

COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE

UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBOUX AGRO-BIO TECH

**Comment le changement climatique influence-t-il la croissance du
hêtre (*Fagus sylvatica* L.) le long du gradient bioclimatique de
la Belgique ? Une approche dendroécologique.**

Nicolas LATTE

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de docteur
en sciences agronomiques et ingénierie biologique

Promoteur :

Pr. Hugues CLAESSENS

Année 2017



Comment le changement climatique influence-t-il la croissance du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) le long du gradient bioclimatique de la Belgique ? Une approche dendroécologique.

How does climate change influence the growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) along the bioclimatic gradient of Belgium? A dendroecological approach.

Résumé

Les nombreuses pertes de vitalité observées sur le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) un peu partout en Europe ont suscité des craintes grandissantes auprès des forestiers, en particulier quant au comportement futur de l'essence face au changement climatique.

Les recherches doctorales se sont intéressées à la relation entre le hêtre et son environnement dans le contexte des changements globaux par l'intermédiaire de la dendroécologie, association de la dendrochronologie et de l'écologie forestière. L'accroissement radial a été utilisé pour évaluer l'effet des changements globaux, et plus particulièrement du changement climatique, sur le développement et la vitalité du hêtre au cours du temps le long du gradient bioclimatique de Belgique. Les diverses analyses ont été réalisées à l'aide des outils dendrochronologiques (années caractéristiques, sensibilité moyenne, corrélations accroissement-climat, etc.) et par diverses approches de modélisation (modèles linéaires et non linéaires mixtes, régression des moindres carrés partiels, etc.) tout en considérant plusieurs échelles : l'arbre, le peuplement et la région.

Les résultats montrent que le climat a eu une influence prépondérante sur l'accroissement du hêtre depuis le milieu du 20^{ème} siècle, d'une manière relativement uniforme à l'échelle de la Belgique. La sensibilité climatique du hêtre a augmenté, en particulier, sous l'effet de l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des canicules estivales et sécheresses printanières. En parallèle, l'accroissement moyen a progressivement diminué suite aux fortes réductions d'accroissement annuel induites par les années climatiques stressantes. L'influence grandissante du climat a masqué l'effet des conditions stationnelles locales et a synchronisé l'accroissement le long du gradient bioclimatique. L'augmentation de la sensibilité climatique et la diminution de l'accroissement moyen sont plus marquées en plaine qu'en zone submontagnarde et, pour un site donné, les jeunes arbres sont moins sensibles que les vieux. Bien que la sensibilité augmente et que l'accroissement diminue naturellement avec l'âge, l'effet du changement climatique a été largement supérieur à celui de l'âge. Par ailleurs, au sein d'un arbre, le long de sa tige principale, la sensibilité climatique diminue légèrement depuis la hauteur de poitrine jusqu'à la base du houppier puis elle augmente fortement jusqu'au sommet.

Ces résultats sont interprétés sur base des connaissances sur l'écophysiologie du hêtre, à l'échelle de la Belgique mais aussi dans le contexte plus large de son aire de distribution. Les rôles relatifs de l'intensification de la sylviculture, de la compaction des sols et des retombées azotées (pollution atmosphérique), ainsi que les conséquences du changement climatique passé et futur sur le hêtre sont discutés. Des recoupements avec d'autres études sur le hêtre réalisées en Europe tendent à montrer que l'espèce est affectée sur la quasi-totalité de son aire de distribution (hormis en haute altitude et haute latitude). Contrairement à ce que l'on pourrait penser, le hêtre n'est donc pas seulement affecté à la limite Sud de sa distribution (Méditerranée). Même si les conditions environnementales sont plus favorables en Belgique, le hêtre y a aussi d'autant plus à perdre.

Jusqu'à aujourd'hui, le hêtre a résisté à son environnement changeant. Malgré l'augmentation de la sensibilité climatique et la diminution de l'accroissement moyen, les dépérissements observés durant ces dernières années en Belgique ont été peu fréquents et généralement isolés. Toutefois, au vu du changement climatique à venir, le risque phytosanitaire ne pourra qu'augmenter. La politique forestière devrait dès à présent intégrer ce risque et préparer les gestionnaires à anticiper et à prévenir.

Summary

Health anomalies (e.g., worsening crown conditions) on beech (*Fagus sylvatica* L.) observed throughout Europe since the 1990s have raised growing concerns among foresters, particularly about the future behavior of the species in the face of climate change.

This PhD research examined the relationship between beech and its environment in the context of global changes using dendroecology, combination of dendrochronology and forest ecology. The radial growth was used to evaluate the effects of global changes, particularly climate change, on beech development and vitality over time along a bioclimatic gradient in Belgium. Various analyses were carried out using dendrochronological tools (pointer years, mean sensitivity, growth-climate correlation, etc.) and modeling approaches (linear and non-linear mixed models, partial least squares regression, etc.) considering several scales: tree, stand and region.

Results show that climate predominantly influenced beech growth since the mid-20th century and did so rather uniformly across Belgium. Beech mean sensitivity increased mainly in response to the higher frequency and intensity of summer heat waves and spring droughts. Isolated but pronounced annual growth reductions induced a gradual diminution of mean growth. The increasing influence of climate progressively concealed the effect of local site growing conditions inducing strong between-sites synchronization along the bioclimatic gradient. Increasing mean sensitivity and decreasing mean growth were more pronounced in lowlands than in uplands, and for a given site, older trees are more affected than younger ones. Although mean sensitivity increases and mean growth decreases naturally with age, the climate change effect was much more important than the age effect. Furthermore, within a tree, along the main stem, climate sensitivity slightly decreased from breast height to crown base and strongly increased from crown base to tree top.

These results were interpreted based on ecophysiological knowledge of beech. The influences of silviculture, soil compaction and nitrogen deposition (as part of atmospheric pollution) as well as the consequences of the past and future climate change on beech were discussed. Comparisons with other studies in Europe highlighted that beech is affected on a large part of its natural distribution range (except in high altitude and high latitude). Contrary to what one might think, beech is not only affected in the southern limit (Mediterranean). Although growing conditions are more favorable in Belgium, beech has also more to lose.

Beech has coped with global change up to now. Although its climate sensitivity increased and its mean growth decreased, diebacks observed these last years in Belgium were scarce and generally scattered. However, considering the upcoming climate change, the phytosanitary risk will undeniably increase. Forest policy should now integrate that risk and prepare managers to anticipate and prevent it.

Copyright. Aux termes de la loi belge du 30 juin 1994 sur le droit d'auteur et les droits voisins, seul l'auteur a le droit de reproduire partiellement ou complètement cet ouvrage de quelque façon et forme que ce soit ou d'en autoriser la reproduction partielle ou complète de quelque manière et sous quelque forme que ce soit. Toute photocopie ou reproduction sous autre forme est donc faite en violation de la dite loi et des modifications ultérieures.

Remerciements

Cette thèse n'aurait pas pu être menée à bien sans la contribution de nombreuses personnes.

Tout d'abord, je tiens à remercier Hugues Claessens pour m'avoir fait confiance et confier un projet de recherche passionnant. En tant que doctorant, il est difficile de trouver un meilleur promoteur : passionné, compréhensif et relax ! Merci pour ta disponibilité et ton encadrement de tous les jours, pour le partage de ton savoir-faire et ton soutien au sens large durant ces 5 années.

Je tiens aussi à remercier François Lebourgeois pour son aide inestimable lors de la conception et la rédaction des articles scientifiques. En jouant le rôle du reviewer exigeant, tu as largement contribué à l'amélioration de la qualité et de la portée de la recherche. Nos échanges et discussions ont été riches et joviales.

J'adresse aussi mes plus sincères remerciements au personnel de l'unité de gestion des ressources forestières. L'air de rien, l'ambiance chaleureuse et la convivialité qui y règnent ont participé à l'accomplissement du doctorat. Je remercie en particulier Amaury André, Lahcen Hadjiy, Frédéric Henrotay, Benoît Mackels et Adrien Schot pour le prélèvement des échantillons, leur préparation et la mesure des cernes, et Axelle Oger pour son appui avec son TFE.

Je remercie le SPW-DG03-DNF (Accord-Cadre de Recherche et Vulgarisation forestières) et Bruxelles Environnement (IBGE) pour le financement du projet et les agents forestiers de ces institutions pour l'autorisation de l'abatage d'arbres et du prélèvement des rondelles dans leur cantonnement/triage. Je remercie aussi Vincent Kint, Stéphane Vanwijnsberghe, Thomas Drouet et Valérie Penninckx pour leur collaboration et le partage de données.

Enfin, mes remerciements vont aux membres de mon comité de thèse, à savoir Yves Brostaux, Adeline Fayolle, Jacques Hébert et Philippe Lejeune pour avoir prodigué de précieux conseils au cours de l'avancement de la thèse. J'exprime aussi ma gratitude à Hans Beeckman et Kris Verheyen, membres extérieurs du Jury, pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Last, but far from least, je remercie les membres de ma famille et mes proches qui m'ont soutenu et encouragé tout au long de la thèse. Au-delà de la recherche scientifique, l'aboutissement de cette thèse est aussi le fruit de choses moins tangibles, telles que la compréhension, la tendresse et l'amour. Florence, Maxandre et Alban, mes dernières pensées ne peuvent qu'aller vers vous...

Avant-propos

La dissertation originale se présente sous la forme d'une thèse à articles comprenant trois articles scientifiques. Ces articles ont été insérés dans le texte structuré en cinq chapitres. Le premier chapitre décrit le contexte, définit les objectifs et synthétise les matériels et méthodes. Les trois chapitres suivants introduisent les articles scientifiques de la thèse et servent de fil conducteur entre ceux-ci. Le dernier chapitre synthétise les résultats de l'ensemble de la recherche et les discute. En complément, deux articles de vulgarisation, sont fournis en annexes. Le premier décrit le concept et les techniques de la dendroécologie. Le second synthétise et vulgarise les principaux résultats de la thèse.

Publications

Articles scientifiques (en anglais)

Latte, N., Lebourgeois, F., Claessens, H. (2015c) Increased tree-growth synchronization of beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to climate change in northwestern Europe. *Dendrochronologia* 33, 69-77.

Latte, N., Lebourgeois, F., Claessens, H. (2016a) Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. *Trees - Structure and Function* 30, 189-201.

Latte, N., Perin, J., Kint, V., Lebourgeois, F., Claessens, H. (2016b) Major changes in growth rate and growth variability of beech (*Fagus sylvatica* L.) related to soil alteration and climate change in Belgium. *Forests* 7, 174.

Articles vulgarisés (en français)

Latte, N., Debruxelles, J., Sohier, C., Degré, A., Claessens, H. (2012) La dendroécologie : un outil pour affiner nos connaissances sur l'autoécologie des essences forestières. *Forêt Wallonne* 116, 3-17.

Latte, N., Kint, V., Drouet, T., Penninckx, V., Lebourgeois, F., Vanwijnsberghe, S., Claessens, H. (2015b) Dendroécologie du hêtre en Forêt de Soignes. Les cernes des arbres nous renseignent sur les changements récents et futurs. *Forêt.Nature* 137, 24-37.

Table des matières

CHAPITRE 1. INTRODUCTION GÉNÉRALE	14
1.1 OBJECTIF GÉNÉRAL	14
1.2 LE HÊTRE	15
1.3 LES CHANGEMENTS GLOBAUX	16
1.4 LA DENDROÉCOLOGIE	18
1.5 QUESTIONS DE RECHERCHE ET JEUX DE DONNÉES ASSOCIÉS	23
CHAPITRE 2. COMMENT LES CHANGEMENTS GLOBAUX, ET PLUS PARTICULIÈREMENT LE CHANGEMENT CLIMATIQUE, ONT-ILS INFLUENCÉ L'ACCROISSEMENT DU HÊTRE À L'ÉCHELLE RÉGIONALE ? CETTE INFLUENCE VARIE-T-ELLE LE LONG DU GRADIENT BIOCLIMATIQUE ?	27
CHAPITRE 3. L'ACCROISSEMENT À 1,3 M DE HAUTEUR EST-IL REPRÉSENTATIF DE CELUI DE L'ENSEMBLE DE L'ARBRE ? LA SENSIBILITÉ CLIMATIQUE EST-ELLE UNIFORME LE LONG DE LA TIGE PRINCIPALE ?	38
CHAPITRE 4. QUELLE EST LA PART DU DÉVELOPPEMENT DES ARBRES ET CELLE DU CHANGEMENT CLIMATIQUE DANS L'AUGMENTATION DE LA SENSIBILITÉ CLIMATIQUE ET LA DIMINUTION DE LA CROISSANCE DU HÊTRE ?	53
CHAPITRE 5. DISCUSSION GÉNÉRALE	71
5.1 DÉVELOPPEMENTS MÉTHODOLOGIQUES	71
<i>Le barreau : intermédiaire entre carotte et rondelle</i>	71
<i>Mesure de cerne</i>	72
<i>Largeur et surface de cerne</i>	73
<i>Variabilité haute-fréquence</i>	73
<i>Analyse accroissement-climat</i>	74
<i>Modèle non-linéaire mixte</i>	74
5.2 SYNTHÈSES DES RÉSULTATS ET DISCUSSIONS	75
<i>À l'échelle de la Belgique</i>	75
<i>Différences entre régions, avec l'âge et au sein de l'arbre</i>	77
<i>Relation accroissement-climat</i>	78
<i>À l'échelle de l'Europe</i>	79
5.3 CONSÉQUENCES POUR LE HÊTRE ET RECOMMANDATIONS	79
5.4 PERSPECTIVES	81
<i>Nouvelles recherches</i>	81
<i>Gestion forestière</i>	81

CHAPITRE 6.	BIBLIOGRAPHIE	83
CHAPITRE 7.	ANNEXES	88
7.1	ANNEXE 1 : LA DENDROÉCOLOGIE : UN OUTIL POUR AFFINER NOS CONNAISSANCES SUR L'AUTOÉCOLOGIE DES ESSENCES FORESTIÈRES (LATTE <i>ET AL.</i> , 2012)	88
7.2	ANNEXE 2 : MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE (LATTE <i>ET AL.</i> , 2015C)	104
7.3	ANNEXE 3 : MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE (LATTE <i>ET AL.</i> , 2016A)	108
7.4	ANNEXE 4 : MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE (LATTE <i>ET AL.</i> , 2016B)	112
7.5	ANNEXE 5 : DENDROÉCOLOGIE DU HÊTRE EN FORÊT DE SOIGNES : LES CERNES DES ARBRES NOUS RENSEIGNENT SUR LES CHANGEMENTS RÉCENTS ET FUTURS (LATTE <i>ET AL.</i> , 2015B)	117

Chapitre 1. Introduction générale

1.1 Objectif général

L'étude dendroécologique du hêtre en Belgique a été initiée à la demande explicite des agents forestiers de la Division de la Nature et la Forêt (DNF) qui s'inquiétaient des nombreuses pertes de vitalité et dépérissements observés sur le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) un peu partout en Wallonie depuis les années 1990-2000. Des craintes portaient aussi sur la viabilité des plantations d'hêtraies pures en plaine.

Les recherches doctorales se sont intéressées à l'effet des changements globaux sur le développement et la vitalité du hêtre avec une attention particulière au changement climatique perçu comme la menace majeure vis-à-vis des écosystèmes forestiers pour le siècle en cours (Bréda *et al.*, 2006; Allen *et al.*, 2010; Martínez-Vilalta *et al.*, 2012). Du fait de la durée de vie des arbres, la dendroécologie est rapidement apparue comme l'outil le plus adapté (Latte *et al.*, 2012). La dendroécologie se démarque, en effet, des autres méthodes disponibles : 1) le suivi de l'état sanitaire n'a commencé qu'à partir des années 1990, et 2) les indices de productivité et de fertilité ne contiennent pas de signal climatique annuel. En faisant l'hypothèse que l'accroissement annuel d'un arbre est un indicateur de sa vitalité et de son adéquation avec l'environnement, il a été possible de remonter le temps, depuis le début du 20^{ème} siècle jusqu'à nos jours, pour caractériser l'évolution de la relation entre le hêtre et son environnement changeant.

Les recherches doctorales ont majoritairement été financées par l'Accord-Cadre de Recherche et Vulgarisation forestières 2009-2014 (SPW-DGO3-DNF) et ont aussi bénéficié d'un financement complémentaire de Bruxelles Environnement (IBGE).

1.2 Le hêtre

Le hêtre est l'une des essences feuillues majeures d'Europe, à la fois d'un point de vue écologique et économique (Teissier du Cros, 1981). Il occupe un large territoire d'environ 12 millions d'hectares sous de nombreux types de climats (Figure 1). Il constitue l'essence climacique majeure de l'Europe moyenne (Bolte *et al.*, 2007). En Belgique, il est à la base de nombreux écosystèmes forestiers naturels. En Wallonie, il occupe la troisième place en surface (hêtraie et hêtre en mélange : environ 170.000 ha) et en volume (environ 16,5 millions m³ de hêtre) après l'épicéa et les chênes (sessile et pédonculé) (Alderweireld *et al.*, 2015). Il occupe ainsi une position importante dans l'industrie du bois et dans notre patrimoine culturel.

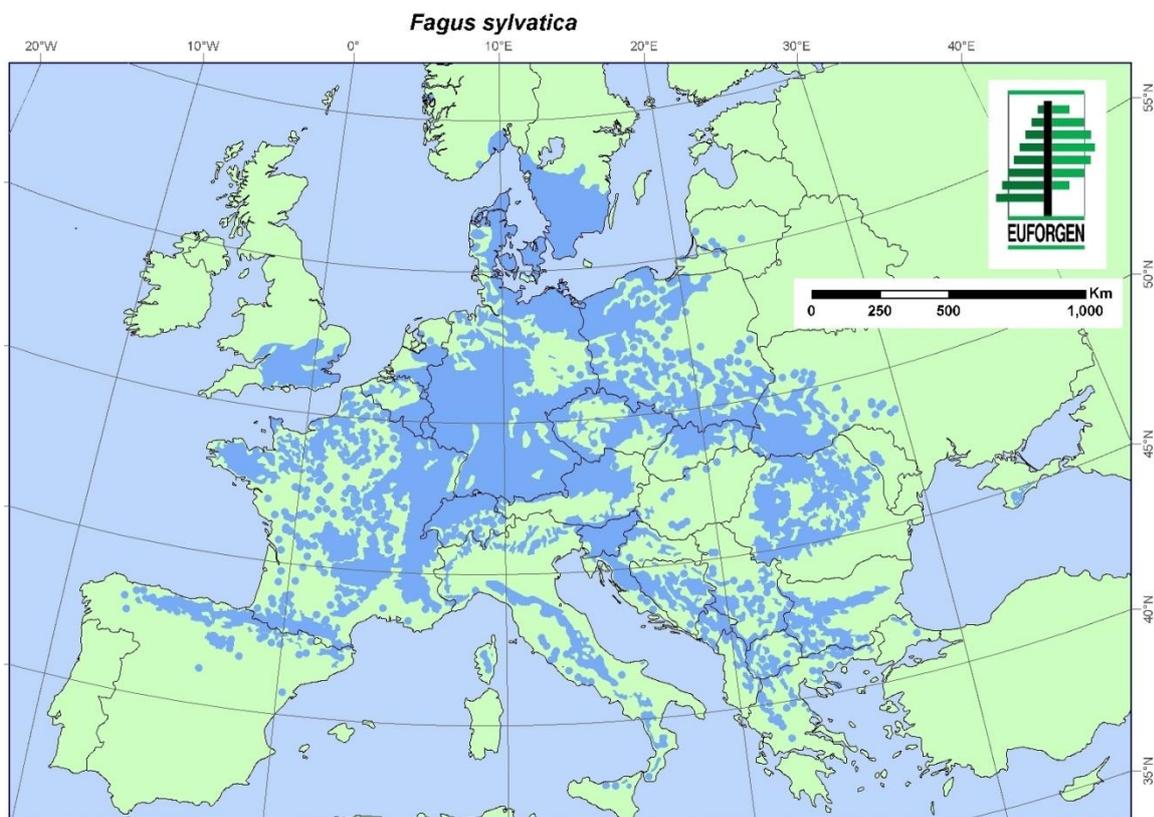


Figure 1. Distribution actuelle du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en Europe (<http://www.euforgen.org>).

Ses principales exigences écologiques sont une alimentation en eau bien répartie au cours de la saison de végétation, sans excès ni déficit ainsi qu'une humidité de l'air (hygrométrie) relativement élevée (Teissier du Cros, 1981; Armand, 2002). Il est ainsi sensible à la sécheresse du sol et de l'atmosphère mais aussi aux vagues de chaleur ; les hautes températures accentuant les effets néfastes des sécheresses (Lebourgeois *et al.*, 2005). En effet, sa résistance à la cavitation est faible et son contrôle stomatique est moins efficace que celui des autres essences mésophiles de nos régions (Bréda *et al.*, 2004). Le hêtre est aussi sensible à l'hypoxie, que son origine soit liée à l'engorgement du sol ou à sa compacité. Par contre, il est réputé frugal et relativement peu exigeant quant-à la fertilité du sol. Il est présent sur des sols dont le ph varie de 4 à 8.

Par son tempérament « montagnard », le hêtre apparait comme l'une des essences feuillues les plus exposées au changement climatique en cours et à venir (Geßler *et al.*, 2007), en particulier dans les forêts de plaine. Au niveau de son aire de distribution, la sensibilité du hêtre face à de fortes contraintes climatiques a d'ailleurs déjà été mise en évidence par plusieurs études (Seynave *et al.*, 2008).

1.3 Les changements globaux

Les contraintes vis-à-vis du hêtre ne se limitent toutefois pas au climat. Les pertes de vitalité observées en Wallonie et ailleurs en Europe sont à considérer dans le contexte plus large des changements globaux. Ceux-ci comprennent de multiples modifications ayant eu lieu au cours du siècle passé, essentiellement liées à l'activité humaine, dont le changement climatique mais aussi l'évolution de la sylviculture, et les pollutions et retombées atmosphériques (Hansen *et al.*, 2001; Aber *et al.*, 2001). Ces modifications et leurs interactions ont pu avoir des effets (positifs et/ou négatifs) à court et/ou à long-termes sur le développement des arbres. Cependant, les risques liés au changement climatique en cours et à venir sont les plus inquiétants. Pour une large part des forêts du monde, le réchauffement global et les canicules et sécheresses associées, sont considérés comme des amplificateurs des processus de perte de vitalité, de dépérissement et de mortalité (Allen *et al.*, 2010).

En Belgique, depuis le début du 20^{ème} siècle, la température moyenne annuelle a augmenté d'environ 2°C (IRM, 2015). Les années les plus chaudes sont toutes concentrées lors des dernières décennies durant lesquelles la fréquence et l'intensité des sécheresses et des canicules ont nettement augmenté. Selon les prévisions du GIEC (Laurent *et al.*, 2009; IPCC, 2014), la température moyenne annuelle continuera d'augmenter de 2 à 4°C d'ici la fin du 21^{ème} siècle, avec en été, jusqu'à +3 à +4°C (Figure 2). La variabilité de la température continuera aussi d'augmenter ; les extrêmes seront donc plus marqués et fréquents. Concernant les précipitations, les projections sont moins fiables. La précipitation annuelle totale devrait rester relativement stable mais avec une répartition saisonnière plus contrastée : précipitations plus fortes en hiver et plus faible en été (Figure 2). En été, l'effet cumulé des vagues de chaleur et des faibles précipitations aura indéniablement des répercussions sur la réserve en eau du sol et sur l'hygrométrie de l'air.

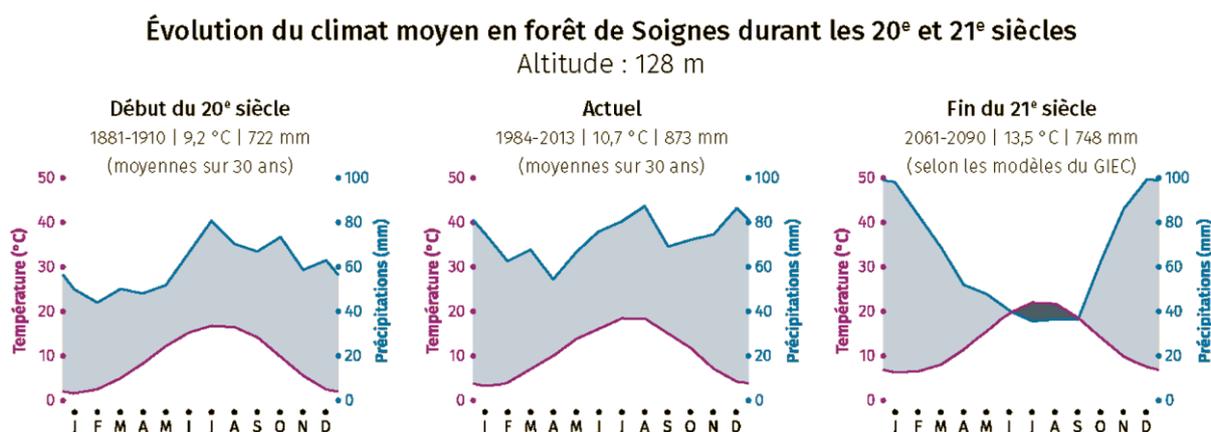


Figure 2. Evolution du climat à Bruxelles depuis la fin du 19^{ème} siècle jusqu'à la fin du 21^{ème} siècle (d'après Latte *et al.*, 2012). Les deux premiers diagrammes ombrothermiques sont issus de mesures réalisées à la station météorologique d'Uccle. Le troisième diagramme ombrothermique est issu de projections climatiques du GIEC (IPCC, 2014).

Au cours du 20^{ème} siècle, les pratiques sylvicoles ont aussi évolué d'une manière assez uniforme à l'échelle de la Belgique. Avant le milieu du 20^{ème} siècle, les hêtraies étaient maintenues denses avec une rotation des coupes d'éclaircies de l'ordre de 24 à 30 ans. La sylviculture est devenue ensuite plus dynamique (raccourcissement de la rotation), surtout à partir des années 1980 et pour les plus jeunes peuplements qui sont plus réactifs et façonnables que les peuplements matures (>100 ans). Actuellement, la rotation est d'environ 12 ans pour les peuplements matures. De plus, à partir des années 1960-70, les prélèvements ont progressivement été mécanisés avec pour conséquence une compaction des sols forestiers (Cambi *et al.*, 2015).

Depuis la fin du 19^{ème} siècle, période à laquelle l'industrialisation a débuté en Belgique (Bussière *et al.*, 1998), l'activité humaine mondiale a rejeté dans l'atmosphère de nombreux polluants qui ont modifié les conditions de croissance en zone forestière (De Vries *et al.*, 2002). Parmi ceux-ci, les gaz à effets de serre (dont le CO₂) ont contribué au réchauffement planétaire. Depuis les années 1990, les concentrations d'O₃ dans l'atmosphère ont atteint des seuils encore jamais enregistrés, essentiellement durant l'été. Ces pics d'O₃ sont dangereux pour l'homme mais également pour les arbres (oxydation forcée au niveau des feuilles) (Wittig *et al.*, 2007). Les retombées d'autres polluants ont aussi modifié les propriétés physicochimiques des sols forestiers (acidification et fertilisation azotée) pouvant aller jusqu'au déséquilibre nutritif (mauvaise d'absorption de certains cations) (Waldner *et al.*, 2014).

1.4 La dendroécologie

La dendrochronologie est la science qui repose sur la mesure des largeurs des cernes annuels de croissance et sur leur datation précise (Cook *et al.*, 1990). La dendroécologie est une sous-discipline de la dendrochronologie qui utilise l'accroissement annuel pour analyser l'influence de l'environnement sur la croissance et la dynamique des forêts (Lebourgeois *et al.*, 2012). Cette récente discipline (environ 40 ans) est actuellement en plein essor dans le contexte des changements globaux. Les fondements de la dendroécologie forestière ont fait l'objet d'un article de vulgarisation (Latte *et al.*, 2012) disponible en annexe 1.

En régions tempérées, les arbres produisent chaque année un cerne de bois dont la largeur dépend des conditions environnementales et des processus physiologiques propres à l'arbre. L'accroissement radial intègre donc une multitude de facteurs environnementaux qui peuvent être représentés sous la forme d'un modèle conceptuel (Cook, 1985) (Équation 1) (Figure 3) :

$$\text{Équation 1: } LC = A + C + D1 + D2 + E$$

Avec LC étant la largeur de cerne d'un arbre (à une hauteur de référence),
 A , la tendance liée à l'âge et à la taille de l'arbre (c.-à-d., le stade de développement),
 C , le signal climatique (dépendant en partie de la station),
 $D1$, les perturbations internes locales,
 $D2$, les perturbations externes non locales,
et E , la variabilité inexplicée par les autres signaux.

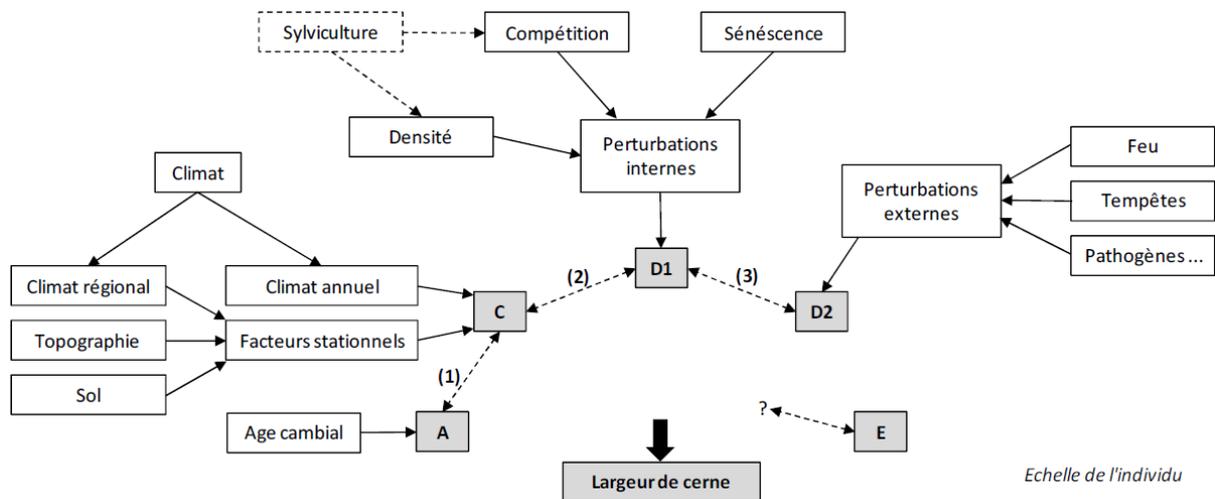


Figure 3. Représentation schématique du modèle conceptuel de Cook (1985) (d'après Mérian, 2012).

Du fait de l'influence de ces nombreux facteurs, les valeurs d'accroissement d'un arbre au cours du temps varient selon plusieurs fréquences. Conceptuellement, on peut distinguer (Figure 4) :

- La basse fréquence, correspondant aux variations à long-terme (50-100 ans) essentiellement liées à l'effet du stade de développement, de l'évolution de la sylviculture et de la pollution atmosphérique ;

- La moyenne fréquence, correspondant aux variations pluriannuelles (5-10 ans) essentiellement liées à la sylviculture (éclaircie), au dépérissement (perte de vitalité) voire au climat en cas de stress importants (par exemple, une reprise difficile après une sécheresse intense) ;
- La haute fréquence, correspondant aux variations inter-annuelles (1-2 ans) essentiellement liées au climat de l'année en cours voire de l'année précédente. Cette fréquence correspond au signal climatique de l'accroissement et est typiquement analysée pour caractériser la sensibilité climatique d'une essence.

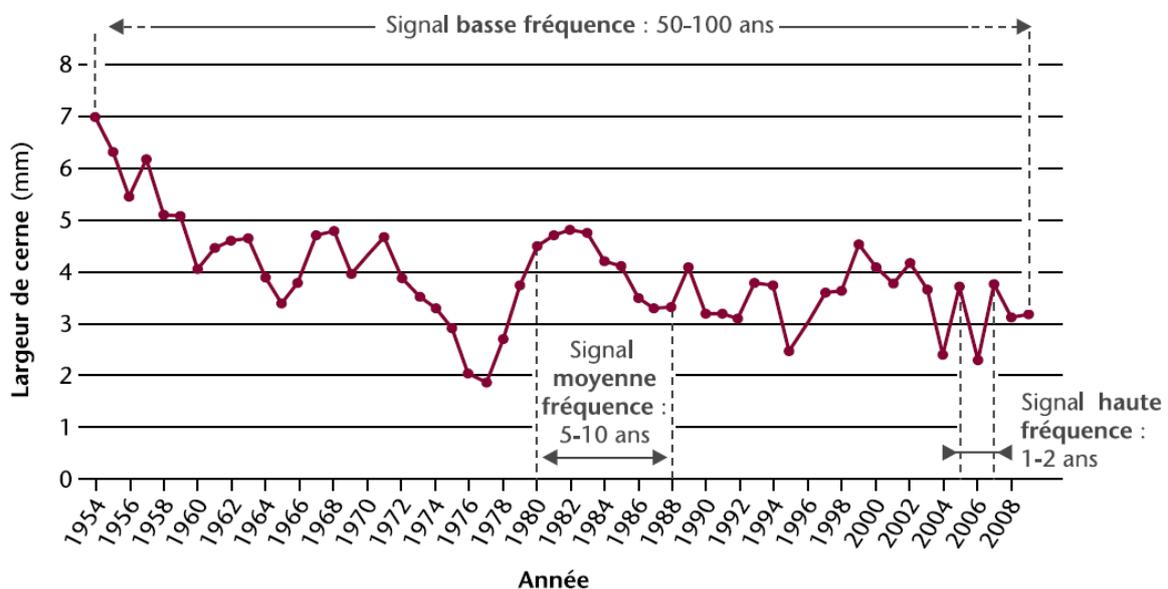


Figure 4. Signaux basse, moyenne et haute fréquences de l'accroissement radial d'un arbre (d'après Latte et al., 2012).

Il est aussi possible de distinguer une quatrième fréquence : la très haute fréquence qui correspond aux variations intra-annuelles. En effet, les propriétés du bois produit au cours de la saison de végétation ne sont pas uniformes. Typiquement, pour les essences à bois à zone poreuse (telles que les chênes indigènes), le bois de printemps présente des pores dont le diamètre est beaucoup plus important que ceux du bois d'été (Figure 5). Ce n'est pas le cas du hêtre dont le bois est à pores diffus. Toutefois, quelque soit l'essence tempérée considérée, les caractéristiques anatomiques (densité, structure, etc.) et chimiques du bois varient au cours de la saison de végétation. L'activité photosynthétique et la phénologie des arbres sont en effet fortement influencées par les variations intra-annuelles du climat : saisons, événements climatiques extrêmes, etc.

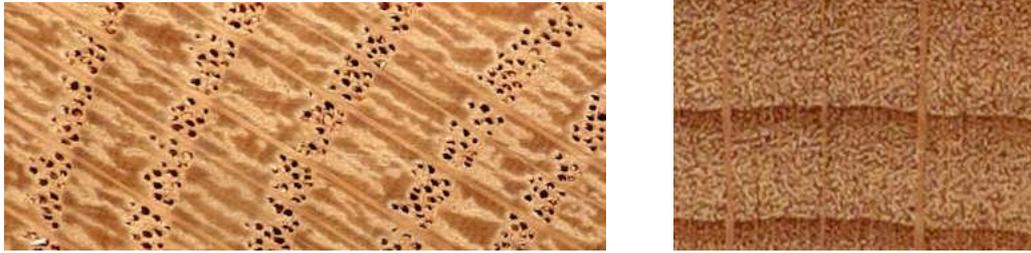


Figure 5. Comparaison des deux grands types de structure anatomique de cerne (source : <http://www.wood-database.com>). A gauche : bois à zone poreuse (chêne). A droite : bois à pores diffus (hêtre).

Les grandes étapes méthodologiques d'une étude dendroécologique (Speer, 2010; Latte *et al.*, 2012) sont :

- Le choix de la zone d'étude, des peuplements et des arbres sur lesquels seront prélevés les échantillons de bois. La stratégie d'échantillonnage dépend des objectifs de l'étude ;
- Le prélèvement des échantillons de bois qui s'effectue généralement selon le standard international à hauteur de poitrine (1,3 m) sous forme de carottes (arbre sur pied) ou de rondelles (arbre abattu) ;
- La mesure des largeurs de cerne qui s'effectue à l'aide d'un matériel spécifique : table micrométrique avec caméra (échantillon physique) ou logiciel informatique (image scannée de l'échantillon) ;
- L'interdatation qui consiste à s'assurer que l'on attribue la bonne année à chaque accroissement de manière à renforcer l'expression du signal commun. Cette étape s'effectue par comparaison avec d'autres séries. Elle permet de corriger les erreurs de mesure et de tenir compte d'éventuels faux cernes et cernes manquants.
- La standardisation qui peut être ensuite utilisée pour transformer les données brutes mesurées et interdatées en indices de cerne. Typiquement, si l'on s'intéresse à la sensibilité climatique, la haute fréquence est extraite en éliminant les moyenne et basse fréquences ;
- La construction de séries « maitresses » qui s'effectue par moyenne des séries individuelles (arbre) par site, peuplement ou région selon l'échelle de l'analyse dendroécologique souhaitée. ;

- L'analyse dendroécologique qui permet de caractériser la relation « accroissement-environnement » selon différentes approches et méthodes en fonction des objectifs de l'étude.

Les principales étapes utilisées lors des recherches doctorales sont synthétisées en images à la Figure 6.

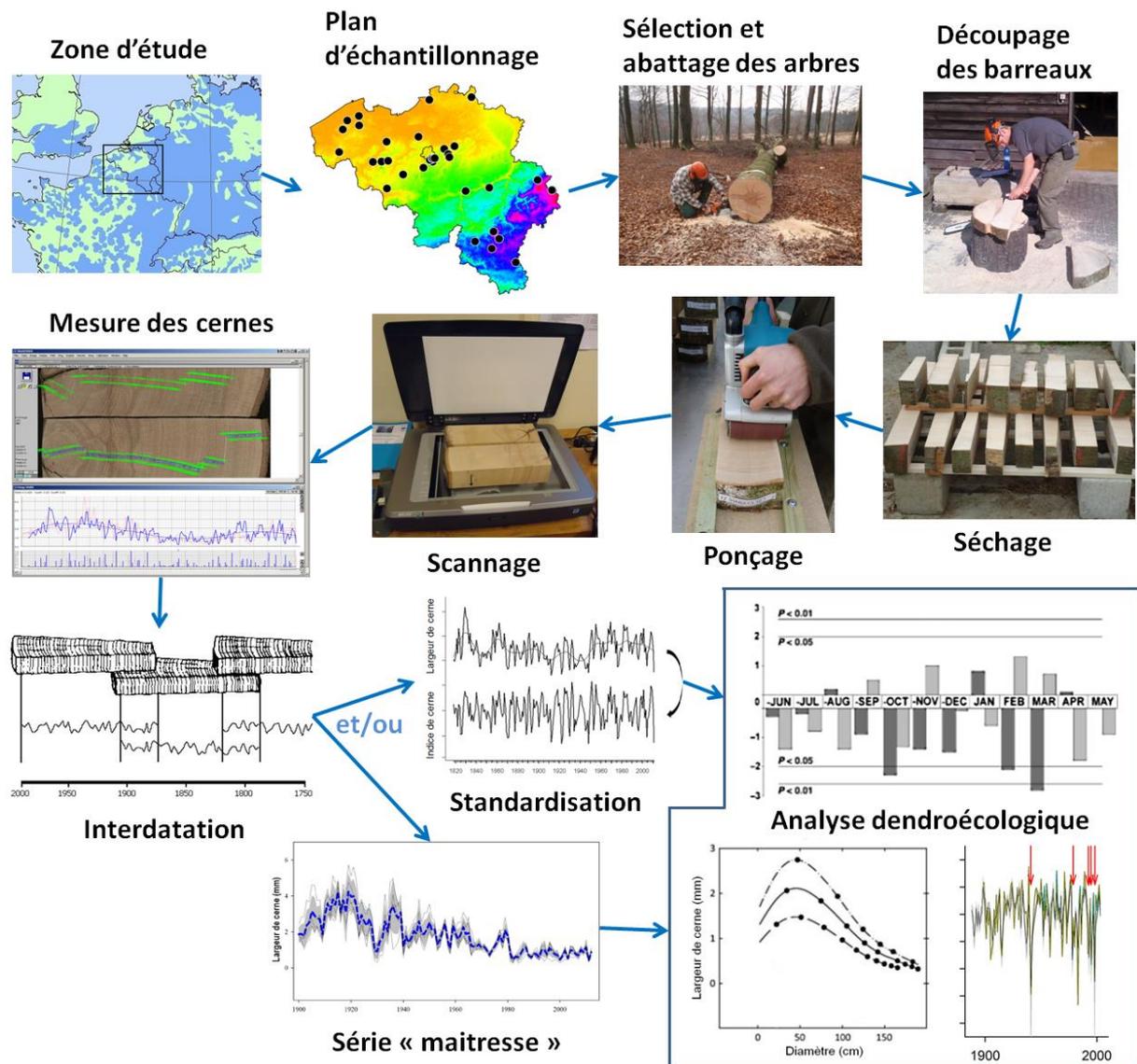


Figure 6. Méthodologie générale utilisée dans la cadre de la thèse.

1.5 Questions de recherche et jeux de données associés

Les premiers impacts du changement climatique ont été répertoriés là où le hêtre est le moins en adéquation avec son environnement, essentiellement au Sud de son aire de distribution naturelle (Jump *et al.*, 2006; Piovesan *et al.*, 2008), et donc là où il est plus exposé aux changements globaux. La plupart des autres études se sont focalisées sur l'effet de la sécheresse pour des stations non limitrophes mais dont les sols sont contraignants (pente et/ou faible réserve utile en eau) (Dittmar *et al.*, 2003; Friedrichs *et al.*, 2009; Scharnweber *et al.*, 2011; Weber *et al.*, 2013), où l'on sait que le hêtre est en situation de stress réguliers. Notre recherche se démarque des autres car elle s'intéresse à des peuplements localisés dans l'aire de distribution optimale sur des stations avec de bonnes conditions de croissance (sol suffisamment profond et riche, pente faible ou nulle ; productivité des hêtraies de 5 à 10 m³/ha/an sur l'ensemble de la zone d'étude). De plus, sur une surface relativement petite, la Belgique présente un gradient bioclimatique prononcé permettant de distinguer les forêts de plaine des forêts à tendance submontagnarde (Ardenne). Plusieurs échelles d'investigation ont été utilisées :

- l'arbre, pour caractériser l'effet du stade de développement ;
- le site/peuplement, pour prendre en compte les conditions de croissance locales (régimes hydrique et trophique, altitude et climat moyen) et les caractéristiques propres à chaque peuplement (âge, historique, etc.) ;
- la région bioclimatique, pour évaluer si l'effet du changement climatique diffère en plaine et en zone submontagnarde ;
- le pays (Belgique), pour caractériser la tendance générale et la placer dans le contexte européen.

Sur base du modèle général « hêtre-environnement », il a été possible d'extrapoler le probable comportement du hêtre dans le futur et d'en dégager une réflexion globale sur les actions à entreprendre.

Le protocole général de recherche a été mis en place pour répondre à une question principale et deux questions complémentaires. Chacune de ces questions fait l'objet d'un chapitre détaillé sous la forme d'un article scientifique.

- Question principale (Chapitre 2) (Latte *et al.*, 2015c) :

Comment les changements globaux, et plus particulièrement le changement climatique, ont-ils influencé l'accroissement du hêtre à l'échelle régionale ? Cette influence varie-t-elle le long du gradient bioclimatique ?

Les résultats relatifs à la question principale ont suscité de nouvelles réflexions. Des analyses complémentaires, basées sur de nouveaux développements méthodologiques, ont été effectuées dans le but de consolider et/ou d'affiner les résultats et leurs interprétations.

- Première question complémentaire (Chapitre 3) (Latte *et al.*, 2016a) :

L'accroissement à 1,3 m de hauteur est-il représentatif de celui de l'ensemble de l'arbre ? La sensibilité climatique est-elle uniforme le long de la tige principale ?

- Deuxième question complémentaire (Chapitre 4) (Latte *et al.*, 2016b) :

Quelle est la part du développement des arbres et celle du changement climatique dans l'augmentation de la sensibilité climatique et la diminution de la croissance du hêtre ?

Les chapitres 2, 3 et 4 introduisent succinctement les articles scientifiques liés à ces trois questions de recherche et servent de fil conducteur entre ceux-ci.

Pour répondre à ces trois questions, un large jeu de données a été constitué au fur et à mesure de l'avancement de la recherche. Il regroupe les séries de largeurs de cerne de 329 arbres répartis en 36 sites (Tableau 1), dont 16 ont été installés durant la thèse de doctorat. Les données des autres sites proviennent de recherches antérieures réalisées à la KU Leuven (Kint *et al.*, 2012; Aertsens *et al.*, 2014) et à l'ULB (Penninckx *et al.*, 1999).

Tableau 1. Synthèse du jeu de données. Certains sites (8 en fin du tableau) sont repris que dans l'article de vulgarisation introduit au Chapitre 5 (Latte et al., 2015b).

Université	Lieu/Site	Altitude	Nombre d'arbres	Age (min.-max.)	Chap. 2	Chap. 3	Chap. 4
Gbx ABT	Flobecq	106	9	95 (89-107)	1	0	1
Gbx ABT	Soignes: Willerieken	123	13	163 (153-169)	1	0	1
Gbx ABT	Tihange	242	13	105 (90-127)	1	0	1
Gbx ABT	Hestreux	409	10	130 (119-135)	1	0	1
Gbx ABT	Recogne	453	13	179 (165-191)	1	0	1
Gbx ABT	Saint-Michel	529	10	123 (101-157)	1	0	1
Gbx ABT	Rocherath	590	12	136 (112-156)	1	0	1
Gbx ABT	Stambruges	80	13	84 (70-89)	1	0	0
Gbx ABT	Marche-Les-Dames	104	14	128 (119-140)	1	0	0
Gbx ABT	Enghien	110	13	99 (81-123)	1	0	0
Gbx ABT	Porcheresse	416	10	190 (153-209)	1	0	0
Gbx ABT	Martelange	501	11	206 (178-215)	1	0	0
Gbx ABT	Nassogne	537	8	98 (96-99)	0	1	1
KU Leuven	Ravenhof	10	2	86 (85-87)	0	0	1
KU Leuven	Buggenhoutbos	27	2	141 (141-141)	0	0	1
KU Leuven	Bulskampveld	29	3	103 (100-108)	0	0	1
KU Leuven	Ravels	31	13	79 (59-88)	0	0	1
KU Leuven	Wijnendaele	33	1	105 (105-105)	0	0	1
KU Leuven	Polygoonbos	49	1	89 (89-89)	0	0	1
KU Leuven	Chartreuzebos	60	5	94 (87-100)	0	0	1
KU Leuven	Heverleebos	73	14	84 (53-153)	0	0	1
KU Leuven	Muziekbos	80	1	109 (109-109)	0	0	1
KU Leuven	Bertembos	82	2	144 (118-171)	0	0	1
Gbx ABT	Soignes: Tambour2	93	10	87 (83-89)	0	0	1
KU Leuven	Meerdaalwoud	98	15	129 (58-186)	0	0	1
KU Leuven	Soignes: divers	117	55	74 (15-174)	0	0	1
KU Leuven	Kluisbos	118	1	88 (88-88)	0	0	1
Gbx ABT	Soignes: Deux montagnes	132	10	122 (117-125)	0	0	1
KU Leuven	Rijckeveld	7	1	82 (82-82)	0	0	0
KU Leuven	Vloethemveld	11	1	73 (73-73)	0	0	0
KU Leuven	Bruinbos	28	2	83 (83-83)	0	0	0
ULB	Soignes: Demi-heure	45	6	38 (32-43)	0	0	0
ULB	Soignes: Diependelle	79	5	139 (139-139)	0	0	0
ULB	Soignes: Mésanges	103	5	134 (134-134)	0	0	0
Gbx ABT	Soignes: Tambour	120	10	57 (41-73)	0	0	0
KU Leuven	Hallerbos	122	15	72 (66-78)	0	0	0

L'ensemble de ces sites sont répartis sur l'ensemble du territoire belge et couvrent une large gamme de conditions de croissance (altitude, climat et sol). Les données utilisées varient d'un article scientifique à l'autre. Les sites et les arbres en leur sein ont été sélectionnés en fonction des objectifs propres (Figure 7) :

- Question principale (Chapitre 2) (Latte *et al.*, 2015c) : 137 arbres (70-215 ans) issus de 12 sites répartis le long du gradient bioclimatique (Wallonie et Bruxelles) ;
- Première question complémentaire (Chapitre 3) (Latte *et al.*, 2016a) : 8 arbres (10 rondelles par arbre le long de la tige principale) issus d'un site de 98 ans (Nassogne) ;
- Deuxième question complémentaire (Chapitre 4) (Latte *et al.*, 2016b) : 149 arbres (87-186 ans) issus des deux régions bioclimatiques de Belgique (84 en plaine et 65 en zone submontagnarde).

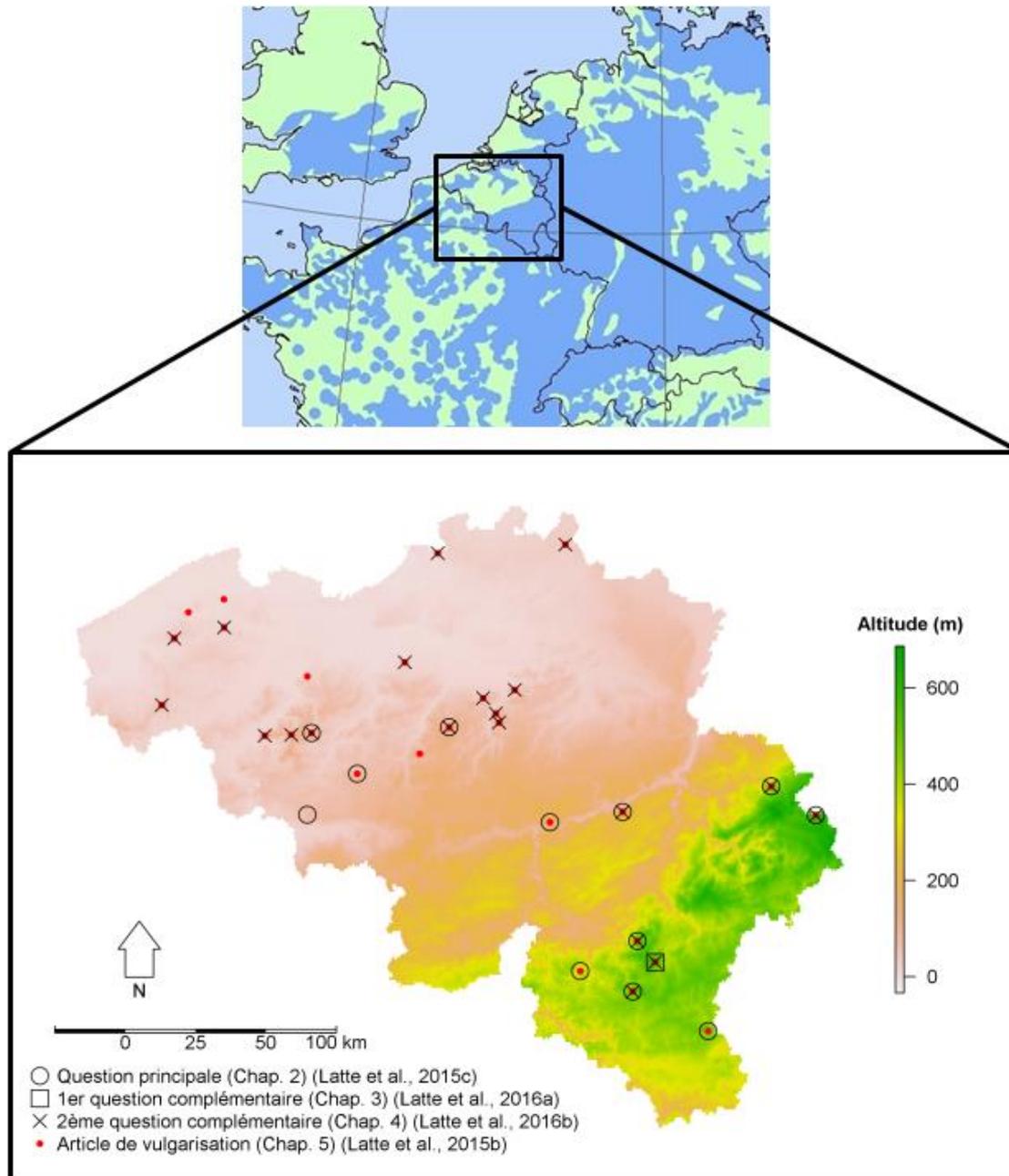


Figure 7. Carte de répartition des sites d'études en Belgique. Certains points regroupent plusieurs sites décrits au Tableau 1.

Chapitre 2. Comment les changements globaux, et plus particulièrement le changement climatique, ont-ils influencé l'accroissement du hêtre à l'échelle régionale ? Cette influence varie-t-elle le long du gradient bioclimatique ?

Cette question principale a fait l'objet du premier article scientifique (Latte et al., 2015c) (matériel supplémentaire en annexe 2) :

Latte, N., Lebourgeois, F., Claessens, H. (2015c) Increased tree-growth synchronization of beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to climate change in northwestern Europe. *Dendrochronologia* 33, 69-77.

Résumé

Afin de d'évaluer l'effet du changement climatique sur l'accroissement annuel des arbres d'hêtraie, nous avons sélectionné 137 hêtres issus de 12 sites présentant des conditions de croissance optimale, répartis le long du gradient bioclimatique de la Wallonie. Les changements dans le temps de l'accroissement et de sa relation avec le climat ont été analysés en utilisant trois méthodes fréquemment utilisées en dendrochronologie : les années caractéristiques, la sensibilité moyenne et les corrélations accroissement-climat.

Les changements temporels mis en évidence par ces 3 méthodes sont communs à l'ensemble des sites montrant que les changements environnementaux ont influencé le développement du hêtre à l'échelle régionale. L'analyse de la relation accroissement-climat indique que ces changements sont fortement déterminés par les conditions climatiques de l'année précédente, surtout depuis les années 1970 et par les canicules estivales. La sensibilité climatique du hêtre a progressivement augmenté en réponse à l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des canicules et des sécheresses associées, en particulier durant ces dernières décennies. En conséquence, ces stress répétés ont mené à une synchronisation marquée des variations de l'accroissement entre sites (Figure 8) et à une diminution généralisée de l'accroissement moyen (Figure 9). Les changements sont davantage prononcés en plaine (<300m) où l'accroissement était historiquement le plus élevé. Les différences le long du gradient bioclimatique et les conséquences du réchauffement sur l'accroissement du hêtre et sur sa physiologie sont discutés.

