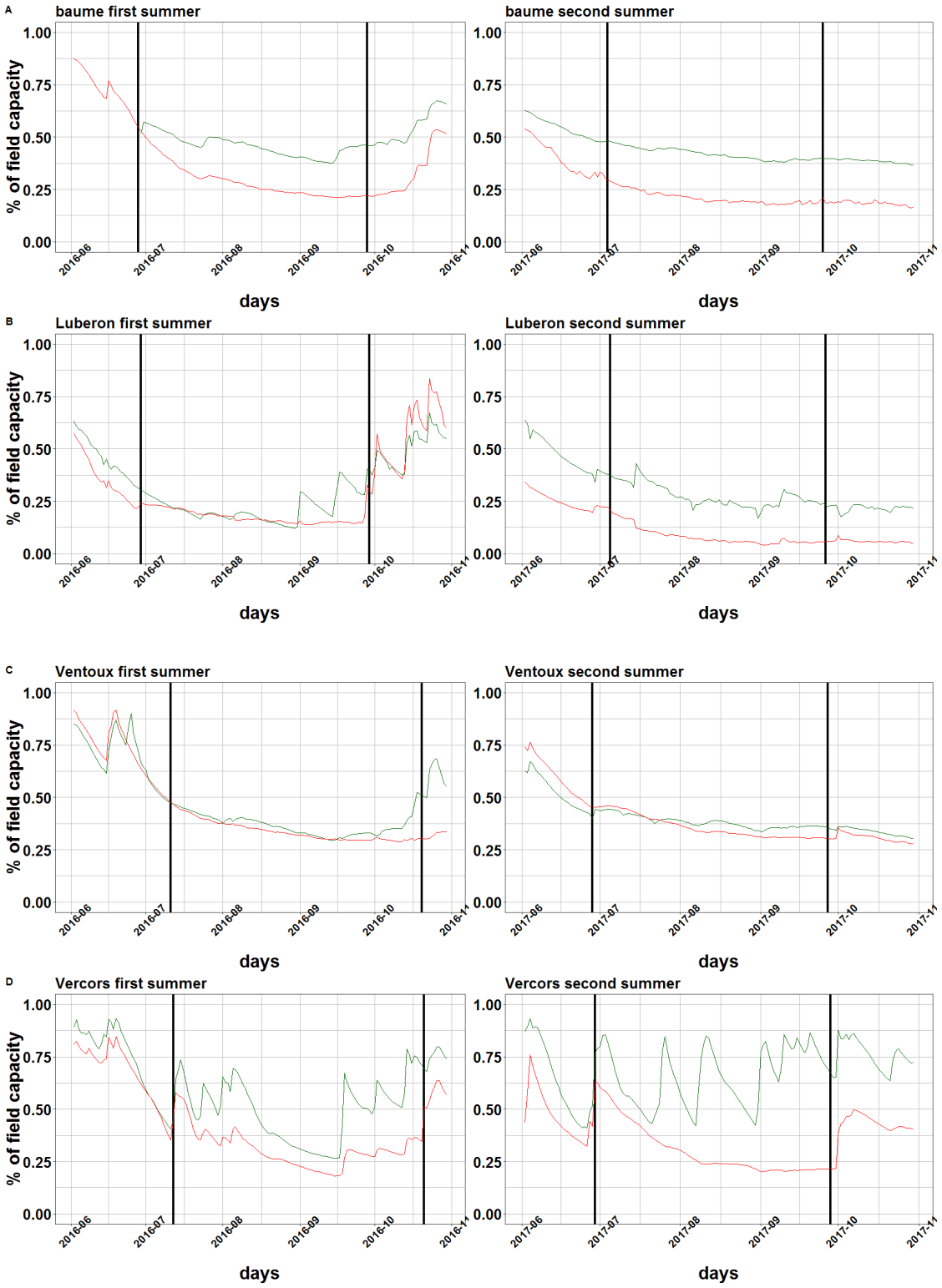
CHAPITRE V

Appendix 1:

Geographical location of the four study sites and experimental design of the decomposition study. Timing of the consecutive harvests along the 30 months decomposition is shown below along with the duration of the rainfall exclusion (orange).



Appendix 2:


A
baume first summer
baume second summer
B
Luberon first summer
Luberon second summer
C
Ventoux first summer
Ventoux second summer
D
Vercors first summer
Vercors second summer
% of field capacity
1.00
0.75
0.50
0.25
0.00
2016-06
2016-07
2016-08
2016-09
2016-10
2016-11
2017-06
2017-07
2017-08
2017-09
2017-10
2017-11
days

Soil humidity during the first (left) and the second summer (right) for the four study sites: Ste Baume (A), Luberon (B), Ventoux (C) and Vercors (D). Mean values of two blocks of the control (green) and the rainfall exclusion (red) treatments per site and year are shown. Verticals black lines represents start and end of exclusion. The data are shown in percentage of the site- and block-specific maximum soil humidity measured during the whole duration of the experiment. We considered these maximum values as close to field capacity in the very well drained soils at all of our study sites.

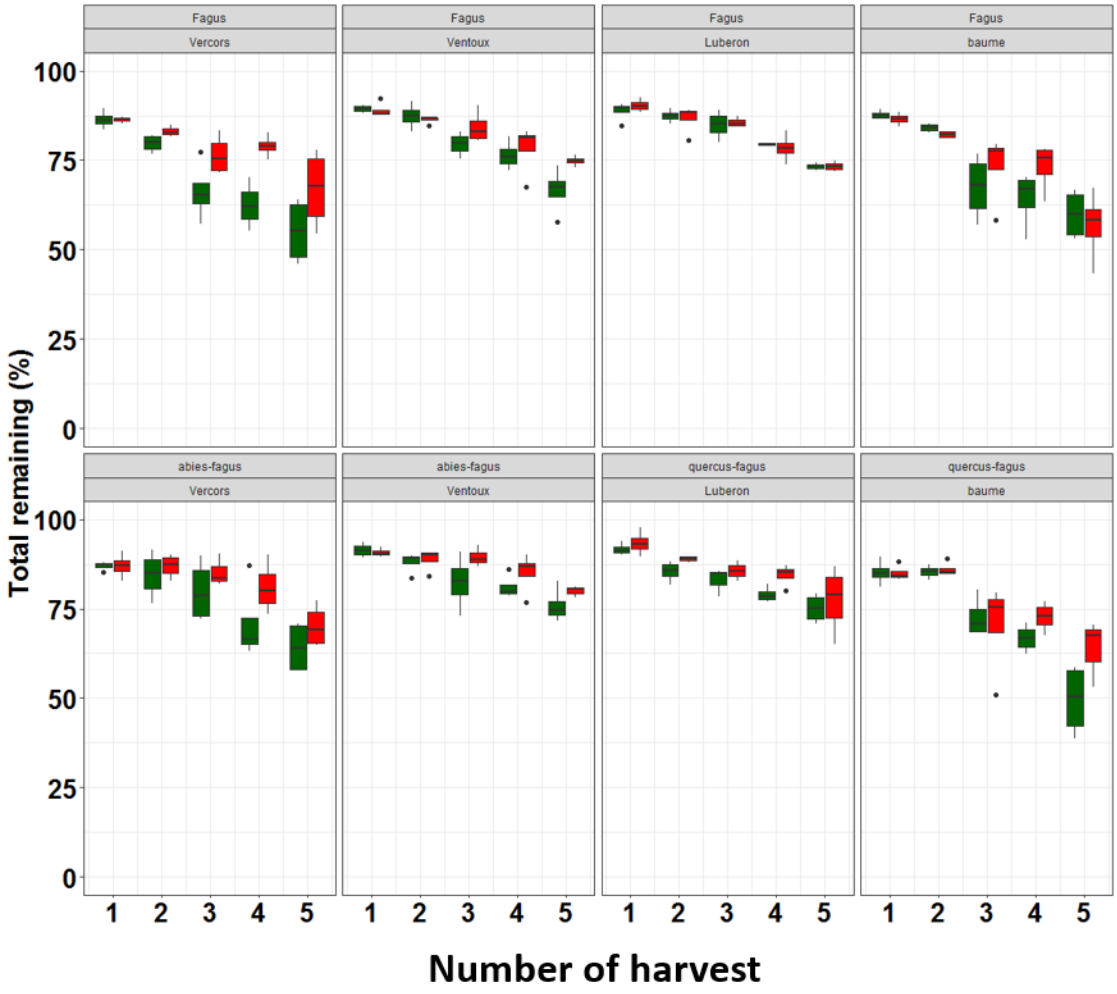
Appendix 3:

		Canopy (litter) composition			
Site	**Exclusion**	**Fagus**	**Abies**	**Quercus**	**Mixed**
Ventoux	**0**	0.14(±0.04)	0.18(±0.21)	-	0.09(±0.05)
Ventoux	**1**	0.09(±0.03)	0.11(±0.09)	-	0.09(±0.03)
Vercors	**0**	0.23(±0.05)	0.12(±0.03)	-	0.17(±0.06)
Vercors	**1**	0.11(±0.06)	0.08(±0.03)	-	0.12(±0.05)
SteBaume	**0**	0.21(±0.06)	-	0.25(±0.06)	0.26(±0.05)
SteBaume	**1**	0.18(±0.07)	-	0.20(±0.04)	0.17(±0.03)
Luberon	**0**	0.09(±0.02)	-	0.17(±0.04)	0.13(±0.02)
Luberon	**1**	0.10(±0.02)		0.15(±0.02)	0.12(±0.03)

Decomposition rate constants (k, yr^{-1}) for each site, treatment (rainfall exclusion “1” or not “0”) and canopy composition separately (mean ± SD).

Appendix 4:

This appendix presents global analyze on beech mass remaining in whole gradient. Global trend are presented by site and stand type in figure below and model results are presented in table after.



Boxplots in green denote the control and those in red the rain exclusion treatment, with mass remaining in monospecific stand on first line and mass remaining in mixed stand in the second line.

Remaining mass ~	Estimate	% variable explained
Intercept	**0.86 (+/-0.01)**	**88**
Site		
Luberon	**0.1(+/-0.01)**	**2**
Ventoux	**0.08(+/-0.01)**	**2**
Vercors	0.02(+/-0.01)	-
Canopy composition		
Fir-beech	**0.04(+/-0.01)**	**2**
Quercus-beech	0.008(+/-0.01)	-
Treatment	**0.03(+/-0.01)**	**2**
Time	**-0.0003(+/-0.00001)**	**7**
Litter: stress		
Fir-beech	0.005(+/-0.02)	-
Quercus-beech	0.002(+/-0.01)	

Effects of site, tree canopy composition, rain exclusion (treatment), and time of harvest on total remaining mass. Coefficient estimate, with standard deviation (in brackets), and part of variance explained are written above. The northern (Vercors and Ventoux) and southern (Luberon and Ste-Baume) part of the gradient are analyzed separately. Explicative variable with p-value < 0.05 are in bold.

Appendix 5:

Computing method

To study resistance and recovery more precisely we chose to take Kaufmann index (Kaufman, 1982). It allows to compare stressed level process (exclusion treatment) with reference level (control) during and after exclusion, which represents respectively resistance and recovery. So recovery *Rc* and resistance *Rt* to summer exclusion are computed as:

$$\frac{(mi,Excl-mf,Excl)/mi,Excl}{(mi,Control-mf,Control)/mi,Control} \quad (1)$$

$m_{x,Excl}$ and $m_{x,Control}$ are respectively remaining mass for exclusion and remaining mass for control. For resistance, m_i is the mass of current year spring, before exclusion, and m_f mass of current year autumn, just after. For recovery, m_i is the mass of current year autumn just after and m_f is the mass of next year spring.

