

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

CARACTÉRISATION DE CERTAINS FACTEURS DE LA NICHE DE
RÉGÉNÉRATION À PARTIR DE LA TÉLÉDÉTECTION ET DES SIG DANS UNE
FORÊT AYANT UNE STRUCTURE COMPLEXE

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
STÉPHANIE LEBEL-LANDRY

JUIN 2024

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à exprimer ma gratitude envers mes co-directeurs, Dr. Martin-Hugues St-Laurent et Dr. Marc-André Villard. Je souhaite remercier Marc-André pour son accompagnement tout au long de mon parcours doctoral et Martin-Hugues pour avoir accepté ma candidature au sein de son laboratoire alors que j'avais déjà entamé mon doctorat. Je vous suis reconnaissante de m'avoir enseigné à avoir confiance en moi et de m'avoir fait prendre conscience de toutes les compétences que j'ai acquises pendant mon doctorat. Sans vos critiques constructives et le temps que vous y avez consacré, je ne serais pas là où je suis aujourd'hui, et je ne serais pas la personne que je suis devenue. Je vous serai éternellement reconnaissante pour cela. Je désire aussi vous remercier afin d'avoir partagé vos valeurs en tant que chercheurs et professeurs, je vous assure que celles-ci me suivront pendant tout mon parcours professionnel.

Il est indéniable que ce doctorat n'aurait pas été possible sans le soutien financier, technique et émotionnel de l'Institut de Recherche sur les Feuillus Nordiques (IRFN) Inc., et en particulier de M. Gaetan Pelletier. L'IRFN a joué un rôle essentiel dans la concrétisation de ce doctorat.

Je tiens à exprimer ma gratitude envers mes co-auteurs, Dr. Peter R. Nelson et M. Gaetan Pelletier, pour leur précieuse contribution à la rédaction des articles scientifiques et à la réalisation des analyses statistiques. Votre aide a été essentielle et je vous remercie sincèrement pour votre collaboration.

J'aimerais aussi exprimer mes sincères remerciements envers le Dr. Dan Kneeshw, Dr. Jérôme Théau ainsi que le Dr. Robert Schneider, membres de mon jury d'évaluation de thèse, pour leur temps, leur expertise et leur évaluation précieux qui ont enrichi ma thèse.

Je tiens aussi à remercier nos partenaires financiers, à savoir le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie (CRSNG), Acadian Timber Corp., le Fonds en Fiducie pour

la Faune du Nouveau-Brunswick (FFFNB) ainsi que Mitacs. Votre contribution a été d'une importance capitale.

Je souhaite exprimer ma profonde gratitude à tous les autres collaborateurs qui ont contribué au succès de ce doctorat. Premièrement, les anciens et actuels employés de l'IRFN Inc. pour votre aide dans l'élaboration des protocoles terrain ainsi que lors des inventaires terrain, sans oublier vos suggestions sur l'interprétation des résultats. Cyr Forest Development et Dou Sylviculture Inc. pour votre participation aux inventaires terrain. J.D. Irving Ltd et le ministère des Ressources naturelles du Nouveau-Brunswick pour le partage de vos données. Le Dr. Alain Caron, la Dre. Juanita Rodriguez et le Dr. Stéphane Daigle pour votre précieuse assistance avec les analyses statistiques. Le Dr. Elias Legaard pour son aide dans le traitement et l'analyse des données lidar. Le Dr. Chris Hennigar, M. Adam Dick et M. Pierre LeBel pour vos suggestions sur l'interprétation des résultats. Finalement, merci à Mme Kimberly Malcom et Mme Camille Cormier pour leur aide dans la révision de cette thèse. Votre participation a été essentielle dans la réalisation de ce doctorat, je vous suis extrêmement reconnaissante.

Pour conclure, je souhaite exprimer ma gratitude la plus sincère à mon mari et à mes enfants pour tous les sacrifices qu'ils ont consentis. Je tiens également à remercier ma belle-famille et ma mère d'avoir pris soin de mes enfants pendant que je travaillais sur mon doctorat. Votre soutien inconditionnel et votre compréhension ont été d'une importance capitale pour moi, et je vous suis profondément reconnaissante.

DÉDICACE

À mes enfants bien-aimés, Jessy et Eliane, qui m'ont aidé à prioriser mon temps tout au long de ma quête vers le succès. Je tiens également à exprimer ma gratitude envers mon mari, Michael, qui m'a constamment encouragé et a fait preuve d'une grande compréhension en acceptant les compromis nécessaires liés à mon parcours doctoral. À présent, c'est votre tour de briller et de réaliser vos propres rêves. Je vous encourage de tout cœur à poursuivre vos aspirations avec détermination et confiance.

Je souhaite également dédier cette thèse doctorale à la mémoire de mon regretté père, pour qui voir sa fille gravir les marches de l'université était une source de fierté. Papa, aujourd'hui, je gravis les plus hautes marches des études universitaires, honorant ainsi ton souvenir.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
DÉDICACE.....	v
LISTE DES FIGURES	x
LISTE DES TABLEAUX.....	xiv
RÉSUMÉ.....	xvi
ABSTRACT	xx
INTRODUCTION.....	1
0.1 Importance de la régénération naturelle	5
0.2 Niche de régénération	8
0.3 Succession et dynamique forestière.....	10
0.4 Modélisation de la succession et de la dynamique forestière	14
0.5 Caractérisation de la niche de régénération	15
0.6 Télédétection et systèmes d'information géographique	16
0.7.1 Images satellites	17
0.7.2 Lidar	21
0.7 Structure de la forêt	26
0.8 Objectif général de la thèse.....	26
0.9 Forêt tempérée et acadienne	27
0.10 Niche de régénération de la forêt acadienne.....	30
0.11.1 Compétition intra- et interspécifique	30
0.11.2 Herbivorie par les ongulés	32
0.11 Objectifs spécifiques.....	33
0.12 Plan détaillé de la thèse.....	34
0.13.1 Chapitre 1	34
0.13.2 Chapitre 2	35

0.13.3 Chapitre 3.....	35
CHAPITRE 1 L'AGRÉGATION DES PARTERRES DE COUPE AUGMENTE LA PRESSION DE BROUTEMENT PAR LES ORIGNAUX SUR LA RÉGÉNÉRATION EN FORÊT MIXTE À DOMINANCE FEUILLUE.....	
1.1 Résumé.....	37
1.2 Abstract	38
1.3 Introduction	40
1.4 Materials and Methods	42
1.4.1 Study area and site selection.....	42
1.4.2 Field surveys	44
1.4.3 Index of moose residency time	45
1.4.4 Aerial survey.....	45
1.4.5 Local and landscape covariates.....	46
1.4.5.1 Variation in moose winter aerial count at the landscape scale	46
1.4.5.2 Variation in moose browsing pressure.....	47
1.4.6 Statistical analyses	48
1.4.6.1 Variation in moose winter aerial count at the landscape scale	48
1.4.6.2 Variation in moose browsing pressure.....	49
1.5 Results	51
1.5.1 Linking moose winter aerial count to landscape attributes.....	51
1.5.2 Variation in moose browsing occurrence	53
1.5.2.1 Seedlings	53
1.5.2.2 Saplings.....	53
1.5.3 Variation in moose browsing intensity	54
1.5.3.1 Seedlings	54
1.5.3.2 Saplings.....	54
1.6 Discussion	59
1.6.1 Predicting moose count from winter habitat characteristics	59
1.6.2 Factors influencing moose browsing pressure on the regeneration stratum.....	61
1.6.3 Study limitations	62
1.7 Management Implications	63
1.8 Acknowledgments	63
1.9 Supplementary Material	65

CHAPITRE 2 LE MEILLEUR DES DEUX MONDES? COMBINER LES IMAGES SENTINEL-2 ET LE LIDAR AÉROPORTÉ AFIN DE CARACTÉRISER LA RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE	70
2.1 Résumé	70
2.2 Abstract.....	71
2.3 Introduction.....	72
2.4 Materials and Methods	74
2.4.1 Study area	74
2.4.2 Field data	76
2.4.3 Satellite images and preprocessing	76
2.4.4 Lidar acquisition and preprocessing.....	77
2.4.5 Dependent variables	78
2.4.6 Environmental variables.....	80
2.4.7 Statistical analyses.....	81
2.5 Results.....	82
2.5.1 Variables selection and model accuracy	82
2.5.2 Effect of canopy cover	89
2.6 Discussion.....	90
2.6.1 Variables selection and model accuracy	90
2.6.2 Effect of canopy cover	92
2.7 Conclusion	92
2.8 Acknowledgments	93
CHAPITRE 3 ESTIMATION DE LA COUVERTURE DE LA CANOPÉE À PARTIR D'IMAGES LANDSAT : INFLUENCE DE LA RÉGÉNÉRATION SUR LA RÉFLECTANCE DE LA CANOPÉE EN FORêt FEUILLUE NORDIQUE.....	94
3.1 Résumé	94
3.2 Abstract.....	95
3.3 Introduction.....	95
3.4 Materials and Methods	98
3.4.1 Study area	98
3.4.2 Image and Light Detection and Ranging (lidar) acquisition and pre-processing	99
3.4.3 Other predictor variables.....	100

3.4.4	Data analysis	101
3.5	Results	104
3.5.1	Estimation of canopy cover from Landsat 8 OLI image	104
3.5.2	Influence of understory on top-of-canopy reflectance.....	109
3.6	Discussion	111
3.6.1	Estimation of canopy cover from Landsat 8 OLI image	111
3.6.2	Influence of the understory on top-of-canopy reflectance.....	112
3.7	Conclusion.....	113
3.8	Acknowledgements	114
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	115
4.1	Survol des principaux résultats	117
4.2	Contributions conceptuelles et théoriques.....	121
4.2.1	Chapitre 1.....	121
4.2.2	Chapitre 2.....	122
4.2.3	Chapitre 3.....	122
4.3	Contributions appliquées.....	125
4.3.1	Chapitre 1.....	125
4.3.2	Chapitre 2.....	126
4.3.3	Chapitre 3.....	128
4.4	Limites de l'étude.....	129
4.5	Avenues de recherche.....	137
4.6	Conclusion.....	139
	RÉFÉRENCES	140

LISTE DES FIGURES

Figure 0.1. Concepts (en jaune), facteurs (en orange) ainsi que méthodes de caractérisation (en beige) influençant le succès de la régénération naturelle en forêt naturelle et aménagée. Ces concepts, facteurs et méthodes de caractérisation seront abordés dans l'introduction de cette thèse.	5
Figure 0.2. Représentation graphique de la niche de régénération. En bleu : facteurs biotiques et en gris : facteurs abiotiques.	8
Figure 0.3. Niches ontogéniques des différents stades de la régénération comprises dans le concept de niche de régénération.	9
Figure 0.4. Représentation graphique des stades de développement d'un peuplement forestier (modifiée de Davies, 2019).	10
Figure 0.5. Représentation graphique de la classification des tiges selon la position de leur houppier pendant le processus de l'éclaircie naturelle (D : dominantes, C : codominantes, I : intermédiaires et O : opprimées; modifiée de Ward <i>et coll.</i> , 1999).	12
Figure 0.6. Représentation graphique des concepts de maturité financière et biologique d'un peuplement forestier (modifiée de Jeuck et Bardon, 2019).	13
Figure 0.7. Résolution spatiale d'un pixel d'une image satellite Landsat (30 m).	17
Figure 0.8. Représentation graphique de bandes spectrales d'une image satellite (modifiée de Humboldt State University, 2014).	18
Figure 0.9. Longueurs d'onde des différentes bandes spectrales d'une image satellite et réflectance de la végétation (ligne grise) et de l'eau (ligne noire; modifiée de Ressources naturelles Canada, 2015).	19
Figure 0.10. (A) illustration d'un lidar aéroporté et (B) nuage de points capté à partir de lidar (les couleurs représentent la hauteur du point par rapport au sol : modifiée de Ressources naturelles Canada, 2015 et Kane et McGaughey, s. d.).	22
Figure 0.11. Répartition géographique de la forêt tempérée à l'échelle mondiale (modifiée de Dinerstein <i>et coll.</i> , 2017).	28
Figure 0.12. Répartition géographique de la forêt acadienne, en vert (modifiée de Dinerstein <i>et coll.</i> , 2017).	29
Figure 0.13. Lien entre les chapitres de cette thèse et la niche de régénération (Grubb, 1977) en forêt acadienne.....	34

