

---

## L'autécologie du bouleau pubescent (*Betula pubescens* Ehrh.)

**Auteur** : Musson, Martin

**Promoteur(s)** : Claessens, Hugues; Zeoli, Lorna

**Faculté** : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

**Diplôme** : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

**Année académique** : 2023-2024

**URI/URL** : <http://hdl.handle.net/2268.2/21256>

---

### *Avertissement à l'attention des usagers :*

*Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.*

*Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.*

---

# **L'Autécologie du bouleau pubescent** **(*Betula pubescens* Ehrh. )**

**Martin Musson**

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE  
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

**ANNÉE ACADÉMIQUE 2023-2024**

**CO-PROMOTEURS : HUGUES CLAESSENS & LORNA ZEOLI**

©Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux *Agro-Bio Tech*.

Le présent document n'engage que son auteur.

# **L'Autécologie du bouleau pubescent** **(*Betula pubescens* Ehrh. )**

**Martin Musson**

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE  
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

**ANNÉE ACADÉMIQUE 2023-2024**

**CO-PROMOTEURS : HUGUES CLAESSENS & LORNA ZEOLI**

# Remerciements

Tout d'abord, je tiens à exprimer ma profonde gratitude à l'ensemble du corps professoral de Gembloux Agro-Bio Tech. Merci pour l'incroyable manne de connaissances que vous m'avez transmise au cours de ces six années.

Je souhaite également remercier mes deux promoteurs, Pr. Hugues Claessens et Ing. Lorna Zeoli. Vous m'avez encadré avec justesse et bienveillance tout au long de ces six mois. Ce fut un réel plaisir de découvrir le métier de chercheur à vos côtés.

Je tiens ensuite à adresser mes remerciements aux professeurs, chercheurs, assistants, et au personnel administratif qui ont rendu ce travail possible. Jo, Pr. Brostaux, Violette, Cédric, Marie, et bien d'autres encore, merci infiniment.

Je remercie également les propriétaires et gestionnaires forestiers pour leur confiance, leur accueil chaleureux, leur gentillesse, et l'intérêt qu'ils ont porté à mon étude. C'est grâce à votre engagement quotidien que ce type de projet est réalisable.

Un grand merci à mes amis, qui m'ont permis de m'évader des livres et de RStudio pour me rappeler que le vrai monde est là, dehors. Merci pour tous les rires, la joie, le réconfort, les aventures, et tout ce que nous avons partagé ensemble.

Un merci tout particulier à Capucine pour ton soutien quotidien tout au long de ce travail et pour la personne que tu es. Ce fut un plaisir de partager cette aventure avec toi, et j'ai déjà hâte de la prochaine que nous vivrons ensemble.

Pour finir, je tiens à remercier ma famille. Merci à mes sœurs, Pauline, Camille et Louise, d'avoir compris l'importance de ce travail, qui m'a souvent éloigné de la maison. Merci d'être qui vous êtes. Et merci à vous, Maman et Papa, de m'avoir soutenu tout au long de ces études. Si aujourd'hui je suis la personne que je suis, c'est en grande partie grâce à vous.

Enfin, à toi qui lis ces lignes, merci pour l'intérêt que tu portes à mon travail. Merci de continuer à faire vivre ce mémoire.

# Résumé

## Introduction

Afin de faire face aux incertitudes engendrées par les changements climatiques, le monde forestier propose plusieurs mesures telles que celle de travailler sur la diversité forestière en mettant en avant des essences locales jusqu'alors ignorées. Le bouleau pubescent (*Betula pubescens* Ehrh.), présentant une tolérance à une large gamme climatique ainsi qu'une attirance pour les températures élevées serait un candidat prometteur pour ce programme de diversification. Toutefois, il reste considéré comme sensible aux sécheresses, bien que son autécologie n'ait jamais réellement été étudiée en Europe occidentale.

## Matériel et méthode

L'autécologie du bouleau pubescent est évaluée en fonction des facteurs stationnels de 46 sites répartis sur une large gamme des conditions écologiques de Wallonie. Pour ce faire, l'hypothèse a été posée que son indice de productivité, représenté par la hauteur dominante du peuplement à 30 ans, reflète son adéquation au milieu qu'il occupe. L'identification des facteurs les plus influents a été réalisée à l'aide de l'algorithme de forêt aléatoire, et leur impact sur l'indice de productivité a été révélé par les valeurs de Shapley. Les données écologiques, disponibles à la fois sur le terrain et par cartographie, ont fait l'objet d'une analyse comparative pour évaluer l'influence de leur source.

## Résultats principaux

La température moyenne de la saison de végétation est le facteur stationnel le plus influent sur la productivité du bouleau. Plus elle augmente, meilleure est la croissance du bouleau. L'aération du sol, en tant que facteur hydrique, est également cruciale pour son adaptabilité. Les sols extrêmement humides ont un impact négatif significatif sur la productivité, contrairement aux sols modérément humides ou secs. La réserve en eau des sols, bien que contraignante, a eu un impact mineur. Les résultats, qu'ils proviennent des données de terrain ou de cartographie, se sont révélés similaires avec une validité presque identique.

## Discussion

Bien que de nombreuses études supplémentaires s'avèrent nécessaires, les grandes lignes de son autécologie ont été établies. De plus, elles soutiennent l'hypothèse selon laquelle le bouleau pubescent pourrait effectivement être un candidat pour la diversification visant à renforcer la résilience forestière face au changement climatique.

**Mots-clés :** *Betula pubescens*, Bouleau pubescent, Autécologie, Indice de productivité, Changement climatique, Wallonie

# Abstract

## Introduction

In order to deal with the uncertainties caused by climate change, the forestry world is proposing a number of measures, such as working on forest diversity by promoting local species that have been ignored until now. The downy birch (*Betula pubescens* Ehrh.), which is tolerant of a wide range of climates and is attracted to high temperatures, would be a promising candidate for this diversification programme. However, it is still considered to be sensitive to drought, although its autecology has never really been studied in Western Europe.

## Materials and methods

The autecology of the downy birch was assessed on the basis of site factors at 46 sites spread over a wide range of ecological conditions in Wallonia. To do this, it was assumed that its site index, represented by the dominant height of the stand at 30 years, reflects its suitability to the environment it occupies. The most influential factors were identified using the random forest algorithm, and their impact on the productivity index was revealed using Shapley values. The ecological data, available both in the field and by mapping, were subjected to a comparative analysis to assess the influence of their source.

## Main results

The average temperature of the growing season is the most influential site factor on birch productivity. The higher the temperature, the better the birch's growth. Soil aeration, as a hydric factor, is also crucial to birch adaptability. Extremely wet soils have a significant negative impact on productivity, unlike moderately wet or dry soils. Soil water reserve, although a constraint, had a minor impact. The results, whether derived from field data or mapping, were similar with almost identical validity.

## Discussion

Although many more studies are needed, the broad outlines of its autecology have been established. Moreover, they support the hypothesis that downy birch could indeed be a candidate for diversification aimed at strengthening forest resilience in the face of climate change.

**Keywords** : *Betula pubescens*, Downy birch, Autecology, Site index, Climate change, Wallonia

# Table des matières

|       |   |    |
|-------|---|----|
| 1     | Introduction.....   | 8  |
| 1.1   | La gestion forestière en temps de changements globaux.....        | 8  |
| 1.1.1 | Un avenir bercé de changements.....                               | 8  |
| 1.1.2 | Impacts des changements climatiques sur les forêts wallonnes..... | 8  |
| 1.1.3 | Mesures permettant d’assurer une durabilité à la forêt .....      | 10 |
| 1.2   | Les Bouleaux.....   | 11 |
| 1.2.1 | Le genre bouleau .....  | 11 |
| 1.2.2 | Différenciation entre les bouleaux pubescents et verruqueux ..... | 11 |
| 1.3   | Le Bouleau pubescent .....  | 14 |
| 1.3.1 | Aire naturelle .....  | 14 |
| 1.3.2 | Sylviculture appliquée .....                                      | 16 |
| 1.3.3 | Autécologie.....  | 16 |
| 2     | Objectifs de recherche.....                                       | 23 |
| 3     | Matériel et Méthode .....   | 24 |
| 3.1   | Méthodologie générale .....                                       | 24 |
| 3.2   | Description de la zone d’étude .....                              | 25 |
| 3.3   | Inventaire des boulaies pubescentes .....                         | 26 |
| 3.4   | Données récoltées .....   | 27 |
| 3.4.1 | Identification du groupe de bouleau pubescent .....               | 27 |
| 3.4.2 | Données cartographiques.....                                      | 28 |
| 3.4.3 | Relevés de terrain .....  | 28 |
| 3.4.4 | Données dérivées .....  | 32 |
| 3.5   | Analyses.....   | 34 |
| 3.5.1 | L’indice de productivité .....                                    | 34 |
| 3.5.2 | Modèle de production stationnelle.....                            | 35 |
| 3.5.3 | Matrice d’aptitude.....   | 38 |
| 4     | Résultats .....   | 39 |
| 4.1   | Description des données récoltées .....                           | 39 |
| 4.1.1 | Données dendrométriques.....                                      | 40 |
| 4.1.2 | Données relatives au modèle de niche .....                        | 41 |
| 4.1.3 | Données altitudinales et climatiques .....                        | 42 |
| 4.1.4 | Données pédologiques.....   | 43 |
| 4.1.5 | Données topographiques .....                                      | 45 |

|       |  |    |
|-------|--|----|
| 4.1.6 | Données d'influence humaine.....                                   | 46 |
| 4.2   | Modèle de productivité.....  | 46 |
| 4.2.1 | Prétraitements.....  | 46 |
| 4.2.2 | Exploration des données.....                                       | 47 |
| 4.2.3 | Sélection des variables.....                                       | 51 |
| 4.2.4 | Présentation des différents modèles.....                           | 54 |
| 4.2.5 | Analyse des modèles écologiques par les valeurs de Shapley.....    | 55 |
| 4.2.6 | Bland et Altman.....   | 57 |
| 4.3   | Matrice d'aptitude.....  | 59 |
| 5     | Discussion.....  | 61 |
| 5.1   | Constitution de l'inventaire.....                                  | 61 |
| 5.2   | Application du protocole.....                                      | 61 |
| 5.3   | Autécologie du bouleau pubescent.....                              | 62 |
| 5.3.1 | Explicabilité et biais des différents modèles.....                 | 62 |
| 5.3.2 | Interprétation de l'influence des facteurs.....                    | 63 |
| 5.4   | Apports de l'étude à la connaissance des boulaies pubescentes..... | 65 |
| 5.4.1 | Facteur Climatique.....  | 65 |
| 5.4.2 | Facteur trophique.....   | 65 |
| 5.4.3 | Facteur hydrique.....  | 66 |
| 5.4.4 | Changements climatiques.....                                       | 66 |
| 6     | Limites et perspectives.....                                       | 67 |
| 7     | Conclusion.....  | 68 |
| 8     | Contribution personnelle.....                                      | 69 |
| 9     | Bibliographie.....   | 70 |
| 10    | Annexe.....  | 81 |

## Table des Figures

|  |    |
|--|----|
| <b>Figure 1.</b> Le houppier est rigide, les branches sont dirigées vers le ciel. ....   | 12 |
| <b>Figure 2.</b> Le houppier est souple, les branches sont pendantes. ....   | 12 |
| <b>Figure 3.</b> Le rameau de l'année est de couleur brun-noir, couvert d'un duvet. ....   | 12 |
| <b>Figure 4.</b> Le rameau de l'année est de couleur noire, glabre, ponctué de petites verrues claires. ....   | 12 |
| <b>Figure 5.</b> Le tronc est globalement lisse, d'un ensemble de couleur plus terne, allant du blanc au gris en passant par le brun et le rosé. Sa base peut être éventuellement fissurée. Son écorce peut s'éplucher par endroits. ....  | 13 |
| <b>Figure 6.</b> L'ensemble du tronc est lisse, d'un blanc brillant, métallique. Seule sa base est craquelée, bosselée et de couleur sombre ....   | 13 |
| <b>Figure 7.</b> Les feuilles ont une allure proche de l'ovale. Les dents ne sont pas dirigées vers l'apex. Ce dernier est en angle aigu à l'extrémité de la feuille. ....   | 13 |
| <b>Figure 8.</b> Les feuilles ont une morphologie plutôt triangulaire. Leurs dents sont dirigées vers l'apex. Ce dernier est allongé, en pointe. ....  | 13 |
| <b>Figure 9.</b> Résultat du test de DNPH sur du cambium de bouleau. La fiole de gauche, à l'aspect limpide, indique la présence de bouleau pubescent. Les fioles centrale et de droite, à l'aspect trouble, signalent la présence de bouleau verruqueux. ....   | 14 |
| <b>Figure 10.</b> Aire de répartition du bouleau pubescent sur bases de données fournies par Euforgen (Caudullo et al., 2017). ....  | 14 |
| <b>Figure 11.</b> Carte provisoire de la répartition du bouleau pubescent en Wallonie (Département de l'étude du milieu nature et agricole (DEMNA), nd.) ....  | 15 |
| <b>Figure 12.</b> Représentation schématique de l'enracinement du bouleau pubescent. @ Petit et al., 2017a. ....   | 17 |
| <b>Figure 13.</b> À gauche : matrice d'aptitude du fichier écologique des essences (@Petit et al., 2017a). À droite : matrice d'aptitude de la flore forestière française (@Rameau et al., 2018). Bien que le vocabulaire diffère, la segmentation des deux écogrammes est similaire. Seuls les régimes hydriques alternatifs ne sont pas inclus dans l'écogramme français. .... | 18 |
| <b>Figure 14.</b> Répartition de l'aptitude du bouleau pubescent en Wallonie d'après le fichier écologique des essences (Lisein et al., 2022a ; Petit et al., 2017a). ....   | 18 |
| <b>Figure 15.</b> Tolérance à l'ombrage du bouleau pubescent au stade juvénile comparée à celle des autres essences. (@Petit et al., 2017). ....   | 20 |
| <b>Figure 16.</b> Perte latérale de houppier chez le bouleau pubescent de droite. ....   | 21 |
| <b>Figure 17.</b> Boulaies sélectionnées au préalable représentées au sein des zones bioclimatiques de la Wallonie. ....   | 25 |
| <b>Figure 18.</b> Matrice de référence des conditions écologiques potentielles de Wallonie (Petit et al., 2017a). ....   | 26 |
| <b>Figure 19.</b> Clé de sélection de bouleaux pubescents ....   | 27 |
| <b>Figure 20.</b> Prise de la mesure de circonférence avec un mètre ruban. ....  | 28 |
| <b>Figure 21.</b> Prélèvement d'une carotte à l'aide d'une tarière de Pressler. ....   | 29 |
| <b>Figure 23.</b> Marquage des cernes de la première carotte prélevée dans la première placette de Bérismenil (BP_BER_01_01_01) sur le logiciel « RingIndicator_MatlabR2022 ». ....  | 30 |
| <b>Figure 24.</b> Analyse d'une carotte pédologique. A gauche ; la profondeur d'apparition des différentes informations clés du sol sont mesurées. A droite ; un test d'acidité à base de phénolphthaléine est réalisé. ....   | 31 |
| <b>Figure 25.</b> Répartition des relevés au sein des différentes zones bioclimatiques de Wallonie. Le chiffre à l'intérieur de certaines bulles représente un nombre de placettes. ....   | 39 |

|   |    |
|---|----|
| <b>Figure 26.</b> A gauche ; la répartition des placettes au sein d'un écogramme du fichier écologique de essences (Petit et al., 2017a), le nombre inscrit dans chaque case précise les itérations. A droite ; le modèle de niche du bouleau puebscent. ....   | 41 |
| <b>Figure 27.</b> A gauche : proportions des différentes textures du sol mesurées sur le terrain . A droite : proportions des différentes textures du sol déterminées à partir de la carte numérique des sols de Wallonie.....  | 44 |
| <b>Figure 28.</b> Histogramme de la distribution de l'indice de productivité.....   | 46 |
| <b>Figure 29.</b> Régression linéaire simple entre l'indice de productivité et l'âge.....   | 47 |
| <b>Figure 30.</b> Structuration des variables selon les axes climatique et topographique de la FAMD.....  | 48 |
| <b>Figure 31.</b> Représentation de la dispersion des individus selon les deux premières dimensions de la FAMD des modèles A et B. Les placettes sont rassemblées selon les classes de productivité. ....   | 49 |
| <b>Figure 32.</b> Regroupement des placettes selon les composantes principales de la FAMD des modèles A et B. ....  | 50 |
| <b>Figure 33.</b> Répartition des individus selon leur valeur de Shapley, pour chaque facteur du modèle B.55  |    |
| <b>Figure 34.</b> Répartition des individus selon leur valeur de Shapley, pour chacun des facteurs quantitatifs du modèle D.....  | 56 |
| <b>Figure 35.</b> Répartition des individus selon leur valeur de Shapley pour le facteur de déficit en oxygène. ....  | 57 |
| <b>Figure 36.</b> Diagramme de Bland et Altman comparant les modèles A et C.....  | 58 |
| <b>Figure 37.</b> Diagramme de Bland et Altman comparant les modèles B et D.....  | 58 |
| <b>Figure 38.</b> Représentation des indices de fertilité moyen (en mètre) par niveaux trophiques et hydriques regroupés. Une couleur est attribuée selon la classe d'aptitude relevée. Les moyennes pourvues d'une astérisque sont réalisées selon un nombre d'échantillon inférieur à trois, jugé trop faible. .... | 59 |
| <b>Figure 39.</b> Matrice d'aptitude finale.....  | 60 |

## Table des Tableaux

|  |    |
|--|----|
| <b>Tableau 1.</b> Comparaison des caractéristiques phénotypiques entre le bouleau pubescent et le bouleau verruqueux. ....                     | 12 |
| <b>Tableau 2.</b> Conversion du niveau hydrique en déficit hydrique estival et déficit en oxygène. ....  | 33 |
| <b>Tableau 3.</b> Différenciation des quatre modèles. ....   | 36 |
| <b>Tableau 4.</b> Seuils de définition des différentes classes d'aptitude. ....  | 38 |
| <b>Tableau 5.</b> Présentation des données dendrométriques et de la surface terrière. ....   | 40 |
| <b>Tableau 6.</b> Statistiques descriptives de l'altitude et des conditions climatiques moyennes de 1981 à 2010. ....                          | 42 |
| <b>Tableau 7.</b> Statistiques descriptives des variables pédologiques numériques. ....  | 43 |
| <b>Tableau 8.</b> Proportion des différentes classes d'humus représentées dans les relevés. ....   | 43 |
| <b>Tableau 9.</b> Comparaison des proportions de déficit hydrique estival et d'oxygène entre les relevés cartographiques et intégratives. .... | 44 |
| <b>Tableau 10.</b> Statistiques descriptives des données topographiques numériques. ....   | 45 |
| <b>Tableau 11.</b> Proportion des situations d'apport en eau hors précipitation. ....  | 45 |
| <b>Tableau 12.</b> Indices moyens de productivité des différents regroupements ....  | 50 |
| <b>Tableau 14.</b> Résultats du test du Tukey sur les différents clusters. ....  | 51 |
| <b>Tableau 15.</b> Importance des variables sur base de l'augmentation de l'erreur quadratique moyenne (MSE). ....                             | 52 |
| <b>Tableau 16.</b> Présentation des différents modèles ainsi que de leur R <sup>2</sup> de calibration et de validation. ....                  | 54 |
| <b>Tableau 17.</b> Influence du climat sur la classe d'aptitude. ....  | 65 |
| <b>Tableau 18.</b> Influence de la fertilité sur la classe d'aptitude. ....  | 65 |
| <b>Tableau 19.</b> Influence du drainage sur la classe d'aptitude. ....  | 66 |

# 1 Introduction

## 1.1 La gestion forestière en temps de changements globaux

### 1.1.1 Un avenir bercé de changements

Depuis toujours, notre planète est sujette à de constantes variations climatiques (Füssel & Klein, 2006). Ces fluctuations passées, causées par des phénomènes naturels, diffèrent des changements climatiques d'origine anthropique qui sont observés depuis l'ère industrielle. Ces changements ont entraîné une augmentation de la température globale de 1,1°C sur l'ensemble des continents. Ce réchauffement s'est accompagné d'une intensification des événements extrêmes comme des sécheresses, des vagues de chaleur, des cyclones et des précipitations intenses. Etant donné l'émission toujours croissante des gaz à effet de serre, il est peu probable que la situation s'inverse dans les décennies à venir. Des actions concrètes de la part des pouvoirs politiques sont donc nécessaires. Sans elles, le scénario du GIEC prévoyant 3°C supplémentaires sera avéré d'ici 2100 (Calvin et al., 2023).

Ces dérèglements vont impacter l'ensemble des écosystèmes terrestres (Lindner et al., 2014 ; Vacek et al., 2023). Ainsi, de nombreuses perturbations sont attendues au sein des forêts wallonnes.

### 1.1.2 Impacts des changements climatiques sur les forêts wallonnes

Les changements climatiques futurs vont perturber de différentes manières les équilibres forestiers de la Wallonie.

D'un côté, une répercussion positive sur la croissance des arbres et la production de bois pourrait être attendue. Celle-ci serait provoquée par l'augmentation de la période de végétation, ainsi que celle des concentrations en dioxyde de carbone et en azote dans l'atmosphère (Lindner et al., 2010 ; Reyer et al., 2013 ).

Cependant, d'un autre côté, le changement climatique présente des symptômes d'intensification de perturbations abiotiques et biotiques, venant déséquilibrer les écosystèmes forestiers. Ainsi, l'intensification des sécheresses, des inondations, des tempêtes et des incendies est également observée. Au niveau biotique, le climat futur, plus doux en hiver, permettra un développement plus important de ravageurs et de maladies. Cela aura pour conséquence une plus grande fréquence de leurs épidémies (Hemery et al., 2010 ; Lindner et al., 2010 ; Seidl et al., 2011). Ces événements sont d'autant plus graves qu'ils peuvent agir en cascade et ainsi déclencher ou aggraver le dépérissement de forêts (Manion, 1981).

Face à de tels événements, trois types de réponses, autres que l'extinction de l'espèce, sont attendues (Bussotti et al., 2015). La première consiste en une migration latitudinale et altitudinale, jusqu'à une zone d'adéquation optimale. L'importance de cette migration repose sur la capacité de dispersion du matériel génétique. Autant certaines espèces, anémochores, peuvent suivre l'évolution des zones climatiques (Bussotti et al., 2015 ; Truong et al., 2007), autant pour d'autres, barochores, cela s'avère plus compliqué (Aitken et al., 2008). Cette migration peut être endiguée par la fragmentation du paysage forestier (Lazarus & McGill, 2014). La deuxième réponse est celle d'une évolution à l'échelle locale. Ainsi, un certain génotype, adapté aux conditions d'un environnement précis est sélectionné. Cette population, nouvellement formée, est appelée écotype. Cependant, une telle adaptation génétique est fixée à un seuil qui pourrait être franchi en regard de la vitesse actuelle des changements climatiques (Aitken et al., 2008). Par conséquent, un gestionnaire ne peut compter que sur la troisième réponse, celle de la plasticité phénotypique de son peuplement (Richter et al., 2012). Cette plasticité correspond à la capacité d'un génotype donné à fournir différents phénotypes. Chacun de ces phénotypes répond à des conditions environnementales précises (Pigliucci, 2001 cité par Gibert, 2020).

Ainsi, une gestion forestière appropriée doit s'établir en considérant les différentes perturbations, et leurs impacts, que connaîtront les peuplements au cours de leur vie. Toutes les crises potentielles, d'ici jusqu'au-delà de l'horizon 2100, doivent être considérées. (Falk & Hempelmann, 2013).

Ces considérations sont d'autant plus importantes que les influences du changement climatique se font déjà ressentir.

Dans les forêts de Belgique, le hêtre (*Fagus Sylvatica* L.) subit, avec de plus en plus de difficultés, le climat changeant. Il peine notamment sous les canicules et sécheresses, toujours plus fréquentes. A chacun de ces événements, sa croissance ralentit d'avantage. Cela est d'autant plus remarquable au sud de son aire de répartition. D'un côté, cela peut être interprété comme un mécanisme de défense, d'adaptation. D'un autre côté, c'est l'hypothèse d'un hêtre dépérissant, épuisé de puiser dans ses réserves qui est avancée (Latte et al., 2016 ; Latte et al., 2018 ; Martinez del Castillo et al., 2022).

Outre le hêtre, l'épicéa (*Picea abies* (L.) H. Karst) a vu sa zone de distribution diminuer. Elle est passée de 200 000 ha en 1980 à 126.000 ha en 2021. Cela s'explique principalement par le fait que, entre ces deux dates, beaucoup de peuplements sont arrivés en fin de révolution. Cette diminution est également due à la crise des scolytes, de 2017 à 2020, réduisant de 12 % l'aire de distribution de ses peuplements. Ainsi, au vu des conditions climatiques futures et de sa nature montagnarde, il est attendu que sa zone d'optimum continue de diminuer, jusqu'à atteindre 100 000 ha, d'ici 2050, en Wallonie (Gilles et al., 2024 ; Lejeune et al., 2022 ; Latte et al., 2023).

Ces importants dépérissements, notamment révélés par les conséquences de la sécheresse de 2018, concernent également d'autres essences. Parmi elles sont comptées le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.), le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) (Piedallu et al., 2009; Schuldt et al., 2020). La situation est d'autant plus consternante que certaines de ces essences, le pin sylvestre et le chêne sessile, sont connues pour leur tolérance à des situations de sécheresse.

Ainsi, une tendance se dessine : les principales essences des forêts wallonnes (Alderweireld et al., 2015) sont mises en difficulté par les changements climatiques.

Afin de relativiser le côté alarmiste de ces prédictions, Claessens (2016) et Lindner et al. (2014) rappellent l'importance des dynamiques naturelles ainsi que celle de la gestion forestière, qui atténue l'impact du changement climatique.

### 1.1.3 Mesures permettant d'assurer une durabilité à la forêt

Il existe un ensemble de mesures de gestion forestière qui permettent l'amélioration de la résistance et de la résilience des écosystèmes forestiers. Ces aménagements concernent différentes échelles, allant de l'arbre au paysage (Messier et al., 2019).

Ces mesures de gestion durable s'appliquent selon l'état du peuplement, les perturbations locales et l'objectif de gestion (Spittlehouse & Stewart, 2003 ; Brang et al., 2014 ; Bouriaud et al., 2015 ; O'Hara, 2016). Appliquer une telle sylviculture est complexe car la réponse des écosystèmes forestiers dépend davantage des variations entre extrêmes que d'une moyenne climatique (Reyer et al., 2013 ; Lindner et al., 2014).

Une mesure importante consiste à ne travailler qu'avec des essences en adéquation stationnelle (Staupendahl & Möhring, 2011 ; Claessens, 2016).

Cela implique une deuxième mesure, celle de ne pas recourir à la modification des conditions stationnelles en faveur des essences choisies, surtout si cela a pour conséquence de réduire les réserves utiles en eau (Claessens, 2016).

Dans le but de faire face aux sécheresses futures, il est également conseillé de limiter la densité des peuplements, tout en conservant une ambiance forestière. Cette troisième mesure permet de réduire le risque financier, les dégâts liés aux chablis ainsi que la propagation des feux de forêt. Cela permettrait également de travailler sur la résistance individuelle des arbres en leur donnant l'espace et les ressources nécessaires pour être plus vigoureux (Castagneri et al., 2022). Cependant, il est essentiel de maintenir un certain seuil de densité du peuplement, car une canopée continue stabilise la température du sol et réduit son taux de transpiration (Von Arx et al., 2013).

Finalement, la quatrième mesure est celle qui consiste à favoriser la diversité dans tous ses états. Il est possible de favoriser la diversité génétique d'une essence donnée, la diversité structurelle forestière ou encore, la diversité résidant dans la composition des essences (Brang et al., 2014 ; Messier et al., 2019).

La diversité génétique peut être maintenue ou augmentée en misant sur la régénération naturelle. Cette dernière doit comprendre suffisamment de semenciers, pas uniquement sélectionnés pour la production de bois (Finkeldey & Ziehe, 2004 ; Paffetti et al., 2012).

La diversité structurelle rassemble l'ensemble de la diversité liée à la taille ainsi qu'à l'âge. Cette diversité considère autant la variabilité sur un plan horizontal que vertical. Elle est nécessaire car les perturbations s'appliquent généralement à un seul type de structure. Par exemple, les plus petits arbres sont plus touchés que les grands par les incendies tandis que les bilans suite aux tempêtes concluent l'inverse (Mayer et al., 2004 ; Frehner et al., 2005 ; Mitchell, 2013). Les peuplements multi-âges s'assurent, par la diversité de leur structure, toujours une issue aux situations de crise, leur conférant une résilience importante (O'Hara & Ramage, 2013).