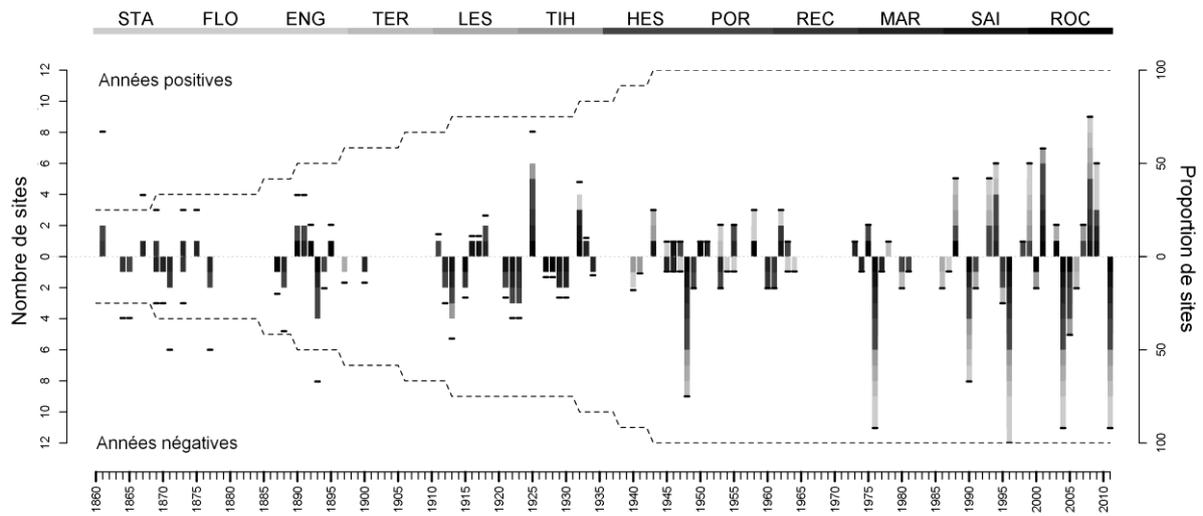


Figure 8. Fréquence des années caractéristiques des 12 sites au cours du temps.

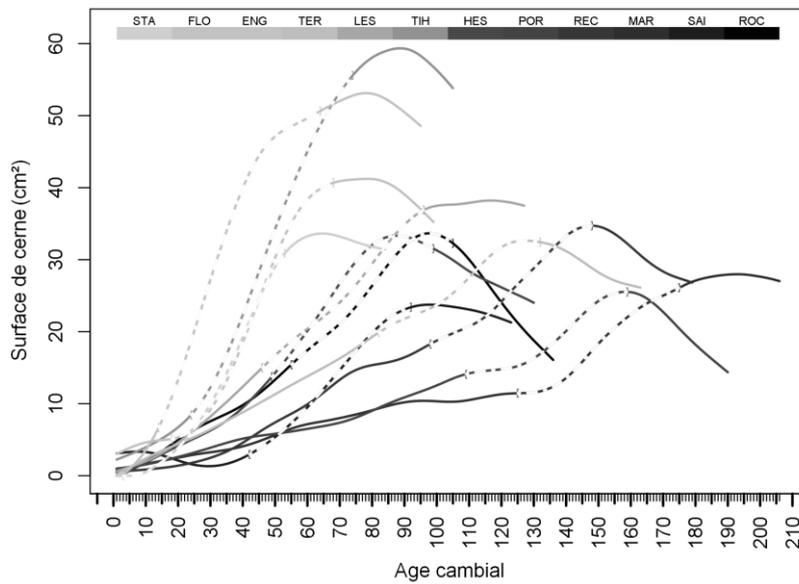


Figure 9. Evolution de la surface de cerne moyenne en fonction de l'âge des 12 sites.



Original article

Increased tree-growth synchronization of beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to climate change in northwestern EuropeNicolas Latte^{a,*}, François Lebourgeois^{b,c}, Hugues Claessens^a^a Forest Resources Management, University of Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Passage des Déportés 2, 5030 Gembloux, Belgium^b AgroParisTech, UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), Rue Girardet 14, 54042 Nancy, France^c INRA, UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), Centre INRA de Nancy, F-54280, Champenoux, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 29 October 2014

Accepted 23 January 2015

Keywords:

Radial growth
Basal area increment
Altitudinal gradient
Tree-ring analysis
Mean sensitivity
Global warming

ABSTRACT

To better understand how the radial growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) high forests has responded to climate change, we selected 12 sites (137 trees) with optimal growing conditions along a W–E altitudinal gradient (67–590 m) in Belgium. We evaluated temporal changes in growth response to climate by using pointer year analysis, moving mean sensitivities (1860–2011), and moving bootstrapped correlation coefficients (1952–2011). The strongest driving climatic variables were identified by using the partial least squares method.

The common patterns of growth trends, pointer years, and mean sensitivities among sites provided evidences for the impact of environmental changes operating at a regional scale. The results of growth–climate analysis indicated that these changes were strongly influenced by the climatic conditions of the previous year. The climate sensitivity of beech increased progressively in response to more frequent and intense heat waves and warming-related droughts, especially during recent decades, leading to remarkable inter-site synchronization. The changes were much more pronounced for sites located in lowlands (<300 m). The differences in growth responses along the altitudinal gradient and the consequences of warming for beech growth and physiology are discussed.

© 2015 Elsevier GmbH. All rights reserved.

Introduction

Common beech (*Fagus sylvatica* L.) is one of the most widespread and important tree species in Europe. This species is distributed from Sicily in southern Italy to Bergen in southern Norway, and it occurs in various habitats from mountainous regions to lowlands (Fang and Lechowicz, 2006; Seynave et al., 2008). Recently, numerous tree-ring studies have revealed long-term changes in the tree-growth–climate relationships of several broadleaved and coniferous tree-species; this phenomenon is termed the “divergence problem” (D’Arrigo et al., 2008; Lebourgeois and Mérian, 2011). For beech, changes have been observed throughout Europe (Dittmar et al., 2003; Jump et al., 2006; Di Filippo et al., 2007, 2012; Friedrichs et al., 2009; Bolte et al., 2010; Scharnweber et al., 2011; Lebourgeois et al., 2012; van der Maaten, 2012; Weber et al., 2013; Castagneri et al., 2014). At high-elevation and/or high-latitude sites, temperature is the key driving factor of tree growth and observed

changes in the tree-growth–climate relationships correspond to a loss of response to temperature. At mid- and low-latitude sites, tree growth is dependent on the interaction between temperature and water availability (Lebourgeois and Mérian, 2011). Thus, to disentangle the specific warming effect of water availability on beech, it seems more appropriate to sample trees from stands with optimal growing conditions. Changes in temperature thresholds in these stands might play a major role in influencing carbon stock (Latte et al., 2013), carbon uptake projections (De Vries et al., 2006; Campioli et al., 2012) and management policies; moreover, they may induce severe economic losses (Hanewinkel et al., 2013).

Since the 1990s, anomalies in beech health (e.g., worsening crown conditions) have been observed throughout Europe (UNECE, 2005) and in Belgium (Laurent and Lecomte, 2007). During the same period, beech height growth and productivity changes have been reported in Belgium (Kint et al., 2012; Aertsen et al., 2014) and northeastern France (Bontemps et al., 2010; Charru et al., 2010). Beech is sensitive to drought during the period between budburst and the month of July and also to summer heat waves (Mund et al., 2010; Scharnweber et al., 2011). These factors are considered to be the major limiting abiotic disturbances for beech in Belgium in the

* Corresponding author. Tel.: +32 81 622 515; fax: +32 81 622 301.
E-mail address: nicolas.latte@ulg.ac.be (N. Latte).

context of climate change (Cangioli et al., 2012). Since the end of the 19th century, precipitation has remained relatively stable over time; however, temperatures have increased by approximately 2 °C (Demarée et al., 2002) and will likely continue to increase in the future (Baguis et al., 2010; Collins et al., 2013). The higher frequency and intensity of heat waves and warming-related droughts have altered tree functioning and will probably continue to do so (Bréda et al., 2006; McDowell, 2011); this will be particularly true at sites with lower water availability, where beech is more sensitive to climate (Lebourgeois et al., 2005). Thus, niche-based models forecast a reduction in the beech distribution area during the 21st century, especially for lowlands in northwestern Europe (Piedallu et al., 2009; Kramer et al., 2010).

In the present study, we evaluated the influence of global warming on the tree-growth–climate relationships of northwestern European beech forests. We selected 12 beech stands along the entire altitudinal and climatic gradient of southern Belgium. To specifically investigate the effect of warming along the gradient, we defined the selection criteria so as to minimize differences between stands and growing conditions, as well as to reduce the effects of interactions between warming and water availability. Our hypotheses were that (1) global warming and related heat waves have progressively affected beech, thereby reducing its growth and increasing its sensitivity, and (2) resulting changes in growth responses to climate should vary with altitude and are probably more intense in lowlands.

Materials and methods

Study area and site and tree selection

Twelve beech stands were selected along a W–E gradient in Belgium (Fig. 1), spanning the entire elevation gradient from the lowlands (67 m) to the Ardennes Plateau (590 m). Along this gradient, the mean annual temperature decreases (from 10.3 °C to 7.2 °C) and the annual precipitation increases (from 743 mm to 1047 mm; Table 1). We restricted our stand selection to sites that were optimal for beech growth and had no noticeable topographic or soil constraints (slope $\leq 3\%$). Thus, the selected stands were among the most productive in Europe (dominant height of 19–30 m at the age of 80 years; Table 1). Soil boreholes were used to roughly estimate the maximal soil water content (≥ 90 mm; Table 1) based on the soil texture, stoniness, and depth (Ridremont et al., 2011). In addition, we limited our sampling to a fixed silvicultural context of mature and dominant trees within pure beech forests ($>75\%$ of basal area) that had been managed according to an even-aged (or regular) structure by forest administration for more than half a century. The selection criteria were thus defined to minimize differences between stands and site growing conditions, in order to focus on the influence of temperature along the altitudinal gradient. We restricted our stand selection to stands ranging in age from 84 years old to 206 years old (Table 1), in order to focus on mature trees and eliminate juvenile and senescence effects.

In each beech site, 8–15 dominant or co-dominant healthy beech trees of comparable dimensions were selected (137 trees, Table 1) and cut down in the winter of 2011–2012. One disk per tree was collected at breast height (1.3 m) at eight sites, and because of technical constraints, from higher up the stem at four sites (Table 1). The variation in sampling height did not markedly influence the results or their interpretation (Supplementary material: Figs. A and B). To facilitate handling, two bars (each 12 cm wide) were extracted from opposite side of the disk. Bars represent a good compromise between disks and cores. Bar dimensions are more practical than disks for sample preparation; moreover,

Table 1
Characteristics of the 12 beech sites. Site index = dominant height at the age of 80 years.

Site	Local site parameters			Climate parameters		Stand characteristics			Sampled tree characteristics			
	Altitude (m)	Maximum soil water content (mm)	Annual precipitation (mm)	Mean annual temperature (°C)	Annual precipitation (mm)	Mean DBH ^a (cm)	Site index (m)	Number of trees	Mean DBH (cm)	DBH standard deviation (cm)	Mean cambial age (years) (min–max)	Mean sampling height (m) (min–max) ^b
STA	67	139	743	9.3	743	49	28.6	13	50	5	84(70–89)	1.3
ENG	99	253	771	9.8	771	53	28.1	9	68	11	99(81–123)	9(6–12)
FLO	99	260	749	9.2	749	53	30.0	11	67	7	95(89–107)	1.3
TER	112	260	774	10.3	774	57	26.2	13	80	8	163(153–169)	6(1.3–10)
LES	171	142	820	9.4	820	58	28.5	15	65	7	127(118–140)	1.3
TIH	225	163	827	9.8	827	41	24.5	13	71	7	105(90–127)	1.3
HES	413	90	1024	8.5	1024	41	19.3	10	62	8	131(119–135)	1.3
POR	425	101	894	9.0	894	53	19.1	8	71	4	190(153–209)	8(4–12)
REC	458	124	994	8.2	994	39	20.5	12	64	6	178(152–191)	1.3
MAR	478	105	999	8.0	999	38	19.3	11	70	5	206(178–215)	6(3–9)
SAL	521	111	971	8.4	971	38	20.9	10	49	8	123(101–157)	1.3
ROC	590	98	1047	7.2	1047	43	20.5	12	62	5	136(111–156)	1.3

^a DBH, diameter at breast height.

^b Variations in sampling height were caused by technical constraints (see text).

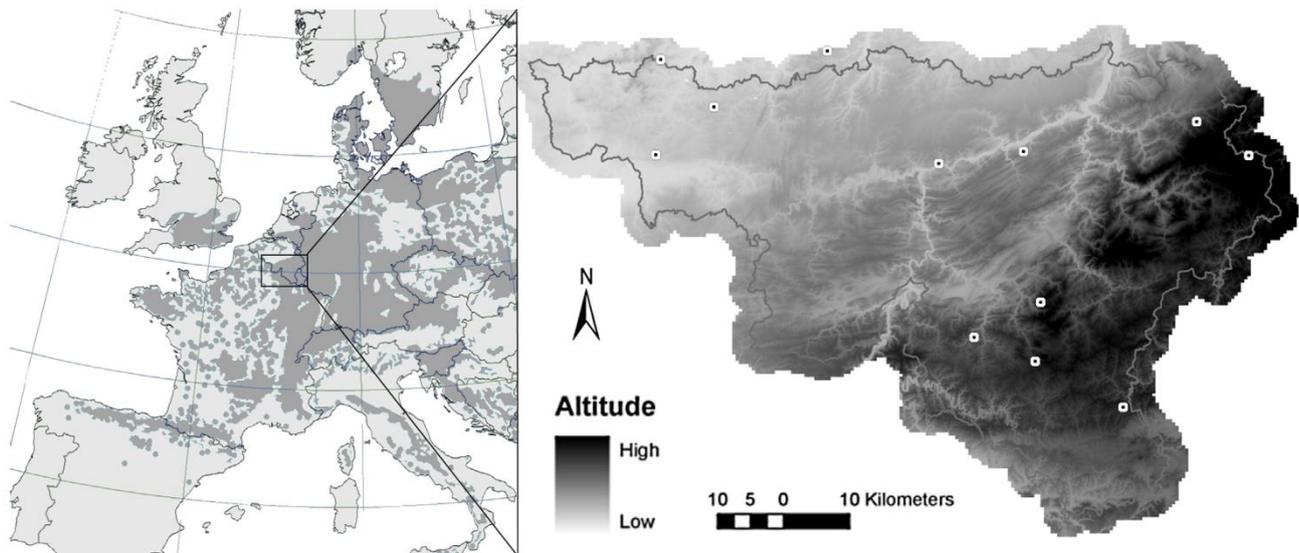


Fig. 1. Distribution map of *Fagus sylvatica* in Europe (source: www.euforgen.org) and locations of the 12 beech sites (white dots) in southern Belgium.

in comparison with cores, their higher area improves ring delineation and overall measurement quality. We ensured that the selection criteria of sites and trees (Mérian and Lebourgeois, 2011a; Mérian et al., 2013) and the resulting tree-ring series (Mérian and Lebourgeois, 2011b) met the requirements for being representative of beech growth at the scale of the study region.

Tree-ring measurement and chronology building

Air-dried bars were planed, sanded (grit 80–180), and scanned at high resolution (≥ 1200 dpi). Tree-ring widths were measured on each bar from the core to the pith with an accuracy of 1/100 mm by using WinDENDRO (Regent Instruments Canada Inc., 2009). Individual ring-width series were carefully cross-dated by progressively detecting the pointer years following Cropper's method (Cropper, 1979) as described in Neuwirth et al. (2007). A pointer year was defined as positive (or negative) when the normalized Cropper's values of at least 50% of the trees were larger (or smaller) than +1 (or -1). According to the density function of the normal distribution, the probability for a positive (or negative) growth anomaly is <16%. The cross-dating was validated for the period 1860–2011, by using available reference chronologies for Belgium (Penninckx et al., 1999; Supplementary material: Fig. C) and regional pointer years (Kint et al., 2012).

To enable more accurate quantification of wood production, ring width was converted into basal area increment (BAI) (Michelot et al., 2012; Weber et al., 2013). Site-specific chronology building and statistical calculations were conducted on BAI by using R (R Core Team, 2012) and the "dplR" package (Bunn, 2008). Individual bar series were detrended with a flexible cubic smoothing spline (frequency response of 50% at a wavelength of 24 years), to minimize low and medium frequencies caused by age, competition, and silviculture (Cook and Kairiukstis, 1990). The raw and detrended individual series were averaged by site.

Chronology statistics were computed for the common overlap period 1943–2011 (a minimum of five available trees for each site). The chronology quality was evaluated by using the expressed population signal (EPS) and the effective signal (ES). The EPS quantifies how well a chronology based on a finite number of trees represents the hypothetical perfect or true chronology, and the ES estimates the signal strength within and between trees (Wigley et al., 1984). The first-order auto-correlation coefficient

(AC) assesses the influence of the previous year's growth on the current year's growth. The mean sensitivity (MS) estimates the year-to-year variability caused primarily by climatic fluctuations. The temporal variation in site MS was calculated in a moving window of 30 years, from 1860 to 2011. The mean change in MS during the period 1943–2011 was estimated as the slope of the single linear regression of the moving 30-year MS.

Meteorological data

For each site, the daily mean, minimum, and maximum temperatures (T_{mean} , T_{min} , and T_{max} , respectively, in $^{\circ}\text{C}$), and precipitation (P , in mm) from 1950 to 2011 were extracted from the gridded version (0.25 deg) of the European Climate Assessment Dataset (Haylock et al., 2008). The Hargreaves' potential evapotranspiration (PET) according to the formulation of Droogers and Allen (2002) and the climatic water balance ($\text{WB} = P - \text{PET}$) were computed daily. Single and multi-month climatic variables were obtained by averaging the daily values of T_{mean} , T_{min} , and T_{max} and by summing the daily values of P , PET, and WB for periods of one to seven month(s). The final month of these periods ranged from April of the previous year to October of the current year. We computed 798 variables for the period 1952–2011.

Climate–tree-growth analysis

The climate–growth relationships were analyzed for the period 1952–2011 by using R (R Core Team, 2012) in two steps. First, the best explanatory variables common to all sites were identified by using the partial least squares (PLS) regression method (R package "pls"; Mevik and Wehrens, 2007). This statistical method can be used to describe the fundamental relations between the BAI indices (Y) and the matrix of climatic variables (X), by combining the principles of principal component analysis and multiple linear regression ($Y=f(X)$). It is particularly appropriate when there are more X variables than observations (i.e., number of years) and when there is multicollinearity among X variables (Mevik and Wehrens, 2007). PLS regressions (single component) were computed between the BAI indices and standardized climatic variables (mean, 0; standard deviation, 1) for (1) all sites together, to identify the best common variables, and (2) site by site, to ensure that the identified common variables were among the best variables for each site individually.

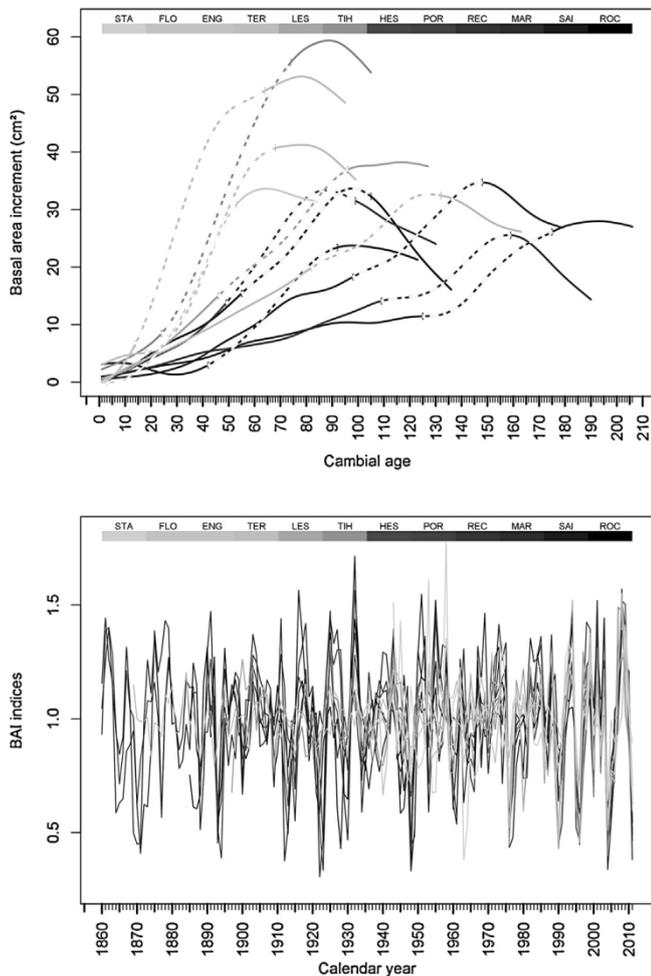


Fig. 2. Top, trends in the basal area increment (BAI) of the 12 beech sites with age (spline with a frequency response of 50% at a wavelength of 48 years). Dashed lines indicate the period 1930–1980. Bottom, BAI indices of the 12 beech sites for the period 1860–2011. Darker gray indicates higher altitudes (range, 67–590 m).

According to the variable importance in projection (Chong and Jun, 2005), one variable was selected for each data type (temperature: T_{mean} , T_{min} , and T_{max} , and water availability: P , PET , and WB). Next, the bootstrapped correlation coefficients (BCCs) between the selected variables and the site BAI index chronologies were computed by using the R package “bootRes” (Zang and Biondi, 2013) in a 30-year moving window for the period 1952–2011. The statistical significance was tested by using the bootstrap method with a 95% confidence interval (Efron and Tibshirani, 1986).

Results

Tree-ring chronologies: quality and pattern

The EPS ranged from 0.86 to 0.96 (mean = 0.93), indicating that each site chronology adequately represented the population of (co-)dominant trees (Table 2). The ES ranged from 0.40 to 0.67 (mean = 0.53), indicating that the between-trees and within-trees signals were strong. The MS values (0.14–0.30) demonstrated a relatively strong inter-annual variability within tree-ring indices. The AC values (0.41–0.87) revealed a high dependency of the current year's growth on the previous year's growth. The BAI of the 12 beech sites were in proportion to the site index (Table 1) and showed a similar pattern of change over time (Fig. 2, top). The

growth rate accelerated between the 1930s and the 1970s, and thereafter, strongly decelerated.

Pointer year analysis

For the common period 1943–2011, the number of positive and negative pointer years (PYs) ranged from 5 to 20 according to site; moreover, negative PYs occurred more frequently than positive PYs (Table 2). From 1860 to the beginning of the 1990s (Fig. 3), the proportion of sites with common PYs was <75% (except in 1976). During the two last decades, a much higher frequency of PYs (particularly negative PYs) was observed; 58% of PYs occurring from 1943 to 2011 were concentrated during the period 1990–2011. Six negative PYs were common to at least eight sites as follows: 1948 (9), 1976 (11), 1990 (8), 1996 (12), 2004 (11), and 2011 (11). There were many points of convergence between these major PYs and extreme climatic events in Belgium (Institut Royal Météorologique (IRM), 2000). The main growth losses were observed during the current year if drought occurred in spring (e.g., 1990, 2011) or during the following year if a heat wave (and drought) occurred in summer (e.g., 1948, 2004). Exceptional growth losses were induced by the combined effects of stressful growing conditions during the previous summer and current spring (1976, 1996). Positive years were generally related to favorable conditions in the previous summer (wet and/or cool).

Mean sensitivity increase and growth synchronization

For the period 1860–2011, the mean sensitivity (MS) varied according to the site altitude (Fig. 4). Before the 1970s, the MS of lower altitude (LA, <300 m) sites was lower than that of higher altitude (HA, >400 m) sites; this phenomenon occurred despite the fact that LA sites had lower precipitation and warmer temperatures but higher soil water contents than did the HA sites (Table 1). After the 1970s, the MS of LA sites (with the exception of STA) increased more intensely to reach the same level as that of the HA sites.

For the common period 1943–2011, the MS was higher for older stands at LA and HA sites; however, the MS changes differed between the LA and HA sites (Fig. 4). The MS increases were higher for older stands at LA sites and for younger stands at HA sites. During the same period, the 12 BAI index chronologies (Fig. 2, bottom) became increasingly synchronized, leading to a strong increase in the inter-site correlation for the two altitude groups (Fig. 5).

Climate–tree-growth relationships

For the period 1952–2011, the r -square of the “all sites” PLS was 21%, and the r -square values of the “site by site” PLSs ranged from 17% to 39% and were systematically higher for the HA sites (Table 2). The main driving climatic variables were the same for the “all sites” PLS and the mean of the 12 “site by site” PLSs and were (1) the mean of the daily maximum temperature from July to October of the previous year (TMAX), and (2) the sum of the daily climatic water balance from May to November of the previous year (CWB). The remaining variables did not explain a significant part of the common inter-site growth variation.

The bootstrapped correlation coefficient (BCC) between the 12 BAI index chronologies and the best explanatory variables was significant for the period 1952–2011; moreover, pronounced changes were observed over time (Fig. 6). For TMAX, all sites showed a similar pattern, with a strong increase in the absolute BCC toward the end of the 1970s, followed by high and significant values. From 1952 to 2011, the mean TMAX (all sites) increased continually by +0.8 °C (+1.4 °C in July and August). The 10–90th percentile range of TMAX also increased, but to a much larger extent (up to +40%) at LA

Table 2
Statistics of the raw and detrended chronologies of the 12 beech sites for the common period 1943–2011.

Site	Non-detrended chronologies			Number of pointer years		Detrended chronologies			R-square PLS (%)
	Averaged BAI (cm ² /year)	Averaged ring-width (mm/year)	First-order auto-correlation coefficient (AC)	Negative	Positive	Mean sensitivity (MS)	Effective signal (ES)	Expressed population signal (EPS)	
STA	22.9	2.7	0.87	6	5	0.24	0.54	0.94	17
ENG	46.5	3.0	0.58	3	2	0.14	0.41	0.86	17
FLO	33.2	3.2	0.81	7	5	0.14	0.40	0.89	18
TER	28.6	2.1	0.41	10	7	0.24	0.53	0.94	31
LES	32.5	2.3	0.54	9	5	0.23	0.51	0.94	39
TIH	47.8	3.0	0.57	8	5	0.21	0.56	0.94	32
HES	28.8	2.2	0.49	10	10	0.24	0.66	0.95	27
POR	20.1	1.6	0.56	11	7	0.28	0.54	0.92	33
REC	29.1	1.7	0.42	10	4	0.29	0.54	0.94	38
MAR	23.5	1.5	0.59	11	7	0.30	0.67	0.96	39
SAI	19.2	1.7	0.73	5	5	0.19	0.51	0.91	34
ROC	26.3	2.0	0.60	8	6	0.23	0.53	0.93	29
All sites	29.9	2.2	0.60	8.2	5.7	0.23	0.53	0.93	29
Lower elevation sites (<300 m)	35.2	2.7	0.63	7.2	4.8	0.20	0.49	0.92	26
Higher elevation sites (>400 m)	24.5	1.8	0.56	9.2	6.5	0.26	0.58	0.94	33

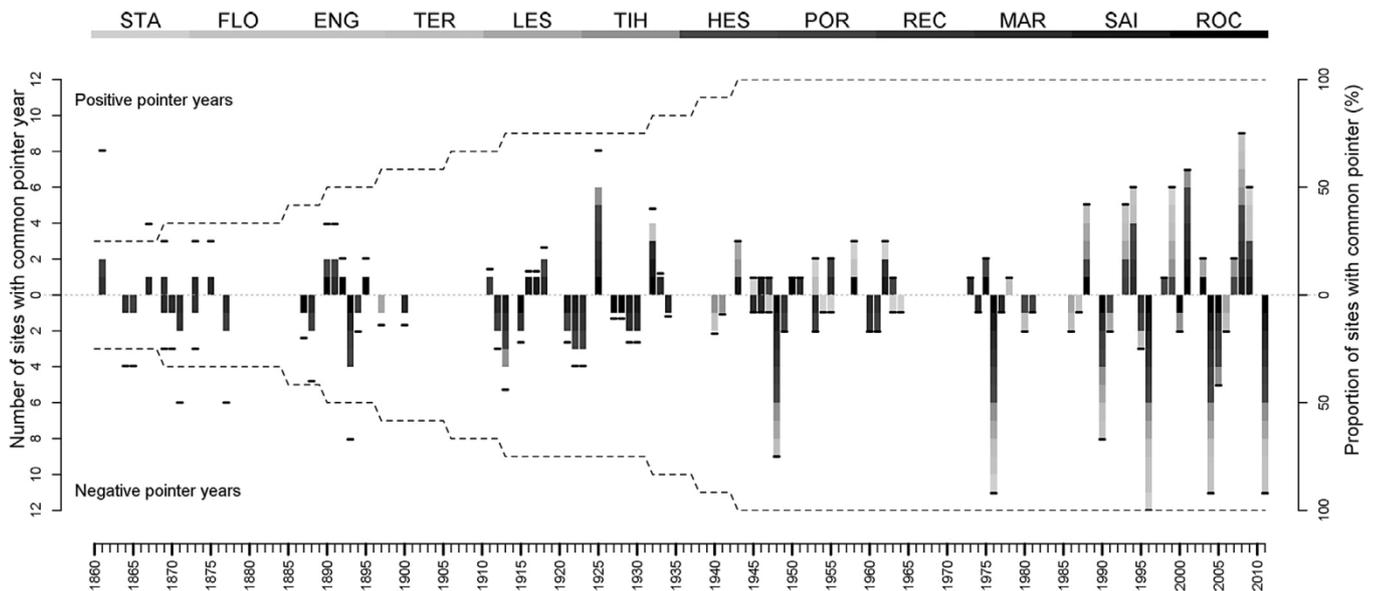


Fig. 3. Number (left y-axis, bar plot) and proportion (right y-axis, hyphens) of sites with common positive and negative pointer years among the 12 beech sites for the period 1860–2011. The bar height corresponds to the number of sites; the shading within each bar indicates site and altitude; darker gray indicates higher altitudes (range, 67–590 m). The dotted lines correspond to the number of sites (sample depth) with at least five trees available by site.

sites. For CWB, the mean value remained relatively constant over time; however, the BCCs increased for all sites. The three youngest LA sites (FLO, STA, and ENG) showed significant BCC values later than did the other investigated sites (Fig. 6) and this confirmed the smaller MS increase for young stands at LA sites (Fig. 4).

Discussion

In the present study, the common patterns of basal area increment (Fig. 2), negative pointer years (Fig. 3), mean sensitivity (Fig. 4), inter-site correlations (Fig. 5), and bootstrapped correlations (Fig. 6) along the altitudinal gradient provide evidence for the impact of environmental changes on beech at a regional scale.

The overall growth increase observed at the European scale before the 1970s has frequently been attributed to increasing temperatures combined with nitrogen deposition and increasing atmospheric CO₂, as well as to changes in forest management

(e.g., De Vries et al., 2006; Bontemps et al., 2009, 2011). The stand selection was oriented toward reducing the impact of forest management as much as possible. However, historical documents mention that before the 1950s, beech stands were generally managed at high density (e.g., a 24-year or less frequent thinning cycle) and that subsequent forest administration intensified the use of silvicultural practices (e.g., a 12-year thinning cycle). Previous studies reported that thinning can enhance the growth and resilience of mature beech trees (Le Goff and Ottorini, 1999; van der Maaten, 2013). Therefore, changes in forest management after the 1950s may partly explain the observed growth increase before the 1970s.

After the 1970s, the observed growth decrease is consistent with the results of recent studies on beech productivity in northern Belgium (Kint et al., 2012; Aertsen et al., 2014) and northeastern France (Bontemps et al., 2010; Charru et al., 2010). Tree-ring studies of beech in different regions of Europe also reported decreasing radial growth and increasing climate sensitivity (Dittmar et al.,

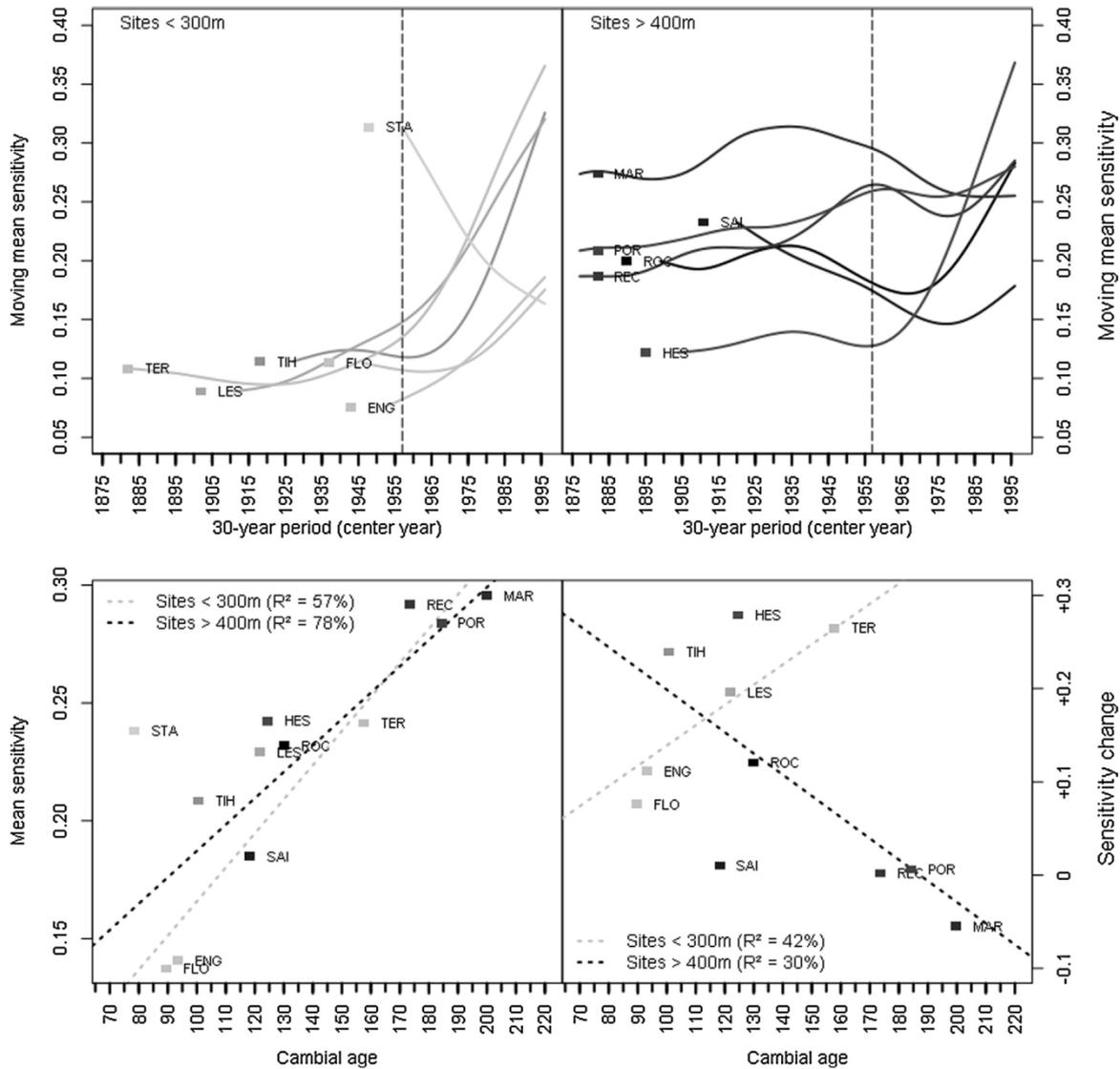


Fig. 4. Top, trends in the moving mean sensitivity (MS) of the 12 BAI indices performed in a 30-year moving window for the period 1860–2011 (spline with a frequency response of 50% at a wavelength of 48 years). Vertical dotted lines indicate the beginning of the common period 1943–2011. Bottom, scatter plot of site-MS with cambial age (left), and its change over time (right) for the period 1943–2011. Dotted lines correspond to single linear regressions excluding the STA site.

2003; Jump et al., 2006; Di Filippo et al., 2007, 2012; Friedrichs et al., 2009; Scharnweber et al., 2011; Lebourgeois et al., 2012; van der Maaten, 2012; Weber et al., 2013; Castagneri et al., 2014), except in high mountains (Di Filippo et al., 2012) and at high latitudes (Bolte et al., 2010). However, the rapidly decreasing growth that occurred uniformly along the climatic gradient was unexpected, because the stands were selected at sites that were optimal for beech growth, had no noticeable topographic and soil constraints, and were located in an area that was distant from the distribution limit; these stands were among the most productive in Europe.

On the basis of the continuity after the 1950s, the growth decline cannot be explained by forest management. The aging of trees is frequently related to a decline in forest productivity and is characterized by an increase in sensitivity to perturbations (Genet et al., 2009). The results of our present study confirm the increasing sensitivity of beech with age at the regional scale; however, the influence of aging on sensitivity changes over time was inconsistent along the altitudinal gradient. On average, the sensitivity of older stands (>160 years old) remained stable, whereas it increased for the remaining stands. Our findings indicate that the

influence of aging is limited and cannot solely explain the observed changes. This assumption is reinforced by the fact that the sensitivity increase was triggered in a large range of tree ages (70–215 years) during a relatively short period. Recently, Kint et al. (2012) reported a negative effect of excess nitrogen deposition on beech productivity in northern Belgium; however, climate variables (particularly decreasing air humidity and increasing temperature) were essential for modeling the growth decrease. Furthermore, growth declines were observed in other regions of northwestern Europe (Bontemps et al., 2010; Charru et al., 2010), where the rate of nitrogen deposition was lower than in Belgium (De Vries et al., 2003).

The results of correlation analysis clearly revealed the increasing influence of the previous year's climatic conditions (Dittmar et al., 2003; Lebourgeois et al., 2005; Friedrichs et al., 2009; Härdtle et al., 2013). Several ecophysiological hypotheses can be used to explain the negative impact of warmer temperatures during summer and at the start of autumn. (1) Increasingly high temperatures exacerbate the effects of heat waves and droughts on beech growth (Lebourgeois et al., 2005) and vitality (Bréda et al., 2006), and therefore increase the risk of hydraulic failure (McDowell, 2011). Beech

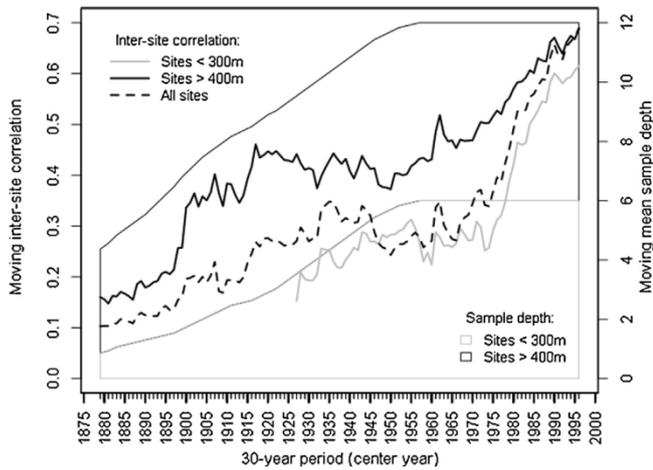


Fig. 5. Left y-axis, inter-site correlation coefficient between the BAI indices of at least two sites at lower altitudes (<300 m, in gray) and higher altitudes (>400 m, in black) performed in a 30-year moving window for the period 1860–2011. Right y-axis, mean number of sites available (with at least five trees) for the considered year.

defoliation is particularly high in a year following a warm summer, and leaf area is frequently lower for several years following a severe drought (Seidling, 2007). (2) Warmer autumnal temperatures extend beech canopy duration (Vitasse et al., 2009) and this

may limit the formation of metabolic reserves (because respiration exceeds photosynthesis) and consequently growth in the following year (Michelot et al., 2012). (3) Fine roots of beech trees have a very high turnover rate in dry years (Meier and Leuschner, 2008). Thus, a higher frequency of warming-related droughts may reduce the amount of carbohydrates available for growth and to restore fine root stock for water uptake (Genet et al., 2009). (4) High temperatures (Drobyshev et al., 2010; Mund et al., 2010) and drought (Piovesan and Adams, 2001) in the summer can trigger beech masting in the following year. Thus, the observed higher frequency of masting (data not published) may accentuate the carbon depletion.

In the present study, the mean and variability of high temperatures in summer and autumn increased over time, whereas the water balance during the growing season remained relatively stable. Thus, increasing sensitivity was most likely driven by the higher frequency and intensity of heat waves and warming-related droughts. The results of pointer year analysis confirmed that the more frequent growth losses, which occurred uniformly at the regional scale, led to a pronounced inter-site synchronization. After the 1990s, the synchronization was so high that the site chronologies could be interpreted as tree chronologies of a unique stand. This trend may have been accentuated by tropospheric ozone (Dittmar et al., 2003; Matyssek et al., 2010). Concentrations of tropospheric ozone are strongly correlated with high temperatures (Stathopoulou et al., 2008) and have increased in Belgium because of increasing air pollution (De Vries et al., 2003). The

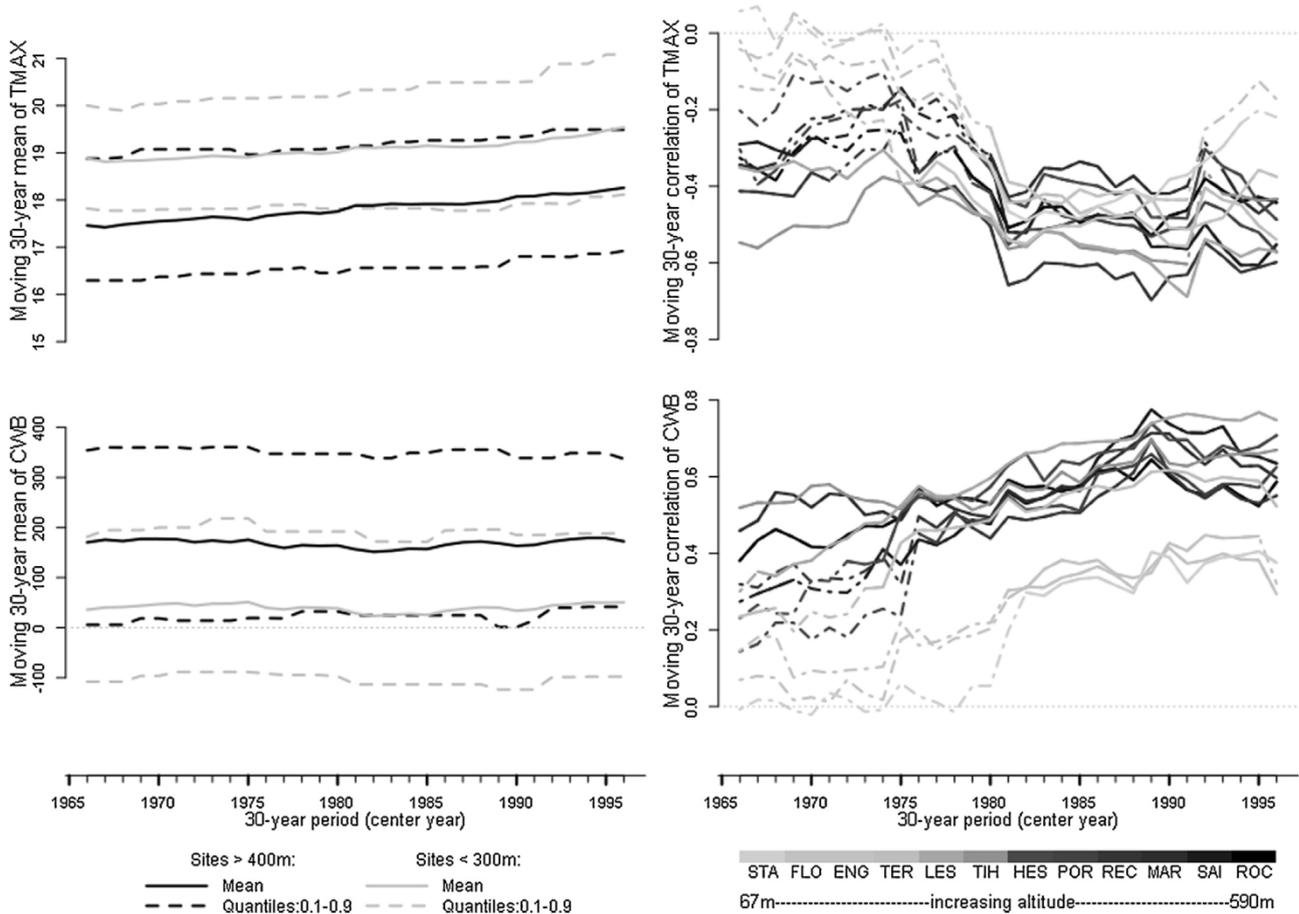


Fig. 6. Left, Moving 10th–90th percentiles of the means of the two climatic variables (TMAX, CWB) for lower altitude sites (<300 m; in gray) and higher altitude sites (>400 m, in black) performed in a 30-year moving window for the period 1952–2011. TMAX is the mean of the daily maximum temperature from July to October of the previous year. CWB is the sum of the daily climatic water balance from May to November of the previous year. Right, moving bootstrapped correlation coefficients between the 12 site BAI indices and the two climatic variables (TMAX, CWB) performed in a 30-year moving window for the period 1952–2011. Darker gray indicates higher altitudes (range, 67–590 m). Solid lines indicate a significant correlation with a 95% confidence interval.

later and higher synchronization observed in lowlands may have been induced by higher temperature variability and/or differences in water availability. The higher maximal soil water content (but lower precipitation) at lower altitudes may have ceased to mitigate the warming effects later than at higher altitudes. Our results are in accordance with those of Friedrichs et al. (2009) and Weber et al. (2013), who reported that recent changes in beech sensitivity were more pronounced at sites with higher soil moisture.

The overall trend of decreasing growth observed during recent decades was mainly derived from the higher frequency of negative pointer years; on average, the intense growth losses were not fully compensated by the good growth rate in favorable years. However, in accordance with the observations of van der Werf et al. (2007), growth recovered in the following years, implying that, to date, beech has tolerated its changing environment. The observed changes in beech growth and response to climate at sites with optimal growing conditions indicate that the positive influence of local growing conditions (particularly water availability) decreased with warming. Given the predicted warming on the pan-European scale, beech is likely to be affected throughout a large part of its distribution area (excluding high elevations and high latitudes).

Conclusions

In the present study, we used a dendroecological approach to investigate the influence of climate change on beech growth under optimal growing conditions (high soil fertility and high water availability) along an altitudinal gradient at a regional scale (southern Belgium). We observed common patterns of decreasing growth and pronounced increasing climate sensitivity and inter-site synchronization since the 1980–1990s. Our results provide consistent evidence that changes in the tree-growth–climate relationships are induced by more frequent and intense summer heat waves and warming-related droughts. We found that beech is becoming more strongly affected than in the past, particularly in the lowlands, where the phenomena is concomitant with a decrease in tree vitality (Laurent and Lecomte, 2007; Supplementary material: Fig. D).

Acknowledgements

This study was funded by the Walloon Region (Accord-Cadre de recherche et vulgarisation forestières). We thank the staff of the Département de la Nature et des Forêts (DNF) and the Institut Bruxellois pour la Gestion de l'Environnement (IBGE) for allowing us to conduct wood sampling. We are grateful to the technical staff of the Forest Ressources Management unit (ULg – Gembloux Agro-Bio Tech), Amaury André, Frédéric Henrotay, Benoît Mackels, and Adrien Schot, for help with disk extraction, sanding, and tree-ring measurement. We thank Benoît Jourez (Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole) and Lachen Hadiy (Geprofor ASBL) for their valuable help and advice. We acknowledge the E-OBS dataset from the EU-FP6 project ENSEMBLES (<http://ensembles-eu.metoffice.com>) and the data providers in the ECA&D project (<http://www.ecad.eu>).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary material related to this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.dendro.2015.01.002>.

References

- Aertsen, W., Janssen, E., Kint, V., Bontemps, J.D., Van Orshoven, J., Muys, B., 2014. Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *For. Ecol. Manage.* 312, 252–259.
- Baguis, P., Roulin, E., Willems, P., Ntegeka, V., 2010. Climate change scenarios for precipitation and potential evapotranspiration over central Belgium. *Theor. Appl. Climatol.* 99, 273–286.
- Bolte, A., Hilbrig, L., Grundmann, B., Kampf, F., Brunet, J., Roloff, A., 2010. Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *Eur. J. For. Res.* 129, 261–276.
- Bontemps, J.D., Hervé, J.C., Dhôte, J., 2009. Long-term changes in forest productivity: a consistent assessment in even-aged stands. *For. Sci.* 55, 549–564.
- Bontemps, J.D., Hervé, J.C., Dhôte, J.F., 2010. Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *For. Ecol. Manage.* 259, 1455–1463.
- Bontemps, J.D., Hervé, J.C., Leban, J.M., Dhôte, J.F., 2011. Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees – Struct. Funct.* 25, 237–251.
- 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.
- Bunn, A.G., 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26, 115–124.
- Campiooli, M., Vincke, C., Jonard, M., Kint, V., Demarée, G., Ponette, Q., 2012. Current status and predicted impact of climate change on forest production and biogeochemistry in the temperate oceanic European zone: review and prospects for Belgium as a case study. *J. For. Res.* 17, 1–18.
- Castagneri, D., Nola, P., Motta, R., Carrer, M., 2014. Summer climate variability over the last 250 years differently affected tree species radial growth in a mesic *Fagus-Abies-Picea* old-growth forest. *For. Ecol. Manage.* 320, 21–29.
- Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Bontemps, J.D., 2010. Recent changes in forest productivity: an analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. *For. Ecol. Manage.* 260, 864–874.
- Chong, I.G., Jun, C.H., 2005. Performance of some variable selection methods when multicollinearity is present. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 78, 103–112.
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., et al., 2013. Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility. In: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.K., et al. (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cook, E.R., Kairiukstis, L.A., 1990. *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Springer, ISBN 978-0792305866.
- Cropper, J.P., 1979. Tree-ring skeleton plotting by computer. *Tree-Ring Bull.* 39, 47–59.
- D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., Cherubini, P., 2008. On the 'divergence problem' in northern forests: a review of the tree-ring evidence and possible causes. *Glob. Planet. Change* 60, 289–305.
- Demarée, G.R., Lachaert, P.J., Verhoeve, T., Thoen, E., 2002. The long-term daily central Belgium temperature (CBT) series (1767–1998) and early instrumental meteorological observations in Belgium. *Clim. Change* 53, 269–293.
- De Vries, W., Reinds, G.J., Posch, M., et al., 2003. Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe 2003 Technical report. Ec, Un/Ece, Brussels, Geneva.
- De Vries, W., Reinds, G.J., Gundersen, P., Sterba, H., 2006. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration in European forests and forest soils. *Glob. Change Biol.* 12, 1151–1173.
- Di Filippo, A., Biondi, F., Čufar, K., De Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Presutti Saba, E., Schirone, B., Piovesan, G., 2007. Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. *J. Biogeogr.* 34, 1873–1892.
- Di Filippo, A., Biondi, F., Maugeri, M., Schirone, B., Piovesan, G., 2012. Bioclimate and growth history affect beech lifespan in the Italian Alps and Apennines. *Glob. Change Biol.* 18, 960–972.
- Dittmar, C., Zech, W., Elling, W., 2003. Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendroecological study. *For. Ecol. Manage.* 173, 63–78.
- Drobyshev, I., Övergaard, R., Saygin, I., Niklasson, M., Hickler, T., Karlsson, M., Sykes, M.T., 2010. Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *For. Ecol. Manage.* 259, 2160–2171.
- Droogers, P., Allen, R.G., 2002. Estimating reference evapotranspiration under inaccurate data conditions. *Irrig. Drain. Syst.* 16, 33–45.
- Efron, B., Tibshirani, R., 1986. Bootstrap methods for standard errors, confidence intervals, and other measures of statistical accuracy. *Stat. Sci.* 1, 54–75.
- Fang, J., Lechowicz, M.J., 2006. Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. *J. Biogeogr.* 33, 1804–1819.
- Friedrichs, D.A., Trouet, V., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., Löffler, J., 2009. Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees – Struct. Funct.* 23, 729–739.
- Genet, H., Bréda, N., Dufrene, E., 2009. Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiol.* 30, 177–192.
- Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., Zimmermann, N.E., 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nat. Clim. Change* 3, 203–207.

