

Résumé en anglais

From 2018 to 2020, Central Europe experienced three of the most intense drought years on record. Forests were severely impacted, and several major European tree species showed significant signs of decline. The European beech (*Fagus sylvatica*) was among the most affected species, displaying numerous symptoms such as branch dieback and high foliar deficits as early as 2019, along with tree mortality in the most severely impacted areas. In some cases, the decline was associated with attacks by secondary pests, including cambium-feeding insects and fungi. The aim of this thesis is to take advantage of this unprecedented crisis to understand the sequence of climatic, biotic, and physiological events leading to the decline of beech trees and to identify factors supporting the resilience of their radial growth.

Initially, we investigated whether secondary pests contributed to the beech decline, hypothesizing that biotic attacks exacerbate drought-induced decline when trees' defense capacities are insufficient. To this end, we studied carbon allocation to growth, storage, and reproduction functions in beech trees affected by the 2018–2020 drought, exhibiting varying levels of symptoms and insect attack intensities. Radial growth before the drought and the quantity of carbon stored in the trunk and roots were lower in trees heavily attacked by insects compared to unattacked trees. Our results suggest that secondary pests target the most vulnerable trees, while contributing to their decline.

Then, we focused on the physiological tipping points leading to either the death or resilience of beech trees. The objective was to determine whether tree health after the 2018–2020 drought was linked to past growth and changes in carbon reserve levels. This study was based on a network of plots established by the DSF (French Forest Health Service) in northeastern France. From 2020 to 2022, annual monitoring of beech health and carbon reserves was combined with a retrospective analysis of their radial growth. Trees with the most degraded health at the start of monitoring had lower carbon reserves each year than healthy trees. While non-structural carbohydrate (NSC) reserves appeared to have a limited effect on radial growth resilience to the 2018–2020 drought, they played a key role in mortality processes. Carbon reserve levels emerged as a strong predictor of tree mortality.

Finally, tree age is often considered as a vulnerability factor to drought. Additionally, lower stand density is thought to improve radial growth resistance and resilience to the drought by reducing the intensity of water deficits. However, as stand basal area increases with age, a negative effect of age could be confounded with increased competition among individuals. This chapter aimed to disentangle the effects of age and stand density on the radial growth resistance and resilience of beech to the 2018–2020 drought. The study was based on the dendrochronological analysis of a chronosequence established in the state forest of Hesse (Moselle, France), where site conditions are favorable for beech. No age effect was observed on radial growth resilience to the 2018–2020 drought. A lower basal area did not improve growth resilience to the drought if it does not result in reduced water deficit intensity. Under favorable site conditions, age does not appear to be a vulnerability factor to drought for beech trees.

Résumé en français

De 2018 à 2020, l'Europe centrale a subi trois années de sécheresses parmi les plus intenses enregistrées. Les forêts ont été sévèrement impactées et plusieurs essences européennes majeures ont montré d'importants signes de déclin. Le hêtre (*Fagus sylvatica*) a été l'une des essences les plus impactées, de nombreux symptômes comme des mortalités de branches et des déficits foliaires élevés sont apparus dès 2019, ainsi que des mortalités d'arbres dans les zones les plus sévèrement touchées. Dans certains cas, le dépérissement est associé à des attaques de ravageurs secondaires comme des insectes cambioxyphages et des champignons. L'objectif de la thèse est ainsi de profiter de cette crise inédite pour comprendre l'enchaînement des événements climatiques, biotiques et physiologiques aboutissant au dépérissement du hêtre et favorisant la résilience de sa croissance radiale.

Dans un premier temps, nous avons cherché si les ravageurs secondaires ont pu jouer un rôle dans le processus de dépérissement du hêtre, avec pour hypothèse que les attaques biotiques aggravent le dépérissement provoqué par les déficits hydriques si les capacités de défense des arbres sont insuffisantes. Pour cela, nous avons étudié l'allocation du carbone aux fonctions de croissance, stockage et reproduction chez des hêtres ayant subi la sécheresse de 2018-2020 présentant des symptomatologies et des niveaux d'attaques par les insectes différents. La croissance radiale avant la sécheresse ainsi que la quantité de carbone stockée dans le tronc et les racines sont inférieures chez les arbres les plus attaqués par les insectes par rapport aux arbres indemnes. Nos résultats suggèrent que les ravageurs secondaires du hêtre attaquent les arbres les plus vulnérables tout en contribuant à leur déclin.

Ensuite, nous nous sommes intéressés aux points de basculements physiologiques menant à la mort ou à la résilience des hêtres. L'objectif est ainsi de rechercher si l'état de santé de l'arbre après la sécheresse de 2018-2020 est lié à sa croissance passée et à l'évolution du stock de réserves carbonées. Cette étude est basée sur un réseau de placettes installé par le DSF dans le nord-est de la France. Le suivi annuel, de 2020 à 2022, de l'état sanitaire et des réserves carbonées des hêtres a été couplé à une analyse rétrospective de leur croissance radiale. Les réserves carbonées des hêtres dont l'état sanitaire au début du suivi était le plus dégradé sont chaque année inférieures à celles des arbres sains. Les réserves en NSC semblent avoir un effet limité sur la résilience de la croissance radiale à la sécheresse de 2018-2020, mais jouer un rôle prépondérant dans le processus de mortalité, le niveau des réserves carbonées apparaissant comme un bon prédicteur de mortalité des arbres.

Pour finir, l'âge des arbres est souvent considéré comme un facteur de vulnérabilité à la sécheresse. De plus, une plus faible densité de peuplement améliorerait la résistance et la résilience de la croissance à la sécheresse en réduisant l'intensité du déficit hydrique. Cependant, la surface terrière augmentant avec l'âge du peuplement, un effet négatif de l'âge pourrait être confondu avec celui d'une compétition accrue entre individus. Ce chapitre a ainsi pour but de démêler les effets de l'âge et de la densité de peuplement sur la résistance et la résilience de la croissance radiale du hêtre à la sécheresse de 2018-2020. Cette étude est basée sur l'analyse dendrochronologique d'une

chronoséquence installée en forêt domaniale de Hesse (57), où les conditions stationnelles sont favorables au hêtre. Aucun effet de l'âge n'a été observé sur la résilience de la croissance radiale à la sécheresse 2018-2020. Une plus faible surface terrière n'améliore pas la résilience à la sécheresse si cela ne se traduit pas par une diminution de l'intensité du déficit hydrique. Dans de bonnes conditions stationnelles, l'âge n'apparaît donc pas comme un facteur de vulnérabilité à la sécheresse pour le hêtre.