This index can be difficult to interpret (Fig. A). Resistance (*Rt*) value between 0 and 1 means that rainfall exclusion treatment has consequences on decomposition. 1 means a total resistance and 0 means no resistance at all. If *Rt* is greater than 1, it means that decomposition is faster in *rainfall exclusion* treatment than in control condition. For recovery *(Rc*), it is the same scheme.

It can also be inadequate, because the same value can hide several realities. For instance, these two indicators are particularly irrelevant for nitrogen dynamic. This chemical element alternate mobilization (mass gain) and degradation (mass loss) phases. So we will only work on carbon dynamic for this analysis.

After computing *Rt* and *Rc*, we tested if they are significantly different to 1, which represents no stress effect (Table A), and between litter types, using Wilcoxon test (Table B).

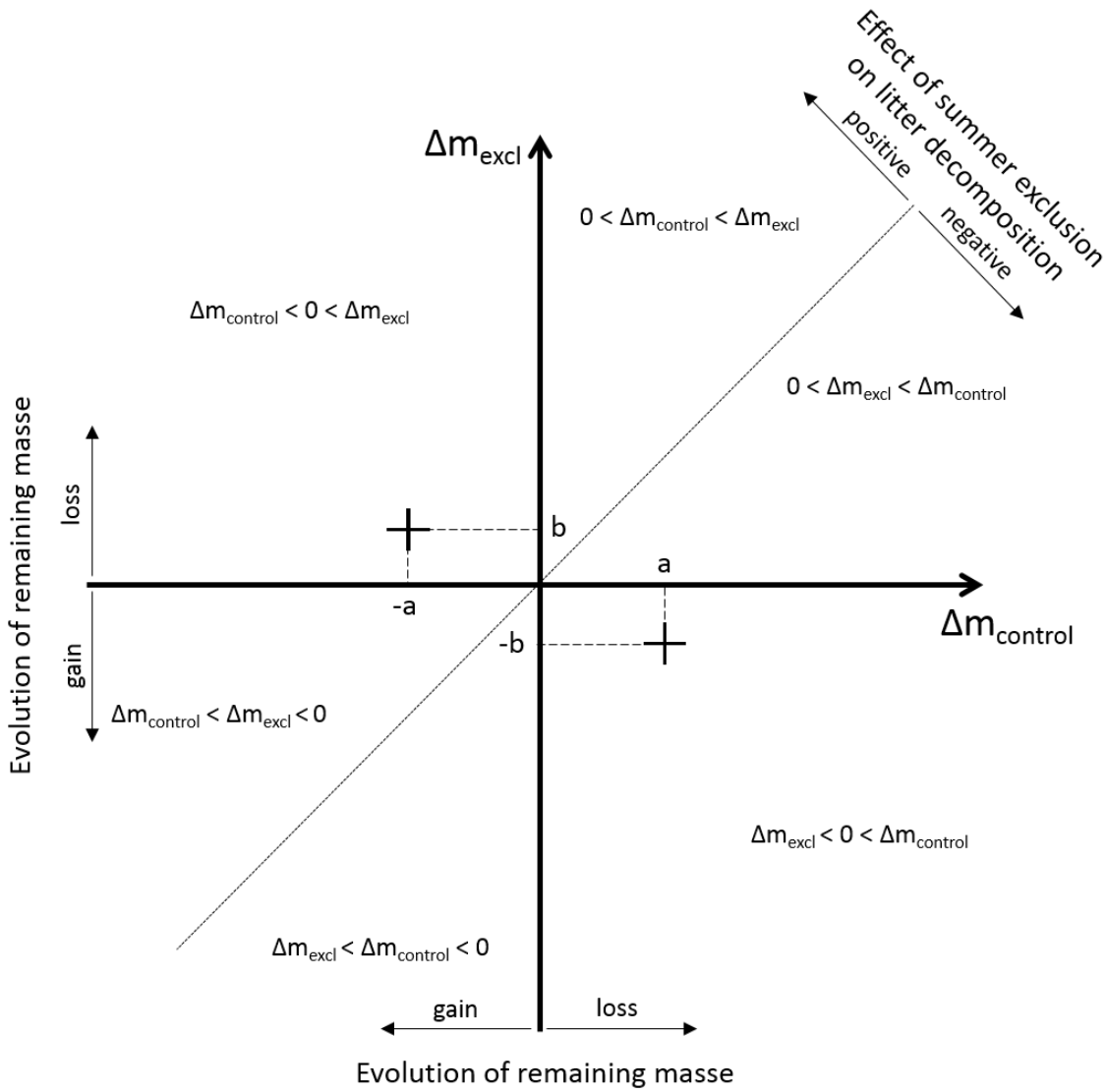


Figure A: In this graphic we explain what means really resistance and recovery. We look at carbon mass loss difference during summer between rainfall exclusion and control conditions (Rt or Rc significantly different to 1 thanks Wilcoxon test, Table A). Rt value between 0 and 1 means that rainfall exclusion treatment has consequences on the decomposition. 1 means a total resistance and 0 means no resistance at all. If Rt is greater than 1, it means that rainfall exclusion treatment decomposition is faster than in control condition. For recovery (Rc) it is the same.

Results

This analysis focuses on resistance (*Rt*) and recovery (*Rc*) after summer water stress intensification. So we look at carbon mass loss difference during summer between *rainfall*

exclusion treatment and control treatment (*Rt* or *Rc* significantly different to 1 thanks Wilcoxon test, Table A and Fig. A).

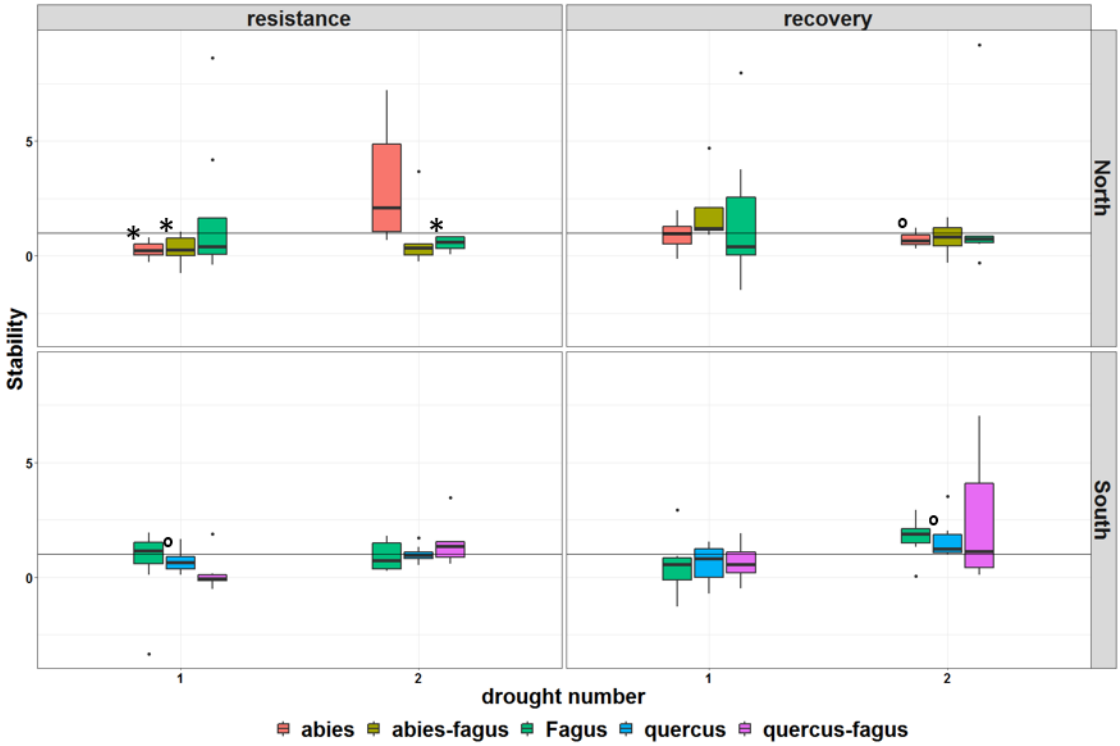


Figure B: This graphic represents resistance (at left) and recovery (at right) in function number of summer exclusion. Each litter composition is plotted separately : beech-fir stand on the first line and beech-oak on second line. The horizontal line (at 1) represents limit which control and rainfall exclusion have the same. Significant difference to 1 with Wilcoxon test are noticed with (°) for p-value<0,1 and with (*) for p-value<0,05.

We can notice that exclusion has a significant negative effect on carbon loss of fir, beech and beech-oak litter (pvalue <0.1), during the first summer. During following winters no significant effect is remarkable on carbon mass loss recovery. During the second summer, only beech litter carbon mass loss was negatively affected by rainfall exclusion (pvalue <0.05). During the second winter, there is a significant difference in carbon mass loss for fir, oak and beech litter in the south. First of all we notice that treatment can have an effect on resistance of decomposition process, especially on mixed beech-fir stand (beech-fir and fir first year and beech second year). This effect is then no longer present on recovery during the first year. Rainfall exclusion does not have a prolonged effect over time at experiment beginning, it changes during experimental second year. The repeated rainfall exclusion treatment induces, in half cases, a significant recovery difference compared to control treatment. This suggests that increasing extreme drought events frequency,

predicted by future climate scenarios, and could be a problem in decomposition process functioning. To consolidate this hypothesis a longer experiment is necessary.

		North			South		
		Fir	Fir-Beech	Beech	Oak	Oak-Beech	Beech
Resistance	Year 1	**0.03**	**0.02**	0.74	0.15	**0.09**	0.81
	Year 2	0.16	0.63	**0.01**	0.95	0.31	0.95
Recovery	Year 1	0.84	0.25	1	0.38	0.56	0.31
	Year 2	**0.09**	0.47	0.3	**0.09**	0.69	**0.08**

Table A: This table summarizes Wilcoxon test between, in one side resistance and recovery of each litter type for both year (y1 and y2), and in another side 1, meaning that there is no effect of rainfall exclusion on carbon mass loss during summer (resistance) or the winter after (recovery). Significant difference to 1 with Wilcoxon test are noticed in bold for p-value<0,1.

In Table B, we group comparison of reactions to an identical stress in different litters. Only carbon loss mass resistance is significantly different between litter composition: between carbon mass loss in monospecific oak litter and oak-beech litter during the first summer, and between fir and beech-fir carbon mass loss and between oak and beech carbon mass loss in the South (pvalue <0.1).