C'est ce même concept qui est finalement repris lors de la promotion de la diversité en terme d'essences. Plus les communautés d'espèces sont diversifiées, mieux ces dernières peuvent absorber les perturbations, surtout quand l'évolution de leur intensité n'est que peu prévisible (Yachi & Loreau, 1999). Effectivement, une grande diversité offre plus de chances de présence d'une essence résistante à la perturbation. Cela permet également d'avoir des essences redondantes d'un point de vue fonctionnel, si bien que, si l'une disparaît, la fonction continue à être produite (Walker et al., 1999 ; Fonsesca & Ganade, 2000 ; Goswami et al., 2017 ; Biggs et al., 2017 ). Finalement, cela offre également un plus grand choix dans les itinéraires sylvicoles.

Cette diversité peut s'obtenir par l'introduction de nouvelles essences par le biais de plantations d'enrichissement. De manière moins directe, elle peut être améliorée par des actions de diminution de la pression des ongulés (Schulze et al., 2014), d'irrégularisation du peuplement (Dreyer et al., 2010 ; Ligot et al., 2015 ; Wilhelm & Rieger, 2017 ; Dhôte, 2021) et d'éclaircies sélectives (Baar et al., 2008). Ces dernières peuvent être utilisées pour promouvoir diverses essences locales, longtemps dénigrées, telles que les bouleaux (Johansson, 1996). Travailler avec ces derniers est d'autant plus intéressant qu'une sylviculture adaptée a été développée en Europe de l'Ouest (Dubois et al., 2021 ; 2022 ; 2023).

Qui plus est, l'intégration du bouleau dans les pratiques sylvicoles présente de nombreux atouts. Sa canopée claire et sa fane améliorante mènent à un enrichissement minéral et biologique des sols acidifiés et de leur composition floristique (Gardiner, 1968).

En entretenant de nombreuses associations avec le vivant, il induit un impact positif sur la diversité des populations d'oiseaux, d'insectes, de lichens, de vers de terre, et de mycorhizes (Beck et al., 2016 ; Dubois et al., 2020 ; Jonczak et al., 2020). Finalement, par son caractère pionnier, le bouleau permet d'assurer une résilience forestière en rétablissant rapidement un couvert forestier. Cela fait de la boulaie un environnement propice à l'implantation, voire à l'amélioration de la productivité de nouvelles essences (Gardiner, 1968).

## 1.2 Les Bouleaux

### 1.2.1 Le genre bouleau

Le genre bouleau comporte une cinquantaine d'espèces, se répartissant principalement dans les régions tempérées et boréales de l'hémisphère Nord (Atkinson, 1992). Il est l'essence commerciale feuillue la plus importante des pays nordiques et baltiques où il occupe jusqu'à 18 % de la surface forestière (Hynynen et al., 2010). Le bouleau doit son importante présence à son tempérament pionnier, sa croissance rapide mais surtout à son adaptabilité. Celle-ci est constatée autant par rapport au climat que par rapport aux stations forestières (Atkinson, 1992 ; Beck et al., 2016 ; Dubois et al., 2020).

### 1.2.2 Différenciation entre les bouleaux pubescents et verruqueux

Dans l'ensemble des espèces du genre *Betula*, deux sont représentées massivement en Europe. Ce sont les bouleaux verruqueux et pubescents. Leur spéciation est justifiée par le caractère diploïde du premier ( $2n=28$ ) et tétraploïde du second ( $2n=56$ ) (Atkinson, 1992 ; Gill & Davy, 1983).

Difficiles à distinguer au premier regard, ils possèdent cependant une série de caractères phénotypiques différents (Atkinson, 1992 ; Beck et al., 2016 ; Rameau et al., 1993) repris dans le tableau 1. Ces indicateurs restent à nuancer selon l'influence de la station forestière (Gill & Davy, 1983).

**Tableau 1.** Comparaison des caractéristiques phénotypiques entre le bouleau pubescent et le bouleau verruqueux.

| <u>Le bouleau pubescent</u>  | <u>Le bouleau verruqueux</u>   |
|--|--|
| <b>Taille</b>  |  |
| Atteignant jusqu'à 25 mètres dans les stations forestières favorables lors de la phase de dimensionnement, il est généralement dominé dans les peuplements en mélange avec le verruqueux.                    | Atteignant jusqu'à 30 mètres dans les stations forestières favorables lors de la phase de dimensionnement, il domine dans les peuplements de bouleaux mixtes.  |
| <b>Allure</b>  |  |
|  <p data-bbox="204 1312 783 1373"><b>Figure 1.</b> Le houppier est rigide, les branches sont dirigées vers le ciel.</p>    |  <p data-bbox="815 1312 1385 1373"><b>Figure 2.</b> Le houppier est souple, les branches sont pendantes.</p>                                    |
| <b>Rameau de l'année</b>   |  |
|  <p data-bbox="204 1939 783 2000"><b>Figure 3.</b> Le rameau de l'année est de couleur brun-noir, couvert d'un duvet.</p> |  <p data-bbox="815 1939 1385 2000"><b>Figure 4.</b> Le rameau de l'année est de couleur noire, glabre, ponctué de petites verrues claires.</p> |

### Écorce



**Figure 5.** Le tronc est globalement lisse, d'un ensemble de couleur plus terne, allant du blanc au gris en passant par le brun et le rosé. Sa base peut être éventuellement fissurée. Son écorce peut s'éplucher par endroits.

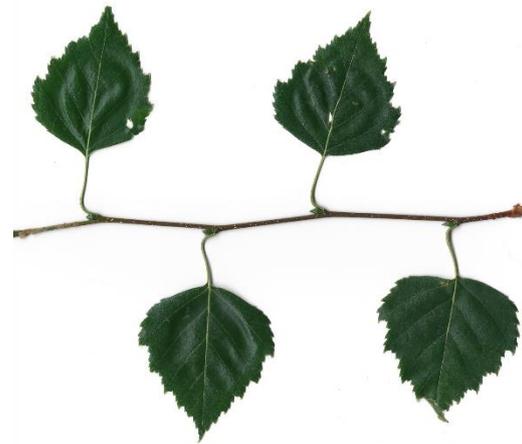


**Figure 6.** L'ensemble du tronc est lisse, d'un blanc brillant, métallique. Seule sa base est craquelée, bosselée et de couleur sombre.

### Feuilles



**Figure 7.** Les feuilles ont une allure proche de l'ovale. Les dents ne sont pas dirigées vers l'apex. Ce dernier est en angle aigu à l'extrémité de la feuille.



**Figure 8.** Les feuilles ont une morphologie plutôt triangulaire. Leurs dents sont dirigées vers l'apex. Ce dernier est allongé, en pointe.

La combinaison de ces critères permet une détermination de l'espèce de bouleau assez correcte. Elle peut être complétée par l'utilisation d'une fonction discriminante, basée sur des mesures des feuilles (Atkinson & An, 1986). Cependant, afin de pouvoir départager le bouleau pubescent du verruqueux avec certitude, un test chromosomique (Wang et al., 2014) ou une analyse biomoléculaire à base de dinitrophényl hydrazine (DNPH) restent nécessaires (Lundgren et al., 1995) (Figure 9).



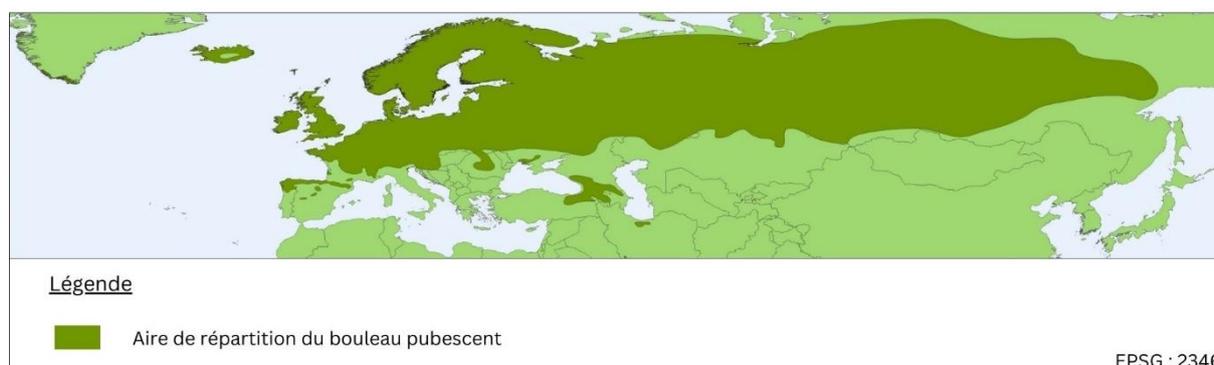
**Figure 9.** Résultat du test de DNPH sur du cambium de bouleau. La fiole de gauche, à l'aspect limpide, indique la présence de bouleau pubescent. Les fioles centrale et de droite, à l'aspect trouble, signalent la présence de bouleau verruqueux.

Finalement, les deux essences de bouleaux se distinguent également par l'intérêt scientifique qu'elles suscitent. Le bouleau verruqueux, étant reconnu pour sa meilleure productivité, reçoit davantage d'attention. Cette préférence est renforcée par le fait que sa matrice d'aptitude est plus étendue, s'étendant dans les zones mésiques à sèches (Petit et al., 2017a). Avec les changements climatiques à venir, l'attrait pour le bouleau verruqueux est donc encore plus fort. C'est pour rééquilibrer les connaissances dans ce domaine, que cette étude se concentrera uniquement sur le bouleau pubescent.

## 1.3 Le Bouleau pubescent

### 1.3.1 Aire naturelle

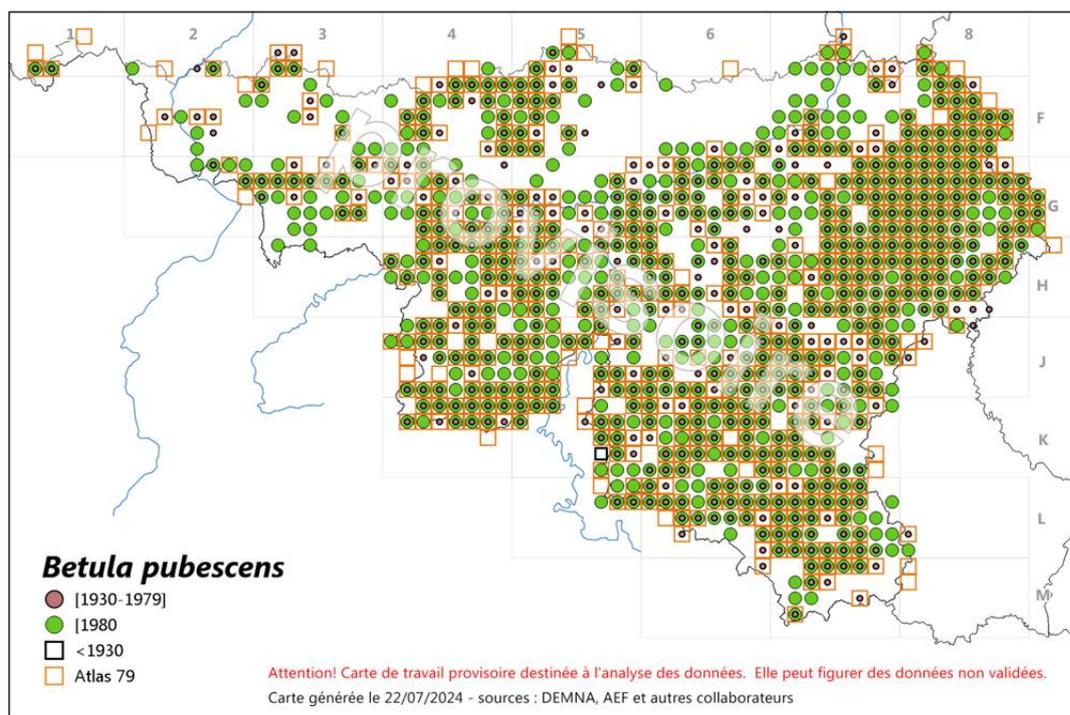
L'aire de répartition du bouleau pubescent est délimitée à l'ouest par l'océan Atlantique. Elle est délimitée à l'extrême nord par la présence de vents froids et asséchants. A l'est, ce sont les températures du mois de janvier, inférieures à  $-30^{\circ}\text{C}$ , qui lui font barrière au niveau du parallèle 127. Finalement, au sud, ce sont les sécheresses estivales qui délimitent sa zone de distribution au niveau des barrières montagneuses des pays méditerranéens (Figure 10).



**Figure 10.** Aire de répartition du bouleau pubescent sur bases de données fournies par Euforgen (Caudullo et al., 2017).

Au sein de son aire de répartition, le bouleau pubescent est principalement présent dans les pays nordiques et baltiques, où il s'établit en grands peuplements stables et climaciques. En revanche, dans le reste de l'Europe, et notamment en son centre, son caractère pionnier l'amène à être souvent retrouvé dans des zones ouvertes par l'homme ou par une catastrophe naturelle, ainsi que sur des sites impropres à la sylviculture d'autres essences, comme les tourbières acides (Atkinson, 1992 ; Beck et al., 2016 ; Niemistö et al., 2008 ; Hynynen et al., 2010). En région montagnarde française, sa présence est limitée à une altitude de 2 000 mètres. Une sous-espèce du bouleau pubescent, *Betula pubescens* subsp. *carpatica*, peut être trouvée jusqu'à la limite forestière, soit dans les étages montagnard et subalpin (Rameau et al., 2018).

En Wallonie, le bouleau pubescent est observé dans tous les massifs forestiers, selon les données récoltées dans le cadre du projet de l'Atlas de la Flore de Wallonie (Figure 11). Il est important de noter que cet atlas est en construction et que les données fournies sont provisoires. Les informations fournies, issues de la collaboration des personnes intéressées, nécessitent une validation qui n'est pas encore systématiquement obtenue.



**Figure 11.** Carte provisoire de la répartition du bouleau pubescent en Wallonie (Département de l'étude du milieu nature et agricole (DEMNA), nd.)

### 1.3.2 Sylviculture appliquée

Etant donné son caractère pionnier, le bouleau pubescent s'installe principalement par régénération naturelle, formant d'abord un peuplement équienné monospécifique. Au cours de ses premières années, des éclaircies vigoureuses sont nécessaires pour permettre au houppier des bouleaux sélectionnés de gagner en volume (Johansson, 1996). Le caractère précoce de ces éclaircies est crucial car la productivité élevée du bouleau pubescent n'est observée que durant ses 20 premières années. Après cette période, la fréquence et l'intensité des éclaircies peuvent être réduites. Après ses 50 ans, la croissance du bouleau ralentit considérablement. Il est alors recommandé de fixer son âge d'exploitabilité. Cet itinéraire sylvicole typique permet une production de 150 à 200 m<sup>3</sup>/ha (Hynynen et al., 2010 ; Johansson, 1996 ; Nieuwenhuis, 2002).

Pourtant, en raison de sa croissance moins vigoureuse que celle du bouleau verruqueux et du manque de connaissances sur les usages de son bois, le bouleau pubescent est généralement considéré comme bois énergie (Beck et al., 2016 ; Dubois et al., 2020 ; Hynynen et al., 2010, Luostarinen et al., 2009). Alors, lorsque l'objectif est simplement de produire de la biomasse, il est recommandé de conserver une grande densité au sein du peuplement en ne réalisant que peu d'interventions au cours de la révolution (Niemistö, 2013).

Toutefois, cette vision réductrice amène à reléguer les peuplements de bouleaux pubescents à des stations où seul ce bouleau peut croître. Associée à une sylviculture inappropriée, cette gestion pourrait expliquer sa productivité plus faible (Beck et al., 2016 ; Dubois et al., 2020 ; Nieuwenhuis, 2002). De plus, cette approche limite également les avantages divers qu'offre le bouleau pubescent, notamment en termes de résilience face aux incertitudes climatiques.

### 1.3.3 Autécologie

#### 1.3.3.1 Influences climatiques

Le bouleau pubescent pousse principalement dans des climats océaniques, continentaux et boréaux (Atkinson, 1992 ; Caudullo et al., 2017). Bien qu'il ait une productivité photosynthétique optimale autour de 30°C, on le trouve dans des régions où les températures peuvent atteindre -49°C (Gudmundsottir & Sigurdsson, 2005 ; Petit et al., 2017a). En ce qui concerne les précipitations, il a besoin d'au moins 500 mm d'eau par an pour bien se développer, car il est très sensible à la sécheresse, particulièrement en cas de déficit hydrique du sol. Les périodes de canicule représentent également un stress important (Atkinson, 1992 ; Petit et al., 2017a).

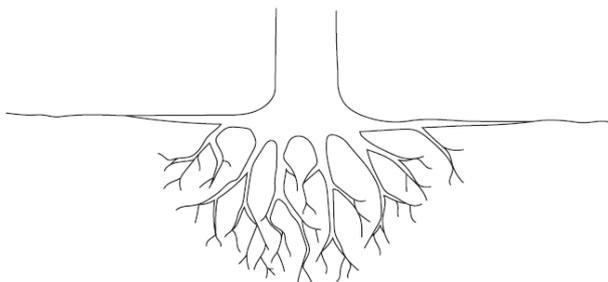
Bien qu'il soit présent dans des climats froids, le bouleau pubescent demeure sensible aux gelées printanières (Harr et al., 2021). La neige, lorsqu'elle s'accompagne de givre, peut également constituer une menace en adhérant fortement aux rameaux, ce qui peut entraîner la verse, la casse, voire le déracinement des individus les plus élancés ou ceux ayant une cime asymétrique (Rytter et Werner, 2007 ; Dubois et al., 2022).

### 1.3.3.2 Facteurs pédologiques

#### 1.3.3.2.1 Enracinement

L'enracinement oblique du bouleau pubescent se développe sur un diamètre moyen de 190 cm et une profondeur de 90 à 120 cm (Figure 12). Cet enracinement en profondeur peut être limité par des sols superficiels, pauvres, compactés, à nappe phréatique temporaire ou permanente, ou autres sols contraignants. Cependant, le bouleau pubescent est considéré comme peu sensible à la compacité et à l'anaérobie grâce à l'importance de son enracinement dans la couche superficielle du sol (Atkinson, 1992 ; Petit et al., 2017a ; Réseau mixte technologique AFORCE, 2023 ; Jonczak et al., 2020).

Son enracinement se caractérise également par un réseau racinaire finement ramifié, qui développe des relations étroites avec les mycorhizes (Atkinson, 1992 ; Beck et al., 2016 ; Brown et al., 1985).

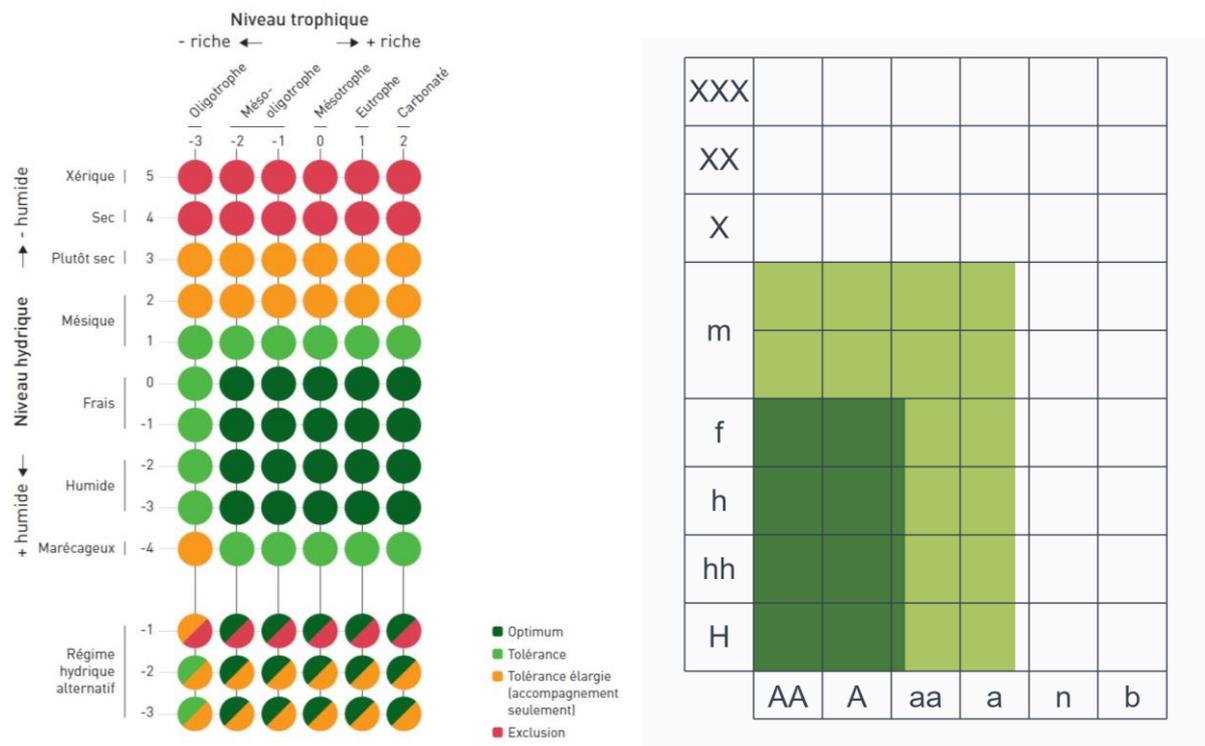


**Figure 12.** Représentation schématique de l'enracinement du bouleau pubescent. @ Petit et al., 2017a

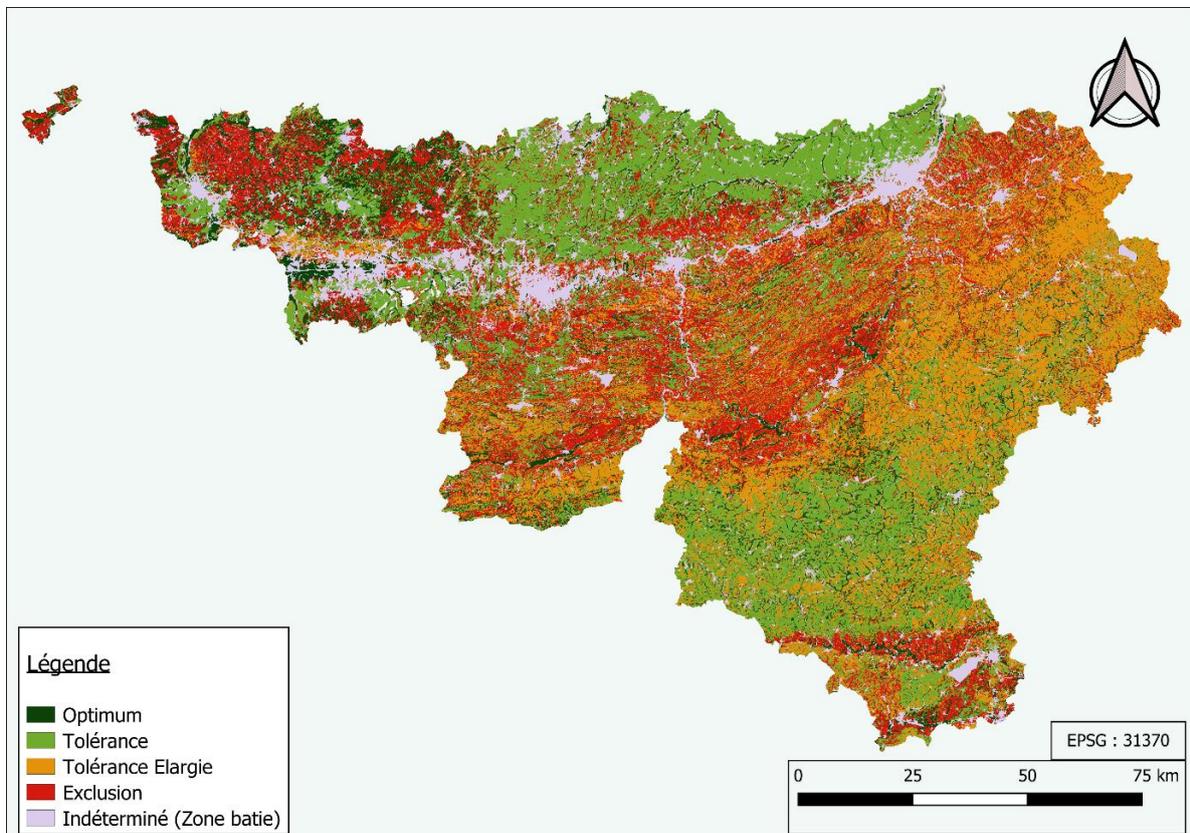
#### 1.3.3.2.2 Ecogramme d'aptitude

L'écogramme d'aptitude présente l'adéquation du bouleau pubescent par rapport à différents ensembles trophiques et hydriques. Le bouleau pubescent peut être trouvé sur une large gamme de sols, y compris ceux considérés comme infertiles (Araminiené et al., 2017 ; Atkinson, 1992 ; Rackam, 1980 ; Dubois et al., 2020).

Deux interprétations sont fournies (Figure 13). L'une le décrit comme à la fois hyper-acidiphile et calcaricole (Petit et al., 2017a). L'autre le décrit comme absent des sols eutrophes et carbonatés (Rameau et al., 2018). Cependant, ces deux interprétations s'accordent à le décrire comme à la fois hygrophile et mésophile (Petit et al., 2017a ; Rameau et al., 2018 ; Michell et al., 1974, cité par Beck et al., 2016 ; Diéguez-Aranda et al., 2006). La figure 14 montre la répartition de ces niveaux d'aptitude à l'échelle de la Wallonie, selon le fichier écologique des essences (Petit et al., 2017a).



**Figure 13.** À gauche : matrice d'aptitude du fichier écologique des essences (@Petit et al., 2017a). À droite : matrice d'aptitude de la flore forestière française (@Rameau et al., 2018). Bien que le vocabulaire diffère, la segmentation des deux écogrammes est similaire. Seuls les régimes hydriques alternatifs ne sont pas inclus dans l'écogramme français.



**Figure 14.** Répartition de l'aptitude du bouleau pubescent en Wallonie d'après le fichier écologique des essences (Lisein et al., 2022a ; Petit et al., 2017a).

Ainsi, les sols oligotrophes et podzoliques ne sont pas optimaux pour le bouleau pubescent. Une faible profondeur de ces sols peut aggraver cet effet, tandis qu'une bonne profondeur peut atténuer le problème (Petit et al., 2017a).

Si le bouleau n'est pas optimum dans les sols marécageux, c'est à cause de ses difficultés d'enracinement (cf. 1.3.3.2.1.).

Également, son intolérance aux déficits hydriques le conduit à être exclu des sols xériques et secs, et à être fort contraint sur les sols mésiques et certains sols modérément secs. Cependant, si le déficit hydrique est atténué par un apport constant en eau ou une hygrométrie élevée, le bouleau pubescent peut devenir plus adapté à ces types de sols (Petit et al., 2017a).

Finalement, le retrait de la nappe phréatique dans les sols à régime hydrique alternatif en été expose le bouleau pubescent à un assèchement estival qu'il tolère mal. Cette intolérance est exacerbée lorsque le drainage est bon, en particulier dans les sols peu profonds, les contextes schisto-argileux de Famenne, ou les variantes sèches des sols à argiles blanches (Petit et al., 2017a ; Timal et al., 2012).

### 1.3.3.3 Facteurs topographiques

Les microclimats topographiques influencent également la niche écologique du bouleau pubescent. Les versants orientés au sud sont particulièrement défavorables en raison du risque accru de sécheresse, qui augmente avec la pente. Les versants nord sont également affectés, mais dans une moindre mesure. En revanche, les fonds de vallées étroites, les plaines, les plateaux et les pentes faibles ne présentent pas de risques particuliers. (Petit et al., 2017a).

### 1.3.3.4 Risques biotiques

Le bouleau pubescent est associé à un large cortège d'espèces dont certaines peuvent lui causer des dégâts.

Parmi les agents pathogènes, la rouille du bouleau (*Melampsorium betulinum* (FR.) Kleb. ; Helander et al., 1998) et l'antracnose du bouleau (*Discula betulina* ; Green & MacAskill, 2007) attaquent les feuilles et rameaux. Le polypore du bouleau (*Piptoporus betulinus* (Bull.) P.Karst.) dégrade le bois de son tronc tandis que l'armillaire (*Armillaria spp.* (Vahl) P. Kumm.) entraîne une putréfaction des racines. L'impact de ces pathogènes peut aller du mauvais développement des jeunes peuplements à la mortalité des arbres adultes (Petit et al., 2017a).