Figure 1.1. Location of New Brunswick and the study area (Wildlife Management Zone 3) in northwestern New Brunswick, Canada.....	43
Figure 1.2. Predicted moose count per 25 km ² sampling plot (ranging from 3 to 29), smoothed using a 6.25 km ² moving window, for winter 2014 (a) and 2015 (b) in the study area (Wildlife Management Zone 3), New Brunswick, Canada.	52
Figure 1.3. Observed (points) and predicted (line) values within confidence intervals (grey ribbon) of the probability of having at least one browsed commercial stem (a,b,f,g) or non-commercial stem (c,d,e,h,i,j) for all significant relationships based on logistic regressions. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis, whereas other independent variables were given their respective mean value. The range of snow precipitation was truncated on the x-axis (from 0 to 350) in panels d) and i) to better display trends.	57
Figure 1.4. Observed (points) and predicted (line) values within confidence intervals (grey ribbon) of the number of browsed and dead twigs per commercial seedling stem (a,b,c,d), non-commercial seedling stem (e,f,g), commercial sapling stem (h), and non-commercial sapling stem (i,j,k) for all significative relationships using truncated negative binomial regressions. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis, whereas other independent variables were given their respective mean value. The range of snow precipitation was truncated on the x-axis (from 0 to 350) in panels c), f), and i) to better display trends.	58
Figure 2.1. Location of our study area and distribution of permanent sample plots, which covers the entire province of New Brunswick, Canada (CRS: WGS84).....	75
Figure 2.2. Partial dependence plots of 75th (zq75), 80th (zq80) and 85th (zq85) percentiles of height distribution, proportion of points in the first interval from ground (zpcum1), proportion of lidar points above 2 m (pzabove2), and proportion of lidar points above mean height (pzabovezmean; %) of random forest predictions of sapling density of all species (stems/ha) using both sensors.....	87
Figure 2.3. Partial dependence plots of 75th (zq75), 80th (zq80) and 85th (zq85) percentiles of height distribution, proportion of points in the first interval from ground (zpcum1), proportion of lidar points above 2 m (pzabove2), and proportion of lidar points above mean height (pzabovezmean; %) of random forest predictions of sapling density of commercial species (stems/ha) using both sensors.....	88

Figure 2.4. Distribution of the relative error (%; Eq. 4) as a function of canopy cover class (low: 0 to 24%, medium: 25 to 49%, high: 50 to 74% and very high: $\geq 75\%$) for models estimating sapling density (stems/ha) of all species. (a) model integrating both sensors, (b) model including lidar and environmental variables and (c) model including spectral and environmental variables (Kruskal-Wallis test, (a) P -value = 0.30, (b) P -value = 0.92, and (c) P -value = 0.006).....	89
Figure 2.5. Distribution of the relative error (%; Eq. 4) as a function of canopy cover class (low: 0 to 24%, medium: 25 to 49%, high: 50 to 74% and very high: $\geq 75\%$) for models estimating sapling density (stems/ha) of commercial species. (a) model integrating both sensors, (b) model including lidar and environmental variables and (c) model including spectral and environmental variables (Kruskal-Wallis test, (a) P -value = 0.85, (b) P -value = 0.99, and (c) P -value = 0.72).....	90
Figure 3.1. Location of study area in McCoy Brook, northeast of Edmundston, New Brunswick, Canada (47.28'N; 68.07'W).	99
Figure 3.2. Variable importance (mean percent increase in mean square error, MSE) of predictor variables of models estimating canopy cover from Landsat OLI 8 image using a threshold height of 1.3 m to distinguish under- and overstory ($M_{G1.3}$) and threshold height of 5 m (M_{G5}) calculated using VSURF package.....	106
Figure 3.3. Partial dependence plots of each spectral band for random forest predictions of canopy cover (%) from a Landsat OLI 8 image using a threshold height of 1.3 m to distinguish under- and overstory ($M_{G1.3}$).	107
Figure 3.4. Partial dependence plots of each spectral band for random forest predictions of canopy cover (%) from a Landsat OLI 8 image using a threshold height of 5 m to distinguish under- and overstory (M_{G5}).	107
Figure 3.5. Predicted values of canopy cover estimated from general models and expected values estimated from a canopy height model derived from lidar data using a 1.3 m ($M_{G1.3}$) and a 5 m (M_{G5}) height thresholds to distinguish between under- and overstory in a northern hardwood forest. (A) predicted values of canopy cover (%), (B) expected values of canopy cover (%), (C) predicted values vs. expected values of canopy cover (%).	108
Figure 3.6. Mean reflectance ($\pm SE$, standard error) of under- (<5 m) and overstory (≥ 5 m) in each spectral band of Landsat 8 OLI image in a northern hardwood forest. A star (*) indicates a significant difference between the reflectance of under- and overstory following a Student t-test, Welch-test or a Wilcoxon rank sum test.....	109

Figure 3.7. Mean predicted values of canopy cover (\pm SE) from each individual spectral band model when the expected values of canopy cover are 0%, using a 5 m height threshold to distinguish under- and overstory. A different letter indicates a significant difference between mean predicted values of canopy cover of the bands.	110
Figure 4.1. Réflectance spectrale de la végétation ainsi que les principales caractéristiques d'absorption et de réflexion (adapté de Roman et Ursu, 2016).	124
Figure 4.2. Guide de densité de feuillus tolérants du Québec (adapté de Leak <i>et coll.</i> , 1987).	127
Figure 4.3. Représentation graphique de l'angle de prise de vue en jaune (modifiée de Thompson <i>et coll.</i> , 2022).	132
Figure 4.4. Représentation d'un même peuplement forestier selon différentes densités de points lidar aérien (modifiée de Silva <i>et coll.</i> , 2017).	136

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 0.1. Classification des images satellites selon leur résolution spatiale (modifié de White <i>et coll.</i> , 2016).....	18
Tableau 0.2. Liste non exhaustive des caractéristiques des peuplements forestiers pouvant être estimées à partir d'images satellites.....	20
Tableau 0.3. Liste non exhaustive des caractéristiques des peuplements forestiers et des arbres pouvant être estimées à partir de données lidar.....	23
Tableau 0.4. Liste non exhaustive des caractéristiques de la régénération pouvant être estimées à partir d'images satellites et de données lidar.....	25
Table 1.1. Landscape and local covariates used to evaluate the influence of occurrence and intensity of moose browsing on commercial and non-commercial species of seedlings and saplings in Wildlife Management Zone 3, New Brunswick (Canada).....	48
Table 1.2. Coefficients (β) and 95% confidence intervals (95% CI) of the variables included in the most parsimonious model (see Supplementary Material 1.4) used to estimate variation in moose counts in aerial survey sampling plots during the winter of 2014. Coefficients for which the 95% CI did not overlap zero are shown in bold, and model fit is estimated by Nakawaga's conditional pseudo- R^2	51
Table 1.3. Coefficients (β) and 95% confidence intervals (95% CI) of the variables included in the most parsimonious models (see model ranking in Supplementary Material 1.5) used to evaluate moose browsing occurrence (using logistic regressions) on commercial and non-commercial species of seedlings and saplings. The area under the curve (AUC) of each model is also presented. Coefficients for which the 95% CI did not overlap zero had a significant effect on moose browsing occurrence and are shown in bold.	55
Table 1.4. Coefficients (β) and 95% confidence intervals (95% CI) of the variables included in the most parsimonious models (see model ranking in Supplementary Material 1.5) used to evaluate moose browsing intensity (using truncated negative binomial regressions) on commercial and non-commercial species of seedlings and saplings. The Nakawaga's conditional pseudo- R^2 of each model is also presented. Coefficients for which the 95% CI did not overlap zero had a significant effect on moose browsing intensity and are shown in bold.....	56
Table 2.1. Lidar metrics used to estimate sapling density of all species and commercial species.	78
Table 2.2. Species groupings for which sapling density was calculated.....	79

Table 2.3. Variables used to estimate sapling density of all species and commercial species.	81
.....	
Table 2.4. Variables selected and comparison of RMSE (stems/ha), relative RMSE (%), and pseudo-R ² of models estimating sapling density of all species and commercial species using lidar metrics and/or spectral variables and environmental variables. See Table 2.1 and 2.3 for meaning of variable codes.....	85
Tableau 3.1. Variables used to estimate canopy cover in a northern hardwood forest.	101
Tableau 4.1. Classification des images satellites selon leur résolution spectrale.....	134

RÉSUMÉ

La régénération forestière contribue à la diminution de la perte de couvert forestier mondial, ce qui maintient les nombreux services écosystémiques que nous procure la forêt. Cependant, la régénération naturelle est plus susceptible que la régénération artificielle de créer un peuplement adapté aux conditions locales et, par conséquent, résistant aux changements environnementaux. La régénération naturelle est influencée par plusieurs facteurs, tels le type de traitement sylvicole appliqué ainsi que la niche de régénération, ce qui rend difficile la modélisation de la succession et de la dynamique forestière ainsi que la dynamique de la régénération. Cette tâche est d'autant plus complexe que l'accès à des données à fine résolution spatiotemporelle est laborieux en raison des limites associées à la méthode d'échantillonnage traditionnelle (c.-à-d. la récolte de données sur le terrain).

Toutefois, la télédétection et les systèmes d'information géographique (SIG) permettent d'accéder à des données ayant une résolution spatiotemporelle plus fine que la méthode d'échantillonnage traditionnelle, ce qui rend ces technologies très attrayantes pour la caractérisation de la niche de régénération. La télédétection et les SIG sont fréquemment utilisés pour estimer des caractéristiques de la forêt. Cependant leur utilisation pour la caractérisation de la régénération reste principalement limitée à des peuplements ayant une structure peu complexe (c.-à-d. en l'absence de canopée dense) en raison de la facilité de détecter la régénération. L'objectif général de ma thèse était de raffiner l'approche par télédétection et SIG afin de caractériser certains facteurs de la niche de régénération dans des peuplements forestiers ayant une structure complexe.

Située à l'écotone entre la forêt boréale et la forêt feuillue et mixte tempérée, la forêt acadienne présente l'une des plus grandes complexités structurelles de tous les écosystèmes forestiers. De plus, elle est intensivement aménagée puisqu'elle est l'un des réservoirs les plus importants de bois d'œuvre en Amérique du Nord. Les facteurs influençant le plus la régénération naturelle en forêt acadienne sont la compétition intra- et interspécifique,

principalement pour la lumière, ainsi que l'herbivorie par les ongulés. De ce fait, mes objectifs spécifiques étaient d'estimer la compétition intra- et interspécifique ainsi que l'herbivorie par les ongulés à partir de la télédétection et des SIG en forêt acadienne.

Dans le nord de la forêt acadienne, l'orignal d'Amérique du Nord (*Alces alces americanus*) exerce une grande pression de broutement sur la régénération naturelle. En hiver, les orignaux se regroupent en raison de la grande profondeur de neige. Certaines études ont soulevé l'hypothèse selon laquelle la pression de broutement était plus forte dans le paysage avoisinant une concentration hivernale d'orignaux, sans toutefois la tester. Mon chapitre 1 visait donc à comprendre l'influence du contexte du paysage sur les concentrations hivernales d'orignaux et à déterminer l'influence de ces concentrations sur l'occurrence et l'intensité de broutement exercé sur la régénération naturelle. Selon mes résultats, la pression de broutement augmente effectivement dans un rayon de 3 km d'une zone de concentration hivernale d'orignaux.

Peu d'études ont combiné le lidar et les images satellites afin de caractériser la régénération naturelle en forêt ayant une structure complexe. Bien que le lidar permette une plus grande pénétration de la canopée que les images satellites, il est possible que la réflectance de ces dernières aide à différencier la régénération de la canopée. Le premier objectif du chapitre 2 consistait donc à comparer l'exactitude de l'estimation de la densité de gaulis, utilisée comme proxy pour la compétition intra- et interspécifique, entre les images satellites Sentinel-2, le lidar et une combinaison des deux capteurs. Le deuxième objectif visait, quant à lui, à comprendre l'influence de la couverture de la canopée sur l'exactitude de l'estimation de la densité de gaulis entre les trois méthodes. Les résultats du chapitre 2 suggèrent que le lidar seul est plus exact pour estimer la densité de gaulis que les images satellites et présente une exactitude similaire à celle obtenue par la combinaison des deux capteurs, avec une erreur relative de 84%. De plus, le lidar seul permet de diminuer l'influence de la couverture de la canopée sur les estimations en comparaison avec les images satellites. Par conséquent, le lidar seul est suffisamment exact afin d'estimer la densité de gaulis en forêt acadienne.