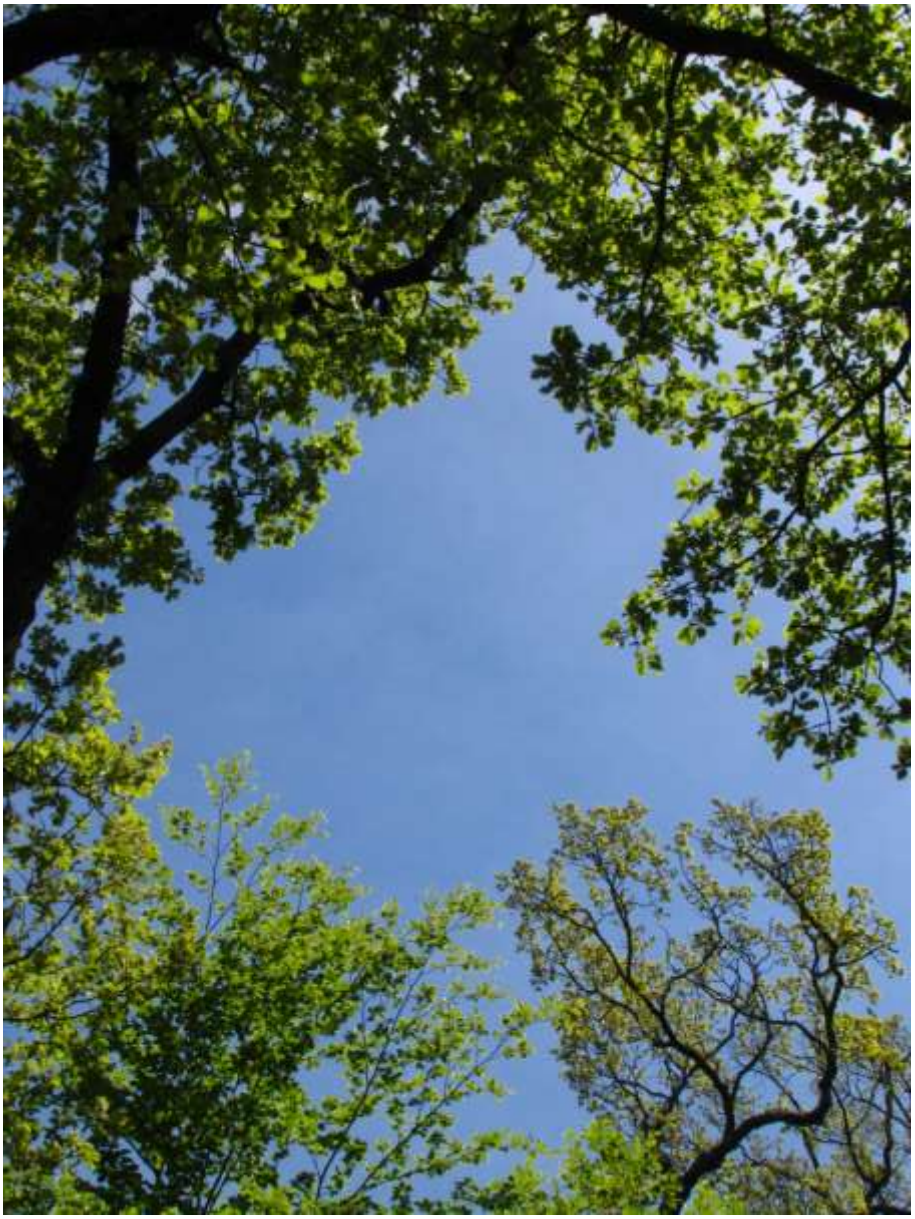
		North			South		
		A-AF	F-AF	A-F	Q-QF	F-QF	Q-F
Resistance	Year 1	1	0.51	0.34	**0.06**	0.23	0.41
	Year 2	**0.05**	0.52	0.57	0.49	0.34	**0.01**
Recovery	Year 1	0.48	0.53	0.85	1	0.94	0.84
	Year 2	0.95	1	0.41	0.73	0.54	0.95

Table B: This table summarizes Wilcoxon test between the different stands resistance and recovery (for the first year and the second year separately), mixed oak-beech stand on one side and mixed fir-beech stand on another stand. Significant difference to 1 with Wilcoxon test are noticed in bold for p-value<0,1.

According our analysis, it is difficult to know if composition has a significant effect on accentuating summer drought impact.

CHAPITRE V

DISCUSSION ET PERSPECTIVES



DISCUSSION ET PERSPECTIVES

1 Résumé des résultats 317
2 De la compréhension de la relation diversité-stabilité à l'implication à la gestion 320
2.1 Apport à la compréhension de l'effet de la diversité sur la stabilité 320
2.1.1 Importance de la composition 320
2.1.2 Un effet du climat difficilement quantifiable 324
2.2 Apport à la gestion forestière 327
3 L'importance d'une étude comparative sur la stabilité 328
3.1 L'intérêt de travailler avec plusieurs grandeurs 328
3.2 L'étude conjointe de deux échelles sur le lien diversité-stabilité 328
3.2.1 De l'échelle peuplement à l'échelle individuelle pour la productivité 328
3.2.2 De la diversité arborée à la diversité au sein de la litière pour la décomposition 329
3.3 L'importance de mettre en perspective plusieurs processus 330
3.4 L'intérêt d'utiliser plusieurs approches 331
4 Perspectives 333
4.1 Déterminer les mécanismes sous-jacents aux patrons observés 333
4.1.1 L'importance de la physiologie végétale dans la compréhension de la relation diversité-stabilité 333
4.1.2 L'étude des communautés de décomposeurs est incontournable 333
4.2 Etendre le dispositif de terrain 334
4.2.1 Elargir le gradient climatique 334
4.2.2 Travailler sur d'autres espèces 335
4.3 Ajouter une dimension économique 336
REFERENCES 337

1 Résumé des résultats

Les objectifs de cette thèse se déclinaient selon trois axes majeurs :

1. Tester et quantifier l'effet stabilisant de la diversité arborée sur la productivité forestière
2. Identifier l'importance de l'effet de la composition en espèces de la litière ou du peuplement sur la décomposition.
3. Estimer l'effet du climat sur les processus des écosystèmes forestiers et sur l'effet de la diversité sur ces processus.

Ces trois points ont été étudiés à différentes échelles de travail et *via* différentes approches :

- A l'échelle du peuplement forestier, grâce à des données d'observation de terrain sur la stabilité temporelle de la productivité, selon des gradients environnementaux (Chapitre I) et, grâce une approche basée sur des simulations intégrant les scénarios climatiques futurs (Chapitre III).
- A l'échelle du peuplement forestier, grâce à des données d'observation de terrain sur la résistance et la récupération de la productivité après un épisode de sécheresse, selon des gradients environnementaux (Chapitre II).
- A l'échelle individuelle, grâce aux observations de terrain sur la stabilité temporelle, la résistance et la récupération de la productivité des arbres (Chapitre IV).
- Grâce à une étude expérimentale *in situ* sur le processus de décomposition (Chapitre V).

Le tableau suivant reprend de manière synthétique les principaux résultats du travail de thèse relativement aux objectifs initiaux et propose une liste de perspectives et différentes voies d'approfondissement possibles. Les résultats des différents chapitres sont confrontés entre eux et les perspectives sont discutées plus en détail dans le reste de la discussion.

Question initiale	Résultats marquants	Perspectives
Effet de la diversité arborée sur la productivité forestière	Effet de la diversité à deux espèces sur la stabilité temporelle de la productivité non significatif à l'échelle peuplement (Chapitre I), comme individuelle (Chapitre IV)	- Augmenter le nombre d'espèces étudiées, tout en gardant la structure en « triplet », pour étudier des espèces avec d'autres physiologies. - Ajouter une dimension plus physiologique pour répondre aux questionnements concernant les mécanismes impliqués dans l'effet du mélange, en mettant en place de nouveaux suivis.
	Effet de la composition en essence sur la stabilité temporelle (Chapitre 1), dépendant du mélange considéré.	
	Effet de la composition en essence sur la résistance et le recouvrement aux échelles peuplement (Chapitre II) et individuelle (Chapitre IV), dépendant des espèces considérées.	
	Effet positif de la diversité sur la production de biomasse exploitable en contexte de changement climatique (Chapitre III), sauf dans le cas de site stressant, comme le Ventoux. Et pas d'effet de la diversité à deux ou trois espèces sur la stabilité temporelle de la productivité du peuplement (Chapitre III).	
	La majorité des peuplements monospécifiques ne semblent plus viables en contexte de changement climatique (avec ou sans gestion), au contraire aux peuplements mélangés (Chapitre III).	
Effet de la diversité arborée et de litière sur la décomposition	La composition de la litière a un effet positif sur sa décomposition en mélange chêne-hêtre, mais négatif en mélange sapin-hêtre (Chapitre V).	- Etude plus précise des communautés de décomposeurs impliqués pour obtenir des éléments. supplémentaires de réponses sur les mécanismes impliqués
	Différence entre effet de la diversité de la litière et effet de la diversité peuplement sur la décomposition de la litière (Chapitre V).	

Effet du climat local sur les processus des écosystèmes forestiers	Effet du climat sur l'effet du mélange sur la stabilité, à partir les données de terrain, est difficile à observer (Chapitre I et Chapitre II).	- Etendre le gradient climatique permettrait d'accentuer l'effet du climat sur la productivité et de mieux prendre en compte son effet sur la relation diversité-stabilité.
	Vulnérabilité très importante des peuplements monospécifiques d'épicéa (sauf dans les Bauges et du sapin et du hêtre dans le Ventoux (Chapitre III), d'après les simulations en contexte de changement climatique.	
	D'après les simulations considérant l'impact du changement climatique, l'effet du stress hydrique est significatif autant sur la production de bois que sur l'effet du mélange sur la production de bois, quel que soit le peuplement forestier (Chapitre III).	
	Au niveau individuel (Chapitre IV), effet du climat significatif sur l'effet du mélange sur la résistance et le recouvrement. Effet du mélange a tendance à s'accentuer avec une augmentation du stress.	
	Effet faiblement négatif de la sécheresse estivale accru sur la dynamique de décomposition de la litière forestière (Chapitre V).	

Table 1 : Synthèse des résultats obtenus lors de ce travail de thèse.

2 De la compréhension de la relation diversité-stabilité à l'implication à la gestion

2.1 Apport à la compréhension de l'effet de la diversité sur la stabilité

2.1.1 Importance de la composition

Ce travail a permis d'étudier l'effet du mélange sur plusieurs processus et à plusieurs échelles, et de s'intéresser à certains mécanismes explicatifs.

Nous avons pu mettre en évidence que l'effet de l'identité des espèces composant le mélange est aussi important dans les écosystèmes forestiers que l'effet du mélange sur la stabilité temporelle de la productivité (Chapitre I), comme déjà mis en avant par d'autres études (del Río et al., 2017; Fichtner et al., 2017; Jucker, Bouriaud, Avacaritei, & Coomes, 2014; Pretzsch, Schütze, & Uhl, 2013). Dans le cas de la stabilité temporelle, les hypothèses les plus souvent émises pour expliquer l'effet de la diversité sont l'asynchronie temporelle de réponse des espèces aux variations climatiques et l'«*overyielding* ». L'asynchronie (del Río et al., 2017; Jucker et al., 2014) pourrait induire un effet tampon par décalage temporel (baisse de productivité d'une espèce compensée par gain de productivité d'une autre espèce). L'«*overyielding* » est basé sur le principe de complémentarité de niche, qui entrainerait une meilleure utilisation des ressources et donc un surplus de productivité par rapport aux monocultures. Pour ces deux mécanismes l'effet du mélange pourrait tout aussi bien être positif comme négatif en fonction des espèces considérées. Plus les deux espèces occupent des niches écologiques différentes et plus l'effet positif peut être marqué, à contrario si les deux espèces sont très similaires alors la probabilité de chance que l'effet mélange soit négatif est plus forte. Notre étude (Chapitre I) a permis de mettre en évidence un effet de l'asynchronie, mais pas de l'overyielding.

