

Volet 2 | Thème 2. Facteurs de réussite des renouvellements forestiers

Question 2. Quels sont les effets attendus du changement climatique sur l'obtention des régénérations naturelles ?

Sommaire

2.1 Contexte : de nouvelles contraintes écologiques et socio-économiques	609
2.2 Matériel et méthodes	611
2.3 Réponses à la question posée.....	611
2.3.1 Le processus de régénération : de la fructification au recrutement	611
2.3.2 Situation dans quelques contextes forestiers en France : des problèmes récurrents de régénération	613
2.3.3 Impacts attendus des changements climatiques sur la régénération naturelle dans quelques grands écosystèmes forestiers en France	614
2.3.3.1 Chêne sessile et chêne pédonculé en forêt de plaine	614
2.3.3.2 Mélange hêtre-épicéa-sapin en forêt de montagne	614
2.3.3.3 Pin maritime dans les forêts dunaires d'Aquitaine	615
2.3.3.4 Les chênaies en zone méditerranéenne.....	615
2.4 Perspectives : du monitoring à l'expérimentation	616
2.5 Pistes de recommandations	617
2.6 Références bibliographiques	618

Rédacteurs

Catherine **Collet**, Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, Nancy (54), France

Vincent **Boulangier**, Office national des forêts, Recherche développement innovation, Fontainebleau (77), France

Josep Maria **Serra Diaz**, AgroParisTech, Nancy (54), France

Jonathan **Pitaud**, Office national des forêts, Recherche développement innovation, Champenoux (54), France

Bernard **Prévosto**, INRAE, UMR Recover, Champenoux (54), France

2.1 Contexte : de nouvelles contraintes écologiques et socio-économiques

La régénération naturelle par graine est un mode de renouvellement des forêts dans lequel le futur peuplement est obtenu à partir des graines produites spontanément par le peuplement en place. C'est, avec la régénération naturelle par voie végétative, le principal mode de renouvellement forestier en France, notamment dans les forêts feuillues de plaine et les forêts de montagne (selon l'IGN (2021), en 2020, 13 % des forêts françaises présentaient un caractère de plantation). Les gestionnaires font actuellement état de difficultés récurrentes dans l'obtention des régénérations naturelles par graines dans de nombreux contextes forestiers, en France (voir « Question 1. Obtention des régénérations naturelles : quel est le niveau de satisfaction des gestionnaires forestiers ? ») et à travers le monde (Dey *et al.*, 2019).

Pour un gestionnaire forestier, réussir la régénération naturelle demande de créer les conditions favorables à la régénération des espèces désirées et donc de lever ou de contourner, par les actions sylvicoles, l'ensemble des barrières écologiques, économiques et sociales qui peuvent entraver le processus de régénération de ces espèces. Tout d'abord, les exigences écologiques des espèces désirées doivent être satisfaites. Connaître les exigences des espèces, identifier les conditions dans lesquelles elles se régénèrent, comprendre comment la sylviculture permet de favoriser ces conditions ont constitué les thématiques centrales de très nombreux travaux de recherche au cours du siècle dernier (Pacala *et al.*, 1994 ; Vera, 2000 ; Watt, 1925). Néanmoins, depuis quelques décennies, des

évolutions majeures du milieu forestier modifient en profondeur les conditions dans lesquelles s'effectue le renouvellement forestier.

En premier lieu, les changements climatiques modifient les conditions météorologiques et peuvent dans certains cas faciliter la régénération forestière, avec notamment la levée de contraintes causées par des températures trop basses pour la régénération. À l'inverse, ils peuvent également induire de nouvelles contraintes météorologiques qui vont défavoriser la régénération (par exemple sécheresses récurrentes). Les changements climatiques peuvent également induire des perturbations (incendie, tempête, dépérissement, ravageurs, etc.) qui altèrent le couvert forestier et modifient drastiquement les conditions de la régénération (voir Volet 2, Thème 4, « Question 3.1. Quels itinéraires techniques utiliser pour reconstituer les peuplements endommagés par les tempêtes ? » et « Question 3.2. Quels itinéraires techniques peut-on utiliser pour reconstituer les peuplements après un incendie ? »). Dans de nombreuses situations, les conditions de régénération se trouvent dégradées par différents facteurs qui peuvent agir individuellement ou en conjonction : (i) nombre insuffisant de semenciers et potentialités de fructification des semenciers présents réduites qui limitent la production de graines, (ii) microclimat forestier défavorable à l'installation des semis, (iii) extension et/ou déplacements de l'aire de distribution de ravageurs qui affectent la survie des graines ou des jeunes arbres (voir Volet 2, Thème 3, « Question 1. Identifier les principaux pathogènes et ravageurs qui menacent le renouvellement des peuplements forestiers pour prévenir et limiter leur impact » et « Question 3. Comment le mode de renouvellement des peuplements forestiers et l'itinéraire technique mis en œuvre influencent-ils les dégâts de microrongeurs ? Quelles méthodes préconiser pour les limiter ? »), (iv) augmentation des populations d'ongulés depuis plus de 50 ans qui consomment les graines et les jeunes arbres (voir Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »).

Par ailleurs, les attentes de la société vis-à-vis de la forêt ont fortement évolué, tout particulièrement en Europe et en Amérique du Nord avec, par exemple, un accent sur la libre évolution des forêts ou le réensauvagement (stratégie qui vise à la restauration de certains processus écologiques à travers des réseaux trophiques disparus ou altérés) (Barthod *et al.*, 2021). De nouvelles contraintes sociales émergent et se traduisent notamment par la remise en cause de certains traitements ou pratiques sylvicoles qui fondaient les itinéraires techniques de régénération naturelle dans de nombreux pays (exemple des questionnements sur le traitement régulier des forêts feuillues en plaine qui amènent à revoir les itinéraires techniques de régénération, en France et dans les pays voisins, voir Volet 2, Thème 4, « Question 5. Quelles sont les évolutions récentes et pressenties en Europe dans le domaine du renouvellement des peuplements forestiers en contexte de changement climatique ? »).

Pour finir, la mise en œuvre de pratiques sylvicoles écologiquement efficaces et socialement acceptées peut conduire à une hausse des coûts. Ces contraintes économiques supplémentaires peuvent *in fine* réduire l'effort de régénération réalisé par le propriétaire forestier.

Chacune de ces transformations – écologiques, sociales, ou économiques – peut affecter profondément le processus de régénération. Leur conjonction remet en cause une partie des connaissances acquises dans les conditions passées, et implique alors la révision de ces connaissances. Définir les pratiques sylvicoles permettant d'assurer la régénération naturelle dans les conditions actuelles et futures suppose de comprendre l'ensemble de ces modifications, ainsi que leurs effets sur le processus de régénération et son pilotage par les gestionnaires. Cette synthèse aborde une seule facette de la question globale, à savoir les impacts des changements climatiques sur la régénération naturelle, et les leviers sylvicoles disponibles pour favoriser la régénération, dans les grands contextes forestiers français métropolitains.

2.2 Matériel et méthodes

Etant donné l'étendue de la question posée, cette synthèse prend la forme d'une revue narrative. Elle fait un bilan des connaissances à partir d'une sélection de publications, et propose de nouvelles pistes de recherche. Les publications sélectionnées concernent uniquement des forêts tempérées, avec un poids tout particulier donné aux publications qui traitent des essences des forêts françaises.