- Härdtle, W., Niemeier, T., Assmann, T., Baiboks, S., Fichtner, A., Friedrich, U., Lang, A.C., Neuwirth, B., Pfister, L., Ries, C., Schuldt, A., Simon, N., von Oheimb, G., 2013. Long-term trends in tree-ring width and isotope signatures ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) of *Fagus sylvatica* L. on soils with contrasting water supply. *Ecosystems* 16, 1413–1428.
- Haylock, M.R., Hofstra, N., Klein Tank, A.M.G., Klok, E.J., Jones, P.D., New, M., 2008. A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *J. Geophys. Res.: Atmos.* 113, D20119.
- Institut Royal Météorologique (IRM), 2000. Les événements météorologiques marquants depuis le début du 20ème siècle. <http://www.meteo.be/meteo/view/fr/1078912-Evenements+marquants+depuis+1901.html> (accessed 01.01.13).
- Jump, A.S., Hunt, J.M., Pentielas, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Glob. Change Biol.* 12, 2163–2174.
- Kint, V., Aertsen, W., Campioli, M., Vansteenkiste, D., Delcloc, A., Muys, B., 2012. Radial growth change of temperate tree species in response to altered regional climate and air quality in the period 1901–2008. *Clim. Change* 115, 343–363.
- Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M.T., de Winter, W., 2010. Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change – Range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *For. Ecol. Manage.* 259, 2213–2222.
- Latte, N., Colinet, G., Fayolle, A., Lejeune, P., Hébert, J., Claessens, H., Bauwens, S., 2013. Description of a new procedure to estimate the carbon stocks of all forest pools and impact assessment of methodological choices on the estimates. *Eur. J. For. Res.* 132, 565–577.
- Laurent, C., Lecomte, H., 2007. La santé des forêts. In: Delbeuck, C. (Ed.), Rapport analytique sur l'état de l'environnement wallon 2006–2007. Ministry of Wallonia, Namur, pp. 202–207.
- 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 – Struct. Funct.* 19, 385–401.
- Lebourgeois, F., Mérian, P., 2011. Has sensitivity of forest species to climate changed in the 20th century? La sensibilité au climat des arbres forestiers a-t-elle changé au cours du XXIème siècle? *Rev. For. Franç.* 63, 17–32.
- Lebourgeois, F., Mérian, P., Courdier, F., Ladièr, J., Dreyfus, P., 2012. Instability of climate signal in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis. *Trees – Struct. Funct.* 26, 715–729.
- Le Goff, N., Ottorini, J.M., 1999. Effects of thinning on beech growth. Interaction with climatic factors. Effets des éclaircies sur la croissance du hêtre. Interaction avec les facteurs climatiques. *Rev. For. Franç.* 51, 355–364.
- Matyssek, R., Wieser, G., Ceulemans, et al., 2010. Enhanced ozone strongly reduces carbon sink strength of adult beech (*Fagus sylvatica*) – resume from the free-air fumigation study at Kranzberg Forest. *Environ. Pollut.* 158, 2527–2532.
- McDowell, N.G., 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol.* 155, 1051–1059.
- Meier, I.C., Leuschner, C., 2008. Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Glob. Change Biol.* 14, 2081–2095.
- Mérian, P., Lebourgeois, F., 2011a. Size-mediated climate–growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. *For. Ecol. Manage.* 261, 1382–1391.
- Mérian, P., Lebourgeois, F., 2011b. Consequences of decreasing the number of cored trees per plot on chronology statistics and climate–growth relationships: a multi-species analysis in a temperate climate. *Can. J. For. Res.* 41, 2413–2422.
- Mérian, P., Pierrat, J.C., Lebourgeois, F., 2013. Effect of sampling effort on the regional chronology statistics and climate–growth relationships estimation. *Dendrochronologia* 31, 58–67.
- Mevik, B.H., Wehrens, R., 2007. The PLS package: principal component and partial least squares regression in R. *J. Stat. Softw.* 18, 1–23.
- Michelot, A., Simard, S., Rathgeber, C., Dufrene, E., Damesin, C., 2012. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiol.* 32, 1033–1045.
- Mund, M., Kutsch, W.L., Wirth, C., Kahl, T., Knohl, A., Skomarkova, M.V., Schulze, E.D., 2010. The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. *Tree Physiol.* 30, 689–704.
- Neuwirth, B., Schweingruber, F.H., Winiger, M., 2007. Spatial patterns of central European pointer years from 1901 to 1971. *Dendrochronologia* 24, 79–89.
- Penninckx, V., Meerts, P., Herbauts, J., Gruber, W., 1999. Ring width and element concentrations in beech (*Fagus sylvatica* L.) from a periurban forest in central Belgium. *For. Ecol. Manage.* 113, 23–33.
- Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.C., Lebourgeois, F., Bertrand, R., 2009. Potential impact of global warming on the range of spruce, fir, beech and sessile oak in France. Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Rev. For. Franç.* 61, 567–594.
- Piovesan, G., Adams, J.M., 2001. Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Can. J. Bot.* 79, 1039–1047.
- R Core Team, 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0 <http://www.R-project.org/>
- Regent Instruments Canada Inc., 2009. WINDENDRO for Tree-ring Analysis.
- Ridremont, F., Lejeune, P., Claessens, H., 2011. Pragmatic assessment of the water reserve of the forest sites and mapping at the regional scale (Wallonia, Belgium). Méthode pragmatique d'évaluation de la réserve en eau des stations forestières et cartographie à l'échelle régionale (Wallonie, Belgique). *Biotechnol., Agron., Soc. Environ.* 15, 727–741.
- Scharnweber, T., Manthey, M., Criegee, C., Bauwe, A., Schröder, C., Wilmking, M., 2011. Drought matters – declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *For. Ecol. Manage.* 262, 947–961. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.026>.
- Seidling, W., 2007. Signals of summer drought in crown condition data from the German Level I network. *Eur. J. For. Res.* 126, 529–544.
- 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.
- Stathopoulou, E., Mihalakakou, G., Santamouris, M., Bagiorgas, H.S., 2008. On the impact of temperature on tropospheric ozone concentration levels in urban environments. *J. Earth Syst. Sci.* 117, 227–236.
- UNECE, 2005. The condition of forests in Europe. In: Executive Report. UNECE, Geneva.
- van der Maaten, E., 2012. Climate sensitivity of radial growth in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different aspects in southwestern Germany. *Trees – Struct. Funct.* 26, 777–788.
- van der Maaten, E., 2013. Thinning prolongs growth duration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) across a valley in southwestern Germany. *For. Ecol. Manage.* 306, 135–141.
- van der Werf, G.W., Sass-Klaassen, U.G.W., Mohren, G.M.J., 2007. The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologia* 25, 103–112.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrene, E., Pontailier, J.Y., Louvet, J.M., Kremer, A., Michalet, R., 2009. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? *Agric. For. Meteorol.* 149, 735–744.
- Weber, P., Bugmann, H., Pluess, A.R., Walthert, L., Rigling, A., 2013. Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees – Struct. Funct.* 27, 171–181.
- Wigley, T.M.L., Briffa, K.R., Jones, P.D., 1984. On the average value of correlated time series with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *J. Clim. Appl. Meteorol.* 23, 201–213.
- Zang, C., Biondi, F., 2013. Dendroclimatic calibration in R: the bootRes package for response and correlation function analysis. *Dendrochronologia* 31, 68–74.

Chapitre 3. L'accroissement à 1,3 m de hauteur est-il représentatif de celui de l'ensemble de l'arbre ? La sensibilité climatique est-elle uniforme le long de la tige principale ?

Pour certains sites en Wallonie et à Bruxelles (premier article) (Chap. 2), les échantillons de bois ont dû être récoltés à une hauteur supérieure à 1,3 m, qui est pourtant un standard international. Une légère différence entre la sensibilité climatique à 1,3 m (6 arbres) et à 10 m (7 arbres) pour un site en forêt de Soignes (Annexe 2) a suscité cette première question complémentaire qui a fait l'objet du deuxième article scientifique (Latte *et al.*, 2016a) (matériel supplémentaire en annexe 3) :

Latte, N., Lebourgeois, F., Claessens, H. (2016a) Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. *Trees - Structure and Function* 30, 189-201.

Résumé

Pour caractériser la répartition de l'accroissement dans l'arbre et sa relation avec le climat, nous avons sélectionné huit hêtres (*Fagus sylvatica* L.) dominants au sein d'un peuplement pur et équienne de 98 ans. Nous avons prélevé 10 rondelles par arbre le long de la tige principale depuis la hauteur de poitrine (1,3 m) jusqu'au sommet du houppier (Figure 10). Nous avons examiné et comparé les variations annuelles des surfaces de cernes et des accroissements en volume, en combinant les méthodes statistiques de la dendrochronologie et celles de l'analyse de tige.

Bien que le signal commun à l'ensemble des séries dendrochronologiques soit important, la variabilité de l'accroissement et la sensibilité climatique augmentent avec la hauteur dans l'arbre (Figure 11), ce qui mène à des différences notables entre la bille de pied et le houppier. Le signal commun, mais aussi la différence « bille de pied - houppier » sont tous les deux fortement influencés par les canicules estivales de l'année précédente et par les sécheresses printanières de l'année en cours. Malgré ces différences, l'accroissement radial à hauteur de poitrine peut être considéré comme un bon estimateur de l'accroissement en volume de l'arbre entier, mais il n'est pas des plus adéquats pour évaluer l'effet du climat d'une année à l'autre. Les conditions climatiques extrêmes augmentent le risque d'erreur. Les résultats sont discutés en considérant plusieurs hypothèses quant à l'écophysologie du hêtre.

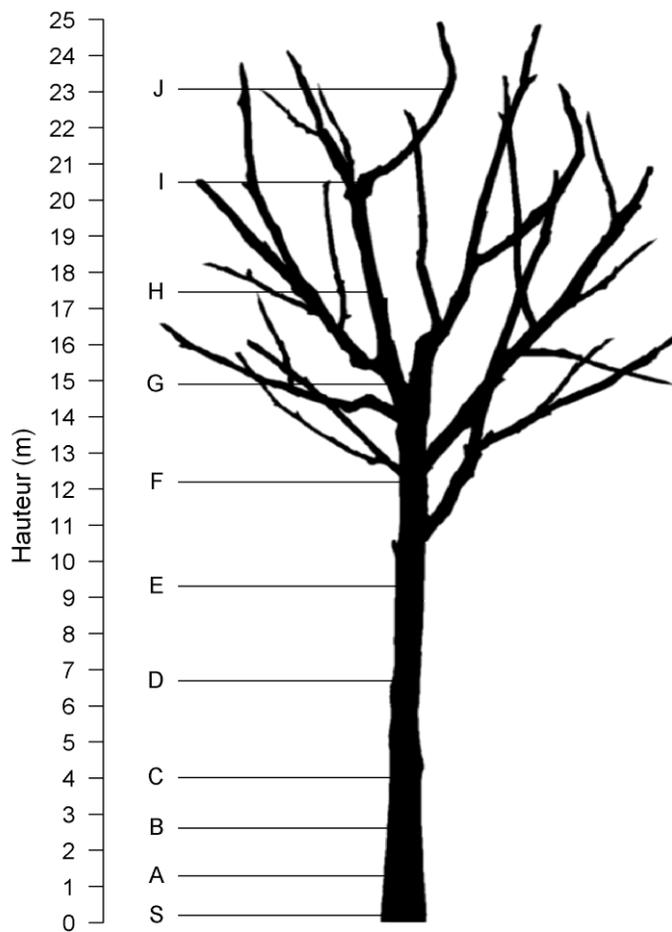


Figure 10. Hauteurs de prélèvement (de A à J).

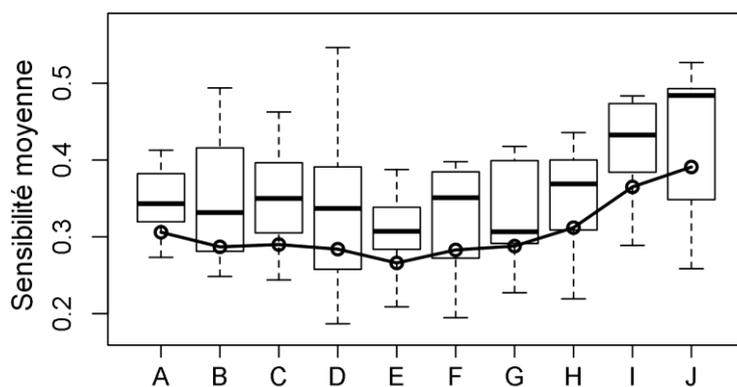


Figure 11. Evolution de la sensibilité moyenne le long de la tige principale.

Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts

Nicolas Latte¹ · François Lebourgeois^{2,3} · Hugues Claessens¹

Received: 13 March 2015 / Revised: 31 August 2015 / Accepted: 4 September 2015 / Published online: 24 September 2015
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2015

Abstract

Key message Beech growth variability and climate sensitivity are much higher in the crown top than in the bole. The most notable bole–crown discrepancies occurred in response to extreme climate conditions.

Abstract To characterize growth partitioning within the tree and its responses to climate, we studied eight dominant beech trees (*Fagus sylvatica* L.) of a pure, even-aged 98-year-old stand in Belgium. We sampled ten disks along the stem from breast height to treetop and examined the inter-annual patterns of, and discrepancies between, ring-area and volume increments by performing detailed stem analysis and dendroecological investigations. Although the common inter-annual variation among all increment series was high, we observed increasing growth variability and climate sensitivity with height, leading to notable bole–crown discrepancies. Both the common inter-annual variation and bole–crown discrepancies were mainly driven by

summer heat waves and related droughts of the previous year, and spring droughts of the current year. Despite these discrepancies, the radial growth at breast height can be considered a good estimate of the tree volume increment but not for the purpose of focusing on climatic effects of isolated years. Extreme climatic conditions increase the risk of inaccurate estimations. The results of the present study are discussed in relation to tree ecophysiology hypotheses.

Keywords Tree-ring analysis · Growth allocation · Climate sensitivity · Stem analysis · Reserve depletion · Masting trade-off

Introduction

For dendrochronological investigation, tree-ring sampling is traditionally performed at breast height (1.3 m above-ground) mainly due to its operational simplicity and connection with conventional forest DBH measurements (Schweingruber 1996). Despite the fact that radial growth varies at different levels along the bole, sampling at breast height is considered an ideal balance of homogenous growth while maintaining long chronosequences (Chhin and Wang 2005). In consequence, an underlying assumption of most tree-ring studies is that the growth at breast height is an unbiased estimate of whole tree growth variations and patterns, or at least, that the responses to climate and other environmental factors are sufficiently close to extend results and related interpretations to the whole tree. However, the small number of studies devoted to test this hypothesis did not confirm its validity for both conifers (Bouriaud et al. 2005a; Chhin and Wang 2005; Chhin et al. 2010; Kerhoulas and Kane 2012; Sohn et al. 2012; van der Maaten-Theunissen and Bouriaud 2012) and broadleaved

Communicated by T. Kajimoto.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00468-015-1288-y) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Nicolas Latte
nicolas.latte@ulg.ac.be

- ¹ Forest Resources Management, University of Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Passage des Déportés 2, 5030 Gembloux, Belgium
- ² UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt Bois (LERFoB), AgroParisTech, Rue Girardet 14, 54042 Nancy, France
- ³ INRA, UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), Centre INRA de Nancy, 54280 Champenoux, France

Table 1 Synthesis of the tree-ring studies that analyzed growth variation along the stem and its response to climate

Reference	Species	Number of trees	Sampling heights along the stem (m)	Localization	Main results
<i>Studies on coniferous species</i>					
Chhin and Wang (2005)	<i>Picea glauca</i>	24	2: 0.3 (stump) and 1.3	Southwestern Manitoba	Response to climate at stump and breast heights was very similar
Bouriaud et al. (2005a)	<i>Picea abies</i>	2	4: 0.25 (stump), 3, 9 and 12.5 (top height of 15.6 m)	Northeastern France	Climate sensitivity decreased with height mediated by changes in soil water content
Chhin et al. (2010)	<i>Pinus cordata</i>	389	11: 0.3, 1.3 + 9 equally spaced from base to top	Alberta	Lower sections were mainly driven by climate during the previous growing season. Upper sections were more related to current growing season climate
Kerhoulas and Kane (2012)	<i>Pinus ponderosa</i>	36	5: coarse root, 1.3, 10.1, 15.2, 22.1 (top height of 29 m)	Arizona	Climate sensitivity increased with height. Higher rate of drought-related missing rings in the crown
van der Maaten-Theunissen and Bouriaud (2012)	<i>Abies alba</i> <i>Picea abies</i>	27 10	3: 1.3, 11.5 and 16.7 (top height of 28.6 m) (top height of 30.5 m)	Southwestern Germany	Growth at breast height was more sensitive than higher in the bole. Growth allocation varied with altitude influenced by summer temperature
Sohn et al. (2012)	<i>Picea abies</i>	21	4: 1.3, 5.5, 9.8 and 14 (last one in green crown)	Southwestern Germany	Climate response varied (was similar) along the stem of moderate thinning (heavy thinning) trees. Growth at breast height was a good estimate of stem volume variation to drought but not for its recovery
<i>Studies on broadleaved species</i>					
Corona et al. (1995)	<i>Quercus cerris</i>	16	One per meter of stem	Italy	Growth at breast height and stem volume increment expressed the same climate–growth relationship
Bouriaud et al. (2005b)	<i>Fagus sylvatica</i>	30	4: 1.3, 2.6, 6.7, 10.8 (last one 30 cm below crown base) (top height of 25.7 m)	Northeastern France	Growth at breast height and bole volume increment were very similar but residuals contained up to 50 % climate information. Growth at breast height underestimated volume increment during drought

trees (Corona et al. 1995; Bouriaud et al. 2005b; synthesis in Table 1).

Most previous studies agree that comparable information on growth can be obtained from different sampling levels along the tree stem. However, the reported changes in the climate–growth relationship are not consistent among studies. The most influential climate variables can remain the same along the stem, with decreasing (Bouriaud et al. 2005a; van der Maaten-Theunissen and Bouriaud 2012) or increasing (Kerhoulas and Kane 2012) climate sensitivity with height, or can differ between stem base and crown (Chhin et al. 2010). The radial growth at breast height and stem volume increment have been shown to express similar patterns (Corona et al. 1995; Hogg et al. 2005, Kerhoulas and Kane 2012), but discrepancies were observed in response to stressful growing conditions (Bouriaud et al. 2005b) and thereafter, during growth recovery (Sohn et al. 2012). The differences in sampling protocol among studies complicate comparisons and may lead to misunderstanding. For instance, the term “stem” was either defined as the bole (part of the stem below the crown base) or as the whole stem (from the base to the top of the tree). Therefore, there is still uncertainty about the effect of sampling height on dendroecological investigations.

Growth partitioning within the tree depends on ecophysiological processes that are influenced by intrinsic and extrinsic factors. Due to differences in phenology, growth allometry, and sensitivity to competition, angiosperm and coniferous tree species use different ecophysiological strategies and responses to climate variation (Way and Oren 2010; Carnicer et al. 2013). For a given species, the stem form and taper can vary strongly among individuals and can be influenced by age (Barbaroux et al. 2003; Genet et al. 2009), altitude and climate (DeLucia et al. 2000; van der Maaten-Theunissen and Bouriaud 2012), and stand density and silviculture (Sohn et al. 2012). Furthermore, studies on carbon balance and allocation showed connections between seasonal and spatial patterns of respiration and photosynthesis, and variations in biomass increments along the stem (Lebaube et al. 2000; Ceschia et al. 2002; Le Goff et al. 2004). In the context of increasing climate variability (IPCC 2012), there is a rising need for evaluating the impact of climatic conditions and particularly of extreme events on these physiological processes (Capioli et al. 2013; Carnicer et al. 2013).

The aims of the present study were to (1) characterize the growth partitioning along the stem and between tree compartments (bole, crown, and whole stem), and its responses to climate, especially to extreme climatic conditions that induce physiological disorders and notable growth reductions, and (2) evaluate to what extent the radial growth at breast height—the dendrochronological standard—is representative of the tree volume increment. Major discrepancies between these two measurements could demonstrate

important inaccuracies in tree volume and increment, as most allometric equations were developed from DBH (Zianis et al. 2005; Muukkonen 2007). European beech (*Fagus sylvatica* L.) was selected for its ecological and economic importance in Europe and because it has been the focus of numerous dendrochronological and ecophysiological studies (Geßler et al. 2007). Contrary to previous studies (Table 1), we accounted for the fact that during the lifespan of the tree, a given height may be part of different tree compartments (e.g., from crown to bole), and included the volume increment of the branches as their volume is not negligible for broadleaved species.

Materials and methods

Study area

The study was conducted in the Ardenne ecoregion (southern Belgium) included in the temperate oceanic bioclimatic zone of Europe (Lindner et al. 2010). Between 1980 and 2012, annual rainfall and temperature were 1152 mm and 7.7 °C, respectively. The sampled trees were selected in a pure even-aged 98-year-old medio-European acidophilus beech forest (CORINE classification 41.111; 50.03 N 5.49E, 549 m

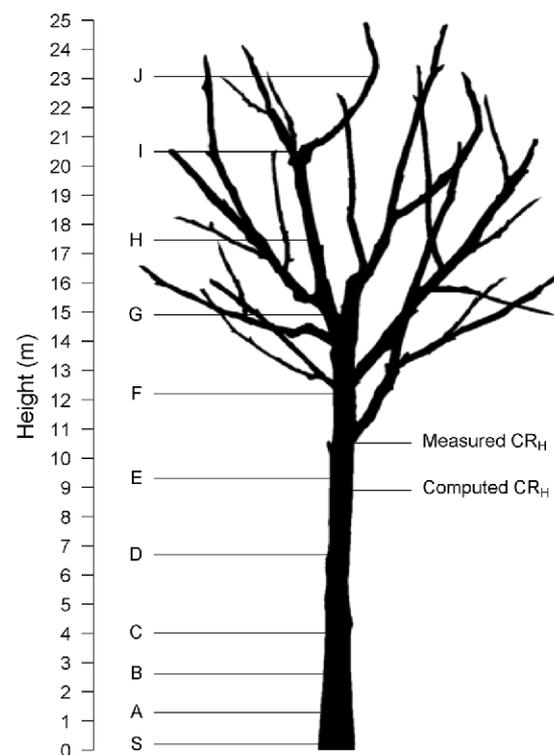


Fig. 1 Illustration of ten sampling heights, from cross-sections A to J, along the whole main stem of the tree (average values of the eight beech trees). Disks were collected in 2012. S stump height, CR_H crown base height in 2012

Table 2 Chronology statistics of raw and detrended ring-area increment (RAI) and volume increment (VI) series for the common period 1982–2012

Disk	Mean height (min–max) (m)	Raw RAI series (cm ² year ⁻¹)				Detrended RAI series			
		Mean	Standard deviation	Correlation with A	Correlation with TR	Effective signal (ES)	Expressed population signal (EPS)	Mean sensitivity (MS)	Gini coefficient (GC)
A	1.3	16.5	6.1	1.00	0.93	0.56	0.91	0.31	0.14
B	2.6 (2.4–2.7)	15.9	5.6	0.97	0.96	0.59	0.92	0.29	0.14
C	4 (3.8–4.2)	14.2	5.3	0.98	0.95	0.56	0.91	0.29	0.14
D	6.7 (6.4–7.1)	12.7	4.7	0.97	0.97	0.58	0.92	0.28	0.14
E	9.4 (8.9–10)	11.9	4.0	0.91	0.96	0.63	0.93	0.27	0.13
F	12.3 (11.5–12.8)	9.3	3.0	0.83	0.94	0.65	0.94	0.28	0.14
G	15 (14–15.8)	8.4	2.7	0.79	0.91	0.64	0.94	0.29	0.14
H	17.6 (16.4–18.5)	6.1	2.1	0.72	0.88	0.68	0.94	0.31	0.15
I	20.7 (19.1–21.7)	2.4	0.9	0.57	0.77	0.67	0.94	0.37	0.17
J	23.3 (21.6–24.3)	0.8	0.3	0.41	0.62	0.63	0.93	0.39	0.18

Wood compartment		Raw VI series (dm ³ year ⁻¹)				Detrended VI series			
		Mean	Standard deviation	Correlation with A	Correlation with TR	Effective signal (ES)	Expressed population signal (EPS)	Mean sensitivity (MS)	Gini coefficient (GC)
ST	Whole stem	25.6	8.6	0.96	0.99	0.71	0.95	0.28	0.13
LS	Lower stem	16.2	6.0	0.99	0.96	0.65	0.94	0.29	0.13
US	Upper stem	9.4	3.1	0.78	0.9	0.71	0.95	0.28	0.14
BR	Branches	6.9	2.6	0.84	0.97	0.72	0.95	0.28	0.14
CR	Crown	15.7	5.8	0.80	0.94	0.72	0.95	0.28	0.14
TR	Tree	31.9	11.5	0.93	1.00	0.72	0.95	0.28	0.14

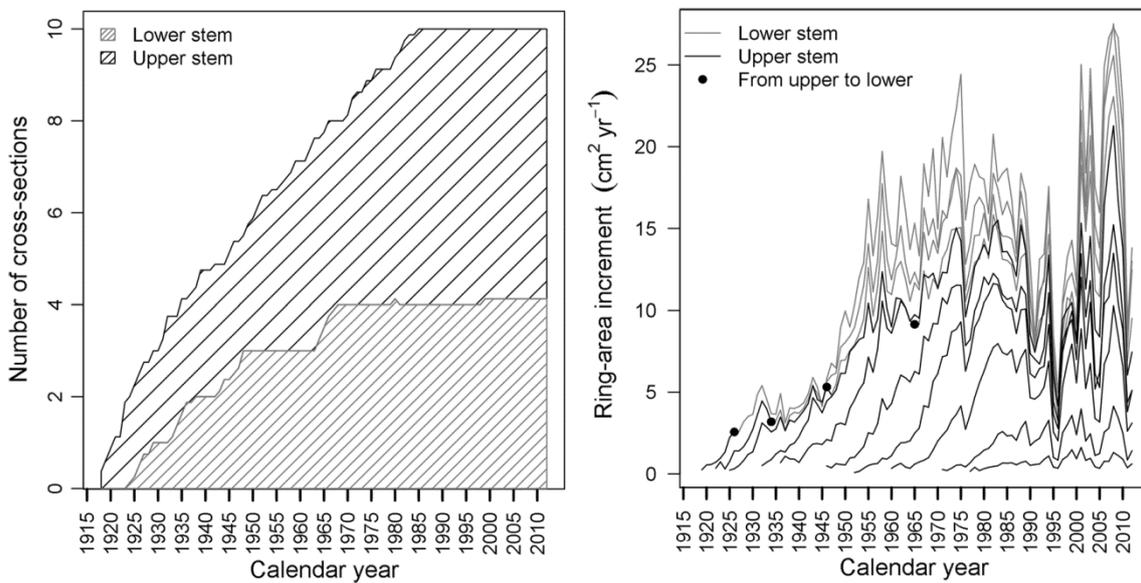


Fig. 2 Both plots refer to average values of the eight selected beech trees. *Left* number of cross-sections used to compute volume increments (VI) of the lower stem (LS_{VI}; i.e., below crown base height), upper stem (US_{VI}; i.e., above crown base height) and whole

stem (ST_{VI} = LS_{VI} + US_{VI}). *Right* ring-area increments (RAI) at the 10 sampling heights (A_{RAI}–J_{RAI}). *Black points* indicate when a cross-section moved from upper stem to lower stem

a.s.l.). The well-drained brown soil (WRB soil classification, depth = 90 cm) fit well with beech requirements (Weissen et al. 1994). Stand density, basal area, mean DBH, and dominant height were 227 stems ha⁻¹, 22.9 m² ha⁻¹, 35.2 cm, and 25.6 m, respectively, corresponding to the second yield class described by Schober (1995).

Tree sampling and ring-width measurements

In the winter of 2012–2013, eight dominant or co-dominant and healthy beech trees of comparable dimensions were sampled for stem analysis (mean DBH = 40.4 cm, mean height = 25.2 m; supplementary material: Table A). The selected trees were felled and ten disks per tree (*A*, *B*, *C*, ..., *J*) were sawed along the main stem from the breast height to the top of the tree (Fig. 1; Table 2). In cases of forked stems, we selected the path with the largest cross-sections, the closest to the vertical axis of the tree, and ending in the center of the crown top. The eight disks *C*–*J* were equally spaced from breast height (*A*) to the tip of the main stem. Disk *B* was located at mid-length between *A* and *C*. When necessary, disk locations were slightly shifted to avoid potential anomalous growth due to branch junctions, reaction wood, or other irregularities.

Air-dried disks were planed, progressively sanded with finer grits of sandpaper (up to 240), and scanned at high resolution (1200 dpi). Tree-ring widths were measured on each disk along three radii (three-pointed star) from the pith to the bark with an accuracy of 1/100 mm using WIND-ENDRO (Regent Instruments Canada Inc. 2009). Individual ring-width series were carefully cross-dated by progressively detecting the regional pointer years (Penninckx et al. 1999; Kint et al. 2012; Latte et al. 2015). The ring-width series were converted into ring-area increments (RAI, Fig. 2; RAI at breast height corresponding to basal area increment) for a more accurate quantification of wood production (Bouriaud et al. 2005b; Hogg et al. 2005; Weber et al. 2013) and then averaged by cross-section and tree.

Computation of volume increments

The volume increments of the wood compartments of each tree were computed in R (R Core Team 2012) using the function “stemanalysis” of the package “treeGLIA” (Bascietto and Scarascia-Mugnozza 2004) and species-specific allometric equations of Dagnelie et al. (2013). Dagnelie’s equations were developed from 1043 beeches of southern Belgium (58 % from the Ardenne ecoregion; 19–265 years old). The function “stemanalysis” interpolates past annual tree heights between cross-sections using Carmean’s algorithm, and estimates annual volumes using Smalian’s formula for the logs and the cone formula for the tip (i.e., part of the main stem above cross-section *J*; Fig. 1).

The volume increment of the whole main stem (ST_{VI}) was computed using the function “stemanalysis”. The volume increment below the cross-section *A* was included by simulating a stump level cross-section (Fig. 1) using Eq. (1) (Dagnelie et al. 2013; supplementary material: Fig. A).

$$S_{D_{k,i}} = \frac{A_{D_{k,i}}^{1.213}}{1.578} \tag{1}$$

S_D (cm) denotes the diameter at stump height (0.2 m), *A_D* (cm) denotes the diameter at breast height, and *k* and *i* denote the tree and the year, respectively.

The volume increments of the lower part of the stem (LS_{VI}, i.e., below the crown base height) and the upper part of the stem (US_{VI}; i.e., above the crown base height) were computed using the “stemanalysis” function and the crown base height (CR_H; i.e., insertion of first primary green branch) estimated using Eq. (2) (supplementary material: Fig. B). During the lifespan of the trees, the number of cross-sections used to compute these two volume increments increased and four cross-sections (*A*–*D*) moved from the upper stem to the lower stem (Fig. 2).

$$\begin{aligned} CR_{H_{k,i}} &= TR_{H_{k,i}} \times (1 - R_{D_{k,i}}) \\ &= TR_{H_{k,i}} \times \left(1 - \frac{CR_{L_{k,i}}}{TR_{H_{k,i}}}\right) = TR_{H_{k,i}} - CR_{L_{k,i}} \end{aligned} \tag{2}$$

CR_H (m) denotes the crown base height, TR_H (m) denotes the tree top height, *R_D* denotes the ratio of crown length to tree height (Dagnelie et al. 2013; equation with DBH as independent variable), CR_L (m) denotes the crown length, and *k* and *i* denote the tree and the year, respectively.

The volume increment of the crown (CR_{VI}) was estimated by expanding US_{VI} using Eq. (3).

$$CR_{VI_{k,i}} = US_{VI_{k,i}} \times EF_{k,i} = US_{VI_{k,i}} \times \frac{(TR_{DV_{k,i}} - LS_{DV_{k,i}})}{(ST_{DV_{k,i}} - LS_{DV_{k,i}})} \tag{3}$$

CR_{VI} (dm³ year⁻¹) denotes the crown volume increment, LS_{VI} (dm³ year⁻¹) denotes the lower stem volume increment, EF denotes the expansion factor (supplementary material: Fig. C), TR_{DV}, ST_{DV} and US_{DV} (dm³) denotes the tree, whole stem and upper stem Dagnelie’s volumes, respectively (Dagnelie et al. 2013; equations with DBH and TR_H as independent variables), and *k* and *i* denote the tree and the year, respectively.

The volume increment of (the aboveground part of) the tree (TR_{VI}) was computed by summing ST_{VI} and CR_{VI}. The volume increment of the branches (BR_{VI}) was computed by subtracting CR_{VI} and US_{VI}.

ST_{VI} was accurately computed using stem analysis and Eq. (1). However, two sources of imprecision should be noted. Firstly, the computed CR_H (Eq. 2) was, in 2012, on average 1.5 m lower than that measured (Fig. 1;

supplementary material: Fig. D). LS_{VI} was thus underestimated (and US_{VI} overestimated) in 2012 and likely also in previous years. LS_{VI} and US_{VI} estimations could likely be more accurate considering stand density effects on the ratio of crown length to tree height (R_D) during the whole stand development (such equations were not available). Secondly, US_{VI} was extrapolated at the scale of the whole crown (CR_{VI}) using Eq. (3). We thus made the assumption that CR_{VI} was proportional to US_{VI} . As a part of the bole was included in the upper stem and extrapolated to the crown, potential bole–crown differences may be reduced.

Chronology statistics and detrending

The calculation of chronology statistics (for the common period 1982–2012) and series detrending were achieved using R (R Core Team 2012) with the package “dplR” (Bunn 2008). A cubic smoothing spline with a 50 % frequency cut-off at 10 years (Bouriaud et al. 2005b; van der Maaten-Theunissen and Bouriaud 2012) was fitted to the individual cross-section ring-area increments (A_{RAI} , B_{RAI} , C_{RAI} , ..., J_{RAI}) and wood compartment volume increments (ST_{VI} , LS_{VI} , US_{VI} , BR_{VI} , CR_{VI} , and TR_{VI}) to extract long- and medium-term variations, mainly due to age, competition, and silviculture (Cook and Kairiukstis 1990). Standardized indices (X_I , with $X_I =$ one of the cross-sections or wood compartments; e.g., A_I denotes the detrended series of A_{RAI}) were calculated as the ratio of observed raw values to fitted values. This detrending method maximizes the climate signal in the chronologies (Cook and Kairiukstis 1990).

The expressed population signal (EPS) and the effective signal (ES) were computed from raw series to assess overall chronology quality. The mean sensitivity (MS) was computed from detrended series to quantify the inter-annual variability. In addition to MS, the Gini coefficient (GC) was computed to integrate all possible lags in the mean sensitivity function (Biondi and Qeadan 2008).

Climate data

The climate data were accessed from the closest meteorological station, located at approximately 4.5 km from the beech stand (IRM Saint-Hubert Station, 560 m a.s.l.), which had records from 1980 to 2012 of the daily minimum and maximum temperatures (T_{min} and T_{max} in °C), precipitation (P in mm), air humidity (Hu in %), solar radiation (Sr in $MJ\ m^{-2}\ day^{-1}$), and wind speed (Ws in $m\ s^{-1}$). Penman’s potential evapotranspiration (PET) was computed daily according to the formula in ASCE-EWRI (2005) using T_{min} , T_{max} , Hu, Sr, and Ws. The 882 single and multi-month climatic variables, used for climate–

growth analysis, were obtained by averaging daily T_{min} , T_{max} , Hu, and Sr, and summing daily P , PET and the climatic water balance ($WB = P - PET$) for periods from 1 to 7 month(s); the last month of these periods ranged from April of the previous year to September of the current year.

Climate–growth analysis

The ratios $A_I:B_I-J_I$, $LS_I:CR_I$, $LS_I:US_I$, and $A_I:TR_I$ were computed to highlight differences between series, and thereby growth partitioning within the trees. The detrended and ratio series of the eight beech trees were then averaged. The overall relationship between the series (Table 2) and the climatic variables was analyzed in R (R Core Team 2012) using the sparse partial least squares (sPLS) method (package “mixOmics”, formerly named “IntegrOmics”; Lê Cao et al. 2009). This method maximizes the covariance between two matrices [$Y = f(X)$ where $Y =$ growth indices and $X =$ climatic variables] and can be used when the number of X is higher than the observations (i.e., number of years) and when there is multicollinearity among X . sPLS (single component) was computed between the series and the standardized climatic variables (i.e., mean 0 and standard deviation 1) for the period 1982–2012. The most explanatory climatic variables were pre-selected based on the variable importance in projection ($VIP \geq 1.5$). To identify the best subset of, at most, three of the pre-selected variables, linear regressions between the Y variates (i.e., sPLS projections of Y) and the pre-selected variables were performed using the leaps algorithm (package “bestglm”; McLeod and Xu 2014) and the Bayesian information criterion (BIC). The subset variables were then used to develop one linear regression model by series. The combination of sPLS and linear regression ensured to include potential interactions among the climatic variables. Significance of the correlation coefficients was tested by the bootstrap method with a 95 % confidence interval (package “bootres”, recently renamed “treeclim”; Zang and Biondi 2013). The procedure was performed separately for the ring-area increment (RAI) and volume increment (VI) series, and the ratio series.

Discrepancy and pointer year analysis

We focused on the differences between detrended series: (1) A_I (the dendrochronological standard) and J_I (crown top; the least correlated with A_I and the most sensitive to climate) to evaluate the growth variation along the stem; (2) LS_I and CR_I to evaluate the bole–crown differences, and (3) A_I and TR_I to evaluate the reliability of growth at breast height for estimating tree volume increment. The discrepancy (Dy) was computed using Eq. (4).

$$Dy_{X_i:Y_{k,i}} = \frac{X_{I_{k,i}} - Y_{I_{k,i}}}{TR_{I_{k,i}}} \times 100 \quad (4)$$

$DY_{X_i:Y_i}$ (%) denotes the discrepancy between the two detrended series X_I (e.g., A_i) and Y_I (e.g., J_I), TR_I denotes the detrended series of the tree volume increment, and k and i denote the tree and the year, respectively. The use of TR_I (instead of X_I) as denominator allows for a more robust estimate of the discrepancy.

Pointer year (PY) analysis was used to identify the years with unusual growth (low growth = negative PY and high growth = positive PY) common to at least five trees using Cropper’s method, as described in Neuwirth et al. (2007). Furthermore, to highlight the effect of extreme climatic conditions on growth and its variation within the tree, PYs and discrepancy years ($-10\% \leq Dy \leq 10\%$) were characterized in terms of unusual and/or extreme climatic events (Institut Royal Météorologique (IRM) 2000).

Results

Chronology statistics and quality

During the life span of the selected trees (1918–2012), the mean height increment was 26.5 ± 1.7 cm year⁻¹ (mean \pm SD), ring-width at breast height was 2.0 ± 0.6 mm, ring-area increment at breast height (A_{RAI}) was 12.2 ± 7.3 cm² year⁻¹, and tree volume increment (TR_{VI}) was 19.4 ± 14.5 dm³ year⁻¹. These values reflect rather good growth in the context of the Ardenne plateau

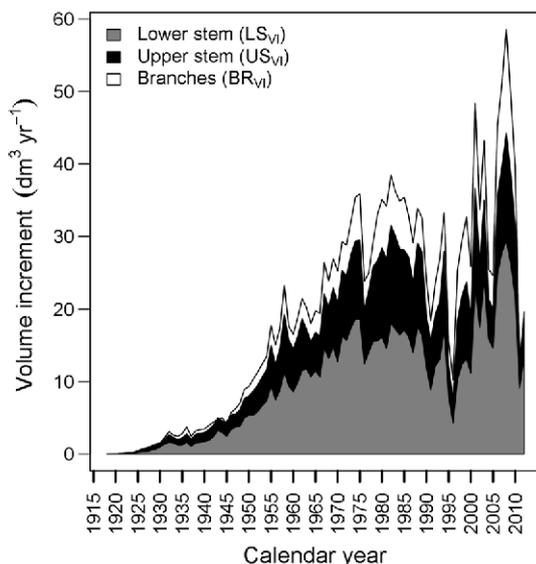


Fig. 3 Volume increments (VI; average values of the eight trees) for the period 1918–2012 of the lower stem (LS_{VI}), upper stem (US_{VI}), whole stem ($ST_{VI} = LS_{VI} + US_{VI}$), branches (BR_{VI}), crown ($CR_{VI} = US_{VI} + BR_{VI}$), and tree ($TR_{VI} = LS_{VI} + US_{VI} + BR_{VI}$)

(>500 m) where growing conditions are more limiting than in lowland areas (Latte et al. 2015). The correlation coefficients between A_{RAI} and the other raw RAI series (B_{RAI} – J_{RAI}) decreased strongly with increasing distance along the stem (Table 2). From 1930 to 2012, the volume increments of the lower stem (LS_{VI}), upper stem (US_{VI}) and branches (BR_{VI}) varied from 46 to 50, 42 to 30, and 12 to 20 % of TR_{VI} , respectively. TR_{VI} was particularly low in 1990, 1991, 1995, 1996, 2004, 2005 and 2011 (Fig. 3).

Although the number of trees was relatively small, the statistics of the detrended series ensured that the captured signal by the eight beech trees was reliable and could be used for further analysis (Table 2). The EPS values (≥ 0.91) indicated that the RAI and VI detrended series were homogeneous among the selected trees. The ES values (≥ 0.56) indicated that the between-tree and within-tree correlations were strong. Both, the MS and GC were quite constant among the VI detrended series but varied for the RAI detrended series, with a decrease from 1.3 m (A) to 9.4 m (E) and an increase from 12.3 m (F) to 23.3 m (J; Fig. 4). Paired t tests indicated that MS and GC values of H_I , I_I and J_I are significantly different from the others RAI detrended series (supplementary material: Table B).

Climate–growth analysis

For RAI and VI detrended series, sPLS regression in association with linear regression (period 1982–2012) highlighted two climatic variables: the mean of the daily maximum temperature from July to October of the previous year (TMAX) and the sum of the daily precipitation from March to May of the current year (PREC). TMAX was slightly more explanatory than two other variables: the mean of the daily solar radiation and relative humidity of July of the previous year. The bootstrapped correlation coefficients (BCCs) between TMAX and PREC, and the detrended RAI and VI series were systematically significant, and the adjusted R squares of the linear regressions ranged from 39 to 53 % (Table 3). Concerning the ratio series, only one variable was highlighted: the mean of the daily minimum temperature from July to August of the previous year (TMIN). BCCs between this variable and the ratio series were significant for $A_I:G_I$ – J_I , $LS_I:US_I$ and $LS_I:CR_I$ (Table 3). BCCs between TMAX and PREC, TMIN and PREC and, TMAX and TMIN were -0.09 , -0.31 , and 0.79 , respectively.

Pointer and discrepancy years

In concordance with the modeling results, negative pointer years occurred the year following summer heat waves (\approx high values of TMAX and TMIN) and/or the current year in the case of spring droughts (\approx low values of PREC)

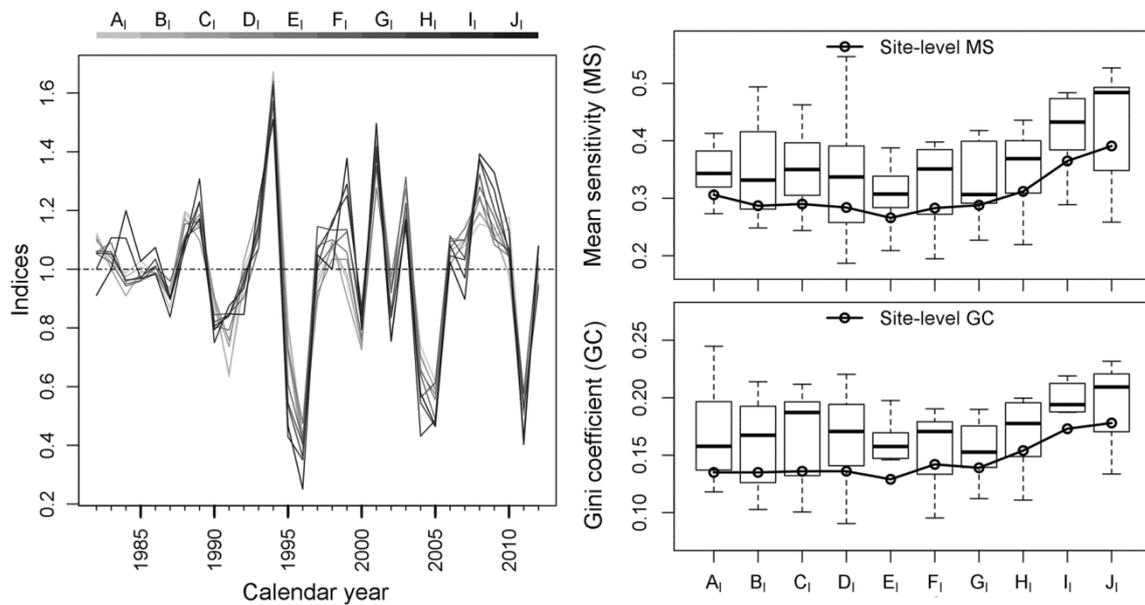


Fig. 4 Left ring-area increment (RAI) detrended series at the ten sampling heights (A_1 – J_1) for the common period 1982–2012 (average values of the eight trees). Right box plots of the mean sensitivities (MS) and Gini coefficient (GC) computed from the tree RAI

detrended series (A_1 – J_1) for the same period. The lines with circles indicate MS and GC values computed from the means of the eight tree series

Table 3 Linear models and bootstrapped correlation coefficients (BCCs) between the ring-area increment (RAI) and volume increment (VI) detrended series and, the most explanatory climatic variables (TMAX, PREC, and TMIN) for the period 1982–2012

RAI and VI detrended series							Ratio series	
Series	BCCs		Linear models				Series	BCCs
	TMAX	PREC	Intercept	TMAX	PREC	R squares (%)		
RAI								
A_1	-0.50	0.50	0.997***	-0.118**	0.114**	39.4	$A_1:B_1$	0.06
B_1	-0.50	0.55	0.998***	-0.120**	0.126***	46.3		
C_1	-0.48	0.53	0.983***	-0.113**	0.117**	41.0	$A_1:C_1$	0.13
D_1	-0.54	0.53	0.995***	-0.129**	0.120**	47.0	$A_1:D_1$	0.20
E_1	-0.51	0.56	0.991***	-0.114**	0.121***	47.8	$A_1:E_1$	0.09
F_1	-0.55	0.54	0.998***	-0.138**	0.128**	49.3	$A_1:F_1$	0.29
G_1	-0.58	0.53	1.000***	-0.146***	0.122***	52.8	$A_1:G_1$	0.41
H_1	-0.58	0.54	0.996***	-0.158***	0.137***	53.3	$A_1:H_1$	0.43
I_1	-0.58	0.53	1.000***	-0.180***	0.145**	52.1	$A_1:I_1$	0.48
J_1	-0.61	0.47	1.000***	-0.199***	0.126**	52.4	$A_1:J_1$	0.56
VI								
ST_1	-0.54	0.55	1.000***	-0.129**	0.120**	48.2		
LS_1	-0.52	0.53	0.998***	-0.123**	0.118**	44.8	$LS_1:US_1$	0.41
US_1	-0.55	0.56	0.999***	-0.14***	0.127***	51.3		
BR_1	-0.57	0.55	1.000***	-0.141***	0.128***	51.4	$LS_1:CR_1$	0.42
CR_1	-0.55	0.56	1.000***	-0.140***	0.127***	51.3		
TR_1	-0.55	0.55	1.000***	-0.133***	0.123***	50.0	$A_1:TR_1$	0.28

TMAX is the mean of the daily maximum temperature from July to October of the previous year. PREC is the sum of the daily precipitation from March to May of the current year. TMIN is the mean of the daily minimum temperature from July to August of the previous year. Bold text indicates a significant correlation. P values of linear models: *** ≤ 0.001 , ** ≤ 0.01 , and * ≤ 0.05

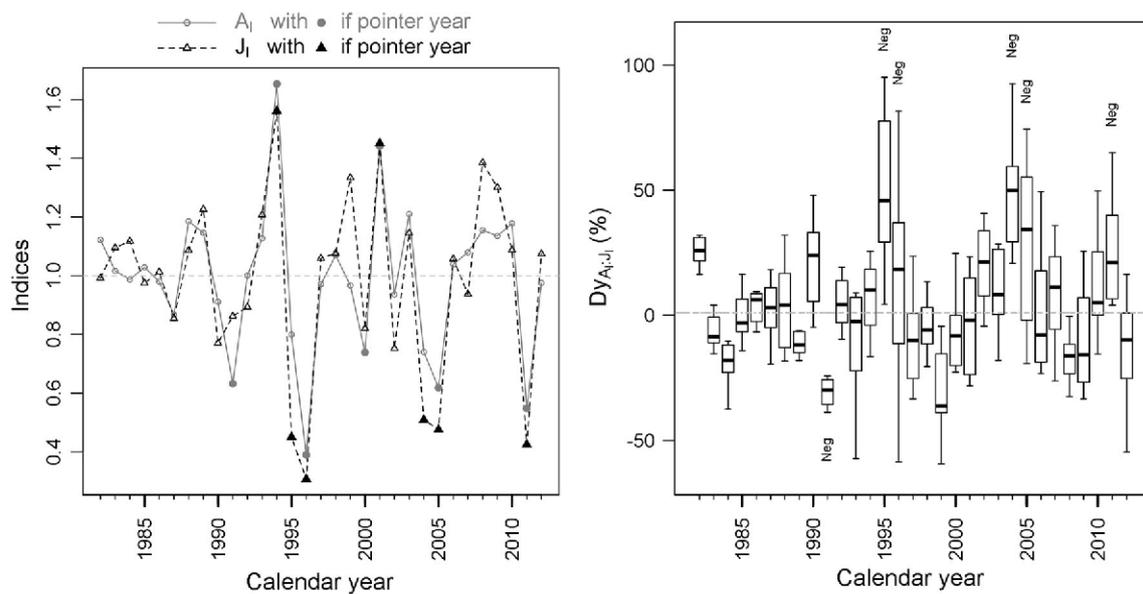


Fig. 5 *Left* ring-area increment (RAI) detrended series at breast height (A_I) and crown top (J_I), and corresponding pointer years for the common period 1982–2012. *Right* box plot of the discrepancy between A_I and J_I (Dy_{A_I, J_I}) for the same period. *Neg* indicates

negative pointer years with notable discrepancies ($-10\% \leq Dy_{A_I, J_I} \leq 10\%$). No positive pointer year had notable discrepancies

(supplementary material: Table C). For the common period 1982–2012, seven pointer years were highlighted at breast height (A_I) and crown top (J_I), and five of them were common to both series (two positive and three negative; Fig. 5). The highest discrepancies between A_I and J_I (Dy_{A_I, J_I} , Eq. 4) occurred during the negative pointer years ranging in average from -30 to $+52\%$ (Fig. 5; supplementary material: Table C). No notable discrepancy ($-10\% \geq Dy_{A_I, J_I} \geq +10\%$) was observed during positive pointer years. For the period 1948–2012, during which at least three cross-sections by tree compartment were available (Fig. 2), discrepancies between LS_I and CR_I (Dy_{LS_I, CR_I}) showed a very similar pattern of discrepancies but at smaller rates (from -19 to $+25\%$). For the period 1930–2012, discrepancies between A_I and TR_I (Dy_{A_I, TR_I}) varied from -17 to $+19\%$ (Fig. 6).

Discussion

We collected 80 stem cross-sections from eight mature beech trees (98 years old). The chronology statistics indicate that results were reliable for the considered stand that was selected to be representative of the Ardenne beech forests (Weissen et al. 1994). In accordance with other tree-ring studies in Belgium (Kint et al. 2012; Latte et al. 2015) and elsewhere in Europe (Maxime and Hendrik 2011; Scharnweber et al. 2011; Van der Maaten 2012; Weber et al. 2013), the climate–growth analysis revealed that the

beech growth at breast height is under a pronounced influence of climate. In combination with stem analysis, the climate–growth analysis also revealed that the growths at different heights along the main stem and of different wood compartments (crown, bole, etc.) vary rather uniformly, particularly in response to the current year’s spring droughts and previous year’s summer heat waves, but not at the same amplitude. Recently, in the same study region, Latte et al. (2015) reported that, since the 1980s, the negative influence of the previous year’s climatic conditions has strongly increased. This study shows that, during these last decades, previous summer heat waves and related droughts indeed affected the following year’s growth, but also growth partitioning within the tree.

We observed slight decreasing climate sensitivity with height in the bole (i.e., part of the stem below crow base height) in accordance with Bouriaud et al. (2005b). They performed a similar climate–growth analysis on beech at approximately 200 km southeast from our study site, but limited their sampling to the bole (Table 1). To our knowledge, our study provides the first report of significant increases of growth variability and climate sensitivity with height in the crown for a broadleaved species, confirming observations made on coniferous species (Kerhoulas and Kane 2012). On average, the mean sensitivity at crown top is one quarter higher than at breast height, leading to notable breast height–crown top discrepancies (up to 52%). During negative pointer years (i.e., unusual low growth), these within-tree discrepancies amounted in

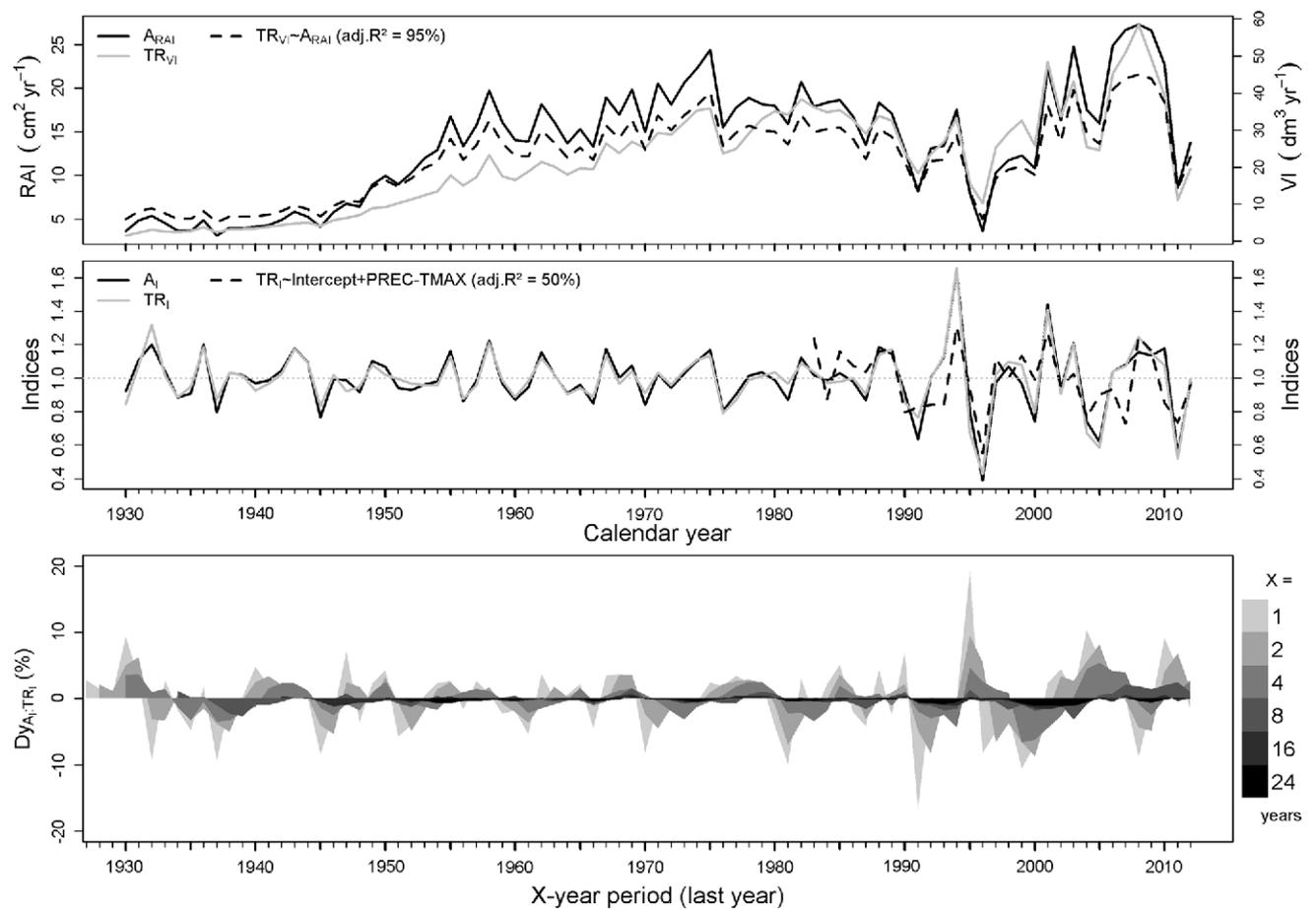


Fig. 6 The three plots refer to average values of the eight trees. *Top* ring-area increment (RAI) at breast height (A_{RAI}) and volume increment (VI) of the whole tree (TR_{VI}) for the period 1930–2012. The *dotted line* corresponds to the fitted values of the linear regression between TR_{VI} and A_{RAI} (without intercept). *Middle* the detrended series A_I and TR_I for the same period. The *dotted line* corresponds to the fitted values of the linear regression between TR_I and the most explanatory climatic variables (PREC and TMAX) for the period

1982–2012. PREC is the sum of the daily precipitation from March to May of the current year. TMAX is the mean of the daily maximum temperature from July to October of the previous year. *Bottom* discrepancy between A_I and TR_I (Dy_{A_I, TR_I}) performed in moving windows of 1–24 years for the period 1930–2012. *Darker gray* indicates longer periods

average to 115 % of the between-tree variation at breast height.