Le facteur le plus limitant pour la régénération naturelle en forêt acadienne est l'accès à la lumière. La couverture de la canopée peut être utilisée comme proxy afin d'estimer l'accès à la lumière de la strate de régénération. La couverture de la canopée peut être estimée visuellement sur le terrain mais aussi à l'aide de la télédétection. Par conséquent, l'objectif du chapitre 3 était de développer une méthode de caractérisation de la couverture de la canopée à partir d'images Landsat 8 OLI. Cependant, il est connu que la réflectance de la régénération augmente l'erreur des estimations de la couverture de la canopée puisque dans certaines bandes spectrales, leurs valeurs de réflectance sont semblables. Le degré de similarité de la réflectance de la régénération et celle de la canopée était à ce jour inconnue en forêt acadienne. Je me suis ainsi donné cet objectif dans le cadre du dernier chapitre. J'ai réussi à estimer la couverture de la canopée à partir d'images Landsat 8 OLI avec une erreur variant entre 7,94 et 14,88%. Mes résultats montrent aussi que la réflectance de la régénération et celle de la canopée sont différentes dans toutes les bandes des images Landsat 8 OLI (bleue, rouge, verte, proche infrarouge, infrarouge courte 1 : 1,57 – 1,65 µm et infrarouge courte 2 : 2,11 – 2,29 µm) à l'exception des bandes proche infrarouge et infrarouge courte 1. Finalement, les résultats du chapitre 3 ont mis en évidence l'importance de la bande verte dans l'estimation de la couverture de la canopée en forêt acadienne puisque la différence entre la réflectance de la régénération et celle de la canopée y est plus marquée que dans les autres bandes spectrales.

Les résultats de ma thèse viennent parfaire nos connaissances sur l'estimation de certains facteurs influençant la régénération naturelle à partir de télédétection et des SIG dans les forêts à structure complexe. Les modèles créés permettent d'accéder à des données ayant une résolution spatiotemporelle plus fine que certaines données issues de la méthode d'échantillonnage traditionnelle, ce qui améliore par le fait même la modélisation de la dynamique de la régénération naturelle en forêt acadienne. Ma thèse souligne aussi l'importance d'inclure la localisation des concentrations hivernales d'orignaux dans la gestion forestière afin de diminuer la pression de broutement sur la régénération naturelle.

Ma thèse fournit divers outils aux aménagistes forestiers et fauniques afin de prendre des décisions qui permettront d'assurer une gestion durable de la forêt acadienne.

Mots clés : images satellites, lidar, SIG, forêt acadienne, *Alces alces americanus*

ABSTRACT

Forest regeneration contributes to the reduction of global forest cover loss, thereby maintaining the ecosystem services provided by forests. However, natural regeneration is more susceptible than artificial regeneration to create a stand adapted to local conditions and, therefore, resistant to environmental changes. Natural regeneration is influenced by several factors such as the type of silvicultural treatment applied and the regeneration niche, making modelling of forest succession and dynamics along with regeneration dynamics especially challenging. This task is even more complex since accessing data at a fine spatiotemporal resolution is difficult due to limitations imposed by the traditional sampling method (i.e., field sampling).

However, remote sensing and geographic information systems (GIS) generally allow access to data at a finer spatiotemporal resolution than the traditional sampling method, making these technologies very attractive for characterizing the regeneration niche. Remote sensing and GIS are often used to estimate forest characteristics. However, their use for characterizing regeneration is mainly limited to stands with a simple structure (i.e., absence of a dense canopy) due to the ease of access to regeneration. The overall goal of my thesis was to estimate key factors of the regeneration niche using remote sensing and GIS in a forest with complex structure.

The Acadian forest is located at the ecotone between boreal and temperate deciduous and mixed forests. It exhibits one of the greatest structural complexity among all forest ecosystems. It is also intensively managed, being one of the most important sources of timber in North America. The most limiting factors influencing natural regeneration in the Acadian forest are intra- and interspecific competition, primarily for light, as well as herbivory by ungulates. Hence, my specific objectives were to estimate intra- and interspecific competition as well as ungulate herbivory using remote sensing and GIS in the Acadian forest.

In the northern portion of the Acadian forest, North American moose (*Alces alces americanus*) is the main ungulate exerting significant browsing pressure on natural regeneration. In winter, moose congregate due to the presence of deep snow. Some authors have hypothesized that browsing pressure is higher in landscapes surrounding winter moose concentrations. However, this hypothesis has yet to be tested. Therefore, the objective of chapter 1 was to understand the influence of landscape context on winter moose concentrations and the effect of these concentrations on the occurrence and intensity of browsing on natural regeneration. My results indicate that browsing pressure was indeed higher within a radius of 3 km from a winter moose concentration than elsewhere in the study area.

Although lidar provides greater penetration of the canopy than satellite images, it is possible that the reflectance of the latter might help differentiate regeneration from the canopy. Yet, few studies have combined lidar and satellite images to characterize natural regeneration. Therefore, the first objective of chapter 2 was to compare the accuracy of sapling density estimations, used as a proxy for competition, between Sentinel-2 images, lidar, and a combination of the two sensors. The second objective was to understand the influence of canopy cover on the accuracy of sapling density estimation for each of the three approaches. The results of chapter 2 suggest that LiDAR alone is more accurate for estimating sapling density than satellite images and similarly accurate to the combination of the two sensors, with a relative error of 84%. Moreover, LiDAR alone reduces the influence of canopy cover on the estimates compared to satellite images. Therefore, LiDAR alone is sufficiently accurate to estimate sapling density in the Acadian forest.

The most limiting factor to natural regeneration in the Acadian forest is access to light. Canopy cover can be used as a proxy to estimate access to light for the regeneration stratum, and can be assessed visually in the field, but also from remote sensing. The goal of chapter 3 was to develop a method to estimate canopy cover from Landsat 8 OLI images. Because the reflectance of the regeneration layer is known to increase errors in canopy cover estimates, as it is similar to that of the canopy in some spectral bands, chapter 3 aimed to estimate

canopy cover while accounting for the error associated with the reflectance of the understory. I successfully estimated canopy cover from Landsat 8 OLI images with an error ranging from 7.94 to 14.88%. My results also show that the reflectance of the regeneration layer and the canopy differs in all bands of the Landsat 8 OLI images (blue, red, green, near-infrared, shortwave infrared 1: 1.57 - 1.65 μm , and shortwave infrared 2: 2.11 - 2.29 μm) except for near-infrared and shortwave infrared 1 bands. Finally, the results of chapter 3 highlighted the importance of the green band in estimating canopy cover in the Acadian forest, as the reflectance of the regeneration layer and the canopy differed most significantly in this band.

In my thesis, I have developed approaches to better estimate factors influencing natural regeneration using remote sensing and GIS in forests with complex structure. The models created provide access to data with a finer spatiotemporal resolution, which will in turn improve the modelling of natural regeneration dynamics in the Acadian forest. My thesis also emphasizes the importance of incorporating the location of winter moose concentrations in forest planning to reduce browsing pressure on regeneration. My thesis provides forest and wildlife managers with various tools to make decisions about the future of the Acadian forest and ensure its sustainable management.

Keywords: satellite images, lidar, GIS, Acadian forest, *Alces alces americanus*

INTRODUCTION

La forêt occupe environ 30% de la surface émergée de la Terre, ce qui correspond à une étendue de près de 40 millions de km² (Hishe, 2021). Les peuplements forestiers rendent plusieurs services écosystémiques, c'est-à-dire qu'ils procurent différents bénéfices à la population humaine (Pohjanmies *et coll.*, 2017), entre autres, diverses sources de nourriture, la régulation de l'eau, la séquestration de carbone, la régulation du climat et la rétention du sol (Krieger, 2001), en plus d'abriter une très grande biodiversité (Brockerhoff *et coll.*, 2017).

Malgré son importance, la forêt est menacée par la déforestation, la dégradation et la fragmentation des habitats qu'elle renferme (Betts *et coll.*, 2022). La perte de couvert forestier, qui résulte de la déforestation et, à moyen terme, de l'exploitation forestière et des perturbations naturelles (Amlin *et coll.*, 2012), a été estimée à 4,2 millions km² entre 1990 et 2020 (FAO, 2020), ce qui représente 0,35% de la superficie mondiale de la forêt par année. La déforestation est le changement de vocation d'une zone donnée de la forêt vers un autre type de couvert, par exemple l'agriculture ou le tissu urbain (de Oca *et coll.*, 2021). La perte de couvert associée à l'exploitation forestière correspond quant à elle à la perte d'arbres matures résultant de la récolte forestière (Curtis *et coll.*, 2018). Il s'agit d'une perte temporaire, contrairement à la déforestation, puisque les traitements sylvicoles (c.-à-d. interventions ou séquence d'interventions visant à éduquer ou à renouveler un peuplement forestier : adaptée de Métro, 1975) visent habituellement le renouvellement d'un couvert forestier par l'entremise de la régénération forestière (Nyland, 2002). Par conséquent, la régénération forestière permet de réduire la perte de couvert forestier, mais peut également entraîner une dégradation de celui-ci lorsque les forêts matures naturelles, reconnues pour être structurellement complexes, sont remplacées par des peuplements plus jeunes, souvent équiens, avec une composition spécifique parfois peu représentative des forêts naturelles (p. ex. par la plantation : Betts *et coll.*, 2022).

La perte nette de couvert forestier, soit la perte totale de couvert forestier (c.-à-d. engendrée par la déforestation et l'exploitation forestière) à laquelle on soustrait la superficie en régénération (c.-à-d. où la végétation ligneuse est établie), a été estimée à 4,15 millions km² à l'échelle du globe entre 1990 et 2020 (FAO, 2020), ce qui représente 0,3% de la superficie mondiale de forêt par année. Or, les superficies en régénération ont tout de même permis de réduire la perte totale de couvert forestier de 0,05% en moyenne par année entre 1990 et 2020. La dégradation de la forêt est, quant à elle, généralement définie comme étant la réduction ou la perte de complexité biologique dans un écosystème forestier (Betts *et coll.*, 2006). Les principales causes de dégradation de la forêt sont, par ordre décroissant d'importance, l'exploitation forestière intensive (Betts *et coll.*, 2022), les feux non contrôlés (Tejaswi, 2007) ainsi que le surbroutement exercé par les grands herbivores (Hosonuma *et coll.*, 2012).

La régénération forestière représente le processus de renouvellement du couvert forestier par l'établissement de jeunes arbres de manière naturelle ou artificielle (Nyland, 2016). La régénération artificielle provient de la plantation de semis ou de la mise en terre de semences à la suite d'une perturbation naturelle ou anthropique, mais plus souvent anthropique (Savolainen et Kärkkäinen, 2004). Quant à la régénération naturelle, elle découle de l'ensemencement naturel ou de la reproduction végétative (Pardos *et coll.*, 2005). Bien que la régénération artificielle de la forêt offre des bénéfices (p. ex. un rendement supérieur à court terme, voir Amoroso et Turnblom, 2006, ou encore la simplification de la gestion forestière, voir Leslie, 2004), elle comporte aussi certains désavantages. Par exemple, elle s'avère souvent coûteuse (Chazdon et Uriarte, 2016) puisqu'elle nécessite l'achat de graines ou de semis et elle implique des frais variés, tels que la préparation du site et le contrôle de la compétition (Nawir *et coll.*, 2016). Elle peut aussi engendrer une perte de rendement et de fertilité du sol (Bi *et coll.*, 2007) et augmenter la vulnérabilité du peuplement aux pathogènes et aux insectes ravageurs (Dick, 1998). Enfin, la qualité du bois de sciage issu des arbres plantés est souvent moindre que celle des arbres régénérés naturellement (Möttönen et Luostarinen, 2006).