2.3 Réponses à la question posée

2.3.1 Le processus de régénération : de la fructification au recrutement

Le processus de régénération se décompose en étapes successives (Clark *et al.*, 1999), chacune d'elles dépendant de nombreux facteurs biotiques et abiotiques et qui constituent autant de filtres pouvant enrayer le succès du renouvellement (Manso *et al.*, 2014).

Le processus débute par la floraison, la pollinisation, la formation et la maturation des fruits, qui aboutissent à la production des fruits par les arbres du peuplement mature. Pour la plupart des essences forestières, la production de fruits montre une forte variabilité interannuelle, conduisant au phénomène de masting, qui se définit par la fructification massive certaines années alternant avec des années de faible fructification, à l'échelle de la population d'arbres (Herrera *et al.*, 1998 ; Kelly, 1994). La variabilité de la production annuelle de fruits, et donc l'intensité du masting, ont augmenté au cours du dernier siècle pour une très large gamme de plantes au niveau mondial, et plus particulièrement pour les taxons de chênes et de pins (Pearse *et al.*, 2017). À plus long terme, les évolutions climatiques qui augmentent le masting pourraient également favoriser les prédateurs et parasites des graines et venir ainsi contrebalancer l'effet positif attendu sur le masting (Bogdziewicz *et al.*, 2020). Les déterminants de ces évolutions au long terme sont encore mal identifiés (Shibata *et al.*, 2020). **Le masting contraint fortement la conduite des régénérations, tout particulièrement pour les espèces qui présentent des fructifications massives très espacées dans le temps.** La production annuelle de fruits par les peuplements forestiers dépend (i) des caractéristiques des arbres matures, notamment de leurs réserves carbonées et de leur état nutritionnel, (ii) des conditions météorologiques (températures moyenne et extrêmes, vent, humidité de l'air) qui prévalent entre la mise à fleur et la chute des fruits (Pearse *et al.*, 2016 ; Walck *et al.*, 2011) et (iii) des conditions de prédation avant dispersion des graines. Si les déterminants des différentes étapes de la fructification sont connus dans leurs grandes lignes, le niveau de production de fruits et ses fluctuations annuelles restent difficiles à prédire pour la très grande majorité des espèces (Hanbury-Brown *et al.*, 2022).

Les graines produites se disséminent ensuite dans l'environnement, selon des schémas spatiaux propres à chaque espèce qui dépendent des caractéristiques de la graine et des vecteurs (vent, animaux), mais aussi de la structure des peuplements forestiers et des paysages. **La plupart des graines, même celles disséminées par le vent, sont dispersées à une distance relativement faible de l'arbre-mère** (quelques dizaines de mètres) et la densité de graines chute aussi très rapidement avec la distance à l'arbre. Des événements de dispersion à longue distance (plusieurs kilomètres) sont rares et difficiles à prédire, mais ils ont une importance cruciale pour le processus de changement de distribution des arbres (Feurdean *et al.*, 2013) et leur adaptation au changement climatique.

Une fois les graines au sol, se déroulent la germination de la graine, l'installation des semis puis le développement des jeunes arbres jusqu'à atteindre le stade de recrutement dans la canopée adulte (Manso *et al.*, 2014). Chacune de ces étapes est sous la dépendance de facteurs climatiques, édaphiques et biotiques, dont les effets sur le succès de la régénération peuvent être affectés par les changements climatiques en cours. Sans être exhaustif, on peut citer (i) les températures extrêmes et les sécheresses, (ii) la prédation des graines ou des semis, (iii) l'attaque par divers pathogènes, et (iv)

les interactions avec la végétation de la strate basse ou le couvert adulte. La survie des graines, la levée de dormance pour les graines dormantes, et la germination dépendent en premier lieu des conditions de température et d'humidité du sol (Walck *et al.*, 2011). Chaque espèce possède son propre régime de température et humidité (défini par des seuils minimaux et maximaux, des écarts journaliers ou saisonniers, des variations saisonnières, etc.) qui permet *in fine* à la graine de germer (Donohue *et al.*, 2010). **La complexité des patrons déterminant la germination rend difficile la prédiction de l'effet du changement climatique sur le succès de la germination pour les différentes espèces.** Elle mène à de très nombreux exemples où la réponse observée des espèces semble contre-intuitive, et elle oblige à des études approfondies des effets interactifs des différents déterminants pour identifier les mécanismes mis en jeu (Parmesan *et* Hanley, 2015). Par ailleurs, les graines, tout comme les jeunes semis qui en sont issus, sont très sensibles aux pathogènes et herbivores (Barton *et* Hanley, 2013) et les changements climatiques peuvent affecter directement leur sensibilité à ces attaques mais aussi les niveaux de population de ces ravageurs. Enfin, **la végétation accompagnatrice et le couvert adulte interagissent avec les graines et les semis, à la fois par des relations de compétition pour les ressources et de protection vis-à-vis des extrêmes climatiques**, via un effet « abri » ou « plante nurse » (Balandier *et al.*, 2005). Les relations de compétition et de protection se produisent simultanément et la résultante, positive ou négative, pour les graines et les semis varie selon les caractéristiques de chaque site. Selon la théorie du « gradient de stress » (SGH en anglais : *Stress Gradient Hypothesis*), le bilan des effets positifs et négatifs bascule vers une résultante positive lorsque le niveau de contrainte du site (par exemple sécheresse estivale) augmente (Bertness *et* Callaway, 1994). Ainsi, **en forêt tempérée de plaine peu contrainte par le climat moyen, les effets compétitifs de la végétation et du couvert adulte sur les semis sont généralement plus marqués que les effets facilitatifs liés à l'abri dispensé par les végétaux voisins, et le maintien d'une végétation ou d'un couvert adulte au-dessus des graines et des semis s'avère généralement défavorable à leur développement** (Vera, 2000). À l'inverse, **dans les zones plus arides ou en altitude, le maintien d'un couvert végétal permet souvent d'améliorer le recrutement par atténuation des extrêmes climatiques** (Calama *et al.*, 2017 ; Cuesta *et al.*, 2010 ; Smit *et al.*, 2008). De même, en forêt tempérée, un effet bénéfique du couvert peut s'observer ponctuellement durant les années de canicule ou de sécheresse marquées.