The overall increasing growth variability with height may be induced by increasing gravitational and hydraulic limitations (Becker et al. 2000; Kerhoulas and Kane 2012); the decreasing ratio of leaf-to-branch sapwood area with height suggests adaptations in tree structure to maintain canopy conductance (Becker et al. 2000; Gehring et al. 2015). In addition, the crown top exposure to sunlight and wind induces higher evaporation demand, and higher temperatures and daily temperature fluctuations than elsewhere in the crown and below forest canopy (Renaud et al. 2011; Von Arx et al. 2012). The respiration rate of woody tissue strongly depends on temperature, and is far higher in the upper crown than in the lower crown, with maximum values in summer (Ceschia et al. 2002; Le Goff et al. 2004). Thus, cambial physiological processes may be

affected more strongly in the crown top due to microclimate.

Despite varying climate sensitivity and growth partitioning within beech trees, the radial growth at breast height can be considered a reliable estimate for the tree volume increment (in accordance with Corona et al. 1995; Hogg et al. 2005; Rais et al. 2014). On average, the yearly differences counterbalance each other on a sufficient period (Fig. 6). Breast height–crown top discrepancies are notable but the higher sensitivity in the crown is strongly diluted at the scale of the tree. However, caution should be taken for evaluating the effects of isolated years, especially during negative pointer years. For instance in 1995, tree rings sampled at breast height would suggest a tree volume increment reduction of -22% (compared to the previous 5-year mean), but the actual reduction was -38% . At crown top, this reduction was -57% . Caution should also

be taken for cumulative effects of consecutive years (e.g., 1995–1996 and 2004–2005). Using volume equations developed from DBH for estimating tree volume increments may thus result in notable underestimations, likely increasing with age, as the ratio of crown to tree volume. Moreover, the inter-annual growth variation at breast height and its climatic signal are not the most representative of the tree volume increment. It would be more accurate to use radial growth close to the crown base that has a higher correlation with the tree volume increment. Technically, coring at this sampling height is complicated, but a disk could be extracted on felled trees during forest thinning or clear-cutting. In contrast to wood sampling at breast height, there is no depreciation of the bole timber price. This possibility could thus favor tree-ring research in managed forests. As discussed by Kerhoulas and Kane (2012), the higher climate sensitivity in the crown could be used to improve precision and accuracy of dendroclimatic reconstruction. In all cases, sampling protocols should consider that, during the lifespan of a tree, the relative position of a given wood sample changes over time.

The negative effect of previous growing conditions on beech growth is usually associated with two processes. (1) The reserve depletion (Lebourgeois et al. 2005; Härdtle et al. 2013; Latte et al. 2015). Up to 20 % of ring-width at breast height (Skomarkova et al. 2006) and 40 % of the carbon in leaves (Dyckmans et al. 2000) come from beech reserves. (2) The trade-off between growth and fruit production (Hoch et al. 2013; Hacket-Pain et al. 2015). Summer high temperatures (Drobyshev et al. 2010; Mund et al. 2010; Hacket-Pain et al. 2015) can trigger beech masting in the following year. However, these two processes do not directly interact as beech fruit production is supplied by current photoassimilates (autonomous fruiting branches) and is thus independent of reserves (Hoch et al. 2013). No information about masting was available for the study site. However, for three mature beech stands located in the same locality, 1995, 2000, 2002, 2004 and 2011 were qualified as “heavy” mast years (period 1995–2012, data not published). Considering that the highest growth reductions and breast height-crown top discrepancies were observed in 1995, 1996, 2004, 2005 and 2011, we assume that both processes are involved. Further investigations on the underlying ecophysiological mechanisms of within-tree growth variations should ideally combine stem analysis and intra-annual analysis of wood formation, with the dynamic of non-structural carbohydrates. This combination should better disentangle effects of previous summer and current spring growing conditions on the use of reserves and new photoassimilates.

Author contribution statement NL: study design and conception, data acquisition, analysis and interpretation, and manuscript

preparation and submission. FL: data analysis and interpretation, dendroecology expertise, and manuscript revision. HC: study design and supervision, data analysis and interpretation, and manuscript revision.

Acknowledgments This study was funded by the Walloon Region (Accord-Cadre de recherche et vulgarisation forestières). We would like to thank François Dewez and Philippe Louppe of the Département de la Nature et des Forêts for allowing wood sampling. We are grateful to Frédéric Henrotay and Adrien Schot (Forest Resources Management, ULg—Gembloux Agro-Bio Tech) for disk extraction, sanding, and tree-ring measurement. We also thank Yves Brostaux (Applied Statistics, Computer Science and Modeling, ULg—Gembloux Agro-Bio Tech) for his statistical support and Andrew Hacket-Pain (Fitzwilliam College, University of Cambridge) for helpful comments and corrections to the English.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- ASCE-EWRI (2005) The ASCE Standardized Reference Evapotranspiration Equation. Environment and Water Resources Institute (EWRI) of the American Society of Civil Engineers (ASCE), Standardization of Reference Evapotranspiration Task Committee Final Report. <http://www.kimberly.uidaho.edu/water/ascewri/ascestdetmain2005.pdf>. Accessed 01 Feb 2015
- Barbaroux C, Bréda N, Dufrêne E (2003) Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytol* 157:605–615
- Bascietto M, Scarascia-Mugnozza G (2004) A collection of functions to determine annual tree carbon increment via stem-analysis. *Ann For Sci* 61:597–602
- Becker P, Meinzer FC, Wullschlegel SD (2000) Hydraulic limitation of tree height: a critique. *Funct Ecol* 14(1):4–11. doi:10.1046/j.1365-2435.2000.00397.x
- Biondi F, Qeadan F (2008) Inequality in paleorecords. *Ecology* 89(4):1056–1067. doi:10.1890/07-0783.1
- Bouriaud O, Bréda N, Dupouey JL, Granier A (2005a) Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Can J For Res* 35:2920–2933. doi:10.1139/x05-202
- Bouriaud O, Leban JM, Bert D, Deleuze C (2005b) Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiol* 25:651–660
- Bunn AG (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26:115–124. doi:10.1016/j.dendro.2008.01.002
- Campioli M, Verbeeck H, Van den Bossche J, Wu J, Ibrom A, D’Andrea E, Matteucci G, Samson R, Steppe K, Granier A (2013) Can decision rules simulate carbon allocation for years with contrasting and extreme weather conditions? A case study for three temperate beech forests. *Ecol Model* 263:42–55
- Carnicer J, Barbeta A, Sperlich D, Coll M, Penuelas J (2013) Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale. *Front Plant Sci* 4:409. doi:10.3389/fpls.2013.00409
- Ceschia É, Damesin C, Lebaube S, Pontauiller JY, Dufrêne É (2002) Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Ann For Sci* 59:801–812

- Chhin S, Wang GG (2005) The effect of sampling height on dendroclimatic analysis. *Dendrochronologia* 23:47–55. doi:10.1016/j.dendro.2005.07.003
- Chhin S, Hogg EH, Lieffers VJ, Huang S (2010) Growth-climate relationships vary with height along the stem in lodgepole pine. *Tree Physiol* 30:335–345. doi:10.1093/treephys/tp120
- Cook ER, Kairiukstis LA (1990) *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Corona P, Romagnoli M, Torrini L (1995) Stem annual increments as ecobiological indicators in Turkey oak (*Quercus cerris* L.). *Trees* 10(1):13–19. doi:10.1007/bf00197774
- Dagnelie P, Palm R, Rondeux J, Thill A (2013) *Tables de cubage des arbres et des peuplements forestiers*. Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux
- DeLucia EH, Maherali H, Carey EV (2000) Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Glob Change Biol* 6:587–593
- Drobyshev I, Övergaard R, Saygin I, Niklasson M, Hickler T, Karlsson M, Sykes MT (2010) Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *For Ecol Manag* 259(11):2160–2171
- Dyckmans J, Flessa H, Polle A, Beese F (2000) The effect of elevated [CO₂] on uptake and allocation of 13C and 15N in beech (*Fagus sylvatica* L.) during leafing. *Plant Biol* 2(1):113–120
- Gehring E, Pezzatti GB, Krebs P, Mazzoleni S, Conedera M (2015) On the applicability of the pipe model theory on the chestnut tree (*Castanea sativa* Mill.). *Trees Struct Funct*. doi:10.1007/s00468-014-1093-z
- Genet H, Bréda N, Dufrene E (2009) Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] using a chronosequence approach. *Tree Physiol* 30:177–192
- Geßler A, Keitel C, Kreuzwieser J, Matyssek R, Seiler W, Rennenberg H (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees Struct Funct* 21(1):1–11. doi:10.1007/s00468-006-0107-x
- Hacket-Pain AJ, Friend AD, Lageard JGA, Thomas PA (2015) The influence of masting phenomenon on growth–climate relationships in trees: explaining the influence of previous summers’ climate on ring width. *Tree Physiol*. doi:10.1093/treephys/tpv007
- Härdtle W, Niemeier T, Assmann T, Baiboks S, Fichtner A, Friedrich U, Lang AC, Neuwirth B, Pfister L, Ries C, Schuldt A, Simon N, von Oheimb G (2013) Long-term trends in tree-ring width and isotope signatures ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) of *Fagus sylvatica* L. on soils with contrasting water supply. *Ecosystems* 16(8):1413–1428
- Hoch G, Siegwolf RTW, Keel SG, Kömer C, Han Q (2013) Fruit production in three masting tree species does not rely on stored carbon reserves. *Oecologia* 171(3):653–662
- Hogg EH, Brandt JP, Kochtubajda B (2005) Factors affecting interannual variation in growth of western Canadian aspen forests during 1951–2000. *Can J For Res* 35:610–622. doi:10.1139/x04-211
- IPCC (2012) *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation*. In: Field CB, Barros V, Stocker TF, Qin D, Dokken DJ, Ebi KL et al (eds) A special report of Working Groups I and II of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge
- IRM - Institut Royal Météorologique (2000) *Les événements météorologiques marquants depuis le début du 20ème siècle*. <http://www.meteo.be/meteo/view/fr/1078912-Evenements+marquants+depuis+1901.html>. Accessed 01 Feb 2015
- Kerhoulas LP, Kane JM (2012) Sensitivity of ring growth and carbon allocation to climatic variation vary within ponderosa pine trees. *Tree Physiol* 32:14–23
- Kint V, Aertsen W, Campioli M, Vansteenkiste D, Delcloo A, Muys B (2012) Radial growth change of temperate tree species in response to altered regional climate and air quality in the period 1901–2008. *Clim Change* 115:343–363. doi:10.1007/s10584-012-0465-x
- 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
- Lê Cao KA, González I, Déjean S (2009) IntegrOmics: an R package to unravel relationships between two omics datasets. *Bioinformatics* 25:2855–2856. doi:10.1093/bioinformatics/btp515
- Le Goff N, Granier A, Ottorini JM, Peiffer M (2004) Biomass increment and carbon balance of ash (*Fraxinus excelsior*) trees in an experimental stand in northeastern France. *Ann For Sci* 61:577–588
- Lebaube S, Le Goff NL, Ottorini JM, Granier A (2000) Carbon balance and tree growth in a *Fagus sylvatica* stand. *Ann For Sci* 57:49–61
- 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 Struct Funct* 19:385–401
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer MJ, Marchetti M (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For Ecol Manag* 259(4):698–709. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.023
- Maxime C, Hendrik D (2011) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees Struct Funct* 25:265–276
- McLeod A, Xu C (2014) bestglm: Best Subset GLM. R package version 0.34. <http://CRAN.R-project.org/package=bestglm>. Accessed 01 Feb 2014
- Mund M, Kutsch WL, Wirth C, Kahl T, Knohl A, Skomarkova MV, Schulze ED (2010) The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. *Tree Physiol* 30(6):689–704
- Muukkonen P (2007) Generalized allometric volume and biomass equations for some tree species in Europe. *Eur J For Res* 126:157–166
- Neuwirth B, Schweingruber FH, Winiger M (2007) Spatial patterns of central European pointer years from 1901 to 1971. *Dendrochronologia* 24:79–89
- Penninckx V, Meerts P, Herbauts J, Gruber W (1999) Ring width and element concentrations in beech (*Fagus sylvatica* L.) from a periurban forest in central Belgium. *For Ecol Manag* 113:23–33
- Rais A, van de Kuilen J-W, Pretzsch H (2014) Growth reaction patterns of tree height, diameter, and volume of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) under acute drought stress in Southern Germany. *Eur J For Res* 133(6):1043–1056. doi:10.1007/s10342-014-0821-7
- R Core Team (2012) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org/>
- Regent Instruments Canada Inc (2009). *WINDENDRO for tree-ring analysis*
- Renaud V, Innes JL, Dobbertin M, Rebetez M (2011) Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theor Appl Climatol* 105:119–127
- Scharnweber T, Manthey M, Criegee C, Bauwe A, Schröder C, Wilmking M (2011) Drought matters—declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *For Ecol Manag* 262:947–961. doi:10.1016/j.foreco.2011.05.026

- Schober R (1995) Ertragstabeln wichtiger Baumarten. JD Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main
- Schweingruber FH (1996) Tree rings and environment. Dendroecology. Haupt Press, Berne
- Skomarkova MV, Vaganov EA, Mund M, Knohl A, Linke P, Boerner A, Schulze ED (2006) Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees* 20(5):571–586
- Sohn JA, Kohler M, Gessler A, Bausch J (2012) Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiol* 32:1199–1213
- van der Maaten E (2012) Climate sensitivity of radial growth in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different aspects in southwestern Germany. *Trees Struct Funct* 26:777–788
- van der Maaten-Theunissen M, Bouriaud O (2012) Climate-growth relationships at different stem heights in silver fir and Norway spruce. *Can J For Res* 42:958–969. doi:10.1093/jxb/err309
- Von Arx G, Dobbertin M, Rebetez M (2012) Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agric For Meteorol* 166–167:144–155
- Way DA, Oren R (2010) Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiol* 30:669–688
- Weber P, Bugmann H, Pluess AR, Walthert L, Rigling A (2013) Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees Struct Funct* 27:171–181
- Weissen F, Bronchart L, Piret A (1994) Guide du boisement des stations forestières de Wallonie. Ministère de la Région wallonne, Namur
- Zang C, Biondi F (2013) Dendroclimatic calibration in R: the bootRes package for response and correlation function analysis. *Dendrochronologia* 31:68–74
- Zianis D, Muukkonen P, Makipaa R, Mencuccini M (2005) Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. *Silva Fenn Monogr* (4):1–2, 5–63

Chapitre 4. Quelle est la part du développement des arbres et celle du changement climatique dans l'augmentation de la sensibilité climatique et la diminution de la croissance du hêtre ?

Le premier article (Chap. 2) a montré que la sensibilité climatique a augmenté et que l'accroissement moyen a diminué à partir des années 1970. Cependant, pour un arbre donné, la sensibilité climatique augmente et la croissance diminue naturellement avec l'âge. De plus, l'approche « site par site » utilisée le long du gradient climatique n'a pas permis la comparaison des deux régions bioclimatiques de Belgique, appelées « ecoregions » en anglais¹. Cette deuxième question complémentaire a fait l'objet du troisième article scientifique (Latte *et al.*, 2016b) (matériel supplémentaire en annexe 4):

Latte, N., Perin, J., Kint, V., Lebourgeois, F., Claessens, H. (2016b) Major changes in growth rate and growth variability of beech (*Fagus sylvatica* L.) related to soil alteration and climate change in Belgium. *Forests* 7, 174.

Résumé

Les changements globaux – en particulier le changement climatique, la gestion forestière et les retombées atmosphériques – ont significativement modifié les conditions de croissance des forêts européennes. Les influences de ces changements sur la croissance du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au cours de ces 80 dernières années ont été examinées en Belgique par régression non-linéaire mixte de l'accroissement radial de 149 arbres matures et dominants (âgés de 87 à 186 ans) (Figure 12). Les effets du stade de développement ont été filtrés de manière à se focaliser sur les changements temporels (c'est-à-dire, dépendant du temps et non de l'arbre). L'accroissement radial a été divisé en deux signaux distincts : le signal basse fréquence (= croissance moyenne), principalement influencé par la sylviculture et les retombées atmosphériques, et le signal haute fréquence (\approx sensibilité moyenne), principalement influencé par le changement climatique.

¹ Le terme anglais « ecoregion » correspond à territoire écologique. Cependant, le terme « région bioclimatique » a été préféré car il renseigne davantage l'importance du climat par rapport aux autres caractéristiques écologiques.

Des changements temporels majeurs, agissant sur le long-terme, ont été mis en évidence entre 1930 and 2008 (Figure 13). La croissance moyenne du hêtre a diminué d'environ 38% depuis les années 1950-60 et la variabilité haute-fréquence a augmenté d'environ 45% depuis les années 1970-80. Ces résultats indiquent (1) qu'avant les années 1980, la croissance moyenne du hêtre a majoritairement été impactée par l'altération du sol plutôt que par le changement climatique et (2) qu'à partir des années 1980, la changement climatique a induit une augmentation de la fréquence et de l'intensité des réductions de croissance annuelle amplifiant la diminution de la croissance moyenne. Bien que les changements mis en évidence dans les deux régions bioclimatiques de Belgique soient similaires, ils sont tout de même plus prononcés en plaine qu'en altitude.

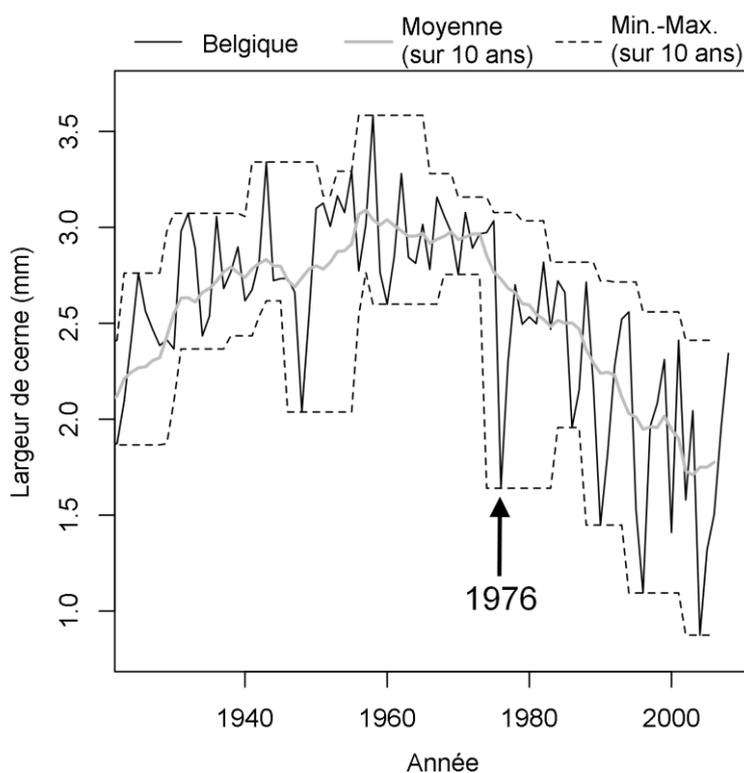


Figure 12. Evolution de la largeur de cerne moyenne des 149 arbres.

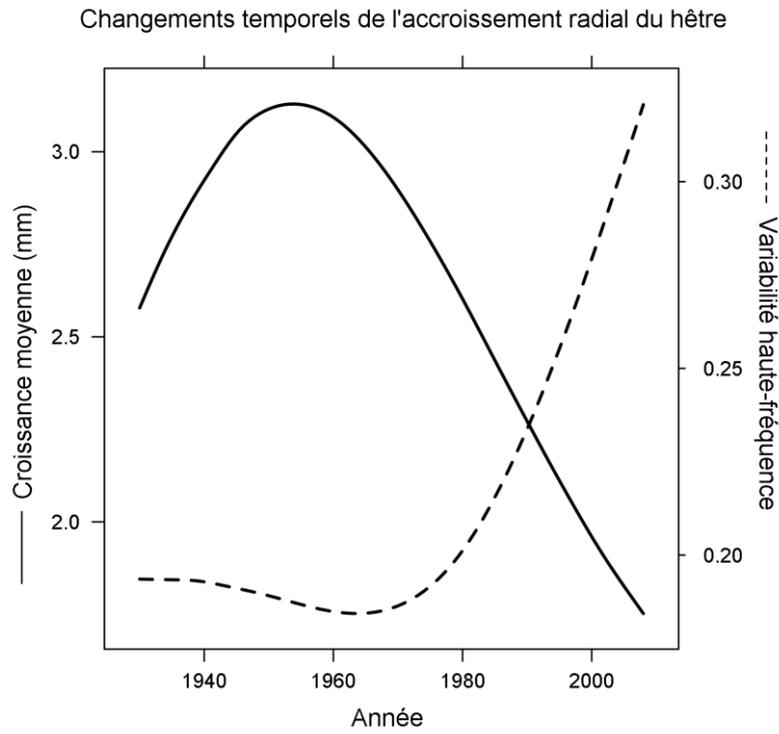


Figure 13. Evolution des changements temporels (indépendants du stade de développement) de la croissance moyenne (trait plein) et de la variabilité haute-fréquence (pointillé).

Article

Major Changes in Growth Rate and Growth Variability of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Related to Soil Alteration and Climate Change in Belgium

Nicolas Latte ^{1,*}, Jérôme Perin ¹, Vincent Kint ², François Lebourgeois ^{3,4} and Hugues Claessens ¹

¹ Forest Resources Management, University of Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Passage des Déportés 2, Gembloux 5030, Belgium; j.perin@ulg.ac.be (J.P.); hugues.claessens@ulg.ac.be (H.C.)

² Department of Earth and Environmental Sciences, KU Leuven, Celestijnenlaan 200E, Leuven 3001, Belgium; vincent.kint@kuleuven.be

³ AgroParisTech, UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt Bois (LERFoB), Rue Girardet 14, Nancy 54042, France; francois.lebourgeois@agroparistech.fr

⁴ INRA, UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), Centre INRA de Nancy, Champenoux F-54280, France

* Correspondence: nicolas.latte@ulg.ac.be; Tel.: +32-81-622-515; Fax: +32-81-622-301

Academic Editors: Jesus Julio Camarero, Raúl Sánchez-Salguero and Juan Carlos Linares

Received: 20 June 2016; Accepted: 4 August 2016; Published: 8 August 2016

Abstract: Global change—particularly climate change, forest management, and atmospheric deposition—has significantly altered forest growing conditions in Europe. The influences of these changes on beech growth (*Fagus sylvatica* L.) were investigated for the past 80 years in Belgium, using non-linear mixed effects models on ring-width chronologies of 149 mature and dominant beech trees (87–186 years old). The effects of the developmental stage (i.e., increasing tree size) were filtered out in order to focus on time-dependent growth changes. Beech radial growth was divided into a low-frequency signal (=growth rate), mainly influenced by forest management and atmospheric deposition, and into a high-frequency variability (\approx mean sensitivity), mainly influenced by climate change. Between 1930 and 2008, major long-term and time-dependent changes were highlighted. The beech growth rate has decreased by about 38% since the 1950–1960s, and growth variability has increased by about 45% since the 1970–1980s. Our results indicate that (1) before the 1980s, beech growth rate was not predominantly impacted by climate change but rather by soil alteration (i.e., soil compaction and/or nitrogen deposition); and (2) since the 1980s, climate change induced more frequent and intense yearly growth reductions that amplified the growth rate decrease. The highlighted changes were similar in the two ecoregions of Belgium, although more pronounced in the lowlands than in the uplands.

Keywords: radial growth; mixed-effects models; dendrochronology; growth trends; tree size; climate sensitivity; global change; nitrogen deposition; soil compaction

1. Introduction

Human activities have altered forest ecosystems; as a result, the growing conditions of trees have changed over time. Climate change—including global warming and variations in frequency and intensity of extreme weather events (droughts, heat waves, storms, etc.)—is one of the primary factors affecting forest ecosystems [1–3]. Atmospheric deposition is another major factor causing various changes in the forest environment [4]. Forest productivity [5,6] and resilience to climate change [7,8] can be greatly influenced as well by silvicultural practices, particularly by thinnings. Finally, soil compaction, caused by harvesting equipment, is an additional “invisible” stress factor for both soil and forest systems [9].

Tree growth is influenced by these multiple factors, and tree rings thus provide a valuable resource to document individual tree and forest responses to changes in environmental conditions. Tree rings are used to describe growth dynamics and forest disturbances, and to reconstruct climatic variations [10]. Conceptually, tree growth can be considered as a combination of three additive signals [11]: (1) a high-frequency signal corresponding to year-to-year growth variability; (2) a medium-frequency signal corresponding to growth fluctuations over several years to a decade; and (3) a low-frequency signal corresponding to a mean growth trend over several decades to centuries. Depending on the research question to be addressed, one of these signals may be subject to study or may be considered as unwanted background noise. The high-frequency signal is usually studied in dendroclimatology for climate reconstruction [11]. High- and medium-frequency signals are commonly used in dendroecology to analyze forest disturbances and the relationship between tree growth and climate [12]. Finally, the low-frequency signal is used in dendrometry and tree-growth modeling [13].

The ring width of a tree tends to reach a peak at the tree's early- to mid-life, before gradually decreasing as the tree development continues (i.e., increase of tree age and size) [13]. Thus, detecting and quantifying tree-growth trends, which are driven by changes over time, requires breaking the nexus between time and the developmental stage of a tree [14]. In tree-ring studies, the removal of the low-frequency effects—developmental stage included—is known as “standardization” [11]. This method maximizes the high-frequency signal, corresponding to the year-to-year tree-growth variability, which is mostly related to climate [15]. Although the tree developmental stage has mainly an influence on low-frequency signal, there is some evidence that high-frequency tree-growth variability and sensitivity to climate can also vary with tree age [16–18] and size [19,20]. Despite the difficulty to clearly distinguish the effects of each factor, tree size seems to play a stronger role in tree growth, vigor, and response to climate than tree age [20,21].

Common beech (*Fagus sylvatica* L.) is one of the most widespread and important tree species in Europe and it has been the focus of numerous dendrochronological and ecophysiological studies [22]. Recently, some of these studies revealed changes in tree-growth rate [23–26] and in its relationship with climate [27–33]. The negative effects of climate change were initially recorded near the natural distribution edge of beech [34,35]. However, observations are now currently reported throughout Europe, except in high mountains [36] and at high latitudes [37]. Beech is known to be sensitive to drought and heat waves, with negative effects exacerbated by increased temperatures [29,32,38].

In Belgium, rainfall patterns have remained relatively stable since the end of the 19th century. Mean annual temperatures have however increased by approximately 2 °C. The warmest years, since the start of records (1833), were all measured during the last decades [39,40]. Using basal area increment (BAI) chronologies of beech, Latte et al. [32] highlighted a long-term decrease of low frequency signal, and a long-term increase of high-frequency variability. However, these trends combined the effects of time and developmental stage. Using a modeling approach, Aertsens et al. [26] were able to separate the effects of tree-size and time on beech radial growth, but their analysis was limited to the low-frequency signal. Also in Belgium, Kint et al. [25] examined beech BAI low frequency by including annual climate variations. However, there was no information on the way high-frequency variability changed over time and whether climate change induced a higher sensitivity (possibly resulting in an overall growth decrease). Trends of decreased growth rates are often used to predict forest decline since they stand as reliable indicators of long-term stress, and are an obvious characteristic of dying trees [41,42]. However, the use of changes in high-frequency variability to evaluate the vulnerability of tree species to climate change has received less attention [43].

The aim of the present study is to examine long-term changes in beech radial growth in Belgium, in relation to global change. Using a statistical modeling approach [23,26], the effects of the developmental stage (i.e., increasing tree size) were filtered out in order to focus on time-dependent growth changes only. Beech radial growth was divided into a low-frequency signal (=growth rate), mainly influenced by forest management and atmospheric deposition, and into a high-frequency variability (\approx mean sensitivity), mainly influenced by climate change. A comparison of changes was carried out between

the two Belgian ecoregions showing contrasted climate and growing conditions: the lowlands and the uplands.

2. Materials and Methods

2.1. Tree Selection and Ring-Width Series

The dataset consisted of ring-width series of 149 beech trees selected across Belgium in fully stocked, regular and pure beech (>75% of stand basal area) high forests. Data were gathered from previous tree-growth modeling and dendroecological studies [25,26,32,33,44] (Table S1).

The dataset covered the two ecoregions of Belgium [45] (Figure 1): (1) the lowlands (84 trees) located in the North of the country in the maritime climate zone (mean altitude: 67 m; annual precipitation: 860 mm; annual mean temperature: 10.2 °C) and; (2) the uplands (65 trees) in the South, with hilly topography, in the sub-continental climate zone (mean altitude: 454 m; annual precipitation: 1140 mm; annual mean temperature: 8.1 °C). In the uplands, acid brown soils of 40–60 cm depth are mainly composed of loam with a high stone content. In the lowlands, deeper soils (>1 m) are composed of loam and/or sand in different proportions (Table S1).

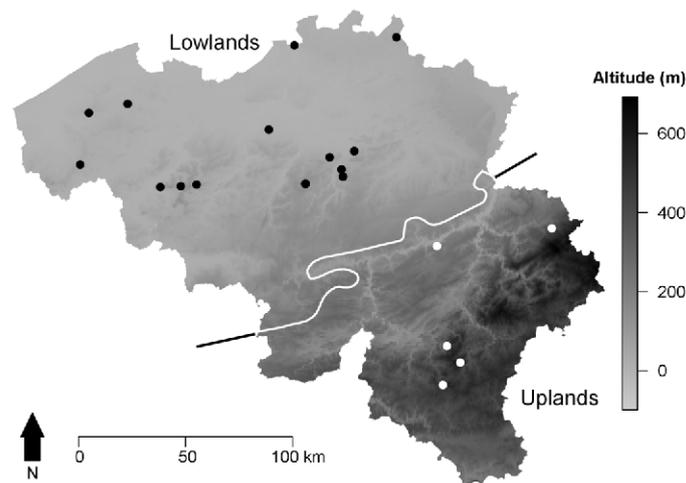


Figure 1. Locations of the selected beech forests in the lowlands (**black dots**) and in the uplands (**white dots**) in Belgium. Darker grey indicates higher elevation (m). The white line indicates the boundary between the two ecoregions (lowlands in the North and uplands in the South).

In order to ensure maximum continuity in forest management, beech trees were selected from state forests. The selection of trees also ensured a good balance of tree-age range (87–186 years old) between the two ecoregions (Figure 2). All selected trees were dominant or co-dominant in order to limit the influence of inter-tree competition. Dominant trees face lower competition intensity and belong to a more stable population over time [15]. As beech is a shade-tolerant species, individual shifts in tree social status may occur among dominant populations but are less frequent in mature stands than in younger stands. This is especially the case in the context of Belgian hardwood state forests which are regularly thinned in favor of dominant trees. Furthermore, past changes in silvicultural practices in Belgium were less pronounced in mature stands. We ensured that the selected forests and trees, and the resulting ring-width series met the requirements of being representative of beech growth at the scale of the study region [25,32,46].

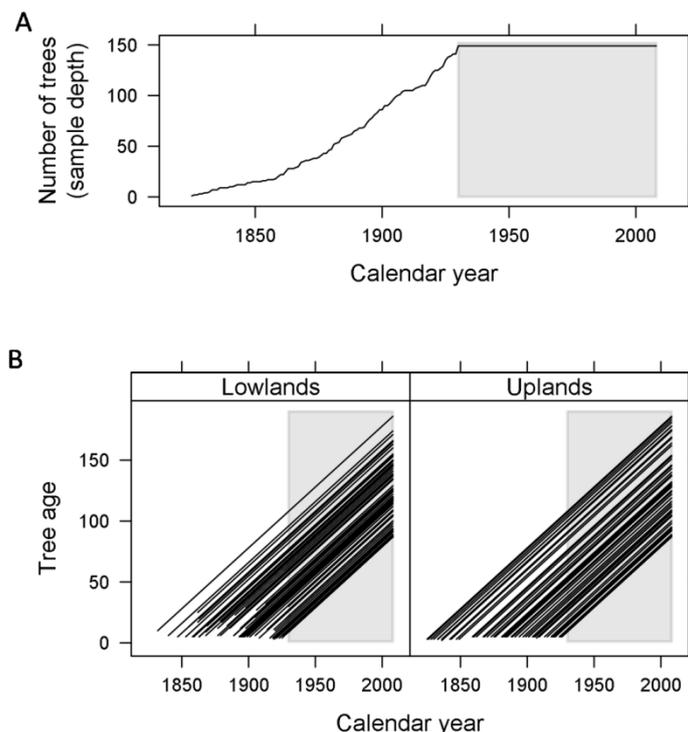


Figure 2. (A), number of trees over time (sample depth). (B), age over time of the 149 beech trees (84 in lowlands, 65 in uplands). The grey rectangles indicate the period 1930–2008, common to all the trees (i.e., with constant sample depth). Tree age was estimated as the number of rings from pith to bark plus 5 (i.e., the number of years to reach the breast height). In the case of cores with missing pith rings, the estimation of tree age was based on field information provided by forest managers.

Two cores [25,26], two bars [32,33] or one disk [44] were extracted at breast height by tree. The tree-rings of each wood sample were measured to the nearest 1/100 mm from pith to bark, and averaged by tree. We ensured that tree series were correctly cross-dated by progressively detecting pointer years from the forest level to the whole country of Belgium level.

2.2. Low-Frequency Signal and High-Frequency Variability of Beech Ring-Width

The ring-width series of each tree was divided into a low- and a high-frequency signal (Figure 3) using the “dplr” package [47] implemented in the R software [48]. A flexible cubic smoothing spline (50% frequency cut-off at 10 years) was fitted to the ring-width series in order to extract the ring-width low frequency (*RWLF*). Although *RWLF* included the medium-frequency signal as well (mainly influenced by thinning), the latter was not captured by the modeling procedure.

The high-frequency signal was computed as the ratio of ring-widths to the 10-year spline. This method of standardization results in a detrended index that maximizes the year-to-year variability, which is mostly related to climate [15]. The potential effects of the developmental stage on the high-frequency signal were maintained.

The high-frequency variability (*HFV*) was then estimated using generalized autoregressive conditional heteroscedasticity (GARCH) models by using the “fGarch” package [49] implemented in the R software [48]. *HFV* was computed from the high-frequency signal of each tree as the conditional standard deviation of the fitted GARCH (1, 1) model. *HFV* represents a better statistic to describe the variations in tree growth, compared to the mean sensitivity which has been reported previously as confusing and ambiguous [50].

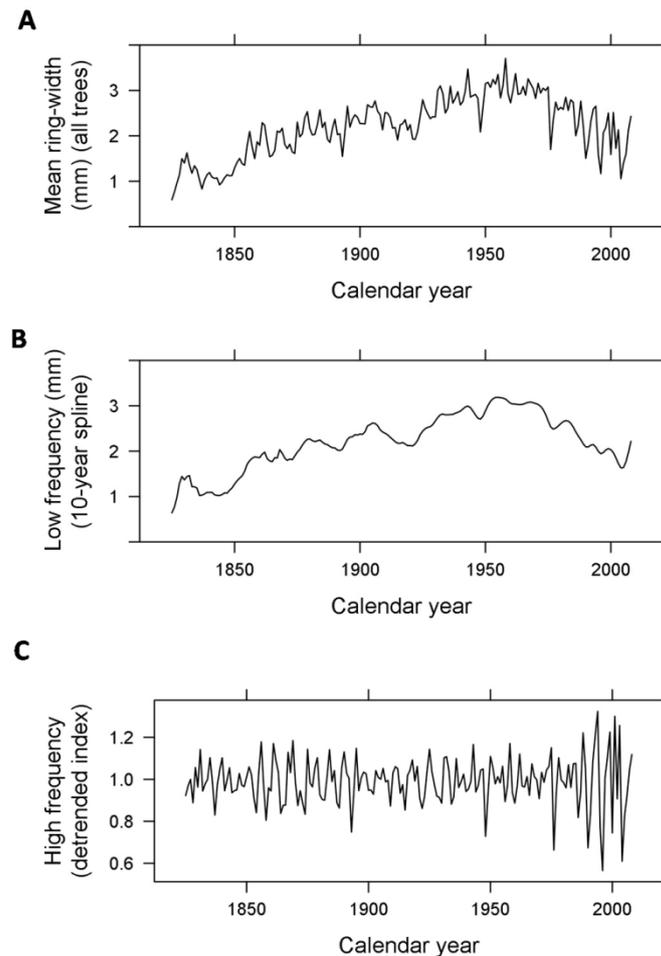


Figure 3. From (A) to (C), mean ring-width, low-frequency signal and high-frequency signal of the 149 beech trees. The radial growth of each of the beech trees was similarly divided into a low- and a high-frequency signal.

2.3. Statistical Methodology, Model Formulation and Evaluation

The sampling design consisted of longitudinal data (*RLFW* and *HFV*), which was structured according to three nested levels: ecoregion, forest, and tree. Such hierarchical structure allows the formulation parameters of mixed models to be tested and their variability at three different levels [51] to be estimated.

Model formulation (Equation (1)) was based on the studies of Bontemps et al. [23] and Aertsen et al. [26]. The non-linear models were fitted in two steps. Firstly, “size” models— $r \times f_1(\text{rad})$ —were fitted to estimate *RLFW* and *HFV* as a function of the tree radius using the Wykoff’s equation [52] (Equation (2)). *RLFW* strongly increased up to a maximum before slowly decreasing; the *HFV* pattern varied inversely (Figure S1). Secondly, “size-time” models— $r \times f_1(\text{rad}) \times f_2(\text{yr})$ (Equation (1))—were fitted to include time-dependent (calendar year) effects by progressively testing linear, quadratic, cubic and spline functions [23] (Equation (3)). Time-dependent effects were tested over a common time period for all trees (1930–2008) in order to avoid potential biases due to sample depth variations (Figure 2); $f_2(\text{yr})$ (Equation (3)) was forced to be equal to 1 before the year 1930.

$$Y = r \times f_1(\text{rad}) \times f_2(\text{yr}) + \varepsilon \quad (1)$$

Y refers to *RWLF* or *HFV*, r denotes the maximum *RWLF* or the minimum *HFV* (vertical scale parameter), $f_1(\text{rad})$ denotes the function describing the size-dependent Y variability, rad denotes the

tree radius (cm), $f_2(yr)$ denotes the function describing the time-dependent Y variability, yr denotes the calendar year, and ε designates the error term.

$$f_1(rad) = \left[\left(\frac{rad}{s1} \right)^{s2} \times \exp \left(s2 \times \frac{\left(1 - \left(\frac{rad}{s1} \right)^2 \right)}{2} \right) \right] \quad (2)$$

$s1$ and $s2$ are the “size” parameters: $s1$ denotes the rad at which r is reached (horizontal scale parameter) and $s2$ denotes the shape parameter.

$$f_2(yr) = 1 + \sum_{d=1}^n (t_d \times yr) \quad (3)$$

t_d are the “time” parameters. The function $f_2(yr)$ is linear if $n = 1$, quadratic if $n = 2$, cubic if $n = 3$ or a cubic spline if $n = 4$.

All models were fitted using the maximum likelihood estimation (ML) by using the “nlme” package [53] implemented in the R software [48]. The significance of fixed and random parameter effects was tested progressively at ecoregion, forest, and tree level. Model improvement was confirmed by performing a likelihood ratio test (0.01 level of significance for the p -value) and by comparing the Akaike Information Criterion (AIC) between models.

2.4. Distinction of Size- and Time-Dependent Effects

The size- and time-dependent Y variability of the whole country of Belgium and of the two ecoregions were computed using Equations (4) and (5), respectively, with the parameter estimates of the best “size-time” models (Equation (1)).

$$Y_s = r \times f_1(rad) \quad (4)$$

$$Y_t = r \times f_2(yr) \quad (5)$$

3. Results

3.1. Modeling Steps and Model Selection

The main steps for fitting “size” and “size-time” models of ring-width low frequency (*RWLF*) and high-frequency variability (*HFV*) are synthesized in Table 1; the parameter estimates of the best “size 4” and “size-time 5” models are presented in Table 2. For each parameterized model, the distribution of residuals was graphically analyzed in relation to input variables to ensure they were unbiased and performed well. The improvement between the “size 4” and “size-time 5” models was significant. The inclusion of time-dependent effects significantly improved the goodness of fit (Table 1) and the distribution of residuals over time (Figure 4). Between 1930 and 2008, $f_2(yr)$ (Equation (3)) was in average equal to 0.96 (0.69–1.07) for *RWLF*, and 1.09 (0.98–1.60) for *HFV*. Additional plots of residuals and fitted values, illustrating the fitting quality of the models, are available in the supplementary material (Figures S2–S4).

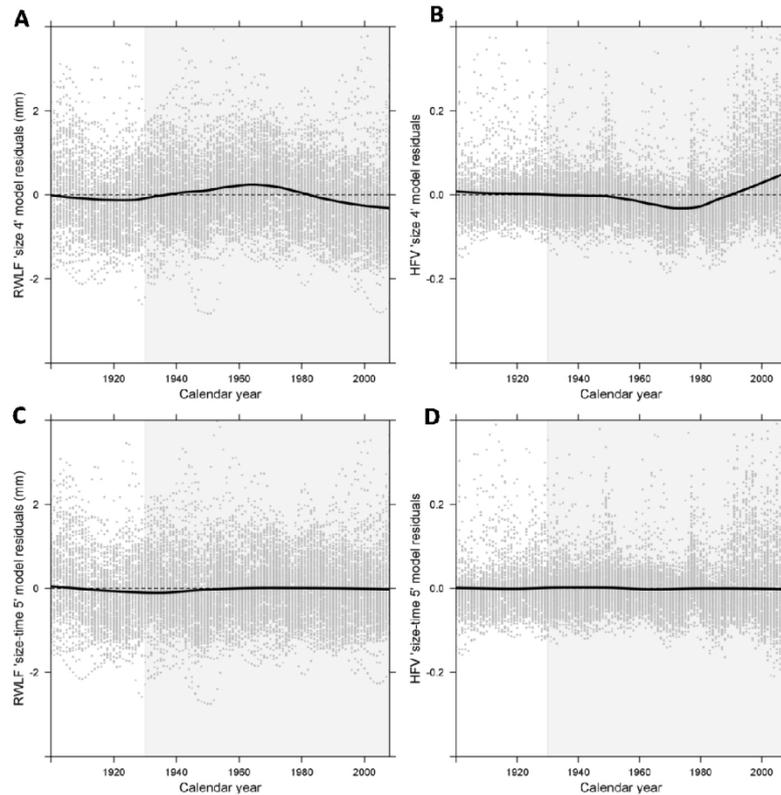


Figure 4. Residuals (grey dots) over time of the “size 4” models (A,B) and “size-time 5” models (C,D) of ring-width low frequency (RWLF, A,C) and high-frequency variability (HFV, B,D). Darker areas indicate the period 1930–2008, common to all trees. Lines indicate mean trends (LOESS). The inclusion of the time-dependent effects improved greatly the distribution of residuals over time.

Table 1. Synthesis of the modeling steps of the ring-width low frequency models (RWLF, top) and the high-frequency variability models (HFV, bottom).

Ring-Width Low Frequency (RWLF) Models									
Model	Parameters					AIC	p-value	rRMSE (%)	Mean Error (±Std. dev.)
	Fixed effects		Random effects						
	Overall	Ecoregion	Ecoregion	Forest	Tree				
size 1	r, s1, s2	/	/	/	/	51332	/	42.21	0.000 ± 1.052
size 2	r, s1, s2	/	r	/	/	51138	<0.001	41.97	0.000 ± 1.047
size 3	r, s1, s2	/	r	r	/	46253	<0.001	36.35	0.001 ± 0.906
size 4	r, s1, s2	/	r	r	r	42327	<0.001	31.91	0.001 ± 0.796
size-time 1	r, s1, s2, t1	/	r	r	r	41699	<0.001	31.36	0.003 ± 0.782
size-time 2	r s1, s2, t1–2	/	r	r	r	41594	<0.001	31.26	0.002 ± 0.779
size-time 3	r, s1, s2, t1–3	/	r	r	r	41478	<0.001	31.16	0.002 ± 0.777
size-time 4	r, s1, s2, t1–4	/	r	r	r	41392	<0.001	31.08	0.002 ± 0.775
size-time 5	r, s1, s2, t1–4	t1–4	r	r	r	41194	<0.001	30.90	0.002 ± 0.770

High-Frequency Variability (HFV) Models									
Model	Parameters					AIC	p-value	rRMSE (%)	Mean Error (±Std. dev.)
	Fixed effects		Random effects						
	Overall	Ecoregion	Ecoregion	Forest	Tree				
size 1	r, s1, s2	/	/	/	/	–38724	/	3.20	0.000 ± 0.080
size 2	r, s1, s2	/	r	/	/	–39149	<0.001	3.16	0.000 ± 0.079
size 3	r, s1, s2	/	r	r	/	–41582	<0.001	2.94	0.000 ± 0.073
size 4	r, s1, s2	/	r	r	r	–43740	<0.001	2.72	0.000 ± 0.068
size-time 1	r, s1, s2, t1	/	r	r	r	–44305	<0.001	2.68	0.000 ± 0.067
size-time 2	r s1, s2, t1–2	/	r	r	r	–44946	<0.001	2.63	0.000 ± 0.065
size-time 3	r, s1, s2, t1–3	/	r	r	r	–45299	<0.001	2.60	0.000 ± 0.065
size-time 4	r, s1, s2, t1–4	/	r	r	r	–45436	<0.001	2.59	0.000 ± 0.065
size-time 5	r, s1, s2, t1–4	t1–4	r	r	r	–45663	<0.001	2.57	0.000 ± 0.064

Model parameters are defined in the Equations (1)–(3). rRMSE: relative root mean square error.

Table 2. Parameter estimates of the “size 4” models (top) and “size-time 5” models (bottom) for ring-width low frequency (*RWLF*, left) and for high-frequency variability (*HFV*, right).

“Size 4” Models						
DF = 17400	<i>RWLF</i>			<i>HFV</i>		
Fixed effects	Estimate	Standard error	<i>p</i> -value	Estimate	Standard error	<i>p</i> -value
<i>r</i>	3.14	0.144	<0.001	0.19	0.00712	<0.001
<i>s</i> ₂	0.304	0.0063	<0.001	−0.121	0.0038	<0.001
<i>s</i> ₁	15.1	0.1	<0.001	10.8	0.119	<0.001
Random effects	Ecoregion	Forest	Tree	Ecoregion	Forest	Tree
Std. dev. of <i>r</i>	0.00528	0.664	0.582	0.00025	0.0295	0.0274
“Size-Time 5” Models						
DF = 17300	<i>RWLF</i>			<i>HFV</i>		
Fixed effects	Estimate	Standard error	<i>p</i> -value	Estimate	Standard error	<i>p</i> -value
<i>r</i>	3.36	0.256	<0.001	0.192	27.4	<0.001
<i>s</i> ₂	0.305	0.00662	<0.001	−0.0975	−21.7	<0.001
<i>s</i> ₁	19.7	0.476	<0.001	17.2	19.9	<0.001
<i>t</i> ₁ .(Intercept)	−0.753	0.136	<0.001	−0.115	−5.44	<0.001
<i>t</i> ₁ .Uplands	−0.641	0.22	0.00364	0.356	11.7	<0.001
<i>t</i> ₂ .(Intercept)	0.476	0.0561	<0.001	−0.0904	−4.29	<0.001
<i>t</i> ₂ .Uplands	0.193	0.0908	0.0334	0.0583	2.22	0.0264
<i>t</i> ₃ .(Intercept)	−0.332	0.0225	<0.001	0.509	7.88	<0.001
<i>t</i> ₃ .Uplands	0.157	0.0289	<0.001	−0.589	−6.61	<0.001
<i>t</i> ₄ .(Intercept)	−0.442	0.0172	<0.001	0.55	10.3	<0.001
<i>t</i> ₄ .Uplands	0.129	0.0204	<0.001	0.332	5.04	<0.001
Random effects	Ecoregion	Forest	Tree	Ecoregion	Forest	Tree
Std. dev. of <i>r</i>	0.263	0.708	0.542	0.0000191	0.0284	0.0263

Model parameters are defined in Equations (1)–(3). DF: degree of freedom.

3.2. Size- and Time-Dependent Changes over Time

Size- and time-dependent changes in ring-width low frequency (*RWLF_s* and *RWLF_t*, respectively) and high-frequency variability (*HFV_s* and *HFV_t*, respectively) are shown in Figure 5. Both types of changes were estimated between 1930 and 2008 by using Equations (4) and (5), with the parameter estimates of the “size-time 5” models. *RWLF_t* decreased by about 38% since the 1950–1960s, and *HFV_t* increased by about 45% since the 1970–1980s. Both time-dependent changes (Figure 5) were highly similar to the size-time-dependent changes (i.e., combining both dependencies). Indeed, the change in *RWLF_s* was limited to around 8%, and the change in *HFV_s* was negligible.

The modeling procedure was necessary in order to eliminate the size-dependent effects over time. However, as these effects were mild, a visual analysis of raw data (i.e., ring-width series) would have been enough to highlight major changes in beech growth rate and growth variability (Figure 6). Time-dependent changes were more pronounced in the lowlands than in the uplands (Figure 7).

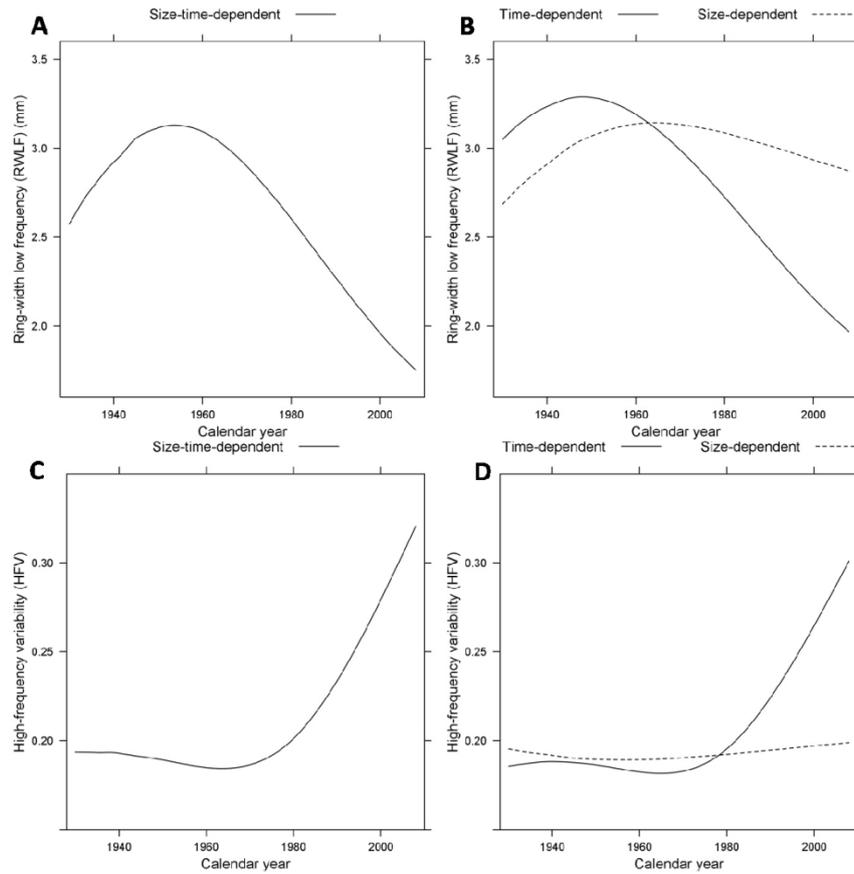


Figure 5. Long-term changes over time in ring-width low frequency (*RWLF*, **A**, **B**) and high-frequency variability (*HFV*, **C**, **D**). Size-time dependent effects (**A**, **C**; Equation (1)) were divided into size-dependent (**B**, **D**, dashed lines; Equation (4)) and time-dependent (**B**, **D**, full lines; Equation (5)) effects. Size-dependent changes are low in comparison to time-dependent changes.

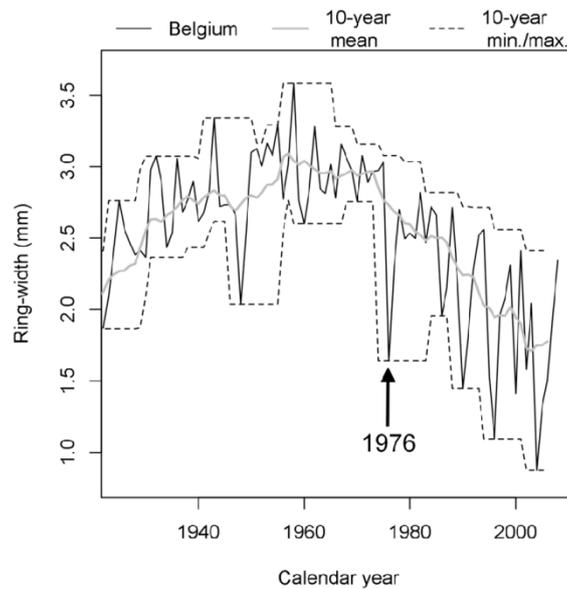


Figure 6. Mean radial growth of the 149 beech trees with 10-year moving mean, minimum, and maximum trends to illustrate the increased yearly growth reductions and their influence on the overall growth decrease.