En ce qui concerne la résistance et le recouvrement, l'effet du mélange semble clairement dépendre de l'identité des espèces présentes, du moins pour les deux mélanges testés au cours de ce travail. Notre travail a permis de montrer un effet de la compétition interspécifique sur la réponse du sapin au stress hydrique. Les chapitres II et IV, qui mettent en avant un effet du mélange dépendant des espèces considérées, basent leur explication sur les différences physiologiques entre espèces, opposant sempervirents et caducifoliés ou isohydrique et anisohydrique. Ces dernières entraineraient en effet une différence d'intensité et/ou de temps de réaction des espèces à un évènement stressant ponctuel comme une sécheresse. Cette constatation est encore plus visible dans les travaux sur le niveau individuel

et le voisinage direct des arbres, dans le chapitre IV. Ce résultat est cohérent avec les résultats d'autres études sur d'autres mélanges, comme les mélanges hêtre-chêne-épicéa en Allemagne (Pretzsch et al., 2013), également liés à des différences de réactions à la sécheresse. A l'échelle peuplement comme à l'échelle individuelle, notre travail a pu mettre en évidence que pour le mélange sapin-hêtre il y avait un effet de l'interaction interspécifique entre le hêtre et le sapin, qui affecterait fortement la croissance du sapin. Cet effet du hêtre pourrait être dû à une modification de la compétition au niveau racinaire au sein du peuplement ou au niveau du voisinage de chaque individu. En revanche cet effet est différent aux deux échelles : effet positif au niveau peuplement et effet négatif sur les individus. Nos résultats n'ont pas permis d'identifier les mécanismes explicatifs de ces tendances contradictoires. Peut-être faudrait-il pour aller plus loin étudier plus précisément le voisinage des individus et la structure verticale des peuplements.

Pour les deux types de grandeurs de stabilité on peut attribuer les tendances observées majoritairement à des différences physiologiques entre espèces. Cela implique donc que l'importance des effets du mélange dépendrait énormément de l'identité des espèces qui le compose (Nadrowski, Wirth, & Scherer-Lorenzen, 2010) et de leurs caractéristiques physiologiques. Mais notre travail a également montré que cette différence impliquait des modifications dans les interactions interindividuelles, représentées par l'effet net de diversité, comme montré dans les Chapitres I, pour la stabilité temporelle, et IV, pour la résistance du sapin. L'hypothèse de complémentarité de niche, *via* entre autres la diminution de la compétition au niveau racinaire, pourrait nous permettre d'expliquer cette dernière observation.

Cette thèse s'est focalisée sur les mécanismes liés aux différences physiologiques et aux effets de complémentarité associés à l'acquisition en eau. Mais d'autres processus pourraient aussi être impliqués, comme les mécanismes liés à la différence d'acquisition de la ressource lumineuse entre espèces (traits physiques et chimiques des feuilles ou hauteur des arbres). Pourtant ces mécanismes, liés au processus de photosynthèse, sont tout autant liés à celui de la création de biomasse ligneuse que ceux associés à l'acquisition d'eau. Par exemple, Fichtner et al. (2017) mettent bien en avant la différence d'effet du mélange dû à des différences entre stratégie acquisitive et conservatrice. Pour les espèces acquisitives (stratégie basée sur l'acquisition des ressources), comme les feuillus (chêne pubescent et hêtre par exemple), la diversité a un effet modulé par le niveau de compétition au voisinage : de positif en compétition faible à négatif en compétition forte. Pour les espèces conservatrices (stratégie basée sur la conservation des ressources acquises), comme certains résineux (par exemple le sapin), cette

tendance est inversée : de négatif en compétition faible à positif en compétition forte. Les différences physiologiques, selon la dichotomie acquisitive-conservative, sont toujours plus importantes pour le mélange hêtre-sapin que pour le mélange hêtre-chêne. Les mécanismes liés aux différences physiologiques dans l'acquisition de la ressource lumineuse pourraient également être cohérentes avec nos résultats.

Lorsque les différences inter-spécifiques sont mises en avant pour expliquer l'effet positif du mélange sur le fonctionnement des écosystèmes, deux mécanismes sont généralement évoqués : la partition de niche et la facilitation. Dans ce travail, les résultats sont expliqués essentiellement grâce à la modulation de compétition à l'échelle du peuplement comme dans le voisinage de chaque individu, et non *via* des mécanismes de facilitation ou d'inhibition. Il y a facilitation entre deux espèces en écologie quand la présence d'une espèce profite activement à une autre espèce, sans causer de dommage à la première. La facilitation est pourtant un mécanisme fréquemment évoqué (Bruno, 2000; Callaway & Walker, 1997), mais il est rarement mis en évidence pour les espèces d'arbres.

L'importance de l'identité des espèces présentes dans la litière a également été mise en évidence dans le chapitre V. Par exemple le hêtre, commune à l'ensemble du gradient, présente une décomposition significativement plus lente en mélange avec le sapin, l'effet mélange est donc négatif dans ce cas, alors qu'il n'y a pas de différences significatives pour le mélange avec le chêne. Comme pour l'étude de la relation diversité-stabilité de la productivité, nous avons également mis en évidence un effet non-additif significatif et fluctuant en fonction de l'identité des espèces du mélange (positif pour le mélange hêtre-chêne et négatif pour le mélange hêtre-sapin). Ces tendances pourraient être expliquées par des relations antagonistes (Kominoski et al., 2007) ou synergiques (Barantal, Schimann, Fromin, & Hattenschwiler, 2014) des différentes litières présentes dans le mélange, dépendant donc énormément des caractéristiques physiques et chimiques de chaque espèces.

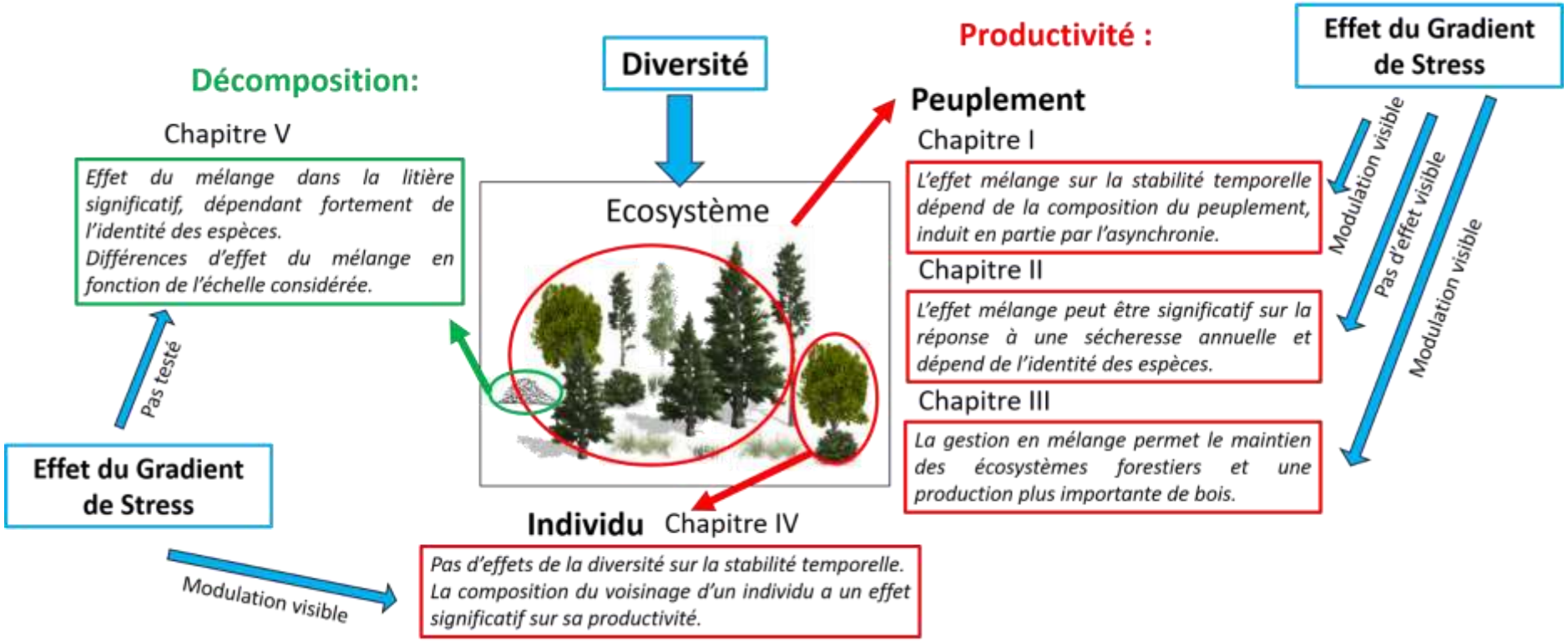


Figure 6: *Schéma récapitulatif des réponses apportées par ce travail de thèse, réparties par chapitre. En rouge sont présentés les chapitres liés à la productivité, à l'échelle peuplement (chapitre I, II et III) ou individuelle (chapitre IV). En vert est représenté le chapitre traitant de la décomposition (Chapitre V). Enfin en bleu sont présentés les deux effets testés sur les processus étudié : l'effet de diversité et l'effet du climat local (ou gradient de stress).*

2.1.2 Un effet du climat difficilement quantifiable

Dans ce travail de thèse, un des objectifs était également de tester l'effet du climat sur l'effet du mélange, en investissant ainsi l'hypothèse de gradient de stress, développé par Bertness & Callaway (1994). Cette hypothèse suppose initialement un effet de l'augmentation du stress sur la nature des interactions interspécifiques : les interactions compétitives seraient remplacées par de la facilitation lorsque les conditions deviennent plus stressantes. L'effet positif du mélange est donc plus fort en conditions stressantes. Cette tendance simple est maintenant nuancée par de nouvelles études, (Maestre, Callaway, Valladares, & Lortie, 2009), qui démontrent qu'en conditions vraiment très stressante la facilitation entre espèces ne se maintien pas, faisant place à une forte compétition. Or notre travail ne peut pas entièrement confirmer ou infirmer ces tendances, à cause du nombre limité d'observations certaines de nos analyses n'ont pas été possible dans le cadre de cette thèse(chapitre II). Cependant d'autres ont montré des résultats mitigés en accord avec la première hypothèse théorisée (chapitre I) ou avec la version plus récente (III et IV en annexes) de l'hypothèse de gradient de stress. Des analyses supplémentaires seraient nécessaires pour répondre de manière complète à cette question.

Dans le chapitre V, l'effet site est ressorti systématiquement comme un facteur explicatif de la décomposition. L'effet site regroupe à la fois un effet du climat local, qui nous intéresse lorsqu'il est question de l'hypothèse de gradient de stress, mais également un effet dû à la topographie, la pédologie ou l'exposition (même si ce sont des conditions qui ont été contrôlées autant que faire se peut à la mise en place du dispositif expérimental). Il est donc impossible de conclure de façon certaine sur l'effet du climat local sur la décomposition de la litière dans l'état actuel des analyses. Il faudrait davantage d'analyses pour déterminer la part explicative de chaque type de facteurs. Dans le reste de notre travail le climat a été considéré *via* la température, les précipitations et/ou le SPEI.

Vu la dimension du gradient et surtout le nombre limité d'observations, il est difficile de conclure sur l'effet du climat local et l'hypothèse de gradient de stress. Les tendances observées pourraient n'être que le reflet d'un gradient limité (surtout pour le mélange hêtre-sapin) ou à un faible nombre d'observations. Ce problème de manque d'observations se retrouve de manière plus marquée dans l'analyse sur la résistance et le recouvrement de la productivité après un évènement stressant à l'échelle placette.

