

Vlaanderen
is wetenschap

De toekomst van grove den in Vlaanderen: klimaatverandering, groeidynamiek en implicaties voor klimaatadaptief bosbeheer

Eindrapport SWO Dennensterfte

Kevin Maebe, Andries Saerens, Sebastiaan Verbesselt, Stien Heremans, Arthur De Haeck

INSTITUUT
NATUUR- EN BOSONDERZOEK

Auteurs:
Kevin Maebe, Andries Saerens, Sebastiaan Verbesselt, Stien Heremans, Arthur De Haeck

Reviewers:
Margot Vanhellemont, Lieve Vriens

Het INBO is het onderzoeksinstituut van de Vlaamse overheid dat via onafhankelijk toegepast wetenschappelijk onderzoek, data- en kennisontsluiting het biodiversiteitsbeleid en -beheer onderbouwt en evalueert.

Vestiging:
INBO Brussel, Herman Teirlinckgebouw, Havenlaan 88 bus 73, 1000 Brussel, België
vlaanderen.be/inbo

e-mail:
andries.saerens@inbo.be

Wijze van citeren:
Maebe, K., Saerens, A., Verbesselt, S., Heremans, S. & De Haeck, A. (2026). De toekomst van grove den in Vlaanderen: klimaatverandering, groeidynamiek en implicaties voor klimaatadaptief bosbeheer. Eindrapport SWO Dennensterfte. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2026 (70). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: 10.21436/inbor.156782252

D/2026/3241/325
Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2026 (70)
ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:
Hilde Eggermont

Foto cover:
Overzichtsfoto van een dennenbestand in het Meerdaalwoud (MEO, Meerdaal Oost)

Dit onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van:
Agentschap voor Natuur en Bos
https://natuurenbos.be/

AGENTSCHAP
NATUUR & BOS

Dit werk valt onder een Creative Commons Naamsvermelding 4.0 Internationaal-licentie.

INSTITUUT
NATUUR- EN
BOSONDERZOEK

DE TOEKOMST VAN GROVE DEN IN VLAANDEREN: KLIMAATVERANDERING, GROEIDYNAMIEK EN IMPLICATIES VOOR KLIMAATADAPTIEF BOSBEHEER

Eindrapport SWO Dennensterfte

Kevin Maebe, Andries Saerens, Sebastiaan Verbesselt, Stien Heremans, Arthur De Haeck

10.21436/inbor.156782252
SWO-ANB-INBO-2023-04

Vlaanderen
is wetenschap

www.vlaanderen.be/inbo

Dankwoord/Voorwoord

Onze erkenning gaat uit naar het Woodlab (UGCT, UGent) voor de fijne samenwerking, het gebruik van de technologie en de inhoudelijke expertise. Een uitdrukkelijk woord van dank aan Jan Van den Bulcke en Louis Verschuren voor hun professionele ondersteuning en advies.

We zijn de vrijwilligers Michael Pieters en Laura Herregodts zeer erkentelijk voor hun onmisbare en toegewijde hulp bij het identificeren van de boorkernen.

Verder bedanken we Margot Vanhellemont en Lieve Vriens voor de uitvoerige interne review van dit rapport, alsook alle leden van de stuur- en klankbordgroep voor de fijne dynamiek, inhoudelijke sturing en waardevolle feedback.

Ten slotte bedanken we opdrachtgever ANB (Agentschap voor Natuur en Bos) voor het prettige partnerschap en de nuttige discussies, met een bijzondere vermelding voor Wim Buysse voor de zorgvuldige begeleiding en het nalezen van het rapport.

Samenvatting

De grove den (*Pinus sylvestris*) bevindt zich in Vlaanderen op een beslissend kantelpunt. Hoewel deze boomsoort een algemene en doorgezette groei vertoont die gepaard gaat met een opmerkelijke veerkracht, zien we ook vanaf 2018 pleksgewijs, massale harsuitvloei, kankervorming en abrupte (kroon-)sterfte. Deze symptomen worden veroorzaakt door de schimmel *Sphaeropsis sapinea*. Scheutsterfte was tot nog toe het meest bekende symptoom dat door deze schimmel werd veroorzaakt. Aangezien deze pathogeen van nature als symptoomloze endofyt in gezonde bomen aanwezig kan zijn, vormen de waarnemingen van deze meer uitgebreide symptomen een duidelijk signaal dat veranderende omgevingsomstandigheden de balans tussen boom en schimmel fundamenteel hebben veranderd. Hitte-extremen, droogte en een aanhoudend hoge stikstofbelasting zorgen er enerzijds voor dat de schimmel meer in zijn optimum komt en anderzijds verzwakt deze meervoudige stress de weerbaarheid van grove den onder toenemende druk. Dit vraagt bijzondere aandacht omdat grove den de meest voorkomende boomsoort is in Vlaanderen, en in circa 50 % van de bosbestanden dominant voorkomt. Anderzijds heeft deze soort een hoge biodiversiteitswaarde als habitat en voedselbron.

Onderzoek naar de langetermijngroeidynamiek onthult namelijk een opmerkelijke groeiparadox. Tussen 1954 en 2024 vertoonde de grove den over het algemeen een significante positieve trend in radiale groei. Milde winters, langere groeiseizoenen en een geleidelijke opwarming stimuleerden decennialang de aanwas. Aan deze historische groeispurt lijkt nu echter een einde te komen: de recent opkomende klimaatstress door extreme droogte en hitte begint de eerdere groeivoordelen te overschaduwen. Op tal van locaties vlakt de groei af of slaat deze om in een daling, wat aantoont dat de grenzen van deze fysiologische rek zijn bereikt. Toekomstprojecties onderstrepen de ernst van deze omslag: onder de huidige klimaatscenario's verslechteren de omstandigheden vanaf het midden van de eeuw in die mate dat de gemiddelde boomgroei rond 2060 volledig stilvalt. Dit is een indicatie voor wijdverbreide sterfte binnen enkele decennia.

De sleutel tot deze dynamiek ligt in de wisselwerking tussen verschillende klimaatfactoren. Waar de grove den historisch voordeel haalde uit een vroeger startend en langer groeiseizoen alsook een geleidelijke gemiddelde temperatuurstijging, haalt de toename van extreme hittedagen (> 30 °C) deze winst nu steeds meer onderuit. Vooral wanneer extreme hitte samenvalt met droogte (*compound events*), ontstaat acute fysiologische stress. Hier staat tegenover dat grove den tot dusver wel een opmerkelijk snel herstel vertoont na afzonderlijke droogte of hittegolven, zonder langdurige groeidepressies (*legacy effects*), wat duidt op een goede veerkracht van de overlevende bomen. Modellering en toekomstprojecties laten echter uitschijnen dat deze huidige veerkracht geen garantie is voor de toekomst wanneer weersextremen sneller op elkaar zullen volgen. Een bijkomende bevinding is dat er voorlopig geen meetbaar groeiverschil bestaat tussen visueel verzwakte en gezonde bomen. Waar eerder aangenomen werd dat vitaliteitsverlies zich meestal ook in dalende aanwas vertaalt, doen deze resultaten vermoeden dat abrupte sterfte een meer voorkomend probleem is dan algemeen gedacht. Dit noodzaakt tot verder onderzoek.

Op groeiplaatsniveau sturen bodemtextuur, waterhuishouding en stikstofdepositie de basisgroei niet direct aan, maar ze bepalen wel hoe hard de klimaatschokken aankomen. Bomen in bestanden met een hoog grondvlak ondervinden sterke concurrentie om water en licht, wat hun vermogen om gunstige omstandigheden te benutten beperkt. Om deze schade op grootschalige wijze op te volgen, biedt remote sensing duidelijke perspectieven. Hoewel

luchtbeelden kampen met vervormingen, schaduwwerking en fenologische ruis, levert de analyse van *Sentinel*-2 satellietdata via een NDVI-drempelwaardebepaling veelbelovende resultaten op voor tijdige detectie van niet-vitale boomkronen.

Deze inzichten vragen om een daadkrachtige heroriëntatie van het bosbeheer en -beleid. Een massale of preventieve kap van de grove den is ongewenst; de soort behoudt haar waarde op schrale, zure zandgronden. De oplossing ligt in een versneld omvormingsbeheer dat aangepast is aan de lokale omstandigheden, waarbij klimaatadaptatie centraal staat. Door de natuurlijke verjonging van dennen te ondersteunen, pleksgewijs groeiplaatsgeschikte loofboomsoorten in te brengen, structuurdiversiteit te verhogen en het bosmicroklimaat te beschermen via een gesloten kronendak, wordt de basis gelegd voor een veerkrachtig en heterogeen bos. Gecontroleerde dunning kan op droge locaties de druk op het beschikbare bodemwater verlichten. Het beleid moet deze transitie ondersteunen door adaptatiebeheer structureel te faciliteren, terreinbeheerders de nodige handelingsruimte te bieden en te investeren in een overkoepelende monitoring die groei, krooncondition en fysiologische stressindicatoren combineert. De problematiek rond de grove den is geen lokaal incident, maar een vroegtijdige waarschuwing die vraagt om een toekomstbestendige transformatie van het Vlaamse boslandschap.

Aanbevelingen voor beheer en/of beleid

Context

De grove den (*Pinus sylvestris* L.) is de meest voorkomende boomsoort in Vlaanderen, en vormt een aanzienlijk aandeel van het Vlaamse bosbestand. De vitaliteit en toekomstbestendigheid van deze soort onder veranderende klimaatomstandigheden zijn daarom geen detailvraagstuk, maar relevant voor de toekomst van een groot deel van onze bossen, hun geassocieerde biodiversiteit, en de ecosysteemdiensten die deze leveren.

De urgentie wordt onderstreept door recente signalen op het terrein. Waar de schimmel, *Sphaeropsis sapinea*, traditioneel enkel milde scheutsterfte veroorzaakte, wordt er sinds 2018 in Vlaanderen een forse uitbreiding van de symptomen vastgesteld: massale harsuitvloei, kankervorming en zware tak- en kroonsterfte. Deze meldingen zijn bovendien gebiedsdekkend en wijzen daarmee op een problematiek die duidelijk verder reikt dan enkele lokale aantastingshaarden. Ook in onze buurlanden worden toenemende vitaliteitsproblemen en sterfte bij grove den gerapporteerd. Dit wijst op een bredere ontwikkeling waarin klimaatgerelateerde stress en biotische aantastingen elkaar versterken.

Deze grootschalige Vlaamse dendrochronologische studie (600 bomen over 50 locaties) biedt unieke inzichten in de wisselwerking tussen klimaatvariabelen en de vitaliteit van de grove den op populatieniveau:

- **Groeiparadox:** waar warmere temperaturen de groei vroeger bevorderden, werkt toenemende hitte nu juist als een rem.
- **Veerkracht onder druk**: hoewel de grove den van nature veerkrachtig is en snel kan herstellen, raakt dit herstelvermogen in het gedrang door de opstapeling van extreme hittestress, aanhoudende droogte en suboptimale lokale groeiplaatsfactoren.
- **Toekomstperspectief**: de groei dreigt tegen 2060 volledig stil te vallen, wat wijst op wijdverspreide boomsterfte.

Dit onderzoek ontrafelt het samenspel tussen boomvitaliteit en het veranderende klimaat en levert zo cruciale inzichten op voor het beheer en beleid.

Implicaties voor bosbeheer

De resultaten geven geen aanleiding om grove den als klimaatongeschikte soort te beschouwen. De soort vertoont nog steeds een aanzienlijke groeicapaciteit en herstelvermogen en laat na individuele extreme gebeurtenissen geen duidelijk langdurige groeidepressie zien. Tegelijkertijd neemt hittestress toe en wordt een groeiafname verwacht in de komende decennia. De beheeropgave ligt daarom niet in een massale vervanging van grove den, maar **in het behouden van de soort waar ze goed presteert en tegelijk het spreiden van klimaatrisico's binnen bosbestanden**.

Gezien het grote aandeel van grove den in het Vlaamse bosbestand vraagt de verwachte klimaatontwikkeling om een doordachte en actiegerichte terreinstrategie:

- **Blijvende rol, geen massale vervanging**: De historische doorgezette groei toont aan dat de grove den zeker nog een plaats heeft in onze bossen, in het bijzonder op schrale en zure gronden. Massale vervanging is dan ook onnodig en ongewenst. De soort kan behouden blijven, weliswaar als onderdeel van veerkrachtigere, heterogene en gemengde bossen die de (thermische) extremen beter bufferen.

- **Versnel klimaatadaptief beheer**: Door het structureel toenemende, groeiremmende effect van droogte en hittestress, is snelle aanpassing noodzakelijk. Om deze toenemende klimaatstress het hoofd te bieden moeten we de reeds gekende, lokaal aangepaste klimaatadaptieve maatregelen breder en sneller uitrollen. Wacht niet op zichtbare schade, maar werk preventief aan structuur-, soorten- en genetische diversiteit en aan groeiplaatscondities die de weerbaarheid van bossen vergroten. Hierin is differentiatie een belangrijk principe: pas de manier waarop klimaatadaptief beheer uitgevoerd wordt aan, aan de lokale omstandigheden. Een *one-size-fits-all* benadering volstaat hierbij niet.
- **Monitor vitaliteit breder dan via groei alleen:** Het ontbreken van een statistisch significant groeiverschil tussen verzwakte en niet-verzwakte bomen suggereert dat radiale groei een slechte indicator is om beginnende vitaliteitsproblemen of het risico op plotse sterfte te detecteren. Een geïntegreerde monitoring van groei, krooncondition, aantastingssymptomen en mortaliteit is daarom belangrijk. Vooral de vraag of de momenteel waargenomen symptomen samenhangen met latere sterfte verdient verdere opvolging.
- **Blijf alert voor secundaire aantastingen van ziektes en plagen:** Hoewel deze studie het effect van klimaatverandering op biotische stressoren niet onderzocht, wordt het risico op secundaire ziektes en plagen onder toenemende klimaatstress steeds reëler. Verzwakte bomen zijn een magneet voor pathogenen. In een bosbestand dat hoofdzakelijk uit één soort bestaat, kan dit leiden tot abrupte, grootschalige mortaliteit. Waakzaamheid op het terrein is en blijft geboden.

Beleidsaanbevelingen (strategisch niveau)

De resultaten vragen om een beleid dat niet uitsluitend reageert op behoud of reeds zichtbare bossterfte, maar inzet op **preventieve en gedifferentieerde klimaatadaptatie**. De aanwezige veerkracht van grove den biedt daarbij een gunstige uitgangspositie, maar toenemende gevoeligheid voor droogte en extreme hitte maakt het noodzakelijk om risico's tijdig te spreiden. Dit vereist van het beleid:

- **Maak preventief adaptatiebeheer financieel en juridisch haalbaar**: Voorzie voldoende structurele middelen en tijd voor maatregelen die de veerkracht van bossen verhogen vóór grootschalige schade optreedt. Adaptatiebeheer vraagt investeringen waarvan de baten zich vaak pas op langere termijn manifesteren. Beleidsinstrumenten moeten daarom niet alleen behoud of herstel na schade ondersteunen, maar ook preventieve diversificatie en omvorming faciliteren. Zonder gerichte, ondersteunende maatregelen dreigt het ecosysteemfunctioneren en de biodiversiteit terug te lopen en komt de belangrijke bufferende werking van grove dennenbossen verder onder druk te staan. Een beleidskader dat deze proactieve vorm van klimaatadaptatie de prioriteit geeft die ze nodig heeft, dringt zich op.
- **Geef terreinbeheerders ruimte voor gedifferentieerd beheer**: De resultaten tonen dat klimaat, waterbeschikbaarheid en groeiplaatscondities op elkaar inwerken. Een uniform beheer voor alle grove-dennenbestanden is daarom niet wenselijk. Beleidskaders moeten voldoende ruimte bieden om maatregelen af te stemmen op lokale groeiplaatscondities, bestandssamenstelling, vitaliteit en verwachte klimaateffecten.

- **Versterk kennisdeling en ondersteuning van terreinprofessionals**: Ondersteun boswachters en beheerders met praktijkgerichte opleidingen, professionele kennisdeling, praktische monitoringsinstrumenten en netwerkvorming. De complexe interactie tussen klimaat, boomvitaliteit, ziektes en plagen vraagt immers om een voortdurende vertaalslag van wetenschappelijke kennis naar beslissingen op het terrein.
- **Blijf investeren in terreingericht onderzoek**: De resultaten tonen aan dat de klimaateffecten op boomgroei niet vanuit afzonderlijke klimaatvariabelen kunnen worden begrepen. Verder onderzoek moet daarom niet alleen de afzonderlijke effecten van temperatuur en waterbeschikbaarheid bestuderen, maar vooral hun interacties en de mogelijke gevolgen van toenemende extremen. Daarbij is het belangrijk om wetenschappelijke kennis te vertalen naar concrete indicatoren en beheersaanbevelingen voor bosbeheerders. Investeren in opvolgonderzoek voorkomt dat de opgebouwde kennis en infrastructuur verloren gaan en maakt het mogelijk om de huidige signalen verder te duiden.
- **Bouw structurele monitoring en vroegtijdige signalering uit**: Investeer in een langetermijnmonitoring waarin klimaat, groei, vitaliteit, aantastingssymptomen en mortaliteit gezamenlijk worden opgevolgd, naast andere indicatoren voor natuurkwaliteit. Een geïntegreerd monitoringssysteem kan helpen om na te gaan of de huidige symptomen voorlopers zijn van latere mortaliteit en om veranderingen in de veerkracht van grove den tijdig te detecteren.

Conclusie

De toenemende vitaliteitsproblemen en sterfte bij grove den is meer dan een beheeruitdaging voor één boomsoort. Ze kan worden gezien als een vroegtijdig signaal van de klimaatkwetsbaarheid van Vlaamse bossen in het algemeen. Tegelijkertijd toont deze studie dat klimaatkwetsbaarheid niet gelijkstaat aan een onmiddellijke of lineaire achteruitgang.

Grove den combineert momenteel een aanzienlijke groeicapaciteit met het vermogen om na individuele extreme droogte- en hittegebeurtenissen de groei relatief snel te hervatten. Tegelijkertijd neemt de gevoeligheid voor extreme hitte doorheen de tijd toe. Deze combinatie wijst erop dat de soort momenteel nog over een zekere veerkracht beschikt, maar dat deze veerkracht onder toenemende hittestress steeds sterker op de proef wordt gesteld.

De studie laat zien waarom de klimaatrespons van grove den in Vlaanderen niet vanuit één enkele limiterende factor kan worden begrepen. Temperatuur, waterbeschikbaarheid, extreme hitte en lokale groeiplaatscondities beïnvloeden elkaar en bepalen gezamenlijk de uiteindelijke groeirespons. Juist het expliciet aantonen van deze interacties vormt een belangrijke meerwaarde van deze studie en biedt een genuanceerder kader voor de beoordeling van de toekomstige ontwikkeling van grove den.

Voor het bosbeheer betekent dit dat grove den niet als een afgeschreven soort moet worden beschouwd, maar evenmin als een soort die zonder aanpassing de klimaatverandering onbeperkt zal kunnen opvangen. **Een gericht behoud waar de soort goed presteert, risicospreiding door meer diversiteit en preventieve klimaatadaptatie vormen samen de meest aangewezen strategie**. Dit vraagt om een beleidskader dat ruimte biedt voor een preventieve en gedifferentieerde adaptatiestrategie, teneinde adequaat te reageren op klimaatstress en grootschalige, moeilijk omkeerbare schade te beperken. De opgebouwde expertise en methodologische basis bieden bovendien een concrete opportuniteit om via gericht vervolgonderzoek de huidige signalen verder te duiden en zo de wetenschappelijke basis voor toekomstig beheer verder te versterken.

English abstract

Scots pine (*Pinus sylvestris*) in Flanders has reached a decisive tipping point. Although this tree species generally displays sustained historical growth alongside remarkable resilience, widespread site-specific resin bleeding, canker formation, and abrupt (canopy) mortality have been observed since 2018. These symptoms are caused by the fungal pathogen *Sphaeropsis sapinea*. Shoot blight was previously the most widely recognized symptom associated with this fungus. However, because this pathogen can naturally occur as a symptomless endophyte within healthy trees, these more severe and extensive symptoms clearly indicate that changing environmental conditions have fundamentally disrupted the host–pathogen balance. Extreme heat, drought, and persistent high nitrogen deposition create optimal conditions for the fungus while simultaneously weakening the defense capacity of Scots pine under escalating environmental pressure. This demands urgent attention given that Scots pine is the most common tree species in Flanders, dominating approximately 50% of forest stands, while also harboring significant biodiversity value as both habitat and food source.

Investigating long-term growth dynamics reveals a striking growth paradox. Between 1954 and 2024, Scots pine exhibited an overall significant positive trend in radial growth. Mild winters, extended growing seasons, and gradual warming stimulated radial increment for decades. However, this historical growth spurt now appears to be coming to an end: recently emerging climate stress driven by extreme heat and drought is increasingly overshadowing past thermal advantages. Across numerous sites, growth is plateauing or shifting into a decline, demonstrating that the limits of physiological tolerance have been reached. Future projections underscore the severity of this shift: under current climate scenarios, growing conditions deteriorate post-mid-century to such an extent that average tree growth ceases entirely around 2060—an indicator of potential widespread forest dieback within a few decades.

The key to these dynamics lies in the interplay between different climatic drivers. While Scots pine historically benefited from earlier spring onset, longer growing seasons, and rising average temperatures, the increasing frequency of extreme heat days (> 30 °C) now steadily erodes these gains. Severe physiological stress is particularly triggered when extreme heat coincides with drought (compound events). Conversely, surviving trees have thus far shown remarkably rapid recovery following isolated heatwaves or droughts without displaying prolonged growth depressions (legacy effects), pointing to strong inherent resilience. However, modeling and projections suggest that current resilience offers no guarantee for the future as weather extremes recur at higher frequencies. An additional key finding is the absence of a measurable growth difference between visually decline-stricken and apparently healthy trees. While it was previously assumed that crown vitality loss directly translates into reduced growth, these results suggest that abrupt mortality is far more prevalent than commonly assumed. This warrants further investigation.

At the site level, soil texture, hydrology, and nitrogen deposition do not directly drive baseline growth, but they strongly modulate the severity of climate impacts. Trees in high basal area stands experience intense competition for water and light, restricting their capacity to exploit favorable growing conditions. To monitor this damage across large spatial scales, remote sensing offers valuable opportunities. Although aerial imagery suffers from spatial distortion, shadow effects, and phenological noise, analyzing Sentinel-2 satellite data using NDVI thresholding yields promising results for the early detection of declining tree canopies.

These insights necessitate a decisive reorientation of forest management and policy. A blanket or preventive clear-cutting of Scots pine is unadvisable; the species retains its ecological and

silvicultural value on nutrient-poor, acidic sandy soils. The solution lies in accelerated, site-adapted conversion management centered around climate adaptation. By supporting natural pine regeneration, selectively introducing site-suited broadleaved species, enhancing structural diversity, and preserving the forest microclimate through continuous canopy cover, a resilient and heterogeneous forest structure can be established. Controlled thinning on dry sites can further alleviate competition for available soil water. Policy frameworks must support this transition by structurally facilitating adaptive management, granting forest managers necessary operational flexibility, and investing in integrated monitoring systems that combine growth data, canopy condition, and physiological stress indicators. The decline of Scots pine is not an isolated local incident, but an early warning sign demanding a future-proof transformation of the Flemish forest landscape.

Inhoudstafel

Dankwoord/Voorwoord 2
Samenvatting 3
Aanbevelingen voor beheer en/of beleid 5
English abstract 8
1 Inleiding 15
2 Literatuurstudie gezondheidstoestand grove den 17
2.1 Inleidende context 17
2.1.1 Aanleiding en hypothese 17
2.1.2 Klimaatverandering in Vlaanderen 17
2.1.2.1 Temperatuur 17
2.1.2.2 Neerslag 18
2.1.2.3 Grondwater 19
2.1.2.4 Klimaatmodellen 20
2.1.3 Stikstofdruk in Vlaanderen 21
2.2 Soortbeschrijving grove den 23
2.2.1 Verspreidingsgebied 23
2.2.2 Anatomie en fysiologie 24
2.2.3 Belang 25
2.2.4 Groeiplaats 26
2.2.4.1 Algemeen 26
2.2.4.2 Klimaat-groei respons 27
2.3 Gezondheidstoestand grove den 27
2.3.1 Internationaal 27
2.3.2 Vlaanderen 28
2.4 Ziektes en plagen 29
2.4.1 Veel voorkomende ziektes en plagen van grove den in Vlaanderen 30
2.4.1.1 Insecten 30
2.4.1.1.1 *Phaenops cyanea* - blauwe dennenprachtkever 30
2.4.1.1.2 *Ips sexdentatus* - zestand dennenschorskever 31
2.4.1.1.3 *Tomicus* piniperda - Dennenscheerder 32
2.4.1.1.4 *Ips acuminatus* 33
2.4.1.1.5 *Thematopoea pityocampa* - dennenprocessierups 34
2.4.1.1.6 *Haematoloma* dorsatum - roodzwarte dennencicade 36
2.4.1.1.7 *Hylobius abietis* - grote dennensnuitkever 36

2.4.1.2 Schimmels 36
2.4.1.2.1 *Sphaeropsis sapinea* 36
2.4.1.2.2 *Dothistroma septosporum* / *D. pini* - rodebandjesziekte 39
2.4.1.2.3 *Lophodermium seditiosum* - dennenschot 40
2.4.1.2.4 *Armillaria mellea* - honingzwam 41
2.4.2 Mogelijke nieuwe pathogenen 42
2.4.2.1 *Lecanosticta acicola* 42
2.4.2.2 *Bursaphelenchus xylophylus* - Dennenhoutnematode 42
2.4.2.3 *Fusarium circinatum* 43
2.5 Hypotheses sterfte 45
2.5.1 Droogte 45
2.5.1.1 Voorgeschiedenis 45
2.5.1.2 Seizoensvariabelen 46
2.5.1.3 Grondvlak 47
2.5.1.4 Bodemtextuur 47
2.5.1.5 Grondwatertafel 47
2.5.1.6 Leeftijd 48
2.5.1.7 Bosrand 48
2.5.2 Hitte *versus* droogte 48
2.5.3 Ziektes en plagen 48
2.6 Beheer 50
2.6.1 Tegen droogte 50
2.6.1.1 Dunnen 50
2.6.1.2 Mengen 51
2.6.1.3 Herkomsten 52
2.6.2 Tegen ziektes en plagen 53
2.6.2.1 Dunnen 53
2.6.2.2 Dood hout 53
3 Onderzoeksvragen en hypotheses 54
4 Materiaal en Methodes 56
4.1 Dendrochronologie 56
4.1.1 Studiegebied en studiesites 56
4.1.1.1 Steekproef 56
4.1.2 Veldwerk en staalname 57
4.1.2.1 Veldopname 57
4.1.2.2 Staalname 57

4.1.3 Jaarringbreedte 58
4.1.3.1 Opmeten jaarringbreedtes 58
4.1.3.2 Verwerking jaarringbreedtes en kwaliteitscontrole 58
4.1.3.3 Basal Area Increment (BAI) 59
4.1.3.4 Correctie van boomgroei (BAI) 60
4.1.3.4.1 Detrending en RWI 61
4.1.3.4.2 Inschatten cambiale leeftijd 61
4.1.3.4.3 Globale *Regional Curve Standardization* (RCS) 62
4.1.3.4.4 *Multiple Regional Curve Standardization* (MRCS) 62
4.1.3.5 Kwaliteitscontrole: rbar en EPS 63
4.1.4 Omgevingsvariabelen 63
4.1.4.1 Klimaatdata 63
4.1.4.1.1 *Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index* (SPEI) 64
4.1.4.1.2 Temperatuur 64
4.1.4.1.3 Hittestress 65
4.1.4.1.4 Detrending van de klimaatgegevens 65
4.1.4.2 Bodemdata 65
4.1.4.3 Stikstofdepositiegegevens 66
4.1.5 Selecteren van klimaatparameters 67
4.1.5.1 Analyses van klimaatvariabiliteit 67
4.1.5.2 Correlatieanalyse (RWI met klimaatvarabelen) 67
4.1.5.3 Selectie en visualisatie van resultaten 68
4.1.5.4 Temporele ontwikkeling van klimaatvariabelen 68
4.1.6 Modelleren 68
4.1.6.1 Boomgroeimodel 68
4.1.6.1.1 Algemeen boomgroeimodel 68
4.1.6.1.2 Boomgroei per site 70
4.1.6.1.3 Boomgroei bij verzwakte *versus* minder-verzwakte bomen 71
4.1.6.2 Klimaatmodellering 71
4.1.6.2.1 Klimaatmodel (1954-2024) 71
4.1.6.2.2 Boom-specifieke heterogeniteit in de respons op hittestress 74
4.1.6.2.3 Ruimtelijke variatie in hittestressrespons 75
4.1.6.2.4 Verandering doorheen de tijd 75
4.1.6.3 Stikstofdepositie (2000-2024) 75
4.1.6.4 Klimaatprojecties 77
4.2 Remote sensing 77

4.2.1 Luchtbeelden 78
4.2.1.1 Data voorbereiding 78
4.2.1.2 Analyse -winterbeeld 79
4.2.1.3 Analyse zomerbeeld 81
4.2.2 Satellietbeelden 84
4.2.2.1 Aanmaak referentie data 84
4.2.2.2 Evaluatie van bestaand satellietproduct: Standing Deadwood (Deadtrees.earth) 86
4.2.2.3 Ontwikkeling eigen modellen voor stalletiettijdsreeksdata 86
5 Resultaten 89
5.1 Dendrochronologie 89
5.1.1 Onderzoeksvraag 1: hoe is de boomgroeitrend voor grove den in Vlaanderen 89
5.1.1.1 Hypothese 1: de groei van grove den neemt de laatste decennia af 89
5.1.1.1.1 Trend in jaarringbreedtes 89
5.1.1.1.2 Jaarringbreedte en leeftijd 89
5.1.1.1.3 Basal Area Increment (BAI) 90
5.1.1.1.4 Regional Curve Standardization Index (RCS) 92
5.1.1.1.5 Verschil in RCS tussen verzwakte en niet-verzwakte bomen? 94
5.1.1.1.6 Trends in RCS per site 94
5.1.1.2 Hypothese 2: de groei van grove den is lager op droge en zandige groeiplaatsen 96
5.1.1.2.1 Impact van groeiplaats op de boomgroei 96
5.1.1.2.2 Impact van de interactie tussen groeiplaats en grondvlak op boomgroei 97
5.1.1.3 Hypothese 3: de groei van grove den is optimaal bij een grondvlak rond 25 m²/ha en neemt af bij lagere of hogere waarden 97
5.1.1.3.1 Impact van grondvlak op de boomgroei 97
5.1.1.3.2 Optimum van grondvlak voor boomgroei 98
5.1.1.3.3 Impact van de interactie tussen groeiplaats en het grondvlak op de boomgroei 98
5.1.2 ONDERZOEKSVRAAG 2: impact van klimaat op de groei van grove den 98
5.1.2.1 Hypothese 4-5: droge, warme lentes en/of zomers hebben een negatieve invloed op boomgroei 100
5.1.2.2 Hypothese 6: Bomen op droge en zandige groeiplaatsen reageren sterker op hitte en droogte dan bomen op andere groeiplaatsen 102
5.1.2.3 Hypothese 7: Extreme droogte en/of hitte hebben een negatief effect op de boomgroei 103
5.1.2.3.1 Klimaatmodel 103
5.1.2.3.2 Moving-window 106

5.1.2.3.3 Hittestressrespons en variatie tussen bomen, sites en doorheen de tijd 107
5.1.2.4 Samenvatting klimaatmodel 110
5.1.2.5 Hypothese 8: Een hogere stikstofdepositie gaat gepaard met een lagere groeisnelheid van grove den & Hypothese 9: De negatieve groeirespons van grove den op droogte en hitte is sterker bij een hogere stikstofdepositie 110
5.1.2.5.1 Stikstofmodel 110
5.1.2.6 Samenvatting stikstofmodel 111
5.1.2.7 Vergelijking van het klimaat- en stikstofmodel 112
5.1.2.8 Klimaat-groeimodel 113
5.2 Remote sensing 114
5.2.1 Luchtbeelden 114
5.2.1.1 Resultaten winterbeeld 114
5.2.1.2 Resultaten model CIR-zomerbeeld 2021 117
5.2.2 Satellietbeelden 120
5.2.2.1 Evaluatie Standing Deadwood rasterproduct Deadtrees.earth 120
5.2.2.2 Evaluatie eigen ontwikkelde modellen voor analyse stalletiettijdsreeksdata 121
6 Discussie 124
6.1 Dendrochronologie 124
6.1.1 Toename groei van grove den in Vlaanderen tussen 1954-2024 124
6.1.2 Toekomstige ontwikkeling van de groei 125
6.1.3 Groeiplaatscondities als context voor groei 125
6.1.4 Klimaat als drijvende kracht: temperatuur, water en hitte 127
6.1.5 Invloed van stikstofdepositie 130
6.1.6 Implicaties voor bosbeheer in Vlaanderen 131
6.1.7 Beperkingen en toekomstig onderzoek 133
6.1.8 Conclusie 135
6.2 Remote sensing 137
6.2.1 Luchtbeelden 137
6.2.2 Satellietbeelden 138
6.3 Wetenschappelijke kernbevindingen 139
Referenties 141
Bijlage 158
Lijst van figuren 201
Lijst van tabellen 211

1 INLEIDING

In 2018 stelden medewerkers van ANB en INBO kaarsvetachtige harsuitvloei vast op stammen van grove den (*Pinus sylvestris* L.) in Ophovenderheide (Oudsbergen) en later die week ook in Rijckevelde (Brugge). In Nederland werden ondertussen gelijkaardige symptomen vastgesteld. In eerste instantie werd gedacht aan de relatief bekende 'Harsdas', aangezien deze soort eveneens harsafscheidingen op takken en stam kan veroorzaken. Na labo-analyse en het bestuderen van coupes van houtstalen door het FAVV[1] bleek echter dat de symptomen verband hielden met een verregaande aantasting door de schimmel *Sphaeropsis sapinea*. Vanaf 2018 stelde INBO ook in het Stropersbos (Stekene), het Pietersembos (Maasmechelen) en Hertberg (Westerlo) zwaar aangetaste dennen vast (Diagnosecentrum, INBO AdviezenBB).

Sinds de jaren 2010 werd in Vlaanderen een toename vasgesteld van gehele of gedeeltelijke boomsterfte bij grove den. Ook in verschillende Europese landen worden toenemende sterfte en vitaliteitsproblemen bij deze soort gerapporteerd. Een recente synthese toont aan dat droogtegerelateerde sterfte bij grove den de voorbije twee decennia is toegenomen en dat tegenwoordig ook hoge sterftecijfers worden vastgesteld binnen het klimatologische optimum van de soort (Bose *et al*., 2024). Opvallend is daarbij dat niet alleen de omvang van de sterfte lijkt toe te nemen, maar ook het waargenomen symptoombeeld. Massale harsuitvloei, kankervorming en ernstige tak- en kroonsterfte kunnen voorkomen bij zware aantastingen door *S. sapinea* (Blumenstein *et al*., 2021). De betrokkenheid van *S. sapinea* is bijzonder relevant omdat deze schimmel voorheen vooral bekend was als veroorzaker van *Diplodia*-scheutsterfte. De huidige aantastingen kunnen daarom mogelijk worden beschouwd als een uitbreiding van het eerder bekende symptoombeeld. Tegelijkertijd gaat het niet noodzakelijk om een pathogeen. *Sphaeropsis sapinea* kan ook als symptoomloze endofyt in grove den aanwezig zijn. Dit werd onder meer aangetoond in Duitsland en Finland, waar de schimmel in gezonde of asymptomatische bomen werd aangetroffen (Bußkamp *et al*., 2020; Terhonen *et al*., 2021). De huidige problematiek roept de vraag op of veranderende omgevingsomstandigheden de interactie tussen een reeds aanwezige schimmel en zijn gastheer hebben gewijzigd.

Een belangrijke kandidaat hiervoor is de toenemende frequentie en intensiteit van droogte- en hitteperioden. Droogte wordt beschouwd al een belangrijke factor bij de recente sterfte van grove den en kan bovendien de gevoeligheid van bomen voor biotische stressoren verhogen (Bose *et al*., 2024). Voor *S. sapinea* zijn er eveneens aanwijzingen voor een dergelijke interactie. Experimenteel onderzoek toont aan dat waterbeschikbaarheid de interactie tussen de schimmel en grove den beïnvloedt en dat droogtestress de ontwikkeling van necrose na infectie kan versterken (Blumenstein *et al*., 2021). Herhaalde perioden van droogte en hitte kunnen daardoor mogelijk bijdragen aan een sterkere manifestatie van een schimmel die reeds in de boom aanwezig is (Bußkamp *et al*., 2020).

Grove den wordt traditioneel beschouwd als een relatief droogtetolerante boomsoort. Dat deze soort nu toch in toenemende mate met vitaliteitsproblemen en sterfte wordt geconfronteerd, maakt de problematiek relevant binnen het bredere kader van de veranderende weerbaarheid van Vlaamse bossen. Naast klimaatgerelateerde stress kunnen ook andere omgevingsfactoren de groei en vitaliteit van bomen beïnvloeden. Voor Vlaanderen is met name de hoge

[1] Federaal Agentschap voor de veiligheid van de voedselketen

stikstofdepositie relevant. Een verhoogde stikstofbelasting kan gevolgen hebben voor de nutriëntenbalans, wortelontwikkeling en mycorrhizale associaties en daarmee mogelijk de weerbaarheid van bomen beïnvloeden. Bij grove den is aangetoond dat zowel verhoogde stikstofbelasting als droogtestress effecten kunnen hebben op de biomassa en functionaliteit van fijne wortels en op hun mycorrhizale associaties (Palátová, 2002). De combinatie van klimaatstress en andere omgevingsfactoren kan daarom een belangrijke rol spelen in de waargenomen veranderingen in groei en vitaliteit van grove den.

De toegenomen sterfte lijkt mogelijk een gevolg van **meervoudige stress**, waarbij klimatologische, groeiplaats- en omgevingsfactoren de groei en vitaliteit van bomen gezamenlijk kunnen beïnvloeden. Droogte en hitte kunnen de fysiologische toestand van de boom onder druk zetten, waarbij zowel directe effecten op de groei als na-ijleffecten in het daaropvolgende groeiseizoen kunnen optreden. De gevoeligheid voor dergelijke extremen kan bovendien verschillen tussen groeiplaatstypes, bijvoorbeeld afhankelijk van bodemtype en bodemvochtigheid. Ook stikstofdepositie kan hierbij een rol spelen en mogelijk de groeirespons op droogte en hitte beïnvloeden. Tegelijkertijd kunnen verschillen in standstructuur, zoals het grondvlak, samenhangen met de groeisnelheid van bomen. Welke van deze factoren het sterkst bijdraagt aan de veranderingen in groei en vitaliteit, en hoe zij onderling interageren, is vooralsnog onvoldoende duidelijk.

Naast het begrijpen van de onderliggende groeiprocessen is ook het ruimtelijk detecteren van beschadigde en aangetaste bomen relevant. De toenemende omvang van boomschade en -sterfte vraagt immers om methoden waarmee veranderingen in vitaliteit op grotere ruimtelijke schaal kunnen worden opgevolgd. Remote sensing biedt hiervoor mogelijkheden, doordat dronebeelden, luchtbeelden en of satellietbeelden informatie kunnen leveren over de toestand van bomen over grotere oppervlakten. De verschillende beeldtypen verschillen echter in ruimtelijke resolutie en informatiedichtheid, waardoor ook de mogelijkheden voor het detecteren van beschadigde en aangetaste grove dennen kunnen verschillen.

Binnen dit project wordt daarom onderzocht of er sprake is van een langetermijnverandering in de groei van grove den in Vlaanderen, in welke mate deze verandering verschilt tussen groeiplaatstypes en samenhangt met groeiplaats- en omgevingsfactoren, en hoe grove den reageert op droogte, hitte en opeenvolgende klimatologische extremen. Daarnaast wordt nagegaan of stikstofdepositie samenhangt met de groeisnelheid en de respons op klimatologische stress. Ten slotte wordt onderzocht in welke mate verschillende vormen van remote sensing kunnen worden ingezet om beschadigde en aangetaste grove dennen te detecteren en ruimtelijk in kaart te brengen. Door dendrochronologische analyses te combineren met remote sensing wordt de problematiek zowel vanuit de **langetermijndynamiek van de boomgroei als vanuit de ruimtelijke detectie van schade en aantasting** benaderd.

2 LITERATUURSTUDIE GEZONDHEIDSTOESTAND GROVE DEN

2.1 INLEIDENDE CONTEXT

2.1.1 Aanleiding en hypothese

In deze literatuurstudie bundelen we de bestaande kennis over de gezondheidstoestand van grove den, de ziektes en aantastingen die bij deze soort voorkomen en de mogelijke onderliggende oorzaken van de huidige vitaliteitsproblemen. Daarbij wordt zowel aandacht besteed aan de situatie in Vlaanderen als aan ontwikkelingen en inzichten uit andere Europese landen. Bijzondere aandacht gaat uit naar de rol van *Sphaeropsis sapinea*, de mogelijke invloed van droogte en hitte, de betekenis van stikstofdepositie en andere stressoren, en de interacties tussen deze factoren. Op die manier trachten we niet alleen de huidige sterfte bij grove den beter te begrijpen, maar ook te beoordelen welke bredere lessen hieruit kunnen worden getrokken voor de gezondheid en veerkracht van de Vlaamse bossen. In eerste instantie geven we een overzicht van de huidige en verwachte klimaatverandering in Vlaanderen, als drijvende factor voor de gezondheidstoestand van grove den.

2.1.2 Klimaatverandering in Vlaanderen

Om een goed zicht te krijgen op het veranderend klimaat in Vlaanderen, beschrijven we hier de klimaatobservaties en -verwachtingen van de Vlaamse Milieumaatschappij (VMM) en het Koninklijk Meteorologisch Instituut (KMI). Deze worden aangevuld met de meest recente inzichten uit lopend onderzoek naar overshoot-scenario's aan de UGent (Boeschoten, ongepubliceerde data, 2026). Dit onderzoek schetst voor de komende 25 jaar met een hoge mate van zekerheid ontwikkelingen die in lijn liggen met de voorspellingen van het KMI en de VMM, al geven ze concretere waarden. Voor tijdshorizonten voorbij deze periode van 25 jaar zetten de stijgende trends zich naar verwachting voort, hoewel deze projecties gepaard gaan met toenemende onzekerheidsmarges.

2.1.2.1 Temperatuur

In Vlaanderen is de jaarlijks gemiddelde luchttemperatuur sinds het midden van de 19de eeuw reeds met 2,6°C gestegen. Ter vergelijking is wereldwijd de gemiddelde luchttemperatuur met 1,1 °C toegenomen (VMM Klimaatportaal, s.d.) in dezelfde periode. In België komen hittegolven (volgens de defintitie van het KMI zijn dit minstens vijf dagen waarin de luchttemperatuur in Ukkel boven de 25 °C stijgt, waarvan minstens drie dagen boven de 30 °C) momenteel meer dan één keer per jaar voor, terwijl dit in de jaren 1970 in Vlaanderen slechts om de vijf jaar was. In steden kan het, vooral 's nachts, tot wel 7 à 8 °C warmer zijn dan op het platteland, waardoor hittegolven er vaker en heviger voorkomen. Afgezien van deze stedelijke hitte-eilanden, blijven de regionale verschillen binnen Vlaanderen momenteel echter vrij beperkt. Het KMI stelt wel hogere piektemperaturen vast in de Kempen (KMI, 2020, p. 27), mogelijk te wijten is aan de lagere warmtebuffercapaciteit van droge zandgronden (VMM Klimaatportaal, s.d.).

Er wordt een algehele verdere stijging van de temperatuur verwacht. Volgens de VMM zal de temperatuurstijging vooral in de zomers het grootste zijn. In 2050 zou de gemiddelde zomertemperatuur in Vlaanderen 4,4 °C hoger zijn dan in 2000. Tegen het einde van de eeuw zou dit zelfs +8,1 °C bedragen. Initieel zal de stijging in het oosten van Vlaanderen het hardst te

voelen zijn (VMM Klimaatportaal, s.d.), maar dit zou zich op termijn uitmiddelen (KMI, 2020, p. 72). Concreet wordt er voor de komende 25 jaar verwacht dat de jaargemiddelde temperatuur stijgt tot 13,5 °C. Ter vergelijking bedroeg het pre-industriële gemiddelde 8,5 °C en ligt het actuele gemiddelde net boven 12,0 °C (Boeschoten, ongepubliceerde data, 2026).

Volgens het Intergovernmental Panel for Climate Change (IPCC) zitten we met de broeikasgasuitstoot momenteel op het meest pessimistische klimaatscenario (RCP 8,5) (zoals geciteerd in (KMI, 2020, p. 71)), en dit is dan ook waarvan uitgegaan wordt in de KMI-klimaatprojecties. In tegenstelling tot de VMM, verwacht het KMI een grotere temperatuurstoename in de winter dan in de zomer, weliswaar op Belgisch niveau. Het KNMI (het Nederlandse KMI) verwacht vanaf 2050 piektemperaturen tot 45°C in Zuid-Oost Nederland (vlakbij onze Kempen) (KNMI, 2020). Ook de UGent-data voorspellen extreme piektemperaturen die de komende 25 jaar al kunnen oplopen tot 43,5 °C, gemeten in een standaard thermometerhut (Boeschoten, ongepubliceerde data, 2026).

Ook het aantal hittegolfdagen zal naar verwachting toenemen. Als de huidige klimaattrends zich doorzetten, stijgt volgens de prognoses het aantal hittegolfdagen in Vlaanderen van gemiddeld 4 dagen per jaar in de periode 2000-2018, naar 11 dagen rond 2030, 19 rond 2050 en mogelijks zelfs 51 (!) tegen 2100 (VMM Klimaatportaal, s.d.). Voor de nabije toekomst (komende 25 jaar) vertaalt deze frequentie zich naar gemiddeld twee à drie hittegolven en acht tropische dagen (maximumtemperatuur > 30 °C) per jaar (Boeschoten, ongepubliceerde data, 2026).

2.1.2.2 Neerslag

Het KMI neemt tussen 1951 en 2019 geen significante trends waar wat betreft gemiddelde jaarlijkse neerslaghoeveelheden in België (KMI, 2020, p. 30). Er waren ook geen significante verschillen in seizoensgebonden neerslagpatronen, al lijkt het er op dat Vlaanderen tijdens de winter iets meer neerslag te verwerken krijgt. Meer neerslag tijdens de winter geldt ook voor bepaalde streken, zoals de Polders, de Zandstreek en de Zandleemstreek. Kijkt men vanaf het begin van de metingen in 1833, dan is er wel een lichte significante toename van de gemiddelde hoeveelheid neerslag waarneembaar (VMM Klimaatportaal, s.d.).

Volgens het meest pessimistische scenario (RCP 8,5) zullen de winters beduidend natter worden. Afhankelijk van de subregio verwacht het KMI 15 tot 25% meer neerslag t.o.v. de periode 1976-2005 (KMI, 2020, p. 73). Onderzoek voor de komende 25 jaar bevestigt deze trend concreet met een toename van de winterneerslag van circa 150 mm naar 190 mm (Boeschoten, ongepubliceerde data, 2026). Wat betreft de zomerse neerslagverwachtingen verwacht de VMM dat er tot 19% minder water zal vallen in 2050 t.o.v. het huidig klimaat (VMM Klimaatportaal, s.d.), terwijl het KMI geen significante daling vooropstelt (KMI, 2020, p. 73). De meest recente projecties wijzen echter wel op aanzienlijke neerslagverschuivingen waarbij de zomerneerslag de komende 25 jaar daalt met meer dan 40 mm (van circa 180 mm naar 140 mm) (Boeschoten, ongepubliceerde data, 2026). Deze gemiddelde waarden houden geen rekening met extremen. De zomerse neerslag concentreert zich ook meer en meer in kortstondige, maar hevige regenbuien die moeilijker infiltreren in de bodem (VMM Klimaatportaal, s.d.) en aldus het beschikbare water voor ecosystemen slechts beperkt en tijdelijk aanvullen.

Zowel het KMI als de VMM verwachten een toenemend aantal droogtes door een combinatie van hitte en gebrek aan neerslag, en dit tot wel vijf keer meer t.o.v. de referentieperiode 1976-2005 (KMI, 2020, p. 76). Door de hogere temperaturen zullen de zomers ook gekenmerkt worden door een hogere verdamping of evapotranspiratie (+11% tegen 2050) (VMM Klimaatportaal, s.d.). Concreet neemt de zomerevapotranspiratie de komende 25 jaar toe van circa 90 mm naar 100 mm. Wat betreft de globale waterbalans resulteert het nettoverschil

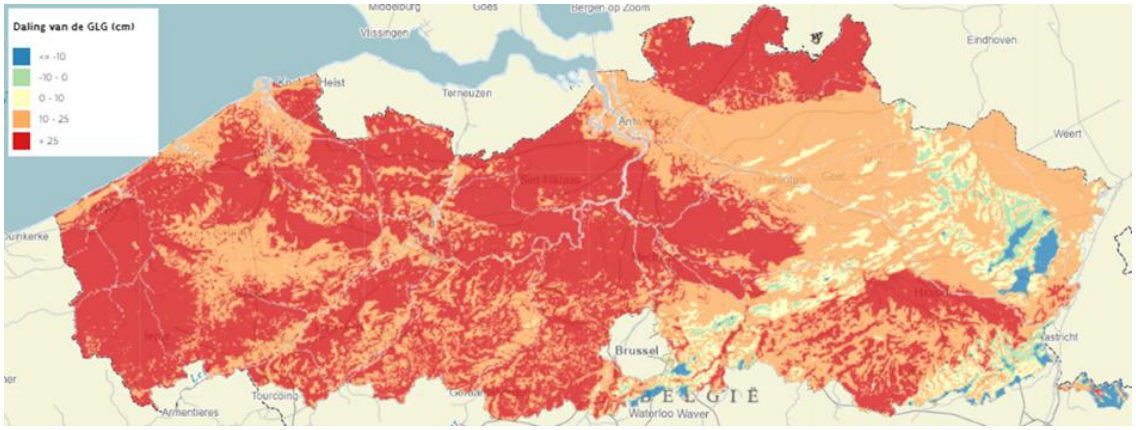
tussen neerslag en evapotranspiratie dan in een verlies van maximaal 60 mm water (Boeschoten, ongepubliceerde data, 2026). Dit alles versterkt de droogtestress verder. De droogtestress laat zich nu reeds voelen op hoger gelegen zandgronden zoals het Kempisch plateau en de zandstreek in het noorden van Oost- en West-Vlaanderen. Tegen 2050 kan droogtestress uitbreiden naar aanliggende regio's als de Noorderkempen, vochtig Haspengouw en zuidelijk West-Vlaanderen. In het oosten van Vlaanderen zal dit resulteren in grotere aaneengesloten zones met significante droogtestress (VMM Klimaatportaal, s.d.).

2.1.2.3 Grondwater

De combinatie van wijzigende neerslagpatronen, stijgende temperaturen en toegenomen hitteperiodes (en dus toegenomen evapotranspiratie) heeft uiteraard effect op de grondwaterstanden, en dan met name de 'freatische' grondwaterstanden (de bovenste grondwaterlagen die niet afgesloten zijn door een kleilaag).

De verwachting is dat we in Vlaanderen tegen 2050 hogere maximale grondwaterstanden zullen kennen door de nattere winters, en lagere minimale grondwaterstanden door de warmere (en mogelijks drogere) zomers. Het effect in de zomers zal groter zijn, waardoor de gemiddelde grondwaterstanden netto zullen dalen op de meeste plaatsen (VMM Klimaatportaal, s.d.). Het netto resultaat zal dus ook zijn dat we grotere schommelingen en extremen in grondwaterstanden gaan kennen tussen winter en zomer.

De lokale karakteristieken van de ondergrond zorgen voor regionale verschillen (Figuur 1). Plaatsen met een ondiepe grondwatertafel, beperkte zijdelings waterinvoer en een dunne watervoerende laag zijn kwetsbaarder, terwijl regio's met een nu reeds diepe grondwatertafel én een dikke te verzadigen watervoerende laag zelfs een stijgende gemiddelde grondwaterstand zouden kunnen optekenen (VMM Klimaatportaal, s.d.).



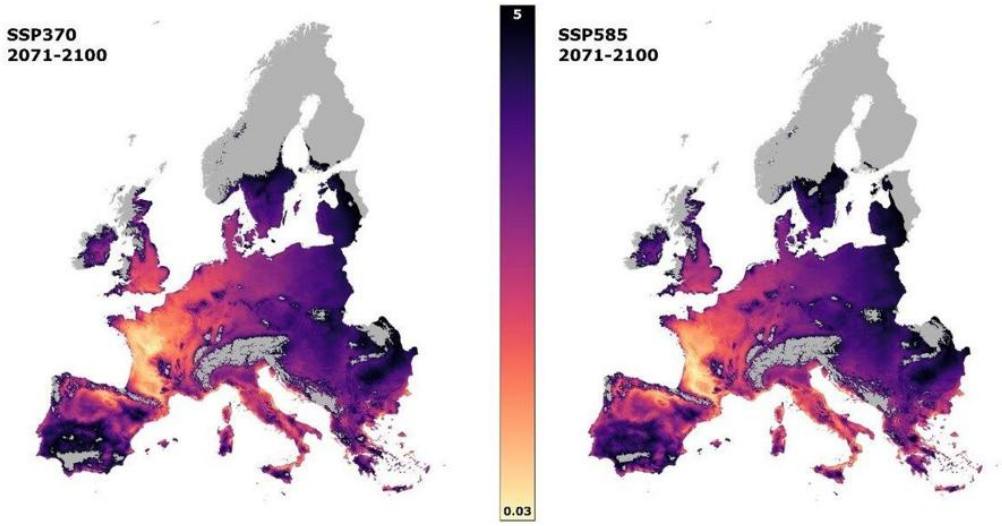
Figuur 1: Daling van de gemiddelde laagste grondwaterstand (GLG) tegen 2050 onder een hoog-impact klimaatscenario vergeleken met het huidig klimaat (bron: VMM Klimaatportaal). Blauw is een daling van <= - 10 cm, groen tussen -10 cm en 0 cm, geel tussen 0 en 10 cm, oranje tussen 10 en 25 cm, rood > 25cm.

Volgens de VMM zouden veel grondwaterafhankelijke natuurtypes (waaronder bijvoorbeeld dennenbossen op het Kempisch plateau) al bedreigd zijn in het huidige klimaat, en zou aldus de oppervlakte bedreigde natuur door dalende grondwaterniveaus niet veel toenemen (VMM Klimaatportaal, s.d.). De droogtestress zal met dalende grondwatertafels wel toenemen.

2.1.2.4 Klimaatmodellen

Het Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) hanteert diverse emissiescenario's[2] om het toekomstige klimaat te modelleren op basis van de verwachte uitstoot van broeikasgassen. Uit deze projecties blijkt dat het huidige klimaat van centraal Frankrijk of de regio rond Toulouse tegen de periode 2071–2100 representatief zal zijn voor het toekomstige klimaat in Vlaanderen (Desie *et al*., 2024, p. 33) (zie Figuur 2). Hoewel de klimaatverandering zich op wereldschaal in grote lijnen voltrekt zoals voorspeld door de IPCC-modellen (Supran *et al*., 2023), wijst recente literatuur erop dat deze modellen de impact van klimatologische kantelpunten (*tipping points*) mogelijk onderschatten (Rahmstorf, 2024; McCarthy & Caesar, 2023; Portmann *et al*., 2026).

Een prominent voorbeeld hiervan is de afzwakking of het stilvallen van de *Atlantic Meridional Overturning Circulation* (AMOC) (Rahmstorf, 2024). De AMOC is verantwoordelijk voor de aanvoer van warm water en warme lucht vanaf de evenaar naar het noorden en verklaart waarom West-Europa een aanzienlijk milder klimaat kent dan gebieden op een vergelijkbare breedtegraad (zoals Canada). Vaak wordt dit fenomeen verward met de Golfstroom, maar de AMOC is niet identiek aan de Golfstroom, aangezien deze laatste deels windgedreven is. Door de toevoer van zoetwater uit smeltend noordpoolijs kan de AMOC sterk afzwakken. Momenteel worden er al atmosferische en oceanografische fenomenen geobserveerd die wijzen op een dergelijke afzwakking en die niet voorzien waren in oudere klimaatmodellen (McCarthy & Caesar, 2023; Portmann *et al*., 2026).



Figuur 2: Similariteitsanalyse van het toekomstig klimaat in Vlaanderen (voor 2071-2100, volgens modellen SSP370 en SSP585) en het huidige klimaat in Europese regio's. Hoe bleker, hoe meer gelijkend met het toekomstige klimaat in Vlaanderen, waarbij lichtgele gebieden potentieel geschikte herkomstgebieden voor Vlaanderen weergeven (uit Desie et al., 2024).

Binnen de klimaatwetenschap bestaat er discussie over de waarschijnlijkheid en de timing van een dergelijk kantelpunt, zoals het stilvallen van de AMOC. Waar sommige studies waarschuwen voor een mogelijke ineenstorting (*collapse*) van de AMOC vóór 2100 (Ditlevsen & Ditlevsen, 2023), tonen andere simulaties een aanhoudende, zij het verzwakte, circulatie (Baker *et al*.,

[2] In deze tekst en de bijbehorende figuren worden zowel RCP- (Representative Concentration Pathways) als SSP-scenario's (Shared Socioeconomic Pathways) naast elkaar gebruikt. Veel bestaande regionale klimaatstudies (zoals het KMI-rapport uit 2020) baseren zich nog op de oudere RCP-scenario's uit het vijfde IPCC-rapport (AR5). Recentere data en figuren (zoals Figuur 2) maken gebruik van de nieuwere SSP-scenario's uit het zesde IPCC-rapport (AR6), die ook sociaaleconomische ontwikkelingen meewegen. RCP 8,5 en SSP5-8.5 zijn inhoudelijk vergelijkbaar: beide gaan uit van een worstcase- of hoog-emissiescenario. Modellen zoals SSP3-7.0 vertegenwoordigen een toekomst met hoge regionale rivaliteit en eveneens aanzienlijke temperatuurstijgingen. Dit verklaart waarom oudere bronnen RCP-terminologie hanteren en nieuwere toevoegingen de SSP-scenario's gebruiken.

2025; Drijfhout *et al.*, 2025). Bovendien varieert de definitie van een volledige ineenstorting naargelang de auteur. Indien een dergelijke instorting zich voordoet, zal de zwaarste impact zich situeren ten noorden van 60° NB (Nian *et al.*, 2026). Voor Vlaanderen worden de eerste effecten pas in de tweede helft van deze eeuw verwacht, waarbij de meest significante impact zich hoogstwaarschijnlijk pas na 2100 zal manifesteren. Bovendien situeren de meest extreme modelprojecties zich vaak honderden jaren na de eigenlijke ineenstorting.

Mocht de AMOC daadwerkelijk stilvallen, resulteert dit lokaal in sterk afwijkende weerpatronen (Van Westen & Baatsen, 2025; Van Westen *et al.*, 2025). Voor de West-Europese regio vertaalt zich dit in een daling van de gemiddelde jaartemperatuur, met strengere winters, een toename in het aantal en de intensiteit van winterstormen, en sporadische winterse piektemperaturen tot circa -20 °C. Dit betekent echter niet dat de opwarming van de aarde stopt: de achtergrondopwarming door broeikasgasemissies blijft doorgaan. Hierdoor zullen droogtestress en hittegolven tijdens de zomermaanden blijven toenemen, en zet de globale zeespiegelstijging zich onverminderd voort. Een genuanceerde interpretatie van de bestaande IPCC-klimaatmodellen, in combinatie met actueel onderzoek naar de AMOC, blijft dan ook noodzakelijk.

2.1.3 Stikstofdruk in Vlaanderen

Niet alleen het veranderende klimaat, maar ook stikstofdeposities spelen een rol in de vitaliteit van veel plantengemeenschappen, waaronder ook bossen (Van den Burg *et al.*, 2014). Hieronder bespreken we de belangrijkste effecten van stikstofdruk zoals vermesting en verzuring kort.

De stikstofconcentraties in zowel grondwater als lucht worden opgevolgd door de Vlaamse Milieumaatschappij. Op Vlaams niveau zien we dat in het grondwater de nitraatconcentratie in de periode 2007-2014 sterk gedaald is, en sindsdien stabiel is gebleven. In 2021 en 2022 is de nitraatconcentratie in het grondwater gestegen, maar dit kan te wijten zijn aan de voorgaande droogtes tijdens de welke nitraat minder snel is kunnen uitspoelen. In de nattere omstandigheden van 2021 en 2022 spoelde er proportioneel meer uit en was de concentratie nitraat in het grondwater hoger (VMM, s.d.). In 2022 werd er in 36% van de meetpunten een overschrijding vastgesteld van de norm van 50 mg/L (Europese waterrichtlijn, schadelijk voor ecosystemen), relatief heterogeen verspreid over Vlaanderen. In Noord-Limburg en algemeen meer naar het zuiden van Vlaanderen lijken de nitraatconcentraties hoger te liggen.

Stikstofdepositie vanuit de lucht bestaat uit stikstofoxiden NO_x'en (afkomstig van de verbranding van fossiele brandstoffen) en NH_3 (ammoniak, afkomstig uit de veeteelt). NO_x'en worden na contact met de bodem omgezet in salpeterzuur (HNO_3), terwijl ammoniak als base via nitrificatie (omzetting naar NH_4^+, waarna het gereduceerd wordt tot NO_3^- m.b.v. bodembacteriën) ook een verzurend effect heeft op de bodem (VMM, s.d.). Een zuurdere bodem zorgt dat nutriënten minder beschikbaar zijn voor plantengroei, onder andere als gevolg van het schadelijk effect van zure bodems op het voorkomen van mycorrhiza (Albers *et al.*, 2001). Stikstofdepositie heeft ook een 'vermestend' effect op bodems, waardoor deze rijker en vruchtbaarder worden. Hierdoor raken vele planten die aangepast zijn aan voedselarmere omstandigheden in verdrukking, onder meer door opportunistische soorten zoals bramen, netels, bochtige smele en pijpenstrootje (Albers *et al.*, 2001). Vermesting als gevolg van stikstofdepositie heeft ook effect op de groei en vitaliteit van bomen in het algemeen. De groei en koolstofopslag nemen toe (Kint *et al.*, 2012), maar de bomen zouden ook gevoeliger worden voor vorst, aantastingen door ziektes en plagen en zouden proportioneel meer blad gaan aanmaken ten opzichte van hun wortelgestel waardoor ze gevoeliger worden voor watertekort (Albers *et al.*, 2001).

Voor NO_x'en wordt een algemeen dalende trend vastgesteld, met de grootste concentraties duidelijk rond drukke verkeersassen en in stedelijke agglomeraties (VMM, s.d.). De grootste NH_3-concentraties worden opgetekend in Noordoost-Limburg, Noord-Antwerpen en West-Vlaanderen waar de meest intensieve veeteelt plaatsvindt. De NH_3-uitstoot blijft sinds 2008 relatief constant (VMM, s.d.). Het is opmerkelijk dat in slechts vier van de 24 meetpunten de kritieke niveaus voor de bescherming van vaatplanten (zoals bepaald door de EU) van NH_3-depositie niet overschreden worden. Gemiddeld genomen was er een stikstofdepositie van 22,5 kg/ha/jaar in Vlaanderen in 2021 (VMM, s.d.). Uiteraard is de exacte depositie locatiespecifiek, en fluctueert van bv. 24,7 kg/ha/jaar in Retie naar 15,3 kg/ha/jaar in Maasmechelen.

Vanaf een bepaalde hoeveelheid vormt stikstofdepositie een probleem voor ecosystemen, wat wordt uitgedrukt in 'kritische lasten' (Neyrinck *et al.*, 2025) . Boven deze drempelwaarden ondervinden ecosystemen op langere termijn schade, maar deze grens verschilt sterk per ecosysteemtype. Voor alle natuur samen daalde de oppervlakte die te maken kreeg met een overschrijding voor verzuring aanzienlijk, van 71 % in 2000 naar 43 % in 2022 (Neyrinck *et al.*, 2025, pp. 53 – 60). Ook de gemiddelde mate van overschrijding voor vermesting nam in die periode af van 17,4 naar 8,1 kg N/ha. Desondanks kampte in 2022 nog steeds 72 % van de totale natuur-oppervlakte met een overschrijding voor vermesting. Hierbij valt sterk op dat naaldbossen doorheen de jaren tot de zwaarst getroffen en meest kwetsbare natuurtypes behoren. Waar het overschreden areaal voor vermesting bij graslanden bijvoorbeeld spectaculair daalde van 99 % in 2000 naar 37 % in 2022, bleef dit bij naaldbossen (net als bij heide) over deze volledige periode steken op 100% (Neyrinck *et al.*, 2025, pp. 53 – 60). Hoewel de absolute mate van de vermestingsoverschrijding in naaldbossen sinds 2000 ruim is gehalveerd (van 25,4 naar 11,7 kg N/ha), ligt de depositie er in 2022 nog over het hele areaal te hoog voor een afdoende bescherming. Wat betreft verzuring is de evolutie bij naaldbossen eveneens zeer beperkt: de oppervlakte in overschrijding daalde er amper, van 96 % in 2000 naar nog steeds 91 % in 2022. Dit is beduidend slechter dan de rest van de natuur, zoals loofbossen (17 % overschrijding in 2022) of kustduinen (2 % in 2022). Dat naaldbossen structureel zo slecht scoren, komt doordat zij veelal voorkomen op zwak gebufferde, zure zandgronden met een lage denitrificatie, en vaak liggen in regio's met een hoge stikstofdepositie door onder meer intensieve veeteelt.

Voor Natura 2000-natuurtypes zijn op basis van deze kritische lasten specifieke kritische depositiewaardes (KDW) bepaald. Grove dennenbestanden maken in Vlaanderen geen deel uit van deze Europese habitattypes, vormen een regionaal belangrijk biotoop (rbbppm) wanneer ze oud en structuurrijk zijn. Eerdere studies hanteerden uiteenlopende grenzen; zo werd vroeger weleens een KDW van 18,2 kg N/ha/jaar gehanteerd voor naaldbos op kalkarm duin (Albers *et al.*, 2001; Alterra - Biodiversity and policy *et al.*, 2023), hoewel andere rekenmethodes al veel lagere waarden (tot minder dan 10 kg) suggereerden (Bobbink *et al*., 2010; Verstraeten, 2018, p. 14). Nieuwe wetenschappelijke inzichten tonen echter aan dat specifiek de ectomycorrhiza (bodemschimmels) die in symbiose leven met naaldbomen veel gevoeliger zijn voor stikstofdepositie dan die van loofbomen (Verstraeten, 2018, p. 142). Voor deze ectomycorrhiza in naaldbossen is een omslagpunt vastgesteld bij circa 10,6 kg N/ha/jaar, wat leidt tot een empirische KDW-range van 10 tot 13. Omdat de groeiplaatsen van deze oude bossen zeer kwetsbaar zijn voor verzuring en vermesting, en omdat het moeilijk is om in oude bossen de nutriëntenbalans via beheer bij te sturen, is de meest recente en best onderbouwde KDW voor het regionaal belangrijk biotoop met grove den (rbbppm) nu officieel vastgesteld op 11 kg N/ha/jaar (Vanden Borre *et al*., 2024, p. 13).

2.2 SOORTBESCHRIJVING GROVE DEN

2.2.1 Verspreidingsgebied

Grove den (*Pinus sylvestris* L.) is de dennensoort uit het geslacht *Pinus* met mondiaal het grootste ecologisch verspreidingsgebied en de op één na meest verspreide naaldboomsoort (na Jeneverbes, *Juniperus communis* L.) (Eckenwalder, 2009 geciteerd in Durrant *et al.*, 2016). Van nature komt grove den voor van de Sierra Nevada in Spanje tot in het noordoosten van Siberië (Masson, 2005) (Figuur 3).

In onder meer Spanje en Schotland komen enkele genetisch geïsoleerde populaties van grove den voor, in Spanje ontstaan als gevolg van de dynamiek van de laatste ijstijd, in Schotland door geografische dynamieken na deze ijstijd (Cheddadi *et al.*, 2006). De geïsoleerde populaties in combinatie met het uitgestrekte verspreidingsggebied zorgen ervoor dat grove den een grote intraspecifieke genetische diversiteit vertoont, in die mate dat er nog steeds gedebatteerd wordt over het aantal subsoorten (Eckenwalder, 2009 zoals geciteerd door Durrant *et al.*, 2016).

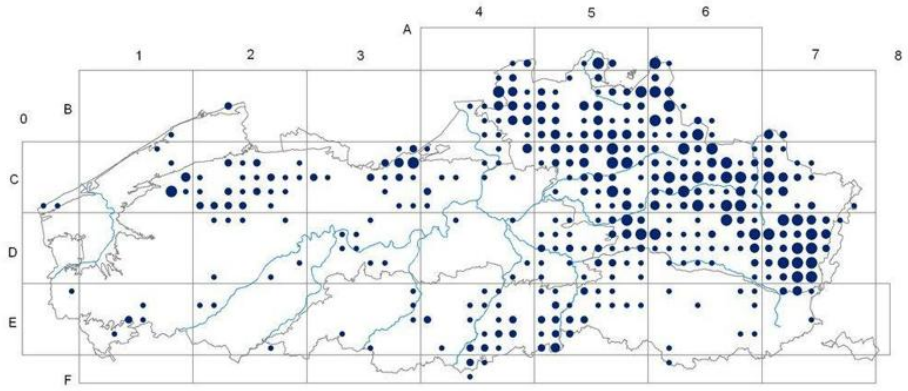


Figuur 3: Verspreidingsgebied Pinus sylvestris*; in groen natuurlijk voorkomen, en donkergeel door de mens ingeburgerd (bron: Caudullo* et al.*, 2017).*

De uitgestrektheid van het natuurlijke verspreidingsgebied van de soort heeft geleid tot een reeks herkomstvariëteiten met sterk uiteenlopende ecologische vereisten. Dit maakt het, onder andere bij het diagnosticeren van aftakelingsverschijnselen, bijzonder moeilijk om de exacte herkomstvariëteit te achterhalen. Bovendien zijn veel opstanden nu het resultaat van natuurlijke regeneratie, wat het nog moeilijker maakt om de herkomst te achterhalen (Département de la santé des forêts, 2020).

Er wordt gespeculeerd dat de grove den tot in de Oudheid ook in onze streken van nature voorkwam, weliswaar op marginale gronden. Tot in de 16de eeuw hebben autochtone grove dennen zich waarschijnlijk kunnen handhaven op zeer arme bodems in Vlaanderen, maar deze gronden werden doorheen de Middeleeuwen vrijwel volledig vervangen door heidevlaktes en stuifzanden, met een hoogtepunt in de 17de eeuw. Volledig uitgestorven zal grove den wellicht niet geweest zijn in Vlaanderen, maar hij was op dat moment alleszins uiterst zeldzaam (Bastiaens *et al.*, 2006, pp. 184-187). Volgens historische bronnen zou hij vanaf de 18de eeuw opnieuw zijn ingang gevonden hebben in de ons bekende bosbouwsystemen vanuit o.a. Breda, Duitsland en Finland (A/B Industriekontor Hensingfors, 1925; De Kok, 1985; 'Mastbos', 2024).

In Vlaanderen komt grove den het meest voor in de Antwerpse en Limburgse Kempen (Figuur 4). Een eigen GIS-analyse (zie 4.1.1.1) gebaseerd op de bosreferentielaag 2000 (Geopunt; ANB, 2000) leert dat ongeveer 90% van het areaal grove den zich in deze Kempische regio bevindt, met 10% elders verspreid over Vlaanderen, waaronder zandig Vlaanderen en de Brabantse Heuvelruggen.



Figuur 4: Verspreidingskaart van grove den in Vlaanderen (Ecopedia., z.d.).

2.2.2 Anatomie en fysiologie

Grove den is een altijdgroene naaldboomsoort die kan herkend worden aan zijn roodbruine schors (vooral in de kroon en hoger op de stam) en zijn naalden die per twee staan en ongeveer 5 cm lang zijn (‘grove den | Ecopedia’, 2024). Deze naalden blijven twee tot drie jaar aan de takjes hangen.

Grove den wordt geacht relatief droogteresistent te zijn, onder andere door de dikke cuticula op de naalden en de schors, die een fysieke barrière vormen tegen overmatige transpiratie, en zijn vermogen om de huidmondjes efficiënt en gevoelig te regelen (Brodde, 2023, p. 28). Bij toenemende droogtestress sluit de plant deze huidmondjes gedeeltelijk, waardoor de zogenaamde stomatale geleiding — de mate waarin waterdamp en koolstofdioxide door de huidmondjes kunnen passeren — vermindert. Op die manier beperkt de plant waterverlies via verdamping, hierdoor zou de hoeveelheid beschikbaar water in de naalden min of meer constant moeten blijven. Dit noemt men de isohydrische waterstrategie (Martín-Gómez *et al.*, 2017; Sade *et al.*, 2012), in tegenstelling tot de anisohydrische strategie waarbij de huidmondjes veel langer open blijven. De anisohydrische strategie is meer risicovol omdat de hoeveelheid beschikbaar water meer fluctueert, tot op het gevaarlijke af, maar de fotosynthese kan wel langer doorgaan. Vermits grove den gebruik maakt van de isohydrische strategie, en zijn huidmondjes sneller sluiten, concluderen sommigen dat grove den een droogteresistente soort is (Masson, 2005, p. 192). Het nadeel van de isohydrische strategie is dat de mate van fotosynthese daalt omdat er bij lagere stomatale geleiding minder koolstofopname uit de lucht kan gebeuren. Een gevolg hiervan kan zijn dat bij extreme droogtes het metabolisme van de grove den in het gedrang komt. Dit fenomeen noemt men ‘koolstofverhongering’ (*carbon starvation*) en kan op zijn beurt leiden tot vitaliteitsverlies en sterfte (Galiano *et al.*, 2011; Zweifel *et al.*, 2020). Er wordt zelfs vastgesteld dat bomen met een sterkere isohydrische respons sneller sterven dan dennen die minder snel hun huidmondjes sluiten (Bose *et al.*, 2024). In het herstel na droogte is dus niet alleen de hoeveelheid bladverlies bepalend (minder naalden betekent minder fotosynthese-capaciteit en kleinere kans op herstel), maar ook de beschikbare koolstofreserves. Dennen die de huidmondjes wat meer open laten tijdens droogteperiodes, langer aan fotosynthese hebben kunnen doen en dus nog over een grotere koolstofreserve beschikken, blijken zich beter te kunnen herstellen nadien (Galiano *et al.*, 2011). Opeenvolgende

droogteperiodes doen de koolstofvoorraad van een boom stelselmatig dalen, waardoor de boom steeds verder aan vitaliteit inboet en herstel niet meer of slechts beperkt mogelijk is (Buras *et al.*, 2018). Volledig herstel kan in sommige gevallen tot vier jaar na de droogte duren (Galiano *et al.*, 2011; Zweifel *et al.*, 2020).

Een watertekort ten gevolge van een disbalans tussen beschikbaar bodemvocht en de verdampingsnood van de boom kan ook leiden tot embolieën (luchtbellen die het watertransport onderbreken) en zodoende de waterhuishouding nog verslechteren. Bij grove den zou enkel het vormen van nieuwe xyleemvaten de opgelopen embolieën kunnen compenseren. Een omkering van de embolieën door opvulling met water werd namelijk nog niet geobserveerd bij grove den (Rehschuh *et al.*, 2020). Hogere (meer dominante) bomen zouden meer last ondervinden van droogte omdat de kans op embolieën groter is als gevolg van de sterker negatieve waterpotentiaal (Kunert & Rosner, 2025).

Grove den bechikt algemeen over goede verdedigingsmechanismen tegen biotische aanvallen dankzij de productie van specifieke secundaire metabolieten (zoals fenolen en terpenoïden). Intraspecifieke verschillen leiden weliswaar tot uiteenlopende vatbaarheid (Brodde, 2023, pp. 28-29).

2.2.3 Belang

Grove den is zowel op economisch, ecologisch als cultuurhistorisch vlak een belangrijke soort binnen zijn verspreidingsgebied.

Op Europees niveau bestrijken grove dennenbossen nu meer dan 28 miljoen hectare, wat ongeveer 20% is van de economisch productieve bosoppervlakte (Durrant *et al.*, 2016). Grove den is dan ook een van de commercieel meest belangrijke soorten, en dan vooral in de meer noordelijke regio's. Dit komt omdat het hout gemakkelijk te bewerken is en een goede sterkte-versus-gewichtsratio heeft (Hout Info Bois, 2024). Deze karakteristieken zorgen ervoor dat grove den veel gebruikt wordt als constructiehout en verpakkingshout, maar ook in de meubelmakerij, en de pulp- en papierindustrie (Durrant *et al.*, 2016; Hout Info Bois, 2024). Het kernhout is bovendien relatief duurzaam (duurzaamheidsklasse III).

Als boomsoort komt grove den in Vlaanderen het meeste voor van alle boomsoorten. Volgens de Vlaamse bosinventaris is zijn stamtalaandeel 17,17%, zijn grondvlakaandeel 24%, en zijn volumeaandeel 24,27%. Hoewel sinds de eerste bosinventaris (1997-1999) dit aandeel zakt als gevolg van verdere omvormingen naar meer gemengde bestanden, is hij dus nog steeds de meest voorkomende boomsoort (Govaere & Leyman, 2022). In de houtverkopen van het Agentschap Natuur en Bos wordt grove den het meeste verkocht, met gemiddeld 30% van het totaal verkochte volume gedurende de periode 2013 -2023 (uit persoonlijke communicatie met Natuurinvest, mei 2024).

In de transitie naar meer klimaatrobuuste en gediversifieerde bossen heeft grove den als schermboom een cruciale rol te vervullen. Als wijdverspreide hoofdboomsoort draagt hij bij aan het creëren en behouden van het bosmicroklimaat dat noodzakelijk is voor de succesvolle vestiging van nieuwe soorten in de onderetage (Vandekerkhove *et al.*, 2018, p. 29). Het is echter belangrijk om op te merken dat een te eenzijdige omvorming van homogene dennenbestanden naar gemengde en structuurrijke bossen niet per definitie in alle opzichten gunstig is. Oude, ijle dennenbestanden met een beperkte ondergroei vormen bijvoorbeeld een waardevol habitat voor specifieke soorten zoals hommels, bijen, vlinders, thermofiele kevers en vogels als de nachtzwaluw (Vandekerkhove, 2012).

De geassocieerde biodiversiteit van grove dennen is niet te onderschatten. Grove den heeft weliswaar minder geassocieerde soorten dan eiken, beuken of berken, maar scoort hoger dan andere inheemse loofbomen zoals haagbeuk, linde, es of olm (Vandekerkhove *et al.*, 2018, pp. 8-10). Dennenbossen bieden de ideale habitat voor een hele resem fungi en ongewervelden, die dan ook een sterke voorkeur hebben voor dit ecosysteem. Er zouden 165 soorten paddenstoelen zijn die uitsluitend in dennenbossen voorkomen, waarvan er 92 op de Nederlandse Rode Lijst staan. Er zijn ook meer dan 300 keversoorten die een duidelijke voorkeur vertonen voor *Pinus* soorten (Vandekerkhove *et al.*, 2018, pp. 8-10).

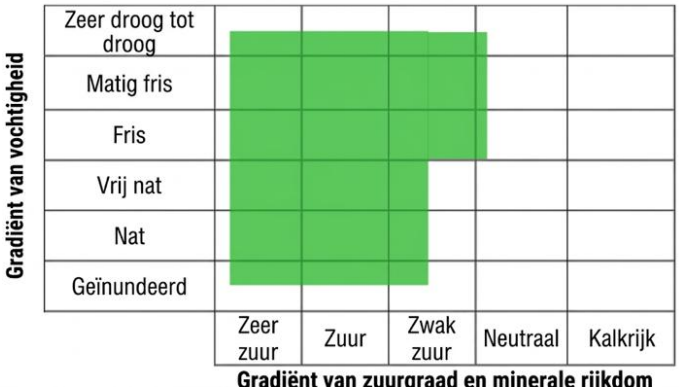
2.2.4 Groeiplaats

2.2.4.1 Algemeen

Grove den, een pionier en lichtboomsoort, werd in Vlaanderen vooral aangeplant op de armste (zand)gronden. De soort is echter veel veelzijdiger en kan op sterk uiteenlopende groeiplaatsen gedijen. Zo groeit grove den niet alleen op zandgrond, maar ook op leemgrond. Elders in Europa groeit grove den ook op zandduinen, kalksteen en andere ondiepe profielen. Grove den gedijt onder zeer verschillende thermische en waterhuishoudkundige omstandigheden wat ook blijkt uit zijn uitgebreide verspreidingsgebied van het Middellandse Zeegebied tot de noordelijke boreale zone, en van de Atlantische kust tot de Pacifische kust (Diers *et al.*, 2024).

Hoewel grove den ook op plekken met een hoge grondwaterstand kan gedijen, verkiest hij meestal vochtige tot droge bodems (Figuur 5). Permanente waterverzadiging heeft een negatief effect op zijn gezondheidstoestand en groei. Een stijging in winterse neerslag zou geen noemenswaardige schade aan het wortelgestel veroorzaken (Masson, 2005, p. 303).

Op de armste gronden kan grove den zich het makkelijkst verspreiden (vliegdennen), op de rijkere gronden wordt grove den gewoonlijk weggeconcurreerd (Landuyt *et al.*, 2006, p. 670; Michel *et al.*, 2023, p. 50). Grove den kan zuurdere en meer waterverzadigde bodems verdragen dan andere soorten, maar is minder competitief op betere groeiplaatsen. Zaadjes van grove den kiemen enkel in minerale bodem; in gesloten vegetatie worden ze weggeconcurreerd. Zaailingen van grove den hebben minimum 10 % vol daglicht nodig, tot een hoogte van drie meter minimaal 20 %, en hogerop minstens 40 %. Op arme bodems groeit grove den ongeveer minimum 50 cm per jaar; op rijkere bodems is de hoogtegroei nog sneller.



Figuur 5: Ecogram voor grove den. Het groen ingekleurde deel weerspiegelt goede groeiplaatsomstandigheden voor grove den (CNPF Hauts-de-France Normandie, 2024, eigen vertaling).

In principe is grove den het meest geschikt voor koele en drogere klimaten. Grove den heeft wel een zekere weerbaarheid tegen droogte (in de zin van afwezigheid van neerslag), maar droogte

kan problematisch worden in combinatie met stijgende temperaturen (Bischof *et al.*, 2021; CNPF Hauts-de-France Normandie, 2024).

Over het algemeen is grove den minder geschikt voor kalkhoudende bodems en vermindert zijn productiviteit op basische bodems (Figuur 5). Zijn optimum is op zure bodems die matig doch constant voorzien zijn van water (Masson, 2005, p. 302). Een stabiele grondwatertafel tot maximum 2 m diepte is daarbij gunstig voor de soort (Vincke & Thiry, 2008).

In goede omstandigheden kan een grove den ongeveer 2,3 à 2,5 mm water per dag per m² kroonprojectie verdampen. Ter vergelijking: een zomereik verdampt ongeveer 2,3 mm per dag en een douglasspar zelfs 5,3 mm (Masson, 2005, p. 189). Wanneer de waterbeschikbaarheid hoog is, door bijvoorbeeld voldoende regenval of een hoge grondwatertafel, zal grove den in eerste instantie meer bovengrondse biomassa dan wortels ontwikkelen, zelfs wanneer de boom eerdere droogteperiodes heeft doorgemaakt (Bose *et al.*, 2022). Pas na enkele jaren van verhoogde waterbeschikbaarheid wordt het wortelgestel ook proportioneel bijgewerkt. Bij afwisselend droge en natte periodes zou grove den dus meer droogtegevoelig kunnen zijn.

2.2.4.2 Klimaat-groei respons

Omwille van zijn grote verspreidingsgebied, is de reactie van grove den op klimatologische omstandigheden zeer uiteenlopend. Zoals verwacht beperken lage temperaturen in de koudere, Noord-Europese gebieden zowel de jaarlijkse stamgroei als de vestiging van zaailingen. Herfst-, winter- en lentetemperaturen zijn belangrijker voor de variabiliteit van de jaarlijkse stamgroei in Centraal- en Noord-Europese populaties, terwijl de jaarlijkse groeifluctuatie sterk gevoelig is voor zomerhitte en droogte op drogere zuidelijke locaties (Diers *et al.*, 2024). In Noord-Europa neemt de groei van grove den toe dankzij stijgende winter- en lentetemperaturen; aan de zuidelijke verspreidingsgrens doet de lagere lente- en zomerneerslag de groei afnemen. De precieze doorslaggevende klimatologische factoren voor groei van grove den in Vlaanderen en Atlantisch West-Europa zijn nog niet afdoende gedocumenteerd. In de meest recente studie hierover in Vlaanderen werd noch een positieve noch een negatieve groeitrend vastgesteld (Kint *et al.*, 2012).

2.3 GEZONDHEIDSTOESTAND GROVE DEN

2.3.1 Internationaal

Over geheel Europa worden meer en meer problemen gemeld met grove den. Waar dit tot 10 jaar geleden vooral nog de regio's betrof aan de warme en droge grens van het verspreidingsgebied, treedt nu ook meer mortaliteit op in regio's die zich in de optimale klimaatzones voor grove den bevinden: niet meer enkel Italië en Spanje, maar ook Roemenië, Oostenrijk, Frankrijk, Duitsland, Polen, Zwitserland en Zweden (Bose *et al.*, 2024; Brodde, 2023; Sidor *et al.*, 2019).

In een context van klimaatverandering zouden we kunnen verwachten dat veel, zo niet alle boomsoorten vitaliteitsproblemen vertonen. De vraag is dan in hoeverre grove den het al dan niet beter of slechter doet dan de andere soorten. Het ICP forest-meetnet meldt dat het geobserveerde blad/naaldverlies voor grove den over het algemeen in Europa vanaf 2015 sterker toegenomen is dan bijvoorbeeld voor bladverliezende eiken en beuken (net zoals voor fijnspar, wat niet hoeft te verbazen omwille van de schorskeverplaag) (Michel *et al*., 2023, p. 42). Dit werd al eerder waargenomen in een detailstudie in de Rhonevallei die de sterfte van donzige eik met grove vergeleek in droger en warmer wordende condities (Rigling *et al.*, 2013). Het gemiddelde naaldverlies van grove den binnen het ICP-meetnet in 2022 bedroeg 22,9%, met

meer dan de helft van de beoordeelde bomen in de categorie 10-25% naaldverlies (Michel *et al.*, 2023, p. 46). Het aandeel dode grove dennen was in 2022 met 0,6% het op twee na grootste, na zachte berk (5,5%) en fijnspar (1,9%) (Michel *et al.*, 2023, p. 55).

In regio's waar een duidelijke aftakeling van grove den vast te stellen is, zoals bijv. Provence-Alpes Côte d'Azur in Frankrijk (Marty *et al.*, 2018), was het bladverlies in 2017 gemiddeld 48 % (op basis van 90 plots en 450 bomen). In 2017 vertoonde slechts 10 % van de grove dennen geen bladverlies; in 1989 was dit nog meer dan 50 %. De aanwas van de dennen was toegenomen vanaf de jaren 1950, wellicht ten gevolge van de stijgende CO_2-concentratie, en gedaald na 1990, ten gevolge van successieve en frequentere droogteperioden. De afgenomen aanwas werd vooral op goede groei plaatsen waargenomen, vermoedelijk omdat de bomen daar geen droogtestress gewend waren. Meer in het noordwesten van Frankrijk (Hauts-de-France, Normandie) heeft men ook beperkt aftakeling vastgesteld van grove den na de droogtes van 2003, 2018 en 2019 (CNPF Hauts-de-France Normandie, 2024). Ondanks de bezorgdheid over de klimaatverandering, is de sterfte momenteel beperkt gebleven in deze regio en lijkt deze zich voornamelijk voor te doen in opstanden die niet groeiplaatsgeschikt zijn. Grove den sterft in hier dus niet massaal af als gevolg van de klimaatverandering, maar heeft het wel moeilijk tijdens (droge) hittegolven. Een volledig overzicht voor Frankrijk opgemaakt in 2020 toont dat grove den in het algemeen aftakelt, met weliswaar regionale verschillen (Département de la santé des forêts, 2020). Zo is het noordwesten minder geïmpacteerd dan het noordoosten, centrum en zuid(oosten), omwille van een meer Atlantisch klimaat. Globaal genomen is er een duidelijke uitbreiding van vitaliteitsverlies van het zuiden naar het noorden.

In Duitsland wordt grove den door sommigen wel nog als droogteresistent beschouwd, buiten de Alpiene valleien die snel (heel) droog vallen met veranderende neerslagpatronen en stijgende temperaturen (Leitgeb & Starlinger, 2022). Toch worden ook in Duitsland meer vitaliteitsproblemen vastgesteld ten gevolge van hete en droge zomers, van Bayern en Nürnberg over Rheinland-Pfalz en Baden-Würtenberg, tot de Hartzregio (cf. o.a. Bischof *et al.*, 2021; Kohnle & Kahle, 2020; Stubenazy *et al.*, 2020). Algemeen voor Duitsland zien we een sterke afname van gezonde grove dennen (bladverlies lager dan 15%) sinds 2019: in de periode 1984-2018 was ongeveer 40% van de dennen gezond, in de periode 2019-2024 slechts 20% (BMEL, 2025).

In Scandinavië werden geen significante verschillen of algemen tendensen in bladverlies van grove den waargenomen. Dit contrasteert met de toenemende mortaliteit die ook in Zweden wordt vastgesteld en suggereert een relatieve stabiliteit van de gezondheid van grove den. Over het geheel genomen suggereert dit dat grove den in het noorden beter omgaat met droogte en hittestress dan in andere regio's, of dat de droogte en hitte daar nog binnen de tolerantiegrenzen van grove den vallen (Knutzen *et al.*, 2025).

2.3.2 Vlaanderen

De Bosvitaliteitsinventaris 2025 biedt een gedetailleerd overzicht van de gezondheidstoestand van bossen in Vlaanderen, met een focus op vijf hoofdboomsoorten: grove den, zomereik, Corsicaanse den, beuk en Amerikaanse eik (Sioen *et al.*, 2026). Bomen met meer dan 25% naald- of bladverlies worden als beschadigd beschouwd. In 2025 was het aandeel beschadigde bomen in totaal 20,3% en specifiek voor de grove den 11,9%. Het gemiddeld naaldverlies voor de grove den bedroeg 21,5%, en in slechts 1 van de 19 proefvlakken bedroeg dit gemiddelde meer dan 25%. Drie veelvoorkomende symptomen bij de grove den waren: kroonsterfte (40,6%), wonden (35,2%) en harsuitvloei (27,8%). Bruine naaldverkleuring werd bij 26,3% van de grove dennen

vastgesteld en gele naaldverkleuring bij 8,3%. Bovendien vertoonde 4,7% van de grove dennen tekenen van de aanwezigheid van insecten op de stam.

Kroonsterfte door *Sphaeropsis sapinea* (zie 2.4.1.2.1.) blijft een relevante factor in Vlaanderen. In 2025 werd lichte scheutsterfte door *Sphaeropsis* bij 14,2% van de grove dennen opgemerkt, en ernstige scheutsterfte bij 0,4%.

Het aandeel grove dennen met verse harsuitvloei vertoont sinds de piek van 22,1% in 2022 een dalende trend. Dit aandeel zakte jaar na jaar, van 17,5% in 2023 naar 13,6% in 2024 en uiteindelijk 12,1% in 2025 (dit is inclusief bomen met een combinatie van vers en oud hars). De totale harsuitvloei (vers en oud hars samen) bedroeg in 2025 27,8%. Deze uitvloei is vaak een verdedigingsreactie van de boom tegen schimmelinfecties of insectenaantasting.

Hoewel het naaldverlies van de grove den over de zeer lange termijn (1995–2025) geen significante trend vertoont, is er in de afgelopen twintig jaar (2006–2025) wel degelijk een significant stijgende trend in het naaldverlies zichtbaar. Desondanks ligt het aandeel beschadigde bomen bij de grove den (11,9%) nog steeds het laagst van alle bestudeerde hoofdboomsoorten. Uit de bosvitaliteitsinventaris blijkt dus dat de grove den qua naaldverlies (wat de hoofdvariabele is in de vitaliteitsbeoordelingen) relatief goed blijft presteren ten opzichte van andere boomsoorten in Vlaanderen. Wat de mortaliteit betreft: hoewel er in 2024 nog acht afgestorven grove dennen werden genoteerd, was er in 2025 bij deze boomsoort in de steekproef geen enkele sterfte (0,0%).

Observaties uit de late jaren 1980 wijzen ook op een grote veerkracht van grovedennenbestanden en nuanceren alarmistische boodschappen. Toen was de gezondheidstoestand van grove den namelijk zeer problematisch (verspreide sterfte, ijle kronen, slechts twee naaldjaargangen), als gevolg van zure regen en strenge winters (Dufrane, 1990). Deze grove dennen hebben zich nadien volledig herpakt (persoonlijke communicatie met ex-boswachter Sus Willems).

2.4 ZIEKTES EN PLAGEN

Grove dennen zijn waardplant voor veel organismen. Sommige ervan kunnen onder specifieke omstandigheden pathogeen worden. De meeste studies bevestigen dat met stijgende temperaturen de condities voor mogelijk schadelijke insecten (kevers), schimmels en andere parasieten voordeliger worden, waardoor ze in grotere aantallen kunnen voorkomen en zo een grotere druk kunnen uitoefenen op hun waardplant (hier: grove den). In combinatie met vitaliteitsverlies van de bomen ten gevolge van droogte, is de grotere druk van pathogenen soms dan ook lethaal (Bose *et al.*, 2024; Dobbertin *et al.*, 2007; Jaime *et al.*, 2019). Er bestaat over het algemeen een consensus dat de ziekte- en plaagverschijnselen secundair zijn aan de impact van een veranderend klimaat, zoals hogere temperaturen, zachtere winters en vochtigere omstandigheden (Département de la santé des forêts, 2020; Schwanda *et al.*, 2022). Nieuwe pathogenen die in Vlaanderen geïntroduceerd worden via containers en/of via handel van zaai- en plantgoed kunnen ook aanleiding geven tot ziektes bij gebrek aan natuurlijke vijanden of afweermechanismen.

In eerste instantie (zie 2.4.1) beschrijven we de organismen die reeds langere tijd in Vlaanderen aanwezig zijn en waarvan we pas in de laatste jaren een toenemende pathogeniciteit zien, door wijziging van gedrag en uitbreiding. In tweede instantie (zie 2.4.2) beschrijven we ziektes en plagen die reeds elders gesignaleerd zijn en mogelijks ook in Vlaanderen op termijn een probleem kunnen vormen voor grove den.

2.4.1 Veel voorkomende ziektes en plagen van grove den in Vlaanderen

2.4.1.1 Insecten

Klimaatverandering heeft algemeen gezien een aanzienlijke impact op de populaties van schorskevers en andere insecten die bomen aantasten. Zoals Hlávková & Doležal (2022) aangeven, reageren schorskevers sterk op omgevingsomstandigheden zoals temperatuur. Warme en droge periodes in de lente kunnen bijvoorbeeld een vervroegde zwermactiviteit inleiden. In combinatie met hogere herfsttemperaturen, die het vegetatieseizoen verlengen, kan dit bij sommige soorten leiden tot een toename van het aantal generaties per jaar. Dit resulteert uiteindelijk in een aanzienlijke toename van de plaagdichtheid van deze insecten.

Het Département de la santé des forêts (2020) benadrukt dat specifiek voor grove den de betrokken insectengroepen tot nu toe voornamelijk een meer secundaire rol spelen. Hun populaties nemen bijvoorbeeld snel af wanneer de stressniveaus van bomen dalen. Zelfs bij hoge dichtheden kunnen deze insecten geen gezonde, niet-gestreste bomen doden, dit in tegenstelling tot wat we zien voor de letterzetter bij fijnspar, die bij hoge populatiedichtheden ook gezonde bomen kan aanvallen en zelfs andere boomsoorten kan aanboren (zie ook CNPF Hauts-de-France Normandie, 2024).

Ook Bischof *et al*. (2021) benadrukten dat de infestatie door schors- en houtbewonende insecten tot dusver vooral voorkomt bij reeds dode of sterk verzwakte grove dennen. Relatief vitale dennen worden daarentegen zelden en slechts met lage intensiteit aangetast

2.4.1.1.1 *Phaenops cyanea* - blauwe dennenprachtkever

De blauwe dennenprachtkever *Phaenops cyanea* (Fabricius, 1775) is een warmteminnende soort die sinds 2018 een stijgende trend vertoont in Vlaanderen, met een piek in 2021, zoals gerapporteerd op Waarnemingen.be. Deze kever geeft de voorkeur aan habitats met verspreid staande grove dennen en een warmer microklimaat, wat optimale omstandigheden creëert voor hun voorkomen.

De volwassen kever, die behoort tot de familie van de prachtkevers, heeft een staalblauwe tot blauwgroene kleur en een glanzend uiterlijk, met een lengte van 8 tot 10 mm. De pootloze larven zijn wit en hebben bredere segmenten aan de voorkant van hun lichaam (Figuur 6).

De volwassen kevers komen voor van mei tot september. In Centraal-Europa begint hun vliegactiviteit in mei en juni, met een piek een maand later bij temperaturen rond de 20 °C. Na het uitvliegen voeden deze volwassen insecten zich eerst met de naalden van de boom. In tegenstelling tot schorskevers (zie bijvoorbeeld 2.4.1.1.2), boren de volwassen prachtkevers zich voor de voortplanting niet in het hout om een rammelkamer aan te leggen. De vrouwtjes leggen hun eitjes simpelweg aan de buitenkant van de boom, in de spleten en scheuren van de schors.

Zodra de eitjes uitkomen, boren de jonge larven zich direct door de schors heen naar de sapstroom (het cambium). Deze larven leven onder de schors en vreten gangen in een typisch kronkelend (sinu soïdaal) patroon, waarbij ze bruingekleurd zaagsel en knaagsel achterlaten (Figuur 6). In een later stadium vreten ze zich ook iets dieper in het spinthout. In het daaropvolgende voorjaar verpoppen ze zich in de schors of het buitenste hout, waarna de nieuwe generatie kevers uitvliegt. De soort heeft één generatie per jaar. Bomen die op een warme groeiplaats staan of in een bodem met een hoge grondwaterstand hebben een grotere kans op aantasting (Boomzorg, 2024).



Figuur 6: Phaenops cyanea*; v.l.n.r. volwassen kever, larve (noteer de verdikte kop), typisch sinusoïdaal vraatpatroon (Bron: Gyorgy Csoka, Hungary Forest Research Institute, Bugwood.org).*

Phaenops cyanea wordt beschouwd als een secundaire plaag die voornamelijk oude, verzwakte en beschadigde bomen aantast. Zoals gebruikelijk bij schorsbewonende kevers is *P. cyanea* dan ook een zwakteparasiet; gezonde bomen in goede conditie kunnen het boorgat van de kever met hars vullen waardoor het imago als het ware verzuipt en ingekapseld wordt. Onder gunstige omstandigheden voor de kever kan de intensiteit en agressiviteit van de aanvallen toenemen, waardoor *P. cyanea* kan uitgroeien tot een primaire plaag die schade aan gezonde bossen kan veroorzaken (Hlávková & Doležal, 2022).

In Vlaanderen zijn de meeste kwijnende bomen in bijvoorbeeld Meeuwen-Gruitrode, Maasmechelen en Westerlo aangetast door de blauwe dennenprachtkever (Roskams *et al.*, 2018). Verder is er weinig informatie over de verspreiding van *P. cyanea* in Vlaanderen en uit historische gegevens blijkt dat er geen eerdere meldingen zijn van hun rol in het afsterven van dennen in Vlaanderen (Roskams *et al.*, 2018). De oudste waarneming op Waarnemingen.be dateert uit 2013 (geraadpleegd 24 mei 2024), waar de soort als 'vrij algemeen' wordt vermeld. In Duitsland en andere Centraal-Europese landen krijgt *P. cyanea* meer aandacht en wordt deze soort steeds belangrijker in het afsterven van verzwakte dennen

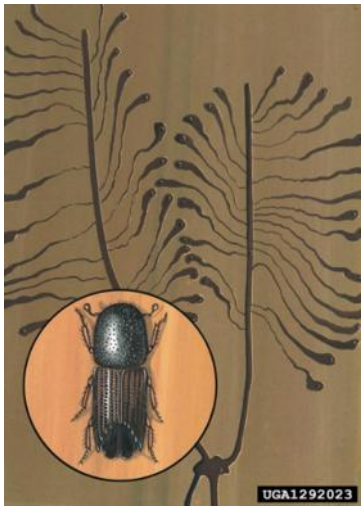
2.4.1.1.2 *Ips sexdentatus* - zestand dennenschorskever

Ips sexdentatus is de grootste bast- of schorskever van het geslacht *Ips* en kan tot 8 mm lang worden. Deze bastkever werd in het verleden al vaker gevonden als oorzaak van sterfte in dennenbossen in Vlaanderen (Roskams *et al., 2018*), vooral na verzwakking van de bomen door factoren zoals windval of droogte.