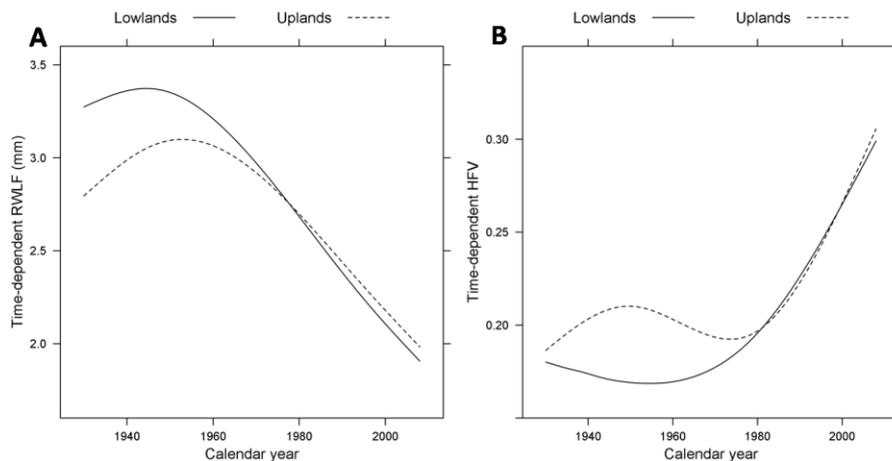


Figure 7. Long-term and time-dependent changes over time in ring-width low frequency (A) and high-frequency variability (B) for lowlands (full lines) and uplands (dashed lines). Both changes were more pronounced in lowlands than in uplands.

4. Discussion

We highlighted major time-dependent and size-independent changes over time in beech radial growth at the scale of Belgium. The effects of tree developmental stage (i.e., increasing tree size) were filtered out as they were related to a decline in forest productivity and to an increased sensitivity to disturbances [16,17,19,20]. Consequently, the highlighted changes cannot be attributed to size- or age-related processes. We identified changes in the low-frequency signal (growth rate) and in the high-frequency variability (growth variability), as they were related to different sources of change over time in the forest ecosystem.

The change in beech growth rate, that is an increase from the year 1930 (about +8%) and then a decrease from the 1950–1960s onwards (about −38%), confirms the results of previous studies on tree-growth modeling of beech in Northern Belgium (\approx the lowlands) [25,26]. Nitrogen depositions have been related to increased carbon sequestration and productivity in European forests [54,55]. However, high nitrogen supply can lead to soil acidification and nutrient imbalances that would eventually alter tree physiology [56,57]. The decrease of beech growth was thus linked to an excess of soil nitrogen in Northern Belgium [25,26], where deposition levels prove to be among the highest in Europe [58]. The critical load of nutrient nitrogen is largely exceeded in Western Europe and Central Europe [59]. The main sources of nitrogen emissions are agriculture (mainly ammonia) and road transport (mainly nitrogen oxides).

Thinning practices mainly influenced the medium-frequency signal (i.e., growth fluctuations over several years to a decade) and were not taken into account in the modeling procedure. However, historical documents mention that Belgian forest managers have progressively increased thinning intensity since the middle of the 20th century, after a long tradition of high-density beech stands. Yet, it is unlikely that the decrease of beech growth rate is related to thinning practices. Indeed, higher thinning intensity is rather known to increase the growth rate and the resilience to climate of mature beech trees [60–62]. The widespread use of harvesting machines in Belgium is more likely responsible for the alteration of the soil ecology, with adverse consequences on tree growth [9]. Nowadays, adequate wood harvesting operations (e.g., limitation of machine activity on logging trails and use of mats of branches in coniferous stands) can help minimize soil compaction in managed forests. However, between the 1960s and 1990s, such operations were not regulated and thus were generally not implemented in Belgium. A considerable forest area may have been impacted by unrestricted traffic of harvesting machines during this period.

The increase of high-frequency growth variability from the 1970–1980s (about +45%) confirms the previous studies carried out in Southern Belgium (\approx the uplands) [32,33]. Climate change has occurred

quite homogeneously all over Belgium since the beginning of the 19th century. Between 1930 and 2008, temperatures have increased abruptly by about 1 °C at the end of the 1980s [39,40]. In the last decades, the increasing frequency and intensity of heat waves and related droughts have induced numerous and unusual reductions of beech yearly growth, and have led to remarkable synchronizations of beech tree growth at the regional scale [32].

To sum up, our results indicate that beech growth was negatively affected by two major factors: climate change and soil alteration (i.e., soil compaction and/or nitrogen deposition). Changes in beech growth rate and growth variability started in the 1950–60s and in the 1970–80s, respectively. Such 10- to 30-year difference indicates that the first half of the growth rate decrease was probably induced by soil alteration rather than by climate change. It remains difficult to evaluate the influence of nitrogen deposition on tree growth over time. The nitrogen cycle in forests is a complex process controlled by various biotic and abiotic factors, and nitrogen supply has been reported as positive at low levels and negative at elevated levels [54,57,58]. Nitrogen deposition evolves in a progressive manner with low yearly variations, and therefore could not be the main cause of increased beech growth variability. Furthermore, as compacted soils become more resistant to further compaction [9], the beech growth rate should have more or less stabilized a few decades after the 1960s. Therefore, the second half of the growth rate decrease is more probably related to climate change. Examination of beech radial growth at a yearly basis confirmed that frequent and intense growth reductions go along with a decreasing growth trend. The exceptionally hot and dry growing season of 1976 [29,63] could be considered as a transitional year (Figure 6).

Changes over time in beech growth rate and variability in the two ecoregions of Belgium were similar but more pronounced in the lowlands than in the uplands. Precipitation is higher in the uplands whereas soil water content and fertility are higher in the lowlands. Before the 1970s, the growth rate of beech trees was lower and their growth variability was higher in the uplands compared to the lowlands. These results are in accordance with previous dendroecological studies on beech. The sensitivity of beech to climate increases, while its radial growth decreases, with reduced soil water capacity [38]. In the case of a drought, higher soil water content can buffer drought stress more efficiently [64]. After the 1970s, the situation has tended to be the opposite. Beech forests in Belgium appear thus more vulnerable in the lowlands than in the uplands.

5. Conclusions

A declining tree growth can be an indicator of decreased vitality and of an increased risk of mortality [65]. Dying trees usually have lower growth rates, higher growth variability and an increased response to climate [66]. As the dieback and mortality of individual beech trees is still scarce and scattered in Belgium, we assume that beech has coped with global change up to now, but the question is: for how long? In the future, nitrogen emissions and depositions will likely keep decreasing [67]. However, the upcoming climate change, projected by the IPCC [68], will continue to weaken tree vitality [1,2]. Severe and recurrent droughts have been identified as a major factor contributing to accelerated rates of tree decline and mortality in Europe [3]. The agreement of the results from dendro-ecological, ecophysiological, and tree-growth modeling studies on beech across Europe is meaningful. Beech is impacted over a large part of its natural distribution. Forests in the South of the natural distribution are often considered most at risk. However, other areas may also be just as vulnerable [69]. Forest policy and management planning should now start to take this into consideration. Since other broadleaved tree species seem less impacted by climate change [70], a possible strategy would be to diversify tree species in managed beech forests [71,72].

Supplementary Materials: The following are available online at www.mdpi.com/1999-4907/7/8/174/s1, Figure S1: Ring-width low frequency (*RWLF*, top) and high-frequency variability (*HFV*, bottom) according to the tree diameter (left) and the calendar year (right), Figure S2: Residuals according to tree diameter of the “size 4” models (top) and “size-time 5” models (bottom) of ring-width low frequency (*RWLF*, left) and high-frequency variability (*HFV*, right), Figure S3: Residuals according to fitted values of the “size 4” models (top) and “size-time 5” models (bottom) of ring-width low frequency (*RWLF*, left) and high-frequency variability

(HFV, right), Figure S4: Fitted values according to the tree diameter for lowlands (full lines) and uplands (dashed lines) of the “size 4” (top) and “size-time 5” (bottom) models of ring-width low frequency (RWLF, left) and high-frequency variability (HFV, right), Table S1: Main characteristics of the selected beech forests and trees.

Acknowledgments: This study was funded by the Institut Bruxellois pour la Gestion de l’Environnement (IBGE) and the Service Public de Wallonie (SPW, Accord-Cadre de recherche et vulgarisation forestières).

Author Contributions: N.L., H.C. and V.K. conceived and designed the experiments, and collected the data. N.L., J.P. and V.K. analyzed the data. N.L., H.C. and F.L. interpreted the results. N.L. wrote the paper. All the co-authors revised the manuscript.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest. The founding sponsors had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, and in the decision to publish the results.

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.; et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* **2010**, *259*, 660–684. [[CrossRef](#)]
- Martínez-Vilalta, J.; Lloret, F.; Breshears, D.D. Drought-induced forest decline: Causes, scope and implications. *Biol. Lett.* **2012**, *8*, 689–691. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Bréda, N.; Huc, R.; Granier, A.; Dreyer, E. Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* **2006**, *63*, 625–644. [[CrossRef](#)]
- Waldner, P.; Marchetto, A.; Thimonier, A.; Schmitt, M.; Rogora, M.; Granke, O.; Mues, V.; Hansen, K.; Pihl Karlsson, G.; Žlindra, D.; et al. Detection of temporal trends in atmospheric deposition of inorganic nitrogen and sulphate to forests in Europe. *Atmos. Environ.* **2014**, *95*, 363–374. [[CrossRef](#)]
- Guillemot, J.; Delpierre, N.; Vallet, P.; François, C.; Martin-StPaul, N.K.; Soudani, K.; Nicolas, M.; Badeau, V.; Dufréne, E. Assessing the effects of management on forest growth across France: Insights from a new functional–structural model. *Ann. Bot.* **2014**, *114*, 779–793. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Trouvé, R.; Bontemps, J.D.; Collet, C.; Seynave, I.; Lebourgeois, F. Growth partitioning in forest stands is affected by stand density and summer drought in sessile Oak and Douglas-fir. *For. Ecol. Manag.* **2014**, *334*, 358–368. [[CrossRef](#)]
- D’Amato, A.W.; Bradford, J.B.; Fraver, S.; Palik, B.J. Effects of thinning on drought vulnerability and climate response in north temperate forest ecosystems. *Ecol. Appl.* **2013**, *23*, 1735–1742. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Lebourgeois, F.; Eberlé, P.; Mérian, P.; Seynave, I. 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.* **2014**, *328*, 209–218. [[CrossRef](#)]
- Cambi, M.; Certini, G.; Neri, F.; Marchi, E. The impact of heavy traffic on forest soils: A review. *For. Ecol. Manag.* **2015**, *338*, 124–138. [[CrossRef](#)]
- Speer, J.H. *Fundamentals of Tree-Ring Research*; University of Arizona Press: Tucson, AZ, USA, 2010; p. 368.
- Fritts, H.C. *Tree Rings and Climate*; Academic Press: London, UK, 1976; p. 567.
- Fritts, H.C.; Swetnam, T.W. Dendroecology: A tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Adv. Ecol. Res.* **1989**, *19*, 111–188.
- Weiskittel, A.R.; Hann, D.W.; Kershaw, J.A.; Vanclay, J.K. *Forest Growth and Yield Modeling*; Wiley-Blackwell: Hoboken, NJ, USA, 2011; p. 430.
- Bowman, D.M.J.S.; Brienen, R.J.W.; Gloor, E.; Phillips, O.L.; Prior, L.D. Detecting trends in tree growth: Not so simple. *Trends Plant Sci.* **2013**, *18*, 11–17. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Cook, E.R.; Kairiukstis, L.A. *Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences*; Kluwer Academic Publishers: Boston, MA, USA, 1990; p. 394.
- Rozas, V.; DeSoto, L.; Olano, J.M. Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *New Phytol.* **2009**, *182*, 687–697. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Genet, H.; Bréda, N.; Dufréne, E. Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiol.* **2009**, *30*, 177–192. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

18. Copenheaver, C.A.; Crawford, C.J.; Fearer, T.M. Age-specific responses to climate identified in the growth of *Quercus alba*. *Trees-Struct. Funct.* **2011**, *25*, 647–653. [[CrossRef](#)]
19. Mérian, P.; Lebourgeois, F. Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis. *For. Ecol. Manag.* **2011**, *261*, 1382–1391. [[CrossRef](#)]
20. Rozas, V. Individual-based approach as a useful tool to disentangle the relative importance of tree age, size and inter-tree competition in dendroclimatic studies. *For. Biogeosci. For.* **2015**, *8*, 187–194. [[CrossRef](#)]
21. Mencuccini, M.; Martínez-Vilalta, J.; Vanderklein, D.; Hamid, H.A.; Korakaki, E.; Lee, S.; Michiels, B. Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecol. Lett.* **2005**, *8*, 1183–1190. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
22. Geßler, A.; Keitel, C.; Kreuzwieser, J.; Matyssek, R.; Seiler, W.; Rennenberg, H. Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees-Struct. Funct.* **2007**, *21*, 1–11. [[CrossRef](#)]
23. Bontemps, J.D.; Hervé, J.C.; Dhôte, J.F. Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *For. Ecol. Manag.* **2010**, *259*, 1455–1463. [[CrossRef](#)]
24. Charru, M.; Seynave, I.; Morneau, F.; Bontemps, J.D. Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. *For. Ecol. Manag.* **2010**, *260*, 864–874. [[CrossRef](#)]
25. Kint, V.; Aertsens, W.; Campioli, M.; Vansteenkiste, D.; Delcloo, A.; Muys, B. Radial growth change of temperate tree species in response to altered regional climate and air quality in the period 1901–2008. *Clim. Chang.* **2012**, *115*, 343–363. [[CrossRef](#)]
26. Aertsens, W.; Janssen, E.; Kint, V.; Bontemps, J.D.; van Orshoven, J.; Muys, B. Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *For. Ecol. Manag.* **2014**, *312*, 252–259. [[CrossRef](#)]
27. Dittmar, C.; Zech, W.; Elling, W. Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—A dendroecological study. *For. Ecol. Manag.* **2003**, *173*, 63–78. [[CrossRef](#)]
28. Friedrichs, D.A.; Trouet, V.; Büntgen, U.; Frank, D.C.; Esper, J.; Neuwirth, B.; Löffler, J. Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees-Struct. Funct.* **2009**, *23*, 729–739. [[CrossRef](#)]
29. Scharnweber, T.; Manthey, M.; Criegee, C.; Bauwe, A.; Schröder, C.; Wilmking, M. Drought matters—Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *For. Ecol. Manag.* **2011**, *262*, 947–961. [[CrossRef](#)]
30. Weber, P.; Bugmann, H.; Pluess, A.R.; Walthert, L.; Rigling, A. Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees-Struct. Funct.* **2013**, *27*, 171–181. [[CrossRef](#)]
31. Castagneri, D.; Nola, P.; Motta, R.; Carrer, M. Summer climate variability over the last 250 years differently affected tree species radial growth in a mesic *Fagus-Abies-Picea* old-growth forest. *For. Ecol. Manag.* **2014**, *320*, 21–29. [[CrossRef](#)]
32. Latte, N.; Lebourgeois, F.; Claessens, H. Increased tree-growth synchronization of beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to climate change in northwestern Europe. *Dendrochronologia* **2015**, *33*, 69–77. [[CrossRef](#)]
33. Latte, N.; Kint, V.; Drouet, T.; Penninckx, V.; Lebourgeois, F.; Vanwijnsberghe, S.; Claessens, H. Dendroécologie du Hêtre en Forêt de Soignes. Les cernes des arbres nous renseignent sur les changements récents et futurs. *Forêt Nat.* **2015**, *137*, 24–37.
34. Jump, A.S.; Hunt, J.M.; Peñuelas, J. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Glob. Chang. Biol.* **2006**, *12*, 2163–2174. [[CrossRef](#)]
35. Piovesan, G.; Biondi, F.; Di Filippo, A.; Alessandrini, A.; Maugeri, M. Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Glob. Chang. Biol.* **2008**, *14*, 1265–1281. [[CrossRef](#)]
36. Di Filippo, A.; Biondi, F.; Maugeri, M.; Schirone, B.; Piovesan, G. Bioclimate and growth history affect beech lifespan in the Italian Alps and Apennines. *Glob. Chang. Biol.* **2012**, *18*, 960–972. [[CrossRef](#)]
37. Bolte, A.; Hilbrig, L.; Grundmann, B.; Kampf, F.; Brunet, J.; Roloff, A. Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *Eur. J. For. Res.* **2010**, *129*, 261–276. [[CrossRef](#)]
38. Lebourgeois, F.; Bréda, N.; Ulrich, E.; Granier, A. Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees-Struct. Funct.* **2005**, *19*, 385–401. [[CrossRef](#)]

39. Demarée, G.R.; Lachaert, P.J.; Verhoeve, T.; Thoen, E. The long-term daily central Belgium temperature (CBT) series (1767–1998) and early instrumental meteorological observations in Belgium. *Clim. Chang.* **2002**, *53*, 269–293. [[CrossRef](#)]
40. IRM. Vigilance Climatique. Institut Royal Météorologique de Belgique, 2015. Available online: http://www.meteo.be/resources/20150508vigilance-oogklimaat/vigilance_climatique_IRM_2015_WEB_FR_BAT.pdf (accessed on 15 April 2016).
41. Dobbertin, M. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: A review. *Eur. J. For. Res.* **2005**, *124*, 319–333. [[CrossRef](#)]
42. Greenwood, D.L.; Weisberg, P.J. Density-dependent tree mortality in pinyon-juniper woodlands. *For. Ecol. Manag.* **2008**, *255*, 2129–2137. [[CrossRef](#)]
43. Linares, J.C.; Camarero, J.J. From pattern to process: Linking intrinsic water-use efficiency to drought-induced forest decline. *Glob. Chang. Biol.* **2012**, *18*, 1000–1015. [[CrossRef](#)]
44. Latte, N.; Lebourgeois, F.; Claessens, H. Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. *Trees-Struct. Funct.* **2016**, *30*, 189–201. [[CrossRef](#)]
45. Campioli, M.; Vincke, C.; Jonard, M.; Kint, V.; Demarée, G.; Ponette, Q. Current status and predicted impact of climate change on forest production and biogeochemistry in the temperate oceanic European zone: Review and prospects for Belgium as a case study. *J. For. Res.* **2012**, *17*, 1–18. [[CrossRef](#)]
46. Mérian, P.; Bert, D.; Lebourgeois, F. An approach for quantifying and correcting sample size-related bias in population estimates of climate-tree growth relationships. *For. Sci.* **2013**, *59*, 444–452. [[CrossRef](#)]
47. Bunn, A.G. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* **2008**, *26*, 115–124. [[CrossRef](#)]
48. The R Core Team. R: A language and Environment for Statistical Computing. Available online: <http://r-project.org/> (accessed on 5 August 2016).
49. Wuertz, D.; Chalabi, Y.; Miklovic, M.; Boudt, C.; Chausse, P. fGarch: Rmetrics—Autoregressive Conditional Heteroskedastic Modelling. Available online: <http://CRAN.R-project.org/package=fGarch> (accessed on 5 August 2016).
50. Bunn, A.G.; Jansma, E.; Korpela, M.; Westfall, R.D.; Baldwin, J. Using simulations and data to evaluate mean sensitivity (ζ) as a useful statistic in dendrochronology. *Dendrochronologia* **2013**, *31*, 250–254. [[CrossRef](#)]
51. Pinheiro, J.; Bates, D. *Mixed Effects Models in S and S-PLUS*; SpringerVerlag: New York, NY, USA, 2000; p. 528.
52. Wykoff, W.R. A basal area increment model for individual conifers in the northern Rocky Mountains. *For. Sci.* **1990**, *36*, 1077–1104.
53. Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D.; R Core Team. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Available online: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme> (accessed on 5 August 2016).
54. Magnani, F.; Mencuccini, M.; Borghetti, M.; Berbigier, P.; Berninger, F.; Delzon, S.; Grelle, A.; Hari, P.; Jarvis, P.G.; Kolari, P.; et al. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature* **2007**, *447*, 848–850. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
55. Bontemps, J.D.; Hervé, J.C.; Leban, J.M.; Dhôte, J.F. Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees-Struct. Funct.* **2011**, *25*, 237–251. [[CrossRef](#)]
56. Braun, S.; Thomas, V.F.D.; Quiring, R.; Flückiger, W. Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environ. Pollut.* **2010**, *158*, 2043–2052. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
57. Zhu, X.; Zhang, W.; Chen, H.; Mo, J. Impacts of nitrogen deposition on soil nitrogen cycle in forest ecosystems: A review. *Acta Ecol. Sin.* **2015**, *35*, 35–43. [[CrossRef](#)]
58. De Vries, W.; Reinds, G.J.; Posch, M.; Sanz, M.J.; Krause, G.H.M.; Calatayud, V.; Renaud, J.P.; Dupouey, J.L.; Sterba, H.; Vel, E.M.; et al. *Intensive Monitoring of Forest Ecosystems in Europe: Technical Report*; UnEce: Brussels, Belgium, 2003.
59. European Environment Agency (EEA). *Air Pollution in Europe 1990–2004: EEA Report No 2/2007*; European Environment Agency: Copenhagen, Denmark, 2007.
60. Le Goff, N.; Ottorin, J.M. Effects of thinning on beech growth. Interaction with climatic factors. *Rev. Forest. Fr.* **1999**, *51*, 355–364.
61. Van der Maaten, E. Thinning prolongs growth duration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) across a valley in southwestern Germany. *For. Ecol. Manag.* **2013**, *306*, 135–141. [[CrossRef](#)]
62. Diaconu, D.; Kahle, H.P.; Spiecker, H. Tree- and stand-level thinning effects on growth of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) on a Northeast- and a Southwest-facing slope in Southwest Germany. *Forests* **2015**, *6*, 3256–3277. [[CrossRef](#)]

63. Penninckx, V.; Meerts, P.; Herbauts, J.; Gruber, W. Ring width and element concentrations in beech (*Fagus sylvatica* L.) from a periurban forest in central Belgium. *For. Ecol. Manag.* **1999**, *113*, 23–33. [[CrossRef](#)]
64. Lévesque, M.; Walthert, L.; Weber, P. Soil nutrients influence growth response of temperate tree species to drought. *J. Ecol.* **2016**, *104*, 377–387. [[CrossRef](#)]
65. Gillner, S.; Rüger, N.; Roloff, A.; Berger, U. Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.). *For. Ecol. Manag.* **2013**, *302*, 372–378. [[CrossRef](#)]
66. Camarero, J.J.; Gazol, A.; Sangüesa-Barreda, G.; Oliva, J.; Vicente-Serrano, S.M. To die or not to die: Early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *J. Ecol.* **2015**, *103*, 44–57. [[CrossRef](#)]
67. Engardt, M.; Langner, J. Simulations of future sulphur and nitrogen deposition over Europe using meteorological data from three regional climate projections. Available online: <http://dx.doi.org/10.3402/tellusb.v65i0.20348> (accessed on 5 August 2016).
68. IPCC. Climate Change 2014: Synthesis Report. In *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*; IPCC: Geneva, Switzerland, 2014.
69. Hacket-Pain, A.J.; Cavin, L.; Friend, A.D.; Jump, A.S. Consistent limitation of growth by high temperature and low precipitation from range core to southern edge of European beech indicates widespread vulnerability to changing climate. *Eur. J. For. Res.* **2016**, 1–13. [[CrossRef](#)]
70. Zimmermann, J.; Hauck, M.; Dulamsuren, C.; Leuschner, C. Climate warming-related growth decline affects *Fagus sylvatica*, but not other broad-leaved tree species in central European mixed forests. *Ecosystems* **2015**, *18*, 560–572. [[CrossRef](#)]
71. Lindner, M.; Maroschek, M.; Netherer, S.; Kremer, A.; Barbati, A.; Garcia-Gonzalo, J.; Seidl, R.; Delzon, S.; Corona, P.; Kolström, M.; et al. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* **2010**, *259*, 698–709. [[CrossRef](#)]
72. Metz, J.; Annighöfer, P.; Schall, P.; Zimmermann, J.; Kahl, T.; Schulze, E.-D.; Ammer, C. Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Glob. Chang. Biol.* **2016**, *22*, 903–920. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]



© 2016 by the authors; licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC-BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Chapitre 5. Discussion générale

5.1 Développements méthodologiques

Certains points clés de la conception des méthodologies d'acquisition de données et d'analyses statistiques n'ont pas pu être décrits en profondeur dans les articles scientifiques et de vulgarisation. Les lignes, qui suivent, visent à les présenter et les discuter synthétiquement.

Le barreau : intermédiaire entre carotte et rondelle

Traditionnellement, les dendroécologues travaillent avec deux grands types d'échantillon de bois : les carottes et les rondelles. Typiquement, les carottes sont prélevées sur des arbres sur pied tandis que les rondelles sur des arbres abattus (Latte *et al.*, 2012). L'utilisation de carottes a cependant été rapidement exclue. Après un carottage, comme le hêtre cicatrise moins bien que les autres essences, il est fréquent que le bois se colore (« cœur rouge ») ou que la pourriture s'installe (Armand, 2002). Les gestionnaires forestiers sont donc réticents à autoriser le carottage dans la partie de la grume ayant la plus grande valeur économique (la bille de pied). Le prélèvement de rondelles a donc été opéré. Néanmoins, leur poids et l'encombrement a vite été un facteur limitant pour le transport et la préparation des échantillons (séchage, ponçage et scannage) (Figure 6). Une solution intermédiaire entre carotte et rondelle a donc été adoptée : le barreau (Latte *et al.*, 2015a; Latte *et al.*, 2015c). La dimension du barreau facilite grandement le transport et la manutention tout en conservant une surface de lecture de cerne optimale incluant systématiquement la moelle (Figure 14). Le diamètre, le long duquel les deux barreaux sont découpés, est défini de manière à représenter au mieux l'ensemble de la rondelle tout en évitant les défauts. Les séries dendrochronologiques obtenues au départ des barreaux sont de haute qualité (EPS, ES, etc.) pour un nombre limité d'arbres par site (8-15) (Latte *et al.*, 2015c).



Figure 14. Découpe de deux barreaux de 12 cm de largeur le long d'un diamètre d'une rondelle.

Mesure de cernes

Une fois séchés et poncés, les barreaux ont été scannés à très haute résolution (>1200 dpi). Les cernes ont ensuite été mesurés sur les images scannées à l'aide du logiciel Windendro (Regent Instruments Inc.) (Figure 6). Après que l'opérateur aie défini le chemin de mesure, la mesure peut s'effectuer manuellement (un clique de souris par cerne) ou via la fonction « automatique » de Windendro. Dans le cas du hêtre, la mesure automatique n'était pas viable, essentiellement car les bois de printemps et d'été sont peu distinguables (bois à pores diffus). De plus, les rayons ligneux et les changements de couleurs étaient sources d'erreurs récurrentes. Au final, la mesure manuelle était plus rapide et précise que la mesure automatique suivie d'une correction manuelle.

La méthode de mesure le long de trois rayons en étoile (Chap. 3) (Latte *et al.*, 2016a) pourrait être améliorée, en particulier, pour les échantillons de bois prélevés dans le houppier. Contrairement au tronc, la forme des branches est plutôt ovale et excentrique. Une mesure directe de la surface de cerne (telle que présentée dans Latte *et al.*, 2015a) serait vraisemblablement plus précise et robuste mais aussi plus lourde à mettre en œuvre.

Largeur et surface de cerne

Aux chapitres 2 et 3 (Latte *et al.*, 2015c, 2016a), la largeur de cerne a été transformée en surface de cerne, qui est généralement considérée comme davantage représentative de la production de bois à l'échelle de l'arbre (Weber *et al.*, 2013). Les essais et comparaisons réalisés indiquent que les résultats obtenus avec ces deux variables sont quasiment identiques pour la haute-fréquence (indices standardisés). Concernant, la base-fréquence (accroissement moyen), les tendances, bien que décroissantes au cours des dernières décennies, sont logiquement différentes mais sans changer les interprétations qui en découlent (voir aussi: Latte *et al.*, 2015b; Latte *et al.*, 2016b).

Variabilité haute-fréquence

Depuis longtemps, la sensibilité moyenne est largement utilisée par la communauté des dendrochronologues pour exprimer la variation inter-annuelle de l'accroissement des arbres (Cook *et al.*, 1990). Cependant, à partir de la fin des années 2000, cette variable a progressivement été remise en question. Il a d'abord été proposé de la remplacer par le coefficient de Gini (Biondi *et al.*, 2008). Plus récemment, l'utilisation de la variabilité conditionnelle estimée à partir de modèles GARCH est désormais recommandée (Bunn *et al.*, 2013) mais pas encore couramment appliquée. Suite à de multiples tests, aucune différence marquante n'a été mise en évidence entre ces trois variables, sans doute parce que les changements observés sont prononcés et communs à l'ensemble du jeu de données. Un des avantages des modèles GARCH est qu'ils fournissent une estimation de la variabilité pour chaque année, contrairement à la sensibilité moyenne et au coefficient de Gini qui nécessitent d'agréger l'information sur plusieurs années (minimum 30 ans).

Analyse accroissement-climat

Traditionnellement, en dendrochronologie, la relation accroissement-climat est analysée en utilisant des fonctions de réponses ou de corrélation (Cook *et al.*, 1990; Speer, 2010). Bien qu'efficaces, ces méthodes statistiques sont toutefois contraignantes : le nombre de variables climatiques ne peut dépasser le nombre de répétitions (c'est-à-dire, le nombre d'accroissements/d'années). Généralement, ces méthodes sont donc utilisées avec un nombre réduit de variables climatiques mensuelles. Lorsque des données journalières sont disponibles, le nombre de variables à tester devient trop important. La régression PLS (partial least square) est l'une des méthodes statistiques n'ayant pas cette limitation (Mevik *et al.*, 2007) : le nombre de variables climatiques peut dépasser le nombre de répétitions. De plus, cette méthode gère la multicollinéarité.

Modèle non-linéaire mixte

Qu'elles soient linéaires ou non-linéaires, mixtes ou non, les régressions sont traditionnellement utilisées en dendrométrie pour la confection de modèles de croissance, de tarifs de cubage, etc., mais plus rarement par les dendroécologues qui disposent de leurs propres outils statistiques. Pourtant, la méthode utilisée au Chapitre 4 (Latte *et al.*, 2016b) basée sur de précédents travaux (Bontemps *et al.*, 2010) présentent des atouts qui méritent d'être mentionnés. La forme particulière du modèle permet de dissocier l'effet du stade de développement (diamètre des arbres) de celui des changements globaux au cours du temps. Cette dissociation n'est cependant possible que si le nombre d'arbres est suffisant avec une bonne répartition « diamètre-date » (Bowman *et al.*, 2013). L'effet mixte du modèle permet aussi d'estimer et d'analyser la tendance générale (effet fixe) (\approx série maitresse pour la Belgique) en combinaison avec la variabilité à différents niveaux (effets aléatoires) : arbres (\approx séries individuelles), forêt/site et région bioclimatique.

5.2 Synthèses des résultats et discussions

Dans cette section, les résultats sont synthétisés et discutés. Les discussions émettent des hypothèses quant-à la relation entre l'accroissement du hêtre et son environnement changeant sur base de connaissances sur l'écologie et la physiologie du hêtre.

Une synthèse des différents éléments discutés ci-après a fait l'objet d'un article de vulgarisation (Latte *et al.*, 2015b) disponible en annexe 5. Cet article s'adresse aux gestionnaires forestiers et se focalise sur la forêt de Soignes mais en la replaçant dans le contexte belge.

À l'échelle de la Belgique

Les résultats des analyses dendroécologiques et des modélisations montrent clairement que la relation accroissement-climat du hêtre a changé au cours du temps.

Entre les années 1920 et les années 1960, l'accroissement a augmenté de l'ordre de 25% et, en parallèle, la sensibilité climatique a légèrement diminué (Latte *et al.*, 2015c). Cette phase d'augmentation de l'accroissement est bien connue des chercheurs pour de nombreuses essences à l'échelle européenne. Elle a été attribuée à une sylviculture plus dynamique et aux effets positifs du réchauffement (notamment l'allongement de la saison de végétation) et des retombées azotées (fertilisation du sol) (Kahle, 2008).

Depuis les années 1960-70, l'influence du climat sur la croissance du hêtre est devenue négative et prépondérante (Latte *et al.*, 2015c; Latte *et al.*, 2016b). Ces effets se sont fait ressentir relativement uniformément sur l'ensemble du territoire belge malgré les différences bioclimatiques que le caractérisent. Le changement climatique a affecté l'accroissement essentiellement à deux niveaux :

- La variabilité inter-annuelle de l'accroissement (la haute fréquence du signal) a augmenté directement en lien avec l'augmentation de la variabilité inter-annuelle du climat, en particulier, avec les canicules estivales et les sécheresses printanières qui sont devenues plus fréquentes et intenses ;

- En réponse à ces stress plus fréquents, les réductions ponctuelles mais intenses de l'accroissement se sont répétées et ont abouti à la diminution continue et soutenue de l'accroissement moyen (la basse fréquence du signal).

Les changements observés ne sont qu'en partie expliqués par le stade de développement des arbres (Latte *et al.*, 2016b). En effet, pour un hêtre donné, hors stade juvénile, la sensibilité climatique augmente et l'accroissement diminue naturellement avec l'âge et la dimension. Cependant, l'effet du changement climatique est largement supérieur à celui du stade de développement.

A partir des années 1990, l'influence du climat est telle qu'une synchronisation a été observée à l'échelle des hêtraies du pays (Latte *et al.*, 2015c). Le signal commun des arbres le long du gradient bioclimatique est si marqué que l'on pourrait penser que les arbres sont issus d'un site unique. Progressivement, les différences entre les stations forestières et les conditions de croissance (réserve utile en eau et fertilité du sol) sont en quelque sorte gommées par l'effet prépondérant du climat.

Les effets de l'évolution de la sylviculture et des retombées atmosphériques ne peuvent toutefois pas être exclus. La sylviculture plus dynamique a raccourci la durée des rotations des éclaircies, ce qui a réduit en moyenne la concurrence entre les arbres. Le gain en ressources (lumière, eau et nutriments) à l'échelle individuelle a été bénéfique puisqu'il favorise la croissance et stimule la résilience (Diaconu *et al.*, 2015). Cependant, la compaction des sols résultant de la mécanisation des coupes a pu modifier la structure du sol et réduire la réserve maximale utile en eau. La mécanisation généralisée a débuté durant les années 1960-70 et le poids des engins n'a cessé d'augmenter depuis lors. L'impact réel de la compaction sur les changements observés est difficile à estimer (Cambi *et al.*, 2015). Le degré de compaction varie en fonction du type de sol et des pratiques locales.

Les dépôts azotés ont pu aussi jouer un rôle dans les changements observés (Zhu *et al.*, 2015). Dans un premier temps, la fertilisation du sol a pu favoriser la croissance. Dans un deuxième temps, l'excès d'azote dans le sol a pu modifier les propriétés chimiques du sol et altérer la nutrition des arbres. Cependant, les retombées atmosphériques, qui devraient continuer de diminuer dans le futur (Engardt *et al.*, 2013), et la compaction des sols sont des processus graduels qui ne varient pas d'une année à l'autre. Ils ne peuvent donc pas expliquer à eux seuls l'augmentation de la sensibilité de l'accroissement annuel mais ont pu jouer un rôle en affaiblissant les arbres et en aggravant les effets des événements climatiques.

La toxicité de l'O₃ a aussi pu jouer un rôle important (Matyssek *et al.*, 2003) car sa concentration est fortement corrélée à la température et à la pollution de l'air qui a fortement augmenté depuis quelques décennies.

Différences entre régions, avec l'âge et au sein de l'arbre

Les changements observés sont nettement plus marqués en plaine qu'en zone submontagnarde (Latte *et al.*, 2015b; Latte *et al.*, 2015c; Latte *et al.*, 2016b). Avant les années 1960-70, le hêtre était plus sensible et poussait plus lentement en altitude car, en Ardenne, les réserves en eau sont moindres (sols peu profonds) et le climat est dans l'ensemble moins favorable à la croissance. Cependant, depuis les années 1960-1970, la situation s'est inversée, malgré une plus grande réserve en eau du sol (mais aussi une plus faible précipitation) en plaine. Cette différence pourrait être liée à la plus grande variabilité des températures maximales (IRM, 2015) et aux retombées azotées jusqu'à 3 fois plus importantes en plaine qu'en zone submontagnarde (de Vries *et al.*, 2003).

Les changements observés sont plus marqués pour les vieux arbres et peuplements (> 100 ans) que pour les jeunes (Latte *et al.*, 2015b). Cette augmentation de la sensibilité des arbres en vieillissant est généralement attribuée à des coûts physiologiques de fonctionnement d'autant plus importants que les arbres sont grands (Rozas, 2015). Pour certains vieux arbres d'Ardenne, la sensibilité tend à diminuer au-delà de 200 ans, c'est-à-dire à un âge proche de la sénescence.

La sensibilité climatique varie aussi au sein de l'arbre, le long de la tige principale (Latte *et al.*, 2016a). Depuis la hauteur de poitrine jusqu'à la base du houppier, la sensibilité diminue légèrement. Depuis la base du houppier jusqu'au sommet de l'arbre, la sensibilité augmente fortement. L'accroissement au sommet du houppier est plus affecté par les canicules estivales et les sécheresses printanières que ceux à hauteur de poitrine et de l'ensemble de l'arbre.

Relation accroissement-climat

Les analyses accroissement-climat ont mis en évidence deux périodes durant la saison de végétation qui jouent un rôle clé dans le fonctionnement écophysologique du hêtre (Latte *et al.*, 2015c, 2016a) :

- Mars à juin : durant cette période, le hêtre réalise jusqu'à 80% de son accroissement annuel (Bouriaud *et al.*, 2004). La photosynthèse fonctionne à plein régime et le besoin en eau est important. La recharge de la nappe durant l'hiver et surtout des précipitations suffisantes au début du printemps sont primordiales. Dans ces conditions, l'accroissement sera d'autant plus important si le mois de juin est clément, c'est-à-dire, humide et pas trop chaud (Begum *et al.*, 2013).
- Juillet à octobre : durant cette période, l'accroissement ralentit suite aux conditions moins favorables. Il fait plus chaud, l'air est moins humide et l'eau disponible dans le sol vient à manquer. À partir d'août et de septembre, le hêtre termine son accroissement et commence à stocker des réserves pour le printemps suivant (Skomarkova *et al.*, 2006).

Les conditions climatiques du printemps de l'année en cours influencent donc l'accroissement lors de cette même année. Par contre, celles de l'été et du début de l'automne auront un effet l'année d'après par l'intermédiaire des réserves. Jusqu'à 20% des réserves du hêtre se retrouvent dans le cerne et jusqu'à 40% dans les feuilles de l'année suivante (Dyckmans *et al.*, 2000). Les vagues de chaleur, canicules et sécheresses associées peuvent réduire cette réserve, soit en diminuant directement la photosynthèse (fermeture stomatique, cavitation, etc.), soit en provoquant des dégâts (morts racinaires, chute de feuilles, etc.) qui devront être réparés en puisant dans les réserves et/ou dans la photosynthèse en cours. De plus, les canicules en été peuvent déclencher chez le hêtre des fructifications massives l'année suivante, réduisant davantage la partie de la réserve allouée aux bourgeons et aux feuilles (Drobyshev *et al.*, 2010).

À l'échelle de l'Europe

Le hêtre est l'une des essences feuillues d'Europe la plus étudiée (Geßler *et al.*, 2007) de par son caractère montagnard qui le prédispose naturellement à souffrir des sécheresses, et donc du changement climatique, dans les régions les plus douces et les moins arrosées (Lebourgeois *et al.*, 2005). De plus, son accroissement contient un signal climatique fort qui convient particulièrement à l'étude de l'effet du changement climatique.

De nombreuses études ont mis en évidence des changements dans la relation accroissement-climat du hêtre un peu partout en Europe (Dittmar *et al.*, 2003; Jump *et al.*, 2006; van der Werf *et al.*, 2007; Friedrichs *et al.*, 2009; Charru *et al.*, 2010; Bontemps *et al.*, 2010; van der Maaten, 2012; Weber *et al.*, 2013; Castagneri *et al.*, 2014). La majorité de ces changements sont plutôt négatifs (diminution de l'accroissement et/ou augmentation de la sensibilité climatique), sauf en haute altitude (Italie) (Di Filippo *et al.*, 2012) et en haute latitude (Suède) (Bolte *et al.*, 2010). Bien qu'il soit difficile de comparer les résultats de ces différentes études, les changements observés en Belgique sont dans l'ensemble plus marqués qu'ailleurs en Europe. Pourtant, contrairement à la plupart des autres études, les arbres sélectionnés dans le cadre de la thèse bénéficiaient de conditions de croissance favorables (régimes hydrique et trophique non contraignants). Leur accroissement était parmi les plus élevés d'Europe.

5.3 Conséquences pour le hêtre et recommandations

Jusqu'aujourd'hui, le hêtre de Belgique a pu faire face au changement climatique. Les canicules et sécheresses plus fréquentes et intenses ont induit des réductions ponctuelles de l'accroissement, mais sans mettre en danger le fonctionnement de l'arbre. Aucun processus de dépérissement rapide n'a pu être mis en relation avec des extrêmes climatiques. Les arbres sélectionnés étaient sains et non dépérissants. A ce titre, l'augmentation de la sensibilité climatique et la diminution de l'accroissement moyen pourraient être considérées comme le résultat d'une adaptation écophysiological, à la recherche d'un nouvel équilibre entre l'arbre et son environnement. Mais pour combien de temps ?

Selon les projections du GIEC (IPCC, 2014), le changement climatique à venir sera d'une telle ampleur que le hêtre sera exposé à des stress climatiques d'une intensité encore jamais rencontrée (Latte *et al.*, 2015b). Les pertes de vitalité en cours pourraient aboutir à des dépérissements lents voire à la mortalité d'individus, isolés ou non (Gillner *et al.*, 2013). Les gestionnaires forestiers doivent dès aujourd'hui intégrer ce risque dans leur aménagement. Le cycle de développement des écosystèmes forestiers est long en regard de la rapidité des changements majeurs à venir (Metz *et al.*, 2016).

L'étude dendroécologie a dégagé quelques pistes pour l'adaptation de la gestion forestière de nos hêtraies face au changement climatique (Latte *et al.*, 2015b). Etant donné les surfaces conséquentes à considérer et les délais relativement courts, il convient d'agir en priorité sur certains peuplements. Les hêtraies les plus sensibles au changement climatique sont vieilles et situées en plaine, tandis que les moins sensibles sont jeunes et situées en zone submontagnarde. La plantation de hêtre dans la région bioclimatique des plaines est à déconseiller. Toutefois, même les hêtraies les moins sensibles sont, sur le plus long terme, menacées par le changement climatique.

Sur l'ensemble du territoire belge, une des recommandations générales est de favoriser le mélange. D'autres essences feuillues, potentiellement plus résilientes, pourraient être introduites lors de la régénération des vieilles hêtraies (Zimmermann *et al.*, 2015). Les jeunes futaies pourraient bénéficier d'éclaircies plus fortes et fréquentes pour limiter la concurrence, augmenter les ressources disponibles par arbre, et stimuler la croissance et la résilience. De plus, puisque le risque augmente avec le temps, il est impératif de diminuer la révolution. Au vu du large pool génétique du hêtre (Magri *et al.*, 2006), le suivi de la régénération naturelle acquise et des jeunes futaies pourrait servir à isoler et maintenir les individus les plus résistants. Dans cette optique, l'état sanitaire du houppier devrait devenir un des critères prioritaires à considérer lors des martelages.

5.4 Perspectives

Nouvelles recherches

Les études sur le hêtre sont nombreuses mais ne permettent pas d'évaluer avec précision la situation à l'échelle européenne, essentiellement par manque d'uniformité. Une méta-analyse dendroécologique, basée sur les nombreuses séries dendrochronologiques disponibles (Hacket-Pain *et al.*, 2016), pourrait être couplée à une modélisation écologique (Kramer *et al.*, 2010). La prise en compte des multiples facteurs (accroissement, sensibilité climatique, génétique, adaptation locale, etc.) sur l'ensemble de l'aire de distribution du hêtre (longs gradients climatiques, large gamme de stations, différentes populations génétiques) devrait améliorer les projections spatiales et temporelles. La mise en place d'une politique européenne pour l'adaptation au changement climatique nécessite davantage de connaissances quant à la vitesse et l'ampleur des changements à venir au sein des écosystèmes forestiers (Lindner *et al.*, 2010).

Les recherches à venir devraient aussi s'intéresser aux essences potentielles de remplacement. Les changements climatiques annoncés sont tels qu'il serait avisé d'étudier les espèces indigènes (Zimmermann *et al.*, 2015) et non-indigènes dans la perspective du glissement des niches écologiques. A ce titre, les arboretums sont des sites d'études intéressants qui permettraient, via la dendroécologie, d'évaluer la réaction d'un large panel d'essences au changement climatique passé dans les conditions de croissance de nos régions.

Gestion forestière

Pour les jeunes hêtraies et les nouvelles générations de hêtre à venir, la diversité génétique et la sélection des individus les plus résistants joueront un rôle majeur dans l'adaptation au changement climatique (Nanson, 2012). Le lien entre la génétique et l'écophysiologie du hêtre, mais aussi d'autres essences forestières, pourrait être étudié via la dendroécologie inter et intra-annuelle au départ de sites d'expérimentation génétique (par exemple, les dispositifs de « provenance-descendance »).

Puisqu'au sein d'un arbre les différences observées entre la hauteur de poitrine et la base du houppier sont faibles (Latte *et al.*, 2016a), la récolte des échantillons pourrait s'effectuer à l'endroit de la découpe marchande ou de la bille de première qualité. Dans ce cas, les gestionnaires forestiers seraient plus enclins à autoriser les prélèvements d'échantillons puisque les pertes financières seraient minimes. Cette possibilité rend accessible de nombreux bois issus des exploitations réalisées sur l'ensemble des forêts aménagées.

Chapitre 6. Bibliographie

- Aber, J., Neilson, R.P., McNulty, S., Lenihan, J.M., Bachelet, D., Drapek, R.J. (2001) Forest processes and global environmental change: Predicting the effects of individual and multiple stressors. *BioScience* 51, 735-751.
- Aertsens, W., Janssen, E., Kint, V., Bontemps, J.D., Van Orshoven, J., Muys, B. (2014) Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *Forest Ecology and Management* 312, 252-259.
- Alderweireld, M., Burnay, F., Pitchugin, M., Lecomte, H. (2015) Inventaire Forestier Wallon. Résultats 1994-2012. SPW, DGO3, DNF, Direction des Ressources forestières, Jambes, Belgique, 236 pages.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., 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. *Forest Ecology and Management* 259, 660-684.
- Armand, G. (2002) *Le Hêtre Autrement*. Institut pour le Développement Forestier, Paris, France, 263 pages.
- Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y., Funada, R. (2013) Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: Understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum* 147, 46-54.
- 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, 81-96.
- Bolte, A., Czajkowski, T., Kompa, T. (2007) The north-eastern distribution range of European beech - A review. *Forestry* 80, 413-429.
- Bolte, A., Hilbrig, L., Grundmann, B., Kampf, F., Brunet, J., Roloff, A. (2010) Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *European Journal of Forest Research* 129, 261-276.
- Bontemps, J.D., Hervé, J.C., Dhôte, J.F. (2010) Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *Forest Ecology and Management* 259, 1455-1463.
- Bouriaud, O., Bréda, N., Le Moguédec, G., Nepveu, G. (2004) Modelling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. *Trees - Structure and Function* 18, 264-276.
- Bowman, D.M.J.S., Brienen, R.J.W., Gloor, E., Phillips, O.L., Prior, L.D. (2013) Detecting trends in tree growth: not so simple. *Trends in Plant Science* 18, 11-17.
- Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G. (2004) The 2003 drought in the climate context of the last 54 years - Ecophysiological analysis and impact on forest trees. *Revue Forestiere Francaise* 56, 109-131.
- 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, 625-644.
- Bunn, A.G., Jansma, E., Korpela, M., Westfall, R.D., Baldwin, J. (2013) Using simulations and data to evaluate mean sensitivity (ζ) as a useful statistic in dendrochronology. *Dendrochronologia* 31, 250-254.

- Bussi re, E., Griset, P., Bouneau, C., Williot, J.-P. (1998) *Industrialisation et soci t s en Europe occidentale 1880-1970*. A. Colin, 395 pages.
- Cambi, M., Certini, G., Neri, F., Marchi, E. (2015) The impact of heavy traffic on forest soils: A review. *Forest Ecology and Management* 338, 124-138.
- Castagneri, D., Nola, P., Motta, R., Carrer, M. (2014) Summer climate variability over the last 250 years differently affected tree species radial growth in a mesic *Fagus-Abies-Picea* old-growth forest. *Forest Ecology and Management* 320, 21-29.
- Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Bontemps, J.D. (2010) Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. *Forest Ecology and Management* 260, 864-874.
- Cook, E.R. (1985) A time series analysis approach to tree-ring standardization. Ph.D. dissertation, University of Arizona, Tucson.
- Cook, E.R., Kairiukstis, L.A. (1990) *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. Kluwer Academic Publishers: Boston, USA, 394 pp.
- De Vries, W., Klap, J.M., Erisman, J.W. (2002) Effects of environmental stress on forest crown condition in Europe. Part I: Hypotheses and approach to the study. *Water, Air, and Soil Pollution* 119, 317-333.
- de Vries, W., Reinds, G.J., Posch, M., Sanz, M.J., Krause, G.H.M., Calatayud, V., Renaud, J.P., Dupouey, J.L., Sterba, H., Vel, E.M., Dobbertin, M., Gundersen, P., Voogd, J.C.H. (2003) Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe: technical report. Ec, Un/Ece.
- Di Filippo, A., Biondi, F., Maugeri, M., Schirone, B., Piovesan, G. (2012) Bioclimate and growth history affect beech lifespan in the Italian Alps and Apennines. *Global Change Biology* 18, 960-972.
- Diaconu, D., Kahle, H.P., Spiecker, H. (2015) Tree- and stand-level thinning effects on growth of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) on a Northeast- and a Southwest-facing slope in southwest Germany. *Forests* 6, 3256-3277.
- Dittmar, C., Zech, W., Elling, W. (2003) Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - A dendroecological study. *Forest Ecology and Management* 173, 63-78.
- Drobyshev, I.,  vergaard, R., Saygin, I., Niklasson, M., Hickler, T., Karlsson, M., Sykes, M.T. (2010) Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 259, 2160-2171.
- Dyckmans, J., Flessa, H., Polle, A., Beese, F. (2000) The effect of elevated [CO₂] on uptake and allocation of ¹³C and ¹⁵N in beech (*Fagus sylvatica* L.) during Leafing. *Plant Biology* 2, 113-120.
- Engardt, M., Langner, J. (2013) Simulations of future sulphur and nitrogen deposition over Europe using meteorological data from three regional climate projections. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology* 65.
- Friedrichs, D.A., Trouet, V., Buntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., L ffler, J. (2009) Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees - Structure and Function* 23, 729-739.
- Ge bler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., Rennenberg, H. (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees - Structure and Function* 21, 1-11.

- Gillner, S., Rüger, N., Roloff, A., Berger, U. (2013) Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* 302, 372-378.
- Hackett-Pain, A.J., Cavin, L., Friend, A.D., Jump, A.S. (2016) Consistent limitation of growth by high temperature and low precipitation from range core to southern edge of European beech indicates widespread vulnerability to changing climate. *European Journal of Forest Research*, 1-13.
- Hansen, A.J., Neilson, R.P., Dale, V.H., Flather, C.H., Iverson, L.R., Currie, D.J., Shafer, S., Cook, R., Bartlein, P.J. (2001) Global change in forests: Responses of species, communities, and biomes. *BioScience* 51, 765-779.
- IPCC (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*
- IRM (2015) *Vigilance climatique. Institut Royal Météorologique de Belgique* Available online: http://www.meteo.be/resources/20150508vigilance-oogklimaat/vigilance_climatique_IRM_2015_WEB_FR_BAT.pdf (accessed on 15 04 2016).
- Jump, A.S., Hunt, J.M., Peñuelas, J. (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12, 2163-2174.
- Kahle, H.P. (2008) *Causes and Consequences of Forest Growth trends in Europe. European Forest Institute Research Report* 21 Brill, 261 pages.
- Kint, V., Aertsen, W., Campioli, M., Vansteenkiste, D., Delcloo, A., Muys, B. (2012) Radial growth change of temperate tree species in response to altered regional climate and air quality in the period 1901–2008. *Climatic Change* 115, 343-363.
- Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M.T., de Winter, W. (2010) Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change-Range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management* 259, 2213-2222.
- Latte, N., Debruxelles, J., Sohier, C., Degré, A., Claessens, H. (2012) La dendroécologie: un outil pour affiner nos connaissances sur l'autoécologie des essences forestières. *Forêt Wallonne* 116, 3-17.
- Latte, N., Beeckman, H., Bauwens, S., Bonnet, S., Lejeune, P. (2015a) A novel procedure to measure shrinkage-free tree-rings from very large wood samples combining photogrammetry, high-resolution image processing, and GIS tools. *Dendrochronologia* 34, 24-28.
- Latte, N., Kint, V., Drouet, T., Penninckx, V., Lebourgeois, F., Vanwijnsberghe, S., Claessens, H. (2015b) Dendroécologie du hêtre en Forêt de Soignes. Les cernes des arbres nous renseignent sur les changements récents et futurs. *Forêt.Nature* 137, 24-37.
- Latte, N., Lebourgeois, F., Claessens, H. (2015c) Increased tree-growth synchronization of beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to climate change in northwestern Europe. *Dendrochronologia* 33, 69-77.
- Latte, N., Lebourgeois, F., Claessens, H. (2016a) Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. *Trees - Structure and Function* 30, 189-201.
- Latte, N., Perin, J., Kint, V., Lebourgeois, F., Claessens, H. (2016b) Major changes in growth rate and growth variability of beech (*Fagus sylvatica* L.) related to soil alteration and climate change in Belgium. *Forests* 7, 174.
- Laurent, C., Perrin, D., Bemelmans, D., Carnol, M., Claessens, H., De Carnière, C., François, L., Gérard, E., Grégoire, J.C., Herman, M., Marbaix, P., Ponette, Q., Quévy, B., Sérusiaux, E., Vincke, C. (2009) Le changement climatique et ses impacts sur

les forêts wallonnes. Recommandations aux décideurs et aux propriétaires et gestionnaires. Rapport de recherche externe. Ministre de l'Agriculture, de la ruralité, de l'environnement et du tourisme, Belgique, 170 pages.