L'ensemble des conditions nécessaires à la réalisation des étapes successives de la régénération d'une espèce définit sa **niche de régénération**, qui peut différer de celle établie sur les arbres adultes (Grubb, 1977 ; Zhu *et al.*, 2014). Des travaux récents menés sur différentes espèces forestières de forêts tempérées (Ibáñez *et al.*, 2017 ; Journé *et al.*, 2022 ; Le Roncé *et al.*, 2021) ont montré que les premières étapes du processus de régénération, qui définissent la **fécondité** (estimée à travers le nombre de graines produites par individu ou par peuplement), dépendent principalement de la température et sont généralement favorisées par des températures plus élevées que les températures actuelles et, secondairement, sont défavorisées par des conditions plus sèches. À l'inverse, les étapes constituant le **recrutement** (estimée à travers le nombre d'arbres recrutés par graine produite) sont défavorisées par des températures plus élevées et des bilans hydriques plus faibles, en comparaison avec les conditions actuelles (Davis *et al.*, 2016). Ainsi, selon Qiu *et al.* (2021), il apparaît que **dans des conditions climatiques futures plus chaudes et plus sèches, le filtre du recrutement pourrait s'avérer plus déterminant que celui de la fécondité, pour la régénération d'une majorité d'espèces d'arbres des forêts tempérées.** En zone méditerranéenne, il est connu que le passage des premières saisons sèches par les semis est une étape cruciale dans la dynamique : la jeune plantule au système racinaire peu développé est particulièrement vulnérable au manque d'eau. Ces différences dans la réponse aux facteurs de l'environnement des étapes successives de la régénération nous mènent à définir des niches distinctes pour la fécondité et le recrutement, que l'on peut mettre en regard des conditions

actuelles dans lesquelles se trouvent les peuplements à régénérer. La composition spécifique actuelle des peuplements est la résultante des succès de régénérations passées, après filtrage des étapes de fécondité et de recrutement dans les conditions biotiques et abiotiques courant au moment où se sont déroulés les processus, et après filtrage de la phase de croissance adulte, plus récente. **Les changements climatiques en cours font progressivement diverger les niches de fécondité et de recrutement dans lesquelles les espèces peuvent se régénérer, des conditions dans lesquelles se trouvent actuellement les arbres adultes** (Qiu *et al.*, 2021). Les niches de fécondité et de recrutement différant, la divergence d’avec la distribution actuelle des adultes se fait dans des directions différentes pour les deux processus. Ces disjonctions de niches sont particulièrement visibles en bordure des aires de distribution des espèces et peuvent conduire à des déficits de régénération massifs dans ces zones (Dobrowski *et al.*, 2015 ; E Silva *et al.*, 2012). De tels déficits sont déjà observés (Davis *et al.*, 2016 ; Serra-Diaz *et al.*, 2016) et d’autres, *a priori* plus importants, sont attendus à l’avenir (Sharma *et al.*, 2022).

2.3.2 Situation dans quelques contextes forestiers en France : des problèmes récurrents de régénération

De longue date, des publications relatent des **difficultés de régénération naturelle** des grandes essences forestières, en France et dans les pays voisins : sur chêne (Götmark *et al.*, 2005; Vera, 2000; Watt, 1919), sapin (Drapier, 1985; Duchaufour *et* Rousseau, 1959), épicéa (Ponge *et al.*, 1994; Weissen, 1979) ou hêtre (Silvy-Leligois, 1949; Wagner *et al.*, 2010; Weissen, 1979). Sans surprise, les causes évoquées sont très variables selon les espèces et les contextes de gestion. Elles ont pour origine des limitations dues à la biologie des arbres ou au fonctionnement des écosystèmes (réponses aux événements extrêmes climatiques induisant des mortalités élevées, besoin en lumière des semis déterminant leur survie et leur croissance en milieu fermé, relation allélopathique limitant le développement des semis sous les semenciers de la même espèce, herbivorie, etc.) qui n’ont pas pu être levées par des opérations sylvicoles bien menées (notamment dosage du couvert et du mélange d’essences, gestion des ongulés, gestion de la végétation). Néanmoins, ces études déjà anciennes portent sur des conditions climatiques passées et, en outre, la majorité d’entre elles n’incorporent pas de données microclimatiques, ce qui limite leur utilisation possible pour prédire l’impact des changements climatiques sur la régénération.

Des études plus récentes, réalisées dans différents contextes [peuplements de pin maritime dans le cordon dunaire aquitain (Guignabert *et al.*, 2020 ; Guignabert *et al.*, 2020a ; Guignabert, 2018), forêts mélangées hêtre-sapin-épicéa de montagne (Unkule, 2022), forêt méditerranéenne (Helluy, 2020), chênaie de plaine (réseau Effort, Saïd non publié, et réseau Régéblock, Collet, non publié), font état de difficultés de régénération récurrentes qui mettent en danger le recrutement des espèces désirées et qui semblent au moins en partie liées aux évolutions climatiques récentes.

Actuellement, ces études ponctuelles dans le temps et dans l’espace constituent notre meilleur estimateur de l’état des régénérations en France. En effet, **en l’absence d’un dispositif pérenne de suivi des régénérations forestières, seul capable d’offrir une vue à l’échelle nationale ainsi qu’une perspective historique, nous ne pouvons pas estimer la prévalence actuelle des déficits de régénération en France, ni leur évolution récente ou leurs relations avec les changements climatiques.**

2.3.3 Impacts attendus des changements climatiques sur la régénération naturelle dans quelques grands écosystèmes forestiers en France

2.3.3.1 Chêne sessile et chêne pédonculé en forêt de plaine

Une littérature abondante, française et européenne, traite de la régénération naturelle des chênes sessile et pédonculé et de sa conduite par les gestionnaires. Des difficultés récurrentes dans l'obtention des régénérations ont été rapportées (Mölder *et al.*, 2019). Il s'agit d'un problème historique ancien (Shaw, 1968 ; Watt, 1919) qui prend racine dans les changements de structures des paysages et des modes de gestion forestière et, plus particulièrement, dans la réduction des milieux semi-ouverts et la gestion des ongulés sauvages et domestiques (Bobiec *et al.*, 2018 ; Mölder *et al.*, 2019 ; Vera, 2000). L'étude des différentes étapes du processus de régénération a permis d'identifier certains déterminants du succès de la régénération des chênes sessile et pédonculé.

Les études portant sur la fécondité soulignent l'importance des conditions météorologiques sur les glandées (Schermer *et al.*, 2016). Au cours des deux dernières décennies, une augmentation marquée de la production annuelle de fruits a été observée et mise en relation avec la hausse des températures printanières (Caignard *et al.*, 2017). Par ailleurs, la mise à fleur et la diffusion pollinique s'avèrent très sensibles aux conditions météorologiques printanières (Lebourgeois *et al.*, 2018; Schermer *et al.*, 2019 ; Schermer *et al.*, 2020), faisant de ces deux processus des étapes clé de la dynamique du masting. Les résultats obtenus suggèrent pour les décennies à venir et en moyenne sur l'aire de distribution des chênes, une augmentation de l'intensité des glandées, tant que la disponibilité en eau ne devient pas limitante, assortie d'une augmentation de la variabilité interannuelle de la production de glands (Caignard *et al.*, 2017). En raison de la forte variabilité géographique des conditions climatiques attendues dans le futur, ces évolutions pourront revêtir des caractères différents selon les régions et les localisations.

À l'inverse, les étapes qui déterminent le recrutement ont été étudiées essentiellement en relation avec les facteurs qui peuvent être manipulés par la sylviculture. Ces études s'accordent pour montrer que les chênes (i) nécessitent une ouverture rapide du couvert permettant de dispenser un éclaircissement relatif supérieur à 35 % (Ligot *et al.*, 2013 ; Van Couwenberghe *et al.*, 2013), (ii) demandent un contrôle régulier de la végétation accompagnatrice (Fernandez *et al.*, 2020; Vernay, 2017) et des semis des autres essences notamment le hêtre (Ligot *et al.*, 2013 ; Van Couwenberghe *et al.*, 2013), ainsi (iii) qu'un contrôle strict de la pression exercée par les ongulés (Barrere *et al.*, 2021). Parmi ces études, très peu ont incorporé l'impact des conditions météorologiques sur le recrutement (Kohler *et al.*, 2020). De plus, le corpus disponible comprend une part importante d'études basées sur des données collectées il y a plus de 20 ans, dont les résultats ne peuvent probablement pas être transposés de façon simple aux temps présents.