De nombreuses espèces d'insectes affaiblissent également le bouleau. Des pucerons et mites s'attaquent aux feuilles (Niemi et al., 2008 cité par Dubois, 2022), mais leur présence n'affecte pas gravement la santé de l'arbre. Les pyrales présentent un cas plus contrasté ; certaines espèces sont plus ravageuses (Jespen et al., 2008), tandis que d'autres le sont moins (Kula, 2008). D'autres insectes, comme le scolyte du bouleau (*Scolytus ratzeburgi* J. ; Kvamme & Lindelöw, 2014) et le frelon européen (*Vespa carbro* L. ; Santamour & Greene, 1986) s'attaquent au bois.

Bien que les bouleaux soient actuellement peu affectés par ces maladies et ravageurs, la situation pourrait évoluer avec les changements climatiques et la mondialisation (Dubois, 2022). Par exemple, l'arrivée de l'agrile du bouleau (*Agrilus anxius* G.) sur le sol européen pourrait avoir des conséquences désastreuses (Shaw et al., 2014).

### 1.3.3.5 Risques abiotiques

Le bouleau pubescent peut subir des dégâts d'origine abiotique, comme ceux causés par le vent, qui peuvent entraîner des cassures ou constituer une barrière à son installation (Atkinson, 1992).

Les incendies, bien que pouvant représenter une menace, offrent également une opportunité pour le bouleau pubescent. Son caractère pionnier, dû à sa large capacité de dispersion de graines, sa capacité à produire des rejets de souches (cf. 2.4.3.6.) et sa croissance (cf. 2.3.2), lui permettent de dominer les successions primaires dans ces milieux ouverts et riches (Atkinson, 1992 ; Dubois, 2022 ; Jonczak et al., 2020).

Enfin, bien que la pollution atmosphérique puisse affecter son développement, la pollution du sol n'a pas d'impact notable grâce à ses relations avec les mycorhizes (Atkinson, 1992 ; Savill, 2019).

### 1.3.3.6 Phénologie et développement

La foliation du bouleau pubescent s'étend de mi-mars à mi-octobre (Petit et al., 2017).

Sa régénération sexuée, s'étend d'avril à fin décembre. Ses fleurs monoïques, unisexuées sont pollinisées par anémogamie et produisent des samares, disséminés par anémochorie (Petit et al., 2017a ; Rameau et al., 2018). Ces samares, orthodoxes et à la faible dormance, germent au printemps suivant. Ils atteindront leur maturité sexuelle dans 5 à 10 ans avec des périodes et fructifieront tous les 2 à 3 ans (Petit et al., 2017a). En parallèle, la régénération asexuée se fait par drageons et rejets de souche (Rameau et al., 2018).

Pour une croissance optimale, le bouleau pubescent, étant héliophile, a besoin principalement de la lumière (Rameau et al., 2018). Il ne peut se développer à l'ombre, même sous son propre couvert (Figure 15).



**Figure 15.** Tolérance à l'ombrage du bouleau pubescent au stade juvénile comparée à celle des autres essences. (@Petit et al., 2017).

En cas de grande densité, la compétition latérale est mal tolérée, entraînant rapidement une réduction du houppier (Figure 16) due à la perte des parties ombragées. Cette sensibilité est exacerbée par les frottements entre les cimes voisines (Petit et al., 2017a).



**Figure 16.** Perte latérale de houppier chez le bouleau pubescent de droite.

#### 1.3.3.7 Réponses aux changements climatiques

Le bouleau pubescent, ayant une large enveloppe climatique, réagit différemment en fonction des types de climat rencontrés.

Au nord de son aire de répartition, où la température limite la croissance du bouleau pubescent, l'augmentation des températures liées aux changements climatiques réduit le nombre de gelées printanières, qui freinent habituellement sa croissance (Atkinson, 1992 ; Harr et al., 2021). Cela a conduit à l'intensification de la croissance au cours de ces dernières décennies (Fassl et al., 2024). De plus, cette augmentation des températures favorise une expansion de son aire de répartition. Grâce à son flux génétique remarquable, le bouleau pubescent peut suivre cette expansion tout en évitant l'effet fondateur (Truong et al., 2007).

La considération de sa limite sud amène à l'appréciation d'un autre facteur limitant, celui de l'eau. Le bouleau pubescent, souffrant des sécheresses, trouve refuge dans quelques zones riveraines, dont l'existence est menacée par le changement climatique (Ohlemüller et al., 2006 ; Sanz et al., 2011).

La capacité du bouleau pubescent à s'adapter aux changements climatiques en Europe occidentale nécessite des études dendrochronologiques approfondies, similaires à celles réalisées en Norvège par Harr et al. (2021). Une telle découverte serait particulièrement précieuse, car les essences du genre *Betula* présentent plusieurs caractéristiques particulièrement avantageuses pour faire face aux incertitudes climatiques futures (Dubois, 2022) :

- Une reproduction précoce, associée à une grande diversité génétique, permettant une rapide adaptation aux modifications environnementales.
- Une capacité à coloniser les espaces forestiers ouverts.
- Une révolution courte, réduisant la période d'exposition de chaque individu aux aléas climatiques amplifiés par les changements globaux.
- Une tolérance à divers climats et types de sols, bien que le bouleau pubescent soit limité aux sols frais.

#### 1.3.3.8 Une autécologie à approfondir

L'exactitude des informations sur le bouleau pubescent doit être vérifiée, car de nombreux travaux traitent indifféremment les bouleaux verruqueux et pubescents. De plus, les études spécifiques au bouleau pubescent proviennent souvent de régions bioclimatiques différentes de la Wallonie.

## 2 Objectifs de recherche

Etant donné le peu d'informations concernant le bouleau pubescent dans les régions bioclimatiques de Wallonie et l'importance de ce dernier pour la durabilité des forêts, il serait pertinent d'y définir les paramètres de son autécologie. En considérant que la présence et le niveau de productivité du bouleau pubescent est un indice de son adéquation au milieu qu'il occupe, les objectifs de ce travail sont les suivants :

- (i) Identifier l'amplitude des conditions stationnelles dans lesquelles le bouleau pubescent peut se développer par le biais de la construction d'un modèle de niche.
- (ii) Identifier les facteurs clés influençant sa productivité, par un modèle de productivité, et en déduire les stations forestières aptes à la sylviculture.

Sur cette base, une réflexion sera ensuite menée quant à la potentielle adéquation du bouleau pubescent aux changements climatiques de ce siècle.

Aussi, l'accessibilité, la précision et la diversification des données écologiques cartographiques questionne la nécessité des relevés de terrain, plus chronophages. Un troisième objectif a donc été défini comme suit :

- (iii) Comparer un modèle de productivité basé sur des relevés écologiques de terrain avec un modèle construit uniquement à partir de données cartographiques.

## 3 Matériel et Méthode

### 3.1 Méthodologie générale

Afin de répondre aux objectifs de recherche, un inventaire de boulaies pubescentes est créé dans la zone d'étude. Cet inventaire est stratifié selon les niveaux hydriques, trophiques et bioclimatiques, afin de couvrir au mieux l'hétérogénéité de la zone d'étude.

Dans chaque boulaie inventoriée, il est prévu de calculer un indice de productivité, correspondant à la hauteur dominante à un âge de référence de 30 ans. Cet indice repose sur la loi d'Eichhorn élargie (cf. 3.5.1.), qui elle-même est basée sur une série d'hypothèses (Hagglund & Lundmark, 1977 ; Rondeux, 2021). En conséquence, l'inventaire doit prendre compte les placettes qui répondent aux critères suivants :

- Le peuplement doit être équienne, pur et monospécifique. Le bouleau, en tant qu'essence pionnière, forme généralement ce type de peuplement. Il peut également se trouver en mélange avec d'autres essences, ce qui n'est pas problématique si ces dernières se développent ultérieurement sous son couvert. Toutefois, cela devient plus compliqué avec le bouleau verruqueux. Ce dernier, également pionnier mais à la croissance plus soutenue (Atkinson, 1992 ; Hytönen et al., 2014 ; Petit et al., 2017), domine toujours le bouleau pubescent.
- L'âge du peuplement ne doit pas être trop faible, ni trop élevé. Cela est d'autant plus important que la modélisation de la croissance dans les premières années est souvent incertaine.
- Les arbres sélectionnés pour le calcul de la hauteur dominante doivent être en bon état sanitaire.
- La station ne doit pas être drainée artificiellement.

Chaque placette est décrite en détail à l'aide d'une fiche terrain (voir Annexe 1) répertoriée selon l'identifiant unique de la placette (« triage \_ numéro de la placette dans ce triage »). Pour chaque boulaie, des données climatiques, topographiques et pédologiques sont relevées, soit directement sur le terrain, soit par cartographie (Annexe 2).

Ensuite, sur base de ces relevés, un modèle de niche climatique du bouleau pubescent est construit. Celui-ci représente l'étendue occupée par les bouleaux pubescents au sein de l'écogramme du fichier écologique des essences (Petit et al., 2017a).

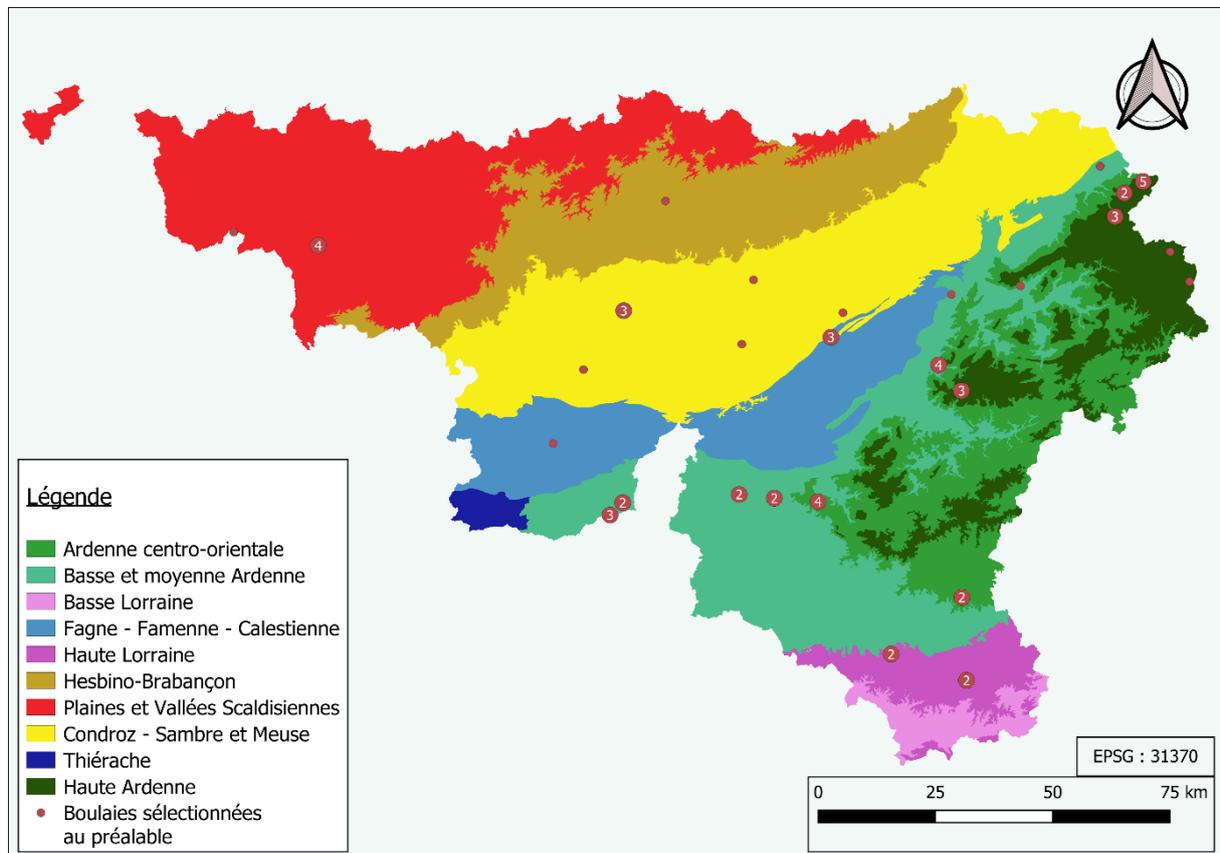
Par la suite, des modèles prédictifs, reliant les variables stationnelles récoltées avec l'indice de productivité, sont formulés. Une sélection a ensuite été effectuée, afin d'obtenir un modèle parcimonieux, intégrant uniquement les facteurs déterminants de la productivité. L'importance de leur influence propre sur la productivité est exprimée par des valeurs de Shapley.

Les modèles uniquement basés sur les variables extraites à partir de données cartographiques sont comparés à ceux construits sur base des variables collectées directement sur le terrain. Cette comparaison est effectuée sur base des différences prédictives, à l'aide du diagramme de Bland et Altman (Altman & Bland, 1983).

Finalement, en se basant sur les indices de fertilité moyens de chaque écotope, qui résultent de l'intersection entre un niveau hydrique et trophique dans une zone bioclimatique donnée, ainsi que sur les conclusions tirées des modèles de production, la matrice d'aptitude du fichier écologique des essences est mise à jour.

## 3.2 Description de la zone d'étude

Cette étude se déroule en Wallonie, la région méridionale de la Belgique (figure 17).



**Figure 17.** Boulaies sélectionnées au préalable représentées au sein des zones bioclimatiques de la Wallonie.

Au vu de sa superficie, cette région possède une large gamme climatique, s'organisant autour d'un gradient altitudinal allant d'ouest en est. La pluviométrie est moins importante et les températures plus élevées à l'ouest qu'à l'est de la Wallonie (IRM, 2020). Ces facteurs climatiques, combinés aux différents facteurs de sensibilité des essences, ont permis d'identifier dix zones bioclimatiques (Figure 17) qui caractérisent cette région (Van der Perre et al., 2015).

La Wallonie se distingue également par sa pédologie. Elle présente différents de niveaux hydriques, allant de xérique à marécageux, et différents niveaux trophiques, allant d'acides à calcaires. Avec les zones bioclimatiques, ils forment une matrice de référence (Figure 18) dans laquelle les différents types d'écotopes de Wallonie sont classés. Ces écotopes, listés dans cette matrice, couvrent des superficies très variables (Annexe 3). Il arrive même que certaines combinaisons de conditions hydrique et trophique ne correspondent pas à une zone bioclimatique spécifique.

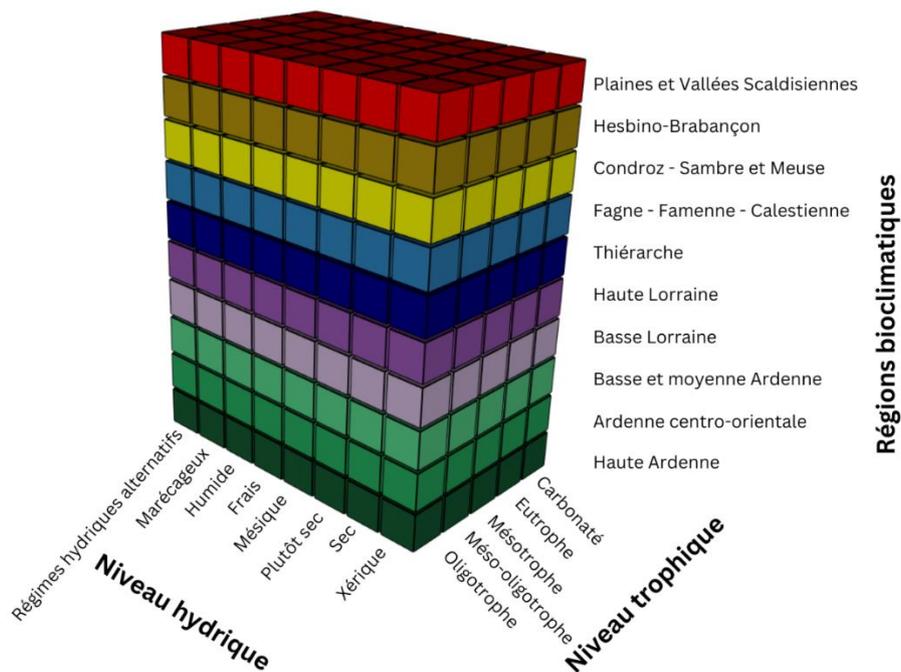


Figure 18. Matrice de référence des conditions écologiques potentielles de Wallonie (Petit et al., 2017a).

### 3.3 Inventaire des boulaies pubescentes

La recherche de boulaies pubescentes à échantillonner a été menée à partir de quatre sources d'informations :

- Une enquête auprès du Département Nature et Forêt (DNF).
- Une enquête auprès des propriétaires privés via la publication d'un encart dans la revue de la Société Royale Forestière de Belgique (SRFB) (Annexe 4).
- La mobilisation des équipes de l'axe de foresterie tempérée de Gembloux Agro-Bio Tech.
- La base de données des placettes IFA réalisées par les équipes techniques de Gembloux Agro-Bio Tech, depuis le début des années 2000.

À partir de ces sources, 58 localisations potentielles ont été sélectionnées au préalable (Figure 17). Cette sélection repose sur un échantillonnage stratifié, afin de couvrir un maximum de conditions écologiques dans la zone d'étude. Suite à un inventaire pilote d'une semaine, le nombre de localisations a été défini en fonction du temps disponible. En définitive, 46 boulaies ont été retenues (Figure 25).

## 3.4 Données récoltées

### 3.4.1 Identification du groupe de bouleau pubescent

#### 3.4.1.1 Taille du groupe

La placette devait contenir au minimum deux bouleaux pubescents dominants (Rondeux & Lecompte, 2010). Plus il y avait d'individus mesurables, plus les données obtenues étaient robustes. Cependant, la taille du groupe était limitée par les conditions stationnelles, qui devaient rester homogènes.

#### 3.4.1.2 Localisation GPS

La longitude et la latitude de la placette étaient déterminées à l'aide d'un GPS Garmin GPSmap 62stc.

#### 3.4.1.3 Identification de l'espèce

Pour identifier correctement le bouleau pubescent, il était essentiel de le différencier du bouleau verruqueux. Sur la placette, cette identification reposait sur une clé dichotomique qui énumère les critères permettant la distinction de ces deux essences (cf. 1.2.2. ; Figure 19). La clé a été conçue pour rendre les critères progressivement plus précis à chaque avancée dans les validations.

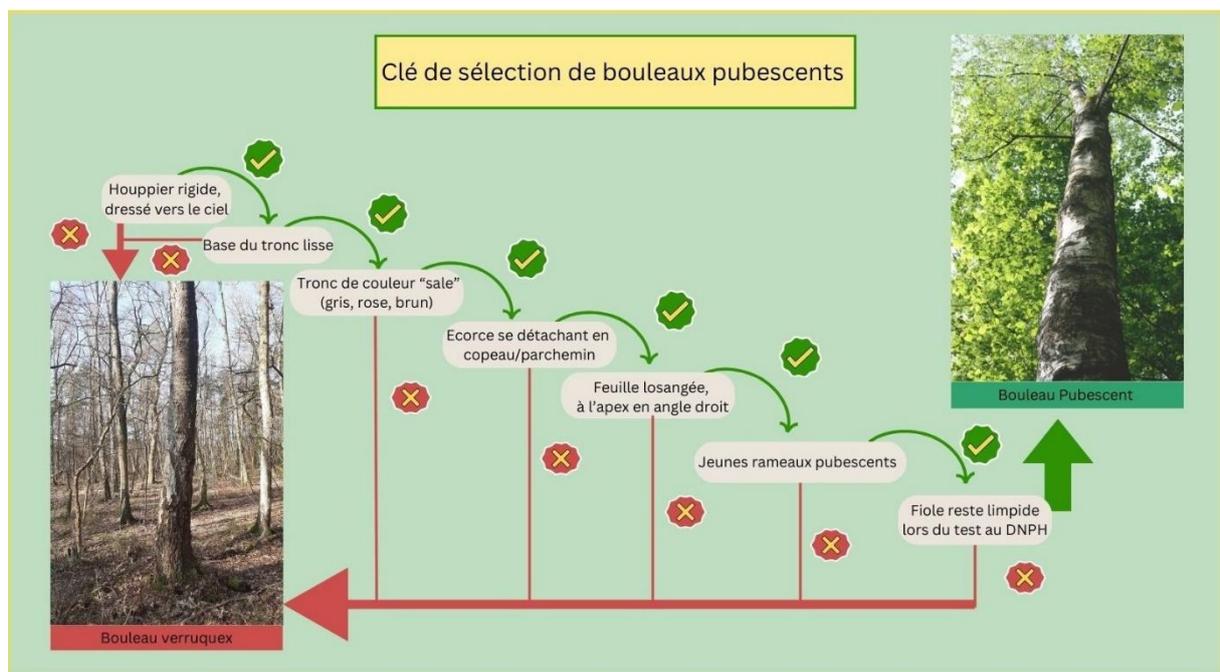


Figure 19. Clé de sélection de bouleaux pubescents

#### 3.4.1.4 Identification des arbres dominants

L'identification des arbres dominants débutait par la détermination de la classe sociale dominante du peuplement, basée sur des mesures de hauteur et de circonférence (Rondeux, 2021). Parmi cette classe, les individus les plus élevés, dont le houppier s'élève au-dessus de la canopée, ont ensuite été examinés sous différents angles pour vérifier que leur houppier domine effectivement ceux des arbres voisins. Enfin, les arbres sélectionnés présentant un état sanitaire défavorable ou une mauvaise rectitude de tronc ont été exclus.

## 3.4.2 Données cartographiques

### 3.4.2.1 Collection des cartes

Un ensemble de cartes représentatives des conditions stationnelles a été collecté. Ces cartes ont été choisies de manière à refléter au mieux l'ensemble des variables relevées sur le terrain. Elles provenaient de trois bases de données : Forestimator (Lisein et al., 2022a), WalOnMap (Service Public de la Wallonie, 2016) et l'Institut Royal Météorologique (IRM).

### 3.4.2.2 Extraction des valeurs

Le logiciel RStudio (Posit team, 2024) a été utilisé pour extraire les valeurs des variables cartographiques pour chaque placette, en s'appuyant sur les bibliothèques « terra », « sf » et « dplyr ». Les valeurs extraites ont ensuite été combinées avec les données de terrain dans un classeur Excel (Annexe 5).

## 3.4.3 Relevés de terrain

### 3.4.3.1 Relevés dendrométriques

#### 3.4.3.1.1 Mesures

La hauteur totale du houppier est mesurée avec un vertex IV, tandis que la circonférence à 1,30 mètre est prise à l'aide d'un mètre ruban (Figure 20). L'estimation de la surface terrière de la placette est réalisée en son centre à l'aide d'un relascope à chaînette.



**Figure 20.** Prise de la mesure de circonférence avec un mètre ruban.

L'âge a été déterminé par analyse de carottes prélevées à l'aide d'une tarière de Pressler, à 1,30 mètre du sol (Figure 21). Pour garantir un comptage précis des cernes, deux carottes par arbre ont été prélevées dans des directions perpendiculaires. La seconde carotte a été extraite après analyse de la première pour maximiser les chances d'atteindre le centre. Les carottes, une fois prélevées, ont été identifiées (essence \_ Triage \_ numéro de placette \_ numéro de l'arbre \_ numéro de la carotte) et stockées dans des pailles cartonnées, assurant ainsi un séchage sans pourrissement.



**Figure 21.** Prélèvement d'une carotte à l'aide d'une tarière de Pressler.

### 3.4.3.1.2 L'âge

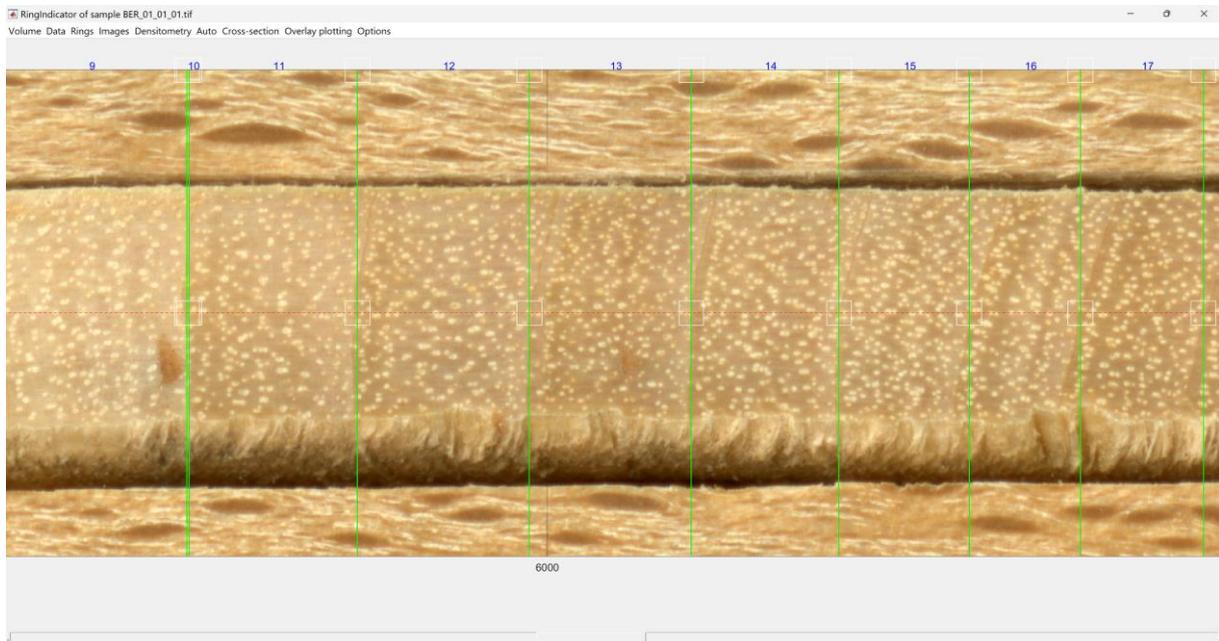
#### 3.4.3.1.2.1 *Le comptage des cernes*

Une fois les carottes déshydratées, la préparation du matériel de comptage des cernes commençait. Elles ont été fixées dans des rainures de plaquettes en bois, sur lesquelles leur identification a été reportée. Ensuite, les carottes ont été ponçées avec du papier abrasif de granulométrie p80 et p120 pour les aplanir. Un second ponçage avec du papier p240, p360, et p400 a été effectué pour faire ressortir les cernes et éliminer les éventuelles griffes (figure 22).



**Figure 22.** Atelier de ponçage de carottes. En haut ; les différents papiers ponces. A droite ; la ponceuse. En bas ; la plaquette contenant les carottes . A droite ; le pistolet du compresseur permettant de chasser la poussière du ponçage.

Chaque plaquette a été numérisée à une résolution de 2 000 dpi avec un scanner Epson (Epson Expression 10000 XL). Les images sont ensuite découpées, carotte par carotte, avec le logiciel ImageJ fidji et nommées selon leur identifiant. Finalement, les cernes ont été marqués dans le logiciel « RingIndicator\_MatlabR2022 » afin d’obtenir l’âge de l’arbre (Figure 23).



**Figure 23.** Marquage des cernes de la première carotte prélevée dans la première placette de Bérismenil (BP\_BER\_01\_01\_01) sur le logiciel « RingIndicator\_MatlabR2022 ».

Il est important de noter que la présence de faux cernes ou de cernes manquants est courante chez le bouleau (Levanic & Eggertsson, 2006). Ainsi, le nombre de cernes ne reflétait pas toujours l’âge réel de l’arbre. De plus, les carottes étant prélevées à 1m30, il convenait d’ajouter trois ans au nombre de cernes comptés, correspondant à l’âge estimé des bouleaux à cette hauteur.

#### 3.4.3.1.2.2 Attribution d’un âge

Une fois le comptage des cernes terminé, trois cas de figure ont pu être rencontrés :

- Les deux carottes avaient moins de cinq cernes d’écart. Une moyenne a alors été effectuée pour obtenir l’âge de l’arbre.
- Une carotte avait un nombre de cernes plus important qu’une autre, pourtant issue du même arbre. Cela pouvait être dû au fait que la deuxième carotte ne passait pas par le centre de l’arbre ou à la présence de cernes incomplets (Levanic & Eggertsson, 2006). Dans ce cas, l’âge correspondait au nombre de cernes maximal compté.
- La différence de cernes était supérieure à cinq alors que les deux carottes passaient par le centre. Alors, un nouveau comptage de cernes était nécessaire.