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 - Structure and Function* 19, 385-401.

Lebourgeois, F., Mérian, P. (2012) Principes et méthodes de la dendrochronologie. Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFOB), Unité Mixte de Recherches INRA-ENGREF 1092, Equipe Ecologie Forestière, 85 pages.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J., Marchetti, M. (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259, 698-709.

Magri, D., Vendramin, G.G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., Latalowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J.M., Tantau, I., Van Der Knaap, W.O., Petit, R.J., De Beaulieu, J.L. (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: Palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171, 199-221.

Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Breshears, D.D. (2012) Drought-induced forest decline: Causes, scope and implications. *Biology Letters* 8, 689-691.

Matyssek, R., Sandermann, H., Jr. (2003) Impact of Ozone on Trees: an Ecophysiological Perspective, in: Esser, K., Lüttge, U., Beyschlag, W., Hellwig, F. (Eds.), *Progress in Botany*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 349-404.

Mérian, P. (2012) Variations spatio-temporelles de la réponse au climat des essences forestières tempérées : quantification du phénomène par approche dendroécologique et influence de la stratégie d'échantillonnage. Ph.D, Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (AgroParisTech), Paris.

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, 903-920.

Mevik, B.H., Wehrens, R. (2007) The pls package: Principal component and partial least squares regression in R. *Journal of Statistical Software* 18, 1-23.

Nanson, A. (2012) Le hêtre : génétique et capacités d'adaptation. *Silva Belgica* 119, 30-38.

Penninckx, V., Meerts, P., Herbauts, J., Gruber, W. (1999) Ring width and element concentrations in beech (*Fagus sylvatica* L.) from a periurban forest in central Belgium. *Forest Ecology and Management* 113, 23-33.

Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Maugeri, M. (2008) Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology* 14, 1265-1281.

Rozas, V. (2015) Individual-based approach as a useful tool to disentangle the relative importance of tree age, size and inter-tree competition in dendroclimatic studies. *iForest - Biogeosciences and Forestry* 8, 187-194.

Scharnweber, T., Manthey, M., Criegee, C., Bauwe, A., Schröder, C., Wilmking, M. (2011) Drought matters - Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *Forest Ecology and Management* 262, 947-961.

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? *Journal of Biogeography* 35, 1851-1862.

Skomarkova, M.V., Vaganov, E.A., Mund, M., Knohl, A., Linke, P., Boerner, A., Schulze, E.D. (2006) Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees - Structure and Function* 20, 571-586.

Speer, J.H. (2010) *Fundamentals of tree-ring research*. University of Arizona Press: Tucson, USA, 368 pp.

Teissier du Cros, E. (1981) *Le hêtre*. Institute National de la Recherche Agronomique (INRA), Département des Recherches Forestières 614 pages.

van der Maaten, E. (2012) Climate sensitivity of radial growth in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different aspects in southwestern Germany. *Trees - Structure and Function* 26, 777-788.

van der Werf, G.W., Sass-Klaassen, U.G.W., Mohren, G.M.J. (2007) The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologia* 25, 103-112.

Waldner, P., Marchetto, A., Thimonier, A., Schmitt, M., Rogora, M., Granke, O., Mues, V., Hansen, K., Pihl Karlsson, G., Žlindra, D., Clarke, N., Verstraeten, A., Lazdins, A., Schimming, C., Iacoban, C., Lindroos, A.-J., Vanguelova, E., Benham, S., Meesenburg, H., Nicolas, M., Kowalska, A., Apuhtin, V., Napa, U., Lachmanová, Z., Kristoefel, F., Bleeker, A., Ingerslev, M., Vesterdal, L., Molina, J., Fischer, U., Seidling, W., Jonard, M., O'Dea, P., Johnson, J., Fischer, R., Lorenz, M. (2014) Detection of temporal trends in atmospheric deposition of inorganic nitrogen and sulphate to forests in Europe. *Atmospheric Environment* 95, 363-374.

Weber, P., Bugmann, H., Pluess, A.R., Walthert, L., Rigling, A. (2013) Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. *Trees - Structure and Function* 27, 171-181.

Wittig, V.E., Ainsworth, E.A., Long, S.P. (2007) To what extent do current and projected increases in surface ozone affect photosynthesis and stomatal conductance of trees? A meta-analytic review of the last 3 decades of experiments. *Plant, Cell & Environment* 30, 1150-1162.

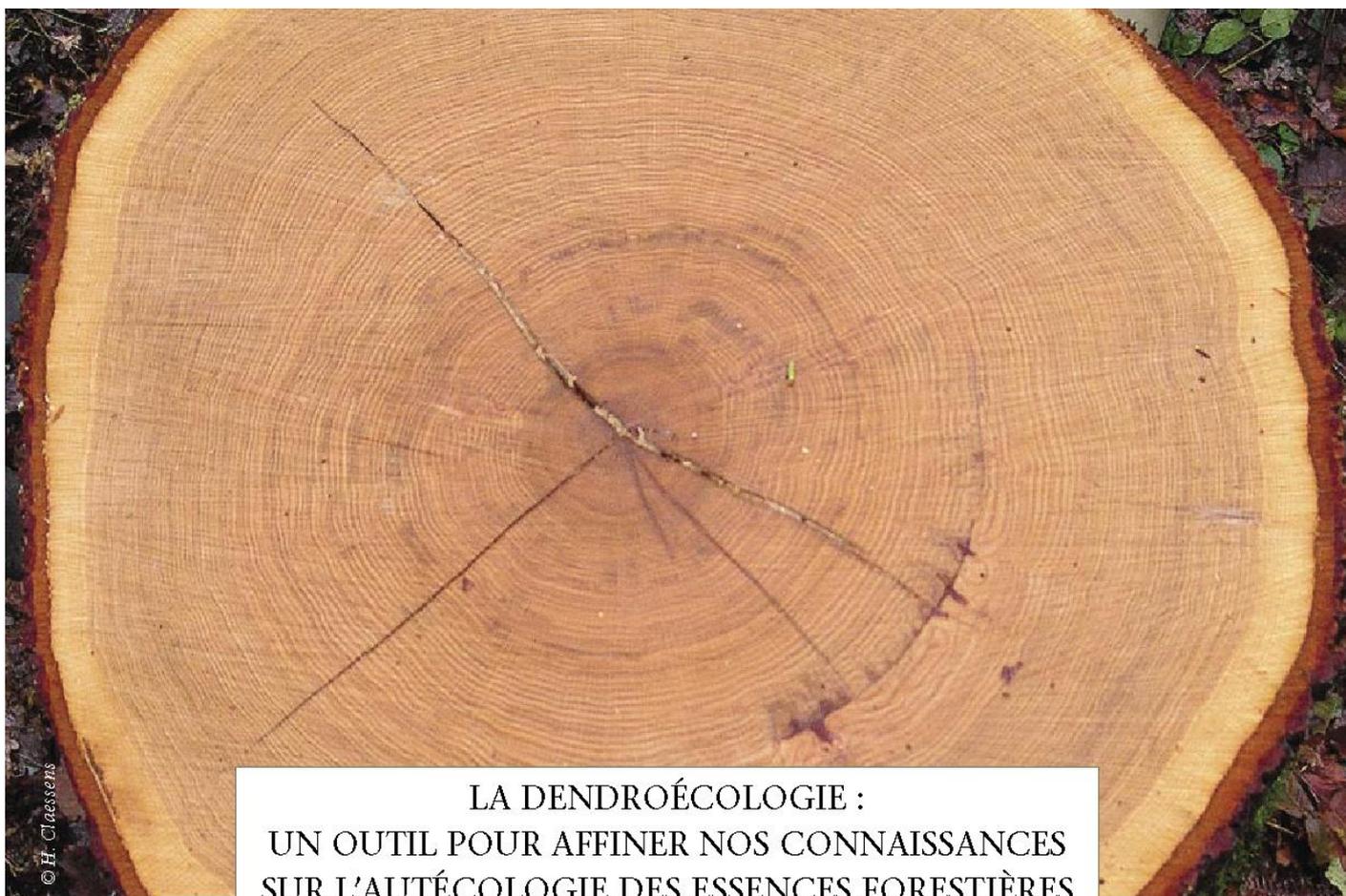
Zhu, X., Zhang, W., Chen, H., Mo, J. (2015) Impacts of nitrogen deposition on soil nitrogen cycle in forest ecosystems: A review. *Acta Ecologica Sinica* 35, 35-43.

Zimmermann, J., Hauck, M., Dulamsuren, C., Leuschner, C. (2015) Climate Warming-Related Growth Decline Affects *Fagus sylvatica*, But Not Other Broad-Leaved Tree Species in Central European Mixed Forests. *Ecosystems* 18, 560-572.

Chapitre 7. Annexes

7.1 Annexe 1 : La dendroécologie : un outil pour affiner nos connaissances sur l'autoécologie des essences forestières (Latte *et al.*, 2012)

(page suivante)



© H. Claessens

LA DENDROÉCOLOGIE : UN OUTIL POUR AFFINER NOS CONNAISSANCES SUR L'AUTÉCOLOGIE DES ESSENCES FORESTIÈRES

NICOLAS LATTE – JÉRÔME DEBRUXELLES
CATHERINE SOHIER – AURORE DEGRÉ – HUGUES CLAESSENS

La dendrochronologie est une discipline de plus en plus utilisée dans la recherche forestière pour évaluer l'impact du climat sur la croissance des arbres. Elle permet de lire l'histoire des arbres dans les cernes de leur bois où sont enregistrés les événements du passé. Si l'on accepte le principe « d'uniformité », la manière dont les arbres ont réagi face à ces événements nous renseigne sur leur comportement futur face aux mêmes genres d'aléas. L'article présente synthétiquement le concept et les techniques de la dendroécologie, c'est-à-dire la dendrochronologie au service de l'autécologie des essences forestières, et les illustre avec quelques exemples de résultats.

Dans les régions où le climat impose une alternance de périodes de croissance et de repos, les arbres forment chaque année un cerne de bois facilement distinguable sur une coupe transversale du tronc. Le cerne, plus ou moins bien visible selon les essences, permet de compter l'âge des arbres, mais aussi de mesurer leur croissance durant chaque saison de végé-

tation. La production du cerne, qui correspond à l'accroissement annuel du bois, est influencée par de nombreux facteurs que l'on peut qualifier d'intrinsèques (espèce, individu, potentiel génétique, âge, état sanitaire...), stationnels (climat, topographie, sol, catastrophes naturelles...) et sylvicoles (statut social, état de concurrence). Parmi ces facteurs, le climat pos-

sède un intérêt particulier. Contrairement aux autres facteurs qui sont constants ou évoluent progressivement, le climat varie constamment d'une année à l'autre avec des répercussions directes sur la croissance des arbres et donc sur la largeur de cerne. Ainsi, les variations annuelles des cernes reflètent assez étroitement les variations climatiques et révèlent la sensibilité des essences au climat. Ce phénomène est à l'origine de la dendrochronologie, la science qui repose sur la mesure des largeurs de cernes annuels de croissance et leur datation précise.

QUELLES APPLICATIONS POSSIBLES ?

Dans ses premières applications, la dendrochronologie a surtout servi à dater des pièces de bois (poutres, œuvres d'art...) et des arbres fossiles en se fondant sur des séquences de cernes suffisamment uniques pour être caractéristiques d'une séquence d'années. C'est l'objet de la dendroarchéologie qui a permis de dater la construction de bâtiments ou l'existence de forêts aujourd'hui disparues dont témoignent des bois fossiles (figure 1). Pour nos régions, les dendrochronologues ont identifié des séquences caractéristiques permettant de remonter à plusieurs milliers d'années. Cette méthodologie permet aussi la reconstruction du climat passé et la détection éventuelle de changements climatiques (dendroclimatologie) ou de certains événements géologiques (dendrogéomorphologie).

Dans le domaine forestier, depuis quelques décennies, la dendrochronologie est plus spécialement étudiée pour détecter l'influence de facteurs environnementaux, comme la fertilité ou la disponibilité en

eau du sol, et surtout les variations climatiques, sur la croissance des arbres. C'est l'objet de la dendroécologie, qui a pour objectif d'étudier le passé pour comprendre le présent, de caractériser les processus environnementaux qui régissent la croissance des arbres et des peuplements, et d'appréhender leurs évolutions futures. La dendroécologie permet ainsi d'aborder l'autécologie des essences sous un angle inhabituel et est spécialement adaptée à l'étude de l'impact potentiel des scénarios de changements climatiques sur les essences.

L'ANALYSE DENDROÉCOLOGIQUE

Toutefois, l'analyse dendroécologique n'est pas si simple. Tout d'abord, avant d'analyser l'impact des conditions environnementales, et en particulier du climat, sur la largeur de cerne, il importe d'éliminer les effets de l'âge et des éclaircies.

L'âge affecte en effet directement la largeur du cerne. Lorsqu'un arbre est jeune, l'accroissement est vigoureux et assez soutenu. En vieillissant, l'accroissement diminue progressivement jusqu'à la mort de l'arbre (figure 2). La vitalité d'un arbre et la compétition qu'il subit influencent aussi fortement son potentiel d'accroissement et sa réactivité à toute perturbation. En cas d'éclaircie forte par exemple, les arbres dominants et sains sont les premiers à profiter de l'apport de lumière et du nouvel espace disponible et forment directement de larges cernes dès l'année suivante. C'est notamment l'explication des cernes « en accordéon » bien connus en taillis-sous-futaie.

Ensuite, ces effets indésirables étant filtrés par des techniques adéquates (voir plus

loin, titre « Prétraitement »), il reste une grande quantité de paramètres écologiques pouvant expliquer les variations de croissance.

Il est clairement démontré que la largeur de cerne est sensible au climat de l'année,

voire de l'année précédente, et particulièrement aux épisodes météorologiques extrêmes. Le démarrage de la croissance d'un arbre est surtout tributaire de l'élévation de la température. Ainsi, lors d'un printemps précoce, le débourrement et donc l'initiation de la croissance débute

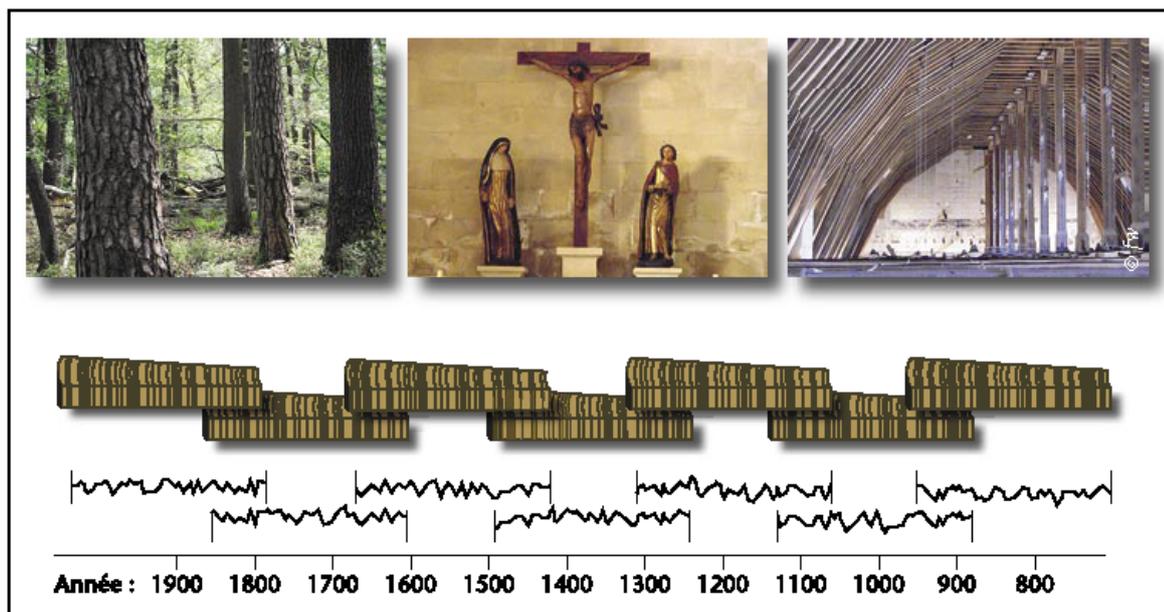
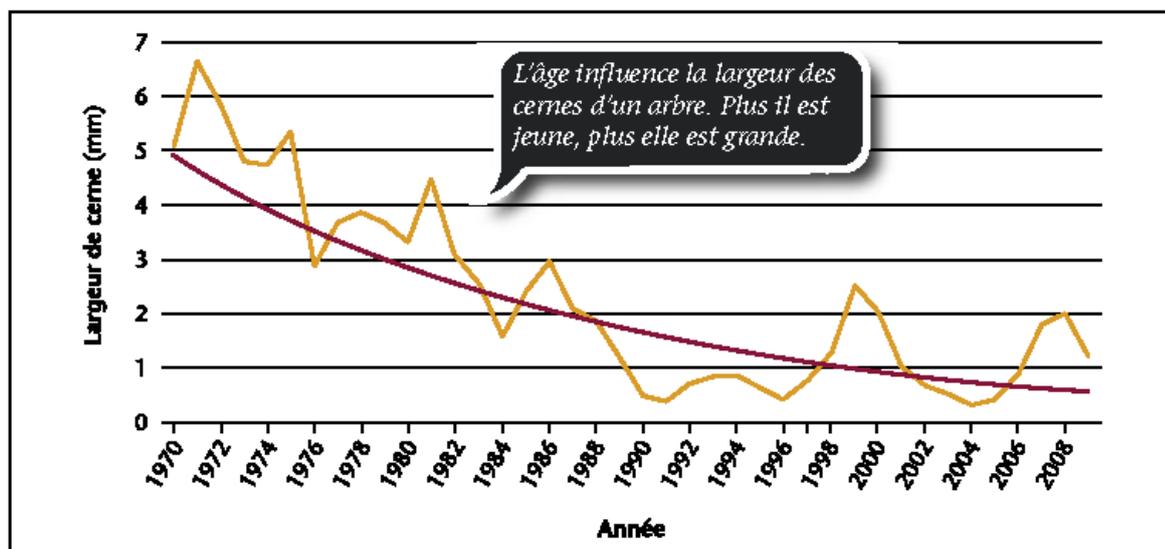


Figure 1 – Dendroarchéologie : principe de construction d'une longue série chronologique (source : laboratoire de dendrochronologie de l'ULg).

Figure 2 – Effet de l'âge sur la largeur de cerne d'un mélèze du Japon.

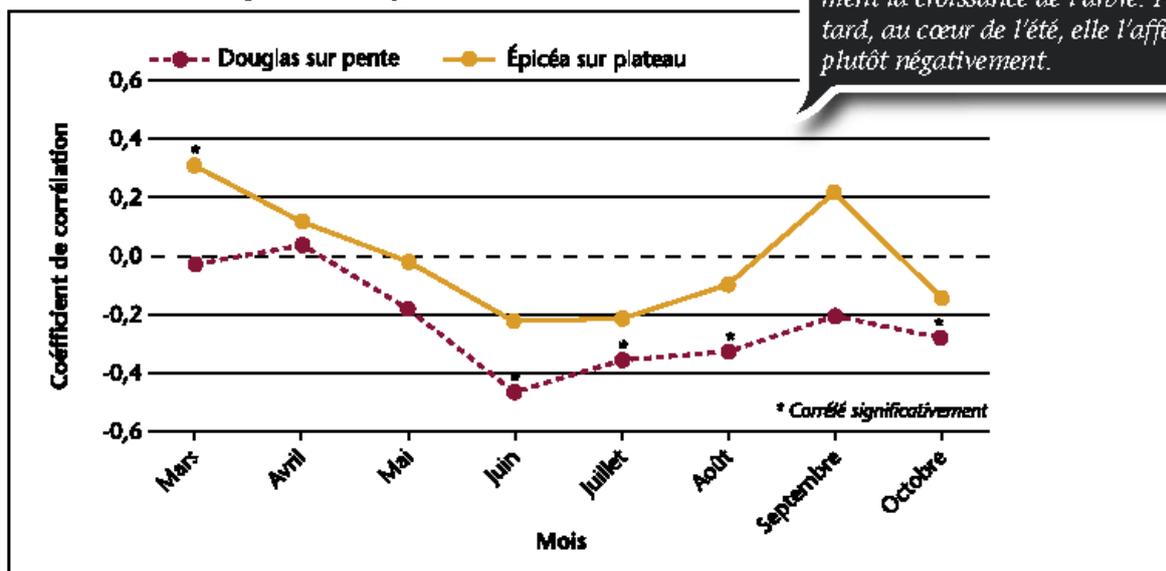


plus tôt que d'habitude. Mais plus tard dans la saison de végétation, c'est la pluviométrie qui favorise la croissance tandis que les températures trop chaudes la limitent. La corrélation entre la température et la croissance est donc tantôt positive en début de végétation, tantôt négative en période estivale (figure 3). C'est en vérité parce qu'il faut considérer simultanément les effets de la chaleur, positive jusqu'à un certain point car elle stimule les processus physiologiques, et de la quantité d'eau disponible pour les arbres, qui dépend de la réserve hydrique du sol, des précipitations et de l'évapotranspiration. Une période chaude aura donc un impact différent sur la croissance de l'arbre selon qu'elle survienne au printemps quand les sols sont bien fournis en eau, ou en été, quand les réserves sont vides et que la température fait transpirer davantage les arbres.

Par ailleurs, excepté dans les cas extrêmes, comme une très forte chaleur ou une inondation de longue durée, les facteurs de vitalité tels que la richesse chimique du sol, l'âge et le statut social de l'arbre ou encore son potentiel génétique, peuvent moduler jusqu'à un certain point l'effet d'accidents climatiques. De surcroît, les différentes essences forestières ne réagissent pas de la même manière.

La caractérisation des conditions stationnelles (régimes hydrique et trophique, microclimat) est donc primordiale lors d'études dendrochronologiques, au même titre que l'historique des événements qui ont pu influencer la croissance de manière ponctuelle (défoliations par les insectes, par exemple) ou plus durable (éclaircies, retombées atmosphériques...). Idéalement, il faudrait aussi connaître le potentiel génétique des arbres et des peuplements.

Figure 3 – Corrélations entre les températures moyennes mensuelles et l'accroissement en période de végétation.



LA DENDROÉCOLOGIE, ÉTAPE PAR ÉTAPE

Sélection des sites d'étude

La sélection des sites, des peuplements et des arbres à échantillonner dépend des objectifs de l'étude. Il est cependant nécessaire de se baser sur un nombre minimum d'arbres (une douzaine généralement) et d'échantillons (deux voire trois par arbre) de manière à éviter toute influence particulière d'ordre génétique, microstationnel ou accidentel.

Récolte des échantillons

La mesure des largeurs de cerne est réalisée sur des échantillons de bois pouvant prendre la forme de carottes ou de rondelles.

Les carottes sont prélevées par forage dans le tronc à l'aide d'une tarière de Pressler (manuelle ou motorisée). Le prélèvement s'effectue généralement à cœur (c'est-à-dire jusqu'à atteindre la moelle) à une hauteur de 1,3 mètre pour que les accroissements mesurés puissent être directement reliés avec les mesures dendrométriques habituelles. Un arbre peut être carotté plusieurs fois dans différentes directions.

Les rondelles sont quant à elles tronçonnées sur des arbres abattus. L'utilisation de rondelles facilite la lecture des cernes et rend les mesures plus sûres et plus précises, mais c'est une technique destructive et plus lourde que le prélèvement de carotte. La plaie résultant de l'extraction d'une carotte n'est toutefois pas sans conséquence pour la qualité du bois, surtout pour les arbres dont le bois est peu durable comme le hêtre ou l'érable (risque d'apparition de cœur rouge et de pourrissement).





Prélèvement d'une rondelle sur un hêtre abattu et débardé à bord de route.



Extraction et préparation d'un barreau issu d'une rondelle de hêtre.



© N. Latte

Préparation des échantillons et mesure des cernes

Avant leur mesure, les échantillons sont préparés de manière à améliorer la visibilité des cernes. Les carottes sont planées afin d'augmenter la surface de lecture et éventuellement poncées. Les rondelles sont d'abord rabotées, afin d'aplanir la surface sciée, ensuite séchées et poncées.

Divers types d'appareils et de logiciels permettent la mesure des cernes avec une précision de l'ordre du centième de millimètre : scanneur et analyseur d'image, banc manuel associé à un enregistreur, système vidéo-informatisé, etc.

Pour certaines études, on peut être amené à mesurer au sein de chaque cerne les

épaisseurs de bois de printemps et d'été, dont la formation ne suit pas les mêmes processus. Par exemple, en ce qui concerne le chêne, le bois de printemps est élaboré majoritairement à partir des réserves de l'arbre, dépendant des conditions climatiques de l'année précédente, alors que le bois d'été est en relation plus directe avec la saison en cours.

Prétraitement :

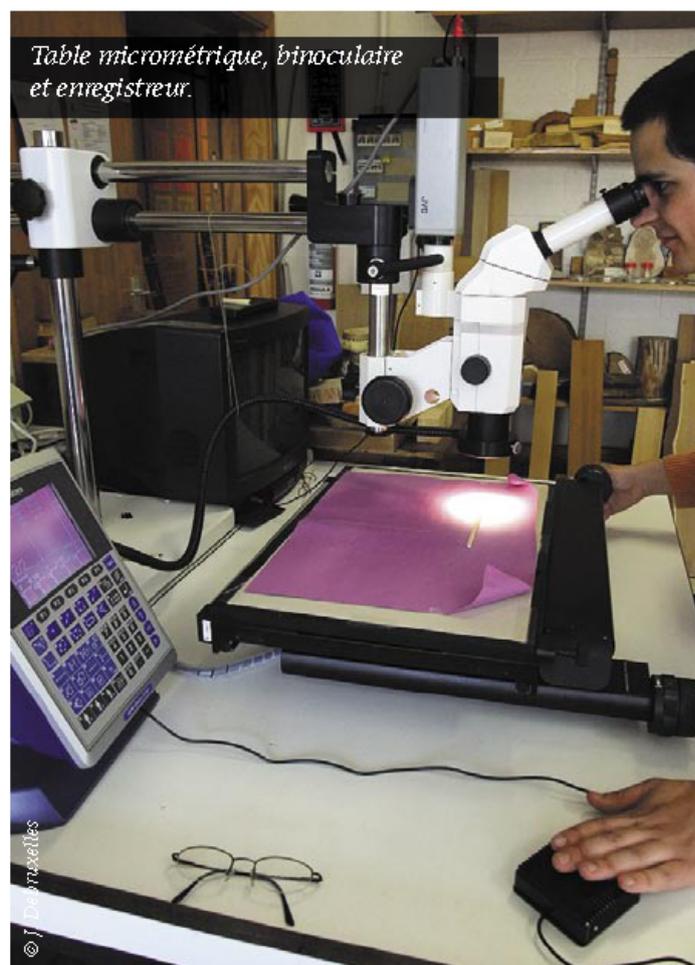
interdatation, standardisation
et séries chronologiques maîtresses

Une fois les mesures effectuées, il est nécessaire d'attribuer avec certitude à chaque cerne son année d'élaboration. Cette opération, appelée interdatation, n'est pas aisée car outre les erreurs de mesures, il peut y avoir des cernes manquants ou des faux cernes pouvant générer un décalage d'une ou plusieurs années. Un cerne manquant résulte d'une croissance presque nulle et est donc difficilement perceptible. Un faux cerne résulte d'une variation de croissance intra-annuelle pouvant être causée, par exemple, par une courte sécheresse au cours de la saison de végétation.

L'interdatation est rendue possible grâce aux années dites « caractéristiques » pour lesquelles on peut observer des conditions de croissance remarquables. Lors de ces années, certains facteurs, généralement climatiques, limitent ou stimulent fortement la croissance ; on peut donc les repérer assez facilement sur chaque série chronologique et corriger le décalage le cas échéant. On retiendra, par exemple, l'année 1976, marquée par une sécheresse longue et intense, ayant généré une chute très importante de l'accroissement sur la majorité des arbres d'Europe occidentale (figure 5).

Les séries dendrochronologiques résultantes de l'interdatation sont issues de données brutes : les largeurs de cernes et leur année correspondante. L'accroissement annuel de chaque échantillon de bois intègre donc l'ensemble des facteurs intrinsèques, sylvicoles et stationnels décrits précédemment. Cependant, les influences de ces facteurs peuvent avoir lieu à des échelles de temps ou des fréquences différentes (figure 4) :

- la haute fréquence intègre les variations annuelles de croissance résultant essentiellement des conditions climatiques de l'année ou de l'année précédente ;



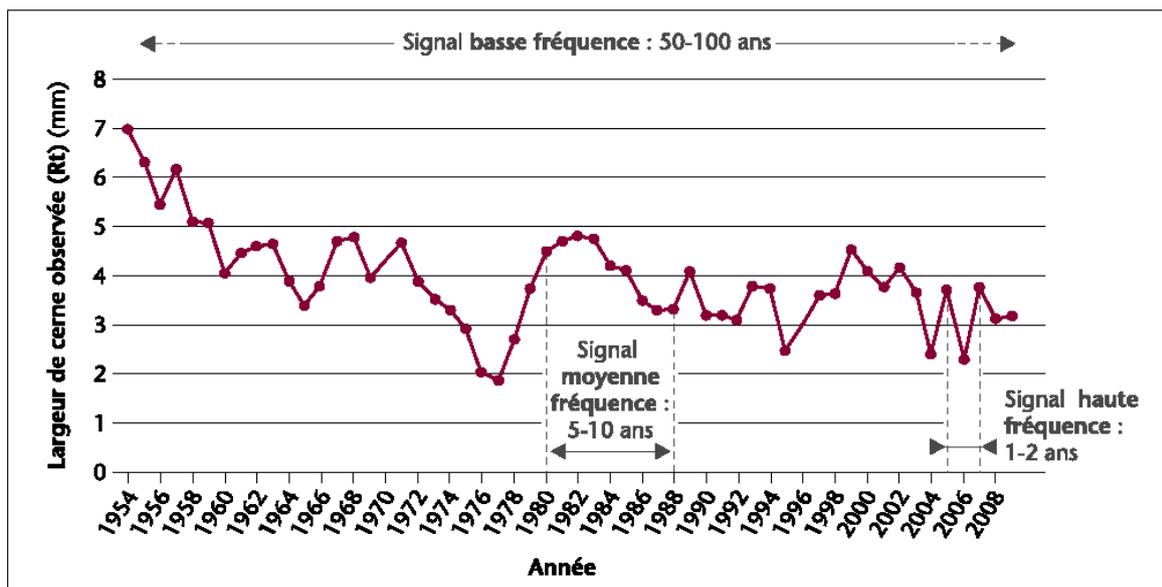
- la moyenne fréquence intègre des variations de croissance s'étalant sur plusieurs années. Ces fluctuations pluriannuelles dépendent par exemple du climat (reprise difficile après une sécheresse intense), de la sylviculture (lors d'une forte éclaircie, par exemple) ou de phénomènes de dépérissement ;
- la basse fréquence intègre les variations à long terme comme la diminution de la croissance des arbres due à leur âge, l'évolution générale de la sylviculture, la pollution atmosphérique, etc.

En fonction des objectifs de l'étude, on cherche à mettre en évidence certaines fréquences, qui sont alors considérées comme le signal à étudier, tandis que les autres fréquences constituent un « bruit de fond » à éliminer. Cette procédure est appelée standardisation des séries chronologiques. Par exemple, l'étude de l'effet des conditions climatiques interannuelles (haute fréquence) nécessite d'élimi-

ner l'effet de l'âge et de la sylviculture (moyenne fréquence). La standardisation consiste à ajuster les données brutes (les largeurs de cerne) par une fonction mathématique qui fournit des valeurs prédites. Le rapport entre les valeurs brutes et les valeurs prédites fournit un indice de cerne standardisé dans lequel seul le signal haute fréquence est conservé et où les signaux basses et moyennes fréquences, entraînant des variations plus ou moins fortes et durables sur les accroissements, sont minimisés.

Chaque arbre échantillonné est donc caractérisé par une série chronologique, qu'elle soit standardisée ou non. En faisant la moyenne de toutes ces chronologies pour un même site, on obtient la « chronologie maîtresse » (figure 5). C'est cette dernière, représentant au mieux le peuplement, qui sera mise en relation avec les facteurs à étudier. La procédure d'interdatation et de standardisation, et

Figure 4 – Différentes fréquences de variation de la largeur de cerne au sein d'une série chronologique.



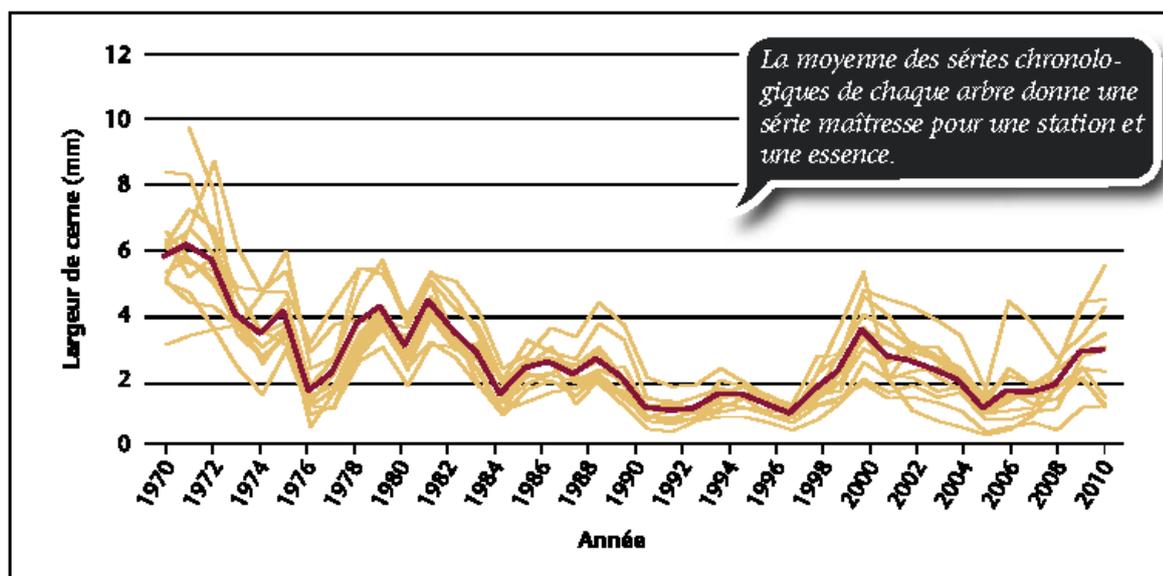


Figure 5 – Séries chronologiques individuelles non standardisées (en orange) et série maîtresse non standardisée (en rouge) pour le peuplement de mélèze du Japon de la Sèche Côte (Bouillon).

la création de la série « maîtresse » permettent donc d’atténuer voire d’éliminer l’effet des arbres au comportement particulier et toutes erreurs ou aberrations pouvant être générées aux différentes étapes du processus.

Analyse dendroécologique proprement dite

La littérature scientifique recèle une très grande diversité d’analyses selon les objectifs poursuivis. Généralement, dans une première approche, les largeurs ou les indices de cerne sont mis en relation avec les variables écologiques au sein d’une matrice de corrélation pour mettre en évidence les variables qui influencent le plus l’accroissement (corrélation positive ou négative élevée). Les comparaisons interannuelles permettent aussi de mettre en évidence les années caractéristiques : c’est-à-dire celles qui induisent une forte variation de l’indice de cerne. Ces années sont particulièrement

intéressantes à considérer car elles sont souvent chargées d’informations sur la relation entre le climat et la croissance. Enfin, on peut aussi modéliser l’effet combiné des différents facteurs étudiés sur l’accroissement.

La suite de l’article présente quelques exemples d’analyses basiques dans le but d’illustrer les potentialités de l’analyse dendroécologique par rapport aux questions très actuelles de la sylviculture sous l’influence des changements climatiques.

QUELQUES EXEMPLES DE RÉSULTATS

Dans le contexte de l’Accord-cadre de recherche et vulgarisation forestières, une analyse prospective a été menée quant aux potentialités de la technique de dendrochronologie afin d’affiner les connaissances de l’autécologie des essences et de réviser le Fichier écologique des essences⁹

et le Guide de boisement¹⁰ dans le cadre des changements climatiques.

L'objectif de l'étude était de comparer la sensibilité de trois essences résineuses majeures de Wallonie, l'épicéa, le douglas et le mélèze du Japon, vis-à-vis des variations climatiques selon deux niveaux d'exposition à la sécheresse contrastés.

Il est à signaler que les résultats qui sont présentés dans les lignes qui suivent n'ont qu'une valeur illustrative à l'échelle du site étudié. Ils recourent cependant les connaissances autécologiques actuelles, qu'ils mettent d'ailleurs clairement en évidence pour les conditions ardennaises.

Matériel d'étude

La « Sèche Côte », qui porte bien son nom, et son plateau avoisinant (cantonement de Bouillon) ont été sélectionnés pour la diversité des essences résineuses et des niveaux hydriques des stations, allant du plateau jusqu'au fond de vallée en passant par un versant chaud et xérique. Six sites ont été retenus dans le but de comparer la réaction de peuplements composés d'épicéa, de douglas et de mélèze du Japon situés sur deux stations à régime hydrique contrasté : le plateau et le versant. Le tableau 1 présente synthétiquement les caractéristiques des sites, des peuplements et des stations considérés.

Au sein de chaque site, douze arbres dominants et exempts de tout défaut apparent, ont été sélectionnés. Les arbres dominants ont l'avantage d'être peu influencés par la compétition et par les interventions sylvicoles. De plus, du fait de leur position confortable, ils sont le plus souvent en bonne santé et leurs cimes sont directement exposées aux aléas climatiques (so-

leil, vent, etc.), ce qui fait que leur réaction est généralement plus marquée que les arbres dominés. Sur chacun des arbres sélectionnés, deux carottes ont été prélevées à l'aide d'une tarière de Pressler à 1,3 mètre de hauteur. La largeur des cernes a été mesurée à l'aide d'une table micrométrique couplée à un binoculaire. Quelques statistiques concernant les accroissements sont fournies au tableau 2.

Analyse des données

Les données statistiques sur les largeurs de cerne (tableau 2) apportent déjà quelques informations globales intéressantes :

- l'accroissement des essences individuelles est plus faible sur le versant sec que sur le plateau qui constitue la situation de référence. Cependant, le douglas est proportionnellement moins affecté que les autres essences. Cela se marque d'ailleurs aussi en termes d'indices de fertilité (tableau 1) ;
- l'accroissement du douglas est toujours supérieur à celui des deux autres essences ;
- le douglas est le moins sensible aux variations climatiques.

Après standardisation des séries chronologiques, les indices de cernes ont été mis en relation avec une série de facteurs climatiques, souvent repris dans la littérature scientifique, sous forme de tableau de corrélation (tableau 3). Une analyse de ces corrélations confirme bien les connaissances actuelles sur l'autécologie des trois essences. En conditions normales de plateau :

- la croissance du mélèze du Japon, espèce montagnarde, est surtout affectée par les fortes chaleurs estivales (figure 6) ;
- celle de l'épicéa, en plus d'être aussi déprimée lors des canicules, est liée à

Région	Ardenne					
Précipitation annuelle moyenne	1 100 mm					
Température annuelle moyenne	8,8 °C					
Position topographique	Plateau			Versant		
Altitude	± 380 m			± 320 m		
Pente	moins de 5°			27° à 30°		
Orientation	/			Sud-Ouest		
Type de sol	Gbb (*)2			Gbbfi6		
Niveau hydrique (selon le Guide de boisement)	2			5-6		
Niveau trophique (selon le Guide de boisement)	1-2					
Essence	Épicéa	Douglas	Mélèze	Épicéa	Douglas	Mélèze
Âge (année)	68	49	57	51	51	50
Hauteur dominante (mètre)	31,1	32,5	28,5	20,18	29,7	22,0
Indice de fertilité (mètre)	27,2	32,6	26,8	20,0	29,2	22,0

Tableau 1 – Caractéristiques des stations et des peuplements sélectionnés.

Tableau 2 – Caractéristiques des largeurs de cernes et sensibilités moyennes.

	Plateau			Versant		
	Épicéa	Douglas	Mélèze	Épicéa	Douglas	Mélèze
Largeur de cerne moyenne (mm)	3,58	5,65	3,53	2,86	4,64	2,58
Écart-type (mm)	1,15	1,27	0,95	0,80	0,84	0,77
Sensibilité moyenne*	0,29	0,16	0,29	0,30	0,19	0,32

* La sensibilité moyenne permet d'évaluer l'intensité de réponse des arbres aux facteurs du milieu étudiés. Plus la valeur est proche de zéro plus la réponse est faible.

la pluviosité durant la saison de végétation ;

- celle du douglas semble assez peu liée aux conditions du moment, mais réagit positivement à la disponibilité en eau au cours de l'année (déficit hydrique cumulé, bilan hydrique de la fin de saison précédente, nombre de mois secs).

Le tableau 3 montre aussi très clairement que sur la station sèche de versant, des réactions parfois positives, parfois négatives apparaissent ou sont exacerbées, quelle que soit l'essence considérée. Cependant,

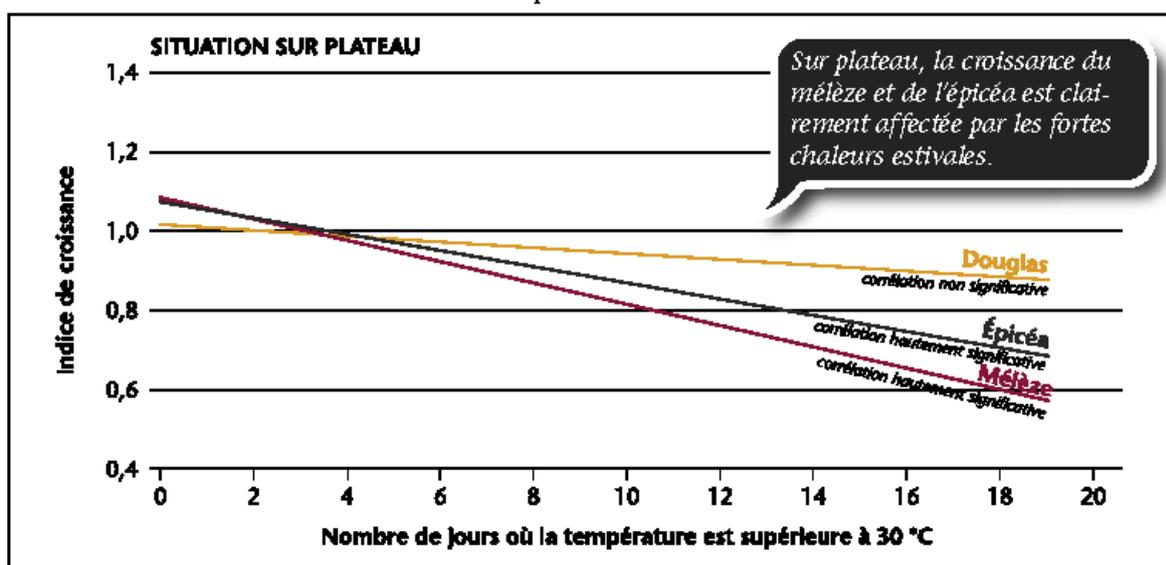
la corrélation entre l'accroissement et les paramètres climatiques n'indiquent pas avec quelle ampleur l'accroissement peut être affecté. En effet, le tableau 2 indique que la sensibilité du douglas aux paramètres climatiques est moindre, en dépit d'une plus forte corrélation.

Pour creuser dans ce sens, l'analyse de l'année caractéristique 1976, la plus sèche du siècle, permet de caractériser la perte d'accroissement des différentes essences (figure 7). Le douglas est le moins affecté, qu'il se situe en plateau ou en versant,

	Plateau			Versant		
	Épicéa	Douglas	Mélèze	Épicéa	Douglas	Mélèze
Facteurs climatiques en relation avec la disponibilité en eau						
Bilan hydrique cumulé de mai à juillet	<i>0,317</i>	0,262	0,165	0,444	0,448	0,184
Précipitations d'avril à juin	<i>0,405</i>	0,089	0,15	0,436	0,42	0,461
Précipitations de mai à juillet	0,298	0,287	0,151	0,421	<i>0,394</i>	0,196
Déficit hydrique cumulé annuel	0,198	<i>0,315</i>	0,229	<i>0,315</i>	<i>0,404</i>	0,279
Bilan hydrique cumulé d'août à octobre de l'année précédente	0,244	<i>0,360</i>	0,25	-0,204	<i>0,393</i>	0,167
Facteur climatiques liés directement à la température						
Nombre de jours de canicule (Température supérieure à 30 °C)	-0,454	-0,241	-0,476	-0,482	-0,48	-0,392
Température moyenne des mois de juillet et août	-0,19	-0,119	-0,302	-0,392	-0,443	-0,366
Température moyenne d'avril à octobre	-0,101	-0,067	-0,183	-0,199	-0,483	-0,232
Facteurs climatiques exprimant un niveau de xéricité						
Évapotranspiration cumulée de mai à juillet	-0,239	-0,061	-0,136	-0,324	-0,434	-0,061
Indices de De Martonne cumulés de mai à juillet	0,295	0,256	0,135	0,418	0,436	0,19
Nombre de mois secs selon Gaussen	-0,267	-0,329	-0,245	-0,265	-0,328	-0,317

Tableau 3 - Coefficients de corrélation de Pearson et niveaux de significativité entre les indices de croissance standardisés et les facteurs climatiques (en italique : corrélation significative ; en gras : corrélation hautement significative).

Figure 6 – Relation entre le nombre de jours à forte chaleur (température supérieure à 30 °C) et les indices de croissance des trois essences en situation de plateau.



alors que les autres essences ont produit un accroissement deux à trois fois plus faible que la normale.

Enfin, si l'on peut coupler la dendrochronologie à une caractérisation fine des stations, il est possible d'analyser plus précisément la relation entre la station et la croissance. À ce titre, pour la pessière de versant, l'analyse a montré que la teneur en eau du sol en juin et juillet, évaluée par modèle⁷, explique à elle seule 34 % de la variabilité de la largeur de cerne (figures 8 et 9).

Pour l'exercice, même si les résultats n'ont qu'une valeur locale, on peut comparer ces tendances aux indications du Guide de boisement¹⁰. En excluant l'épicéa et le mélèze du Japon en situation de versant en basse Ardenne, le Guide de boisement est en accord avec l'impact très marqué des sécheresses sur ce type de milieu. Par contre, pour le douglas qui n'est pas fonda-

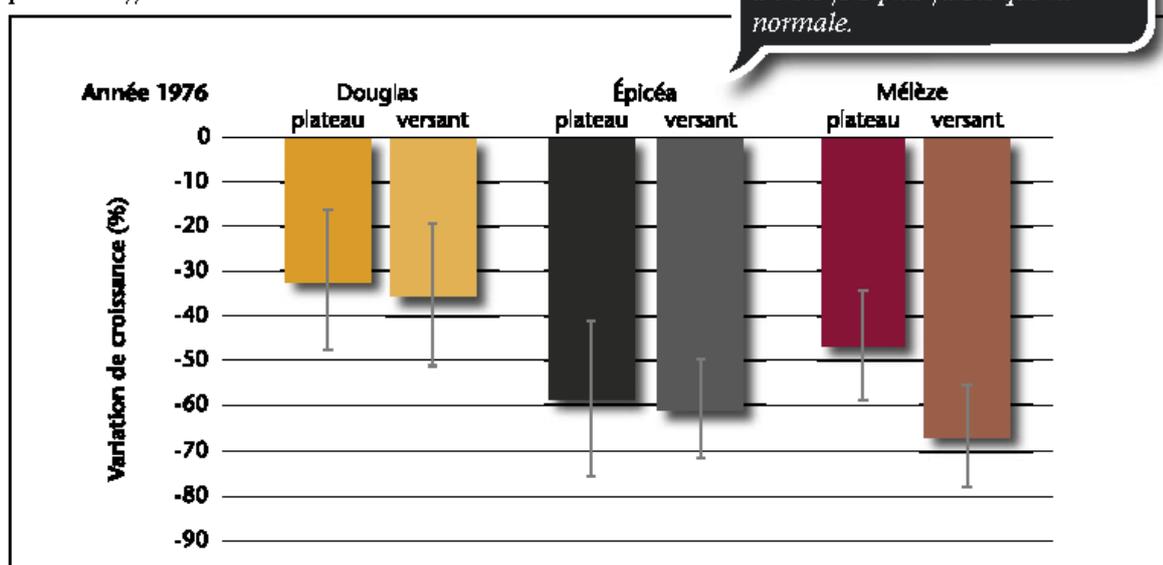
mentalement affecté à la fois en termes de sensibilité et d'impact, l'exclusion est un diagnostic trop sévère. D'autres méthodes ont déjà démontré par le passé sa bonne adaptation aux situations « séchardes »¹. On voit aussi qu'à ces faibles altitudes, comme le signale le Fichier écologique des essences⁹, l'épicéa n'est pas dans son optimum, même sur le plateau.

On peut finalement conclure que les tendances dégagées localement par cette étude prospective mettent en évidence les potentialités du douglas dans le cadre d'un changement climatique, qui se traduirait par des épisodes chauds et secs en période de végétation, là où l'épicéa et le mélèze montrent clairement leurs limites.

CONCLUSION

La dendrochronologie est un outil bien adapté à l'autécologie des essences, et en

Figure 7 – Variation de croissance entre 1971-75 et 1976 pour les différentes essences selon les sites.



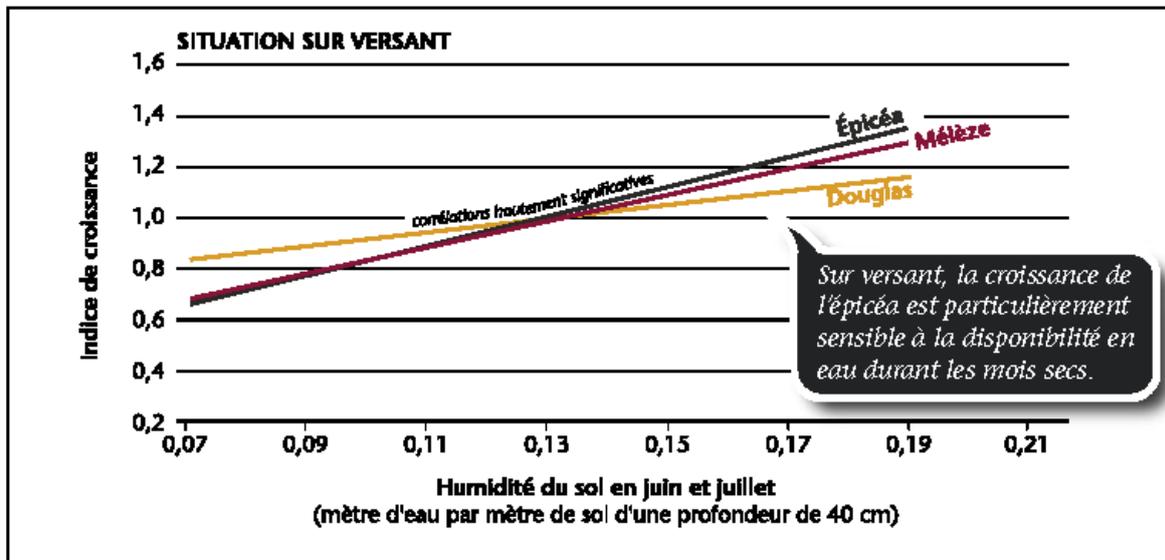
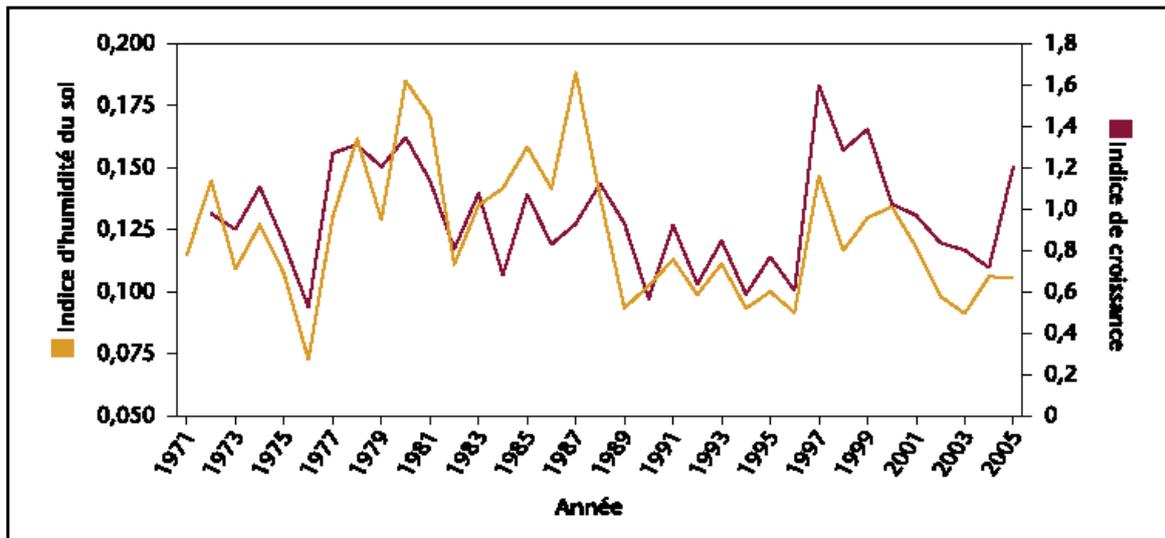


Figure 8 – Relation entre les indices de croissance et l'humidité du sol en juin-juillet pour les stations de versant.

Figure 9 – Superposition de l'indice de croissance standardisé et de l'indice d'humidité du sol en juin-juillet pour l'épicéa de versant, de 1971 à 2005.



particulier face à la problématique des changements climatiques. En effet, il permet de mieux comprendre la réponse des arbres aux aléas climatiques par le biais de l'accroissement annuel, représenté par la largeur de cerne. En supposant que le sens de cette réponse se maintienne dans le futur, on pourrait alors prévoir la réaction des arbres et des peuplements selon diffé-

rents scénarios d'évolution climatique et dans des contextes stationnels variés.