2.3.3.2 Mélange hêtre-épicéa-sapin en forêt de montagne

La régénération naturelle dans les forêts mélangées hêtre-sapin-épicéa du Jura et de l'arc alpin montre une dynamique lente (Fuhr *et al.*, 2015), à tel point qu'elle peut parfois paraître bloquée (Veuillen *et al.*, 2020). De nombreux travaux menés en France et dans les pays voisins ont permis d'identifier les principaux déterminants de cette dynamique : (i) caractéristiques stationnelles, (ii) conditions météorologiques de l'année, (iii) pression d'herbivorie et (iv) historique de gestion (Diaci *et al.*, 2020 ; Motta, 1996). L'amplitude des changements climatiques observés dans les dernières décennies (augmentation des températures, réduction de l'ETP) et la diversité des conditions stationnelles (sol, altitude, versant) qui offre un large gradient de conditions d'alimentation hydrique et de température de l'air, font des forêts de ces régions un support particulièrement propice pour étudier et anticiper

les impacts des changements climatiques sur la régénération (Mondoni *et al.*, 2012). De plus, la présence d'espèces en mélange permet de comparer les réponses aux changements climatiques d'espèces ayant des besoins écologiques et des stratégies de croissance différents et, en outre, d'estimer les impacts des changements climatiques sur les interactions entre espèces.

Les trois espèces suivent un schéma de masting marqué, qui est largement piloté par la température et le régime hydrique (Davi *et al.*, 2016 ; Hacket-Pain *et al.*, 2019 ; Vacchiano *et al.*, 2017). Néanmoins, on considère que les conditions climatiques attendues dans les prochaines décennies ne devraient pas provoquer d'évolution majeure de la fécondité de trois espèces, car les facteurs climatiques devraient varier dans une gamme où la fécondité est peu sensible aux variations (Andrés *et al.*, 2014 ; Bisi *et al.*, 2016).

Au cours de l'étape de recrutement, les trois espèces montrent une forte sensibilité à la hausse des températures et à la baisse de l'humidité du sol, et cette sensibilité semble plus forte pour l'épicéa et le sapin que pour le hêtre (Kueppers *et al.*, 2017 ; Unkule, 2022). Une baisse importante du recrutement est donc attendue pour les trois espèces, ainsi qu'une dominance accrue du hêtre aux dépens des deux résineux. Par ailleurs, une sensibilité plus forte du sapin aux dégâts causés par les ongulés accentue sa perte de dominance par rapport au hêtre et à l'épicéa (Bernard, 2018 ; Nagel *et al.*, 2015). Les trois espèces présentent des exigences contrastées vis-à-vis de l'éclaircissement sous couvert, le hêtre et le sapin tolérant des conditions d'ombrage beaucoup plus fortes que l'épicéa (Diaci *et al.*, 2020). Néanmoins, en conditions sèches (sur sols calcaires superficiels), la présence d'un couvert adulte au-dessus de la régénération s'avère favorable à la survie des jeunes semis des trois espèces et pourrait limiter la baisse du recrutement attendue dans ces conditions (Simon *et al.*, 2019). Prises dans leur ensemble, ces observations invitent le gestionnaire forestier à (i) contrôler la végétation du sous-bois pour limiter la compétition en eau vis-à-vis des semis, (ii) contrôler la prédation des semis par les ongulés, et (iii) limiter la dimension des trouées réalisées dans le couvert adulte pour favoriser le recrutement des trois espèces, en veillant toutefois à offrir suffisamment de lumière à l'épicéa, qui est le plus exigeant des trois vis-à-vis de l'éclaircissement.

2.3.3.3 Pin maritime dans les forêts dunaires d'Aquitaine

Depuis plus d'une vingtaine d'années, le renouvellement traditionnel des pinèdes de la forêt dunaire aquitaine connaît dans certains secteurs des échecs répétés (Maugard *et Magnin*, 2020). Des travaux récents ont montré que la production annuelle de graines dans ces forêts ne semble pas être limitante (Guignabert *et al.*, 2020; Guignabert *et al.*, 2020b; Guignabert, 2018). Les échecs de régénération observés résident plutôt dans le recrutement et sont liés à la conjonction de plusieurs facteurs : (i) des sécheresses estivales qui réduisent la germination des graines et la survie des plantules et qui sont accentuées par la présence d'une végétation accompagnatrice parfois abondante, (ii) les températures estivales élevées, et (iii) une forte prédation par les ongulés et les rongeurs (Gonzalez *et al.*, 2020). Dans les forêts dunaires aquitaines, on peut significativement augmenter le succès de la régénération par (i) le contrôle de la végétation du sous-bois qui améliore le bilan hydrique des plants, et (ii) la réalisation de coupes d'ensemencement qui assurent un apport de graines sur plusieurs années et protègent les plantules et les semis des températures estivales élevées (Guignabert *et al.*, 2020a, 2020b).

2.3.3.4 Les chênaies en zone méditerranéenne

Les chênaies méditerranéennes sont composées de chêne pubescent ou de chêne vert et couvrent environ 800 000 ha presque entièrement sous forme de taillis. Autrefois régulièrement exploités, les coupes de taillis se sont espacées ou arrêtées et les taillis sont pour beaucoup d'entre eux vieillissants alors même qu'une demande en bois de feu et bois énergie a plus récemment émergé. Ce

vieillesse s'accompagne d'une mortalité plus élevée des souches et d'une diminution forte du nombre de rejets (Ladier *et al.*, 2014) lors d'une reprise du régime de taillis. Régime par ailleurs contesté par certains acteurs de l'environnement et usagers pour des raisons écologiques et sociales. Le passage à une futaie sur souche puis à une futaie par régénération naturelle par graines s'impose alors pour renouveler les peuplements. Cependant, les différentes expérimentations in situ pour favoriser la régénération naturelle (le plus souvent des coupes d'éclaircie et suivi du recrutement) se sont soldées par des échecs (Prévosto *et al.*, 2013). Les semis s'installent mais disparaissent au bout de quelques années, témoignant de difficultés de régénération au moins dans la partie Sud-Est de la France. Les raisons de ce blocage sont pour l'instant mal comprises et nécessitent des recherches complémentaires (Helluy, 2020).