Pour sa part, la régénération naturelle favorise le renouvellement de la forêt d'une manière plus écologique et économique que la régénération artificielle. En effet, un peuplement issu de la régénération naturelle sera mieux adapté aux conditions du site (Howe, 2016) et par le fait même, plus résistant aux pathogènes, aux insectes ravageurs et aux changements climatiques (Cumming, 2011), qu'un peuplement issu de régénération artificielle. De plus, la régénération naturelle soutient habituellement une plus grande biodiversité, tant animale (Dracup *et coll.*, 2015; Sun *et coll.*, 2016; Moreno-Mateos *et coll.*, 2017) que végétale (Ross-Davis et Frego, 2002; Kazakou *et coll.*, 2006), que la régénération artificielle, en raison de sa plus grande hétérogénéité structurelle (Chazdon, 2013; Filotas *et coll.*, 2014; Qi *et coll.*, 2019) et sa plus grande richesse spécifique (Taki *et coll.*, 2010). Finalement, la régénération naturelle rend un plus grand nombre de services écosystémiques (Chazdon, 2008) que la régénération artificielle. Elle permet notamment une plus grande séquestration de carbone (Poorter *et coll.*, 2016), une plus grande rétention des sédiments (Yang *et coll.*, 2018) ainsi qu'une plus grande infiltration de l'eau de pluie dans le sol (Filoso *et coll.*, 2017) que la régénération artificielle. Il est tout de même important de souligner qu'en présence d'espèces exotiques envahissantes, la résilience de la régénération naturelle est moindre dû à la diminution de la densité des espèces natives (Dyderski et Jagodziński, 2020).

Ma thèse doctorale s'intéresse au succès de la régénération naturelle (Figure 0.1), lequel est conditionné par la niche de régénération (c.-à-d. les facteurs biotiques et abiotiques influençant la régénération : Grubb, 1977; Rosbakh *et coll.*, 2018; Hankin et Bisbing, 2021) ainsi que par la dynamique (c.-à-d. les changements temporels de structure et de composition en espèces d'un peuplement forestier : Drury et Nisbet, 1973; Smith *et coll.*, 1997) et la succession forestière (c.-à-d. les changements temporels des espèces végétales : Grebner *et coll.*, 2013). En forêt aménagée, le succès de la régénération est également influencé par l'aménagement forestier (Tinya *et coll.*, 2020). Le choix du traitement sylvicole est, quant à lui, conditionné par les résultats de la modélisation de la succession et de la dynamique forestière. Cette modélisation permet d'estimer la composition du peuplement final à la suite du traitement sylvicole, permettant de vérifier s'il correspond à l'objectif d'aménagement

visé. Les modèles de succession et de dynamique forestière comportent généralement une composante (c.-à-d. un sous-modèle) spécifiquement dédiée à la dynamique de la régénération (Seidl *et coll.*, 2011; Pretzsch *et coll.*, 2015). Les variables indépendantes de ce sous-modèle correspondent aux facteurs biotiques et abiotiques de la niche de régénération (Bravo *et coll.*, 2019). Par conséquent, la caractérisation des facteurs de la niche de régénération, qui peut être réalisée via un échantillonnage sur le terrain ainsi que par l'entremise de la télédétection et des systèmes d'information géographique (SIG), influence l'exactitude et la précision des modèles de la dynamique de la régénération qui a son tour influence l'exactitude et la précision des modèles de succession et de dynamique forestière.

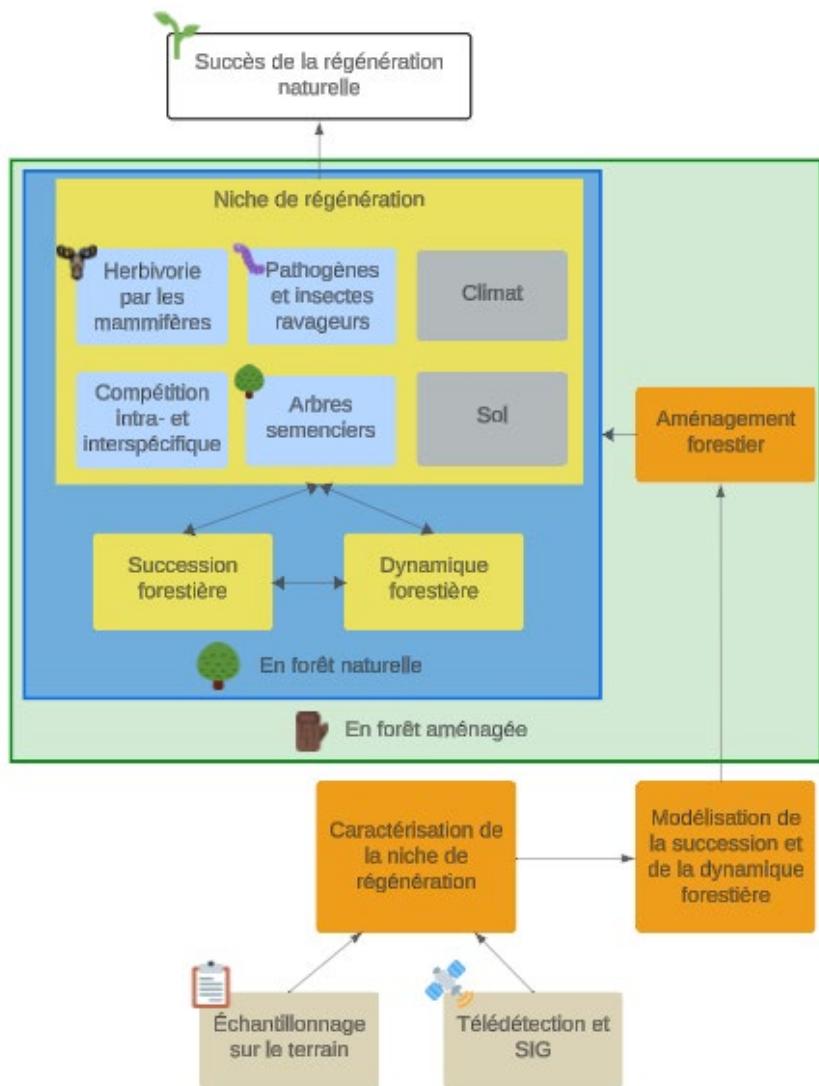


Figure 0.1. Concepts (en jaune), facteurs (en orange) ainsi que méthodes de caractérisation (en beige) influençant le succès de la régénération naturelle en forêt naturelle et aménagée. Ces concepts, facteurs et méthodes de caractérisation seront abordés dans l'introduction de cette thèse.

0.1 Importance de la régénération naturelle

La phase de la régénération débute à la germination de la graine et se termine lorsque la tige atteint un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de 9,9 cm. La phase de la régénération se divise toutefois en deux stades, soit les semis et les gaulis. Le stade des semis débute avec la

germination de la graine (Bewley, 1997) et se termine lorsque la tige atteint un DHP de 1 cm (Matzner *et coll.*, 2003). Elle est alors considérée comme une gaule (Sittaro *et coll.*, 2017; USDA Forest Service, 2019). Finalement, cette gaule deviendra un arbre mature en atteignant un DHP de 10 cm, ce qui marque la fin de la phase de la régénération (Götmark *et coll.*, 2005; Kunstler *et coll.*, 2009; Petersson *et coll.*, 2019).

Bien évidemment, la régénération naturelle est importante pour le renouvellement du couvert forestier, mais elle contribue également à la biodiversité végétale et faunique. La pénétration de la lumière au sol favorise l'apparition d'espèces d'arbres intolérantes à l'ombre ainsi que des arbustes et herbacées, ce qui augmente la diversité végétale (Fontaine *et coll.*, 2009) et, par conséquent, la diversité animale (Yamaura *et coll.*, 2012). Par exemple, la présence de certains lépidoptères est intimement liée à la diversité des plantes retrouvées dans les peuplements en régénération naturelle (Hammond et Miller, 1998). De plus, certaines espèces de coléoptères terrestres sont fortement associées à ce stade (Heyborne *et coll.*, 2003). Un accès accru à la lumière ainsi qu'un environnement davantage sec favorisent aussi les reptiles (Rittenhouse *et coll.*, 2007). Il a de plus été observé que la diversité aviaire était plus élevée dans les peuplements en régénération naturelle que dans les peuplements matures en raison de la plus grande diversité de nourriture et de sites propices à la nidification (Klaus *et coll.*, 2010). Les petits mammifères atteignent également une densité et une diversité souvent plus élevées dans les peuplements en régénération que dans les peuplements matures (Briani *et coll.*, 2004), ce qui bénéficie aux mésocarnivores tels que le raton laveur (*Procyon lotor*; Chamberlain *et coll.*, 2003) et les renards (*Vulpes* spp.; Fuller et DeStefano, 2003). Certains lagomorphes, tels que le lapin à queue blanche (*Sylvilagus floridanus*) et le lapin de Nouvelle-Angleterre (*S. transitionalis*), sont principalement associés aux peuplements en régénération, ce qui attire leur principal prédateur, le lynx roux (*Lynx rufus*; Cheeseman *et coll.*, 2019). Les grands herbivores tels que les ongulés sont aussi favorisés par l'abondance de nourriture disponible dans la strate de régénération (García-Marmolejo *et coll.*, 2015). Finalement, les omnivores tels que les ours (*Ursus* spp.) sont fréquemment observés dans les peuplements en régénération (Litvaitis, 2001), où ils se nourrissent de petits fruits comme les framboises

et les bleuets (Beeman et Pelton, 1980). L'effet positif des peuplements en régénération sur la biodiversité déborde parfois des limites de ces peuplements et peut augmenter la biodiversité des peuplements non perturbés adjacents (Sakai et Noon, 1997). Il convient cependant de noter que les vieilles forêts sont également indispensables pour certaines espèces végétales (Scheller et Mladenoff, 2002) et animales (Vanderwel et al., 2009). Par conséquent, il est crucial de préserver un assemblage de peuplements à différents stades de succession à l'échelle du paysage.

À la suite d'une perturbation naturelle ou anthropique, le microclimat près du sol change drastiquement, puisque l'exposition au soleil et au vent augmente, ce qui diminue le degré d'humidité de l'air et du sol (Greenberg, 2002). Ces modifications permettent à l'écosystème forestier d'offrir de nouveaux services écosystémiques. Par exemple, les peuplements en régénération naturelle contribuent davantage à la pollinisation que les peuplements matures puisqu'ils présentent une plus grande densité et richesse spécifique d'abeilles sauvages (Taki *et coll.*, 2013). De plus, l'établissement de la régénération naturelle à la suite d'une perturbation naturelle ou anthropique permet de stabiliser le sol, évitant ainsi la perte d'éléments nutritifs et, du même coup, une détérioration de la qualité de l'eau (Ditt *et coll.*, 2010).

La régénération est reconnue comme étant la phase la plus critique de la succession forestière (García, 2001; Rey et Alcántara, 2000) puisque le taux de mortalité des tiges y est le plus élevé (Kitajima et Fenner, 2000). En effet, les semis et gaulis sont souvent très peu tolérants aux stress environnementaux comparativement aux arbres matures (Fenner et Thompson, 2005). L'échec de recrutement de semis et de gaulis limite d'ailleurs le taux de croissance du peuplement (Hurtt et Pacala, 1995; Clark et Ji, 1995; Queenborough *et coll.*, 2007). À noter, seules les tiges établies à la fin de la première saison de croissance ont une probabilité élevée d'être recrutées dans la canopée (Ward et Worthley, 2004), ce qui en fait une phase déterminante de la succession forestière (Grime et Hillier, 1992) de même que pour la

structure finale du peuplement forestier (c.-à-d. sa composition et sa configuration : Dalling *et coll.*, 2002).

0.2 Niche de régénération

Le processus de régénération naturelle est complexe, puisqu'il est influencé par plusieurs facteurs biotiques et abiotiques (c.-à-d. la niche de régénération) qui interagissent entre eux (Grubb, 1977). La niche de régénération correspond aux conditions environnementales nécessaires à l'établissement, à la persistance et à la croissance de la régénération d'une espèce donnée (Poorter, 2007).

Les facteurs qui contribuent à façonner la niche de régénération sont nombreux et spécifiques à l'espèce (Jack et McIntyre, 2017). Ils peuvent être regroupés sous six catégories : 1) climat, 2) sol, 3) présence/proximité d'arbres semenciers, 4) pathogènes et insectes ravageurs, 4) herbivorie par les mammifères et 6) compétition intra- et interspécifique (Figure 0.2).