Site	Altitude	Gobj	Gestion	Composition initial	Coupe (m²/ha)	Production moyenne (m²/ha/an)	Stabilité temporelle	Surface terrière finale
Vercors Lente	bas	80 %	S	0-0.5-0.5-0	4.00	0.39	8	16
Vercors Lente	bas	80 %	S	0-0-0.5-0.5	3.75	0.51	11	16
Vercors Lente	bas	20	1to3	0-1-0-0	3.5	0.56	10	23
Vercors Lente	bas	20	S	0.4-0.4-0-0.2	3.50	0.61	5	23
Vercors Lente	bas	80 %	S	0-0.4-0.2-0.4	3.50	0.54	11	18
Vercors Lente	bas	20	S	0-0.2-0.4-0.4	3.25	0.52	14	23
Vercors Lente	bas	20	S	0.5-0.5-0-0	3.25	0.62	4	22
Vercors Lente	bas	80 %	S	0-0.4-0.4-0.2	3.25	0.50	10	17
Vercors Lente	bas	80 %	S	0-0.5-0-0.5	3.25	0.52	11	17
Vercors Lente	bas	80 %	S	0.4-0-0.4-0.2	3.25	0.51	8	15
Vercors Lente	haut	20	S	0.5-0.5-0-0	4.50	0.59	4	23
Vercors Lente	haut	80 %	S	0-0.4-0.2-0.4	4.00	0.56	11	18
Vercors Lente	haut	20	S	0-0.2-0.4-0.4	3.75	0.53	13	23
Vercors Lente	haut	20	S	0.4-0.4-0-0.2	3.75	0.59	5	23
Vercors Lente	haut	80 %	1to3	0-1-0-0	3.58	0.52	6	17
Vercors Lente	haut	20	S	0.2-0.4-0.4-0	3.50	0.56	6	23
Vercors Lente	haut	20	S	0.2-0.8-0-0	3.50	0.49	4	23
Vercors Lente	haut	20	S	0.4-0.2-0.4-0	3.50	0.52	6	23
Vercors Lente	haut	20	S	0.4-0.4-0.2-0	3.50	0.56	6	23
Vercors Lente	haut	80 %	1to3	0-0-1-0	3.33	0.55	6	18

Site	Altitude	Gobj	Gestion	Composition initial	Coupe (m²/ha)	Production moyenne (m²/ha/an)	Stabilité temporelle	Surface terrière finale (m²/ha)
Bauges	bas	80 %	S	0.4-0.4-0-0.2	4.50	0.54	12	18
Bauges	bas	80 %	S	0.5-0.5-0-0	4.50	0.50	12	19
Bauges	bas	20	S	0.2-0.4-0.4-0	4.25	0.56	14	23
Bauges	bas	80 %	S	0-0.4-0.2-0.4	4.25	0.58	12	19
Bauges	bas	80 %	S	0.2-0.8-0-0	4.25	0.48	10	19
Bauges	bas	80 %	S	0.4-0.4-0.2-0	4.25	0.56	13	22
Bauges	bas	80 %	1to3	0-0-1-0	4.17	0.56	12	20
Bauges	bas	80 %	1to3	1-0-0-0	4.08	0.54	13	20
Bauges	bas	20	1to3	0-0-1-0	4.00	0.56	16	23
Bauges	bas	20	S	0.2-0.8-0-0	4.00	0.53	13	23
Bauges	haut	20	S	0.2-0.4-0.4-0	5.00	0.60	16	23
Bauges	haut	20	S	0.4-0.4-0.2-0	5.00	0.59	16	24
Bauges	haut	80 %	S	0.2-0.4-0.4-0	5.00	0.59	14	22
Bauges	haut	80 %	S	0.4-0.4-0-0.2	4.75	0.58	13	20
Bauges	haut	80 %	S	0.4-0.4-0.2-0	4.75	0.60	15	23
Bauges	haut	80 %	S	0.5-0-0.5-0	4.75	0.54	14	20
Bauges	haut	80 %	S	0-0.4-0.2-0.4	4.50	0.60	12	20
Bauges	haut	80 %	S	0-0.4-0.4-0.2	4.50	0.56	13	20
Bauges	haut	80 %	S	0.2-0.4-0-0.4	4.50	0.59	12	19
Bauges	haut	80 %	1to2	1-0-0-0	4.42	0.54	13	19

Site	Altitude	Gobj	Gestion	Composition initial	Coupe (m²/ha)	Production moyenne (m²/ha/an)	Stabilité temporelle	Surface terrière finale (m²/ha)
Ventoux	bas	80	1to1	0-0-0-1	2.75	0.45	5	12
Ventoux	bas	80	S	0.2-0-0-0.8	2.7	0.49	5	13
Ventoux	bas	80	1to2	0-0-0-1	2.42	0.47	5	12
Ventoux	bas	80	S	0-0-0-1	2.25	0.47	5	12
Ventoux	bas	80	S	0-0-0.2-0.8	2.25	0.46	5	13
Ventoux	bas	80	S	0-0.2-0-0.8	2.25	0.47	5	12
Ventoux	bas	80	S	0.4-0-0.2-0.4	2.25	0.46	5	12
Ventoux	bas	80	S	0.5-0-0-0.5	2.25	0.47	5	12
Ventoux	bas	80	S	0.8-0-0-0.2	2.25	0.49	5	13
Ventoux	bas	80	S	0-0.5-0-0.5	2.00	0.44	5	12
Ventoux	haut	80	S	0.5-0-0-0.5	3.00	0.48	5	13
Ventoux	haut	80	S	0-0-0-1	2.75	0.50	5	14
Ventoux	haut	80	1to1	0-0-0-1	2.50	0.47	5	12
Ventoux	haut	80	S	0-0.2-0-0.8	2.50	0.46	5	13
Ventoux	haut	80	S	0.8-0-0-0.2	2.50	0.46	5	12
Ventoux	haut	80	S	0-0.5-0-0.5	2.25	0.47	5	13
Ventoux	haut	80	S	0.2-0-0-0.8	2.25	0.48	5	12
Ventoux	haut	80	S	0.4-0-0.2-0.4	2.25	0.48	5	12
Ventoux	haut	80	S	0.4-0.2-0-0.4	2.25	0.46	5	12
Ventoux	haut	80	1to2	0-0-0-1	2.17	0.45	5	12

Table 2 : *Les dix gestions permettant d'exploiter le plus de bois à long-terme (entre 2100 et 2150), d'après les simulations faites avec ForCEEPS avec le climat du scénario climatique RCP 8.5. Les classements sont fait par site (Bauges, Vercors Lente et Ventoux) et par altitude. Les colonnes « Gobj », « Gestion » et « Composition initiale » caractérisent respectivement la gestion, avec la surface terrière et la composition objective à chaque intervention, et le peuplement initiale avec la composition (sachant que la surface terrière initiale est toujours 25 m²/ha). Les colonnes « Coupe », « Production moyenne », « Stabilité temporelle » et « Surface terrière » représentent les caractéristiques qui nous permettent de comparer les alternatives entre elles et de déterminer la pertinence de la gestion proposée (quantité de bois exploité à chaque intervention sylvicole, moyenne et stabilité temporelle de la production sur 50 ans et la surface terrière finale). Tous les peuplements menant à une surface terrière inférieure à 12 m²/ha n'ont pas été retenu. La colonne « Coupe » est la colonne qui nous a permis de classer les gestions. Pour plus d'informations se référer au chapitre 3.*

2.2 Apport à la gestion forestière

La gestion sylvicole ne peut plus ignorer les effets du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers. En effet la gestion peut permettre d'atténuer le stress subi autant que de l'accentuer. Nos résultats peuvent permettre dans une certaine mesure, et avec la retenue nécessaire, associée à l'utilisation de résultats issus de simulations, d'aiguiller des prises de décision et la conception d'itinéraires sylvicoles alternatifs.

Il ne faut pas oublier qu'en milieu tempéré la forêt joue un grand rôle économique, en produisant la ressource qui alimente de nombreuses filières, comme les filières papier, de construction ou de bois énergie. En effet, la filière bois est en demande croissante de matière première et repose donc sur le maintien du niveau de productivité équivalent ou supérieur à l'actuel autant en quantité qu'en qualité. Pourtant toutes les prédictions tendent à montrer que les écosystèmes forestiers seront fortement impactés par le changement climatique. Il est pourtant crucial de conserver un fonctionnement des processus permettant le maintien de ces écosystèmes. Ce qui peut s'avérer très difficile dans certaines régions déjà stressantes (voir le Ventoux dans la table 2), où l'exploitation forestière déraisonnée mènerait à la perte d'un couvert forestier suffisant pour le maintien des autres services écosystèmiques. En effet, en plus de son importance économique, les milieux forestiers jouent, d'autant plus en forêt de montagne, un rôle de protection contre les avalanches, les chutes de blocs, mais également contre l'érosion. Dans les régions alpines le maintien d'un couvert forestier devient un enjeux territorial vital pour les populations concernées et la problématique centrale des gestionnaires. Enfin les efforts de la gestion pour maintenir le couvert forestier permettront aussi de maximiser les chances de maintenir l'ensemble des espèces animales, comme végétales qui y sont associées. Le changement climatique et les bouleversements qui y sont associés mettent plus que jamais l'accent sur la nécessité d'adopter une gestion durable dans le temps, prenant en compte ces nouvelles contraintes. Malgré le nombre limité de cas de figures étudiés, le chapitre III a permis de montrer les peuplements monospecifiques gérés sont très vulnérables dans les régions déjà actuellement stressantes pour les espèces objectives. *A contrario,* selon notre travail de simulation, la gestion en mélange permet comparativement la production de plus de bois que les peuplements monospécifiques. Les meilleurs scénarios sylvicoles testés dans le cadre du chapitre III sont des scénarios visant la diversification (jusqu'à trois espèces) du peuplement forestier ou le maintien de cette diversité (voir Table 2). Mais comme exposé plus haut, les mélanges n'ont pas tous le même effet sur le fonctionnement de l'écosystème, qui

dépend beaucoup des conditions environnementales. Par exemple les mélanges permettant la plus grande production de bois sont composés majoritairement de sapin et d'épicéa dans les Bauges, alors que le hêtre et le pin sylvestre sont à préférer dans le Ventoux (Table 2).

3 L'importance d'une étude comparative sur la stabilité

3.1 L'intérêt de travailler avec plusieurs grandeurs

La résistance, la résilience ou le recouvrement constituent des facettes différentes et complémentaires de la stabilité décrite par la stabilité temporelle. Utiliser des métriques différentes est nécessaire à une étude intégrative pour caractériser dans sa globalité la stabilité d'un processus. La résistance ou le recouvrement, font référence à la réaction immédiate d'un individu ou un ensemble d'individus à un évènement ponctuel. En revanche l'étude de la stabilité temporelle cherche à étudier les mécanismes de réactions sur une période de temps plus longue. Aussi ces métriques font-elles référence à des mécanismes potentiellement différents.