L'analyse a aussi permis d'attirer l'attention sur la multitude de paramètres qui influencent la largeur de cerne et dont il faut parfois filtrer les effets en fonction des objectifs de l'étude dendroécologique. Une partie de ces influences, telles que

les attaques biotiques, accidents ponctuels, patrimoine génétique, etc., restera d'ailleurs souvent inconnue. ■

BIBLIOGRAPHIE

- ¹ CLAESSENS H., RONDEUX J., THIBAUT A. [1996]. *Le douglas en Belgique*. FUSAGx, IRSIA, Ministère des Classes Moyennes et de l'Agriculture, 141 p.
- ² DEBRUXELLES J. [2010]. *Étude de l'impact des conditions climatiques annuelles sur la croissance radiale de l'épicéa, du douglas et du mélèze au sein de stations à régime hydrique contrasté : une approche dendrochronologique*. Travail de fin d'étude, Gx-ABT, ULg, 91 p.
- ³ LEBOURGEOIS F. [2010]. *Principes et méthodes de la dendrochronologie*. FIF-ENGREF (www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/ecologie-forestiere/pages-perso/f-lebourgeois/documents/docrecherche/Manuel_Dendro2010.pdf, 28/10/2011).
- ⁴ LEBOURGEOIS F. [2007]. Sensibilité des écosystèmes forestiers au climat : ce que nous ont appris les peuplements du RENECOFOR. *Rendez-Vous-Techniques* 15 : 64-68.
- ⁵ LEBOURGEOIS F., PIEDALLU C. [2005]. Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. *Revue Forestière Française* 57(4) : 331-356.
- ⁶ PIEDALLU C., PEREZ V., GÉGOUT J.C., LEBOURGEOIS F., BERTRAND R. [2009]. Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue Forestière Française* 61(6) : 567-594.
- ⁷ SOHIER C., DEBRUXELLES J., BRUSTEN T., BAUWENS A., CLAESSENS C., DEGRÉ A. [2010]. *Hydrologic modelling and dendrochronology as tool of site-species adequation assessment in a changing climate context*. Poster, ForeStClim Mid-term Conference, 09/2010, Nancy, France.

- ⁸ SPEER J.H. [2010]. *Fundamentals of Tree-Ring Research*. University of Arizona Press, 333 p.
- ⁹ WEISSEN F. [1991]. *Fichier écologique des essences, Tome 2*. MRW, 190 p.
- ¹⁰ WEISSEN F., BRONCHART L., PIRET A. [1994]. *Le guide de boisement des stations forestières de Wallonie*. MRW, 175 p.
- ¹¹ BURNEL L., PELISSIER C. [2009]. Méthode de préparation d'échantillons de bois feuillus pour utilisation en dendrochronologie. *Cahier des techniques de l'INRA, Bulletin de Liaison Interne* 66 : 5-12.

Cet article est issu d'une recherche réalisée dans le contexte de l'Accord-cadre de recherche et vulgarisation forestières 2009-2014 (SPW-DGO3, Gx-ABT-ULg, UCL). L'étude a bénéficié de l'expertise du laboratoire de dendrochronologie de l'ULg (Prof. Hoffsummer, www2.ulg.ac.be/dendro).

NICOLAS LATTE

Nicolas.Latte@ulg.ac.be

JÉRÔME DEBRUXELLES

j.debruxelles@ulg.ac.be

HUGUES CLAESSENS

hugues.claessens@ulg.ac.be

Unité de gestion des ressources forestières et des milieux naturels,
Gembloux Agro-Bio Tech, ULg
Passage des Déportés, 2
B-5030 Gembloux

CATHERINE SOHIER

AURORE DEGRÉ

Unité d'hydrologie et hydraulique agricole,
Gembloux Agro-Bio Tech, ULg
Passage des Déportés, 2
B-5030 Gembloux

7.2 Annexe 2 : Matériel supplémentaire (Latte *et al.*, 2015c)

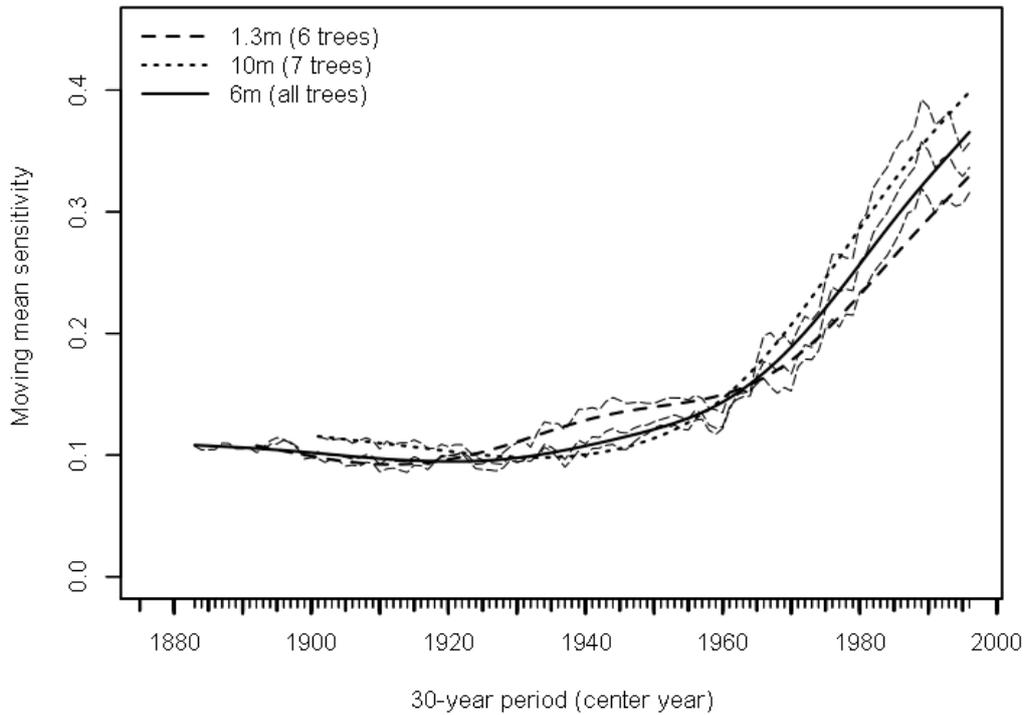


Fig. A Moving mean sensitivities of the basal area increment index chronologies of the TER site corresponding to three sampling height classes (1.3 m, 10 m, and 6 m) performed in a 30-year moving window for the period 1860–2011. The trends correspond to the cubic smoothing splines with a frequency response of 50% at a wavelength of 48 years.

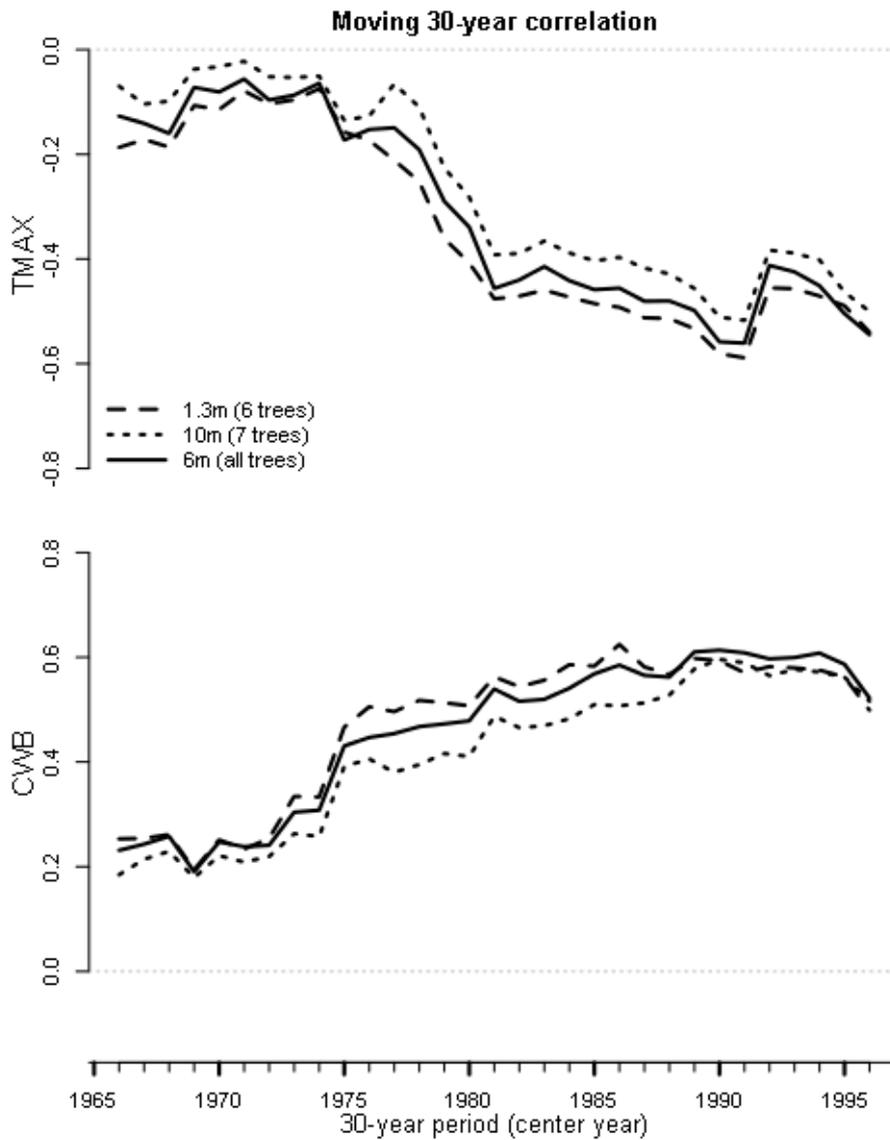


Fig. B Moving bootstrapped correlation coefficients between the basal area increment index chronologies of the TER site corresponding to three sampling height classes (1.3 m, 10 m, and 6 m) and the two best climatic variables performed in a 30-year moving window for the period 1952–2011. TMAX is the mean of the daily maximum temperature from July to October of the previous year. CWB is the sum of the daily climatic water balance from May to November of the previous year.

Comment on Figs A and B :

The moving mean sensitivities (supplementary material: Fig. A) and moving bootstrapped correlation coefficients (supplementary material: Fig. B) at the three sampling heights of the TER site (six trees at 1.3 m, seven trees at 10 m, and all trees at a mean of 6 m; dominant height = 37.2 m) showed comparable values and similar increasing trends. The bootstrapped correlation coefficients were consistently slightly higher at 1.3 m, in agreement with Bouriaud et al. (2005). Growth appeared to be more limited at breast height than higher up the stem, particularly during dry years. Thus, the temporal trends of the sites for which the sampling height was >1.3 m might be considered as even more pronounced.

Bouriaud, O., Bréda, N., Dupouey, J.L., Granier, A., 2005. Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 2920-2933.

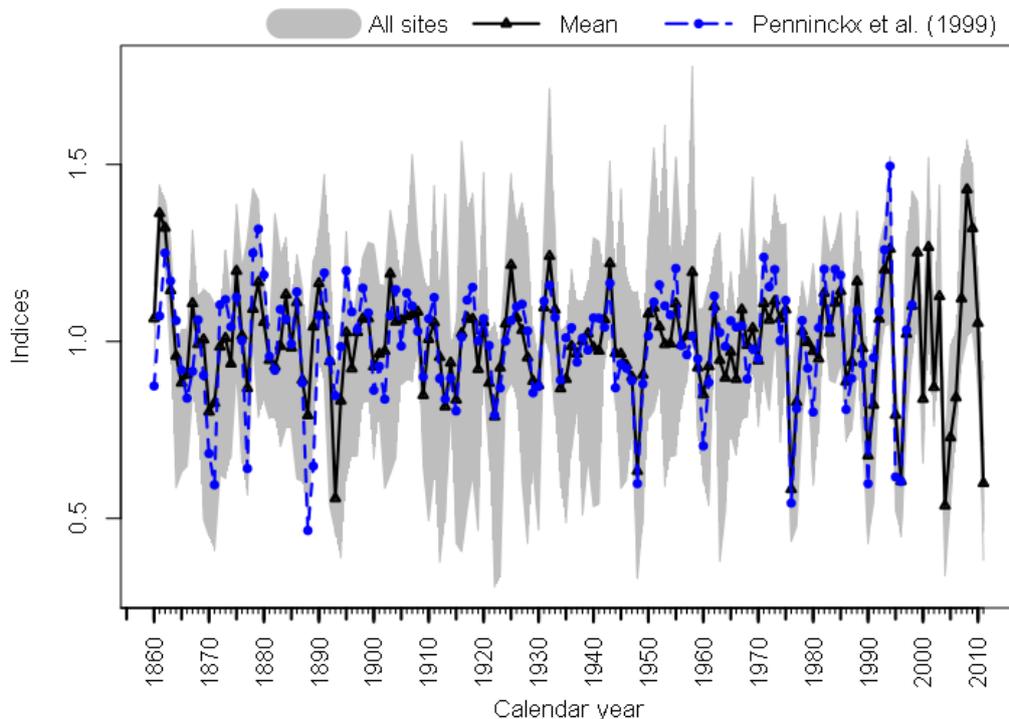


Fig. C Illustration of the cross-dating validation by using the mean reference chronology for Belgium (Penninckx et al., 1999).

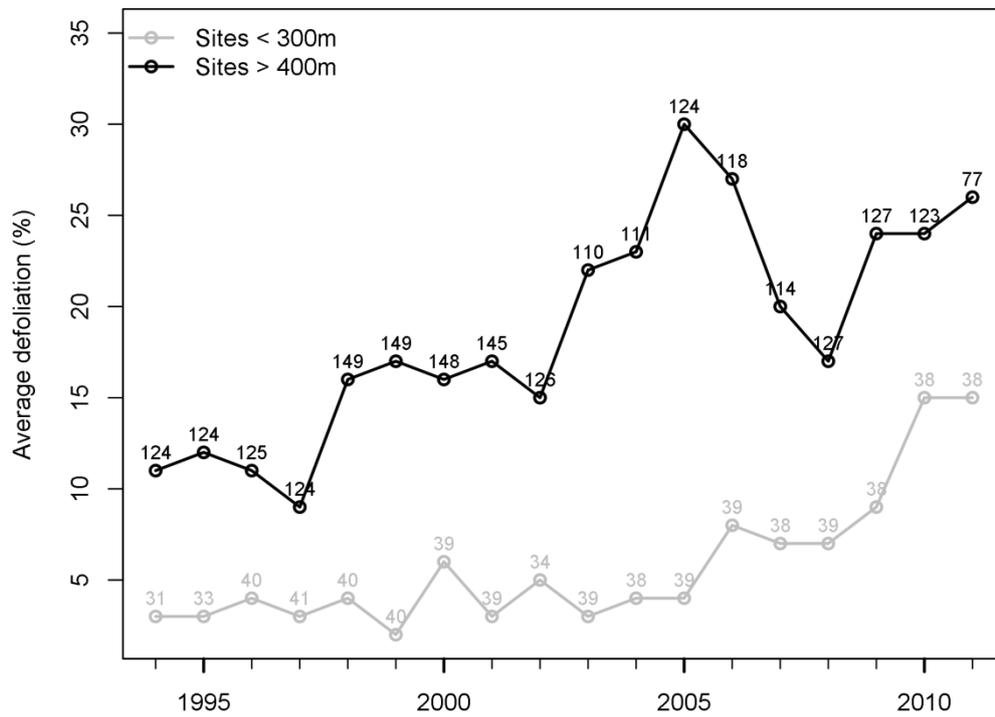


Fig. D Trends of defoliation from 1994 to 2011 for beech located at lower altitudes (<300 m) and higher altitudes (>400 m). The numbers close to the points correspond to the sample depth (number of trees).

7.3 Annexe 3 : Matériel supplémentaire (Latte *et al.*, 2016a)

Table A. Dendrometric characteristics of the eight beech trees. Mean increments refer to the period 1918–2012.

Tree Number	DBH (cm)	Ring-area increment (cm ² yr ⁻¹)	Top height (m)	Height increment (cm yr ⁻¹)	Tree volume (m ³)	Tree volume increment (dm ³ yr ⁻¹)
1	39.8	11.8	27.1	27.8	1.88	20.2
2	44.9	14.9	24.3	24.2	2.08	22.4
3	41.1	12.7	27.8	29.2	1.90	20.6
4	40.7	12.5	24.8	25.3	1.82	19.6
5	39.5	11.5	24.7	25.2	1.54	16.6
6	34.7	8.9	25.1	25.1	1.51	16.2
7	32.5	8.0	22.8	23.3	1.22	13.1
8	50.3	18.6	25.3	25.8	3.15	33.9

Table B. P-values of the paired t tests of the mean sensitivities (MS) and Gini coefficients (GC) of the RAI detrended series at the 10 samplings heights (A_I–J_I). P values: *** ≤ 0.001, ** ≤ 0.01, * ≤ 0.05 and - ≤ 0.1.

MS	AI	BI	CI	DI	EI	FI	GI	HI	II
BI	0.357								
CI	0.555	0.926							
DI	0.219	0.482	0.644						
EI	0.036 (*)	0.077 (-)	0.05 (*)	0.28					
FI	0.155	0.142	0.117	0.577	0.234				
GI	0.247	0.454	0.453	0.753	0.264	0.819			
HI	0.651	0.949	0.994	0.617	0.066 (-)	0.062 (-)	0.152		
II	0.137	0.027 (*)	0.018 (*)	0.021 (*)	0.001 (***)	0.001 (**)	0.001 (***)	0.001 (***)	
J _I	0.097 (-)	0.016 (*)	0.015 (*)	0.011 (*)	0.005 (**)	0.002 (**)	0.004 (**)	0.002 (**)	0.521
GC	AI	BI	CI	DI	EI	FI	GI	HI	II
BI	0.367								
CI	0.988	0.449							
DI	0.746	0.519	0.796						
EI	0.354	0.556	0.224	0.31					
FI	0.326	0.583	0.33	0.257	0.786				
GI	0.254	0.534	0.334	0.263	0.976	0.779			
HI	0.933	0.386	0.906	0.631	0.076 (-)	0.038 (*)	0.031 (*)		
II	0.071 (-)	0.022 (*)	0.071 (-)	0.018 (*)	0.002 (**)	0.002 (**)	0 (***)	0.006 (**)	
J _I	0.044 (*)	0.023 (*)	0.062 (-)	0.023 (*)	0.016 (*)	0.015 (*)	0.002 (**)	0.049 (*)	0.792

Table C. Unusual/extreme weather conditions during previous summer and current spring of the pointer years (period 1982–2012) based on IRM (2000). Forward slashes indicate ordinary climatic conditions. Percentages correspond to the mean discrepancy between the RAI detrended series at breast height (A_I) and crown top (J_I) ($Dy_{A_I:J_I}$).

Year	Pointer year		Discrepancy (%)	Previous summer (June-October)	Current spring (April-June)	
	Type	AI				JI
2011	Negative	-	-	+24	/	Very hot and dry
2005		-	-	+24	Very hot	/
2004		0	-	+34	Intense heat wave	/
1996		-	-	+19	Heat wave	Summer-spring intense drought
1995		0	-	+52	Intense heat wave and drought	
1991		-	0	-30	/ but winter storms	Hot and dry, and then frost
2000		-0	0	-10	Very hot	/
2001		Positive	+	+	≈ 0 (-1)	/
1994	+		+	≈ 0 (6)	/	/

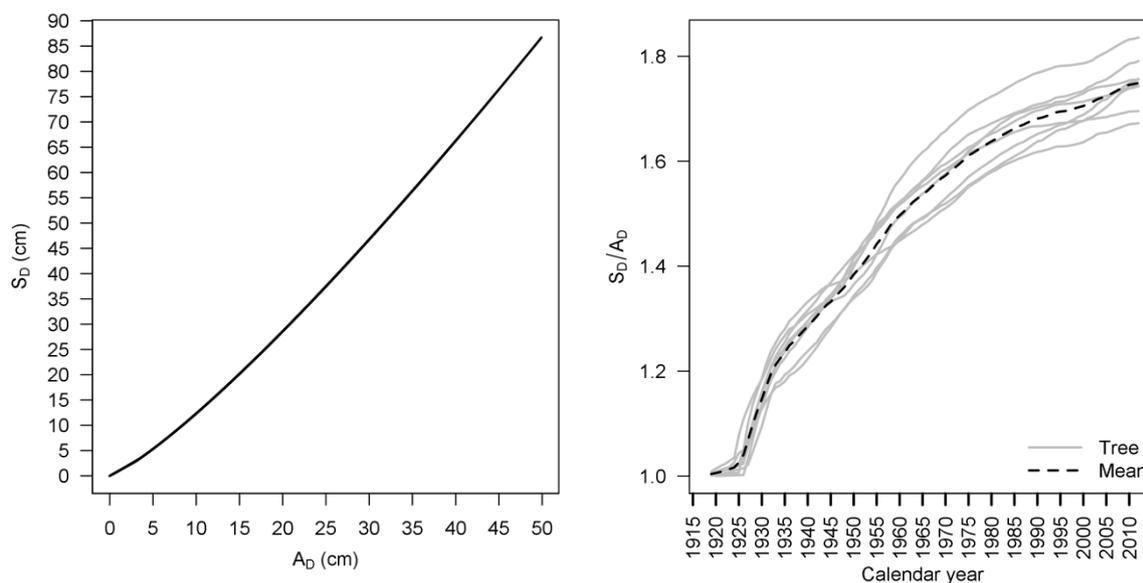


Fig. A. Left, illustration of Eq. 1 ($S_D = f(A_D)$; Dagnelie et al. 2013). Right, ratio S_D/A_D over time. S_D : diameter at stump height (cm). A_D : diameter at breast height (cm).

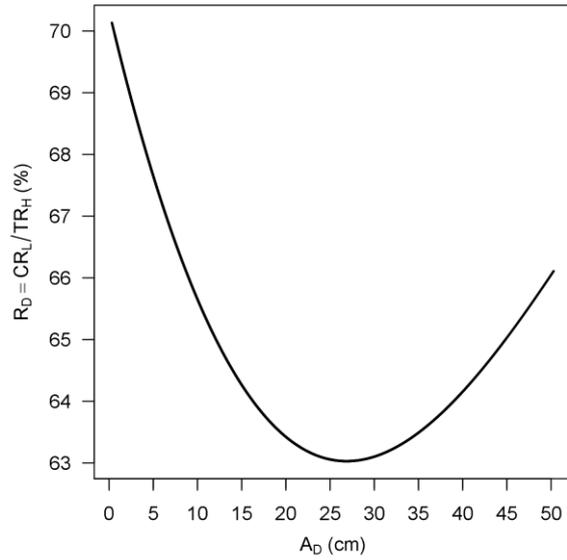


Fig. B. Illustration of the ratio of crown length to tree height (R_D , Eq. 2). CR_L : crown length (m). TR_H : tree top height (m). A_D : diameter at breast height (cm).

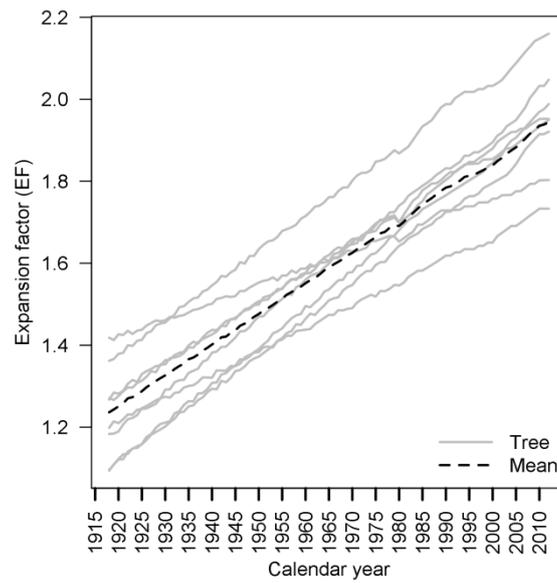


Fig. C. Expansion factor (EF, in Eq. 3) from 1918 to 2012.

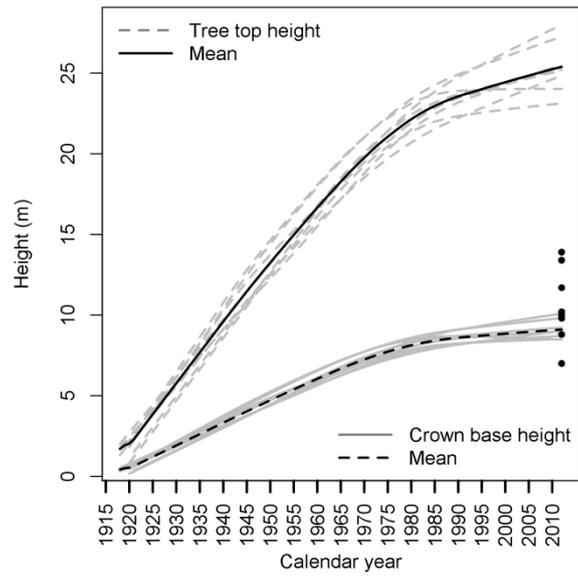


Fig. D. Computed top and crown base heights of the eight beech trees from 1918 to 2012. Black dots indicate the crown base heights measured in 2012.

7.4 Annexe 4 : Matériel supplémentaire (Latte *et al.*, 2016b)

Table S1 Main characteristics of the selected beech forests and trees. Mean (minimum–maximum) age and diameter in 2008. In each forest, trees were selected by stands (Latte *et al.* 2015a, b, c) or individually (indicated as ‘x’) (Kint *et al.* 2012; Aertsen *et al.* 2014). * indicates texture with stone content ($\geq 15\%$).

Ecoregion	Forest name or location (points in Figure 1)	Number of trees (of stands)	Mean age (year) (min.-max.)	Mean diameter (cm) (min.-max.)	Elevation (m)	Soil texture
Lowlands	Ravenhof	1 (x)	87	54	15	Sand
Lowlands	Buggenhoutbos	2 (x)	141 (141–141)	78 (65–90)	24	Sandy-loam
Lowlands	Bulskampveld	3 (x)	103 (100–108)	71 (62–86)	27	Sand
Lowlands	Wijnendaele	1 (x)	105	81	34	Loamy-sand
Lowlands	Ravels	5 (x)	88 (87–92)	43 (35–52)	38	Loamy-sand and sand
Lowlands	Bertembos	2 (x)	144 (118–171)	66 (54–79)	61	Loam
Lowlands	Polygoonbos	1 (x)	89 (89–89)	52 (52–52)	62	Sandy-loam
Lowlands	Chartreuzebos	5 (x)	96 (87–105)	65 (59–74)	74	Sandy-loam and sand
Lowlands	Heverleebos	2 (x)	148 (143–153)	61 (57–65)	78	Sandy-loam and loamy-sand
Lowlands	Muziekbos	1 (x)	109	60	92	Sandy-loam
Lowlands	Meerdaalwoud	12 (x)	146 (91–186)	70 (56–86)	102	Loam and sandy-loam
Lowlands	Soignes–Zoniën	41 (2+x)	133 (93–174)	68 (48–94)	110	Loam
Lowlands	Flobecq	8 (1)	93 (87–104)	67 (57–76)	113	Loam
Lowlands	Kluisbos	1 (x)	88	64	117	Sandy-loam
Uplands	Tihange	13 (1)	102 (87–124)	71 (60–84)	239	Loam
Uplands	Hestreux	10 (1)	128 (116–132)	62 (51–79)	397	Loam*
Uplands	Recogne	12 (1)	175 (162–186)	63 (56–75)	456	Loam*
Uplands	Fourneau Saint-Michel	10 (1)	120 (98–154)	49 (39–62)	484	Loam*
Uplands	Nassogne	8 (1)	94 (92–95)	43 (34–55)	539	Loam*
Uplands	Rocherath	12 (1)	133 (109–153)	62 (53–72)	607	Loam*

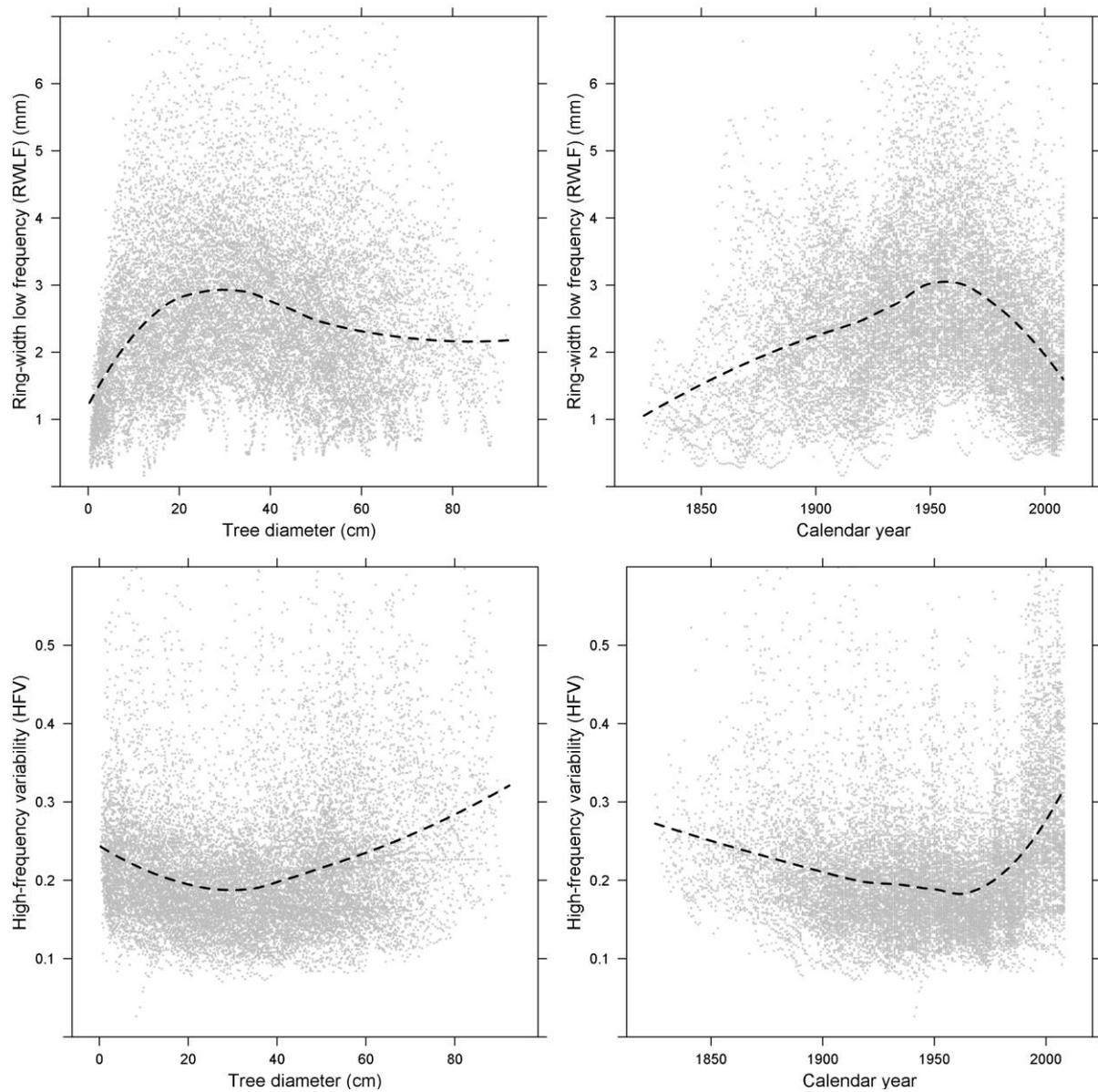


Figure S1 Ring-width low frequency (*RWLF*, top) and high-frequency variability (*HFV*, bottom) according to the tree diameter (left) and the calendar year (right). Grey dots indicate raw values. Dashed lines indicate mean trends (LOESS).

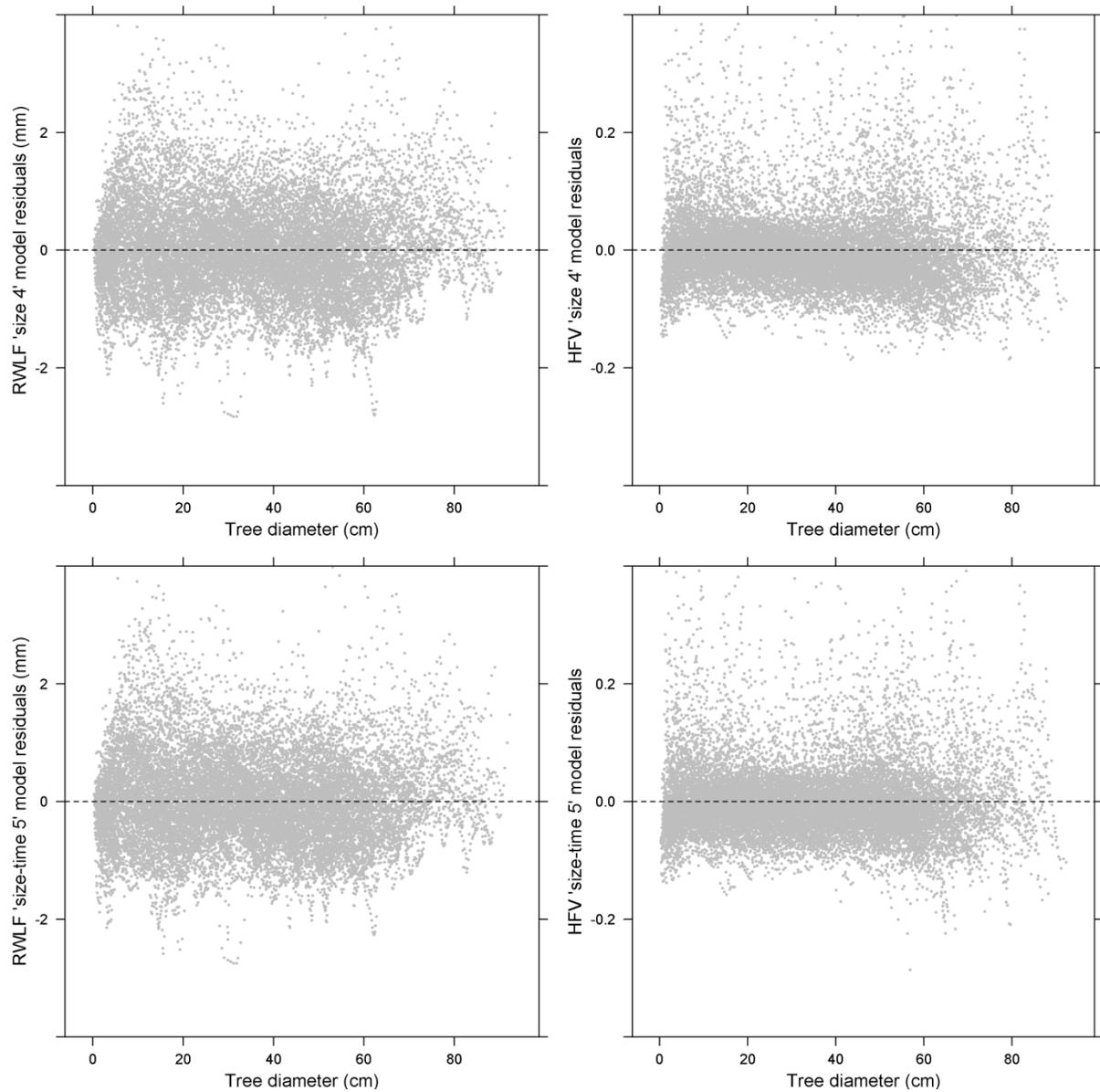


Figure S2 Residuals according to tree diameter of the ‘size 4’ models (top) and ‘size-time 5’ models (bottom) of ring-width low frequency (*RWLF*, left) and high-frequency variability (*HFV*, right).

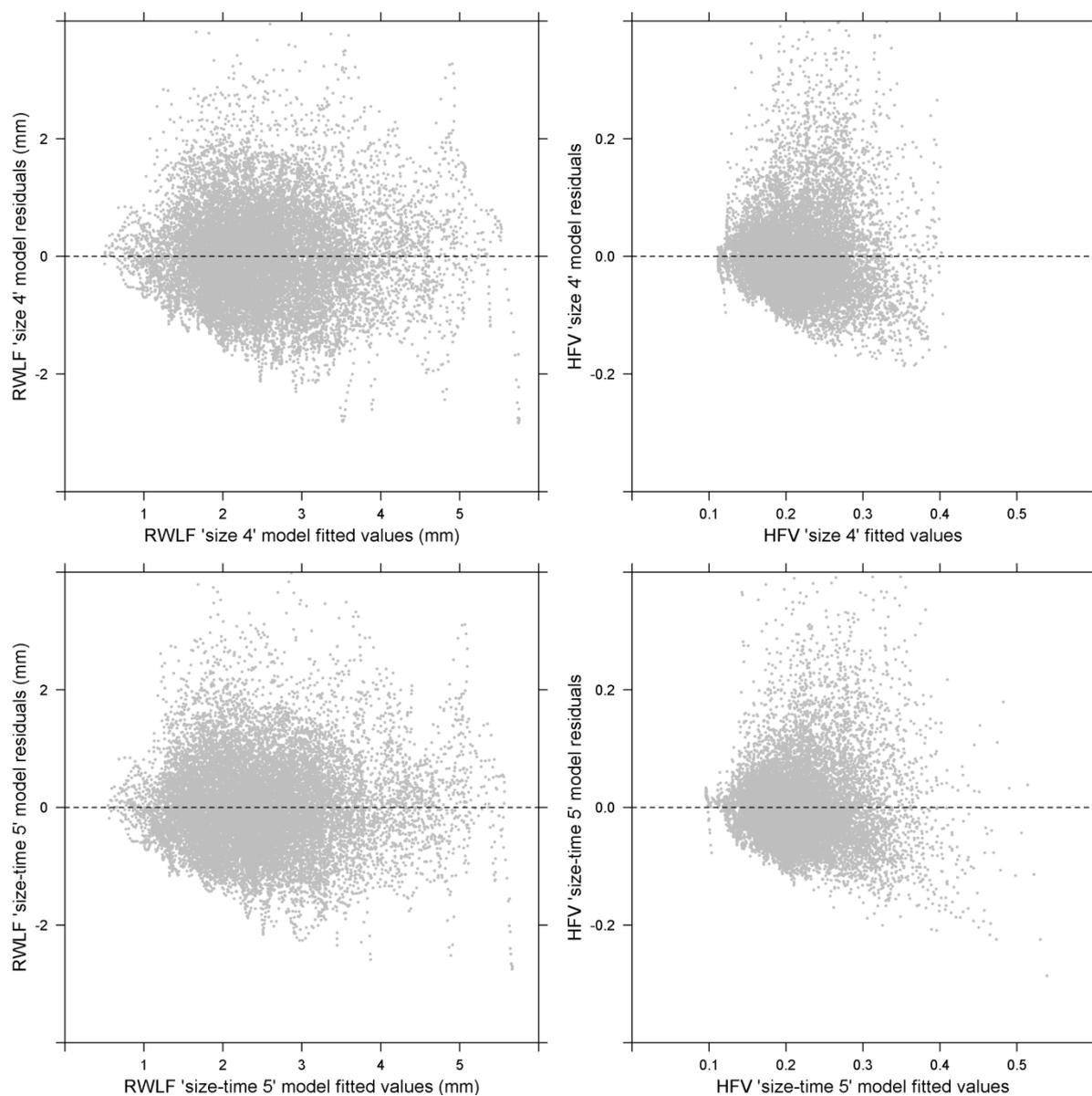


Figure S3 Residuals according to fitted values of the ‘size 4’ models (top) and ‘size-time 5’ models (bottom) of ring-width low frequency (*RWLF*, left) and high-frequency variability (*HFV*, right).

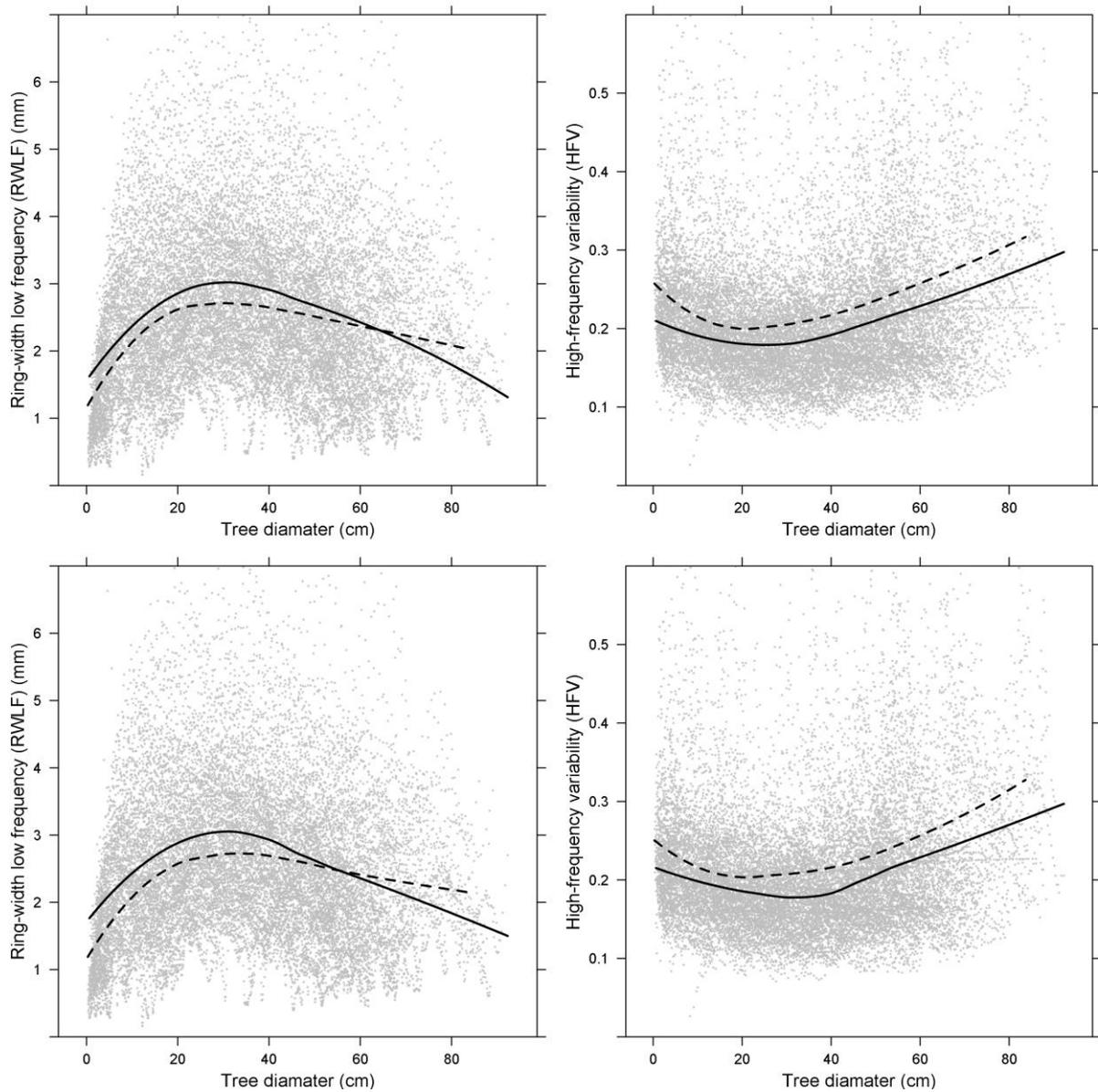


Figure S4 Fitted values according to the tree diameter for lowlands (full lines) and uplands (dashed lines) of the ‘size 4’ (top) and ‘size-time 5’ (bottom) models of ring-width low frequency (*RWLF*, left) and high-frequency variability (*HFV*, right). Grey dots indicate raw values. Lines are mean trends (LOESS)

7.5 Annexe 5 : Dendroécologie du hêtre en forêt de Soignes : Les cernes des arbres nous renseignent sur les changements récents et futurs (Latte *et al.*, 2015b)

(page suivante)

Dendroécologie du hêtre en forêt de Soignes

Les cernes des arbres nous renseignent sur les changements récents et futurs

Nicolas Latte¹ | Vincent Kimt² | Thomas Drouet³ | Valérie Penninckx³
François Lebourgeois⁴ | Stéphane Vanwijnsberghe⁵ | Hugues Claessens⁵

¹ Gestion des Ressources Forestières (ULg, GXABT)

² Département of Earth and Environmental Sciences (KU Leuven)

³ Université Libre de Bruxelles (ULB)

⁴ AgroParisTech, INRA

⁵ Bruxelles Environnement

La dendroécologie apporte un éclairage ciblé sur l'évolution de la délicate relation entre les arbres et leur environnement changeant. Les cernes des hêtres de la forêt de Soignes sont analysés et placés dans le contexte plus large des hêtraies belges.

RÉSUMÉ

La dendroécologie combine la dendrochronologie et l'écologie forestière. Elle a permis d'analyser les cernes des hêtres de la forêt de Soignes et de comparer les tendances dans le contexte plus large des hêtraies de Belgique.

Depuis la fin des années '70, le hêtre devient de plus en plus sensible au climat, surtout en Soignes. L'augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses printanières et des canicules ont affecté négativement la croissance annuelle des hêtres. Les prévisions climatiques pour le 21^e siècle présage une rapide aggravation.

Les risques encourus par l'essence aboutissent à de nouvelles réflexions sur la gestion de la hêtraie de Soignes. Pour les peuplements existants : une sylviculture dynamique avec des éclaircies fortes et fréquentes afin de limiter la concurrence pour les ressources et favoriser la croissance individuelle des arbres. Pour la régénération des vieilles hêtraies : les remplacer par d'autres essences plus tolérantes ou favoriser le mélange et confiner le hêtre aux surfaces limitées des stations les plus fraîches. Un risque mesuré pourrait être pris en regard du rôle patrimonial des hêtraies cathédrales en Soignes. Toutefois, ce faciès peut être obtenu avec d'autres essences.



Le contexte de la forêt de Soignes et de son environnement changeant

La forêt de Soignes, fruit de la restauration entreprise à l'époque autrichienne (deuxième moitié du 18^e siècle), a produit un paysage unique de haute futaie. D'une productivité exceptionnelle, elle est qualifiée de « Hêtraie cathédrale » et est devenue emblématique du patrimoine bruxellois. Cependant, cette forêt est fragile en raison du vieillissement des arbres et de leur hauteur particulièrement importante (jusqu'à 50 mètres pour les plus grands arbres) conjugués à des sols qui ne permettent pas un enracinement optimal (encart 1).

Mais si l'image de la cathédrale qu'évoque la forêt de Soignes est bien en phase avec l'impression grandiose qu'offrent les majestueux piliers qui soutiennent la haute canopée de hêtre, le concept de stabilité intertemporelle que l'on associe aux cathédrales ne s'applique pas. La forêt est un être vivant, un écosystème en constante évolution. Tout au long de la vie des hêtraies que l'on connaît aujourd'hui, les changements ont été nombreux et variés :

- les retombées atmosphériques (notamment azotées) liées aux activités humaines ont participé à modifier les propriétés des sols ;
- le climat s'est réchauffé, ce qui s'est traduit, depuis le dernier quart du 20^e siècle, par la multiplication d'épisodes caniculaires et de sécheresses (encart 2) ;
- les arbres ont grandi jusqu'au déséquilibre, devenant de plus en plus sensibles aux tempêtes (risque de chablis) ;
- les futaies ont vieilli s'approchant de l'âge critique de leur sénescence et de leur effondrement* ;
- la sylviculture très conservatrice, qui a tenu les hêtraies excessivement denses et sombres au cours du 20^e siècle, est devenue plus dynamique dans les jeunes peuplements.

Au cours du 21^e siècle, des changements vont encore survenir. Parmi ceux-ci, le changement climatique, qui est déjà en cours (encart 2), aura, selon toutes les prévisions, un des impacts les plus importants. Pour synthétiser les évolutions les plus probables, on peut retenir des travaux du GIEC quelques tendances manifestes pour la Belgique^{2,13} dont les conséquences exactes sur les écosystèmes forestiers restent encore floues :

- une augmentation de la température moyenne annuelle de 2 à 4 °C impliquant un allongement de la période de végétation ;

- une augmentation de la température moyenne estivale de 3 à 4 °C, avec des extrêmes plus accentués se traduisant par une nette augmentation de la fréquence et de l'intensité des canicules ;
- une très légère augmentation des précipitations annuelles, mais avec une répartition saisonnière plus contrastée, plus élevées en hiver (de l'ordre de + 20 %) et plus faibles en été (de l'ordre de - 16 %) ;
- des précipitations plus intenses et violentes, et donc espacées par des épisodes de sécheresse plus marqués ;
- une plus grande fréquence d'accidents climatiques comme les orages violents et les tempêtes.

Parmi ces paramètres, c'est surtout l'augmentation de la température associée au changement du régime des précipitations en période de végétation qui devraient avoir un impact significatif sur le hêtre. En effet, durant la plus grande partie du 20^e siècle, la hêtraie de Soignes a poussé dans des conditions de température (douce) et d'humidité (constante) favorables. Cependant, une augmentation de la température moyenne en période de végétation de l'ordre de 3 °C placerait le hêtre de Soignes en dehors de sa zone de tolérance à la chaleur et à la sécheresse (figure 1). Dès lors, comment la hêtraie de Soignes va-t-elle réagir à ces nouvelles conditions climatiques ? Quelle adaptation de la gestion doit-on envisager ?

La sensibilité du hêtre au climat abordée par les largeurs de cernes

Plusieurs indicateurs permettent d'analyser la relation entre l'arbre et son environnement, notamment : (1) la présence/absence de l'espèce, qui se conçoit à l'échelle de grands territoires, par exemple sous la forme de modèles de niche ; (2) la productivité des peuplements, en relation avec les caractéristiques écologiques plus locales (topographie, sol, etc.) ; (3) la croissance annuelle, que l'on peut estimer par la largeur de cerne (dendrochronologie) ; ou encore (4) l'état de santé des arbres, que l'on évalue classiquement à partir de l'état du houppier (défoliation, perte de branches, etc.). Avec une échelle de temps et d'espace qui lui est propre, chaque indicateur apporte une information spécifique quant à l'impact des changements environnementaux sur la dynamique des écosystèmes forestiers.

Dans cette étude, nous avons abordé l'effet de ces changements sur la croissance du hêtre via l'approche dendroécologique, qui combine la dendrochronologie (mesure et datation des largeurs des cernes annuels) à l'écologie forestière^{10,14}. La forêt de Soignes a été placée dans le contexte écologique

* Lorsque les arbres approchent leur limite de longévité, les vieilles hêtraies entrent dans une phase de sénescence qui aboutit en quelques décennies à l'effondrement du peuplement.

Encart 1. Problématique de la forêt de Soignes en bref

Plus de détails dans l'article de CLAESSENS *et al.* « Quel avenir pour la « hêtraie cathédrale » de Soignes ? Bases de réflexion pour une prise de décision » paru dans Forêt Wallonne n° 120⁴. 



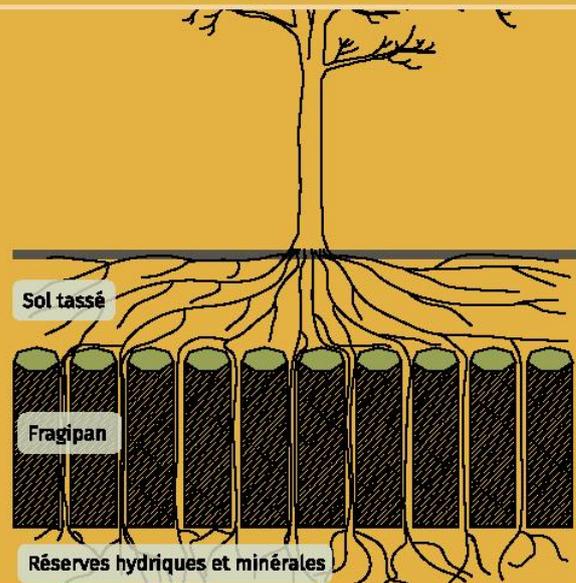
Productivité exceptionnelle mais risque de chablis

La forêt de Soignes est une hêtraie d'une productivité et d'une hauteur exceptionnelles (10 m³/ha/an et 40 à 50 mètres à maturité). Elle est constituée en parcelles de haute futaie, faite d'arbres élancés au fût majestueux. Mais la hauteur atteinte par les arbres les prédispose aux chablis^{19, 20}.

Sol riche mais difficilement accessible

Dans leur grande majorité, les sols de Soignes comportent un obstacle à l'enracinement vers 40 à 80 cm de profondeur : le fragipan⁹. Ce limon tassé et compact d'origine périglaciaire agit à la manière d'une dalle imperméable d'une épaisseur d'environ 1 mètre, comportant néanmoins quelques fissures qui permettent aux racines de rejoindre les horizons les plus profonds.

En surface, au dessus de ce fragipan, les sols sont tassés par les anciennes pratiques d'exploitation forestière et la divagation du public dans les sous-bois⁹. Le hêtre est particulièrement sensible au tassement mais si son enracinement surmonte ces difficultés et arrive à pénétrer sous le fragipan (au delà de 1,5 mètre), il a accès à des horizons comportant de grandes réserves hydriques et minérales⁶.



Une hêtraie vieillissante

Les faciès les plus majestueux de la hêtraie cathédrale sont constitués de très vieux arbres (160 à 220 ans) fragilisés face aux attaques biotiques (champignons, maladies et ravageurs) et abiotiques, notamment les

tempêtes et canicules. Ces aléas peuvent être à l'origine de chablis et de pertes de vitalité, voire de dépérissements, et conduire à l'effondrement progressif des peuplements les plus vieux.



Si les arbres de la forêt de Soignes sont si majestueux, c'est en grande partie grâce à des conditions climatiques favorables au hêtre. Cependant, par rapport aux tolérances écologiques de l'espèce, ces conditions sont aussi limites, proches de l'excès de chaleur et du manque d'eau (figure 1). Ces effets néfastes ont pu jusqu'à un certain point être compensés par l'importante réserve hydrique du sol.

de l'ensemble des hêtraies belges, depuis la Flandre jusqu'au plateau ardennais. Un important jeu de données comportant les séries dendrochronologiques de 286 hêtres (encart 3) issues de recherches réalisées par la KU Leuven^{1,8}, l'ULB^{17,18} et l'ULg - Gembloux Agro-Bio Tech^{11,12} a été rassemblé. Les arbres ont été distribués en deux zones bioclimatiques* et trois groupes d'arbres. La zone atlantique comprend deux groupes : les hêtres de la forêt de Soignes (99 arbres, dont 15 issus du bois de Hal, sur sol limoneux mais sans fragipan) et les autres hêtres du Nord du sillon Sambre et Meuse (100 arbres, en majorité sur des sols sablonneux ou sableux moins fertiles). La zone submontagnarde est représentée par un seul groupe qui comporte 87 arbres d'Ardenne et d'Ardenne condruzienne. Toutes ces données ont été récoltées selon les standards de l'analyse dendrochronologique¹⁰.