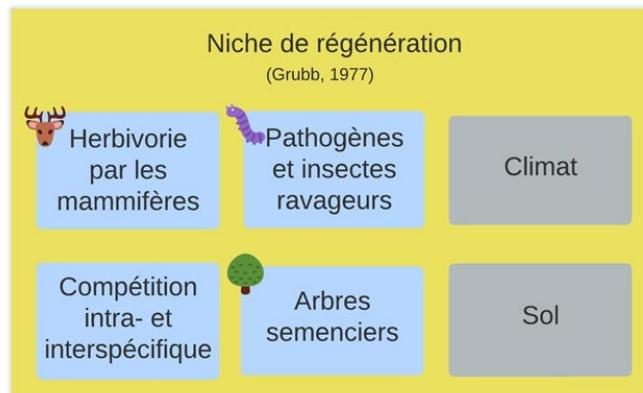


Figure 0.2. Représentation graphique de la niche de régénération. En bleu : facteurs biotiques et en gris : facteurs abiotiques.

Les facteurs influençant la régénération varient de façon spatiotemporelle (García et Houle, 2005; Gómez-Aparicio, 2008; Maltez-Mouro *et coll.*, 2007), ce qui engendre des variations, appelées changements ontogéniques (Parish et Bazzaz, 1985), dans la niche de régénération

en fonction des différents stades de celle-ci (Chase et Leibold, 2003; Miriti, 2006). Un changement ontogénique se produit entre chacun des stades de la régénération, ce qui permet de distinguer différentes niches ontogéniques à l'intérieur même du concept de niche de régénération (Quero *et coll.*, 2008; Figure 0.3). Par exemple, la niche de recrutement de semis réfère aux facteurs influençant les stades de la germination de la graine et de l'établissement du semis (Young *et coll.*, 2005). À l'intérieur même de la niche de recrutement, il est aussi possible de distinguer une niche de germination (Donohue *et coll.*, 2010). Walters *et coll.* (2020) ont même défini une niche de recrutement de gaulis en caractérisant les facteurs influençant le recrutement de semis dans la strate de gaulis. Bond et Midgley (2001) vont quant à eux jusqu'à distinguer une niche de persistance, qui s'applique aux espèces de plantes capables de régénération végétative et qui définit les caractéristiques permettant à ces espèces de persister dans une communauté. Rosbakh *et coll.* (2018) ajoutent que les stades qui précèdent la germination de la graine, c'est-à-dire ceux correspondant au cycle de reproduction des plantes, devraient être inclus dans le concept de niche de régénération.

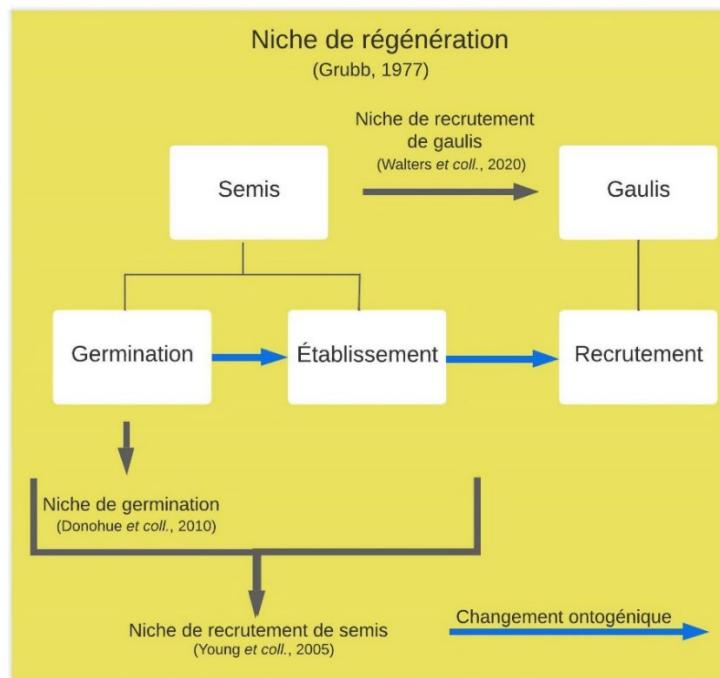


Figure 0.3. Niches ontogéniques des différents stades de la régénération comprises dans le concept de niche de régénération.

0.3 Succession et dynamique forestière

La succession et la dynamique forestière sont des processus dynamiques qui s'observent à l'échelle du peuplement forestier, défini comme un ensemble de tiges ligneuses plutôt homogène dans sa composition en essences, sa structure et son âge (Camp et Oliver, 2004). Il est possible de distinguer quatre stades de développement durant le processus de remplacement du couvert forestier par la régénération naturelle : 1) initiation du peuplement, 2) exclusion des tiges, 3) réinitialisation de la régénération et 4) peuplement ancien (Oliver et Larson, 1996; Figure 0.4). Chacun de ces stades est accompagné de changements de structure et de composition en espèces.

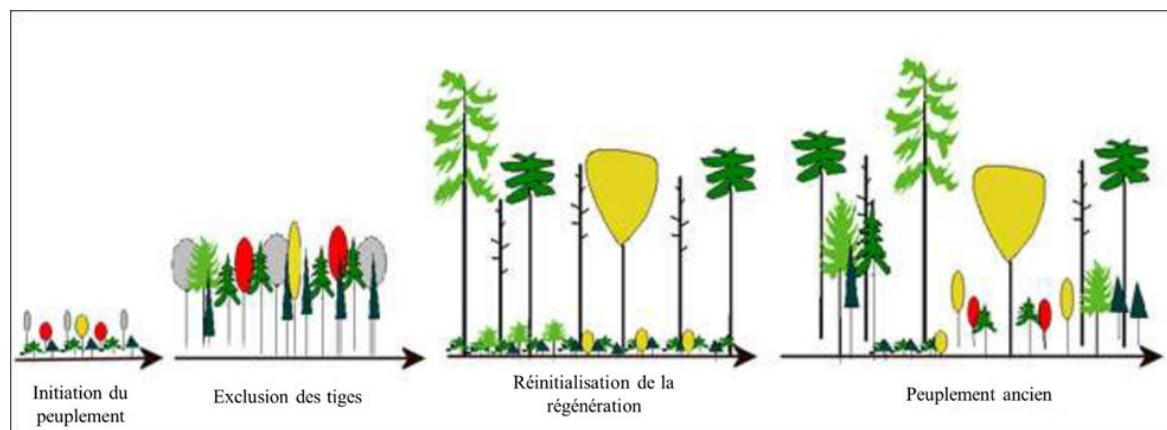


Figure 0.4. Représentation graphique des stades de développement d'un peuplement forestier (modifiée de Davies, 2019).

Le stade d'initiation du peuplement survient à la suite d'une perturbation intense, quelle soit naturelle ou anthropique, lors de laquelle la majorité des arbres de la canopée meurent ou sont récoltés, permettant à une grande quantité de lumière d'atteindre le sol (Curtis *et coll.*, 1998). Pendant ce stade, la régénération préétablie – de même qu'une nouvelle strate de régénération – peuvent croître, et la structure du peuplement est davantage homogène qu'avant la perturbation puisqu'une seule cohorte végétale, principalement composée d'espèces pionnières d'herbacées et d'arbustes intolérants à l'ombre, s'y retrouve (Bravo-Oviedo *et coll.*, 2018). L'établissement de cette nouvelle cohorte est généralement rapide

puisque l'espace de croissance (c.-à-d. la disponibilité des ressources limitant la croissance d'un arbre sur un site donné : Smith, 1986) n'est pas complètement occupé (Oliver et Larson, 1996). Cette croissance rapide se maintient jusqu'à ce que l'espace de croissance soit entièrement occupé. À ce stade, les ressources telles que la lumière, l'eau et les nutriments, deviennent limitées (Heitzman *et coll.*, 1997).

Le stade d'exclusion des tiges est caractérisé par la montée en puissance des facteurs limitant leur croissance et débute lorsque le houppier (c.-à-d. l'ensemble des branches situées au sommet du tronc : Bastien et Gauberville, 2011) de chacune des tiges se rapproche des houppiers adjacents, faisant en sorte que la canopée se referme. À ce stade, la totalité de l'espace de croissance est utilisée (Franklin *et coll.*, 2002), la lumière ne peut pas pénétrer aussi facilement jusqu'au sol, et les tiges compétitionnent pour l'espace, la lumière ainsi que les nutriments et l'eau du sol (Oliver et Larson, 1996). Au début du stade d'exclusion des tiges, la régénération est très dense et d'une hauteur uniforme (Gingrich, 1971). Par la suite, les tiges commencent à se différencier en fonction de la position de leur houppier dans la canopée, cette position reflétant leur niveau de compétitivité (Curtis *et coll.*, 1998). Les tiges aptes à coloniser rapidement l'espace de croissance deviendront dominantes (Zeide, 1991). Par la suite, certaines tiges demeureront dominantes, tandis que celles ayant présenté une croissance moindre deviendront codominantes (Camp et Oliver, 2004). Avec le temps, certaines tiges codominantes seront à leur tour surpassées par des tiges plus vigoureuses et deviendront des tiges de strate intermédiaire (Camp et Oliver, 2004), alors que les tiges ayant présenté la croissance la moins rapide deviendront opprimées et finiront par mourir (Das *et coll.*, 2011). Ce processus, appelé éclaircie naturelle, génère une stratification verticale dans le peuplement, qui tend alors vers une structure qualifiée de multcohorte, même si les arbres sont en fait tous issus de la même cohorte (Spies *et coll.*, 1988; Figure 0.5).

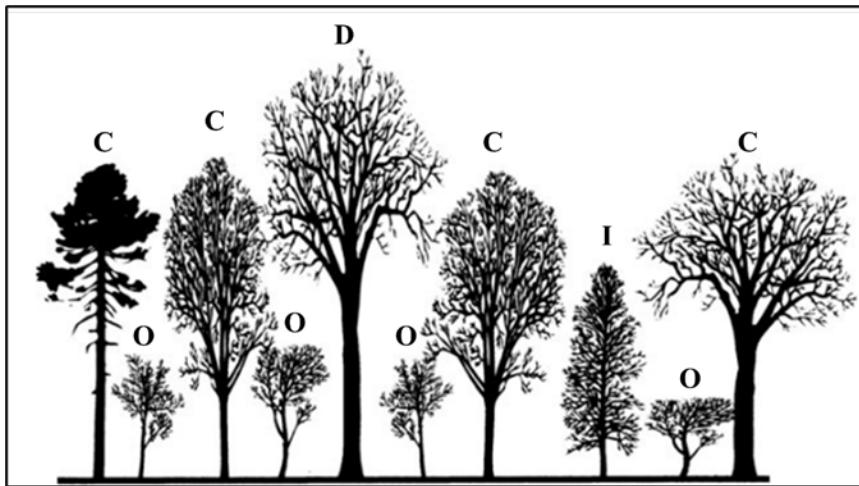


Figure 0.5. Représentation graphique de la classification des tiges selon la position de leur houppier pendant le processus de l'éclaircie naturelle (D : dominantes, C : codominantes, I : intermédiaires et O : opprimées; modifiée de Ward *et coll.*, 1999).

C'est au stade d'exclusion des tiges que le taux de mortalité des tiges est le plus élevé (Szwagrzyk et Szewczyk, 2001; Bigler, 2003). Bien qu'une seule cohorte caractérise le peuplement, les espèces pionnières, dominantes au stade d'initiation, ont laissé la place aux espèces intolérantes à l'ombre (Camp et Oliver, 2004). Le houppier de chaque arbre est alors si étroit qu'aussitôt qu'un arbre meurt, le houppier des arbres adjacents s'agrandit et occupe l'espace libre, maximisant l'utilisation de l'espace de croissance (Assmann, 1970). La composition et la structure du peuplement à la fin de ce stade reflètent généralement celles notées dans le peuplement à la fin de la succession (Hilt, 1985).

Au stade de réinitialisation de la régénération, les houppiers des arbres ont déjà atteint leur superficie maximale. Conséquemment, lorsqu'un arbre meurt, les arbres adjacents n'arrivent pas à occuper l'espace de croissance laissé vacant, ce qui crée des trouées dans la canopée et permet à la lumière d'atteindre le sol (Northcote et Hartman, 2004), favorisant la croissance de la régénération préétablie et celle d'une nouvelle strate de régénération composée d'espèces tolérantes à l'ombre (Curtis *et coll.*, 1998). Cette seconde cohorte d'arbres complexifie la structure du peuplement. C'est à ce stade que le peuplement forestier atteint sa « maturité financière » (c.-à-d. lorsque le taux de croissance des arbres stagne : Downing

et Gagnon, 2018; Figure 0.6) et est généralement soumis à une intervention sylvicole récoltant les arbres matures (Gaffney, 1960). Ce faisant, un peuplement sous aménagement forestier atteindra rarement le stade ultime de peuplement ancien (Smith *et coll.*, 1997). Si l'intervention sylvicole est intensive, le peuplement retournera au stade d'initiation du peuplement (Smith *et coll.*, 1997). Si l'intervention sylvicole est de faible intensité, le peuplement restera au stade de réinitialisation de la régénération et la croissance de la régénération préétablie s'accélérera (Smith *et coll.*, 1997).