2.4 Perspectives : du monitoring à l'expérimentation

Les décennies à venir vont voir des évolutions majeures dans l'obtention des régénérations forestières, dont il est pour l'heure encore difficile de prédire le sens et la magnitude. En effet, les étapes successives du processus de régénération naturelle, de la floraison à la croissance des semis jusqu'au stade adulte, diffèrent sensiblement dans leurs déterminants climatiques, et chaque espèce possède un schéma de réponses aux facteurs climatiques qui lui est propre. **Nos connaissances sur les conditions assurant le succès de la régénération des principales espèces des forêts françaises et européennes sont abondantes mais, pour nombre d'entre elles, se basent sur des données anciennes et n'incorporent que très partiellement les effets des facteurs climatiques**, ce qui limite leur utilité pour prédire l'évolution de la dynamique des régénérations naturelles en conditions de changements climatiques. Par ailleurs, **l'absence de dispositif national de suivi de l'état des renouvellements forestiers empêche d'estimer la prévalence actuelle des déficits de régénération pour les différentes espèces ou les différentes formations forestières, et de détecter les signes de leur éventuelle occurrence dans le futur**. Les réseaux d'expérimentation (Ecodune, Régéblock, Effort) ou d'observation (Renecofor) existant actuellement sont trop locaux ou temporaires, et/ou insuffisamment répétés et n'offrent pas cette vue d'ensemble. De même, les données issues des suivis de gestion des organismes de gestion forestière semblent actuellement parcellaires ou incomplètes et n'ont pas été mobilisées dans le cadre d'études à large échelle géographique. À l'heure actuelle, l'inventaire des ressources forestières nationales réalisé par l'IGN ne comporte pas de données spécifiques aux stades de semis mais une évolution des protocoles de mesures est en cours, qui incorpore une caractérisation de ce stade. L'observatoire des forêts sentinelles, principalement installées dans les réserves forestières françaises, incorpore une caractérisation de la régénération naturelle.

Les principaux besoins de recherche et de monitoring (suivi continu) pour parvenir à anticiper, détecter et corriger les difficultés de régénération, résident dans la mise en place d'approches complémentaires :

- un système pérenne de suivi des renouvellements à l'échelle nationale, qui explore les grands contextes forestiers ;
- des inventaires ponctuels le long de gradients de conditions climatiques déterminées permettant de répondre à des questions plus ciblées ;
- des expérimentations pour analyser la dynamique de la régénération en réponse aux interventions sylvicoles, dans des réseaux qui explorent des gradients de conditions climatiques dans l'espace et le temps ;
- des retours d'expérience de parcelles en gestion, réalisés selon des protocoles permettant de récupérer des métadonnées.

Idéalement, ces différentes actions devraient être conduites de façon coordonnée, pour échantillonner l'ensemble des contextes sylvicoles d'intérêt et pour collecter des jeux de données

interopérables, dans l'objectif de pouvoir mettre en œuvre des analyses d'ensemble. Une connexion voire une insertion dans les réseaux internationaux existants de suivi des régénérations, notamment le réseau Mastif (Clark *et al.*, 2021) et les réseaux des IFN européens serait fort intéressant (Lines *et al.*, 2020).

Dans ces différentes actions, il ne faudrait pas se cantonner au succès global de la régénération, et il est important de caractériser les différentes étapes du processus de régénération en distinguant au minimum les étapes de fécondité et de recrutement, puisqu'elles répondent à des facteurs climatiques sensiblement différents. À chaque étape, il serait intéressant d'aller au-delà de la caractérisation des stocks de régénération, et de mesurer également les flux de régénération qui seuls permettront de bien comprendre la réponse de la régénération à des facteurs qui peuvent montrer de fortes fluctuations temporelles. Les déterminants de la dynamique de la régénération sont véritablement multifactoriels et, parmi l'ensemble des facteurs impliqués, les contraintes hydriques et thermiques et leurs impacts sur les jeunes semis, ainsi que les strates de végétation et leur rôle sur la modulation du microclimat, semblent devoir être étudiés en priorité. Ces facteurs peuvent être manipulés par la sylviculture et le type et l'intensité des opérations sylvicoles à réaliser pour favoriser la régénération doivent être évalués.

2.5 Pistes de recommandations

Quelques pistes de recommandations pour la conduite des régénérations forestières peuvent être ouvertes. Dans l'état de nos connaissances actuelles, ces pistes reposent essentiellement sur des bases théoriques et, pour la plupart des espèces, ne sont pas étayées par des observations en forêt. Avant d'être généralisées, elles demandent donc à être testées et validées pour différentes espèces et différents contextes de gestion, par des expérimentations ou par des tests en gestion.

Pour favoriser la régénération naturelle dans des conditions climatiques futures attendues, la sylviculture peut suivre deux stratégies complémentaires :

1. pallier la variabilité de la production annuelle de graines et la baisse de la fécondité. D'une part, il s'agit de saisir les opportunités de régénération offertes par les bonnes années de fructification en **déclenchant après chaque épisode de masting les opérations sylvicoles qui permettront de profiter au mieux des graines disponibles**. Néanmoins, ces épisodes sont difficiles à prédire, et cela demande donc de mettre en place un mode de gestion opportuniste qui permet de profiter des fenêtres d'opportunité quand elles se présentent. D'autre part, cela consiste à augmenter les occasions de régénération en **maintenant des semenciers dans les parcelles tant qu'un capital de régénération (nombre de semis considérés comme acquis) suffisant n'est pas présent**. Cela permet d'assurer un apport de graines sur plusieurs années et de mieux enjamber les années défavorables au développement des jeunes semis ;
2. favoriser le recrutement en respectant au mieux les exigences écologiques des semis. Ceci se base principalement sur la **gestion de la végétation du sous-bois** et le **dosage du couvert adulte** dans le but d'améliorer la disponibilité en eau du sol et de réduire les températures et l'exposition au rayonnement du soleil des semis, pour améliorer leur survie et leur croissance. Dans le futur, si les conditions climatiques deviennent plus contraignantes, notamment si elles se font plus sèches, l'effet abri dispensé par le couvert végétal gagnera en importance, et pourrait devenir prépondérant par rapport aux effets négatifs de la compétition pour l'eau et la lumière. Dans ces conditions, le **maintien d'un couvert** deviendrait favorable à la survie des semis. Si cette tendance générale est attendue, les situations où il devient bénéfique de maintenir un abri végétal autour des semis et les modalités précises que doit recouvrir l'abri ainsi créé sont actuellement difficiles à identifier.