Het gangenpatroon van deze schorskever verschilt duidelijk van dat van de blauwe dennenprachtkever en is ook duidelijker zichtbaar in het spinthout. In tegenstelling tot bij *P. cyanea*, is een centrale ‘rammelkamer’ zichtbaar waarin de bevruchting plaatsvindt, en van waaruit er verschillende moedergangen vertrekken. In de aftakkingen van deze moedergangen worden dan de eitjes gelegd (Figuur 7). De larven tasten het cambium en de bast aan, wat bij ernstige aantasting leidt tot het afsterven van de verzwakte bomen (Roskams *et al.*, 2018). Dit proces – sterfte door *I. sexdentatus* na verzwakking door droogte – wordt ook gemeld uit Frankrijk, Spanje en andere Europese landen (Hlávková & Doležal, 2022).

In Maasmechelen werd *I. sexdentatus* in 2018 gevonden in een afstervende Corsicaanse den. In Beringen vertoonden foto’s van afgestorven grove dennen in datzelfde jaar het typische

vraatpatroon *van I. sexdentatus* (Roskams *et al.*, 2018). Op waarnemingen.be zijn weinig observaties van *I. sexdentatus* te vinden (geraadpleegd 25 mei 2024).



Figuur 7: Imago en vraatpatroon van Ips sexdentatus*. Noteer de rammelkamer onderaan, waaruit verschillende moedergangen vertrekken (Bron: Robert Dzwonkowski, Bugwood.org).*

De zestand dennenschorskever is eveneens een voorbeeld van een secundaire plaag (net zoals *Phaenops cyanea*, zie 2.4.1.1.1) op reeds verzwakte grove dennen. Recente lokale uitbraken na abiotische verstoringen, gevolgd door verspreiding naar gezonde bomen, komen echter steeds vaker voor. Stijgende temperaturen in Europa bevorderen het optreden van natuurlijke verstoringen en creëren gunstige leefomstandigheden voor *I. sexdentatus*, wat kan leiden tot een toename van het aantal generaties en/of zusterbroedsels waarbij hetzelfde ouderpaar meerdere ladingen eitjes afzet in verschillende rammelkamers (Hlávková & Doležal, 2022).

2.4.1.1.3 *Tomicus* piniperda - Dennenscheerder

De dennenscheerder (*Tomicus piniperda*) is een keversoort die in verschillende bronnen wordt besproken (Lieutier *et al.* 2015; de Becquevort *et al.*, 2024; Hlávková & Doležal, 2022). De larven van deze kever ontwikkelen zich in verzwakte of pas gestorven bomen (net zoals bij de blauwe dennenprachtkever en de zestand dennenschorskever; zie 2.4.1.1.1 en 2.4.1.1.2), aangezien de soort normaalgezien de afweermechanismen van gezonde naaldbomen niet kan overleven (de Becquevort *et al.*, 2024).

Tomicus piniperda heeft zwaar hout nodig voor reproductie en het larvale stadium. Jonge volwassen *T. piniperda* voeden zich na het verlaten van de broedgangen met de binnenkant van gezonde en vitale scheuten van dennen. Deze rijpingsvraat, waardoor de scheuten vroegtijdig kunnen afvallen, kan leiden tot aanzienlijke schade aan de boom, zeker wanneer de keverpopulatie groot is. De kevers eten bij voorkeur aan de bovenste kransen van de dennenkroon. Afgevallen, uitgeholde scheuten zijn een typisch kenmerk van het voorkomen van deze kever (Figuur 8). De activiteit van volwassen *T. piniperda* is te herkennen aan het typische boormeel van wit houtzaagsel in de schorskloven bij de ingang van het boorgat, uniek voor deze soort (Zubek *et al.*, 2022).



Figuur 8: Typische vraat van Tomicus piniperda*. Noteer de uitholling van de verse jaarscheuten (bron: Steve Passoa, USDIA APHIS PPQ, Bugwood.org en E. Richard Hoebeke, Cornell University, Bugwood.org).*

Volgens Lieutier *et al.* (2015) zijn *T. piniperda*-kevers wijdverspreid in zowel Azië als Europa, waarbij ze Azië aanduiden als het continent van herkomst voor het hele geslacht. De soort gedijt vooral in koude klimaten en komt normaal voor op *Pinus* spp., slechts af en toe ook op andere naaldboomsoorten. Voor de dennenscheerder is grove den de belangrijkste gastheer. Hij komt dan ook voor in vrijwel het volledige verspreidingsgebied van grove den.

Hlávková & Doležal (2022) beschrijven *T. piniperda* als een secundaire plaag van staande verzwakte dennenbomen, maar daarnaast als een primaire plaag van jaarlijkse jonge scheuten, waarbij aanzienlijke verstoringen van het fotosynthetische apparaat optreden. De kever geeft de voorkeur aan bomen die onder stress staan door droogte of schimmelinfecties. Volwassen kevers zijn actief bij temperaturen boven 5 °C en de eerste vluchten zijn geregistreerd bij 10–12 °C.

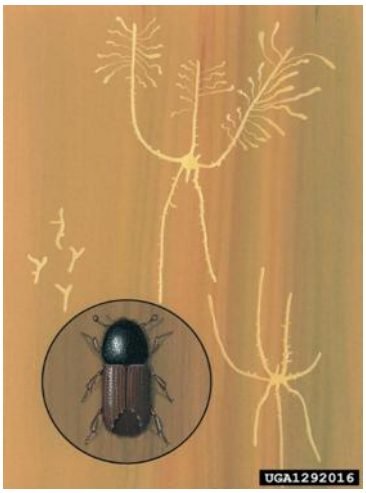
De meeste waarnemingen van *T. piniperda* voor Vlaanderen werden gerapporteerd in 2018, er zijn slechts enkele waarnemingen in de periode 2024 - 2026 (Waarnemingen.be; raadpleging 24/09/2026).

2.4.1.1.4 *Ips acuminatus*

De schorskever *Ips acuminatus* is een belangrijke plaag in (Oost-)Europese dennenbossen. Hoewel deze soort van oudsher als een minder grote bedreiging dan bijv. dennenscheerder of blauwe dennenprachtkever werd gezien, tonen recente uitbraken aan dat de kever, vooral door klimaatverandering, een toenemend probleem vormt, en dit ook in West-Europa (Papek *et al.*, 2024).

Ips acuminatus is een wijdverspreide schorskever in Europa en delen van Azië, die zich voornamelijk voedt met grove den, maar kan ook andere naaldboomsoorten aantasten. De kevers koloniseren bij voorkeur de dunnere bast van de bovenste stam en takken van verzwakte bomen. Dit is een belangrijk verschil met de eerder vermelde *I. sexdentatus* (zie 2.4.1.1.2). Ze zijn polygynisch, wat betekent dat één mannetje met meerdere vrouwtjes paart in een gemeenschappelijke rammelkamer, waarna de vrouwtjes hun eigen moedertunnels graven. De larven van de kever voeden zich met zowel de bast als de symbiotische schimmel *Ophiostoma*

macrosporum[3]. Omdat deze kever kleiner is dan de zestand dennenschorskever, zijn de vraatgangen over het algemeen ook minder breed (Figuur 9).



Figuur 9: Imago en vraatpatroon van Ips acuminatus *(Bron: Robert Dzwonkowski, Bugwood.org).*

Ips acuminatus heeft een unieke reproductie. Naast de 'standaard' seksuele voortplanting kan *I. acuminatus* zich ook aseksueel voortplanten via pseudogamie, een vorm van parthenogenese. Hierbij is sperma van een mannetje nodig om de embryogenese te starten, maar het genetisch materiaal van het mannetje wordt niet doorgegeven. Dit resulteert in broedsels die enkel uit vrouwtjes bestaan. De aanwezigheid van beide reproductievormen, die samen in populaties kunnen voorkomen, is een zeldzaamheid onder schorskevers.

De levenscyclus van *I. acuminatus* wordt sterk beïnvloed door omgevingsfactoren, met name temperatuur en fotoperiode. Hogere temperaturen verkorten de ontwikkelingstijd, waardoor de kever in zuidelijke regio's meerdere generaties per jaar kan hebben. De kever is aangepast aan warme omstandigheden en heeft een aanvangsluchttemperatuur voor vlucht en galerieconstructie vanaf 14 à 16 °C, met een optimum boven de 18°C (Papek *et al.*, 2024). Extreem weer, zoals hitte en droogte, verzwakt de gastbomen, wat ideale omstandigheden creëert voor massale keveraanvallen. Om de winter te overleven, treedt de volwassen kever in een facultatieve diapauze, een rustperiode die wordt gereguleerd door de lengte van de dagen. De kever overleeft lage temperaturen door antivriesstoffen aan te maken en zodoende bevriezing van lichaamsvocht te voorkomen (*freeze avoidant)*.

2.4.1.1.5 *Thematopoea pityocampa* - dennenprocessierups

Net zoals de welbekende eikenprocessierups is de dennenprocessierups een nestvormende vlindersoort die zich voedt met naalden van veelvoorkomende naaldboomsoorten zoals dennen, sparren en ceders (Figuur 10). Ook deze soort vormt brandharen die allergische reacties kan veroorzaken bij de mens. In 2021 werd deze rups voor het eerst vastgesteld in de Belgische Gaumestreek, waarna hij in 2024 meerdere keren werd vastgesteld in de provincies Namen, Luik

[3] *Ips acuminatus* is afhankelijk van schimmels voor zijn voeding. De vrouwtjes beschikken over een uniek orgaan, het mycetangium, waarmee zij de sporen van hun mutualistische schimmel (*O. macrosporum*) vervoeren. Bij de kolonisatie van nieuwe bomen introduceren ze deze sporen onder de schors. De schimmel groeit vervolgens uit en breekt het houtweefsel af, waardoor voedingsstoffen vrijkomen die essentieel zijn voor de ontwikkeling van de keverlarven. Dit maakt de kever een phloeomycetofage soort, die zich voedt met zowel de bast als de gekweekte schimmel. Daarnaast draagt de kever ook blauwverkleurende schimmels over, die de kwaliteit van het hout aantasten.

en Luxemburg, maar nog niet vastgesteld in Vlaanderen (Natuurpunt, 2024). Ondertussen is hij ook vastgesteld in Zuid-Nederland (Nature Today, 2025).



Figuur 10: Nest van dennenprocessierupsen (Bron: John Ghent, Bugwood.org).

De noordwaartse migratie van de dennenprocessierups hoeft niet te verbazen, omdat de rups de winter doorbrengt in larvale toestand en daardoor erg gevoelig is voor lage wintertemperaturen (Rossi *et al.*, 2025). Aangezien de winters de laatste jaren steeds milder zijn geworden, komen zulke strenge koudeperiodes steeds minder vaak voor (Nature Today, 2018; 2025). Hoewel de rupsen reeds brandharen vormen vanaf hun 3de (van 5) larvale stadium, is de meeste overlast te verwachten wanneer ze volgroeid zijn, en ze hun weg naar beneden uit de bomen en over de grond zoeken om zich in te graven. Ze verpoppen namelijk ondergronds tot vlinder (Nature Today, 2018). Deze 'processie' (Figuur 11) vindt, afhankelijk van de voorjaarstemperaturen, plaats in maart/april.


Figuur 11: Processies van dennenprocessierupsen op straat met vaak platgereden rupsen en verspreide brandharen (Bron: Silvia Hellingman)

Aan de bomen kan deze rups door naaldvraat grote schade veroorzaken, zeker in de latere larvale stadia (Nature Today, 2018). Momenteel is het echter nog afwachten in hoeverre schade zal toegebracht worden aan mens en waardplanten, en dient dit dus van nabij opgevolgd te worden. Preventieve maatregelen zijn momenteel gelijkaardig aan die van de eikenprocessierups. Dit zijn bijvoorbeeld lijmstrips op de stammen van geïnfecteerde bomen en, meer op de lange termijn, het diversifiëren van het landschap zodanig dat er meer gelegenheid is voor het in stand houden of ontwikkelen van natuurlijke vijanden. Een voorbeeld hiervan voor de dennenprocessierups is het bronwespje (*Baryscapus servadei*), dat parasiteert op de eitjes van de rups (Nature Today, 2025).

2.4.1.1.6 *Haematoloma* dorsatum - roodzwarte dennencicade

De roodzwarte dennencicade is een schuimcicade die soms op grote schaal bandnecrose kan veroorzaken door het zuigen aan naalden. Vooral oudere literatuur maakt gewag van deze plaag (Oosterbaan *et al.*, 1995). De aangebrachte schade ziet er dikwijls zeer spectaculair uit, maar komt eerder weinig voor (Nageleisen *et al.*, 2010, p. 536). Als symptoom komt bandnecrose ook voor bij bepaalde schimmelaantastingen (zoals *Dothistroma* spp., zie 2.4.1.2.2). Bij cicaden zal echter geen spoorvorming, vruchtlichamen of harsbuiltje (kenmerkend voor *Dothistroma*) vastgesteld worden.

Vermits een deel van het ontwikkelingstadium van deze cicade zich afspeelt op grassen, in het bijzonder op bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*), zou het risico op plaagvorming hoger zijn in bossen met een grazige ondergroei (Oosterbaan *et al.*, 1995; Roskams *et al.*, 2008, p. 83). Ter preventie wordt het bevorderen van een goed ontwikkelde onderetage, die het gras onderdrukt, aangeraden (Oosterbaan *et al.*, 1995; Roskams *et al.*, 2008).

2.4.1.1.7 *Hylobius abietis* - grote dennensnuitkever

De grote dennensnuitkever is een veel voorkomende keversoort in West-Europa (incl. Vlaanderen) die vooral schade aanricht in jonge aanplantingen van naaldbomen, waaronder *Picea*, maar ook *Pinus*. De kever legt eitjes op stobben of geëxposeerde wortels van omgehakte bomen. De larven ontwikkelen in de stobben of wortels en vliegen uit als niet-geslachtsrijpe kever (Roskams *et al.*, 2008, p. 60). De jonge kevers voeden zich dan verder met schors van jonge boompjes tot ze volwassen zijn en ze op hun beurt eitjes leggen in stobben. Wanneer de plaagdruk groot is, kan dit leiden tot het afsterven van volledige aanplantingen. Vermits de soort redelijk groot is (+- 1 cm) is het effect van vraat op kleine boompjes aanzienlijk.

Kenmerkend voor de grote dennensnuitkever zijn de lange snuit met antennes op het uiteinde en de gele vlekjes op donkerbruine dekschilden (Figuur 12).



Figuur 12: Dennensnuitkever (Bron: Gyorgy Csoka, Hungary Forest Research Institute, Bugwood.org).

2.4.1.2 Schimmels

2.4.1.2.1 *Sphaeropsis sapinea*

Sphaeropsis sapinea (synoniem: *Diplodia sapinea*) is een schimmel die scheutsterfte veroorzaakt voornamelijk op *Pinus* spp., al kan hij ook andere naaldbomen besmetten (*Diplodia tip blight*). Hij kan als latente pathogeen aanwezig zijn, zonder symptomen te veroorzaken. Vermits de

schimmel in Noord-Amerika op zeer veel dennensoorten voorkomt, wordt hij daar als endogeen beschouwd. In West-Europa zou hij 150 jaar voorkomen, waarbij de eerste echte schade in Nederland in de jaren 1980 werd vastgesteld, onder andere op grove den (Swart & Wingfield, 1991; Van Dam & de Kam, 1984). Vanaf het begin van de twintigste eeuw zijn er ernstige gevolgen voor de bosbouw gerapporteerd vanuit het zuidelijk halfrond (Zuid-Afrika, Nieuw-Zeeland, Australië) terwijl de schade door *S. sapinea* in noordelijker gelegen gebieden pas in de afgelopen decennia toenam (Brodde, 2023). Zo werd *S. sapinea* voor het eerst in 2007 in Estland en in 2013 in Zweden gedocumenteerd als schade-organisme. In Zuid-Finland werd de schimmel in 2015 en 2016 op afgevallen kegels gevonden, waar deze saprofytisch leeft (Terhonen *et al.*, 2021). In Duitsland behoort *Sphaeropsis sapinea* inmiddels tot de meest voorkomende schimmels in het mycobioom van de grove den, zonder dat de aanwezigheid ervan noodzakelijk gepaard gaat met duidelijke ziekteverschijnselen (Blumenstein *et al*., 2021). Deze veelvuldige, vaak asymptomatische aanwezigheid onderstreept dat *S. sapinea* deel kan uitmaken van de natuurlijke schimmelgemeenschap van grove den.

De kenmerkende symptomen van *Sphaeropsis* zijn verdorde naalden aan de scheutuiteinden, die eerst flets groen worden en vervolgens bruin (Petercord & Strasser, 2017). Vermits de schimmel de celstrekking van de naalden nagenoeg stopzet, is een belangrijk symptoom het voorkomen van mini-naaldjes die relatief eenvoudig te herkennen zijn vanop de grond met de verrekijker. De verdorde naalden blijven hangen en vallen met vertraging af. Deze symptomen zijn eerst zichtbaar in de bovenste delen van de kroon, en breiden dan uit naar onderen toe. Bij herhaaldelijke aantasting worden de getroffen takken en twijgen steeds kaler. De aangetaste scheuten vertonen sterke harsuitvloei en krommen zich. Ernstige aantasting door *S. sapinea* kan leiden tot sterfte, hoewel volledig herstel ook mogelijk is (CNPF Hauts-de-France Normandie, 2024; Schwanda *et al.*, 2024)

Harsuitvloei wordt ook vastgesteld op de stam en takken. Draaigroei zou ook een indicatie zijn voor het endofytische aanwezig zijn van de schimmel (Figuur 13).



Figuur 13: symptomen van Sphaeropsis sapinea*; v.l.n.r. harsuitvloei; draaigroei; kleine, verdorde scheuten (Bron: Andries Saerens)*

De kleine ronde en zwarte vruchtlichamen (pycniden) bevinden zich op naalden, naaldscheden, kegelschubben van kegels ouder dan 1 jaar en schors. Hout onder schors met pycniden vertoont vaak een uitgebreide blauwe verkleuring. De sporen worden van april tot oktober, over de gehele vegetatieperiode, vrijgegeven. Voor infectie zijn vochtige omstandigheden vereist. De sporen kiemen en groeien het beste bij een hoge relatieve luchtvochtigheid en temperaturen boven de 20 à 25 °C, maar dit pas in het volgende jaar. Het optimum zou bij 28 °C zijn (Sinclair

et al., 1987). In de kritieke fase van scheutontwikkeling van april tot juni, verhogen korte regenperioden en temperaturen boven 20 °C het infectierisico aanzienlijk. In normale jaren is de infectiegraad relatief laag.

Symptomen ontwikkelen zich wanneer de gastheer onder stress staat, zoals door droogte, hitte of mechanische verwondingen (inclusief hagel) (Brodde, 2023; CNPF Hauts-de-France Normandie, 2024; Petercord & Strasser, 2017), een gebrek aan micronutriënten en een overmaat aan stikstof (Van Dam & de Kam, 1984). Uit Nederlands onderzoek is gebleken dat een overmatige bemesting met ammoniumsulfaat vijfjarige Corsicaanse dennen in potten zeer gevoelig maakt voor een aantasting door *S. sapinea* (de Kam, 1991). De vraag is in hoeverre dit ook geldt voor grove dennen, maar de auteurs suggereren dat dit wellicht ook voor grove den geldt en wordt elders ook bevestigd (Brodde, 2023, p. 27). Verder wordt in de Nederlandse studie ook aangetoond dat Corsicaanse dennen met een goede kaliumvoorziening veel minder gevoelig zijn dan planten met kaliumgebrek.

In de jaren 1990 kwam de gevoeligheid van Corsicaanse den en grove den voor *S. sapinea* al aan bod in een studie over Vlaamse bossen (Brauwers & De Schrijver, 1997). Zij kwamen tot de conclusie dat Corsicaanse den gevoeliger was dan grove den. Verder vonden zij (pp. 46-48):

- Percelen met een duidelijk concurrerende grasvegetatie konden gelinkt worden aan meer aantasting. Dit betrof de volwassen, opgaande bomen in de bestanden en niet louter de verjonging. Het is onduidelijk of dit te maken heeft met een verhoogde concurrentie voor water dan wel of de grasvegetatie een indicatie is voor een verhoogde stikstofdepositie.
- De visuele schade nam het meest toe tussen mei en augustus. In de herfst en winter waren er geen noemenswaardige veranderingen.
- Percelen met minder mychorrizatie vertoonden hogere aantasting.
- Een hogere bodempH vertraagde de groeisnelheid van *S. sapinea* (of verminderde de gevoeligheid van de boom). Het mechanisme is hier niet duidelijk: gaat het hier bijvoorbeeld over hogere opneembaarheid van elementen of meer mycorrhisatie?
- Giften van stikstof of kalium verhoogden de gevoeligheid voor aantasting, en dit het meeste bij kalium. Wanneer stikstof en kalium in gelijke hoeveelheden tegelijk toegevoegd werden, was er geen hogere gevoeligheid. Wel als stikstof, kalium én fosfor samen in gelijke hoeveelheden toegevoegd worden.
- Waterstress, zowel te veel als te weinig water, zorgde voor een hogere aantasting, vooral bij Corsicaanse den

Wat vast staat is dat het een zwakteparasiet is, die enige mate van stress of beschadiging nodig heeft voor zijn pathogene levenswijze, die meer op Corsicaanse den leek voor te komen, en nu ook meer aanwezig is op grove den. Zo kunnen hagel, koude winters, exploitieschade of andere mechanische verwondingen aanwezigheid van *Sphaeropsis* bevoordelen (Brauwers & De Schrijver, 1997; Blumenstein *et al.,* 2021). Sowieso profiteert hij ook van milde winters, vochtige warme voorjaarsomstandigheden en daaropvolgende droge zomers, wat met de voortschrijdende klimaatverandering waarschijnlijk frequenter zal voorkomen (Petercord & Strasser, 2017).

Op waarnemingen.be is geen stijgende trend waargenomen voor deze ziekte (geraadpleegd op 30 mei 2024), enkel pieken in 2015 en 2023). In de bosvitaliteitsinventaris (Sioen *et al.*, 2024; 2026) neemt het aantal vaststellingen van *S. sapinea* op grove den jaar na jaar wel toe (zie 3.2).

2.4.1.2.2 *Dothistroma septosporum* / *D. pini* - rodebandjesziekte

De rodebandjesziekte (*Dothistroma needle blight*) is het gevolg van een schimmelinfectie door *Dothistroma septosporum* of zijn naaste verwant *Dothistroma pini*, en werd voor het eerst gemeld in België in 2007, toen *D. septosporum* werd gedetecteerd in twee bestanden van Corsicaanse den in de Kempen door het INBO (Roskams & Sioen, 2016). Corsicaanse den wordt meestal als vatbaarder dan grove den beschouwd (Möykkynen *et al*., 2017), wat bevestigd wordt door eigen waarnemingen in het voorjaar van 2024 te Heiwijk en de resultaten uit de bosvitaliteitsinventaris (Sioen *et al.*, 2024). In Schotland begint de schimmel ook meer voor te komen op grove den ten gevolge van een toegenomen aanplant van Corsicaanse den, de hoofdwaardplant voor *Dothistroma* spp. (Piotrowska *et al.*, 2018).

Infectie vindt voornamelijk plaats in de lente en vroege zomer via regenspat verspreide conidia, die zich vormen in aseksueel geproduceerde vruchtlichamen op geïnfecteerde naalden (Mullett *et al*., 2017). De eerste symptomen (chlorotische banden) kunnen tegen de late herfst verschijnen, maar de karakteristieke rode banden met zwarte vruchtlichamen en een klein harsbuiltje ontwikkelen zich meestal in de daaropvolgende lente aan de onderkant van de kroon (Figuur 14). Aangetaste naalden vallen meestal voortijdig af in de late zomer of herfst van het jaar na infectie, wat leidt tot verminderde groei en in ernstige gevallen tot de dood van de boom. De seksuele fase van *D. septosporum* is zeldzaam, maar is wel gevonden in landen met ernstige uitbraken zoals Canada en Servië, en sommige nabijgelegen Europese landen zoals Frankrijk, Duitsland en Denemarken.



Figuur 14: Typische rode dwarsbandjes van Dothistroma *(Bron: Robert L. James, USDA Forest Service, Bugwood.org).*

Mullett *et al*. (2021) suggereert dat het oorspronkelijke verspreidingsgebied van *D. septosporum* in Oost-Europa (met name de Baltische staten en West-Rusland) en West-Azië ligt. Mogelijk zijn daar resistente genotypes (en herkomsten) van grove dennen ontstaan door co-evolutie. Herkomst bepaalt namelijk mee de ernst van de ziekte wanneer deze toeslaat (Drenkhan *et al*., 2016).

Diverse studies hebben vastgesteld dat de toename van de rodebandjesziekte sinds de jaren 1990 (in de jaren 1950-60 alleen problematisch op het zuidelijk halfrond) te wijten is aan de toename van waardplanten door de uitbreiding van plantagebossen, vaak met meer vatbare niet-inheemse soorten (natuurlijke geregenereerde bossen vertonen lagere schade dan kunstmatige plantages of zaailingen, stedelijke bomen en arboreta (Drenkhan *et al*., 2016)), en veranderende klimatologische omstandigheden (Mullett *et al*., 2021; Möykkynen *et al*., 2017). Samen met hogere temperatuur in lente en zomer, zou vocht vooral de belangrijkste abiotische factor zijn. Ernstige uitbraken zijn namelijk waargenomen in jaren en gebieden met veel regenval en hoge luchtvochtigheid (Drenkhan *et al*., 2016).

De erkenning dat twee soorten, *D. septosporum* en *D. pini*, rodebandjesziekte veroorzaken, is relatief recent, namelijk in 2004 (Drenkhan *et al*., 2016). De twee *Dothistroma*-soorten zijn zodanig gelijkend dat ze alleen met DNA-technieken kunnen worden onderscheiden. *Dothistroma septosporum* is wijder verspreid dan *D. pini*, maar beide komen in Vlaanderen voor (Schmitz *et al*., 2013). *Dothistroma*-soorten hebben een breed scala aan waardplanten, met 109 gedocumenteerde *Pinaceae*-gasttaxa, verdeeld over zes geslachten (*Abies*, *Cedrus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus* en *Pseudotsuga*), waarbij *Pinus* het hoofdgeslacht is.

Als complementaire zwaktesparasieten komen *Lophodermium seditiosum* (dennenschot, zie 2.4.1.2.3) en *Sphaeropsis sapinea* vaak samen met *Dothistroma* voor. De toename van de handel in levende planten draagt waarschijnlijk ook bij aan de toename van de incidentie en impact van de rodebandjesziekte (Roskams & Sioen, 2016).

Hoewel verschillende methoden zijn gebruikt om de rodebandjesziekte te beheersen, zijn ze niet allemaal succesvol gebleken (Möykkynen *et al*., 2017). Waar mogelijk kunnen meer resistente soorten of herkomsten worden gebruikt bij de aanleg van percelen. Bijvoorbeeld, na uitbraken van *Dothistroma* in de jaren 1960 in Zuid-Afrika werd de vatbare *Pinus radiata* vervangen door de meer resistente *P. patula*. In Nieuw-Zeeland en Australië worden koperhoudende fungiciden gebruikt om de rodebandjesziekte in dennenplantages te beheersen, en veredeling voor resistentie is daar ook met succes toegepast. Omdat deze ziekte ernstig kan zijn in jonge, dichte bestanden, kunnen dunning of snoeien worden gebruikt om de luchtvochtigheid in de kroon te verminderen, wat de infectie en mortaliteit verlaagt.

2.4.1.2.3 *Lophodermium seditiosum* - dennenschot

Lophodermium seditiosum is een algemeen voorkomende schimmel op grove den (*Pinus sylvestris*), die naaldverkleuring en -val kan veroorzaken (*Sources of inoculum of* Lophodermium seditiosum *on Pinus sylvestris*, 2025). De schimmel infecteert voornamelijk jonge naalden die vroegtijdig vallen in de vroege zomer (Figuur 15).

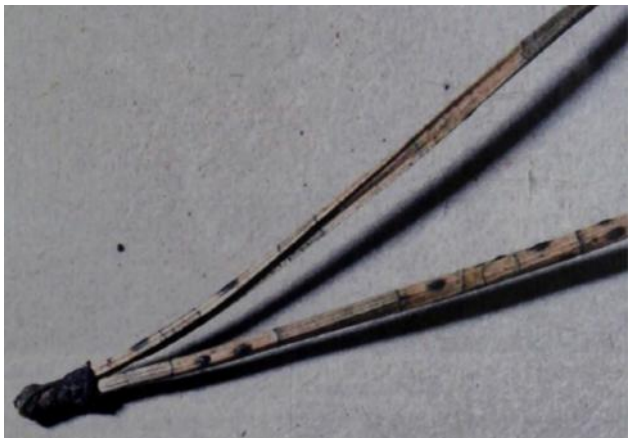


Figuur 15: Naaldverbruining bij jonge bomen t.g.v. Lophodermium seditiosum *(Bron: Terry S. Price, Georgia Forestry Commission, Bugwood.org).*

Jongere bomen in kwekerijen en bossen hebben het meeste last, tijdens en na vochtige zomers (Roskams *et al*., 2008, p. 46). In de late zomer en herfst vormen zich op de gevallen naalden zwarte, ovaal/voetbalvormige vruchtlichamen met een longitudinale spleet die de belangrijkste

bron van infectie vormen. Onder buitenomstandigheden kan *L. seditiosum* naalden binnen vijf maanden na infectie doden (Diwani & Millar, 1987). Milde winters en natte lentes verhogen de infectiedruk. Het voorkomen van *Lophodermium*-soorten op dennennaalden wordt vaak geassocieerd met andere schimmels, waaronder *Sphaeropsis sapinea* en *Cyclaneusma*-soorten (Lazarev *et al*., 2007).

Nadat de naalden zijn afgevallen verschijnen er dikwijls ook donkere dwarsbandjes op de naalden. Dit is te wijten aan een verwante *Lophodermium* soort: *Lophodermium pinastri*, die pas actief wordt wanneer de naalden afgevallen zijn (Figuur 16).



Figuur 16: Zwarte dwarsbandjes en ovale vruchtlichamen wijzen op Lophodermium pinastri *(Roskams* et al*., 2008, p. 46).*

2.4.1.2.4 *Armillaria mellea* - honingzwam

De honingzwam is een algemeen voorkomende en polyfage paddenstoel, die saprofytisch in de bodem of in dode boomstammen leeft, maar ook bomen secundair na een eerdere biotische of abiotische verzwakking, aantast. Wanneer honingzwam aanwezig is, is de boom dikwijls geen lang leven meer beschoren. Deze schimmel is dan ook diegene die courant het werk 'afmaakt', i.e. de boom doodt, maar maakt geen kans wanneer de boom nog vitaal is.

Als houtrotter ('opruimer') is het kenmerkend symptoom van de aanwezigheid van honingzwam zijn donkere rhizomorfen onder de loskomende schors aan de stamvoet, alsook rottend stamhout en ronde schotelvormige vruchtlichamen van ongeveer 4 cm in diameter (Figuur 17).



Figuur 17: Vruchtlichamen van honingzwam (Roskams et al*., 2008, p. 41).*

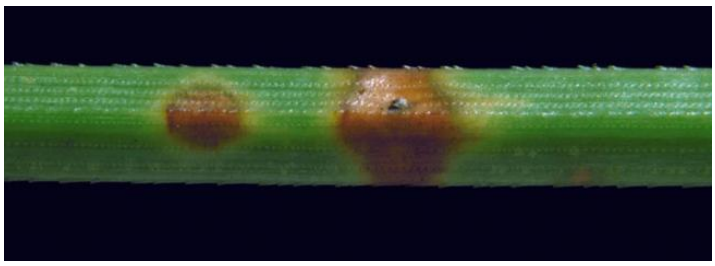
2.4.2 Mogelijke nieuwe pathogenen

In wat volgt worden pathogenen beschreven die nog niet in België zijn vastgesteld, maar wel aan een opmars bezig zijn en mogelijk aan belang zullen winnen in de komende jaren.

2.4.2.1 *Lecanosticta acicola*

In de afgelopen eeuw heeft *Lecanosticta acicola*, een bladschimmel die voornamelijk *Pinus* spp. aantast, zijn verspreidingsgebied wereldwijd uitgebreid en neemt de impact toe (Tubby *et al.*, 2023). *Lecanosticta acicola* veroorzaakt naaldvlekkenziekte (*brown spot needle blight*), wat resulteert in vroegtijdige ontbladering, verminderde groei en sterfte bij sommige gastheren. De ziekte komt oorspronkelijk uit de zuidelijke regio's van Noord-Amerika. In het begin van de twintigste eeuw verwoestte de ziekte bossen in de zuidelijke staten van de VS en werd in 1942 vastgesteld in Spanje. Momenteel is *L. acicola* nog niet officieel vastgesteld in België, maar wel in onze buurlanden (excl. Nederland). De schade in onze buurlanden is eerder beperkt in vergelijking met de gerapporteerde massale sterfte in Noord-Amerika (Dubach *et al.*, 2020; EPPO, 2025).

Op de besmette dennennaalden verschijnen kleine onregelmatige gele vlekken die na verloop van tijd bruin worden. Ze kunnen omgeven zijn door een gele halo (Figuur 18). Deze karakteristieke bruine vlekken ontwikkelen zich tot smalle bruine banden die leiden tot naaldsterfte vanaf de toppen tot aan het infectiepunt. Naalden vallen vroegtijdig af, waardoor kale takken overblijven met plukjes nieuwe naalden aan de takuiteinden. De infectie is meestal het ernstigst in de lagere delen van de bomen en breidt zich uit naar de toppen van de kruinen. Verwarring kan ontstaan met *Dothistroma* spp., maar de naaldvlekkenziekte vertoont in de regel geen rode verkleuring in tegenstelling tot *Dothistroma*.



Figuur 18: Ronde naaldnecroses t.g.v. Lecanosticta acicola*. Noteer de gele halo rond de verbruining (Bron: Edward L. Barnard, Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Bugwood.org).*

2.4.2.2 *Bursaphelenchus xylophylus* - Dennenhoutnematode

De dennenhoutnematode (*pine wilt nematode*) is een onrustwekkende invasieve houtnematode die in Noord-Amerika, China en Portugal voor grote schade zorgt aan naaldbomen, waaronder *Pinus* spp. (FAVV, 2024). De infectie kan leiden tot een verstoring van de sapstroom in de gastheer. De boom reageert op de aanwezigheid en verspreiding van de nematode onder meer door delen van zijn vasculaire systeem te blokkeren, wat de interne verspreiding van de nematode kan beperken, maar tegelijkertijd de capaciteit voor watertransport vermindert. Dit kan leiden tot verwelking en uiteindelijk tot het afsterven van de boom, mogelijk binnen het jaar na infectie. Verder zijn de symptomen weinig specifiek (Figuur 19).



Figuur 19: Afgestorven grove den t.g.v. de dennenhoutnematode, met weinig specifieke symptomen of ziektebeeld (Bron: European and Mediterranean Plant Protection Organization, Bugwood.org).

Deze soort staat samen met zijn vector, m.n. *Monochamus*-boktorren (Figuur 20), op de A2-quarantainelijst van de EU en moet dan ook bij waarneming gemeld worden aan het FAVV (FAVV, 2024). De soort verspreid zich al dan niet samen met zijn vector via containertransport van hout (paletten, houtchips, schors, …).


Figuur 20: Monochamus sutor, links mannetje, rechts vrouwtje. Kenmerkend voor Monochamus *spp. zijn de lange voelsprieten (Bron: Robert Dzwonkowski, Bugwood.org).*

2.4.2.3 *Fusarium circinatum*

Fusarium circinatum is een polyfage schimmel die globaal genomen beschouwd wordt als een van de meest problematische voor coniferen en in het bijzonder voor *Pinu*s spp. (EPPO, 2025). Hij veroorzaakt rottende wortels bij zaailingen, en kankers, harsuitvloei, taksterfte en afstervende naalden in mature bomen (Figuur 21). Hij is vermoedelijk afkomstig van Noord-Amerika en is momenteel aanwezig in Portugal en Spanje, en is eerder succesvol uitgeroeid in Frankrijk en Italië. De schimmel beperkt zich qua verspreiding momenteel tot mediterrane en subtropische klimaten. Vermoed wordt dat hij temperaturen onder 0 °C niet kan overleven. De verspreiding gebeurt lokaal via wind, opspattend water en insecten. Verspreiding op grotere afstanden kan via besmet zaad- of plantgoed.

Omwille van het hoge risicogehalte is deze soort opgenomen als quarantaineorganisme op de EPPO A2-lijst. Er geldt meldingsplicht bij het FAVV (Authority (EFSA) *et al.*, 2020).



Figuur 21: Afstervende naalden t.g.v. Fusarium circinatum *(Bron: Terry S. Price, Georgia Forestry Crommission, Bugwood.org).*

2.5 HYPOTHESES STERFTE

In wat volgt vatten we de meest voorkomende oorzaken samen van vitaliteitsverlies in grove dennenbestanden, zoals bestudeerd en besproken in de internationale literatuur. Vermits er zeer veel interagerende factoren zijn (van groeiplaatsfactoren, over klimaat tot ziektes en plagen) is het geen evidente opgave deze oorzaken te testen, laat staan met elkaar te vergelijken (Allen *et al.*, 2010; Bose *et al.*, 2020a). Bovendien bestaat er steeds het risico dat de toegenomen vastgestelde mortaliteit in grote mate te wijten is aan de toegenomen wetenschappelijke aandacht voor klimaatverandering, samen met de uitgebreide berichtgeving over enkele extreme gevallen van grootschalige bossterfte. Deze omstandigheden beperken ons uiteraard in het maken van algemene conclusies omtrent dennensterfte, wat niet wegneemt dat we – op basis van de voorhanden zijnde bronnen – wel enige rode draad kunnen ontwaren (Bose *et al.*, 2024; Galiano *et al.*, 2011).

2.5.1 Droogte

In de literatuur wordt droogte als een belangrijke oorzaak voor dennensterfte genoemd (Bose *et al.*, 2024; Galiano *et al.*, 2010; Patacca *et al.*, 2023). Zo zou 46% van de sterfte in Europa te linken zijn aan het samen voorkomen van weinig neerslag en hoge temperaturen (Gazol *et al.*, 2022). Droogtestress in planten wordt zowel bepaald door het ontbreken van neerslag als door hoge temperaturen die zorgen voor een grotere evapotranspiratie (Michel *et al.*, 2023, p. 13). Het is de combinatie van beide die planten dikwijls in de problemen brengt (hoewel hitte *an sich* ook al voldoende kan zijn, zie 2.5.3), en die we hieronder dan ook onder de noemer ‘droogte’ zullen bespreken (bv. Hunziker *et al.*, 2022).

Droogte wordt dikwijls aanzien als een trigger die het effect van bepaalde voorbestemmende factoren zoals leeftijd, slechte groeiplaats, vervuiling versterkt en/of de boom vatbaarder maakt voor biotische invloeden (Bose *et al.*, 2024). Hoewel deze redenering het meest voorkomt in de literatuur, dient ook dit genuanceerd te worden vermits er soms ook geen relatie gevonden wordt tussen droogtestress en vatbaarheid voor ziektes in grove den (en wel bv. in fijnspar) (Gomez-Gallego *et al.*, 2022).

Concreet worden de volgende algemene mechanismen geïdentificeerd waardoor droogte kan leiden tot sterfte (zie McDowell *et al*., 2008):

1. Hydraulisch falen: Door gebrek aan water en een hoge evapotranspiratie ontstaan er onderbrekingen in de waterkolom in de xyleemvaten.

2. Koolstofverhongering: Droogtestress leidt uiteindelijk tot koolstoftekorten en dus een verminderd metabolisme en immuniteit (mede door het isohydrisch karakter van grove dennen dat de huidmondjes sluit, zie 2.2.2).

3. Biotische factoren: Hoewel een gebrek aan vocht de ontwikkeling van sommige vochtminnende pathogenen tijdelijk kan afremmen, profiteren andere (secundaire) belagers — zoals schorskevers of opportunistische schimmels — juist sterk van de warmere temperaturen en de verminderde afweer van de verzwakte boom, wat resulteert in een fatale, verhoogde infectiedruk.

2.5.1.1 Voorgeschiedenis

Grove dennen die al eerder droogtestress vertoonden, groeien minder goed bij nieuwe extreme droogtes (Bose *et al.*, 2020a). Hetzelfde wordt waargenomen in beuk en fijnspar (Pretzsch, 2021,

2022). Over verschillende boomsoorten heen blijken naast een algemene dalende trend in jaarringbreedte ook onregelmatige gevormde groeiringen met een grote variatie in jaarringbreedte, een predictor te zijn voor verslechterende vitaliteit en sterfte (Cailleret *et al.*, 2019). Dit geldt ook voor grove den. Ook zullen grove dennen die minder snel herstellen na droogte, meer risico hebben op sterfte bij een volgende droogte (DeSoto *et al.*, 2020; Sterck *et al.*, 2024), wat mogelijks te wijten is aan de 'koolstofverhongering'. Deze moeilijke omstandigheden kunnen 5 tot zelfs 30 jaar later nog hun effect hebben in de groei en vitaliteit (Pretzsch, 2022), hoewel er ook vastgesteld wordt dat de overlevers soms ook profiteren van de verminderde concurrentie (Ovenden *et al.*, 2021).

Gebrekkige groei kan soms vastgesteld worden onder de microscoop na een specifieke celkleuring. In stressvolle jaren (zoals bij extreme droogte of abrupte koude) worden de houtcellen niet volledig afgewerkt; ze verhouten onvoldoende en vertonen een dunnere celwand. Hierdoor kleuren deze cellen na toediening van een contrastvloeistof blauw op onder de microscoop in plaats van het gebruikelijke rood. Dit stressfenomeen van onvolledige verhouting (*blue rings*) werd oorspronkelijk gedocumenteerd bij de zwarte den (Piermattei *et al*., 2014), maar is recent ook expliciet aangetoond als anatomische indicator voor abrupte klimaatstress bij de grove den (Buchwal *et al*., 2025).

Er zijn echter ook studies die het omgekeerde lijken te zeggen: bomen die nog geen eerdere droogtes gekend hebben, zijn minder weerbaar tegen droogte (Bose *et al.*, 2024; Jump *et al.*, 2017; Pretzsch, 2021, 2022; Socha *et al.*, 2023). Dit zou komen door het gewend raken aan optimale omstandigheden in de jeugdfases, waardoor er minder energie gestoken wordt in wortelontwikkeling en meer in de kroon. Bij droogte leidt dit tot een waterdisbalans. Met andere woorden: de (jonge) snelle groeiers vertonen een hogere mortaliteit.

Het een hoeft het andere niet uit te sluiten. Er zijn wellicht ook tragere groeiers in optimale omstandigheden met regelmatige (weliswaar dunnere) jaarringen die bij droogte wel stand houden. Bovendien zijn er via irrigatie-experimenten aanwijzingen dat grove den zich kan aanpassen aan een veranderend waterregime (Feichtinger *et al.*, 2014), met een lagere maar wel doorgezette groei tot gevolg. Verder kan het voorkomen van sterfte bij zowel snelle als trage, onregelmatige groeiers wijzen op een soortgelijke slechte watergebruiksefficiëntie, die pas bepalend wordt als de bomen onder stress komen (Brodde *et al.*, 2019).

Wat betreft verjonging wordt vastgesteld dat zaailingen van moederbomen van grove den op droge locaties droogteresistenter zijn en een tragere groei vertonen dan zaailingen van moederbomen op nattere groeiplaatsen vlakbij (Bose *et al.*, 2020b). Wellicht is dit te verklaren door epigenetische effecten. Dus ook daar speelt de voorgeschiedenis een rol, maar dan over generaties heen

2.5.1.2 Seizoensvariabelen

De impact van droogte hangt af van de maand waarin de hoge temperaturen en gebrek aan neerslag optreden. In de Zwitserse Rhône vallei is dit al goed bestudeerd. Daar zorgt toegenomen droogtestress als gevolg van een grotere evapotranspiratie in lente en zomer, gecombineerd met minder neerslag in de late zomer en/of herfst voor gezondheidsproblemen in grove den. De hogere evapotranspiratie leidt tot een daling van de grondwatertafel, wat de bomen in de late zomer en herfst dan weer afhankelijker maakt van neerslag. Als die neerslag op zich laat wachten, wordt de droogtestress de bomen dikwijls fataal (Hunziker *et al*., 2022). Ook een Zweedse studie associeert een warm voorjaar (mei, juni) met meer schadegevallen (Brodde *et al.*, 2019).

Een recente review suggereert voor onze breedtegraad dat de hoeveelheid winter- en voorjaarsneerslag sterker bepalend is voor de groei dan de zomerneerslag of de temperatuur (ongeacht of het om zomer- of wintertemperaturen gaat) (Bose *et al*., 2024). Deze review verwerkte evenwel geen studies uit België, maar wel uit Noord-Frankrijk en West-Duitsland. Voor Vlaanderen stelden Kint *et al*. (2012) voor grove den een negatieve invloed vast van een hoge gemiddelde minimumtemperatuur in de vorige zomer en de relatieve luchtvochtigheid in de vroege zomer, wat indirecte indicatoren zijn van warme en droge omstandigheden. Hoe zuidelijker (binnen Europa), hoe afhankelijker een grove dennenbestand van zomerneerslag blijkt te zijn (Bose *et al*., 2024).

In Noord-Duitsland compenseren de hogere wintertemperaturen tot nu toe de lagere groei door zomerdroogtes (Diers *et al*., 2024). In boreale gebieden zorgen frequente maar kleine regenbuien ervoor dat de neerslag meestal voldoet aan de transpiratiebehoefte op korte termijn. De bomen hebben wel extra water nodig uit de naburige grondwatervoorraden wanneer de wekelijkse neerslag minder dan ~8 mm bedraagt (Wang *et al.*, 2017).

2.5.1.3 Grondvlak

Een veel voorkomende variabele die gelinkt wordt aan droogtestress en mortaliteit in grove dennen is de dichtheid van de opstand, of het grondvlak. Het blijkt dat bomen die dichter bij elkaar staan, minder droogteresistent zijn omwille van de toegenomen competitie voor water (Galiano *et al*., 2010; Giuggiola *et al*., 2013; Kohnle & Kahle, 2020; Socha *et al*., 2023; Steckel *et al*., 2020; Stubenazy *et al*., 2020). Het blijkt alleszins dat dunnen (of het grondvlak verlagen) bij droogtestress in grovedennen opstanden geen extra mortaliteit teweegbrengt (Willig *et al*., 2025). Het effect van dunnen op de vitaliteit van bomen verschilt overigens sterk naargelang de boomsoort, het bostype en de specifieke groeiplaats (Verdonck *et al*., 2025). In 2.6.1.1 wordt dieper ingegaan op het effect van grondvlakwijziging door dunning.

2.5.1.4 Bodemtextuur

Het lijkt logisch dat de bodemtextuur de mate waarin bomen droogtestress ondervinden mee bepaalt. Bodems die bijvoorbeeld meer water kunnen vasthouden zouden zo in principe een betere vitaliteit van dennen moeten vertonen. Toch zijn er indicaties dat dit minder uitmaakt dan op het eerste zicht lijkt. In Zuid-Frankijk worden bijvoorbeeld ook veel aftakelende grove dennen vastgesteld op zogenaamd goede groeiplaatsen, terwijl noordelijker, in meer 'geschikte' klimaten, er zowel gezonde als aftakelende opstanden voorkomen op zowel slechte als goede bodems (Marty *et al.*, 2018). Er werd geen duidelijke relatie gevonden tussen droogtestress/aftakeling en bodems met een beperkte waterreserve in de zomermaanden. Het klimaat *an sich* is bepalend (Département de la santé des forêts, 2020). Toch blijft de suggestie bestaan dat dennen op zandige bodems (weliswaar met lage neerslag) het moeilijker (zullen) hebben met een veranderend klimaat (Pajtík *et al.*, 2022). Wat wel een effect lijkt te hebben op zandgronden, is de diepte van een waterhoudend substraat (zoals klei). Groeiplaatsen waar het profiel ondieper is, bevatten een hogere waterinhoud doorheen het groeiseizoen, wat resulteert in een hogere transpiratie (en dus groei) van de bomen die hier groeien (Nadezhdina *et al.*, 2007). Verder zijn er aanwijzingen uit Tsjechië dat de meeste mortaliteit op de zuurdere bodems zou voorkomen (Samec *et al.*, 2020).

2.5.1.5 Grondwatertafel

De diepte van de grondwatertafel kan cruciaal zijn in het verklaren van de droogterespons van grove den. Zo kan droogte een positief effect hebben op de groei wanneer de bomen in een perceel staan met een continue hoge grondwatertafel. Het omgekeerde geldt voor percelen met

lagere grondwatertafels (Bogachev *et al.*, 2023). Soms kan droogte de situatie voor de bomen dus verbeteren, maar soms ook niet.

2.5.1.6 Leeftijd

Oudere bestanden hebben meer last met droogte (Département de la santé des forêts, 2020; Marty *et al.*, 2018; Socha *et al.*, 2023). Dit zou vooral gelden voor dennen van meer dan 90 à 100 jaar oud.

2.5.1.7 Bosrand

Bomen aan de bosrand vertonen een hogere vatbaarheid voor droogtestress. Deze droogte/bosrandeffecten zijn het meest zichtbaar binnen de eerste 50 m en zijn bijna volledig afwezig wanneer we verder dan 100 m het bos in gaan (Buras *et al.*, 2018). Deze effecten zijn het sterkst aan de zuidelijke (Buras *et al.*, 2018) of zuidwestelijke (Brodde *et al.*, 2019) exposities. Dit betekent dat kleine, geïsoleerde percelen meer last hebben dan grote aaneengesloten boscomplexen (Département de la santé des forêts, 2020). In het versnipperde Vlaanderen is dit een belangrijke factor, vermits een kwart van de bosoppervlakte op minder dan 18 meter van de bosrand zou liggen ('Aandeel bosrand', 30/05/2024).

2.5.2 Hitte *versus* droogte

Soms is er moeilijk onderscheid te maken tussen het effect van hoge temperaturen en het effect van droogte, omdat beide dikwijls samen voorkomen. In tegenstelling tot het aantal studies over droogte, zijn er betrekkelijk weinig studies over het effect van hitte *an sich*. Er is enig bewijs dat schaduwtolerante boomsoorten over het algemeen hittegevoeliger zijn dan lichtbehoevende soorten (waaronder grove den) (Kunert & Hajek, 2022). Zo wordt onder andere vastgesteld dat het overschrijden van zijn drempelwaarde voor hittestress een belangrijke factor is voor het vitaliteitsverlies van fijnspar (een schaduwboomsoort) de laatste jaren. De drempelwaarde voor hittestress ligt lager bij fijnspar dan bij grove den: fijnspar begint efficiëntie van zijn fotosynthetisch apparaat te verliezen vanaf circa 38,5 °C, terwijl dit voor grove den 41,9 °C is (Kunert, 2020; Kunert *et al.*, 2022). Grove den herstelt ook snel van (een weliswaar gematigde) hittestress, terwijl dit bij andere naaldboomsoorten zoals douglasspar en atlasceder veel minder het geval zou zijn (Rehschuh *et al.*, 2020). Het wordt wel problematisch voor grove den wanneer de hittestress effectief samengaat met een watertekort. Dit laatste lijkt hierin doorslaggevender dan de hoge temperaturen *an sich* (Kunert *et al.*, 2022). Dennensterfte is dus eerder te wijten aan een combinatie van factoren die tot droogtestress leidt, terwijl sterfte van bijvoorbeeld fijnspar eenvoudiger te linken is met (te) hoge temperaturen.

2.5.3 Ziektes en plagen

De meest voorkomende ziektes en plagen op grove den zijn secundair van aard (zie 2.4). Ze vinden ingang in bomen door verzwakking van de boom in combinatie met een grotere populatie van de pathogeen als gevolg van voor deze ziekteverwekker gunstigere weersomstandigheden. Aantastingen van gezonde bomen zijn de uitzondering. In grove dennen lijkt dit secundaire karakter veel meer te spelen dan bijvoorbeeld bij de letterzetterplaag bij fijnsparren, hoewel die uiteraard ook weersafhankelijk is. Met andere woorden: dennen moeten sterker aftakelen voor ze vatbaar worden voor pathogenen (Département de la santé des forêts, 2020). Tot dusver is geen van de ziektes en plagen (zie 2.4) als primaire oorzaak van sterfte bij grove den te beschouwen.

Ziektes ontstaan niet alleen door de introductie van ziekteverwekkers in nieuwe omgevingen, maar ook door het wijzigen van hun virulentie als gevolg van klimaatgedreven processen

(Gomez-Gallego *et al.*, 2022). Daarom wordt het steeds belangrijker om zowel het risico op een versnelde ontwikkeling van bestaande ziektes als gevolg van klimaatverandering te voorspellen als om de door pathogenen veroorzaakte boomsterfte te begrijpen. In veel gevallen wordt sterfte namelijk veroorzaakt door een interactie tussen biotische en abiotische factoren. Wat die interacties dan precies zijn, is echter nog niet duidelijk en zou verschillen van boomsoort tot boomsoort (Gomez-Gallego *et al.*, 2022). Wel is het zo dat een boom in regio's (zoals Vlaanderen) met weinig grootschalige verstoringen zoals bosbrand of overstromingen zelden door louter abiotische factoren afsterft, en dat de meest ernstige vitaliteitsproblemen in boscontext in de laatste decennia daar te wijten zijn aan biotische factoren.

2.6 BEHEER

2.6.1 Tegen droogte

Om opstanden van grove den weerbaarder te maken tegen droogte zijn er op het vlak van beheer verschillende opties: dunnen, mengen en herkomstselectie.

2.6.1.1 Dunnen

Wanneer grovedennenopstanden worden blootgesteld aan extreme droogtestress, treedt vaak een natuurlijk proces van zelfdunning op (Bose *et al.*, 2024). Hierbij evolueert de opstand spontaan naar een lager stamtal en grondvlak als gevolg van verspreide mortaliteit. Dit proces kan gedeeltelijk worden nagebootst door tijdig reguliere dunningen uit te voeren, en daarbij eventueel een iets lager grondvlak na te streven dan traditioneel gebruikelijk is (Kohnle & Kahle, 2021; Marty *et al.*, 2018; Petercord & Strasser, 2017; Sohn *et al.*, 2016). Hierdoor neemt de competitie om water af. Vooral voldoende en tijdige dunningen tijdens de jeugd- en staakfase blijken van groot belang voor de droogteresistentie van de opstand (Stubenazy *et al.*, 2020). Daarnaast kunnen ze ook het herstelvermogen na droogteperiodes bevorderen (Sohn *et al.*, 2016).

Zoals ook vermeld door Verdonck *et al.* (2025) dient een te sterke dunning vermeden te worden. Een sterke reductie van het kronendak kan het bosmicroklimaat verstoren (De Frenne *et al.*, 2021; Département de la santé des forêts, 2020), waardoor droogtestress juist kan toenemen (Camarero *et al.*, 2011). Dit hangt samen met een verhoogde windsnelheid in het bestand (Bladon *et al.*, 2006) en een grotere verdamping van bodemvocht (Simon *et al.*, 2017). Bovendien kan een zware dunning leiden tot een (te) sterke groeireactie van de overblijvende bomen tijdens gunstige weersomstandigheden (Bose *et al.*, 2024). Bij grove den kan een te sterke dunning nadelig zijn, aangezien deze soort dan relatief meer investeert in kroonontwikkeling dan in wortelgroei.

Voor de Vlaamse omstandigheden lijkt het daarom aangewezen om het gangbare dunningsregime te blijven volgen en dit eventueel licht te intensiveren, zonder daarbij te overdrijven en de stabiliteit van het bosklimaat in gevaar te brengen (Kohnle & Kahle, 2020). De precieze invulling van dit regime verschilt echter van bron tot bron. Op basis van deze principes zijn in sommige Europese landen concrete richtwaarden ontwikkeld voor het beheer van grove dennenbestanden onder toenemende droogtestress.

Het Franse CNPF adviseert binnen een hoogdunningsbeheer een streefgrondvlak van 18 à 22 m²/ha, met een bovengrens van 25 m²/ha, en doeldiameters tussen 40 en 60 cm (CNPF, 2023). Deze waarden hebben betrekking op het gemiddelde grondvlak van de volledige opstand. Plaatselijk kunnen hogere waarden voorkomen rond geselecteerde toekomstbomen, terwijl het grondvlak in verjongingsgroepen tijdelijk tot nul kan worden teruggebracht. Om tegemoet te komen aan de hoge lichtbehoefte van grove den wordt aanbevolen deze verjongingsgroepen een oppervlakte te geven tussen 0,1 en 0,4 ha (Mason, 2015; Miettinen *et al.*, 2024).

De aanbevolen dunningsfrequentie bedraagt zes tot twaalf jaar, afhankelijk van groeiplaats en groeisnelheid. Per dunningsingreep wordt ongeveer 20 tot 25% van de staande houtvoorraad geoogst. Om natuurlijke verjonging te stimuleren wordt daarnaast een oppervlakkige bodembewerking aanbevolen waarbij plaatselijk de minerale bodem wordt blootgelegd. Dit bevordert de kieming van zaden (Aleksandrowicz-Trzcińska *et al.*, 2017; Lula *et al.*, 2025; Miettinen *et al.*, 2024) en vermindert tegelijkertijd de geschiktheid van de habitat voor de dennensnuitkever (*Hylobius abietis*, zie B4.1.1.7), een belangrijke schadeveroorzaker bij

zaailingen (Aleksandrowicz-Trzcińska *et al.*, 2018). Aangezien oudere bestanden doorgaans gevoeliger zijn voor droogtestress (zie B5.1.6.), lijkt het aangewezen om de gebruikelijke omlooptijden en doeldiameters niet te overschrijden wanneer houtproductie een van de beheerdoelstellingen vormt.

De beschreven beheerstrategie en bijbehorende richtwaarden streven naar een heterogene bestandsstructuur, zij het nog steeds binnen een monocultuur van grove den. Deze richtwaarden kunnen echter eveneens richtinggevend zijn binnen een diversificatie- en omvormingsbeheer, zoals momenteel in Vlaanderen wordt nagestreefd. Daarbij kunnen ze dienen als referentiewaarden op opstandsniveau om zowel overexploitatie als overbezetting (*overstocking*) te vermijden. Overexploitatie kan ook voor grove den leiden tot verjongingsproblemen door de ontwikkeling van een dichte ondergroei van grassen, bramen en struweel, terwijl overbezetting de boomgroei beperkt, de vitaliteit van de bomen kan aantasten en natuurlijke verjonging bemoeilijkt (Kerr & Haufe, 2011).

Naast de eerder vermelde streefwaarden voor het grondvlak en de oppervlakte van verjongingsgaten vereist een succesvol omvormingsbeheer de evaluatie van concrete groeiplaatskenmerken. Hierbij gaat het specifiek om de concurrentiedruk door de aanwezige kruid- en struiklaag (zoals braam of Amerikaanse vogelkers), de verwachte wilddruk op de zaailingen, en de precieze lichtdynamiek tussen het resterende kronendak en de beoogde doelboomsoorten. Een diepgaande bespreking van deze bosbouwkundige sturingsvariabelen valt buiten het bestek van dit rapport; hiervoor wordt verwezen naar de gespecialiseerde literatuur.

2.6.1.2 Mengen

Algemeen genomen wordt vastgesteld dat gemengde bestanden in een meer *close-to-nature* beheer er gezonder bijstaan wegens het beter benutten van het beschikbare water door de verscheidenheid aan wortelstructuren (Samec *et al.*, 2020). De waargenomen positieve mengeffecten onder droogte worden verondersteld het gevolg te zijn van water- en/of lichtgerelateerde interacties tussen soorten die de beschikbaarheid en opname van hulpbronnen verbeteren afhankelijk van temporele en ruimtelijke variaties in milieuomstandigheden (Steckel *et al.*, 2020). Hoewel mengen dus de weerbaarheid tegen droogte van o.a. grove dennen verbetert, kan het ook zijn dat de bijgemengde soorten de grove den op termijn in de verdrukking brengen omdat ze meer groeiplaatsgeschikt of droogteresistenter zijn (Bose *et al.*, 2024). Meer specifiek zijn er al goede resultaten geobserveerd voor het bijmengen van *Quercu*s spp. in dennenopstanden (Pretzsch *et al.*, 2020; Steckel *et al.*, 2020; Thom *et al.*, 2023). Bovendien zien we op verschillende plaatsen in Centraal- en Zuid-Europa reeds een spontane verschuiving van homogene naaldhoutbestanden naar meer heterogene bestanden met een groter aandeel aan loofhout, als reactie op droogte. De sterfte door droogte wordt namelijk opgevangen door de onderetage die hoofdzakelijk uit loofbomen bestaat (Haberstroh *et al.*, 2022).

Wat betreft productiviteit scoort menging in sommige gevallen beter dan monoculturen (Chamagne *et al.*, 2017; Depauw *et al.*, 2024; Zheng *et al.*, 2024). In de literatuur wordt dit principe *overyielding* genoemd, waarbij gemengde opstanden hogere grondvlakken kunnen behouden dan monoculturen. Pretzsch *et al.* (2015) rapporteerden gemiddeld ongeveer 12 % hogere grondvlakken in gemengde bestanden, wat wordt verklaard door een complementair gebruik van ecologische niches door verschillende boomsoorten. Voor homogene opstanden van grove den in Vlaanderen wordt ook een afname van productiviteit voorspeld, maar voor een mix van grove den met *Quercus* spp. een status quo (of zelfs lichte toename) (Vigren *et al.*, 2025).

2.6.1.3 Herkomsten

Bepaalde geografische herkomsten van de grove den zijn duidelijk beter opgewassen tegen droogte. Bomen afkomstig uit hoger gelegen delen van Turkije vertonen een aanzienlijk hogere droogtetolerantie, hoewel dit gepaard gaat met een tragere groei (Semerci *et al*., 2017). In Vlaanderen werd deze herkomstvariatie al vroeg bestudeerd. Begin 20ste eeuw werden herkomstproeven aangelegd in onder meer het Zoniënwoud (Belle Etoile, 1908-1909) met twaalf herkomsten (Proefstation van Waters en Bossen te Groenendaal, 1955), en in het Pijnven, waar in de periode 1907-1909 op een speciaal ontworpen proefveld van 60 are dennen van unieke internationale herkomsten werden aangeplant (Cosyns *et al.,* 2014, p. 50).

Uit een dendrochronologische analyse van de proef in het Zoniënwoud (Dobbelaere *et al*., 2017) bleek over de periode 1915-2008 geen significant verschil in absolute volumegroei en hoogte tussen de Belgische herkomsten en de snelste (Inverness) of traagste (Hongarije West en Perm) groeiers. Qua dynamische klimaat-groeirelatie reageerde 'Hongarije West' echter wel significant sterker en positiever op stijgende zomertemperaturen en toenemende winterneerslag. Deze bomen wisten fysiologisch beter te profiteren van deze omstandigheden. Het is daarom zinvol om dergelijke herkomsten verder te bestuderen op prestaties zoals droogtetolerantie en overleving.

Bijmengen en experimenteren met interessante uitheemse, droogteresistente herkomsten vormt dan ook een veelbelovende piste voor klimaatadaptief bosbeheer. Zuidelijke herkomsten presteren over het algemeen beter bij toenemende droogte (Liesebach, 2022; Semerci *et al*., 2017). Het massaal en exclusief aanplanten van deze zuidelijke bomen is echter af te raden. Naast de pure droogterespons spelen risico's op genetische vervuiling (hybridisatie die de inheemse genenpoel verzwakt), fenologische mismatches en onvoorspelbare ecologische effecten een te grote rol. De meest duurzame strategie, "klimaatadaptief herkomstgebruik", bestaat erin de bestaande autochtone genenbronnen slechts beredeneerd en gecontroleerd te versterken met materiaal uit warmere en drogere regio's (Bastien, 2022; Desie *et al*., 2024).

De selectie van deze uitheemse herkomsten gebeurt idealiter langs een gradiënt naar ons verwachte toekomstige klimaat. Afhankelijk van het klimaatscenario wijzen sommige modellen hiervoor naar regio's zoals het Westelijk bekken van Parijs, Zuid-West Frankrijk of Noord-Spanje (Desie *et al*., 2024). Tabel 1 geeft een overzicht van herkomsten uit deze gebieden die worden aanbevolen door het Franse INRAE en EUFGIS.

Tabel 1: Herkomsten van grove den voor Vlaanderen bij een veranderend klimaat.

Land	Regio	Herkomstnaam
Frankrijk*	Ardenne primaire	PSY-VG-004
	Centre-Val de Loire et Île-de-France	PSY-VG-002 (Taborz-Haute-Serre-VG)
	Centre-Val de Loire et Île-de-France	PSY-VG-003 (Haguenau-Vayrières-VG)
	NORD-OUEST	PSY-100
	Grand Ouest	PSY-VG-003 (Haguenau-Vayrières-VG)
	Grand Ouest	PSY-VG-002 (Taborz-Haute-Serre-VG)
Noord-Spanje**	Navarra	UP/021/03/31/001
	Castilla y Léon	UP/021/02/09/001
	Castilla y Léon	EU/021/02/09/001

* *Meer info over de Franse herkomsten: agriculture.gouv.fr*
** *Meer info over de Spaanse herkomsten: EUFGIS Portal*

Tegelijkertijd herbekijkt het INBO momenteel (2024) de lijst van aanbevolen herkomsten op basis van het IKS-model (Climessences), gekoppeld aan de klimaatscenario's RCP 4.5 en RCP 8.5 (Horizon 2070) en de Forematis-database. Voorlopige simulaties van geschikte toekomstige groeiplaatsen wijzen echter in een heel andere richting: klimaatgerichte herkomsten voor de grove den zouden zich volgens deze studie eerder in Tsjechië, Slowakije en Oostenrijk situeren (persoonlijke communicatie). Precies deze sterke discrepantie tussen de verschillende klimaatmodellen — Frankrijk/Spanje enerzijds en Centraal-Europa anderzijds — vormt een gedegen argument om voorlopig enkel mondjesmaat en experimenteel met nieuwe herkomsten te werken, in plaats van de inheemse bestanden drastisch te vervangen.

2.6.2 Tegen ziektes en plagen

2.6.2.1 Dunnen

Ook tegen ziektes en plagen is op tijd dunnen aangewezen (Petercord & Strasser, 2017; Schwanda *et al.*, 2022) om de luchtvochtigheid in het bestand laag te houden, waardoor veel schimmels minder snel groeien.

Specifiek voor *Sphaeropsis sapinea* beveelt men aan om zieke grove dennen te oogsten vooraleer hun kroon meer dan 60% is afgestorven, om economische verliezen te vermijden door de mogelijke verslechtering van de houtkwaliteit (verblauwing) (Département de la santé des forêts, 2020). Specifiek oogsten van zieke exemplaren om verdere verspreiding tegen te gaan wordt in de literatuur slechts beperkt vermeld (Petercord & Strasser, 2017; Schwanda *et al.*, 2022) en soms zelfs vermeld als onnodig (Département de la santé des forêts, 2020). Het is belangrijk om de beheer- en exploitatiewerken zorgvuldig te doen om wonden te vermijden. Deze wondes kunnen namelijk een ingang vormen voor bijvoorbeeld *Sphaeropsis*.

2.6.2.2 Dood hout

De literatuur is niet eenduidig over de rol van dood hout in het verspreiden van ziektes en plagen. Vroeger werd algemeen aangeraden om dood hout uit de bossen te verwijderen om met name bastkeverplagen te voorkomen en aldus de plaagdruk te verminderen (Moraal & Roskams, 2010). Vandaag wordt dood hout minder als een probleem (eerder als oplossing) beschouwd, vermits de hierop levende pathogenen slechts secundair van aard zijn (Département de la santé des forêts, 2020).

3 ONDERZOEKSVRAGEN EN HYPOTHESES

De onderzoeksvragen binnen dit project situeren zich binnen drie samenhangende luiken. Het eerste luik richt zich op de vraag of **de groei van grove den in Vlaanderen in de afgelopen decennia is veranderd** en in welke mate deze verandering verschilt tussen groeiplaatstypes. Het tweede luik richt zich op **de groeirespons van grove den op klimatologische variabiliteit**, met bijzondere aandacht voor droogte, hitte en opeenvolgende klimatologische extremen, en onderzoekt daarnaast de mogelijke invloed van stikstofdepositie op deze respons en de verschillen tussen groeiplaatstypes. Het derde luik richt zich in **het gebruik van *remote sensing* voor het detecteren** en ruimtelijk in kaart brengen **van beschadigde en aangetaste grove dennen**, waarbij gebruik wordt gemaakt van dronebeelden, luchtbeelden en satellietbeelden.

Concreet zijn de onderzoeksvragen:

1) Is er een trend in de groei van grove den in Vlaanderen in de afgelopen decennia, en verschilt deze trend tussen groeiplaatstypes?

   Deze onderzoeksvraag richt zich enerzijds op de aanwezigheid van een langetermijntrend in de groei van grove den en anderzijds op de vraag of deze trend verschilt tussen groeiplaatstypes. Deze onderzoeksvraag vertaalt zich in de volgende te testen hypotheses:

   - **Hypothese 1**: De groei van grove den vertoont, over de verschillende groeiplaatsen heen, een algemene afname gedurende de laatste decennia;
   - **Hypothese 2**: Deze afname is sterker op meer zandige en droge groeiplaatsen:

     2a: Bomen op droge groeiplaatsen vertonen een sterkere afname in groei dan bomen op vochtigere groeiplaatsen;

     2b: Bomen op zandige bodems vertonen een sterkere afname in groei dan bomen op andere bodemtypes.
   - **Hypothese 3:** Er bestaat een optimum in grondvlak voor de groei van grove den. Zowel een te laag als een te hoog grondvlak gaat gepaard met een lagere groeisnelheid. Op basis van de literatuur wordt een optimum rond 25 m²/ha verwacht.

2) Hoe reageert grove den in Vlaanderen op klimatologische variabiliteit en (opeenvolgende) klimatologische extremen, zoals droogte en hitte, en verschilt deze respons tussen groeiplaatstypes?

   Deze onderzoeksvraag richt zich op de gevoeligheid van de groei van grove den voor klimatologische extremen. Daarbij wordt zowel gekeken naar de directe effecten van droogte en hitte op de groei als naar mogelijke na-ijleffecten in het daaropvolgende groeiseizoen. Daarnaast wordt onderzocht of de respons verschilt tussen groeiplaatstypes en of stikstofdepositie deze groeirespons beïnvloedt. Deze onderzoeksvraag vertaalt zich in de volgende te testen hypotheses:

   - **Hypothese 4**: Droge en warme lentes hebben een negatieve invloed op de groei van het huidige jaar;

- **Hypothese 5**: Droge en warme zomers hebben een negatieve invloed op de groei van het daaropvolgende jaar;
- **Hypothese 6**: Bomen op droge en zandige groeiplaatsen reageren sterker op hitte en droogte dan bomen op andere groeiplaatsen;
- **Hypothese 7**: Extreme droogte en/of hitte hebben een negatief effect op de boomgroei;
- **Hypothese 8**: Een hogere stikstofdepositie gaat gepaard met een lagere groeisnelheid van grove den;
- **Hypothese 9**: De negatieve groeirespons van grove den op droogte en hitte is sterker bij een hogere stikstofdepositie.

3) In welke mate kan *remote sensing* worden ingezet om beschadigde en aangetaste grove dennen in Vlaanderen te detecteren en ruimtelijk in kaart te brengen?

   Het derde luik richt zich op het gebruik van *remote sensing* om bomen met een verminderde vitaliteit, beschadigingen of aantastingssymptomen op grotere ruimtelijke schaal te detecteren. Hierbij wordt gebruikgemaakt van dronebeelden, luchtbeelden en satellietbeelden. Voor dit luik wordt geen klassieke ecologische hypothese geformuleerd, maar wordt de onderzoeksvraag benaderd vanuit een methodologische invalshoek. Daarbij wordt nagegaan in welke mate de verschillende typen *remote sensing* data geschikt zijn voor het detecteren van beschadigde en aangetaste grove dennen en of verschillen in ruimtelijke resolutie en beeldtype leiden tot verschillen in detectiekwaliteit en detectiesucces.

De drie onderzoeksluiken worden onderzocht aan de hand van twee complementaire benaderingen: **dendrochronologie en *remote sensing***. Dendrochronologische analyses worden ingezet binnen de eerste twee luiken om zowel langetermijntrends in de groei als de groeirespons op groeiplaats-, omgevings- en klimatologische factoren te onderzoeken. *Remote sensing* wordt ingezet binnen het derde luik om beschadigde en aangetaste grove dennen op grotere ruimtelijke schaal te detecteren en in kaart te brengen. Door beide benaderingen te combineren kan de problematiek zowel op het niveau van individuele bomen en hun groeirespons als op ruimtelijke schaal worden onderzocht.

4 MATERIAAL EN METHODES

4.1 DENDROCHRONOLOGIE

Dendrochronologie is een methode waarbij jaarringreeksen worden gebruikt om de groei van bomen doorheen de jaren te bestuderen. Deze techniek is uitermate geschikt om zowel langetermijntrends in boomgroei als de invloed van omgevingsfactoren, zoals klimaat, te onderzoeken.

4.1.1 Studiegebied en studiesites

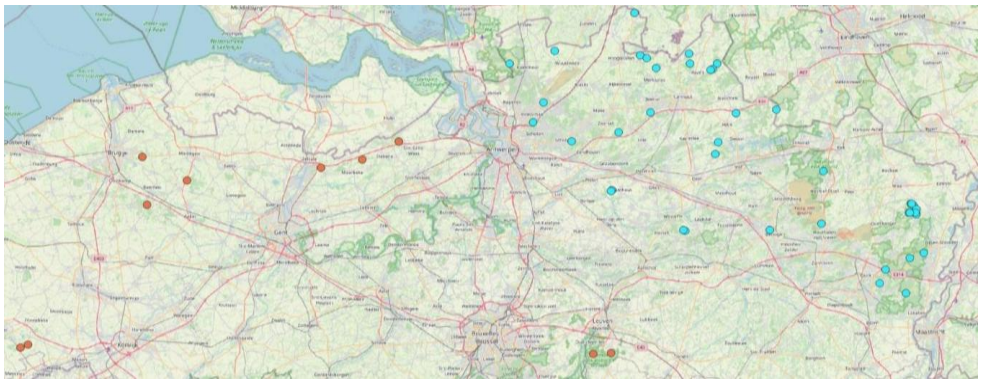
Het studiegebied omvat heel Vlaanderen, een dichtbevolkte regio (>500 inwoners/km²) in het noorden van België. Het landschap bestaat voornamelijk uit laagland en staat onder invloed van een gematigd maritiem klimaat, het gematigd Atlantisch zeeklimaat. De bodems variëren van arme zandbodems tot meer rijke leem- en kleigronden, die doorgaans diep ontwikkelde profielen vertonen.

4.1.1.1 Steekproef

Om een representatief beeld te verkrijgen van de groei van grove den (*Pinus sylvestris*) in Vlaanderen, over de afgelopen decennia, werd een gestratificeerde steekproef opgesteld met 50 plots (= sites), evenwichtig verdeeld over vier bodemtypes: nat zand, droog zand, natte leem en droge leem (Figuur 22; Bijlage 2). De classificatie van bodemtypes is gebaseerd op de Vlaamse bodemkaart, waarbij:

- 'droog' overeenkomt met drainageklassen a, b en c;
- 'nat' alle overige drainageklassen omvat;
- 'zand' textuurklassen Z en S omvat;
- 'leem' textuurklassen P, L en A omvat.

De sites werden willekeurig geselecteerd binnen publieke bossen (zowel gewest- als gemeentebossen) verspreid over heel Vlaanderen, via een GIS-analyse gebaseerd op de bosreferentielaag 2000. Hierbij werden enkel bestanden geselecteerd met BMS codes 32, 42 en 46 (indicatief voor aanwezigheid van grove den). De verdeling van de sites over de vier bodemtypes gebeurde op basis van de spreiding van deze types op de bodemkaart, om een evenwichtige representatie te garanderen.



Figuur 22: Kaart met de locaties van de 50 geselecteerde sites in deze studie. In het blauw: de 40 sites in de Kempen, in rood de 10 overige sites

Uit de GIS-analyse bleek ook dat ongeveer 90 % van de grove dennen in Vlaanderen voorkomt in de Kempen, en slechts 10% in andere regio's. Daarom werd deze verhouding, bij benadering, meegenomen bij de selectie van de proeflocaties. In totaal werden 50 sites geselecteerd, waarvan 40 in de Kempen en 10 in de overige regio's.

4.1.2 Veldwerk en staalname

4.1.2.1 Veldopname

Voor elke plot werd een centraal punt bepaald, en van daaruit werden willekeurig 12 dominante bomen geselecteerd voor verdere staalname (zie 4.1.2.2). Omdat niet alle sites uit homogene grove dennenbestanden bestonden, werden de dominante boomsoort (hoofboomsoort), nevenboomsoort, bosstructuur, exploitatiesporen, en de aanwezigheid van rabatten genoteerd.

Daarnaast werd een reeks aanvullende gegevens verzameld, waaronder de dominante boomhoogte, het grondvlak, de weersomstandigheden, de bodemtextuurklasse en de drainageklasse van de sites. Het gebruikte veldopnameformulier is opgenomen in Bijlage 1.

4.1.2.2 Staalname

Per plot werden 12 dominante grove dennen geselecteerd. Elke boom werd tweemaal aangeboord op borsthoogte (1,3 m), telkens aan tegenovergestelde zijden van de stam. De boringen werden loodrecht op de hellingsrichting van de boom uitgevoerd, om de mogelijke invloed van duwhoutvorming op de jaarringanalyse te minimaliseren.

De staalname werd uitgevoerd tijdens de winter van 2024-2025 met behulp van een 6 mm Presslerboor, gemonteerd op een batterijboor met koppelstuk, om het benodigde draaimoment (torque) te verhogen (Figuur 23). In totaal werden 1200 boorkernen verzameld. Elke boorkern werd afzonderlijk bewaard in een gelabeld rietje met een unieke identificatiecode.



*Figuur 23: Boring met een Presslerboor in grove den (*Pinus sylvestris*) op borsthoogte.*

Naast de boorkernen werden voor elke bemonsterde dominante boom ook het percentage bladverlies, de aanwezigheid van ziektesymptomen (zoals harsuitvloei en kankerachtige aantastingen), en de omtrek op borsthoogte geregistreerd (zie bijlage 2).

Op elke site werd ook de bodemtextuur gecontroleerd door op verschillende dieptes een bodemmonster te verzamelen met behulp van een bodemguts. De textuur van het bodemmateriaal werd in het veld ingeschat op basis van een visuele en tactiele beoordeling. Deze veldwaarnemingen werden vervolgens vergeleken met de bodemtextuurgegevens uit de Digitale Bodemkaart van Vlaanderen.

4.1.3 Jaarringbreedte

4.1.3.1 Opmeten jaarringbreedtes

Om de jaarringbreedtes te bepalen, werden de boorkernen gescand met een X-ray micro-CT-scanner bij Woodlab aan het UGCT (UGent Centre for X-ray Tomography) in Gent (Figuur 24). Voorafgaand aan het scannen werden de stalen gedurende 24 uur gedroogd in een droogoven bij 103 °C. De scans werden uitgevoerd op een resolutie van 60 µm.



Figuur 24: X-ray micro-CT-scanner gebruikt voor analyse van de houtstalen.

In tegenstelling tot traditionele methodes, zoals het opschuren van boorkernen en het meten via een LinTab-systeem, vereist deze benadering aanzienlijk minder manuele handelingen. Hierdoor was het mogelijk om een groot aantal stalen efficiënt te verwerken, wat cruciaal was voor de schaal van dit onderzoek.

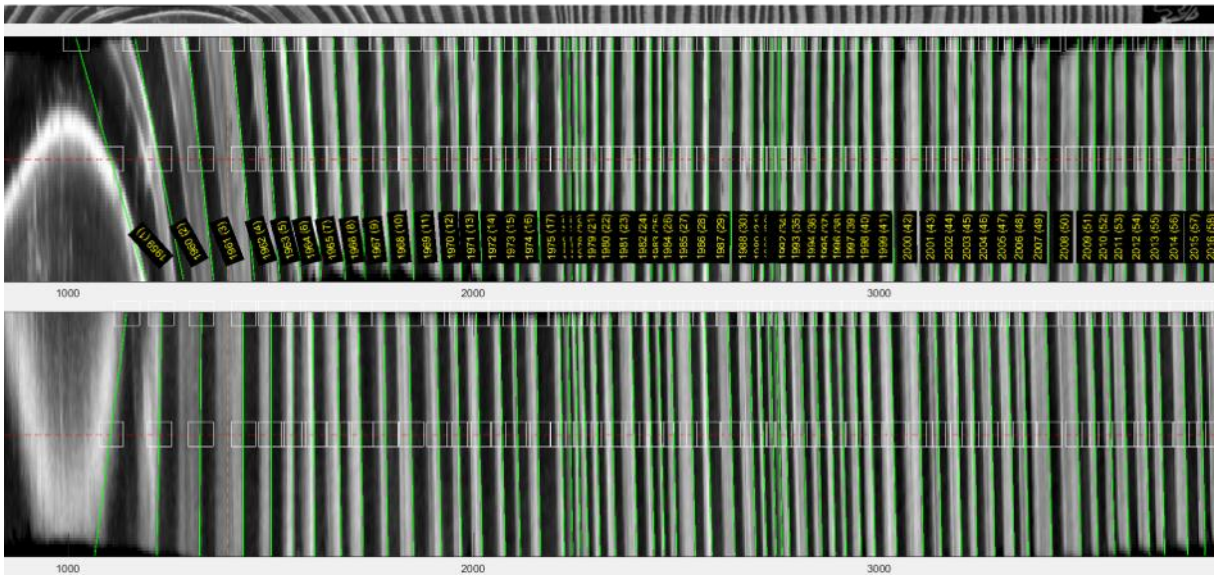
4.1.3.2 Verwerking jaarringbreedtes en kwaliteitscontrole

De verkregen beelden werden vervolgens verwerkt en geanalyseerd met behulp van de XCT Toolchain-software, ontwikkeld door Woodlab (De Mil *et al.*, 2016; Mil & Bulcke, 2023; Van den Bulcke *et al.*, 2014, 2019; Verschuren, 2025; Verschuren *et al.*, 2025). Deze software omgeving biedt een gestroomlijnd analyseproces via verschillende modules:

- CoreProcessor: voor het automatisch extraheren van individuele boorkernen uit de volledige CT-scan, waarin meerdere stalen samen met referentiestalen zijn opgenomen;
- RingIndicator: voor het detecteren en aanduiden van jaarringen op de gescande kernen (Figuur 25);
- CoreComparison: voor het uitvoeren van crossdating, zowel tussen de twee stalen van dezelfde boom als tussen stalen binnen hetzelfde plot.

Het eindresultaat van dit proces bestaat uit een gecrossdatet jaarringbreedte bestand in tekstformaat, per individueel staal. Deze bestanden werden vervolgens ingelezen in R (Posit team, 2025) met behulp van de functie *XCT.read* uit het gelijknamige pakket (‘*UGent-Woodlab/XCT.read-R-function*’, 2025).

Daarnaast werden boorkernen met afwijkende resultaten gevalideerd door hoogresolutie-opnamen van het houtoppervlak te maken en deze te vergelijken met de beelden afkomstig van de X-ray micro-CT-scanner. De voorbereiding en beeldopname van de boorkernen gebeurde volgens de methode beschreven door Van den Bulcke *et al.* (2025). De geselecteerde boorkernen werden met houtlijm op houten houders bevestigd. Voorafgaand aan de beeldopname werden de boorkernoppervlakken vlakgeschuurd en gepolijst met een *Robotic Sander*, waarbij gebruik werd gemaakt van schuurpapier met steeds fijnere korrelgrootte. Het schuren startte met korrel 120 en werd stapsgewijs uitgevoerd tot korrel 4000, zodat een glad oppervlak werd verkregen waarop anatomische kenmerken duidelijk zichtbaar waren. Na het polijsten werden de boorkernen gefotografeerd met het hoogresolutiebeeldsysteem *Gigapixel Woodbot*. De beelden werden opgenomen onder gecontroleerde verlichting en vervolgens samengevoegd tot scherpe detailopnamen van het volledige kernoppervlak.



Figuur 25: Aanduiding van jaarringen op een gescande boorkern met de RingIndicator-module van de XCT Toolchain-software.

Om de invloed van toevallige variatie of jaarringdefecten binnen een individuele boorkern te beperken, werden de twee jaarringreeksen per boom gemiddeld tot één samengestelde reeks met behulp vande functie *read.ids()* en gemiddeld tot één samengesteld reeks via *treeMean()* uit het R-pakket *dplR* (Bunn, 2008). Wanneer één van de twee jaarringreeksen van een boom sterk afweek van de andere reeks van dezelfde boom, werd de reeks verwijderd die het minst overeenkwam met de andere chronologieën binnen dezelfde plot.

4.1.3.3 Basal Area Increment (BAI)

De jaarlijkse boomgroei werd gekwantificeerd aan de hand van de *Basal Area Increment* (BAI), die de jaarlijkse toename in stamdoorsnede op borsthoogte (1,3 m) weergeeft. BAI is een betrouwbaardere maat voor boomgroei dan de ruwe jaarringbreedtes, aangezien BAI rekening houdt met de toenemende boomdiameter (Goris, 2014). De BAI werd berekend uit jaarringbreedtes en gemeten boomomtrek op borsthoogte, met behulp van de functie *bai.out* uit het *dplR*-pakket (Bunn, 2008).

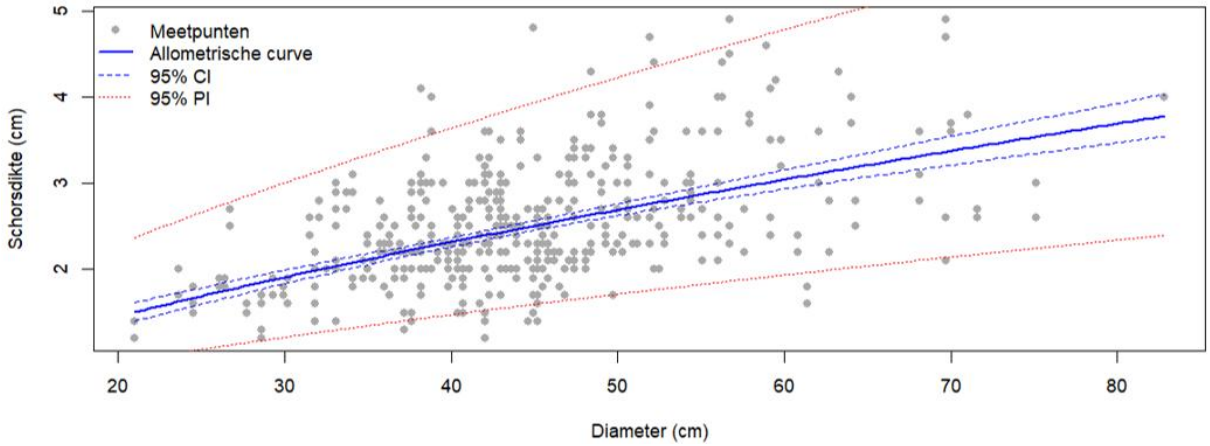
Voor de omzetting van stamomtrek naar houtdiameter werd de gemeten omtrek op borsthoogte eerst gedeeld door π om de diameter met schors te bekomen. Vervolgens werd de dubbele schorsdikte hiervan afgetrokken om de diameter zonder schors (houtdiameter) te schatten. De schorsdikte werd bepaald aan de hand van een allometrische vergelijking

ontwikkeld voor grove den in Vlaanderen. Deze vergelijking is opgesteld naar analogie van een Noorse studie (Hansen *et al.*, 2023) op basis van eigen metingen van grove dennen in Vlaamse bosbestanden: 452 gecombineerde metingen van boomomtrek en schorsdikte op borsthoogte, verzameld in vijf bospercelen (Kalmthout, Hallerbos, Munsterbilzen, Muziekbos en Rood Klooster; zie bijlage 3).

De formule luidt als volgt:

$$S = 0.195\ D\ \hat{}\ 0{,}6712$$

waarbij S de enkelzijdige schorsdikte (cm) is en D de diameter op borsthoogte (cm) (Figuur 26).



Figuur 26: Allometrisch model van de enkelvoudige schorsdikte als functie van de boomdiameter voor grove den (R^2 = 0.303), met het 95 %-betrouwbaarheidsinterval (CI) begrensd door blauwe gestippelde lijnen, en het 95 %-voorspellingsinterval (PI), begrensd door rode gestippelde lijnen.

Aangezien de schors zich rondom de stam bevindt, werd de totale schorscorrectie berekend als tweemaal de enkelzijdige schorsdikte. De houtdiameter (D_h) werd dus bepaald als:

$$D_h = D - 2S$$

Deze allometrische benadering liet toe om op een consistente en reproduceerbare manier schorscorrecties toe te passen op veldmetingen, en dit specifiek gekalibreerd voor Vlaamse omstandigheden.

4.1.3.4 Correctie van boomgroei (BAI)

Om de relatie tussen klimaat en boomgroei te onderzoeken, was het noodzakelijk om niet-klimatologische signalen uit de jaarringreeksen te verwijderen. Omdat boomringen gelijktijdig beïnvloed worden door interjaarlijkse klimaatvariaties (hoogfrequent signaal) én langdurige biologische trends of achteruitgang (laagfrequent signaal), werden in deze studie twee verschillende standaardisatiemethoden gecombineerd.

Enerzijds werd er gekozen voor **spline-gebaseerde detrending** voor de initiële klimaat-correlatieanalyse. Het doel hiervan was het identificeren van de specifieke klimaatvariabelen die de jaar-tot-jaarvariatie in groei sturen. Spline-detrending isoleert dit hoogfrequente signaal door biologische groeitrends op boomniveau effectief te elimineren. Anderzijds werden in een latere fase **RCS-gestandaardiseerde chronologieën (*Regional Curve Standardization* / (M)RCS)** opgesteld voor de uiteindelijke modellering. (M)RCS bewaart de laagfrequente variatie op tijdschalen van meerdere decennia. Dit was essentieel om hypotheses te testen over een mogelijke geleidelijke verslechtering van de algemene gezondheidstoestand van de grove dennen, onafhankelijk van de verwachte leeftijdsgerelateerde groeiveranderingen.

4.1.3.4.1 Detrending en RWI

Voor de initële klimaat-correlatieanalyse (tussen boomgroei en klimaatvariabelen, zie 4.1.5.2) werd bewust gekozen voor spline-gebaseerde detrending in plaats van RCS. Naast informatie over klimatologische omstandigheden bevatten jaarringen namelijk ook effecten van boomleeftijd, stamgrootte en andere biologische processen. Deze factoren veroorzaken langetermijntrends in de groeireeksen die de detectie van klimaat-groeirelaties kunnen bemoeilijken. Spline-detrending verwijdert deze biologische trends, waardoor het hoogfrequente klimaatsignaal optimaal zichtbaar wordt. (M)RCS daarentegen behoudt meer laagfrequente variatie en is daarom in deze eerste fase minder geschikt voor het isoleren van uitsluitend jaarlijkse relaties.

In deze studie werd de detrending uitgevoerd door voor elke individuele boomreeks een groeicurve te fitten met een *cubic smoothing* spline[4] met een lengte van 30 jaar toegepast via de *detrend*-functie in het R-pakket *dplR*. Volgens Klesse (2021) biedt een spline van circa 30 jaar een geschikt compromis tussen het verwijderen van ongewenste langetermijntrends en het behouden van ecologisch relevante groeivariatie. Kortere splines vergroten het risico dat biologisch betekenisvolle variatie uit de gegevens wordt gefilterd, terwijl langere splines de leeftijds- en groottegerelateerde trends onvoldoende corrigeren. Vervolgens werden de geobserveerde groeiwaarden gedeeld door de overeenkomstige waarden van de gefitte groeicurve. Op die manier werd voor elk jaar een gestandaardiseerde jaarringbreedte-index (*Ring Width Index*; RWI) berekend. De RWI is een dimensieloze index die gemiddeld rond een waarde van 1 fluctueert. Waarden groter dan 1 wijzen op een bovengemiddelde groei, terwijl waarden kleiner dan 1 duiden op een ondergemiddelde groei. Een RWI-waarde van bijvoorbeeld 0,83 geeft aan dat de groei in die specifieke jaarring 17% lager was dan verwacht op basis van de leeftijdsgerelateerde groeitrend (zie bijlage 4).

De gedetrende reeksen werden vervolgens per site samengevoegd tot site-chronologieën met behulp van de functie *chron()*, op basis van een robuust biweight-gemiddelde. Voor elke site werd een gestandaardiseerde chronologie opgesteld, waarbij *prewhitening* werd toegepast om de invloed van temporele autocorrelatie te reduceren. Vervolgens werden de site-chronologieën samengevoegd tot een dataset met jaarlijkse gemiddelde RWI-waarden per site. Om vertekening door een lage steekproefomvang te voorkomen, werden alleen sites waarvoor een voldoende aantal individuele bomen beschikbaar was (n = 10) in de verdere analyses meegenomen.

De klimaatvariabelen (zie 4.1.4) die op basis van de RWI-analyses de sterkste correlaties met boomgroei vertoonden (zie 4.1.5.2), werden vervolgens opgenomen in de modellen gebaseerd op de (M)RCS-chronologieën. Op deze manier konden klimaat-groeirelaties en groeiplaatseffecten worden onderzocht, terwijl tegelijkertijd de laagfrequente variatie in de groeireeksen behouden bleef. Detrending vormt daarmee een essentiële stap in het isoleren van het klimaatsignaal in jaarringreeksen en maakt een robuustere analyse mogelijk van de relatie tussen klimaatvariabelen en boomgroei.

4.1.3.4.2 Inschatten cambiale leeftijd

Om de langetermijnvariatie in groei beter te bewaren en hypotheses over de gezondheidstoestand te testen, werd in een latere fase *Regional Curve Standardization* (RCS) toegepast. Deze methode maakt het mogelijk om bomen van verschillende leeftijden met elkaar te vergelijken door de gemiddelde leeftijdsafhankelijke groeitrend te modelleren en te

[4] derdegraads vloeiende kromme

verwijderen. Hierdoor kan de resterende variatie in groei voornamelijk worden geïnterpreteerd als respons op externe factoren zoals klimaat en groeiplaatscondities, in plaats van intrinsieke veroudering. Hiervoor moet echter de leeftijd per boom eerst ingeschat worden.

Om de boomleeftijd in te schatten, werd voor elke boom het oudste kalenderjaar met een geldige jaarringmeting bepaald. Deze leeftijd is wel slechts een schatting van de werkelijke leeftijd, aangezien de boorkernen vaak de stamkern niet bereikten en de bemonstering plaatsvond op borsthoogte, waardoor de vroege jeugdgroei van de boom niet altijd volledig werd meegenomen. Voor de toepassing van RCS is dit echter een goede benadering. De leeftijdsafhankelijke groeitrend verandert doorgaans geleidelijk, waardoor een kleine onzekerheid in de absolute leeftijd slechts een beperkte invloed heeft op de geschatte regionale groeicurve. Bovendien werden alle bomen op dezelfde hoogte bemonsterd, wat zorgt voor onderling consistente leeftijdsschattingen.

De cambiale leeftijd voor elke individuele jaarring werd berekend als:

$$\text{Cambiale leeftijd}_t = t - \text{eerste jaartal} + 1$$

waarbij t staat voor het kalenderjaar van de betreffende jaarring en het 'eerste jaartal' overeenkomt met het oudste jaar met een geldige meting voor die boom. Enkel jaarringreeksen zonder ontbrekende BAI-waarden werden behouden voor verdere analyse. Aangezien BAI-waarden doorgaans rechts-scheef verdeeld zijn, werd een log-transformatie toegepast (log(BAI)).

4.1.3.4.3 Globale *Regional Curve Standardization* (RCS)

Voor alle bomen en sites samen werd één regionale groeicurve opgesteld. Hiervoor werden de beschikbare groeimetingen vanaf 1900 gebruikt. Per cambiale leeftijd werd de gemiddelde log-getransformeerde BAI berekend. De resulterende regionale curve (RC) beschrijft de algemene leeftijdsafhankelijke groeitrend van de bomen in de dataset.

De individuele groeireeksen werden vervolgens gestandaardiseerd ten opzichte van deze regionale curve. Voor elke individuele geobserveerde BAI in een specifiek jaar werd de groei-index (RCS-index) berekend als:

$$\text{RCS-index}_{i,t} = \exp(\log(BAI_{i,t}) - RC_a)$$

waarbij $BAI_{i,t}$ de geobserveerde groei vertegenwoordigt voor boom i in kalenderjaar t, en RC_a de gemiddelde log-getransformeerde BAI representeert voor de overeenkomstige cambiale leeftijd a.

De RCS-index geeft daarmee voor elke boom en jaarring de relatieve afwijking van de geobserveerde groei ten opzichte van de verwachte groei voor een boom van dezelfde cambiale leeftijd. Een waarde van 1 correspondeert met de gemiddelde regionale groei voor die leeftijd, terwijl waarden groter dan 1 wijzen op een hogere en waarden kleiner dan 1 op een lagere groei dan verwacht. De RCS-index werd vervolgens gebruikt als leeftijdsgecorrigeerde maat voor de groei in de verdere analyses.

4.1.3.4.4 *Multiple Regional Curve Standardization* (MRCS)

Voor elke site afzonderlijk werd een regionale groeicurve (RC_{site}) opgesteld op basis van de gemiddelde log-getransformeerde BAI-waarden per cambiale leeftijd. De individuele groeireeksen werden vervolgens gestandaardiseerd ten opzichte van deze site-specifieke curve. Voor elke individuele geobserveerde BAI in een specifiek jaar werd de groei-index (MRCS-index) berekend als:

$$\text{MRCS-index}_{i,t} = \exp(\log(BAI_{i,t}) - RC_{a,site})$$

waarbij $BAI_{i,t}$ de geobserveerde groei vertegenwoordigt voor boom *i* in kalenderjaar *t*, en $RC_{a,site}$ de regionale curvewaarde voor de overeenkomstige cambiale leeftijd *a* binnen die specifieke site voorstelt.

Bomen op verschillende locaties vertonen vaak een andere biologische groeisnelheid door lokale groeiomstandigheden (zoals bodemvruchtbaarheid of vochtbeschikbaarheid). Door voor elke site een specifieke reginale curve op te stellen, worden deze structurele locatiegebonden verschillen in de leeftijdsafhankelijke groeitrend effectief weggefilterd. Hierdoor wordt de gemiddelde groei-index tussen de sites gestandaardiseerd. Hoewel het structurele hoofdeffect van de groeiplaats hiermee uit de index is verwijderd, maakt deze benadering het juist mogelijk om ruimtelijke verschillen in klimaatgevoeligheid zuiver te analyseren.

In de daaropvolgende klimaatmodellen werden groeiplaatsparameters daarom opgenomen als interactietermen met de klimaatvariabelen. Dit stelt ons in staat om te testen of de jaar-tot-jaarrespons op klimaatvariabiliteit (bijvoorbeeld droogtestress) verschilt naargelang de lokale bodemomstandigheden, zonder dat dit signaal wordt vertroebeld door baseline-groeiverschillen tussen de locaties. De globale RCS-benadering werd bijgevolg voornamelijk gebruikt voor de analyse van ruimtelijke verschillen tussen sites, terwijl MRCS werd toegepast voor analyses gericht op temporele trends en klimaatsignalen.

4.1.3.5 Kwaliteitscontrole: rbar en EPS

De kwaliteit van elke gegenereerde chronologie (RWI, RCS, MRCS) werd afzonderlijk geëvalueerd aan de hand van de Rbar (gemiddelde onderlinge correlatie tussen reeksen) en EPS (*Expressed Population Signal*). Rbar reflecteert de mate van onderlinge consistentie tussen individuele bomen, terwijl EPS aangeeft hoe representatief een chronologie is voor een theoretische populatie met een oneindig aantal bomen. EPS-waarden ≥ 0,85 worden algemeen beschouwd als indicatief voor een betrouwbare chronologie (Wigley *et al.*, 1984; Liang & Eckstein, 2009). Voor Rbar bestaan minder duidelijke drempelwaarden, maar een waarde van ≥ 0,30 wordt vaak beschouwd als minimum voor betrouwbare synchronisatie tussen reeksen.

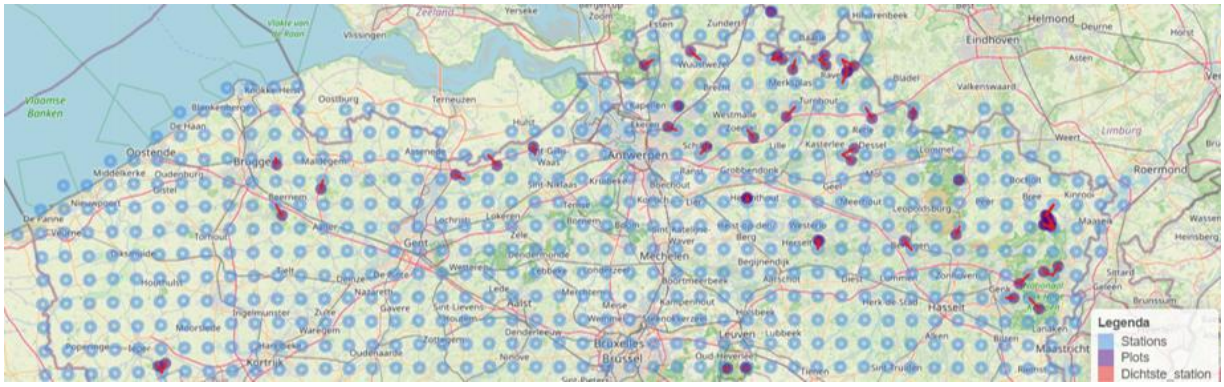
Beide parameters werden bepaald over de volledige periode, maar tevens geëvalueerd in een schuivend venster van 30 jaar (met een overlap van 29 jaar) via de functies *rwi.stats* en *rwi.stats.running* binnen het R-pakket *dplR* (Bunn, 2008). Dit maakte het mogelijk om de temporale dynamiek en de stabiliteit van de datakwaliteit doorheen de tijd nauwkeurig te beoordelen.