Au départ des largeurs de cerne de ces hêtres, nous avons analysé :

- la tendance générale de la croissance annuelle au cours du temps, principalement influencée par des changements temporels opérant sur les moyen et long termes (réchauffement climatique, évolution des pratiques sylvicoles, retombées atmosphériques, etc.) ;
- la variabilité interannuelle de la croissance en identifiant les années marquantes (« années caractéristiques »). Excepté dans le cas d'événements particuliers (fâinée importante, forte éclaircie, etc.), cette variabilité est largement dépendante des

conditions climatiques de l'année en cours, voire de l'année précédente ;

- l'évolution de la sensibilité de l'accroissement avec l'âge (vieillessement des arbres) et au cours du temps (essentiellement causée par le changement climatique) ;
- les paramètres climatiques qui influencent le plus la largeur de cerne.

À partir des résultats de ces analyses, nous avons émis quelques considérations sur la manière d'adapter la gestion de la hêtraie de Soignes au défi climatique.

Résultats

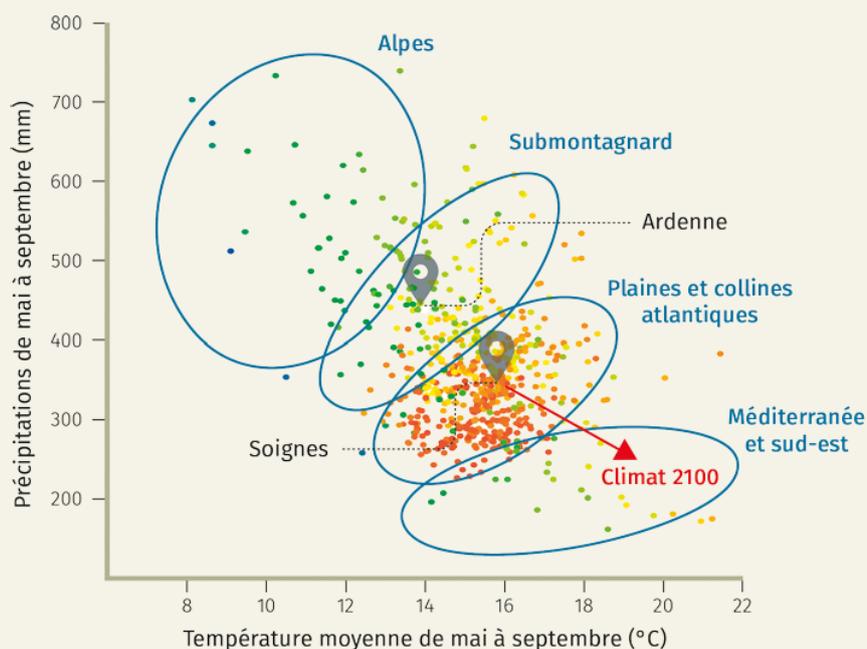
Tendance générale de la croissance des hêtres au cours du 20^e siècle

Globalement, la tendance générale de l'accroissement du hêtre, toutes stations confondues, montre une augmentation au cours du milieu du 20^e siècle, puis une diminution récente depuis l'année 1976, qui constitue une année charnière (figure 2).

À l'échelle de l'Europe, la phase d'augmentation a été attribuée aux effets positifs du réchauffement climatique (températures plus douces et allongement de la période de végétation), des retombées atmosphé-

* Les valeurs climatiques moyennes de ces deux zones bioclimatiques sont illustrées à la figure 1.

Figure 1. Aire bioclimatique du hêtre en Europe et localisation du climat en Soignes (zone atlantique) et à Libramont (Ardenne, zone submontagnarde). La flèche rouge indique la probable évolution du climat en Soignes au cours du 21^e siècle. La couleur des points indique une altitude croissante du rouge au bleu.



riques azotées (fertilisation) et d'une sylviculture plus dynamique. La phase de diminution n'a été mise en évidence que récemment. Elle résulterait en grande partie de l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des vagues de chaleur et des épisodes de sécheresse^{11,12}. En provoquant un déséquilibre édaphique, l'excès de dépôts azotés aurait pu aussi contribuer à cette diminution⁸.

Ensuite, une analyse plus fine, qui distingue les trois groupes, a été menée. Puisque pour un arbre donné, l'accroissement diminue naturellement avec l'âge (encart 3.2) et la circonférence, une difficulté majeure apparaît lorsque l'on souhaite isoler et caractériser les effets des changements environnementaux au cours du temps. Dans ce cas, l'accroissement peut être transformé par une technique particulière (*Regional Curve Standardisation* ou *RCS*) qui a pour finalité de créer une courbe régionale représentant l'accroissement de l'arbre moyen ayant une circonférence constante durant la période de temps considérée (1900-2008). Pour chaque groupe, cet accroissement moyen est ensuite exprimé en pourcentage de la situation moyenne en 1900, de manière à pouvoir comparer les tendances des trois groupes (figure 3).

Pour les groupes « Submontagnard » et « Hors Soignes », on observe une phase d'augmentation de croissance à partir des années '20 suivie d'une phase de diminution à partir des années '60-'70. Pour le groupe de Soignes, l'augmentation est nettement moins marquée, mais la diminution est plus tardive (à partir des années '90).

Le comportement particulier en forêt de Soignes peut probablement s'expliquer par un niveau de fertilité plus élevé¹ qui amortit l'effet des changements, combiné à une sylviculture plus conservatrice qu'ailleurs en zone atlantique.

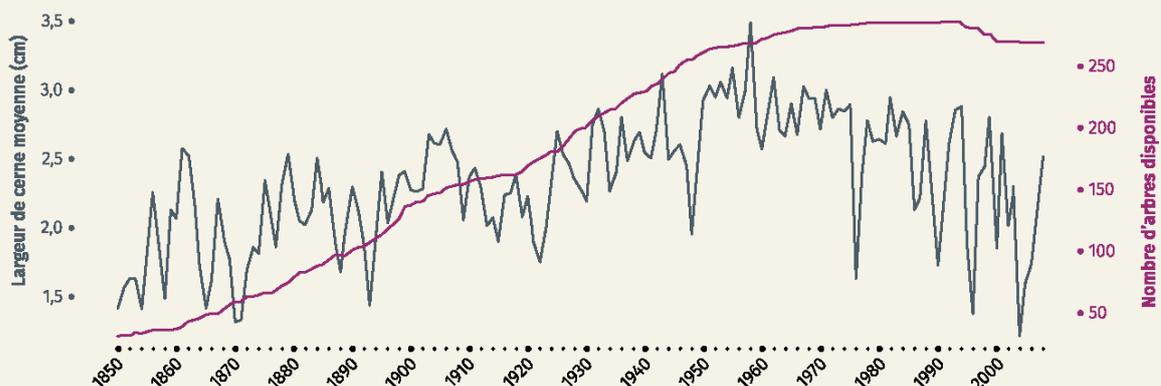
Variabilité interannuelle de la croissance des hêtres

Les courbes *RCS* permettent de caractériser les changements à moyen et long termes mais ne nous renseignent pas sur la variation interannuelle de l'accroissement, qui, dans le cas du hêtre, est essentiellement guidée par les variations interannuelles du climat. Au départ des indices de cerne (encart 3.2), l'approche des « années caractéristiques » a permis de mettre en évidence les années pour lesquelles l'accroissement a été remarquable pour une majorité des arbres considérés ($\geq 50\%$). Une année caractéristique est négative si l'accroissement est particulièrement faible et positive s'il est particulièrement fort (par rapport à la moyenne sur 5 années, l'année considérée étant centrale).

Pour Soignes, nous avons identifié 1936, 1958 et 1988 comme années de forte croissance, et 1922, 1948, 1976, 1986, 1990, 1996 et 2004 comme années de croissance réduite (figure 4). Ces dernières sont toutes en lien direct avec un climat exceptionnel lors de l'année en cours ou de l'année précédente : canicule, sécheresse, tempête, etc.^{7,11,12} Elles sont aussi largement concentrées dans le dernier tiers de la période 1900-2008, de telle sorte qu'elles peuvent être tenues responsables, au moins pour partie, de la phase de diminution globale de croissance observée lors des dernières décennies (figure 3). Le signal est identique quelles que soient les classes d'âge considérées.

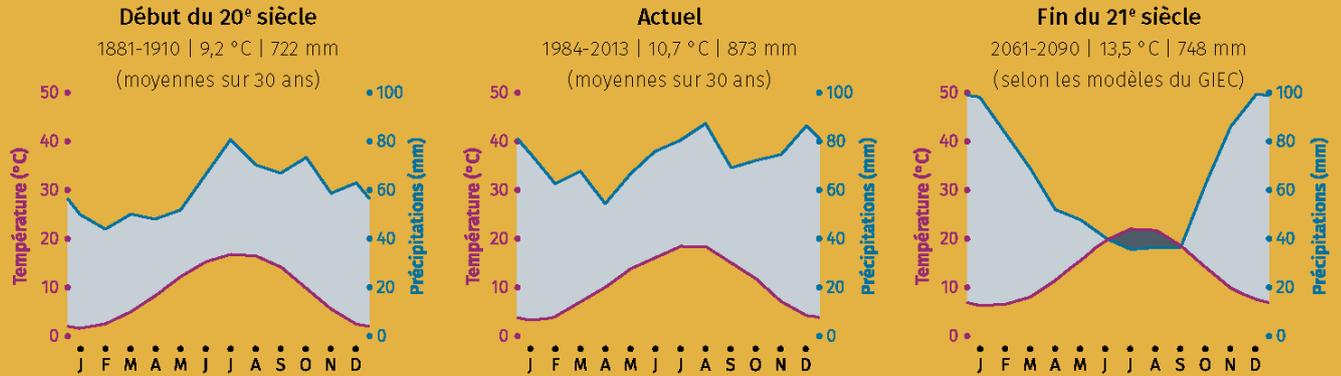
En comparant les indices de cernes des trois groupes, on remarque que, depuis la fin des années '70, la variabilité interannuelle a fortement augmenté et s'est synchronisée à l'échelle de la Belgique, traduisant un comportement de plus en plus semblable des hêtres des différents sites sous l'influence accrue des aléas climatiques.

Figure 2. Accroissement radial moyen des 286 arbres du jeu de données.



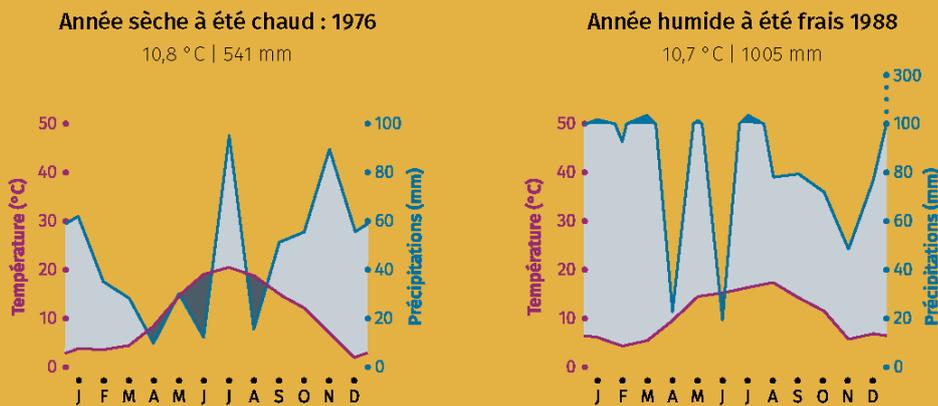
Encart 2. Le climat de Soignes, ses variations et son évolution au cours du temps

Évolution du climat moyen en forêt de Soignes durant les 20^e et 21^e siècles Altitude : 128 m

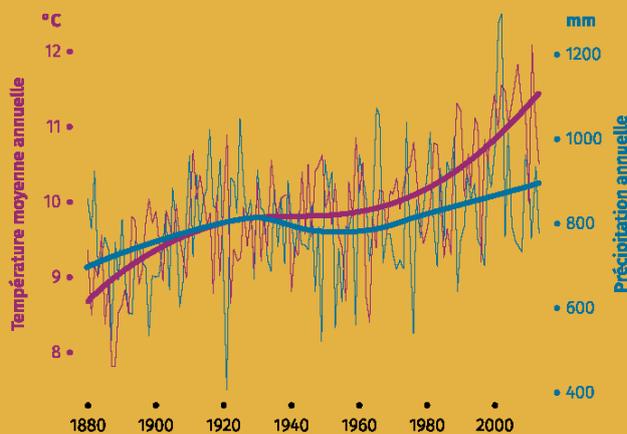


Variations interannuelles

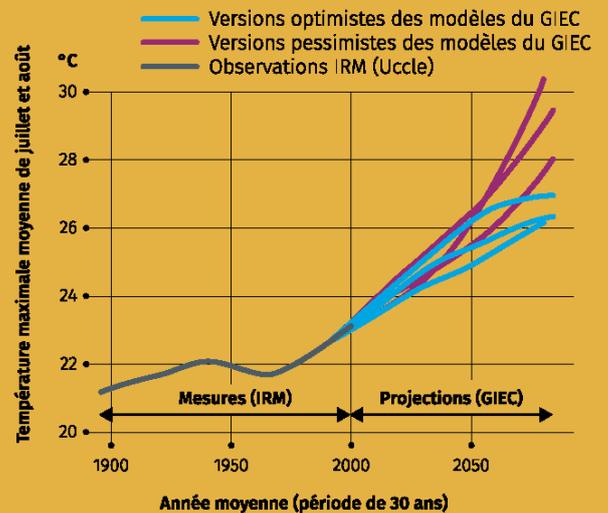
Deux exemples d'années extrêmes qui se sont marquées dans la largeur de cerne des arbres



Évolution de la température moyenne annuelle et de la précipitation annuelle à Uccle de 1880 à 2013 (période de vie des arbres adultes)



Évolution future des maxima estivaux (juillet et août) selon les prévisions du GIEC (moyennes sur 30 ans)



Encart 3. Description du jeu de données dendrochronologiques

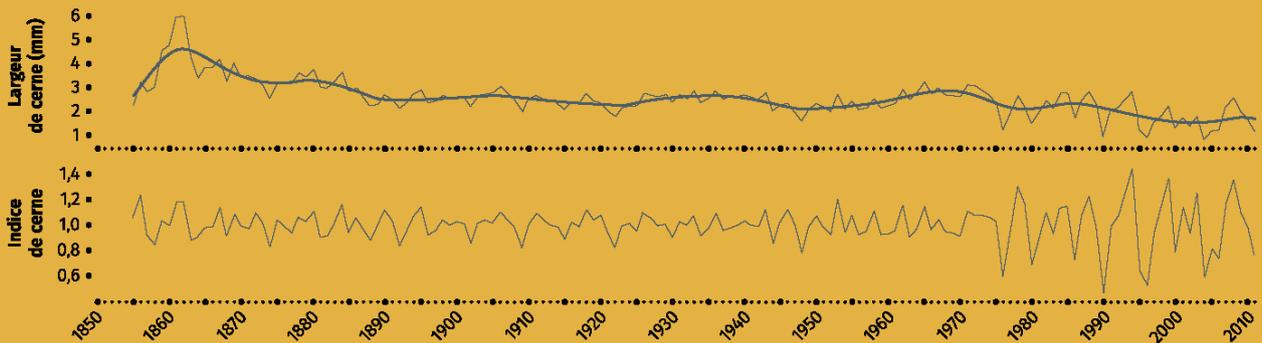
1. Carte des sites où les hêtres ont été prélevés



2. Exemple d'une série dendrochronologique

En haut : **évolution de la largeur** de cerne au cours de la vie d'un arbre du site de Willerieken (forêt de Soignes) depuis 1855 jusqu'à 2011 avec surimposition d'une courbe de tendance. En bas : **indice de cerne** de ce même arbre obtenu par standardisation (rapport entre la largeur de cerne et la

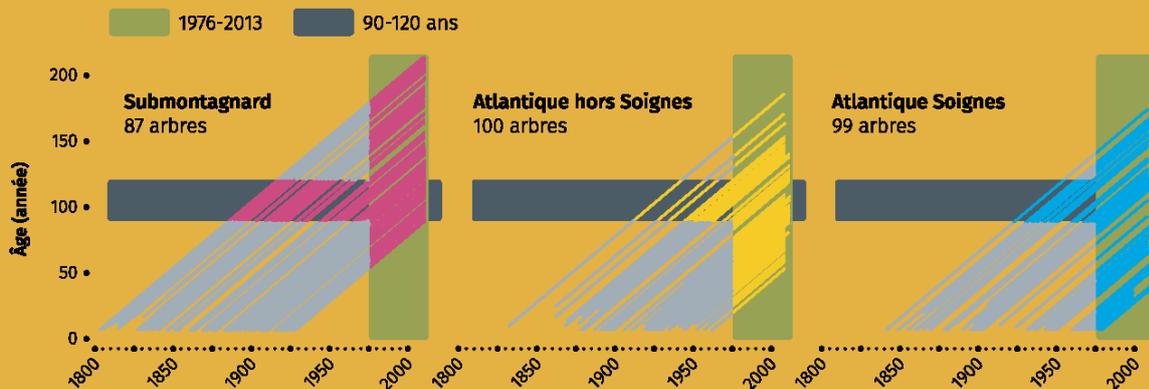
courbe de tendance). La standardisation permet d'extraire des données brutes **la variation annuelle**, souvent considérée comme le « signal climatique ». Notre jeu de données est composé de 286 séries élémentaires de ce type, d'une longueur variant de 25 à 205 ans.



3. Représentation schématique du jeu de données et sa répartition en trois groupes

Chaque ligne représente l'évolution de l'âge d'un arbre au cours du temps. Le rectangle vert illustre la période de temps sélectionnée pour l'analyse de la sensibilité des arbres selon

leur âge. Le rectangle gris illustre la classe d'âge sélectionnée (arbres adultes) pour l'analyse de l'évolution de la sensibilité au cours du temps.



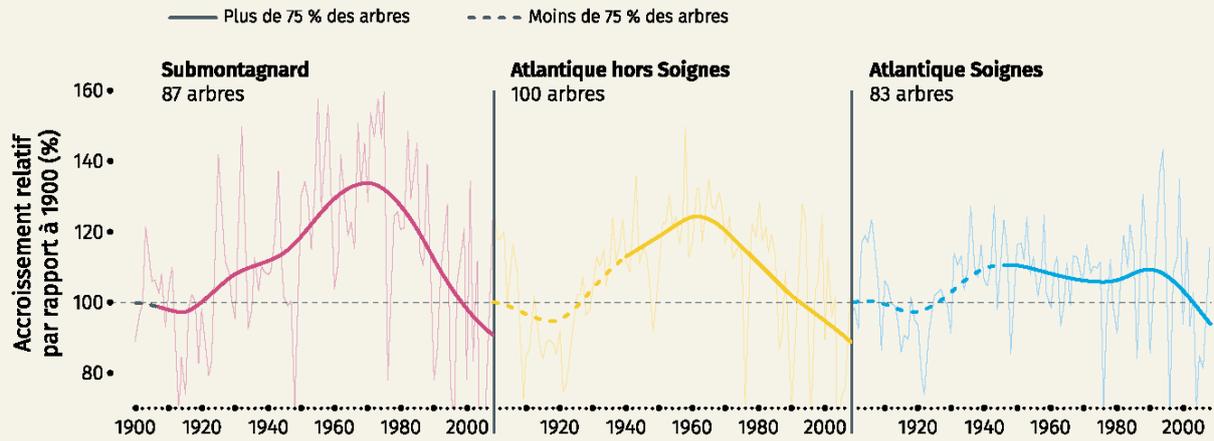


Figure 3. Tendence générale de la croissance radiale des hêtres de 1900 à 2008 (courbes RCS).

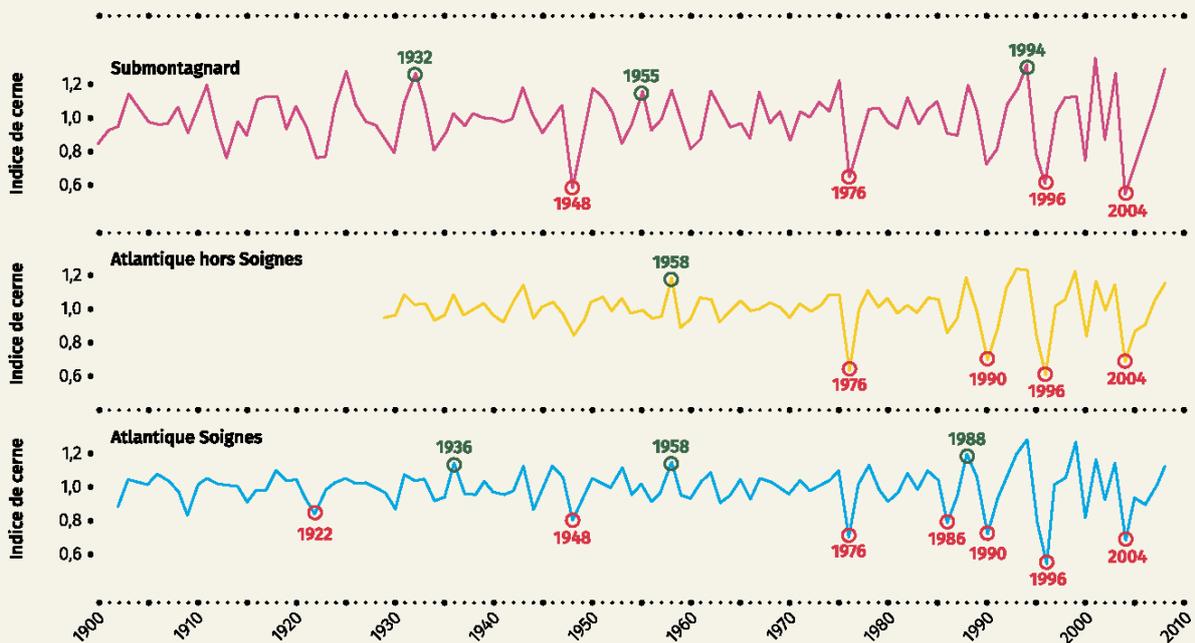


Figure 4. Indices de cerne et années caractéristiques pour les trois groupes de hêtres (en vert : années positives ; en rouge : années négatives).

La variation interannuelle peut aussi être étudiée par l'intermédiaire de la sensibilité moyenne, qui mesure le taux de variation entre deux accroissements consécutifs. Cette sensibilité a été calculée au départ des indices de cerne, afin de maximiser l'expression du signal climatique, sur une fenêtre mobile de 30 ans pour chaque arbre. Afin de dissocier les effets de l'âge et des changements environnementaux (au cours du temps) sur la sensibilité, nous avons sous-échantillonné le jeu de données. L'effet de l'âge a été mis en évidence à partir d'un sous-échantillon basé sur la période de temps 1976-2013 (encart 3.3 : cadre vert), et l'effet des changements environnementaux a été mis en évidence à partir d'un

sous-échantillon basé sur la classe d'âge 90-120 ans (arbres adultes ; encart 3.3 : cadre gris). Ces deux sous-échantillonnages ont été définis de manière à englober le plus grand nombre d'arbres possible tout en étant représentatif de la variabilité au sein des trois groupes d'arbres.

Pour les trois groupes, la sensibilité des arbres augmente avec l'âge (figure 5). En Ardenne, la sensibilité culmine vers 150 ans et diminue ensuite. L'augmentation de la sensibilité avec l'âge est un phénomène connu. Par contre, la diminution de la sensibilité des plus vieux arbres peut être associée à une perte de vitalité qui se traduirait par

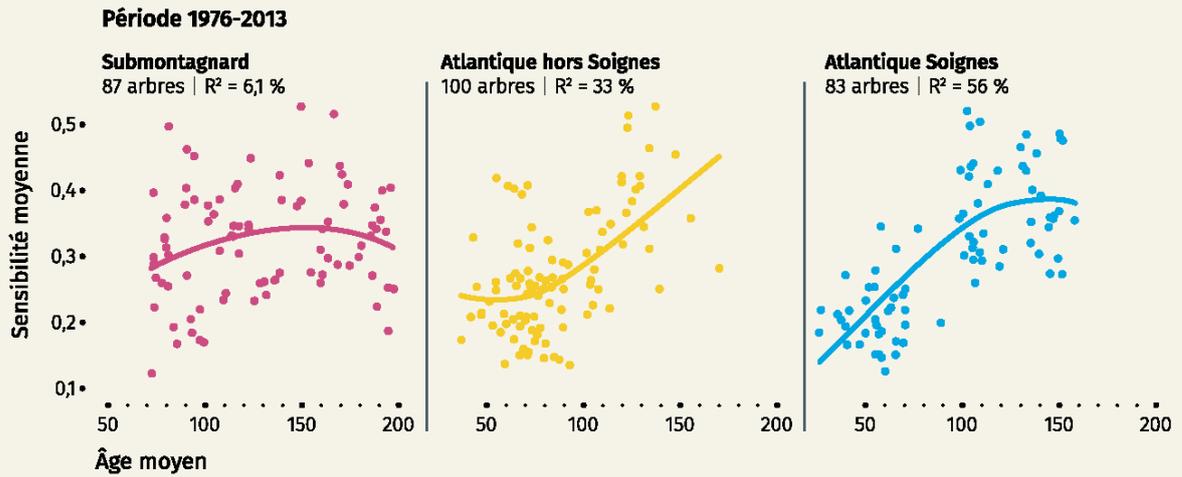


Figure 5. Évolution de la sensibilité des arbres en fonction de leur âge (période 1976-2013).

Figure 6. Évolution de la sensibilité moyenne des arbres adultes (90-120 ans) au cours du 20^e siècle. En forêt de Soignes, la sensibilité a fortement augmenté à partir des années '70.

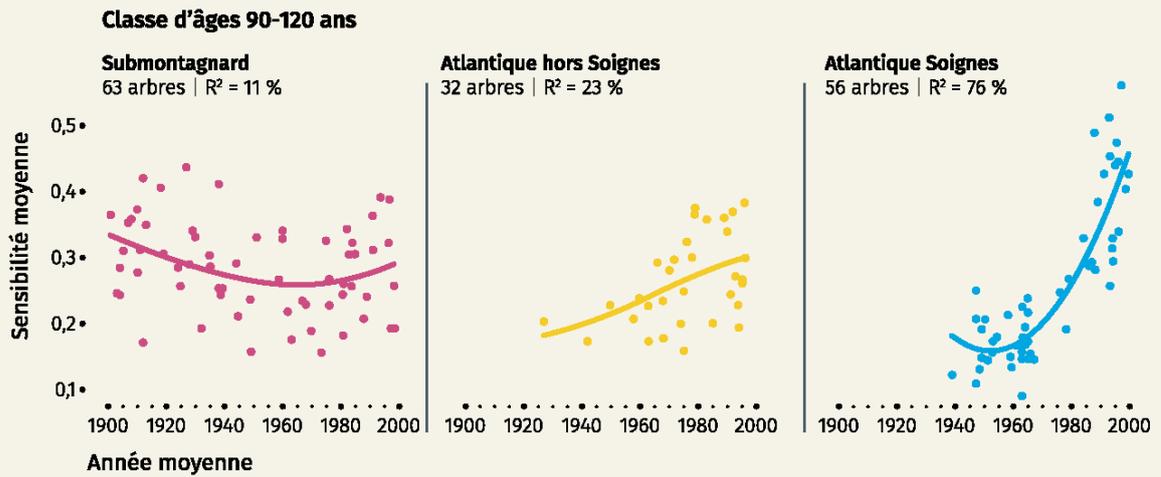
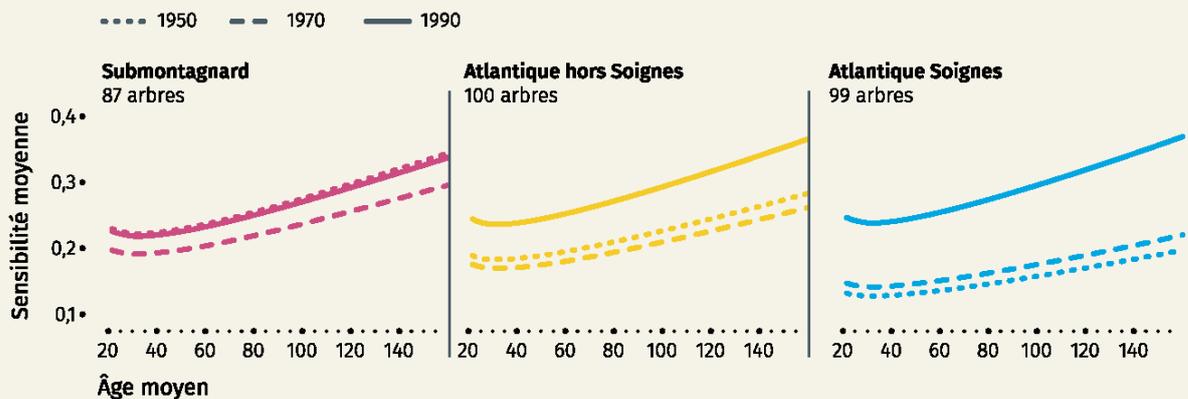


Figure 7. Illustration par modélisation des effets combinés de l'âge et des changements environnementaux sur la sensibilité moyenne. En forêt de Soignes, la sensibilité est davantage liée aux changements environnementaux qu'au vieillissement.



un accroissement moins réactif aux variations des conditions de milieu. Dans la zone atlantique, cette hypothèse peut sans doute aussi s'appliquer, mais le nombre d'arbres de plus de 150 ans est insuffisant pour le vérifier.

La sensibilité des arbres adultes (90-120 ans) de la forêt de Soignes a très fortement augmenté depuis la fin des années '70 (figure 6). Par contre, en Ardenne, la sensibilité, plus élevée dès le départ, est restée relativement stable.

Une approche par modélisation permet de distinguer l'effet de l'âge et de celui des changements environnementaux au départ de l'ensemble du jeu de données et pour les trois groupes (figure 7). Ce modèle montre qu'en forêt de Soignes, l'augmentation de la sensibilité due au vieillissement est inférieure à celle causée par les changements environnementaux.

Impact du climat en forêt de Soignes

La mise en relation des indices de cerne avec les données météorologiques* de la station de Uccle (cumuls des précipitations, températures minimales et maximales) disponibles depuis 1880 a permis d'identifier les paramètres climatiques, mensuels et pluri-mensuels, qui expliquent le mieux les variations interannuelles de la croissance des arbres de la forêt de Soignes.

On a pu constater que le pouvoir prédictif du climat a fortement augmenté au cours du 20^e siècle. Globalement, avant 1976, l'accroissement a été essentiellement influencé par le climat de l'année en cours,

* Méthode « Partial Least Square » (PLS)^{11,12}.

en particulier par le manque d'eau au printemps et l'excès de chaleur en juin. Après 1976, l'influence de ces paramètres climatiques a fortement augmenté, et celui des canicules durant l'été de l'année précédente est devenu prépondérant.

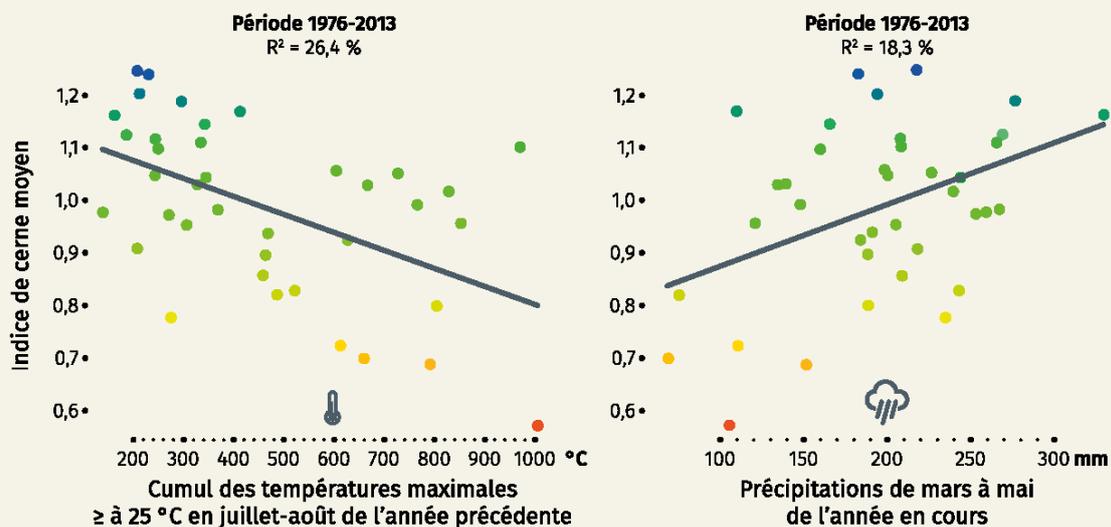
Les précipitations printanières (de mars à mai) assurent une bonne humidité du sol et de l'air, favorisant la croissance à un moment crucial. En effet, jusqu'à 80 % de l'accroissement annuel du hêtre est réalisé entre avril et juin. L'effet négatif des canicules en été (cumul des températures supérieures à 25 °C en juillet et août) s'exprime l'année suivante. Durant l'été, lorsque la croissance faiblit, les arbres commencent à accumuler les réserves. En cas de stress marqué, le manque de réserves, utilisées pour le débourrement et l'expansion des feuilles, pénalise l'accroissement au printemps suivant. De plus, les fortes chaleurs en été peuvent induire des faînées qui, lorsqu'elles sont massives, accentuent d'avantage l'épuisement des réserves^{11,12}. Les effets physiologiques des stress hydriques et thermiques sont plus amplement décrits à l'encart 4.

Pour la période 1976-2013, les précipitations printanières et les canicules en été de l'année précédente expliquent à elles seules presque un tiers de la variation de l'indice de cerne (figure 8) et jusqu'à 50 % à partir de 1990, début de la diminution de croissance en Soignes (figure 3). Ces mêmes paramètres climatiques ont déjà été identifiés en Wallonie^{11,12} et en Flandre⁸.

Synthèse

En Belgique, jusqu'à la fin des années '70, le réchauffement progressif du climat général et les retombées atmosphériques azotées ont progressivement favorisé la croissance des hêtres, mais d'une manière moins

Figure 8. Variation de l'indice de cerne selon la chaleur estivale de l'année précédente (à gauche) et les précipitations du printemps (à droite). La couleur des points souligne la valeur de l'indice de cerne (période 1976-2013).



importante en Soignes en raison de particularités stationnelles et sylvicoles. Cependant, depuis quelques décennies, l'accroissement du hêtre devient de plus en plus sensible au climat, particulièrement en zone atlantique et surtout en Soignes. L'augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses printanières et des canicules affecte négativement la croissance annuelle des arbres. De surcroît, ces stress répétés finissent à moyen terme par réduire la croissance globale des arbres.

Jusqu'à présent, aucun seuil critique mettant directement les arbres en danger n'a été atteint, de telle sorte qu'on a toujours pu observer un rétablissement de la croissance lors des années favorables, plus humides et moins chaudes. Malheureusement, pour le 21^e siècle, les prévisions climatiques ne sont pas à l'avantage du hêtre. L'augmentation de la fréquence et de l'intensité des canicules va manifestement multiplier les années difficiles (figure 9), tandis que des déficits hydriques extrêmes, jamais atteints dans l'histoire de la hêtraie de Soignes, vont se manifester tôt ou tard (encart 2). Atteindront-ils des valeurs létales ?

En regard de ce risque, l'augmentation naturelle de la sensibilité des arbres au cours de leur vieillissement n'est qu'anecdotique. Les jeunes arbres actuels de la forêt de Soignes sont déjà plus sensibles au climat actuel que les vieux arbres ne l'étaient durant le milieu du siècle passé. On observe donc que la croissance du hêtre de Soignes répond à de nouvelles contraintes climatiques et qu'un déséquilibre s'opère progressivement.

Par contre, en Ardenne, le niveau de productivité des hêtraies a toujours été moindre (de l'ordre de 5 m³/ha/an au lieu de 10 m³/ha/an en forêt de Soignes), notamment du fait d'une période de végétation plus courte, et de 2 °C moins chaude, et de sols moins profonds et plus pauvres. Malgré un climat moins stressant, la sensibilité des arbres y a toujours été plus élevée, probablement en raison de la plus faible réserve en eau du sol qui s'épuise plus rapidement au cours du printemps. L'Ardenne est donc un contexte sylvicole et écologique différent qui conduit à un autre équilibre entre la hêtraie et son environnement, mais les hêtres y manifestent tout de même globalement les mêmes changements.

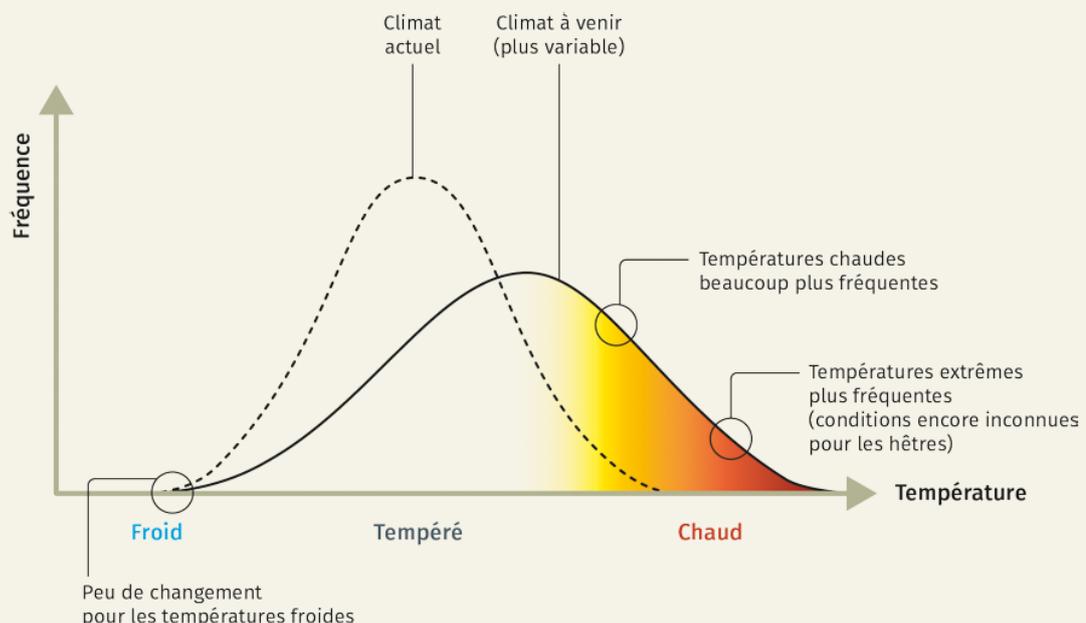
Qu'en retenir pour la gestion de la forêt de Soignes ?

À l'heure où des pans entiers de la hêtraie cathédrale se rapprochent dangereusement d'un âge critique et doivent être régénérés, il y a lieu de se poser la question du bien fondé de continuer à cultiver le hêtre de manière aussi généralisée en futaies pures. Les résultats de l'étude dendroécologique aboutissent à de nouvelles réflexions sur la gestion de la hêtraie de Soignes.

Pour les peuplements existants

Bien qu'ils soient de plus en plus sensibles au climat et qu'en moyenne leur croissance tend à diminuer, les peuplements actuels retrouvent rapidement un bon niveau de croissance après les épisodes clima-

Figure 9. Augmentation de la fréquence et de l'intensité des stress induits par le changement climatique (exemple de la chaleur estivale) (d'après MEYN et al.¹⁵).



Encart 4. Comportement du hêtre face aux stress hydriques et thermiques

Le fonctionnement de l'arbre, en particulier de la photosynthèse, est fondé sur le prélèvement d'eau par les racines, aspirée par la transpiration des feuilles. Ce phénomène produit une colonne d'eau continue depuis les racines jusqu'aux feuilles, qui approvisionne en eau le fonctionnement cellulaire et la photosynthèse. Dans un peuplement forestier, de 20 à 50 m³ d'eau par hectare transitent ainsi quotidiennement par ces colonnes pour se retrouver dans l'atmosphère.

Ce mécanisme fonctionne bien tant que la demande climatique (estimée à travers l'évapotranspiration potentielle, ETP) n'est pas trop forte et que la disponibilité en eau du sol est suffisante. Mais en cas de température très élevée, l'ETP augmente fortement et met la pression sur l'absorption racinaire. Par ailleurs, en cas de sécheresse, l'apport d'eau insuffisant n'arrive pas à compenser la transpiration des feuilles. La tension est maximale en été lorsqu'il fait chaud et que les arbres ont déjà consommé l'essentiel des réserves en eau du sol au cours du printemps.

Dans les deux cas, un mécanisme de régulation se met en place pour éviter que, suite à ce déséquilibre entre approvisionnement et transpiration, la colonne d'eau ne soit brisée par des bulles d'air (phénomène de cavita-

tion). De petits orifices à ouverture réglable, présents sur les feuilles (les stomates), se ferment et limitent la perte d'eau. Mais en bloquant par la même occasion l'entrée de CO₂, la fermeture des stomates stoppe la photosynthèse et donc la croissance de l'arbre, tandis que la température de la surface des feuilles s'élève puisqu'elle n'est plus refroidie par la transpiration. Ainsi, des températures caniculaires peuvent induire d'importants dégâts foliaires. Si les conditions de sécheresse ou de fortes chaleurs persistent, les stomates ne pouvant empêcher toute perte d'eau, de la cavitation apparaît dans les vaisseaux conducteurs. Des feuilles flétrissent et se dessèchent, des rameaux peuvent mourir. Si le problème se généralise, cela peut aller jusqu'à la mort de l'arbre.

Le hêtre, qui est une espèce typique des climats tempérés frais et submontagnards normalement bien arrosés, contrôle moins strictement l'ouverture de ses stomates que des espèces plus méridionales, et se situe parmi les espèces sensibles à la cavitation. Les fortes températures et les sécheresses ont donc un effet sur la largeur du cerne, de manière directe par une limitation de la photosynthèse, mais aussi de manière indirecte, en limitant la production des réserves, utilisées notamment au printemps suivant pour la formation des feuilles.

tiques stressants. Ils ne semblent donc pas particulièrement menacés dans l'immédiat, même si, selon les données de l'Observatoire Wallon de la Santé des Forêts, le niveau de défoliation augmente légèrement depuis une décennie

Il convient toutefois d'offrir à ces arbres les meilleures conditions de croissance possible pour qu'ils surmontent au mieux les périodes de stress à venir, que l'on sait incisifs. Une sylviculture dynamique, faite d'éclaircies fortes et fréquentes correspond le mieux à cet objectif. En effet, elle permet de :

- limiter la concurrence entre arbres, chacun disposant dès lors de plus grandes ressources en eau, nutriments et lumière pour se développer en pleine vigueur et mieux résister aux stress de tout genre ;
- dynamiser la croissance individuelle des arbres, menant à une exploitation plus hâtive d'arbres moins hauts, ce qui limite la durée d'exposition des arbres aux risques en général (durée de vie plus courte), et en particulier au risque de chablis lors des tempêtes (arbres moins hauts) (figure 10).

En parallèle, les arbres les plus vigoureux ne présentant pas de défoliation sont à favoriser car il est pro-

bable qu'ils possèdent des prédispositions génétiques à mieux surmonter les stress¹⁶. Leur descendance pourrait donc être d'un grand intérêt.

Régénération des vieilles hêtraies cathédrales de Soignes : avec ou sans hêtre ?

Par contre, la régénération des vieilles « hêtraies cathédrales » doit s'envisager dans une réflexion à plus long terme. En effet, les hêtres que l'on planterait aujourd'hui seraient adultes vers 2115, et si l'on reproduisait les « cathédrales » à l'identique, elles ne se reformeraient qu'à partir de 2150 ! Dès la fin du 21^e siècle, on peut prévoir que des événements de sécheresse et de canicule d'intensité encore jamais rencontrée se manifesteront. Sur base des projections disponibles, le climat deviendra probablement incompatible avec le bon développement du hêtre, d'autant plus, s'il est cultivé sous la forme d'une « hêtraie cathédrale ». Lors des nouvelles plantations, il n'est donc pas prudent d'encore miser exclusivement sur le hêtre en forêt de Soignes. C'est la notion de « recul raisonné »³. Dans un premier temps, une série d'autres espèces plus tolérantes, comme par exemple le chêne sessile et le tilleul à petites feuilles⁵, pourraient le remplacer, voire le soutenir en mélange. En effet, favoriser le mélange

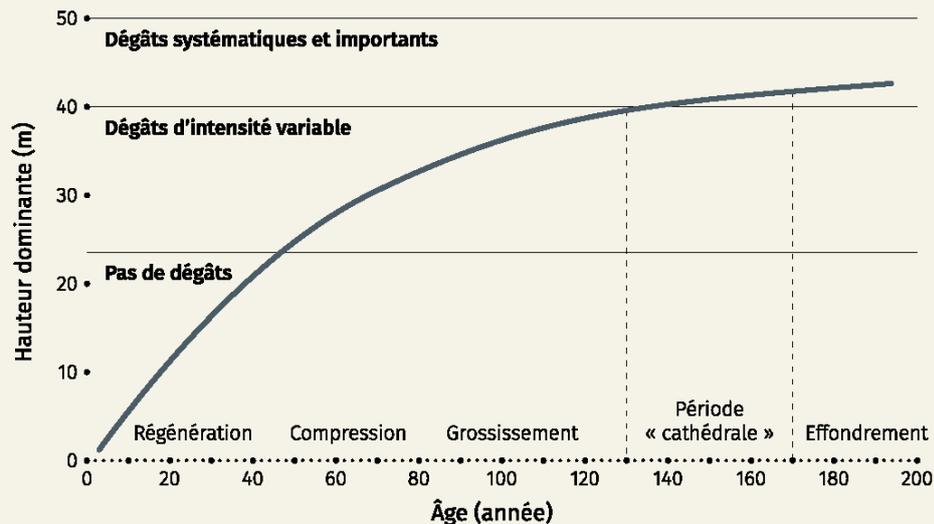
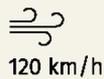


Figure 10. Évolution du risque de chablis selon l'âge et le stade sylvicole de la hêtraie de Soignes en cas de vents dépassant 120 km/h (d'après TIMAL et VANWIJNSBERGHE¹⁹).

est une des recommandations majeures de l'adaptation de la gestion forestière au changement climatique qui permet à la fois de diluer les risques, qui sont différents d'une essence à l'autre, et de profiter des interactions bénéfiques entre essences en matière d'accès aux ressources, de dynamique de régénération et de biodiversité et, dans le cas qui nous occupe, en matière de santé des forêts. Dans une forêt mélangée, le hêtre devrait alors être confiné aux stations qui lui conviennent le mieux, comme les vallons ou les versants frais⁵. La recherche de la meilleure adéquation essence-station est aussi l'un des piliers de l'adaptation des forêts au changement climatique.

Conclusion

Si l'on revient au cas de l'emblématique « hêtraie cathédrale », à la lumière des résultats de la recherche, il faut donc bien se résoudre à ne plus l'envisager qu'à partir des hêtraies en place. Et cette option comporte aussi, malgré tout, des risques non négligeables, en particulier concernant les chablis. Les prévisions climatiques laissent en effet supposer une augmentation de la fréquence des tempêtes au cours du siècle.

En raison de considérations patrimoniales, un risque raisonné pourrait néanmoins être pris pour tenter de la reproduire à partir de nouvelles plantations, sur des surfaces limitées et seulement dans les stations les plus adéquates. Ce majestueux faciès peut toutefois être obtenu avec d'autres essences mieux adaptées au climat futur. Ainsi, même si le passé

nous a offert un patrimoine exceptionnel, c'est dès à présent qu'il faut innover, faire des choix de politique forestière, en réponse aux évidents changements qui sont en train de s'opérer, tout en tenant compte du contexte socio-économique si particulier de la forêt de Soignes. ■

Bibliographie

- 1 Aertsen W., Janssen E., Kint V., Bontemps J.-D., Van Orshoven J., Muys B. (2014). Long-term growth changes of common beech (*Fagus sylvatica* L.) are less pronounced on highly productive sites. *Forest Ecology and Management* 312 : 252-259.
- 2 Agence Wallonne de l'air et du climat (2011). *L'adaptation au changement climatique en Région wallonne*. Rapport final, 170 p.
- 3 Badeau V., Breda N., Leadley P. (2012). Regards croisés sur l'avenir des forêts françaises face au changement climatique. *Symbiose* 4 : 10-11.
- 4 Claessens H., Langhor R., Drouet T., La Spina S., Jonard M., Vincke C., Ponette Q., Vanwijnsberghe S. (2012). Quel avenir pour la « hêtraie cathédrale » de Soignes ? Bases de réflexion pour une prise de décision. *Forêt Wallonne* 120 : 3-21.
- 5 Daise J., Vanwijnsberghe S., Claessens H. (2011). Analyse de l'adéquation actuelle et future des arbres à leurs stations en forêt de Soignes bruxelloise. *Forêt Wallonne* 110 : 3-21.
- 6 Drouet T., Herbauts J., Demaiffe D. (2015). Influence of deep soil horizons on Ca nutrition of forest stands along a loessic soil sequence. *Plant and Soil* 394(1-2) : 373-389.

- ⁷ Institut Royal Météorologique (2000). Les événements météorologiques marquants depuis le début du 20^e siècle. www.meteo.be/meteo/view/fr/1078912-Evenements+marquants+depuis+1901.html (consulté le 01/01/2015). 
- ⁸ Kint V., Aertsen W., Campioli M., Vansteenkiste D., Delcloo A., Muys B. (2012). Radial growth change of temperate tree species in response to altered regional climate and air quality in the period 1901–2008. *Climatic Change* 115(2) : 343-363.
- ⁹ Langohr R. (2010). Quelques facteurs édaphiques dans l'écosystème forêt de Soignes. *Forêt Wallonne* 105 : 3-14. 
- ¹⁰ Latte N., Debruxelles J., Sohier C., Degré A., Claessens H. (2012). La dendroécologie : un outil pour affiner nos connaissances sur l'autécologie des essences forestières. *Forêt Wallonne* 116 : 3-17. 
- ¹¹ 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.
- ¹² Latte N., Lebourgeois F., Claessens H. (2015). Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. *Trees* : 1-13 (doi:10.1007/s00468-015-1288-y).
- ¹³ Laurent C., Perrin D., Bemelmans D., Carnol M., Claessens H., de Cannière C., François L., Gérard É., Grégoire J.-C., Herman M., Marbaix P., Ponette Q., Quévy B., Sérusiaux É., Vincke C. (2009). *Le changement climatique et ses impacts sur les forêts wallonnes. Recommandations aux décideurs et aux propriétaires et gestionnaires*. Rapport de recherche externe, Ministère de l'Agriculture, de la ruralité, de l'environnement et du tourisme, 44 p.
- ¹⁴ Lebourgeois F., Merian P. (2012). *Principes et méthodes de la dendrochronologie*. Lefob Inra-Engref, 85 p. 
- ¹⁵ Meyn A., Buhk C., White P.S., Jentsch A. (2007). Environmental drivers of large, infrequent wildfires : the emerging conceptual model. *Progress in Physical Geography* 31(3) : 287-312.
- ¹⁶ Nanson A. (2012). Le hêtre : génétique et capacités d'adaptation. *Silva Belgica* 119 : 30-38.
- ¹⁷ Penninckx V. (2001). *Utilisation du hêtre (Fagus sylvatica L.) et du chêne pédonculé (Quercus robur L.) en tant que bioindicateurs de l'évolution de l'environnement forestier. Approche dendroécologique et dendrochimique*. Thèse de doctorat, ULB, 285 p.
- ¹⁸ Penninckx V., Meerts P., Herbauts J., Gruber W. (1999). Ring width and element concentrations in beech (*Fagus sylvatica* L.) from a periurbanforest in central Belgium. *Forest Ecology and Management* 13(1) : 23-33.
- ¹⁹ Timal G., Vanwijnsberghe S. (2009). La sylviculture de la forêt de Soignes. In : *La forêt de Soignes, Connaissances nouvelles pour un patrimoine d'avenir*. Mardaga, Wavre, 105-114.
- ²⁰ Timal G., Vanwijnsberghe S. (2015). Développement d'une stratégie de régénération en futaie régulière tenant compte de la stabilité, de l'état sanitaire et de l'âge des peuplements : le cas de la hêtraie sonienne bruxelloise. *Forêt Wallonne* 134 : 3-22. 

POINTS-CLEFS

- ▶ L'analyse des cernes de 286 hêtres répartis dans 35 sites en Belgique permet de comparer l'évolution de la croissance et de la sensibilité climatique en Soignes avec les autres régions.
- ▶ À partir des années '70, des changements marqués ont eu lieu, principalement sous l'influence accrue du climat.
- ▶ Vu l'évolution du climat, une sylviculture dynamique est préconisée pour les peuplements en place. À terme la transformation est nécessaire.
- ▶ Le faciès « cathédrale » peut être maintenu avec un risque mesuré et sur des surfaces limitées, ou obtenu avec d'autres essences.

Cette recherche a été menée grâce aux financements de Bruxelles Environnement-IBGE et de l'Accord-cadre de recherches et de vulgarisation forestières (SPW, DGO3, DNF). Elle a bénéficié de l'appui des gestionnaires forestiers des différents sites d'étude qui ont mis à disposition les arbres pour y prélever les échantillons nécessaires.

Crédits photos. Forêt Wallonne asbl (p. 24), S. Vanwijnsberghe (p. 26 haut), UGent (p. 26 bas gauche), N. Latte (p. 26 bas droite).

Nicolas Latte¹
Vincent Kint²
Thomas Drouet³
Valérie Penninckx³
François Lebourgeois⁴
Stéphane Vanwijnsberghe⁵
Hugues Claessens¹
 nicolas.latte@ulg.ac.be

¹ Gestion des Ressources forestières (ULg, GxABT)

Passage des Déportés 2 | B-5030 Gembloux

² Department of Earth and Environmental Sciences (KU Leuven)

Celestijnenlaan 200E - bus 2411 | B-3001 Leuven

³ Écologie végétale et Biogéochimie (ULB)

Boulevard du Triomphe - CP244 | B-1050 Bruxelles

⁴ Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (AgroParisTech, INRA)

14 rue Girardet | F-54042 Nancy

⁵ Bruxelles Environnement

Avenue du Port 86C - 3000 | B-1000 Bruxelles