2.6 Références bibliographiques

- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2005. Designing Forest Vegetation Management Strategies Based On The Mechanisms And Dynamics Of Crop Tree Competition By Neighbouring Vegetation. *Forestry* 79, 3–27.
- Barrere, J., Petersson, L.K., Boulanger, V., Collet, C., Felton, A.M., Löf, M., Saïd, S., 2021. Canopy openness and exclusion of wild ungulates act synergistically to improve oak natural regeneration. *Forest Ecology and Management* 487, 118976. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118976>
- Barthod, C., Dupouey, J., Larrère, R., Sarrazin, F., 2021. La libre évolution, un concept aux multiples facettes. *Revue forestière française* 73, 105–114.
- Barton, K.E., Hanley, M.E., 2013. Seedling–herbivore interactions: insights into plant defence and regeneration patterns. *Annals of Botany* 112, 643–650. <https://doi.org/10.1093/aob/mct139>
- Bernard, M., 2018. Changements climatiques et herbivorie: influence sur la régénération et le potentiel d’avenir des forêts mélangées (Thèse Université Montpellier, 288p.).
- Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Bisi, F., von Hardenberg, J., Bertolino, S., Wauters, L.A., Imperio, S., Preatoni, D.G., Provenzale, A., Mazzamuto, M.V., Martinoli, A., 2016. Current and future conifer seed production in the Alps: testing weather factors as cues behind masting. *Eur J Forest Res* 135, 743–754. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0969-4>
- Bobiec, A., Reif, A., Öllerer, K., 2018. Seeing the oakscape beyond the forest: a landscape approach to the oak regeneration in Europe. *Landscape Ecol* 33, 513–528. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0619-y>
- Bogdziewicz, M., Kelly, D., Thomas, P.A., Lageard, J.G.A., Hacket-Pain, A., 2020. Climate warming disrupts mast seeding and its fitness benefits in European beech. *Nat. Plants* 6, 88–94. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0592-8>
- Caignard, T., Kremer, A., Firmat, C., Nicolas, M., Venner, S., Delzon, S., 2017. Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. *Sci Rep* 7, 8555. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09172-7>
- Calama, R., Manso, R., Lucas-Borja, M.E., Espelta, J.M., Piqué, M., Bravo, F., Del Peso, C., Pardos, M., 2017. Natural regeneration in Iberian pines: A review of dynamic processes and proposals for management. *Forest Syst* 26, eR02S. <https://doi.org/10.5424/fs/2017262-11255>
- Clark, J.S., Andrus, R., Aubry-Kientz, M., Bergeron, Y., Bogdziewicz, M., Bragg, D.C., Brockway, D., Cleavitt, N.L., Cohen, S., Courbaud, B., Daley, R., Das, A.J., Dietze, M., Fahey, T.J., Fer, I., Franklin, J.F., Gehring, C.A., Gilbert, G.S., Greenberg, C.H., Guo, Q., HilleRisLambers, J., Ibanez, I., Johnstone, J., Kilner, C.L., Knops, J., Koenig, W.D., Kunstler, G., LaMontagne, J.M., Legg, K.L., Luongo, J., Lutz, J.A., Macias, D., McIntire, E.J.B., Messaoud, Y., Moore, C.M., Moran, E., Myers, J.A., Myers, O.B., Nunez, C., Parmenter, R., Pearse, S., Pearson, S., Poulton-Kamakura, R., Ready, E., Redmond, M.D., Reid, C.D., Rodman, K.C., Scher, C.L., Schlesinger, W.H., Schwantes, A.M., Shanahan, E., Sharma, S., Steele, M.A., Stephenson, N.L., Sutton, S., Swenson, J.J., Swift, M., Veblen, T.T., Whipple, A.V., Whitham, T.G., Wion, A.P., Zhu, K., Zlotin, R., 2021. Continent-wide tree fecundity driven by indirect climate effects. *Nat Commun* 12, 1242. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20836-3>
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichten, J., McLachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P., 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *Am. J. Bot.* 86, 1–16. <https://doi.org/10.2307/2656950>

- Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Rey Benayas, J.M., Michalet, R., 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *Journal of Ecology* 98, 687–696. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01655.x>
- Davi, H., Cailleret, M., Restoux, G., Amm, A., Pichot, C., Fady, B., 2016. Disentangling the factors driving tree reproduction. *Ecosphere* 7. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1389>
- Davis, F.W., Sweet, L.C., Serra-Diaz, J.M., Franklin, J., McCullough, I., Flint, A., Flint, L., Dingman, J.R., Regan, H.M., Syphard, A.D., Hannah, L., Redmond, K., Moritz, M.A., 2016. Shrinking windows of opportunity for oak seedling establishment in southern California mountains. *Ecosphere* 7. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1573>
- de Andrés, E.G., Camarero, J.J., Martínez, I., Coll, L., 2014. Uncoupled spatiotemporal patterns of seed dispersal and regeneration in Pyrenean silver fir populations. *Forest Ecology and Management* 319, 18–28. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.050>
- Dey, D.C., Knapp, B.O., Battaglia, M.A., Deal, R.L., Hart, J.L., O'Hara, K.L., Schweitzer, C.J., Schuler, T.M., 2019. Barriers to natural regeneration in temperate forests across the USA. *New Forests* 50, 11–40. <https://doi.org/10.1007/s11056-018-09694-6>
- Diaci, J., Rozman, J., Rozman, A., 2020. Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings? *Forest Ecology and Management* 455, 117688. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117688>
- Dobrowski, S.Z., Swanson, A.K., Abatzoglou, J.T., Holden, Z.A., Safford, H.D., Schwartz, M.K., Gavin, D.G., 2015. Forest structure and species traits mediate projected recruitment declines in western US tree species: Tree recruitment patterns in the western US. *Global Ecology and Biogeography* 24, 917–927. <https://doi.org/10.1111/geb.12302>
- Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K., Willis, C.G., 2010. Germination, Postgermination Adaptation, and Species Ecological Ranges. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41, 293–319. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715>
- Drapier, J., 1985. Les difficultés de régénération naturelle du Sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique. *Rev. For. Fr.* 45. <https://doi.org/10.4267/2042/21785>
- Duchauffour, Ph., Rousseau, L.-Z., 1959. Les phénomènes d'intoxication des plantules de résineux par le manganèse dans les humus forestières. *Rev. For. Fr.* 835. <https://doi.org/10.4267/2042/27559>
- E.Silva, D., Mazzella, P.R., Legay, M., Corcket, E., Dupouey, J.L., 2012. Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? *Forest Ecology and Management* 266, 263–272.
- Fernandez, M., Malagoli, P., Vernay, A., Améglio, T., Balandier, P., 2020. Echecs de régénération du chêne en présence de molinie: au-delà d'une simple compétition pour les ressources. *Rendez-vous techniques de l'ONF* 39, 39–45.
- Feurdean, A., Bhagwat, S.A., Willis, K.J., Birks, H.J.B., Lischke, H., Hickler, T., 2013. Tree Migration-Rates: Narrowing the Gap between Inferred Post-Glacial Rates and Projected Rates. *PLoS ONE* 8, e71797. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071797>
- Fuhr, M., Weyant, J., Durand, N., Riond, C., 2015. Dynamique de fermeture des grandes trouées dans les forêts de montagne des Alpes du Nord. *Rendez-vous techniques ONF* 3–10.
- Gonzalez, M., Augusto, L., Maugard, F., Delerue, F., 2020. Ecologie de l'installation du pin maritime dans les forêts de dune d'Aquitaine. Journée de restitution du projet ECODUNE.