Finalement, en l'absence de perturbation naturelle ou anthropique majeure, le peuplement atteindra le dernier stade de développement, soit celui du peuplement ancien, qui est caractérisé par des arbres ayant atteint leur maturité biologique (c.-à-d. lorsque le taux de croissance des arbres diminue : Downing et Gagnon, 2015; Figure 0.6). À ce stade, les arbres meurent de manière hétérogène, créant de l'espace de croissance et permettant à la régénération de s'établir (Curtis *et coll.*, 1998). Or, le peuplement comporte plusieurs cohortes, complexifiant ainsi sa structure par le biais des différents étages de végétation arborescente (Bravo-Oviedo *et coll.*, 2018).

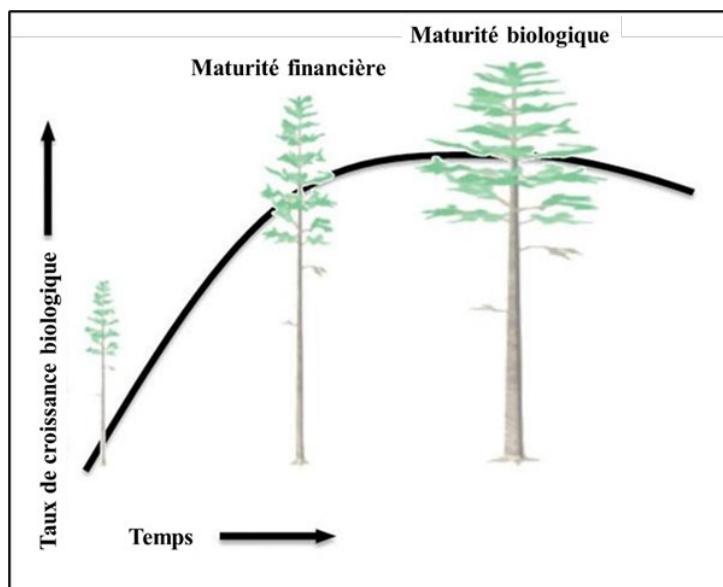


Figure 0.6. Représentation graphique des concepts de maturité financière et biologique d'un peuplement forestier (modifiée de Jeuck et Bardon, 2019).

0.4 Modélisation de la succession et de la dynamique forestière

Les modèles de succession et de dynamique forestière, tels LANDIS PRO (Wang *et coll.*, 2014) et SORTIE-ND (Coates *et coll.*, 2003), sont des outils décisionnels permettant de guider les aménagistes forestiers dans le choix de traitements sylvicoles afin d'obtenir la trajectoire de régénération naturelle désirée. Ces modèles comportent généralement une composante qui porte spécifiquement sur la dynamique de la régénération (Seidl *et coll.*, 2011; Pretzsch *et coll.*, 2015), où les variables indépendantes correspondent aux facteurs de la niche de régénération.

L'influence de certains facteurs de la niche de régénération (p. ex. l'herbivorie par les mammifères ainsi que les pathogènes et les insectes ravageurs) est rarement prise en considération de façon optimale dans les modèles (Bravo *et coll.*, 2019; König *et coll.*, 2022), tout comme les effets cumulatifs de certains facteurs sur la dynamique de la régénération tels la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) et le broutement par l'orignal (*Alces alces*) (Leroux *et coll.*, 2021). Par conséquent, de tels modèles tendent à simplifier grandement le processus de dynamique de la régénération naturelle (Sitch *et coll.*, 2003), ce qui peut entraîner la priorisation de traitements sylvicoles qui mènent la régénération vers une trajectoire non désirée (Bekker et Taylor, 2010; Hanberry et Nowacki, 2016). Il est difficile de prendre en considération tous les aspects influençant la dynamique de la régénération naturelle puisque le corpus de connaissances décrivant les phénomènes en action est encore incomplet (Vanclay, 1995, Kozlowski, 2002). En effet, la plupart des études portant sur la dynamique de la régénération naturelle sont basées sur l'utilisation de données provenant de chronoséquences (Fastie, 1995) ou de reconstruction dendrochronologique (Bergeron, 2000). Les données de chronoséquences supposent que la niche de régénération est similaire entre les peuplements échantillonnés, et ce, même sur le plan temporel (Chazdon, 2007; Johnson et Miyanishi, 2008), ce qui augmente l'erreur dans les modèles (Feldpausch *et coll.*, 2007). Quant à la reconstruction dendrochronologique, elle est trop coûteuse pour l'étude de la dynamique de la régénération naturelle (Cook et Kairiukstis, 2013). Les mesures répétées peuvent, quant à elles, surpasser la variabilité spatiotemporelle incluse dans les

données de chronoséquences (Feldpausch *et coll.*, 2007) et ainsi permettre une meilleure compréhension de la dynamique de la régénération naturelle, mais, tout comme la reconstruction dendrochronologique, elles exigent des investissements considérables.

0.5 Caractérisation de la niche de régénération

La caractérisation de la niche de régénération peut être effectuée par la méthode dite traditionnelle ou encore par des outils de télédétection couplés à des SIG. La méthode traditionnelle consiste à effectuer un inventaire sur le terrain où la prise de données est assurée par des observateurs, tandis que la télédétection et les SIG utilisent de l'information recueillie par différents capteurs (c.-à-d. l'instrument utilisé afin de recueillir l'information : Joseph, 2005) afin de caractériser la niche de régénération à distance en créant des modèles statistiques à partir de données terrain.

La méthode traditionnelle est relativement coûteuse à déployer lorsqu'on veut caractériser de grandes surfaces (Leak, 2007) et repose conséquemment sur des inférences fondées sur un échantillonnage (McRoberts et Tomppo, 2007). De plus, cette méthode permet seulement de caractériser la niche de régénération au moment de l'inventaire, ce qui limite sa résolution spatiotemporelle et biaise le portrait forestier, par exemple lorsqu'un peuplement se dégrade ou que survient un échec de régénération (Drummond et Loveland, 2010). Pour ces raisons, la caractérisation de la niche de régénération réalisée par la méthode traditionnelle est souvent considérée inapplicable sur de grandes superficies et sur une grande échelle temporelle (Xie *et coll.*, 2008; Tehrany *et coll.*, 2017; McClelland *et coll.*, 2018).

La télédétection permet de pallier certaines limites de l'approche traditionnelle, offrant généralement une plus grande résolution spatiotemporelle (Naesset, 2007) en plus d'être moins coûteuse (Breckenridge *et coll.*, 2012; Lechner *et coll.*, 2020) et plus rapide à mettre en place (McRoberts et Tomppo, 2007) que la méthode traditionnelle. Elle permet d'accéder à l'ensemble d'un territoire d'intérêt et fournit généralement une résolution temporelle plus fine que la méthode traditionnelle, c.-à-d. jusqu'à plusieurs mesures par semaine selon le

capteur utilisé. Or, inventorier l'ensemble d'un territoire contribue à augmenter la précision et l'exactitude des données (McRoberts et Tomppo, 2007). Par exemple, l'utilisation d'une seule placette échantillon par 288 ha (c.-à-d. 0,0035 parcelle/ha) permet d'atteindre une exactitude de ~ 5% dans l'estimation du volume marchand à l'aide de la télédétection, alors qu'il faut un effort 14 fois plus important (c.-à-d. 1 placette échantillon/20 ha, ou 0,05 placette/ha) pour une même exactitude avec la méthode traditionnelle (Katila, 2006). D'ailleurs, plus l'aire d'étude est grande, plus les données de télédétection s'avèrent abordables en comparaison avec la méthode traditionnelle (Franklin *et coll.*, 2002). La nécessité d'impliquer des experts en télédétection est l'une des craintes fréquemment énoncées par les praticiens. Cependant, la libéralisation de l'accès et la simplification des analyses ont rendu cette contrainte moins importante depuis quelques années (Lechner *et coll.*, 2020). Par conséquent, la méthode de caractérisation basée sur la télédétection et les SIG semble être une alternative efficace aux méthodes traditionnelles pour la caractérisation de la niche de régénération.

0.6 Télédétection et systèmes d'information géographique

La télédétection permet d'obtenir de l'information sur les objets présents à la surface de la Terre à partir d'un capteur (Lavender et Lavender, 2017). Les données récoltées peuvent ensuite être analysées à l'aide des SIG. Les SIG tels qu'on les connaît aujourd'hui ont fait leur apparition dans les années 1960, en même temps que les ordinateurs (Fazal, 2008), et ont très tôt servi à cartographier la répartition et les caractéristiques des ressources naturelles. Suite à la commercialisation des logiciels SIG dans les années 1970, la télédétection est devenue davantage accessible, ce qui a libéralisé son utilisation, entre autres pour la réalisation d'inventaires forestiers. L'une des premières applications de la télédétection aux inventaires forestiers a été l'utilisation de photos aériennes dans les années 1970 (Maltamo *et coll.*, 2021). Ces images étaient utilisées afin de délimiter les contours des différents peuplements forestiers et d'estimer certaines caractéristiques telles que la composition et le stade de développement. Cependant, ces estimations comportaient une marge d'erreur pouvant dépasser 30% pour la composition des peuplements forestiers (Haara et Korhonen,

2004). En plus de cette faible exactitude, les contraintes de représentativité dans le temps associées aux longs intervalles entre les vols successifs, étaient problématiques (Montenbruck *et coll.*, 2002). À cet effet, Hyvönen et Korhonen (2003) ont déterminé que pour obtenir des estimations aussi précises que celles des inventaires terrain, de nouvelles photos aériennes devaient être accessibles tous les cinq ans. Par la suite, les chercheurs se sont ainsi tournés vers les images satellites, qui offraient une récurrence plus élevée que les photos aériennes, afin d'estimer des caractéristiques de la forêt. C'est avec le lancement du satellite Landsat en 1972 que l'intérêt des chercheurs en écologie forestière pour cette nouvelle technologie s'est accru (Lauer *et coll.*, 1997). Cependant, ce n'est que dans les années 1980 que l'utilisation des images satellites est devenue plus courante pour évaluer diverses caractéristiques de la forêt (Arvola, 1970).

0.7.1 Images satellites

Les images satellites peuvent être classifiées selon leur résolution spatiale (c.-à-d. la surface de la Terre représentée par un pixel : c.-à-d. la plus petite unité composant une image; Figure 0.7), ce qui détermine leur niveau de finesse. La résolution spatiale des images satellites varie considérablement, allant de 250 mètres (MODIS) et plus à 50 centimètres (WorldView-3) et moins. Les images satellites peuvent être classifiées de basse à haute résolution selon leur résolution spatiale (Tableau 0.1).

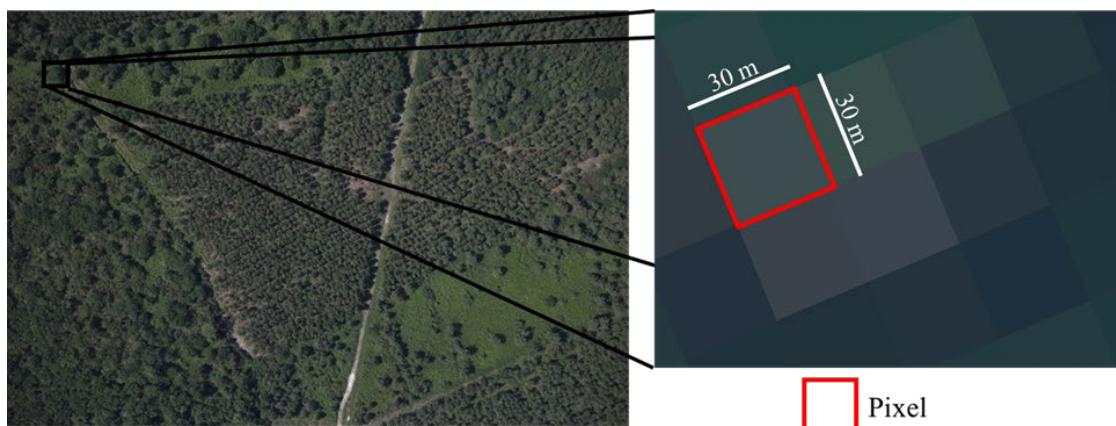


Figure 0.7. Résolution spatiale d'un pixel d'une image satellite Landsat (30 m).