Une fois l’âge de chaque arbre déterminé, les placettes ont été datées. Pour ce faire, l’âge des arbres au sein de chaque placette a alors été comparé. Si les âges différaient peu, une moyenne était calculée ou, si l’arbre le plus âgé était le seul à présenter des carottes centrées, cet arbre était retenu. Si l’écart entre les âges des arbres d’une même placette dépassait 5 ans, les cernes de chaque carotte étaient recomptés. Si, après cette vérification, une différence significative persistait, la placette était exclue du jeu de données.

#### 3.4.3.2 L'influence humaine

L'influence humaine comprenait le scénario sylvicole appliqué ou l'état de compaction du sol et son orniérage. La consultation de la carte Ferraris de 1770 a également permis d'avoir une idée de l'usage passé de chaque placette.

#### 3.4.3.3 La topographie

Afin de rendre compte de la topographie des différents sites, une classification descriptive de la pente a été réalisée sur base de différents qualificatifs (Claessens, 1999)

Enfin, la pente moyenne a été calculée à l'aide d'un vertex IV. Elle était mesurée selon la pente la plus raide de la placette. Deux mesures étaient effectuées, une depuis le centre vers l'extrémité et une autre depuis l'extrémité vers le centre. La moyenne des deux pentes était ensuite effectuée. Enfin, l'orientation de la pente était prise à l'aide d'une boussole.

#### 3.4.3.4 La pédologie

L'analyse pédologique se basait sur 3 sondages du sol réalisés à l'aide d'une tarière pédologique (Figure 24). Ces trois sondages s'effectuaient au plus près des trois bouleaux dominants afin de vérifier l'homogénéité de leurs conditions de croissance. En cas de trop grandes différences, il fallait considérer le nombre de différentes conditions comme autant de stations forestières. Les observations effectuées comprenaient différentes informations clés du sol.



**Figure 24.** Analyse d'une carotte pédologique. A gauche ; la profondeur d'apparition des différentes informations clés du sol sont mesurées. A droite ; un test d'acidité à base de phénolphtaléine est réalisé.

Tout d'abord, la classe d'humus était définie à même le sol (Tossens et al., 2024). Ensuite, sur les trois carottes de sol prélevées, des mesures d'acidité étaient effectuées (Figure 24). Puis, la potentielle présence de gley et de pseudogley était ensuite constatée et leur profondeur d'apparition mesurée. Ensuite, la texture du sol était définie sur base de la clé de détermination du fichier écologique des essences (Petit et al, 2017a). Enfin, la profondeur de sondage et la profondeur utile étaient mesurées. La cause de la limitation de ces deux profondeurs était spécifiée (Le Goff & Levy, 1984). Sur base de la profondeur et de la pierrosité, la phase était définie.

#### 3.4.3.5 La phytosociologie

Le relevé phytosociologique reposait sur le « Guide d'interprétation de la flore indicatrice en Forêt » (Claessens et al., 2021). Il consistait en un inventaire en plein de la flore de la placette considérée. La proportion de chacune de ces espèces était renseignée. Ces relevés étaient ensuite analysés via le site internet « PhytoSpy » (Lisein et al., 2022b).

### 3.4.4 Données dérivées

#### 3.4.4.1 Niveaux hydrique et trophique intégrés

Sur la base de l'analyse pédologique, un indice de niveau hydrique pouvait être défini (Wapach et al., 2017). Cet indice était complété par les indices trophiques et hydriques issus de l'analyse phytosociologique, ainsi que par ceux provenant des relevés cartographiques (Lisein et al., 2022a). Ces différentes sources pouvaient être concordantes ou non.

Dans le cas où elles ne concordaient pas, une révision des relevés de terrain pouvait être effectuée pour expliquer l'écart observé. Cet écart pouvait être dû à un sol situé à la limite entre deux classes de drainage, à un nombre insuffisant d'espèces végétales pour définir avec certitude les niveaux phytosociologiques, ou encore à une classification phytosociologique hésitante entre deux classes de niveau hydrique ou de niveau trophique (« Phytospy » ; Lisein et al., 2022b). Le recours à des clés supplémentaires, combinant pédologie et phytosociologie, s'avérait parfois nécessaire (Claessens et al., 2021).

#### 3.4.4.2 Déficit hydrique estival et déficit en oxygène

Afin d'obtenir des données continues reflétant l'état hydrique du sol, les valeurs des niveaux hydriques étaient converties (Tableau 2 ; Petit et al., 2020)

**Tableau 2.** Conversion du niveau hydrique en déficit hydrique estival et déficit en oxygène.

| Niveau hydrique | Déficit hydrique estival | Déficit en oxygène |
|-----------------|--------------------------|--------------------|
| 5               | 5                        | 0                  |
| 4               | 4                        | 0                  |
| 3               | 3                        | 0                  |
| 2               | 2                        | 0                  |
| 1               | 1                        | 0                  |
| 0               | 0                        | 0                  |
| -1              | 0                        | 1                  |
| -2              | 0                        | 2                  |
| -3              | 0                        | 3                  |
| -4              | 0                        | 4                  |
| -1 RHA          | 1                        | -1                 |
| -2 RHA          | 2                        | -2                 |
| -3 RHA          | 3                        | -3                 |

#### 3.4.4.3 Indice de position topographique et pente

Certaines variables spécifiques ne se retrouvaient pas directement sur les cartes disponibles dans les bases de données consultées. Il était donc nécessaire de procéder à des traitements cartographiques avec le logiciel RStudio (Posit team, 2024), comme cela a été le cas pour l'obtention des données d'indice de position topographique (TPI) et de pente. Le traitement cartographique en question a été réalisé exclusivement avec le logiciel RStudio. L'utilisation des bibliothèques « terra » (Hijmans, 2023), « dplyr » (Wickham et al., 2023) et « spatialEco » (Evans & Murphy, 2023) a été nécessaire.

#### 3.4.4.4 Climat

Comme au point précédent, l'ensemble des données climatiques provenait de traitements cartographiques, réalisés cette fois-ci sur le système d'exploitation Linux (Ubuntu ) et a nécessité la bibliothèque « cdo ».

Les données climatiques ont été moyennées sur une période trentenaire allant de 1981 à 2010. Cette période a été sélectionnée car c'est elle qui contient les données climatiques qui ont influencées la croissances jusqu'à 30 ans, l'âge de référence choisi, des bouleaux pubescent de cette étude (Pau et al., 2021). La période de végétation considérée va d'avril à octobre inclus.

La longueur de la saison de végétation a été définie plus précisément : elle débute après une période de 6 jours consécutifs avec une température moyenne minimale de 10°C et se termine après une période équivalente avec des températures sous ce seuil. Le seuil d'accumulation des degrés-jours a été calibré sur cette même température.

Le résultat final a été présenté sous la forme d'une carte « SPATRASTER », définie au SCR de l'étude, à savoir le Lambert belge 71 (EPSG : 31370).

## 3.5 Analyses

### 3.5.1 L'indice de productivité

La productivité d'une forêt est déterminée selon sa vitesse de production de biomasse (Duvignaud, 1974), généralement estimée sur base de la production de volume totale ou de bois fort (Rondeux, 1973). Bien que cette estimation soit aisée à mesurer, elle reste contraignante en raison de la nécessité de répétitions dans le temps et de ses nombreux biais, notamment ceux liés à la sylviculture appliquée (Carmean, 1971). Afin de répondre aux objectifs de cette étude, un indice d'estimation indirect de la productivité est utilisé, celui de la hauteur dominante à un âge donné (Rondeux, 2021).

Cet indice son utilisation validée par la loi d'Eichhorn élargie (Rondeux, 2021). Cette loi part du principe qu'il existe une relation directe entre la hauteur dominante d'un peuplement équienné pur et son volume sur pieds. Cette relation varie uniquement en fonction d'un changement majeur de conditions climatiques (Schober, 1960), de l'âge du peuplement ou de la valeur des facteurs stationnels (Kramer, 1988).

La hauteur dominante discutée dans la loi de Eichhorn est définie comme une moyenne des hauteurs d'un certain nombre d'arbres appartenant à la classe sociale des dominants (Rondeux, 2021). Dans le cadre de cette étude elle se basait sur la hauteur moyenne des trois plus grands individus d'une boulaie présents sur une même station forestière.

L'indice de productivité, a été calculé pour chaque arbre, puis moyenné pour obtenir la valeur de la placette. La formule utilisée était issue des travaux de la doctorante Lorna Zeoli et prend l'expression suivante :

$$\frac{(H_{Dom} - 0,088 * Age)}{1 - \exp\left(-\frac{Age^{1,27}}{21,7}\right)} - 2,78 * \log(Age) = SI$$

Dans cette formule ;

- « Age » correspond à l'âge du peuplement,
- « HDom » correspond à la hauteur dominante de l'arbre
- « SI » correspond à la hauteur dominante à 30 ans

L'indice de productivité était calculé à l'âge de 30 ans afin d'être inférieur à l'âge de révolution le plus jeune (Goelz & Burk, 1992). Il doit donc être inférieur à 50 ans, étant donné que les directives de sylviculture du bouleau en Europe de l'Ouest proposent une révolution entre 50 et 60 ans (Dubois et al., 2021). Également, à 30 ans, les bouleaux présentent déjà une grande variabilité dans leurs faisceaux de courbes, et donc de productivité. Finalement, les incertitudes concernant la croissance de plus jeunes bouleaux ne permettent pas davantage de réduire l'âge.

## 3.5.2 Modèle de production stationnelle

### 3.5.2.1 Ressources et méthode

L'analyse statistique relative à la mise en lien de l'indice de fertilité aux variables stationnelles s'est effectuée exclusivement sur le logiciel RStudio (« R 4.3.2 » ; Posit team, 2024 ; Annexe 6).

Les librairies « FactoMineR » (Le et al., 2008), « factoextra » (Kassambara & Mundt, 2020), « descr » (Enzmann & al., 2023), « corrplot » (Xei & Simko, 2021), « dplyr » (Wickham et al., 2023a), « tidyr » (Wickham et al., 2023b) ont notamment été utilisées pour l'analyse exploratoire et la description du jeu de données.

La modélisation statistique et l'apprentissage automatique a nécessité les librairies « randomForest » (Liaw & Wiener, 2002), « randomForestExplainer » (Paluszynska et al., 2020), « caret » (Kuhn, 2008), « e1071 » (Meyer et al., 2023) et « boot » (Canty & Ripley, 2022 ; Davison & Hinkley, 1997).

Finalement, pour l'analyse explicative du des modèles de prédiction et de l'importance des variables, les librairies « DALEX » (Biecek, 2018), « fastshap » (Greenwell, 2023), « BlandAltmanLeh » (Lehnert, 2015) et « iBreakDown » (Gosiewka & Biecek, 2019) ont été utilisées.

L'apprentissage automatique effectué sur les données récoltées s'est organisé selon la structure de « Découverte de Connaissances dans les Bases de Données » (Bouzidi & al., 2001). Cette structure est composée de cinq étapes itératives : la sélection des variables, le nettoyage des données, la transformation des variables initiales, la mise en œuvre des méthodes d'apprentissage automatique et, enfin, leur validation. Les étapes précédentes ont permis une première réalisation de la sélection, du nettoyage et de la transformation du jeu de données.

### 3.5.2.2 Pré-traitements

L'obtention d'un indice de productivité pertinent était conditionnée (cf. 3.5.1). Afin de vérifier le respect des conditions d'application, l'influence de la présence de drains, de la sylviculture appliquée, de la surface terrière, de l'usage précédent des sols et de l'âge ont été observés. L'influence de ces deux premiers facteurs a été observée par anova. Les influences de l'âge et de la surface terrière ont été observées selon des régressions linéaires simples.

### 3.5.2.3 Explorations

L'exploration des données consiste à chercher la présence de biais d'influence dans l'organisation des variables et des individus. Elle a notamment permis d'identifier les ensembles de variables corrélées ainsi que les individus extrêmes et les valeurs aberrantes.

Tout d'abord, une matrice de corrélation a été établie pour examiner les colinéarités entre les variables quantitatives. Ensuite, une analyse factorielle des données mixtes (AFDM) a été réalisée. Cette analyse organise les variables qualitatives et quantitatives en combinaisons linéaires pour déterminer les composantes principales et décrit la répartition des individus et des variables selon ces composantes. Il a également été possible d'ajouter la variable à expliquer aux graphiques finaux, permettant ainsi d'analyser les corrélations non seulement entre les variables explicatives, mais aussi avec la variable à expliquer.

Enfin, une analyse de regroupement a été réalisée sur les composantes principales issues de l'AFDM. Cette analyse a fournis une première évaluation de la relation entre l'indice de productivité et les facteurs environnementaux en examinant si, en fonction de leurs similarités, les données tendent à se regrouper selon différents niveaux de productivité. Des ANOVA et des tests de Tukey ont ensuite été effectués pour valider les différences de fertilité entre les groupes formés.

Cette analyse a été répétée pour les données écologiques exclusivement cartographiques ainsi que pour les données mixtes, combinant informations cartographiques et données de terrain.

### 3.5.2.4 Construction des modèles explicatifs

#### 3.5.2.4.1 Les différents modèles

Sur base des variables stationnelles et de l'indice de productivité, quatre modèles ont été construits (Tableau 3).

**Tableau 3.** Différenciation des quatre modèles.

|          | Présence de données<br>écologiques de terrain<br>et cartographiques | Présence de données<br>cartographiques<br>uniquement | Présence de la<br>variable explicative<br>« altitude » |
|----------|---|--|--|
| Modèle A | X   |  | X  |
| Modèle B | X   |  |  |
| Modèle C |   | X  | X  |
| Modèle D |   | X  |  |

D'un côté, cette construction reposait sur le choix de l'origine des variables explicatives. Dans les modèles A et B, les variables écologiques étaient prises sur le terrain et par cartographie tandis que dans le modèle C et D, elles étaient exclusivement cartographiques.

D'un autre côté, la sélection des variables variait selon l'inclusion ou non du facteur d'altitude. Bien que l'altitude permette généralement d'obtenir de bons résultats en écologie, elle présente un biais important en raison de sa corrélation avec la longueur de la saison de végétation ou l'humidité, (Körner, 2007). Ce biais est particulièrement marqué en Wallonie, où de nombreux gradients bioclimatiques sont corrélés à l'altitude, ce qui limite l'applicabilité de ce modèle à cette région spécifique (Van der Perre et al., 2015).

Ainsi, les modèles B et D, axés sur l'écologie de l'essence, se distinguaient des modèles A et C, dont l'objectif était d'obtenir une prédiction potentiellement plus performante, mais typiquement wallonne.

#### 3.5.2.4.2 La sélection de variables

La sélection de variables impliquait l'examen de la part de la variance expliquée par des combinaisons de variables d'intérêt dans un modèle de forêt aléatoire. Les variables qui expliquent le mieux la variance étaient retenues.

Tout d'abord, seule une variable par groupe de variables corrélées était choisie. Ensuite, des modèles au nombre de facteurs indépendants et moins nombreux ont été examinés pour déterminer les modèles finaux.

Les facteurs intégrés dans ces modèles étaient sélectionnés selon leur importance, mesurée par le « %INCMSE ». L'importance est un indice représentant l'augmentation de l'erreur quadratique du modèle lorsque les valeurs des variables sont mélangées aléatoirement. La pertinence écologique du facteur était également prise en compte.

Chaque modèle était validé par la méthode de bootstrap. Ceux qui offraient un  $R^2$  de validation plus élevé sont conservés.

Ce processus a été répété pour les modèles A, B, C et D.

#### 3.5.2.4.3 La sélection des modèles

Parmi l'ensemble des modèles proposés, quatre modèles ont été sélectionnés selon un équilibre entre explicabilité et parcimonie. Ils devaient également être composés de variables ayant une signification écologique pertinente.

#### 3.5.2.5 L'analyse par valeur de Shapley

L'analyse des valeurs de Shapley (SHAP) est dérivée de la théorie des jeux (Greenwell, 2023). Elle quantifie la contribution de chaque variable à l'écart entre la valeur moyenne et la valeur prédite, pour chaque individu. Cette méthode a ainsi permis d'obtenir des explications plus claires pour les modèles d'apprentissage automatique, tels que les forêts aléatoires, souvent considérés comme des « boîtes noires ». L'analyse SHAP a été appliquée à chacun des quatre modèles retenus.

#### 3.5.2.6 Comparaison des modèles

Les modèles ont été comparés selon la méthode de Bland-Altman (Altman & Bland, 1983), qui permet de comparer les prédictions de deux modèles. Cette méthode représente les prédictions sur un graphique en deux dimensions : l'abscisse indique la moyenne des deux prédictions, tandis que l'ordonnée montre la différence entre elles. Cette méthode a facilité l'identification des biais de prédiction.

### 3.5.3 Matrice d'aptitude

La construction de l'une matrice d'aptitude revient à préciser la productivité du bouleau pubescent au sein de sa niche écologique. Cette précision prend la forme de quatre qualificatifs, relatifs à une possibilité de production de bois d'œuvre ; optimum, tolérance, tolérance élargie et exclusion (Petit et al., 2017b).

La classification de chaque écotope dans l'un de ces quatre degrés d'adéquation dépendant de la valeur moyenne de l'indice de fertilité des placettes appartenant à cette combinaison. Les seuils de définition de ces qualificatifs (Tableau 4) ont été établis depuis des courbes de productivité de bouleaux verruqueux (Diéguez-Aranda et al., 2006 ; Eriksson et al., 1997 ; Hein et al., 2009). Le tiers supérieur des courbes de productivité à 30 ans a été classé en condition optimale, le tiers inférieur en condition de tolérance élargie, et le segment intermédiaire en condition de tolérance. La hauteur départageant ces trois classes a ensuite été diminuée de trois mètres, afin de correspondre aux niveaux de productivité du bouleau pubescent, considérés comme plus bas (Atkinson, 1992 ; Hytönen et al., 2014).

**Tableau 4.** Seuils de définition des différentes classes d'aptitude.

| Qualificatif de productivité | Gamme d'indice de productivité (SI ; m) |
|------------------------------|---|
| Optimum                      | SI > 15                                 |
| Tolérance                    | 15 > SI > 11                            |
| Tolérance élargie            | 11 > SI > 0                             |
| Exclusion                    | SI = 0                                  |

Afin d'obtenir au moins trois répétitions pour chaque combinaison de la matrice d'aptitude, des regroupements ont été effectués. Les niveaux hydriques « -2 » et « -3 » ont été considérés comme formant un seul niveau, tout comme les niveaux « -1 » et « 0 » et ceux de régime hydrique alternatif. Également, les niveaux trophiques « -3 » et « -2 » ont été considérés comme un ensemble, ainsi que les niveaux « -1 » et « 0 ».

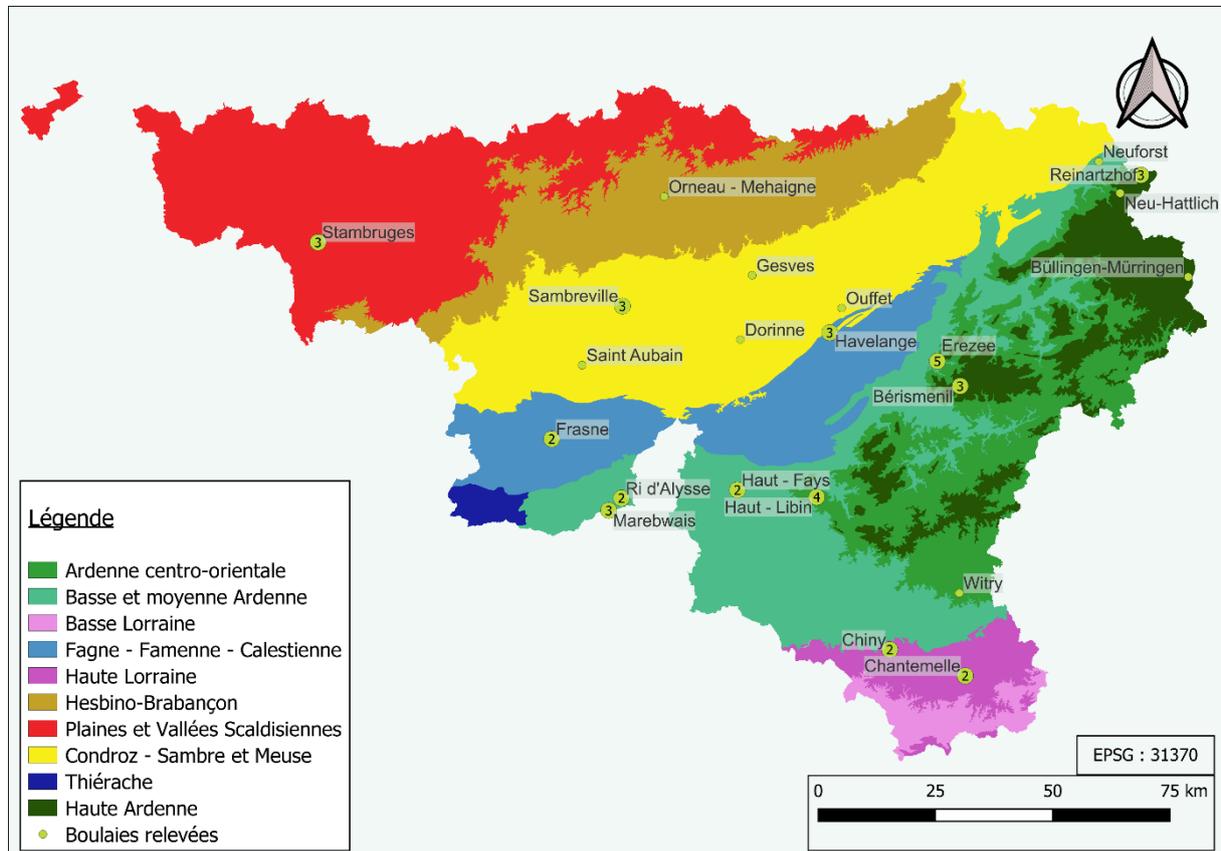
Pour la même raison, il n'a pas été possible de comparer toutes les zones bioclimatiques pour chaque ensemble de niveaux trophique et hydrique. Seules les zones dont l'indice moyen de fertilité diffère de qualificatif seront comparées.

La classification, qui reposait sur l'indice de fertilité tout comme les modèles de productivité, a ensuite été revue et ajustée en fonction des conclusions des modèles écologiques B et D.

## 4 Résultats

### 4.1 Description des données récoltées

Sur les 58 placettes composant l'inventaire des boulaies pubescentes, 46, satisfaisant les conditions requises pour l'étude de l'indice de fertilité, ont été relevées (Figure 25).



**Figure 25.** Répartition des relevés au sein des différentes zones bioclimatiques de Wallonie. Le chiffre à l'intérieur de certaines bulles représente un nombre de placettes.

#### 4.1.1 Données dendrométriques

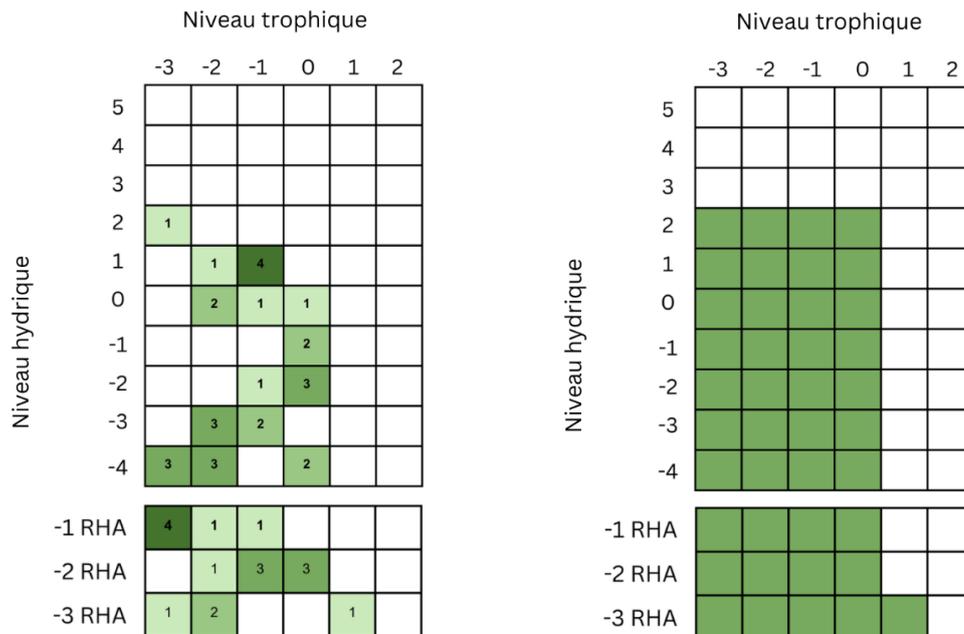
L'indice de fertilité a été prélevé sur des bouleaux aux caractéristiques dendrométriques variées (Tableau 5). Une variabilité dans la surface terrière des peuplements, observée allant presque du simple au double, est également relevée.

**Tableau 5.** Présentation des données dendrométriques et de la surface terrière.

|                                       | Moyenne | Ecart type | Minimum | Maximum |
|---------------------------------------|---------|------------|---------|---------|
| Circonférence à 1 mètre 30 (m)        | 0,774   | 0,251      | 0,290   | 1,48    |
| Hauteur totale (m)                    | 19,18   | 3,98       | 11,20   | 29,30   |
| Proportion de houppier (%)            | 34      | 10,6       | 15      | 63      |
| Age (années)                          | 53,35   | 22,90      | 18      | 118     |
| Surface terrière (m <sup>2</sup> /ha) | 21,9    | 3,66       | 16      | 28      |

#### 4.1.2 Données relatives au modèle de niche

Les placettes relevées couvrent une large gamme de niveaux hydriques et trophiques (Figure 26, à gauche). Bien que les niveaux trophiques neutres et acides soient bien représentés, aucun relevé n'a été effectué sur les sols carbonatés. Il en va de même pour les sols plutôt secs, secs et xériques. Bien que des lacunes soient recensées dans la zone la mieux représentée de l'écogramme, l'extrapolation de ces informations permet de définir le modèle de niche du bouleau pubescent (Figure 26, à droite).



**Figure 26.** A gauche ; la répartition des placettes au sein d'un écogramme du fichier écologique de essences (Petit et al., 2017a), le nombre inscrit dans chaque case précise les itérations. A droite ; le modèle de niche du bouleau pubescent.

### 4.1.3 Données altitudinales et climatiques

Les relevés sont également répartis le long d'un gradient altitudinal (Tableau 6), ce qui permet de représenter une large gamme climatique (Tableau 6) ainsi que diverses zones bioclimatiques (Figure 25). Cependant, les zones de Thiérache et de Basse Lorraine ne sont pas représentées.

**Tableau 6.** Statistiques descriptives de l'altitude et des conditions climatiques moyennes de 1981 à 2010.

|  | Moyenne | Ecart-type | Minimum | Maximum |
|--|---------|------------|---------|---------|
| Altitude (m)   | 342     | 136        | 89,4    | 659     |
| Température moyenne (°C)                               | 8,9     | 0,733      | 7,23    | 10,3    |
| Température moyenne de la saison de végétation (°C)    | 13,0    | 0,676      | 11,5    | 14,3    |
| Somme des degrés jours (°C)                            | 807     | 105        | 584     | 1030    |
| Longueur de saison de végétation (jour)                | 189     | 10,0       | 161     | 205     |
| Précipitations totales (mm)                            | 1070    | 133        | 853     | 1330    |
| Précipitations totales de la saison de végétation (mm) | 583     | 63,2       | 480     | 726     |
| Evapotranspiration totale (mm)                         | 521     | 16,2       | 485     | 554     |
| Bilan hydrique estival (mm)                            | 62,1    | 77,0       | -61,8   | 235     |

#### 4.1.4 Données pédologiques

Le jeu de données ainsi établi couvre une large gamme de types de sols, définis par des variables numériques (Tableau 7) et factorielles. Parmi ces variables factorielles figurent les classes d'humus (Tableau 8), le déficit hydrique estival et en oxygène (Tableau 9), ainsi que la texture du sol (Figure 27). Une différence plus ou moins marquée peut être observée au sein de ces variables, selon qu'elles soient obtenues sur le terrain ou par cartographie.