4.1.4 Omgevingsvariabelen

4.1.4.1 Klimaatdata

Klimaatgegevens werden afgeleid uit openbaar beschikbare meteorologische data van het KMI (https://opendata.meteo.be/download). Deze dataset bevat gridded meteorologische gegevens over geheel Vlaanderen vanaf 1951 tot nu. Voor elke site werd het dichtstbijzijnde gridpunt bepaald op basis van Euclidische afstand tussen coördinaten van de sites en gridcellen (Figuur 27).

Voor elk geselecteerd gridpunt werden de dagelijkse gegevens van de meteorologische variabelen geëxtraheerd en geaggregeerd naar maandelijkse en jaarlijkse tijdschalen. Deze omvatten temperatuur (minimum en maximum), neerslag en de daarvan afgeleide klimaatextremen (SPEI en hittestress).



Figuur 27: Kaart van de 50 geselecteerde sites (paars), en de bijhorende gridded punten met klimaatdata (blauw). De rode lijntjes geven de koppeling aan tussen elke site en het dichtstbijzijnde klimaatgridpunt.

4.1.4.1.1 *Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index* (SPEI)

Droogtecondities werden gekarakteriseerd met behulp van de *Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index* (SPEI) of genormaliseerde neerslag-evapotranspiratieindex. De potentiële evapotranspiratie (PET) werd berekend volgens de Hargreaves-methode in R-pakket *SPEI* (Beguería & Vicente-Serrano, 2017), gebaseerd op minimum- en maximumtemperatuur en de breedtegraad van de locatie (Hargreaves & Samani, 1985). Vervolgens werd voor elke maand de klimatologische waterbalans (WB) berekend als:

$$WB = P - PET$$

waarbij P de neerslag voorstelt.

Deze waterbalans werd vervolgens geaggregeerd per maand (12 x) en over meerdere tijdschalen (1 tot 24 maanden). Dit resulteerde in 288 SPEI-variabelen (12 kalendermaanden * 24 tijdschalen), waardoor zowel korte als langetermijn droogte- en vochtcondities konden worden gekarakteriseerd (zie bijlage 5).

Gezien het grote aantal SPEI-variabelen werd een selectieprocedure toegepast om de meest relevante variabelen te identificeren voor de modellering van leeftijd-gecorrigeerde groei (BAI). Per site werden de SPEI-variabelen geselecteerd die de sterkste correlatie vertoonden met de reeds bepaalde ring width index (RWI, zie 4.1.3.4.1; en 4.1.5.2). Deze geselecteerde SPEI-variabelen werden vervolgens gebruikt in verdere analyses (zie 4.1.6).

Daarnaast werd per jaar bepaald welk aandeel van de gridcellen met meteorologische gegevens, gekoppeld aan de 50 geselecteerde sites, te maken had met ernstige tot extreme droogte. Ernstige droogte werd gedefineerd als SPEI < −1.5 en extreme droogte als SPEI < −2. Het percentage gridcellen dat in een bepaald jaar aan deze criteria voldeed, werd gebruikt als maat voor de ruimtelijke omvang en synchroniciteit van droogtegebeurtenissen. Een hoog percentage betekent dat droogte in dat jaar gelijktijdig in een groot deel van het studiegebied voorkwam.

4.1.4.1.2 Temperatuur

Dagelijkse temperatuurgegevens, gekoppeld aan de geselecteerde gridcellen, werden geaggregeerd op twee temporele schalen. Op maandbasis werd per gridcel en per jaar de gemiddelde, minimum- en maximumtemperatuur berekend. Op jaarbasis werden daarnaast verschillende temperatuur-gerelateerde indices berekend, waaronder:

- het aantal dagen met een maximumtemperatuur > 30 °C;
- het aantal dagen met een maximumtemperatuur > 35 °C;

- de som van de groeigraad-dagen boven een basistemperatuur van 5 °C (GDD_5);
- de langste aaneengesloten periode waarin de minimumtemperatuur > 5 °C lag, als indicator voor de lengte van het groeiseizoen. Van deze periode werden zowel de duur als de bijbehorende begin- en einddatum vastgelegd.

4.1.4.1.3 Hittestress

Hittestress werd gekwantificeerd op basis van dagelijkse maximumtemperaturen. Naar analogie met de definitie van het KMI werd een hittegolf gedefinieerd als een periode met minstens vijf opeenvolgende dagen met temperaturen boven 25 °C, waarvan minstens drie dagen boven 30 °C.

Op basis hiervan werden per station en per jaar de volgende indices berekend:

- aantal hittegolven per jaar
- totale duur van hittegolven
- cumulatieve overschrijding van 25 °C
- cumulatieve overschrijding van 30 °C

Deze indices beschrijven zowel de frequentie, duur als de intensiteit van extreme warmte.

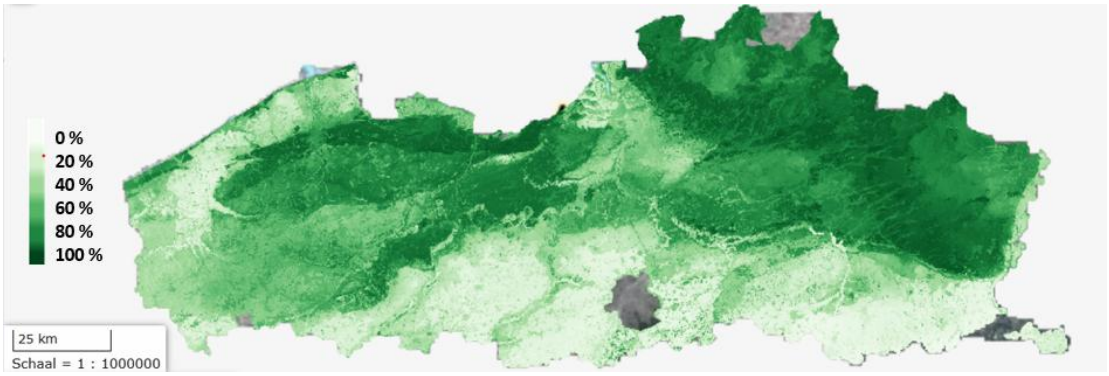
4.1.4.1.4 Detrending van de klimaatgegevens

Alle klimaatvariabelen en afgeleide indices werden gestandaardiseerd en gedetrend met behulp van een spline-filter om langetermijntrends (ten gevolge van klimaatverandering) te verwijderen. Hierbij werd dezelfde detrendingmethode toegepast als voor de groeidata, zodat de verwerking van alle variabelen (temperatuur, SPEI en hittestressindices) onderling consistent bleef. Deze procedure werd afzonderlijk uitgevoerd voor maandelijkse en jaarlijkse tijdreeksen, zodat enkel de interannuele variabiliteit behouden bleef voor verdere analyses.

4.1.4.2 Bodemdata

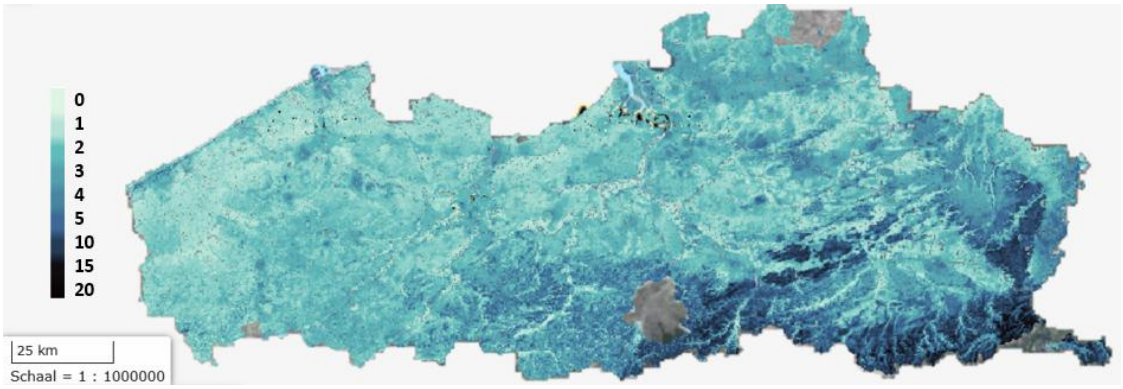
Aanvullende bodemgegevens werden verkregen via de verkenner van de Databank Ondergrond Vlaanderen (DOV-verkenner). Voor elk van de 50 sites werd een virtuele bodemanalyse uitgevoerd op basis van de dataset Basisdata bodemkartering (1945–1975) (Figuur 28).

Per site werden bodemvariabelen geëxtraheerd, waaronder textuur (fracties klei, leem, fijn zand, grof zand en totaal zand) en zuurtegraad (pH in H_2O en pH in de verhouding $KCl/CaCl_2$). Deze gegevens zijn gebaseerd op historische bodemkartering (1945-1975) en vertegenwoordigen geïnterpoleerde of gekarteerde waarden op basis van profielinformatie (DOV, 2026a).



Figuur 28: Gemodelleerde totale zandfractie (%) in Vlaanderen (Databank Ondergrond Vlaanderen, 2026a). Donkergroene kleuren geven een hogere procentuele zandfractie weer.

Daarnaast werden per locatie grondwaterkarakteristieken afgeleid uit de kaartlaag Gemodelleerde GXG (freatisch grondwater) (Figuur 29). Voor elke plot werd een puntselectie uitgevoerd waarbij de Gemiddelde Hoogste Grondwaterstand (GHG) en de Gemiddelde Laagste Grondwaterstand (GLG) werden geëxtraheerd, uitgedrukt in meter onder maaiveld (m-mv). Deze waarden zijn ook modelgebaseerde schattingen (DOV, 2026b).

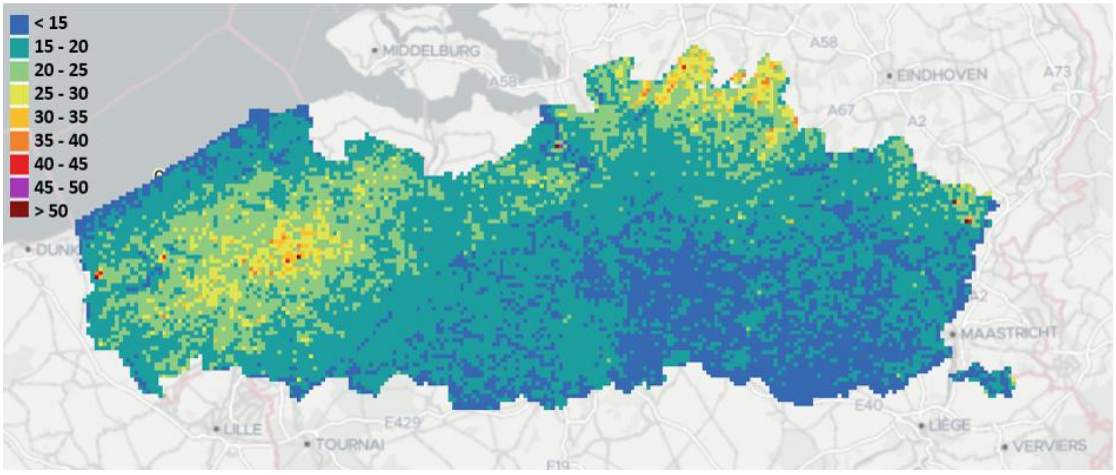


Figuur 29: Gemodelleerde Gemiddelde Laagste Grondwaterstand (GLG) in Vlaanderen (Databank Ondergrond Vlaanderen, 2026b). De GLG wordt uitgedrukt in meter onder maaivlak (m-mv). Blauwere tinten geven een dieper gelegen grondwaterstand weer.

4.1.4.3 Stikstofdepositiegegevens

Gegevens over de totale stikstofdepositie per site werden verkregen via een data-aanvraag bij de Vlaamse Milieumaatschappij (VMM). De totale stikstofdepositie, uitgedrukt in kg N/ha per jaar, werd afgeleid uit het VLOPS25-model (rekenkern OPS 5.3.1.0), met een ruimtelijke resolutie van 1 x 1 km^2, op basis van de emissiecijfers voor NH_3 en NO_x in 2023 en de meteorologische gegevens van 2017. Voor de analyse waren stikstofdepositiegegevens beschikbaar voor de jaren 2000, 2005, 2010 en jaarlijks voor de periode 2015-2023 (VMM, 2025).

De VLOPS25-kaart (meteorologie 2017, emissies 2023) is ontwikkeld door de VMM en is ook publiek beschikbaar via de Vlaamse datavindplaats Geopunt (Vlaamse Milieumaatschappij, 2025; Figuur 30).



Figuur 30: Totale stikstofdepositie in Vlaanderen, gemodelleerd met VLOPS25 op basis van meteorologische gegevens uit 2017 en emissiegegevens uit 2023 (Vlaamse Milieumaatschappij, 2025). De kleuren geven de totale stikstofdepositie weer, uitgedrukt in kg N ha-1 jaar-1.

4.1.5 Selecteren van klimaatparameters

4.1.5.1 Analyses van klimaatvariabiliteit

Om zowel directe als vertraagde effecten van klimaat op boomgroei te onderzoeken, werd een lag van één jaar toegepast op de RWI-reeksen. Hierdoor konden zowel de gelijktijdige relatie tussen klimaat en groei (*klimaat*$_t$ en *groei*$_t$) als de vertraagde relatie, waarbij de klimaatomstandigheden in jaar *t* werden gerelateerd aan de boomgroei in het daaropvolgende jaar (*klimaat*$_t$ en *groei*$_{t+1}$) worden geëvalueerd.

Naast de absolute klimaatomstandigheden werden verschillende indicatoren van klimaatvariabiliteit berekend. De absolute jaarlijkse verandering in SPEI werd berekend als $|SPEI_t - SPEI_{t-1}|$, waarbij hogere waarden wijzen op grotere jaar-op-jaar veranderingen in droogte- of vochtcondities. Daarnaast werden extreme droge en natte jaren gedefinieerd als respectievelijk jaren met SPEI < −1.5 en SPEI > 1.5. Voor deze extremen werd de run-length bepaald als het aantal opeenvolgende jaren waarin de betreffende drempel werd overschreden. Deze maat geeft de persistentie van extreme droge of natte omstandigheden weer en is onafhankelijk van de absolute jaarlijkse verandering in SPEI.

Om de opeenvolging van klimaattrends te beschrijven, werd vervolgens een sequentie-index berekend. Eerst werd de jaarlijkse verandering in SPEI bepaald als:

$$\Delta SPEI_t = SPEI_t - SPEI_{t-1}$$

De sequentie-index werd vervolgens berekend als het product van twee opeenvolgende veranderingen:

$$\text{Sequentie-index}_t = \Delta SPEI_t \times \Delta SPEI_{t-1}$$

Positieve waarden wijzen erop dat opeenvolgende veranderingen in SPEI dezelfde richting hebben, terwijl negatieve waarden wijzen op een verandering van richting tussen opeenvolgende jaren. De absolute waarde van deze index geeft daarbij de omvang van de opeenvolgende veranderingen weer.

Op basis van deze variabelen werden verschillende klimaat-groeirelaties onderzocht. Hierbij werden zowel de gelijktijdige relatie tussen RWI en SPEI (RWI *versus* SPEI) als de vertraagde relatie (RWI_{t+1} *versus* $SPEI_t$) geanalyseerd. Daarnaast werd de relatie tussen RWI en de absolute jaarlijkse verandering in SPEI, de run-length van extreme droge en natte periodes en de sequentie-index onderzocht

4.1.5.2 Correlatieanalyse (RWI met klimaatvarabelen)

De relaties tussen boomgroei (RWI) en de verschillende klimaatvariabelen werden gekwantificeerd met Pearson-correlaties op de gedetrende tijdreeksen. Omdat opeenvolgende jaren binnen een tijdreeks temporeel afhankelijk kunnen zijn, werd de onzekerheid rond de correlatiecoëfficiënten geschat met behulp van block bootstrapping (Künsch, 1989). Hierbij werden opeenvolgende jaren in blokken geresampled, zodat de temporele afhankelijkheid binnen de oorspronkelijke tijdreeksen zoveel mogelijk behouden bleef.

Voor de bootstrapanalyse werd de *tsboot*-procedure uit het R-pakket *boot* gebruikt met fixed block resampling. De blokgrootte werd bepaald als √n, waarbij *n* de lengte van de betreffende tijdreeks vertegenwoordigt. Deze benadering biedt een praktische compromis tussen het behouden van temporele afhankelijkheid en het verkrijgen van voldoende bootstrapreplicaten voor een betrouwbare onzekerheidsschatting.

Voor elke combinatie van site, geselecteerde gridcel en temperatuurvariabele werden 1000 bootstrapreplicaties uitgevoerd. Op basis van de resulterende bootstrapverdeling werd het 95 %-betrouwbaarheidsinterval van de correlatiecoëfficiënt bepaald. Correlaties werden als statistisch significant beschouwd wanneer het 95 %-betrouwbaarheidsinterval nul niet omvatte (α = 0,05). De analyses werden afzonderlijk uitgevoerd op jaarlijkse en maandelijkse tijdschalen, waardoor zowel langetermijnrelaties als relaties op seizoens- of maandniveau konden worden onderzocht.

4.1.5.3 Selectie en visualisatie van resultaten

Voor de verdere interpretatie werden correlaties met een absolute waarde van ≥ 0.25 geselecteerd. Deze correlaties werden vervolgens weergegeven volgens hun richting, sterkte en statistische significantie. De correlaties werden berekend met behulp van de functies uit het standaard R-pakket *stats* (R Core Team, 2024). De resultaten werden gevisualiseerd met heatmaps, gemaakt met het R-pakket *ggplot2* (Wickham, 2016). De analyses werden afzonderlijk uitgevoerd voor de verschillende klimaatvariabelen, waaronder droogte (SPEI), temperatuur en hittestress (zie bijlage 5 en 6).

4.1.5.4 Temporele ontwikkeling van klimaatvariabelen

Om de algemene temporele ontwikkeling van de belangrijkste klimaatvariabelen gedurende de onderzoeksperiode te beschrijven, werden per jaar gemiddelde waarden berekend over alle geselecteerde gridcellen. Hiervoor werden dezelfde klimaatvariabele gebruikt als in de klimaat–groei analyses, namelijk de zomerse droogte-index (SPEI_2_Jul), de gemiddelde juli-temperatuur, de gemiddelde februari-temperatuur en het aantal hittedagen met een maximumtemperatuur boven 30 °C.

De berekeningen en dataverwerking werden uitgevoerd in R, waarbij onder meer het package *dplyr* (Wickham *et al*., 2023) werd gebruikt voor gegevensaggregatie en *zoo* (Zeileis & Grothendieck, 2005) voor het berekenen van voortschrijdende gemiddelden. Voor elk onderzoeksjaar werd het gemiddelde berekend over alle geselecteerde gridcellen, waardoor voor elke klimaatvariabele één jaarlijkse waarde werd verkregen. Om kortetermijnvariatie tussen opeenvolgende jaren te reduceren en langetermijntrends beter zichtbaar te maken, werd vervolgens een vijfjarig voortschrijdend gemiddelde berekend. Hierbij werd voor elk jaar het gemiddelde van de betreffende vijfjarige periode bepaald. De resulterende tijdreeksen werden grafisch weergegeven om de temporele ontwikkeling van droogte, temperatuur en en hitte-extremen gedurende de onderzoeksperiode te visualiseren.

4.1.6 Modelleren

4.1.6.1 Boomgroeimodel

4.1.6.1.1 Algemeen boomgroeimodel

Om de invloed van groeiplaatscondities en competitiedruk op de leeftijdsgecorrigeerde groei van grove den te onderzoeken (onderzoeksvraag 1), werd een lineair mixed-effectenmodel (LME) opgesteld met de gestandaardiseerde groei-index (RCS-index; 4.1.3.4.3) als responsvariabele. De modellen werden gefit met het R-pakket *nlme* via restricted maximum likelihood (REML; Pinheiro *et al*., 2024).

Om langetermijntrends in groei en verschillen in groeitrends tussen groeiplaatsen te onderzoeken, werden tijd, groeiplaatscondities en hun interacties opgenomen als vaste effecten. Daarnaast werd het grondvlak (m²/ha), als maat voor standdichtheid en

competitiedruk, opgenomen als covariabele. Om een mogelijke niet-lineaire relatie tussen de huidige standdichtheid en de leeftijdsgecorrigeerde groei te modelleren, werd naast de lineaire grondvlakterm ook een kwadratische grondvlakterm opgenomen. Omdat het grondvlak uitsluitend in 2024 werd gemeten, werd deze term geïnterpreteerd als een mogelijke niet-lineariteit in de relatie tussen de huidige standdichtheid en groei, en niet als een temporeel veranderend optimum in standdichtheid.

De continue verklarende variabelen werden vooraf gestandaardiseerd met een *z*-transformatie om vergelijking van effectgroottes mogelijk te maken en modelconvergentie te verbeteren. Hierdoor zijn de geschatte regressiecoëfficiënten uitgedrukt per standaarddeviatie verandering van de betreffende voorspeller.

Om multicollineariteit tussen sterk gecorreleerde groeiplaatsvariabelen te beperken, werden *principal component analyses* (PCA) uitgevoerd op de gestandaardiseerde variabelen. Hiertoe werden vier verschillende PCA's uitgevoerd om verschillen in groeiplaats in de modellen te integreren. Eerst werd de bodemstructuur (zand, leem of klei) geanalyseerd via PCA1, vervolgens de waterhuishouding (GHG en GLG) via PCA2 en ten slotte de bodemzuurtegraad via PCA3 (bijlage 7). Daarnaast werd een algemene PCA (PCA4) opgesteld waarin alle groeiplaatsvariabelen samen werden gebracht (bijlage 8). Van elke PCA werd de eerste hoofdcomponent in het model opgenomen. Deze componenten vatten telkens de dominante variatie binnen de betreffende groep van groeiplaatsvariabelen samen. Uiteindelijk werd de PCA met de beste modelparameters (AIC-score) geselecteerd en gebruikt in het definitieve model.

Daarnaast werd een afzonderlijke PCA uitgevoerd op alle groeiplaatsvariabelen gezamenlijk. De eerste principale component van deze analyse (PCA4) werd gebruikt als geïntegreerde groeiplaatsvariabele die de gezamenlijke variatie in bodemtextuur, grondwaterhuishouding en bodemzuurtegraad samenvat langs één continue milieugradiënt.

Voor elk van deze PCA-variabelen werd een afzonderlijk mixed-effectenmodel opgesteld volgens de algemene vorm:

$$\text{RCS index} \sim \text{Jaartal}_z * \text{grondvlak}_z * \text{PCA(X)}_z + (1 + \text{Jaartal}_z \mid \text{Site/boom})$$

waarbij PCA(X) overeenkomt met respectievelijk PCA1, PCA2, PCA3 of PCA4. De suffix 'z' geeft aan dat continue voorspellers werden gestandaardiseerd tot *z*-scores (gemiddelde = 0, standaarddeviatie = 1). Op deze manier werd geëvalueerd welke groeiplaatsgradiënt de temporele variatie in leeftijdsgecorrigeerde groei het best verklaarde.

Hierbij werden site en boom, genest binnen site, opgenomen als random effecten. Zowel verschillen in gemiddeld groeiniveau als verschillen in de temporele groeitrends tussen bomen werden hierbij gemodelleerd. Daarnaast werd een autoregressieve correlatiestructuur van eerste orde (AR(1)) opgenomen om temporele afhankelijkheid tussen opeenvolgende jaarlijkse groeimetingen binnen individuele bomen te modelleren.

Modelselectie was gebaseerd op AIC-waarden, biologische interpretatie en diagnostische controle van de residuen. Het model met de geïntegreerde groeiplaatsvariabele (PCA4) had de laagste AIC-waarde en werd geselecteerd als finaal model voor verdere interpretatie. Met dit model werd dan onderzocht in welke mate de geïntegreerde groeiplaatsgradiënt samenhangt met de temporele variatie in leeftijdsgecorrigeerde groei en of deze relatie afhankelijk is van competitiedruk. De significantie van vaste effecten werd geëvalueerd aan de hand van de *t*-statistieken en bijbehorende *p*-waarden uit het model.

De modelresultaten werden gevisualiseerd aan de hand van voorspelde waarden en bijbehorende onzekerheidsintervallen. Interacties tussen tijd, de geïntegreerde

groeiplaatsconditie en competitiedruk werden grafisch weergegeven om verschillen in temporele groeitrends langs de milieugradiënten te illustreren.

4.1.6.1.2 Boomgroei per site

Om temporele trends in de RCS-index per site afzonderlijk te onderzoeken, werd een aanvullende analyse uitgevoerd met *Generalized Additive Models* (GAMs). Voor iedere site werd per kalenderjaar de gemiddelde RCS-index berekend. Alleen site-jaarcombinaties waarvoor minimaal vijf bomen beschikbaar waren, werden in de analyse meegenomen.

Voor elke site werd een GAM gefit waarin de jaarlijkse gemiddelde RCS-index werd gemodelleerd als functie van het jaar:

$$RCS_{jaartal} = \beta_0 + s(\text{jaartal}) + \varepsilon$$

waarbij β_0 het intercept is, s(jaartal) een gladde, niet-lineaire spline-functie die de temporele trend beschrijft, en ε de residuele fout-term.

De modellen werden geschat met het R-pakket *mgcv* via *restricted maximum likelihood* (REML). Om de complexiteit van de gladde functie te beperken, werd de maximale basisdimensie ingesteld op $k = 6$. Bij kortere tijdreeksen werd k automatisch aangepast aan het aantal beschikbare jaren per site volgens: $k = \min(6, n - 1)$, waarbij n het aantal beschikbare jaarlijkse observaties per site is.

Voor de beoordeling van de meest recente langetermijntrend werd voor iedere site de meest recente periode van maximaal tien kalenderjaren geselecteerd, waarbij het meest recente beschikbare jaar als eindpunt diende.

Omdat opeenvolgende jaarlijkse observaties temporele afhankelijkheid kunnen vertonen, werd rekening gehouden met temporele autocorrelatie door een eerste-orde autoregressieve correlatiestructuur (AR(1)) in het GAM op te nemen. De AR(1)-parameter werd per site geschat op basis van de autocorrelatie in de residuen van een initieel GAM en vervolgens gebruikt bij de uiteindelijke modelschatting.

De significantie van de temporele trend werd beoordeeld aan de hand van de *p*-waarde van de gladde tijdsterm. Omdat voor meerdere sites afzonderlijke hypothesetoetsen werden uitgevoerd, werden de *p*-waarden gecorrigeerd voor multiple testing volgens de Benjamini-Hochberg-methode (False Discovery Rate; FDR). Een FDR-gecorrigeerde *p*-waarde < 0,05 werd beschouwd als statistisch significant.

De richting van een significante temporele trend werd bepaald aan de hand van de verandering tussen de door het GAM voorspelde RCS-index aan het begin en einde van de meest recente vijf kalenderjaren. Een positieve verandering werd geclassificeerd als een stijgende trend en een negatieve verandering als een dalende trend. Alleen trends met een FDR-gecorrigeerde *p*-waarde < 0,05 werden als stijgend of dalend geclassificeerd; niet-significante trends werden als "niet significant" geclassificeerd. Daarnaast werd per site de door het GAM verklaarde deviance (%) gerapporteerd als maat voor de hoeveelheid variatie in de jaarlijkse RCS-index die door het model werd verklaard.

De temporele patronen werden grafisch weergegeven per site. Hierbij werden de jaarlijkse gemiddelde RCS-waarden weergegeven samen met de door het GAM geschatte trend en het bijbehorende 95 %-betrouwbaarheidsinterval. De kleur van de trendlijn en betrouwbaarheidsband werd bepaald op basis van de FDR-gecorrigeerde significantie en de richting van de vijfjaarstrend.

Aanvullend werd onderzocht of de meest recente tienjaarstrend in de RCS-index in het meest recente jaar versnelde of vertraagde. Hiervoor werd de tweede afgeleide (D_2) van de temporele GAM-functie gebruikt. De D_2 werd geëvalueerd op het meest recente beschikbare kalenderjaar. Een positieve D_2 duidde op een verandering in de richting van een meer positieve trend, terwijl een negatieve D_2 duidde op een verandering in de richting van een meer negatieve trend. De interpretatie was afhankelijk van de huidige richting: bij een stijgende vijfjaarstrend werd een positieve D_2 geïnterpreteerd als versnelling en een negatieve D_2 als vertraging; bij een dalende vijfjaarstrend werd een negatieve D_2 geïnterpreteerd als versnelling en een positieve D_2 als vertraging.

4.1.6.1.3 Boomgroei bij verzwakte *versus* minder-verzwakte bomen

Om de relatie tussen boomgezondheid en groei te evalueren, werd een bijkomende classificatie van de dataset uitgevoerd op basis van visueel waargenomen gezondheidssymptomen: (i) aanwezigheid van kanker, (ii) aanwezigheid van harsuitvloei, en (iii) bladverlies.

Bomen werden als 'verzwakt' beschouwd indien minstens één van volgende criteria van toepassing was: aanwezigheid van kanker, aanwezigheid van harsuitvloei of bladverlies ≥ 30 % (n = 168). Bomen zonder deze symptomen en met bladverlies ≤ 20 % werden geclassificeerd als 'niet-verzwakt' (n = 148). Bomen met een bladverlies tussen 20 % en 30 % werden niet opgenomen in deze classificatie

Verschillen in RCS tussen verzwakte en niet-verzwakte bomen werden geanalyseerd met een lineair mixed-effecten model, waarbij gezondheidstoestand (verzwakt *versus* niet-verzwakt) als vaste factor werd opgenomen. Het model werd gespecifieerd als:

$$RCS \sim Jaartal_z * verzwakt + (1 + Jaartal_z \mid Site/boom)$$

De suffix 'z' geeft aan dat continue voorspellers werden gestandaardiseerd tot *z*-scores (gemiddelde = 0, standaarddeviatie = 1). Hierbij werden site en boom, genest binnen site, opgenomen als random effecten. Zowel verschillen in gemiddeld groeiniveau als verschillen in de temporele groeitrends tussen bomen werden hierbij gemodelleerd. Jaartal werd opgenomen als covariabele om temporele trends in groei te corrigeren. Daarnaast werd opnieuw een autoregressieve correlatiestructuur van eerste orde (AR(1)) opgenomen.

4.1.6.2 Klimaatmodellering

4.1.6.2.1 Klimaatmodel (1954-2024)

Voor onderzoeksvraag 2 werd de relatie tussen klimaatvariabelen en boomgroei ook geanalyseerd via een lineair mixed effecten model (LMM), waarbij MRCS (zie 4.1.3.4.4) als responsvariabele werd gebruikt. Het model werd opgesteld om zowel directe klimaateffecten als interacties tussen temperatuur, groeiseizoenlengte, waterbeschikbaarheid en extreme hitte te onderzoeken over de periode 1954–2024.

Als verklarende variabelen werden SPEI (SPEI_2_Juli$_z$) als maat voor zomerse waterbeschikbaarheid, de gemiddelde juli- en februari-temperatuur (mean_temp_Juli$_z$, mean_temp_Feb$_z$), het jaarlijkse aantal dagen met temperatuur boven 30 °C (days_above_30$_z$) als indicator voor extreme hitte, jaartal (Jaartal$_z$) als temporele trendvariabele, de som van groeigraad-dagen boven een basistemperatuur van 5 °C (GDD_$_{5z}$) als maat voor de lengte van het groeiseizoen, en een groeiplaatsvariabele (PCA4$_z$) die variatie in groeiplaatscondities samenvatte opgenomen. De continue verklarende variabelen werden vooraf gestandaardiseerd met een *z*-transformatie om vergelijking van effectgroottes mogelijk te maken en

modelconvergentie te verbeteren. Hierdoor zijn de geschatte regressiecoëfficiënten uitgedrukt per standaarddeviatie verandering van de betreffende voorspeller.

Mogelijke multicollineariteit tussen de verklarende variabelen werd gecontroleerd aan de hand van Pearson-correlaties tussen de continue voorspellers en de variantie inflatiefactoren (VIF) in het volledige model met de functie *check_collinearity* uit het R-pakket *performance*. Als richtlijn werd een absolute correlatiecoëfficiënt $|r| \geq 0{,}7$ beschouwd als indicatie voor een sterke correlatie, terwijl een VIF ≥ 5 werd beschouwd als indicatie voor potentieel problematische multicollineariteit. Sterk gecorreleerde voorspellende variabelen mogen niet gelijktijdig in het model worden opgenomen. Omdat het model meerdere interactietermen bevatte, werden ook *adjusted* VIF's beschouwd. Hoewel Jaartal_z en GDD_5_z relatief sterk correleerden ($r = 0{,}784$), waren de VIF-waarden voor deze variabelen respectievelijk 1,09 en 2,55. De adjusted VIF's in het volledige model varieerden van 1,00 tot 3,90, wat geen aanwijzing geeft voor ernstige multicollineariteit. Daarom werden geen voorspellers verwijderd op basis van multicollineariteit.

Om contextafhankelijke klimaateffecten te modelleren, werden twee- en driewegsinteracties opgenomen tussen de klimaatvariabelen: SPEI, juli-temperatuur, februari-temperatuur, hittestress en GDD_5. Daarnaast werden interacties tussen de klimaatvariabelen en de groeiplaatsgradiënt PCA4 opgenomen om na te gaan of klimaateffecten verschilden afhankelijk van de groeiplaatscondities. Voor deze klimaatvariabelen werden bovendien interacties met jaar opgenomen om te testen of hun relatie met boomgroei doorheen de studieperiode veranderde. Het uiteindelijke model bevatte daarnaast een vierwegsinteractie tussen jaartal, SPEI, juli-temperatuur en hittestress, waarmee werd onderzocht of de gezamenlijke relatie tussen groei en deze variabelen doorheen de tijd veranderde.

Variatie tussen individuele bomen werd gemodelleerd via random intercepts en random slopes voor tijd ($1 + \text{Jaar}_z \mid \text{boom}$). Hiermee werd rekening gehouden met verschillen tussen bomen in zowel gemiddeld groeiniveau als temporele groeitrends. Omdat bij de bepaling van MRCS reeds regionale groeipatronen worden verwijderd, werd getest of de hiërarchische structuur van site en boom nog noodzakelijk was. Hiervoor werd het model met een boom-specifiek random intercept en random slope voor jaar vergeleken met een genest model waarin bomen binnen sites waren gespecificeerd. Het toevoegen van de sitecomponent verbeterde de model fit niet (LRT: $p = 1{,}00$; $\Delta\text{AIC} = +6{,}00$), terwijl de geschatte sitevarianties voor zowel het intercept als de tijdstrend nagenoeg nul waren (respectievelijk $\sigma^2 = 3{,}04 \times 10^{-9}$ en $\sigma^2 = 3{,}60 \times 10^{-9}$). De resterende site-level variatie was daarmee verwaarloosbaar, wat suggereert dat de resterende variatie in MRCS voornamelijk op boomniveau en op interjaarlijkse schaal aanwezig was. Daarom werd site niet opgenomen in het uiteindelijke model. Deze resultaten ondersteunen dat de MRCS-index, na verwijdering van regionale groeipatronen, geschikt is voor verdere analyse van klimaat-groeirelaties.

Omdat opeenvolgende jaarlijkse groeimetingen binnen dezelfde boom temporeel gecorrelerd kunnen zijn, werd daarnaast ook een eerste-orde autoregressieve correlatiestructuur (AR(1)) opgenomen binnen boomreeksen. Hierdoor werd rekening gehouden met resterende temporele autocorrelatie die niet door de random-effectstructuur werd verklaard.

Het model werd gespecificeerd als:

fixed:
MRCS ~
hoofdeffecten:
$Jaartal_z$ +
$SPEI_2_Juli_z$ +
$mean_temp_Juli_z$ +
$days_above_30_z$ + GDD_5_z +
$mean_temp_Feb_z$ +
$PCA4_z$ +
tweewegsinteracties met tijd:
$Jaartal_z$ * $SPEI_2_Juli_z$ +
$Jaartal_z$ * $mean_temp_Juli_z$ +
$Jaartal_z$ * $days_above_30_z$ +
$Jaartal_z$ * GDD_5_z +
andere tweewegsinteracties:
$SPEI_2_Jul_z$ * $mean_temp_Juli_z$ +
$SPEI_2_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
$SPEI_2_Juli_z$ * GDD_5_z +
$mean_temp_Juli_z$ * $mean_temp_Feb_z$ +
$mean_temp_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
$mean_temp_Juli_z$ * GDD_5_z +
$mean_temp_Juli_z$ * $PCA4_z$ +
$days_above_30_z$ * $mean_temp_Feb_z$ +
$days_above_30_z$ * GDD_5_z +
$days_above_30_z$ * $PCA4_z$ +
GDD_5_z * $PCA4_z$ +
driewegsinteracties met tijd:
$Jaartal_z$ * $mean_temp_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
$Jaartal_z$ * $days_above_30_z$ * GDD_5_z +
$Jaartal_z$ * $SPEI_2_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
andere driewegsinteracties:
$SPEI_2_Juli_z$ * $mean_temp_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
$SPEI_2_Juli_z$ * $mean_temp_Juli_z$ * GDD_5_z +
$mean_temp_Juli_z$ * $mean_temp_Feb_z$ * $days_above_30_z$ +
vierwegsinteracties met tijd:
$Jaartal_z$ * $mean_temp_Juli_z$ * $mean_temp_Feb_z$ * $days_above_30_z$ +
randomstructuur:
(1 + $Jaartal_z$ | boom)

met toevoeging van een AR(1)-correlatiestructuur voor temporele autocorrelatie binnen bomen.

Het uiteindelijke model werd gefit met restricted maximum likelihood (REML). Voor vergelijking van geneste modellen en modelselectie werd maximum likelihood (ML) gebruikt. Eerst werd een biologisch gemotiveerd volledig model opgesteld waarin de hoofdeffecten en biologisch plausibele twee- , drie- en vierwegsinteracties tussen de klimaatvariabelen, tijd en groeidplaatscondities werden opgenomen. Vervolgens werd modelreductie uitgevoerd door geneste modellen met elkaar te vergelijken op basis van likelihood-ratio-tests (LRT).

Interactietermen werden verwijderd wanneer het weglaten ervan niet leidde tot een significante verslechtering van de modelfit. Interacties werden behouden wanneer hun verwijdering de modelfit significant verslechterde of wanneer het behoud ervan noodzakelijk was voor de interpretatie van een hogere-orde interactie.

Om te onderzoeken of de relatie tussen klimaatvariabelen en boomgroei doorheen de tijd veranderde, werd aanvullend een *moving window* analyse uitgevoerd met opeenvolgende tijdsvensters van 20 jaar, waarbij het venster telkens met vijf jaar verschoof met behulp van de R-pakketen *nlme* (mixed-effects modellen), *dplyr* (data processing) en *segmented* (piecewise regressies). Voor elk tijdsvenster werd een afzonderlijk lineair gemengd model gefit.

Drie aspecten van de klimaatrespons werden afzonderlijk onderzocht. Eerst werd nagegaan of het directe effect van het jaarlijks aantal hittedagen boven 30 °C op boomgroei veranderde doorheen de tijd. Vervolgens werd onderzocht of de interactie tussen juli-temperatuur en hittedagen, en tussen zomerdroogte (SPEI_2_Jul) en hittedagen, temporeel varieerde. De gebruikte modellen waren respectievelijk:

$$MRCS \sim Jaartal_z + days_above_30_z$$

$$MRCS \sim Jaartal_z + mean_temp_Jul_z * days_above_30_z$$

$$MRCS \sim Jaartal_z + SPEI_2_Jul_z * days_above_30_z$$

Voor elk tijdsvenster werd een LMM toegepast met boomidentiteit (boom) als random effect, inclusief een boom-specifiek intercept en een tijdstrend ($Jaartal_z$). Daarnaast werd rekening gehouden met temporele autocorrelatie tussen opeenvolgende jaarringen door een AR(1)-correlatiestructuur toe te passen binnen elke boomreeks. Per tijdsvenster werd de relevante regressiecoëfficiënt geëxtraheerd en weergegeven met het bijbehorende 95 %-betrouwbaarheidsinterval, berekend op basis van de modelschatting en standaardfout.

4.1.6.2.2 Boom-specifieke heterogeniteit in de respons op hittestress

Om na te gaan in welke mate het negatieve effect van hittestress op boomgroei een algemeen populatiesignaal was of het gevolg was van verschillen in respons tussen individuele bomen of tussen sites, werd het oorspronkelijke klimaatmodel uitgebreid met een boom-specifieke random slope voor hittestress, uitgedrukt als het gestandaardiseerde jaarlijkse aantal dagen met een temperatuur boven 30 °C (days_above_30). Naast het random intercept en de random slope voor jaar werd hierdoor voor iedere boom een afzonderlijke afwijking van het gemiddelde hittestresseffect geschat.

De boom-specifieke hittestressrespons werd berekend als de som van het vaste effect van hittestress en de bijbehorende boom-specifieke random slope. Hierdoor werd voor iedere boom een geschatte hittestressslope verkregen. Deze slopes werden gebruikt om de variatie in hittestressrespons tussen individuele bomen en tussen sites te karakteriseren. Per site werden het gemiddelde en de mediaan van de boom-specifieke slopes bepaald.

Om de onzekerheid rond individuele boomresponsen te beoordelen en om na te gaan in welke mate de waargenomen heterogeniteit in hittestressrespons robuust was, werd aanvullend een bootstrapanalyse met 1000 replicaties uitgevoerd. Bij iedere replicatie werden op basis van het geschatte model nieuwe datasets gegenereerd en werden de boom-specifieke hittestressresponsen opnieuw geschat. Uit de resulterende bootstrapverdelingen werden per boom de gemiddelde hittestressslope, het 95 %-betrouwbaarheidsinterval en de kans op een negatieve hittestressrespons berekend. Een boom werd beschouwd als duidelijk negatief reagerend wanneer het volledige 95 %-betrouwbaarheidsinterval onder nul lag, en als duidelijk

positief reagerend wanneer het volledige interval boven nul lag. Wanneer het interval nul omvatte, werd de respons als onzeker beschouwd.

De uitbreiding met een boom-specifieke hittestressrespons werd geëvalueerd door het oorspronkelijke en uitgebreide model onder maximum likelihood te vergelijken met behulp van AIC en een likelihood-ratio test. Het uitgebreide model werd gebruikt om de variatie in hittestressrespons tussen individuele bomen en sites te visualiseren, en om te bepalen in welke mate het populatiegemiddelde effect door de meerderheid van de bomen werd gedragen.

4.1.6.2.3 Ruimtelijke variatie in hittestressrespons

Vervolgens werd onderzocht of de variatie in hittestressrespons samenhing met groeiplaats- en droogtekenmerken. Hiervoor werd het gemengde model uitgebreid met interacties tussen hittestress en de gestandaardiseerde juli-SPEI (SPEI_2_Jul) en tussen hittestress en PCA4. De interactietermen werden geïnterpreteerd als veranderingen in de helling van de relatie tussen hittestress en boomgroei als functie van de betreffende omgevingsvariabele.

Voor de visualisatie werden modelvoorspellingen berekend bij lage (−1 SD), gemiddelde (0 SD) en hoge (+1 SD) waarden van de betreffende modererende variabele, terwijl de overige gestandaardiseerde covariabelen op hun gemiddelde waarde werden gehouden.

4.1.6.2.4 Verandering doorheen de tijd

Om te onderzoeken of de relatie tussen hittestress en boomgroei doorheen de tijd veranderde, werd per site een reeks opeenvolgende 20-jarige tijdvensters gebruikt. Voor ieder tijdvenster werd een afzonderlijk lineair model geschat waarin boomgroei werd gerelateerd aan het gestandaardiseerde aantal dagen met temperatuur boven 30 °C. Alleen tijdvensters met minimaal 20 observaties en voldoende variatie in hittestress werden opgenomen.

Voor ieder tijdvenster werd de hittestressslope bepaald. Vervolgens werd per site de temporele trend in deze slopes geschat door de 20-jarige slopes te relateren aan het middenjaar van het tijdvenster. Een negatieve temporele trend duidde erop dat de hittestressrespons doorheen de tijd sterker negatief werd, terwijl een positieve trend wees op een minder negatieve hittestressrespons.

4.1.6.3 Stikstofdepositie (2000-2024)

Om na te gaan of ook stikstofdepositie, al dan niet in samenhang met het klimaat, een effect had op boomgroei, werd voor de periode 2000–2024 een aanvullend lineair gemengd model (LMM) opgesteld. Hierbij werd dezelfde modelleerstrategie gevolgd als voor het klimaatmodel (zie 4.1.6.2.1), met MRCS als responsvariabele. Boomidentiteit werd opgenomen als random effect, met zowel een random intercept als een random helling voor jaar. Omdat de beschikbaarheid van gegevens over stikstofdepositie de analyse beperkte tot de periode 2000–2024, werd dit model afzonderlijk dan ook enkel voor deze periode geschat.

Als uitbreiding op het klimaatmodel werd gestandaardiseerde stikstofdepositie ($stikstof_z$) als verklarende variabele opgenomen in plaats van groeiplaatsvariabele (PCA4). Daarnaast werden ook diverse interacties tussen stikstofdepositie en klimaatvariabelen opgenomen. Hierdoor werd onderzocht in welke mate stikstofdepositie bijdroeg aan de verklaring van de variatie in boomgroei, en of de relatie tussen klimaat en groei afhankelijk was van de stikstofbelasting.

Net als in het klimaatmodel werd een AR(1)-correlatiestructuur toegepast om temporele autocorrelatie tussen opeenvolgende jaarringen binnen individuele bomen te modelleren. De modelstructuur werd bepaald op basis van modelvergelijking en modelprestatie, hierbij werden

Akaike's Information Criterion (AIC) en likelihood-ratio-tests gebruikt. Modellen met verschillende fixed-effectsstructuren werden tijdens de modelselectie met maximum likelihood (ML) vergeleken. Het geselecteerde eindmodel werd vervolgens met restricted maximum likelihood (REML) geschat.

Het stikstofmodel werd gespecificeerd als:

fixed:
MRCS ~
hoofdeffecten:
$Jaartal_z$ +
$SPEI_2_Juli_z$ +
$mean_temp_Juli_z$ +
$days_above_30_z$ + GDD_5_z +
$mean_temp_Feb_z$ +
$stikstof_z$ +
tweewegsinteracties met tijd:
$Jaartal_z$ * $SPEI_2_Juli_z$ +
$Jaartal_z$ * $mean_temp_Juli_z$ +
$Jaartal_z$ * $days_above_30_z$ +
$Jaartal_z$ * GDD_5_z +
andere tweewegsinteracties:
$SPEI_2_Jul_z$ * $mean_temp_Juli_z$ +
$SPEI_2_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
$SPEI_2_Juli_z$ * GDD_5_z +
$mean_temp_Juli_z$ * $mean_temp_Feb_z$ +
$mean_temp_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
$mean_temp_Juli_z$ * GDD_5_z +
$mean_temp_Juli_z$ * **$stikstof_z$** +
$days_above_30_z$ * $mean_temp_Feb_z$ +
$days_above_30_z$ * GDD_5_z +
$days_above_30_z$ * **$stikstof_z$** +
GDD_5_z * **$stikstof_z$** +
driewegsinteracties met tijd:
$Jaartal_z$ * $mean_temp_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
$Jaartal_z$ * $days_above_30_z$ * GDD_5_z +
$Jaartal_z$ * $SPEI_2_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
andere driewegsinteracties:
$SPEI_2_Juli_z$ * $mean_temp_Juli_z$ * $days_above_30_z$ +
$SPEI_2_Juli_z$ * $mean_temp_Juli_z$ * GDD_5_z +
$mean_temp_Juli_z$ * $mean_temp_Feb_z$ * $days_above_30_z$ +
vierwegsinteracties met tijd:
$Jaartal_z$ * $mean_temp_Juli_z$ * $mean_temp_Feb_z$ * $days_above_30_z$ +
randomstructuur:
(1 + $Jaartal_z$ | boom)

met toevoeging van een AR(1)-correlatiestructuur voor temporele autocorrelatie binnen bomen.

4.1.6.4 Klimaatprojecties

Voor de toekomstprojecties werden CMIP6-klimaatsimulaties van EC-Earth3 gebruikt voor de scenario's SSP2-4.5, SSP3-7.0 en SSP5-8.5 voor de periode 2015–2100. Dagelijkse neerslag- en temperatuurgegevens werden gekoppeld aan de 36 KMI-klimaatstations (= de geselecteerde gridcellen) en vervolgens aan de dichtstbijzijnde, van de 50, onderzoekslocaties. Op basis van deze gegevens werden op dezelfde wijze de klimaatvariabelen berekend als gebruikt in het historische klimaat-groeimodel: gemiddelde juli- en februari-temperatuur, het aantal dagen met een maximumtemperatuur boven 30 °C, GDD_{5} en SPEI-2 voor juli.

Voor de toekomstprojecties werden de klimaatvariabelen gestandaardiseerd met het gemiddelde en de standaarddeviatie van de historische klimaatdata waarop het model was gebaseerd. Ook $Jaar_z$ werd op dezelfde manier gestandaardiseerd. $PCA4_z$ werd op nul gezet, zodat de voorspellingen overeenkomen met gemiddelde groeiplaatscondities. Vervolgens werd het uiteindelijke LMM uit het historische klimaat-groeimodel toegepast op de klimaatprojecties voor elk jaar van 2015-2100 en voor elk scenario. Hierbij werden uitsluitend de fixed effects gebruikt (level = 0), zodat de voorspellingen de verwachte gemiddelde MRCS-groei onder de toekomstige klimaatcondities weergeven en niet afhankelijk zijn van individuele boom-specifieke random effecten.

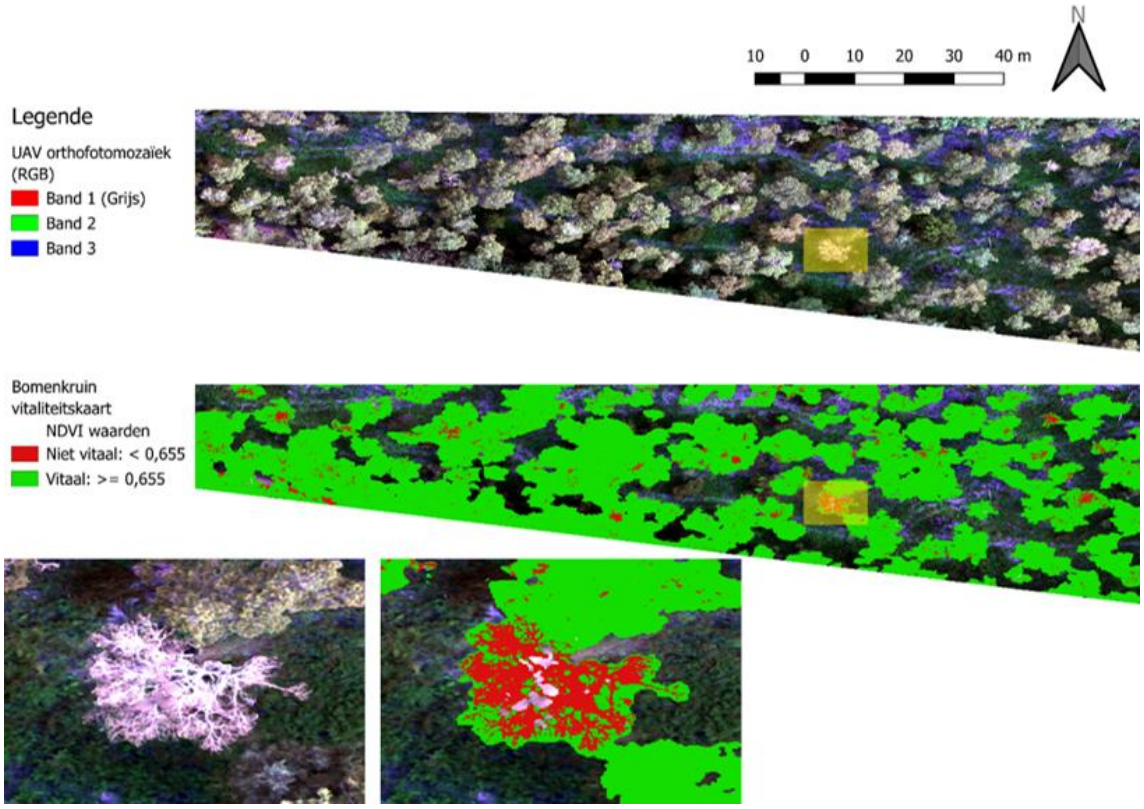
4.2 REMOTE SENSING

In volgende delen wordt paar keer verwezen naar een eerder master thesis onderzoek van D'Hulster (2024), die voor zijn thesis multispectrale beelden verzamelde voor 43 dennenbosbestanden (100 hectaren in totaal, verspreid over Vlaanderen) met een onbemand luchtvaartuig (UAV, of in de volksmond beter gekend als drone). De beelden werden aaneen gestitcht tot orthofotomozaïeken en leveren beelden op in hoog detailniveau (spatiale resolutie van gemiddeld 3,14 cm/pixel), met kleuren in blauw, groen, rood, red edge en nabij infrarood). Doordat de individuele beelden werden ingevlogen met ruimtelijke overlap, kan via fotogrammetrie ook de vegetatiehoogte uit deze beelden worden afgeleid. Op basis van (1) de vegetatiehoogte (2) de spectrale informatie, kon via een logistisch regressiemodel boomkruin vitaliteitskaarten worden gemaakt voor de verschillende bosbestanden. Deze voorspellingen behaalde een hoge accuraatheid (98 %) op pixel-niveau.

Elke pixel werd voorspeld als vitaal of niet-vitaal. Bodempixels (en onderbegroeiing) werden verwijderd op basis van een vegetatiehoogte drempelwaarde. Vitale pixelsomvatten alle "fotosynthetisch actieve plantdelen", dus alle plantenweefsel dat bladgroen bevat. Niet-vitale delen bestaan uit kegels, stammen en takken (al dan niet dood). Het is dus geen directe detectie van 'dode kruinen', maar een remote sensing-gebaseerde benadering om vitale en niet-vitale kruinen van elkaar te onderscheiden.

Een opschaling was echter wenselijk om een uitspraak te kunnen doen over de vitaliteit van grove den over Vlaanderen. Voor dit rapport werd er bekeken of dit haalbaar was met luchtbeelden (rood-groen-blauw (RGB)-winterbeelden of een valskleur color-infrared (CIR)-zomerbeelden) of satellietbeelden (Sentinel-2 multispectrale data en Sentinel-1 C-band radar) (Figuur 31).

De data van D'Hulster (2024), de drone orthofotomozaïekbeelden of de voorspelde boomkruin vitaliteitskaarten, werden gebruik als referentiedata om een opschaling te realiseren naar Vlaamse schaal. Het eerste bij de opschaling naar de winter luchtbeelden van 2023, het tweede naar de ontwikkelde modellen op Sentinel-2 satellietbeelden. Meer informatie over het onderzoek van D'Hulster (2024) kan gevonden worden in bijlage 9.



Figuur 31: Voorbeeld van een multispectrale UAV orthofotomozaïek (RGB) en een voorspelde bomenkruin vitaliteitskaart op basis van fotogrammetrie en de normalized difference vegetation index (NDVI) voor een grove dennenbos bestand (D'Hulster, 2024).

4.2.1 Luchtbeelden

4.2.1.1 Data voorbereiding

Sinds 2000 biedt Agentschap Digitaal Vlaanderen een tijdreeks van luchtbeelden (orthofotomozaïeken) van middenschalige resolutie voor heel Vlaanderen aan als publiek beschikbare dataset. Dit zijn drie-jaarlijkse producten voor zomerbeelden en een jaarlijks product voor winterbeelden (sinds het product voor 2012). Voor winterbeelden wordt enkel de RGB-banden aangeleverd, terwijl bij de zomerbeelden naast een RGB-banden ook een nabij-infrarood (NIR) band en een panchromatische (PAN) band worden aangeleverd (Tabel 2).

Tabel 2: Technische gegevens van de zomer- en winterbeeldproducten, middenschalige resolutie, die aangeboden worden door Agentschap Digitaal Vlaanderen.

	Zomerbeelden	**Winterbeelden**
Jaar	2009, 2012, 2015, 2018, 2021	2000-2003, 2005-2007, 2008-2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023, 2024
Spatiale resolutie	40 cm/pixel	25 cm/pixel (tot 2021) en 15 cm/pixel (vanaf 2022)
Spectrale banden	Panchromatisch Kleurbeeld: Rood, Groen, Blauw (RGB) Vals kleurbeeld: NIR, Rood, Groen (CIR)	Kleurbeeld: Rood, Groen, Blauw (RGB)
Extent	Vlaanderen	Vlaanderen
Url	https://www.vlaanderen.be/datavindplaats/catalogus/orthofotomozaiek-middenschalig-zomeropnamen	https://www.vlaanderen.be/datavindplaats/catalogus/orthofotomozaiek-middenschalig-winteropnamen

De dataset van 43 RGB-dronebeelden (D'Hulster, 2024) werd als *ground truth* beschouwd vanwege het hoge spatiale detailniveau. Om de tijdskloof zo klein mogelijk te houden, werden het zomerbeeld van 2021 en het winterbeeld van 2023 geanalyseerd, waarbij de luchtbeelden telkens werden uitgesneden op de grenzen van de individuele bosbestanden.

Geometrische vervorming van de luchtbeelden zorgde ervoor dat locaties van de boomkruinen in de dronebeelden niet perfect overlapten met de kruinen in de luchtbeelden of tussen de zomerbeeld en winterbeeld zelf. Bijkomend hebben de luchtbeelden een lagere spatiale resolutie, kunnen ze schaduwen in de beelden bevatten en is er een tijdskloof tussen zomerbeeld en UAV-beeld. Hierdoor was het niet mogelijk om de informatie van de RGB-dronebeelden of de bomenkruinvitaliteitskaart één op één over te dragen naar de luchtbeelden.

Voor elk luchtbeeld moest er apart een referentiedataset worden aangemaakt om later vitaliteitsmodellen te kunnen trainen. Verder was het te uitdagend om op de luchtbeelden voor alle pixels een perfect label te kunnen geven. Voor de stukken die wel duidelijk te herkennen waren in zowel dronebeeld als luchtfoto werden labels (de referentiedata) aangemaakt op de luchtbeelden.

Op het winterbeeld werden manueel polygonen ingetekend en gelabeld als vitaal, niet-vitaal of schaduw. Op het zomerbeeld, dat een lagere spatiale resolutie heeft dan het winterbeeld, werden bounding boxen getekend rond de niet-vitale boomkruinen. Beide beelden werden gelabeld via de *labelme* software (Wada *et al.*, 2021), een open source labelling software die geïnstalleerd kan worden in Python.

4.2.1.2 Analyse -winterbeeld

Op het RGB-winterbeeld werden 2705 polygonen ingetekend en gelabeld (als vitaal, niet vitaal of schaduw). Vervolgens werd telkens de pixelwaarde van het zwaartepunt van elke polygoon geëxtraheerd (indien nodig met correcties zodat ze telkens binnen de polygoon zelf liggen). Naast de rood-, groen- en blauwe band werden vier vegetatie-indices als inputvariabelen meegegeven in de random forest modellen (zie Tabel 3).

Tabel 3: De vier vegetatie-indices die berekend werden op het orthofotomozaïekbeeld Vlaanderen, middenschalig, 2023, met bijhorende formule en referentie. De formules werden aangepast door een constante van 1e-6 toe te voegen in de noemer om ervoor te zorgen dat deze verschillend blijft van nul.

Vegetatie-index	Centrale golflengte en interval	Referentie
NGRDI	$\frac{(groen-rood)}{(groen+rood+1e^{-6})}$	(Gitelson *et al*., 2002)
VDVI	$\frac{(2*groen-rood)}{(2*groen+rood+brauw+1e^{-6})}$	(Gitelson & Merzlyak, 1994; Wang *et al*., 2015)
MGRVI	$\frac{(groen^2-rood^2)}{(groen^2+rood^2+1e^{-6})}$	(Bendig *et al*., 2015)
VARI	$\frac{(groen-rood)}{(groen+rood-blauw+1e^{-6})}$	(Gitelson *et al*., 2002)

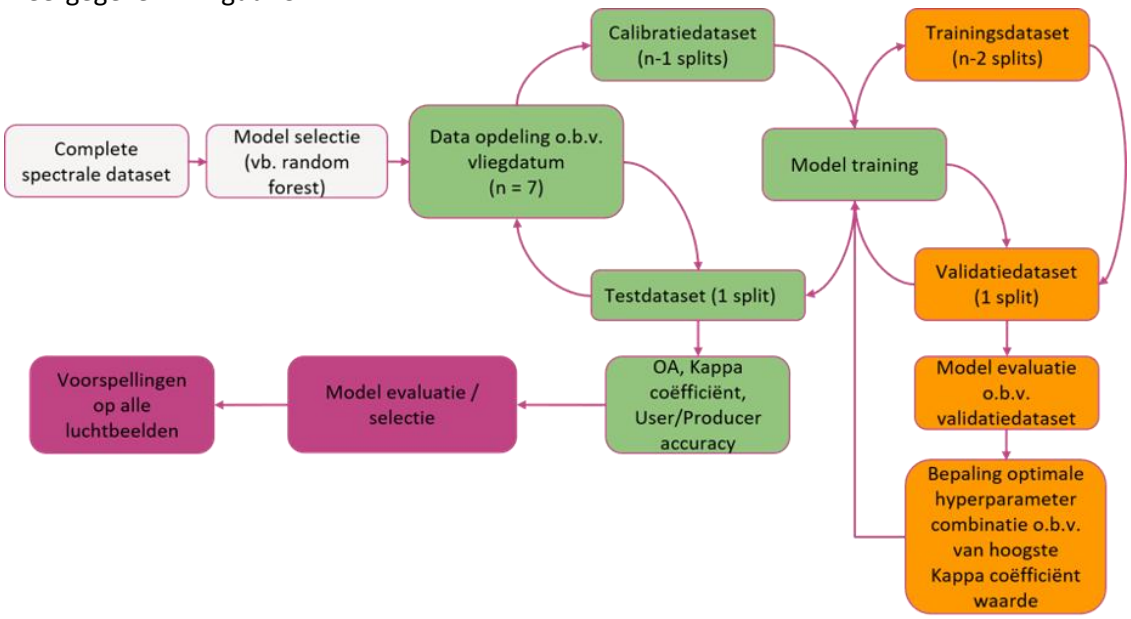
De dataset van de pixelwaarden werd in zeven groepen opgedeeld op basis van hun opnamedatum (datum vliegdag). Voor het trainen en valideren van de modellen werd er gewerkt met leave-one-group-out cross-validatie en cross-testing. Hierbij worden modellen iteratief getraind, geoptimaliseerd en gevalideerd waarbij in elke iteratie telkens de data van één specifieke vliegdag (één groep) volledig wordt uitgesloten van de training.

Een iteriatiecyclus ziet er als volgt uit:

Deze ingehouden groep dient als een strikt onafhankelijke testdataset, terwijl de data van de overige zes vliegdagen (de calibratiedataset) worden gebruikt om het model te trainen. De calibratiedataset werd gedownsampled om een gebalanceerde dataset voor de labels te garanderen. Vervolgens werden verschillend hyperparameter combinaties (via Bayesiaanse optimalisatie o.b.v. bovenste betrouwbaarheidsgrens) uitgetest waarbij elke combinatie zesmaal wordt geëvalueerd via leave-one-group out cross-validatie, waarbij vijf groepen getraind worden (de trainingsdataset) en valideert worden via de zesde group (de validatiedataset). Op basis van de hoogste gemiddelde Cohen's Kappawaarden werd de optimale hyperparameter combinatie bepaald om de volledige calibratiedataset te trainen en dit model finaal te evalueren via de testdataset.

De iteratiecyclus wordt zeven keer herhaald, zodanig dat elke vliegdag exact één keer als onafhankelijke testdataset fungeert er uiteindelijk zeven verschillende modellen werden ontwikkeld.

Door deze strategie wordt datalekkage door spatiale en temporele autocorrelatie tussen pixels binnen eenzelfde vliegdag voorkomen en kan het generalisatievermogen van het model naar variabele vliegcondities (zoals wisselende lichtinval, atmosferische omstandigheden of boomstadia) worden geëvalueerd. Deze methode, gebaseerd op Haumont *et al*. (2022) is weergegeven in Figuur 32.



Figuur 32: Workflow voor modeltraining (groene vakjes), hyperparameter optimalisatie (oranje vakjes), modelevaluatie en voorspelling (paarse vakjes). Methode aangepast van Haumont et al. *(2022). OA: Overall accuracy.*

De hyperparameters die getuned werden voor de modellen zijn de variabelen *mtry* (het aantal onafhankelijke variabelen dat bij elke splitsing willekeurig wordt geselecteerd), *min_n* (het minimumaantal samples in een knooppunt dat vereist is om het knooppunt verder te splitsen) en *trees* (het aantal beslissingsbomen) getuned werden.

Bij cross-testing (de finale evaluatie van een model) werden naast de Cohen's kappa ook de Overall Accuracy (OA) en de User- (UA) en Producer Accuracies (PA) voor elke klasse berekend (formules: zie Tabel 4). De zeven modellen werden ook met elkaar vergeleken. Indien de modellen een goed generaliserend vermogen hebben zouden ze idealiter zelfde optimale set van hyperparameters gevonden moeten hebben, moeten ze gelijkaardige performantie hebben (Cohen's kapp, OA, UA, PA) en zouden een hun meest verklaren variabelen zouden een

gelijkaardige ordening moeten (*variable importance*, berekend op zowel *scaled permutation importance* als *corrected impurity importance*). Tenslotte werden de modellen ook visueel geëvalueerd op basis van hun voorspelde output van enkele bosbestanden.

Tabel 4: Voorbeeld van een verwarringsmatrix met de formules van User Accuracy (UA), Producer Accuracy (PA), F1-score (het harmonische gemiddelde van UA en PA per klasse), Overall Accuracy (OA) en Cohen's kappa (κ) coëfficiënt. Met N het totaal aantal observaties, k het totaal aantal klassen, R de referentieklasse en P de voorspelde klasse.

	Referentie klasse					
		A	***B***	***C***	**∑**	**UA (%)**
Voorspelde klasse	***A***	N_{AA}	N_{AB}	N_{AC}	$\sum AP$	$\frac{N_{AA}}{\sum AP} * 100\%$
	B	N_{BA}	N_{BB}	N_{BC}	$\sum BP$	$\frac{N_{BB}}{\sum BP} * 100\%$
	C	N_{CA}	N_{CB}	N_{CC}	$\sum CP$	$\frac{N_{CC}}{\sum CP} * 100\%$
	∑	$\sum AR$	$\sum BR$	$\sum CR$	*N*	
	PA (%)	$\frac{N_{AA}}{\sum AR} * 100\%$	$\frac{N_{BB}}{\sum BR} * 100\%$	$\frac{N_{CC}}{\sum CR} * 100\%$		
	F1-score	$\frac{2 * UA_a * PA_a}{UA_a + PA_a}$	$\frac{2 * UA_b * PA_b}{UA_b + PA_b}$	$\frac{2 * UA_a * PA_a}{UA_a + PA_b}$		
OA	$\frac{(N_{AA} + N_{BB} + N_{CC})}{N} * 100\%$					
κ	$\frac{(N * \sum_{j=1}^{k} N_{jj} - \sum_{j=1}^{k} N_{jR} * N_{jP})}{N^2 - \sum_{j=1}^{k} N_{jR} * N_{jP}}$					

4.2.1.3 Analyse zomerbeeld

Op de CIR-zomerbeelden werden zowel standaard machine learning (*random forest*) modellen als deep learning modellen uitgetest. Als deep learning modellen werden meerdere versies (nano variant, versie 8 t.e.m. 12) van het YOLO (*You Only Look Once*) model gebruikt (YOLO Object Detection & Segmentation, 2023). Voor de random forest modellen werden 5.472 pixels gelabeld als vitaal of niet-vitaal. Voor de YOLO-modellen werden 2.735 bounding boxen getekend van niet-vitale bomen.

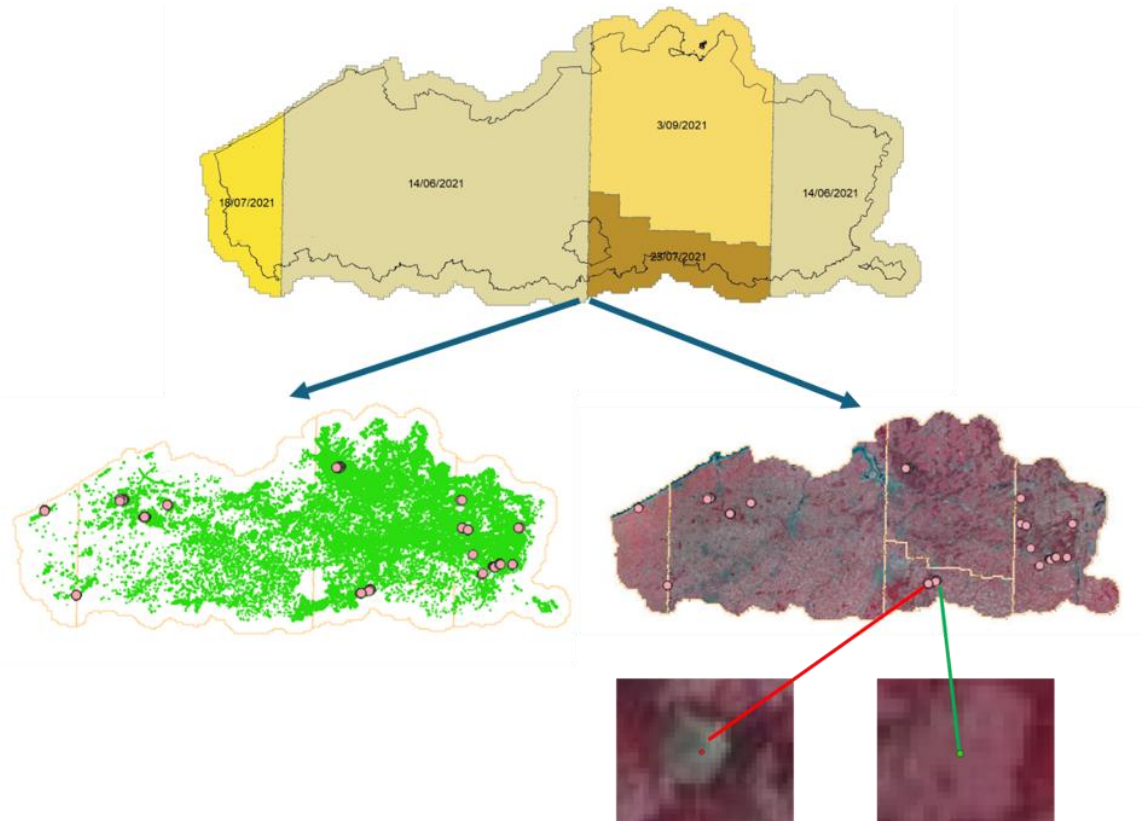
Voor beide methoden bleek het annoteren van de data ingewikkeld te zijn. Bodempixels konden visueel moeilijk onderscheiden worden van dode bomen. Bijkomend moet de annotatie "volledig" zijn op beelden als je wil werken met YOLO. Dat wil zeggen dat alle dode boomkruindelen aangeduid zijn in elke training tile.

Door de tijdskloof van twee jaar tussen de vliegdatum van de UAV-beelden en die van het zomerbeeld (luchtfoto), door geometrische verstoringen van de beelden en door verschillen in resolutie tussen beide was de geannoteerde data te onbetrouwbaar om te gebruiken en werkte de modellen niet naar behoren (F1-scores = 0,34 - 0,37). De piste werd daardoor ook niet verder uitgewerkt, maar de data en modellen desgewenst bij de auteurs opgevraagd worden.

Een alternatieve aanpak was het combineren van spectrale data van het zomerbeeld (NIR, rood, blauw en NDVI waarden) met de voorspelde locaties van dennen op basis van satelliet

tijdsreeksen (Verhulst *et al.,* 2024) en de klasse “hoog groen” van de Groenkaart 2021 van Vlaanderen. We namen grove den en Corsicaanse den als één groep, omdat deze twee soorten moeilijk te onderscheiden zijn op basis van satelliet tijdsreeksen. Wel zijn ze samen goed te onderscheiden van andere soorten (Verhulst *et al.,* 2024).

Binnen elke vliegdagcontour, op de voorspelde dennenlocaties uit de satellie tijdreeksen, werden 58 pixels geannoteerd op het zomerbeeld van 2021. Hierbij kreeg elke locatie een label vitaal of niet-vitaal als de locatie overeenkwam met een pixel van een gezonde of dood deel van de boomkruin (op basis van foto-interpretatie) (Figuur 33). Per pixellocatie werden de nabij-infrarood (NIR), rood en groenwaarden bepaald en de NDVI berekend.



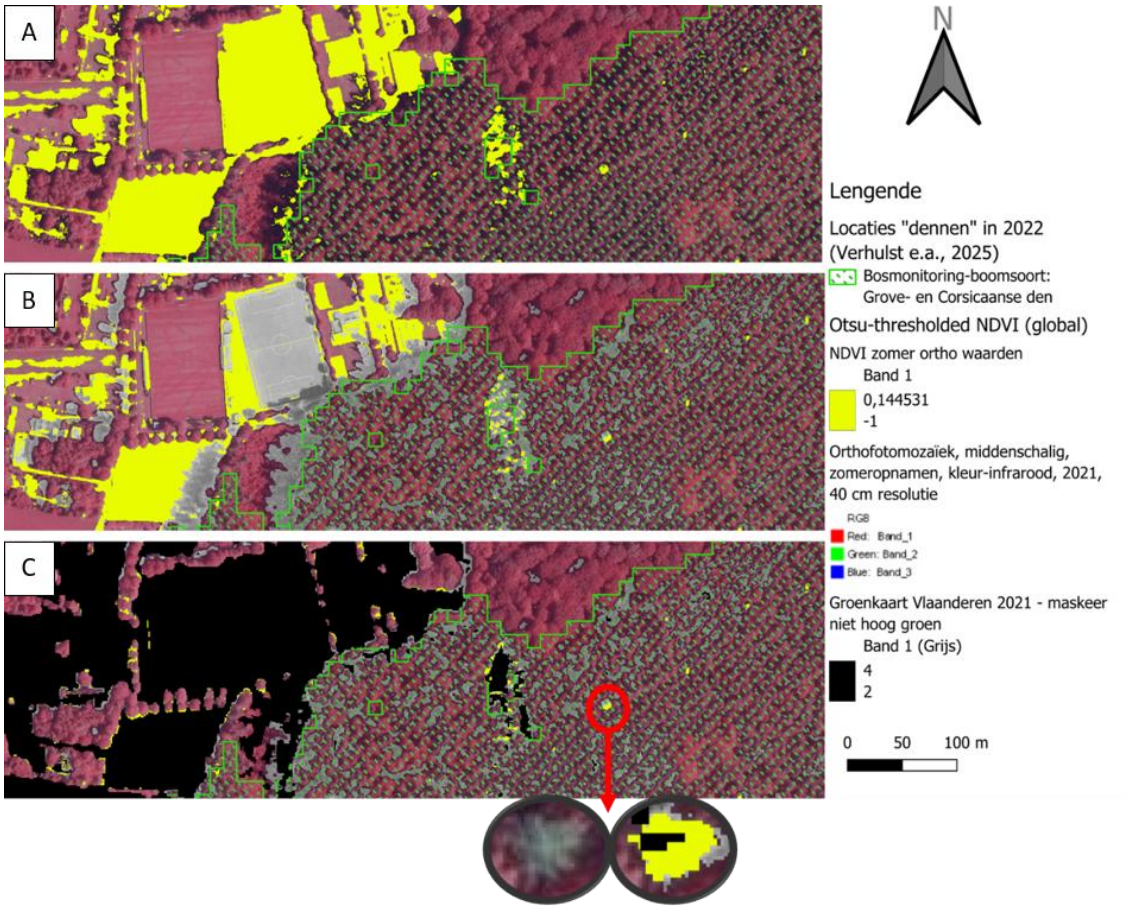
Figuur 33: De vliegdagcontouren (VDC) voor de zomerbeelden van 2021 (bovenste kaart), de zones van de voorspelde voorspreiding van dennen (grove den en Corsicaanse den, (Verhulst et al*., 2024)) in groen (kaart link onderaan) en het CIR-zomerbeeld van 2021 (kaart rechts onderaan). De roze punten geven de 58 gelabelde pixels per VDC weer.*

We verwachten dat het histogram van de NDVI twee pieken zal hebben. De NDVI waarden werden omgevormd naar grijswaarden om zo via de Otsu methode (Otsu, 1979) de optimale drempelwaarde te vinden om onderscheid te kunnen maken tussen de pixels van deze twee pieken (de twee klassen waarin we geïnteresseerd zijn). (Figuur 34A). Dit werd uitgevoerd op alle pixels om zo de globale drempelwaarde voor heel Vlaanderen over de verschillende vliegdagen heen te bepalen. Een bijkomende test, was het bepalen van de drempelwaarden van de pixels per vliegdag apart om zo de lokale drempelwaarden te bepalen. Idealiter verschillen deze lokale drempelwaarden niet veel van de globale drempelwaarde.

Lage NDVI-waarden kunnen echter ook veroorzaakt worden door niet groene oppervlakten (naakte bodem, water, beton/asfalt, etc.) of door de aanwezigheid van schaduwen. Het digitaal oppervlakte model (DSM) van de zomerbeelden wordt niet vrijgegeven door Agentschap

Digitaal Vlaanderen en kon daarom niet gebruikt worden om de gaten tussen de boomkruinenweg te filteren uit de beelden.

Donkere oppervlakten, zoals schaduwen, water en ander donker materiaal, werden weggefilterd via een schaduw masker. Dit masker heeft pixels die lage waarden voor nabij-infrarood, rood en groen (NIR ≤ 100, rood ≤ 70, groen ≤ 80) (Figuur 34B). Een tweede filtering werd uitgevoerd op basis van de Vlaamse Groenkaart 2021. Deze data laag onderscheidt de klassen niet-groen, landbouw, laag groen (minder dan 3 meter) en hoog groen (meer dan 3 meter) met een spatiale resolutie van 1 meter per pixel. Hoogte van de vegetatie werd hier bepaald op basis van het verschil tussen de DSM van het zomerbeeld en het digitaal terrein model (DTM) uit het Digitaal Hoogte Model Vlaanderen versie 2 (DHMVII) (Van der Linden *et al*., 2017. Alle pixels, die niet behoren tot de klasse hoog groen, worden weggefilterd als aparte klasse niet-hoog groen (Figuur 34C). Deze filtering laat toe om via hoogte-informatie bodempixels te onderscheiden van niet-vitaal hoog groen en onzekere pixels (donkere pixels) als aparte klasse te labelen. Dit concept is geïllustreerd in figuur 34.



Figuur 34: Methode voor de bepaling van vitale en niet vitale dennen op CIR-zomer orthofotobeelden (2021). De groene gebieden zijn de locaties die voorspeld zijn als "den" (Grove of Corsicaanse den) o.b.v. satelliet tijdsreeksen (Verhulst et al*., 2024). A: de gele zones zijn pixels die een NDVI-waarde hebben die lager is dan de globale Otsu drempelwaarde. B: de grijze zones zijn pixels die voldoen aan de 'schaduw' masklaag. Dit zijn donkere oppervlakten als schaduwen, water of andere donkere oppervlakten. C: zones die vallen buiten de hoog groen klassen van de Groenkaart 2021 zijn aangeduid als zwart. Zones die nog steeds zichtbaar zijn als "geel", worden aangeduid als niet vitaal hoog groen. Als deze dan binnen de groene zones vallen beschouwen we deze als niet vitale dennen.*

Om een kaart te maken op schaal Vlaanderen werd het -zomer beeld opgeknipt in rasterhokken van 1,5 km x 1,5 km, met een horizontale en verticale overlap van 2,5 meter), waarna de classificatie workflow uit figuur 34 werd uitgevoerd (NDVI-drempelwaarde, schaduw maskering

en niet-hoog groen maskering). Daarna werd per 1,5 km hok zowel het percentage den (grove en Corsicaanse den van Verhulst *et al*., 2024) als de verhouding niet-vitaal hoog groen t.o.v. vitaal en niet-vitaal hoog groen bepaald. Hierdoor kan snel bepaald worden waar de meeste sterfte van den voorkomt in Vlaanderen.

4.2.2 Satellietbeelden

4.2.2.1 Aanmaak referentie data

De drone-gebaseerde vitaliteitskaarten van D'Hulster (2024) werden gebruikt als referentiedata voor de satellietbeelden. We gaan ervan uit dat een opschaling van de voorspelde UAV-beelden (bodempixels, vitale pixels, niet vitale pixels) naar satellietniveau voor twee toepassingen kan dienen:

- per satellietpixel voorspellen of er voornamelijk (staand) dood hout, levend hout of bodem voorkomt (een classificatieprobleem),
- per satellietpixel de fractie (%) staand dood hout voorspellen (een regressieprobleem).

Er werd een pixelrooster gemaakt van Sentinel-2 Dit rooster werd gemaskeerd op basis van de bosbestanden van de dronebeelden, waarbij een negatieve buffer van 10 m werd gebruikt om randeffecten te vermijden. Dit resulteerde in 5.974 pixels in totaal. Zeventien pixels, die door deze buffering normaal verwijderd zouden worden, werden toch opnieuw aan de dataset toegevoegd omdat ze volledig binnen het perceel lagen en omdat ze een hoog aandeel niet-vitale dronepixels hadden.

Binnen elke Sentinel-2 pixel werd het aandeel berekend van vitaal, niet-vitaal en bodem, op basis van de drone-classificatie. Hieruit werden per polygoon twee waarden berekend:

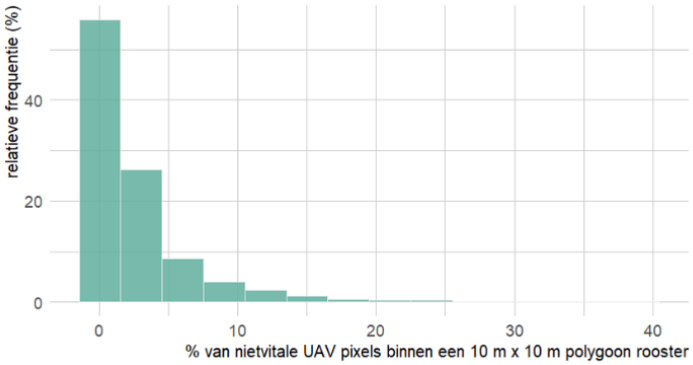
(i) het aandeel niet-vitaal
(ii) het niveau van menging

Dat laatste werd berekendop basis van het aandeel van de meest voorkomende (dominante) klasse: puur (aandeel > 90 %), gemengd (aandeel 60% - 90 %), zeer gemengd (aandeel < 60 %). Deze waarde geeft aan hoe "zuiver" het signaal is binnen elke pixel.

We vergeleken de meest voorkomende klasse (vitaal, niet vitaal, bodem) en het niveau van menging en zagen dat onze referentiedataset uitsluitend zeer gemengde pixels binnen de klasse niet-vitaal bevat (zie Tabel 5). Het aandeel niet-vitaal was bovendien zeer laag in de meeste Sentinel-2 pixels (maximum 38,7 %, mediaan 1,2 %) (Figuur 35).

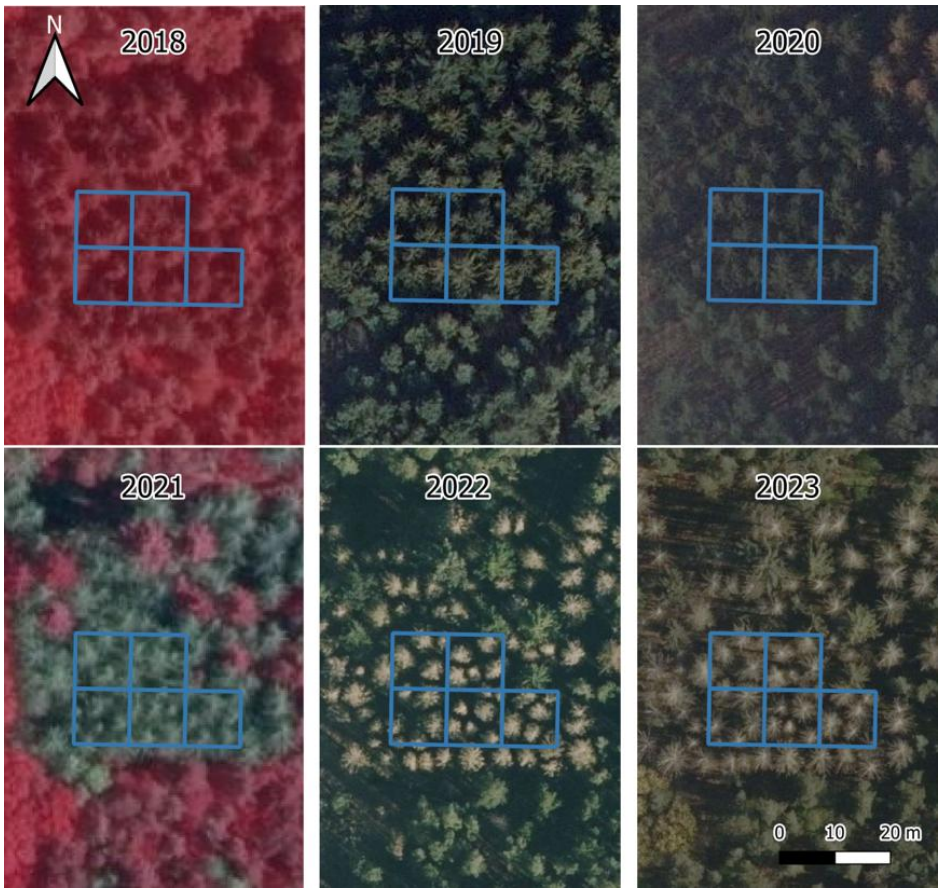
Tabel 5: Kruistabel met absolute frequenties van het niveau van menging (puur, gemengd, zeer gemengd) en de meest voorkomende (dominante) klasse (vitaal, niet vitaal, bodem) binnen de 5.991 Sentinel-2 pixels van onze referentiedataset.

Kruistabel met absolute frequenties		**Dominante klasse**		
		Vitaal	Niet-vitaal	Bodem
Niveau van menging	Puur	1.805	0	137
	Gemengd	2.168	0	778
	Zeer gemengd	595	1	507



Figuur 35: Histogram van de relatieve frequentie van het percentage voorspelde niet vitale UAV-pixels van de volledige referentiedataset per 10 m x 10 m roosterpolygoon.

Gezien er geen Sentinel-2 pixels voorkwamen die bijna volledige bestonden uit niet-vitale kronen van dennen, werden er bijkomend een locatie bemonsterd met vijf pixels van naaldbomen die in de periode van 2018 t.e.m. 2023 duidelijk afgestorven waren op basis van visuele interpretatie van ' het zomerbeeld (Figuur 36). Deze locatie wordt door de Biologische waarderingskaart aangeduid als een grove dennen bestand (gekarteerd via terreinbezoek in 2004) (Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, 2025). Ook de dronebeelden van D'Hulster (2024), die net ten oosten van deze locatie genomen werden, laten duidelijk dennen zien.



Figuur 36: Een extra locatie waarvan vijf Sentinel-2 pixels overlappen met naaldbomen die in de periode van 2018 t.e.m. 2023 snel zijn gestorven. Doordat de dode bomen duidelijk een groot percentage van de blauwe cellen innemen, werden ze als extra sample geselecteerd. beelden in de linker kolom zijn -zomerbeelden (resolutie is 40 cm/pixel) de andere beelden zijn winterbeelden (resolutie is 15 cm/pixel). De datum van de vluchtcampagne is vermeld bovenaan elk beeld. De locatie bevindt zich op X: 242111,4 Y: 190412,8 (EPSG: 31370).

Maar toch lijkt deze groep dode bomen wat te verschillen van de omliggende kruinen. Ook andere satellietmodellen voorspellen deze locaties eerder als een mix van lorken, spar of dennen (De Keersmaecker *et al.,* 2024). Ondanks de onzekerheid werden deze vijf locaties gebruikt als extra referentiedata voor het maken van een classificatiemodel dat vitale, niet-vitale en bodempixels onderscheidt op basis van Sentinel satelliettijdsreeksen (zie 4.2.2.3).

4.2.2.2 Evaluatie van bestaand satellietproduct: Standing Deadwood (Deadtrees.earth)

Er bestaat al *Standing Deadwood* rasters, voorspeld als jaarlijks product (2017 t.e.m. 2025) voor Europa, waarbij staand dood hout als pixelfractie (of percentage) wordt weergegeven. Deze data werd voorspeld op basis van Sentinel-2 tijdreeks data m.b.v. een deep learning model (met transformers en zelf-attentie lagen), waarbij hoge resolutie UAV-beelden als referentie werden genomen (Mosig *et al.,* 2026). Hoe accuraat deze *Standing Deadwood* voorspelling is voor dennenbossen in onze regio is echter onbekend. Voor dit project werd een validatie van het *Standing Deadwood* rasterproduct voor het jaar 2023 uitgevoerd op basis van de 5991 Sentinel-2 pixels in onze referentie dataset (zie vorige sectie).

Het voorspelde *Standing Deadwood* rasterproduct van 2023 werd opgevraagd. De accuraatheid van hun *Standing Deadwood* raster werd geëvalueerd op basis van volgende metrieken, met de fractie staand dood hout per pixel als x en het aandeel niet-vitaal uit onze referentiedataset als y:

Pearson correlatiecoëfficiënt (r):

$$r_{xy} = \frac{\sum_{i=1}^{n}(x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n}(x_i - \bar{x})^2 \sum_{i=}^{n}(y_i - \bar{y})^2}}$$

De Root Mean Squared Error (RMSE):

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(x_i - y_i)^2}$$

De Bias:

$$\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(x_i - y_i)$$

Lin's Concordantie correlatiecoefficiënt (CCC):

$$ccc = \frac{2\, r_{xy} s_x s_y}{(\bar{x} - \bar{y})^2 + s_x^2 + s_y^2}$$

Met n = de sample grootte (het aantal referentiepixels, x_i en y_i de individuele samples, geïndexeerd door i, $\bar{x}$ en $\bar{y}$ de sample gemiddelden en s_x en s_y de sample standaarddeviaties.

4.2.2.3 Ontwikkeling eigen modellen voor stalletiettijdsreeksdata

Voor de verschillende referentiepixelswerden tijdseries afgehaald van Sentinel-2 (NDVI en NDMI) en Sentinel-1 (RVI; apart voor ascending en descending satellieten) voor de periode van 01/10/2019 t.e.m. 01/03/2024 via de *earth engine* (ee) en *geemap* packages in Jupiter notebook (Google Earth Engine Authors, 2026; Wu, 2020). Gezien de beperkte hoeveelheid referentiedata (vooral in de klasse niet-vitaal) werden de modellen eerder als proof-of-concept beschouwd.

De NDVI en normalized difference moisture index (NDMI; Gao, 1996) worden als volgt berekend met band 8 (NIR), band 4 rood en band 11 (SWIR: short wave infrared) van Sentinel-2:

$$NDVI = \frac{NIR - rood}{NIR + rood}$$

$$NDMI = \frac{NIR - SWIR}{NIR + SWIR}$$

De radarvegetatie-index (RVI) wordt berekend op basis van lineaire VV- en VH-waarden (Nasirzadehdizaji et al*., 2019). VV staat voor vertical-vertical (surface scattering) en VH staat voor vertical-horizontal (volume scattering), en geeft de oriëntatie van de radar golven weer van het uitsturend en het ontvangend signaal.*

$$RVI = \frac{4VH}{VV + VH}$$

Voor de NDVI- en NDMI-tijdsreeksen werden enkel scenes genomen met minder dan of gelijk aan 20 % cloud cover. Alle pixels die volgens de *scene classification layer* (SCL) laag niet geklasseerd werden als water, vegetatie of naakte bodem werden vervolgens gemaskeerd.

De waarden van de vier indices (NDVI, NDMI, RVI (ascending), RVI (descending)) werden temporeel geaggregeerd tot mediaanwaarden per maand, waarna ze als *.csv* file geëxporteerd werden voor verdere analyses in R. Tijdens de model training bleek dat de Sentinel-1 RVI tijdsreeksen geen nuttige informatie leverden, waardoor ze niet gebruikt werden in de finale machine learning modellen.

Ontbrekende data in de NDVI- en NDMI-tijdsreeksen werden lineair geïnterpoleerd en gesmoothd met een Savitzky-Golay filter (zeven datapunten als frame lengte, 3de orde polynomiale fit). De tijdsreeksen werden daarna geknipt van januari 2020 t.e.m. december 2023. Voor het ontwikkelen van een classificatiemodel, dat levende, dode en bodempixels onderscheidt op basis van deze tijdsreeksen, werd een nieuwe subset gemaakt van de totale dataset van 5.996 referentiepixels. De pure pixels met dominante klasse vitaal (1.805 in totaal) en bodem (137 in totaal) werden geselecteerd en kregen respectievelijk het label levend/alive en bodem/soil (Tabel 5).

Gezien er geen pure pixels in de dataset aanwezig zijn met dominante klasse niet-vitaal, werden roosters met een percentage aan niet-vitale pixels hoger dan 25 % beschouwd als de klasse dood/dead. Dit resulteerde in 26 observaties, waarvan 12 gemixt en 14 zeer gemixt. Bijkomend werden de satelliettijdsreeksen van de vijf pixels uit de extra gesampelde locatie toegevoegd aan de dataset (Figuur 36).

Dit resulteerde in een finale dataset van 1.973 tijdseries. Deze dataset werd stratified random per label gesplitst in een 80 %-20 % trainings- en validatiedataset. De overige referentiepixels (de gemengde en zeer gemengde bodem- en vitale pixels, 4.023 in totaal) werden gebruikt als aparte testdataset. De beschikbare machine learning modellen (random forest, support vector machine, extreme gradiënt boosting, multi-layer perceptron, 1D temporeel convolutie neuraal netwerk, residual neuraal netwerk, temporeel self-attention encoder en lightweight temporal attention encoder), afkomstig van het *sits* package in R, werden in hun basis hyperparameterinstellingen uitgetest om de tijdserieclassificatie te trainen en valideren (Camara, 2026). Naast de finaal voorspelde klasse werden ook de kans per klasse en de Shannon Entropie (de onzekerheid van het model, uitgedrukt in bits) berekend:

$$H(X) = -\sum_{x \in X} p(x)\log_2(p(x))$$

Met $H(X)$ de entropie van de discrete toevalsvariabele X (in dit geval, de voorspelde klassen door het model), uitgedrukt in bits. $P(x)$De kans op het optreden van een specifieke gebeurtenis x. Log_2 het logaritme met grondtal 2.

Training werd uitgetest met zowel de niet-gebalanceerd trainingsdataset, als met een gebalanceerde trainingsdataset. Het balanceren van de trainingsdataset werd uitgevoerd met de functie *sits_reduce_imbalance*.

Om de fractie staand dood hout per pixel te voorspellen via regressie werd een gemodificeerd temporeel CNN-model gebouwd met het *luz* package in R (Falbel, 2026; Pelletier *et al*., 2019). We nemen aan dat het aandeel niet-vitaal per pixel een goede proxy is voor de fractie staand dood hout. Het model werd getraind met de data van de 5991 roosterpolygonen (van de vijf extra gesampelde locatieskennen we niethet aandeel niet-vitaal).

De dataset werd spatiaal geclusterd (*k*-means) in 15 clusters en daarna verdeeld in een 58 % - 42 % trainings- en validatiedataset. Bij deze opdeling van training- en validatiedataset worden clusters volledig toegewezen tot één van beide sets. Dit om gegevenslekken (door spatiale autocorrelatie) te voorkomen. Een 80 %-20 % split was niet mogelijk zonder een deel van de data verliezen, wat niet ideaal is gezien we werken met een kleine dataset.

Het model gebruikte drie convolutieblokken van een 1-D convolutie (64 filter, kernel grootte van 3 en nul padding), gevolgd door batchnormalisatie, een ReLu activatie functie en een dropout van 20 %. Hierna volgt een dense laag, gevolgd door een sigmoidale activatie functie en een dropout van 50 %. Tenslotte volgt hierop de regressie node om het aandeel staand dood hout per pixel te voorspellen. Het model werd getraind voor 150 iteraties met de adamW optimizer en met de *Mean Squared Error* als kost functie (het kwadraat van RMSE). Een *early stopping rule* op de validatie loss (patience van 20 iteraties, minimum delta = 0,01) werd ook geïmplementeerd om overfitting te vermijden tijdens het trainen.

5 RESULTATEN

5.1 DENDROCHRONOLOGIE

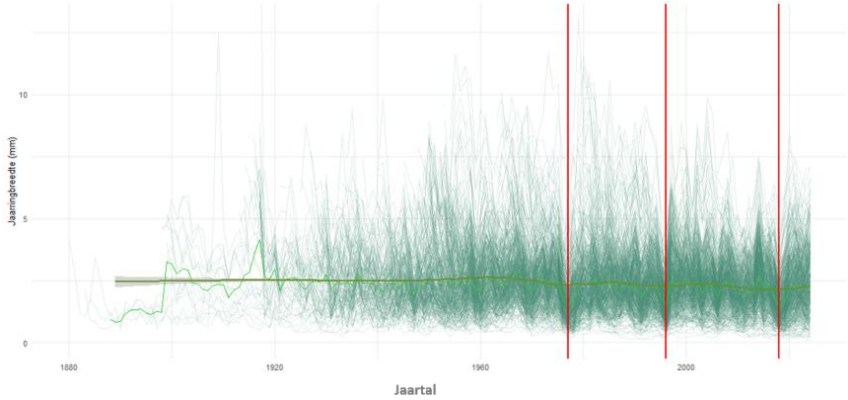
5.1.1 Onderzoeksvraag 1: hoe is de boomgroeitrend voor grove den in Vlaanderen

In dit deel van de resultaten wordt nagegaan of er een duidelijke trend is in de groei van grove den (*P. sylvestris*) in Vlaanderen over de afgelopen decennia **(Hypothese 1**) en in welke mate de eventuele trend verschilt tussen groeiplaatstypes (**Hypothese 2**).

5.1.1.1 Hypothese 1: de groei van grove den neemt de laatste decennia af

5.1.1.1.1 Trend in jaarringbreedtes

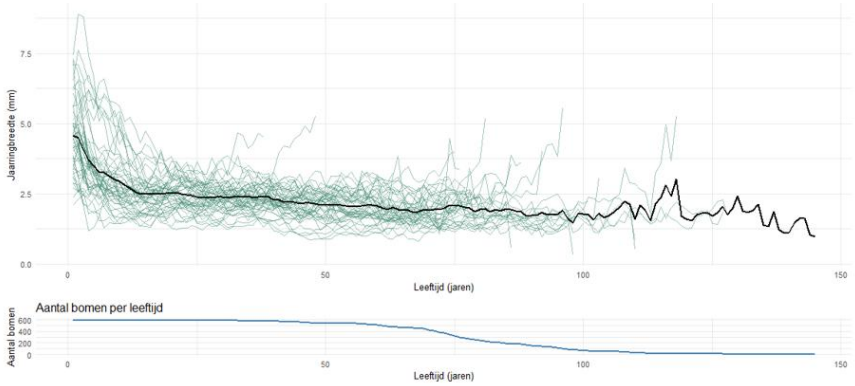
Vanaf circa 1960 is een geleidelijk daling in de gemiddelde jaarringbreedte waarneembaar (Figuur 37). De groei viel ook duidelijk terug tijdens drie zogenaamde wijzerjaren (jaren waarin het merendeel van de bomen op een vergelijkbare wijze reageert, in positieve of negatieve zin): 1976-1977, 1996 en 2018.



Figuur 37: Tijdreeks van de ruwe jaarringbreedtes van individuele bomen (donkergroen) en het gemiddelde groeipatroon (lichtgroen). De negatieve wijzerjaren 1976-1977, 1996 en 2018 zijn in rood aangeduid.

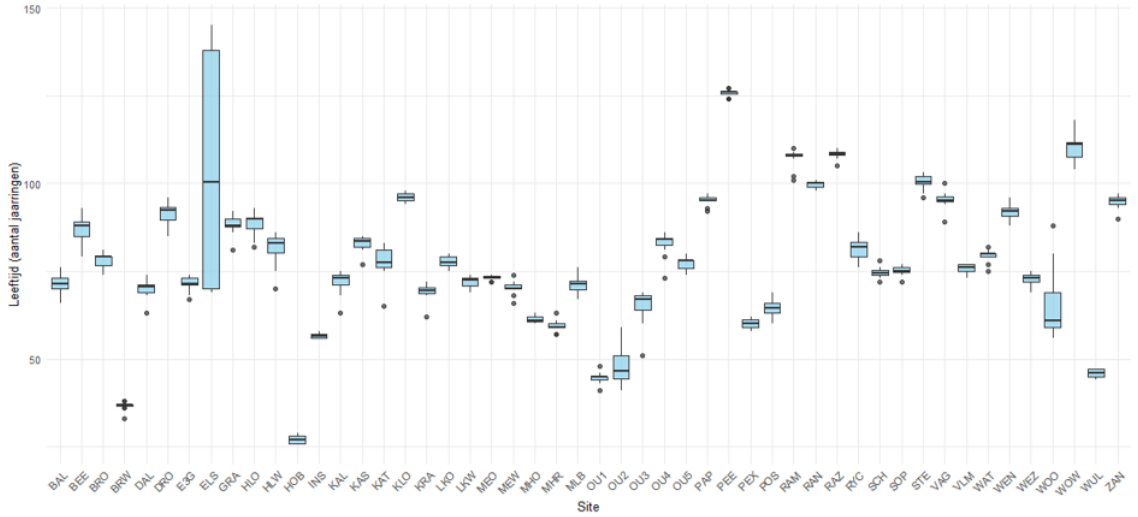
5.1.1.1.2 Jaarringbreedte en leeftijd

De jaarringbreedte neemt doorgaans af met de leeftijd (Figuur 38).