Utiliser la même approche pour les deux types de stabilité nous permet de supposer que les mécanismes en jeu ne sont pas les mêmes. Bien sûr il faudrait tester ces hypothèses avec d'autres mesures et analyses, mais étudier le lien entre la diversité et les différentes notions de stabilité sur le même cas d'étude est une piste pour regarder de manière plus intégrative la notion de stabilité en écologie fonctionnelle. Pour l'instant cela n'a été fait que d'une manière très limitée. Tous types d'écosystèmes confondus, Donohue et al. (2016) ne répertorient au total qu'à peine 50 études qui s'intéressent à deux métriques ou plus simultanément, contre plus de 300 qui n'abordent qu'une métrique à la fois. En forêt ces études sont encore plus rares. DeClerck, Barbour, & Sawyer, (2006) ont été les premiers à étudier des mélanges à 3 espèces résineuses en Amérique du Nord à la fois avec la stabilité temporelle, la résistance et la résilience. Plus récemment le projet FunDivEurope permet de rapprocher plusieurs études faites à l'échelle du continent européen (Grossiord et al., 2014; Grossiord, Granier, Gessler, Jucker, & Bonal, 2014 sur la résistance et Jucker et al., 2014 sur la stabilité temporelle). Cette démarche devrait être approfondie.

3.2 L'étude conjointe de deux échelles sur le lien diversité-stabilité

3.2.1 De l'échelle peuplement à l'échelle individuelle pour la productivité

Pour pouvoir comprendre de manière plus fine le lien entre diversité et stabilité, il est intéressant de travailler à l'échelle peuplement et à l'échelle individuelle. Les mécanismes

explicatifs mis en avant ne sont pas les mêmes (voir 2.1.1), les deux approches sont donc complémentaires. De plus une vision plus complète du sujet implique de décliner ces questions aux deux niveaux d'organisation. Le niveau peuplement permet d'étudier la production totale du peuplement en considérant des variables caractéristiques d'une population d'arbres comme la surface terrière ou la hauteur dominante, alors que le niveau individuel permet de prendre en compte les différences physiologiques entre espèces et leur impact sur la stabilité de la productivité.

Les résultats diffèrent lors de l'étude de la résistance et du recouvrement aux échelles individuelle et peuplement. A l'échelle peuplement, la résistance du peuplement mélangé est un intermédiaire dans les deux mélanges étudiés, même si l'amplitude de l'effet dépend de la composition du mélange. A l'échelle individuelle, les patrons sont plus mitigés. La résistance et le recouvrement du sapin diminuent avec l'augmentation de la proportion de hêtre, et la résistance du chêne augmente. Il est très intéressant de voir que les résultats des deux échelles d'étude semblent contradictoires (voir 2.1.1). Cette constatation ouvre de nouvelles interrogations, qu'il faudra approfondir pour comprendre les mécanismes sous-jacents à la résistance et au recouvrement après un évènement stressant.

A contrario pour la stabilité temporelle, les résultats semblent cohérents entre les deux échelles. A l'échelle peuplement, l'asynchronie a été identifiée comme le mécanisme qui explique la plus grande part de l'effet mélange sur la stabilité temporelle de la productivité, dans notre travail, comme dans de nombreuses autres études (del Río et al., 2017; Jucker et al., 2014). Si c'est bien le cas, cela semble logique de ne pas constater d'effet du mélange sur la stabilité temporelle de la productivité individuelle.

3.2.2 De la diversité arborée à la diversité au sein de la litière pour la décomposition

Cette thèse a également cherché à étudier l'effet de la diversité sur la décomposition de la litière à plusieurs échelles, au niveau peuplement et au niveau litière. Le peuplement, c'est-à-dire l'étage arboré, est le producteur de la litière : la composition de la litière dépend donc de sa composition en espèce. Le peuplement module également le microclimat où se trouvent les litières. Etudier la diversité de la litière séparément de celle du peuplement permet de différencier la part explicative due à la qualité de la litière et celle due au climat local dans l'effet du peuplement sur la décomposition. En effet notre travail sur l'effet net de biodiversité a permis de mettre en avant que l'effet de la diversité au niveau de la litière est beaucoup plus marqué qu'il soit positif pour en mélange hêtre-chêne ou négatif en mélange hêtre-sapin. En revanche ces tendances ne sont pas significatives au niveau de l'effet de la diversité des

peuplements. On aurait pu s'attendre à ce que les effets diversité à l'échelle de la litière se retrouvent également à l'échelle du peuplement. Cela laisse à penser que le microclimat local joue un rôle important dans notre cas d'étude (Berg, McClaugherty, & Johansson, 1993). Le microclimat des placettes d'un même triplet peut-être différents, ce qui influence énormément la dynamique de décomposition, comme c'est surement le cas pour l'étude de l'effet de diversité au sein du peuplement. Au sein d'un même bloc expérimental, comme c'est le cas dans l'étude de la litière, le microclimat est équivalent. Cela permet de se libérer de l'effet environnemental (climat, topographie) sur la décomposition de la litière. Notre analyse à deux niveaux d'étude nous permet de mettre en évidence un effet de la composition de la litière sur sa décomposition, mais également que cet effet n'est pas le principal à considérer dans ce processus. L'effet microclimatique, même s'il n'est que très peu étudié en tant que tel ici, semble prédominant.

3.3 L'importance de mettre en perspective plusieurs processus

Travailler sur des processus si différents peut s'avérer difficile du fait qu'ils font appel à des mécanismes explicatifs différents, mais cela peut également apporter des éléments-clés sur le rôle multifonctionnel de la diversité dans les écosystèmes (Gamfeldt et al., 2013; Lefcheck et al., 2015; van der Plas et al., 2016). En effet de nombreuses études commencent à mettre en avant l'importance de la biodiversité dans le maintien de la multifonctionnalité des écosystèmes et des services associés. En effet selon Gamfeldt et al. (2013) ou van der Plas et al. (2016) une augmentation de la diversité pourrait conduire au maintien d'une multitude de fonction et de services différents, sans pour autant atteindre de très fortes performances. C'est ce qui est appelé le « Jack-of-all-trades effects » (van der Plas et al., 2016), qui fait appel à la notion de polyvalence, apporté par la complémentarité des espèces au niveau des services écosystémiques qu'elles procurent.

Dans la pratique, mettre en parallèle de manière précise les résultats des études sur ces deux processus reste difficile parce que les échelles de temps des deux processus et leurs mécanismes explicatifs peuvent être très différents. Le processus complet de décomposition de la litière peut durer quelques années, dépendant de la composition en espèces et du climat, alors que les études sur la productivité peuvent s'étaler sur quelques décennies (Jucker et al., 2014; Lebourgeois, Gomez, Pinto, & Mérian, 2013; Lloret, Keeling, & Sala, 2011). Par exemple étudier la stabilité temporelle de la décomposition, via la perte en masse de carbone et d'azote, semble beaucoup moins intuitif et beaucoup plus difficile techniquement à mettre en œuvre, que pour la productivité et nécessiterait des expérimentations plus lourdes. En effet travailler sur la stabilité temporelle de la décomposition nécessite de calculer la perte en masse qu'il s'est

écoulé entre deux récoltes. Or la collecte de données de décomposition (dans notre protocole) est destructive, donc d'une récolte à l'autre le travail ne s'effectue pas sur le même échantillon. Pour pallier cette imprécision, il faudrait augmenter le nombre de réplicas ce qui alourdirait énormément le temps de traitement.

De la même manière les mécanismes sous-jacents ne sont pas toujours comparables. En effet les deux processus étudiés ici font intervenir des communautés très différentes : les communautés arborées pour la productivité et celles des décomposeurs pour la décomposition, les détritivores et les micro-organismes sans distinction. De plus l'effet de la diversité du peuplement forestier n'intervient pas au même niveau dans les mécanismes. La diversité arborée représente la diversité directement liée au processus dans le cas de la productivité, alors qu'elle représente la diversité de la ressource disponible pour les acteurs du processus dans la décomposition (i.e. les décomposeurs). Dans les deux cas l'effet de diversité est d'autant plus fort que la différence entre les espèces qui le compose est différentes. Pour la décomposition, une forte différence chimique des feuilles peut induire un apport complémentaire en ressources, permettant ainsi une décomposition plus rapide par les communautés de décomposeurs. Pour la productivité, une forte différence physiologique peut induire un effet positif, basé sur une importante complémentarité de niche, qui permet entre autre une acquisition des ressources optimisée.

Pourtant l'étude de ces deux processus, et par association de ces deux communautés, permet d'avoir une vision assez complète du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Le choix de la productivité et de la décomposition qui semblent anti corrélé chez beaucoup d'espèces d'arbres (van der Plas et al., 2016) permet d'étudier l'effet de la diversité sur des services très différents. De plus l'approche multi-processus, via des études de terrain conjointe (comme notre travail –projet DISTIMACC-, ou le projet FunDivEurope, abordé ci-dessus), permet d'aborder la multifonctionnalité comme une notion incontournable pour l'étude des écosystèmes, surtout en contexte de changement climatique. Une vision transversale et multifocale permet d'appréhender plus globalement un système, ses évolutions et les organismes qui le composent.

3.4 L'intérêt d'utiliser plusieurs approches

Dans ce travail, trois approches différentes ont été utilisées (empirique, expérimental et basé sur de la modélisation). Chacune d'entre elles apporte des éléments différents et

complémentaires. Associer plusieurs approches permet de répondre de plusieurs manières à une même problématique.

L'observation de terrain fournit des données *in natura* avec toute la complexité qu'elle représente et sous conditions climatiques actuelles (Chapitre I, II et IV). Ces données nous ont permis d'étudier sur les 20 dernières années les trois mêmes espèces en peuplement monospécifique et en peuplement mélangé, sur un gradient climatique de plusieurs centaines de kilomètre. Cela nous a permis de travailler sur l'effet du mélange sur la stabilité, et d'appréhender la globalité des mécanismes sous-jacents, même si notre compréhension est relativement limitée si elle n'est pas associée à une approche expérimentale par exemple.

Le travail expérimental est idéal pour tester des hypothèses et étudier plus finement les mécanismes sous-jacents, même si les conditions sont très contrôlées et donc simplifiées par rapport aux conditions in *natura*. Cette approche nous a permis entre autres d'étudier la réaction de la décomposition à des épisodes de sécheresse intense et ainsi simulé les stress que devraient subir les organismes décomposeurs (chapitre V).

La modélisation, quant à elle, permet de se projeter sur de plus grandes échelles, en considérant l'impact de conditions climatiques futures et/ou en considérant d'autres espèces que celles étudiées sur le terrain. Dans notre travail (chapitre III) il a été possible de travailler sur 150 ans, ce qui n'a pas été possible avec les données de terrain. De plus ce chapitre a permis de fournir une approche plus prospective grâce aux simulations en contexte de changement climatique ou à l'intégration de scénario de gestion non existant. On peut donc étendre son champ de travail au-delà des observations de terrain et ainsi obtenir des éléments de réponses supplémentaires. Il a également été possible d'étudier 2 espèces que nous n'avions pas pu échantillonner : l'épicéa et le pin sylvestre. En contrepartie les modèles, qu'ils soient mécanistes ou statistiques, nécessitent énormément de données de terrain ou d'expérimentation pour les concevoir, mais également pour les calibrer et les valider. Si ForCEEPS, le modèle utilisé, n'avait pas été conçu en amont de ce travail, il aurait été très difficile de travailler avec une approche en modélisation.

4 Perspectives

4.1 Déterminer les mécanismes sous-jacents aux patrons observés

4.1.1 L'importance de la physiologie végétale dans la compréhension de la relation diversité-stabilité

Notre étude met en avant des patrons de réponses aux stress hydriques ponctuelles, mais également aux climats régionaux stressant, et l'effet de la diversité sur la stabilité, mais n'identifie pas précisément les mécanismes à l'origine de ces dynamiques.