**Tableau 7.** Statistiques descriptives des variables pédologiques numériques.

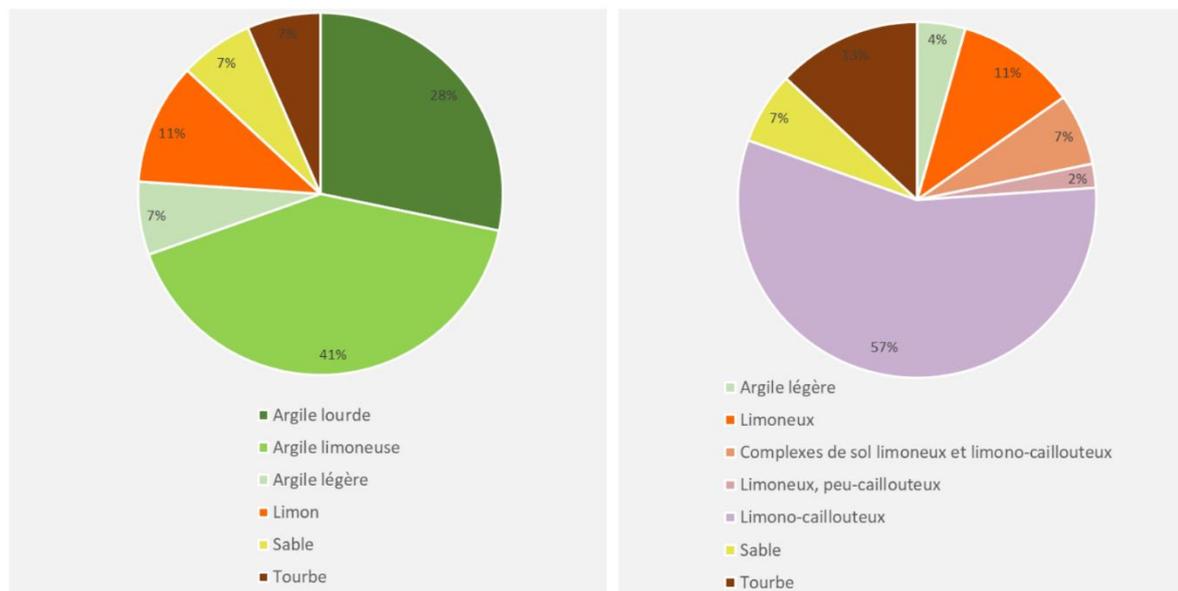
|                                 | Moyenne | Ecart-Type | Minimum | Maximum |
|---------------------------------|---------|------------|---------|---------|
| Profondeur utile (m)            | 67,9    | 41,5       | 25,0    | 150     |
| Profondeur de sondage (m)       | 87,6    | 43,5       | 30,0    | 150     |
| Contenance du sol en eau (mm)   | 240     | 243        | 83,0    | 852     |
| Niveau trophique intégratif     | -1,40   | 1,10       | -3,00   | 1,00    |
| Niveau trophique cartographique | -1,20   | 1,10       | -3,00   | 1,00    |

**Tableau 8.** Proportion des différentes classes d'humus représentées dans les relevés.

| Classe d'humus | Proportions (%) |
|----------------|-----------------|
| Mull           | 20              |
| Moder-Mulleux  | 9               |
| Moder          | 33              |
| Mor            | 13              |
| Anmoor         | 9               |
| Paratourbeux   | 9               |
| Tourbeux       | 9               |

**Tableau 9.** Comparaison des proportions de déficit hydrique estival et d'oxygène entre les relevés cartographiques et intégratives.

|                          | Valeurs | Proportions (%) |                |
|--------------------------|---------|-----------------|----------------|
|                          |         | Intégrative     | Cartographique |
| Déficit hydrique estival | 0       | 50              | 23             |
|                          | 1       | 11              | 6              |
|                          | 2       | 8               | 10             |
|                          | 3       | 4               | 7              |
| Déficit en oxygène       | 4       | 17              | 15             |
|                          | 3       | 11              | 4              |
|                          | 2       | 9               | 20             |
|                          | 1       | 4               | 4              |
|                          | 0       | 22              | 24             |
|                          | -1      | 13              | 9              |
|                          | -2      | 15              | 9              |
| -3                       | 9       | 15              |                |



**Figure 27.** A gauche : proportions des différentes textures du sol mesurées sur le terrain . A droite : proportions des différentes textures du sol déterminées à partir de la carte numérique des sols de Wallonie.

Sur la Figure 27, l'absence de sols caillouteux dans les relevés de terrain peut être attribuée à l'utilisation de la tarière pour la collecte des échantillons. En effet, une tarière pédologique prélève généralement moins de cailloux que ce qui est réellement présent dans le sol.

#### 4.1.5 Données topographiques

La topographie des stations, définie par différents indices, varie également entre les deux différents types de relevés (Tableau 10 ; Tableau 11). Une différence importante est observée entre les pentes mesurées sur le terrain et celles fournies par la cartographie. Les indices de position topographique (TPI) mesurés à 200 mètres couvrent une gamme de valeurs plus étendue que ceux mesurés à 70 mètres.

La valeur moyenne du TPI à 70 mètres, généralement retrouvée en Wallonie, correspond à des sols relativement plats, légèrement plus bas que les environs. En revanche, la valeur moyenne du TPI à 200 mètres est indicative des bas de versants.

**Tableau 10.** Statistiques descriptives des données topographiques numériques.

|   | Moyenne | Ecart type | Minimum | Maximum |
|---|---------|------------|---------|---------|
| Pente moyenne (°)                                 | 1,50    | 2,35       | 0,00    | 9,62    |
| Pente cartographique (°)                          | 23,1    | 12,4       | 2,32    | 55,7    |
| Indice de position topographique à 70 mètres (m)  | -1,56   | 5,94       | -26,7   | 8,08    |
| Indice de position topographique à 200 mètres (m) | -14,5   | 36,00      | -145    | 15,8    |

**Tableau 11.** Proportion des situations d'apport en eau hors précipitation.

| Classes d'apport en eau | Proportion (%) |
|-------------------------|----------------|
| Apport permanent        | 41,3           |
| Apport variable         | 4,35           |
| Sans apport d'eau       | 54,3           |

### 4.1.6 Données d'influence humaine

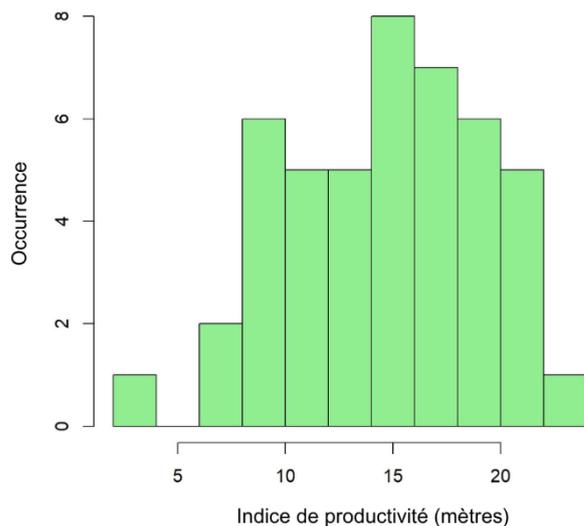
L'influence humaine est principalement déterminée par le scénario sylvicole appliqué. Bien qu'une bonne moitié des peuplements présente une futaie régulière, on observe également des futaies irrégulières, des arbres objectifs, des taillis et des taillis sous futaie. Les cas où aucune gestion sylvicole n'est appliquée représentent près d'un cinquième des relevés. Cette diversité de scénarios a conduit à une surface terrière assez variable (Tableau 5).

D'autres modifications anthropiques distinguent les placettes, telles que la présence de drains, observés dans près d'un quart d'entre elles, ainsi que les usages passés. Bien que la plupart de ces zones aient toujours été forestières, une petite portion, environ un huitième, était autrefois des champs, tandis qu'une portion encore plus réduite était utilisée comme prairie ou parc.

## 4.2 Modèle de productivité

### 4.2.1 Prétraitements

#### 4.2.1.1 Distribution de la valeur d'indice de productivité

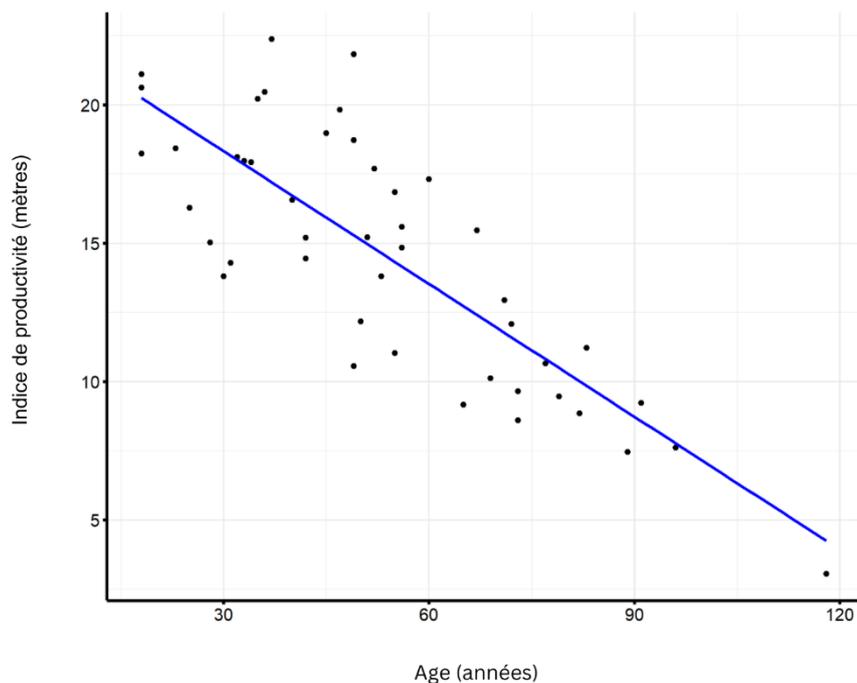


**Figure 28.** Histogramme de la distribution de l'indice de productivité.

La moyenne et la médiane de l'indice de productivité sont respectivement de 15,1 et 14,6 mètres (Figure 28). Son étendue se limite en un maximum de 22,4 m de hauteur dominante à 30 ans et un minimum de 3,1 m. Il est à noter que cette valeur minimum n'est attribuable qu'à une placette, isolée du reste de l'histogramme.

#### 4.2.1.2 Analyse des potentiels biais à l'indice de productivité

De toutes les influences anthropiques, aucune n'a un impact significatif sur l'indice de productivité (Annexe 7). Seul l'âge induit un biais important (Figure 29). Le coefficient de détermination de sa régression linéaire simple avec l'indice de productivité s'élève à 65,7 %.



**Figure 29.** Régression linéaire simple entre l'indice de productivité et l'âge

### 4.2.2 Exploration des données

#### 4.2.2.1 Distribution des variables sur la FAMD

La FAMD des données utilisées pour les modèles A et B met en évidence plusieurs ensembles de variables (Figure 30). Seules les deux premières dimensions sont retenues, suite à l'analyse du diagramme des éboulis (annexe 8). La première dimension définit un axe climatique tandis que la seconde définit un axe pédologique.

Au sein de ces deux axes, la proximité de certaines variables indique la nécessité de procéder à une sélection. Cette conclusion est renforcée par l'analyse de la matrice de corrélation (Annexe 8).

Ainsi, parmi les données climatiques et d'altitude, seule une variable peut être conservée. Concernant les données topographiques, il est nécessaire de choisir entre le TPI à 70 mètres et celui à 200 mètres. Enfin, parmi les données pédologiques, il faut choisir entre les profondeurs utiles et totales. Une corrélation de 45 à 55% a également été également observée entre les données climatiques et l'altitude d'une part, et le niveau trophique d'autre part. Cependant, cette corrélation n'est pas suffisamment significative pour justifier une sélection.

L'analyse de la FAMD basée sur les données des modèles C et D (Annexe 9) permet également de distinguer les ensembles climatiques des autres. Les ensembles de données pédologiques et topographiques se confondent sur la deuxième dimension. L'analyse du screeplot confirme que seules les deux premières dimensions doivent être conservées.

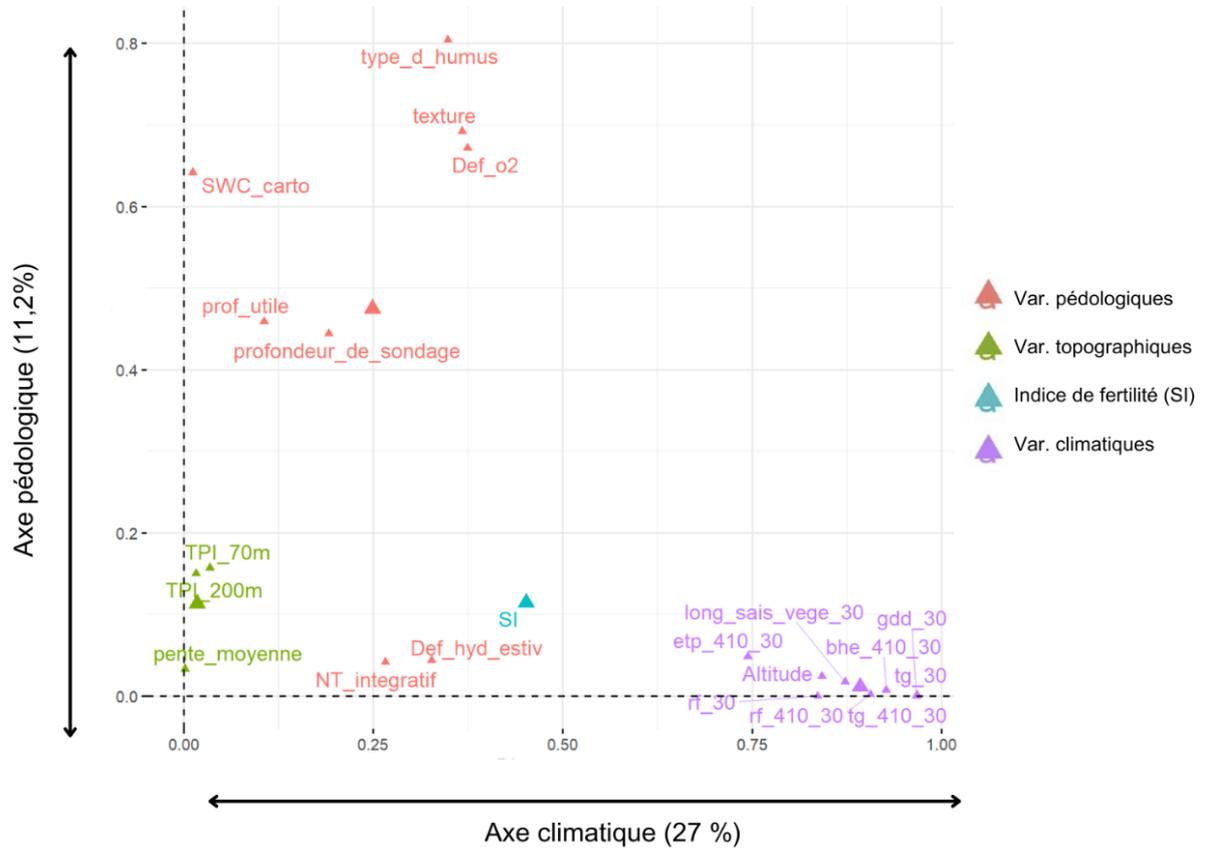
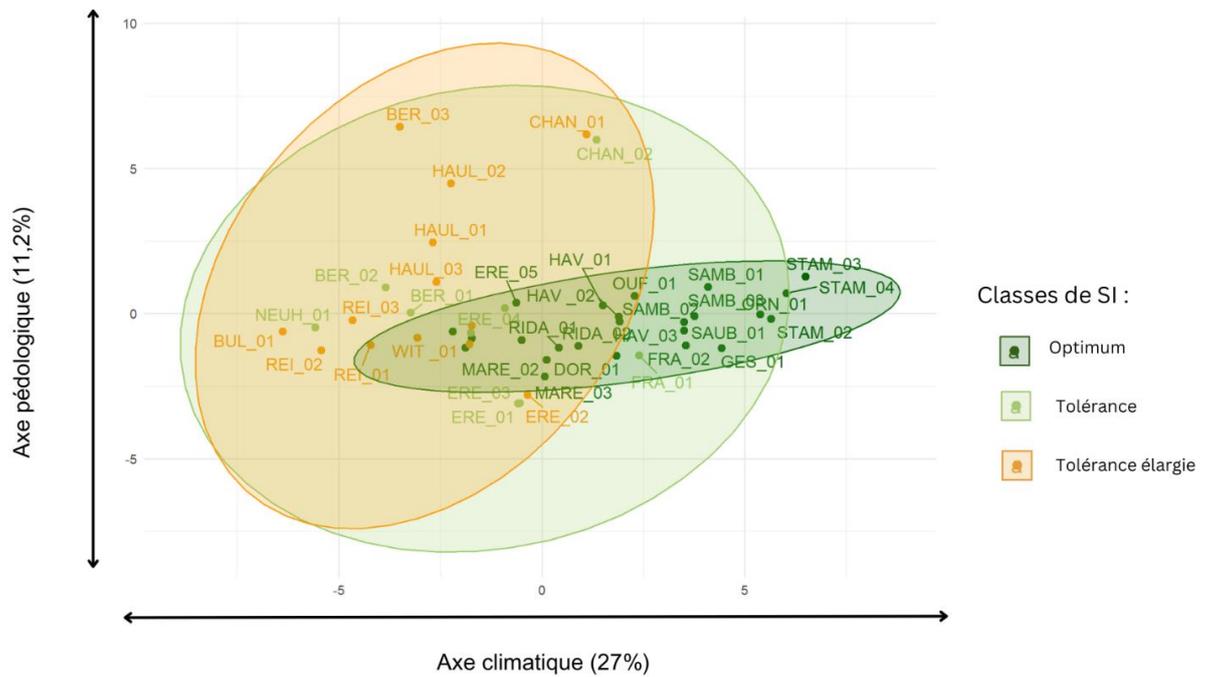


Figure 30. Structuration des variables selon les axes climatique et topographique de la FAMD.

#### 4.2.2.2 Distribution des individus sur la FAMD

La représentation des individus sur la FAMD des données des modèles A et B a permis de vérifier l'absence de données aberrantes parmi les placettes étudiées (Figure 31). Le graphique présente également un chevauchement important des classes de productivité.

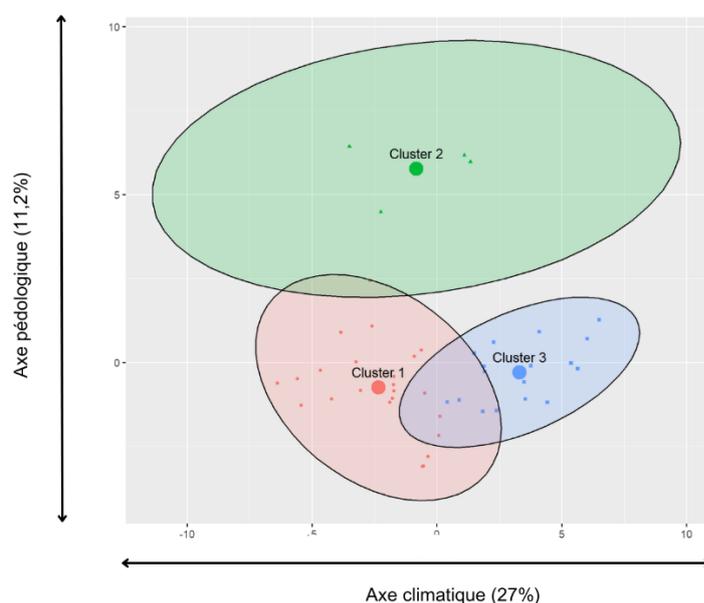
Les mêmes analyses et constatations sont faites pour les modèles C et D (Annexe 9).



**Figure 31.** Représentation de la dispersion des individus selon les deux premières dimensions de la FAMD des modèles A et B. Les placettes sont rassemblées selon les classes de productivité.

### 4.2.2.3 Regroupement des individus sur la FAMD

Le regroupement des placettes sur base des composantes principales de la FAMD des modèles A et B a identifié trois ensembles (Figure 32). Ces trois groupes semblent se différencier d'un point de vue de leur indice de productivité (Tableau 12).



**Figure 32.** Regroupement des placettes selon les composantes principales de la FAMD des modèles A et B.

**Tableau 12.** Indices moyens de productivité des différents regroupements

| /         | SI moyen (m) | Ecart – type du SI (m) |
|-----------|--------------|------------------------|
| Cluster 1 | 13,10        | 3,96                   |
| Cluster 2 | 8,50         | 4,47                   |
| Cluster 3 | 17,94        | 2,35                   |

Les différents clusters ont des indices moyens de fertilité dont les écarts types se recouvrent partiellement. Afin de vérifier si les regroupements sont statistiquement différents, une anova est effectuée (Tableau 13). Les conditions de normalité et d'homoscédasticité sont vérifiées par les tests de Shapiro-Wilk et de Levene.

**Tableau 13.** Anova réalisée sur les indices de fertilité des différents regroupements

|         | Degrés de liberté | La somme des carrés | La moyenne des carrés | La valeur du test de Fisher | La p-valeur du test de Fisher |
|---------|-------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------------|-------------------------------|
| Cluster | 2                 | 403,4               | 201,69                | 16,87                       | 3,91 <sup>e</sup> -06 ***     |
| Résidus | 43                | 514,2               | 11,96                 |                             |                               |

La faible valeur de la p-valeur associée au test de Fisher ( $< 0,05$ ) permet de rejeter l'hypothèse nulle de l'anova, selon laquelle les différentes moyennes d'indices de productivité sont identiques. Ainsi, il existe au moins un cluster pour lequel la moyenne d'indice de productivité est très hautement significativement différente des deux autres. Un test de Tukey est alors appliqué afin de comparer deux à deux les moyennes des clusters afin de préciser l'information tirée de l'anova (Tableau 14).

**Tableau 14.** Résultats du test du Tukey sur les différents clusters.

| Clusters | Différence des moyennes | Borne inférieure | Borne supérieur | Valeur de p ajustée |
|----------|-------------------------|------------------|-----------------|---------------------|
| 2-1      | 4,60                    | -9,13            | -0,067          | 0,046               |
| 3-1      | 4,84                    | 2,22             | 7,45            | 0,0001              |
| 3-2      | 9,44                    | 4,80             | 14,08           | 0,00003             |

La valeur de p ajustée des tests de Tukey renseigne que les valeurs des moyennes d'indice de productivité des clusters sont différentes deux à deux. Une plus grande différence est notamment perceptible entre le troisième cluster et chacun des deux autres.

Le même développement est effectué sur la FAMD des modèles C et D et des conclusions semblables sont tirées (Annexe 9).

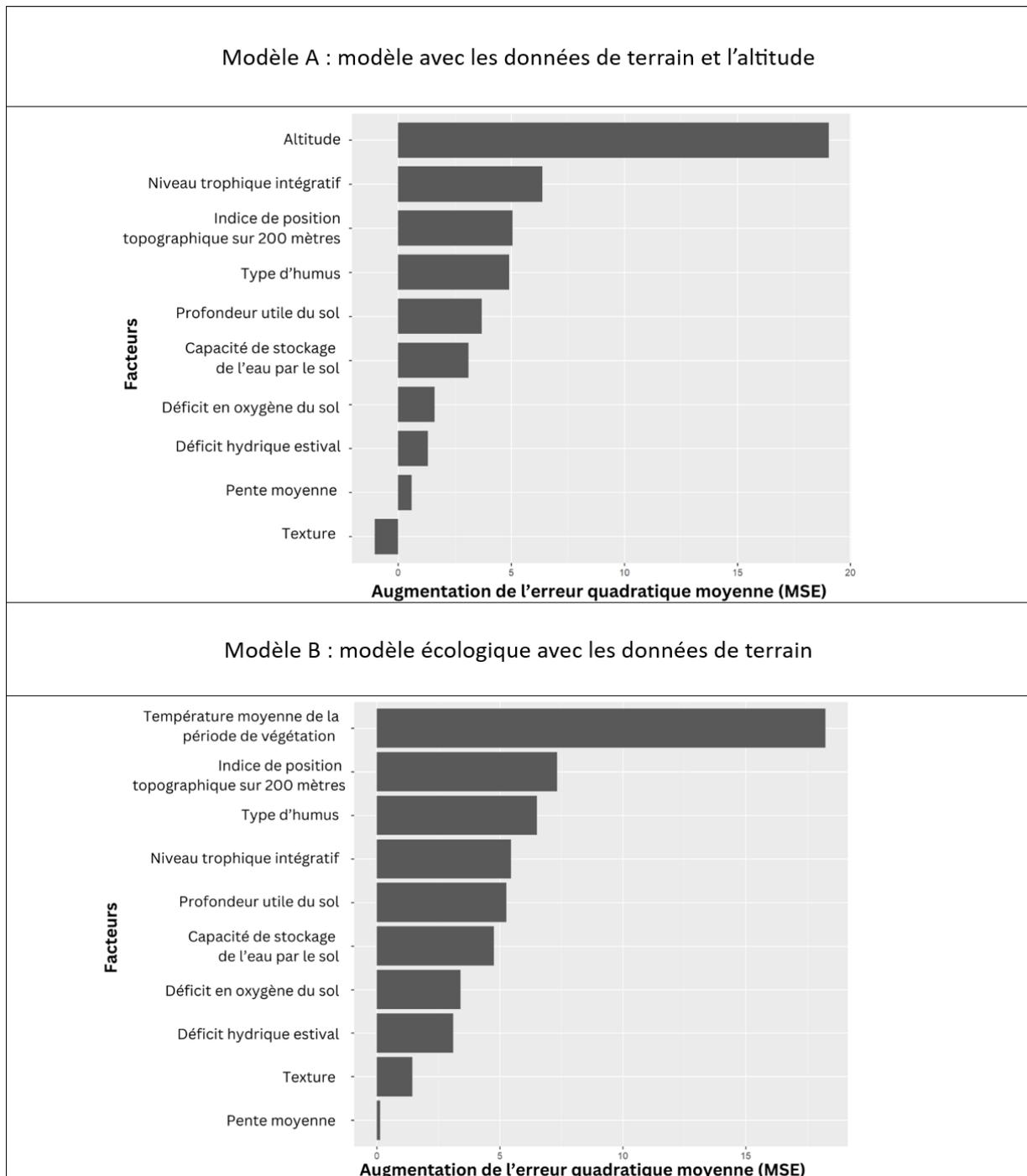
### 4.2.3 Sélection des variables

Une première sélection a permis de retenir une seule variable parmi les ensembles corrélés identifiés lors de l'analyse des FAMD (Annexe 10).

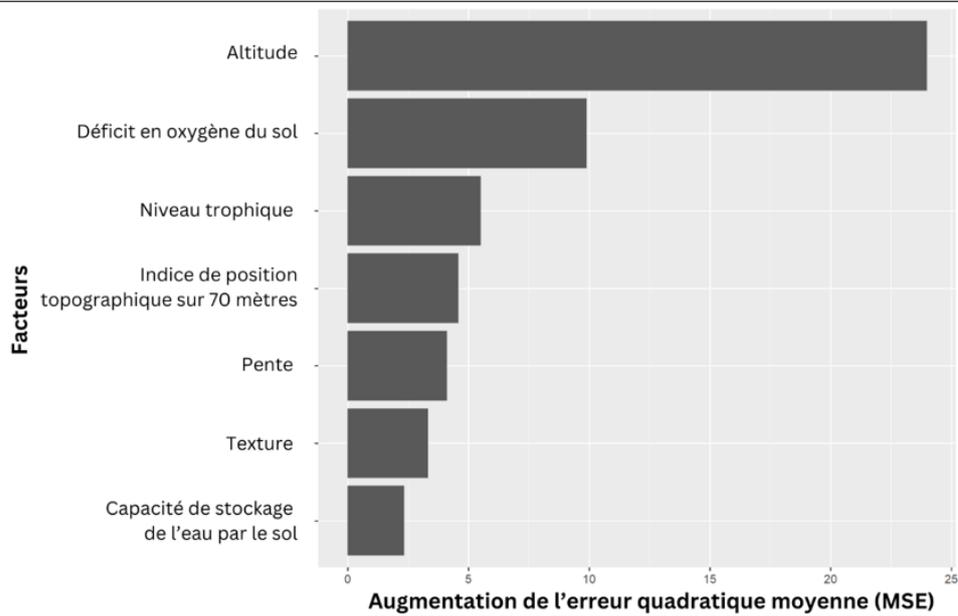
Pour les modèles B et D, la température moyenne de la saison de végétation est la variable climatique la plus influente. Parmi les variables topographiques corrélées, l'indice de position topographique sur 200 mètres a été choisi pour les modèles A et B, au lieu de celui sur 70 mètres. Ce dernier a cependant été retenu pour le modèle C, tandis que la situation d'apport en eau, hors précipitations, a été sélectionnée pour le modèle D. Pour les données pédologiques corrélées, la profondeur utile a été choisie pour les modèles A et B.