Figuur 38: Tijdreeksen van de gemiddelde jaarringbreedte per site (donkergroen) en het algemene gemiddelde over alle bomen (zwart); onderaan het aantal bemonsterde bomen per leeftijd.

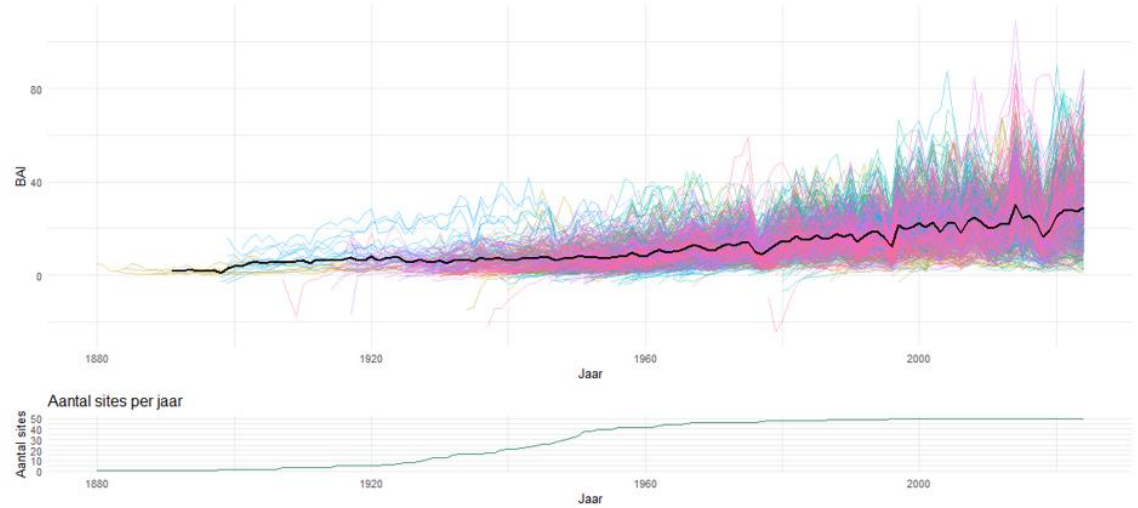
De leeftijdsopbouw verschilde duidelijke tussen de sites. Vijf sites (BRW, HOB, OU1, OU2 en WUL) hadden overwegend jonge bomen (< 50 jaar oud), zes locaties (ELS, PEE, RAM, RAZ, STE en WOW) hadden hoofdzakelijk bomen ouder dan 100 jaar (Figuur 39). Het is belangrijk om te benadrukken dat de leeftijd van de bomen werd afgeleid van het aantal getelde jaarringen. Aangezien de binnenste jaarringen nabij het merg niet altijd volledig zijn bemonsterd of gedetecteerd (o.a. doordat er op borsthoogte is geboord), kan de werkelijke leeftijd van sommige bomen licht onderschat zijn.



Figuur 39: Boxplot van de leeftijd van de bomen per site, uitgedrukt als het aantal getelde jaarringen. De benamingen van de verschillende sites kan teruggevonden worden in bijlage 2.

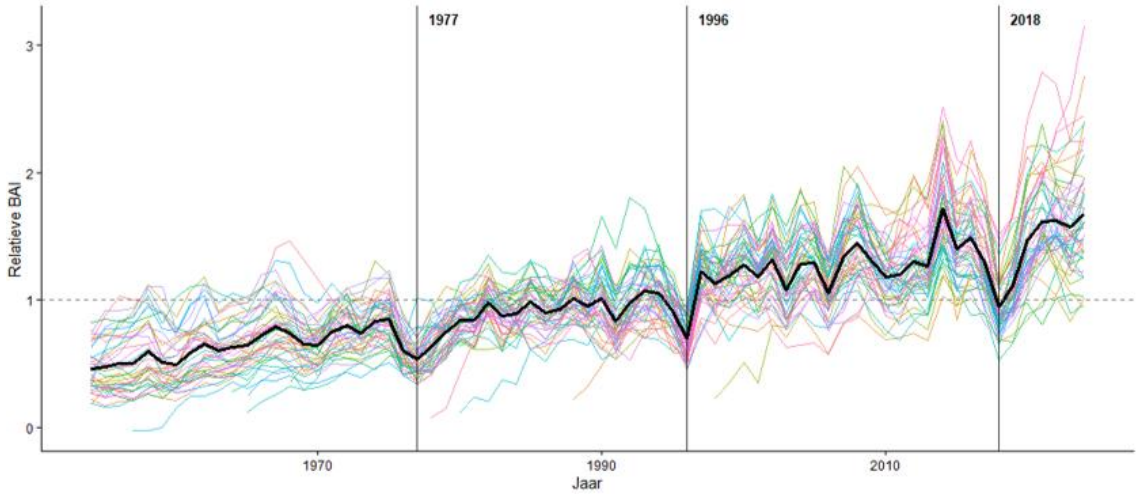
5.1.1.1.3 Basal Area Increment (BAI)

De basal area increment (BAI) is een maat voor de jaarlijkse toename in stamdoorsnede op borsthoogte. Figuur 40 toont de BAI van alle getoetste bomen, samen met het gemiddelde. De gemiddelde BAI vertoonde aanzienlijke interjaarlijkse variatie, met een duidelijke afname in groei tijdens de wijzerjaren 1976-1977, 1996 en 2018 (Figuur 40). Ondanks de interjaarlijkse variaties vertoonde de gemiddelde jaarlijkse BAI een geleidelijk stijgende trend.



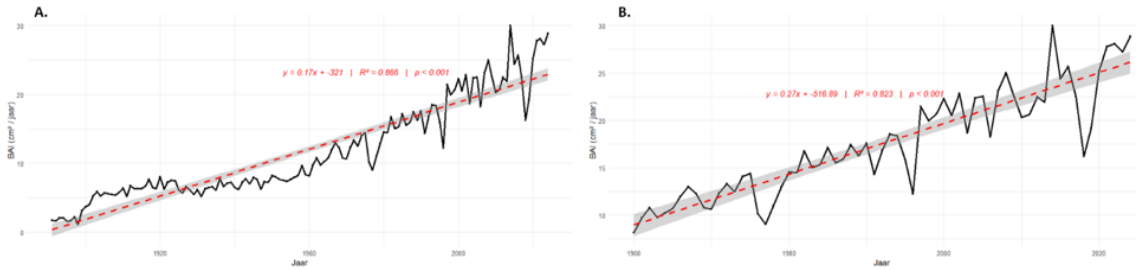
Figuur 40: Tijdreeksen van de basal area increment (BAI) van individuele bomen (gekleurde reeksen) met het gemiddelde over alle individuen weergegeven in zwart. De weergegeven tijdreeksen zijn gebaseerd op sites waarvoor per site minstens acht bomen beschikbaar waren. Onderaan de figuur wordt het aantal opgenomen sites per tijdsperiode weergegeven.

De relatieve jaarlijkse BAI, waarbij de groei per boom wordt uitgedrukt ten opzichte van de gemiddelde BAI vanaf 1954, laat zien dat de groei na het wijzerjaar 1996 collectief boven het langetermijngemiddelde lag (Figuur 41), met uitzondering van het wijzerjaar 2018.

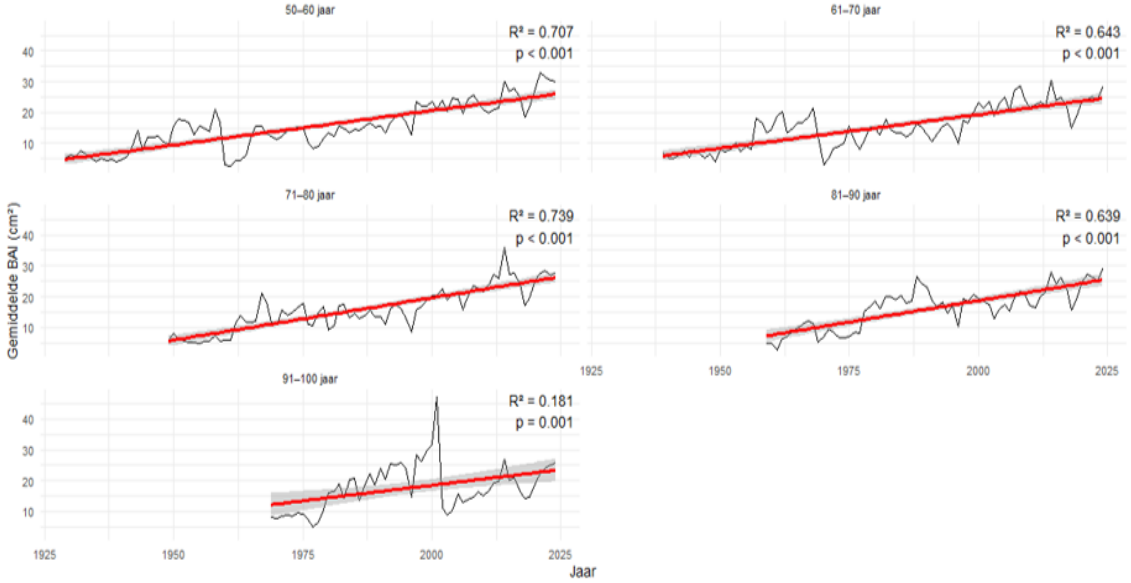


Figuur 41: Tijdreeksen van de relatieve jaarlijkse BAI per site (gekleurde reeksen). De BAI werd per boom uitgedrukt ten opzichte van de gemiddelde BAI van die boom over de groeiringreeks sinds 1954 en vervolgens gemiddeld per site en jaar. De zwarte lijn geeft het gemiddelde van de relatieve BAI over alle sites weer. De horizontale stippellijn geeft het langetermijngemiddelde weer (relatieve BAI = 1).

De gemiddelde BAI nam significant toe met 0,17 cm^2 per jaar: van 0,3 cm^2 in 1891 tot 22,9 cm^2 in 2024 (R^2 = 0,866; p < 0,001). Voor de periode 1960-2024 was de stijgende trend nog meer uitgesproken: een significante toename van 0,27 cm^2 per jaar, van 9,0 cm^2 in 1960 tot 26,1 cm^2 in 2024 (R^2 = 0,823; p < 0,001; Figuur 42). Voor bomen van alle leeftijdscategorieën werd een significante stijging van de BAI doorheen de tijd vastgesteld (R^2 = 0,181-0,739; p < 0,001; Figuur 43).



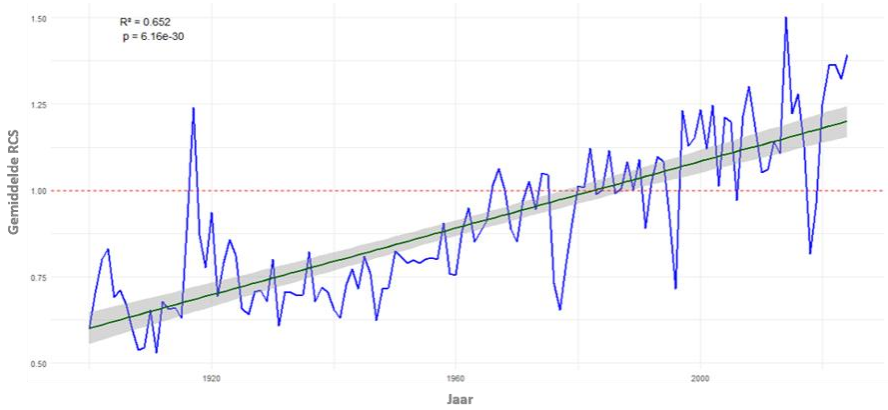
Figuur 42: Lineaire regressie van de gemiddelde jaarlijkse basal area increment (BAI) (zwart) in functie van het jaar. De regressielijn is weergegeven als een rode stippellijn, met het 95 %-betrouwbaarheidsinterval in grijs aangeduid. Resultaten worden weergegeven voor alle jaren vanaf 1891 (A) en afzonderlijk voor de periode vanaf 1960 (B).



Figuur 43: Lineaire regressieanalyse van de gemiddelde jaarlijkse basal area increment (BAI) (zwart) in functie van het jaar, afzonderlijk weergegeven voor de leeftijdscategorieën 51–60, 61–70, 71–80, 81–90 en 91–100 jaar. De regressielijn is weergegeven in rood, met het 95 %-betrouwbaarheidsinterval in grijs aangeduid. De leeftijdscategorieën vertegenwoordigen geen opeenvolgende perioden in de tijd. Omdat de bomen gedurende de onderzoeksperiode ouder worden, zijn oudere leeftijdscategorieën vooral in de meer recente onderzoeksjaren aanwezig. Hierdoor zijn de oudere leeftijdscategorieën over een korter deel van de onderzoeksperiode vertegenwoordigd en is het aantal waarnemingen daar kleiner.

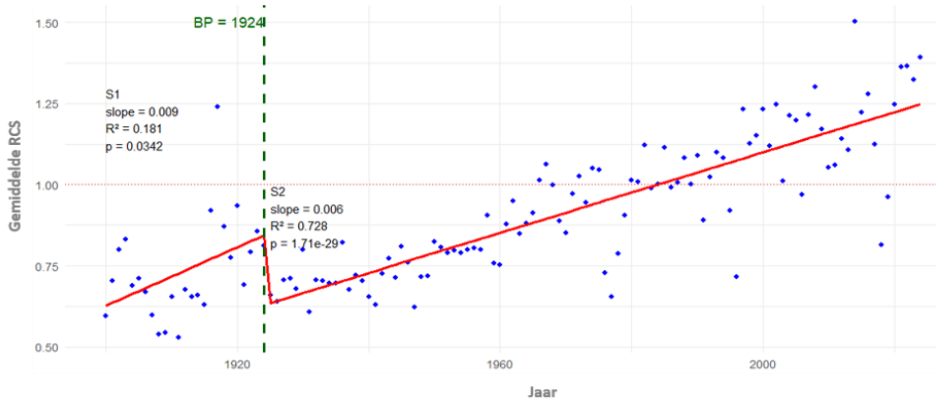
5.1.1.1.4 Regional Curve Standardization Index (RCS)

De leeftijdsgecorrigeerde boomgroei of *Regional Curve Standardization Index* (RCS) nam ook over alle cambiale leeftijden heen significant toe met de tijd (R^2 = 0,652; p < 0,001; Figuur 44).



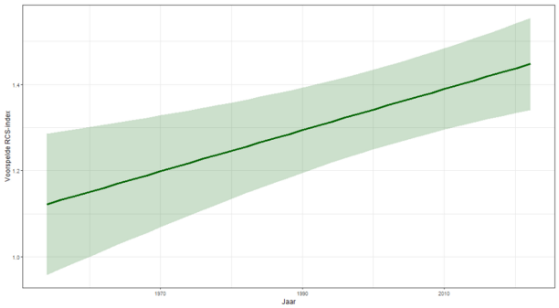
Figuur 44: Lineaire regressie van de gemiddelde Regional Curve Standardization Index (RCS, blauwe lijn) in functie van het jaar. De regressielijn is weergegeven in groen, met het 95 %-betrouwbaarheidsinterval aangeduid in grijs.

De positieve langetermijntrend vertoonde een omslagpunt rond 1924 (Figuur 45): voor 1924 was de toename iets groter (slope = 0,009; p = 0,034) dan na 1924 (slope = 0,006; p < 0,001).



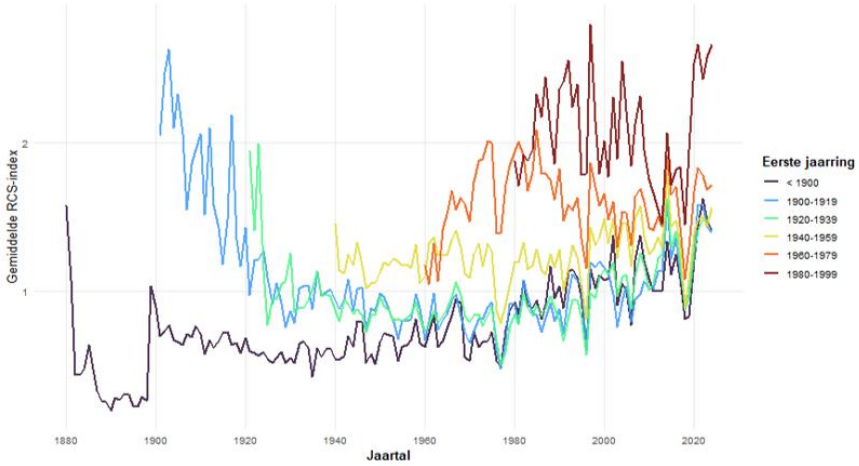
Figuur 45: Piecewise regressieanalyse van de gemiddelde Regional Curve Standardization Index (RCS), weergegeven in functie van het jaar (blauw). De piecewise regressielijn is weergegeven in rood, met het knikpunt (BP = breakpoint) aangeduid door een groene stippellijn.

In het algemene groeimodel (bijlage 10) toonde de leeftijdsgecorrigeerde groei (RCS) voor de periode 1954-2024, een significante positieve temporele trend (REML: β = 0,100; t = 4,31; p < 0,001; Figuur 46). Dit wijst op een systematische toename in de groei van grove den doorheen de tijd.



Figuur 46: Voorspelde temporele trend in leeftijdsgecorrigeerde groei (RCS_index) op basis van een lineair gemengd model (algemeen groeimodel) met random intercepts, random slopes en AR(1)-correlatiestructuur. Schaduwzones geven 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer.

Ook wanneer deze leeftijdsgecorrigeerde groei opgesplitst wordt per boomleeftijd (Figuur 47), blijft de toenemende groeitrend zichtbaar. De oudere bomen groeien weliswaar gemiddeld gezien trager dan de jongere bomen, wat de sterk toenemende groei van de gemiddelde RCS deels verklaart, maar ook de oudere bomen vertonen op zich in de meest recente decennia een groeistijging.

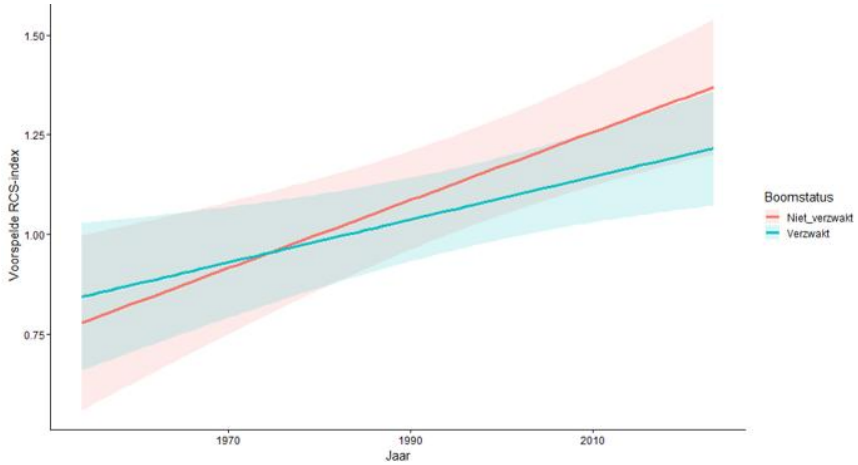


Figuur 47: Gemiddelde RCS index per leeftijdscohort. De RCS is bepaald op basis van alle bomen, maar uiteengetroken per leeftijdscategorie.

5.1.1.1.5 Verschil in RCS tussen verzwakte en niet-verzwakte bomen?

Van de 593 onderzochte bomen vertoonde 28 % duidelijke tekenen van verzwakking. Bij deze bomen werden tevens symptomen waargenomen die voor 2018 niet werden vastgesteld. Bij de verzwakte bomen (n = 168) bedroeg het gemiddelde bladverlies 30,7 %. Het gemiddelde bladverlies van deze verzwakte groep overschreed daarmee de grens van 30 % die binnen ICP Forests als criterium voor een beschadigde boom wordt gehanteerd (Sioen *et al.*, 2025). Daarnaast vertoonde 39,5 % van deze bomen harsuitvloei en ontwikkelde 23,7 % stamkankers. De niet-verzwakte bomen (n = 148) vertoonden een gemiddeld bladverlies van 19,2 %. Bij deze groep werd geen harsuitvloei of stamkankervorming vastgesteld. Bomen in de intermedeiair categorie vertoonden evenmin harsuitvloeiing of stamkankervorming en hadden een gemiddelde bladverlies van 24,8 %. Dit kwam vrijwel overeen met het gemiddelde bladverlies over alle 593 onderzochte bomen (25,0 %).

Het model tussen verzwakte en niet-verzwakte bomen (bijlage 11) toonde ook aan dat de groei van grove den in Vlaanderen gedurende de afgelopen 50 jaar systematisch was toegenomen, en dit zowel voor de verzwakte als voor de niet-verzwakte bomen. Er was namelijk geen significant verschil tussen beide groepen in het gemiddelde groeiniveau (β = -0,064, t = -0,988 p = 0,324), noch in de temporele groeitrend (interactie $Jaar_z$ x Verzwakt; β = −0,060, t = −1,24, p = 0,217). Hoewel de groeitoename bij verzwakte bomen minder steil was, verschilde deze niet significant van de groeitrend bij niet-verzwakte bomen (Figuur 48).

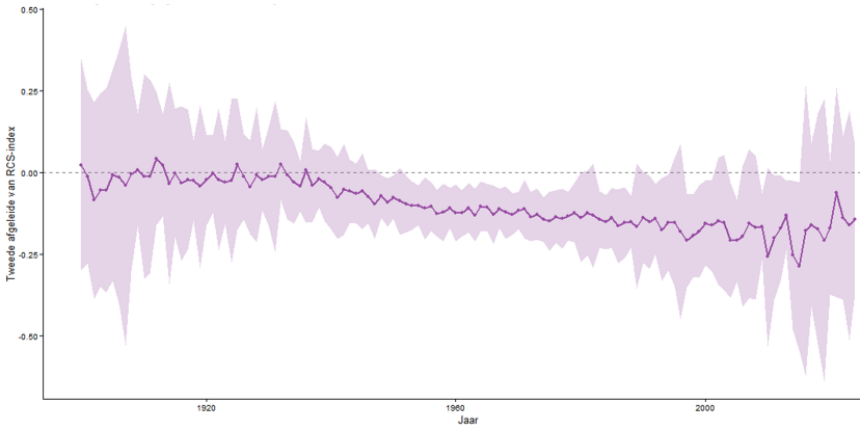


Figuur 48: Voorspelde temporele trends in leeftijdsgecorrigeerde groei (RCS_index) voor verzwakte en niet-verzwakte grove dennen op basis van een lineair gemengd model met random intercepts, random slopes en AR(1)-correlatiestructuur. Schaduwzones geven 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer.

5.1.1.1.6 Trends in RCS per site

Over alle sites heen vertoonde de RCS-index vanaf het geïdentificeerde omslagpunt rond 1924 een afzwakkende groeitrend. Dit wijst erop dat de groei van de bomen vanaf dit omslagpunt gemiddeld nog toenam, maar aan een steeds lager tempo (Figuur 49). Deze algemene trend maskeert echter aanzienlijke verschillen tussen sites.

De aanvullende GAM-analyse liet zien dat de temporele ontwikkeling van de RCS-index sterk verschilde tussen sites (zie bijlage 12). Na correctie voor multiple testing vertoonden 35 van de 50 sites een statistisch significante temporele relatie tussen jaar en de gemiddelde RCS-index. Hiervan vertoonden 27 sites een significante stijgende trend en 8 sites een significante dalende trend. Bij 15 sites werd geen statistisch significante temporele trend vastgesteld (Tabel 6).



Figuur 49: Gemiddelde temporele verandering in de RCS-index over alle onderzochte sites. De figuur toont de verandering in de groeitrend over de tijd en illustreert de mate waarin de groeitoename van grove den gemiddeld versnelt of vertraagt.

De recente vijfjaarstrend kwam niet altijd overeen met de langetermijntrend. Bovendien kwam de richting van de langetermijntrend niet noodzakelijk overeen met de meest recente groeidynamiek. De analyse van de afgeleiden liet zien dat de richting en mate van versnelling of vertraging tussen locaties sterk verschilden. Ook de omvang van de geschatte temporele verandering verschilde aanzienlijk tussen locaties (Tabel 6). In het meest recente jaar werd bij de locaties met een stijgende RCS-trend vaker een vertraging dan een versnelling van de stijging vastgesteld. Bij de dalende trends werd dan weer maar één versnelde daling waargenomen (Tabel 6, Bijlage 12).

Tabel 6: GAM-trendanalyse van de RCS-index per locatie (laatste tien kalenderjaren). Weergegeven zijn de p-waarde (oorspronkelijk en FDR-gecorrigeerd), verklaarde deviance (%), verandering in voorspelde RCS-index en trendclassificatie. Trends zijn significant bij FDR p*-waarde < 0,05 (positief = stijgend, negatief = dalend).*

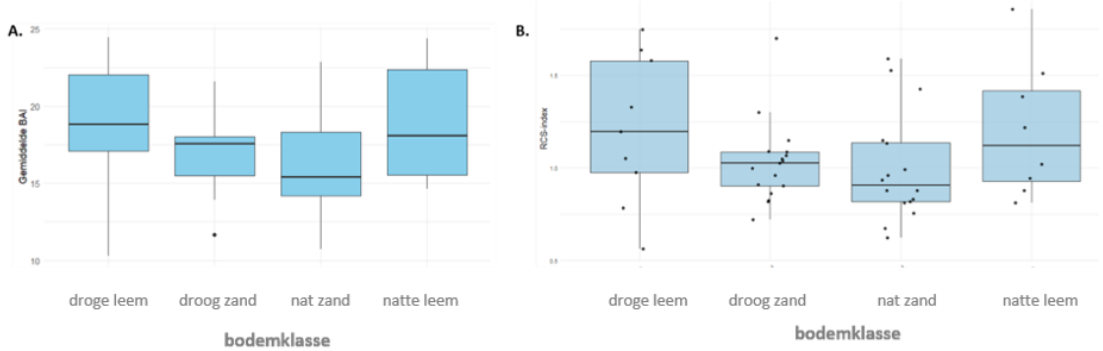
Site	p-waarde	aangepaste p-waarde	Verandering RCS	Verklaarde deviance (%)	Trend	Trend 2024
DRO	0,0015	0,0037	-0,32	95,6	Dalend	**Niet significant**
E3G	0,0015	0,0037	-0,548	95,7	Dalend	**Niet significant**
INS	0,0002	0,0009	-0,003	97,7	Dalend	**Niet significant**
OU2	0,0018	0,004	-0,31	95,2	Dalend	**Niet significant**
PAP	0,0001	0,0006	-0,003	98,2	Dalend	**Vertraagde daling**
PEE	0,0006	0,002	-0,171	97,6	Dalend	**Niet significant**
WOW	0,0000	0,0004	-0,142	96,4	Dalend	**Niet significant**
ZAN	0,0064	0,0106	-0,223	90,6	Dalend	**Versnelde daling**
BAL	0,0714	0,0893	-0,065	43,0	Niet significant	Niet-beoordeeld
BEE	0,0515	0,0692	0,306	77,4	Niet significant	Niet-beoordeeld
ELS	0,1858	0,202	0,527	51,2	Niet significant	Niet-beoordeeld
GRA	0,0898	0,1069	0,276	72,7	Niet significant	Niet-beoordeeld
HLO	0,2841	0,3023	0,164	47,5	Niet significant	Niet-beoordeeld
HOB	0,0777	0,0947	0,41	59,4	Niet significant	Niet-beoordeeld
KAT	0,1595	0,1813	0,17	26,3	Niet significant	Niet-beoordeeld
KLO	0,0526	0,0692	0,164	57,4	Niet significant	Niet-beoordeeld
LKO	0,0361	0,0502	0,164	77,2	Niet significant	Niet-beoordeeld
LKW	0,4112	0,4283	0,106	15,7	Niet significant	Niet-beoordeeld
MHO	0,8605	0,8605	0,016	0,5	Niet significant	Niet-beoordeeld
MLB	0,1855	0,202	-0,184	24,4	Niet significant	Niet-beoordeeld
OU3	0,097	0,1128	0,415	58,3	Niet significant	Niet-beoordeeld
SCH	0,0696	0,0892	0,196	70,3	Niet significant	Niet-beoordeeld
VLM	0,7174	0,732	0,084	13,0	Niet significant	Niet-beoordeeld

Site	p-waarde	aangepaste p-waarde	Verandering RCS	Verklaarde deviance (%)	Trend	Trend 2024
BRO	0,0005	0,0019	0,997	97,4	Stijgend	Vertraagde stijging
BRW	0,0032	0,0061	0,492	83,4	Stijgend	Niet-beoordeeld
DAL	0,0029	0,0058	0,566	95,6	Stijgend	Vertraagde stijging
HLW	0,0005	0,002	0,054	94,9	Stijgend	Vertraagde stijging
KAL	0,0041	0,0074	0,015	95,1	Stijgend	Niet significant
KAS	0,0294	0,042	0,447	82,4	Stijgend	Niet significant
KRA	0,0019	0,0041	0,769	91,2	Stijgend	Niet significant
MEO	0,0000	0,0003	0,003	99,2	Stijgend	Versnelde stijging
MEW	0,0124	0,0193	0,017	76,5	Stijgend	Niet significant
MHR	0,0002	0,0009	0,028	95,5	Stijgend	Vertraagde stijging
OU1	0,0001	0,0009	0,667	98,4	Stijgend	Vertraagde stijging
OU4	0,0061	0,0105	0,361	93,1	Stijgend	Vertraagde stijging
OU5	0,0015	0,0037	0,321	94,9	Stijgend	Vertraagde stijging
PEX	0,0025	0,0053	0,098	93,1	Stijgend	Niet significant
POS	0,0067	0,0109	0,345	84,1	Stijgend	Vertraagde stijging
RAM	0,0000	0,0003	0,038	99,4	Stijgend	Versnelde stijging
RAN	0,0001	0,0006	0,588	97,9	Stijgend	Vertraagde stijging
RAZ	0,0006	0,002	0,387	95,0	Stijgend	Niet significant
RYC	0,0002	0,0009	1,044	98,0	Stijgend	Vertraagde stijging
SOP	0,0013	0,0037	0,082	95,3	Stijgend	Niet significant
STE	0,0294	0,042	0,186	49,0	Stijgend	Vertraagde stijging
VAG	0,0011	0,0034	0,787	96,3	Stijgend	Niet significant
WAT	0,0006	0,002	0,323	95,0	Stijgend	Niet significant
WEN	0,0002	0,0009	1,671	98,3	Stijgend	Vertraagde stijging
WEZ	0,0036	0,0066	0,433	78,7	Stijgend	Niet significant
WOO	0,0005	0,0019	0,296	94,9	Stijgend	Niet significant
WUL	0,0236	0,0357	0,231	83,0	Stijgend	Niet significant

5.1.1.2 Hypothese 2: de groei van grove den is lager op droge en zandige groeiplaatsen

5.1.1.2.1 Impact van groeiplaats op de boomgroei

De gemiddelde BAI en RCS verschilden weinig tussen de vier bodemtypes (Figuur 50). Grove dennen op zandige bodems vertoonden een lagere gemiddelde groei dan exemplaren op lemige bodems. De gemiddelde RCS verschilde niet significant tussen de bodemtypes (Kruskal-Wallis: χ^2 = 3,58; *df* = 3; *p* = 0,311). Ook de post-hoc Dunn-test toonde na Holm-correctie geen significante verschillen tussen de bodemtypes (alle aangepaste *p*-waarden ≥ 0,634).

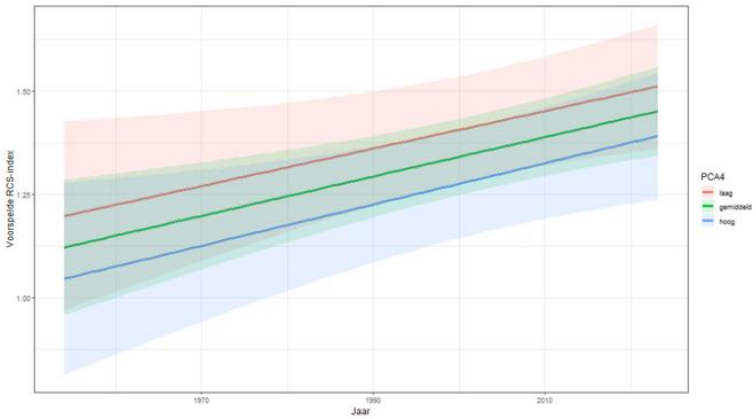


Figuur 50: Boxplot van de gemiddelde jaarlijkse BAI (A) en gemiddelde RCS-index (B) volgens de vier bodemtypes

Ook in het algemene boomgroeimodel (bijlage 10) vertoonde de geïntegreerde groeiplaatsvariabele (PCA4: bodemtextuur, grondwaterstand en zuurtegraad) geen significant hoofdeffect op de gemiddelde RCS (β = -0,053; *t* = -1,34; *p* = 0,188). Tevens was de interactie

tussen de tijd (jaartal) en de geïntegreerde groeiplaatsvariabele niet-significant (β = -0,0004; t = -0,16; p = 0,987; Figuur 51).

Om de spreiding in de data te kwantificeren, werden de variantiecomponenten van de random effects bepaald op basis van het algemene boomgroeimodel (zie bijlage 10). De residuele variantie vormde de grootste component (σ^2_{res} = 0,179; SD = 0,423) en vertegenwoordigde circa 57 % van de totale variantie. De random intercepts voor de hiërarchische niveaus *Site* en *boom* vertoonden een vergelijkbare spreiding en verklaarden respectievelijk ongeveer 21,5 % (σ^2_{site} = 0,067) en 21,3 % (σ^2_{boom} = 0,067) van de totale variatie. Deze resultaten wijzen erop dat een aanzienlijk deel van de variatie in boomgroei niet door de opgenomen vaste effecten en de gemodelleerde random effecten wordt opgevangen. Hoewel PCA4 mogelijk een deel van de variatie in lokale groeicondities weerspiegelt, suggereert de resterende residuele variatie dat verschillen in boomgroei niet volledig door de opgenomen modelstructuur worden verklaard.



Figuur 51: Voorspelde temporele trends in boomgroei (RCS) op basis van het lineaire mixed model, weergegeven voor verschillende groeiplaatscondities (PCA4), die een combinatie van bodemtextuur, grondwaterstand en bodemzuurtegraad samenvatten. De lijnen geven modelvoorspellingen weer met bijhorende 95 %-onzekerheidsintervallen.

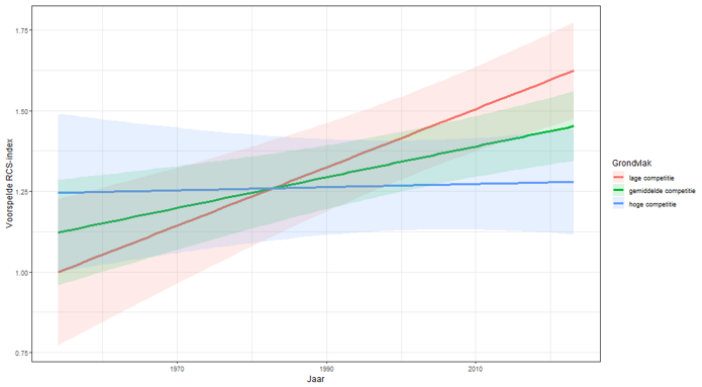
5.1.1.2.2 Impact van de interactie tussen groeiplaats en grondvlak op boomgroei

Er was geen significante interactie tussen grondvlak en de geïntegreerde groeiplaatsvariabele (PCA4) (β = 0,063; t = 1,36; p = 0,179), noch tussen tijd, grondvlak en de geïntegreerde groeiplaatsvariabele (β = −0,024; t = −0,87; p = 0,384). Zowel het algehele als het temporele verband tussen groei en grondvlak waren dus niet afhankelijk van de positie langsheen de groeiplaatsgradiënt vertegenwoordigd door de geïntegreerde groeiplaatsvariabele.

5.1.1.3 Hypothese 3: de groei van grove den is optimaal bij een grondvlak rond 25 m²/ha en neemt af bij lagere of hogere waarden

5.1.1.3.1 Impact van grondvlak op de boomgroei

Grondvlak (m²/ha), als maat voor bestanddichtheid en potentiële competitiedruk, had geen significant effect op het gemiddelde groeiniveau (β = -0,027; t = -0,65; p = 0,518). De interactie tussen tijd en grondvlak was wel significant en negatief (β = -0,071; t = -2,93; p = 0,003; Figuur 52). Dit wijst op een zwakkere positieve groeitrend bij bomen in bestanden waar het grondvlak momenteel hoger is. Gezien het feit dat grondvlak uitsluitend in 2024 werd gemeten, wordt deze niet-lineariteit hier niet geïnterpreteerd als een temporeel veranderend optimum in standdichtheid, maar uitsluitend als een mogelijke niet-lineariteit in de relatie tussen de huidige standdichtheid en groei.



Figuur 52: Voorspelde temporele trends in boomgroei (RCS) op basis van het lineaire mixed model, weergegeven voor grondvlak. De lijnen geven modelvoorspellingen weer met bijhorende 95 %-onzekerheidsintervallen.

5.1.1.3.2 Optimum van grondvlak voor boomgroei

De toevoeging van een kwadratische grondvlakterm verbeterde de modelpassing volgens de likelihood-ratio test ($\chi^2 = 4{,}06$; $p = 0{,}044$) en resulteerde in een lagere AIC (29.848,13 tegenover 29.850,19 voor het lineaire model). In het uiteindelijke REML-model was de kwadratische term negatief ($\beta = -0{,}078$; $p = 0{,}057$), wat een mogelijke gebogen relatie suggereert. Deze aanwijzing was echter beperkt, aangezien de afzonderlijke kwadratische term net boven de conventionele significantiegrens van 0,05 lag.

5.1.1.3.3 Impact van de interactie tussen groeiplaats en het grondvlak op de boomgroei

Er was geen significante interactie tussen grondvlak en de geïntegreerde groeiplaatsvariabele (PCA4) ($\beta = 0{,}063$; $t = 1{,}36$; $p = 0{,}179$), noch tussen tijd, grondvlak en de geïntegreerde groeiplaatsvariabele ($\beta = -0{,}024$; $t = -0{,}87$; $p = 0{,}384$). Zowel het algehele als het temporele verband tussen groei en grondvlak waren dus niet afhankelijk van de positie langsheen de groeiplaatsgradiënt vertegenwoordigd door de geïntegreerde groeiplaatsvariabele.

5.1.2 ONDERZOEKSVRAAG 2: impact van klimaat op de groei van grove den

BOX: Interpretatie van de modelresultaten en de bijbehorende interactiefiguren

Voor de interpretatie van de modelresultaten en de bijbehorende interactiefiguren moet rekening worden gehouden met de standaardisatie van de continue voorspellers. De klimaatvariabelen, jaar en PCA4 werden als z-scores opgenomen in het model. Een waarde van 0 correspondeert met het gemiddelde van de betreffende variabele, terwijl negatieve en positieve waarden respectievelijk waarden onder en boven het gemiddelde weergeven, uitgedrukt in standaarddeviaties.

In de interactiefiguren worden de relaties weergegeven bij verschillende waarden van de betrokken variabelen. Voor de geïntegreerde groeiplaatsvariabele (PCA4) worden lage, gemiddelde en hoge waarden weergegeven als respectievelijk −1, 0 en +1 SD. Voor de waterbeschikbaarheid en temperatuur in juli (SPEI-juli en juli-temperatuur) en de lengte van het groeiseizoen (GDD_5) worden de relaties weergegeven over een bereik van −2 tot +2 SD, waarbij de betreffende interactievariabele in de figuren wordt weergegeven op −2, 0 en +2 SD. Voor de variabelen waarvoor in de figuren waarden op de oorspronkelijke schaal worden gebruikt, worden deze waarden expliciet gekoppeld aan hun overeenkomstige z-scores. Voor jaartal worden de perioden 1960, 1990 en 2020 weergegeven, die overeenkomen met respectievelijk −1,56, −0,05 en +1,46 SD. Voor hittestress worden respectievelijk 0, 10 en 20 dagen met temperaturen boven 30 °C weergegeven, overeenkomend met −1,14, 0,88 en +2,91 SD.

BOX (vervolg): Interpretatie van de modelresultaten en de bijbehorende interactiefiguren

De x-as van de figuren geeft de gestandaardiseerde waarde van de betreffende continue voorspeller weer, tenzij de variabele in de figuur op de oorspronkelijke schaal wordt weergegeven, zoals bij jaar en hittestress. De overeenkomstige waarden op de oorspronkelijke schaal en hun z-scores zijn opgenomen in Tabel 7. De figuren tonen voorspelde MRCS-waarden bij verschillende combinaties van de betrokken variabelen, terwijl de overige modelvariabelen op hun standaardwaarden worden gehouden.

Tabel 7: Bereik en overeenkomstige oorspronkelijke waarden van de gestandaardiseerde modelvariabelen.

Variabele	Eenheid	Minimum	Maximum	Gemiddelde	SD	-2 SD*	-1 SD*	0 SD*	+1 SD*	+2 SD*
Jaar	*jaar*	1954	2024	1991	20	(1951)	1971	1991	2011	(2031)
Juli SPEI	*SPEI*	-2,4	2,4	0,01	1,0	-2,0	-1,0	0,0	1,0	2,0
Juli temp.	*°C*	14,4	23,1	18,1	1,6	14,9	16,5	18,1	19,7	21,3
Februari temp.	*°C*	-8,4	8,7	3,5	2,8	-2,0	0,8	3,5	6,3	(9,0)
Hittestress	*dagen >30 °C*	0,0	27,0	5,6	4,9	(-4,3)	0,7	5,6	10,6	15,5
GDD $_5$	*dagen >5 °C*	603	1628	1118	179	760	939	1118	1297	1477
PCA4	*PCA-score*	-6,9	2,4	0,0	1,8	-3,5	-1,7	0,0	1,8	(3,6)

**De waarden voor kolommen −2 SD tot +2 SD zijn berekend op basis van de standaardisatie van de modelvariabelen. Waarden buiten het waargenomen bereik, tussen haakjes aangeduid, worden enkel weergegeven als referentie op de gestandaardiseerde schaal en vertegenwoordigen geen daadwerkelijk waargenomen jaar binnen de studieperiode.*

In het stikstofmodel werd PCA4 vervangen door stikstofdepositie. Voor de interactiefiguren met stikstofdepositie worden lage, gemiddelde en hoge niveaus weergegeven als respectievelijk −2, 0 en +2 SD, overeenkomend met 12,4, 24,6 en 36,9 kg N ha^{-1} $jaar^{-1}$. Voor de overige variabelen worden dezelfde referentieniveaus gebruikt als in het klimaatmodel, met uitzondering van jaar. In de figuren van het stikstofmodel worden voor jaar de waarden 2002, 2012 en 2022 weergegeven, die overeenkomen met respectievelijk −1,86, −0,43 en +1 SD.

Tabel 8 geeft voor de in het stikstofmodel opgenomen variabelen de gemiddelde waarde, standaarddeviatie, het waargenomen bereik en de overeenkomstige waarden bij −2, −1, 0, +1 en +2 SD op de oorspronkelijke schaal.

Tabel 8: Bereik en overeenkomstige oorspronkelijke waarden van de gestandaardiseerde modelvariabelen.

Variabele	Eenheid	Minimum	Maximum	Gemiddelde	SD	-2 SD*	-1 SD*	0 SD*	+1 SD*	+2 SD*
Jaar	*jaar*	2000	2023	2015	7	2002	2009	2015	2022	(2029)
Juli SPEI	*SPEI*	-2,4	2,0	-0,4	1,1	(-2,6)	-1,5	-0,4	0,7	1,8
Juli temp.	*°C*	15,6	22,4	18,9	1,4	16,1	17,5	18,9	20,4	21,8
Februari temp.	*°C*	0,6	7,6	4,7	1,9	0,9	2,8	4,7	6,6	(8,5)
Hittestress	*dagen >30 °C*	0,0	20,0	9,6	4,3	1,1	5,3	9,6	13,9	18,2
GDD $_5$	*dagen >5 °C*	967	1628	1285	119	1047	1166	1285	1404	1523
Stikstofdepositie	*kg N/ ha jaar*	14,0	51,0	24,6	6,1	12,4	18,5	24,6	30,7	36,9

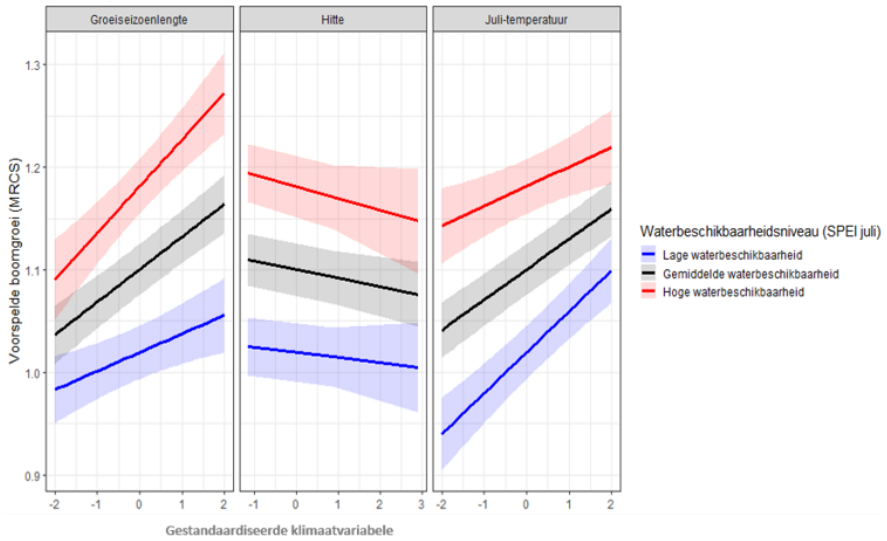
** De waarden voor kolommen −2 SD tot +2 SD zijn berekend op basis van de standaardisatie van de modelvariabelen. Waarden buiten het waargenomen bereik, in het italic aangeduid, worden enkel weergegeven als referentie op de gestandaardiseerde schaal en vertegenwoordigen geen daadwerkelijk waargenomen jaar binnen de studieperiode.*

5.1.2.1 Hypothese 4-5: droge, warme lentes en/of zomers hebben een negatieve invloed op boomgroei

Boomgroei (MRCS) werd in het klimaatmodel (bijlage 13) significant gerelateerd aan verschillende klimaatvariabelen, hun onderlinge interacties en interacties met de tijd. Bij gemiddelde waarden van de overige variabelen waren verschillende klimaatvariabelen significant gerelateerd aan boomgroei. Zowel de februari-temperatuur (β = 0,052; p < 0,001) als de juli-temperatuur (β = 0,030; p < 0,001) haden een positief effect op boomgroei. Dit wijst erop dat zowel mildere winters als warmere zomers, bij gemiddelde waarden van de overige modelvariabelen, samenhingen met een hogere groei.

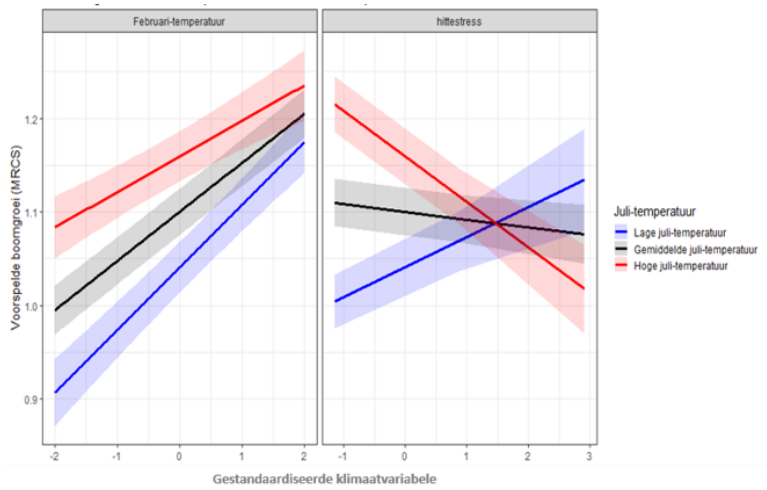
Ook een hogere waterbeschikbaarheid in juni-juli, uitgedrukt als SPEI_2_Jul, had een significant positief effect op de groei (β = 0,040; p < 0,001), wat erop wijst dat nattere zomers (hogere SPEI) de groei stimuleren, terwijl drogere omstandigheden (lagere SPEI) de groei beperken. Daarnaast werd een positief effect van groeiseizoenlengte (GDD_{5}) vastgesteld (β = 0,032; p < 0,001), wat aangeeft dat langere groeiseizoenen gemiddeld samenhingen met een hogere groei.

De effecten van de klimaatvariabelen waren niet onafhankelijk van elkaar. De interactie tussen SPEI en GDD_{5} was significant positief (β = 0.007; p = 0.015), wat suggereert dat het positieve effect van hogere waterbeschikbaarheid sterker werd naarmate het groeiseizoen langer was (Figuur 53).



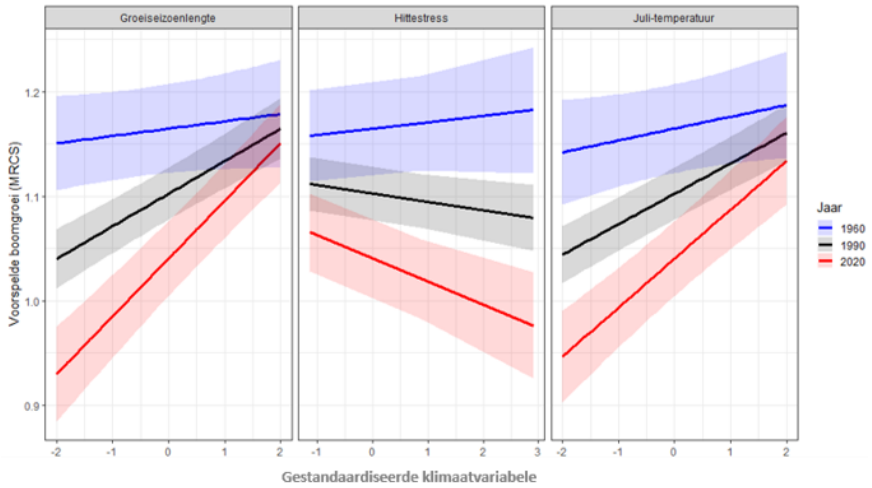
Figuur 53: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van drie klimaatvariabelen (groeiseizoenlengte, hittestress en juli-temperatuur), onder drie niveaus van juli-SPEI. Lijnen tonen de voorspellingen met 95 % betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). Alle klimaatvariabelen zijn gestandaardiseerd (z-scores), waardoor x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven.

Ook de interactie tussen SPEI en juli-temperatuur was significant en negatief (β = −0,005; p = 0,046). Het positieve effect van waterbeschikbaarheid op boomgroei nam daarmee af bij hogere juli-temperaturen, wat erop wijst dat de groeirespons op waterbeschikbaarheid afhankelijk was van de thermische omstandigheden tijdens de zomer. De interactie tussen juli- en februari-temperatuur was ook significant en negatief (β = −0,007; p = 0,006; Figuur 54). De interactie tussen juli-temperatuur en GDD_{5} was daarentegen niet significant (β = 0,0011; p = 0,746).



Figuur 54: Modelgvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van februari-temperatuur en hittestress onder drie niveaus van juli-temperatuur. Lijnen tonen de voorspellingen met 95 % betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). Alle klimaatvariabelen zijn gestandaardiseerd (z-scores), waardoor x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven.

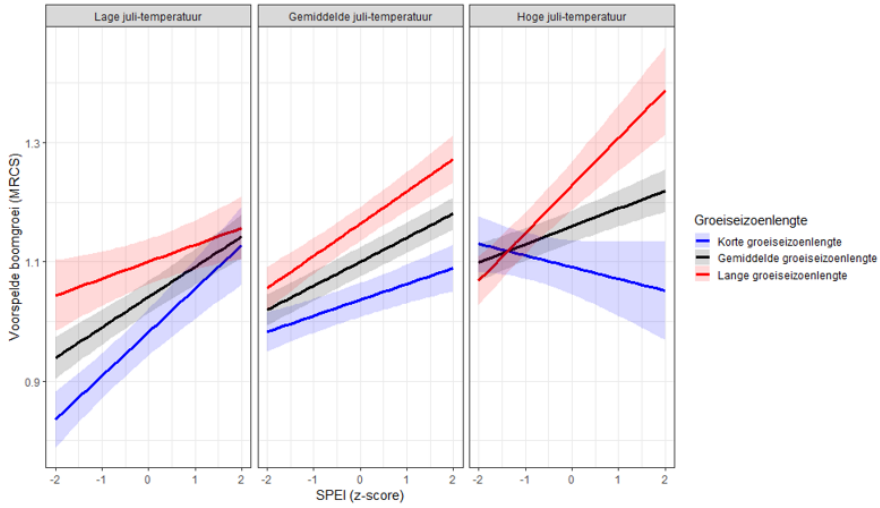
Daarnaast veranderden ook bepaalde klimaateffecten doorheen de tijd. Hoewel SPEI (β = 0,0003; p = 0,931) geen significante temporele verandering vertoonde, was dit wel het geval voor verschillende andere variabelen (Figuur 55). Zo waren de interacties tussen jaartal en juli-temperatuur (β = 0,012; p = 0,003) en jaartal en GDD_{5} (β = 0,016; p < 0,001) significant. De relatie tussen juli-temperatuur en boomgroei en tussen groeiseizoenlengte en boomgroei werd gedurende de studieperiode steeds positiever. Naast deze temporele interacties werden ook een significante positieve driewegsinteractie vastgesteld tussen SPEI, juli-temperatuur en GDD_{5} (β = 0,009, p < 0,001; Figuur 56).



Figuur 55: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van drie klimaatvariabelen (groeiseizoenlengte, hittestress en juli-temperatuur), onder drie referentiejaren (1960, 1990, 2020). Lijnen tonen de voorspellingen met 95 % betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (z-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven.

Samengevat wijzen de resultaten erop dat hogere waterbeschikbaarheid, hogere juli-temperaturen, een langer groeiseizoen en hogere februari-temperaturen over het algemeen samenhingen met een hogere boomgroei. De groeirespons was daarbij echter afhankelijk van de combinatie van klimaatfactoren en veranderde voor verschillende variabelen gedurende de studieperiode. Zo hadden droge en koudere zomers een negatief effect op boomgroei, terwijl

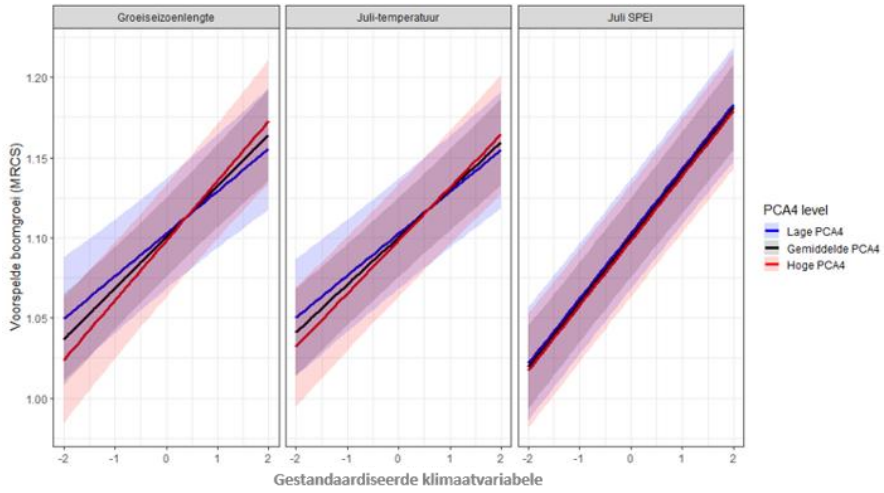
nattere, warmere zomers een positief effect hadden. Deze resultaten moeten echter worden beschouwd in samenhang met het negatieve effect van hittestress, waaruit blijkt dat hogere zomertemperaturen niet onbeperkt groeibevorderend waren (zie deel 5.1.2.3.). **Hypotheses 4 en 5 worden hiermee gedeeltelijk ondersteund**.



Figuur 56: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van waterbeschikbaarheid (SPEI), per juli-temperatuur niveau (panelen) en groeiseizoenlengte (gekleurde lijnen). Schaduwgebieden tonen de 95 %-betrouwbaarheidsintervallen.

5.1.2.2 Hypothese 6: Bomen op droge en zandige groeiplaatsen reageren sterker op hitte en droogte dan bomen op andere groeiplaatsen

Groeiplaatscondities, weergegeven door PCA4, hadden in het klimaatmodel geen significant hoofdeffect op het gemiddelde groeiniveau (β = -0,002; p = 0,862). Wel werden kleine significante interacties gevonden tussen PCA4 en juli-temperatuur (β = 0,004; p = 0,031) en tussen PCA4 en GDD_{5} (β = 0,005, p = 0,024) (Figuur 57). Dit wijst erop dat groeiplaatscondities vooral de relatie tussen boomgroei en bepaalde klimaatomstandigheden beïnvloedden, eerder dan rechtstreeks het gemiddelde groeiniveau te bepalen.

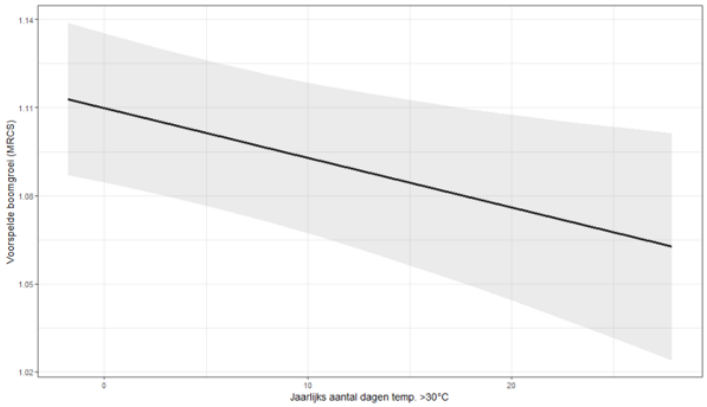


Figuur 57: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van drie klimaatvariabelen (groeiseizoenlengte, juli temperatuur en juli-SPEI), onder drie niveaus van groeiplaatscondities (PCA4). Lijnen tonen de voorspellingen met 95 % betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). Alle klimaatvariabelen zijn gestandaardiseerd (z-scores), waardoor x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven.

5.1.2.3 Hypothese 7: Extreme droogte en/of hitte hebben een negatief effect op de boomgroei

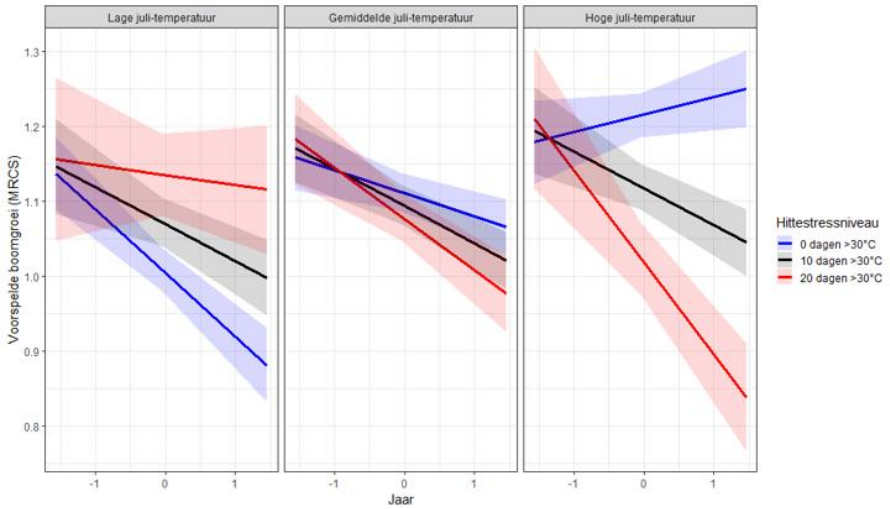
5.1.2.3.1 Klimaatmodel

Daartegenover vertoonde hittestress, uitgedrukt als het jaarlijkse aantal dagen met een temperatuur boven 30 °C, een significant negatief hoofdeffect op groei (β = −0,008; p = 0,009). Bij gemiddelde waarden van de overige modelvariabelen was een groter aantal hittedagen dus geassocieerd met een lagere boomgroei (Figuur 58).



Figuur 58: Voorspelde invloed van hittestress op boomgroei (MRCS; LMM). De zwarte lijn toont de voorspelde groeirespons weer met het 95 %-betrouwbaarheidsinterval (grijze band).

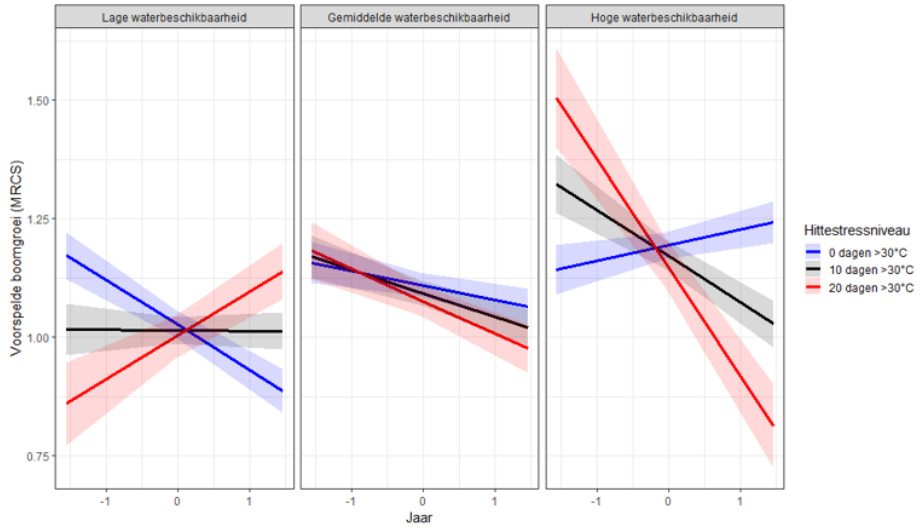
De interactie tussen SPEI en hittestress was niet significant (β = −0,002; p = 0,550). Er was geen statistische aanwijzing dat de relatie tussen waterbeschikbaarheid en groei systematisch veranderde met hittestress. Daarentegen was de interactie tussen juli-temperatuur en hittestress sterk significant en negatief (β = −0,020; p < 0,001). Het positieve verband tussen juli-temperatuur en groei werd dus zwakker bij grotere hittestress (Figuur 59). Dit wijst erop dat hogere gemiddelde zomertemperaturen minder gunstig waren wanneer ze gepaard gingen met frequentere extreme warmte. Daarnaast was de interactie tussen PCA4 en hittestress (β = −0,003; p = 0,070) niet significant.



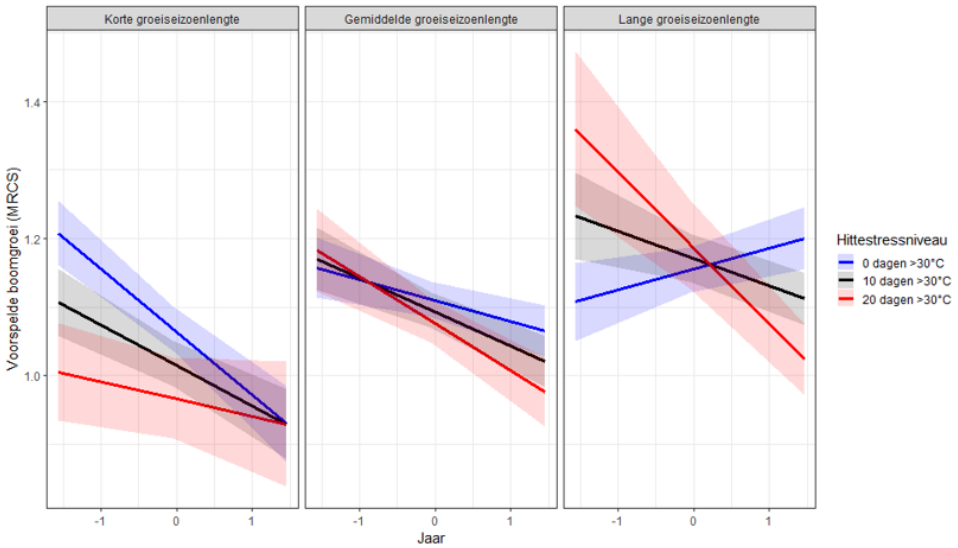
Figuur 59: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) over de tijd per juli-temperatuur (panelen) en hittestressniveau (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen > 30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw).

Het effect van hittestress veranderde doorheen de tijd; de interacties tussen jaartal en hittestress was signifciant en negatief (β = −0,009; p = 0,010; Figuur 60). Het negatieve effect

van hittestress werd dus sterker doorheen de tijd. Ook de interacties van hittestress met de andere klimaatvariabelen en hun invloed op de boomgroei varieerden in de tijd. Zo waren de interacties tussen **jaartal en hittestress in combinatie met zowel juli-temperatuur** (β = −0,014; p < 0,001; Figuur 58), **SPEI** (β = −0,028; p < 0,001; Figuur 59) als **GDD**$_5$ (β = −0,013; p < 0,001; Figuur 61) significant negatief. Dit wijst erop dat het negatieve effect van hittestress op de relaties tussen boomgroei en respectievelijk zomertemperatuur, waterbeschikbaarheid en groeiseizoenlengte in de loop van de tijd is toegenomen.

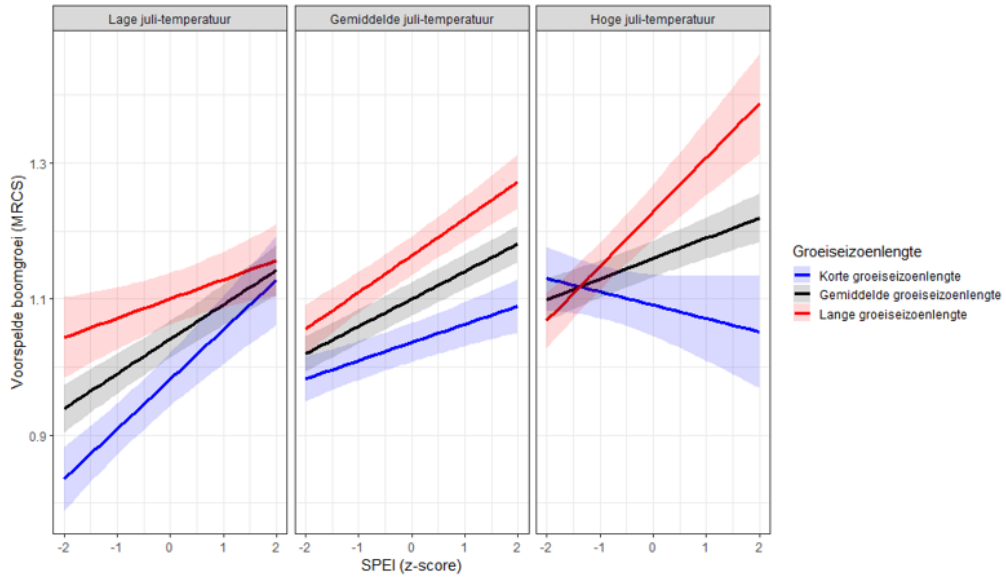


Figuur 60: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) over de tijd per juli-SPEI (panelen) en hittestressniveau (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen > 30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw).

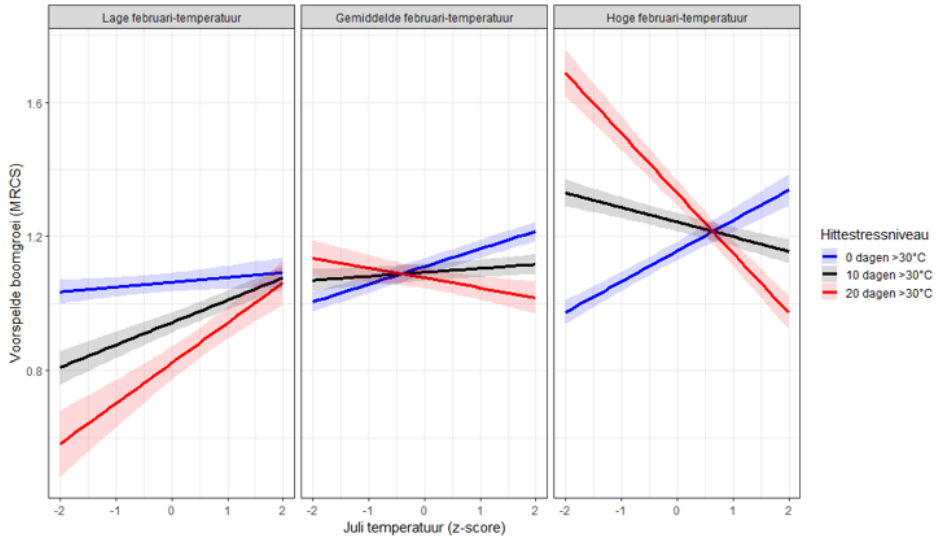


Figuur 61: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) over de tijd per groeiseizoenlengte (panelen) en hittestressniveau (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen > 30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw).

Naast deze temporele interacties werden ook nog verschillende significante driewegsinteracties vastgesteld. De interactie tussen hittestress met zowel juli- als februari-temperatuur was sterk significant en negatief (β = −0,023, p < 0,001; Figuur 62-63). Dit bevestigt dat de relatie van temperatuur op boomgroei sterk afhankelijk was van de mate van hittestress.

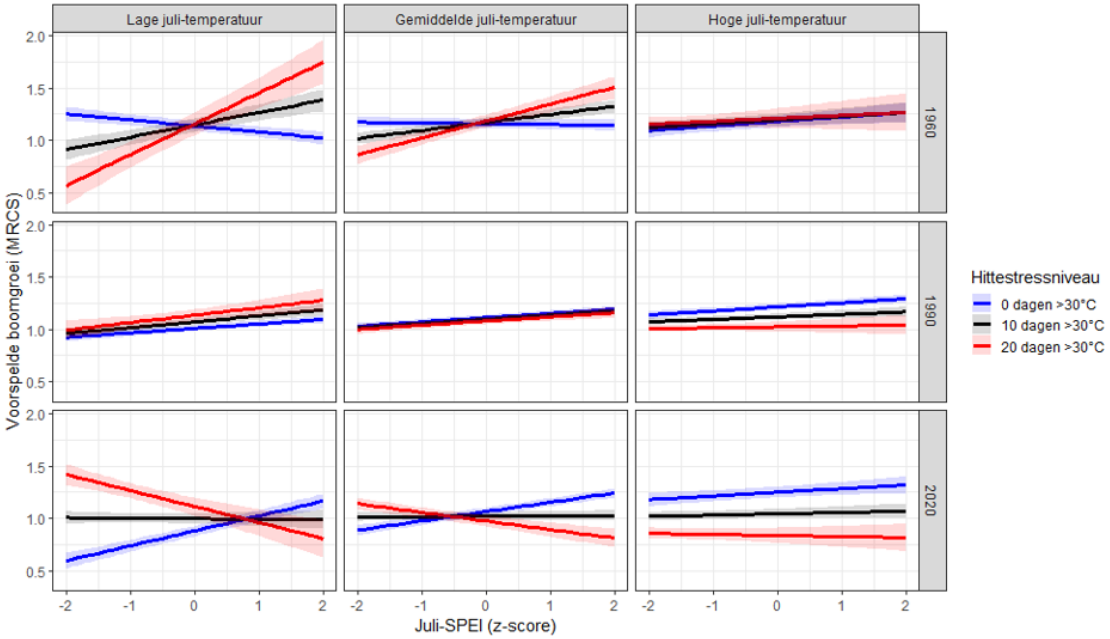


Figuur 62: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van waterbeschikbaarheid (SPEI), per juli-temperatuurniveau (panelen) en groeiseizoenlengte (gekleurde lijnen: kort, gemiddeld en lang), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw).



Figuur 63: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van juli-temperatuur, per februari-temperatuurniveau (panelen) en hittestressniveau (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen > 30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw).

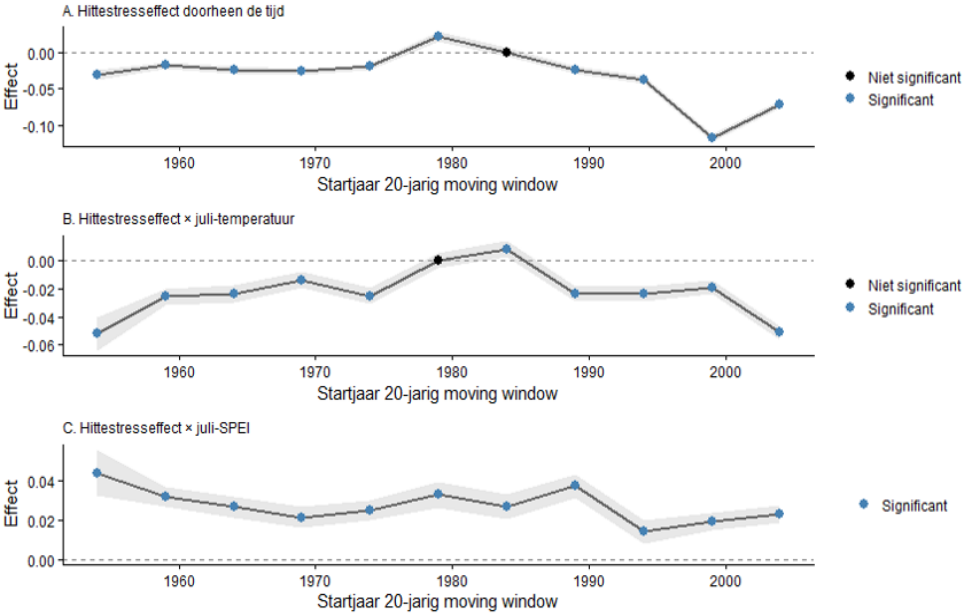
Ten slotte werd een significante vierwegsinteractie tussen jaar, SPEI, juli-temperatuur en hittestress gevonden (β = 0,013; p < 0,001). Deze interactie toont aan dat de gezamenlijke relatie tussen waterbeschikbaarheid, juli-temperatuur en hittestress doorheen de tijd veranderde. De invloed van extreme warmte op boomgroei kan daarom niet los worden geïnterpreteerd van de waterbeschikbaarheid en de gemiddelde zomertemperatuur, en deze relaties waren bovendien niet constant gedurende de studieperiode (Figuur 64).



Figuur 64: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van juli-waterbeschikbaarheid (SPEI) per referentiejaar (rijen: 1960, 1990 en 2020), juli-temperatuur (kolommen) en hittestress (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen >30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw).

5.1.2.3.2 Moving-window

De 20-jarige moving-window-analyse gaf bijkomende ondersteuning voor een veranderende hittestressrespons doorheen de tijd. Voor het directe effect van het jaarlijks aantal dagen met een temperatuur boven 30 °C op boomgroei (MRCS) werden overwegend negatieve effecten gevonden (Figuur 65A). In de meer recente 20-jarige tijdsvensters was het geschatte effect doorgaans sterker negatief. Hoewel het patroon niet monotoon was, wijst deze analyse op een toegenomen negatieve relatie tussen hittestress en boomgroei in de meest recente perioden.

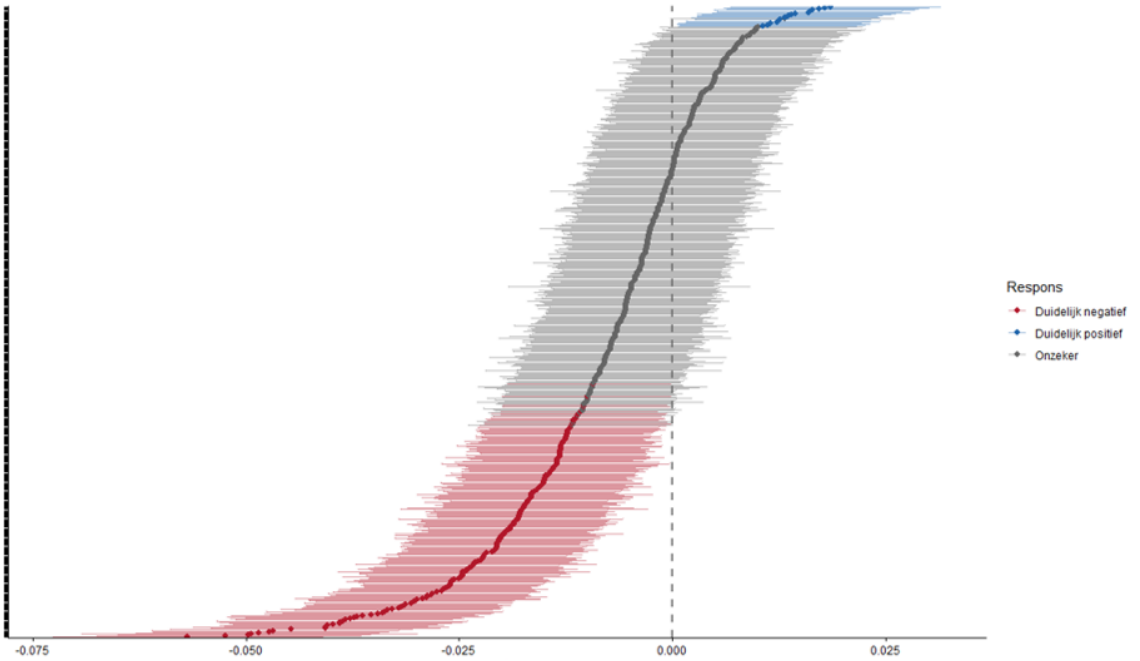


Figuur 65: Temporele dynamiek van de hittestressrespons (1954-2024; 20-jarige vensters met 5-jaarsverschuiving). Punten tonen geschatte klimaatresponscoëfficiënten (± 95 %-betrouwbaarheidsinterval) voor (A) hittedagen (> 30 °C), en de interactie van aantal hittedagen met (B) juli-temperatuur, en (C) zomerse droogte (SPEI_2_Jul). Blauwe punten geven significante effecten weer (p < 0,05), grijze punten niet-significante effecten.

Voor de interactie tussen juli-temperatuur en hittestress werd eveneens overwegend een negatieve interactie gevonden, maar de sterkte van deze interactie varieerde duidelijk tussen de opeenvolgende tijdsvensters. Dit wijst op een veranderende en fluctuerende relatie tussen zomertemperatuur en hittestress doorheen de tijd. De meest recente vensters vertoonden opnieuw een relatief sterk negatief interactie-effect (Figuur 65B). Voor de interactie tussen SPEI_2_Jul en hittestress bleef het patroon overwegend dalend te zijn (Figuur 65C). De moving-window-analyse is daarmee consistent met een veranderende negatieve relatie tussen extreme hitte en boomgroei in de meest recente perioden, maar wijst niet op een algemene temporele verandering in alle droogte-hitterelaties.

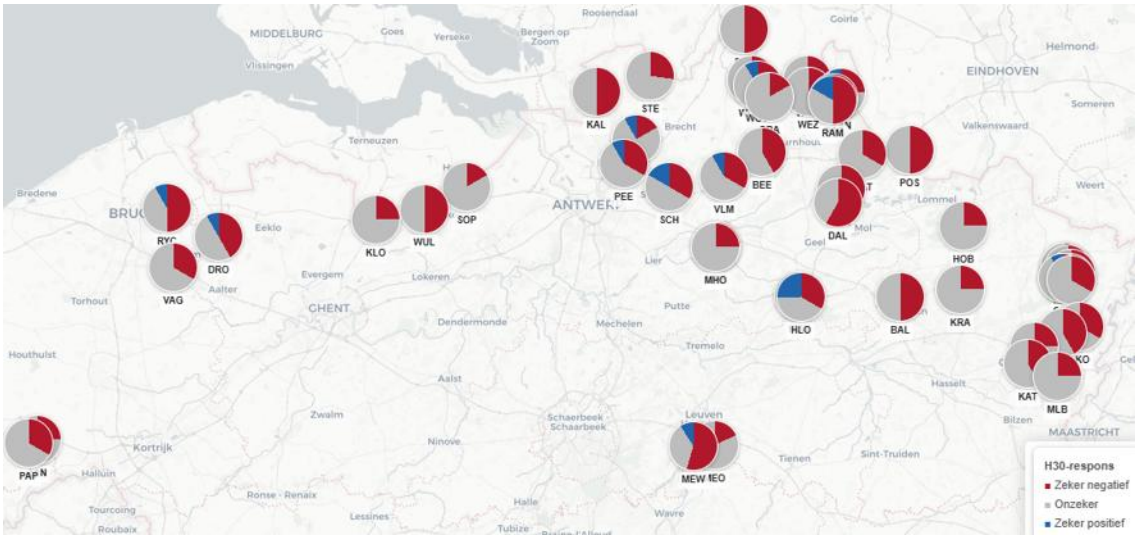
5.1.2.3.3 Hittestressrespons en variatie tussen bomen, sites en doorheen de tijd

Het populatiegemiddelde effect van hittestress (aantal hittedagen > 30 °C) bedroeg β = −0,0084 op boomgroei in het klimaatmodel (zie 5.1.2.3.1). De uitbreiding van het klimaatmodel met boom-specifieke hittestressslopes toonde echter aanzienlijke variatie in de respons tussen individuele bomen. Van de 593 onderzochte bomen had 74,4 % een negatieve geschatte bootstrap-slope, terwijl 25,6 % een positieve slope vertoonde. De gemiddelde en mediane bootstrap-slope bedroegen respectievelijk −0,0083 en −0,0061, wat goed overeenkwam met het gemodelleerde populatiegemiddelde effect (zie het klimaatmodel hierboven). De geschatte respons was daarmee overwegend negatief, maar niet homogeen tussen bomen (Figuur 66).



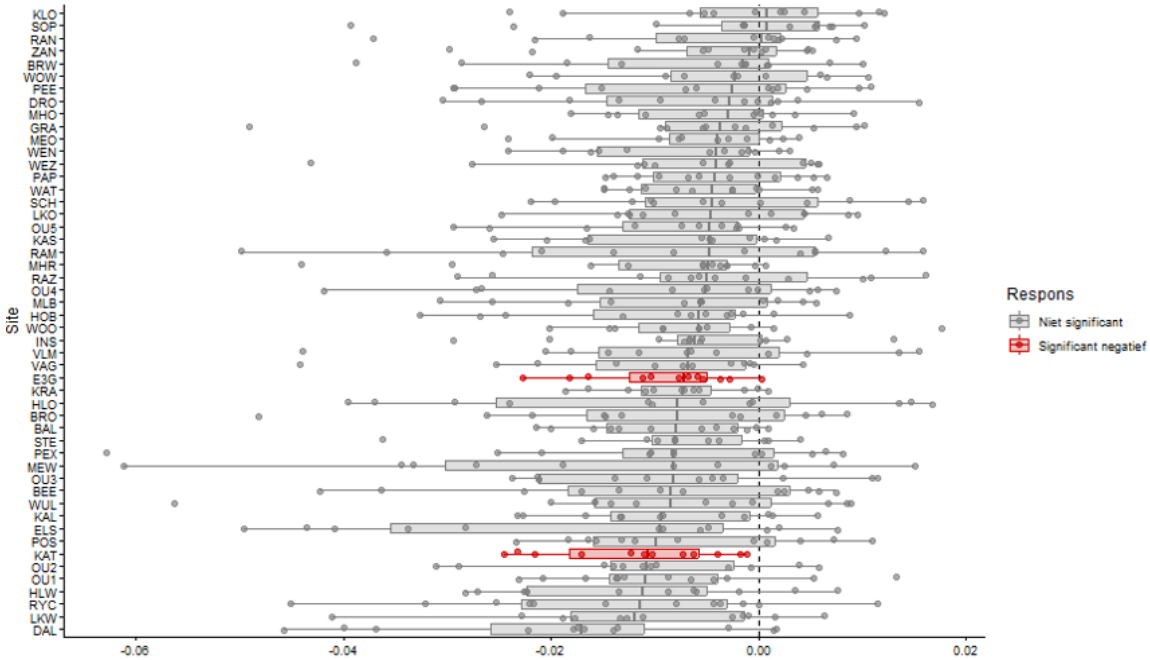
Figuur 66: Boom-specifieke respons van boomgroei op hittestress (jaarlijks aantal dagen > 30 °C). De X-as toont de geschatte hittestress-slope per boom (Y-as), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen. Bomen zijn gerangschikt op slope; de stippellijn geeft een slope van nul weer.

De bootstrapanalyse liet bovendien zien dat voor 35,8 % van de bomen het 95 %-betrouwbaarheidsinterval volledig onder nul lag, terwijl voor 61,2 % het interval nul omvatte en voor slechts 3,0 % volledig boven nul lag (Figuur 66). Dit wijst op een overwegend negatieve, maar voor een groot deel niet-significante individuele hittestressrespons. De ruimtelijke verdeling van deze individuele hittestressresponsen wordt weergegeven in Figuur 67.

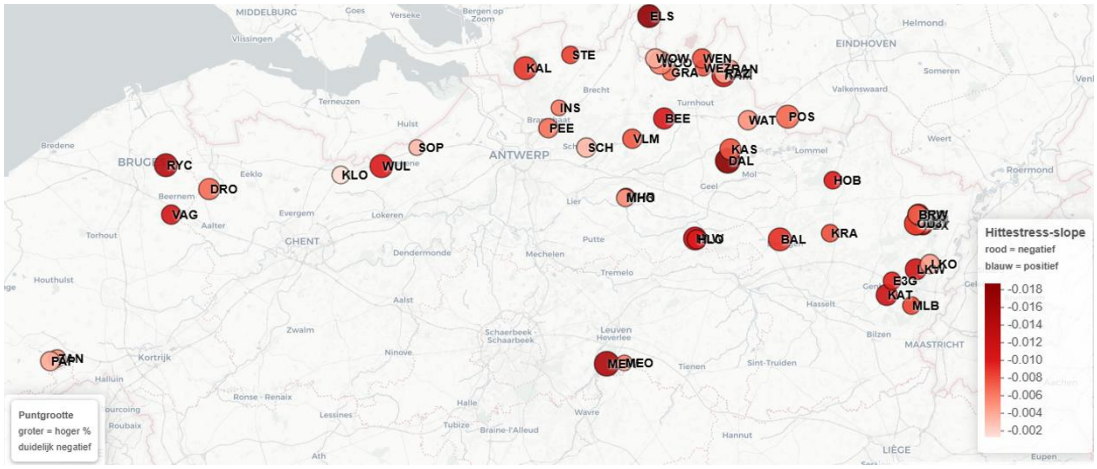


Figuur 67: Boom-specifieke hittestressrespons per site. Cirkeldiagrammen tonen per site het aandeel bomen met een significant negatieve (rood), niet-significante (grijs) of significant positieve (blauw) respons.

Ook tussen sites was variatie aanwezig in de boom-specifieke hittestressrespons (Figuur 68). De gemiddelde respons varieerde tussen sites, waarbij sommige sites duidelijk sterkere negatieve slopes vertoonden dan andere. Van deze sites waren er echter slechts twee signifciant negatief. De ruimtelijke variatie in hittestressrespons werd ook zichtbaar in de ruimtelijke verdeling van de gemiddelde site-respons (Figuur 69). De resultaten wijzen daarmee op substantiële heterogeniteit in hittestressgevoeligheid, zowel binnen als tussen sites.



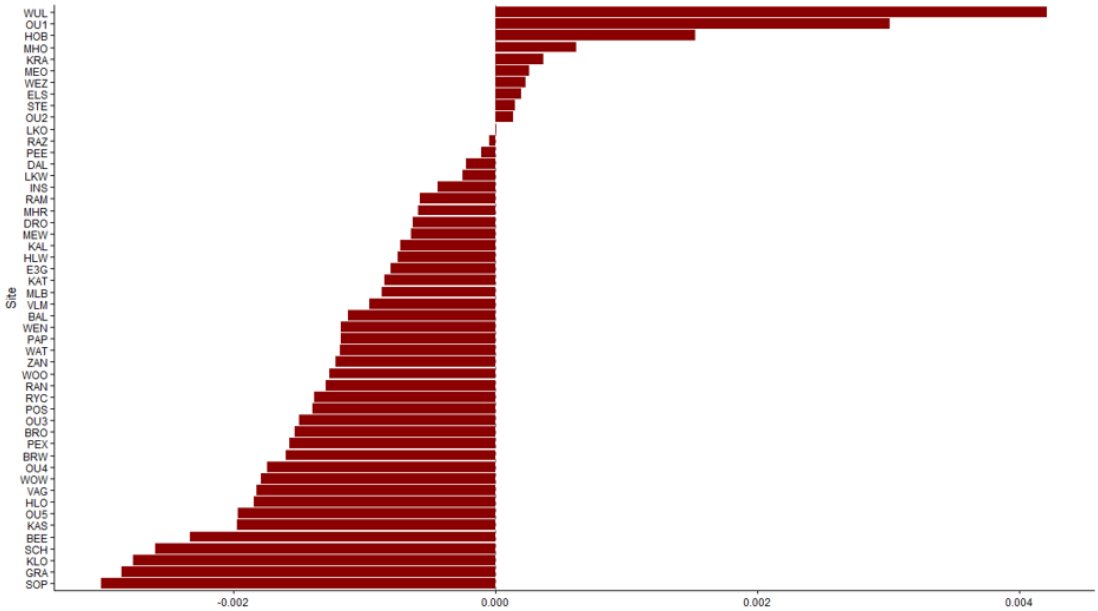
Figuur 68: Variatie in hittestressrespons (jaarlijks aantal dagen > 30 °C) tussen sites. Boxplots tonen de verdeling van boom-specifieke hittestress-slopes per site (punten = outliers). De verticale stippellijn geeft een slope van nul weer. Sites zijn gerangschikt volgens de mediaan.



Figuur 69: Gemiddelde hittestressrespons (jaarlijks aantal dagen > 30 °C) per site. Kleur geeft de gemiddelde respons weer (rode/negatiever = sterkere afname van boomgroei bij meer dagen > 30 °C. Puntgrootte toont het percentage bomen met een signifcant negatieve respons (95 %-bootstrap-betrouwbaarheidsinterval < 0).

De 20-jarige moving-windowanalyse liet zien dat de hittestressrespons doorheen de tijd niet constant was en sterk verschilde tussen sites (Figuur 70). Sommige sites vertoonden een toenemende negatieve hittestressrespons, terwijl de respons op andere sites juist minder negatief werd. De sterkste afname van de hittestress-slope doorheen de tijd werd gevonden bij onder meer WUL, OU1 en HOB, terwijl bij de meeste sites, onder andere SOP, GRA, KLO, SCH en BEE, de hittestressrespons doorheen de tijd juist toenam en dus meer negatief werd. Deze patronen wijzen erop dat veranderingen in hittestressgevoeligheid niet uniform waren over de verschillende sites.

Kortom, de analyses tonen dat het negatieve effect van hittestress breed aanwezig was, maar dat de sterkte van deze respons aanzienlijk varieerde tussen individuele bomen, sites en klimatologische omstandigheden. Bovendien veranderde de hittestressrespons doorheen de tijd, waarbij de richting en sterkte van deze verandering site-afhankelijk waren.



Figuur 70: Temporele verandering van de hittestressrespons (jaarlijks aantal dagen > 30 °C) per site (1954-2024). Balken tonen de lineaire trend in de hittestress-slope over opeenvolgende 20-jarige tijdvensters. Negatieve waarden = toenemende gevoeligheid (dus meer negatieve hittestressrespons); positieve waarden = afnemende gevoeligheid. Sites zijn gerangschikt op trendsterkte en - richting.

5.1.2.4 Samenvatting klimaatmodel

Samengevat tonen de resultaten aan dat boomgroei gedurende de onderzochte periode samenhing met een complex samenspel tussen temperatuur, waterbeschikbaarheid, groeiseizoenlengte en extreme hitte. Mildere winters, warmere zomers, een hogere zomerse waterbeschikbaarheid en een langer groeiseizoen gaan gemiddeld samen met een hogere boomgroei, terwijl een frequentere blootstelling aan hittedagen boven 30 °C de groei beperkt. De significante interacties tonen echter aan dat deze effecten sterk afhankelijk waren van de combinatie van klimaatomstandigheden. Vooral de negatieve interacties tussen juli-temperatuur en waterbeschikbaarheid wijst erop dat de positieve relatie tussen zomertemperatuur en boomgroei zwakker werd onder omstandigheden van verhoogde thermische stress.

De onderzochte groeiplaatscondities hadden geen rechtstreeks effect op het gemiddelde groeiniveau, maar modificeerden wel verschillende klimaateffecten. Boomgroei zal dan ook voornamelijk worden verklaard door klimaatomstandigheden en hun onderlinge interacties, terwijl groeiplaatscondities vooral de sterkte van deze klimaateffecten zal beïnvloeden. Daarnaast veranderden verschillende klimaateffecten doorheen de tijd. De significante interacties tussen jaar en hittestress in combinatie met juli-temperatuur, GDD_{5} en SPEI tonen aan dat de relatie tussen hittestress en boomgroei afhankelijk was van zowel de temporele als de klimatologische context. De significante vierwegsinteractie tussen jaar, SPEI, juli-temperatuur en hittestress bevestigt bovendien dat de gezamenlijke invloed van deze factoren doorheen de tijd veranderde.

De moving-windowanalyse wijst vooral op een veranderde relatie tussen extreme hitte en boomgroei. Het directe negatieve hittestresseffect was in de meest recente 20-jarige vensters sterker dan in een groot deel van de vroegere periode. Ook de interactie tussen juli-temperatuur en hittestress bleef in recente vensters relatief sterk negatief, hoewel deze relatie doorheen de tijd fluctueerde en geen monotone trend vertoonde. Gezamenlijk wijzen de resultaten daarom op een veranderende relatie tussen extreme hitte en boomgroei binnen de historische studieperiode, waarbij de relatie tussen hittestress en groei mede afhankelijk lijkt van temperatuur, waterbeschikbaarheid en de temporele context.

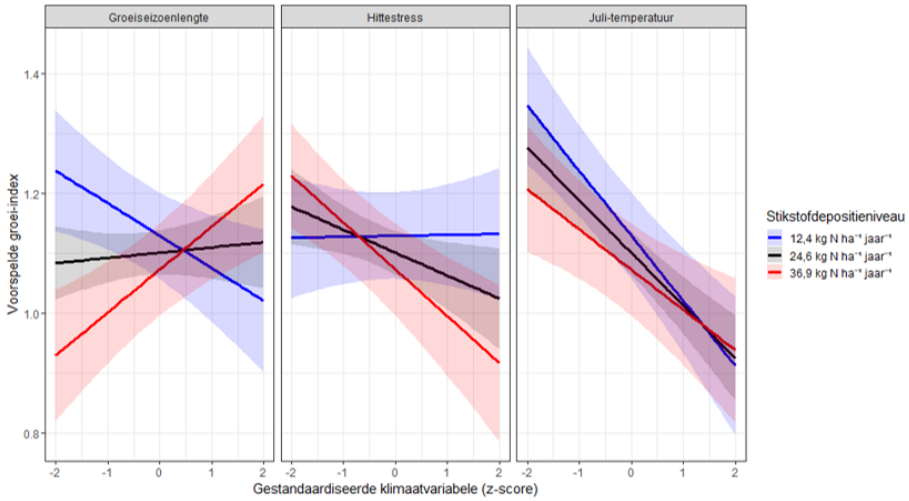
5.1.2.5 Hypothese 8: Een hogere stikstofdepositie gaat gepaard met een lagere groeisnelheid van grove den & Hypothese 9: De negatieve groeirespons van grove den op droogte en hitte is sterker bij een hogere stikstofdepositie

5.1.2.5.1 Stikstofmodel

In het klimaatmodel (bijlage 14) was het hoofdeffect van stikstofdepositie niet significant voor de geteste periode 2000-2024 (β = -0,014; p = 0,393). De interactie tussen jaartal en stikstofdepositie werd tijdens de modelselectie getest, maar de toevoeging ervan leidde niet tot een verbetering van het model en werd daarom niet opgenomen in het uiteindelijke model. Een verandering in het effect van stikstofdepositie doorheen de tijd werd daarmee niet ondersteund. **Hypothese 8** werd daarom **verworpen**.

Ook stikstofdepositie was betrokken bij verschillende significante tweewegsinteracties. De interactie tussen stikstofdepositie en hittestress was negatief en significant (β = −0,020; p < 0,001), wat erop wijst dat de relatie tussen stikstofdepositie en boomgroei afhankelijk was van het niveau van hittestress. Daarnaast was de interactie tussen stikstofdepositie en GDD_{5} positief en significant (β = 0,032; p < 0,001), wat aangeeft dat het effect van stikstofdepositie op boomgroei mede afhankelijk was van de lengte van het groeiseizoen. De interactie tussen

stikstofdepositie en juli-temperatuur was daarentegen niet significant (β = 0,010; p = 0,114; Figuur 71). De negatieve groeirespons van grove den op hittestress nam dus toe bij hogere stikstofdepositie. Dit significante negatieve interactie-effect ondersteunt **hypothese 9**, die daarom **werd aanvaard**.



Figuur 71: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van groeiseizoenlengte, hittestress en juli-temperatuur voor drie stikstofdepositieniveaus. Lijnen tonen de voorspellingen met 95 %-betrouwbaarheids-intervallen (schaduw). Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (z-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven.

5.1.2.6 Samenvatting stikstofmodel

Ook binnen het stikstofmodel waren verschillende klimaatvariabelen significant gerelateerd aan boomgroei. SPEI had een positief effect, terwijl juli-temperatuur, hittestress en februari-temperatuur negatief gerelateerd waren aan groei. GDD_{5} vertoonde geen significant hoofdeffect (Bijlage 15).

De klimaat-groeirelaties veranderden bovendien doorheen de tijd (Bijlage 15). De interacties tussen jaar en SPEI, juli-temperatuur en GDD_{5} waren significant, wat erop wijst dat de groeirespons op waterbeschikbaarheid, juli-temperatuur en de lengte van het groeiseizoen gedurende de periode 2000–2024 veranderde. De interactie tussen jaar en hittestress was niet significant.

Ook tussen de klimaatvariabelen onderling waren verschillende interacties significant. Zo was de relatie tussen waterbeschikbaarheid en groei afhankelijk van de juli-temperatuur. Daarnaast waren er significante interacties tussen juli- en februari-temperatuur, juli-temperatuur en GDD, hittestress en februari-temperatuur, en hittestress en GDD_{5} (Bijlage 15). Dit wijst erop dat de effecten van temperatuur en hittestress mede afhankelijk waren van de bredere klimatologische omstandigheden.

Ook de hogere-orde interacties wezen op een contextafhankelijke groeirespons. Zo varieerde de relatie tussen hittestress en groei afhankelijk van de combinatie van temperatuur, waterbeschikbaarheid en groeiseizoenlengte. Verschillende van deze relaties veranderden bovendien gedurende de studieperiode. De significante vierwegsinteractie tussen jaar, SPEI, juli-temperatuur en hittestress wijst erop dat ook de gezamenlijke invloed van waterbeschikbaarheid, temperatuur en hittestress op boomgroei doorheen de periode 2000–2024 veranderde (Bijlage 15). De groeirespons op combinaties van deze klimaatfactoren was dus niet constant doorheen de tijd.

Samengevat had stikstofdepositie geen significant direct verband met boomgroei. De relatie tussen stikstofdepositie en groei was echter wel afhankelijk van hittestress en groeiseizoenlengte. Daarnaast waren verschillende klimaatvariabelen onderling en in combinatie met jaar significant gerelateerd aan boomgroei. De resultaten wijzen daarmee op een contextafhankelijke rol van stikstofdepositie, waarbij het verband met boomgroei mede wordt bepaald door de heersende klimatologische omstandigheden.

5.1.2.7 Vergelijking van het klimaat- en stikstofmodel

De resultaten van het stikstofmodel vertoonden verschillende overeenkomsten met de klimaatgerelateerde patronen uit het klimaatmodel, maar lieten ook enkele duidelijke verschillen zien (zie Bijlage 13 tot Bijlage 15). In beide modellen speelde waterbeschikbaarheid een belangrijke rol in de verklaring van boomgroei. In het stikstofmodel had juli- SPEI[5] een significant positief hoofdeffect (β = 0,041; p < 0,001), wat erop wijst dat hogere waterbeschikbaarheid onder gemiddelde omstandigheden samenhing met een hogere boomgroei. In het klimaatmodel was dit effect eveneens positief (β = 0,040; p < 0,001).