Par exemple, dans les chapitres II, les effets des interactions interspécifiques à l'échelle du peuplement ont été expliqués à la fois par des différences physiologiques entre espèces et par la complémentarité de niche. Notre travail ne nous permet cependant pas de mettre clairement en évidence l'implication de ces mécanismes ni d'estimer précisément leur part d'explication relative dans le lien entre diversité et stabilité.

Pour tester ces hypothèses il faudrait mettre en place des dispositifs plus instrumentés dans le suivi physiologique des arbres de nos placettes. Il est possible d'imaginer :

- Un suivi de l'allocation de carbone dans l'arbre année par année, espèce par espèce, par l'intermédiaire d'un suivi isotopique sur différents organes (feuilles, cernes, racines) par exemple;
- Un suivi de la croissance racinaire, via l'étude de la répartition de la prospection racinaire par espèce et en fonction des conditions édaphiques et de son voisinage proche ;
- Un suivi du dépérissement des organes (feuilles, branches) après un évènement stressant par espèce en fonction du statut et du voisinage ;

Ces protocoles nécessiteraient d'être couplés avec une étude très précise des conditions climatiques, via un monitoring *in situ* (mis en place à partir de 2013 sur les sites de cette étude), et pédologique, via une campagne de mesure plus précise que celle faite durant la thèse. Ces données supplémentaires, bien que très couteuse en temps et en moyen, permettraient de quantifier de manière plus précise le stress subi réellement par les peuplements en local.

4.1.2 L'étude des communautés de décomposeurs est incontournable

Comme lors de l'étude de la productivité, les hypothèses développées pour expliquer la dynamique de décomposition du carbone et de l'azote ne peuvent pas être vérifié avec notre dispositif expérimental. Par exemple, l'influence positive de la composition de la litière lors de

sa perte en masse a été expliquée par une importante différence d'appétence entre les litières, dues à une différence de composition chimique initiale. Les mélanges dont les espèces sont complémentaires au niveau des ressources disponibles à la communauté des décomposeurs semblent se décomposer plus vite (Barantal et al., 2014). Ces hypothèses mettent en avant la contribution de la faune du sol à la décomposition de la litière (voir aussi García-Palacios, Maestre, Kattge, & Wall, 2013). Cependant, la plupart des détritivores ont de faibles taux d'assimilation, et la perte de masse reflète plutôt une simple transformation de la litière en matière fécale. Et même si il est généralement admis que les microorganismes sont stimulés par la transformation de la litière en matière fécale, ce qui amène à supposer que la présence de la faune du sol accélère la décomposition, cette stimulation est peu documentée et les quelques résultats obtenus à ce jour sont contrastés (Hassall, Turner, & Rands, 1987; Maraun & Scheu, 1996; Suzuki, Grayston, & Prescott, 2013). Par conséquent, la diversité au sein de la litière peut augmenter la consommation de cette dernière. Cela ne signifie pas pour autant que les excréments produits se décomposeront plus rapidement, et que dans l'ensemble, la faune du sol contribue à cet effet de la diversité (Joly, Coulis, Gérard, Fromin, & Hättenschwiler, 2015). Il nous faudrait aller plus avant pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents.

La modulation du processus de décomposition par la composition de la litière peut aussi être due à une différence au niveau des communautés de décomposeurs. Or dans notre travail aucune démarche n'a été faite pour qualifier la communauté de décomposeurs associés au processus de décomposition sur les sites étudiés, principalement par manque de temps et de moyen. Pourtant mieux connaitre la communauté de microorganisme permet de savoir à quoi sont dues les différences de dynamiques de décomposition entre les litières. Ce genre d'étude permettrait de savoir si les communautés concernées sont affectées de manière durable après un évènement stressant, via une perte de diversité et/ou de densité (total ou à un maillon trophique seulement), ou non.

4.2 Etendre le dispositif de terrain

4.2.1 Elargir le gradient climatique

Le travail sur les données de terrain (observation, comme expérimentation) a permis de supposer qu'il pouvait y avoir un effet du climat sur l'effet de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème, que cela soit sur le processus de décomposition ou de productivité. Le gradient de terrain utilisé pour cette étude est remarquable, car il permet de travailler dans deux biomes à fort intérêt patrimonial : le biome méditerranéen et le biome de montagne. De plus son amplitude de température est importante, 2.2°C pour le mélange hêtre-sapin et 1.5°C pour le

mélange hêtre-chêne, et assez représentative des variations de température associées au changement climatique (2°C en moyenne). Le contrôle de nombreuses conditions topographiques (roche mère, altitude, exposition) permet de diminuer au maximum la variabilité environnementale liée à ces paramètres. Pourtant ce gradient est actuellement limité dans son amplitude au niveau des précipitations, comme rappelé précédemment (voir 2.1.2). Certes la fourchette de 800 mm de différence de précipitations pour les peuplements hêtre-sapin est suffisante pour voir un effet, par contre 200 mm pour les peuplements hêtre-chêne est une différence de précipitations peut être trop faible pour voir un effet de gradient de stress. Augmenter le gradient climatique, et surtout renforcer le gradient déjà mis en place avec de nouvelles campagnes d'échantillonnage, permettraient de mieux percevoir l'effet du climat sur le processus et surtout sur l'effet de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème forestier. En effet le nombre de site devrait être augmenté pour pouvoir vraiment faire une analyse sur l'effet du climat (actuellement trois sites par peuplement mélangé pour l'étude de la productivité et deux sites par peuplement mélangé pour l'étude de la décomposition).

4.2.2 Travailler sur d'autres espèces

Notre étude, comme beaucoup d'études de terrain sur le lien diversité-stabilité en forêt (Merlin, Perot, Perret, Korboulewsky, & Vallet, 2015 avec pin sylvestre-chêne, Pretzsch et al., 2013 avec épicéa-hêtre-chêne), représente un cas d'étude. Or notre travail a mis en avant l'importance de l'identité des espèces dans l'effet mélange, dans son sens, comme dans son intensité. Travailler sur peu d'espèces avec de nombreuses répétitions (malgré déjà certaines limites, voir paragraphe précédent), ici le long d'un gradient climatique, permet d'analyser plus finement les interactions entre espèces. Dans l'étude du lien diversité-stabilité, ce travail a mis justement en avant de manière assez précise des patrons de réponses du sapin, du hêtre et du chêne. Or pour comprendre de manière plus générale l'effet de la composition du peuplement ou de la litière respectivement sur les processus de productivité et de décomposition (son niveau moyen comme stabilité), il faudrait étudier davantage d'espèces. Cela permettrait de valider les patrons observés dans d'autres mélanges du même type, mais également d'étudier d'autres types physiologiques et d'identifier les cas particuliers. De plus, la différence de réactions face à même évènement climatique peut être très importante, donc augmenter le nombre de cas particulier permettrait de comprendre les effets du changement climatique sur un large ensemble d'espèces.

Par exemple, ce travail se concentre sur cinq des nombreuses espèces présentes sur le massif alpin : une espèce pionnière résineuse (pin sylvestre) et une post-pionnière feuillue

(chêne pubescent) moins sensible à la sécheresse et trois dryades (ou espèces de fin de succession) plus sensibles à la sécheresse et aux fortes températures, deux résineuses (épicéa et sapin) et une feuillue (hêtre). Ces espèces ne sont pas représentatives de toute la diversité des types physiologiques présents dans notre zone d'étude. En étendant le travail à d'autres espèces on pourrait ajouter d'autres physiologies, qui pourraient affiner notre compréhension des mécanismes impliqués dans la relation entre diversité et stabilité. Le cèdre (*Cedrus atlantica*), le mélèze (*Larix decidua*), le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) ou les alisiers (*Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia*) seraient de bon candidat, car ils présentent des caractéristiques physiologiques très différentes des espèces déjà étudiées. Cet ajout dans l'échantillonnage initial permettrait également d'augmenter le niveau de diversité maximum à 3 ou 4 espèces. Cela permettrait de conforter ou non les tendances trouvées lors de ce travail de thèse, mais également de se rapprocher des travaux de Jucker et al. (2014), avec cinq espèces, ou DeClerck et al. (2006), avec trois espèces.

Cette démarche pourrait s'avérer difficile à mettre en place, à cause de la gestion très présente, surtout dans le Nord des Alpes. En effet la gestion forestière privilégie rarement les mélanges à plus de trois espèces (SGRM). De plus certaines espèces serait difficile à trouver en peuplement monospécifique, car elles restent difficiles à gérer ainsi, comme les sorbiers (peu d'intérêt économique), ou qu'elles ne sont pas autochtones dans le massif, comme le cèdre.

4.3 Ajouter une dimension économique

Dans ce travail de thèse, spécifiquement dans le chapitre III qui s'intéresse à la quantité de bois exploitable, nous n'avons pas pris en compte la dimension économique. Cette dernière ne pouvait être explorée qu'après avoir caractérisé plus en détails le bois produit dans les simulaitons et avoir ajouté une valeur économique à ce bois. En effet, nous travaillons seulement avec la quantité de bois, sans considérer de l'espèce considérée ou de la qualité du bois produit. Or ces deux aspects sont très importants à considérer du point de vue du gestionnaire, puisqu'ils déterminent la valeur du bois. En effet les propriétés mécaniques ou esthétiques des différentes essences objectives les destinent à des valorisations plus ou moins rémunératrices. Pour notre cas d'étude, la quantité de bois par espèce serait cependant plus ou moins facilement calculable avec quelques analyses supplémentaires, en revanche la qualité du bois n'est actuellement pas aisément inférable à partir des sorties du modèle utilisé dans ce travail (ForCEEPS).

Intégrer une valeur monétaire au bois, pour ensuite évaluer la rentabilité de la gestion, serait très important. Pourtant cet aspect n'a pas été pris en compte dans ce travail, car il constitue une problématique à part entière. Il est important de le garder en mémoire et d'en faire un axe de recherche complémentaire. La prise en compte des aspects socio-économiques dans les études à venir pourrait permettre une meilleure applicabilité de pratiques de gestion pérennes. La littérature économique dans le domaine de la sylviculture discute depuis longtemps le lien entre rentabilité économique et gestion en mélange (Brunette, Dragicevic, Lenglet, & Niedzwiedz, 2017), par exemple en déterminent les compositions optimales par région d'une forêt mélangée (Knoke, Ammer, Stimm, & Mosandl, 2008; Neuner, Beinhofer, & Knoke, 2013; Roessiger, Griess, & Knoke, 2011). Grâce à la théorie de l'effet port-folio en économie, Thomson (1991) a calculé l'optimum économique pour des peuplements mélangés. De la même manière Roessiger et al. (2011) met en avant l'intérêt économique des peuplements mélangés. Ils ont montré qu'une gestion forestière proche de la dynamique naturelle, c'est-à-dire que les peuplements monospécifiques sont à éviter, est la meilleure option pour les propriétaires forestiers de petite et moyenne surface. En effet ce type de gestion évite les risques autant naturel (climatique ou non) qu'économique.

A l'avenir, il serait nécessaire de conserver et de développer une double approche dans l'étude des écosystèmes forestiers, axée à la fois sur l'acquisition de connaissances sur le lien diversité-fonctionnement en contexte de changement climatique (où notre travail se situe largement) et sur la dimension de gestion (abordée très simplement dans ce travail). Ceci permettra de concevoir des itinéraires sylvicoles permettant le maintien des écosystèmes forestiers et de leurs services, qu'il soit économique ou culturelle, liés à la sécurité ou à la conservation.