Les variables restantes sont ensuite présentées selon leur importance (Tableau 15).

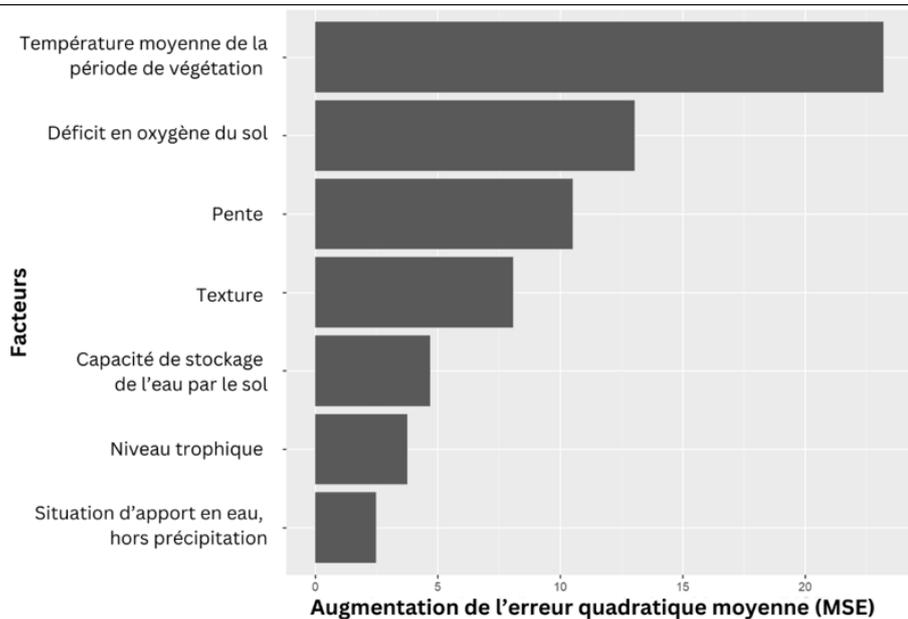
**Tableau 15.** Importance des variables sur base de l'augmentation de l'erreur quadratique moyenne (MSE).



### Modèle C : modèle avec uniquement des données cartographiques et l'altitude



### Modèle D : modèle écologique avec uniquement des données cartographiques



Le classement par importance des variables a permis une sélection plus pertinente pour formuler différents modèles de forêt aléatoire. Le coefficient de détermination des modèles varie entre 45 % et 60 %. Le coefficient de validation des meilleurs modèles, bien que plus faible, se situe entre 37 % et 48 % (Annexe 11).

#### 4.2.4 Présentation des différents modèles

Parmi l'ensemble des propositions, une seule est sélectionnée pour chaque type de modèle (Tableau 16).

**Tableau 16.** Présentation des différents modèles ainsi que de leur  $R^2$  de calibration et de validation.

| /        | Variables  | $R^2$ de calibration | Moyenne du $R^2$ de validation | Ecart-type du $R^2$ de validation |
|----------|--|----------------------|--------------------------------|-----------------------------------|
| Modèle A | Altitude<br>+ Capacité de stockage de l'eau par le sol<br>+ Niveau trophique intégratif  | 0,5813               | 0,4071                         | 0,2293                            |
| Modèle B | Température moyenne de la période de végétation<br>+ Capacité de stockage de l'eau par le sol<br>+ Niveau trophique intégratif | 0,5854               | 0,4356                         | 0,2109                            |
| Modèle C | Altitude<br>+ Indice de position topographique sur 70 mètres<br>+ Capacité de stockage de l'eau par le sol                     | 0,5608               | 0,4195                         | 0,2156                            |
| Modèle D | Température moyenne de la période de végétation<br>+ Déficit en Oxygène<br>+ Pente   | 0,5447               | 0,4354                         | 0,1893                            |

Dans chaque cas, c'est le modèle à trois variables qui est retenu. Parmi celles-ci, une redondance de variables climatiques et hydriques est observée. Ainsi, la variable de température est systématiquement incluse dans les modèles écologiques, ou remplacée par l'altitude, variable fort corrélée aux données climatiques, dans les autres modèles. Du point de vue hydrique, la capacité de stockage de l'eau par le sol est toujours retenue, sauf dans le modèle D, où elle est remplacée par le déficit en oxygène.

La dernière variable est le niveau trophique intégratif pour les modèles utilisant des variables de terrain. Pour les modèles basés uniquement sur des variables cartographiques, la dernière variable est une mesure topographique, représentée soit par la pente, soit par l'indice de position topographique à 70 mètres.

Le pourcentage de variabilité expliqué est assez similaire entre les modèles, se situant généralement autour de 50 %. Lorsque ces modèles sont appliqués à des ensembles de données indépendants selon la méthode de bootstrap, ce pourcentage diminue de manière similaire pour tous les modèles, atteignant en moyenne juste au-dessus de 40 %. L'écart-type de cette moyenne, d'environ 20 %, indique une variabilité modérée autour de celle-ci.

## 4.2.5 Analyse des modèles écologiques par les valeurs de Shapley

Les analyses des modèles écologiques, B et D, par les variables de Shapley sont reprises dans les points suivants. Celles concernant les modèles comprenant l'altitude sont dans l'annexe 12.

Les modèles de Shapley comprennent trois dimensions.

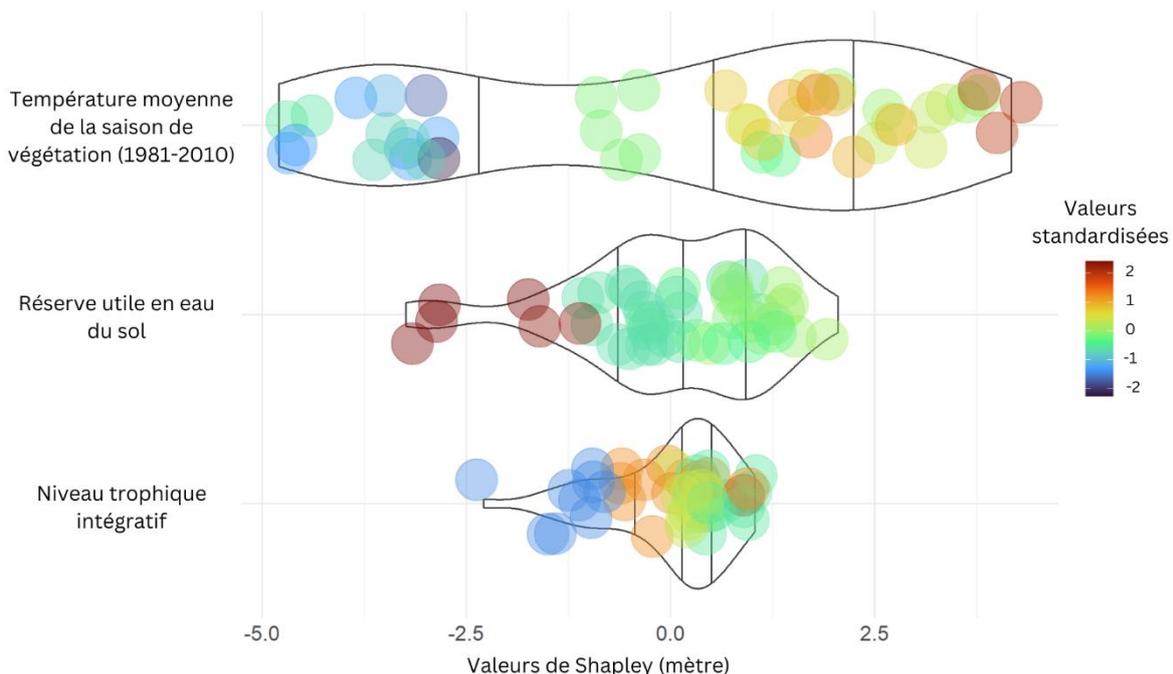
La première, l'abscisse, présente les variables comprises dans les modèles B et D. Lorsqu'il y en a plusieurs sur une même figure, elles sont présentées selon un ordre croissant d'influence.

La deuxième, l'ordonnée, exprime les valeurs de Shapley. Ces valeurs indiquent dans quelle mesure chaque variable contribue à ce qu'un individu ait un indice de productivité supérieur ou inférieur à la moyenne. Les individus, les 46 placettes, sont représentées, sous forme de points, le long de cet axe de valeurs de Shapley, en face de chaque variable.

La troisième dimension est la couleur de ces points. Ils sont colorés selon un gradient représentant leurs valeurs standardisées. La standardisation est effectuée sur les valeurs de chaque facteur. Toutes les variables standardisées sont ensuite étalées le long d'un gradient de couleur commun.

### 4.2.5.1 Modèle B

Les influences des trois facteurs utilisés dans la construction du modèle B sont exprimées grâce aux valeurs de Shapley (Figure 33). Ces valeurs permettent d'obtenir des informations sur l'impact de chacun de ces facteurs sur la productivité.



**Figure 33.** Répartition des individus selon leur valeur de Shapley, pour chaque facteur du modèle B.

Tout d'abord, une relation positive significative est relevée entre la température moyenne de la saison de végétation et l'indice de fertilité. Cette relation peut expliquer une diminution de la hauteur dominante pouvant atteindre jusqu'à 5 mètres à l'âge de 30 ans dans des conditions défavorables, ou, à l'inverse, un gain de près de 3 mètres dans des conditions optimales.

En observant le jeu de données (Annexe 5) avec les informations fournies les valeurs de Shapley, il est possible de déterminer que 12,7 °C constitue une limite critique en terme de température moyenne de la saison de végétation. En effet, la quasi-totalité des placettes situées en dessous de cette température ne dépasse pas 11 mètres de hauteur dominante à 30 ans. En revanche, au-delà de cette température, seules les placettes avec des conditions édaphiques défavorables, discutées ci-dessous, ne dépassent pas 15 mètres de hauteur dominante à 30 ans.

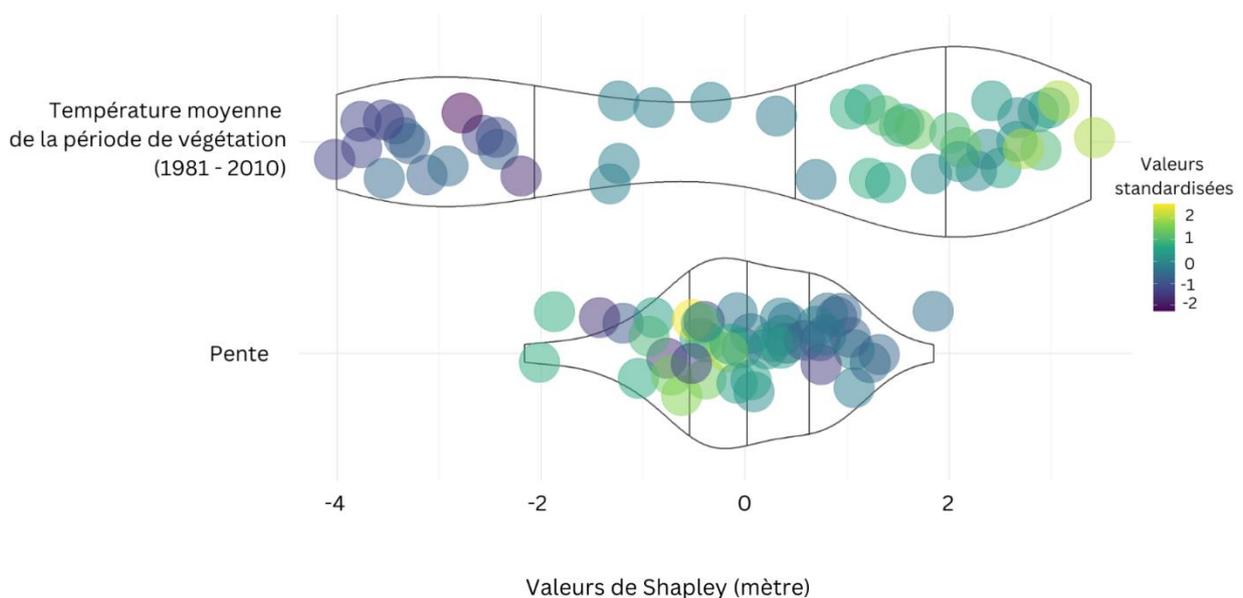
Ensuite, une relation positive est observée entre la teneur en eau des sols et la productivité du bouleau pubescent. Les valeurs les plus basses, pouvant représenter une contrainte forte en terme de réserve d'eau, réduisent l'indice de fertilité d'environ un mètre. En revanche, des valeurs plus élevées, considérées comme ne posant aucune contrainte, peuvent augmenter cet indice de près de deux mètres.

Il est important de noter que cette relation n'est pas linéaire. Lorsque la teneur en eau atteint des niveaux très élevés, bien au-delà des valeurs optimales précédemment discutées, l'indice de productivité diminue de près de quatre mètres.

Une relation en forme de cloche est également observée avec le niveau trophique intégratif. Les sols oligotrophes, avec des valeurs minimales, ont un effet négatif sur la productivité, la réduisant d'un à deux mètres. En revanche, les sols méso-oligotrophes, avec des valeurs standardisées plus élevées, ont un effet positif, bien que plus modéré, sur la productivité. Les sols mésotrophes, représentés en orange, influencent également la productivité de manière négative. Cependant, cette relation en cloche n'est pas parfaitement symétrique, car le sol eutrophe, avec la valeur standardisée la plus élevée, a un effet positif sur la productivité.

#### 4.2.5.2 Modèle D

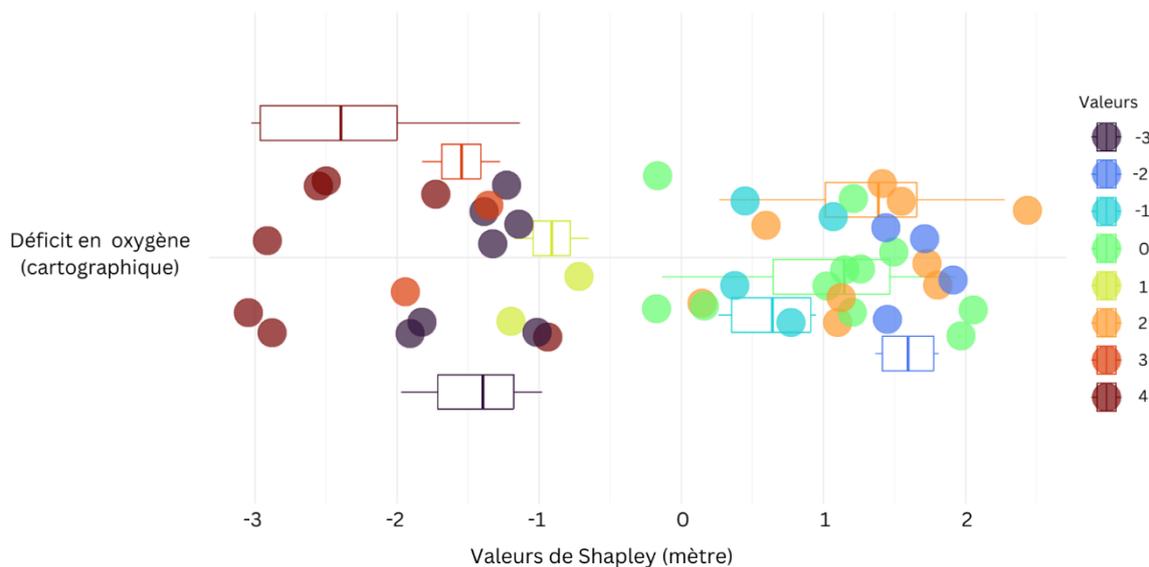
Le Modèle D se compose de deux variables quantitatives et d'une variable qualitative. Les contributions de ces variables à l'indice de productivité sont représentées sur les Figures 34 et 35.



**Figure 34.** Répartition des individus selon leur valeur de Shapley, pour chacun des facteurs quantitatifs du modèle D.

Dans le modèle D, la température est également le facteur le plus influent. La disposition des individus et leurs valeurs de Shapley permettent d'obtenir les mêmes informations que celles issues de l'analyse du modèle B.

Le facteur de pente, qui peut augmenter ou diminuer l'indice de productivité de deux mètres, a une relation moins évidente avec celui-ci. La productivité tend à augmenter avec la diminution de la pente, sauf pour les valeurs standardisées les plus basses, qui ont une valeur de Shapley négative.



**Figure 35.** Répartition des individus selon leur valeur de Shapley pour le facteur de déficit en oxygène.

Le déficit en oxygène du sol a une grande influence sur la productivité du bouleau pubescent (Figure 35).

Les sols avec un déficit de type « 4 » ont l'effet le plus négatif, pouvant réduire la hauteur dominante à 30 ans de deux à trois mètres. Les sols avec des déficits de type « 3 », « -3 » et « 1 » causent également une diminution, mais de un à deux mètres.

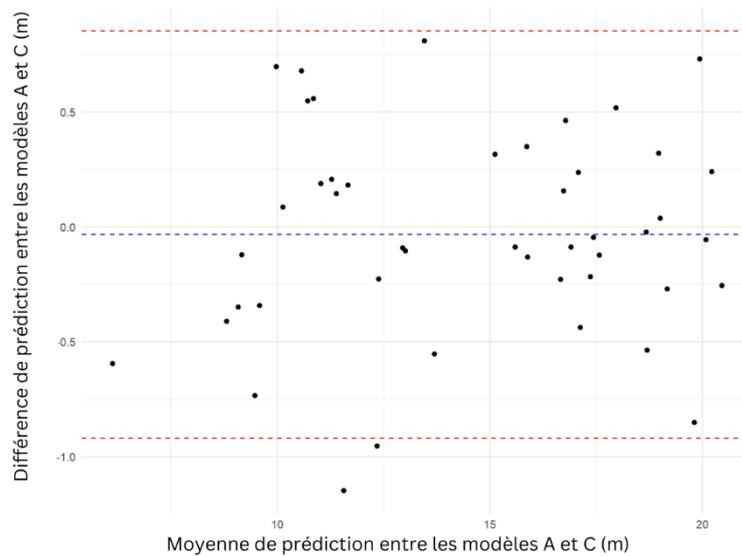
En revanche, les sols avec des déficits de type « -2 », « 0 » et « 2 » peuvent augmenter la productivité de un à deux mètres tandis que les sols de type « -1 » ont un effet positif plus modéré, généralement inférieur au mètre.

#### 4.2.6 Bland et Altman

Les diagrammes de Bland et Altman rapportent qu'il n'existe qu'une différence de l'ordre de la dizaine de centimètres entre les prédictions de modèles.

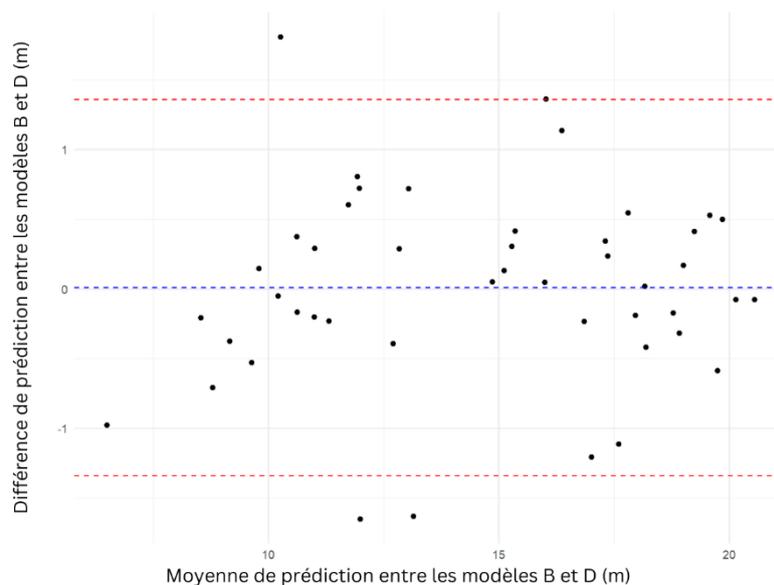
Ils illustrent, sur l'axe des abscisses, la différence entre les valeurs prédites par les deux modèles, et sur l'axe des ordonnées, la moyenne des prédictions des deux modèles. La ligne bleue représente la différence moyenne des prédictions, tandis que les lignes rouges montrent l'écart type de cette différence.

Le diagramme comparant les modèles A et C (Figure 36), utilisant la variable d'altitude, montre une différence moyenne de prédiction de -0,032 mètres. Cette différence reste relativement constante en fonction de la hauteur des individus. Cependant, une variation notable apparaît autour de 10 mètres. Pour les hauteurs inférieures à cette valeur, le modèle C tend à surestimer les hauteurs par rapport au modèle A. En revanche, pour les hauteurs légèrement supérieures à 10 mètres, c'est le modèle A qui tend à surestimer par rapport au modèle C.



**Figure 36.** Diagramme de Bland et Altman comparant les modèles A et C

Le diagramme de Bland et Altman comparant les modèles écologiques B et D (Figure 37) montre une différence moyenne de leurs prédictions, s'élevant à 0,010 mètre. Cette différence, bien que très faible, reste stable par rapport aux hauteurs moyennes prédites. Cependant, un biais apparaît pour les individus dont les hauteurs moyennes prédites sont inférieures à 10 mètres, où le modèle D tend à surestimer la hauteur.

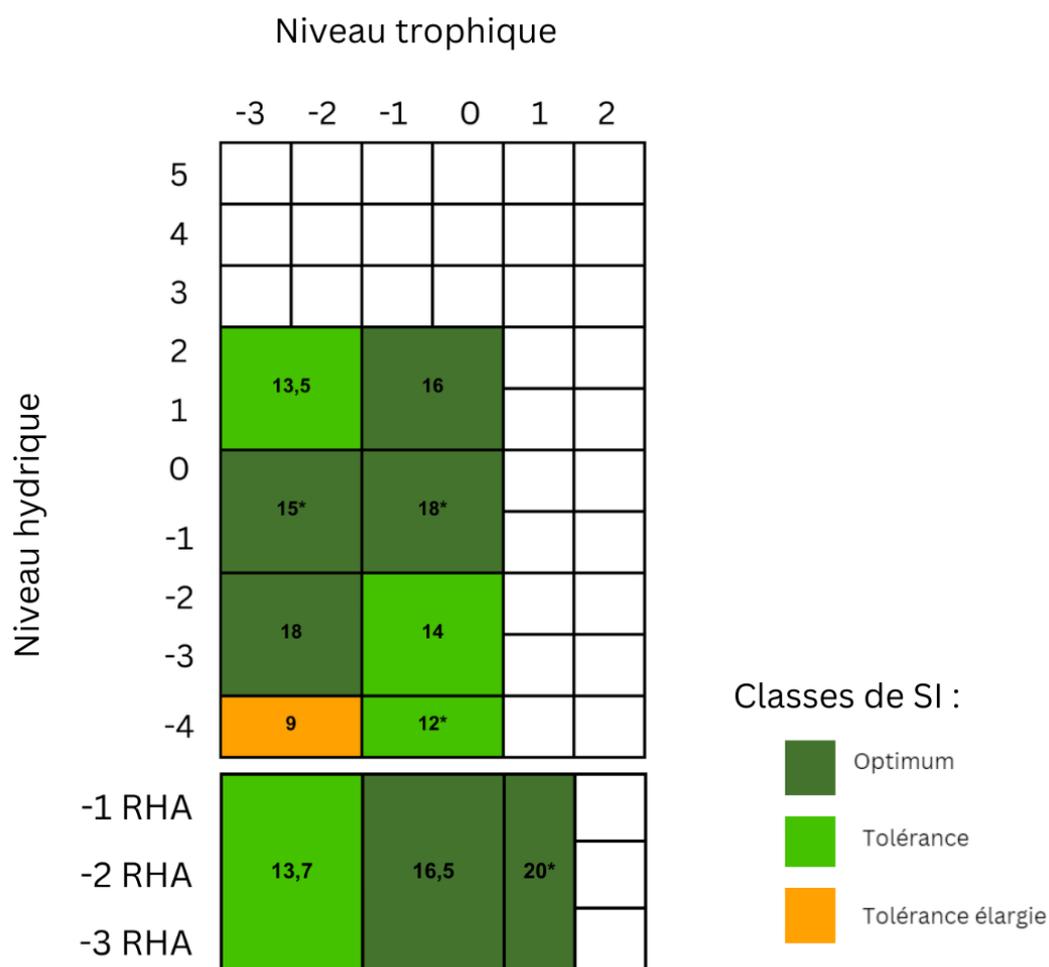


**Figure 37.** Diagramme de Bland et Altman comparant les modèles B et D

### 4.3 Matrice d'aptitude

La comparaison des indices de fertilité moyen par zones bioclimatiques met en avant deux zones (Annexe 13). Ces dernières sont l'Ardenne centro-orientale et la haute Ardenne, respectivement en tolérance et tolérance élargie, tandis que les autres zones sont en adéquation optimum. Cependant, considérer séparément ces zones reviendrait à travailler sur des échantillons trop petits (Annexe 14.). L'influence des zones bioclimatiques ne peut dès lors être obtenue que par discussion sur base des conclusions tirées des modèles de productivité B et D.

Les indices de fertilité moyens sont présentés au sein de la matrice dans la figure 38. Malgré les regroupements effectués, des moyennes réalisées sur un nombre trop bas d'échantillons restent présentes, amenant une certaine incertitude dans la matrice.



**Figure 38.** Représentation des indices de fertilité moyen (en mètre) par niveaux trophiques et hydriques regroupés. Une couleur est attribuée selon la classe d'aptitude relevée. Les moyennes pourvues d'une astérisque sont réalisées selon un nombre d'échantillon inférieur à trois, jugé trop faible.

L'affinement de la matrice d'aptitude sur base de conclusions tirées des modèles de productivité permet de palier cette incertitude, mais également l'imprécision issue des regroupements (Figure 39). Les conclusions principales sont les suivantes :

- Les placettes situées sous une limite de 12,7°C présentent une moins bonne productivité.
- Les niveaux trophiques méso-oligotrophes sont ceux permettant la meilleure productivité. Une différence de trois mètres est observée avec les niveaux oligotrophes et une différence d'un mètre avec le niveau mésotrophe.
- Les placettes présentent sur un sol mal drainé, sujet aux engorgements, présentent une mauvaise productivité. Une différence de trois mètres est observée entre les régimes hydriques alternatifs « -1 » et « -2 » d'un côté et le régime hydrique alternatif « -3 » de l'autre. Aussi le régime hydrique « -3 » est diminué de deux mètres par rapport au régime hydrique « -2 », tandis que le niveau « -1 » diminue de deux mètres par rapport au « 0 ». Le niveau marécageux est celui amenant à la plus mauvaise productivité.