De hoofdeffecten uit beide modellen zijn echter niet rechtstreeks met elkaar vergelijkbaar, omdat de modellen betrekking hebben op verschillende tijdschalen en daardoor ook verschillende gemiddelde klimaatomstandigheden representeren. Zo bedroeg de gemiddelde hittestress ongeveer 5,6 dagen in het klimaatmodel tegenover 9,6 dagen in het stikstofmodel. Het stikstofmodel beschrijft de relaties dus binnen een periode met gemiddeld hogere hittestress en relatief weinig jaren met lage hittestress. De effecten in het stikstofmodel moeten daarom worden geïnterpreteerd tegen een achtergrond van gemiddeld hogere hittestress. Een positief effect van SPEI in het stikstofmodel beschrijft bijvoorbeeld de relatie tussen waterbeschikbaarheid en groei onder deze gemiddeld warmere en meer hittestressrijke omstandigheden. Ook de overige hoofdeffecten moeten tegen deze achtergrond worden geïnterpreteerd. Deze verschillen in de onderliggende klimaatomstandigheden beperken daarmee de directe vergelijkbaarheid van de afzonderlijke regressiecoëfficiënten tussen beide modellen. De effecten moeten daarom primair binnen de context van het betreffende model en de bijbehorende tijdschaal worden geïnterpreteerd.

De relatie met juli-temperatuur verschilde tussen beide modellen. Waar juli-temperatuur in het klimaatmodel positief samenhing met groei (β = 0,030; p < 0,001), was het effect in het stikstofmodel ook significant maar wel negatief (β = −0,088; p < 0,001). Dit verschil kan samenhangen met zowel de verschillende tijdsperioden en bijbehorende klimaatomstandigheden als met de verschillende modelcontexten, waaronder de opgenomen stikstofvariabele(n) en interacties. De geschatte relatie tussen juli-temperatuur en boomgroei is daarmee niet noodzakelijk constant over de verschillende onderzochte perioden en modelcontexten.

Voor hittestress vertoonden beide modellen een overeenkomstig patroon. In zowel het klimaatmodel als het stikstofmodel had het jaarlijks aantal dagen met een temperatuur boven 30 °C een significant negatief hoofdeffect op boomgroei (klimaatmodel: β = −0,008; p = 0,009; stikstofmodel: β = -0,038; p = 0,019). De negatieve relatie tussen extreme hitte en boomgroei was daarmee in beide modellen aanwezig. Op interactieniveau vertoonden beide modellen zowel overeenkomsten als verschillen in de rol van hittestress. Hittestress maakte in beide

[5] De juli-SPEI is een maat voor zomerse waterbeschikbaarheid (of zomerse droogte). SPEI – *Standardized Precipitation Evapotranspiration Index* of de genormaliseerde neerslag-evapotranspiratieindex.

modellen deel uit van een complexe, contextafhankelijke groeirespons, maar de specifieke interacties waarin hittestress betrokken was, verschilden tussen de modellen.

Een belangrijk verschil tussen beide modellen betreft de temporele dynamiek waarbij verschillende interacties tussen jaar en klimaatvariabelen significant waren. In het klimaatmodel waren de interacties tussen jaar en juli-temperatuur (β = 0,012; p = 0,003), hittestress (β = −0,009; p = 0,010) en GDD_{5} (β = 0,016; p < 0,001) significant, terwijl de interactie tussen jaar en SPEI niet significant was (β = 0,0003; p = 0,931). In het stikstofmodel waren de interacties tussen jaar en SPEI (β = −0,101; p < 0,001), juli-temperatuur (β = −0,098; p < 0,001) en GDD_{5} (β = 0,033; p = 0,015) significant, terwijl de interactie tussen jaar en hittestress niet significant was (β = 0,010; p = 0,637).

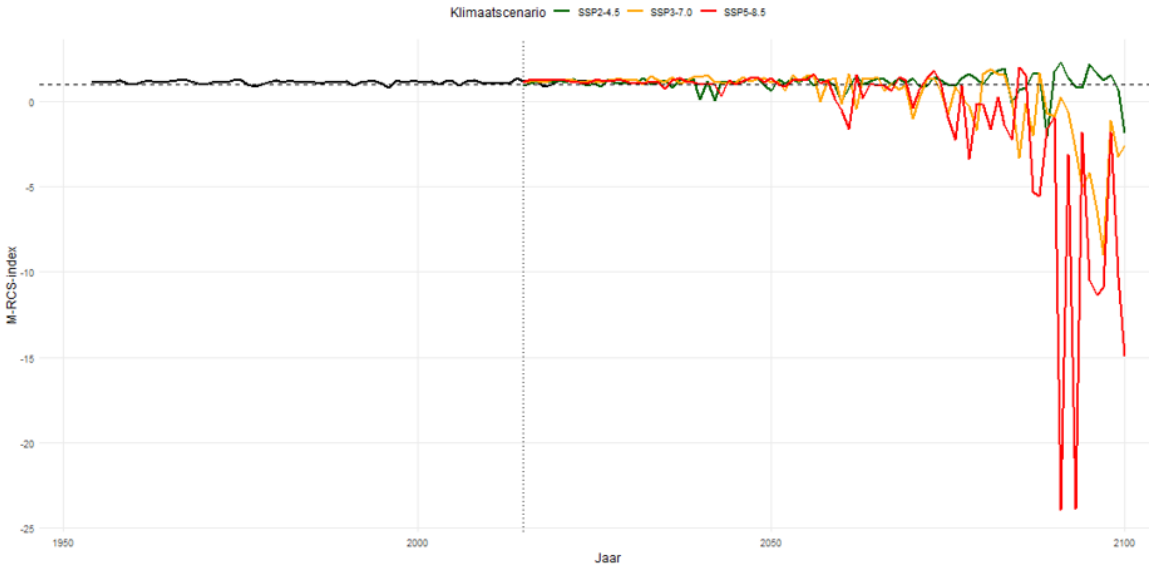
Een belangrijke overeenkomst tussen beide modellen was de significante vierwegsinteractie tussen jaar, SPEI, juli-temperatuur en hittestress. Deze interactie was significant in zowel het klimaatmodel (β = 0,013; p < 0,001) als het stikstofmodel (β = −0,048; p < 0,001). De interactiefiguren (Figuur 64 en Figuur 120) laten zien dat de relatie tussen juli-temperatuur, waterbeschikbaarheid en hittestress in beide modellen doorheen de tijd veranderde. In het bijzonder werd bij hoge juli-temperaturen het contrast tussen lage en hoge hittestress in de meest recente periode sterker zichtbaar: bij hoge hittestress werd de relatie tussen SPEI en boomgroei negatiever, terwijl deze relatie bij lage hittestress positief bleef. Dit patroon was in het stikstofmodel bijzonder uitgesproken in 2022 en was ook in het klimaatmodel zichtbaar in de meest recente periode. De vierwegsinteractie wijst daarmee op een veranderende contextafhankelijkheid van de groeirespons onder de combinatie van hoge zomertemperaturen, waterbeschikbaarheid en extreme hitte.

De toevoeging van stikstofdepositie liet de belangrijkste klimaatgerelateerde groeipatronen grotendeels behouden, maar voegde een extra contextafhankelijkheid toe. Stikstofdepositie had geen significant rechtstreeks effect op boomgroei (β = −0,014; p = 0,393), maar de relatie tussen stikstofdepositie en groei was wel afhankelijk van hittestress (β = -0,020; p < 0,001) en GDD_{5} (β = 0,032; p < 0,001). Dit wijst erop dat de invloed van stikstofdepositie vooral contextafhankelijk was. Tegelijkertijd bleven de belangrijkste klimaatgerelateerde groeipatronen, zoals de positieve relatie met waterbeschikbaarheid en de negatieve relatie met hittestress, in het stikstofmodel aanwezig. Stikstofdepositie lijkt daarmee eerder een modulerende factor binnen de klimaat–groeirelatie dan een belangrijke rechtstreekse voorspeller van boomgroei.

5.1.2.8 Klimaat-groeimodel

Het klimaat-groeimodel werd toegepast op de CMIP6-klimaatprojecties voor 2015–2100 onder SSP2-4.5, SSP3-7.0 en SSP5-8.5, die respectievelijk lage, gemiddelde en hoge niveaus van toekomstige klimaatverandering vertegenwoordigen. Figuur 72 toont de historische MRCS-waarden en de voorspelde toekomstige ontwikkeling van de gemiddelde boomgroei onder de drie klimaatscenario's.

De resultaten laten zien dat de voorspelde gemiddelde boomgroei gedurende de 21e eeuw afneemt en dat de verschillen tussen de scenario's vooral in de tweede helft van de eeuw toenemen. Onder zowel SSP3-7.0 als SSP5-8.5 wordt rond 2060 een negatieve voorspelde boomgroei bereikt. Dit wijst op een sterke afname van de voorspelde boomgroei bij grove dennen en suggereert dat de groeicondities onder deze scenario's dermate ongunstig worden dat tegen het midden van de eeuw verhoogde boomsterfte zal optreden.



Figuur 72: Historische en geprojecteerde MRCS-index van grove den onder drie CMIP6-klimaatscenario's. De zwarte lijn toont de historische gemiddelde MRCS. De gekleurde lijnen geven de modelvoorspellingen (2015–2100) weer onder SSP2-4.5, SSP3-7.0 en SSP5-8.5 (gebaseerd op fixed effects). De verticale stippellijn markeert het begin van de projecties (2015), terwijl de horizontale stippellijn het historische referentieniveau (MRCS = 1).

5.2 REMOTE SENSING

5.2.1 Luchtbeelden

5.2.1.1 Resultaten winterbeeld

De meest optimale hyperparameter setting volgens maximale Cohen's Kappa waarden varieerde sterk tussen de cross-validaties (Tabel 9). De gemiddelde maximale Kappa waarden varieerde tussen 0,516 en 0,666, wat wijst open "gemiddelde" tot "sterke" overeenkomst tussen de referentie en de voorspelde klasse (Landis & Koch, 1977).

Tabel 9: Resultaten van de random forest model tuning op basis van Baysiaanse optimalisatie en leave-one groep out cross-valiatie. De hold-out groep (n-1) voor cross-testing is op basis van datapunten die vallen in een bepaalde opnamedatum (vliegdagcontour), de maximale κ werd als criterium gekozen voor selecteren van de meest optimale parameters (mtry en min_n), waarvan hun gekozen waarden gerapporteerd staan in de laatste twee kolommen. Mtry: het aantal onafhankelijke variabelen dat bij elke splitsing willekeurig wordt geselecteerd bij het maken van de boommodellen. Min_n: het minimumaantal gegevenspunten in een knooppunt dat vereist is om het knooppunt verder te splitsen. Trees: hoeveel beslissingsbomen er gemaakt worden in de training:

Hold-out groep voor cross-testing	Maximum κ waarde (gemiddelde - SE) na tuning via leave-one groep out cross-validatie	mtry	min_n	trees
08-02-2023	0,516 - 0,095	2	56	50
09-02-2023	0,616 - 0,052	5	97	53
30-04-2023	0,666 - 0,078	2	37	232
29-05-2023	0,636 - 0,101	3	1	172
31-05-2023	0,548 - 0,087	4	98	59
03-09-2023	0,585 - 0,092	3	88	362
26-09-2023	0,534 - 0,075	4	100	233

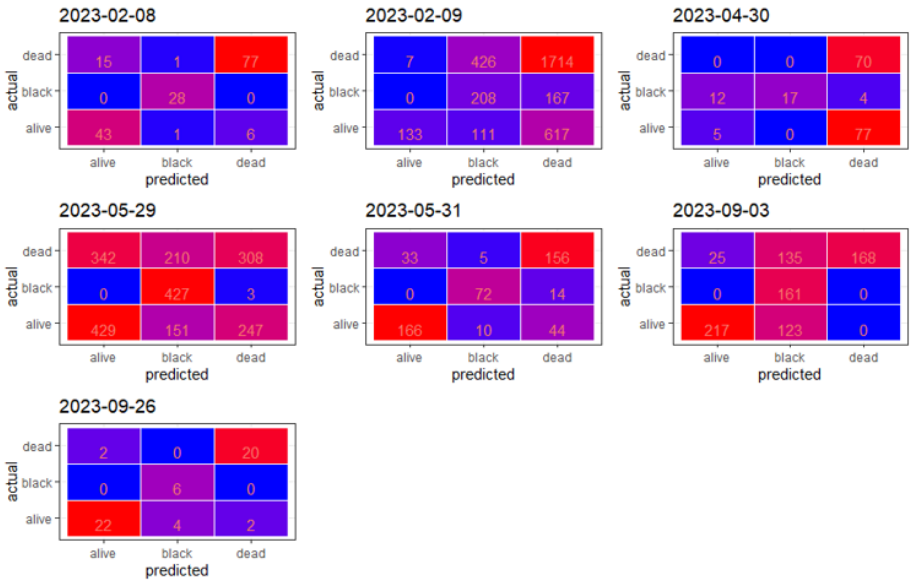
De Overall Accuracy (OA) en Cohen's Kappa (κ) waarden varieerde tussen de 0,497-0,865 en 0,207-0,779 (Tabel 10) wat wijst op een aanzienlijke bias en variatie in de modellen. Ook de Producer- (PA), User Accuracies (UA) en F1-score verschillen sterk tussen de modellen (Tabel 10).

Het best scorende model in hyperparameter tuning (hold-out groep voor cross-testing: 30-07-2023) heeft de slechts scorende performantie in de bij de testevaluatie, wat wijst op een overfitting op de trainingsdataset.

Tabel 10: Resultaten van de random forest model cross-testing. De hold-out groep (n-1) voor cross-testing is op basis van datapunten die vallen in een bepaalde opnamedatum (vliegdagcontour). Cohen's Kappa coëfficiënt (κ) en overall accuracy (OA) worden gerapporteerd als globale testmetrieken van de verschillende modellen. Producer- en User Accuracy (PA en UA) en F1-score worden als label-specifieke testmetrieken gerapporteerd in de drie laatste kolommen.

Hold-out groep for cross-testing	κ	OA	Label	PA	UA	F1-score
08-02-2023	0,779	0,865	vitaal	0,860	0,741	0,796
			niet vitaal	0,828	0,928	0,875
			zwart	1,000	0,933	0,966
09-02-2023	0,209	0,607	vitaal	0,154	0,950	0,266
			niet vitaal	0,798	0,686	0,738
			zwart	0,555	0,279	0,371
30-04-2023	0,207	0,497	vitaal	0,061	0,294	0,101
			niet vitaal	1,000	0,464	0,633
			zwart	0,515	1,000	0,680
29-05-2023	0,333	0,550	vitaal	0,519	0,556	0,537
			niet vitaal	0,358	0,552	0,434
			zwart	0,993	0,542	0,701
31-05-2023	0,663	0,788	vitaal	0,755	0,834	0,792
			niet vitaal	0,804	0,729	0,765
			zwart	0,837	0,828	0,832
03-09-2023	0,514	0,659	vitaal	0,638	0,897	0,746
			niet vitaal	0,512	1,000	0,677
			zwart	1,000	0,745	0,555
26-09-2023	0,767	0,857	vitaal	0,786	0,917	0,846
			niet vitaal	0,909	0,909	0,909
			zwart	1,000	0,600	0,148

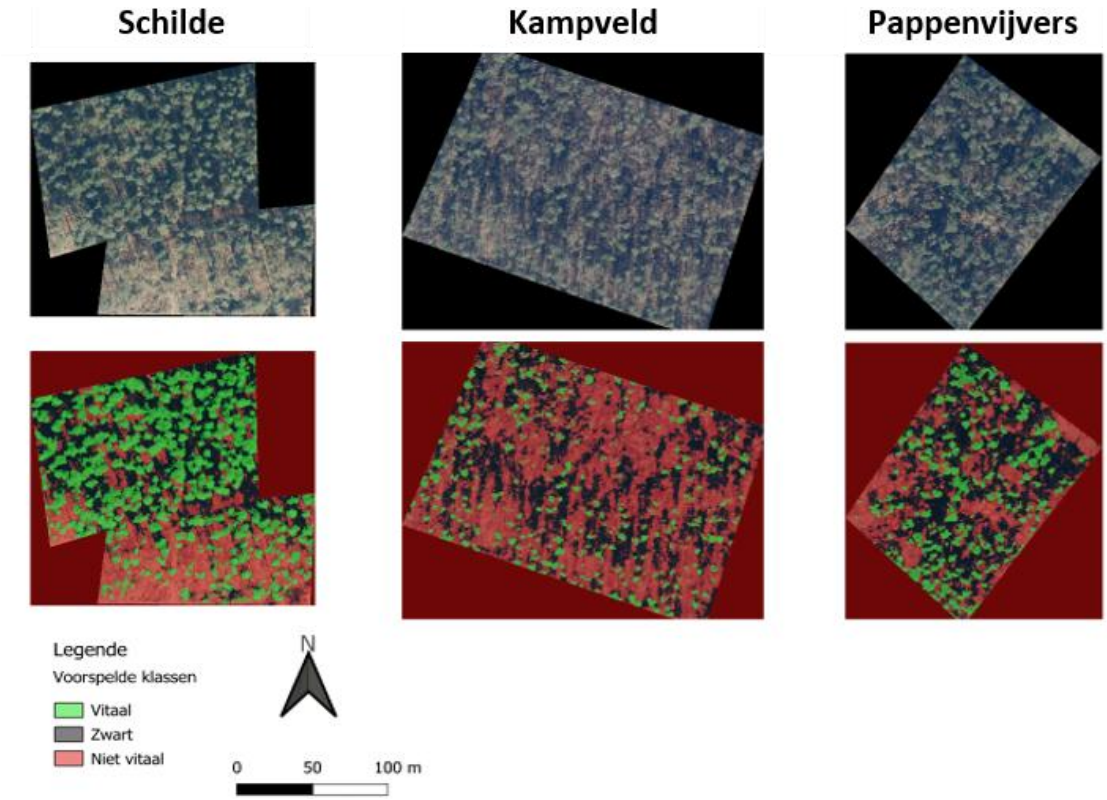
Welke labels er met elkaar 'verward' worden hangt af van model tot model (Figuur 73). Dit wijst op grote verschillen per vliegdag (in atmosferische conditie, lokale condities (vb. bodem, kruindichtheid), maar ook het frenologisch stadium), waardoor de modellen moeite hebben om generaliseerbare patronen in te herkennen.



Figuur 73: Confusiematrices van de zeven random forest modellen op de testsets. De datum van de hold-out groep staat vermeld in de titel van elke matrix.

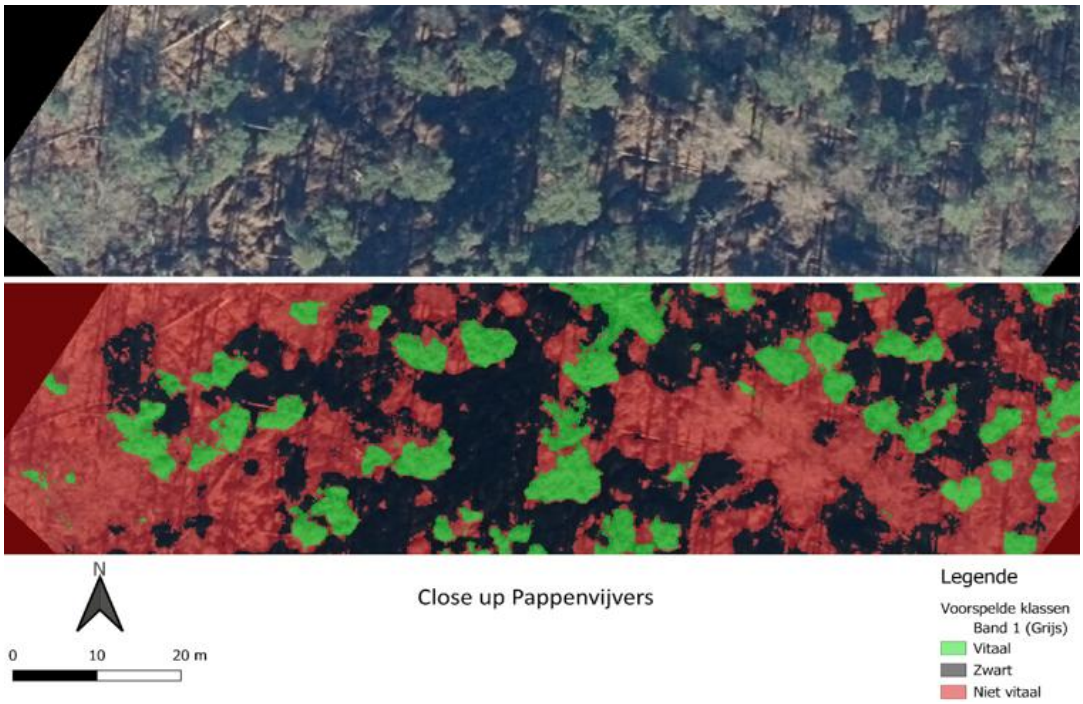
Voor alle zeven de sub-modellen was de VDVI de belangrijkste verklarende variabele volgens de *scaled permuation* methode. De *corrected impurity* gaf aan dat VDVI de belangrijkste verklarende variabele was voor zes van de zeven modellen. De verdere ordening niet consistent tussen de verschillende sub-modellen en de methoden.

Het best scorende sub-model op de testdataset (hold-out groep 2023-02-08) werd toegepast op drie bosbestanden die op deze datum werden ingevlogen tijdens de luchtopnames (Figuur 74). In alle drie de bestanden kan men visueel duidelijk de boomschaduwen zien, wat kan wijzen dat ofwel de geometrische vervorming (reliëfverschuiving en tangentiële schaalvervorming) die inherent zijn aan de data inwinning niet voldoende gecorrigeerd zijn en/of dat de vluchten niet werden uitgevoerd tijdens de zonmiddag (Government of Canada, 2025).



Figuur 74: Voorspelling van vitale (fotosynthetisch actieve), niet-vitale (fotosynthetisch niet actieve) en zwarte (schaduwen) pixels in drie bosbestanden met vliegdagcontourdatum 08-02-2023. In deze bestanden zijn boomschaduwen te zien die van zuid naar noord lopen. In de "ijlere" stukken zijn veel rode pixels aanwezig, die voornamelijk naakte grond classificeren. De naakte takken zijn ook als fotosynthetisch niet actief voorspeld, maar komen minder voor in de bestanden voor.

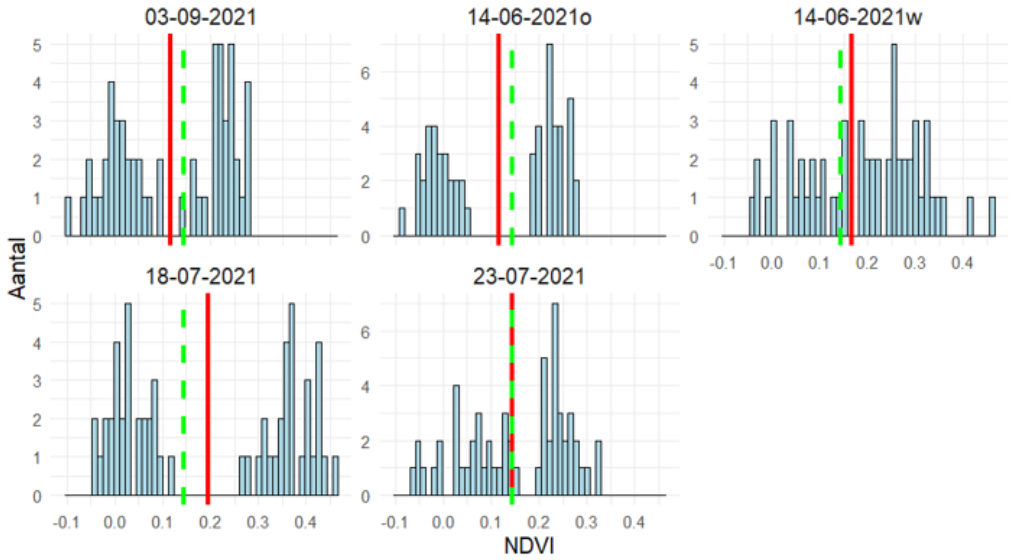
Kale takken en bodempixels werden wel correct voorspeld als niet-vitaal. Er is echter een overschatting van deze klasse, gezien gezonde boomkruinen soms foutief voorspeld worden als niet vitaal, vooral aan de kruinranden of voor kleiner kruinen (Figuur 75). Ook lagere bomen waarvan de kruinen gedeeltelijk beschaduwd worden door hogere naburige kruinen werden af en toe geklasseerd als niet-vitale pixels.



Figuur 75: Close-up beeld van de classificatie-output van het bosbestand "Pappenvijvers". De rand van gezonde boomkruinen is vaak voorspeld als niet-vitaal waardoor gezonde boomkruinen kleiner lijken in het classificatiemodel t.o.v. het RGB-beeld

5.2.1.2 Resultaten model CIR-zomerbeeld 2021

De Otsu-drempelwaarden per vliegdag lagen voor de gesampelde NDVI-waarden in de range van 0,117 - 0,195 (Figuur 76). De globale Otsu-drempelwaarde, bepaald op data voor alle vliegdagen samen, was 0,145.



Figuur 76: Visualisatie van de NDVI-histogrammen en de Otsu-drempelwaarde (verticale rode lijn) per vliegdagcontour (zone dat is ingevlogen op dezelfde dag). De groene stippellijn geeft de globale Otsu-drempelwaarde weer, bepaald op alle gesampelde NDVI-waarden. Merk op dat 14-06-2021o en 14-06-2021w dezelfde vliegdatum hebben, maar de zone opgesplitst is in een "oostelijk" en "westelijk" deel.

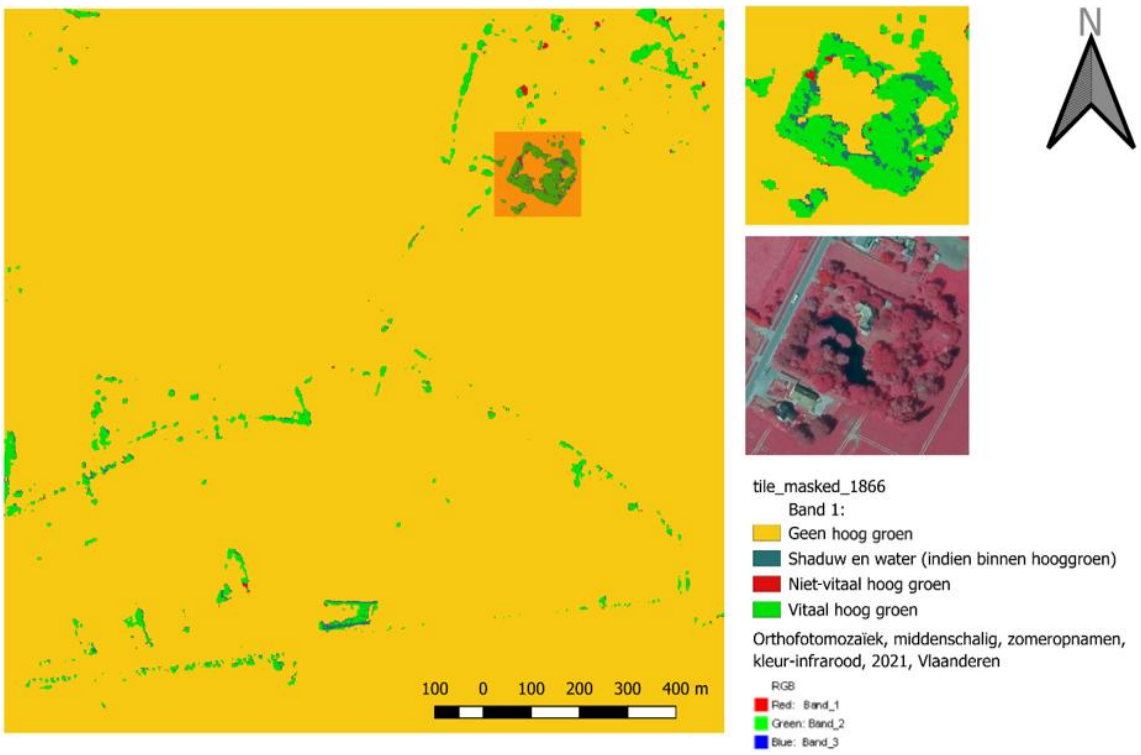
Wanneer we de lage NDVI-waarden (onder de globale Otsu-drempelwaarde) classificeren als niet vitale pixels en de hoge NDVI-waarden met vitale pixels, krijgen we een OA van 96,9% (Tabel 11). Als we per vliegdatum apart de drempelwaarde zouden bepalen, zou de OA stijgen naar 97,6%.

Acht van de negen vals positieven kwamen voor in de vliegdag 14-06-2021w, de globale drempelwaarde blijkt dus minder accuraat voor die zone.

Tabel 11: Kruistabel die de associatie toont tussen lage en hoge NDVI-waarden (bepaald op basis van de globale Otsu drempelwaarden) en gelabelde vitale en niet-vitale pixels op het CIR-zomerbeeld van 2021.

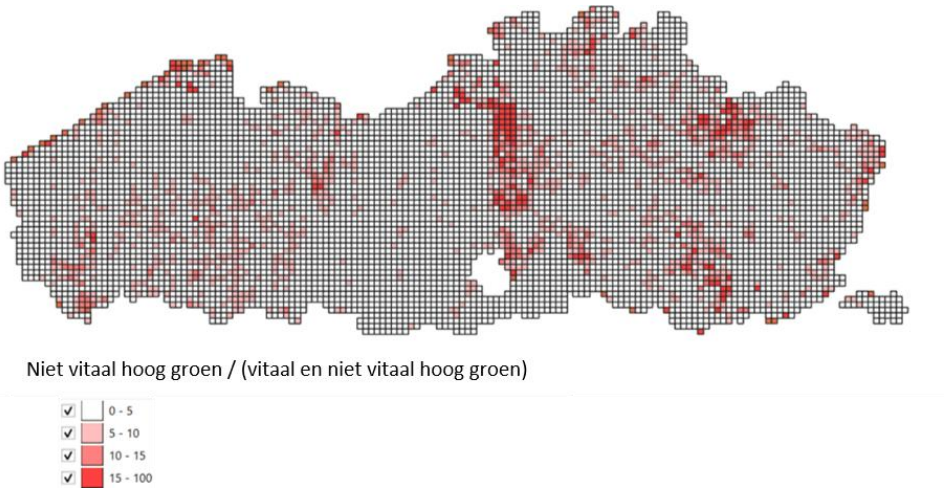
Kruistabel met absolute frequenties		**Label**	
		Vitaal	*Niet vitaal*
Otsu drempelwaarde	*Boven de waarde*	145	9
	Onder de waarde	0	134

Voorspellingen door een combinatie van de Otsu-drempelwaarde-classificatie , de schaduwmaskering en het maskeren van niet hoog groen pixels werden voor heel Vlaanderen gedaan op basis van rasterhokken van 1,5 km x 1,5 km (Figuur 77). De accuraatheid van dit finaal product kan niet kwantitatief geëvalueerd worden met onze huidige referentiedata.

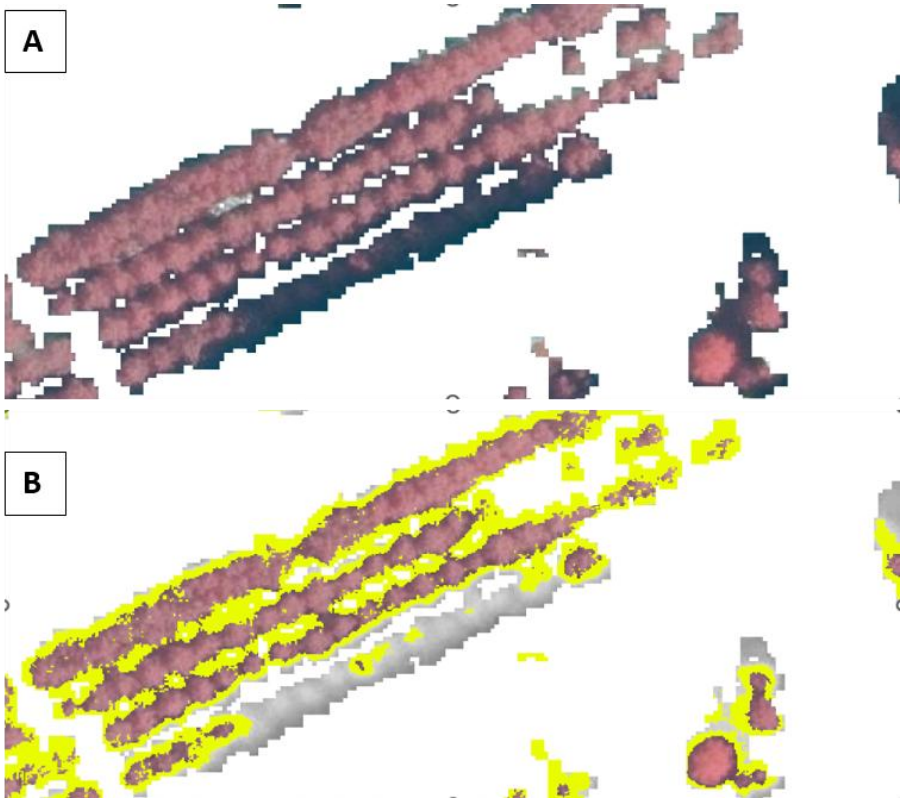


Figuur 77: Finaal voorspelde rasterhok van 1,5 km x 1,5 km. De oorsprong (linkerbovenhoek) komt overeen met coördinaat: X: 96866,8000000000029104, Y:218569,6000000000058208 in EPSG: 31370.

De hoogste waarden voor het aandeel niet-vitaal hoog groen (als percentage van alle aanwezige hoog groen) per raster hok van 1,5 km x 1,5 km komen voor in stadskernen (Figuur 78). Dit wordt voornamelijk veroorzaakt door een imperfecte maskering van schaduwen en hoog groen. Vooral die laatste maskering is problematisch, gezien de groenkaart 2021 van Vlaanderen een resolutie heeft van 1m/pixel, terwijl het zomerbeeld van 2021 een resolutie heeft van 40cm/pixel. Smalle laanbomen en geïsoleerde bomen hebben een groot “randeffect” (verhouding rand t.o.v. de totale patch) en een grotere fout h (Figuur 79).

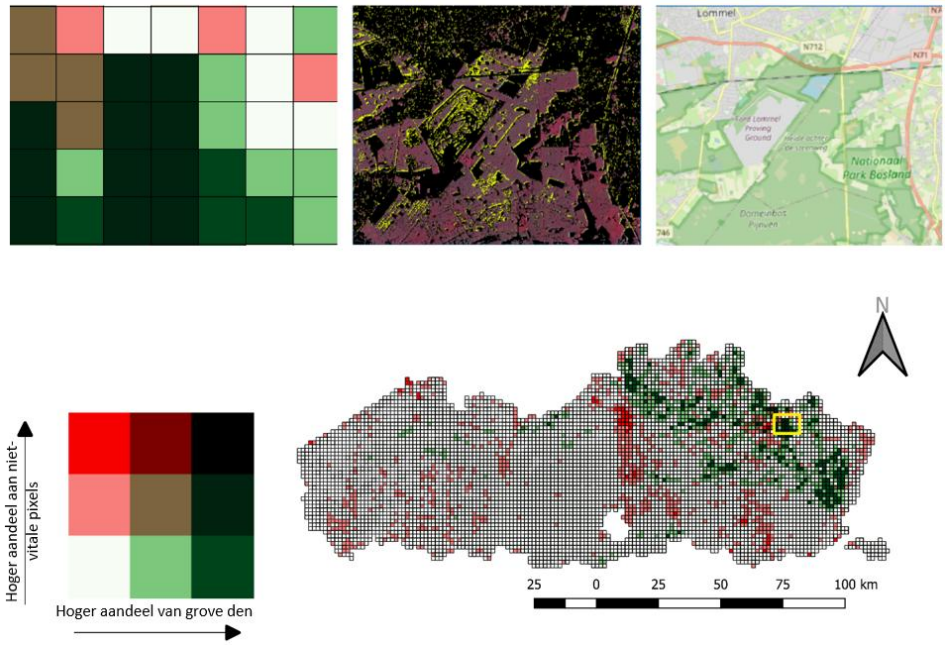


Figuur 78: Verhouding niet-vitaal hoog groen en vitaal hoog groen per rasterhok van 1,5 km x 1,5 km. Stadskernen als Antwerpen, Gent, Mechelen lijken een hogere waarde te hebben, voornamelijk door de niet-perfecte maskering van niet hoog groen pixels.



Figuur 79: De sterke associatie van foutief voorspelde niet-vitaal hoog groen pixels en het randeffect. Bomen maskering van niet hoog groen (witte pixels) op basis van de groenkaart 2021 van Vlaanderen (spatiale resolutie 1 m) zorgt ervoor dat de bomen niet perfect gesegmenteerd zijn (rode kruinen van de onderliggende zomer orthofotomozaïek CIR laag). B: hierdoor worden bepaalde pixels van de orthofoto (spatiale resolutie: 40 cm), die behoren tot niet hoog groen (vb. de straat), niet voldoende gemaskeerd en kunnen deze zelfs na schaduw maskering (grijze pixels) foutief ingedeeld worden in niet-vitaal hoog groen door de lage NDVI-waarden (gele pixels). Het voorbeeld toont enkele laanbomen van de Amerikalei in Antwerpen.

Als op rasterhok niveau de verhouding van niet-vitaal hoog groen combineert met het voorkomen van dennen in Vlaanderen, bleek dat beiden hoge waarden aannamen in het noorden van Limburg (nabij Lommel, bijvoorbeeld aan het tetscircuit van Ford) (Figuur 80).

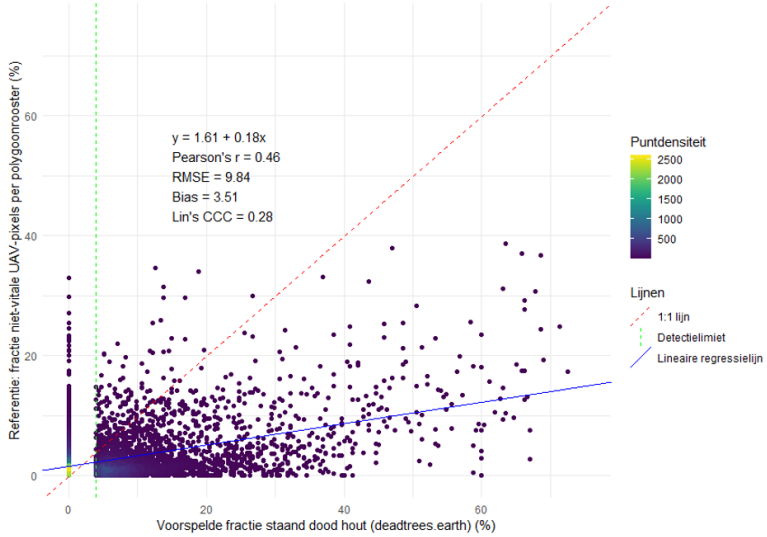


Figuur 80: Bivariaten legende van ratio niet-vitale pixels (t.o.v. vitale en niet vitale hoog groen pixels) en het percentage van grove den. De combinatie waarbij beiden zeer hoog zijn (zwarte pixel rechtsboven in de bivariaten legende) komt niet voor in deze kaart. Screening op 1,5 km hok kan eenvoudig toegepast worden. Hokken met hoogte waarden voor beide variabelen dienen best eerst geïnspecteerd te worden.

5.2.2 Satellietbeelden

5.2.2.1 Evaluatie Standing Deadwood rasterproduct Deadtrees.earth

De puntenplot en de positieve bias (3,51) tonen aan dat het Deadtrees.earth rasterproduct de fractie aan staand dood overschat t.o.v. onze referentiedata (Figuur 81).



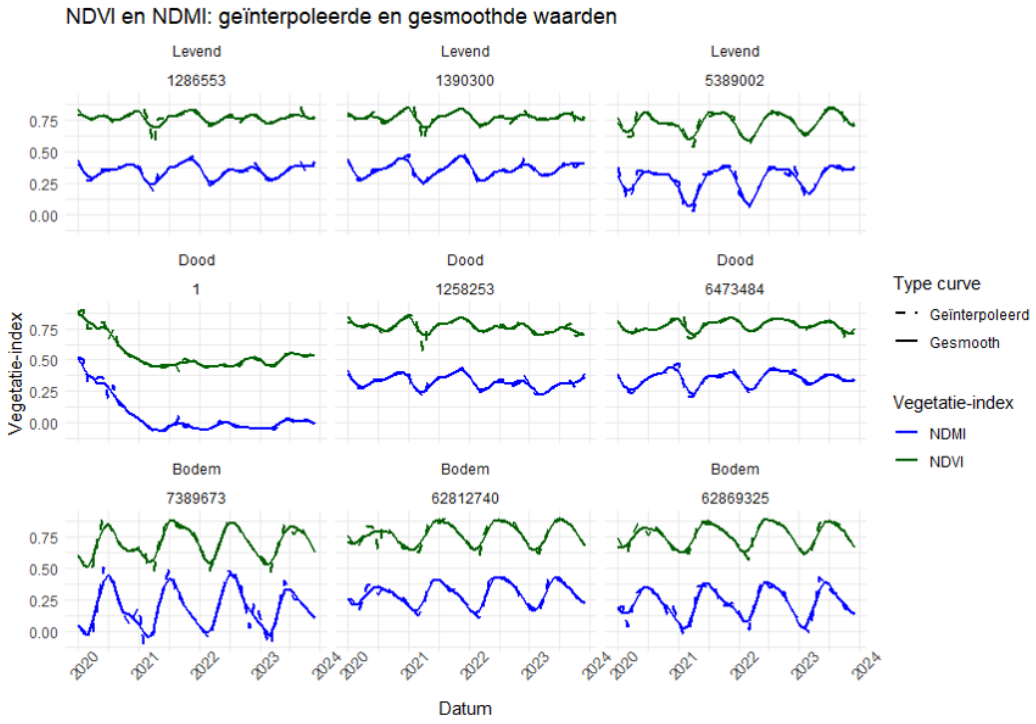
Figuur 81: Puntenplot tussen de referentiewaarden (y-as) en voorspelde percentage staand dood hout van het Deadtrees.earth rasterproduct (x-as). De referentiewaarden werden bepaald door het opschalen van voorspelde UAV-data (vitaal, niet vitaal, bodem) naar 10 m x 10 m polygoonroosters die samenvallen met de voorspelde fractiewaarden van het deadtrees rasterproduct. De 1:1 lijn wordt weergegeven door de rode stippellijn. De formule van de lineaire regressie (blauwe volle lijn) wordt weergegeven in de figuur, samen met de metrieken: Bias, RMSE, Pearson's r en Lin's CCC. Het Deadtrees.earth rasterproduct heeft in de post-processing alle voorspelde waarden die lager zijn dan 4 % omgevormd naar 0 % staand dood hout (Mosig et al.*, 2026). Dit wordt ook weergegeven door de verticaal groene stippellijn. De kleur van de punten geeft de densiteit aan.*

Er was een matige lineaire correlatie (Pearson's *r* = 0,46), terwijl uit de concordantie bleek dat er weinig overeenstemming was (Lin's ccc = 0,28). De totale fout (RMSE), die rekening houdt met de bias en variantie van het rasterproduct, was 9,84%. Waarden konden alleen geëvalueerd worden binnen de range van de referentiedata (staand dood hout percentages liggen tussen de 0% en 38,7%, waarbij 50% van de data een waarde lager had dan 1,2%).

5.2.2.2 Evaluatie eigen ontwikkelde modellen voor analyse stalletiettijdsreeksdata

Per klasse worden er twee tijdreeksen weergegeven in Figuur 82 van de NDVI en NDMI uit de trainingsdataset na interpolatie (stippellijn) en smoothing (volle lijn).

De seizoensgebonden variabiliteit van beide vegetatie indices was het hoogst bij de klasse bodem, wat te maken kan hebben met de fenologie: vergroening van kruid- en struiklaag in de zomermaanden en meer kale bodem in de wintermaanden (Figuur 82). Curves van levende en dode kruinen lijken sterk op elkaar. Dit kan te maken hebben met de relatief lage fracties van niet-vitale delen (staand dood hout) binnen de Sentinel-2 pixels (tussen de 25% en 38,7%). Een uitzondering is de tijdsreeks van index 1, die overeenkomt met één van de vijf extra gesampelde pixels waarvan we op basis van de luchtbeelden weten dat de bomen gestorven zijn in de periode van 2018-2023. We zien voor deze pixel (en voor de vier naburige pixels) dat beide vegetatie-indices sterkt daalden vanaf 2020, wat wijst op een daling in chlorofylgehalte en biomassa (op basis van de NDVI) en bladvochtgehalte (op basis van de NDMI).



Figuur 82: Drie voorbeelden van geïnterpoleerde (stippellijn) en de finaal gebruikte smoothed (volle lijn) NDMI- (blauw) en NDVI-tijdseries (groen) per klasse voor het trainen van classificatie modellen. Boven de curve staat telkens de klasse en unieke index vermeld, wat de index is van elke Sentinel-2 pixel locatie waarvan de tijdsreeksen zijn geanalyseerd.

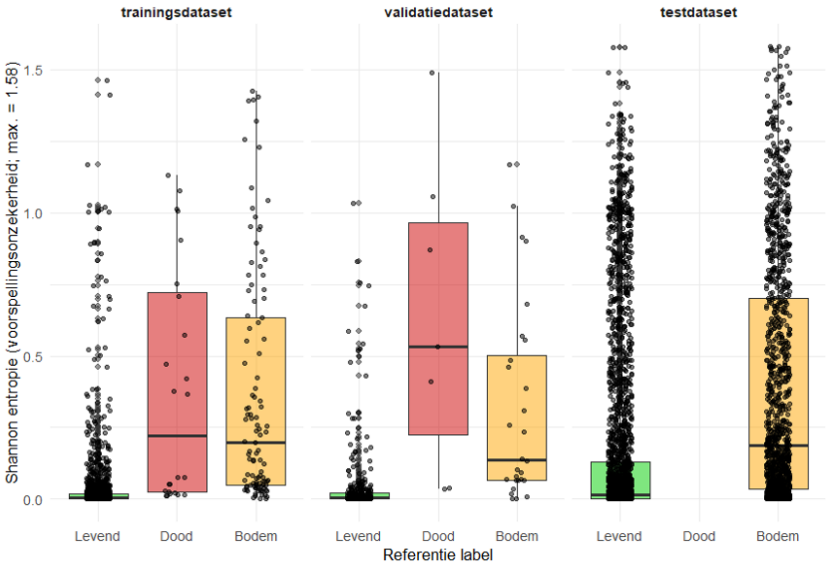
Van de classificatiemodellen werkte de temporele CNN (Temp. CNN) met de basis hyperparametersetting van het sits R package het best om dood hout te voorspellen (Tabel 12). Het model heeft een hoge overall accuracy (0,962) en een sterke overeenkomst (Cohen's Kappa = 0,734). De F1-score voor klasse dood was 0,667, wat aantoont dat in 67% van de gevallen de pixel juist wordt voorspeld, ondanks de lage aanwezige fracties in de dataset (25% - 38,7%).

Een daling in overall accuracy en Cohen's Kappa is te zien wanneer het model geëvalueerd wordt op de test dataset, die gemixte en zeer gemixte pixels bevat. Gezien de trainingsdataset en validatiedataset voornamelijk pure pixels bevatten (voor klasse levend en bodem althans) en de vrij kleine dataset, is dit niet onlogisch. Merk op dat de testdataset alleen maar bestaat uit gemengde en zeer gemengde levende en bodempixels. Hierdoor kan er geen F1-score berekend worden voor de klasse dood op basis van deze testdataset.

Tabel 12: Resultaten van het temporele convolution neuraal netwerkmodel (Temp. CNN) op de validatie- en testdataset. Verwarringsmatrix, overall accuracy (OA), Cohen's Kappa en de F1-score voor klasse dood worden ook weergegeven.

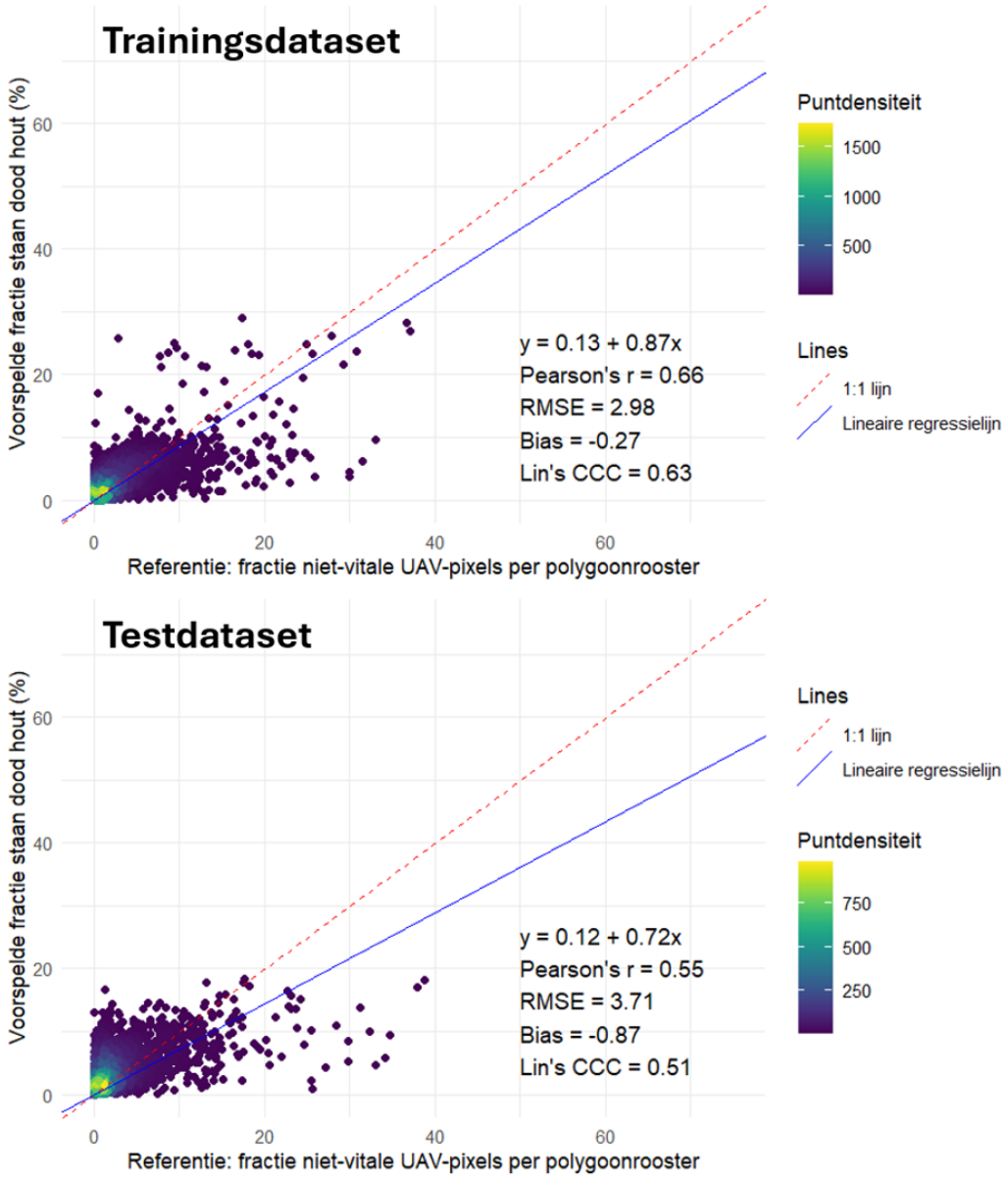
Model		**Validatiedataset**		
Temp. CNN (met gebalanceerde trainingset)		*Dood*	*Levend*	*Bodem*
Predictie	*Dood*	4	0	1
	Levend	3	359	9
	Bodem	0	2	18
	OA	0,962		
	Cohen's Kappa	0,734		
	F1-score dood	0,667		
Model		**Testdataset**		
Temp. CNN (balanced trainingset)		Dood	Levend	Bodem
Predictie	Dood			
	Levend		2500	744
	Bodem		138	409
	OA	0,767		
	Cohens's Kappa	0,355		
	F1-score dood	/		

Desondanks de gedeeltelijk "class imbalance" correctie via het sits package, blijft het model het best presteren voor de meest voorkomende klasse in de data (klasse levend), ten koste van de meer zeldzamere klassen (klassen dood en bodem) (Figuur 83). Over de klasse dood is het model het meest onzeker, gezien dit label weinig voorkomt in de data en bijkomend bestaat uit gemengde en zeer gemengde pixels. De onzekerheid stijgt ook voor de klassen levend en bodem wanneer we gemengde en zeer gemengde pixels (testdataset) vergelijken met de pure pixels (uit de trainings- en validatiedataset).



Figuur 83: Vergelijking van de voorspellingsonzekerheid (Shannon entropie) per referentielabel (levend, dood en bodem) voor het temporele convolutie neuraal netwerk-classificatiemodel voor de trainings-, validatie- en testdatasets (bovenaan vermeld).

De voorspellingen o.b.v. het temporele CNN-regressiemodel hadden een systematische onderschatting (negatieve bias) t.o.v. de referentiedata (Figuur 84). Dit is te verklaren doordat de meeste trainingsdata zeer lage percentages aan staand dood hout bevatten. De maximale waarde voor aandeel staand dood hout in de referentiedataset was slechts 38,7%. Hoe het model presteert bij extrapolatie (epistemische onzekerheid) kunnen we op basis van onze huidige data niet testen. Er is een gemiddelde positieve correlatie (r = 0,55) tussen beide variabelen, maar de concordantie is eerder zwak (ccc = 0,51). De RMSE van het model is 3,71%.



Figuur 84: Puntenplot tussen de referentiedata (x-as) en de voorspelde data (y-as) van de fractie staand dood hout op basis van het temporele convolutie neuraal netwerk-regressiemodel. De bovenste figuur geeft de vergelijking voor de trainingsdataset. De onderste figuur geeft de vergelijking voor de validatiedataset. De rode stippellijn geeft de 1:1 lijn weer, de blauwe lijn de eenvoudige lineaire regressielijn. De kleuren van de punten geeft de densiteit weer.

6 DISCUSSIE

6.1 DENDROCHRONOLOGIE

6.1.1 Toename groei van grove den in Vlaanderen tussen 1954-2024

Een centrale doelstelling van deze studie was na te gaan of de groei van grove den (*Pinus sylvestris*) in Vlaanderen doorheen de tijd systematisch is veranderd en welke factoren deze ontwikkeling kunnen verklaren. In tegenstelling tot de vooropgestelde hypothese werd geen algemene afname van de groei vastgesteld. Zowel de jaarlijkse toename in stamdoorsnede (*basal area increment*, BAI) als de leeftijdsgecorrigeerde groeireeksen (RCS) vertoonden een significante positieve trend doorheen de onderzoeksperiode (1954-2024), ook na correctie voor leeftijdseffecten, locatieverschillen en individuele boomvariatie. Ook werden geen langdurige groeidepressies (of *legacy effects)* vastgesteld na afzonderlijke extreme hitte en/of droogte episodes, en vertoonde de groei van grove den een snel herstel waarbij de groei terugkeerde naar het voorafgaandelijke groeiniveau of zelfs hoger lag. Dit getuigt van een grote veerkracht van de bemonsterde, overlevende bomen.

De aanvullende analyse met GAM's liet echter zien dat deze positieve ontwikkeling niet uniform was tussen locaties. Hoewel over alle locaties gezamenlijk een positieve ontwikkeling werd vastgesteld, nam de groeitoename vanaf een omslagpunt rond 1924 gemiddeld geleidelijk af. Bovendien vertoonden 32 van de 50 locaties een significante temporele trend, waarbij zowel stijgende als dalende trends werden vastgesteld. De resultaten wijzen er bijgevolg niet op dat Vlaamse grove dennenbestanden gedurende de twintigste en vroege eenentwintigste eeuw een algemene groeiverzwakking hebben ondergaan, maar wijzen wel op een complexe en ruimtelijk heterogene temporele ontwikkeling van de groei. Deze ruimtelijke heterogeniteit kwam ook tot uiting in de recente groeidynamiek. Hoewel zowel de langetermijntrend als de vijfjarig trend op veel locaties positief was, wees de analyse van de tweede afgeleide erop dat de huidige groeitoename op verschillende locaties eerder afzwakte in plaats van verder te versnellen. Dit suggereert dat een positieve temporele trend over de langere periode niet noodzakelijk betekent dat de groei momenteel verder toeneemt. De recente vertraging van de groei kan daarom worden beschouwd als een mogelijk signaal dat de eerder waargenomen groeibevorderende omstandigheden minder sterk worden of dat negatieve omgevingsfactoren, zoals droogte en hitte, een steeds grotere rol beginnen te spelen.

De waargenomen toename in groei voor de bestudeerde grove dennen in Vlaanderen contrasteert met verschillende recente Noord-West Europese studies waarin bij diverse boomsoorten een toenemende groeibeperking door droogte en hitte werd vastgesteld, vooral in warmere en drogere regio's van Europa (Babst *et al*., 2019; Senf *et al*., 2020; Schuldt *et al.*, 2020). Ook voor *P. sylvestris* werden sterke groeireducties na extreme droogtegebeurtenissen aangetoond, waarbij de omvang van de respons afhankelijk was van lokale groeiplaatscondities en de voorgeschiedenis van droogtestress (Bose *et al*., 2020; 2024; Herrero *et al*., 2023). Het ontbreken van een algemene historische groeidaling betekent daarom niet dat grove den in Vlaanderen ongevoelig is voor klimaatverandering. **De resultaten suggereren eerder dat groeibevorderende veranderingen in de groeicondities gedurende een groot deel van de onderzoeksperiode de toenemende negatieve effecten van klimaatstress konden compenseren**. De afzwakkende groeitoename vanaf circa 1924 en de verschillen tussen locaties suggereren echter dat deze compensatie niet constant was doorheen de tijd en evenmin op alle locaties in dezelfde mate optrad.

De positieve groeitrend in de bestudeerde grove dennen in Vlaanderen sluit aan bij het bredere Europese patroon van verhoogde bosgroei gedurende een groot deel van de tweede helft van de twintigste eeuw (Pretzsch *et al*., 2014). Verschillende mechanismen zijn hiervoor naar voren geschoven, waaronder een verhoogde atmosferische CO_2-concentratie, veranderingen in stikstofbeschikbaarheid, langere groeiseizoenen en veranderingendoor beheer (Bontemps *et al*., 2010; Pretzsch *et al*., 2014). In Vlaanderen werd grove den vanaf de 2de helft van de 19de eeuw op grote schaal aangeplant op voormalige heidegronden en voedselarme zandbodems (Lust *et al*., 2000; Verheyen *et al*., 2021). Veranderingen in atmosferische depositie en groeicondities kunnen hebben bijgedragen aan de ontwikkeling van deze bestanden (Lust *et al*., 2000; Verheyen *et al*., 2012). De resultaten uit het stikstofmodel bevestigen noch ontkennen deze mechanismen, vermits we geen groot en direct effect van stikstof op boomgroei hebben vastgesteld. We kunnen deze conclusie echter enkel baseren op recente data (sinds 2000), en kunnen geen uitspraken doen over de invloed van stikstof op de boomgroei voordien.

6.1.2 Toekomstige ontwikkeling van de groei

Hoewel de historische analyses geen algemene afname van de groei lieten zien, wijzen de klimaatprojecties op een mogelijk duidelijke verslechtering van de toekomstige groeicondities. De voorspellingen tonen dat de gemiddelde boomgroei onder de verschillende klimaatscenario's gedurende de 21e eeuw afneemt, waarbij de verschillen tussen scenario's vooral vanaf het midden van de eeuw toenemen. Onder SSP3-7.0 en SSP5-8.5 wordt rond 2060 een negatieve voorspelde boomgroei bereikt. Dit wijst op sterk ongunstige groeicondities en suggereert dat de huidige groeiprestaties van grove den onder deze scenario's niet behouden kunnen blijven. Een negatieve gemiddelde groei is namelijk een indicatie voor wijdverbreide sterfte. De sterkere afname onder de hogere emissiescenario's benadrukt daarbij het belang van de toekomstige ontwikkeling van temperatuur, droogte en hitte voor de groeikracht van grove den in Vlaanderen. Hierbij dient in het achterhoofd gehouden te worden dat de MRCS indices bepaald zijn op basis van veelal homogene bestanden[6], waarbij de variatie te wijten aan het specifieke kalenderjaar (en dus de heersende klimatologische omstandigheden) niet altijd kan gescheiden worden van het leeftijdseffect. Dit kan resulteren in een onderschatting van het klimaatsignaal, vermits de MRCS detrending een deel van het klimaatsignaal wellicht weggefilterd heeft door het te beschouwen als een leeftijdseffect. De klimaatprojecties dienen dus met de nodige nuance geïnterpreteerd te worden, en vertonen waarschijnlijk een onderschatting van het verwachte negatieve effect in de berekende tijdsperiode.

6.1.3 Groeiplaatscondities als context voor groei

De tweede hypothese stelde dat de langetermijngroei van grove den systematisch zou verschillen tussen bodemtypes. Deze hypothese werd niet door onze modelresultaten ondersteund. De geïntegreerde groeiplaatsvariabele (PCA4), waarin bodemtextuur, waterhuishouding en zuurtegraad werden gecombineerd, vertoonde zowel in het klimaatmodel als in het stikstofmodel geen significant hoofdeffect op het gemiddelde groeiniveau of op de algemene temporele groeitrend. Dit wijst erop dat de bestudeerde groeiplaatscondities binnen de onderzochte Vlaamse bestanden geen eenduidige verklaring vormden voor verschillen in leeftijdsgecorrigeerde groei, noch voor verschillen in de temporele ontwikkeling ervan.

Dit betekent echter niet dat groeiplaatscondities ecologisch onbelangrijk zijn. De significante interacties tussen PCA4 en verschillende klimaatvariabelen tonen juist aan dat de invloed van

[6] 40 van de 50 sites zijn visueel geclassificeerd als 'homogeen' of 'beetje ondergroei', zie bijlage 2. Dit is indicatief voor het gebrek aan leeftijds -en structuurvariatie van de bezochte percelen, alsook voor het volledige Vlaamse grove dennen bestand.

groeiplaatscondities contextafhankelijk is, en mede bepaalt hoe bomen reageren op variërende klimaatomstandigheden. De invloed van groeiplaatskwaliteit lijkt daarmee minder te liggen in een eenvoudig verschil in gemiddeld groeipotentieel en meer in de mate waarin bomen onder verschillende klimaatomstandigheden hun groeipotentieel kunnen benutten. Dit sluit aan bij onderzoek waaruit blijkt dat de respons van bomen op droogte en andere klimaatextremen afhankelijk is van lokale bodem- en watercondities (Gazol *et al.,* 2017; Pardos *et al.*, 2021). Ook de niet te verwaarlozen grootte van het random effect voor *site* wijst op het belang van lokale groeicondities (zie bijlage 10), die niet verklaard worden door de bestudeerde groeiplaatsvariabelen. Dit toont aan dat de groei van grove den in Vlaanderen voor een groot stuk ook verklaard wordt door lokale variatie, die in deze studie niet verder onderzocht kon worden. Het belang van deze lokale variatie in de groeirespons onderstreept de noodzaak van gedifferentieerde, lokaal aangepaste beheersingrepen.

Grove den wordt traditioneel beschouwd als een soort met een brede groeiplaatsecologie en een relatief hoge tolerantie voor voedselarme omstandigheden. Dit verklaart mede het historische succes in Vlaamse heidebebossingen op droge zandgronden (Lust *et al*., 2000; Verheyen *et al*., 2021). Een dergelijke tolerantie betekent echter niet dat watertekort geen beperking vormt. Vooral op bodems met een lage waterbergingscapaciteit kan de combinatie van een hoge potentiële evapotranspiratie en beperkte bodemvochtbeschikbaarheid leiden tot sterke groeireducties (Giuggiola *et al*., 2013; Martín-Benito & Pederson, 2015; Bose *et al*., 2020; Pardos *et al*., 2021).

De afwezigheid van een duidelijk hoofdeffect van de groeiplaatsvariabele kan samenhangen met de historische ontwikkeling van de onderzochte bestanden. Vlaamse grovedennenbestanden zijn sterk beïnvloed door historische bosbouwkundige keuzes, waaronder grootschalige aanplant, en veranderende beheerregimes (Lust *et al*., 2000; Verheyen *et al*., 2021). Hierdoor kunnen huidige groeipatronen het resultaat zijn van een combinatie van bodem, genetische kenmerken en historische behandeling, waardoor een afzonderlijk bodemeffect moeilijk detecteerbaar wordt (Lust *et al*., 2000; Taeger *et al*., 2013).

In tegenstelling tot de groeiplaatsvariabele bleek de actuele bestandsstructuur wel samen te hangen met de groeidynamiek. De negatieve interactie tussen grondvlak en tijd wijst erop dat bomen in bestanden met een hoger actueel grondvlak een minder sterke positieve temporele groeirespons vertoonden. Dit is consistent met de verwachting dat competitie de beschikbaarheid van licht, water en nutriënten per boom kan beperken, met name onder waterbeperkende omstandigheden (Giuggiola *et al*., 2013; Sohn *et al*., 2016). Recente syntheses tonen bovendien aan dat dunning de verhouding tussen groei, watergebruik en klimaatrobuustheid kan beïnvloeden en zo kan leiden tot een tijdelijke groeiversnelling van individuele bomen (Pretzch, 2020; Pardos *et al*., 2021; Zamora-Pereira *et al*., 2021).

De relatie tussen grondvlak en groeitrend moet echter voorzichtig worden geïnterpreteerd, omdat het grondvlak uitsluitend in 2024 werd gemeten en daardoor geen directe maat vormt voor de historische standdichtheid of vroegere concurrentie. De resultaten tonen daarom een verband tussen de huidige bestandsstructuur en de temporele groeirespons, maar laten niet toe om historische veranderingen in competitie of dunning als oorzaak van de waargenomen groeitrend aan te wijzen. Ook de interactie tussen grondvlak en de groeiplaatsvariabele suggereert dat de relatie tussen grondvlak en groeitrend afhankelijk kan zijn van de groeiplaatscontext. Gezien de beperkte temporele informatie over het grondvlak moet de interactie tussen huidig grondvlak en bodemconditie echter vooral als een ecologisch relevante associatie worden beschouwd en niet als bewijs voor een causaal competitie-effect.

Onze resultaten ondersteunen daarmee geen uniforme relatie tussen groeiplaatskwaliteit, actuele competitie en groei. Groeiplaatscondities lijken eerder de context te vormen waarin klimaat en huidige bestandsstructuur samenhangen met de groeirespons. Dit benadrukt het belang van een geïntegreerde benadering waarin niet alleen het gemiddelde groeipotentieel van een groeiplaats wordt beschouwd, maar ook de interactie tussen waterbeschikbaarheid, klimaat en bestandsstructuur. Bovendien noopt de grote lokale variatie tot een gedifferentieerd en lokaal aangepast beheer.

6.1.4 Klimaat als drijvende kracht: temperatuur, water en hitte

Een belangrijk resultaat van onze studie is dat de groei van grove den in Vlaanderen wordt beïnvloed door de interactie tussen temperatuur, waterbeschikbaarheid, de lengte van het groeiseizoen en extreme hitte. Er is geen sprake van een eenvoudig positief of negatief klimaateffect over alle klimaatfactoren heen. Deze complexe respons kan mede samenhangen met de geografische en klimatologische context van Vlaanderen binnen het Europese verspreidingsgebied van grove den. In meer noordelijke gebieden kan temperatuur sterker limiterend zijn, terwijl droogte in warmere en drogere regio's een belangrijkere beperkende factor vormt. In Vlaanderen, waar zowel temperatuur als waterbeschikbaarheid groeibeperkend kunnen worden, kunnen beide factoren en hun onderlinge interactie een belangrijke rol spelen in de groeirespons. Dit kan mede verklaren waarom de klimaatrespons van grove den in Vlaanderen minder eenduidig is dan in regio's waar één dominante limiterende factor sterker op de voorgrond treedt. De resultaten van deze studie suggereren immers dat het effect van temperatuur op groei afhankelijk is van de beschikbare waterhoeveelheid en dat temperatuur zowel groeibevorderend als groeibeperkend kan zijn.

In de onderzoeksperiode (1954-2024) blijken mildere temperaturen en langere groeiseizoenen de groei te hebben ondersteund, terwijl droogte en extreme hitte deze voordelen steeds sterker gingen gaan beperken. De significante interacties tussen jaar en verschillende klimaatvariabelen tonen bovendien aan dat de effecten van de relaties tussen klimaat en boomgroei doorheen de onderzoeksperiode veranderden.

De positieve relatie tussen wintertemperatuur en groei suggereert dat mildere winters hebben bijgedragen aan gunstigere startcondities van het groeiseizoen. Hogere temperaturen in de late winter en vroege lente kunnen de hervatting van cambiale activiteit vervroegen, waardoor de houtvorming eerder in het voorjaar op gang komt (Gruber *et al*., 2010; Swidrak *et al*., 2011; Diers *et al*., 2024). Dit sluit aan bij Europese studies die een vroegere start van het groeiseizoen en afgenomen temperatuurbeperkingen in verband brengen met verhoogde groei in gematigde bossen (Fu *et al.*, 2014; Piao *et al*., 2019). Ook voor grove den in de Noord-Duitse laagvlakte werd recent vastgesteld dat toenemende temperaturen in de late winter de groei konden stimuleren, terwijl de groeigevoeligheid voor zomerdroogte behouden bleef (Diers *et al*., 2024). De positieve relatie tussen het aantal groeigraad-dagen boven 5 °C (GDD_{5}) en groei ondersteunt eveneens het belang van een langer potentieel groeiseizoen. Een langere periode met temperaturen boven de groeidrempel biedt in principe meer tijd voor fotosynthese, cambiale activiteit en houtvorming (Piao *et al.,* 2007; 2019). Ook in West-Europese bossen werden groeitoenames gedeeltelijk gekoppeld aan langere vegetatieperioden en gunstigere temperatuurcondities (Pretzsch *et al*., 2014; Charru *et al*., 2017).

Hogere zomertemperaturen waren in het klimaatmodel gemiddeld geassocieerd met een hogere groei. Dit kan er op wijzen dat temperatuurstijging gedurende een belangrijk deel van de onderzoeksperiode nog groeibevorderend kon werken. De temperatuurrespons van grove den is sterk afhankelijk van de geografische en hydrologische context. Hoewel temperatuur in

koudere groeiseizoenen een belangrijke limiterende factor kan zijn, neemt het belang van waterbeschikbaarheid toe onder warmere en drogere omstandigheden (Babst *et al*., 2019; Herrero *et al*., 2023; Assefa *et al*., 2025). Hogere temperaturen kunnen de atmosferische verdampingsvraag verhogen, waardoor waterverlies via transpiratie en daarmee ook hydraulische stress kan toenemen. Een temperatuurstijging die onder voldoende waterbeschikbaarheid groeibevorderend werkt, kan dus onder droge omstandigheden omslaan in een groeibeperkende factor (Novick *et al*., 2016; Grossiord *et al*., 2020; Anderegg *et al*., 2022). Een toename van het potentiële groeiseizoen leidt niet noodzakelijk tot een evenredige toename van de jaarlijkse groei. Wanneer de hydrologische omstandigheden onvoldoende zijn om de extra groeicapaciteit te ondersteunen, kunnen de voordelen van een langer groeiseizoen daardoor worden beperkt. Dit sluit aan bij experimenteel onderzoek bij Europese beuk en donzige eik, waar chronische opwarming het groeiseizoen verlengde, terwijl een lagere bodemvochtbeschikbaarheid de koolstofassimilatie en groei beperkte (Didion-Gency *et al*., 2024). Ook bij Europese beuk in Noord-Duitsland werd vastgesteld dat toenemende zomerhitte en een hogere atmosferische verdampingsvraag de groeivoordelen van een langer groeiseizoen kunnen verminderen (Leuschner & Bat-Enerel, 2024).

De positieve relatie tussen de juli-SPEI[7] en groei bevestigt het belang van waterbeschikbaarheid. SPEI combineert neerslag en atmosferische verdampingsvraag en kan daardoor droogte karakteriseren vanuit zowel de beschikbaarheid als de atmosferische vraag naar water (Vicente-Serrano *et al*., 2020). In jaren met een vochtige vroege zomer produceerden bomen meer hout, terwijl lagere SPEI-waarden voor juni-juli gepaard gingen met een lagere jaarlijkse aanwas. Ondanks de relatief hoge droogtetolerantie van grove den blijft waterbeschikbaarheid daarmee een belangrijke randvoorwaarde voor groei. Dit is in overeenstemming met onderzoek waaruit blijkt dat grove den weliswaar aangepast is aan relatief droge groeiplaatsen, maar bij langdurige of intense droogte duidelijke groeireducties kan vertonen (Bose *et al*., 2020; 2024; Hartmann *et al*., 2022; Herrero *et al*., 2023).

De significante interacties tussen SPEI-juni-juli, temperatuur en extreme hitte benadrukken bovendien dat de gevolgen van watertekort niet onafhankelijk van de thermische omstandigheden moet worden beschouwd. Bij hogere temperaturen kan de atmosferische verdampingsvraag toenemen, waardoor de groeireactie sterker afhankelijk wordt van de beschikbare bodemvochtigheid (Reich *et al*., 2018; Seneviratne *et al*., 2021). Waterbeschikbaarheid bepaalt daardoor niet alleen rechtstreeks de groeimogelijkheden, maar ook in welke mate bomen kunnen profiteren van hogere temperaturen en een langer groeiseizoen (Novick *et al*., 2016; Grossiord *et al*., 2020; Anderegg *et al*., 2022). De resultaten ondersteunen daarmee het beeld dat temperatuur en droogte niet als volledig afzonderlijke stressoren moeten worden geïnterpreteerd (Grossiord *et al*., 2020).

Een van de meest relevante bevindingen van onze studie is dat het negatieve effect van hittestress op boomgroei gedurende de studieperiode (1954-2024) toenam, wat blijkt uit de significante interactie tussen jaar en hittestress. Er werd daarentegen geen significante verandering doorheen de tijd gevonden voor de respons van groei op waterbeschikbaarheid. Dit hoeft niet te betekenen dat grove dennen in Vlaanderen fysiologisch gevoeliger zijn geworden voor hitte. De veranderende respons kan immers mede het gevolg zijn van veranderingen in de omstandigheden waaronder extreme hitte optreedt, zoals een hogere achtergrondtemperatuur, een grotere atmosferische verdampingsvraag of een gelijktijdige beperking van de waterbeschikbaarheid (Novick *et al*., 2016; Grossiord *et al*., 2020; Anderegg *et*

[7] SPEI – *Standardized Precipitation Evapotranspiration Index* of de genormaliseerde neerslag-evapotranspiratieindex

al., 2022). Op basis van jaarringgegevens kan niet rechtstreeks worden vastgesteld welk fysiologisch mechanisme verantwoordelijk is voor deze temporele verandering in hittestressrespons.

Naast de temporele verandering in de gemiddelde hittestressrespons was ook sprake van aanzienlijke variatie tussen individuele bomen en sites. Hoewel de gemiddelde respons negatief was, reageerden niet alle bomen negatief; sommige reageerden zelfs positief. De negatieve populatierespons kan daarom niet worden geïnterpreteerd als een uniforme respons van alle bomen. Dit suggereert dat individuele bomen in verschillende mate gevoelig zijn voor extreme hitte en dat deze verschillen kunnen samenhangen met lokale omstandigheden of boom-specifieke kenmerken, zoals ook werd aangetoond voor *P. sylvestris* door Martinez del Castillo *et al*. (2024) en Rubio-Cuadrado *et al*. (2024). Ook de duidelijke verschillen tussen sites wijzen erop dat de hittestressgevoeligheid sterk ruimtelijk varieert en daarmee mede afhankelijk kan zijn van de lokale omstandigheden.

Een mogelijke verklaring voor de vastgestelde temporele verandering in hittestressrespons is dat herhaalde droogte- en hitteperioden de fysiologische herstelcapaciteit van bomen kunnen beïnvloeden via effecten op koolstofreserves, de veiligheid van het watertransport in het xyleem en herstelvermogen na stress (Anderegg *et al*., 2015; McDowell *et al*., 2020; Hartmann *et al*., 2022). De resultaten van deze studie geven echter geen duidelijke aanwijzing voor langdurige groeidepressies na individuele extreme droogte- of hittegebeurtenissen. Dit suggereert dat bomen na een extreme stressperiode hun radiale groei doorgaans relatief goed kunnen hervatten onder gunstige omstandigheden. De combinatie van een toenemende negatieve groeirespons tijdens extreme hitte en het ontbreken van duidelijke langdurige groeidepressies wijst er bijgevolg op dat grove den een aanzienlijk herstelvermogen kan vertonen. Deze bevindingen mogen echter niet worden geïnterpreteerd als bewijs voor onbeperkte klimaatbestendigheid. Herhaalde of samengestelde stressgebeurtenissen kunnen immers andere gevolgen hebben dan afzonderlijke gebeurtenissen (Anderegg *et al*., 2020; Hartmann *et al*., 2022), terwijl mogelijke effecten op hydraulische functie, koolstofreserves, krooncondition of mortaliteit niet rechtstreeks uit de onderzochte jaarringreeksen kunnen worden afgeleid.

Een aanvullende fysiologische verklaring voor de vastgestelde temporele verandering in hittestressrespons kan worden gezocht in de waterregulatiestrategie van grove den. De soort vertoont overwegend een isohydrische strategie, waarbij stomatale sluiting het waterverlies beperkt tijdens droogte (Irvine *et al*., 1998; Rehschuh *et al*., 2020). Tegelijkertijd kan een verminderde transpiratie onder gecombineerde hitte en droogte de evaporatieve koeling van bladeren beperken, waardoor de bladtemperatuur en daarmee de thermische belasting van bladeren mogelijk toenemen (Rehschuh & Ruehr, 2022; Gauthey *et al*., 2023). Dit mechanisme werd in de huidige studie echter niet bestudeerd en de toenemende negatieve hiterespons kan daarom niet zonder meer worden toegeschreven aan een fysiologische verandering of aan een afname van de intrinsieke hittebestendigheid van de soort.

De toenemende negatieve respons op extreme hitte moet bovendien niet noodzakelijk worden geïnterpreteerd als een direct effect van hoge temperatuur alleen. Hoewel hitte en droogte in het veld vaak gelijktijdig optreden en daardoor moeilijk van elkaar te onderscheiden zijn, zijn het fysiologisch gezien verschillende stressfactoren. Voor grove den lijkt hoge temperatuur op zichzelf bovendien minder problematisch dan de combinatie van hitte en droogte. Kunert *et al.* (2022) tonen aan dat grove den een relatief hoge temperatuurdrempel voor schade aan het fotosynthetisch apparaat heeft en stellen dat bij deze soort watertekort waarschijnlijk een doorslaggevendere rol speelt dan hoge temperaturen *an sich*. De toenemende negatieve hiterespons die in de huidige studie werd waargenomen, hoeft daarom niet uitsluitend een

direct effect van hoge temperatuur te weerspiegelen, maar kan mede samenhangen met de hydrologische stress die met hete perioden gepaard gaat.

Onze bevindingen passen binnen het bredere concept van samengestelde klimaatextremen (*compound events*), waarbij droogte en hoge temperaturen gelijktijdig optreden. Dergelijke combinaties kunnen sterkere groeireducties veroorzaken dan afzonderlijke droogte- of hittegebeurtenissen (Zscheischler *et al*., 2018; Grossiord *et al*., 2020; Kendon *et al*., 2024). De droogteperioden die in deze studie als belangrijke stressperioden naar voren kwamen, waaronder 1976–1977, 1996 en 2018, passen binnen bredere Europese patronen. De droogte van 1975–1976 en de droogte- en hitteperiode van 2018–2020 gingen gepaard met uitzonderlijke klimaatomstandigheden en wijdverspreide fysiologische stress en vitaliteitsproblemen in Europese bossen, waaronder bossen met grove den (Buras *et al*., 2020; Schuldt *et al*., 2020; Kendon *et al*., 2024; Knutzen *et al*., 2025).

De toename van de gemiddelde groei en de opmerkelijke veerkracht *versus* de toenemende negatieve hitte respons kunnen worden gezien als aanwijzing voor een verschuiving in de klimatologische omstandigheden waaronder grove den zijn groeipotentieel kan benutten. Ze tonen echter niet aan dat reeds een ecologisch omslagpunt is bereikt, noch bij welke combinatie van temperatuur, droogte en hittestress de positieve groeirespons volledig zou verdwijnen. De historische groeitoename en huidige veerkracht kunnen niet zonder meer naar toekomstige klimaatomstandigheden worden geëxtrapoleerd. Naarmate warme en droge omstandigheden frequenter en intenser worden, kan het relatieve belang van waterbeschikbaarheid en extreme hitte verder toenemen.

De toename aan groei en de negatieve respons op extreme hitte moeten daarbij niet als tegenstrijdige resultaten worden beschouwd. De eerste weerspiegelt de netto ontwikkeling van de groei onder veranderende gemiddelde groeicondities, terwijl de tweede wijst op een toenemende gevoeligheid voor specifieke extreme omstandigheden. De toekomstprojecties suggereren bovendien dat deze balans onder verder toenemende klimaatverandering kan verschuiven, waarbij de historische groeivoordelen van hogere temperaturen en een langer groeiseizoen mogelijk niet langer opwegen tegen de negatieve effecten van droogte en extreme hitte (Novick *et al*., 2016; Grossiord *et al*., 2020; Anderegg *et al*., 2022).

6.1.5 Invloed van stikstofdepositie

Het stikstofmodel, gebaseerd op de periode 2000–2024, toonde geen rechtstreeks effect van stikstofdepositie op de gemiddelde boomgroei. Binnen deze periode lijkt stikstofdepositie daarom geen dominante groeibeperkende factor te zijn geweest. De afwezigheid van een significant hoofdeffect betekent echter niet dat stikstof ecologisch irrelevant was. De interacties tussen stikstofdepositie, hittestress en groeiseizoenlengte (GDD_5) tonen aan dat de relatie tussen klimaat en groei afhankelijk kan zijn van de stikstofcontext.

De interacties tussen stikstofdepositie en de klimaatvariabelen moeten voorzichtig worden geïnterpreteerd. Het model toont aan dat de statistische relatie tussen klimaat en groei varieerde met stikstofdepositie in de periode 2000-2024, maar niet welk onderliggend fysiologisch mechanisme daarvoor verantwoordelijk is. Op basis van de beschikbare gegevens kan bijvoorbeeld niet worden vastgesteld of langdurige stikstofdepositie in deze bestanden daadwerkelijk heeft geleid tot stikstofverzadiging, bodemverzuring of veranderingen in nutriëntenverhoudingen. Dergelijke processen vormen mogelijke verklaringen waarom extra stikstof niet langer rechtstreeks tot meer groei leidt, zeker op de zure, voedselarme zandgronden waarop veel Vlaamse grove dennenbestanden voorkomen, maar werden in deze studie niet onderzocht.

Het ontbreken van een rechtstreeks effect van stikstofdepositie op groei in ons model verschilt van studies waarin verhoogde stikstofbeschikbaarheid werd geassocieerd met een hogere bosproductiviteit, vooral in nutriëntarme ecosystemen (de Vries *et al*., 2008; Magnani *et al*., 2007; Etzold *et al.,* 2020). Een mogelijke verklaring is dat stikstof in de onderzochte Vlaamse bestanden niet langer de primaire groeibeperking vormde. Vlaanderen kende gedurende meerdere decennia een relatief hoge stikstofdepositie. Hierdoor is het mogelijk dat stikstof op sommige groeiplaatsen niet langer de primaire groeibeperkende factor vormde, terwijl andere factoren, zoals waterbeschikbaarheid, temperatuur en competitie, relatief belangrijker werden (Bobbink *et al*., 2010; Dise *et al*., 2011; Du & de Vries, 2021).

De interpretatie van de resultaten van het groeimodel met stikstofdepositie wordt bovendien beperkt door de beschikbare temporele gegevens. Ruimtelijk consistente gegevens over stikstofdepositie zijn slechts beschikbaar vanaf 2000. Hierdoor kan het stikstofmodel niet rechtstreeks bepalen in welke mate historische stikstofdepositie heeft bijgedragen aan de positieve groeitrend sinds het midden van de twintigste eeuw. De resultaten tonen enkel dat stikstofdepositie gedurende 2000–2024 geen rechtstreeks effect had op de gemiddelde groei, maar wel samenhing met verschillen in de respons op bepaalde klimaatvariabelen. Stikstofdepositie kan op basis van het stikstofmodel daarom niet als primaire verklaring voor de historische groeitoename worden aangewezen.

6.1.6 Implicaties voor bosbeheer in Vlaanderen

Onze resultaten hebben belangrijke implicaties voor het toekomstige beheer van grovedennenbestanden in Vlaanderen. Hoewel grove den historisch een aanzienlijk groeipotentieel en grote veerkracht vertoonde op zowel voedselarme zandgronden als de rijkere groeiplaatsen, laten de resultaten zien dat de relatie tussen boomgroei, temperatuur, waterbeschikbaarheid en extreme hitte doorheen de tijd is veranderd. Vooral extreme hitte is in de recente periode een belangrijkere negatieve factor voor groei geworden, terwijl de effecten van temperatuur en waterbeschikbaarheid mede afhankelijk zijn van de overige klimaatomstandigheden. Klimaatmodellen projecteren een algemene temperatuurstijging, drogere zomers en een toename van extreme weersfenomenen, waaronder hittegolven. Vermits de resultaten van dit onderzoek een toenemende kwetsbaarheid voor extreme weersfenomen van grove den aantonen, is het sterk aanbevolen om bij het beheer rekening te houden met deze gecombineerde klimaatrisico’s en in te zetten op het verhogen van de algemene klimaatrobuustheid van grove dennenbossen.

De negatieve relatie tussen actuele standdichtheid en de temporele groeirespons suggereert dat competitie een relevante factor kan zijn in de mate waarin individuele bomen gunstige groeicondities benutten. Dit is consistent met de hypothese dat het verminderen van competitie de beschikbaarheid van water en andere hulpbronnen per boom kan vergroten (Giuggiola *et al*., 2013; Sohn *et al*., 2016). De huidige studie toont echter niet rechtstreeks aan dat dunning leidt tot een hogere droogte- of hitteweerbaarheid. Omdat historische standdichtheid en beheerinterventies niet konden worden gereconstrueerd, kunnen causale effecten van dunning niet worden afgeleid. Experimenteel of longitudinaal onderzoek is nodig om rechtstreeks te testen in welke mate vermindering van competitie de respons van grove den op droogte en hitte beïnvloedt. Vanuit de internationale literatuur kan wel worden afgeleid dat gerichte en geleidelijke dunning vooral op droge groeiplaatsen als mogelijke adaptatiemaatregel kan worden overwogen (Ammer, 2016; Sohn *et al*., 2016; Pretzsch *et al*., 2020; Pardos *et al*., 2021). De optimale intensiteit dient daarbij te worden afgestemd op lokale bodem-, water- en bestandscondities, aangezien sterke reducties in standdichtheid het microklimaat en de waterbalans van een bestand kunnen veranderen. De resultaten ondersteunen daarom geen

uniforme beheerstrategie voor alle Vlaamse grovedennenbestanden. Op droge, zandige groeiplaatsen kan het beperken van competitie relevanter worden naarmate droogte en hitte toenemen, terwijl op productievere groeiplaatsen een hogere standdichtheid mogelijk langer kan worden behouden. Beheerbeslissingen moeten daarom worden afgestemd op de combinatie van huidige bestandsstructuur, groeiplaatscondities en verwachte klimaatgevoeligheid.

Naast het beheer van de standdichtheid kan ook structurele en soortendiversiteit bijdragen aan het vergroten van de veerkracht van bossen onder veranderde klimaatomstandigheden (Ammer, 2016; Messier *et al*., 2021). Een meer heterogene bosstructuur kan leiden tot ruimtelijke verschillen in lichtbeschikbaarheid en microklimaat binnen het bestand, waardoor lokale omstandigheden voor bomen en verjonging kunnen worden gebufferd (De Frenne *et al*., 2021; Uhl *et al*., 2025). Het behoud van individuele grote bomen of overstaanders kan hierbij bijdragen aan structurele heterogeniteit en, wanneer deze bomen reproductief vitaal zijn, aan het behoud van lokale zaadbronnen voor natuurlijke verjonging (Keeton & Franklin, 2005). De ruimtelijke verdeling van overstaanders kan bovendien de beschikbaarheid van hulpbronnen en de groei van natuurlijke verjonging beïnvloeden (Palik *et al*., 2003). De potentiële voordelen van diversiteit en structurele heterogeniteit zijn echter afhankelijk van de lokale bestandsstructuur, boomsoortensamenstelling en groeiplaatscondities en worden niet rechtstreeks door de huidige studie aangetoond. De richting en sterkte van diversiteitseffecten kunnen bovendien variëren met de omgevingscontext en de intensiteit en duur van droogtestress (Pretzsch *et al*., 2013; Ratcliffe *et al*., 2017; Serrano-León *et al*., 2025). Ook de relatie tussen biodiversiteit en ecosysteemfunctioneren blijkt contextafhankelijk, waarbij onder meer waterbeschikbaarheid en groeiseizoenlengte een rol kunnen spelen (Ratcliffe *et al*., 2017; Jactel *et al*., 2018; Messier *et al*., 2021).

Onze resultaten geven geen aanleiding tot de aanbeveling om grove den op grote schaal preventief te vervangen. Grove den kan onderdeel blijven uitmaken van de toekomstige boomsoortensamenstelling, waarbij een grotere soorten- en structurele diversiteit en een meer heterogene leeftijdsstructuur kunnen worden nagestreefd. Het behoud van overstaanders, waar mogelijk, is cruciaal in klimaatadaptatie, enerzijds als genenbron voor natuurlijke bosverjonging en lokaal aangepaste jongwas, en anderzijds als onderdeel van een bosstructuur die bijdraagt aan het behoud van een gebufferd microklimaat waarin andere soorten zich beschermd kunnen ontwikkelen.

Hoewel we met deze studie geen causale verbanden konden aantonen tussen klimaatvariabelen en groei, is het verstandig om te verwachten dat de klimaatstress voor grove den in de toekomst zal toenemen door de combinatie van verminderde waterbeschikbaarheid tijdens het groeiseizoen en toenemende hittestress, aangezien deze stressoren nu reeds gepaard gaan met groeireductie. Een dergelijke toename van klimaatstress zal op termijn onvermijdelijk leiden tot hogere sterftecijfers, zoals ook bevestigd door de klimaatprojectie in puntje 5.1.2.8. Om de ecosysteemfunctie, de geassocieerde biodiversiteit en de ecosysteemdiensten van deze bossen te vrijwaren, is het noodzakelijk om in deze bestanden actief te werken aan klimaatadaptatie door middel van een gericht omvormingsbeheer. In grote lijnen kan dit, in navolging van ‘Klimaatvolgend natuurbeheer. Het boslandschap’, bestaan uit:

- Het faciliteren van natuurlijke verjonging van grove den, bijvoorbeeld door afschrapen van de humuslaag, waardoor de minerale bodem wordt geëxposeerd.
- Het pleksgewijs en gespreid over de jaren inbrengen van nieuwe, groeiplaatsgeschikte boomsoorten. De vereiste grootte van de open plek is afhankelijk van de boomsoort en zijn lichtbehoefte. Hiervoor verwijzen we naar de gespecialiseerde literatuur.

- Het zoveel mogelijk behouden van een voldoende gesloten bosmicroklimaat, tenzij de groeiplaatscondities aanleiding geven om de competitie gericht te verminderen in functie van droogtestress.
- Richtwaarden voor het grondvlak die kunnen bijdragen aan het behoud van het microklimaat op bestandsniveau, kunnen worden afgeleid uit de beschikbare literatuur. Deze waarden moeten echter lokaal worden geïnterpreteerd, aangezien de optimale standdichtheid sterk kan verschillen naargelang van de groeiplaatscondities, bestandsstructuur en de aanwezigheid van jonge bomen of natuurlijke verjonging.
- De specifieke invulling van deze maatregelen is sterk locatieafhankelijk, en vereist gedegen terreinkennis. Zoals door de modelleringen aangetoond, bestaat er namelijk heel wat lokale variatie die niet kan ondervangen worden met een uniforme aanpak over de verschillende groeiplaatstypes heen, of zelfs binnen hetzelfde groeiplaatstype.

6.1.7 Beperkingen en toekomstig onderzoek

Hoewel deze studie nieuwe inzichten biedt in de langetermijngroeidynamiek van grove den in Vlaanderen, zijn er verschillende beperkingen bij de interpretatie van de resultaten.

Een eerste belangrijke beperking betreft de beschikbaarheid van historische informatie over groeiplaatscondities, standstructuur en beheer. Het grondvlak was uitsluitend beschikbaar voor de veldopname van 2024. Hierdoor konden historische veranderingen in standdichtheid, competitie en beheerinterventies niet over de volledige groeiperiode worden gereconstrueerd. Het effect van grondvlak moet daarom worden geïnterpreteerd als een relatie tussen de huidige standstructuur en de recente groeidynamiek, en niet als een rechtstreeks historisch competitie-effect. Ook verschillen in herkomstmateriaal en historische beheerpraktijken konden niet in rekening worden gebracht.

Een tweede beperking betreft de temporele beschikbaarheid van stikstofdepositiegegevens. Ruimtelijk consistente gegevens waren slechts beschikbaar vanaf 2000, terwijl Vlaanderen gedurende een groot deel van de tweede helft van de twintigste eeuw een hoge stikstofdepositie kende, die vanaf de jaren 1990 begon af te nemen (Neirynck *et al*., 2013). Hierdoor kon niet worden onderzocht in welke mate de historische stikstofdepositie heeft bijgedragen aan de groeitoename over de volledige studieperiode. Ook mogelijke vertraagde effecten van vroegere depositie, bijvoorbeeld via bodemverzuring of veranderingen in nutriëntenverhoudingen, konden niet rechtstreeks worden gekwantificeerd (Bobbink *et al*., 2010; Neirynck *et al*., 2013).

Een bijkomende databeperking is dat ziekte, insectenaantasting en andere biotische stressfactoren niet als verklarende variabelen konden worden opgenomen. Gegevens over bijvoorbeeld aantasting door insecten of pathogenen en kroonconditie waren niet beschikbaar over de volledige studieperiode. Dergelijke factoren kunnen lokaal of tijdelijk een belangrijke invloed hebben op boomgroei en kunnen bovendien interageren met droogte en hitte (McDowell *et al.,* 2020). De toenemende negatieve respons op extreme hitte kan daarom niet uitsluitend aan directe klimaateffecten worden toegeschreven.

Dat niet alle relevante groeifactoren gelijktijdig in één model konden worden geïntegreerd vormt ook een belangrijke beperking. Door sterke onderlinge correlaties tussen klimaat-, bodemvariabelen, en verschillen in gegevensbeschikbaarheid doorheen de tijd, was het niet mogelijk om één volledig geïntegreerd model over de volledige studieperiode op te stellen. De afzonderlijke modellen maakten het mogelijk om specifieke relaties en interacties te

onderzoeken, maar beperken de mogelijkheid om de relatieve bijdrage van alle factoren rechtstreeks tegenover elkaar te kwantificeren.

Bovendien is deze studie gebaseerd op observationele groeireeksen van bomen die, binnen de onderzochte periode, de daarin voorkomende extreme gebeurtenissen hebben overleefd. De onderzochte bomen kunnen daardoor relatief veerkrachtige individuen vertegenwoordigen, waardoor de resultaten niet zonder meer kunnen worden geëxtrapoleerd naar alle bomen of bestanden van grove den.

Hoewel de mixed-effect-modellen rekening hielden met variatie tussen bomen, groeiplaatsen en jaren, veranderden klimaat, stikstofdepositie, standstructuur en beheer gedurende dezelfde periode gelijktijdig. De gevonden relaties moeten daarom worden geïnterpreteerd als statistische associaties en niet als bewijs voor causale verbanden. Zo kan een waargenomen groeireductie tijdens droge jaren niet eenduidig aan droogte worden toegeschreven, omdat droge jaren vaak ook gepaard gaan met hogere temperaturen en meer extreme hitte. Evenzo kan een verband tussen standdichtheid en groei niet zonder meer als een causaal effect van competitie worden geïnterpreteerd, omdat historische beheermaatregelen en veranderingen in standstructuur niet volledig konden worden gereconstrueerd.

De schijnbare paradox waarbij RCS een stijging vertoont, terwijl hittestress een aantoonbaar negatief effect heeft op de radiale aanwas, laat zich verklaren door processen op zowel populatie- als boomfysiologisch niveau:

- Op populatieniveau (*survivorship bias*): Bomen die ernstig verzwakt raakten of afstierven tijdens de recente droogte- en hittejaren vallen uit de steekproef. De bemonsterde populatie bestaat uitsluitend uit veerkrachtige overlevers, die lokaal kunnen profiteren van een verminderde concurrentie om licht en bodemwater (*release-effect*) door het uitvallen van buurbomen.
- Op boomfysiologisch niveau (ontkoppeling seizoensfasen): Een mogelijke verklaring voor de toename in jaarringbreedte is te vinden in een verlenging van het groeiseizoen, waardoor de kans op voldoende vochtige omstandigheden in het voorjaar toeneemt. Dit kan bijvoorbeeld resulteren in een omvangrijke hoeveelheid vroeghout en een bredere jaarring. De negatieve klimaatrespons op hittestress weerspiegelt vervolgens de fysiologische groeistop tijdens hitte-extremen in de hoogzomer.

Hoewel acute hittestress de potentiële jaargroei dus aantoonbaar reduceert, weegt dit zomerse groeiverlies bij de overlevende individuen over het gehele kalenderjaar genomen nog niet op tegen tegen andere bevorderende factoren, zoals de verlening van het groeiseizoen. De stijging in RCS reflecteert zodoende de fysiologische respons van de overlevende bomen, maar maskeert mogelijks de toegenomen mortaliteit en fysiologische stress op bestands- en landschapsniveau. Vermits er geen verschil vastgesteld werd in groeirespons tussen visueel verzwakte en niet-verzwakte bomen, en er geen dalende groeitrend te zien was bij de verzwakte bomen, blijft de kans bestaan dat het voorkomen van acute sterfte onder de radar bleef. Een belangrijk onderwerp voor vervolgonderzoek is daarom het in kaart brengen van de mate waarin acute sterfte bij grove den voorkomt in Vlaanderen.

Daarnaast geven jaarringreeksen vooral informatie over netto-veranderingen in groei, maar minder rechtstreeks over de fysiologische processen die daaraan ten grondslag liggen. De toenemende negatieve invloed van extreme hitte kan samenhangen met fysiologische processen zoals veranderingen in hydraulische kwetsbaarheid, koolstofbalans, watergebruiksefficiëntie of herstelcapaciteit na droogte (McDowell *et al.,* 2020). Een combinatie

van dendrochronologische gegevens met fysiologische metingen, zoals stabiele isotopenanalyse ($\delta^{13}C$ en $\delta^{18}O$), houtanatomie, bladnutriënten en bodemvochtmetingen, kan helpen om deze mechanismen beter van elkaar te onderscheiden (Gessler & Ferrio, 2022).

Een andere belangrijke onzekerheid betreft de toekomstige balans tussen groeibevorderende en groeibeperkende factoren. De historische groeitoename toont dat gunstige factoren, zoals een langer groeiseizoen en hogere temperaturen, de negatieve effecten van droogte en hitte gedurende een groot deel van de onderzochte periode konden compenseren. De resultaten laten echter niet toe om te bepalen tot welk niveau deze 'compensatie' kan worden gehandhaafd. Evenmin kan op basis van het huidige model worden vastgesteld bij welke toekomstige frequentie of intensiteit van hitte en droogte de netto groeirespons nul of negatief zou worden. Wanneer extreme hitte verder toeneemt, is het daarom mogelijk dat de huidige groeivoordelen van een langer groeiseizoen uiteindelijk onvoldoende worden om de toenemende hittestress te compenseren. Dit vormt een belangrijke onzekerheid voor toekomstige groeiprognoses.

Toekomstig onderzoek zou daarom niet alleen moeten onderzoeken of de klimaatrespons verandert, maar ook bij welke combinatie van temperatuur, droogte, hittestress, standstructuur en bodemcondities de huidige positieve groeirespons kan overgaan in groeistagnatie of zelfs groeiverlies. Langdurige monitoring van groei, vitaliteit en droogteschade, aangevuld met informatie over historische beheermaatregelen, bodemvocht, biotische stress en fysiologische processen, kan helpen om veranderingen in klimaatgevoeligheid te detecteren en mogelijke omslagpunten beter te identificeren. Dit kan bovendien bijdragen aan het tijdig bijsturen van beheermaatregelen.

Ondanks deze beperkingen wijzen de resultaten consistent op een verschuiving in de groeibeperkende omstandigheden. De historische groeitoename van grove den werd niet tenietgedaan door klimaatverandering, maar de positieve effecten van temperatuur en groeiseizoenlengte lijken te worden begrensd door watertekort en, in toenemende mate, door extreme hitte. In welke mate deze compensatie in de toekomst behouden blijft, kan op basis van de huidige gegevens niet worden vastgesteld. Dat vormt tegelijk een belangrijke richting voor verder onderzoek naar de toekomstige klimaatrobuustheid van de Vlaamse grovedennenbestanden.