Tableau 0.1. Classification des images satellites selon leur résolution spatiale (modifié de White *et coll.*, 2016).

Classe	Résolution spatiale	Exemple de satellite
Basse résolution	100 – 1 000 m	MODIS
Moyenne résolution	10 – 100 m	Sentinel-2 et Landsat 8 OLI
Haute résolution	1 – 9,9 m	SPOT
Très haute résolution	<1 m	WorldView

Une image satellite est généralement composée de différentes bandes spectrales qui représentent l'énergie solaire reflétée par les objets présents sur la Terre (Figure 0.8). Une bande spectrale correspond au niveau d'énergie solaire reflétée, aussi appelée réflectance, par un objet pour un intervalle de longueur d'onde donné (Figure 0.9). La valeur de la réflectance de chacune des bandes spectrales est contenue dans chacun des pixels.

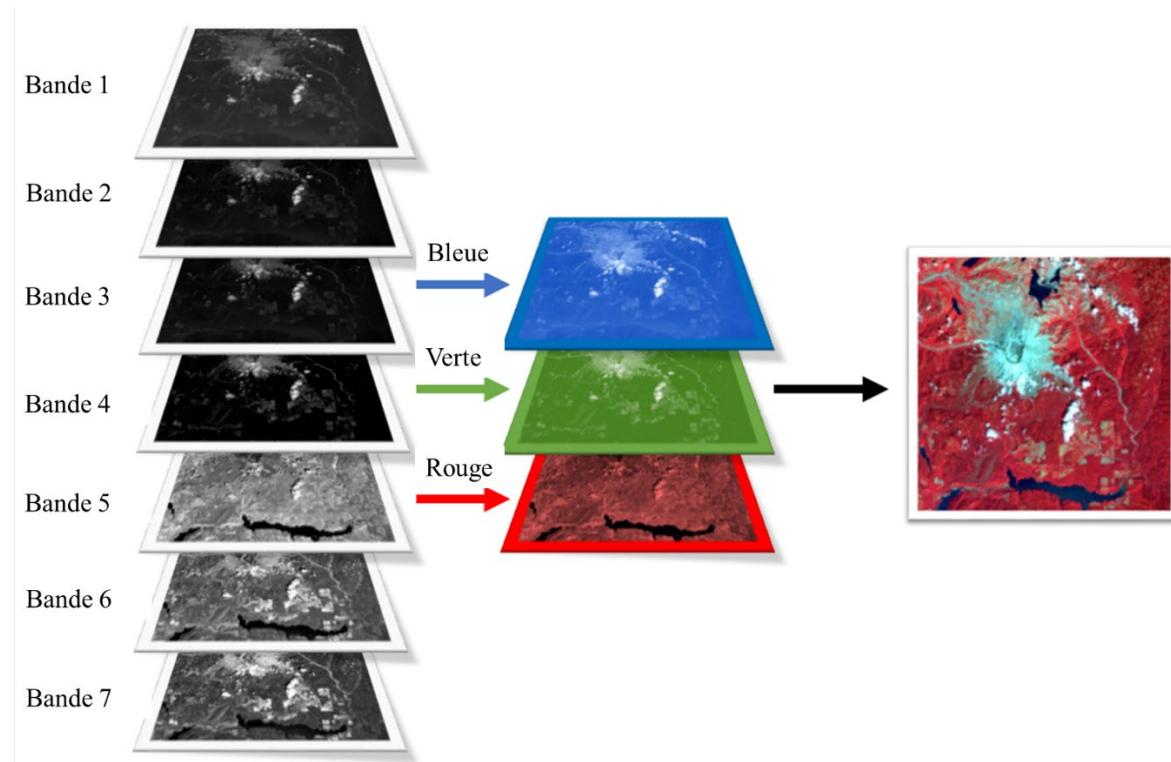


Figure 0.8. Représentation graphique de bandes spectrales d'une image satellite (modifiée de Humboldt State University, 2014).

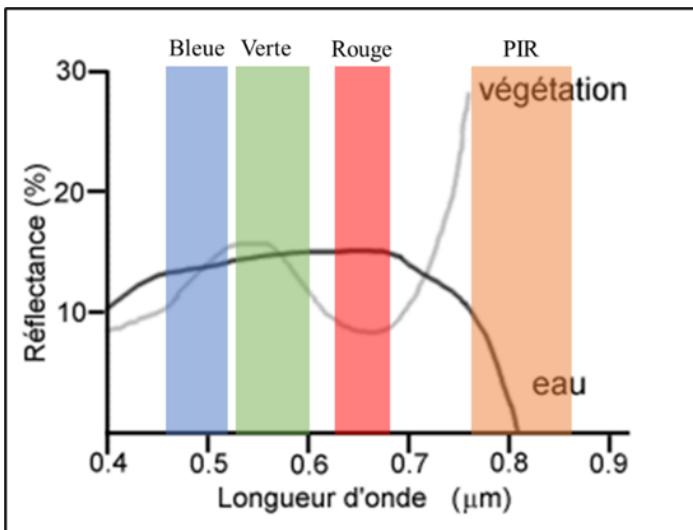


Figure 0.9. Longueurs d'onde des différentes bandes spectrales d'une image satellite et réflectance de la végétation (ligne grise) et de l'eau (ligne noire; modifiée de Ressources naturelles Canada, 2015).

Chaque objet reflète l'énergie solaire de différentes manières dans chacune des bandes spectrales, un phénomène appelé la signature spectrale. Par exemple, la neige présente une réflectance supérieure dans les bandes spectrales visibles (c.-à-d. les bandes bleue, rouge et verte) comparativement aux autres bandes (Estrella *et coll.*, 2020). En revanche, la végétation réfléchit davantage dans la bande proche infrarouge, tandis que l'eau montre une plus grande réflectance dans la bande bleue que dans les autres bandes (Estrella *et coll.*, 2020). Ces différentes signatures spectrales permettent d'identifier les objets se trouvant sur la Terre et, en écologie forestière, d'estimer certaines caractéristiques de la forêt.

En plus de l'utilisation de la réflectance de chacune des bandes spectrales, il est aussi possible de calculer des indices de végétation afin d'estimer certaines caractéristiques des peuplements forestiers, et ce, par divers calculs à partir des valeurs observées sur différentes bandes spectrales. L'indice de végétation le plus reconnu est l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI), qui implique les bandes rouge et proche infrarouge (Rouse *et coll.*, 1974; Éq. 1). Le NDVI permet de différencier l'eau de la végétation et d'estimer la densité de la végétation. Une valeur de NDVI près de – 1 représente l'eau, tandis qu'une

valeur près de + 1 représente une région ayant une forte densité végétale et une valeur près de 0 correspond à une région où il y a peu ou pas de végétation.

$$\text{Éq. 1} \quad \text{NDVI} = \frac{(\text{PIR-Rouge})}{(\text{PIR+Rouge})}$$

PIR = Proche infrarouge

Il est possible d'estimer différentes caractéristiques des peuplements forestiers à partir d'images satellites, par exemple la composition en essences et la structure verticale et horizontale (Tableau 0.2).

Tableau 0.2. Liste non exhaustive des caractéristiques des peuplements forestiers pouvant être estimées à partir d'images satellites.

Caractéristiques de la forêt	Références
<i>Composition du peuplement forestier</i>	
Occupation du sol (forêt ou non-forêt)	Steininger <i>et coll.</i> , (2001)
Superficie brûlée	Eva et Lambin, (2000)
Type de peuplement (feuillu, conifère ou mixte)	Schriever et Congalton, (1995)
Identification de l'espèce d'arbre	Deur <i>et coll.</i> , (2020)
<i>Structure du peuplement forestier</i>	
Surface terrière	Günlü <i>et coll.</i> , (2014)
Vigueur	Solberg <i>et coll.</i> , (2005)
Densité d'arbres	Günlü <i>et coll.</i> , (2015)
Biomasse aérienne ligneuse	Abbas <i>et coll.</i> , (2020)
Couverture de la canopée	Nasiri <i>et coll.</i> , (2022)
Indice de surface foliaire	Lee <i>et coll.</i> , (2021)
Hauteur du peuplement	Mora <i>et coll.</i> , (2013)
Volume marchand de bois	Leboeuf <i>et coll.</i> , (2012)
<i>Autres</i>	
Feu actif	Stroppiana <i>et coll.</i> , (2003)
Identification et caractérisation d'habitats fauniques	Oeser <i>et coll.</i> , (2020)

Malgré leur grande utilité dans la caractérisation des peuplements forestiers, les images satellites sont sensibles à certaines variables environnementales qui peuvent diminuer la précision et l'exactitude des estimations. Effectivement, la densité de la canopée et la

variabilité topographique (Hoy *et coll.*, 2008) ainsi que la composition de la canopée (Hasegawa *et coll.*, 2018) peuvent diminuer l'exactitude des estimés dérivés des images satellites. Ces variables créent de l'ombre, ce qui influence la valeur de la réflectance (Lyndersen *et coll.*, 2016). De plus, la réflectance de la régénération et de la canopée, toutes deux représentées par un seul pixel, sont amalgamées en une même valeur de réflectance par pixel (Rautiainen *et coll.*, 2007), ce qui diminue aussi la précision et l'exactitude des estimations.

0.7.2 Lidar

Une autre technologie de télédétection, le lidar (Light Detection and Ranging), offre une plus grande capacité de pénétration dans la canopée que les images satellites et permet ainsi d'extraire de l'information relative à la structure verticale de la forêt avec une plus grande précision et exactitude que ces dernières (Pesonen *et coll.*, 2008). Le premier prototype lidar a été créé au début des années 1960, mais son utilisation était surtout réservée à des programmes spatiaux (Nelson, 2013). Ce n'est qu'à l'apparition de systèmes de positionnement global (GPS) précis et abordables, dans les années 1990, que cette technologie a été appliquée à l'écologie et à la foresterie (Hyyppä *et coll.*, 2003; Nilsson *et coll.*, 2003; Wulder, 2003). Le lidar utilise un laser afin de mesurer la distance à un objet se retrouvant sur la surface de la Terre (Lim *et coll.*, 2003). Le laser peut être monté sur différentes plateformes telles qu'un satellite, un avion, un drone, un trépied ou tenu à la main. Par ailleurs, un capteur lidar est maintenant intégré au IPad Pro (Spreafico *et coll.*, 2021). Lorsque le rayon du laser rebondit sur un objet, il est renvoyé au capteur et fournit de l'information sur l'emplacement de l'objet sur la Terre, c'est-à-dire des coordonnées de latitude et longitude, mais aussi sur la distance entre cet objet et la plateforme (Baltsavias, 1999; Figure 0.10).

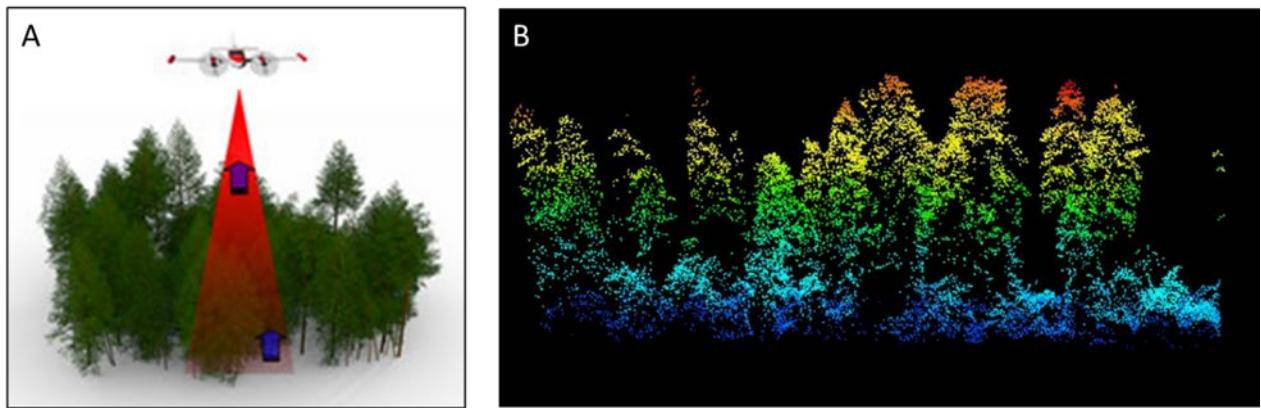


Figure 0.10. (A) illustration d'un lidar aéroporté et (B) nuage de points capté à partir de lidar (les couleurs représentent la hauteur du point par rapport au sol : modifiée de Ressources naturelles Canada, 2015 et Kane et McGaughey, s. d.).