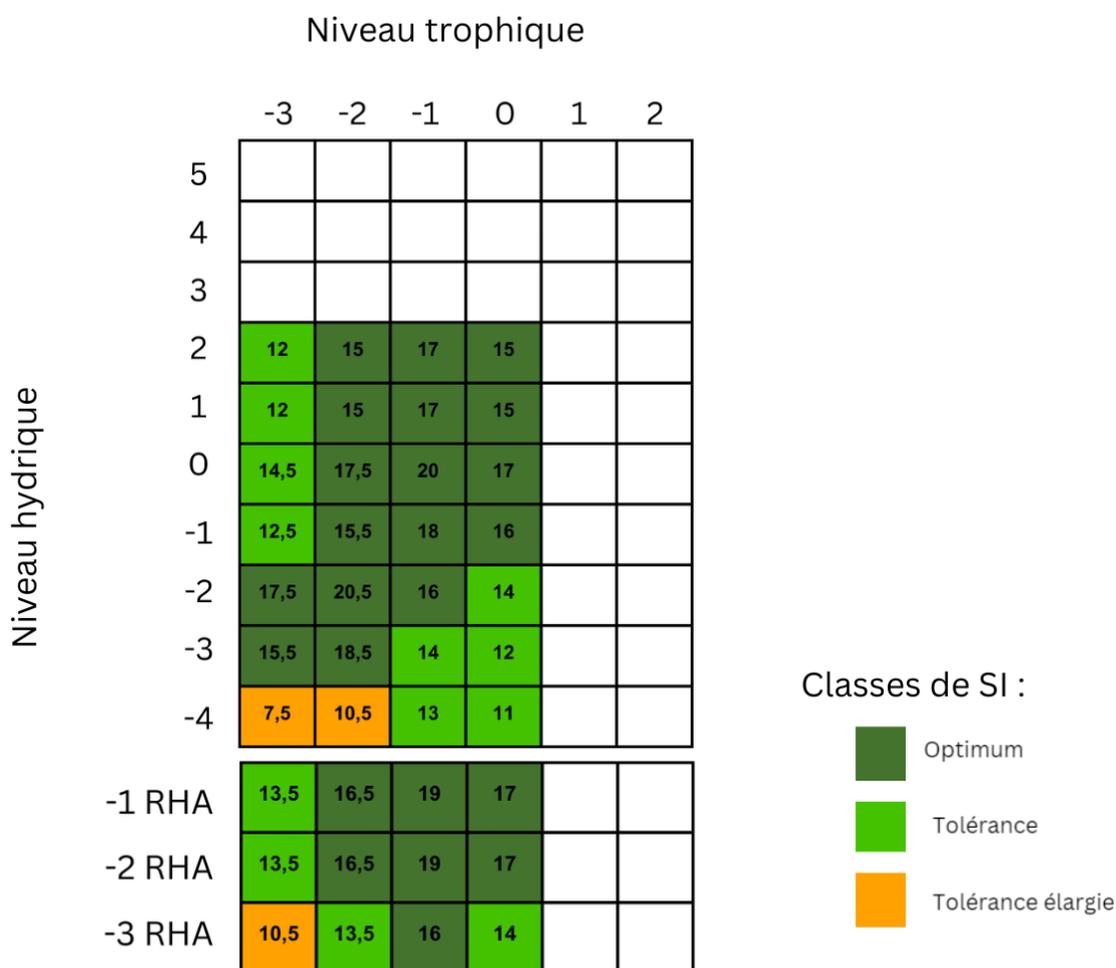


Figure 39. Matrice d'aptitude finale.

L'information climatique fournie par les modèles de productivité ne permet aucune distinction entre les zones bioclimatiques ; leur température moyenne de saison de végétation est toujours supérieure à la limite de 12,7°C (Van der Perre et al., 2015). L'information relative aux niveaux hydriques fournie par les modèles n'a pas permis de départager les niveaux hydriques « 1 » et « 2 ».

## 5 Discussion

### 5.1 Constitution de l'inventaire

La mise en place de l'inventaire a été complexifiée par le manque d'informations sur le bouleau pubescent dans les bases de données habituelles comme Forestimator et IPRFW. Il a donc fallu s'appuyer principalement sur des enquêtes. La similitude entre le bouleau pubescent et le bouleau verruqueux a rendu la tâche encore plus difficile. Cette ressemblance a conduit de nombreuses sources interrogées à ne pas aller au-delà de l'identification du genre, voire à confondre les deux espèces.

Parmi les sources consultées, celles possédant la plus grande expertise ont, malgré une couverture de superficie moindre, identifié le plus grand nombre de boulaies. Par exemple, près de dix proviennent uniquement de Mr. Claessens, tandis qu'une seule a été signalée grâce à l'encart publié dans la revue du SRFB. Ce constat suggère que la quantité de boulaies pubescentes est probablement sous-estimée et souligne également la méconnaissance et le manque d'intérêt pour cette espèce.

Ce désintérêt a néanmoins facilité l'obtention des accords des propriétaires et gestionnaires, peu préoccupés par les dommages que le carottage peut causer au bois (Nevalaine, 2005). Toutefois, certains se sont montrés moins coopératifs, notamment parce que les arbres recherchés pour établir un indice de productivité peuvent correspondre à ceux valorisés dans le cadre d'une sylviculture.

Finalement, le résultat de l'inventaire est mitigé. Il couvre une grande partie de la diversité écologique wallonne mais omet certaines zones essentielles pour une analyse autécologique complète, en grande partie à cause de leur petite superficie (Annexe 3). Par exemple, les sols carbonatés et les zones de la Thiérache et de la Basse Lorraine, moins étendues, n'ont pas été suffisamment représentés. Un effort d'échantillonnage plus conséquent aurait été souhaitable pour couvrir adéquatement ces zones. De plus, parmi ceux représentés, beaucoup d'écotopes ont moins de trois répliques, ce qui a amené à effectuer des regroupements dans l'écogramme et a réduit la précision des informations fournies. Malgré ces limites, l'échantillon était suffisamment grand pour établir des modèles significatifs et dégager les grandes lignes de l'autécologie de l'essence.

### 5.2 Application du protocole

L'application du protocole de cette étude a conduit à l'utilisation de certaines pratiques dont les résultats méritent d'être soulignés.

Tout d'abord, le recours combiné de mesures écologiques sur le terrain et par cartographie a permis de tirer parti des avantages de ces deux techniques. La collecte de données sur le terrain a été très appréciée pour sa précision, notamment pour délimiter les stations forestières. Les relevés cartographiques ont, quant à eux, été valorisés pour leur rapidité d'obtention et pour leur capacité à offrir un point de vue supplémentaire sur les conditions écologiques.

Ensuite, la distinction entre le bouleau pubescent et le bouleau verruqueux a été considérablement facilitée grâce à l'utilisation d'une clé de sélection (cf. 3.4.1.3.). Cette méthode a permis d'obtenir un taux élevé de réussite lors de la validation finale par DNPH. Étant donné le temps nécessaire pour effectuer ce test, il serait intéressant de vérifier statistiquement si, avec l'utilisation de la clé de sélection et un niveau d'expertise adéquat, il serait possible de se passer de la validation par DNPH.

Enfin, le prélèvement de quatre à six carottes par placette a été très utile pour réduire les biais de datation. Toutefois, cette méthode a aussi entraîné une étape particulièrement éprouvante en raison de la répétitivité et du caractère chronophage du traitement d'un grand nombre de carottes.

## 5.3 Autécologie du bouleau pubescent

### 5.3.1 Explicabilité et biais des différents modèles

La mise en relation des conditions stationnelles avec l'indice de productivité a permis de développer plusieurs modèles, dont quatre aux applications différentes ont été retenus. Ces modèles expliquent une proportion similaire de la variabilité de l'indice de fertilité, comprise entre 54,5 % et 58 %.

Le pouvoir prédictif de ces modèles, mesuré par un  $R^2$  de validation moyen obtenu par bootstrap, varie de 0,40 à 0,44, ce qui correspond à la moyenne des performances habituellement observées (Bontemps & Bouriaud, 2014). La légère différence dans ces valeurs s'explique par l'utilisation de l'altitude à la place de la température moyenne de la saison de végétation. Ainsi, le fait que les données écologiques soient relevées sur le terrain ou extraites de cartographies n'affecte pas significativement le pouvoir prédictif des modèles. Cette équivalence est d'autant plus évidente dans les graphiques de Bland et Altman, qui montrent à quel point les prédictions de ces deux types de modèles sont proches.

Il est cependant important de noter que les  $R^2$  de validation moyens présentent des écarts-types significatifs, allant de 18 % à 23 %. Une telle variabilité peut être due, certes, à un nombre insuffisant d'itérations lors de l'opération de bootstrap, mais aussi à un nombre réduit de données d'entraînement, ce qui exclut une partie de la variabilité de la population.

De plus, le choix de la zone d'étude limite la possibilité d'extrapoler les modèles. Idéalement, cette zone devrait permettre à chaque facteur pouvant influencer l'indice de productivité de varier indépendamment des autres. Cependant, dans ce cas, les données climatiques et trophiques sont toutes liées à un gradient altitudinal. Ainsi, les stations en haute altitude sont aussi celles où les précipitations sont les plus abondantes, où les températures sont les plus basses et où la fertilité des sols est la plus faible.

Un autre biais important à noter est celui lié à l'âge des arbres, comme en témoigne le coefficient de détermination élevé (0,66) entre l'âge et l'indice de fertilité. Bien que ce biais soit courant dans ce type d'étude (Duchesne et al., 2019), il limite la capacité des facteurs stationnels à expliquer une partie significative de la variabilité de l'indice de fertilité. Cependant, il est important de relativiser cet impact. En effet, les bouleaux laissés sur pied plus longtemps peuvent l'être en raison d'une croissance limitée, attribuable à des conditions stationnelles médiocres. À l'inverse, les bouleaux issus de stations plus productives sont généralement récoltés à un âge plus jeune.

En tenant compte de ces biais, il a néanmoins été possible de tirer des conclusions générales prudentes sur l'autécologie du bouleau pubescent.

## 5.3.2 Interprétation de l'influence des facteurs

Les différents modèles réalisés ont mis en évidence l'influence de divers facteurs sur l'indice de productivité du bouleau pubescent, soulignant ainsi leur importance pour l'étude de son autécologie. Ces facteurs, identifiés dans les modèles écologiques B et D, concernent les ensembles climatique, pédologique et topographique.

### 5.3.2.1 Influence des facteurs climatiques et de l'altitude

Parmi les différents facteurs climatiques étudiés, la température moyenne de la saison de végétation a été identifiée comme étant le plus significatif à deux reprises (Tableau 16), rappelant le résultat obtenu au nord de son aire de distribution par Harr et al. (2021). Les modèles intégrant cette variable se sont révélés plus précis que ceux basés sur l'altitude, laquelle est généralement favorisée dans ce type d'étude (Körner, 2007).

En outre, la température moyenne de la saison de végétation est plus influente que les autres facteurs dans ces modèles, affectant la productivité sur une large gamme de valeurs de Shapley (Figure 33 ; 34). Les placettes sont polarisées autour d'une valeur seuil de 12,7°C. Celles situées sous cette température sont presque toutes peu productives contrairement à celles au-dessus de cette valeur. Cette corrélation laisse suggérer que, comme annoncé par Gudmandsottir et Sigurdsson en 2005, le bouleau pubescent trouve son optimum de température pour sa photosynthèse dans des zones plus chaudes que celle de sa distribution.

L'importance de la chaleur pour le bouleau pubescent est telle que, malgré sa réputation d'intolérance aux sécheresses estivales et aux canicules (Atkinson, 1992 ; Petit et al., 2017a), cette essence est favorisée dans les zones où le bilan hydrique estival est le plus faible. Cela suggère que le régime de précipitations en Wallonie serait assez constant et conséquent pour ne pas stresser le bouleau pubescent.

### 5.3.2.2 Influence des facteurs pédologiques

#### 5.3.2.2.1 Potentiel hydrique du sol

Le bouleau pubescent se développe principalement sur une variété de sols au drainage pauvre, présentant une nappe phréatique temporaire ou permanente (Figure 26.). En plus de sa présence, le potentiel hydrique des sols définit également sa productivité (Figure 39).

Ce potentiel peut être représenté par la capacité de stockage en eau du sol, le deuxième facteur le plus influent du modèle B (Figure 33). Les valeurs de Shapley associées à ce modèle permettent de souligner une sensibilité, bien que légère, du bouleau pubescent sur les sols ayant une forte contrainte de stockage en eau (de 70 à 100 mm). Il souligne également une sensibilité, bien plus importante, sur les sols à forte capacité de stockage en eau. Cependant, cette baisse n'est pas due à un excès d'eau, mais plutôt à un manque d'aération du sol.

#### 5.3.2.2.2 L'aération du sol

Bien que le bouleau pubescent puisse mieux tolérer que d'autres essences des conditions d'anaérobie (Hytönen et al., 2014 ; Petit et al., 2017), une bonne aération reste essentielle pour son développement optimal (Figure 35). Le facteur de déficit en oxygène est d'ailleurs le deuxième plus influent du modèle D. Ce manque d'oxygène dans le sol peut survenir sur un sol ayant une texture à trop faible porosité ou lorsqu'il est gorgé d'eau (Claessens, 1999).

La première hypothèse n'a pas pu être directement vérifiée dans le cadre de cette étude. Bien que la texture des sols ait donné des résultats intéressants lors de la sélection des variables pour les modèles C et D (Annexe 11), elle n'a finalement pas été retenue. Ce choix est dû à un biais observé entre la texture des sols et la température. En effet, les sols sableux se trouvent dans des zones chaudes, tandis que les sols tourbeux se situent dans des zones froides (Annexe 8). De plus, les autres variables liées à la texture couvrent seulement une petite gamme de sols (cf. présentation des variables).

La seconde hypothèse a été confirmée (Figure 35). Il existe deux types d'engorgement à distinguer, à savoir l'engorgement permanent et l'engorgement temporaire. Dans ces deux cas, les sols classés comme extrêmement humides et très humides influencent négativement sur l'indice de productivité. A l'inverse des sols classés comme humides à modérément secs favorisent la productivité (Wampach et al., 2017).

Par conséquent, il est possible de définir que, malgré ce qui est avancé par la littérature scientifique, la productivité du bouleau pubescent peut être favorisée dans les zones à nappe phréatique temporaire présentant un risque de déficit hydrique estival, si cela lui permet d'éviter une situation d'anaérobie.

#### 5.3.2.2.3 Apport minéral du sol

Comme expliqué précédemment (cf. 5.3.1.), il est difficile de discuter de l'évolution de l'indice de fertilité en fonction des niveaux trophiques. Cependant, le fait qu'une station oligotrophe située en zone chaude ait une influence similaire à celle des autres stations acides suggère que l'effet du niveau trophique, tel que mesuré par les valeurs de Shapley, est relativement indépendant des facteurs climatiques (Figure 33).

Il est donc possible d'examiner la variation de la productivité en fonction des niveaux trophiques à l'aide des valeurs de Shapley (voir Figure 33). Comme attendu (Petit et al., 2017), les sols oligotrophes ont un impact négatif sur la croissance du bouleau pubescent, tandis que les sols méso-oligotrophes favorisent cette croissance. Les sols mésotrophes, avec leur influence plus variable, semblent représenter une zone de transition dans la niche trophique du bouleau pubescent, ce qui pourrait expliquer l'absence presque totale de bouleaux en zones calcaires.

Cette interprétation est conforme à la classification française de la gamme trophique du bouleau pubescent (Rameau et al., 2018). Toutefois, il est important d'être prudent, car une placette a été trouvée sur un sol eutrophe en situation optimale, et les valeurs de Shapley soulignent l'influence positive de ce sol.

Cette prudence est justifiée par plusieurs éléments. D'une part, de nombreux écotopes mésotrophes se trouvent en situation optimale (Figure 39). D'autre part, l'absence de bouleaux sur sol calcaire pourrait être due à un effort d'échantillonnage inapproprié (Annexe 3). Finalement, la variation des valeurs de Shapley est relativement faible, ce qui indique que le facteur trophique a une influence plutôt limitée (Figure 33). Ce point est appuyé par Kalashnikova et al. (2021) qui présentent les mécanismes d'adaptation des bouleaux pubescents et verruqueux sur des sols particulièrement alcalines.

### 5.3.2.3 Topographie

Dans le modèle D, la pente est sélectionnée comme un facteur clé pour intégrer l'aspect topographique, alors que le modèle B ne retient pas ce type de facteur (Figure 33). Cette différence pourrait s'expliquer par les variations observées entre les valeurs des mesures directes de la pente sur le terrain et le calcul de cette variable par cartographie (Tableau 10).

L'évolution contrastée de l'indice de fertilité en fonction de l'importance de la pente s'explique par le fait qu'elle reflète deux facteurs influents sur l'autécologie du bouleau pubescent, à savoir l'apport thermique et l'aération du sol (Figure 34). Ainsi, dans certains cas, une pente trop abrupte peut indiquer un emplacement défavorable, tel qu'un emplacement sur un versant Nord ou dans un bas de pente d'une vallée encaissée. Pour d'autres, elle peut indiquer une zone d'accumulation ou de stagnation d'eau, créant des conditions d'anaérobie.

## 5.4 Apports de l'étude à la connaissance des boulaies pubescentes

### 5.4.1 Facteur Climatique

**Tableau 17.** Influence du climat sur la classe d'aptitude.

| Température moyenne de la période de végétation | Aptitude actualisée | Facteur aggravant   |
|---|---------------------|---|
| < 12,7°C  | Tolérance élargie   | Sol au drainage pauvre ( i ) ou présentant une couche de matière organique supérieure à 40 cm (sols tourbeux et paratourbeux) |
| > 12,7°C  | Optimum             |   |

Les zones bioclimatiques ayant toutes une température moyenne de saison de végétation supérieure à 12,7°C (Van der Perre et al., 2015), elles sont toutes considérées comme étant en optimum d'adéquation pour le bouleau pubescent.

### 5.4.2 Facteur trophique

**Tableau 18.** Influence de la fertilité sur la classe d'aptitude.

| Niveaux trophiques | Aptitude actualisée | Facteur aggravant                        |
|--------------------|---------------------|--|
| -3                 | Tolérance           | Sols ayant un drainage de classe g ou i. |
| -2                 | Optimum             |  |
| -1                 |                     |  |
| 0                  |                     |  |

Comme discuté précédemment, cette étude ne permet pas de s'exprimer sur l'aptitude du bouleau pubescent sur les sols calcaires.

### 5.4.3 Facteur hydrique

Tableau 19. Influence du drainage sur la classe d'aptitude.

| Classes de drainage | NH correspondant                          | Aptitude actualisée |
|---------------------|---|---------------------|
| g<br>i              | -3RHA<br>-4<br>-3                         | Tolérance           |
| h<br>d<br>c         | -2RHA<br>-1RHA<br>-2<br>-1<br>0<br>1<br>2 | Optimum             |

Comme c'est le cas pour les niveaux trophiques, cette étude ne permet pas de s'exprimer sur l'aptitude du bouleau pubescent sur les niveaux hydriques relatifs à un drainage bon ou excessif.

### 5.4.4 Changements climatiques

Compte tenu de l'incertitude liée aux changements climatiques à venir, la stratégie de diversification des essences forestières par la promotion du bouleau pubescent offre de nombreux avantages (cf. 1.1.3. ; cf. 1.3.3.7.). Les grandes lignes de son autécologie mises en lumière par cette étude appuient l'hypothèse de la pertinence de cette approche. En effet, la productivité du bouleau pubescent est principalement influencée positivement par la température. Étant donnée la corrélation existante entre les données météorologiques wallonnes, cette relation suggère que, malgré sa réputation d'essence sensible aux sécheresses estivales (Atkinson, 1992 ; Petit et al., 2017a), le bouleau pubescent atteint son optimum de croissance dans les régions où le bilan hydrique estival est le plus faible.

Cependant, cette influence positive est relativisée par un potentiel facteur limitant, le stockage en eau du sol. En effet, les stations présentant une contrainte plus élevée montrent déjà une influence négative de ce dernier sur la productivité. Ainsi, les sécheresses estivales, accentuées par les changements climatiques, pourraient être particulièrement ressenties lorsqu'elles sont associées à un sol dont la nature (texture, structure, granulométrie, ...) ne permet pas l'obtention d'une réserve utile suffisante (Atkinson, 1992 ; Petit et al., 2017a).

Bien sûr, les grandes lignes de l'autécologie du bouleau pubescent dégagées dans cette étude ne couvrent pas tous les aspects des changements climatiques qui pourraient l'affecter. En effet, une pollution atmosphérique accrue pourrait poser problème, de même qu'une augmentation des ravageurs favorisée par des conditions climatiques plus douces (Harr et al., 2021). En outre, une concurrence accrue avec d'autres essences indigènes de Belgique, qui pourraient se replier sur des stations plus humides, pourrait également se produire.

## 6 Limites et perspectives

Cette étude présente les principaux aspects de l'autécologie du bouleau pubescent, mais elle omet certaines dimensions essentielles qui mériteraient une attention particulière.

Tout d'abord, la taille de l'échantillon s'avère insuffisante, ce qui limite la précision dans la définition de la matrice d'aptitude du bouleau pubescent. De plus, l'effort d'échantillonnage n'a pas été suffisamment étendu dans certaines zones climatiques et écotopes, omettant ainsi des populations de bouleaux pubescents supposément présentes.

Le cas des écotopes aux sols secs et xériques mérite une considération particulière, car le bouleau pubescent n'y est généralement pas attendu (Atkinson, 1992 ; Beck et al., 2016 ; Petit et al., 2017a). Toutefois, cette étude n'a pas été conçue pour démontrer l'exclusion du bouleau pubescent de ces types de sols. Un protocole plus approprié consisterait à croiser la carte de distribution des bouleaux (Lisein et al., 2022a) avec les niveaux hydriques correspondants. Seule l'absence de bouleaux pubescents à la suite de cet échantillonnage permettrait de valider son exclusion.

Ensuite, la température ayant été identifiée comme un facteur climatique majeur de la productivité du bouleau pubescent, il serait judicieux de mener une analyse dendrochronologique, à l'instar de l'étude de Harr et al. (2021), mais appliquée au contexte de la Wallonie. Une telle investigation permettrait non seulement de vérifier si les mêmes conclusions peuvent être tirées quant à l'influence des variables climatiques au fil des années, mais également de valider l'hypothèse de la résilience du bouleau pubescent face aux changements climatiques.

En outre, il est important de noter que l'indice de productivité a été calculé à partir de fonctions paramétrées pour le bouleau verruqueux. Il serait donc judicieux de développer des courbes de croissance spécifiques au bouleau pubescent, afin de valider cette hypothèse.

Enfin, comme évoqué précédemment, la Wallonie présente un climat et une fertilité de ses sols organisés autour d'un gradient altitudinal. Reproduire cette étude dans une zone où chacun de ces facteurs pourrait être isolé permettrait de s'assurer de la robustesse et de la validité des résultats obtenus.

## 7 Conclusion

Cette étude permet l'identification des grandes lignes de l'autécologie du bouleau pubescent en Wallonie, en revisitant les hypothèses tenues par Petit et al. (2017a) ainsi qu'Atkinson (1992). Parmi les différents facteurs environnementaux relevés, c'est la température de la saison de végétation qui s'est avéré être le plus influent pour sa productivité. Les facteurs hydriques, en particulier la qualité du drainage, présentent également une importance non négligeable, tandis que l'influence du niveau trophique est relativisée. Ces facteurs permettent, dans les limites découlant de cette étude, de définir le modèle de niche ainsi que la matrice de productivité du bouleau pubescent, identifiant les zones propices à la production de bois d'œuvre. Également, il est admis que l'usage de données écologiques cartographiques ou collectées sur le terrain n'impacte pas la qualité des résultats.

Finalement, à la lumière de ses relations avec son environnement, il est possible de poser avec plus de certitudes l'hypothèse suivante : Le bouleau pubescent serait une essence candidate pertinente pour la diversification des forêts, permettant d'apporter plus de résilience face aux changements climatiques futurs, notamment dans les zones où la disponibilité en eau du sol est assurée.

## 8 Contribution personnelle

Tout d'abord, l'étudiant, sous l'encadrement de ses promoteurs, a défini les grandes lignes de son travail de fin d'études. Il a ensuite élaboré son protocole de terrain, mobilisé différentes sources pour constituer un inventaire varié de boulaies, et appliqué son protocole à 46 placettes de cet inventaire. Il a également extrait le reste des données nécessaires à son étude, les données cartographiques, avec l'appui de M. Jonathan Lisein pour les données climatiques. Ensuite, il a transformé certaines données récoltées pour constituer le jeu de données final de son analyse, notamment en traitant les carottes afin de déterminer l'âge des placettes.

Par la suite, sous les conseils de M. Yves Brostaux, il a réalisé une analyse statistique de ces données, ce qui lui a permis d'obtenir les résultats qu'il a ensuite discutés. Enfin, il a rédigé le texte de son travail, en s'appuyant sur les retours réguliers de ses promoteurs.

## 9 Bibliographie

- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T. & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95–111. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
- Alderweireld, M., Brunay, F., Pitchugin M., & Lecompte, H. (2015). *Inventaire forestier wallon. Résultats 1994-2012*. SPW/EDIWALL, Belgique. ISBN : 978-2-8056-0171-2.
- Altman, D. G., & Bland J., M. (1983). Measurement in Medicine: The Analysis of Method Comparison Studies, *Journal of the Royal Statistical Society Series D: The Statistician*, 32 (3), 307–317, <https://doi.org/10.2307/2987937>
- Araminienė, V., Varnagirytė-Kabašinskienė, I., & Stakėnas, V. (2017). Birch tree response to different environmental and meteorological conditions in Lithuania. *Acta Biol. Univ. Daugavp.*, 17 (2): 133 – 140.
- Atkinson, M., & An, C. (1986). A reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens*. *Watsonia*, 16, 76–76.
- Atkinson, M. D. (1992). *Betula Pendula* Roth (*B. Verrucosa* Ehrh.) and *B. Pubescens* Ehrh. *The Journal of Ecology*, 80(4), 837. <https://doi.org/10.2307/2260870>
- Baar, F., Auquièrre, P., Balleux, P., Barchman, G., Debois, C., de Wouters, P., Graux, G., Letocart, M., & Van Driessche, I. (2008). Sylviculture Pro Silva : définitions, objectifs et mesures sylvicoles préconisées. *Forêt Wallonne*, 95, 10-25.
- Badeau, V., Dupouey, J.-L., Cluzeau, C., & Drapier, J. (2007). Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 3, 62-66.
- Beck, P., Caudullo, G., de Rigo, D., & Tinner, W. (2016). *Betula pendula*, *Betula pubescens* and other birches. *European Atlas of Forest Tree Species*, 1, 70-73. <https://doi.org/10.2760/776635>
- Biecek, P. (2018). DALEX: Explainers for Complex Predictive Models in R. *Journal of Machine Learning Research*, 19(84), 1-5. <https://jmlr.org/papers/v19/18-416.html>
- Biggs, C. R., Yeager, L. A., Bolser, D. G., Bonsell, C., Dichiera, A. M., Hou, Z., Keyser, S. R., Khursigara, A. J., Lu, K., Muth, A. F., Negrete, Jr. B., & Erisman, B. E. (2020). Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere*, 11(7). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3184>
- Bontemps, J.-D., Hervé, J.-C., & Dhôte J.-F. (2009). Long-term changes in forest productivity: a consistent assessment in even-aged stands. *Forest Science*, 55 (6), 549-564.
- Bouriaud, L., Marzano, M., Lexer, M., Nichiforel, L., Reyer, C., Temperli, C., Peltola, H., Elkin, C., Duduman, G., Taylor, P., Bathgate, S., Borges, J. G., Clerkx, S., Garcia-Gonzalo, J., Gracia, C., Hengeveld, G., Kellomäki, S., Kostov, G., Maroschek, M., & Hanewinkel, M. (2015). Institutional factors and opportunities for adapting European forest management to climate change. *Regional Environmental Change*, 15(8), 1595–1609. <https://doi.org/10.1007/s10113-015-0852-8>
- Bouzidi, Z., Hocine, A., & Ouzemmour, T. (2001). Découverte des Connaissances dans les Bases de Données: Une approche centrée objet. *Revue d'Information Scientifique et Technique*, 11. <https://doi.org/10.4314/rist.v11i2.26693>

- Brang, P., Spathelf, P., Larsen, J. B., Bauhus, J., Boncčina, A., Chauvin, C., Drössler, L., García-Güemes, C., Heiri, C., Kerr, G., Lexer, M. J., Mason, B., Mohren, F., Mühlethaler, U., Nocentini, S., & Svoboda, M. (2014). Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 87(4), 492–503. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu018>
- Brown, M.T., & Wilkins, D.A. (1985a) Zinc tolerance in *Betula*. *New Phytologist*, 99, 91-100.
- Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V., & Brueggemann, W. (2015). Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environ. Exp. Bot.*, 111, 91–113.
- Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P. W., Trisos, C., Romero, J., Aldunce, P., Barrett, K., Blanco, G., Cheung, W. W. L., Connors, S., Denton, F., Diongue-Niang, A., Dodman, D., Garschagen, M., Geden, O., Hayward, B., Jones, C., ... Péan, C. (2023). *IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. (First). Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC).* <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
- Canty, A., & Ripley, B. (2022). boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-28.1.
- Carmean, W. H. (1971). Site index curves for black, white, scarlet, and chestnut oaks in the Central States. *Research Paper NC-62. St. Paul, MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station*, 62. <https://research.fs.usda.gov/treesearch/10583>
- Castagneri, D., Vacchiano, G., Hackett-Pain, A., DeRose, R. J., Klein, T., & Bottero, A. (2022). Meta-analysis Reveals Different Competition Effects on Tree Growth Resistance and Resilience to Drought. *Ecosystems*, 25(1), 30–43.
- Caudullo, G., Welk, E., & San-Miguel-Ayanz, J. (2017). Chorological maps for the main European woody species. *Data in Brief*, 12, 662-666. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007>
- Claessens, H. (1999). *Conception d'un catalogue des stations dans le cadre de la gestion intégrée des forêts hydrophiles: : application à l'aulne glutineux (Alnus glutinosa (L.) Gaertn.) en Région wallonne*. Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, 302 pp + annexes.
- Claessens, H. (2016). Quelques considérations pour adapter nos forêts aux changements climatiques. *Silva Belgica*, 20-29.
- Claessens, H., Claessens, L., Longrée, C., Nivelles, L., Tahir, B., Lisein, J., & Lecomte, H. (2017). Près de 20 ans après sa grave crise sanitaire, où en est la hêtraie ardennaise ? *Forêt.Nature*, 142, 30-36.
- Claessens, H., Prévot, C., & Lisein, J. (2021). *Guide d'interprétation de la flore indicatrice en forêt*. 384p. Marchen-Famenne : Forêt.Nature. ISBN : 978-2-960-1945-5-5.
- Davison, A. C. & Hinkley, D. V. (1997). *Bootstrap Methods and Their Applications*. Cambridge University Press, Cambridge. ISBN 0-521-57391-2
- De Mil, T., Vannoppen, A., Beeckman, H., Van Acker, J., & Van den Bulcke, J. (2016). A field-to-desktop toolchain for X-ray CT densitometry enables tree ring analysis. *Annals of Botany*, 117, 1187–1196. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw063>
- De Mil, T., & Van den Bulcke, J. (2023). Tree core analysis with X-ray computed tomography. *Environnement*. doi:10.3791/65208