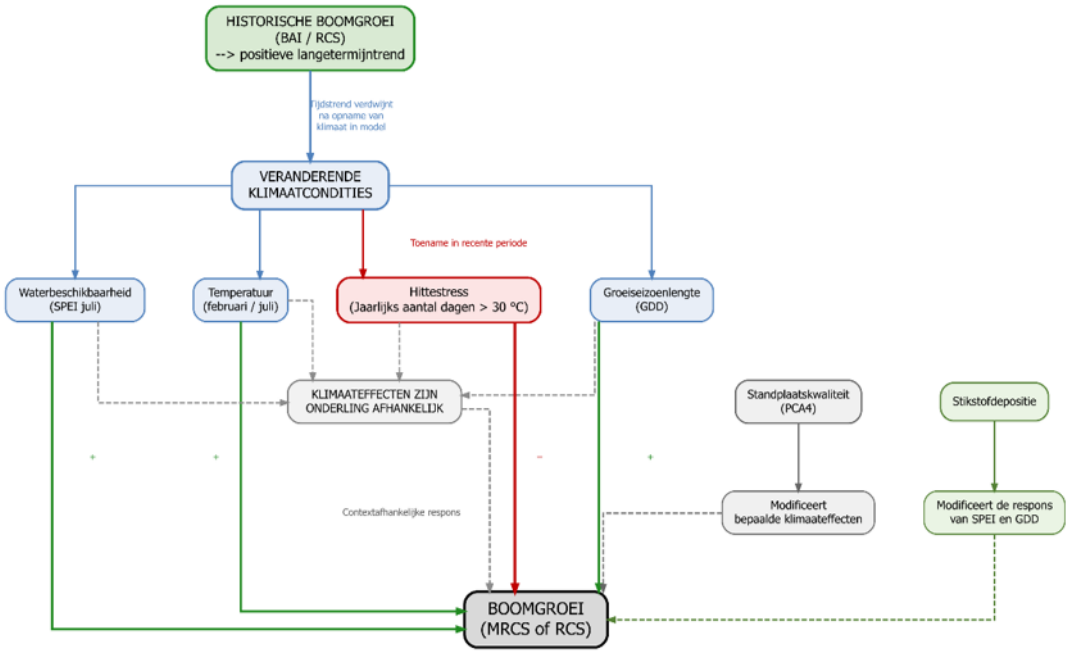
6.1.8 Conclusie

De groei van grove den (*P. sylvestris*) in Vlaanderen gedurende de 70-jaar niet werd gekenmerkt door een algemene groeiverzwakking, maar door een verschuiving in de factoren die doorslaggevend zijn in de groei. Zowel de jaarlijkse stamaangroei (*Basal Area Increment)* als de leeftijdsgecorrigeerde groeireeksen (RCS) vertoonden een positieve langetermijntrend en een opmerkelijke veerkracht zonder *legacy effects*. De historische groeitoename lijkt bovendien sterk verbonden met veranderende klimaatomstandigheden. Wanneer klimaatvariabelen in het model werden opgenomen, verdween de onafhankelijke tijdstrend, wat erop wijst dat gunstigere temperatuur- en groeiseizoencondities een belangrijke bijdrage leverden aan de historische groeiontwikkeling (Figuur 85).

De klimaatgerelateerde groeivoordelen waren afhankelijk van voldoende waterbeschikbaarheid. Hogere temperaturen en een langer groeiseizoen waren onder gunstige vochtcondities geassocieerd met hogere groei, terwijl lage vochtcondities (SPEI) en extreme hitte de groei beperkten. Vooral de toenemende negatieve invloed van extreme hitte doorheen de tijd wijst op een veranderende balans tussen groeibevorderende en groeibeperkende klimaateffecten. Dit betekent niet noodzakelijk dat grove den fysiologisch gevoeliger is

geworden voor hitte, maar kan erop wijzen dat hoge temperaturen steeds vaker optreden onder omstandigheden waarin waterbeschikbaarheid en atmosferische droogtevraag de benutting van het groeipotentieel beperken. Een positieve historische groeitrend betekent niet noodzakelijk dat deze trend zich onder toekomstige klimaatcondities zal voortzetten (Diers *et al.*, 2024). De klimaat-groeimodellering ondersteunt deze interpretatie, aangezien de voorspelde gemiddelde boomgroei onder alle onderzochte klimaatscenario's gedurende de 21e eeuw afneemt. Deze afname wordt sterker in de tweede helft van de eeuw en is het meest uitgesproken onder SSP3-7.0 en SSP5-8.5, waarbij de voorspelde gemiddelde groei rond 2060 negatief wordt. Dit suggereert dat toekomstige klimaatcondities de groeimogelijkheden van grove den aanzienlijk kunnen beperken.

Onze bevindingen zijn relevant in het licht van de toenemende signalen van vitaliteitsverlies, aantastingen en sterfte bij grove den in Vlaanderen in de afgelopen jaren. Hoewel dergelijke waarnemingen niet rechtstreeks aan de in deze studie onderzochte klimaatvariabelen kunnen worden gekoppeld, kunnen klimaatgerelateerde stress en biotische aantastingen elkaar versterken. Droogte en hitte kunnen de fysiologische toestand en herstelcapaciteit van bomen beïnvloeden, waardoor bomen mogelijk kwetsbaarder worden voor secundaire aantastingen (McDowell *et al.*, 2020). De huidige studie kan echter niet bepalen in welke mate klimaatstress heeft bijgedragen aan de recente vitaliteitsproblemen of sterfte in Vlaamse bestanden. Tegelijkertijd onderstrepen deze waarnemingen dat een toename van de gemiddelde groei niet noodzakelijk samengaat met een verbeterde vitaliteit of klimaatweerbaarheid van de bestanden.



Figuur 85: Conceptueel raamwerk van de relaties tussen veranderende klimaatcondities en boomgroei voor grove den in Vlaanderen tussen 1954 en 2024. Veranderingen in temperatuur, waterbeschikbaarheid en groeiseizoenlengte kunnen de groei rechtstreeks beïnvloeden en bepalen gezamenlijk de klimaatgevoeligheid van bomen. Extreme hittestress en groeiplaatscondities kunnen deze klimaatrespons verder versterken of verzwakken, terwijl stikstofdepositie een modulerende rol kan spelen. De figuur illustreert het conceptuele kader van de studie en geeft geen statistisch geteste relaties weer. Volle lijnen geven directe effecten weer, terwijl stippellijnen wijzen op effecten die afhankelijk zijn van andere factoren of omstandigheden. Rode pijlen geven verwachte negatieve effecten weer, groene pijlen positieve effecten en grijze pijlen wisselende effecten.

Groeiplaatscondities, via de geïntegreerde groeiplaatsvariabele die de gezamenlijke variatie in bodemtextuur, grondwaterhuishouding en bodemzuurtegraad samenvat langs één continue milieugradiënt (PCA4), hadden geen eenduidig effect op het gemiddelde groeiniveau, maar beïnvloedden wel de groeirespons in combinatie met klimaat en standdichtheid. Ook de huidige standdichtheid, uitgedrukt als grondvlak, hing samen met de temporele groeirespons: bomen in dichter bezette bestanden vertoonden een zwakkere positieve groeitrend onder de veranderende groeicondities. Stikstofdepositie had in de periode 2000-2024 geen rechtstreeks effect op de gemiddelde groei, maar beïnvloedde wel de relatie met bepaalde klimaatvariabelen. Binnen deze periode lijkt stikstofdepositie daarom eerder een modulerende achtergrondfactor dan een dominante directe groeifactor te zijn geweest. De beperkte temporele beschikbaarheid van depositiegegevens sluit uitspraken uit over de bijdrage van historische stikstofdepositie aan de groeitoename sinds het midden van de twintigste eeuw.

De klimaatrobuustheid van Vlaamse grovedennenbestanden wordt niet door één afzonderlijke factor bepaald, maar komt voort uit de interactie tussen klimaat, groeiplaats en bestandsstructuur. Vooral op droge zandgronden kan het beperken van competitie bijdragen aan een grotere beschikbaarheid van hulpbronnen per boom en daarmee aan een hogere weerbaarheid tegen droogte (Giuggiola *et al*., 2013; Sohn *et al*., 2016). Daarnaast kan een grotere soorten- en structuurdiversiteit bijdragen aan de stabiliteit van bossen door verschillen in functionele eigenschappen en klimaatrespons beter te benutten (Messier *et al*., 2021; Serrano-León *et al*., 2025). Een geleidelijke ontwikkeling naar meer soorten- en structuurrijke bossen is daarom wenselijk. Langdurige monitoring blijft daarbij essentieel om veranderingen in groei, vitaliteit en klimaatgevoeligheid tijdig te detecteren en het beheer gericht bij te sturen.

Samengevat laat deze studie zien dat grove den in Vlaanderen historisch kon profiteren van veranderende groeicondities, maar dat deze groeivoordelen steeds sterker worden begrensd door droogte en extreme hitte. De toekomstige ontwikkeling van grove den zal daarom waarschijnlijk niet alleen afhangen van veranderingen in de gemiddelde temperatuur, maar vooral van de frequentie, intensiteit en combinatie van droogte en hitte, in wisselwerking met groeiplaats en bestandsstructuur. De mate waarin de huidige groeirespons onder verder toenemende klimaatextremen behouden blijft, kan op basis van de huidige gegevens niet worden vastgesteld. Langetermijnmonitoring en onderzoek naar de fysiologische mechanismen achter deze interacties zijn daarom nodig.

6.2 REMOTE SENSING

6.2.1 Luchtbeelden

De jaarlijkse winterbeelden of driejaarlijkse zomerbeelden van Vlaanderen lijken een beter alternatief dan dronebeelden voor het monitoren van de vitaliteit van dennen. RGB-luchtbeelden (zoals de winterbeelden) kunnen via *deep learning* methoden (Möhring *et al.,* 2025) geanalyseerd worden om “kale kruinen” te detecteren, terwijl we op basis van zomerbeelden met een NIR-band via vegetatie-indices ook vitaliteit van bomen kunnen bepalen (Kolić *et al.,* 2015). Er zijn echter wat uitdagingen verbonden met onze luchtbeelden. Ze hebben last van geometrische vervorming en schaduwen binnen het beeld. De geometrische vervormingen maken het vergelijken van datalagen moeilijk doordat boomkruinen kunnen verschuiven tussen beelden uit verschillende jaren, en zelfs tussen een zomer- en een winterbeeld uit hetzelfde jaar. Schaduwen in het beeld zorgen ervoor dat we moeilijk uitspraken over de vitaliteit kunnen doen, met name in de beschaduwde delen van het bos.

Winterbeelden hebben bijkomend nog een probleem. Niet-groene pixels zijn doorgaans afkomstig van een niet-wintergroene onderbegroeiing (kruid- en struiklaag), kale bodem, kale kronen van loofbomen in wintertoestand of van dode naaldbomen. Als een *random forest* model dit onderscheid van jaar op jaar betrouwbaar zou kunnen opvolgen, zou dalingen in vitaliteit (het aantal vitale pixels) wel opgevolgd kunnen worden voor naaldbomen. Echter bleken de modellen niet voldoende robuust door de hoge variabiliteit van de winterluchtbeelden van 2023. Beelden werden verzameld over zeven verschillende vliegdagen, verspreid over verschillende fenologische stadia.

De zomerbeelden met extra NIR band lieten beter toe te detecteren wanneer een kroon volledig dood is. Toch is het, omwille van (i) de temporele gap tussen het zomerbeeld van 2021 en de dronebeelden van D'Hulster (2024), (ii) de geometrische verstoringen en (iii) het verschil in spatiale resolutie (3,14 cm versus 40 cm per pixel) moeilijk om alle niet-vitale delen op de zomerbeelden correct manueel aan te duiden. Dit werd wel uitgestest voor de ontwikkeling van een deep learning object detectie model (YOLO), maar de resultaten waren minder accuraat dan verwacht.

Otsu drempelwaarde bepaling op basis van de NDVI-waarden van Sentinel-2 pixels van vitale en niet-vitale dennenkruinen, zorgde wel voor een accuraat onderscheid tussen beiden klassen (OA > 96%). De selectie van de referentiepixels gebeurde op basis van visuele orthointerpretatie gecombineerd met een (bestaande) kaart van de verspreiding van dennenbestanden, gemaakt op basis van satelliettijdsreeksen (Verhulst *et al.,* 2024). Wanneer de optimale drempelwaarde wordt toegepast op volledige zomerbeelden, zijn pixels met lage NDVI-waarden vaak afkomstig van kale kruinen, maar ook soms van donkere objecten (vb. schaduwen), kale bodem en kunstmatig materiaal (vb. beton en asfalt). Schaduwmaskering kan het onderscheiden van schaduwen en kale kruinen verbeteren, terwijl een verdere maskering van hoog groen (vegetatie hoger dan drie meter) op basis van de groenkaart 2021 van Vlaanderen ervoor zorgt dat ook pixels van kunstmatig materiaal, kale bodem en water worden weggefilterd. Het verschil in spatiale resolutie tussen de zomerbeelden (40 cm/pixel) en de Groenkaart Vlaanderen 2021 (1 meter/pixel) zorgt wel voor randeffecten.

Wanneer bovenstaande workflow gecombineerd wordt met de data van Verhulst *et al*. (2024) kunnen de dennenbossen met de sterkst aangetaste zones gevonden worden. Zo lijken bijvoorbeeld de dennenbossen in de buurt van Lommel in 2021 in slechte conditie te vertoeven.

6.2.2 Satellietbeelden

Multispectrale satellieten zoals SPOT-5, RapidEye, PlanetScope, Sentinel-2 of Landsat-8 kunnen niet-vitale sparren of dennen detecteren in de RedEdge, NIR, SWIR of thermale regio (Abdullah, 2019; Arthur *et al.,* 2024; Klinger *et al.,* 2024; Philippe Lejeune z.d.; Université de Liège 2020). De detectie op basis van deze satellieten werkt het best wanneer grote aaneengesloten zones van bomen zijn afgestorven. Het sterven van individuele bomen is moelijker te detecteren (of kwantificeren in geval van een regressiemodel) doordat het signaal vaak gemengd is door omliggen vitale bomen of bodem (Mosig *et al.*, 2026).

Het bestaande rasterproduct van Deadtrees.earth gebruikt Sentinel-2 tijdreeksdata over een periode van vier jaar, waarbij gewerkt wordt met 7-daagse gemiddelde compostiewaarden voor 12 banden, die op basis van een deep learning transformer model omgezet worden naar een aandeel (staand) dood hout. Dit rasterproduct werd geëvalueerd op basis van de dronebeelden van D'Hulster (2024) voor de voorspelde staand dood hout fracties van 2023.

De bias voor dit product (3,51 %) voor onze referentiedata lijkt lager te liggen dan wat de auteurs zelf vaststelden voor hun model (bias = 6 %), waardoor het rasterproduct de fractie staand dood hout in Vlaamse dennenbossen minder lijkt te overschatten dan het globale gemiddelde. Toch ligt de Pearson correlatie (r = 0,46) lager dan die uit de oorspronkelijke publicatie(r = 0,56). Dit wordt verklaart doordat onze referentiewaarden ook laag waren (≤ 38,7 %). Een meer volledige validatie dient te gebeuren over de volledige range van fracties (0-100 %) en over een bredere set van boomsoorten om een beter beeld te krijgen van de accuraatheid van dit product voor alle bossen in Vlaanderen.

Zelf getrainde modellen op basis van Sentinel-2 NDVI- en NDMI-tijdsreeksen lijken aan te geven dat het ontwikkelen van accurate modellen om de vitaliteit van dennen in Vlaanderen te monitoren haalbaar is. Het gebrek aan pure niet-vitale pixels in de referentiedata blijft het grootste struikelblok om accurate modellen te bouwen. Vervolgonderzoek moet zich daarom eerst focussen op het verzamelen van bijkomende velddata vooraleer men verdergaat met de ontwikkeling van machine- of deep learning modellen.

6.3 WETENSCHAPPELIJKE KERNBEVINDINGEN

- **De groeiparadox: klimaat als motor én rem**: In het verleden leek grove den steeds sneller te groeien, maar deze stijging is geen vanzelfsprekendheid voor de toekomst. De historische groeitoename werd in belangrijke mate gedreven door gunstigere klimaatfactoren, zoals warmere zomers, mildere winters en een langer groeiseizoen. Dezelfde klimaatverandering kan echter, wanneer temperatuur- en droogte-extremen toenemen, omslaan van een groeibevorderende naar groeiremmende factor. De groeirespons kan daarbij niet aan één afzonderlijke klimaatvariabele worden toegeschreven: temperatuur en waterbeschikbaarheid werken op elkaar in en bepalen gezamenlijk de uiteindelijke groeirespons.
- **Extreme hitte wordt een steeds belangrijkere groeibeperkende factor**: Hoewel grove den profiteert van een gemiddeld warmere zomer, slaat dit om bij extreme hittestress, hier gekarakteriseerd door het jaarlijks aantal dagen met temperaturen boven 30°C. Het negatieve effect van deze hittedagen op de boomgroei neemt doorheen de onderzochte periode toe. Dit wijst op een afnemende veerkracht van de grove den tegen toenemende hitte-extremen, en wordt bevestigd door een klimaat-groeiprojectie die voorspelt dat de groei tegen 2060 gemiddeld genomen helemaal stilvalt. Dit is een indicatie voor wijdverbreide sterfte van grove den binnen enkele decennia.
- **Grove den vertoont een aanzienlijke veerkracht**: Ondanks de toenemende impact van extreme hitte vertonen de bomen in de onderzochte periode geen duidelijke *legacy effects*. Na een extreme stressperiode keert de groei doorgaans relatief snel terug naar het niveau dat op basis van de heersende omstandigheden verwacht mag worden. Dit wijst op een zekere mate van herstelvermogen. De toenemende negatieve impact van extreme hitte plaatst deze veerkracht echter onder druk en benadrukt dat herstel na individuele gebeurtenissen niet gelijkstaat aan onbeperkte klimaatbestendigheid. Dit wordt opnieuw bevestigd door de klimaat-groeiprojectie, waarbij in een toekomstig klimaat een veel snellere opeenvolging van weersextremen verwacht wordt.
- **Water blijft belangrijk, maar kan de toenemende impact van extreme hitte niet onbeperkt compenseren**: Voldoende waterbeschikbaarheid stimuleert de groei van grove den aanzienlijk, maar het positieve effect neemt af naarmate de gemiddelde zomertemperatuur stijgt. Waterbeschikbaarheid blijft daarmee een belangrijke

voorwaarde voor boomgroei, maar vormt geen onbeperkte buffer tegen de impact van extreme hitte. Dit onderstreept het belang van de interactie tussen verschillende klimaatfactoren.

- **Groeiplaats versterkt de klimaateffecten, maar is niet de regisseur**: De basisgroei hangt sterker af van het algemene klimaat dan van de specifieke groeiplaatskarakteristieken. Toch zorgen de omstandigheden op de locatie zelf nog voor veel groeiverschillen die we niet goed kunnen verklaren. De bodem, waterbeschikbaarheid en lokale groeiplaatscondities kunnen wel mee bepalen hoe hard de klappen van klimaatverandering aankomen. Een gunstige groeiplaats kan de impact van klimatologische stress dus slechts gedeeltelijk bufferen.
- **Geen statistisch significant groeiverschil tussen verzwakte en niet-verzwakte bomen**: Uit de beschikbare groeireeksen werd geen statistisch significant verschil in jaarringgroei vastgesteld tussen visueel verzwakte of meer gezonde bomen. Dit resultaat vraagt om een genuanceerde interpretatie. Het betekent niet dat de waargenomen symptomen onschadelijk zijn. Mogelijk leiden de symptomen nog niet tot een meetbare vermindering van de radiale groei, of treedt de uiteindelijke sterfte relatief abrupt op. Op basis van de gegevens kan evenmin worden vastgesteld of en in welke mate de waargenomen aantastingsbeelden voorspellend zijn voor toekomstige mortaliteit. De resultaten onderstrepen daarom vooral de nood aan langdurige monitoring waarin groei, vitaliteit, aantastingssymptomen en mortaliteit gezamenlijk worden opgevolgd. De combinatie van dendrochronologische groeireeksen met andere fysiologische indicatoren kan daarbij nieuwe mogelijkheden bieden om de relatie tussen klimaatstress, verzwakking en mortaliteit verder te ontrafelen.

Referenties

Abdullah, H. J. (2019). Remote Sensing of European Spruce (*Ips Typographus*, L.) Bark Beetle Green Attack. https://doi.org/10.3990/1.9789036547956

A/B Industriekontor Hensingfors. (1925). Handelsstatistieken en zaadexportregisters van bosbouwproducten uit het Oostzeegebied (1910–1925). Helsingfors, Helsinki.

Agentschap voor Natuur en Bos. (2000). Bosreferentielaag 2000. Geopunt Vlaanderen.

Albers, K., Faasen, T., van der Hoek, W., Hanhart, K., & Mosterdijk, H. (2001). Vademecum Monitoring Natuurinrichting: Praktische handleiding bij ontwerpen van monitoringsplannen voor natuurinrichting. AMINAL, Afdeling Natuur en Vlaamse Landmaatschappij, Brussel.

Aleksandrowicz-Trzcińska, Marta, Stanisław Drozdowski, Marcin Studnicki, en Henryk Żybura. (2018). Effects of Site Preparation Methods on the Establishment and Natural-Regeneration Traits of Scots Pines (*Pinus Sylvestris* L.) in Northeastern Poland. *Forests* 9(11): 717. https://doi.org/10.3390/f9110717

Aleksandrowicz-Trzcińska, Marta, Stanisław Drozdowski, Zbigniew Wołczyk, Kamil Bielak, & Henryk Żybura. 2017. Effects of Reforestation and Site Preparation Methods on Early Growth and Survival of Scots Pine (*Pinus Sylvestris* L.) in South-Eastern Poland. *Forests* 8(11): 421. https://doi.org/10.3390/f8110421

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*(4), 660–684. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001

Ammer, C. (2016). Unravelling the importance of tree species diversity in forests: An ecological perspective. *Forest Ecology and Management*, *376*, 1–8. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.025

Anderegg, W. R. L., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., Hood, S., Lichstein, J. W., Macalady, A. K., McDowell, N., Pan, Y., Raffa, K., & Zeppel, M. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, *208*(3), 674–683. https://doi.org/10.1111/nph.13477

Anderegg, W. R. L., Wu, C., Acil, N., Carvalhais, N., Pugh, T. A. M., Sadler, J. P., & Seidl, R. (2022). A climate risk analysis of Earth's forests in the 21st century. *Science*, *377*(6610), 1099–1103. https://doi.org/10.1126/science.abp9723

Arthur, G., Lisein, J., Cansell, J., Latte, N., Piedallu, C., & Claessens, H. (2024). Spatial and remote sensing monitoring shows the end of the bark beetle outbreak on Belgian and north-eastern France Norway spruce (*Picea abies*) stands. *Environmental Monitoring and Assessment*, *196*(3), 226. https://doi.org/10.1007/s10661-024-12372-0

Assefa, S., Ventura, M., Bravo, F., Giberti, G. S., Olivar, J., Bielak, K., Tonon, G., & Wellstein, C. (2025). Pure and mixed Scots pine forests showed divergent responses to climate variation and increased intrinsic water use efficiency across a European-wide climate gradient. *European Journal of Forest Research*, *144*, 875–892. https://doi.org/10.1007/s10342-024-01731-8

Babst, F., Bouriaud, O., Poulter, B., Trouet, V., Girardin, M. P., & Frank, D. C. (2019). Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Science Advances*, *5*(1), Article eaat4313. https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4313

Baker, J. A., Bell, M. J., Jackson, L. C., Vallis, G. K., Watson, A. J., & Wood, R. A. (2025). Continued Atlantic overturning circulation even under climate extremes. *Nature, 638*, 987–994. https://doi.org/10.1038/s41586-024-08544-0

Bastiaens, J., Brinkkemper, O., Deforce, K., Maes, B., Rövekamp, C., Van den Bremt, P., & Zwaenepoel, A. (2006). Inheemse bomen en struiken in Nederland en Vlaanderen: herkenning, verspreiding, geschiedenis en gebruik. Amsterdam: Boom.

Bastien, C. (2022). Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*): Conseils d'utilisation des provenances et variétés forestières. Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire / INRAE. Version du 19 septembre 2022.

Beguería, S., & Vicente-Serrano, S. M. (2017). SPEI: Calculation of the Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index. R package version 1.7. Available from: https://CRAN.R-project.org/package=SPEI

Biondi, F., & Qeadan, F. (2008). A theory-driven approach to tree-ring standardization: Defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research*, *64*(2), 81–96. https://doi.org/10.3959/2008-6.1

Bischof, M. M., Hanson, M. A., Fulton, M. R., Kolka, K. R., Sebestyen, S. D., & Butler, M. G. (2013). Invertebrate community patterns in seasonal ponds in Minnesota, USA: Response to hydrologic and environmental variability. *Wetlands*, *33*(2), 245–256. https://doi.org/10.1007/s13157-012-0371-9

Bladon, K. D., Silins, U., Landhäusser, S. M., & Lieffers, V. J. (2006). Canopy transpiration of subalpine spruce and fir trees in a variable retention harvested stand. *Agricultural and Forest Meteorology*, *138*(1–4), 213–222. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.05.002

Blumenstein, K., Bußkamp, J., Langer, G. J., Schlößer, R., Parra Rojas, N. M., & Terhonen, E. (2021). *Sphaeropsis sapinea* and associated endophytes in Scots pine: Interactions and effect on the host under variable water content. *Frontiers in Forests and Global Change*, *4*, 655769. https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.655769

BMEL. (2025). Der Wald in Deutschland: Ausgewählte Ergebnisse der vierten Bundeswaldinventur. Berlin: Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL).

Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erisman, J.-W., Fenn, M., Gilliam, F., Nordin, A., Pardo, L., & de Vries, W. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*, *20*(1), 30–59. https://doi.org/10.1890/08-1140.1

Bogachev, M. I., Gafurov, A. M., Iskandirov, P. Y., Kaplun, D. I., Kayumov, A. R., Lyanova, A. I., Pyko, N. S., Pyko, S. A., Safonova, A. N., Sinitca, A. M., Usmanov, B. M. & Tishin, D. V. (2023). Reversal in the drought stress response of the Scots pine forest ecosystem: Local soil water regime as a key to improving climate change resilience. *Heliyon*, *9*(11), e21574. https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e21574

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*(8), 1455–1463. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.019

Boomzorg. (2024). Toenemende plaagdruk van de eikenprocessierups verwacht. Boomzorg.nl.

Bose, A. K., Gessler, A., Bolte, A., Bottero, A., Buras, A., Cailleret, M., Camarero, J. J., Haeni, M., Hereş, A.-M., Hevia, A., Lévesque, M., Linares, J. C., Martinez-Vilalta, J., Matías, L., Menzel, A., Sánchez-Salguero, R., Saurer, M., Vennetier, M., Ziche, D., & Rigling, A. (2020a). Growth and resilience responses of Scots pine to extreme droughts across Europe depend on predrought growth conditions. *Global Change Biology*, *26*(8), 4521–4537. https://doi.org/10.1111/gcb.15153

Bose, A. K., Gessler, A., Büntgen, U., & Rigling, A. (2024). Tamm review: Drought-induced Scots pine mortality – trends, contributing factors, and mechanisms. *Forest Ecology and Management*, *561*, 121873. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121873

Bose, A. K., Moser, B., Rigling, A., Lehmann, M. M., Milcu, A., Peter, M., Rellstab, C., Wohlgemuth, T., & Gessler, A. (2020b). Memory of environmental conditions across generations affects the acclimation potential of Scots pine. *Plant, Cell & Environment*, *43*(5), 1288–1299. https://doi.org/10.1111/pce.13729

Bose, A. K., Rigling, A., Gessler, A., Lehmann, M. M., Brunner, I., Herzog, C., Peter, M., Sorg, J. P., Yang, F., Arend, M., & Schaub, M. (2022). Lessons learned from a long-term irrigation experiment in a dry Scots pine forest: Impacts on traits and functioning. *Ecological Monographs*, *92*(2), e1507. https://doi.org/10.1002/ecm.1507

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*(1), 11–17. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.08.005

Brauwers, C., & De Schrijver, A. (1997). Bodemverzuring en nutriëntenbeschikbaarheid in Vlaamse bossen. Silva Gandavensis, 62, 45–58.

Brodde, L., Adamson, K., Camarero, J. J., Castaño, C., Drenkhan, R., Lehtijärvi, A., Luchi, N., Migliorini, D., Sánchez-Miranda, Á., Stenlid, J., Özdağ, Ş., & Oliva, J. (2019). Diplodia tip blight on its way to the north: Drivers of disease emergence in northern Europe. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 1818. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01818

Brodde, L., Stein Åslund, M., Elfstrand, M., Oliva, J., Wågström, K., & Stenlid, J. (2023). *Diplodia sapinea* as a contributing factor in the crown dieback of Scots pine (*Pinus sylvestris*) after a severe drought. *Forest Ecology and Management*, *549*, 121436. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121436

Buchwal, A., Matulewski, P., Sjöberg, Y., Piermattei, A., Crivellaro, A., Balzano, A., Merela, M., Krže, L., Čufar, K., Kirdyanov, A. V., Bebchuk, T., Arosio, T., & Büntgen, U. (2025). Blue rings in trees and shrubs as indicators of early and late summer cooling events at the northern treeline. *Frontiers in Plant Science*, *15*, 1487099. https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1487099

Buras, A., Rammig, A., & Zang, C. S. (2020). Quantifying impacts of the 2018 drought on European ecosystems in comparison to 2003. *Biogeosciences*, *17*(6), 1655–1672. https://doi.org/10.5194/bg-17-1655-2020

Buras, A., Schunk, C., Zeiträg, C., Herrmann, C., Kaiser, L., Lemme, H., Straub, C., Taeger, S., Gößwein, S., Klemmt, H.-J., & Menzel, A. (2018). Are Scots pine forest edges particularly prone to drought-induced mortality? *Environmental Research Letters*, *13*(2), 025001. https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaa0b4

Bußkamp, J., Langer, G. J., & Langer, E. J. (2020). *Sphaeropsis sapinea* and fungal endophyte diversity in twigs of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in Germany. *Mycological Progress*, *19*, 985–999. https://doi.org/10.1007/s11557-020-01617-0

Camara, G. (2026). e-sensing/sits. GitHub. https://github.com/e-sensing/sits

Camarero, J. J., Bigler, C., Linares, J. C., & Gil-Pelegrín, E. (2011). Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management*, *262*(5), 759–769. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.013

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

Charru, M., Seynave, I., Hervé, J.-C., Bertrand, R., & Bontemps, J.-D. (2017). Recent growth changes in Western European forests are driven by climate warming and structured across tree species climatic habitats. *Annals of Forest Science*, *74*(2), Article 33. https://doi.org/10.1007/s13595-017-0626-1

Cheddadi, R., Vendramin, G. G., Litt, T., François, L., Kageyama, M., Lorentz, S., Laurent, J.-M., De Beaulieu, J.-L., Sadori, L., Jost, A., & Lunt, D. (2006). Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecology and Biogeography*, *15*, 271–282. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00226.x

CNPF Hauts-de-France-Normandie. (2024*).* Le pin sylvestre et le pin laricio de Corse : face au changement climatique, quel avenir ? CNPF Hauts-de-France-Normandie.

Cosyns, E., Jarych, R., Burny, J., Zwaenepoel, A., & Tys, D. (2014). Historische ecologie in Limburg: deelstudie Bosland. Thematisch rapport. Regionaal Landschap Lage Kempen i.s.m. VUB en wvi, in opdracht van de Provincie Limburg (p. 50). Geraadpleegd via http://www.biodiversiteitlimburg.be/03-Bosland.pdf

Databank Ondergrond Vlaanderen. (2026a). DOV-verkenner. Basisdata bodemkartering (1945–1975). Geraadpleegd op 20 april 2026, van https://oefen.dov.vlaanderen.be

Databank Ondergrond Vlaanderen. (2026b). DOV-verkenner. Gemodelleerde GXG (freatisch grondwater). Geraadpleegd op 21 april 2026, van https://oefen.dov.vlaanderen.be

de Becquevort, S., Mckeown, N. J., Blake, M., & Shaw, P. W. (2024). Genetic variation reveals complex population structuring of *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera, Scolytidae) in the UK: Implications for management of this important pest. *Agricultural and Forest Entomology*, *26*(2), 249–261. https://doi.org/10.1111/afe.12612

De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B. R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M. B., Christiansen, D. M., Decocq, G., De Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klinges, D. H., Koelemeijer, I. A., Lembrechts, J. J., Marrec, R., Meeussen, C., Ogée, J., Tyystjärvi, V.,

Vangansbeke, P., & Hylander, K. (2021). Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, *27*(11), 2279–2297. https://doi.org/10.1111/gcb.15569

de Kam, M. (1991). Diseases of poplar caused by fungi and bacteria. In Proceedings of the Meeting of the Comisión Internacional del Chopo (pp. 12–19). Wageningen: De Dorschkamp.

De Keersmaecker, W., Zanaga, D., Senf, C., Viana-Soto, A., Klapper, J., Blickensdörfer, L., Govaere, L., Verbesselt, J. & De Sy, V. (2024). ForestPaths: European tree genus map (Version v0.0.1) [Dataset]. Zenodo. https://doi.org/10.5281/zenodo.13341104

De Kok, G. A. (1985). De introductie en verspreiding van de Grove den (*Pinus sylvestris* L.) in de Antwerpse Kempen (Doctoraal proefschrift). Leuven: Katholieke Universiteit Leuven.

Département de la santé des forêts. (2020). L'état sanitaire du pin sylvestre se dégrade face aux sécheresses successives. Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, Direction générale de l'alimentation.

Depauw, L., De Lombaerde, E., Dhiedt, E., Blondeel, H., Abdala-Roberts, L., Auge, H., Barsoum, N., Bauhus, J., Chu, C., Damtew, A., Eisenhauer, N., Fagundes, M. V., Ganade, G., Gendreau-Berthiaume, B., Godbold, D. L., Gravel, D., Guillemot, J., Hajek, P., Hector, A., Hérault, B., Jactel, H., Koricheva, J., Kreft, H., Liu, X., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nock, C. A., Paquette, A., Parker, J. D., Parker, W. C., Paterno, G. B., Perring, M. P., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P. B., Rewald, B., Scherer-Lorenzen, M., Schnabel, F., Sousa-Silva, R., Weih, M., Zemp, D. C., Verheyen, K., & Baeten, L. (2024). Enhancing tree performance through species mixing: Review of a quarter-century of TreeDivNet experiments reveals research gaps and practical insights. *Current Forestry Reports*, *10*(1), 1–20. https://doi.org/10.1007/s40725-023-00208-y

Desie, E., Muys, B., Casier, M., Fonteyn, W., Van Meerbeek, K., Haesen, S., Van Beek, E., Chevalier, R., Nyssen, B., Thomassen, E., Jense, W., Dassonville, N., Losseau, J., & Badalementi, L. (2024). *Eindrapport klimaatbomen: Opmaak van een lijst en begeleidend document met aangepaste boomsoorten en herkomsten voor Vlaanderen in functie van klimaatverandering*. KU Leuven. Studie in opdracht van het Agentschap voor Natuur en Bos (ANB-GGW-2022-110), 94 pp.

DeSoto, L., Cailleret, M., Sterck, F., Jansen, S., Kramer, K., Robert, E. M. R., Aakala, T., Amoroso, M. M., Bigler, C., Camarero, J. J., Čufar, K., Gea-Izquierdo, G., Gillner, S., Haavik, L. J., Hereş, A.-M., Kane, J. M., Kharuk, V. I., Kitzberger, T., Klein, T., Levanič, T., Linares, J. C., Mäkinen, H., Oberhuber, W., Papadopoulos, A., Rohner, B., Sangüesa-Barreda, G., Stojanović, D. B., Suárez, M. L., Villalba, R., & Martínez-Vilalta, J. (2020). Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. *Nature Communications*, *11*, 545. https://doi.org/10.1038/s41467-020-14300-5

de Vries, W., Solberg, S., Dobbertin, M., Sterba, H., Laubhann, D., Reinds, G. J., Nabuurs, G.-J., Gundersen, P., & Sutton, M. A. (2008). Ecologically implausible carbon response? *Nature*, *451*(7180), E1–E3. https://doi.org/10.1038/nature06579

D'Hulster, T. (2024). Detectie van vitaliteitsverlies bij grove den in Vlaanderen met behulp van multispectrale remote sensing [Masterproef, KU Leuven].

Didion-Gency, M., Vitasse, Y., Buchmann, N., Gessler, A., Gisler, J., Schaub, M., & Grossiord, C. (2024). Chronic warming and dry soils limit carbon uptake and growth despite a longer growing season in beech and oak. *Plant Physiology*, *194*(2), 741–757. https://doi.org/10.1093/plphys/kiad565

Diers, M., Leuschner, C., Dulamsuren, C., Schulz, T. C., Weigel, R. (2024). Increasing Winter Temperatures Stimulate Scots Pine Growth in the North German Lowlands Despite Stationary Sensitivity to Summer Drought. *Ecosystems*, *27*, 428–442. https://doi.org/10.1007/s10021-023-00897-3

Dise, N. B., Ashmore, M., Belyazid, S., Bleeker, A., Bobbink, R., de Vries, W., Erisman, J. W., Spranger, T., Stevens, C. J., & van den Berg, L. (2011). Nitrogen as a threat to European terrestrial biodiversity. In M. A. Sutton, C. M. Howard, J. W. Erisman, G. Billen, A. Bleeker, P. Grennfelt, H. van Grinsven, & B. Grizzetti (Eds.), *The European Nitrogen Assessment: Sources, Effects and Policy Perspectives* (pp. 463–494). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511976988

Ditlevsen, P., & Ditlevsen, S. (2023). Warning of a forthcoming collapse of the Atlantic meridional overturning circulation. *Nature Communications*, *14*, 4254. https://doi.org/10.1038/s41467-023-39810-w

Diwani, S. A., & Millar, C. S. (1987). Pathogenicity of three Lophodermium species on *Pinus sylvestris* L. *European Journal of Forest Pathology*, *17*(1), 53–58. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1987.tb00727.x

De Dobbelaere, I., Coart, E., & Vanden Broeck, A. (2017). Evaluatie van een internationale herkomstenproef: Groei en kwaliteit van verschillende herkomsten. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO).

Dobbertin, M., Wermelinger, B., Bigler, C., Bürgi, M., Carron, M., Forster, B., Gimmi, U., & Rigling, A. (2007). Linking increasing drought stress to Scots pine mortality and bark beetle infestations. *TheScientificWorldJOURNAL*, *7*, 231–239. https://doi.org/10.1100/tsw.2007.58

Drenkhan, R., Tomešová-Haataja, V., Fraser, S., Bradshaw, R. E., Vahalík, P., Mullett, M. S., Martín-García, J., Bulman, L. S., Wingfield, M. J., Kirisits, T., Cech, T. L., Schmitz, S., Baden, R., Tubby, K., Brown, A., Georgieva, M., Woods, A., Ahumada, R., Jankovský, L., Hautkelm, A. K., Adamson, K., Adamčíková, K., Aglietti, C., Boroń, P., Bragança, H., Brown, N. A., Capretti, P., Cleary, M. R., Drenkhan, T., Elvira-Recuenco, M., Faino, L., Agan, A., Krajmerová, D., Laas, M., Luchi, N., Markovskaja, S., Matsiakh, I., Messal, M., Morozova, O. V., Myszkowska, D., Solheim, H., Oskay, F., Pilosio, A., Polmanis, R., Rigling, D., Tabata, M., Solheim, H., Taylor, A., Tsopelas, P., & Barnes, I. (2016). Global geographic distribution and host range of *Dothistroma* species: A comprehensive review. *Forest Pathology*, *46*(5), 408–442. https://doi.org/10.1111/efp.12290

Drijfhout, S., Angevaare, J. R., Mecking, J., van Westen, R. M., & Rahmstorf, S. (2025). Shutdown of northern Atlantic overturning after 2100 following deep mixing collapse in CMIP6 projections. *Environmental Research Letters*, *20*(9), 094062. https://doi.org/10.1088/1748-9326/adfa3b

Drijfhout, S., Angevaare, J. R., Mecking, J., van Westen, R. M., & Rahmstorf, S. (2025). Corrigendum: Shutdown of northern Atlantic overturning after 2100 following deep mixing collapse in CMIP6 projections (2025 Environmental Research Letters 20 094062). *Environmental Research Letters*, *20*(10), 109502. https://doi.org/10.1088/1748-9326/ae09bd

Du, E., van Doorn, M., & de Vries, W. (2021). Spatially divergent trends of nitrogen versus phosphorus limitation across European forests. *Science of the Total Environment*, *771*, Article 145391. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145391

Dubach, V. (2020). Die Braunfleckenkrankheit in der Schweiz. Waldwissen.net, 15 december 2020.

Dufrane, F. (1985). Bos en heide in Limburg: Persoonlijke visie van een bosbouwer met 30 jaar ervaring in Limburg. Brussel: Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, Administratie voor Ruimtelijke Ordening en Leefmilieu (AROL), Dienst Bos- en Groenbeheer

Durrant, T. H., de Rigo, D., Caudullo, G., San-Miguel-Ayanz, J., & Barredo, J. I. (2016). Pinus sylvestris in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In J. San-Miguel-Ayanz, D. de Rigo, G. Caudullo, T. Houston Durrant, & A. Mauri (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species. *Publication Office of the European Union*.

Eckenwalder, J. E. (2009). Conifers of the World: The Complete Reference. Portland, OR: Timber Press. 720 pp. ISBN 978-0-88192-974-4

Ecopedia. (2024). Grove den (*Pinus sylvestris*). Agentschap voor Natuur en Bos. Geraadpleegd op 25 september 2025, https://www.ecopedia.be/boom/grove-den

EPPO. (2025). EPPO Global Database. European and Mediterranean Plant Protection Organization. https://gd.eppo.int

Etzold, S., Ferretti, M., Reinds, G. J., Solberg, S., Gessler, A., Waldner, P., Schaub, M., Simpson, D., Benham, S., Hansen, K., Ingerslev, M., Jonard, M., Karlsson, P.-E., Lindroos, A.-J., Marchetto, A., Manninger, M., Meesenburg, H., Merilä, P., Nöjd, P., Rautio, P., Sanders, T. G. M., Seidling, W., & de Vries, W. (2020). Nitrogen deposition is the most important environmental driver of growth of pure, even-aged and managed European forests. *Forest Ecology and Management*, *458*, Article 117762. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117762

European Food Safety Authority (EFSA), Maggiore, A., Afonso, A., Barrucci, F., & De Sanctis, G. (2020). Climate change as a driver of emerging risks for food and feed safety, plant, animal health and nutritional quality. *EFSA Supporting Publications*, *17*(6), 1881E. https://doi.org/10.2903/sp.efsa.2020.EN-1881

Falbel, D. (2026). Luz: Higher level 'API' for torch. https://mlverse.github.io/luz/

FAVV. (2024). *Bursaphelenchus xylophilus*: Technische richtsnoeren voor operatoren. Federaal Agentschap voor de Veiligheid van de Voedselketen, versie 3, 15 maart 2024.

Federaal Agentschap voor de Veiligheid van de Voedselketen (FAVV). (2024). *Bursaphelenchus xylophilus*: Technische richtsnoeren voor operatoren. DG Controlebeleid, Directie Plantenbescherming en Veiligheid van de Plantaardige Productie, versie 3, 15 maart 2024.

Feichtinger, L. M., Eilmann, B., Buchmann, N., & Rigling, A. (2014). Growth adjustments of conifers to drought and to century-long irrigation. *Forest Ecology and Management*, *334*, 96–105. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.08.008

Frank, D., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, D. C., Mahecha, M. D., Smith, P., van der Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J. G., Ciais, P., Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S. I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavala, M. A., & Zscheischler, J. (2015). Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: Concepts, processes and potential future impacts. *Global Change Biology*, *21*(8), 2861–2880. https://doi.org/10.1111/gcb.12916

Fu, Y. H., Piao, S., Zhao, H., Jeong, S.-J., Wang, X., Vitasse, Y., Ciais, P., & Janssens, I. A. (2014). Unexpected role of winter precipitation in determining heat requirement for spring vegetation green-up at northern middle and high latitudes. *Global Change Biology*, *20(*12), 3743–3755. https://doi.org/10.1111/gcb.12610

Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2010). Drought-induced multifactor decline of Scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species. *Ecosystems*, *13*(7), 978–991. https://doi.org/10.1007/s10021-010-9368-8

Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2011). Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytologist*, *190*(3), 750–759. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03628.x

Gao, B.-C. (1996). NDWI—A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sensing of Environment*, *58*(3), 257–266. https://doi.org/10.1016/S0034-4257(96)00067-3

Gauthey, A., Bachofen, C., Deluigi, J., Didion-Gency, M., D'Odorico, P., Gisler, J., Mas, E., Schaub, M., Schuler, P., Still, C. J., Tunas, A., & Grossiord, C. (2023). Absence of canopy temperature variation despite stomatal adjustment in *Pinus sylvestris* under multidecadal soil moisture manipulation. *New Phytologist*, *240*(1), 127–137. https://doi.org/10.1111/nph.19136

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

Gessler, A., Schaub, M., & McDowell, N. G. (2017). The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *New Phytologist*, *214*(2), 513–520. https://doi.org/10.1111/nph.14340

Gessler, A., & Ferrio, J. P. (2022). Postphotosynthetic fractionation in leaves, phloem and stem. In R. T. W. Siegwolf, J. R. Brooks, J. Roden, & M. Saurer (Eds.), *Stable Isotopes in Tree Rings: Inferring Physiological, Climatic and Environmental Responses* (pp. 391–419). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-92698-4_13

Giuggiola, A., Bugmann, H., Zingg, A., Dobbertin, M., & Rigling, A. (2013). Reduction of stand density increases drought resistance in xeric Scots pine forests. *Forest Ecology and Management*, *310*, 827–835. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.030

Gómez-Gallego, M., Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., Stenlid, J., Lindahl, B. D., & Oliva, J. (2022). Interaction of drought- and pathogen-induced mortality in Norway spruce and Scots pine. *Plant, Cell & Environment*, *45*(8), 2292–2305. https://doi.org/10.1111/pce.14360

Google Earth Engine Authors. (2026). google/earthengine-api. GitHub. https://github.com/google/earthengine-api

Govaere, L., & Leyman, A. (2022). Vlaamse bosinventarisatie Agentschap Natuur en Bos (VBI1: 1997-1999; VBI2: 2009-2018; VBI3: 2019-2021). Brussel: Agentschap voor Natuur en Bos (ANB).

Government of Canada. (2025). Geometric distortion in imagery. Natural Resources Canada. https://natural-resources.canada.ca/maps-tools-publications/satellite-elevation-air-photos/geometric-distortion-imagery

Grossiord, C. (2020). Having the right neighbors: How tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytologist*, *228*(1), 42–49. https://doi.org/10.1111/nph.15667

Gruber, A., Strobl, S., Veit, B., & Oberhuber, W. (2010). Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*, *30*(4), 490–501. https://doi.org/10.1093/treephys/tpq003

Haberstroh, S., Werner, C., Grün, M., Seifert, T., Schindler, D., & Christen, A. (2022). Central European 2018 hot drought shifts Scots pine forest to its tipping point. *Plant Biology*, *24*(7), 1186–1197. https://doi.org/10.1111/plb.13455

Hansen, E., Rahlf, J., Astrup, R., & Gobakken, T. (2023). Taper, volume, and bark thickness models for spruce, pine, and birch in Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *38*(6), 413–428. https://doi.org/10.1080/02827581.2023.2243821

Hargreaves G.H., & Samani Z.A. (1985). Reference crop evapotranspiration from temperature. *Applied Engineering in Agriculture*, *1*(2), 96–99. https://doi.org/10.13031/2013.26773

Hartmann, H., Bastos, A., Das, A. J., Esquivel-Muelbert, A., Hammond, W. M., Martínez-Vilalta, J., McDowell, N. G., Powers, J. S., Pugh, T. A. M., Ruthrof, K. X., & Allen, C. D. (2022). Climate change risks to global forest health: Emergence of unexpected events of elevated tree mortality worldwide. *Annual Review of Plant Biology*, *73*, 673–702. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102820-012804

Hens, M., & Neirynck, J. (2013). Kritische depositiewaarden voor stikstof voor duurzame instandhouding van Europese habitattypen in Vlaanderen: Nota voor WBC Referentiewaarden. *Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek* (INBO).

Herrero, A., González-Gascueña, R., González-Díaz, P., Ruiz-Benito, P., & Andivia, E. (2023). Reduced growth sensitivity to water availability as potential indicator of drought-induced tree mortality risk in a Mediterranean *Pinus sylvestris* L. forest. *Frontiers in Forests and Global Change*, *6*, 1249246. https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1249246

Hlávková, D., & Doležal, P. (2022). Cambioxylophagous Pests of Scots Pine: Ecological Physiology of European Populations—A Review. *Frontiers in Forests and Global Change*, *5*, 864651. https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.864651

Hout Info Bois. (2024). Het Bos in België / La forêt belge. Brussel: Nationaal Centrum voor Technische Informatie over Hout.

Hunziker, S., Begert, M., Scherrer, S. C., Rigling, A., & Gessler, A. (2022). Below average midsummer to early autumn precipitation evolved into the main driver of sudden Scots pine vitality decline in the Swiss Rhône Valley. *Frontiers in Forests and Global Change*, *5*, 874100. https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.874100

Huo, L., Cosimo, L. H. E., Bozzini, A., Bijou, S., Alves De Oliveira, R., Suomalainen, J., Vennervirta, E., Honkavaara, E., & Hakala, T. (2026). A cross-European assessment on the pre-emergence detection of trees attacked by spruce bark beetle using UAV imagery. *Remote Sensing of Environment*, *342*, 115445. https://doi.org/10.1016/j.rse.2026.115445

Huo, L., Koivumäki, N., Oliveira, R. A., Hakala, T., Markelin, L., Näsi, R., Suomalainen, J., Vennervirta, E., Honkavaara, E., & Hyyppä, J. (2024). Bark beetle pre-emergence detection using multi-temporal hyperspectral drone images: Green shoulder indices can indicate subtle tree vitality decline. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, *216*, 200–216. https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2024.07.027

Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. (2025). De Biologische Waarderingskaart: BWK-beschikbaarheid. https://www.vlaanderen.be/inbo/de-biologische-waarderingskaart/bwk-beschikbaarheid/

Irvine, J., Perks, M. P., Magnani, F., & Grace, J. (1998). The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology*, *18*(6), 393–402. https://doi.org/10.1093/treephys/18.6.39

Jactel, H., Gritti, E. S., Drössler, L., Forrester, D. I., Mason, W. L., Morin, X., Pretzsch, H., & Castagneyrol, B. (2018). Positive biodiversity–productivity relationships in forests: Climate matters. *Biology Letters*, *14*(4), Article 20170747. https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0747

Jaime, L., Batllori, E., Margalef, J., & Lloret, F. (2019). Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) mortality is explained by the climatic suitability of both host tree and bark beetle. *Agricultural and Forest Meteorology*, *275*, 112–123. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.05.019

Jump, A. S., Ruiz-Benito, P., Greenwood, S., Allen, C. D., Kitzberger, T., Fensham, R., Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2017). Structural overshoot of tree growth with climate variability and the global

spectrum of drought-induced forest dieback. *Global Change Biology*, *23*(9), 3742–3757. https://doi.org/10.1111/gcb.13636
Keeton, W. S., & Franklin, J. F. (2005). Do remnant old-growth trees accelerate rates of succession in mature Douglas-fir forests? *Ecological Monographs*, *75*(1), 103–118. https://doi.org/10.1890/03-0626
Kendon, E. J., Ciavarella, A., McCarthy, M., Brown, S., Christidis, N., Kay, G., Dunstone, N., Fereday, D., & Pope, J. O., Betts, R. A., Stott, P. A. (2024). Multiperspective view of the 1976 drought–heatwave event and its changing likelihood. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, *150*(758), 232–261. https://doi.org/10.1002/qj.4594
Kerr, H., & Haufe, J. (2011). Thinning practice: A silvicultural guide. Forest Research. https://www.forestresearch.gov.uk/publications/thinning-practice-a-silvicultural-guide/
Kint, V., Aertsen, W., Campioli, M., Vansteenkiste, D., Muys, B., & Ceulemans, R. (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. https://doi.org/10.1007/s10584-012-0465-x
Klesse, S. (2021). Critical note on the application of the “two-third” spline. *Dendrochronologia*, *65*, Article 125786. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125786
Klinger, S., Camarretta, N., Pearse, G. D., Steer, B. S. C., & Paul, T. (2024). Detection of wilding pines with Sentinel-2 and WorldView-3 satellite data. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 54, Article 2. https://doi.org/10.33494/nzjfs542024x271x
Knutzen, F., Averbeck, P., Barrasso, C., Bouwer, L. M., Gardiner, B., Grünzweig, J. M., Hänel, S., Haustein, K., Johannessen, M. R., Kollet, S., Müller, M. M., Pietikäinen, J.-P., Pietras-Couffignal, K., Pinto, J. G., Rechid, D., Rousi, E., Russo, A., Suarez-Gutierrez, L., Veit, S., Wendler, J., Xoplaki, E., & Gliksman, D. (2025). Impacts on and damage to European forests from the 2018–2022 heat and drought events. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, *25*, 77–117. https://doi.org/10.5194/nhess-25-77-2025
Kohnle, U., & Kahle, H.-P. (2021). Kiefernsterben am Oberrhein – Wie sich das Ausfallrisiko mindern lässt. AFZ-*DerWald*, *2021*(2), 16–19.
Kolić, J., Pernar, R., Seletković, A., & Ančić, M. (2015). The importance of CIR aerial imagery in inventory, monitoring and predicting forest condition. *South-east European Forestry*, *6*(2), 191–200. https://doi.org/10.15177/seefor.15-18
Koninklijk Meteorologisch Instituut van België (KMI). (2020). KMI Klimaatrapport 2020. Koninklijk Meteorologisch Instituut van België.
Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut (KNMI). (2020). Het klimaatverhaal van 2020. KNMI.
Kunert, N. (2020). Preliminary indications for diverging heat and drought sensitivities in Norway spruce and Scots pine in Central Europe. iForest – *Biogeosciences and Forestry*, *13*(1), 89–91. https://doi.org/10.3832/ifor3216-012
Kunert, N., & Hajek, P. (2022). Shade-tolerant temperate broad-leaved trees are more sensitive to thermal stress than light-demanding species during a moderate heatwave. *Trees, Forests and People*, *9*, 100282. https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100282
Kunert, N., Hajek, P., Hietz, P., Morris, H., Rosner, S., & Tholen, D. (2022). Summer temperatures reach the thermal tolerance threshold of photosynthetic decline in temperate conifers. *Plant Biology*, *24*(7), 1254–1261. https://doi.org/10.1111/plb.13349
Kunert, N., & Rosner, S. (2025). Heat tolerance of temperate tree species from Central Europe. *Forest Ecology and Management*, *552*, Article 112340. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.112340
Kunsch, H. R. (1989). "The Jackknife and the Bootstrap for General Stationary Observations." *Ann. Statist*. *17* (3) 1217 – 1241. https://doi.org/10.1214/aos/1176347265
Laubhann, D., Sterba, H., Reinds, G. J., & de Vries, W. (2009). The impact of atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: An individual tree growth model. *Forest Ecology and Management*, *258*(8), 1751–1761. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.050
Lazarev, V., Karadžić, D., Marković, M., Pap, P., & Poljaković-Pajnik, L. (2007). The most frequent Lophodermium spp. on Scots pine and Austrian pine and their role in the appearance of other fungi on the needles. *Acta Silvatica & Lignaria Hungarica*, *3*(Special Edition), 53–59. https://doi.org/10.37045/aslh-2007-0013

Leitgeb, E., & Starlinger, F. (2022). Rolle der Kiefern im Klimawandel. *BFW-Praxisinformation*, Wien, (54), 3–6.
Lejeune, P. (2020). Scolytes Région Wallonne: Suivi de l'évolution des attaques de scolytes dans les pessières wallonnes – situation fin juillet 2020. Université de Liège. https://www.gembloux.ulg.ac.be/gestion-des-ressources-forestieres/outilslogiciels/scolytes/
Leuschner, C., & Bat-Enerel, B. (2024). Effects of heat, elevated vapor pressure deficits and growing season length on growth trends of European beech. *Frontiers in Forests and Global Change*. *7*, e1489081. https://doi.org/10.3389/ffgc.2024.1489081
Liang E., Eckstein D. (2009). A Chinese dendrochronological perspective: research, applications, and future prospects. *Dendrochronologia*, *27*(1), 1–9. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.10.002
Liesebach, M. (2022). How do different provenances of Scots pine respond to drought? Thünen Institute of Forest Genetics, 30 June 2022.
Lieutier, F., Långström, B., & Faccoli, M. (2015). The Genus *Tomicus*. In F. E. Vega & R. W. Hofstetter (Eds.), Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species (pp. 371–426). San Diego: Elsevier Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00010-1
Lula, M., Langvall, O., & Karlsson, C. (2025). Regeneration methods for Scots pine and lodgepole pine: A comparison in Central Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *40*(2), 128–137. https://doi.org/10.1080/02827581.2025.2466576
Lust, N., Geudens, G., & Olsthoorn, A. F. M. (2000). Scots pine in Belgium and the Netherlands. *Forest Systems*, *9*(S1), 213–231. https://doi.org/10.5424/685
Magnani, F., Mencuccini, M., Borghetti, M., Berbigier, P., Berninger, F., Delzon, S., Grelle, A., Hari, P., Jarvis, P. G., Kolari, P., Kowalski, A. S., Lankreijer, H., Law, B. E., Lindroth, A., Loustau, D., Manca, G., Moncrieff, J. B., Rayment, M., Tedeschi, V., Grace, J. (2007). The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, *447*(7146), 849–851. https://doi.org/10.1038/nature05847
Martín-Benito, D., & Pederson, N. (2015). Convergence of climate responses ahead of predicted climate change in forested regions. *Journal of Biogeography*, *42*(4), 743–755. https://doi.org/10.1111/jbi.12443
Martín-Gómez, P., Aguilera, M., Pemán, J., Gil-Pelegrín, E., & Ferrio, J. P. (2017). Contrasting ecophysiological strategies related to drought: The case of a mixed stand of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and a submediterranean oak (*Quercus subpyrenaica*). *Tree Physiology*, *37*(11), 1478–1492. https://doi.org/10.1093/treephys/tpx101
Marty, P., Vennetier, M., Lemaire, J., Poncet, M., Perri, H., & Jourdan, A. (2018). Forêts méditerranéennes et alpines face aux changements climatiques : le cas du pin sylvestre en région Provence-Alpes-Côte d'Azur / Mediterranean and Alpine forests facing climate change: the case of Scots pine in Provence-Alpes-Côte d'Azur region. Rapport technique.
Masson, G. (2005). Autécologie des essences forestières: Comment installer chaque essence à sa place. Paris: Lavoisier – Tec & Doc.
Masson, G., & Barthod, C. (2005). La santé des forêts en France: Bilan des réseaux de surveillance. Revue Forestière Française, 57(2), 115–128. https://doi.org/10.4267/2042/5021
Mason, W. L. (2015). Implementing continuous cover forestry in planted forests: Experience with Sitka spruce (*Picea sitchensis*) in the British Isles. *Forests*, *6*(4), 879–902. https://doi.org/10.3390/f6040879
Mastbos. (2024). Geschiedenis en beheer van het Mastbos Breda. Breda: Staatsbosbeheer.
McCarthy, G. D., & Caesar, L. (2023). Can we trust projections of AMOC weakening based on climate models that cannot reproduce the past? *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences, 381*(2262), 20220193. https://doi.org/10.1098/rsta.2022.0193
McDowell, N. G., Allen, C. D., Anderson-Teixeira, K., Aukema, B. H., Bond-Lamberty, B., Dietze, M. C., Grossiord, C., Hanbury-Brown, A., Brando, P. M., Brienen, R. J. W., Cabral, G. A. L., Chao, K.-J., Chave, J., Christoffersen, B. O., Coomes, D. A., Cox, P. M., Fernando, W., Fisher, R. A., Fontana, V., Hartmann, H., Helgason, T. A., McMahon, S. M., & Xu, C. (2020). Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, *368*(6494), Article eaaz9463. https://doi.org/10.1126/science.aaz9463

Messier, C., Bauhus, J., Sousa-Silva, R., Auge, H., Baeten, L., Bilodeau-Gauthier, S., Vítková, L., Drouin, M., Münkemüller, T., Gravel, D., Reich, P. B., Brockerhoff, E. G., & Puettmann, K. (2021). For the sake of resilience and multifunctionality, let's diversify planted forests! *Conservation Letters*, *14*(2), Article e12888. https://doi.org/10.1111/conl.12888

Michel, A., Kirchner, T., Prescher, A.-K., & Schwärzel, K. (Eds.). (2023). Forest Condition in Europe: The 2023 Assessment. ICP Forests Technical Report under the UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution. Eberswalde: Thünen Institute. https://doi.org/10.3220/REP1693910903000

Miettinen, J., Hallikainen, V., Valkonen, S., Hökkä, H., Hyppönen, M., & Rautio, P. (2024). Natural regeneration and early development of Scots pine seedlings after gap cutting in northern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *39*, 1–12. https://doi.org/10.1080/02827581.2024.2303022

Möhring, J., Kattenborn, T., Mahecha, M. D., Cheng, Y., Beloiu Schwenke, M., Cloutier, M., Denter, M., Kania, A., & Fassnacht, F. E. (2025). Global, multi-scale standing deadwood segmentation in centimeter-scale aerial images. *ISPRS Open Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, *18*, 100104. https://doi.org/10.1016/j.ophoto.2025.100104

Moraal, L. G., & Roskams, P. (2010). Biotische aantastingen. In J. den Ouden, B. Muys, F. Mohren, & K. Verheyen (Eds.), Bosecologie en bosbeheer (pp. 437–450). Leuven: Acco.

Mosig, C., Kattenborn, T., Montero Loaiza, D., Vanja-Jehle, J., Brandt, J., Jacobs, N., Khanal, S. & Mahecha, M. D. (2026). Sub-pixel mapping of disturbance and tree mortality dynamics from Sentinel-2 time series around the globe. https://doi.org/10.31223/X5B18W

Möykkynen, T., Fraser, S., Woodward, S., Brown, A., & Pukkala, T. (2017). Modelling of the spread of *Dothistroma septosporum* in Europe. *Forest Pathology*, *47*, e12332. https://doi.org/10.1111/efp.12332

Mullett, M. S., Brown, A. V., Fraser, S., Baden, R., & Tubby, K. V. (2017). Insights into the pathways of spread and potential origins of *Dothistroma septosporum* in Britain. *Fungal Ecology*, *26*, 85–98. https://doi.org/10.1016/j.funeco.2017.01.002

Mullett, M. S., Drenkhan, R., Adamson, K., Boroń, P., Lenart-Boroń, A., Barnes, I., Tomšovský, M., Jánošíková, Z., Adamčíková, K., Ondrušková, E., Queloz, V., Piškur, B., Musolin, D. L., Davydenko, K., Georgieva, M., Schmitz, S., Kačergius, A., Ghelardini, L., Kranjec Orlović, J., Müller, M., Oskay, F., Hauptman, T., Halász, Á., Markovskaja, S., Solheim, H., Vuorinen, M., Heinzelmann, R., Hamelin, R. C., & Konečný, A. (2021). Worldwide genetic structure elucidates the Eurasian origin and invasion pathways of *Dothistroma septosporum*, causal agent of *Dothistroma* needle blight. *Journal of Fungi*, *7*(2), 111. https://doi.org/10.3390/jof7020111

Nadezhdina, N., Čermák, J., Meiresonne, L., & Ceulemans, R. (2007). Transpiration of Scots pine in Flanders growing on soil with irregular substratum. *Forest Ecology and Management*, *243*(1), 1–9. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.012

Nageleisen, L. M., Piou, D., François, D., & Boutte, B. (2010). Les faisceaux sanitaires des essences forestières majeures en France. Paris: Département de la Santé des Forêts, Ministère de l'Agriculture.

Nasirzadehdizaji, R., Balik Sanli, F., Abdikan, S., Cakir, Z., Sekertekin, A., & Ustuner, M. (2019). Sensitivity analysis of multi-temporal Sentinel-1 SAR parameters to crop height and canopy coverage. Applied Sciences, 9(4), 655. https://doi.org/10.3390/app9040655

Nature Today (2018) Kenniscentrum Eikenprocessierups. (2018, 25 november). Dennenprocessierups komt steeds dichter bij Nederland: hoe herken je de levensstadia? *Nature Today*.

Nature Today (2025) Kenniscentrum Eikenprocessierups. (2025, 21 augustus). Vlinders van de dennenprocessierups voor het eerst aangetroffen in Nederland. *Nature Today*.

Natuurpunt. (2024). De opmars van de Dennenprocessierups (*Thaumetopoea pityocampa*) in België: Eerste waarnemingen en uitbreidingsstatistieken. Mechelen: Natuurpunt.be.

Nehrbass-Ahles, C., Frank, D., & Bugmann, H. (2014). The influence of sampling design on tree-ring-based quantification of forest growth. *Global Change Biology*, *20*(9), 2867–2885. https://doi.org/10.1111/gcb.12599

Neirynck, J., Staelens, J., Cools, N., Wils, C., Roet, D., Simons, I., Van den Bril, B., & Louette, G. (2025). Herziening kritische lasten volgens de massabalans-methode. Overschrijding kritische lasten voor verzuring en vermesting per ecosysteemtype in Vlaanderen (Rapporten van het Instituut

voor Natuur- en Bosonderzoek 2025 (39)). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. https://doi.org/10.21436/inbor.129744888

Nian, D., Willeit, M., Wunderling, N., Ganopolski, A., & Rockström, J. (2026). Collapse of the Atlantic meridional overturning circulation would lead to substantial oceanic carbon release and additional global warming. *Communications Earth & Environment*, 7, 295. https://doi.org/10.1038/s43247-026-03427-w

Nie, Z., Qin, L., Xing, P., Meng, X., Meng, X., Qin, K., & Wang, C. (2025). Ultra-high-resolution optical remote sensing satellite identification of pine-wood-nematode-infected trees. *Plants*, *14*(22), 3436. https://doi.org/10.3390/plants14223436

Novick, K. A., Fanning, D. T., Thoresen, B., Baldocchi, D. D., Juang, J. Y., Papale, D., Reichstein, M., Saunders, M., Verma, S., & Sulman, M. (2016). The increasing importance of atmospheric demand for water in regulating terrestrial ecosystem carbon assimilation. *Nature Climate Change*, *6*(11), 1023–1027. https://doi.org/10.1038/nclimate3114

Oosterbaan, A., de Kam, M., & van den Tweel, P. A. (1995). Vitaliteit en achteruitgang van eiken en populieren in Nederland. *Nederlands Bosbouwtijdschrift*, *67*(4), 142–149.

Otsu, N. (1979). A threshold selection method from gray-level histograms. *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics*, *9*(1), 62–66. https://doi.org/10.1109/TSMC.1979.4310076

Ovenden, T. S., Perks, M. P., Clarke, T.-K., Mencuccini, M., & Jump, A. S. (2021). Life after recovery: Increased resolution of forest resilience assessment sheds new light on post-drought compensatory growth and recovery dynamics. *Journal of Ecology*, *109*(9), 3157–3170. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13576

Pajtík, J., Sitková, Z., Marčiš, P., Bošeľa, M., Pavlenda, P., & Konôpka, B. (2022). Radial increment and defoliation of *Pinus sylvestris* (L.) on sandy soils relate to summer temperatures and ground water level. *Central European Forestry Journal*, *68*(2), 78–90. https://doi.org/10.2478/forj-2022-0002

Palátová, E. (2002). Effect of increased nitrogen depositions and drought stress on the development of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) – II. Root system response. *Journal of Forest Science*, *48*(6), 237–247. https://doi.org/10.17221/11881-JFS

Palik, B., Mitchell, R. J., Pecot, S., Battaglia, M., & Pu, M. (2003). Spatial distribution of overstory retention influences resources and growth of longleaf pine seedlings. *Ecological Applications*, *13*(3), 674–686. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0674:SDOORI]2.0.CO;2

Papek, E., Ritzer, E., Biedermann, P. H. W., Cognato, A. I., Baier, P., Hoch, G., Kirisits, T., & Schebeck, M. (2024). The pine bark beetle *Ips acuminatus*: An ecological perspective on life-history traits promoting outbreaks. *Journal of Pest Science*, *97*, 1093–1122. https://doi.org/10.1007/s10340-024-01765-2

Pardos, M., del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Defossez, E., Engel, M., Godvod, K., Jacobs, K., Jansone, L., Jansons, A., Morin, X., Nothdurft, A., Oreti, L., Ponette, Q., Pach, M., Riofrío, J., & Calama, R. (2021). The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. *Forest Ecology and Management*, *481*, Article 118687. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118687

atacca, M., Lindner, M., Lucas-Borja, M. E., Cordonnier, T., Fidej, G., Gardiner, B., Hauf, Y., Jasinevičius, G., Kovats, K., Kurz, W. A., Mattioli, W., Metslaid, S., Nabuurs, G.-J., Pettenella, D., Price, D. T., Schelhaas, M.-J., Seidl, R., & Suominen, A. (2023). Significant increase in forest disturbances since 1950s. EFI Policy Brief 4. *European Forest Institute*. https://doi.org/10.36333/pb4

Pelletier, C., Webb, G., & Petitjean, F. (2019). Temporal convolutional neural network for the classification of satellite image time series. *Remote Sensing*, *11*(5), 523. https://doi.org/10.3390/rs11050523

Petercord, R., & Strasser, L. (2017). Climate change consequences on forest insects and oak defoliation in Germany. *Journal of Applied Entomology*, *141*(8), 612–624. https://doi.org/10.1111/jen.12381

Piao, S., Friedlingstein, P., Ciais, P., de Noblet-Ducoudré, N., Peng, S., & Zhou, L. (2007). Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles*, *21*(3), Article GB3018. https://doi.org/10.1029/2006GB002888

Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, I. A., Fu, Y. H., Huntingford, J. O., Peñuelas, J., Yang, H., Liu, S., & Myneni, R. B. (2019). Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology*, *25*(6), 1922–1940. https://doi.org/10.1111/gcb.14619

Piermattei, A., Garbarino, M., & Urbinati, C. (2014). Structural attributes, tree-ring growth and climate sensitivity of *Pinus nigra* Arn. at high altitude: Common patterns of a possible treeline shift in the central Apennines (Italy). Dendrochronologia, 32(3), 210–219. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.05.002

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team (2024). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-168.

Piotrowska, M. J., Riddell, C., Hoebe, P. N., & Ennos, R. A. (2018). Planting exotic relatives has increased the threat posed by *Dothistroma septosporum* to the Caledonian pine populations of Scotland. *Evolutionary Applications*, *11*(3), 350–363. https://doi.org/10.1111/eva.12562

Portmann, V., Swingedouw, D., Khattab, O., & Chavent, M. (2026). Observational constraints project a ~50% AMOC weakening by the end of this century. *Science Advances*, *12*(16), eadx4298. https://doi.org/10.1126/sciadv.adx4298

Pretzsch, H. (2020). Density and growth of forest stands revisited: Effect of the temporal scale of observation, site quality, and thinning. *Forest Ecology and Management*, *460*, Article 117879. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117879

Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Uhl, E., & Rötzer, T. (2014). Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature Communications*, *5*(1), Article 4967. https://doi.org/10.1038/ncomms5967

Pretzsch, H., Bielak, K., Block, J., Bruchwald, A., Dieler, J., Ehrhart, H.-P., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zasada, M., & Zingg, A. (2013). Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, *132*(2), 263–280. https://doi.org/10.1007/s10342-012-0673-y

Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Brazaitis, G., Coll, L., Droessler, L., Fabrika, M., Forrester, D. I., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., Pach, M., Ponette, Q., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Svoboda, M., Vanhellemont, M., Verheyen, K., Zlatanov, T., & Bravo, F. (2015). Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, *134*. https://doi.org/10.1007/s10342-015-0900-4

Pretzsch, H., Steckel, M., Heym, M., Biber, P., Schütze, G., Uhl, E., Zang, C., & del Río, M. (2020). Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, *139*, 349–367. https://doi.org/10.1007/s10342-019-01233-y

Rahmstorf, S. (2024). The Climate Crisis: Scientific updates on ocean circulation and extreme weather. Potsdam: Potsdam Institute for Climate Impact Research.

Ratcliffe, S., Wirth, C., Jucker, T., van der Plas, F., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Allan, E., Benavides, R., Bruelheide, H., Ohse, B., Paquette, A., Ampoorter, E., Bastias, C. C., Bauhus, J., Bonal, D., Bouriaud, O., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Chećko, E., Dawud, S. M., De Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Haase, J., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.-X., Kambach, S., Kolb, S., Koricheva, J., Liebersgesell, M., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nock, C., Pollastrini, M., Purschke, O., Radoglou, K., Raulund-Rasmussen, K., Roger, F., Ruiz-Benito, P., Seidl, R., Selvi, F., Seiferling, I., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., & Baeten, L. (2017). Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters*, *20*(11), 1414–1426. https://doi.org/10.1111/ele.12849

Ray, D., Berlin, M., Alia, R., Sanchez, L., Hynynen, J., González-Martínez, S., & Bastien, C. (2022). Transformative changes in tree breeding for resilient forest restoration. *Frontiers in Forests and Global Change*, *5*, Article 1005761. https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.1005761

R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Rehschuh, R., Cecilia, A., Zuber, M., Faragó, T., Baumbach, T., Hartmann, H., Jansen, S., & Ruehr, N. K. (2020). Drought-induced xylem embolism limits the recovery of leaf gas exchange in Scots pine. *Plant Physiology*, *184*(2), 852–864. https://doi.org/10.1104/pp.20.00407

Rehschuh, R., & Ruehr, N. K. (2022). Diverging responses of water and carbon relations during and after heat and hot drought stress in *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*, *42*(8), 1532–1548. https://doi.org/10.1093/treephys/tpab141

Reich, P. B., Sendall, K. M., Stefanski, A., Rich, R. L., Hobbie, S. E., & Montgomery, R. A. (2018). Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture. *Nature*, *562*(7726), 263–267. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0582-4

Rigling, A., Bigler, C., Eilmann, B., Feldmeyer-Christe, E., Gimmi, U., Ginzler, C., Graf, U., Mayer, P., Vacchiano, G., Weber, P., Wohlgemuth, T., Zweifel, R., & Dobbertin, M. (2013). Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Global Change Biology*, *19*(1), 229–240. https://doi.org/10.1111/gcb.12038

Roskams, P., & Sioen, G. (2016). Kronenconditie van de Vlaamse bossen: Resultaten van de bosvitaliteitsinventaris 2015 (Rapport INBO.R.2016.11894452). Brussel: Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. https://doi.org/10.2143/INBO.R.2016.11894452

Roskams, P., Sioen, G., & Verschelde, P. (2018). Bosvitaliteitsinventaris 2018: Resultaten uit het bosvitaliteitsmeetnet (Level 1).

Rossi, J.-P., Battisti, A., Avtzis, D. N., Burban, C., Rahim, N., Rousselet, J., Kerdelhué, C., & İpekdal, K. (2025). Warmer and brighter winters than before: Ecological and public health challenges from the expansion of the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*). *Science of The Total Environment*, *970*, Article 179470. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.179470

Sade, N., Gebremedhin, A., & Moshelion, M. (2012). Risk-taking plants: Anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signaling & Behavior*, *7*(7), 767–770. https://doi.org/10.4161/psb.20505

Samec, P., Kučera, A., & Tuček, J. (2020). Soil moisture dynamics and forest transformation under changing climate conditions. *Soil and Water Research*, *15*(2), 85–97. https://doi.org/10.17221/118/2019-SWR

Schmitz, S., Chandelier, A., & Cavelier, M. (2013). Voorkomen en impact van Chalara fraxinea in de Belgische essenbestanden. *Silva Belgica*, *120*(3), 18–24

Schuldt, B., Buras, A., Arend, M., Vitasse, Y., Beierkuhnlein, C., Damm, A., Gharun, M., Grams, T. E. E., Hauck, M., Hajek, P., Hartmann, H., Hilbrunner, E., Hoch, G., Holloway-Phillips, M., Körner, C., Larysch, E., Lübbe, T., Nelson, D. B., Rammig, A., Rigling, A., Rose, L., Ruehr, N. K., Schumann, K., Weiser, F., Werner, C., Wohlgemuth, T., Zang, C., & Kahmen, A. (2020). A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic and Applied Ecology*, *45*, 86–103. https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.04.003

Schwanda, K., Cech, T. L., & Hoch, G. (2022). Vorhandene und neue Schadorganismen an Kiefern. *BFW-Praxisinformation*, 54, 7–11.

Semerci, A., Semerci, H., Çalışkan, B., Çiçek, N., Ekmekçi, Y., & Mencuccini, M. (2017). Morphological and physiological responses to drought stress of European provenances of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *European Journal of Forest Research*, *136*(5), 891–904. https://doi.org/10.1007/s10342-017-1077-4

Senf, C., Buras, A., Zang, C. S., Rammig, A., & Seidl, R. (2020). Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nature Communications*, *11*(1), Article 6200. https://doi.org/10.1038/s41467-020-19924-1

Seneviratne, S. I., Zhang, X., Adnan, M., Badi, W., Dereczynski, C., Di Luca, A., Ghosh, S., Iskandar, I., Kossin, J., Lewis, S., Otto, F. E. L., Pinto, I., Satoh, M., Vicente-Serrano, S. M., Wehner, M., & Zhou, B. (2021). Weather and climate extreme events in a changing climate. In V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou (Eds.), *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 1513–1766). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781009157896.013

Serrano-León, H., Blondeel, H., Glenz, P., Steurer, J., Schnabel, F., Baeten, L., Guillemot, J., Martin-StPaul, N., Skiadaresis, G., Scherer-Lorenzen, M., Bonal, D., Boone, M., Decarsin, R., Druel, H., Godbold,

D. L., Gong, J., Hajek, P., Jactel, H., Koricheva, J., & Bauhus, J. (2025). Multiyear drought strengthens positive and negative functional diversity effects on tree growth response. *Global Change Biology*, *31*(9), e70394. https://doi.org/10.1111/gcb.70394

Sidor, C. G., Camarero, J. J., Popa, I., Badea, O., Apostol, E. N., & Vlad, R. (2019). Forest vulnerability to extreme climatic events in Romanian Scots pine forests. *Science of the Total Environment*, *678*, 721–727. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.021

Sinclair, W. A., Lyon, H. H., & Johnson, W. T. (1987). Diseases of trees and shrubs. Ithaca, NY: Cornell University Press.

Sioen, G., Verschelde, P., & Roskams, P. (2024). Bosvitaliteitsinventaris 2023: Resultaten uit het bosvitaliteitsmeetnet (Level 1). *Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek* 2024 (*13*). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. https://doi.org/10.21436/inbor.102411295

Sioen, G., & Verschelde, P. (2026). Bosvitaliteitsinventaris 2025. Resultaten uit het bosvitaliteitsmeetnet (Level 1). Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2026 (17). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. https://doi.org/10.21436/inbor.141730912

Simon, J., Rennenberg, H., & Sanders, T. G. (2017). Rapid nitrogen nutrition shift in temperate deciduous trees under drought stress. *Frontiers in Plant Science*, *8*, Article 1422. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01422

Sinclair, W. A., Lyon, H. H., & Johnson, W. T. (1987). Diseases of Trees and Shrubs. Cornell University Press, Ithaca, NY, 574 pp. ISBN 0-8014-1517-9.

Socha, J., Hawryło, P., Tymińska-Czabańska, L., Reineking, B., Lindner, M., Netzel, P., Grabska-Szwagrzyk, E., Vallejos, R., & Reyer, C. P. O. (2023). Higher site productivity and stand age enhance forest susceptibility to drought-induced mortality. *Agricultural and Forest Meteorology*, *341*, 109680. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109680

Sohn, J. A., Hartig, F., Kohler, M., Huss, J., & Bauhus, J. (2016). Heavy and frequent thinning promotes drought adaptation in *Pinus sylvestris* forests. *Ecological Applications*, *26*(7), 2190–2205. https://doi.org/10.1002/eap.1373

Steckel, M., del Río, M., Heym, M., Aldea, J., Bielak, K., Brazaitis, G., Černý, J., Coll, L., Collet, C., Ehbrecht, M., Jansons, A., Nothdurft, A., Pach, M., Pardos, M., Ponette, Q., Reventlow, D. O. J., Sitko, R., Svoboda, M., Vallet, P., Wolff, B., & Pretzsch, H. (2020). Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, *461*, 117908. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117908

Sterck, F. J., Song, Y., Houterman, M., van der Sande, M. T., Zuidema, P. A., & Sass-Klaassen, U. (2024). Drought- and heat-induced mortality of conifer trees is explained by leaf and growth legacies. *Science Advances*, *10*(15), eadl4800. https://doi.org/10.1126/sciadv.adl4800

Stubenazy, T., Kohnle, U., & Klädtke, J. (2020). Kiefernwachstum in einer warm-trockenen Klimakulisse. *AFZ-DerWald*, 2/2020, 46–49.

Supran, G., Rahmstorf, S., & Oreskes, N. (2023). Assessing ExxonMobil's global warming projections. *Science*, *379*(6628), eabk0063. https://doi.org/10.1126/science.abk0063

Swart, W. J., & Wingfield, M. J. (1991). Biology and control of *Sphaeropsis sapinea* on *Pinus* species in South Africa. *Plant Disease*, *75*(8), 761–766. https://doi.org/10.1094/PD-75-0761

Swidrak, I., Gruber, A., Kofler, W., & Oberhuber, W. (2011). Effects of environmental conditions on onset of xylem growth in *Pinus sylvestris* under drought. *Tree Physiology*, *31*(5), 483–493. https://doi.org/10.1093/treephys/tpr034

Taeger, S., Zang, C., Liesebach, M., Schneck, V., & Menzel, A. (2013). Impact of climate and drought events on the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenances. *Forest Ecology and Management*, *307*, 30–42. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.053

Terhonen, E.-L., Babalola, J., Kasanen, R., Jalkanen, R., & Blumenstein, K. (2021). *Sphaeropsis sapinea* found as symptomless endophyte in Finland. *Silva Fennica*, *55*(1), Article 10420. https://doi.org/10.14214/sf.10420

Thom, D., Rammer, W., & Seidl, R. (2023). Disturbance interactions amplify rapid changes in European forest ecosystems. *Global Change Biology*, *29*(4), 1012–1026. https://doi.org/10.1111/gcb.16504

Tubby, K., Adamčikova, K., Adamson, K., Akiba, M., Barnes, I., Boroń, P., Bragança, H., Bulman, L., Cech, T. L., Cleary, M., Drenkhan, R., Drenkhan, T., Elvira-Recuenco, M., Enderle, R., Fraser, S., Ghelardini, L., Georgieva, M., Glavendekić, M., Hauptman, T., & Wingfield, M. J. (2023). The increasing threat to European forests from the invasive foliar pine pathogen, *Lecanosticta acicola*. *Forest Ecology and Management*, *536*, 120847. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120847

Ultralytics. (2023). YOLO object detection & segmentation. https://docs.ultralytics.com/

Université de Liège. (2020). Indice de végétation pour les épicéas scolytés | Géoportail de la Wallonie. https://geoportail.wallonie.be/catalogue/21525898-abc1-4a80-b7fc-ff0c56d6a081.html

Van Dam, B. C., & de Kam, M. (1984). Sphaeropsis sapinea (= *Diplodia pinea*), oorzaak van het afsterven van eindscheuten bij *Pinus* in Nederland = Sphaeropsis sapinea (= *Diplodia pinea*), cause of dieback of top shoots with *Pinus* in the Netherlands. *De Dorschkamp*, Mededeling nr. 212.

Vandekerkhove, K. (2012). Soortenrijkdom in structuurarme dennenbossen: contradictio in terminis? *Bosreservatennieuws*, *12*, 22–25.

Vandekerkhove, K., Vanhellemont, M., Thomaes, A., Joye, T., & Nyssen, B. (2018). Maatregelen voor natuurwaarden. In P. Jansen, M. Boosten, M. Cassaert, J. Cornelis, E. Thomassen, & M. Winnock (Eds.), Praktijkboek Bosbeheer (pp. 400–437). Wageningen: Inverde & Stichting Probos.

Van den Bulcke J., Verschuren L., De Blaere R., Vansuyt S., Dekegeleer M., Kibleur P., Pieters O., De Mil T., Hubau W., Beeckman H., Van Acker J., Wyffels F. (2025). Enabling high-throughput quantitative wood anatomy through a dedicated pipeline. *Plant Methods 21*, 11. https://doi.org/10.1186/s13007-025-01330-7

Van den Burg, S., de Kok, J. M., & Engelen, G. (2014). Ecosysteemdiensten in Vlaanderen: Systeemanalyse en indicatoren voor indirecte drivers. Brussel: Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO).

Vanden Borre, J., Westra, T., Van Daele, T., Oosterlynck, P., Paelinckx, D., & Louette, G. (2024). Toestand van de Vlaamse bossen en habitatrichtlijnrapportage. Brussel: Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO)

Van der Linden, S., Van Camp, N., & Van Valckenborgh, J. (2017). Vegetatiekaart 2015. Informatie Vlaanderen.

van Westen, R. M., & Baatsen, M. L. J. (2025). European temperature extremes under different AMOC scenarios in the Community Earth System Model. Geophysical Research Letters, 52(12), e2025GL114611. https://doi.org/10.1029/2025GL114611

van Westen, R. M., van der Wiel, K., Falkena, S. K. J., & Selten, F. (2025). Changing European hydroclimate under a collapsed AMOC in the Community Earth System Model. Hydrology and Earth System Sciences, 29(22), 6607–6630. https://doi.org/10.5194/hess-29-6607-2025

Verdonck, S., De Win, Y., Nutter, T., Van Meerbeek, K., Thomaes, A., De Smedt, P., Dekoninck, W., Hendrickx, F., & Muys, B. (2025). Managing canopy cover to preserve forest microclimate and diverse macroarthropod communities in times of drought. *Journal of Applied Ecology*, *62*, 2582–2593. https://doi.org/10.1111/1365-2664.70137

Verheyen, K., Baeten, L., De Frenne, P., Bernhardt-Römermann, M., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F. S., Hedl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Kirby, K., Kotroczó, Z., Kühn, I., Hermy, M., Major, K., ... Coomes, D. A. (2012). Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology*, *100*(2), 352–365. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01928.x

Verheyen, K., Terryn, R., De Schuyter, W., & Seynaeve, J. (2021). Rijkstrooiselsoorten op arme groeiplaatsen: limits to growth? *Bosrevue*, *97*b, 1–9.

Verhulst, M., Heremans, S., Blaschko, M. B., & Somers, B. (2024). Temporal transferability of tree species classification in temperate forests with Sentinel-2 time series. *Remote Sensing*, *16*(14), 2653. https://doi.org/10.3390/rs16142653

Verstraeten, A., Neirynck, J., Genouw, G., Cools, N., Roskams, P., & Hens, M. (2012). Impact of declining atmospheric deposition on forest soil solution chemistry in Flanders, Belgium. *Atmospheric Environment*, *62*, 50–63. https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2012.08.017

Verstraeten, A., Roskams, P., Neirynck, J., De Vos, B., & Cools, N. (2018). Betere bodemwaterkwaliteit maar nog te veel stikstof in Vlaamse bossen (NB 05-18). INBO Nieuwsbrief.

Vicente-Serrano, S. M., Domínguez-Castro, F., Murphy, C., Hannaford, J., Reig, F., Peña-Angulo, P., Tramblay, Y., Trigo, R. M., Mac Donald, N., Luna, M. Y., McCarthy, G., Van Loon, A. F., Alberich, A., Almorox, J., Allievi, J., Asadi, A. M., Azevedo, T., Beguería, S., ... Zurita-Milla, R. (2020). Global characterization of hydrological and meteorological droughts under future climate change: The importance of timescales, vegetation–CO_2 feedbacks and changes to distribution functions. *International Journal of Climatology*, *40*(5), 2557–2567. https://doi.org/10.1002/joc.6350

Vigren, C., Vospernik, S., Morin, X., Toïgo, M., Bielak, K., Bravo, F., Heym, M., Löf, M., Pach, M., Ponette, Q., Pretzsch, H. (2025). Divergent regional volume growth responses of Scots Pine and Oak stands to climate change in Europe. *Science of the Total Environment*, *969*, 178858. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2025.178858

Vincke, C., & Thiry, Y. (2008). Water table is a relevant source for water uptake by a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand: Evidences from continuous evapotranspiration and water table monitoring. *Agricultural and Forest Meteorology*, *148*(10), 1419–1432. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.04.009

Vlaamse Milieumaatschappij. (2025). VLOPS kaarten – Totale stikstofdepositie (VLOPS25, meteo 2017, emissies 2023). Vlaanderen Datavindplaats Geopunt. Geraadpleegd op 17 maart 2026. https://www.vlaanderen.be/datavindplaats/catalogus/vlops-kaarten-totale-stikstofdepositie-vlops25-meteo-2017-emissies-2023

VMM Klimaatportaal. (s.d.). Klimaatportaal Vlaanderen: Impact van klimaatverandering op bossen en natuur. Aalst. https://vmm.vlaanderen.be/feiten-cijfers/klimaat/klimaatverandering-vlaanderen?activeAccordion=eeb28b9a-2fee-4a1b-9346-e4f19206c693%2Ce670ac5c-eab1-4d3e-af9f-3f78672a419c

Wamelink, W., van Dobben, H., van der Zee, F., van Hinsberg, A., & Bobbink, R. (2023). Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en leefgebieden van Natura 2000; Herziening 2023. Wageningen: *Wageningen Environmental Research*, Rapport 3272. https://doi.org/10.18174/633179

Wang, H., Tetzlaff, D., Soulsby, C., & Buttle, J. (2017). Assessing the environmental controls on Scots pine transpiration and the implications for water partitioning in a boreal headwater catchment. *Agricultural and Forest Meteorology*, *240*–241, 58–66. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.04.002

Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2023). dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.1.4. https://CRAN.R-project.org/package=dplyr

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. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, *23*(2), 201–213. https://doi.org/10.1175/1520-0450(1984)023

Willig, J., Schwarz, J., Comeau, P., Hartmann, H., Kohnle, U., Espelta, J. M., Mäkinen, H., Ogaya, R. & Bauhus, J. (2025). No increased drought-related mortality after thinning: A meta-analysis. *Annals of Forest Science*, *82*, 6. https://doi.org/10.1186/s13595-025-01278-7

Wu, Q. (2020). Geemap: A Python package for interactive mapping with Google Earth Engine. *Journal of Open Source Software*, *5*(51), 2305. https://doi.org/10.21105/joss.02305

Zamora-Pereira, J. C., Yousefpour, R., Cailleret, M., Bugmann, H., & Hanewinkel, M. (2021). Magnitude and timing of density reduction are key for the resilience to severe drought in conifer-broadleaf mixed forests in Central Europe. *Annals of Forest Science*, *78*, 68. https://doi.org/10.1007/s13595-021-01085-w7

Zheng, Y., Li, X., Zhang, Y., Wang, L., Chen, A., & Piao, S. (2024). Global vulnerability of coniferous forests to compound drought-heatwave events. *Environmental Research Letters*, *19*(2), Article 024011. https://doi.org/10.1088/1748-9326/ad1bcf

Zeileis, A., & Grothendieck, G. (2005). zoo: S3 Infrastructure for Regular and Irregular Time Series. *Journal of Statistical Software*, *14*(6), 1–27. https://doi.org/10.18637/jss.v014.i06

Zeileis, A., Leisch, F., Hornik, K., & Kleiber, C. (2002). strucchange: An R Package for Testing for Structural Change in Linear Regression Models. *Journal of Statistical Software*, *7*(2), 1–38. https://doi.org/10.18637/jss.v007.i02

Zscheischler, J., Westra, S., van den Hurk, B. J. J. M., Seneviratne, S. I., Ward, P. J., Pitman, A., AghaKouchak, A., Bresch, D. N., Leonard, M., Wahl, T., & Zhang, X. (2018). Future climate risk from compound events. *Nature Climate Change*, *8*(6), 469–477. https://doi.org/10.1038/s41558-018-0156-3

Zubek, S., Rożek, K., Stefanowicz, A. M., Błaszkowski, J., & Stanek, M. (2022). Experimental assessment of forest floor geophyte and hemicryptophyte impacts on arbuscular mycorrhizal fungi diversity. *Plant and Soil*, *478*(1), 115–128. https://doi.org/10.1007/s11104-022-05610-2

Zweifel, R., Etzold, S., Sterck, F., Gessler, A., Anfodillo, T., Mencuccini, M., von Arx, G., Lazzarin, M., Haeni, M., Feichtinger, L., Meusburger, K., Knuesel, S., Walthert, L., Salmon, Y., Bose, A. K., Schoenbeck, L., Hug, C., De Girardi, N., Giuggiola, A., Schaub, M., & Rigling, A. (2020). Determinants of legacy effects in pine trees – implications from an irrigation-stop experiment. *New Phytologist*, *227*(4), 1081–1096. https://doi.org/10.1111/nph.16582

Bijlage

Bijlage 1. Het veldopnameformulier voor het verzamelen van alle terreingegevens.

Terreinnotities SWO dennen			
Naam plot			
Afkorting plot			
Coördinaten (Google Maps)	Breedtegraad	Lengtegraad	
Naam beheerder			
Waarnemers			
Datum terreinbezoek			
Bodemtextuurklasse			
Drainageklasse			
Stikstofdepositie (kg/ha/jaar)			
Weersomstandigheden	bewolkt	zon	opklaringen
	wind	regen	
Grondvlak (x4) (m²/ha)	…	…	…
Hoofdboomsoorten	…	…	…
Nevenboomsoorten	…	…	…
Exploitatiesporen	sleepschade	insporing	
Aanwezigheid rabatten	ja	nee	
Bosstructuur	homogeen	beetje ondergroei	heterogeen
% sterfte			
Bladbezetting	boom 1	boom 2	boom 3
	boom 4	boom 5	boom 6
	boom 7	boom 8	boom 9
	boom 10	boom 11	boom 12
Takbreuk	boom 1	boom 2	boom 3
	boom 4	boom 5	boom 6
	boom 7	boom 8	boom 9
	boom 10	boom 11	boom 12
Afstand bosrand	<50m	50-100m	>100m
Andere opmerkingen			

Bijlage 2. Overzicht van de onderzochte bosgroeiplaatsen met gegevens over locatie, datum, beheer, bodem- en groeiplaatskenmerken, bosstructuur, boomsoortensamenstelling en indicatoren van boomgezondheid en -schade.