REFERENCES

Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N., & Hattenschwiler, S. (2014). C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1796), 20141682–20141682. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1682

Berg, B., McClaugherty, C., & Johansson, M.-B. (1993). Litter mass-loss rates in late stages of decomposition at some climatically and nutritionally different pine sites. Long-term

decomposition in a Scots pine forest. VIII. *Canadian Journal of Botany*, *71*(5), 680–692.

Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, *9*(5), 191–193.

Brunette, M., Dragicevic, A., Lenglet, J., & Niedzwiedz, A. (2017). Vers une composition optimale de la forêt française: Une application de la théorie de la sélection de portefeuille aux critères biotechniques. *Économie rurale*, (359), 27–49. https://doi.org/10.4000/economierurale.5188

Bruno, J. F. (2000). Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by Spartina alterniflora. *Ecology*, *81*(5), 1179–1192.

Callaway, R. M., & Walker, L. R. (1997). Competition and Facilitation: A Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities. *Ecology*, *78*(7), 1958–1965. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2

DeClerck, F. A., Barbour, M. G., & Sawyer, J. O. (2006). Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. *Ecology*, *87*(11), 2787–2799.

del Río, M., Pretzsch, H., Ruíz-Peinado, R., Ampoorter, E., Annighöfer, P., Barbeito, I., … Bravo-Oviedo, A. (2017). Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris-Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *Journal of Ecology*, *105*(4), 1032–1043. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12727

Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petchey, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., … Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, *19*(9), 1172–1185. https://doi.org/10.1111/ele.12648

Fichtner, A., Härdtle, W., Li, Y., Bruelheide, H., Kunz, M., & von Oheimb, G. (2017). From competition to facilitation: how tree species respond to neighbourhood diversity. *Ecology Letters*, *20*(7), 892–900. https://doi.org/10.1111/ele.12786

Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., … Bengtsson, J. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, *4*, 1340. https://doi.org/10.1038/ncomms2328

García-Palacios, P., Maestre, F. T., Kattge, J., & Wall, D. H. (2013). Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters*, *16*(8), 1045–1053. https://doi.org/10.1111/ele.12137

Grossiord, C., Granier, A., Gessler, A., Jucker, T., & Bonal, D. (2014). Does Drought Influence the Relationship Between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Boreal Forests? *Ecosystems*, *17*(3), 394–404. https://doi.org/10.1007/s10021-013-9729-1

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Checko, E., … 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

Hassall, M., Turner, J. G., & Rands, M. R. W. (1987). Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia*, *72*(4), 597–604.

Joly, F.-X., Coulis, M., Gérard, A., Fromin, N., & Hättenschwiler, S. (2015). Litter-type specific microbial responses to the transformation of leaf litter into millipede feces. *Soil Biology and Biochemistry*, *86*, 17–23. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.014

Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., & Coomes, D. A. (2014). Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, *17*(12), 1560–1569. https://doi.org/10.1111/ele.12382

Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., & Mosandl, R. (2008). Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, *127*(2), 89–101. https://doi.org/10.1007/s10342-007-0186-2

Kominoski, J. S., Pringle, C. M., Ball, B. A., Bradford, M. A., Coleman, D. C., Hall, D. B., & Hunter, M. D. (2007). Nonadditive effects of leaf litter species diversity on breakdown dynamics in a detritus-based stream. *Ecology*, *88*(5), 1167–1176.

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

Lefcheck, J. S., Byrnes, J. E. K., Isbell, F., Gamfeldt, L., Griffin, J. N., Eisenhauer, N., … Duffy, J. E. (2015). Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, *6*(1). https://doi.org/10.1038/ncomms7936

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

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*(2), 199–205. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x

Maraun, M., & Scheu, S. (1996). Changes in microbial biomass, respiration and nutrient status of beech (Fagus sylvatica) leaf litter processed by millipedes (Glomeris marginata). *Oecologia*, *107*(1), 131–140.

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

Nadrowski, K., Wirth, C., & Scherer-Lorenzen, M. (2010). Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *2*(1-2), 75–79. https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.02.003

Neuner, S., Beinhofer, B., & Knoke, T. (2013). The optimal tree species composition for a private forest enterprise – applying the theory of portfolio selection. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *28*(1), 38–48. https://doi.org/10.1080/02827581.2012.683038

Pretzsch, H., Schütze, G., & Uhl, E. (2013). Resistance of European tree species to drought stress in mixed *versus* pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation: Drought stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, *15*(3), 483–495. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x

Roessiger, J., Griess, V. C., & Knoke, T. (2011). May risk aversion lead to near-natural forestry? A simulation study. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, *84*(5), 527–537. https://doi.org/10.1093/forestry/cpr017

Suzuki, Y., Grayston, S. J., & Prescott, C. E. (2013). Effects of leaf litter consumption by millipedes (Harpaphe haydeniana) on subsequent decomposition depends on litter type. *Soil Biology and Biochemistry*, *57*, 116–123. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.07.020

Thomson, R. (1991). Crossover Inventors and Technological Linkages: American Shoemaking and the Broader Economy, 1848-1901. *Technology and Culture*, *32*(4), 1018. https://doi.org/10.2307/3106160

van der Plas, F., Manning, P., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., … Fischer, M. (2016). Jack-of-all-trades effects drive biodiversity–ecosystem multifunctionality relationships in European forests. *Nature Communications*, *7*, 11109. https://doi.org/10.1038/ncomms11109

LE ROLE DE LA DIVERSITE SUR LA STABILITE DES PROCESSUS DES ECOSYSTEMES FORESTIERS EN CONTEXTE DE CHANGEMENT CLIMATIQUE

Résumé :

Le changement climatique impacte directement les processus écosystémiques des forêts et les services qui en découlent. Mais il influe également indirectement sur les écosystèmes forestiers en modifiant la composition des communautés. Or, de tels changements de biodiversité sont susceptibles d'affecter le fonctionnement des écosystèmes, puisque les processus écosystémiques – comme la productivité ou la décomposition – sont particulièrement sensibles à la composition en espèces des communautés. Cependant, s'il existe de nombreux travaux sur la relation entre diversité et le niveau moyen atteint par un processus donné (productivité ou décomposition par exemple), peu d'études ont cherché à estimer l'effet de la diversité sur la stabilité de ces processus écosystémiques. Cette stabilité concerne la capacité d'un écosystème forestier à maintenir sa structure et leurs propriétés après une perturbation ou un stress (stabilité par résistance), et aussi sa vitesse de récupération (stabilité par résilience). Ce manque de connaissances sur la stabilité des écosystèmes est particulièrement criant pour les écosystèmes forestiers ; et les inconnues sont encore plus grandes si l'on considère l'interaction entre effet de la diversité et effets du changement climatique. Pourtant, dans ce contexte de changement climatique où les évènements stressants sont amenés à être plus intenses et plus fréquents, mieux connaître la résistance des peuplements et leur résilience semble primordial, que ce soit du point de vue de la conservation de diversité et du maintien des processus écosystémiques à l'échelle locale ou du point de vue du gestionnaire forestier devant adapter les types de peuplements et les pratiques sylvicoles aux nouvelles conditions. Ce travail de thèse a ainsi consisté à étudier l'effet de la richesse spécifique et du climat sur deux processus écosystémiques clés : la croissance des arbres et la décomposition des litières. Il s'est donc agit (i) de tester et quantifier l'effet stabilisant de la diversité arborée sur la productivité forestière, (ii) d'identifier l'importance de l'effet de la composition en espèces de la litière ou du peuplement sur la décomposition, et (iii) d'estimer l'effet du climat sur les processus des écosystèmes forestiers et sur l'effet de la diversité. Cette thèse s'est intéressée plus particulièrement aux peuplements dominés par trois essences forestières : hêtre (*Fagus sylvatica*), sapin (*Abies alba*) et chêne pubescent (*Quercus pubescens*) dans les Alpes françaises, en utilisant des approches empiriques (*via* des échantillonnages réalisés sur un double gradient diversité-climat), expérimentales et de modélisation. Grâce aux données empiriques et expérimentales, nous avons montré que l'effet stabilisant de la diversité peut être significatif, mais dépend énormément de l'identité des espèces présentes dans le mélange. Quelques pistes de réflexion sur les mécanismes sous-jacents ont été mises en avant, majoritairement basé sur les différences physiologiques et la complémentarité de niche entre espèces. Ce travail a également soulevé l'importance dans l'étude des relations entre diversité et fonctionnement de se focaliser sur plusieurs échelles. Ensuite ce travail a montré que l'effet d'un gradient de stress pouvait moduler significativement, mais pas systématique, l'effet mélange sur les processus forestiers, la production de bois comme la décomposition de la litière. Enfin des simulations ont permis d'identifier des scénarios de gestion promouvant les mélanges et permettant le maintien de l'état forestier et les services écosystémiques en contexte de changement climatique.

Mots-clés : Changement climatique, forêts, diversité, productivité, décomposition, stabilité.

ROLE OF DIVERSITY IN THE STABILITY OF FOREST ECOSYSTEM PROCESSES UNDER CLIMATE CHANGE

Abstract:

Climate change has a direct impact on the ecosystem processes of forests and on the services they provide, but it also indirectly affects forest ecosystems by changing the composition of communities. However, such changes in biodiversity are likely to affect ecosystem functioning, since ecosystem processes - such as productivity or decomposition - are particularly sensitive to the species composition of communities. However, while the relationship between diversity and the average level achieved by a given process (e.g. productivity or decomposition) has been widely documented, few studies have attempted to estimate the effect of diversity on the stability of these ecosystem processes. This stability refers to the ability of a forest ecosystem to maintain its structure and properties after disturbance or stress (resistance), and also its recovery rate (resilience). This lack of knowledge about ecosystem stability is particularly important for forest ecosystems; and the gaps of knowledge are even greater if we consider the interaction between the effects of diversity and the effects of climate change. However, in this context of climate change where stressful events are expected to be more intense and frequent, a better understanding of stand resistance and recovery seems essential, both from the point of view of conserving diversity and maintaining ecosystem processes at the local scale and from the point of view of the forest manager who must adapt stand types and silvicultural practices to new conditions. This thesis thus focused on the effect of species richness and climate on two key ecosystem processes: tree growth and litter decomposition. This involved (i) testing and quantifying the stabilizing effect of tree diversity on forest productivity, (ii) identifying the importance of the effect of litter or stand species composition on decomposition, and (iii) estimating the effect of climate on forest ecosystem processes and the effect of diversity. This thesis focused on stands dominated by three tree species: beech (*Fagus sylvatica*), fir (*Abies alba*) and oak (*Quercus pubescens*) in the French Alps, using empirical (via sampling carried out on a double diversity-climate gradient), experimental and modelling approaches. Through empirical and experimental data, we have shown that the stabilizing effect of diversity can be significant but depends greatly on species identity. Some insights on the underlying mechanisms were highlighted, mainly based on physiological differences and niche complementarity between species. This work also raised the importance of focusing on several scales in the study of the relationships between diversity and functioning. Then this work showed that the effect of a stress gradient could significantly, but not systematically, modulate the mixture effect on forest processes, wood production and litter decomposition. Finally, simulations were conducted to identify management scenarios promoting mixtures and allowing the maintenance of ecosystem services in the context of climate change.

Key word: climate change, forest, productivity, diversity, decomposition, stability