- Dhôte, J.-F. (1997). Effet des éclaircies sur le diamètre dominant dans des futaies régulières de Hêtre ou de Chêne sessile. *Revue forestière française*, 49 (6), 557-578.
- Diéguez-Aranda, U., Grandas-Arias, J., Álvarez-González, J., & Gadow, K. (2006). Site quality curves for birch stands in north-western Spain. *Silva Fennica*, 40(4). <https://doi.org/10.14214/sf.319>
- Direction de la Nature et de l'Eau du Département de l'Etude du Milieu naturel et agricole (DEMNA/DNE), Jardin botanique national de Belgique ( JBNB), Association pour l'Etude de la Floristique ( AEF ) & Unité de Gestion des Ressources forestières et des Milieux naturels de la Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux ( GRFMN - Ulg Gembloux Agro Bio Tech ) (nd.). *Betula pubescens. Atlas de la Flore en Wallonie : cartes provisoires*. Namur : Service Public de Wallonie. <https://biodiversite.wallonie.be/fr/atlas-en-ligne.html?IDD=6056&IDC=807> (consulté le 22/07/2024)
- Dreyer, E., Montpied, P., Epron, D., & Collet, C. (2010). Ombre et forêts: Pourquoi certaines essences sont-elles plus tolérantes à l'ombre que d'autres lors des phases de régénération ? *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, 27(28), 43–51.
- Dubois, H., Verkasalo, E., & Claessens, H. (2020). Potential of Birch (*Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.) for Forestry and Forest-Based Industry Sector within the Changing Climatic and Socio-Economic Context of Western Europe. *Forests*, 11(3), 336. <https://doi.org/10.3390/f11030336>
- Dubois, H., Claessens, H. & Ligot, G. (2021). Towards Silviculture Guidelines to Produce Large-Sized Silver Birch (*Betula pendula* Roth) Logs in Western Europe. *Forests*, 12(5), 599. <https://doi.org/10.3390/f12050599>
- Dubois, H. (2022). Le bouleau (*Betula pendula* Roth et *B. pubescens* Ehrh.), essence d'avenir en Europe occidentale ? Thèse de doctorat, Gembloux Agro-Bio Tech – Université de Liège, Gembloux, 178.
- Dubois, H., Layon, J. & Claessens, H. (2023). *Sylviculture du bouleau, l'essence montante de l'europe occidentale*. Ed. Forêt.Nature, Belgique, 144p.
- Duchesne, L., Houle, D., Ouimet, R., Caldwell, L., Gloor, M., & Brienen, R. (2019). Large apparent growth increases in boreal forests inferred from tree-rings are an artefact of sampling biases. *Scientific Reports*, 9(1), 6832. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43243-1>
- Duvigneaud, P. (1974). *La synthèse écologique : populations, communautés, écosystèmes, biosphère, noosphère*. Paris, Doin, 296 p.
- Enzmann, J., Schwartz, M., Jain, N., & Kraft, S. (2023). descr: Descriptive Statistics. R package version 1.1.8. <https://CRAN.R-project.org/package=descr>
- Eriksson, H., Johansson, U. & Kiviste, A. (1997). A site-index model for pure and mixed stands of *Betula pendula* and *Betula pubescens* in Sweden. *Scand. J. For. Res.*, 12, 149–156.
- Evans, J.S., Murphy, M., A., (2023). spatialEco. R package version 2.0-2. <https://github.com/jeffrejevans/spatialEco>
- Falk, W., & Hempelmann, N. (2013). Species Favourability Shift in Europe due to Climate Change: A Case Study for *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* (L.) Karst. Based on an Ensemble of Climate Models. *Journal of Climatology (Cairo)*, 2013(1). <https://doi.org/10.1155/2013/787250>
- Fassl, M., Aakala, T., & Östlund, L. (2024). Elevation-dependent tree growth response to climate in a natural Scots pine/downy birch forest in northern Sweden. *Plant-Environment Interactions*, 5(2). <https://doi.org/10.1002/pei3.10140>

- Finkeldey, R., & Ziehe, M. (2004). Genetic implications of silvicultural regimes. *Forest Ecology and Management*, 197(1), 231–244. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.036>
- Fonseca, C. R., & Ganade, G. (2001). Species Functional Redundancy, Random Extinctions and the Stability of Ecosystems. *Journal of Ecology*, 89(1), 118–125.
- Frehner, M., Wasser, B., & Schwitter, R. (2005). *Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald. Wegleitung für Pflegemassnahmen in Wäldern mit Schutzfunktion. Vollzug Umwelt*. In *Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald* [Report]. ETH Zurich ISBN : 310.051.d.
- Füssel, H.-M., & Klein, R. J. T. (2006). Climate Change Vulnerability Assessments : An Evolution of Conceptual Thinking. *Climatic Change*, 75(3), 301–329. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-0329-3>
- Gardiner, A. S. (1968). The reputation of Birch for soil improvement. *Forestry Commission Research and Development Papers.*, 67, 1-10.
- Gibert, J.-M. (2020). La plasticité phénotypique: Une brève introduction. *Biologie Aujourd'hui*, 214(1), 25-31. <https://doi.org/10.1051/jbio/2020004>
- Gill, J. A. & Davy, A. J. (1983). Variation and polyploidy within lowland populations of the *Betula pendula* / *B. pubescens* complex. *New Phytologist*, 94(3), 433–451. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb03457.x>
- Gilles, A., 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>
- Goelz, J. C. G., & Burk, T. E. (1992). Development of a well-behaved site index equation: Jack pine in north central Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(6), 776–784. <https://doi.org/10.1139/x92-106>
- Gosiewska, A., & Biecek, P. (2020). *Do Not Trust Additive Explanations* (arXiv:1903.11420). arXiv. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1903.11420>
- Goswami, M., Bhattacharyya P., Mukherjee, I., & Tribedi, P. (2017). Functional Diversity: An Important Measure of Ecosystem Functioning. *Advances in Microbiology*, 7, 82-93. <https://doi.org/10.4236/aim.2017.71007>
- Green, S., & MacAskill, G. A. (2007). Pathogenicity of *Marssonina betulae* and other fungi on birch. *Plant Pathology*, 56(2), 242–250. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2006.01554.x>
- Greenwell, B. (2023). fastshap: Fast Approximate Shapley Values. R package version 0.1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=fastshap>
- Gudmundsdóttir, G., & Sigurdsson, B. D. (2005). Photosynthetic temperature response of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) compared to two other broadleaved tree species in Iceland. *IECL. AGRC. SCI*, 18, 43-51.
- Hägglung, B., & Lundmark, J. E. (1977). Site index estimation by means of site properties : Scots pine and Norway spruce in Sweden. *Studia Forestalia Suecica*, 138, 1-37.
- Harr, L., Esper, J., Kirchhefer, J. A., Zhou, W., & Hartl, C. (2021). Growth response of *Betula pubescens* Ehrh. To varying disturbance factors in northern Norway. *Trees*, 35(2), 421–431. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02043-1>

- Hein, S., Winterhalter, D., Wilhelm, G.J., & Kohnle, U. (2009). Wertholzproduktion mit der Sandbirke (*Betula pendula* Roth.): Waldbauliche Möglichkeiten und Grenzen. *Allg. For. Jagdztg.*, 180, 206–219
- Helander, M. L., Vuorinen, P., Saikkonen, K., & Lappalainen, J. (1998). Evidence for resistance of mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii*) to birch rust (*Melampsorium betulinum*). *Mycological Research*, 102(1), 63–66. <https://doi.org/10.1017/S0953756297004437>
- Hemery, G., Clark, J., Aldinger, E., Claessens, H., Malvolti, M., O' Connor, E., Raftoyannis, Y., & Brus, R. (2010). Growing scattered broadleaved tree species in Europe in a changing climate: A review of risks and opportunities. *Forestry*, 83, 65–81. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp034>
- Hijmans, R. (2023). terra: Spatial Data Analysis. R package version 1.7-55. <https://CRAN.R-project.org/package=terra>
- Hynynen, J., Niemistö, P., Vihera-Aarnio, A., Brunner, A., Hein, S., & Velling, P. (2010). Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe. *Forestry*, 83(1), 103–119. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp035>
- Hytönen, J., Saramäki, J. & Niemistö, P. (2014) Growth, stem quality and nutritional status of *Betula pendula* and *Betula pubescens* in pure stands and mixtures, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 29(1), 1-11, <https://doi.org/10.1080/02827581.2013.838300>
- Institut Royal Météorologique (2020). Rapport climatique 2020 : de l'information aux services climatiques. 64-81.
- Jepsen, J. U., Hagen, S. B., Ims, R. A., & Yoccoz, N. G. (2008). Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in subarctic birch forest: Evidence of a recent outbreak range expansion. *Journal of Animal Ecology*, 77(2), 257–264. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01339.x>
- Johansson, T. (1996). Estimation of canopy density and irradiance in 20- to 40-year-old birch stands (*Betula pubescens* Ehrh. and *Betula pendula* Roth). *Trees*, 10(4), 223–230. <https://doi.org/10.1007/BF02185673>
- Jonczak, J., Jankiewicz, U., Kondras, M., Kruczkowska, B., Oktaba, L., Oktaba, J., Olejniczak, I., Pawłowicz, E., Polláková, N., Raab, T., Regulska, E., Słowińska, S., & Sut-Lohmann, M. (2020). The influence of birch trees (*Betula* spp.) on soil environment – A review. *Forest Ecology and Management*, 477, 1-13 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118486>
- Kalashnikova, I.V., Migalina, S.V., Ronzhina, D.A., Ivanov, L. A., & Ivanova, L. A. (2021). Functional response of *Betula* species to edaphic and nutrient stress during restoration of fly ash deposits in the Middle Urals (Russia). *Environ Sci Pollut Res*, 28, 12714–12724. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-11200-5>
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2020).factoextra: Extract and Visualize the Result of Multivariate Data Analyse. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Kramer, H. (1988). *Waldwachstumslehre*. Hamburg : Verlag Paul Parey, 374 p.
- Kula, E. (2008). The seasonal population dynamics of moth larvae feeding in birch stands of the Krusne Hory Mountains (The Czech Republic) from 1986–2004. *Ekologia (Bratislava)*, 27, 119–129.

- Kuhn, M. (2008). Building Predictive Models in R Using the caret Package. *Journal of Statistical Software*, 28(5), 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i05>
- Kvamme, T., & Lindelöw, Å. (2014). Corrections and comments to the Norwegian part of the Palaearctic list of bark beetles (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). *Norwegian Journal of Entomology*, 61, 201–212.
- Latte, N., Lebourgeois, F., & Claessens, H. (2016). Growth partitioning within beech trees (*Fagus sylvatica* L.) varies in response to summer heat waves and related droughts. *Trees*, 30(1), 189–201. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1288-y>
- Latte, N., Lebourgeois, F., Kint, V., Drouet, T., & Claessens, H. (2018). Le Hêtre face au changement climatique: Le cas de la Belgique. *Revue Forestière Française*, 69(3). <https://doi.org/10.4267/2042/65336>
- Latte, N., Perin, J., Lejeune, P., & Claessens, H. (2023). Le point sur l'équilibre feuillus/résineux et son évolution en forêt wallonne. *Forêt.Nature*, 165, 30-39.
- Lazarus, E. D., & McGill, B. J. (2014). Pushing the Pace of Tree Species Migration. *PLOS ONE*, 9(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105380>
- Le, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Lehnert B (2015). BlandAltmanLeh: Plots (Slightly Extended) Bland-Altman Plots. R package version 0.3.1. <https://CRAN.R-project.org/package=BlandAltmanLeh>
- Lejeune, P., Adrien, M., Gilles, A., Latte, N., Ligot, G., Lisein, J., & Claessens, H. (2022). L'épicéa wallon: état de la ressource en 2021. *Silva Belgica*, 2, 16-23. <https://hdl.handle.net/2268/290618>
- Le Goff, N., & Levy, G. (1984). Productivité du Frêne en région Nord-Picardie : Étude des relations entre la productivité et les conditions de milieu. *Annales des Sciences forestières*, 41, 2, , 135- 170.
- Levanic, T., & Eggertsson, O. (2006). Climatic effects on birch (*Betula pubescens* Ehrh.) growth in Fnjoskadalur valley, northern Iceland. *Dendrochronologia*. 25, 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2006.12.001>.
- Liaw, A., & Wiener, M. (2002). Classification and Regression by randomForest. *R News*, 2(3), 18-22.
- Ligot, G., Balandier, P., Courbaud, B., Jonard, M., Kneeshaw, D., & Claessens, H. (2015). Dosage de la lumière pour maintenir la coexistence d'espèces d'ombre et de demi-ombre dans la régénération de la futaie irrégulière. *Revue forestière française*, 67(3), 195-211. <https://doi.org/10.4267/2042/58172>
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., & Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698–709. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023>
- Lindner, M., Fitzgerald, J. B., Zimmermann, N. E., Reyer, C., Delzon, S., van der Maaten, E., Schelhaas, M.-J., Lasch, P., Eggers, J., van der Maaten-Theunissen, M., Suckow, F., Psomas, A., Poulter, B., & Hanewinkel, M. (2014). Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management*, 146, 69-83. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.07.030>.
- Lisein, J., Fayolle, A., Legrain, A., Prévot, C., & Claessens, H. (2022). Prediction of forest nutrient and moisture regimes from understory vegetation with random forest classification models. *Ecological Indicators*, 144, 109446. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109446>

- Lisein, J., Claessens, H., & Quevalliers, S. (2022) Forestimator. Gembloux Agro-Bio Tech (ULiège). <https://forestimator.gembloux.ulg.ac.be/>, (05/08/24).
- Lundgren, L. N., Pan, H., Theander, O., Eriksson, H., Johansson, U., & Svenningsson, M. (1995). Development of a new chemical method For distinguishing between *Betula pendula* and *Betula pubescens* in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 25, 1097–1102. <https://doi.org/10.1139/x95-121>
- Luostarinen, K., Huotari, N., & Tillman-Sutela, E. (2009). Effect of regeneration method on growth, wood density and fibre properties of downy birch (*Betula pubescens* Ehrh.). *Silva Fennica*, 43(3). <https://doi.org/10.14214/sf.191>
- Manion, P. D. (1981). *Tree disease concepts*. Englewood Cliffs, N.J. : Prentice-Hall
- Martinez del Castillo, E., Zang, C.S., Buras, A., Hacket-Pain, A., Esper, J., Serrano-Notivoli, R., Harlt, C., Weigle, R., Klesse, S., Resco, de Dios, V., Scharnweber, T., Dorado-Liñán, I., van der Maaten-Theunissen, I., van der Maaten, E., Jump, A., Mikac, S., Banzragch, B.-E., Beck, W., Cavin, L., Claessens, H., Cada, V., Cufar, K., Dulamsuren, C., Gričar, J., Gil-Pelegrín, E., Janda, P., Kazimirovic, M., Kreyling, J., Latte, N., Leuschner, C., Langares, L. A., Menzel, A., Merela, M., Motta, R., Muffler, L., Nola, P., Pritran, A. M., Petritan, I. C., Prislán, P., Rubio-Cuadrado, Á., Rydval, M., Stajić, B., Svoboda, M., Toromani, E., Trotsiuk, V., Wilmking, M., Zlatanov, T., & de Luis, M. (2022). Climate-change-driven growth decline of European beech forests. *Commun Biol*, 5, 163.
- Mayer, P., Brang, P., Dobbertin, M., Hallenbarter, D., Renaud, J.-P., Walthert, L., & Zimmermann, S. (2005). Forest storm damage is more frequent on acidic soils. *Annals of Forest Science*, 62(4), 303–311. <https://doi.org/10.1051/forest:2005025>
- Messier, C., Bauhus, J., Doyon, F., Maure, F., Sousa-Silva, R., Nolet, P., Mina, M., Aquilué, N., Fortin, M.-J., & Puettmann, K. (2019). The functional complex network approach to foster forest resilience to global changes. *Forest Ecosystems*, 6(1), 21. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0166-2>
- Meyer, D., Dimitriadou, E., Hornik, K., Weingessel, A., & Leisch, F. (2023). e1071: Misc Functions of the Department of Statistics, Probability Theory Group (Formerly: E1071), TU Wien. R package version 1.7-14. <https://CRAN.R-project.org/package=e1071>
- Mitchell, S. J. (2013). Wind as a natural disturbance agent in forests: A synthesis. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 86(2), 147–157. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps058>
- Nevalainen, S. (2005). Discoloration of birch after sapping. *Aktuelt fra skogforskningen*, 1(6), 32–36.
- Niemistö, P. (2013). Effect of growing density on biomass and stem volume growth of downy birch stands on peatland in Western and Northern Finland. *Silva Fennica*, 47(4). <https://doi.org/10.14214/sf.1002>
- Nieuwenhuis, M. (2002). The growth potential of downy birch (*Betula pubescens* (Ehrh.)) in Ireland. *Forestry*, 75(1), 75–87. <https://doi.org/10.1093/forestry/75.1.75>
- O’Hara, K. L., & Ramage, B. S. (2013). Silviculture in an uncertain world: Utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance†. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 86(4), 401–410. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpt012>
- O’Hara, K. L. (2016). What is close-to-nature silviculture in a changing world? *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 89(1), 1–6. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpv043>

- Ohlemuller, R., Gritti, E. S., Sykes, M. T., & Thomas, C. D. (2006). Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology*, *12*(9), 1788–1799. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01231.x
- OpenAI. (2021). *ChatGPT(Version 3.5)* [Computer software].
- Paffetti, D., Travaglini, D., Buonamici, A., Nocentini, S., Vendramin, G. G., Giannini, R., & Vettori, C. (2012). The influence of forest management on beech (*Fagus sylvatica* L.) stand structure and genetic diversity. *Forest Ecology and Management*, *284*, 34–44. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.026>
- Paluszynska, A., Biecek, P., & Jiang, Y. (2020). randomForestExplainer: Explaining and Visualizing Random Forests in Terms of Variable Importance. R package version 0.10.1. <https://CRAN.R-project.org/package=randomForestExplainer>
- Pau, M., Gauthier, S., Chavardès, R. D., Girardin, M. P., Marchand, W., & Bergeron, Y. (2022). Site index as a predictor of the effect of climate warming on boreal tree growth. *Global Change Biology*, *28*(5), 1903–1918. <https://doi.org/10.1111/gcb.16030>
- Petit, S., Cordier, S., Claessens, H., Ponette, Q., Vincke, C., Marchal, D., Weissen, F. (2017a). Fichier écologique des essences. Forêt.Nature, UCLouvain-ELIe, ULiège-GxABT, SPWARNE-DNF. [fichierecologique.be](http://fichierecologique.be) (15/06/2024)
- Petit, S., Claessens, H., Vincke, C., Ponette, Q., & Marchal, D. (2017b). Le fichier écologique des essences, version 2.0. *Forêt.Nature*, *143*, 12 – 19.
- Petit, S., Joussemet, F., Lisein, J., de Mahieu, A., Maus, L., Titeux, H., Claessens, H., Ponette, Q., Neuberg, M., Wolter, F., & Weissen, F. (2020). Fichier écologique des essences du Grand-Duché de Luxembourg. Forêt.Nature, UCLouvain-ELIe, ULiège-GxABT, Administration de la Nature et des Forêts. [fichierecologique.lu](http://fichierecologique.lu) (25/05/24)
- Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., & Bertrand, R. (2009). Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l’Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue forestière française*, *61*(6), 567-593.
- Posit team (2024). RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. URL <http://www.posit.co/>.
- Rackam, O. (1980). Ancient Woodland: its History, Vegetation and Uses in England. *Journal of Archaeological Science*. *12*, 142, London : Arnold.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., & Gauberville, C. (2018). *Flore forestière française tome 1, Plaines et collines: Nouvelle édition revue et augmentée*. CNPF-IDF. ISBN : 2916525475
- Réseau mixte technologique AFORCE, (2023). ClimEssences. <https://climessences.fr/node/2> (21/07/2024)
- Reyer, C. P. O., Leuzinger, S., Rammig, A., Wolf, A., Bartholomeus, R. P., Bonfante, A., de Lorenzi, F., Dury, M., Gloning, P., Abou Jaoudé, R., Klein, T., Kuster, T. M., Martins, M., Niedrist G., Riccardi, M., Wohlfahrt, G., de Angelis, P., de Dato, G., François, L., & Pereira, M. (2013). A plant’s perspective of extremes: Terrestrial plant responses to changing climatic variability. *Global Change Biology*, *19*(1), 75–89. <https://doi.org/10.1111/gcb.12023>
- Richter, S., Kipfer, T., Wohlgemuth, T., Calderón Guerrero, C., Ghazoul, J., & Moser, B. (2012). Phenotypic plasticity facilitates resistance to climate change in a highly variable environment. *Oecologia*, *169*(1), 269–279. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2191-x>

- Rondeux J. (1973). Principes de construction des tarifs de cubage mathématiques et de traitement automatique d'observations dendrométriques. *Bull. Soc. R. For. Belg.*, 80, 165-187.
- Rondeux, J., & Lecomte, H. (2010). *Inventaire Permanent des Ressources Forestières de Wallonie - Guide méthodologique*. 99-125.
- Rondeux, J. (2021). *La mesure des arbres et des peuplements forestiers*. (3ème édition). Belgium : Presses Universitaires de Liège - Presses Agronomiques de Gembloux. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/262622>
- Rytter, L., & Werner, M. (2007). Influence of early thinning in broadleaved stands on development of remaining stems. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22(3), 198–210. <https://doi.org/10.1080/02827580701233494>
- Santamour, F. S., & Greene, A. (1986) European hornet damage to ash and birch trees. *Journal of Arboriculture*, 12, 273 – 279.
- Sanz, R., Pulido, F., & Camarero, J. J. (2011). Boreal trees in the Mediterranean : recrutement of downy birch (*Betula alba*) at its southern range limit. *Annals of Forest Sciences*, 68, 793 – 802. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0076-0>
- Savill, P. S. (2019). The silviculture of trees used in British forestry (3rd ed.). *Quarterly Journal of Forestry*, 114(2). ISBN : 9781786393920.
- Schober, R. (1960). *Forstliche Ertragskunde. Fortschritte in der Forstwirtschaft*. München : F. Bauer BLV Verlagsgesellschaft, 131-155.
- Schuldt, B., Buras, A., Arend, M., Vitasse Y., Beierkuhnlein, C., Damm, A., Gharun, M., Grams, T. E. E., Hauck, M., Hajek, P., Hartmann, H., Hiltbrunner, E., Hoch, G., Holloway-Phillips, M., Körner, C., Larysch, E., Lübbe, T., Nelson, D. B., Rammig, A., & 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>
- Schulze, E. D., Bouriaud, O., Wäldchen, J., Eisenhauer, N., Walentowski, H., Seele, C., Heinze, E., Pruschitzki, U., Dănilă, G., Marin, G., Hessenmöller, D., Bouriaud, L., & Teodosiu, M. (2014). Ungulate browsing causes species loss in deciduous forests independent of community dynamics and silvicultural management in Central and Southeastern Europe. *Annals of Forest Research*, 57(2), 267-288. <https://doi.org/10.15287/afr.2014.273>
- Seidl, R., Schelhaas, M.-J., & Lexer, M. J. (2011). Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, 17(9), 2842-2852.
- Service Public de la Wallonie (SPW) (2016) WalOnMap. <http://geoportail.wallonie.be/walonmap> (01/06/24)
- Shaw, K., Stritch, L., Rivers, M., Roy, S., Wilson, B., & Govaerts, R. H. A. (2014). *The red list of Betulaceae*. Botanic Gardens Conservation International : Kew. ISBN: 1-905154-58-0
- Seidl, R., Schelhaas, M.-J., & Lexer, M. J. (2011). Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, 17(9), 2842–2852. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x>
- Spittlehouse, D., & Stewart, R. (2003). Adaptation to climate change in forest management. *British Columbia Journal of Ecosystems and Management*, 4. <https://doi.org/10.22230/jem.2004v4n1a254>

- Staupendahl, K., & Möhring, B. (2011). Integrating natural risks into silvicultural decision models: A survival function approach. *Forest Policy and Economics*, 13(6), 496–502. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2011.05.007>
- Timal, G., Weissen F., Ponette, Q. (2012). Sols à « argiles blanches » : diagnostic et aptitudes stationnelles. *Forêt Wallonne*, 120, 22-33.
- Tossens, S., Lisein, J., Cordier, S. & Claessens, H. (2024) *Guide de stations forestières de Wallonie Tome 1. L'Ardenne*. SPW : Namur.
- Truong, C., Palmé, A. E., & Felber, F. (2007). Recent invasion of the mountain birch *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* above the treeline due to climate change: genetic and ecological study in northern Sweden. *Journal of Evolutionary Biology*, 20 (1), 369-380. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01190.x>
- Vacek, Z., Vacek, S., & Cukor, J. (2023). European forests under global climate change: Review of tree growth processes, crises and management strategies. *Journal of Environmental Management*, 332, 117353. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117353>
- Van den Bulcke, J., Wernersson, E. L. G., Dierick, M., Van Loo, D., Masschaele, B., Brabant, L., Boone, M. N., Van Hoorebeke, L., Haneca, K., Brun, A., Luengo Hendriks, C. L., & Van Acker, J. (2014). 3D tree-ring analysis using helical X-ray tomography. *Dendrochronologia*, 32(1), 39–46. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2013.07.001>
- Van der Perre, R., Bythell, S., Bogaert, P., Claessens, H., Ridremont, F., Tricot, C., Vincke, C., & Ponette, Q. (2015). La carte bioclimatique de Wallonie : un nouveau découpage écologique du territoire pour le choix des essences forestières. *Forêt.Nature*, 135, 47-58.
- Von Arx G., Graf Pannatier E., Thimonier A., & Rebetez M. (2013). Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: Potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology*, 101(5), 1201–1213. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12121>
- Wilhelm G. et Rieger H. (2017). *Une autre gestion de la forêt basée sur la qualité et les cycles naturels*. CNPF-IDF et Forêt.Nature asbl, France. ISBN : 978-2-916525-40-2
- Walker, B., Kinzig, A. et Langridge, J. (1999). Original Articles: Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems*, 2(2), 95–113. <https://doi.org/10.1007/s100219900062>
- Wampach, F., Lisein, J., Cordier, S., Ridremont, F., Claessens, H., 2017. Cartographie de la disponibilité en eau et en éléments nutritifs des stations forestières de Wallonie. *Forêt. Nature*, 143, 47–60.
- Wang, N., Borrell, J. S., & Buggs, R. J. A. (2014). Is the Atkinson discriminant function a reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae)? *New Journal of Botany*, 4(2), 90–94. <https://doi.org/10.1179/2042349714Y.0000000044>
- Wei, T., & Simko, V. (2021). R package ‘corrplot’ : Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.92). <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2023a). dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.1.4. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Wickham, H., Vaughan, D., & Girlich, M. (2023b). tidyr: Tidy Messy Data. R package version 1.3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=tidyr>

Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and Ecosystem Productivity in a Fluctuating Environment: The Insurance Hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4), 1463–1468. <http://www.jstor.org/stable/47224>