Naam	Afkorting	Coördinaten	Datum	Beheerder	Bodemklasse	Stikstof (kg N/ha)	Grondvlak (m^2/ha)	Boom hoogte (m)	Hoofdboomsoort	Nevenboomsoort	Exploitatieschade	Rabatten?	Bosstructuur	% sterfte	Bladverlies (%)	Harsuitvloei (aantal)	Kanker (aantal)
Helschotbos West	HLW	190 592,95 m - 194 495,68 m	14/11/2024	Bart Vanberghen (ANB)	natte leem	20-25	32,3	31	grove den	zomereik, lijsterbes, hazelaar, berk	Geen	Ja	Beetje ondergroei	3	0,15	2	1
Helschotbos Oost	HLO	190 992,95 m - 194 295,68 m	14/11/2024	Bart Vanberghen (ANB)	natte leem	20-25	34,3	25	grove den	berk, hazelaar, zomereik	Geen	Ja	Beetje ondergroei	5	0,2	2	1
Molenberg Zutendaal	MLB	237 992,95 m - 180 495,68 m	18/11/2024	Jan Wuytack (ANB)	droog zand	25-30	22,0	22	grove den, zomereik, berk	Amerikaanse eik, Amerikaanse vogelkers	Geen	Nee	Beetje ondergroei	0	0,25	3	1
Kattevennen	KAT	232 392,95 m - 182 695,68 m	18/11/2024	Rik Brys (Stad Genk)	droog zand	20-25	24,5	17	grove den	zomereik, hulst, berk, Amerikaanse vogelkers, Amerikaanse eik	Insporing	Nee	Beetje ondergroei	3	0,2	1	0
Lanklaardersbos Oost	LKO	241 790,75 m - 189 426,23 m	21/11/2024	Jan Vandersteegen (ANB)	droog zand	20-25	34,7	25	grove den	zomereik, Amerikaanse vogelkers, berk	Geen	Ja	Beetje ondergroei	2	0,25	0	0
Lanklaardersbos West	LKW	238 792,95 m - 188 295,68 m	21/11/2024	Jan Vandersteegen (ANB)	droog zand	20-25	41,0	18	grove den	zomereik, berk, lijsterbes	Geen	Nee	Beetje ondergroei	3	0,25	2	0
E314 Genk	E3G	233 633,61 m - 185 732,90 m	21/11/2024	Rik Brys (Stad Genk)	droog zand	20-25	28,7	22	grove den	Amerikaanse eik, Amerikaanse vogelkers, berk, zomereik, hulst	Geen	Nee	Beetje ondergroei	1	0,25	0	0
Hobos	HOB	220 392,95 m - 207 495,68 m	26/11/2024	Eddy Ulenaers (ANB)	droog zand	25-30	29,5	14	grove den	berk, zomereik	Insporing	Nee	Beetje ondergroei	0	0,15	0	0
Kraanberg	KRA	219 992,95 m - 195 895,68 m	26/11/2024	Erwin Vanbriel (ANB)	droog zand	20-25	24,5	21	grove den	berk, zomereik, hulst	Insporing	Nee	Beetje ondergroei	1	0,25	2	1
Beringen Albertkanaal	BAL	208 992,95 m - 194 495,68 m	26/11/2024	Stad Beringen	droog zand	15-20	33,7	24	grove den	zomereik, Amerikaanse vogelkers, hulst, lijsterbes, Amerikaanse eik	Geen	Nee	Beetje ondergroei	3	0,2	2	0
De Merode Herenthout Oost	MHO	175 192,95 m - 203 095,68 m	28/11/2024	Bram Cannaerts (ANB)	natte leem	20-25	20,0	32	grove den	berk, zomereik	Sleepschade	Nee	Homogeen	7	0,35	6	7
De Merode Herenthout Oostelijker	MHR	175 392,95 m - 203 295,68 m	28/11/2024	Bram Cannaerts (ANB)	natte leem	20-25	22,8	28	grove den	Amerikaanse eik, zomereik, berk	Sleepschade	Ja	Beetje ondergroei	0	0,3	7	5

Naam	Afkorting	Coördinaten	Datum	Beheerder	Bodemklasse	Stikstof (kg N/ha)	Grondvlak (m^2/ha)	Boom hoogte (m)	Hoofdboomsoort	Nevenboomsoort	Exploitatieschade	Rabatten?	Bosstructuur	% sterfte	Bladverlies (%)	Harsuitvloei (aantal)	Kanker (aantal)
Pexhof	PEX	240 192,95 m - 197 895,68 m	2/12/2024	Philippe Sturbois (ANB)	natte leem	20-25	44,8	20	grove den, zomereik	berk, hulst	Geen	Nee	Beetje ondergroei	1	0,25	0	0
Oudsbergen 1	OU1	239 992,95 m - 198 295,68 m	2/12/2024	Philippe Sturbois (ANB)	droge leem	25-30	21,0	20	grove den	lork, zomereik, Amerikaanse eik, berk	Geen	Nee	Heterogeen	0	0,15	0	0
Oudsbergen 2	OU2	238 792,95 m - 198 295,68 m	2/12/2024	Philippe Sturbois (ANB)	natte leem	20-25	21,8	19	grove den, zomereik, sitkaspar, berk	tamme kastanje	Insporing	Nee	Heterogeen	0	0,2	0	0
Oudsbergen 3	OU3	238 592,95 m - 198 295,68 m	2/12/2024	Philippe Sturbois (ANB)	droge leem	20-25	34,0	27	grove den	tamme kastanje, Amerikaanse eik, hulst	Insporing	Nee	Beetje ondergroei	0	0,25	4	3
Oudsbergen 4	OU4	240 192,95 m - 199 095,68 m	3/12/2024	Philippe Sturbois (ANB)	droge leem	20-25	32,2	24	grove den	zomereik, tamme kastanje, Amerikaanse eik, berk	Geen	Nee	Beetje ondergroei	0	0,2	1	0
Oudsbergen 5	OU5	239 592,95 m - 199 895,68 m	3/12/2024	Philippe Sturbois (ANB)	natte leem	25-30	37,3	21	grove den	zomereik	Insporing	Nee	Homogeen	3	0,3	0	1
Bree Oost	BRO	239 192,95 m - 200 295,68 m	3/12/2024	Philippe Sturbois (ANB)	droge leem	25-30	28,0	22	grove den	berk, zomereik, Amerikaanse eik, tamme kastanje	Geen	Nee	Beetje ondergroei	0	0,2	1	1
Bree West	BRW	238 992,95 m - 200 295,68 m	3/12/2024	Philippe Sturbois (ANB)	droge leem	20-25	25,3	15	grove den, corsicaanse den, berk, lork	zomereik, tamme kastanje, Weymouth den	Insporing	Ja	Heterogeen	0	0,25	0	0
Kastelsedijk Prinsenpark	KAS	197 992,95 m - 213 895,68 m	5/12/2024	Dirk Meeus (Prov. Antwerpen)	droog zand	25-30	21,7	20	grove den	berk, zomereik, Amerikaanse eik	Sleepschade, Insporing	Ja	Beetje ondergroei	0	0,2	0	0
Dalemansloop	DAL	197 392,95 m - 211 295,68 m	5/12/2024	Dirk Meeus (Prov. Antwerpen)	nat zand	20-25	25,7	26	grove den	berk, Amerikaanse vogelkers, zomereik	Geen	Ja	Beetje ondergroei	5	0,35	6	1
Weelde Noord	WEN	191 792,95 m - 233 495,68 m	9/12/2024	Gemeente Ravels	droog zand	35-40	15,3	14	grove den	zomereik, vuilboom, Amerikaanse eik, berk	Geen	Nee	Beetje ondergroei	2	0,25	2	0
Weelde Zuid	WEZ	191 992,95 m - 231 295,68 m	9/12/2024	Gemeente Ravels	nat zand	25-30	20,5	21	grove den	berk, Lijsterbes, zomereik	Geen	Nee	Beetje ondergroei	3	0,25	1	0
Ravels Noord	RAN	197 792,95 m - 231 295,68 m	9/12/2024	Paul Meulemans (ANB)	nat zand	30-35	31,2	27	grove den	lork, Weymouth den	Insporing	Nee	Beetje ondergroei	0	0,2	1	0
Ravels Midden	RAM	196 392,95 m - 229 895,68 m	10/12/2024	Paul Meulemans (ANB)	natte leem	30-35	11,7	24	grove den	Douglas, cors, berk, lork, beuk	Sleepschade, Insporing	Ja	Heterogeen	0	0,25	1	1
Ravels Zuid	RAZ	196 542,45 m - 230 227,43 m	10/12/2024	Paul Meulemans (ANB)	nat zand	25-30	14,0	23	grove den	zomereik, Amerikaanse eik, cors, lork	Sleepschade, Insporing	Ja	Beetje ondergroei	4	0,25	1	0

10.21436/inbor.156782252

Naam	Afkorting	Coördinaten	Datum	Beheerder	Bodemklasse	Stikstof (kg N/ha)	Grondvlak (m^2/ha)	Boom hoogte (m)	Hoofdboomsoort	Nevenboomsoort	Exploitatieschade	Rabatten?	Bosstructuur	% sterfte	Bladverlies (%)	Harsuitvloei (aantal)	Kanker (aantal)
Graafsbos	GRA	184 792,95 m - 230 295,68 m	10/12/2024	Kris Eggers (ANB)	nat zand	30-35	19,7	18	grove den	berk	Insporing	Nee	Beetje ondergroei	0	0,2	0	0
Wortel Oost	WOO	182 792,95 m - 232 495,68 m	10/12/2024	Bart Hoeymans (ANB)	nat zand	25-30	26,5		grove den	berk, zomereik	Geen	Ja	Heterogeen	0	0,25	1	0
Wortel West	WOW	181 648,45 m - 233 343,93 m	11/12/2024	Bart Hoeymans (ANB)	nat zand	25-30	19,0	20	grove den	berk, hulst, zomereik, Amerikaanse eik	Sleepschade	Nee	Beetje ondergroei	2	0,2	2	1
Beerse	BEE	183 592,95 m - 220 495,68 m	11/12/2024	Gemeente Lille	nat zand	25-30	26,3	20	grove den		Geen	Ja	Homogeen	0	0,25	1	0
Vliegveld Malle	VLM	176 792,95 m - 216 095,68 m	11/12/2024	Werner Van Hove (ANB)	droog zand	20-25	23,2	29	grove den	berk	Insporing	Nee	Homogeen	1	0,25	1	0
Peerdsbos	PEE	158 592,95 m - 218 295,68 m	8/01/2025	Tijl Schelfhout (ANB)	nat zand	25-30	30,8	28	grove den		Geen	Nee	Homogeen	0	0,2	1	0
De Inslag	INS	160 792,95 m - 222 695,68 m	8/01/2025	Tijl Schelfhout (ANB)	nat zand	25-30	28,3	26	grove den	lork, Douglas	Geen	Ja	Beetje ondergroei	0	0,25	0	0
Kalmthoutse Heide	KAL	153 592,95 m - 231 295,68 m	8/01/2025	Jef Dewinter (ANB)	droog zand	25-30	36,3	18	grove den		Insporing	Nee	Homogeen	0	0,25	0	0
Elsakker	ELS	180 192,95 m - 242 495,68 m	9/01/2025	Bart Hoeymans (ANB)	droog zand	35-40	19,3	21	grove den	Berk	Geen	Nee	Heterogeen	0	0,2	0	1
Sterbos	STE	163 212,61 m - 234 169,95 m	9/01/2025	Danny Daelemans (ANB)	nat zand	25-30	34,5		grove den		Sleepschade	Nee	Homogeen	0	0,25	0	0
Schilde	SCH	166 792,95 m - 214 095,68 m	5/02/2025	Werner Van Hove (ANB)	nat zand	20-25	27,0	23	grove den		Insporing	Nee	Homogeen	0	0,3	0	2
Retie Watering	WAT	201 792,95 m - 220 295,68 m	6/02/2025	Gemeente Retie	nat zand	25-30	36,2	18	grove den	berk, zomereik	Geen	Ja	Beetje ondergroei	2	0,25	2	1
Postel Oost	POS	210 392,95 m - 221 095,68 m	6/02/2025	Werner De Kinderen (ANB)	droog zand	30-35	27,7	18	grove den	berk	Insporing	Nee	Beetje ondergroei	0	0,25	0	0
Stropers	SOP	129 989,00 m - 214 053,00 m	18/02/2025	Joris Goossens (ANB)	nat zand	20-25	26,5	23	grove den	zomereik, Berk	Sleepschade, Insporing	Nee	Heterogeen	6	0,25		
Wullebos	WUL	122 189,00 m - 210 053,00 m	18/02/2025	Watergroep (ANB)	nat zand	25-30	27,0	21	grove den	zomereik, schietwilg	Geen	Nee	Homogeen	12	0,3	1	3

Naam	Afkorting	Coördinaten	Datum	Beheerder	Bodemklasse	Stikstof (kg N/ha)	Grondvlak (m^2/ha)	Boom hoogte (m)	Hoofdboomsoort	Nevenboomsoort	Exploitatieschade	Rabatten?	Bosstructuur	% sterfte	Bladverlies (%)	Harsuitvloei (aantal)	Kanker (aantal)
Kloosterbos	KLO	113 389,00 m - 208 253,00 m	18/02/2025	Provincie Oost-Vlaanderen	droog zand	25-30	29,5	20	grove den		Geen	Nee	Homogeen	15	0,35	3	4
Ryckevelde	RYC	75 389,00 m - 210 653,00 m	19/02/2025	Piet Lozie (ANB)	droog zand	25-30	15,0	22	grove den	berk, beuk, tamme kastanje, zomereik	Sleepschade	Nee	Beetje ondergroei	1	0,25	1	0
Vagevuurbossen	VAG	76 389,00 m - 200 053,00 m	19/02/2025	Bart Roose (ANB)	droog zand	25-30	21,0	28	grove den	zomereik, berk, beuk, Amerikaanse vogelkers	Geen	Nee	Beetje ondergroei	7	0,25	4	1
Drongengoed	DRO	84 789,00 m - 205 453,00 m	19/02/2025	Hans Van Steenbrugghe	nat zand	25-30	31,2	21	grove den	beuk, zomereik, lariks	Geen	Nee	Heterogeen	5	0,35	2	2
Meerdaal West	MEW	171 389,00 m - 167 053,00 m	20/02/2025	ANB	droge leem	15-20	37,0	30	grove den	Amerikaanse vogelkers, beuk, eik, hulst	Geen	Nee	Beetje ondergroei	0	0,35	2	0
Meerdaal Oost	MEO	175 189,00 m - 167 253,00 m	20/02/2025	ANB	droge leem	20-25	24,7	26	grove den	beuk, tamme kastanje, eik, berk, Amerikaanse eik	Insporing	Nee	Homogeen	5	0,35	0	0
Zandvoorde	ZAN	50 996,85 m - 169 109,09 m	26/02/2025	Erwin Verfaillie (ANB)	droge leem	25-30	39,0	21	grove den	lariks, eik, tamme kastanje	Geen	Nee	Heterogeen	4		1	1
Papenelst	PAP	49 389,00 m - 168 453,00 m	26/02/2025	Erwin Verfaillie (ANB)	droge leem	25-30	37,8	19	grove den	lariks, esdoorn, tamme kastanje, beuk	Geen	Nee	Heterogeen	1	0,25	0	1

10.21436/inbor.156782252

Bijlage 3. Gemeten en berekende boomkenmerken en vergelijking van de schorsdikte met twee schattingsmethoden. Enerzijds schatting van de schorsdikte obv een formule ((S = 0.2931 - 0.0405*D + 0.1213*D) / 2) volgens een Noorse studie (Hansen *et al.*, 2023) en anderzijds de in onze studie bekomen allometrische formule ($S = 0{,}195*S^{0{,}6712}$) obv de gemeten boomomtrekken en schorsdiktes.

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
1	Boom 1	Kalmhout	130	41,4	3,0	1,818	2,373	39,4	20,9
2	Boom 1	Kalmhout	130	41,4	3,0	1,818	2,373	39,4	20,9
3	Boom 2	Kalmhout	77	24,5	1,6	1,137	1,669	29,0	4,2
4	Boom 2	Kalmhout	77	24,5	1,8	1,137	1,669	36,8	7,3
5	Boom 3	Kalmhout	149	47,4	3,0	2,063	2,600	31,2	13,3
6	Boom 3	Kalmhout	149	47,4	3,3	2,063	2,600	37,5	21,2
7	Boom 4	Kalmhout	100	31,8	2,0	1,433	1,990	28,4	0,5
8	Boom 4	Kalmhout	100	31,8	2,2	1,433	1,990	34,9	9,6
9	Boom 5	Kalmhout	77	24,5	1,5	1,137	1,669	24,2	10,1
10	Boom 5	Kalmhout	77	24,5	1,6	1,137	1,669	29,0	4,2
11	Boom 6	Kalmhout	66	21,0	1,2	0,995	1,505	17,1	20,3
12	Boom 6	Kalmhout	66	21,0	1,4	0,995	1,505	28,9	7,0
13	Boom 7	Kalmhout	107	34,1	2,9	1,523	2,082	47,5	28,2
14	Boom 7	Kalmhout	107	34,1	3,1	1,523	2,082	50,9	32,8
15	Boom 8	Kalmhout	178	56,7	4,9	2,436	2,930	50,3	40,2
16	Boom 8	Kalmhout	178	56,7	4,5	2,436	2,930	45,9	34,9
17	Boom 9	Kalmhout	151	48,1	3,3	2,088	2,623	36,7	20,5
18	Boom 9	Kalmhout	151	48,1	3,4	2,088	2,623	38,6	22,8
19	Boom 10	Kalmhout	101	32,1	2,6	1,445	2,003	44,4	23,0
20	Boom 10	Kalmhout	101	32,1	2,8	1,445	2,003	48,4	28,5
21	Boom 11	Kalmhout	74	23,6	2,0	1,098	1,625	45,1	18,7
22	Boom 11	Kalmhout	74	23,6	1,7	1,098	1,625	35,4	4,4
23	Boom 12	Kalmhout	133	42,3	3,6	1,857	2,409	48,4	33,1
24	Boom 12	Kalmhout	133	42,3	3,1	1,857	2,409	40,1	22,3
25	Boom 13	Kalmhout	133	42,3	2,9	1,857	2,409	36,0	16,9
26	Boom 13	Kalmhout	133	42,3	2,6	1,857	2,409	28,6	7,3
27	Boom 14	Kalmhout	134	42,7	2,9	1,870	2,421	35,5	16,5
28	Boom 14	Kalmhout	134	42,7	2,5	1,870	2,421	25,2	3,1
29	Boom 15	Kalmhout	135	43,0	3,1	1,883	2,433	39,3	21,5
30	Boom 15	Kalmhout	135	43,0	3,5	1,883	2,433	46,2	30,5
31	Boom 16	Kalmhout	154	49,0	2,7	2,127	2,658	21,2	1,5
32	Boom 16	Kalmhout	154	49,0	3,0	2,127	2,658	29,1	11,4
33	Boom 17	Kalmhout	117	37,2	2,0	1,651	2,211	17,4	9,5
34	Boom 17	Kalmhout	117	37,2	1,9	1,651	2,211	13,1	14,1
35	Boom 18	Kalmhout	122	38,8	2,5	1,715	2,274	31,4	9,1
36	Boom 18	Kalmhout	122	38,8	3,0	1,715	2,274	42,8	24,2
37	Boom 19	Kalmhout	120	38,2	3,0	1,690	2,249	43,7	25,0
38	Boom 19	Kalmhout	120	38,2	4,1	1,690	2,249	58,8	45,2
39	Boom 20	Kalmhout	114	36,3	2,3	1,613	2,172	29,9	5,5
40	Boom 20	Kalmhout	114	36,3	2,4	1,613	2,172	32,8	9,5

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
41	Boom 21	Kalmhout	141	44,9	4,8	1,960	2,506	59,2	47,8
42	Boom 21	Kalmhout	141	44,9	4,8	1,960	2,506	59,2	47,8
43	Boom 22	Kalmhout	118	37,6	2,6	1,664	2,223	36,0	14,5
44	Boom 22	Kalmhout	118	37,6	2,7	1,664	2,223	38,4	17,7
45	Boom 23	Kalmhout	163	51,9	4,7	2,243	2,762	52,3	41,2
46	Boom 23	Kalmhout	163	51,9	3,9	2,243	2,762	42,5	29,2
47	Boom 24	Kalmhout	104	33,1	2,0	1,484	2,043	25,8	2,1
48	Boom 24	Kalmhout	104	33,1	2,9	1,484	2,043	48,8	29,6
49	Boom 25	Kalmhout	155	49,3	3,2	2,140	2,670	33,1	16,6
50	Boom 25	Kalmhout	155	49,3	2,5	2,140	2,670	14,4	6,4
51	Boom 26	Kalmhout	128	40,7	1,8	1,793	2,348	0,4	23,3
52	Boom 26	Kalmhout	128	40,7	1,8	1,793	2,348	0,4	23,3
53	Boom 27	Kalmhout	142	45,2	2,3	1,973	2,517	14,2	8,6
54	Boom 27	Kalmhout	142	45,2	2,6	1,973	2,517	24,1	3,2
55	Boom 28	Kalmhout	177	56,3	4,0	2,423	2,919	39,4	27,0
56	Boom 28	Kalmhout	177	56,3	4,4	2,423	2,919	44,9	33,7
57	Boom 29	Kalmhout	164	52,2	3,6	2,256	2,773	37,3	23,0
58	Boom 29	Kalmhout	164	52,2	4,4	2,256	2,773	48,7	37,0
59	Boom 30	Kalmhout	99	31,5	2,4	1,420	1,976	40,8	17,7
60	Boom 30	Kalmhout	99	31,5	2,6	1,420	1,976	45,4	24,0
61	Boom 31	Kalmhout	185	58,9	4,6	2,526	3,007	45,1	34,6
62	Boom 31	Kalmhout	185	58,9	4,6	2,526	3,007	45,1	34,6
63	Boom 32	Kalmhout	135	43,0	2,7	1,883	2,433	30,3	9,9
64	Boom 32	Kalmhout	135	43,0	2,8	1,883	2,433	32,8	13,1
65	Boom 33	Kalmhout	133	42,3	2,6	1,857	2,409	28,6	7,3
66	Boom 33	Kalmhout	133	42,3	3,1	1,857	2,409	40,1	22,3
67	Boom 34	Kalmhout	142	45,2	3,3	1,973	2,517	40,2	23,7
68	Boom 34	Kalmhout	142	45,2	2,7	1,973	2,517	26,9	6,8
69	Boom 35	Kalmhout	166	52,8	3,0	2,281	2,796	24,0	6,8
70	Boom 35	Kalmhout	166	52,8	3,0	2,281	2,796	24,0	6,8
71	Boom 36	Kalmhout	199	63,3	4,3	2,706	3,157	37,1	26,6
72	Boom 36	Kalmhout	199	63,3	4,3	2,706	3,157	37,1	26,6
73	Boom 37	Kalmhout	133	42,3	3,3	1,857	2,409	43,7	27,0
74	Boom 37	Kalmhout	133	42,3	3,3	1,857	2,409	43,7	27,0
75	Boom 38	Kalmhout	82	26,1	1,9	1,201	1,741	36,8	8,3
76	Boom 38	Kalmhout	82	26,1	1,9	1,201	1,741	36,8	8,3
77	Boom 39	Kalmhout	110	35,0	2,4	1,561	2,121	35,0	11,6
78	Boom 39	Kalmhout	110	35,0	2,3	1,561	2,121	32,1	7,8
79	Boom 40	Kalmhout	102	32,5	2,0	1,458	2,016	27,1	0,8
80	Boom 40	Kalmhout	102	32,5	2,0	1,458	2,016	27,1	0,8
81	Boom 41	Kalmhout	94	29,9	1,7	1,355	1,909	20,3	10,9
82	Boom 41	Kalmhout	94	29,9	1,8	1,355	1,909	24,7	5,7
83	Boom 42	Kalmhout	140	44,6	2,3	1,947	2,494	15,4	7,8

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
84	Boom 42	Kalmhout	140	44,6	2,7	1,947	2,494	27,9	7,6
85	Boom 43	Kalmhout	104	33,1	2,1	1,484	2,043	29,3	2,7
86	Boom 43	Kalmhout	104	33,1	2,7	1,484	2,043	45,0	24,3
87	Boom 44	Kalmhout	173	55,1	3,6	2,371	2,874	34,1	20,2
88	Boom 44	Kalmhout	173	55,1	2,7	2,371	2,874	12,2	6,1
89	Boom 45	Kalmhout	112	35,7	2,8	1,587	2,147	43,3	23,3
90	Boom 45	Kalmhout	112	35,7	2,2	1,587	2,147	27,9	2,4
91	Boom 46	Kalmhout	135	43,0	2,8	1,883	2,433	32,8	13,1
92	Boom 46	Kalmhout	135	43,0	2,8	1,883	2,433	32,8	13,1
93	Boom 47	Kalmhout	182	57,9	3,8	2,487	2,974	34,6	21,7
94	Boom 47	Kalmhout	182	57,9	3,7	2,487	2,974	32,8	19,6
95	Boom 48	Kalmhout	113	36,0	2,6	1,600	2,160	38,5	16,9
96	Boom 48	Kalmhout	113	36,0	2,3	1,600	2,160	30,4	6,1
97	Boom 49	Kalmhout	154	49,0	3,8	2,127	2,658	44,0	30,0
98	Boom 49	Kalmhout	154	49,0	3,7	2,127	2,658	42,5	28,2
99	Boom 50	Kalmhout	159	50,6	3,3	2,191	2,716	33,6	17,7
100	Boom 50	Kalmhout	159	50,6	3,0	2,191	2,716	27,0	9,5
101	Boom 1	Hallerbos	117	37,2	1,5	1,651	2,211	9,2	32,1
102	Boom 1	Hallerbos	117	37,2	1,3	1,651	2,211	21,3	41,2
103	Boom 2	Hallerbos	133	42,3	1,9	1,857	2,409	2,3	21,1
104	Boom 2	Hallerbos	133	42,3	1,9	1,857	2,409	2,3	21,1
105	Boom 3	Hallerbos	120	38,2	3,1	1,690	2,249	45,5	27,5
106	Boom 3	Hallerbos	120	38,2	3,1	1,690	2,249	45,5	27,5
107	Boom 4	Hallerbos	132	42,0	2,3	1,844	2,397	19,8	4,0
108	Boom 4	Hallerbos	132	42,0	3,0	1,844	2,397	38,5	20,1
109	Boom 5	Hallerbos	135	43,0	2,0	1,883	2,433	5,9	17,8
110	Boom 5	Hallerbos	135	43,0	2,4	1,883	2,433	21,6	1,4
111	Boom 6	Hallerbos	133	42,3	1,7	1,857	2,409	8,4	29,4
112	Boom 6	Hallerbos	133	42,3	2,4	1,857	2,409	22,6	0,4
113	Boom 7	Hallerbos	148	47,1	3,0	2,050	2,588	31,7	13,7
114	Boom 7	Hallerbos	148	47,1	3,3	2,050	2,588	37,9	21,6
115	Boom 8	Hallerbos	120	38,2	2,0	1,690	2,249	15,5	11,1
116	Boom 8	Hallerbos	120	38,2	2,2	1,690	2,249	23,2	2,2
117	Boom 9	Hallerbos	156	49,7	2,2	2,153	2,681	2,2	18,0
118	Boom 9	Hallerbos	156	49,7	1,7	2,153	2,681	21,0	36,6
119	Boom 10	Hallerbos	156	49,7	3,4	2,153	2,681	36,7	21,1
120	Boom 10	Hallerbos	156	49,7	3,3	2,153	2,681	34,8	18,7
121	Boom 11	Hallerbos	141	44,9	1,9	1,960	2,506	3,0	24,2
122	Boom 11	Hallerbos	141	44,9	2,0	1,960	2,506	2,0	20,2
123	Boom 12	Hallerbos	143	45,5	2,5	1,985	2,529	20,6	1,2
124	Boom 12	Hallerbos	143	45,5	2,0	1,985	2,529	0,7	20,9
125	Boom 13	Hallerbos	152	48,4	2,2	2,101	2,635	4,5	16,5
126	Boom 13	Hallerbos	152	48,4	2,5	2,101	2,635	16,0	5,1

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
127	Boom 14	Hallerbos	95	30,2	1,9	1,368	1,922	28,0	1,2
128	Boom 14	Hallerbos	95	30,2	1,6	1,368	1,922	14,5	16,8
129	Boom 15	Hallerbos	119	37,9	2,2	1,677	2,236	23,8	1,6
130	Boom 15	Hallerbos	119	37,9	2,5	1,677	2,236	32,9	10,6
131	Boom 16	Hallerbos	159	50,6	3,2	2,191	2,716	31,5	15,1
132	Boom 16	Hallerbos	159	50,6	3,2	2,191	2,716	31,5	15,1
133	Boom 17	Hallerbos	154	49,0	3,0	2,127	2,658	29,1	11,4
134	Boom 17	Hallerbos	154	49,0	2,9	2,127	2,658	26,7	8,3
135	Boom 18	Hallerbos	125	39,8	2,2	1,754	2,311	20,3	4,8
136	Boom 18	Hallerbos	125	39,8	2,1	1,754	2,311	16,5	9,1
137	Boom 19	Hallerbos	100	31,8	1,4	1,433	1,990	2,3	29,6
138	Boom 19	Hallerbos	100	31,8	2,0	1,433	1,990	28,4	0,5
139	Boom 20	Hallerbos	132	42,0	1,4	1,844	2,397	24,1	41,6
140	Boom 20	Hallerbos	132	42,0	2,0	1,844	2,397	7,8	16,6
141	Boom 21	Hallerbos	163	51,9	3,1	2,243	2,762	27,7	10,9
142	Boom 21	Hallerbos	163	51,9	3,5	2,243	2,762	35,9	21,1
143	Boom 22	Hallerbos	87	27,7	1,5	1,265	1,812	15,6	17,2
144	Boom 22	Hallerbos	87	27,7	1,6	1,265	1,812	20,9	11,7
145	Boom 23	Hallerbos	134	42,7	2,8	1,870	2,421	33,2	13,5
146	Boom 23	Hallerbos	134	42,7	2,4	1,870	2,421	22,1	0,9
147	Boom 24	Hallerbos	139	44,2	2,5	1,934	2,482	22,6	0,7
148	Boom 24	Hallerbos	139	44,2	3,2	1,934	2,482	39,6	22,4
149	Boom 25	Hallerbos	117	37,2	2,2	1,651	2,211	24,9	0,5
150	Boom 25	Hallerbos	117	37,2	2,0	1,651	2,211	17,4	9,5
151	Boom 26	Hallerbos	123	39,2	2,2	1,728	2,286	21,4	3,8
152	Boom 26	Hallerbos	123	39,2	2,1	1,728	2,286	17,7	8,1
153	Boom 27	Hallerbos	126	40,1	1,9	1,767	2,323	7,0	18,2
154	Boom 27	Hallerbos	126	40,1	2,3	1,767	2,323	23,2	1,0
155	Boom 28	Hallerbos	128	40,7	2,0	1,793	2,348	10,4	14,8
156	Boom 28	Hallerbos	128	40,7	2,6	1,793	2,348	31,1	9,7
157	Boom 29	Hallerbos	142	45,2	1,6	1,973	2,517	18,9	36,4
158	Boom 29	Hallerbos	142	45,2	2,1	1,973	2,517	6,1	16,6
159	Boom 30	Hallerbos	159	50,6	2,8	2,191	2,716	21,7	3,0
160	Boom 30	Hallerbos	159	50,6	2,6	2,191	2,716	15,7	4,3
161	Boom 31	Hallerbos	104	33,1	2,1	1,484	2,043	29,3	2,7
162	Boom 31	Hallerbos	104	33,1	1,4	1,484	2,043	5,7	31,5
163	Boom 32	Hallerbos	100	31,8	1,8	1,433	1,990	20,4	9,5
164	Boom 32	Hallerbos	100	31,8	1,6	1,433	1,990	10,5	19,6
165	Boom 33	Hallerbos	138	43,9	2,5	1,921	2,470	23,2	1,2
166	Boom 33	Hallerbos	138	43,9	2,6	1,921	2,470	26,1	5,0
167	Boom 34	Hallerbos	140	44,6	2,1	1,947	2,494	7,3	15,8
168	Boom 34	Hallerbos	140	44,6	1,4	1,947	2,494	28,1	43,9
169	Boom 35	Hallerbos	128	40,7	2,3	1,793	2,348	22,1	2,0

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
170	Boom 35	Hallerbos	128	40,7	2,2	1,793	2,348	18,5	6,3
171	Boom 36	Hallerbos	107	34,1	1,8	1,523	2,082	15,4	13,5
172	Boom 36	Hallerbos	107	34,1	1,9	1,523	2,082	19,9	8,7
173	Boom 37	Hallerbos	136	43,3	2,2	1,895	2,446	13,8	10,0
174	Boom 37	Hallerbos	136	43,3	2,0	1,895	2,446	5,2	18,2
175	Boom 38	Hallerbos	148	47,1	2,7	2,050	2,588	24,1	4,1
176	Boom 38	Hallerbos	148	47,1	3,1	2,050	2,588	33,9	16,5
177	Boom 39	Hallerbos	152	48,4	3,4	2,101	2,635	38,2	22,5
178	Boom 39	Hallerbos	152	48,4	3,8	2,101	2,635	44,7	30,7
179	Boom 40	Hallerbos	151	48,1	2,2	2,088	2,623	5,1	16,1
180	Boom 40	Hallerbos	151	48,1	2,1	2,088	2,623	0,6	20,0
181	Boom 41	Hallerbos	161	51,2	2,6	2,217	2,739	14,7	5,1
182	Boom 41	Hallerbos	161	51,2	2,3	2,217	2,739	3,6	16,0
183	Boom 42	Hallerbos	148	47,1	2,1	2,050	2,588	2,4	18,9
184	Boom 42	Hallerbos	148	47,1	2,7	2,050	2,588	24,1	4,1
185	Boom 43	Hallerbos	144	45,8	2,6	1,998	2,541	23,1	2,3
186	Boom 43	Hallerbos	144	45,8	2,1	1,998	2,541	4,8	17,4
187	Boom 44	Hallerbos	187	59,5	4,2	2,551	3,028	39,3	27,9
188	Boom 44	Hallerbos	187	59,5	4,2	2,551	3,028	39,3	27,9
189	Boom 45	Hallerbos	136	43,3	3,0	1,895	2,446	36,8	18,5
190	Boom 45	Hallerbos	136	43,3	2,2	1,895	2,446	13,8	10,0
191	Boom 46	Hallerbos	125	39,8	2,0	1,754	2,311	12,3	13,5
192	Boom 46	Hallerbos	125	39,8	2,0	1,754	2,311	12,3	13,5
193	Boom 47	Hallerbos	127	40,4	2,6	1,780	2,336	31,5	10,2
194	Boom 47	Hallerbos	127	40,4	2,4	1,780	2,336	25,8	2,7
195	Boom 48	Hallerbos	157	50,0	2,7	2,166	2,693	19,8	0,3
196	Boom 48	Hallerbos	157	50,0	2,7	2,166	2,693	19,8	0,3
197	Boom 49	Hallerbos	118	37,6	2,9	1,664	2,223	42,6	23,3
198	Boom 49	Hallerbos	118	37,6	3,0	1,664	2,223	44,5	25,9
199	Boom 50	Hallerbos	129	41,1	2,7	1,805	2,360	33,1	12,6
200	Boom 50	Hallerbos	129	41,1	3,0	1,805	2,360	39,8	21,3
201	Boom 1	Munsterbilzen	132	42,0	3,1	1,844	2,397	40,5	22,7
202	Boom 1	Munsterbilzen	132	42,0	3,6	1,844	2,397	48,8	33,4
203	Boom 2	Munsterbilzen	125	39,8	2,2	1,754	2,311	20,3	4,8
204	Boom 2	Munsterbilzen	125	39,8	2,3	1,754	2,311	23,7	0,5
205	Boom 3	Munsterbilzen	127	40,4	2,1	1,780	2,336	15,3	10,1
206	Boom 3	Munsterbilzen	127	40,4	2,5	1,780	2,336	28,8	6,6
207	Boom 4	Munsterbilzen	129	41,1	2	1,805	2,360	9,7	15,3
208	Boom 4	Munsterbilzen	129	41,1	2,5	1,805	2,360	27,8	5,6
209	Boom 5	Munsterbilzen	120	38,2	2,3	1,690	2,249	26,5	2,2
210	Boom 5	Munsterbilzen	120	38,2	2,2	1,690	2,249	23,2	2,2
211	Boom 6	Munsterbilzen	145	46,2	2,2	2,011	2,553	8,6	13,8
212	Boom 6	Munsterbilzen	145	46,2	2,1	2,011	2,553	4,2	17,7

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
213	Boom 7	Munsterbilzen	131	41,7	3,3	1,831	2,385	44,5	27,7
214	Boom 7	Munsterbilzen	131	41,7	2,8	1,831	2,385	34,6	14,8
215	Boom 8	Munsterbilzen	115	36,6	2,2	1,625	2,185	26,1	0,7
216	Boom 8	Munsterbilzen	115	36,6	1,9	1,625	2,185	14,5	13,1
217	Boom 9	Munsterbilzen	135	43,0	3	1,883	2,433	37,2	18,9
218	Boom 9	Munsterbilzen	135	43,0	2,8	1,883	2,433	32,8	13,1
219	Boom 10	Munsterbilzen	143	45,5	2,4	1,985	2,529	17,3	5,1
220	Boom 10	Munsterbilzen	143	45,5	1,8	1,985	2,529	9,3	28,8
221	Boom 11	Munsterbilzen	122	38,8	4	1,715	2,274	57,1	43,2
222	Boom 11	Munsterbilzen	122	38,8	3,6	1,715	2,274	52,3	36,8
223	Boom 12	Munsterbilzen	138	43,9	2,3	1,921	2,470	16,5	6,9
224	Boom 12	Munsterbilzen	138	43,9	2,4	1,921	2,470	20,0	2,8
225	Boom 13	Munsterbilzen	176	56,0	3,6	2,410	2,908	33,1	19,2
226	Boom 13	Munsterbilzen	176	56,0	4	2,410	2,908	39,8	27,3
227	Boom 14	Munsterbilzen	133	42,3	2,3	1,857	2,409	19,3	4,5
228	Boom 14	Munsterbilzen	133	42,3	2,7	1,857	2,409	31,2	10,8
229	Boom 15	Munsterbilzen	137	43,6	2	1,908	2,458	4,6	18,6
230	Boom 15	Munsterbilzen	137	43,6	2,5	1,908	2,458	23,7	1,7
231	Boom 16	Munsterbilzen	164	52,2	2,7	2,256	2,773	16,5	2,6
232	Boom 16	Munsterbilzen	164	52,2	2	2,256	2,773	11,3	27,9
233	Boom 17	Munsterbilzen	120	38,2	2,9	1,690	2,249	41,7	22,5
234	Boom 17	Munsterbilzen	120	38,2	2,6	1,690	2,249	35,0	13,5
235	Boom 18	Munsterbilzen	146	46,5	1,8	2,024	2,565	11,1	29,8
236	Boom 18	Munsterbilzen	146	46,5	2,2	2,024	2,565	8,0	14,2
237	Boom 19	Munsterbilzen	122	38,8	2,5	1,715	2,274	31,4	9,1
238	Boom 19	Munsterbilzen	122	38,8	2,3	1,715	2,274	25,4	1,1
239	Boom 20	Munsterbilzen	112	35,7	2,5	1,587	2,147	36,5	14,1
240	Boom 20	Munsterbilzen	112	35,7	2,3	1,587	2,147	31,0	6,7
241	Boom 21	Munsterbilzen	100	31,8	1,6	1,433	1,990	10,5	19,6
242	Boom 21	Munsterbilzen	100	31,8	2,2	1,433	1,990	34,9	9,6
243	Boom 22	Munsterbilzen	107	34,1	1,8	1,523	2,082	15,4	13,5
244	Boom 22	Munsterbilzen	107	34,1	1,8	1,523	2,082	15,4	13,5
245	Boom 23	Munsterbilzen	149	47,4	2,8	2,063	2,600	26,3	7,1
246	Boom 23	Munsterbilzen	149	47,4	2,2	2,063	2,600	6,2	15,4
247	Boom 24	Munsterbilzen	82	26,1	1,9	1,201	1,741	36,8	8,3
248	Boom 24	Munsterbilzen	82	26,1	1,8	1,201	1,741	33,3	3,3
249	Boom 25	Munsterbilzen	84	26,7	2,5	1,227	1,770	50,9	29,2
250	Boom 25	Munsterbilzen	84	26,7	2,7	1,227	1,770	54,6	34,5
251	Boom 26	Munsterbilzen	163	51,9	2,3	2,243	2,762	2,5	16,7
252	Boom 26	Munsterbilzen	163	51,9	2,6	2,243	2,762	13,7	5,9
253	Boom 27	Munsterbilzen	90	28,6	1,2	1,304	1,854	8,0	35,3
254	Boom 27	Munsterbilzen	90	28,6	1,3	1,304	1,854	0,3	29,9
255	Boom 28	Munsterbilzen	128	40,7	1,5	1,793	2,348	16,3	36,1

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
256	Boom 28	Munsterbilzen	128	40,7	1,6	1,793	2,348	10,7	31,9
257	Boom 29	Munsterbilzen	124	39,5	2,3	1,741	2,299	24,3	0,1
258	Boom 29	Munsterbilzen	124	39,5	3	1,741	2,299	42,0	23,4
259	Boom 30	Munsterbilzen	113	36,0	2,2	1,600	2,160	27,3	1,8
260	Boom 30	Munsterbilzen	113	36,0	1,8	1,600	2,160	11,1	16,7
261	Boom 31	Munsterbilzen	90	28,6	1,7	1,304	1,854	23,3	8,3
262	Boom 31	Munsterbilzen	90	28,6	1,6	1,304	1,854	18,5	13,7
263	Boom 32	Munsterbilzen	178	56,7	2,3	2,436	2,930	5,6	21,5
264	Boom 32	Munsterbilzen	178	56,7	2,5	2,436	2,930	2,6	14,7
265	Boom 33	Munsterbilzen	92	29,3	1,7	1,330	1,881	21,8	9,6
266	Boom 33	Munsterbilzen	92	29,3	1,9	1,330	1,881	30,0	1,0
267	Boom 34	Munsterbilzen	131	41,7	2,4	1,831	2,385	23,7	0,6
268	Boom 34	Munsterbilzen	131	41,7	2,2	1,831	2,385	16,8	7,8
269	Boom 35	Munsterbilzen	142	45,2	2,2	1,973	2,517	10,3	12,6
270	Boom 35	Munsterbilzen	142	45,2	2	1,973	2,517	1,4	20,6
271	Boom 36	Munsterbilzen	109	34,7	1,9	1,548	2,108	18,5	9,9
272	Boom 36	Munsterbilzen	109	34,7	2,1	1,548	2,108	26,3	0,4
273	Boom 37	Munsterbilzen	121	38,5	2,8	1,703	2,261	39,2	19,2
274	Boom 37	Munsterbilzen	121	38,5	2	1,703	2,261	14,9	11,5
275	Boom 38	Munsterbilzen	118	37,6	1,5	1,664	2,223	9,9	32,5
276	Boom 38	Munsterbilzen	118	37,6	1,4	1,664	2,223	15,9	37,0
277	Boom 39	Munsterbilzen	142	45,2	2	1,973	2,517	1,4	20,6
278	Boom 39	Munsterbilzen	142	45,2	2,5	1,973	2,517	21,1	0,7
279	Boom 40	Munsterbilzen	104	33,1	1,4	1,484	2,043	5,7	31,5
280	Boom 40	Munsterbilzen	104	33,1	2	1,484	2,043	25,8	2,1
281	Boom 41	Munsterbilzen	138	43,9	2	1,921	2,470	3,9	19,0
282	Boom 41	Munsterbilzen	138	43,9	1,9	1,921	2,470	1,1	23,1
283	Boom 42	Munsterbilzen	114	36,3	1,7	1,613	2,172	5,1	21,7
284	Boom 42	Munsterbilzen	114	36,3	2,3	1,613	2,172	29,9	5,5
285	Boom 43	Munsterbilzen	120	38,2	1,8	1,690	2,249	6,1	19,9
286	Boom 43	Munsterbilzen	120	38,2	1,7	1,690	2,249	0,6	24,4
287	Boom 44	Munsterbilzen	169	53,8	2,6	2,320	2,829	10,8	8,1
288	Boom 44	Munsterbilzen	169	53,8	2,7	2,320	2,829	14,1	4,6
289	Boom 45	Munsterbilzen	132	42,0	1,2	1,844	2,397	34,9	49,9
290	Boom 45	Munsterbilzen	132	42,0	1,5	1,844	2,397	18,7	37,4
291	Boom 46	Munsterbilzen	83	26,4	1,9	1,214	1,756	36,1	7,6
292	Boom 46	Munsterbilzen	83	26,4	1,8	1,214	1,756	32,6	2,5
293	Boom 47	Munsterbilzen	125	39,8	1,8	1,754	2,311	2,6	22,1
294	Boom 47	Munsterbilzen	125	39,8	1,8	1,754	2,311	2,6	22,1
295	Boom 48	Munsterbilzen	138	43,9	2	1,921	2,470	3,9	19,0
296	Boom 48	Munsterbilzen	138	43,9	1,9	1,921	2,470	1,1	23,1
297	Boom 49	Munsterbilzen	149	47,4	3,4	2,063	2,600	39,3	23,5
298	Boom 49	Munsterbilzen	149	47,4	3,5	2,063	2,600	41,1	25,7

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
299	Boom 50	Munsterbilzen	165	52,5	2	2,268	2,784	11,8	28,2
300	Boom 50	Munsterbilzen	165	52,5	2,5	2,268	2,784	9,3	10,2
301	Boom 51	Munsterbilzen	100	31,8	1,6	1,433	1,990	10,5	19,6
302	Boom 51	Munsterbilzen	100	31,8	1,4	1,433	1,990	2,3	29,6
303	Boom 1	Muziekbos	135	43,0	2,6	1,883	2,433	27,6	6,4
304	Boom 1	Muziekbos	135	43,0	2,9	1,883	2,433	35,1	16,1
305	Boom 2	Muziekbos	171	54,4	2,8	2,346	2,852	16,2	1,8
306	Boom 2	Muziekbos	171	54,4	2,9	2,346	2,852	19,1	1,7
307	Boom 3	Muziekbos	155	49,3	2,5	2,140	2,670	14,4	6,4
308	Boom 3	Muziekbos	155	49,3	2,5	2,140	2,670	14,4	6,4
309	Boom 4	Muziekbos	144	45,8	2,5	1,998	2,541	20,1	1,6
310	Boom 4	Muziekbos	144	45,8	2,8	1,998	2,541	28,6	9,2
311	Boom 5	Muziekbos	104	33,1	2,5	1,484	2,043	40,6	18,3
312	Boom 5	Muziekbos	104	33,1	3,0	1,484	2,043	50,5	31,9
313	Boom 6	Muziekbos	131	41,7	1,6	1,831	2,385	12,6	32,9
314	Boom 6	Muziekbos	131	41,7	1,6	1,831	2,385	12,6	32,9
315	Boom 7	Muziekbos	122	38,8	2,5	1,715	2,274	31,4	9,1
316	Boom 7	Muziekbos	122	38,8	2,4	1,715	2,274	28,5	5,3
317	Boom 8	Muziekbos	151	48,1	2,0	2,088	2,623	4,2	23,8
318	Boom 8	Muziekbos	151	48,1	2,0	2,088	2,623	4,2	23,8
319	Boom 9	Muziekbos	128	40,7	1,9	1,793	2,348	5,7	19,1
320	Boom 9	Muziekbos	128	40,7	1,8	1,793	2,348	0,4	23,3
321	Boom 10	Muziekbos	163	51,9	3,5	2,243	2,762	35,9	21,1
322	Boom 10	Muziekbos	163	51,9	3,5	2,243	2,762	35,9	21,1
323	Boom 11	Muziekbos	121	38,5	3,0	1,703	2,261	43,2	24,6
324	Boom 11	Muziekbos	121	38,5	3,3	1,703	2,261	48,4	31,5
325	Boom 12	Muziekbos	127	40,4	2,0	1,780	2,336	11,0	14,4
326	Boom 12	Muziekbos	127	40,4	1,5	1,780	2,336	15,7	35,8
327	Boom 13	Muziekbos	122	38,8	2,0	1,715	2,274	14,2	12,0
328	Boom 13	Muziekbos	122	38,8	2,0	1,715	2,274	14,2	12,0
329	Boom 14	Muziekbos	145	46,2	2,1	2,011	2,553	4,2	17,7
330	Boom 14	Muziekbos	145	46,2	2,4	2,011	2,553	16,2	6,0
331	Boom 15	Muziekbos	166	52,8	2,3	2,281	2,796	0,8	17,7
332	Boom 15	Muziekbos	166	52,8	2,8	2,281	2,796	18,5	0,2
333	Boom 16	Muziekbos	106	33,7	2,7	1,510	2,069	44,1	23,4
334	Boom 16	Muziekbos	106	33,7	2,9	1,510	2,069	47,9	28,7
335	Boom 17	Muziekbos	143	45,5	2,7	1,985	2,529	26,5	6,3
336	Boom 17	Muziekbos	143	45,5	2,3	1,985	2,529	13,7	9,1
337	Boom 18	Muziekbos	155	49,3	2,4	2,140	2,670	10,8	10,1
338	Boom 18	Muziekbos	155	49,3	2,3	2,140	2,670	7,0	13,9
339	Boom 19	Muziekbos	166	52,8	2,8	2,281	2,796	18,5	0,2
340	Boom 19	Muziekbos	166	52,8	2,4	2,281	2,796	4,9	14,2
341	Boom 20	Muziekbos	135	43,0	2,5	1,883	2,433	24,7	2,7

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
342	Boom 20	Muziekbos	135	43,0	2,2	1,883	2,433	14,4	9,6
343	Boom 21	Muziekbos	171	54,4	2,9	2,346	2,852	19,1	1,7
344	Boom 21	Muziekbos	171	54,4	3,1	2,346	2,852	24,3	8,0
345	Boom 22	Muziekbos	110	35,0	2,0	1,561	2,121	21,9	5,7
346	Boom 22	Muziekbos	110	35,0	2,3	1,561	2,121	32,1	7,8
347	Boom 23	Muziekbos	144	45,8	1,9	1,998	2,541	4,9	25,2
348	Boom 23	Muziekbos	144	45,8	2,3	1,998	2,541	13,1	9,5
349	Boom 24	Muziekbos	141	44,9	1,5	1,960	2,506	23,5	40,1
350	Boom 24	Muziekbos	141	44,9	1,7	1,960	2,506	13,3	32,2
351	Boom 25	Muziekbos	157	50,0	3,0	2,166	2,693	27,8	10,2
352	Boom 25	Muziekbos	157	50,0	2,3	2,166	2,693	5,8	14,6
353	Boom 26	Muziekbos	116	36,9	2,2	1,638	2,198	25,5	0,1
354	Boom 26	Muziekbos	116	36,9	2,3	1,638	2,198	28,8	4,4
355	Boom 27	Muziekbos	127	40,4	2,5	1,780	2,336	28,8	6,6
356	Boom 27	Muziekbos	127	40,4	2,2	1,780	2,336	19,1	5,8
357	Boom 28	Muziekbos	144	45,8	2,2	1,998	2,541	9,2	13,4
358	Boom 28	Muziekbos	144	45,8	2,5	1,998	2,541	20,1	1,6
359	Boom 29	Muziekbos	191	60,8	2,2	2,603	3,072	15,5	28,4
360	Boom 29	Muziekbos	191	60,8	2,4	2,603	3,072	7,8	21,9
361	Boom 30	Muziekbos	139	44,2	3,5	1,934	2,482	44,7	29,1
362	Boom 30	Muziekbos	139	44,2	3,6	1,934	2,482	46,3	31,1
363	Boom 31	Muziekbos	135	43,0	2,4	1,883	2,433	21,6	1,4
364	Boom 31	Muziekbos	135	43,0	1,7	1,883	2,433	9,7	30,1
365	Boom 32	Muziekbos	159	50,6	2,7	2,191	2,716	18,8	0,6
366	Boom 32	Muziekbos	159	50,6	2,6	2,191	2,716	15,7	4,3
367	Boom 33	Muziekbos	170	54,1	3,6	2,333	2,841	35,2	21,1
368	Boom 33	Muziekbos	170	54,1	3,0	2,333	2,841	22,2	5,3
369	Boom 34	Muziekbos	144	45,8	2,2	1,998	2,541	9,2	13,4
370	Boom 34	Muziekbos	144	45,8	2,2	1,998	2,541	9,2	13,4
371	Boom 35	Muziekbos	118	37,6	2,2	1,664	2,223	24,4	1,0
372	Boom 35	Muziekbos	118	37,6	2,0	1,664	2,223	16,8	10,0
373	Boom 36	Muziekbos	149	47,4	3,0	2,063	2,600	31,2	13,3
374	Boom 36	Muziekbos	149	47,4	3,4	2,063	2,600	39,3	23,5
375	Boom 37	Muziekbos	132	42,0	2,8	1,844	2,397	34,1	14,4
376	Boom 37	Muziekbos	132	42,0	3,2	1,844	2,397	42,4	25,1
377	Boom 38	Muziekbos	115	36,6	2,5	1,625	2,185	35,0	12,6
378	Boom 38	Muziekbos	115	36,6	2,0	1,625	2,185	18,7	8,5
379	Boom 39	Muziekbos	147	46,8	2,0	2,037	2,577	1,8	22,4
380	Boom 39	Muziekbos	147	46,8	1,7	2,037	2,577	16,5	34,0
381	Boom 40	Muziekbos	133	42,3	2,2	1,857	2,409	15,6	8,7
382	Boom 40	Muziekbos	133	42,3	2,4	1,857	2,409	22,6	0,4
383	Boom 41	Muziekbos	149	47,4	2,1	2,063	2,600	1,8	19,2
384	Boom 41	Muziekbos	149	47,4	2,6	2,063	2,600	20,7	0,0

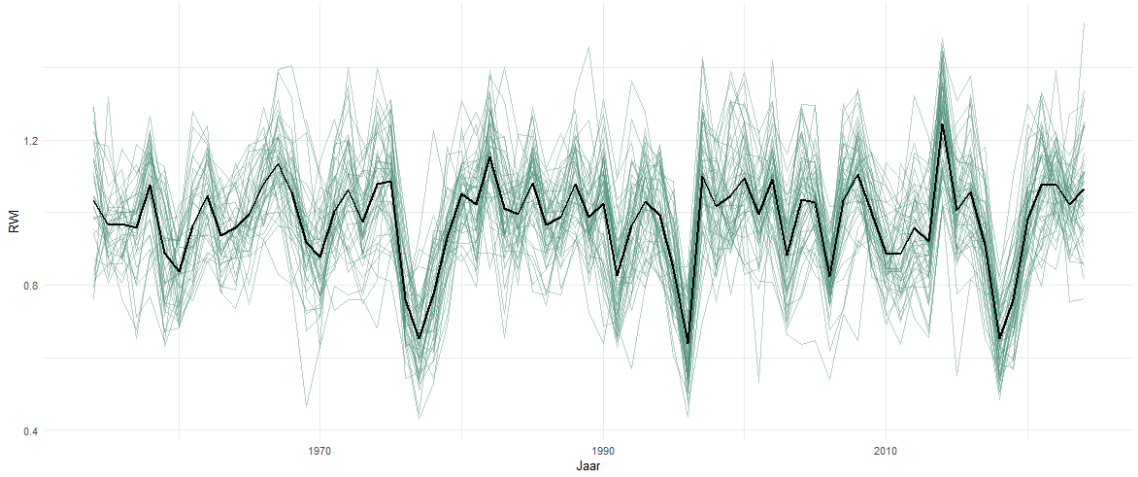
Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
385	Boom 42	Muziekbos	111	35,3	1,9	1,574	2,134	17,2	11,0
386	Boom 42	Muziekbos	111	35,3	2,1	1,574	2,134	25,0	1,6
387	Boom 43	Muziekbos	146	46,5	3,1	2,024	2,565	34,7	17,3
388	Boom 43	Muziekbos	146	46,5	2,8	2,024	2,565	27,7	8,4
389	Boom 44	Muziekbos	136	43,3	2,5	1,895	2,446	24,2	2,2
390	Boom 44	Muziekbos	136	43,3	2,6	1,895	2,446	27,1	5,9
391	Boom 45	Muziekbos	176	56,0	2,1	2,410	2,908	12,9	27,8
392	Boom 45	Muziekbos	176	56,0	2,4	2,410	2,908	0,4	17,5
393	Boom 46	Muziekbos	176	56,0	2,6	2,410	2,908	7,3	10,6
394	Boom 46	Muziekbos	176	56,0	3,0	2,410	2,908	19,7	3,1
395	Boom 47	Muziekbos	126	40,1	2,7	1,767	2,323	34,6	13,9
396	Boom 47	Muziekbos	126	40,1	2,3	1,767	2,323	23,2	1,0
397	Boom 48	Muziekbos	152	48,4	3,8	2,101	2,635	44,7	30,7
398	Boom 48	Muziekbos	152	48,4	4,3	2,101	2,635	51,1	38,7
399	Boom 49	Muziekbos	186	59,2	4,1	2,538	3,017	38,1	26,4
400	Boom 49	Muziekbos	186	59,2	3,5	2,538	3,017	27,5	13,8
401	Boom 50	Muziekbos	135	43,0	2,7	1,883	2,433	30,3	9,9
402	Boom 50	Muziekbos	135	43,0	2,6	1,883	2,433	27,6	6,4
403	Boom 1	Rood Klooster	171	54,4	2,6	2,346	2,852	9,8	8,8
404	Boom 1	Rood Klooster	171	54,4	3,0	2,346	2,852	21,8	4,9
405	Boom 2	Rood Klooster	152	48,4	2,3	2,101	2,635	8,6	12,7
406	Boom 2	Rood Klooster	152	48,4	3,1	2,101	2,635	32,2	15,0
407	Boom 3	Rood Klooster	201	64,0	3,7	2,731	3,179	26,2	14,1
408	Boom 3	Rood Klooster	201	64,0	4,0	2,731	3,179	31,7	20,5
409	Boom 4	Rood Klooster	188	59,8	3,5	2,564	3,039	26,7	13,2
410	Boom 4	Rood Klooster	188	59,8	3,2	2,564	3,039	19,9	5,0
411	Boom 5	Rood Klooster	260	82,8	4,0	3,490	3,778	12,7	5,5
412	Boom 5	Rood Klooster	260	82,8	4,0	3,490	3,778	12,7	5,5
413	Boom 6	Rood Klooster	186	59,2	2,4	2,538	3,017	5,5	20,5
414	Boom 6	Rood Klooster	186	59,2	2,6	2,538	3,017	2,4	13,8
415	Boom 7	Rood Klooster	197	62,7	2,8	2,680	3,136	4,3	10,7
416	Boom 7	Rood Klooster	197	62,7	2,2	2,680	3,136	17,9	29,8
417	Boom 8	Rood Klooster	181	57,6	2,7	2,474	2,963	8,4	8,9
418	Boom 8	Rood Klooster	181	57,6	2,2	2,474	2,963	11,1	25,7
419	Boom 9	Rood Klooster	220	70,0	3,7	2,976	3,377	19,6	8,7
420	Boom 9	Rood Klooster	220	70,0	3,6	2,976	3,377	17,3	6,2
421	Boom 10	Rood Klooster	173	55,1	2,1	2,371	2,874	11,4	26,9
422	Boom 10	Rood Klooster	173	55,1	2,4	2,371	2,874	1,2	16,5
423	Boom 11	Rood Klooster	142	45,2	1,4	1,973	2,517	29,0	44,4
424	Boom 11	Rood Klooster	142	45,2	1,7	1,973	2,517	13,8	32,5
425	Boom 12	Rood Klooster	158	50,3	2,2	2,178	2,704	1,0	18,7
426	Boom 12	Rood Klooster	158	50,3	2,4	2,178	2,704	9,2	11,3
427	Boom 13	Rood Klooster	195	62,1	3,6	2,654	3,115	26,3	13,5

Nr	Boomnr	Site	Gemeten omtrek (cm)	Berekende diameter (cm)	Gemeten schorsdikte (cm)	Schorsdikte via Noorse studie (cm)	Schorsdikte via allom. formule (cm)	Afwijking schorsdikte Noorse studie (%)	Afwijking schorsdikte allom. formule (%)
428	Boom 13	Rood Klooster	195	62,1	3,0	2,654	3,115	11,5	3,7
429	Boom 14	Rood Klooster	129	41,1	2,8	1,805	2,360	35,5	15,7
430	Boom 14	Rood Klooster	129	41,1	2,3	1,805	2,360	21,5	2,6
431	Boom 15	Rood Klooster	149	47,4	2,8	2,063	2,600	26,3	7,1
432	Boom 15	Rood Klooster	149	47,4	2,0	2,063	2,600	3,0	23,1
433	Boom 16	Rood Klooster	225	71,6	2,6	3,040	3,429	14,5	24,2
434	Boom 16	Rood Klooster	225	71,6	2,7	3,040	3,429	11,2	21,3
435	Boom 17	Rood Klooster	160	50,9	2,3	2,204	2,727	4,2	15,7
436	Boom 17	Rood Klooster	160	50,9	2,3	2,204	2,727	4,2	15,7
437	Boom 18	Rood Klooster	236	75,1	2,6	3,181	3,540	18,3	26,6
438	Boom 18	Rood Klooster	236	75,1	3,0	3,181	3,540	5,7	15,3
439	Boom 19	Rood Klooster	219	69,7	4,9	2,963	3,367	39,5	31,3
440	Boom 19	Rood Klooster	219	69,7	4,7	2,963	3,367	37,0	28,4
441	Boom 20	Rood Klooster	193	61,4	1,8	2,628	3,093	31,5	41,8
442	Boom 20	Rood Klooster	193	61,4	1,6	2,628	3,093	39,1	48,3
443	Boom 21	Rood Klooster	223	71,0	3,8	3,014	3,408	20,7	10,3
444	Boom 21	Rood Klooster	223	71,0	3,8	3,014	3,408	20,7	10,3
445	Boom 22	Rood Klooster	202	64,3	2,5	2,744	3,189	8,9	21,6
446	Boom 22	Rood Klooster	202	64,3	2,8	2,744	3,189	2,0	12,2
447	Boom 23	Rood Klooster	219	69,7	2,6	2,963	3,367	12,2	22,8
448	Boom 23	Rood Klooster	219	69,7	2,1	2,963	3,367	29,1	37,6
449	Boom 24	Rood Klooster	214	68,1	3,1	2,899	3,315	6,5	6,5
450	Boom 24	Rood Klooster	214	68,1	2,8	2,899	3,315	3,4	15,5
451	Boom 25	Rood Klooster	214	68,1	3,1	2,899	3,315	6,5	6,5
452	Boom 25	Rood Klooster	214	68,1	3,6	2,899	3,315	19,5	7,9
							Gemiddelde afwijking (%)	23,7	15,8

Bijlage 4. Detrending en kwaliteitscontrole

Detrending

In deze studie werden de jaarringreeksen per boom vanaf 1954 gedetrend met behulp van een smoothing spline met een splinelengte van 30 jaar (Figuur 86). In de literatuur, onder meer bij Klesse (2021), wordt aangegeven dat een 30 jarige spline een geschikt compromis vormt: langere splines slagen er vaak niet in om structurele trends voldoende te verwijderen, terwijl kortere splines net te veel relevante ecologische groeisignalen uit de data filteren.

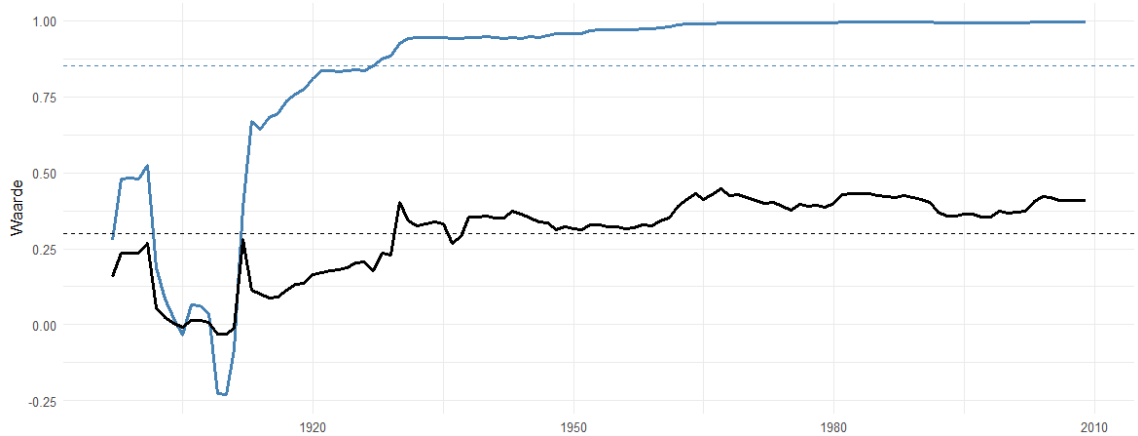


Figuur 86: Vergelijking van de Ring Width Index (RWI) per site en het gemiddeld over alle sites, berekend met een smoothing spline met een splinelengte van 30 jaar. Het gemiddelde is enkel weergegeven voor jaren met minstens 10 boomreeksen.

Kwaliteitscontrole van chronologie (EPS en Rbar)

De kwaliteit van de verschillende groeichronologieën werd geëvalueerd aan de hand van de gemiddelde interseriecorrelatie (Rbar) en de Expressed Population Signal (EPS).

De globale RWI-chronologie vertoonde de hoogste synchronisatie tussen individuele bomen, met een zeer hoge chronologische betrouwbaarheid (EPS = 0,993). Zeker vanaf 1925 liggen deze waarden vrijwel voortdurend boven de drempelwaarde (≥ 0,85; Figuur 87), wat wijst op een representatieve chronologie voor de onderzochte populatie over heel Vlaanderen.



Figuur 87: Overzicht van de globale EPS-waarde (blauw) en de gemiddelde Rbar per site (zwart) voor RWI. De horizontale blauwe stippellijn markeert de EPS-drempelwaarde van 0,85, terwijl de zwarte stippellijn de drempelwaarde voor Rbar (0,3) aanduidt.

De gemiddelde Rbar-waarden per site liggen vanaf 1925 doorgaans hoger dan 0,30, wat wijst op een relatief sterke synchronisatie tussen de individuele reeksen (Tabel 13; Figuur 87).

Tabel 13: Statistieken van de RWI chronologies per site, met de gemiddelde interseriële correlatie (Rbar) en de expressed population signal (EPS). Met in vet de sites waarvan de bomen jonger zijn dan 50 jaar.

Site	Rbar	EPS	Site	Rbar	EPS
BAL	0.419	0.893	**OU2**	**0.365**	**0.768**
BEE	0.498	0.922	OU3	0.315	0.820
BRO	0.515	0.927	OU4	0.533	0.930
BRW	**0.439**	**0.869**	OU5	0.406	0.889
DAL	0.478	0.912	PAP	0.310	0.842
DRO	0.298	0.834	PEE	0.367	0.872
E3G	0.412	0.890	PEX	0.400	0.872
ELS	0.428	0.897	POS	0.413	0.870
GRA	0.376	0.877	RAM	0.337	0.857
HLO	0.307	0.837	RAN	0.325	0.848
HLW	0.402	0.889	RAZ	0.345	0.851
INS	0.318	0.820	RYC	0.478	0.916
KAL	0.405	0.882	SCH	0.328	0.850
KAS	0.474	0.915	SOP	0.285	0.824
KAT	0.401	0.882	STE	0.457	0.906
KLO	0.378	0.871	VAG	0.495	0.921
KRA	0.498	0.912	VLM	0.278	0.819
LKO	0.307	0.837	WAT	0.394	0.886
LKW	0.456	0.904	WEN	0.540	0.933
MEO	0.413	0.885	WEZ	0.394	0.882
MEW	0.319	0.818	WOO	0.397	0.832
MHO	0.332	0.846	WOW	0.385	0.854
MHR	0.447	0.893	**WUL**	**0.373**	**0.866**
MLB	0.450	0.904	ZAN	0.328	0.853
OU1	**0.464**	**0.884**			

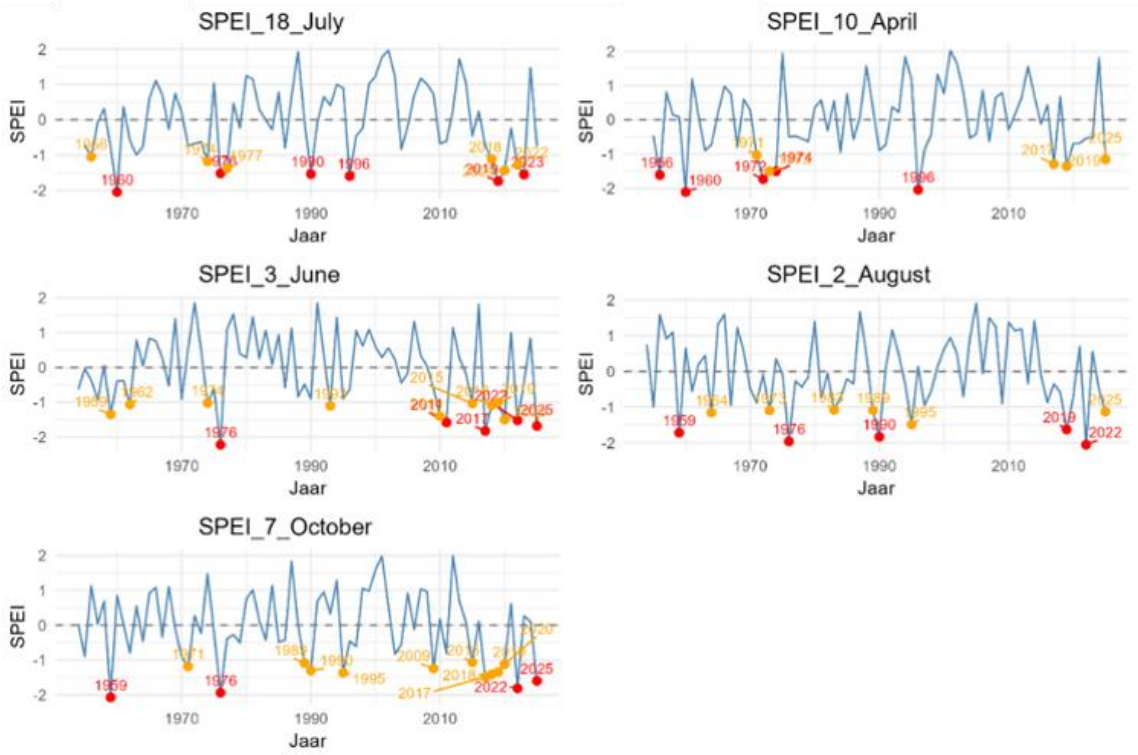
Na leeftijdsstandaardisatie via RCS nam de interseriecorrelatie af (Rbar = 0,142), terwijl de EPS hoog bleef (0,989), wat wijst op een betrouwbare regionale groeischatting. De MRCS-chronologie vertoonde de laagste interseriecorrelatie (Rbar = 0,080), maar behield eveneens een hoge betrouwbaarheid door het grote aantal beschikbare bomen (EPS = 0,979). De lagere Rbar-waarden voor RCS en MRCS weerspiegelen het verwijderen van leeftijdsgerelateerde en regionale groeipatronen, waardoor een relatief beperkt gemeenschappelijk interjaarlijks groeisignaal resteert. Dit betekent dat een aanzienlijk deel van de resterende groeivariatie niet synchroon tussen bomen verloopt en dus niet zonder meer aan een gemeenschappelijke klimaatrespons kan worden toegeschreven. Dit sluit een klimaatrespons echter niet uit, aangezien klimaat een deel van de resterende interjaarlijkse groeivariatie kan verklaren zonder dat dit resulteert in een sterke synchronisatie tussen alle bomen.

De chronologische kwaliteitsparameters varieerden tussen sites, maar vertoonden geen aanwijzingen voor systematische verschillen in synchronisatie of betrouwbaarheid. De gecombineerde chronologieën werden daarom beschouwd als voldoende betrouwbaar voor verdere analyses van de interjaarlijkse groeivariatie en de mogelijke relatie daarvan met klimaat.

Bijlage 5. Klimaatdata: *standardized Precipitation-Evapotranspiration Index* (SPEI)

Bepaling van de SPEI-types

Droogtecondities werden gekarakteriseerd aan de hand van 288 berekende SPEI-types (voor de 12 kalendermaanden per jaar * een periode van 1-tot 24 maanden). Voor elke geselecteerde gridcel en SPEI-type werden, op basis van gangbare drempelwaarden voor natte en droge condities, jaren met ernstige (SPEI < −1.5) tot extreme droogte (SPEI < −2) geïdentificeerd, evenals analoge categorieën voor natte omstandigheden (SPEI > +1.5 en SPEI > +2). In Figuur 88 is een voorbeeld voor één zo'n geselecteerde gridcel en meerdere SPEI-types weergegeven.



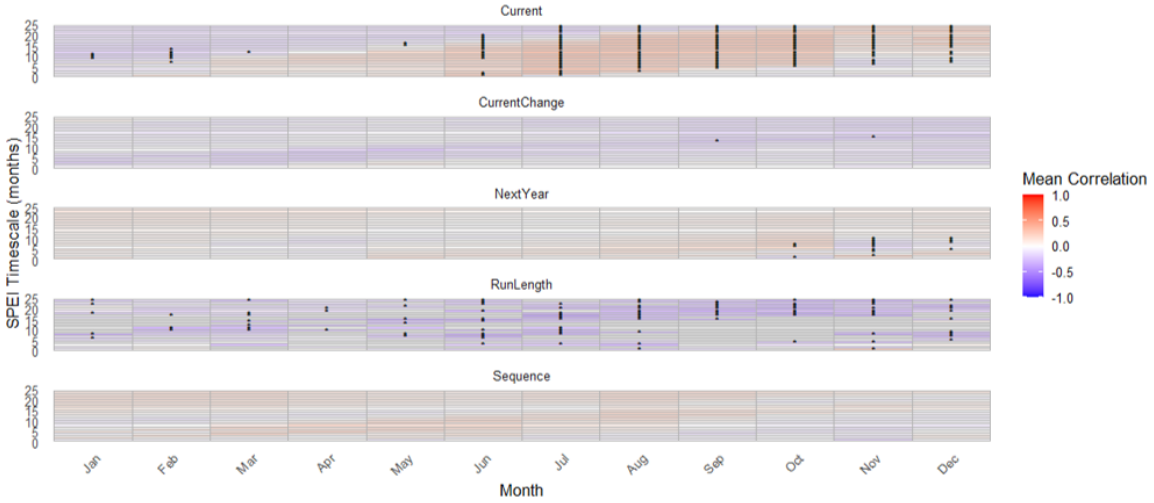
Figuur 88: Overzicht van vijf SPEI-types (gridded 'weerstation' 807) van 1954 tot 2025. Ernstige en extreme droogte zijn resp. in oranje en rood aangeduid.

Correlaties tussen SPEI en RWI

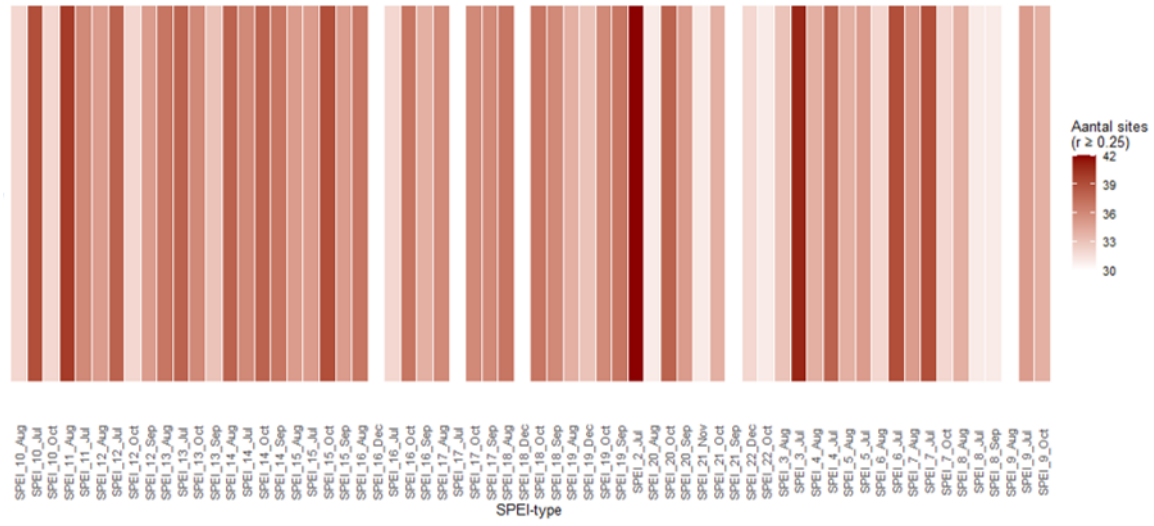
Per site werden de 288 SPEI-variabelen gecorreleerd met de ring width index (RWI). Onderstaande figuur geeft, als voorbeeld, een heatmap weer voor de locatie 'KAT (Figuur 89). Hierbij is RWI eens met SPEI van het huidige jaar (current) en het volgende jaar (lag 1 = NextYear) gecorreleerd, als met de absolute verandering in SPEI (CurrentChange), de cumulatieve droogte duur (RunLength) en met de sequentie-index (Sequence). De resultaten tonen verschillende significante correlaties. Deze waren echter niet consistent over de verschillende sites heen. Wel blijkt dat voor heel wat sites, meerdere SPEI-types sterke significante correlaties vertonen met de RWI van het huidige jaar. Vooral SPEI-types van juni tot oktober vertonen sterke significante correlaties.

Om een SPEI-variabele te identificeren die de respons over alle sites zo consistent mogelijk beschrijft, werden per site de sterkste correlaties tussen SPEI en RWI geselecteerd. De frequentie waarmee elk SPEI-type voorkwam binnen deze selectie werd vervolgens bepaald. Hieruit bleek dat SPEI_2_juli het frequentst naar voren kwam als de SPEI-variabele met de

sterkste correlatie met RWI (Figuur 90). Daarom werd deze variabele beschouwd als de meest representatieve indicator voor SPEI in de klimaatmodellen.



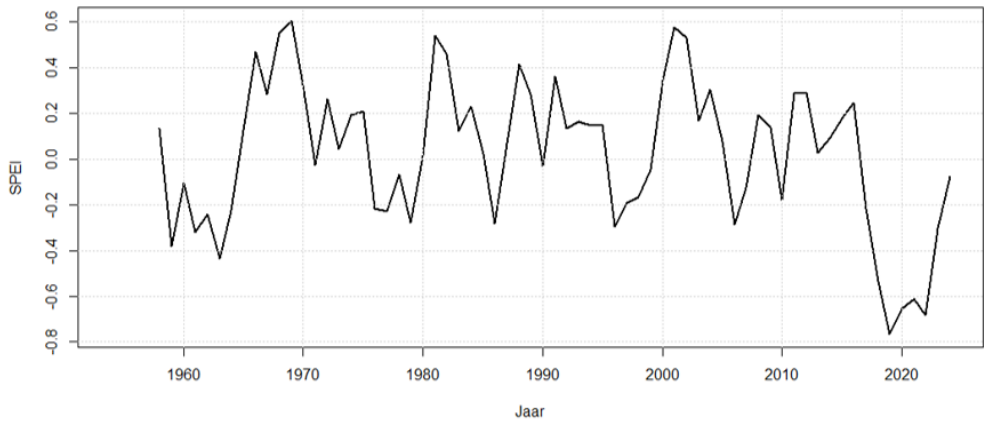
Figuur 89: Heatmap met Pearson-correlaties tussen verschillende SPEI-tijdschaalindices en RWI voor alle sites. Blauwe waarden geven negatieve correlaties aan, terwijl rode waarden positieve correlaties weergeven. De sterretjes geven de statistische significantie van de correlaties weer (op basis van bootstrap, r ≥ 0.5 als drempel voor robuuste correlaties).



Figuur 90: Heatmap van SPEI-types met de sterkste positieve correlaties met RWI over de meeste sites.

Temporele evolutie van SPEI

Nadat SPEI_2_juli werd geïdentificeerd als de meest representatieve droogte-indicator voor de relatie met RWI, werd vervolgens de temporele evolutie van deze klimaatvariabele over de volledige onderzoeksperiode onderzocht. Hierbij werd gebruikgemaakt van alle beschikbare gegevens van de geselecteerde gridcellen. Het vijfjarige voortschrijdende gemiddelde van SPEI werd berekend om langetermijnvariaties in de klimatologische waterbalans te visualiseren en kortetermijnfluctuaties te reduceren. De jaarlijkse waarden van deze index voor de periode 1954-2024 staan in Figuur 91.



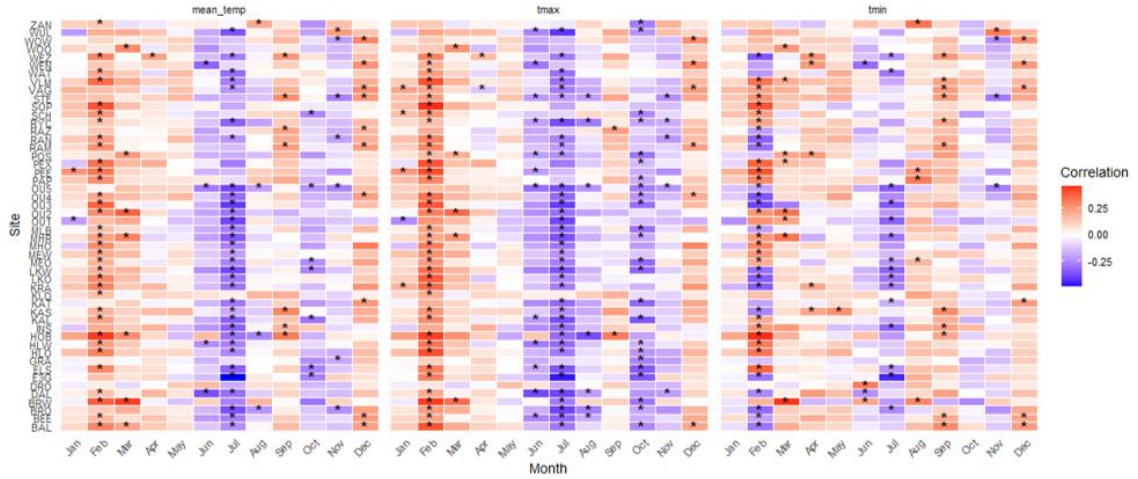
Figuur 91: Vijfjarige voortschrijdende gemiddelde van de Standardized Precipitation Evapotranspiration Index (SPEI), als maat voor de temporele variatie in de klimatologische waterbalans. Positieve waarden geven relatief natte perioden weer en negatieve waarden duiden op droogtecondities.

De vijfjarige voortschrijdende SPEI2-Jul vertoonde duidelijke variatie doorheen de tijd, met afwisselend perioden van positieve en negatieve waarden. Vochtige juni-juli-maanden werden waargenomen rond 1965-1970, het begin van de jaren 1980 en het begin van de jaren 2000. Daartegenover werden heel lage, negatieve SPEI-waarden vastgesteld rond 2018–2022, gekenmerkt door een langdurige periode met lage waterbeschikbaarheid.

Bijlage 6. Klimaatdata: Temperatuur

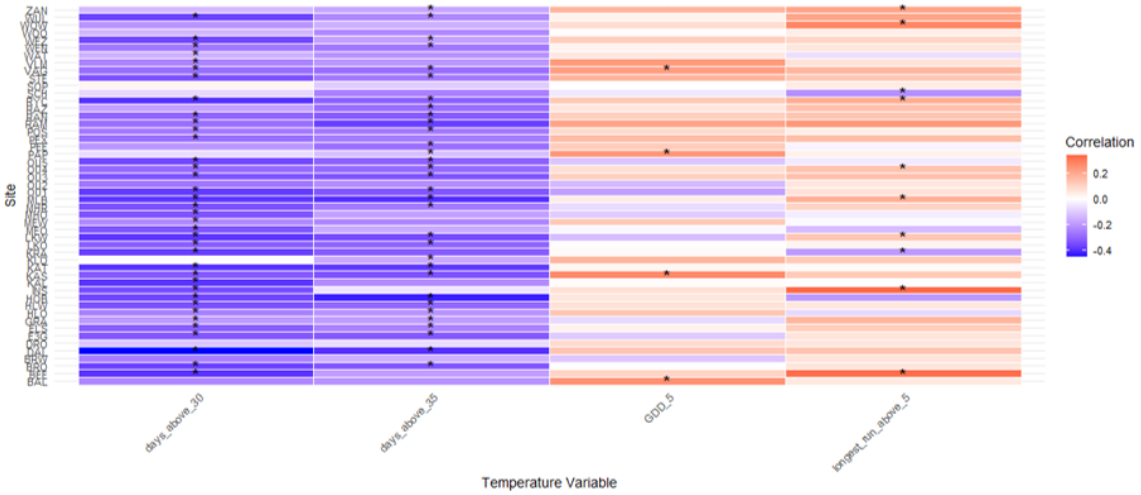
Correlaties tussen temperatuur en RWI

Wanneer op maandbasis per station de gemiddelde, minimum- en maximumtemperaturen werden berekend en gecorreleerd met RWI, kan worden vastgesteld dat er een duidelijke negatieve correlatie is bij hogere temperaturen in juli en een positieve correlatie in februari (Figuur 92). Dit betekent dat hogere temperaturen in februari samengaan met betere groei, terwijl hogere temperaturen in juli dan weer samenhangen met verminderde groei.



Figuur 92: Heatmap van de correlatie tussen maandelijkse gemiddelde, maximum- en minimumtemperatuur en RWI voor alle locaties. De kleur geeft de sterkte en richting van de correlatie weer, waarbij rood een positieve correlatie aanduidt en blauw een negatieve correlatie. Significante correlaties worden met een ster aangeduid.

Wanneer op jaarbasis werd gekeken naar de berekende temperatuurextremen en groeigerelateerde indices (GGD_5 en longest_run_above_5) in relatie tot de RWI, blijkt duidelijk dat het aantal dagen met temperaturen boven 30 °C en 35 °C negatief correleert met groei. Dit resultaat was significant voor bijna alle locaties (Figuur 93). Dit wijst erop dat hitte een negatief effect heeft op boomgroei.

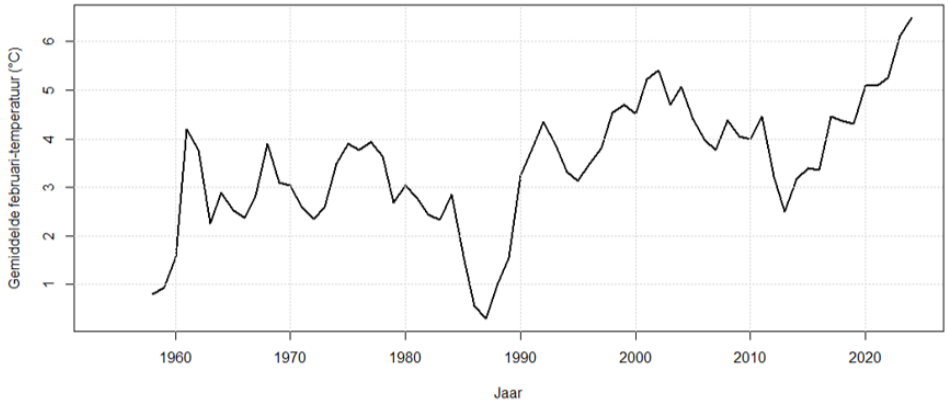


Figuur 93: Heatmap van de correlatie tussen het aantal dagen met temperaturen boven 25°C en 30°C, de som van groeigraad-dagen (GDD5), en de langste opeenvolgende periode met minimumtemperaturen boven 5 °C (longest_run_above_5), en de RWI voor alle locaties. De kleur geeft de sterkte en richting van de correlatie weer, waarbij rood een positieve correlatie aanduidt en blauw een negatieve correlatie. Significante correlaties worden met een ster aangeduid.

Voor de som van groeigraad-dagen boven een basistemperatuur van 5 °C (GDD_5) werd geen eenduidige correlatie vastgesteld over de verschillende sites. Ook voor de langste opeenvolgende periode met minimumtemperaturen boven 5 °C was het resultaat niet volledig consistent over alle locaties. Hoewel in het algemeen vaak een positieve relatie met groei werd waargenomen bij een langere periode, waren slechts een beperkt aantal correlaties significant, waarbij ongeveer de helft positief en de helft negatief gecorreleerd was.

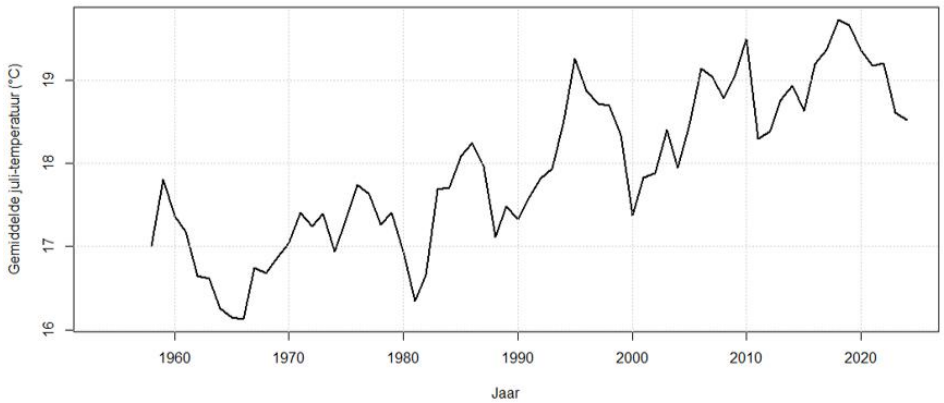
Temporele evolutie van februari en juli temperatuur

De temporele evolutie van de temperatuurvariabelen (gemiddelde februari- en juli-temperatuur) werd gevisualiseerd aan de hand van een vijfjarig voortschrijdende gemiddelde, berekend op basis van de gegevens van alle geselecteerde gridcellen (Figuur 94). De februari-temperatuur vertoonde duidelijke variatie doorheen de onderzoeksperiode. De laagste waarden werden waargenomen tijdens het midden van de jaren 1980, met een uitgesproken negatieve afwijking rond 1986-1987. Vanaf dan werd een geleidelijke stijging in de gemiddelde februari-temperatuur vastgesteld, met overwegend positieve waarden. De hoogste vijfjarige gemiddelden traden op aan het einde van de tijdreeks, met de meest recente periode gekenmerkt als de warmste winterperiode tijdens de periode 1954-2024.



Figuur 94: Vijfjarige voortschrijdende gemiddelde van de februari-temperatuur gedurende de onderzoeksperiode, berekend op basis van de beschikbare klimaatstations.

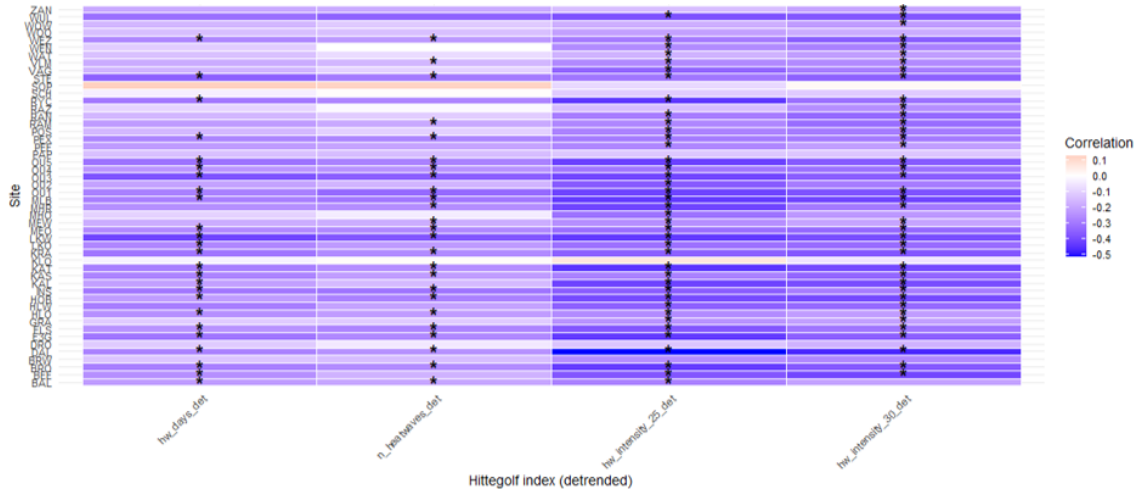
Voor de zomertemperatuur werd eenzelfde visualisatie uitgevoerd op basis van de geselecteerde juli-temperatuur (Figuur 95). Het vijfjarig voortschrijdende gemiddelde vertoonde een duidelijke algemene stijging tijdens de late jaren 1970. De hoogste vijfjarige gemiddelde temperaturen (voor juli) werden ook hier in de meer recente periode over de onderzoeks periode (1954-2024) teruggevonden.



Figuur 95: Vijfjarige voortschrijdende gemiddelde van de juli-temperatuur gedurende de onderzoeksperiode, berekend op basis van de beschikbare klimaatstations.

Correlaties tussen hittestress en RWI

Het aantal hittegolven, de totale duur ervan en het aantal dagen boven 25 °C en 30 °C waren alle, niet verrassend, sterk negatief geassocieerd met boomgroei (zie Figuur 96). Hoe meer hitte, hoe minder groei bij grove den over de meeste sites, hoewel dit niet altijd significant was.

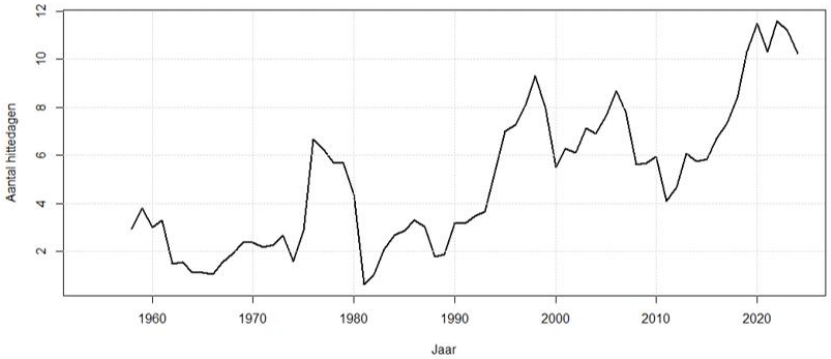


Figuur 96: Heatmap van de correlatie tussen het aantal hittegolven per jaar, de totale duur van hittegolven, het aantal dagen boven 25 °C, en het aantal dagen boven 30 °C, en de RWI voor alle locaties. De kleur geeft de sterkte en richting van de correlatie weer, waarbij rood een positieve correlatie aanduidt en blauw een negatieve correlatie. Significante correlaties worden met een ster aangeduid.

Temporele evolutie van het aantal hitte dagen

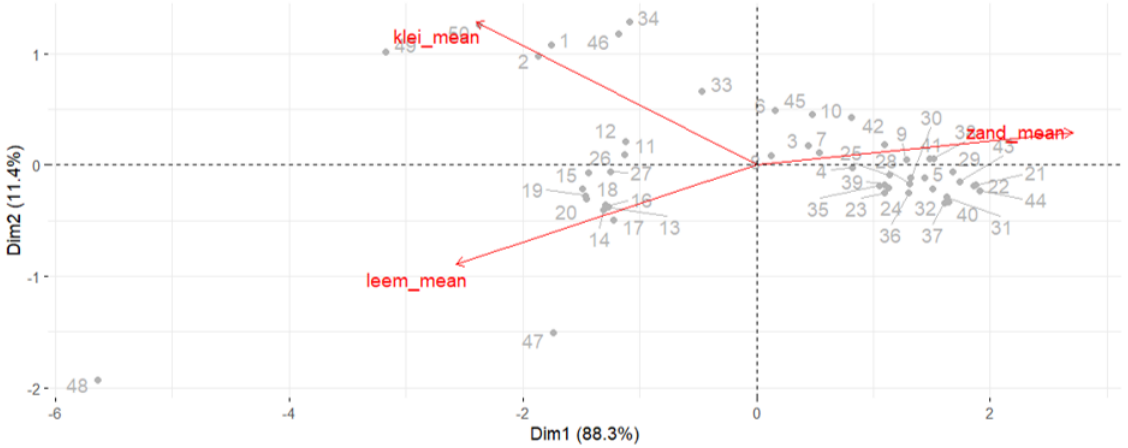
De temporele evolutie van het aantal hittedagen boven 30 °C werd ook onderzocht aan de hand van het vijfjarig voortschrijdende gemiddelde (Figuur 97). Deze hitte-index vertoonde gedurende een groot deel van de onderzoeksperiode relatief beperkte variatie. Tot het begin van de jaren 1990 werden voornamelijk lage waarden waargenomen, met uitzondering van een verhoogde periode rond 1975-1980. Hierbij bleef het maximum aantal hittedagen beperkt tot ongeveer zes dagen per jaar.

Vanaf de jaren 1990 werd echter een duidelijk stijgende trend zichtbaar, waarbij de waarden steeds hoger opliepen. Vanaf ongeveer 2018 nam het aantal hittedagen sterk toe, met de hoogste waarden van de volledige tijdreeks rond 2020–2022. Tijdens deze periode werd bijna een verdubbeling bereikt (n ~ 12) ten opzichte van het maximum aantal hitte-dagen dat werd waargenomen in de eerste helft van de onderzoeksperiode (1954-1993).

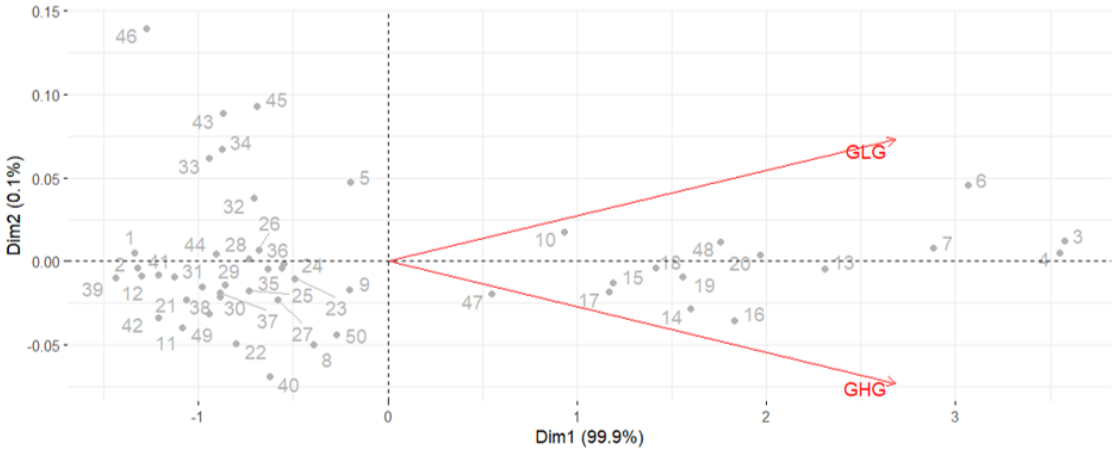


Figuur 97: Vijfjarig voortschrijdende gemiddelde van het jaarlijkse aantal hittedagen gedurende de onderzoeksperiode, berekend op basis van de beschikbare klimaatstations.

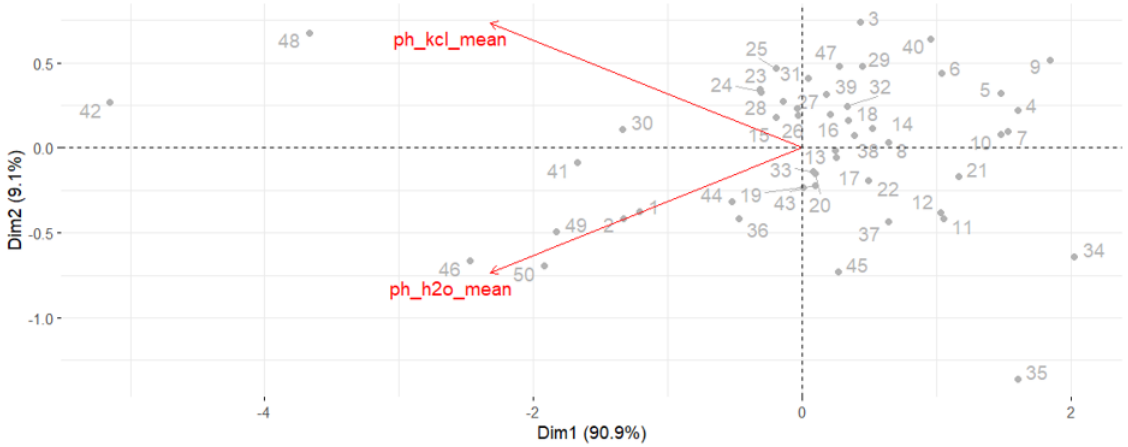
Bijlage 7. Drie PCA's van groeiplaatscondities: bodemstructuur (zand, leem en klei) geanalyseerd via PCA1, waterhuishouding (GHG en GLG) via PCA2 en bodemzuurtegraad via PCA3. Van elke PCA werd de eerste hoofdcomponent in het model opgenomen.



Figuur 98: PCA1-biplot van bodemstructuur op de eerste twee assen



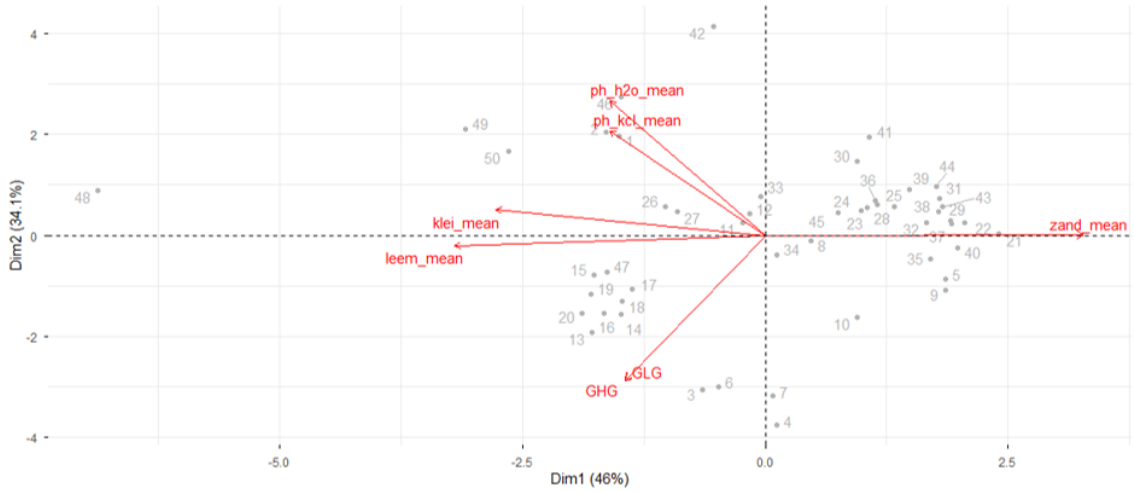
Figuur 99: PCA2-biplot van grondwaterniveaus op de eerste twee assen



Figuur 100: PCA3-biplot van bodemzuurtegraad op de eerste twee assen

10.21436/inbor.156782252

Bijlage 8. PCA waarin alle groeiplaatsvariabelen (bodemstructuur, waterhuishouding en bodemzuurtegraad) werden samengebracht (PCA4). Enkel de eerste hoofdcomponent werd in het model opgenomen.



Figuur 101: PCA4-biplot van bodemtextuur, gecombineerd met grondwaterniveaus en bodemzuurtegraad op de eerste twee assen

Bijlage 9: samenvatting master thesis onderzoek D'Hulster (2024), met focus op het relevante deel voor dit rapport.

Doelstellingen

In dit onderzoek werd gezocht naar een efficiënter alternatief voor het monitoren van de vitaliteit van grove dennenbossen in Vlaanderen. Momenteel wordt de vitaliteit jaarlijks vastgesteld in het bosvitaliteitsmeetnet. Echter, deze inventarisatie is zowel duur als tijdrovend en biedt slechts een beperkt overzicht van de bossen. Het alternatief waar in deze studie werd op gefocust is remote sensing.

Het ultieme doel is om te onderzoeken of het mogelijk is om met remote sensing vitaliteitsverlies bij grove den succesvol in kaart te brengen. De volgende specifieke onderzoeksvragen werden vooropgesteld:

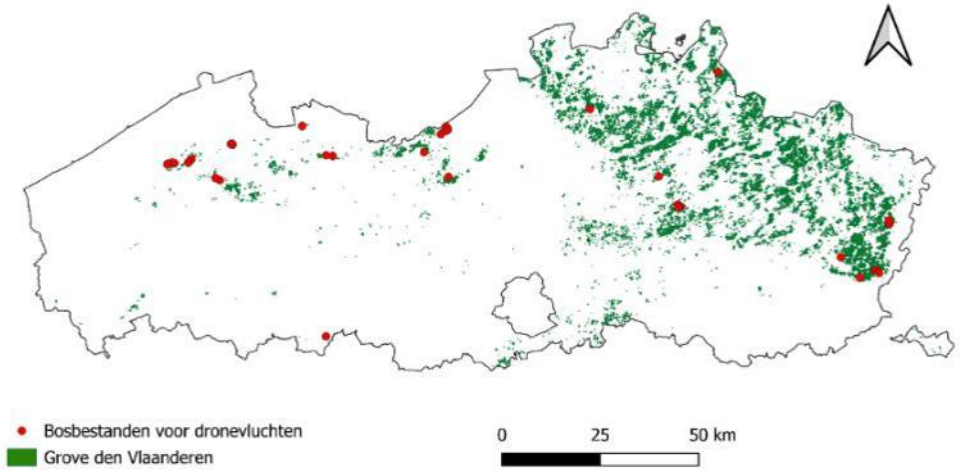
"Is het mogelijk om met een multispectrale camera, gemonteerd op een drone, het vitaliteitsverlies van grove den accuraat in kaart te brengen op lokale schaal?"

De hypothese stelt dat multispectrale dronebeelden, vanwege hun hoge spatiale resolutie, in staat zijn om de vitaliteitsverliezen nauwkeurig in kaart te brengen.

Materiaal en Methodes

- ***Verzamelen dronebeelden***

Er werden 43 bosbestanden geselecteerd voor een dronevlucht, verspreid over het gehele Vlaamse gewest. De bestanden maakten deel uit van het bosvitaliteitsmeetnet van INBO en bevatten grove den als dominante soort in de bovenetage. In totaal werd er 100 ha ingevlogen met een multispectrale drone (Figuur 102).



*Figuur 102: De 43 bosbestanden waarover drone data en terreininschattingen van vitaliteit op bestandsniveau werden verzameld, weergegeven als rode punten. Het groen gearceerd gebied komt overeen met het verspreidingsgebied van grove den (*Pinus sylvestris *L.) in Vlaanderen, gebaseerd op de bosreferentielaag 2000.*

De beelden werden verzameld met een DJI Phantom 4 drone met een ingebouwde Real Time Kinematics (RTK) en multispectrale camera met vijf banden (blauw, groen, rood, red edge en NIR; zie Tabel 14).

De dronebeelden werden verzameld tussen 15 augustus en 31 september 2023 in de meest optimale weerscondities, tussen 10.00 uur en 16.00 uur lokale tijd. Beelden werden verzameld aan 80% overlap (zij- en voorwaarts), waarbij de drone vloog aan drie m/s op 80 meter hoogte boven het maaiveld. De camera werd perfect nadir gericht. Deze instellingen werden toegepast voor alle bosbestanden. Voor elk bestand werd ook een protocol voor bosvitaliteitsmetingen op bestandsniveau ingevuld (D'Hulster, 2024).

Tabel 14: De vijf spectrale banden met de overeenkomstige golflengtes van de multispectrale camera van de DJI Phantom 4 drone (DJI, 2025).

Spectrale banden	Centrale golflengte en interval
Blauw	450 nm ± 16 nm
Groen	560 nm ± 16 nm
Rood	650 nm ± 16 nm
Red edge	730 nm ± 16 nm
Nabij infrarood	840 nm ± 26 nm

- ***Preprocessing dronebeelden***

De dronebeelden van bossen werden verwerkt met Agisoft Metashape Professional (Agisoft, 2025), waarbij beelden van zes verschillend reflectanties (blauw, groen, rood, red edge, NIR) werden verkregen. Na het uploaden en kalibreren van de beelden met een zonlichtsensor, volgde uitlijning en optimalisatie (D'Hulster, 2024). Hierna werden een puntenwolk, een digitaal oppervlakte model (DSM) en een orthomozaïek gegenereerd. Ook werd de normalized difference vegetation index (NDVI), een zeer bekende vegetatieindex (Vergelijking 1; Rouse *et al.*, 1974), in deze software berekend (op basis van rood en NIR):

$$NDVI = \frac{(NIR - rood)}{NIR + rood}$$

De beelden (orthomozaïek met vijf banden, NDVI-raster en DSM) hadden een hoge resolutie (~3–6 cm per pixel) en werden verwerkt in QGIS (Lima v3.32.3). Wazige randen werden verwijderd via handmatig afgebakende polygonen. In totaal werden 43 polygonen afgebakend, met een totale oppervlakte van 100 ha grove dennenbos.