- Götmark, F., Fridman, J., Kempe, G., Norden, B., 2005. Broadleaved tree species in conifer-dominated forestry: Regeneration and limitation of saplings in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 214, 142–157. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.04.001>
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52, 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Guignabert, A., 2018. Etude des processus de régénération naturelle du pin maritime en contexte de dune forestière gérée. Influence de la sylviculture, du climat et des interactions biotiques. Thèse Univ. Bordeaux.
- Guignabert, A., Augusto, L., Delerue, F., Maugard, F., Gire, C., Magnin, C., Niollet, S., Gonzalez, M., 2020a. Combining partial cutting and direct seeding to overcome regeneration failures in dune forests. *Forest Ecology and Management* 476, 118466. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118466>
- Guignabert, A., Gonzalez, M., Delerue, F., Maugard, F., Augusto, L., 2020b. La régénération du pin maritime dans les forêts dunaires d'Aquitaine: un processus complexe et multifactoriel. *Rendez-vous techniques de l'ONF* 67–68, 52–60.
- Guignabert, Augusto, L., Delerue, F., Maugard, F., Gire, C., Magnin, C., Niollet, S., Gonzalez, M., 2020. Combining partial cutting and direct seeding to overcome regeneration failures in dune forests. *Forest Ecology and Management* 476, 118466. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118466>
- Hacket-Pain, A., Ascoli, D., Berretti, R., Mencuccini, M., Motta, R., Nola, P., Piussi, P., Ruffinatto, F., Vacchiano, G., 2019. Temperature and masting control Norway spruce growth, but with high individual tree variability. *Forest Ecology and Management* 438, 142–150. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.014>
- Hanbury-Brown, A.R., Ward, R.E., Kueppers, L.M., 2022. Forest regeneration within Earth system models: current process representations and ways forward. *New Phytologist* 235, 20–40. <https://doi.org/10.1111/nph.18131>
- Helluy, M., 2020. Adapter la gestion des forêts méditerranéennes au changement climatique : rôle des strates de végétation et modélisation fonctionnelle de la dynamique forestière (Thèse Université Aix-Marseille, 196 p).
- Herrera, C., Jordano, P., Guitian, J., Traveset, A., 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist* 152, 576–594.
- Ibáñez, I., Katz, D.S.W., Lee, B.R., 2017. The contrasting effects of short-term climate change on the early recruitment of tree species. *Oecologia* 184, 701–713. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3889-1>
- IGN, 2021. Le Mémento - Inventaire forestier - Édition 2021.
- Journé, V., Andrus, R., Aravena, M., Ascoli, D., Berretti, R., Berveiller, D., Bogdziewicz, M., Boivin, T., Bonal, R., Caignard, T., Calama, R., Camarero, J.J., Chang-Yang, C., Courbaud, B., Courbet, F., Curt, T., Das, A.J., Daskalidou, E., Davi, H., Delpierre, N., Delzon, S., Dietze, M., Donoso Calderon, S., Dormont, L., Maria Espelta, J., Fahey, T.J., Farfan-Rios, W., Gehring, C.A., Gilbert, G.S., Gratzner, G., Greenberg, C.H., Guo, Q., Hacket-Pain, A., Hampe, A., Han, Q., Lambers, J.H.R., Hoshizaki, K., Ibanez, I., Johnstone, J.F., Kabeya, D., Kays, R., Kitzberger, T., Knops, J.M.H., Kobe, R.K., Kunstler, G., Lagueard, J.G.A., LaMontagne, J.M., Leininger, T., Limousin, J., Lutz, J.A., Macias, D., McIntire, E.J.B., Moore, C.M., Moran, E., Motta, R., Myers, J.A., Nagel, T.A., Noguchi, K., Ourcival, J., Parmenter, R., Pearce, I.S., Perez-Ramos, I.M., Piechnik, L., Poulsen, J., Poulton-Kamakura, R., Qiu, T., Redmond, M.D., Reid, C.D., Rodman, K.C., Rodriguez-Sanchez, F., Sanguinetti, J.D., Scher, C.L., Marle, H.S.V.,

- Seget, B., Sharma, S., Silman, M., Steele, M.A., Stephenson, N.L., Straub, J.N., Swenson, J.J., Swift, M., Thomas, P.A., Uriarte, M., Vacchiano, G., Veblen, T.T., Whipple, A.V., Whitham, T.G., Wright, B., Wright, S.J., Zhu, K., Zimmerman, J.K., Zlotin, R., Zywiec, M., Clark, J.S., 2022. Globally, tree fecundity exceeds productivity gradients. *Ecology Letters* 25, 1471–1482. <https://doi.org/10.1111/ele.14012>
- Kelly, D., 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution* 9, 465–470. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90310-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90310-7)
- Kohler, M., Pyttel, P., Kuehne, C., Modrow, T., Bauhus, J., 2020. On the knowns and unknowns of natural regeneration of silviculturally managed sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) forests—a literature review. *Annals of Forest Science* 77, 101. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00998-2>
- Kueppers, L.M., Conlisk, E., Castanha, C., Moyes, A.B., Germino, M.J., Valpine, P., Torn, M.S., Mitton, J.B., 2017. Warming and provenance limit tree recruitment across and beyond the elevation range of subalpine forest. *Glob Change Biol* 23, 2383–2395. <https://doi.org/10.1111/gcb.13561>
- Ladier, J., Tessier, C., Amandier, L., Prévosto, B., 2014. Gestion du chêne pubescent dans le Sud-est de la France. Quelle alternative au taillis simple? *Rendez-vous techniques de l'ONF* 44, 9–16.
- Le Roncé, I., Gavinet, J., Ourcival, J., Mouillot, F., Chuine, I., Limousin, J., 2021. Holm oak fecundity does not acclimate to a drier world. *New Phytol* 231, 631–645. <https://doi.org/10.1111/nph.17412>
- Lebourgeois, F., Delpierre, N., Dufrêne, E., Cecchini, S., Macé, S., Croisé, L., Nicolas, M., 2018. Assessing the roles of temperature, carbon inputs and airborne pollen as drivers of fructification in European temperate deciduous forests. *Eur J Forest Res* 137, 349–365. <https://doi.org/10.1007/s10342-018-1108-1>
- Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., Claessens, H., 2013. Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *Forest Ecology and Management* 304, 391–398. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.050>
- Lines, E.R., Zavala, M.A., Ruiz-Benito, P., Coomes, D.A., 2020. Capturing juvenile tree dynamics from count data using Approximate Bayesian Computation. *Ecography* 43, 406–418. <https://doi.org/10.1111/ecog.04824>
- Manso, R., Pukkala, T., Pardos, M., Miina, J., Calama, R., 2014. Modelling *Pinus pinea* forest management to attain natural regeneration under present and future climatic scenarios. *Can. J. For. Res.* 44, 250–262. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0179>
- Maugard, F., Magnin, C., 2020. Améliorer la réussite de la régénération naturelle du pin maritime dans les forêts dunaires d'Aquitaine. *Rendez-vous techniques ONF* 46–51.
- Mölder, A., Sennhenn-Reulen, H., Fischer, C., Rumpf, H., Schönfelder, E., Stockmann, J., Nagel, R.-V., 2019. Success factors for high-quality oak forest (*Quercus robur*, *Q. petraea*) regeneration. *For. Ecosyst.* 6, 49. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0206-y>
- Mondoni, A., Rossi, G., Orsenigo, S., Probert, R.J., 2012. Climate warming could shift the timing of seed germination in alpine plants. *Annals of Botany* 110, 155–164. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs097>
- Motta, R., 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 88, 93–98.
- Nagel, T.A., Diaci, J., Jerina, K., Kobal, M., Rozenbergar, D., 2015. Simultaneous influence of canopy decline and deer herbivory on regeneration in a conifer–broadleaf forest. *Can. J. For. Res.* 45, 266–275. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0249>
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander Jr., J.A., Kobe, R.K., 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Can. J. For. Res.* 24, 2172–2183. <https://doi.org/10.1139/x94-280>