Met behulp van het Digitaal Hoogtemodel Vlaanderen DHMV II 1m (Digitaal Vlaanderen, 2014) kon de DSM van de dronebeelden gecorrigeerd (genormalisserd) worden voor het reliëf (nDSM) om zo accurater de vegetatiehoogte in de beelden te bepalen. Hierdoor konden de boomkruinen, die zich in de bovenste zeven meter bevinden, worden geïsoleerd. Deze kruinenmaskers werden vectorieel opgeslagen en gebruikt voor verdere analyses.

- ***Voorspellingen op pixel- en bosbestandniveau***

In de thesis werd een binaire dataset gemaakt (vitaal versus niet vitaal) op basis van beeldinterpretatie van de drone RGB (rood, groen, blauw) beelden van de bosbestanden. Hierbij werden 4.000 punten visueel handmatig verzameld in QGIS voor pixels die 'vitaal' (groene naalden) of 'niet vitaal' (kale takken, bruine naalden) oogden.

Verschillende eenvoudige logistische regressie modellen werden gebouwd met elk van de verschillende vegetatie op de trainingset (80% van de totale dataset) en gevalideerd op de testset (20% van de totale dataset). Dit werd getest voor drie verschillende vegetatie-indices (Tabel 15).

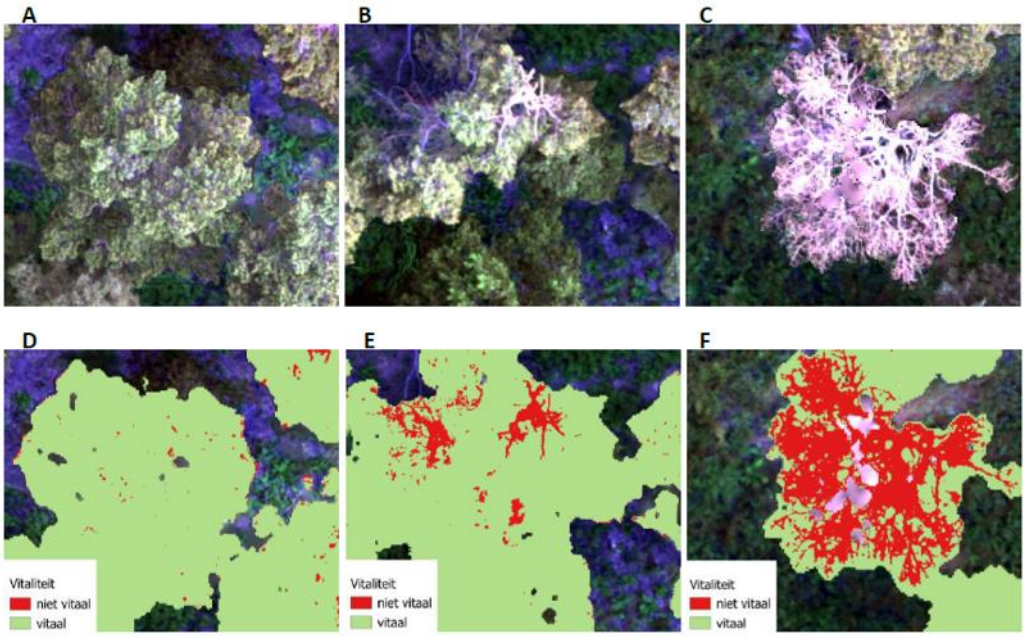
Tabel 15: De drie vegetatie-indices die werden berekend op de dronebeelden met de bijhorende formule en referentie (D'Hulster, 2024).

Vegetatie-index	Vergelijking	Referentie
NDVI	$\frac{NIR-rood}{NIR+rood}$	(Rouse *et al.*, 1974)
NDRE	$\frac{NIR-red\ edge}{NIR+red\ edge}$	(Gitelson & Merzlyak, 1994)
GNDVI	$\frac{NIR-groen}{NIR+groen}$	(Gitelson *et al.*, 1996)

De voorspellingen van de modellen werden ook geëvalueerd op bosbestandniveau door ze te vergelijken met de inschattingen op het terrein via eenvoudig lineaire regressieanalyse. Data-analyse werd uitgevoerd in Python (maken van de logistische regressie modellen) en R (evaluatie op bosbestandsniveau).

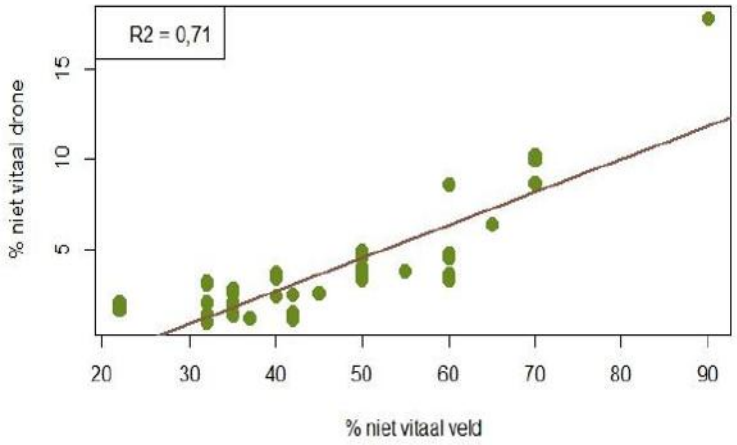
Resultaten

Van de verschillende logistische regressiemodellen, werden de hoogste accuraatheden van de trainings- en testdataset (0,986 en 0,981, respectievelijk) behaald met een eenvoudig logistische regressie model op basis van de NDVI-index. Het model werd gebruikt om een voorspelling te doen van alle pixels van de boomkruinen (Figuur 103).



Figuur 103: Het ingezoomde RGB-beeld van een A) vitale, B) minder vitale en C) dode boom. Het classificatieraster voor diezelfde D) vitale, E) minder vitale en C) dode boom (D'Hulster, 2024). Merk op dat het model enkel voorspellingen doet op pixels van boomkruinen.

De voorspellingen van vitaliteit op bestandsniveau werden ook vergeleken met de inschattingen op het terrein op basis van een puntenplot. Een eenvoudig regressiemodel gaf een determinatiecoëfficiënt (R^2) waarde van 0,71 (Figuur 104). Hierdoor kunnen we beschouwen dat het model vrij goed de variabiliteit van in de data van het terrein kan verklaren. De voorspelling van de dronebeelden geeft echter wel lagere waarden voor het percentage 'niet vitaal' op bestandsniveau ten opzichte van de inschatting op het terrein.



Figuur 104: De puntenplot van het percentage niet vitaal opgemerkt in het veld (x-as) ten opzichte van het percentage niet vitaal op de dronebeelden (y-as). Dit voor de 43 bosbestanden waarvoor dronebeelden verzameld werden. De determinatiecoëfficiënt (R2) en de regressielijn werden weergegeven.

Discussie en conclusie

Verschillende studies hebben al aangetoond dat boomvitaliteit bij naaldbomen kan gemonitord worden met UAV's in combinatie met hyperspectrale (Huo *et al.,* 2024, 2026) en multispectrale camera's (Huo *et al.,* 2026; Nie *et al.,* 2025). Onderzoek dat zich richt op infecties van letterzetter (*Ips typographus*) bij fijnspar (*Picea abies*) toont dat aan dat infecties in het beginstadium gevonden kan worden door hyperspectrale sensoren in de "groene schouderbandregio" (golflengten rond de 530 nm, in eerste en twee afgeleiden van het spectrum) of bij multispectrale sensoren bij nauwe red edge-banden (beste regio is 705–712 nm) (Huo *et al.,* 2024, 2026).

Dit onderzoek focuste specifiek op de monitoring van vitaliteit van grove dennen in Vlaanderen via UAV's. De analyse is relatief eenvoudig: (i) hoogtefiltering op basis van een genormaliseerde digitale oppervlakte model ter bepaling van een kronenkaart, (ii) binaire pixelclassificatie op basis van één vegetatie-index en (iii) relatief goede performantie van VI's die enkel bestaan uit rood, groen en/of blauw banden. Bijkomende lijkt de vitaliteitbepaling op bestandsniveau met een UAV mooi te correleren met de terreininschattingen, hetzij wel met een systematische onderschatting. Hierdoor lijkt een goedkopere RGB UAV (t.o.v. een UAV uitgerust met een duurdere multispectrale sensor) een mooie complementaire aanvulling voor terreinwerk.

De ruimtelijke opschaalbaarheid van monitoring op basis van UAV's is beperkt waardoor deze technologie niet geschikt is om uitspraken te doen voor de vitaliteit van grove den voor heel Vlaanderen.

Bijlage 10: Samenvatting van het algemene groeimodel, een lineaire mixed-effects model (LMM). Resultaten van de model-fit voor de verklaarde variabele boomgroei (MRCS), inclusief geschatte parameters (fixed effects), variantie-componenten (random effects), standaardfouten, *t*-waarden en *p*-waarden.

```
> summary(model_year_ar1)
Linear mixed-effects model fit by REML
  Data: data_test
       AIC      BIC    logLik
  15551.93 15689.18 -7759.967

Random effects:
 Formula: ~Year_z | Site
 Structure: General positive-definite, Log-Cholesky parametrization
            StdDev    Corr
(Intercept) 0.2590280 (Intr)
Year_z      0.1422255 -0.276

 Formula: ~Year_z | TreeID %in% Site
 Structure: General positive-definite, Log-Cholesky parametrization
            StdDev    Corr
(Intercept) 0.2581116 (Intr)
Year_z      0.2111268 -0.064
Residual    0.4226819

Correlation Structure: AR(1)
 Formula: ~Year | Site/TreeID
 Parameter estimate(s):
      Phi
0.7368706
Fixed effects:  RCS_index ~ Year_z * PCA4_z * Grondvlak_z
                                Value  Std.Error    DF   t-value p-value
(Intercept)                 1.0833579 0.03978635 38667 27.229384  0.0000
Year_z                      0.1004323 0.02332476 38667  4.305823  0.0000
PCA4_z                     -0.0529217 0.03960926    46 -1.336094  0.1881
Grondvlak_z                -0.0271400 0.04162803    46 -0.651965  0.5177
Year_z:PCA4_z              -0.0003768 0.02317485 38667 -0.016261  0.9870
Year_z:Grondvlak_z         -0.0712253 0.02427847 38667 -2.933682  0.0034
PCA4_z:Grondvlak_z          0.0631361 0.04630659    46  1.363436  0.1794
Year_z:PCA4_z:Grondvlak_z -0.0235134 0.02703031 38667 -0.869892  0.3844
 Correlation:
                           (Intr) Year_z PCA4_z Grndv_ Yr_:PCA4_ Yr_:G_ PCA4_:
Year_z                     -0.249
PCA4_z                      0.018 -0.001
Grondvlak_z                 0.081 -0.019  0.194
Year_z:PCA4_z              -0.001  0.012 -0.245 -0.049
Year_z:Grondvlak_z         -0.019  0.078 -0.049 -0.243  0.196
PCA4_z:Grondvlak_z          0.242 -0.062 -0.027  0.276  0.008    -0.065
Year_z:PCA4_z:Grondvlak_z -0.063  0.246  0.008 -0.065 -0.031     0.272 -0.244

Standardized Within-Group Residuals:
        Min          Q1         Med          Q3         Max
-5.92548363 -0.57151819 -0.09064529  0.44344597 10.47408207

Number of Observations: 39264
Number of Groups:
            Site TreeID %in% Site
              50              593
```

Bijlage 11: Samenvatting van het gezondheidsmodel, een lineaire mixed-effects model (LMM). Resultaten van de model-fit voor de verklaarde variabele boomgroei (MRCS), inclusief geschatte parameters (fixed effects), variantie-componenten (random effects), standaardfouten, *t*-waarden en *p*-waarden.

```
> summary(model_verzwakt)
Linear mixed-effects model fit by REML
  Data: gezond
       AIC     BIC    logLik
  9995.995 10091.2 -4985.997

Random effects:
 Formula: ~Year_z | Site
 Structure: General positive-definite, Log-Cholesky parametrization
             StdDev    Corr
(Intercept) 0.2741317 (Intr)
Year_z      0.1498502 -0.298

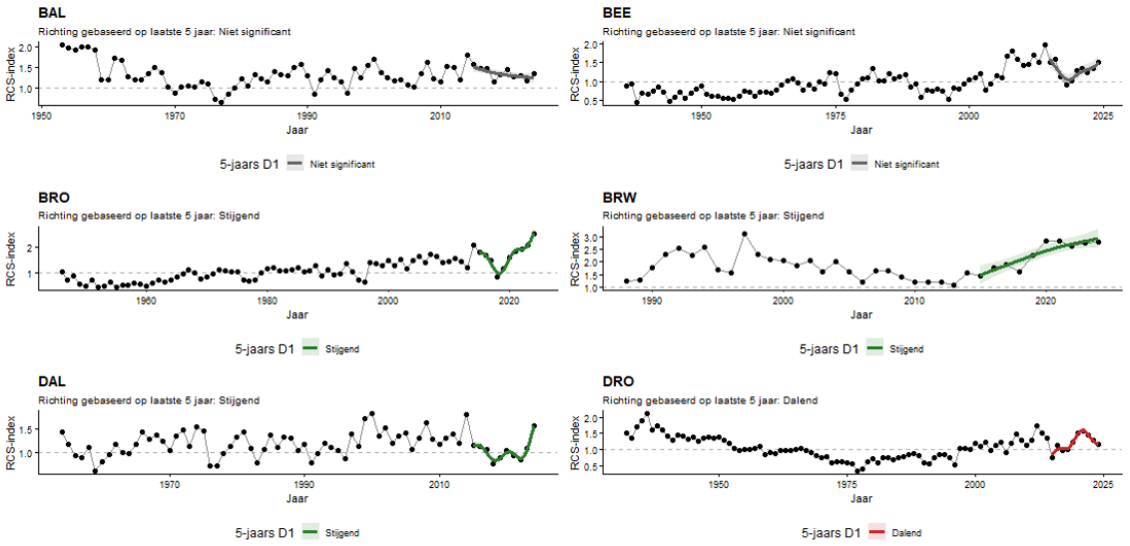
 Formula: ~Year_z | TreeID %in% Site
 Structure: General positive-definite, Log-Cholesky parametrization
             StdDev    Corr
(Intercept) 0.2657924 (Intr)
Year_z      0.2361893 -0.096
Residual    0.4407966

Correlation Structure: AR(1)
 Formula: ~Year | Site/TreeID
 Parameter estimate(s):
      Phi
0.7360419
Fixed effects:  RCS_index ~ Year_z * Verzwakt
                               Value  Std.Error    DF   t-value p-value
(Intercept)                1.1101724 0.06422220 20295 17.286426  0.0000
Year_z                     0.1552494 0.04238358 20295  3.662960  0.0002
VerzwaktVerzwakt          -0.0640524 0.06480711   275 -0.988355  0.3238
Year_z:VerzwaktVerzwakt -0.0602790 0.04876939 20295 -1.236000  0.2165
 Correlation:
                          (Intr) Year_z VrzwkV
Year_z                    -0.218
VerzwaktVerzwakt          -0.644  0.118
Year_z:VerzwaktVerzwakt  0.105 -0.699 -0.147

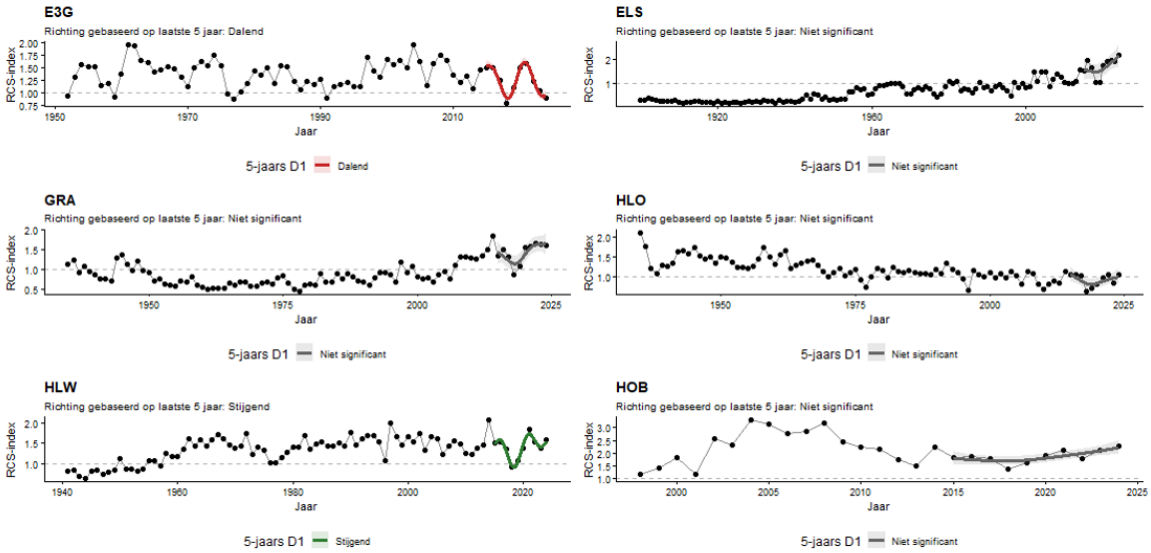
Standardized Within-Group Residuals:
       Min         Q1        Med         Q3        Max
-4.0511043 -0.5509631 -0.0882269  0.4449221  9.9997982

Number of Observations: 20613
Number of Groups:
            Site TreeID %in% Site
              40              316
```

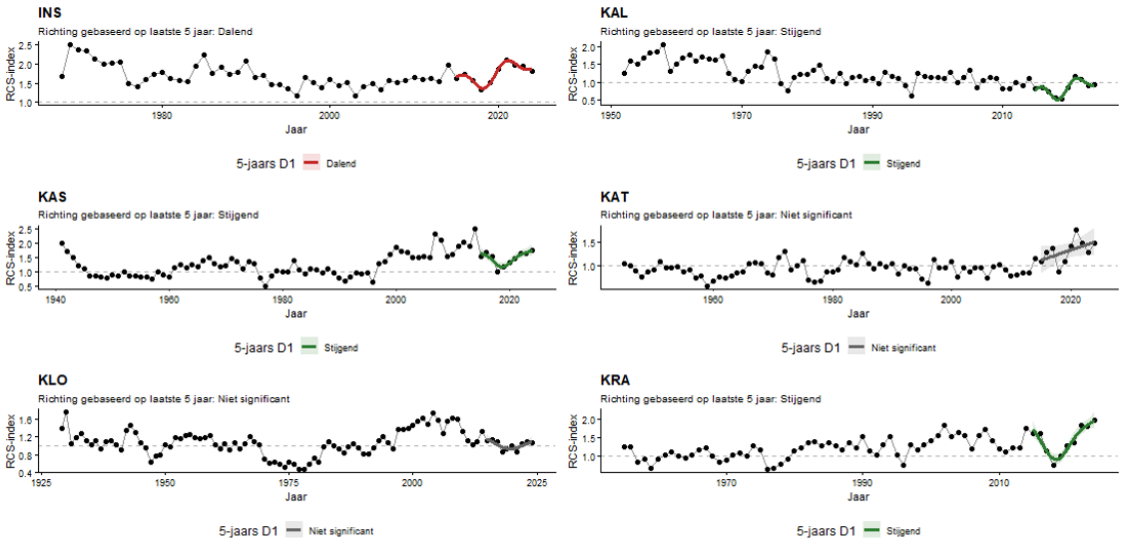
Bijlage 12: Overzicht van het verloop en de recente 5-jaarstrend van de RCS-index per onderzoekssite



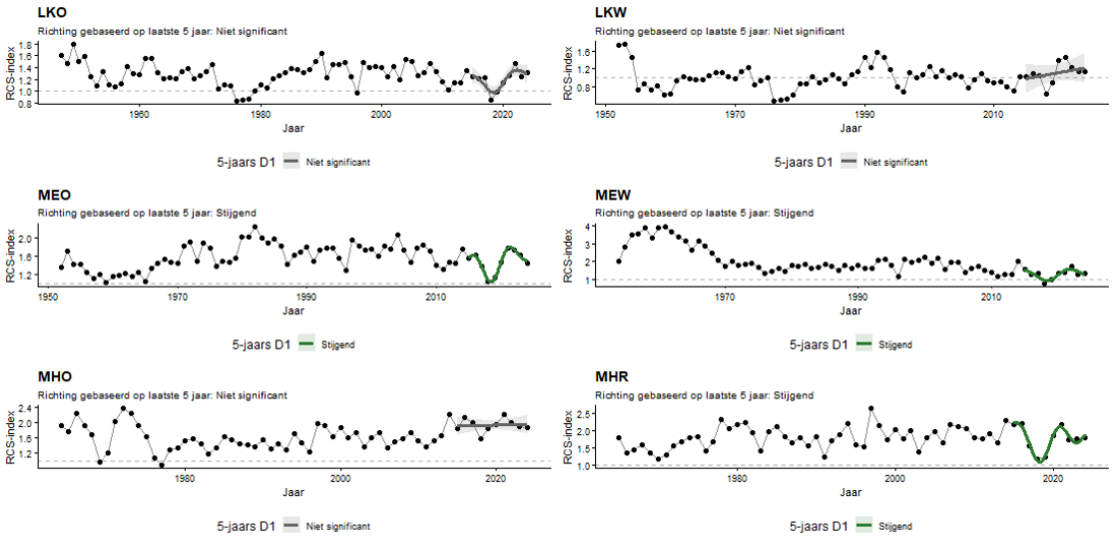
Figuur 105: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de eerste zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer.



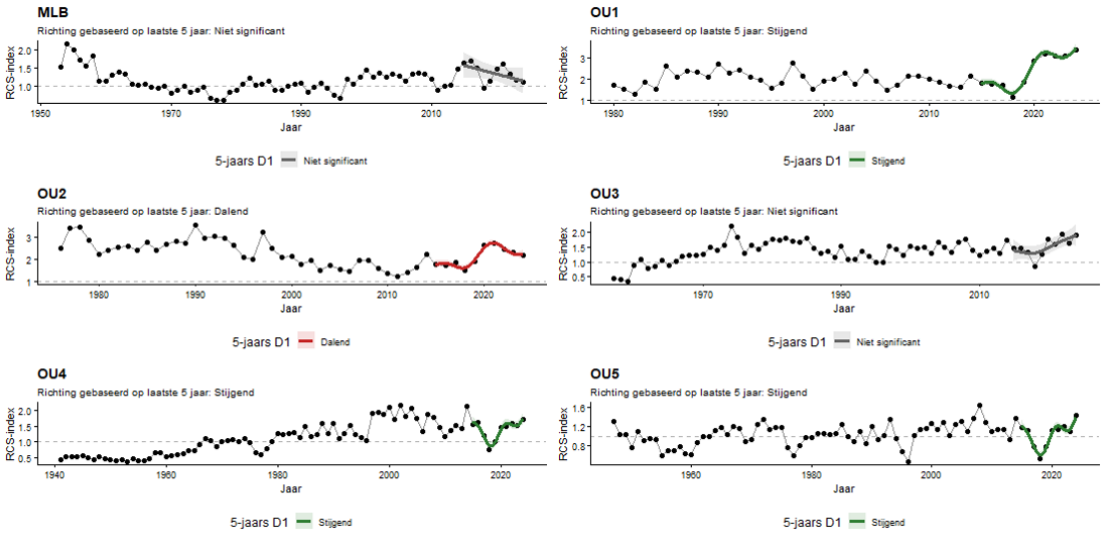
Figuur 106: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer.



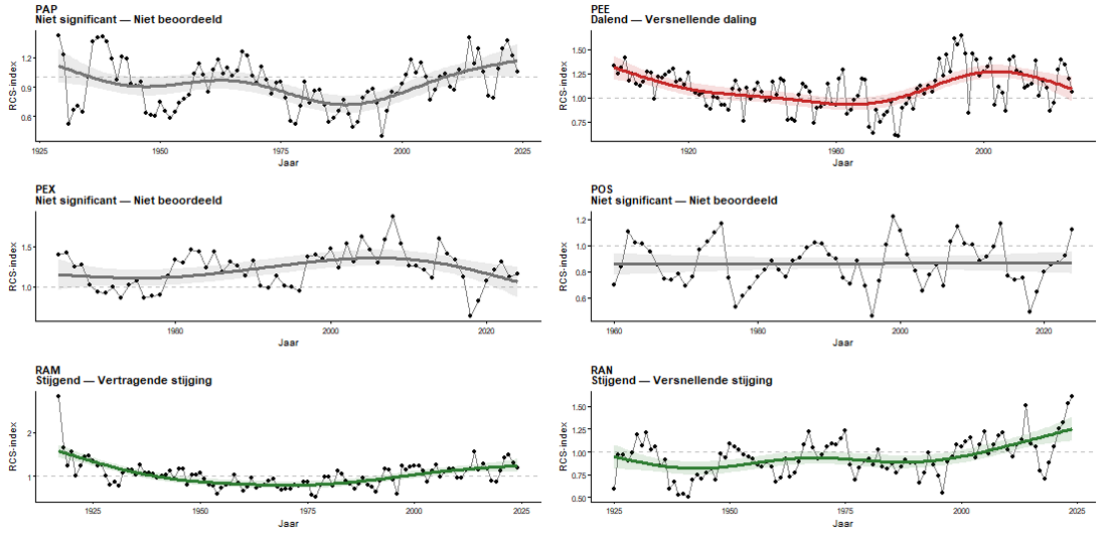
Figuur 107: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer.



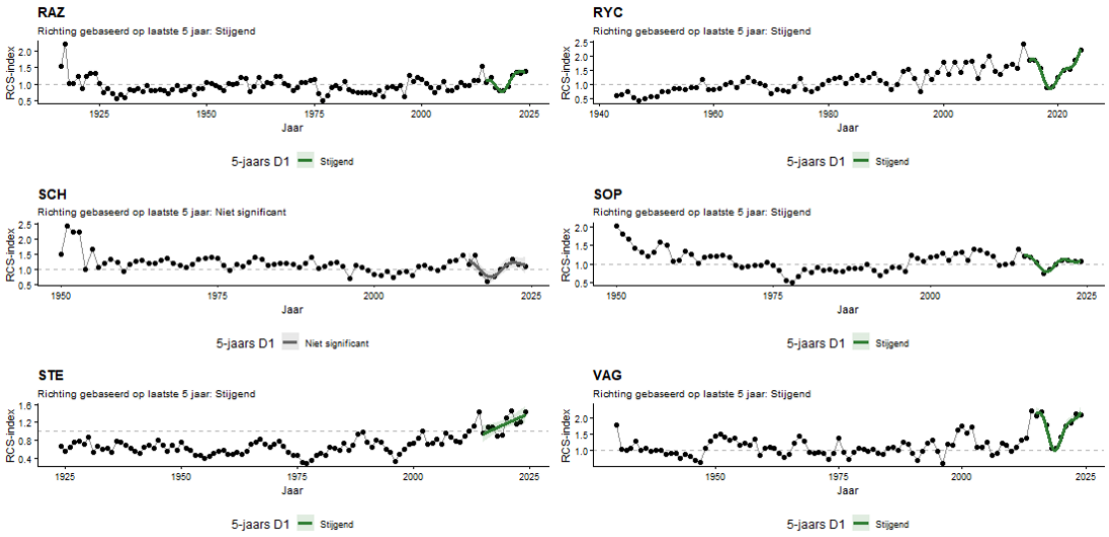
Figuur 108: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer.



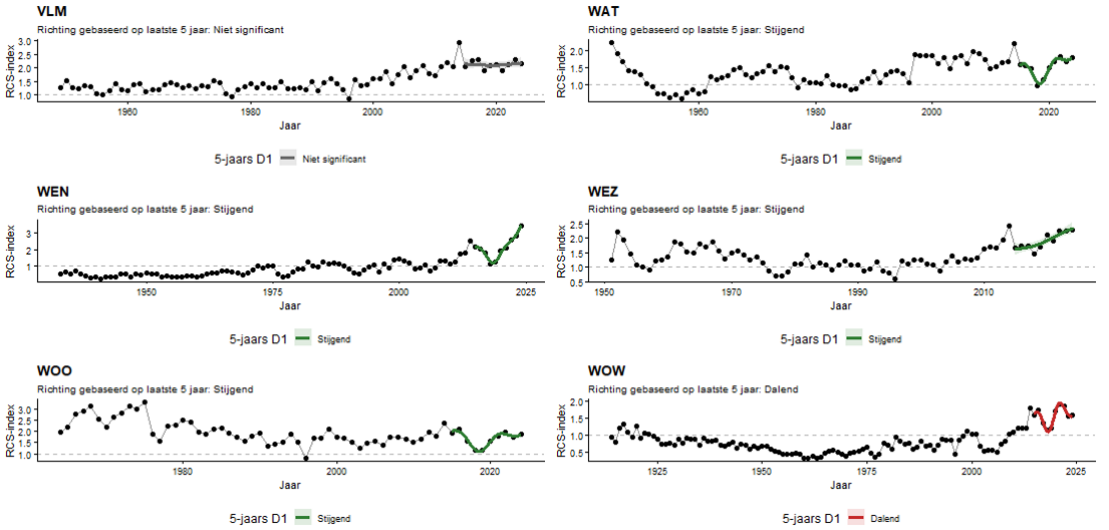
Figuur 109: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer.



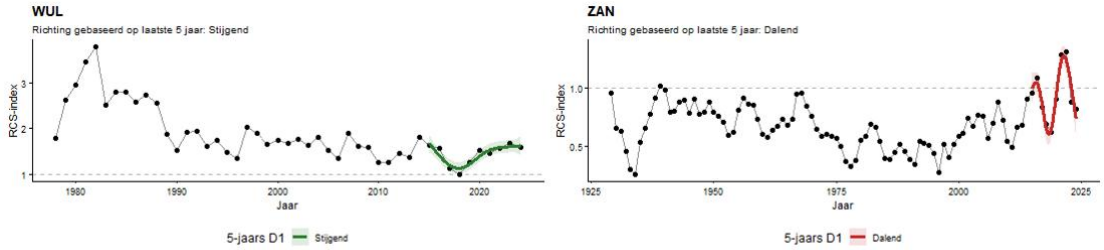
Figuur 110: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer.



Figuur 111: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer.



Figuur 112: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer.



Figuur 113: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de laatste twee sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer.

Bijlage 13: Samenvatting van het klimaatmodel, een lineaire mixed-effects model (LMM). Resultaten van de model-fit voor de verklaarde variabele boomgroei (MRCS), inclusief geschatte parameters (fixed effects), variantie-componenten (random effects), standaardfouten, *t*-waarden en *p*-waarden.

```
> summary(model_fuller)
Linear mixed-effects model fit by REML
  Data: data_test
       AIC      BIC    logLik
  12535.93 12844.41 -6231.966

Random effects:
 Formula: ~Year_z | TreeID
 Structure: General positive-definite, Log-Cholesky parametrization
            StdDev    Corr
(Intercept) 0.2742934 (Intr)
Year_z      0.2095180 -0.148
Residual    0.3963960

Correlation Structure: AR(1)
 Formula: ~Year | TreeID
 Parameter estimate(s):
      Phi
0.7219488
Fixed effects:  M_RCS_index ~ Year_z + SPEI_2_Jul_z + mean_temp_Jul_z + days_above_30_z +      GDD_5_z + mean_temp_Feb_z + PCA4_z + Year_z:SPEI_2_Jul_z +
Year_z:mean_temp_Jul_z + Year_z:days_above_30_z + Year_z:GDD_5_z +      SPEI_2_Jul_z:GDD_5_z + SPEI_2_Jul_z:days_above_30_z + SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z +
mean_temp_Jul_z:mean_temp_Feb_z + mean_temp_Jul_z:days_above_30_z +      mean_temp_Jul_z:GDD_5_z + mean_temp_Jul_z:PCA4_z + days_above_30_z:mean_temp_Feb_z
+      days_above_30_z:PCA4_z + days_above_30_z:GDD_5_z + GDD_5_z:PCA4_z +      mean_temp_Jul_z * days_above_30_z * mean_temp_Feb_z + Year_z *      mean_tem
p_Jul_z * days_above_30_z + Year_z * days_above_30_z *      GDD_5_z + Year_z * SPEI_2_Jul_z * days_above_30_z + SPEI_2_Jul_z *      mean_temp_Jul_z * GDD_5_
z + SPEI_2_Jul_z * mean_temp_Jul_z *      days_above_30_z + Year_z * SPEI_2_Jul_z * mean_temp_Jul_z *      days_above_30_z
                                                  Value   Std.Error    DF   t-value p-value
(Intercept)                                   1.1003477 0.012629131 38308  87.12775  0.0000
Year_z                                       -0.0412003 0.010264256 38308  -4.01396  0.0001
SPEI_2_Jul_z                                  0.0404685 0.002260283 38308  17.90417  0.0000
mean_temp_Jul_z                               0.0296347 0.002740793 38308  10.81246  0.0000
days_above_30_z                              -0.0083783 0.003214002 38308  -2.60680  0.0091
GDD_5_z                                       0.0319253 0.003601049 38308   8.86556  0.0000
mean_temp_Feb_z                               0.0524613 0.002070787 38308  25.33400  0.0000
PCA4_z                                       -0.0021525 0.012389470   591  -0.17373  0.8621
Year_z:SPEI_2_Jul_z                           0.0002566 0.002961950 38308   0.08664  0.9310
Year_z:mean_temp_Jul_z                        0.0117503 0.003918191 38308   2.99892  0.0027
Year_z:days_above_30_z                       -0.0093224 0.003622851 38308  -2.57321  0.0101
Year_z:GDD_5_z                                0.0159818 0.002958221 38308   5.40251  0.0000
SPEI_2_Jul_z:GDD_5_z                          0.0068464 0.002812795 38308   2.43404  0.0149
SPEI_2_Jul_z:days_above_30_z                 -0.0016372 0.002740528 38308  -0.59741  0.5502
SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z                 -0.0051541 0.002580227 38308  -1.99753  0.0458
mean_temp_Jul_z:mean_temp_Feb_z              -0.0072367 0.002623533 38308  -2.75839  0.0058
mean_temp_Jul_z:days_above_30_z              -0.0202353 0.003098851 38308  -6.52992  0.0000
mean_temp_Jul_z:GDD_5_z                       0.0011268 0.003475591 38308   0.32421  0.7458
mean_temp_Jul_z:PCA4_z                        0.0034814 0.001611637 38308   2.16016  0.0308
days_above_30_z:mean_temp_Feb_z               0.0256113 0.002452944 38308  10.44103  0.0000
days_above_30_z:PCA4_z                       -0.0031331 0.001731886 38308  -1.80907  0.0704
days_above_30_z:GDD_5_z                       0.0079176 0.004163555 38308   1.90164  0.0572
GDD_5_z:PCA4_z                                0.0053639 0.002378399 38308   2.25524  0.0241
mean_temp_Jul_z:days_above_30_z:mean_temp_Feb_z -0.0232048 0.001733487 38308 -13.38621  0.0000
Year_z:mean_temp_Jul_z:days_above_30_z        -0.0134776 0.002976684 38308  -4.52771  0.0000
Year_z:days_above_30_z:GDD_5_z                -0.0129014 0.001931033 38308  -6.68109  0.0000
Year_z:SPEI_2_Jul_z:days_above_30_z           -0.0277281 0.002769868 38308 -10.01062  0.0000
SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z:GDD_5_z          0.0090223 0.001992027 38308   4.52923  0.0000
SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z:days_above_30_z  -0.0029490 0.002105198 38308  -1.40083  0.1613
Year_z:SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z           -0.0027877 0.002854887 38308  -0.97645  0.3288
Year_z:SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z:days_above_30_z  0.0126128 0.001829248 38308   6.89507  0.0000
```

Bijlage 14: Samenvatting van het stikstofmodel, een lineaire mixed-effects model (LMM). Resultaten van de model-fit voor de verklaarde variabele boomgroei (MRCS), inclusief geschatte parameters (fixed effects), variantie-componenten (random effects), standaardfouten, *t*-waarden en *p*-waarden.

```
> summary(model_stikstof)
Linear mixed-effects model fit by REML
  Data: data_stikstof
       AIC     BIC    logLik
  4767.343 5014.5 -2347.672

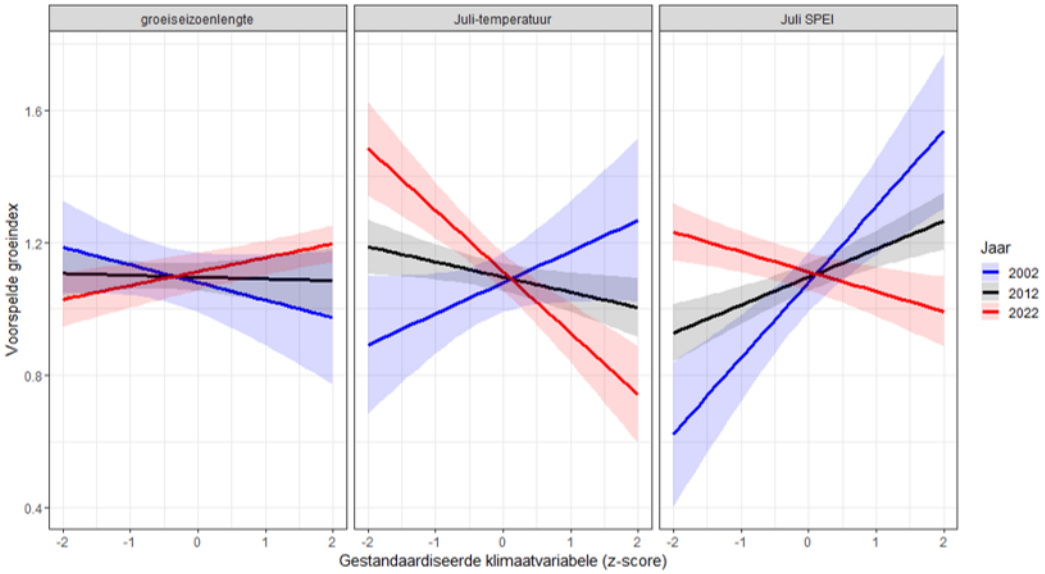
Random effects:
 Formula: ~Year_z | TreeID
 Structure: General positive-definite, Log-Cholesky parametrization
             StdDev    Corr
(Intercept) 0.3461470 (Intr)
Year_z      0.1123058 0.354
Residual    0.3704645

Correlation Structure: ARMA(1,0)
 Formula: ~Year | TreeID
 Parameter estimate(s):
    Phi1
0.666604
Fixed effects:  M_RCS_index ~ Year_z + SPEI_2_Jul_z + mean_temp_Jul_z + days_above_30_z +      GDD_5_z + mean_temp_Feb_z + stikstof_z + Year_z:SPEI_2_Jul_z
+      Year_z:mean_temp_Jul_z + Year_z:days_above_30_z + Year_z:GDD_5_z +      SPEI_2_Jul_z:GDD_5_z + SPEI_2_Jul_z:days_above_30_z + SPEI_2_Jul_z:mean_temp_
Jul_z +      mean_temp_Jul_z:mean_temp_Feb_z + mean_temp_Jul_z:days_above_30_z +      mean_temp_Jul_z:GDD_5_z + mean_temp_Jul_z:stikstof_z + days_above_30_
z:mean_temp_Feb_z +      days_above_30_z:GDD_5_z + days_above_30_z:stikstof_z + GDD_5_z:stikstof_z +      mean_temp_Jul_z * days_above_30_z * mean_temp_Feb_
z + Year_z *      mean_temp_Jul_z * days_above_30_z + Year_z * days_above_30_z *      GDD_5_z + Year_z * SPEI_2_Jul_z * days_above_30_z + SPEI_2_Jul_z *
mean_temp_Jul_z * GDD_5_z + SPEI_2_Jul_z * mean_temp_Jul_z *      days_above_30_z + Year_z * SPEI_2_Jul_z * mean_temp_Jul_z *      days_above_30_z
                                                      Value   Std.Error   DF  t-value p-value
(Intercept)                                       1.1009174 0.018887198 6491 58.28908  0.0000
Year_z                                            0.0114819 0.022143306 6491  0.51852  0.6041
SPEI_2_Jul_z                                      0.0409906 0.010810544 6491  3.79172  0.0002
mean_temp_Jul_z                                  -0.0878649 0.015916747 6491 -5.52028  0.0000
days_above_30_z                                  -0.0383858 0.016379340 6491 -2.34355  0.0191
GDD_5_z                                           0.0087278 0.014850559 6491  0.58771  0.5567
mean_temp_Feb_z                                  -0.0421894 0.014135645 6491 -2.98461  0.0028
stikstof_z                                       -0.0141330 0.016548476 6491 -0.85404  0.3931
Year_z:SPEI_2_Jul_z                              -0.1009071 0.024441931 6491 -4.12844  0.0000
Year_z:mean_temp_Jul_z                           -0.0977677 0.028236051 6491 -3.46251  0.0005
Year_z:days_above_30_z                            0.0102864 0.021816752 6491  0.47149  0.6373
Year_z:GDD_5_z                                    0.0331913 0.013687437 6491  2.42494  0.0153
SPEI_2_Jul_z:GDD_5_z                             -0.0103439 0.010386164 6491 -0.99593  0.3193
SPEI_2_Jul_z:days_above_30_z                     -0.0167664 0.017228613 6491 -0.97317  0.3305
SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z                      0.0625068 0.023543185 6491  2.65498  0.0080
mean_temp_Jul_z:mean_temp_Feb_z                  -0.0570671 0.018976855 6491 -3.00720  0.0026
mean_temp_Jul_z:days_above_30_z                   0.0003009 0.015756284 6491  0.01910  0.9848
mean_temp_Jul_z:GDD_5_z                           0.0703508 0.011829686 6491  5.94697  0.0000
mean_temp_Jul_z:stikstof_z                        0.0103524 0.006554274 6491  1.57949  0.1143
days_above_30_z:mean_temp_Feb_z                   0.0344470 0.016108471 6491  2.13844  0.0325
days_above_30_z:GDD_5_z                          -0.0498447 0.013825086 6491 -3.60538  0.0003
days_above_30_z:stikstof_z                       -0.0199841 0.005625841 6491 -3.55220  0.0004
GDD_5_z:stikstof_z                                0.0315135 0.007410530 6491  4.25253  0.0000
mean_temp_Jul_z:days_above_30_z:mean_temp_Feb_z   0.0683735 0.014527362 6491  4.70653  0.0000
Year_z:mean_temp_Jul_z:days_above_30_z           -0.0026893 0.023597523 6491 -0.11397  0.9093
Year_z:days_above_30_z:GDD_5_z                    0.0708861 0.012747415 6491  5.56082  0.0000
Year_z:SPEI_2_Jul_z:days_above_30_z              -0.0900822 0.024364702 6491 -3.69724  0.0002
SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z:GDD_5_z              0.0483848 0.007958593 6491  6.07957  0.0000
SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z:days_above_30_z     -0.0557507 0.016668228 6491 -3.34473  0.0008
Year_z:SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z               0.0152164 0.016238561 6491  0.93705  0.3488
Year_z:SPEI_2_Jul_z:mean_temp_Jul_z:days_above_30_z -0.0481919 0.011971306 6491 -4.02561  0.0001
```

Bijlage 15: Bespreking van de klimaatparameters van het stikstofmodel voor de periode 2000-2024.

In het stikstofmodel waren verschillende klimaatvariabelen significant gerelateerd aan groei. Zo had SPEI had een positief hoofdeffect (β = 0,041; p < 0,001), terwijl zowel de juli-temperatuur (β = −0,088; p < 0,001), hittestress (β = −0,038; p = 0,019) als de februari-temperatuur (β = −0,042; p = 0,003) negatief waren geassocieerd met groei. Het hoofdeffect van GDD was niet significant (β = 0,009; p = 0,557).

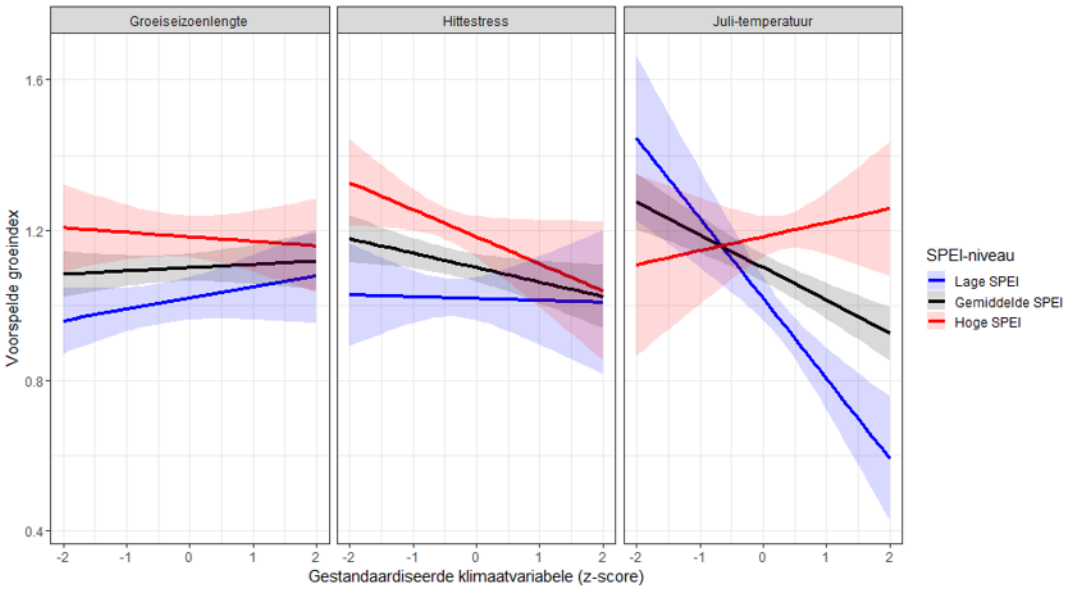
De klimaat-groeirelaties veranderden bovendien doorheen de tijd (Figuur 114). De interacties tussen jaar en SPEI (β = −0,101; p < 0,001), juli-temperatuur (β = −0,098; p < 0,001) en GDD (β = 0,033; p = 0,015) waren significant. Dit wijst erop dat de groeirespons op waterbeschikbaarheid, juli-temperatuur en groeiseizoenlengte gedurende de periode 2000-2024 veranderde. De interactie tussen jaar en hittestress was daarentegen niet significant (β = 0,010; p = 0,637).



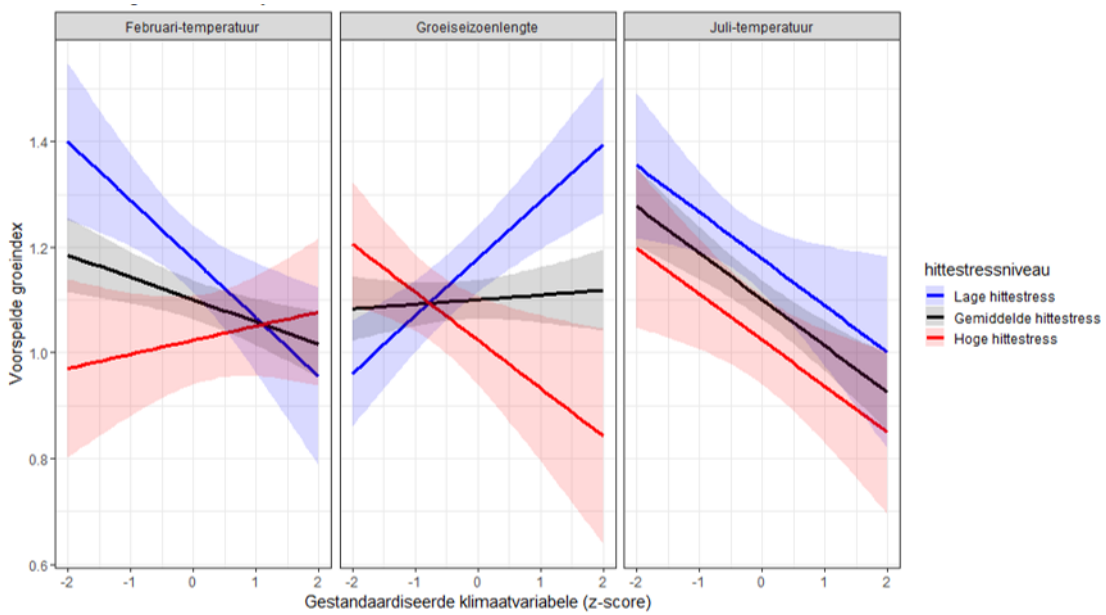
Figuur 114: Modelgebaseerde voorspelde relaties tussen boomgroei (MRCS) en drie klimaatvariabelen (groeiseizoenlengte, juli-temperatuur, juli SPEI), onder drie tijdsperiodes (vroeg, midden en recent) afgeleid uit het lineaire mixed-effects model. Lijnen geven de modelvoorspellingen weer voor elke tijdsperiode, terwijl de schaduwgebieden de 95 % betrouwbaarheidsintervallen tonen. Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (z-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven.

De relatie tussen waterbeschikbaarheid en groei was afhankelijk van juli-temperatuur (β = 0,063; p = 0,008), wat aangeeft dat de relatie tussen juli-temperatuur en boomgroei varieerde afhankelijk van de waterbeschikbaarheid (Figuur 115). De interactie tussen SPEI en hittestress was daarentegen niet significant (β = 0,017; p = 0,331). Ook de interactie tussen SPEI en GDD was niet significant (β = -0,010; p = 0,319).

Temperatuurinteracties toonden eveneens aan dat temperatuureffecten afhankelijk waren van de bredere klimatologische context. De interactie tussen juli- en februari-temperatuur was negatief (β = −0,057; p = 0,003), terwijl de interactie van juli-temperatuur met GDD positief was (β = 0,070; p < 0,001). De interactie tussen juli-temperatuur en hittestress was niet significant (β < 0,001; p = 0,985). Daarnaast was de interactie tussen hittestress en februari-temperatuur positief (β = 0,073; p < 0,001), terwijl de interactie tussen hittestress en GDD negatief was (β = −0,050; p < 0,001; Figuur 116).



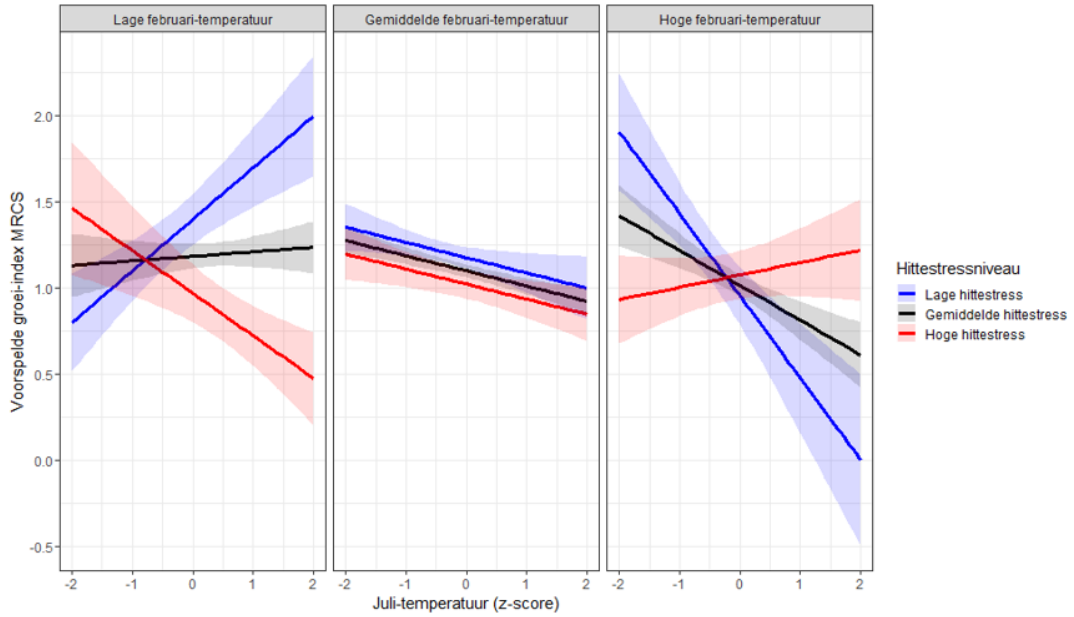
Figuur 115: Modelgebaseerde voorspelde relaties tussen boomgroei (MRCS) en drie klimaatvariabelen (hittestress, juli-temperatuur en groeiseizoenlengte), onder drie waterbeschikbaarheidsniveaus (juli SPEI) afgeleid uit het lineaire mixed-effects model. Lijnen geven de modelvoorspellingen weer voor elk waterbeschikbaarheidsniveau, terwijl de schaduwgebieden de 95 % betrouwbaarheidsintervallen tonen. Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (z-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven.



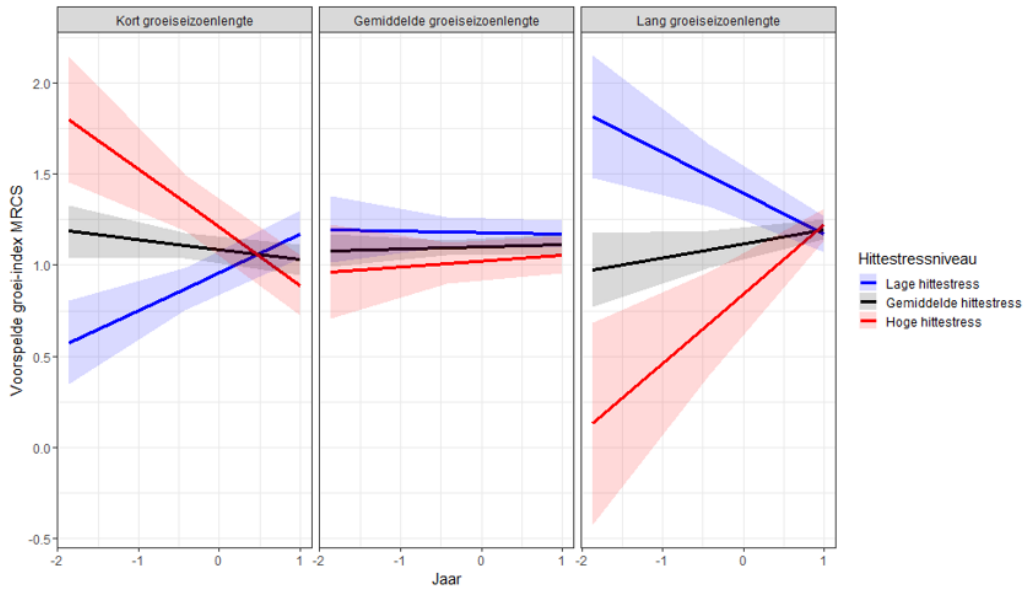
Figuur 116: Modelgebaseerde voorspelde relaties tussen boomgroei (MRCS) en februari- en juli-temperatuur en groeiseizoenlengte onder drie hittestressniveaus (-2 SD, 0 SD en +2SD) afgeleid uit het lineaire mixed-effects model. Lijnen geven de modelvoorspellingen weer voor elk hittestressniveau, terwijl de schaduwgebieden de 95 % betrouwbaarheidsintervallen tonen. Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (z-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven.

De significante driewegsinteracties laten zien dat de effecten van klimaatvariabelen niet onafhankelijk van elkaar waren. De interactie tussen juli-temperatuur, februari-temperatuur en hittestress was positief en significant (β = 0,068; p < 0,001; Figuur 117). Daarnaast was de interactie tussen jaar, hittestress en GDD positief en significant (β = 0,071; p < 0,001; Figuur 118), terwijl de interactie tussen jaar, SPEI en hittestress negatief was (β = −0,090; p < 0,001). Deze

resultaten wijzen erop dat de groeirespons op hittestress, waterbeschikbaarheid en groeiseizoenlengte gedurende de studieperiode veranderde.



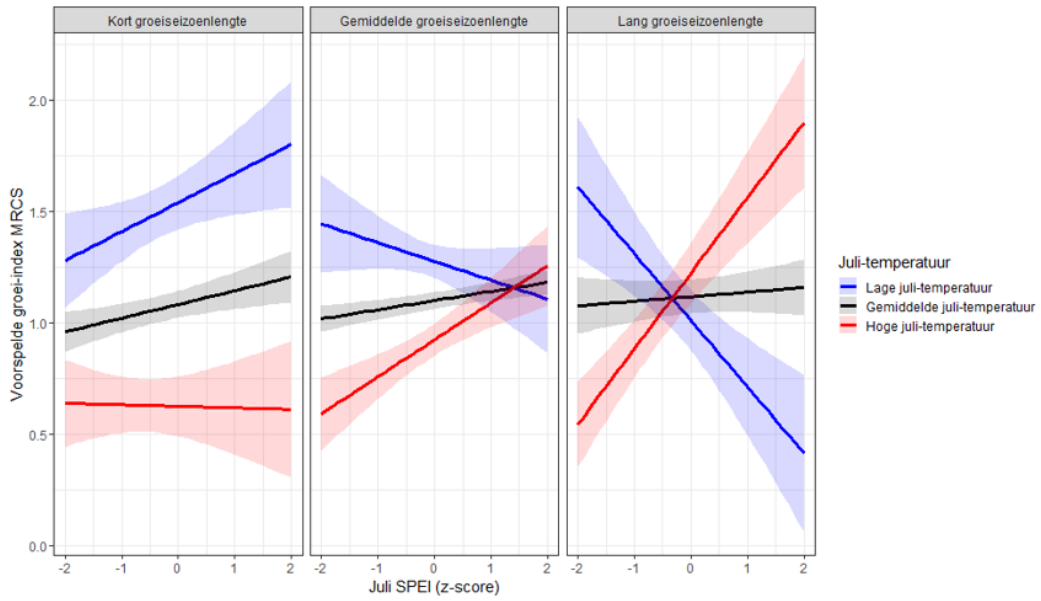
Figuur 117: Modelgebaseerde voorspelde relatie tussen boomgroei (MRCS) en juli-temperatuur, onder verschillende niveaus van februari-temperatuur en stikstofdepositie. De gekleurde lijnen geven de voorspelde groeirespons weer bij lage, gemiddelde en hoge februari-temperaturen, terwijl de panelen verschillende niveaus van stikstofdepositie voorstellen. Schaduwgebieden geven de 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer.



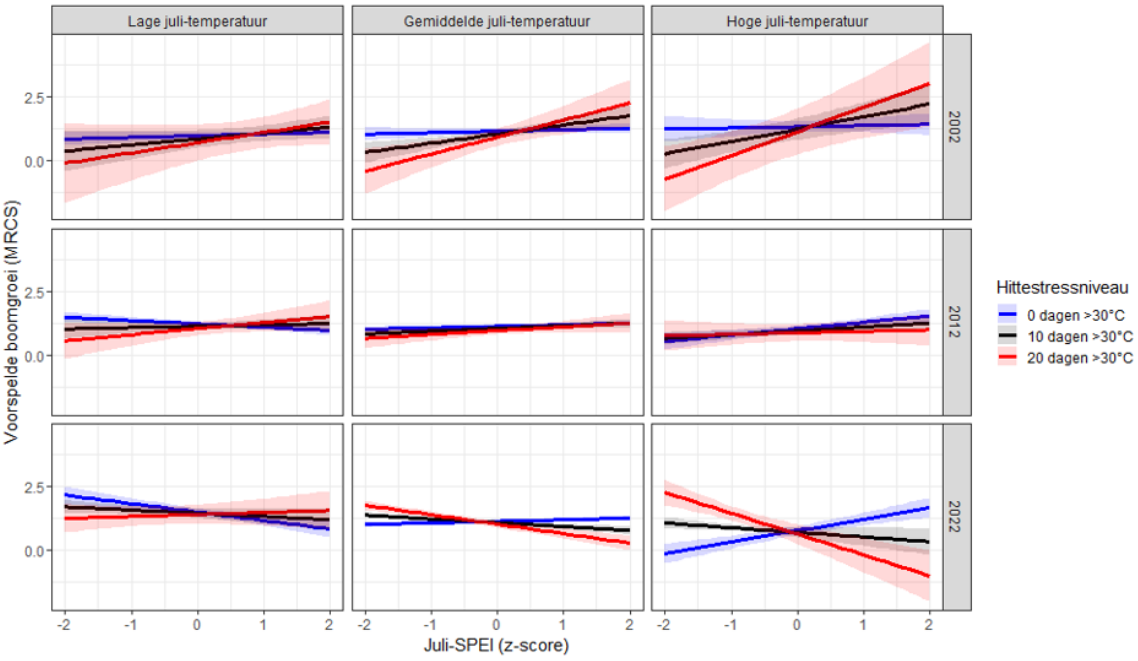
Figuur 118: Modelgebaseerde voorspelde relatie tussen boomgroei (MRCS) en de tijd, onder verschillende niveaus groeiseizoenlengte en hittestress. De gekleurde lijnen geven de voorspelde groeirespons weer bij verschillende groeiseizoenlengtes, terwijl de panelen verschillende niveaus van hittestress voorstellen. Schaduwgebieden geven de 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer.

Ook de interactie tussen SPEI, juli-temperatuur en GDD was positief en significant (β = 0,048; p < 0,001; Figuur 119), terwijl de interactie tussen SPEI, juli-temperatuur en hittestress negatief was (β = −0,056; p < 0,001). Ten slotte was de vierwegsinteractie tussen jaar, SPEI, juli-temperatuur en hittestress significant en negatief (β = −0,048; p < 0,001; Figuur 120). Dit wijst

erop dat de gezamenlijke invloed van waterbeschikbaarheid, juli-temperatuur en hittestress op boomgroei gedurende de periode 2000–2024 veranderde. De groeirespons op een bepaalde combinatie van waterbeschikbaarheid, temperatuur en hittestress was dus niet constant doorheen de tijd.



Figuur 119: Modelgebaseerde voorspelde relatie tussen boomgroei (MRCS) en juli-SPEI, onder verschillende niveaus van groeiseizoenlengte en juli-temperaturen. De gekleurde lijnen geven de voorspelde groeirespons weer bij lage, gemiddelde en hoge groeiseizoenlengtes, terwijl de panelen verschillende niveaus juli-temperatuur voorstellen. Schaduwgebieden geven de 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer.



Figuur 120: Verandering in de relatie tussen juli-waterbeschikbaarheid (SPEI) en boomgroei afhankelijk van juli-temperatuur, hittestress en jaar. De voorspelde MRCS wordt weergegeven voor drie niveaus van juli-temperatuur, drie jaren (2002, 2012 en 2022) en drie niveaus van hittestress (0, 10 en 20 dagen >30 °C). De schaduw geeft het 95 %-betrouwbaarheidsinterval weer.

Lijst van figuren

Figuur 1: Daling van de gemiddelde laagste grondwaterstand (GLG) tegen 2050 onder een hoog-impact klimaatscenario vergeleken met het huidig klimaat (bron: VMM Klimaatportaal). Blauw is een daling van <= - 10 cm, groen tussen -10 cm en 0 cm, geel tussen 0 en 10 cm, oranje tussen 10 en 25 cm, rood > 25cm. 19
Figuur 2: Similariteitsanalyse van het toekomstig klimaat in Vlaanderen (voor 2071-2100, volgens modellen SSP370 en SSP585) en het huidige klimaat in Europese regio's. Hoe bleker, hoe meer gelijkend met het toekomstige klimaat in Vlaanderen, waarbij lichtgele gebieden potentieel geschikte herkomstgebieden voor Vlaanderen weergeven (uit Desie *et al*., 2024). 20
Figuur 3: Verspreidingsgebied *Pinus sylvestris*; in groen natuurlijk voorkomen, en donkergeel door de mens ingeburgerd (bron: Caudullo *et al*., 2017). 23
Figuur 4: Verspreidingskaart van grove den in Vlaanderen (Ecopedia., z.d.). 24
Figuur 5: Ecogram voor grove den. Het groen ingekleurde deel weerspiegelt goede groeiplaatsomstandigheden voor grove den (CNPF Hauts-de-France Normandie, 2024, eigen vertaling). 26
Figuur 6: *Phaenops cyanea*; v.l.n.r. volwassen kever, larve (noteer de verdikte kop), typisch sinusoïdaal vraatpatroon (Bron: Gyorgy Csoka, Hungary Forest Research Institute, Bugwood.org). 31
Figuur 7: Imago en vraatpatroon van *Ips sexdentatus*. Noteer de rammelkamer onderaan, waaruit verschillende moedergangen vertrekken (Bron: Robert Dzwonkowski, Bugwood.org). 32
Figuur 8: Typische vraat van *Tomicus piniperda*. Noteer de uitholling van de verse jaarscheuten (bron: Steve Passoa, USDIA APHIS PPQ, Bugwood.org en E. Richard Hoebeke, Cornell University, Bugwood.org). 33
Figuur 9: Imago en vraatpatroon van *Ips acuminatus* (Bron: Robert Dzwonkowski, Bugwood.org). 34
Figuur 10: Nest van dennenprocessierupsen (Bron: John Ghent, Bugwood.org). 35
Figuur 11: Processies van dennenprocessierupsen op straat met vaak platgereden rupsen en verspreide brandharen (Bron: Silvia Hellingman) 35
Figuur 12: Dennensnuitkever (Bron: Gyorgy Csoka, Hungary Forest Research Institute, Bugwood.org). 36
Figuur 13: Symptomen van *Sphaeropsis sapinea*; v.l.n.r. harsuitvloei; draaigroei; kleine, verdorde scheuten (Bron: Andries Saerens) 37
Figuur 14: Typische rode dwarsbandjes van *Dothistroma* (Bron: Robert L. James, USDA Forest Service, Bugwood.org). 39
Figuur 15: Naaldverbruining bij jonge bomen t.g.v. *Lophodermium seditiosum* (Bron: Terry S. Price, Georgia Forestry Commission, Bugwood.org). 40
Figuur 16: Zwarte dwarsbandjes en ovale vruchtlichamen wijzen op *Lophodermium pinastri* (Roskams *et al*., 2008, p. 46). 41
Figuur 17: Vruchtlichamen van honingzwam (Roskams *et al*., 2008, p. 41). 41
Figuur 18: Ronde naaldnecroses t.g.v. *Lecanosticta acicola*. Noteer de gele halo rond de verbruining (Bron: Edward L. Barnard, Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Bugwood.org). 42
Figuur 19: Afgestorven grove den t.g.v. de dennenhoutnematode, met weinig specifieke symptomen of ziektebeeld (Bron: European and Mediterranean Plant Protection Organization, Bugwood.org). 43

Figuur 20: *Monochamus sutor*, links mannetje, rechts vrouwtje. Kenmerkend voor *Monochamus* spp. zijn de lange voelsprieten (Bron: Robert Dzwonkowski, Bugwood.org). 43
Figuur 21: Afstervende naalden t.g.v. *Fusarium circinatum* (Bron: Terry S. Price, Georgia Forestry Crommission, Bugwood.org). 44
Figuur 22: Kaart met de locaties van de 50 geselecteerde sites in deze studie. In het blauw: de 40 sites in de Kempen, in rood de 10 overige sites 56
Figuur 23: Boring met een Presslerboor in grove den (*Pinus sylvestris*) op borsthoogte. 57
Figuur 24: X-ray micro-CT-scanner gebruikt voor analyse van de houtstalen. 58
Figuur 25: Aanduiding van jaarringen op een gescande boorkern met de RingIndicator-module van de XCT Toolchain-software. 59
Figuur 26: Allometrisch model van de enkelvoudige schorsdikte als functie van de boomdiameter voor grove den (R^2 = 0.303), met het 95%-betrouwbaarheidsinterval (CI) begrensd door blauwe gestippelde lijnen, en het 95 %-voorspellingsinterval (PI), begrensd door rode gestippelde lijnen. 60
Figuur 27: Kaart van de 50 geselecteerde sites (paars), en de bijhorende gridded punten met klimaatdata (blauw). De rode lijntjes geven de koppeling aan tussen elke site en het dichtstbijzijnde klimaatgridpunt. 64
Figuur 28: Gemodelleerde totale zandfractie (%) in Vlaanderen (Databank Ondergrond Vlaanderen, 2026a). Donkergroene kleuren geven een hogere procentuele zandfractie weer. 65
Figuur 29: Gemodelleerde Gemiddelde Laagste Grondwaterstand (GLG) in Vlaanderen (Databank Ondergrond Vlaanderen, 2026b). De GLG wordt uitgedrult in meter onder maaivlak (m-mv). Blauwere tinten geven een dieper gelegen grondwaterstand weer. 66
Figuur 30: Totale stikstofdepositie in Vlaanderen, gemodelleerd met VLOPS25 op basis van meteorologische gegevens uit 2017 en emissiegegevens uit 2023 (Vlaamse Milieumaatschappij, 2025). De kleuren geven de totale stikstofdepositie weer, uitgedrukt in kg N ha-1 jaar-1. 66
Figuur 31: Voorbeeld van een multispectrale UAV orthofotomozaïek (RGB) en een voorspelde bomenkruin vitaliteitskaart op basis van fotogrammetrie en de normalized difference vegetation index (NDVI) voor een grove dennenbos bestand (D'Hulster, 2024). 78
Figuur 32: Workflow voor modeltraining (groene vakjes), hyperparameter optimalisatie (oranje vakjes), modelevaluatie en voorspelling (paarse vakjes). Methode aangepast van Haumont *et al*. (2022). OA: Overall accuracy. 80
Figuur 33: De vliegdagcontouren (VDC) voor de zomerbeelden van 2021 (bovenste kaart), de zones van de voorspelde voorspreiding van dennen (grove den en Corsicaanse den, (Verhulst *et al*., 2024)) in groen (kaart link onderaan) en het CIR-zomerbeeld van 2021 (kaart rechts onderaan). De roze punten geven de 58 gelabelde pixels per VDC weer. 82
Figuur 34: Methode voor de bepaling van vitale en niet vitale dennen op CIR-zomer orthofotobeelden (2021). De groene gebieden zijn de locaties die voorspeld zijn als "den" (Grove of Corsicaanse den) o.b.v. satelliet tijdsreeksen (Verhulst *et al*., 2024). A: de gele zones zijn pixels die een NDVI-waarde hebben die lager is dan de globale Otsu drempelwaarde. B: de grijze zones zijn pixels die voldoen aan de 'schaduw' masklaag. Dit zijn donkere oppervlakten als schaduwen, water of andere donkere oppervlakten. C: zones die vallen buiten de hoog groen klassen van de Groenkaart 2021 zijn aangeduid als zwart. Zones die nog steeds zichtbaar zijn als "geel", worden aangeduid als

niet vitaal hoog groen. Als deze dan binnen de groene zones vallen beschouwen we deze als niet vitale dennen. 83
Figuur 35: Histogram van de relatieve frequentie van het percentage voorspelde niet vitale UAV-pixels van de volledige referentiedataset per 10 m x 10 m roosterpolygoon. 85
Figuur 36: Een extra locatie waarvan vijf Sentinel-2 pixels overlappen met naaldbomen die in de periode van 2018 t.e.m. 2023 snel zijn gestorven. Doordat de dode bomen duidelijk een groot percentage van de blauwe cellen innemen, werden ze als extra sample geselecteerd. beelden in de linker kolom zijn - zomerbeelden (resolutie is 40 cm/pixel) de andere beelden zijn winterbeelden (resolutie is 15 cm/pixel). De datum van de vluchtcampagne is vermeld bovenaan elk beeld. De locatie bevindt zich op X: 242111,4 Y: 190412,8 (EPSG: 31370). 85
Figuur 37: Tijdreeks van de ruwe jaarringbreedtes van individuele bomen (donkergroen) en het gemiddelde groeipatroon (lichtgroen). De negatieve wijzerjaren 1976-1977, 1996 en 2018 zijn in rood aangeduid. 89
Figuur 38: Tijdreeksen van de gemiddelde jaarringbreedte per site (donkergroen) en het algemene gemiddelde over alle bomen (zwart); onderaan het aantal bemonsterde bomen per leeftijd. 89
Figuur 39: Boxplot van de leeftijd van de bomen per site, uitgedrukt als het aantal getelde jaarringen. De benamingen van de verschillende sites kan teruggevonden worden in de bijlage. 90
Figuur 40: Tijdreeksen van de basal area increment (BAI) van individuele bomen (gekleurde reeksen) met het gemiddelde over alle individuen weergegeven in zwart. De weergegeven tijdreeksen zijn gebaseerd op sites waarvoor per site minstens acht bomen beschikbaar waren. Onderaan de figuur wordt het aantal opgenomen sites per tijdsperiode weergegeven. 90
Figuur 41: Tijdreeksen van de relatieve jaarlijkse BAI per site (gekleurde reeksen). De BAI werd per boom uitgedrukt ten opzichte van de gemiddelde BAI van die boom over de groeiringreeks sinds 1954 en vervolgens gemiddeld per site en jaar. De zwarte lijn geeft het gemiddelde van de relatieve BAI over alle sites weer. De horizontale stippellijn geeft het langetermijngemiddelde weer (relatieve BAI = 1). 91
Figuur 42: Lineaire regressie van de gemiddelde jaarlijkse basal area increment (BAI) (zwart) in functie van het jaar. De regressielijn is weergegeven als een rode stippellijn, met het 95 %-betrouwbaarheidsinterval in grijs aangeduid. Resultaten worden weergegeven voor alle jaren vanaf 1891 (A) en afzonderlijk voor de periode vanaf 1960 (B). 91
Figuur 43: Lineaire regressieanalyse van de gemiddelde jaarlijkse basal area increment (BAI) (zwart) in functie van het jaar, afzonderlijk weergegeven voor de leeftijdscategorieën 51–60, 61–70, 71–80, 81–90 en 91–100 jaar. De regressielijn is weergegeven in rood, met het 95 %-betrouwbaarheidsinterval in grijs aangeduid. De leeftijdscategorieën vertegenwoordigen geen opeenvolgende perioden in de tijd. Omdat de bomen gedurende de onderzoeksperiode ouder worden, zijn oudere leeftijdscategorieën vooral in de meer recente onderzoeksjaren aanwezig. Hierdoor zijn de oudere leeftijdscategorieën over een korter deel van de onderzoeksperiode vertegenwoordigd en is het aantal waarnemingen daar kleiner. 92

Figuur 44: Lineaire regressie van de gemiddelde Regional Curve Standardization Index (RCS, blauwe lijn) in functie van het jaar. De regressielijn is weergegeven in groen, met het 95 %-betrouwbaarheidsinterval aangeduid in grijs. 92
Figuur 45: Piecewise regressieanalyse van de gemiddelde Regional Curve Standardization Index (RCS), weergegeven in functie van het jaar (blauw). De piecewise regressielijn is weergegeven in rood, met het knikpunt (BP = breakpoint) aangeduid door een groene stippellijn. 93
Figuur 46: Voorspelde temporele trend in leeftijdsgecorrigeerde groei (RCS_index) op basis van een lineair gemengd model (algemeen groeimodel) met random intercepts, random slopes en AR(1)-correlatiestructuur. Schaduwzones geven 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer. 93
Figuur 47: Gemiddelde RCS index per leeftijdscohort. De RCS is bepaald op basis van alle bomen, maar uiteengetroken per leeftijdscategorie. 93
Figuur 48: Voorspelde temporele trends in leeftijdsgecorrigeerde groei (RCS_index) voor verzwakte en niet-verzwakte grove dennen op basis van een lineair gemengd model met random intercepts, random slopes en AR(1)-correlatiestructuur. Schaduwzones geven 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer. 94
Figuur 49: Gemiddelde temporele verandering in de RCS-index over alle onderzochte sites. De figuur toont de verandering in de groeitrend over de tijd en illustreert de mate waarin de groeitoename van grove den gemiddeld versnelt of vertraagt. 95
Figuur 50: Boxplot van de gemiddelde jaarlijkse BAI (A) en gemiddelde RCS-index (B) volgens de vier bodemtypes 96
Figuur 51: Voorspelde temporele trends in boomgroei (RCS) op basis van het lineaire mixed model, weergegeven voor verschillende groeiplaatscondities (PCA4), die een combinatie van bodemtextuur, grondwaterstand en bodemzuurtegraad samenvatten. De lijnen geven modelvoorspellingen weer met bijhorende 95 %-onzekerheidsintervallen. 97
Figuur 52: Voorspelde temporele trends in boomgroei (RCS) op basis van het lineaire mixed model, weergegeven voor grondvlak. De lijnen geven modelvoorspellingen weer met bijhorende 95 %-onzekerheidsintervallen. 98
Figuur 53: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van drie klimaatvariabelen (groeiseizoenlengte, hittestress en juli-temperatuur), onder drie niveaus van juli-SPEI. Lijnen tonen de voorspellingen met 95 % betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). Alle klimaatvariabelen zijn gestandaardiseerd (*z*-scores), waardoor x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven. 100
Figuur 54: Modelgvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van februari-temperatuur en hittestress onder drie niveaus van juli-temperatuur. Lijnen tonen de voorspellingen met 95 % betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). Alle klimaatvariabelen zijn gestandaardiseerd (*z*-scores), waardoor x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven. 101
Figuur 55: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van drie klimaatvariabelen (groeiseizoenlengte, hittestress en juli-temperatuur), onder drie referentiejaren (1960, 1990, 2020). Lijnen tonen de voorspellingen met 95 % betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (*z*-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven. 101

Figuur 56: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van waterbeschikbaarheid (SPEI), per juli-temperatuur niveau (panelen) en groeiseizoenlengte (gekleurde lijnen). Schaduwgebieden tonen de 95 %-betrouwbaarheidsintervallen. 102
Figuur 57: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van drie klimaatvariabelen (groeiseizoenlengte, juli temperatuur en juli-SPEI), onder drie niveaus van groeiplaatscondities (PCA4). Lijnen tonen de voorspellingen met 95 % betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). Alle klimaatvariabelen zijn gestandaardiseerd (*z*-scores), waardoor x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven. 102
Figuur 58: Voorspelde invloed van hittestress op boomgroei (MRCS; LMM). De zwarte lijn toont de voorspelde groeirespons weer met het 95 %-betrouwbaarheidsinterval (grijze band). 103
Figuur 59: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) over de tijd per juli-temperatuur (panelen) en hittestressniveau (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen > 30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). 103
Figuur 60: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) over de tijd per juli-SPEI (panelen) en hittestressniveau (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen > 30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). 104
Figuur 61: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) over de tijd per groeiseizoenlengte (panelen) en hittestressniveau (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen > 30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). 104
Figuur 62: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van waterbeschikbaarheid (SPEI), per juli-temperatuurniveau (panelen) en groeiseizoenlengte (gekleurde lijnen: kort, gemiddeld en lang), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). 105
Figuur 63: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van juli-temperatuur, per februari-temperatuurniveau (panelen) en hittestressniveau (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen > 30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). 105
Figuur 64: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van juli-waterbeschikbaarheid (SPEI) per referentiejaar (rijen: 1960, 1990 en 2020), juli-temperatuur (kolommen) en hittestress (gekleurde lijnen: 0, 10 en 20 dagen >30 °C), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen (schaduw). 106
Figuur 65: Temporele dynamiek van de hittestressrespons (1954-2024; 20-jarige vensters met 5-jaarsverschuiving). Punten tonen geschatte klimaatresponscoëfficiënten (± 95 %-betrouwbaarheidsinterval) voor (A) hittedagen (> 30 °C), en de interactie van aantal hittedagen met (B) juli-temperatuur, en (C) zomerse droogte (SPEI_2_Jul). Blauwe punten geven significante effecten weer ($p < 0,05$), grijze punten niet-significante effecten. 106
Figuur 66: Boom-specifieke respons van boomgroei op hittestress (jaarlijks aantal dagen > 30 °C). De X-as toont de geschatte hittestress-slope per boom (Y-as), met 95 %-betrouwbaarheidsintervallen. Bomen zijn gerangschikt op slope; de stippellijn geeft een slope van nul weer. 107
Figuur 67: Boom-specifieke hittestressrespons per site. Cirkeldiagrammen tonen per site het aandeel bomen met een significant negatieve (rood), niet-significante (grijs) of significant positieve (blauw) respons. 108

Figuur 68: Variatie in hittestressrespons (jaarlijks aantal dagen > 30 °C) tussen sites. Boxplots tonen de verdeling van boom-specifieke hittestress-slopes per site (punten = outliers). De verticale stippellijn geeft een slope van nul weer. Sites zijn gerangschikt volgens de mediaan. 108
Figuur 69: Gemiddelde hittestressrespons (jaarlijks aantal dagen > 30 °C) per site. Kleur geeft de gemiddelde respons weer (rode/negatiever = sterkere afname van boomgroei bij meer dagen > 30 °C. Puntgrootte toont het percentage bomen met een signifcant negatieve respons (95 %-bootstrap-betrouwbaarheidsinterval < 0). 109
Figuur 70: Temporele verandering van de hittestressrespons (jaarlijks aantal dagen > 30 °C) per site (1954-2024). Balken tonen de lineaire trend in de hittestress-slope over opeenvolgende 20-jarige tijdvensters. Negatieve waarden = toenemende gevoeligheid (dus meer negatieve hittestressrespons); positieve waarden = afnemende gevoeligheid. Sites zijn gerangschikt op trendsterkte en - richting. 109
Figuur 71: Modelvoorspellingen (LMM) van boomgroei (MRCS) op basis van groeiseizoenlengte, hittestress en juli-temperatuur voor drie stikstofdepositieniveaus. Lijnen tonen de voorspellingen met 95 %-betrouwbaarheids-intervallen (schaduw). Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (*z*-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven. 111
Figuur 72: Historische en geprojecteerde MRCS-index van grove den (*Pinus sylvestris*) onder drie CMIP6-klimaatscenario's. De zwarte lijn toont de historische gemiddelde MRCS. De gekleurde lijnen geven de modelvoorspellingen (2015–2100) weer onder SSP2-4.5, SSP3-7.0 en SSP5-8.5 (gebaseerd op fixed effects). De verticale stippellijn markeert het begin van de projecties (2015), terwijl de horizontale stippellijn het historische referentieniveau (MRCS = 1). 114
Figuur 73: Confusiematrices van de zeven random forest modellen op de testsets. De datum van de hold-out groep staat vermeld in de titel van elke matrix. 115
Figuur 74: Voorspelling van vitale (fotosynthetisch actieve), niet-vitale (fotosynthetisch niet actieve) en zwarte (schaduwen) pixels in drie bosbestanden met vliegdagcontourdatum 08-02-2023. In deze bestanden zijn boomschaduwen te zien die van zuid naar noord lopen. In de “ijlere” stukken zijn veel rode pixels aanwezig, die voornamelijk naakte grond classificeren. De naakte takken zijn ook als fotosynthetisch niet actief voorspeld, maar komen minder voor in de bestanden voor. 116
Figuur 75: Close-up beeld van de classificatie-output van het bosbestand “Pappenvijvers”. De rand van gezonde boomkruinen is vaak voorspeld als niet-vitaal waardoor gezonde boomkruinen kleiner lijken in het classificatiemodel t.o.v. het RGB-beeld 117
Figuur 76: Visualisatie van de NDVI-histogrammen en de Otsu-drempelwaarde (verticale rode lijn) per vliegdagcontour (zone dat is ingevlogen op dezelfde dag). De groene stippellijn geeft de globale Otsu-drempelwaarde weer, bepaald op alle gesampelde NDVI-waarden. Merk op dat 14-06-2021o en 14-06-2021w dezelfde vliegdatum hebben, maar de zone opgesplitst is in een “oostelijk” en “westelijk” deel. 117
Figuur 77: Finaal voorspelde rasterhok van 1,5 km x 1,5 km. De oorsprong (linkerbovenhoek) komt overeen met coördinaat: X: 96866,8000000000029104, Y:218569,6000000000058208 in EPSG: 31370. 118

Figuur 78: Verhouding niet-vitaal hoog groen en vitaal hoog groen per rasterhok van 1,5 km x 1,5 km. Stadskernen als Antwerpen, Gent, Mechelen lijken een hogere waarde te hebben, voornamelijk door de niet-perfecte maskering van niet hoog groen pixels. 119
Figuur 79: De sterke associatie van foutief voorspelde niet-vitaal hoog groen pixels en het randeffect. Bomen maskering van niet hoog groen (witte pixels) op basis van de groenkaart 2021 van Vlaanderen (spatiale resolutie 1 m) zorgt ervoor dat de bomen niet perfect gesegmenteerd zijn (rode kruinen van de onderliggende zomer orthofotomozaïek CIR laag). B: hierdoor worden bepaalde pixels van de orthofoto (spatiale resolutie: 40 cm), die behoren tot niet hoog groen (vb. de straat), niet voldoende gemaskeerd en kunnen deze zelfs na schaduw maskering (grijze pixels) foutief ingedeeld worden in niet-vitaal hoog groen door de lage NDVI-waarden (gele pixels). Het voorbeeld toont enkele laanbomen van de Amerikalei in Antwerpen. 119
Figuur 80: Bivariaten legende van ratio niet-vitale pixels (t.o.v. vitale en niet vitale hoog groen pixels) en het percentage van grove den. De combinatie waarbij beiden zeer hoog zijn (zwarte pixel rechtsboven in de bivariaten legende) komt niet voor in deze kaart. Screening op 1,5 km hok kan eenvoudig toegepast worden. Hokken met hoogte waarden voor beide variabelen dienen best eerst geïnspecteerd te worden. 120
Figuur 81: Puntenplot tussen de referentiewaarden (y-as) en voorspelde percentage staand dood hout van het Deadtrees.earth rasterproduct (x-as). De referentiewaarden werden bepaald door het opschalen van voorspelde UAV-data (vitaal, niet vitaal, bodem) naar 10 m x 10 m polygoonroosters die samenvallen met de voorspelde fractiewaarden van het deadtrees rasterproduct. De 1:1 lijn wordt weergegeven door de rode stippellijn. De formule van de lineaire regressie (blauwe volle lijn) wordt weergegeven in de figuur, samen met de metrieken: Bias, RMSE, Pearson's r en Lin's CCC. Het Deadtrees.earth rasterproduct heeft in de post-processing alle voorspelde waarden die lager zijn dan 4 % omgevormd naar 0 % staand dood hout (Mosig *et al*., 2026). Dit wordt ook weergegeven door de verticaal groene stippellijn. De kleur van de punten geeft de densiteit aan. 120
Figuur 82: Drie voorbeelden van geïnterpoleerde (stippellijn) en de finaal gebruikte smoothed (volle lijn) NDMI- (blauw) en NDVI-tijdseries (groen) per klasse voor het trainen van classificatie modellen. Boven de curve staat telkens de klasse en unieke index vermeld, wat de index is van elke Sentinel-2 pixel locatie waarvan de tijdsreeksen zijn geanalyseerd. 121
Figuur 83: Vergelijking van de voorspellingsonzekerheid (Shannon entropie) per referentielabel (levend, dood en bodem) voor het temporele convolutie neuraal netwerk-classificatiemodel voor de trainings-, validatie- en testdatasets (bovenaan vermeld). 122
Figuur 84: Puntenplot tussen de referentiedata (x-as) en de voorspelde data (y-as) van de fractie staand dood hout op basis van het temporele convolutie neuraal netwerk-regressiemodel. De bovenste figuur geeft de vergelijking voor de trainingsdataset. De onderste figuur geeft de vergelijking voor de validatiedataset. De rode stippellijn geeft de 1:1 lijn weer, de blauwe lijn de eenvoudige lineaire regressielijn. De kleuren van de punten geeft de densiteit weer. 123

Figuur 85: Conceptueel raamwerk van de relaties tussen veranderende klimaatcondities en boomgroei voor grove den in Vlaanderen tussen 1954 en 2024. Veranderingen in temperatuur, waterbeschikbaarheid en groeiseizoenlengte kunnen de groei rechtstreeks beïnvloeden en bepalen gezamenlijk de klimaatgevoeligheid van bomen. Extreme hittestress en groeiplaatscondities kunnen deze klimaatrespons verder versterken of verzwakken, terwijl stikstofdepositie een modulerende rol kan spelen. De figuur illustreert het conceptuele kader van de studie en geeft geen statistisch geteste relaties weer. Volle lijnen geven directe effecten weer, terwijl stippellijnen wijzen op effecten die afhankelijk zijn van andere factoren of omstandigheden. Rode pijlen geven verwachte negatieve effecten weer, groene pijlen positieve effecten en grijze pijlen wisselende effecten. 136
Figuur 86: Vergelijking van de Ring Width Index (RWI) per site en het gemiddeld over alle sites, berekend met een smoothing spline met een splinelengte van 30 jaar. Het gemiddelde is enkel weergegeven voor jaren met minstens 10 boomreeksen. 174
Figuur 87: Overzicht van de globale EPS-waarde (blauw) en de gemiddelde Rbar per site (zwart) voor RWI. De horizontale blauwe stippellijn markeert de EPS-drempelwaarde van 0,85, terwijl de zwarte stippellijn de drempelwaarde voor Rbar (0,3) aanduidt. 174
Figuur 88: Overzicht van vijf SPEI-types (gridded ‘weerstation’ 807) van 1954 tot 2025. Ernstige en extreme droogte zijn resp. in oranje en rood aangeduid. 176
Figuur 89: Heatmap met Pearson-correlaties tussen verschillende SPEI-tijdschaalindices en RWI voor alle sites. Blauwe waarden geven negatieve correlaties aan, terwijl rode waarden positieve correlaties weergeven. De sterretjes geven de statistische significantie van de correlaties weer (op basis van bootstrap, r ≥ 0.5 als drempel voor robuuste correlaties). 177
Figuur 90: Heatmap van SPEI-types met de sterkste positieve correlaties met RWI over de meeste sites. 177
Figuur 91: Vijfjarige voortschrijdende gemiddelde van de Standardized Precipitation Evapotranspiration Index (SPEI), als maat voor de temporele variatie in de klimatologische waterbalans. Positieve waarden geven relatief natte perioden weer en negatieve waarden duiden op droogtecondities. 178
Figuur 92: Heatmap van de correlatie tussen maandelijkse gemiddelde, maximum- en minimumtemperatuur en RWI voor alle locaties. De kleur geeft de sterkte en richting van de correlatie weer, waarbij rood een positieve correlatie aanduidt en blauw een negatieve correlatie. Significante correlaties worden met een ster aangeduid. 179
Figuur 93: Heatmap van de correlatie tussen het aantal dagen met temperaturen boven 25°C en 30°C, de som van groeigraad-dagen (GDD5), en de langste opeenvolgende periode met minimumtemperaturen boven 5 °C (longest_run_above_5), en de RWI voor alle locaties. De kleur geeft de sterkte en richting van de correlatie weer, waarbij rood een positieve correlatie aanduidt en blauw een negatieve correlatie. Significante correlaties worden met een ster aangeduid. 179
Figuur 94: Vijfjarige voortschrijdende gemiddelde van de februari-temperatuur gedurende de onderzoeksperiode, berekend op basis van de beschikbare klimaatstations. 180
Figuur 95: Vijfjarige voortschrijdende gemiddelde van de juli-temperatuur gedurende de onderzoeksperiode, berekend op basis van de beschikbare klimaatstations. 180

Figuur 96: Heatmap van de correlatie tussen het aantal hittegolven per jaar, de totale duur van hittegolven, het aantal dagen boven 25 °C, en het aantal dagen boven 30 °C, en de RWI voor alle locaties. De kleur geeft de sterkte en richting van de correlatie weer, waarbij rood een positieve correlatie aanduidt en blauw een negatieve correlatie. Significante correlaties worden met een ster aangeduid. 181
Figuur 97: Vijfjarig voortschrijdende gemiddelde van het jaarlijkse aantal hittedagen gedurende de onderzoeksperiode, berekend op basis van de beschikbare klimaatstations. 181
Figuur 98: PCA1-biplot van bodemstructuur op de eerste twee assen 182
Figuur 99: PCA2-biplot van grondwaterniveaus op de eerste twee assen 182
Figuur 100: PCA3-biplot van bodemzuurtegraad op de eerste twee assen 182
Figuur 101: PCA4-biplot van bodemtextuur, gecombineerd met grondwaterniveaus en bodemzuurtegraad op de eerste twee assen 183
Figuur 102: De 43 bosbestanden waarover drone data en terreininschattingen van vitaliteit op bestandsniveau werden verzameld, weergegeven als rode punten. Het groen gearceerd gebied komt overeen met het verspreidingsgebied van grove den (*Pinus sylvestris* L.) in Vlaanderen, gebaseerd op de bosreferentielaag 2000. 184
Figuur 103: Het ingezoomde RGB-beeld van een A) vitale, B) minder vitale en C) dode boom. Het classificatieraster voor diezelfde D) vitale, E) minder vitale en C) dode boom (D'Hulster, 2024). Merk op dat het model enkel voorspellingen doet op pixels van boomkruinen. 186
Figuur 104: De puntenplot van het percentage niet vitaal opgemerkt in het veld (x-as) ten opzichte van het percentage niet vitaal op de dronebeelden (y-as). Dit voor de 43 bosbestanden waarvoor dronebeelden verzameld werden. De determinatiecoëfficiënt (R2) en de regressielijn werden weergegeven. 187
Figuur 105: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de eerste zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer. 190
Figuur 106: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer. 190
Figuur 107: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer. 191
Figuur 108: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer. 191

Figuur 109: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer. 192
Figuur 110: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer. 192
Figuur 111: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer. 193
Figuur 112: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de volgende zes sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer. 193
Figuur 113: Verloop van de RCS-index en recente 5-jaarstrend van de laatste twee sites. Punten tonen de jaarlijkse RCS-index. De gekleurde lijnen en banden geven de GAM-trendanalyse weer over de meest recente 5-jaarsperiode: stijgend (groen), dalend (rood) of niet-significant (grijs). De horizontale stippellijn geeft de referentiewaarde (RCS = 1) weer. 194
Figuur 114: Modelgebaseerde voorspelde relaties tussen boomgroei (MRCS) en drie klimaatvariabelen (groeiseizoenlengte, juli-temperatuur, juli SPEI), onder drie tijdsperiodes (vroeg, midden en recent) afgeleid uit het lineaire mixed-effects model. Lijnen geven de modelvoorspellingen weer voor elke tijdsperiode, terwijl de schaduwgebieden de 95 % betrouwbaarheidsintervallen tonen. Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (*z*-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven. 197
Figuur 115: Modelgebaseerde voorspelde relaties tussen boomgroei (MRCS) en drie klimaatvariabelen (hittestress, juli-temperatuur en groeiseizoenlengte), onder drie waterbeschikbaarheidsniveaus (juli SPEI) afgeleid uit het lineaire mixed-effects model. Lijnen geven de modelvoorspellingen weer voor elk waterbeschikbaarheidsniveau, terwijl de schaduwgebieden de 95 % betrouwbaarheidsintervallen tonen. Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (*z*-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven. 198
Figuur 116: Modelgebaseerde voorspelde relaties tussen boomgroei (MRCS) en februari- en juli-temperatuur en groeiseizoenlengte onder drie hittestressniveaus (-2 SD, 0 SD en +2SD) afgeleid uit het lineaire mixed-effects model. Lijnen geven de modelvoorspellingen weer voor elk hittestressniveau, terwijl de schaduwgebieden de 95 % betrouwbaarheidsintervallen tonen. Alle verklarende variabelen zijn gestandaardiseerd (*z*-scores), waardoor de x-assen relatieve afwijkingen van het gemiddelde weergeven. 198
Figuur 117: Modelgebaseerde voorspelde relatie tussen boomgroei (MRCS) en juli-temperatuur, onder verschillende niveaus van februari-temperatuur en stikstofdepositie. De gekleurde lijnen geven de voorspelde groeirespons weer

bij lage, gemiddelde en hoge februari-temperaturen, terwijl de panelen verschillende niveaus van stikstofdepositie voorstellen. Schaduwgebieden geven de 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer. 199
Figuur 118: Modelgebaseerde voorspelde relatie tussen boomgroei (MRCS) en de tijd, onder verschillende niveaus groeiseizoenlengte en hittestress. De gekleurde lijnen geven de voorspelde groeirespons weer bij verschillende groeiseizoenlengtes, terwijl de panelen verschillende niveaus van hittestress voorstellen. Schaduwgebieden geven de 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer. 199
Figuur 119: Modelgebaseerde voorspelde relatie tussen boomgroei (MRCS) en juli-SPEI, onder verschillende niveaus van groeiseizoenlengte en juli-temperaturen. De gekleurde lijnen geven de voorspelde groeirespons weer bij lage, gemiddelde en hoge groeiseizoenlengtes, terwijl de panelen verschillende niveaus juli-temperatuur voorstellen. Schaduwgebieden geven de 95 %-betrouwbaarheidsintervallen weer. 200
Figuur 120: Verandering in de relatie tussen juli-waterbeschikbaarheid (SPEI) en boomgroei afhankelijk van juli-temperatuur, hittestress en jaar. De voorspelde MRCS wordt weergegeven voor drie niveaus van juli-temperatuur, drie jaren (2002, 2012 en 2022) en drie niveaus van hittestress (0, 10 en 20 dagen >30 °C). De schaduw geeft het 95 %-betrouwbaarheidsinterval weer. 200

Lijst van tabellen

Tabel 1: Herkomsten van grove den voor Vlaanderen bij een veranderend klimaat. 52
Tabel 2: Technische gegevens van de zomer- en winterbeeldproducten, middenschalige resolutie, die aangeboden worden door Agentschap Digitaal Vlaanderen. 78
Tabel 3: De vier vegetatie-indices die berekend werden op het orthofotomozaïekbeeld Vlaanderen, middenschalig, 2023, met bijhorende formule en referentie. De formules werden aangepast door een constante van 1e-6 toe te voegen in de noemer om ervoor te zorgen dat deze verschillend blijft van nul. 79
Tabel 4: Voorbeeld van een verwarringsmatrix met de formules van User Accuracy (UA), Producer Accuracy (PA), F1-score (het harmonische gemiddelde van UA en PA per klasse), Overall Accuracy (OA) en Cohen's kappa (κ) coëfficiënt. Met N het totaal aantal observaties, k het totaal aantal klassen, R de referentieklasse en P de voorspelde klasse. 81
Tabel 5: Kruistabel met absolute frequenties van het niveau van menging (puur, gemengd, zeer gemengd) en de meest voorkomende (dominante) klasse (vitaal, niet vitaal, bodem) binnen de 5.991 Sentinel-2 pixels van onze referentiedataset. 84
Tabel 6: GAM-trendanalyse van de RCS-index per locatie (laatste tien kalenderjaren). Weergegeven zijn de p-waarde (oorspronkelijk en FDR-gecorrigeerd), verklaarde deviance (%), verandering in voorspelde RCS-index en trendclassificatie. Trends zijn significant bij FDR p-waarde < 0,05 (positief = stijgend, negatief = dalend). 95
Tabel 7: Bereik en overeenkomstige oorspronkelijke waarden van de gestandaardiseerde modelvariabelen. 99
Tabel 8: Bereik en overeenkomstige oorspronkelijke waarden van de gestandaardiseerde modelvariabelen. 99

Tabel 9: Resultaten van de random forest model tuning op basis van Baysiaanse optimalisatie en leave-one groep out cross-valiatie. De hold-out groep (n-1) voor cross-testing is op basis van datapunten die vallen in een bepaalde opnamedatum (vliegdagcontour), de maximale κ werd als criterium gekozen voor selecteren van de meest optimale parameters (mtry en min_n), waarvan hun gekozen waarden gerapporteerd staan in de laatste twee kolommen. Mtry: het aantal onafhankelijke variabelen dat bij elke splitsing willekeurig wordt geselecteerd bij het maken van de boommodellen. Min_n: het minimumaantal gegevenspunten in een knooppunt dat vereist is om het knooppunt verder te splitsen. Trees: hoeveel beslissingsbomen er gemaakt worden in de training: 114
Tabel 10: Resultaten van de random forest model cross-testing. De hold-out groep (n-1) voor cross-testing is op basis van datapunten die vallen in een bepaalde opnamedatum (vliegdagcontour). Cohen's Kappa coëfficiënt (κ) en overall accuracy (OA) worden gerapporteerd als globale testmetrieken van de verschillende modellen. Producer- en User Accuracy (PA en UA) en F1-score worden als label-specifieke testmetrieken gerapporteerd in de drie laatste kolommen. 115
Tabel 11: Kruistabel die de associatie toont tussen lage en hoge NDVI-waarden (bepaald op basis van de globale Otsu drempelwaarden) en gelabelde vitale en niet-vitale pixels op het CIR-zomerbeeld van 2021. 118
Tabel 12: Resultaten van het temporele convolution neuraal netwerkmodel (Temp. CNN) op de validatie- en testdataset. Verwarringsmatrix, overall accuracy (OA), Cohen's Kappa en de F1-score voor klasse dood worden ook weergegeven. 122
Tabel 13: Statistieken van de RWI chronologies per site, met de gemiddelde interseriële correlatie (Rbar) en de expressed population signal (EPS). Met in vet de sites waarvan de bomen jonger zijn dan 50 jaar. 175
Tabel 14: De vijf spectrale banden met de overeenkomstige golflengtes van de multispectrale camera van de DJI Phantom 4 drone (DJI, 2025). 185
Tabel 15: De drie vegetatie-indices die werden berekend op de dronebeelden met de bijhorende formule en referentie (D'Hulster, 2024). 186