- Parmesan, C., Hanley, M.E., 2015. Plants and climate change: complexities and surprises. *Annals of Botany* 116, 849–864. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv169>
- Pearse, I.S., Koenig, W.D., Kelly, D., 2016. Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytol* 212, 546–562. <https://doi.org/10.1111/nph.14114>
- Pearse, I.S., LaMontagne, J.M., Koenig, W.D., 2017. Inter-annual variation in seed production has increased over time (1900–2014). *Proc. R. Soc. B.* 284, 20171666. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1666>
- Ponge, J.-F., André, J., Bernier, N., Gallet, C., 1994. La régénération naturelle : connaissances actuelles. le cas de l'épicéa en forêt de macot (Savoie). *Rev. For. Fr.* 25. <https://doi.org/10.4267/2042/26510>
- Prévosto, B., Ripert, C., Ostermeyer, R., 2013. Eclaircir est-il suffisant pour favoriser la régénération de taillis de chêne blanc ? Retour sur un dispositif expérimental installé il y a 27 ans en forêt domaniale de Lure (Alpes-de-Haute-Provence). *Forêt méditerranéenne* 24, 3–12.
- Qiu, T., Sharma, S., Woodall, C.W., Clark, J.S., 2021. Niche Shifts From Trees to Fecundity to Recruitment That Determine Species Response to Climate Change. *Front. Ecol. Evol.* 9, 719141. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.719141>
- Schermer, É., Bel-Venner, M., Fouchet, D., Siberchicot, A., Boulanger, V., Caignard, T., Thibaudon, M., Oliver, G., Nicolas, M., Gaillard, J., Delzon, S., Venner, S., 2019. Pollen limitation as a main driver of fruiting dynamics in oak populations. *Ecol Lett* 22, 98–107. <https://doi.org/10.1111/ele.13171>
- Schermer, É., Bel-Venner, M., Gaillard, J., Dray, S., Boulanger, V., Le Roncé, I., Oliver, G., Chuine, I., Delzon, S., Venner, S., 2020. Flower phenology as a disruptor of the fruiting dynamics in temperate oak species. *New Phytol* 225, 1181–1192. <https://doi.org/10.1111/nph.16224>
- Schermer, É., Boulanger, V., Delzon, S., Saïd, S., Focardi, S., Guibert, B., Gaillard, J., Venner, S., 2016. Fluctuations des glandées chez les chênes : Mieux les comprendre pour mieux gérer la régénération des chênaies. *Rendez-vous techniques de l'ONF* 50, 21–29.
- Serra-Diaz, J.M., Franklin, J., Sweet, L.C., McCullough, I.M., Syphard, A.D., Regan, H.M., Flint, L.E., Flint, A.L., Dingman, J.R., Moritz, M.A., Redmond, K., Hannah, L., Davis, F.W., 2016. Averaged 30 year climate change projections mask opportunities for species establishment. *Ecography* 39, 844–845. <https://doi.org/10.1111/ecog.02074>
- Sharma, S., Andrus, R., Bergeron, Y., Bogdziewicz, M., Bragg, D.C., Brockway, D., Cleavitt, N.L., Courbaud, B., Das, A.J., Dietze, M., Fahey, T.J., Franklin, J.F., Gilbert, G.S., Greenberg, C.H., Guo, Q., Hille Ris Lambers, J., Ibanez, I., Johnstone, J.F., Kilner, C.L., Knops, J.M.H., Koenig, W.D., Kunstler, G., LaMontagne, J.M., Macias, D., Moran, E., Myers, J.A., Parmenter, R., Pearse, I.S., Poulton-Kamakura, R., Redmond, M.D., Reid, C.D., Rodman, K.C., Scher, C.L., Schlesinger, W.H., Steele, M.A., Stephenson, N.L., Swenson, J.J., Swift, M., Veblen, T.T., Whipple, A.V., Whitham, T.G., Wion, A.P., Woodall, C.W., Zlotin, R., Clark, J.S., 2022. North American tree migration paced by climate in the West, lagging in the East. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 119, e2116691118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2116691118>
- Shaw, M.W., 1968. Factors Affecting the Natural Regeneration of Sessile Oak (*Quercus Petraea*) in North Wales: I. A Preliminary Study of Acorn Production, Viability and Losses. *The Journal of Ecology* 56, 565. <https://doi.org/10.2307/2258251>
- Shibata, M., Masaki, T., Yagihashi, T., Shimada, T., Saitoh, T., 2020. Decadal changes in masting behaviour of oak trees with rising temperature. *J Ecol* 108, 1088–1100. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13337>
- Silvy-Leligois, P., 1949. Les problèmes de la régénération dans les hêtraies normandes. *Rev. For. Fr.* 426. <https://doi.org/10.4267/2042/27637>

- Simon, A., Katzensteiner, K., Gratzner, G., 2019. Drivers of forest regeneration patterns in drought prone mixed-species forests in the Northern Calcareous Alps. *Forest Ecology and Management* 453, 117589. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117589>
- Smit, C., Ouden, J., Díaz, M., 2008. Facilitation of *Quercus ilex* recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science* 19, 193–200. <https://doi.org/10.3170/2007-8-18352>
- Unkule, M., 2022. Régénération des forêts mixtes épicéa - sapin - hêtre sous la pression du climat et des ongulés. Thèse Univ.Grenoble Alpes.
- Vacchiano, G., Hacket-Pain, A., Turco, M., Motta, R., Maringer, J., Conedera, M., Drobyshev, I., Ascoli, D., 2017. Spatial patterns and broad-scale weather cues of beech mast seeding in Europe. *New Phytol* 215, 595–608. <https://doi.org/10.1111/nph.14600>
- Van Couwenberghe, R., Gégout, J.-C., Lacombe, E., Collet, C., 2013. Light and competition gradients fail to explain the coexistence of shade-tolerant *Fagus sylvatica* and shade-intermediate *Quercus petraea* seedlings. *Annals of Botany* 112, 1421–1430. <https://doi.org/10.1093/aob/mct200>
- Vera, F.W.M., 2000. *Grazing Ecology and Forest History*. CABI Publishing, pp. 13–60.
- Vernay, A., 2017. De la complexité fonctionnelle et écophysiological des ressources lumière, azote et eau dans le réseau précoce d'interactions entre le jeune chêne (*Quercus petraea*) et deux Poacées (*D. cespitosa* et *M. caerulea*) : conséquences pour la régénération des chênaies tempérées (Thèse, Université Clermont Auvergne, 212 p.).
- Veuillen, L., Malabeux, L., Riond, C., Cornevin, D., 2020. Le travail du sol en montagne: enjeux, expérimentations passées et pratiques actuelles. *Rendez-vous techniques de l'ONF* 67–68, 16–21.
- Wagner, S., Collet, C., Madsen, P., Nakashizuka, T., Nyland, R.D., Sagheb-Talebi, K., 2010. Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. *Forest Ecology and Management* 259, 2172–2182. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.029>
- Walck, J.L., Hidayati, S.N., Dixon, K.W., Thompson, K., Poschlod, P., 2011. Climate change and plant regeneration from seed: CLIMATE CHANGE AND PLANT REGENERATION. *Global Change Biology* 17, 2145–2161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- Watt, A.S., 1925. On the Ecology of British Beechwoods with Special Reference to Their Regeneration: Part II, Sections II and III. The Development and Structure of Beech Communities on the Sussex Downs. *The Journal of Ecology* 13, 27. <https://doi.org/10.2307/2255556>
- Watt, A.S., 1919. On the Causes of Failure of Natural Regeneration in British Oakwoods. *The Journal of Ecology* 7, 173. <https://doi.org/10.2307/2255275>
- Weissen, F., 1979. La régénération naturelle de l'Épicéa en Ardenne. *Bulletin de la Société Royale Forestière de Belgique* 86, 115–123.
- Zhu, K., Woodall, C.W., Ghosh, S., Gelfand, A.E., Clark, J.S., 2014. Dual impacts of climate change: forest migration and turnover through life history. *Glob Change Biol* 20, 251–264. <https://doi.org/10.1111/gcb.12382>