Dès la commercialisation du lidar, le potentiel de l'outil semblait indéniable pour l'étude de la structure forestière puisqu'il permet de caractériser la forêt tant sur le plan horizontal que vertical, contrairement aux images satellites qui n'offrent que de l'information sur le plan horizontal (Lefsky *et coll.*, 1999; Wulder *et coll.*, 2003). Au-delà des caractéristiques du peuplement, le lidar permet d'estimer des caractéristiques à l'échelle de l'arbre (p. ex. le DHP et la hauteur totale; Tableau 0.3).

Tableau 0.3. Liste non exhaustive des caractéristiques des peuplements forestiers et des arbres pouvant être estimées à partir de données lidar.

Caractéristiques de la forêt	Références
<i>Composition du peuplement forestier</i>	
Composition en espèces	Qian <i>et coll.</i> , (2023)
<i>Structure du peuplement forestier</i>	
Surface terrière	Silva <i>et coll.</i> , (2017)
Indice de surface foliaire	Tang <i>et coll.</i> , (2014)
Diamètre des houppiers	Vandendaele <i>et coll.</i> , (2022)
Couverture de la canopée	Ma <i>et coll.</i> , (2017)
Densité d'arbres	Hudak <i>et coll.</i> , (2006)
Hauteur des arbres	Dalla Corte <i>et coll.</i> , (2020)
Diamètre à hauteur de poitrine	Wang <i>et coll.</i> , (2022)
Volume marchand de bois	Panagiotidis <i>et coll.</i> , (2021)
Biomasse aérienne ligneuse	Torre-Tojal <i>et coll.</i> , (2022)
Diamètre quadratique moyen	Drake <i>et coll.</i> , (2002)
<i>Autres</i>	
Caractérisation d'habitats fauniques	Shanley <i>et coll.</i> , (2021)
Modèle numérique de terrain	Chen <i>et coll.</i> , (2017)
Modèle numérique de hauteur de la canopée	Khosravipour <i>et coll.</i> , (2014)

Bien que l'utilisation du lidar dans la caractérisation des peuplements forestiers soit prometteuse et offre une plus grande couverture spatiale que la méthode traditionnelle, sa précision et son exactitude peuvent diminuer en raison de certains facteurs. En effet, l'exactitude des estimations diminuent avec la densité de la canopée (Falkowski *et coll.*, 2008), la hauteur de la canopée (Wing *et coll.*, 2012), la proportion de feuillus dans la canopée (Naesset, 2005), la complexité du relief du terrain (Hubáček *et coll.*, 2016), une faible densité de retours (Jakubowski *et coll.*, 2013), une grande complexité du peuplement ainsi que la couverture de la canopée (Morsdorf *et coll.*, 2010). Par exemple, Falkowski *et coll.* (2008) ont montré que l'exactitude de l'estimation de la hauteur des arbres à partir de lidar aéroporté était de $\pm 1,7$ m pour une couverture de la canopée de moins de 25%, mais s'élevait à $\pm 5,9$ m pour une couverture de la canopée de plus de 75%, soit une diminution de 300% de l'exactitude. Adam *et coll.* (2020) ont également trouvé que l'exactitude de l'élévation du sol estimé à partir de lidar satellitaire diminuait sous une couverture de la canopée de 75% et plus. Ils ont rapporté une exactitude de 1,75 m sous une couverture de la canopée de 25% et

moins et de 3,06 m sous une couverture de la canopée de 75% et plus. Ces diminutions semblaient être causées par l’interférence de la canopée, qui empêchait le lidar de pénétrer dans la canopée par endroits et d’extraire de l’information sous la canopée (Cowen *et coll.*, 2000; Coops *et coll.*, 2007; Korpela *et coll.*, 2012; Stefanidou *et coll.*, 2020).

En raison de l’influence de certaines caractéristiques de la canopée sur la précision et l’exactitude des estimations des caractéristiques des peuplements forestiers, la majorité des caractéristiques obtenues par la télédétection sont propres à la canopée et aux arbres matures, puisque la précision et l’exactitude de ces mesures diminuent considérablement en raison de l’interférence de la canopée. Par exemple, Richardson et Moskal (2011) ont montré que l’estimation de la densité de tiges d’une hauteur de moins de 20 m était moins exacte que celle des tiges d’une hauteur de plus de 20 m. De plus, Jukabowski *et coll.* (2013) ont montré que l’estimation de caractéristiques de structure du peuplement était moins erronée pour la canopée que pour la strate de régénération. L’estimation du nombre de tiges composant la strate de régénération semble aussi moins exacte que pour celle du nombre de tiges de la canopée (Ferraz *et coll.*, 2012; Yao *et coll.*, 2013). Kelly et Tommaso (2015) de même que Surový et Kuželka (2019) ont d’ailleurs noté que la principale limite d’utilisation du lidar pour la caractérisation de la forêt référait à la strate de régénération. Toutefois, et malgré l’interférence de la canopée, certaines caractéristiques de la régénération ont tout de même été estimées à partir de la télédétection (Tableau 0.4), principalement dans des peuplements dépourvus d’arbres matures ou qui ont une structure peu complexe. En effet, la majorité de ces travaux ont été réalisés dans des sites ayant été perturbés par le feu (Moskal *et coll.*, 2001; Mitri et Gitas, 2013; Diaz-Delgado *et coll.*, 2003; Potter *et coll.*, 2012; Pérez-Cabello *et coll.*, 2021), des coupes totales (McCombs *et coll.*, 2003) ou ayant été plantés (Pouliot *et coll.*, 2002; Du et Pang, 2024).

Tableau 0.4. Liste non exhaustive des caractéristiques de la régénération pouvant être estimées à partir d'images satellites et de données lidar.

Caractéristiques de la régénération	Images satellites	Lidar	Références
<i>Composition de la régénération</i>			
Présence-absence		✓	Hill et Broughton, (2009)
Composition en espèces		✓	Yang <i>et coll.</i> , (2023)
Couverture de la régénération	✓	✓	Diaz-Delgado <i>et coll.</i> , (2003); Amiri <i>et coll.</i> , (2016)
<i>Structure de la régénération</i>			
Hauteur des gaulis		✓	Du et Pang, (2024)
Couverture horizontale		✓	Fekety <i>et coll.</i> , (2019)
Volume de la végétation		✓	Ruiz <i>et coll.</i> , (2021)
Indice de surface foliaire		✓	Song <i>et coll.</i> , (2021)
Densité d'arbres	✓	✓	Campbell <i>et coll.</i> , (2018); Zhang <i>et coll.</i> , (2022)
<i>Autres</i>			
Détection des arbres		✓	Yao <i>et coll.</i> , (2013)
Délinéation des houppiers	✓		Chadwick <i>et coll.</i> , (2020)

Cela dit, seules quelques caractéristiques de la régénération sont communément obtenues dans des peuplements ayant une structure davantage complexe à l'aide d'images satellites et du lidar, par exemple le type de régénération (Su et Bork, 2007; Yang et coll., 2023), sa présence (Martinuzzi *et coll.*, 2009), la couverture de la régénération (Amiri *et coll.*, 2016), sa densité (Campbell *et coll.*, 2018) et la détection de tiges (Perroy *et coll.*, 2017). Toutefois, l'exactitude des estimations reste influencée négativement par la couverture (Su et Bork, 2007; Martinuzzi *et coll.*, 2009; Perroy, 2017) et la densité de la canopée (Campbell *et coll.*, 2018), ainsi que par la proportion d'essences feuillues dans la canopée (Amiri *et coll.*, 2016). Lopatin *et coll.*, (2017) ont même identifié les meilleures conditions pour caractériser la régénération comme étant les peuplements présentant une faible complexité structurelle et de faibles chevauchements des houppiers. Les connaissances sur la caractérisation de la régénération naturelle dans des peuplements forestiers ayant une grande complexité structurelle sont toutefois limitées et bien souvent, l'exactitude des estimations est faible.

0.7 Structure de la forêt

La structure de la forêt se définit comme étant la distribution de la biomasse dans l'espace, c'est-à-dire l'arrangement vertical et horizontal des espèces végétales, de leur taille ainsi que de leur distribution d'âge (McElhinny *et coll.*, 2005). La structure de la forêt est souvent liée à des caractéristiques écologiques, telles la biodiversité (Schall *et coll.*, 2018), la régulation du climat par l'entremise de la séquestration du carbone (Harmon et Hua, 1991) ainsi que la prévalence de la régénération naturelle (Siitonen *et coll.*, 2000).

La complexité structurelle d'une forêt, quant à elle, quantifie la structure verticale et horizontale des arbres (Gough *et coll.*, 2020), décrivant ainsi la distribution des arbres sur un plan tridimensionnel. Or, une forêt présentant une forte complexité structurelle (c.-à-d. ayant une structure verticale et horizontale hétérogène) supporte souvent une grande diversité d'espèces végétales, de gammes de taille et de classes d'âge, ce qui résulte en une forêt ayant plusieurs strates de végétation et une canopée plus dense (Davies et Asner, 2014). Une structure forestière plus complexe est généralement liée à une diversité spécifique animale supérieure (McElhinny *et coll.*, 2005) en procurant un plus grand nombre de niches écologiques (Kohyama, 1993), ainsi qu'à une productivité forestière (Juchheim *et coll.*, 2017) et une résilience plus élevée (Pretzsch *et coll.*, 2016) que les forêts ayant une complexité structurelle moindre. En conséquence, une forêt ayant une structure complexe présente une succession et une dynamique forestière davantage élaborées, ce qui rend difficile la modélisation de la succession et de la dynamique forestière et par conséquent celle de la régénération naturelle (Porte et Bartelink, 2002).

0.8 Objectif général de la thèse

La télédétection et les SIG offrent une solution potentielle pour combler les lacunes dans la collecte de données ayant une fine résolution spatiotemporelle pour modéliser la régénération naturelle en forêt, en particulier dans les cas où la structure forestière est complexe. Cependant, la caractérisation de la niche de régénération à partir de la télédétection et des SIG dans les forêts ayant une structure complexe est limitée. Par conséquent, l'objectif

principal de cette thèse est d'améliorer les méthodes de caractérisation à partir de la télédétection et des SIG de certains facteurs de la niche de régénération dans une forêt présentant une structure complexe.

0.9 Forêt tempérée et acadienne

Parmi tous les biomes forestiers, ceux qui présentent la plus grande complexité structurelle sont les forêts tempérée et tropicale (Ehbrecht *et coll.*, 2021). La structure de la forêt tempérée, caractérisée par une grande diversité spécifique, comprend plusieurs strates végétales, telles les herbacées, les arbustes, la régénération et les arbres matures (Roxburgh et Noble, 2001).

La forêt tempérée est la principale source mondiale de bois de construction et de produits dérivés du bois, ce qui fait d'elle le biome forestier le plus exploité (de Gouvenain et Silander Jr., 2017). Selon Drummond et Loveland (2010), 2,3% de la superficie exploitée de la forêt tempérée entre 1973 et 2000 ne s'est pas régénérée à la suite d'une perturbation anthropique ou naturelle. En effet, il arrive que la dynamique de la régénération naturelle suive une trajectoire différente de celle attendue, résultant en une structure et une composition contrastées par rapport à la régénération attendue en forêt tempérée, allant même parfois jusqu'à l'échec de la régénération (Hanberry et Nowacki, 2016). Ce type de dérive loin des structures et compositions attendues entraîne la dégradation de l'intégrité forestière ainsi qu'une perte de couvert forestier (Hansen *et coll.*, 2013).

La forêt tempérée constitue le biome forestier ayant la plus vaste répartition géographique. Il comprend deux grands types d'écosystèmes forestiers : la forêt feuillue et mixte tempérée ainsi que la forêt de conifères tempérée (Olson *et coll.*, 2001; Figure 0.11). Entre ces deux types d'écosystèmes forestiers, c'est la forêt feuillue et mixte tempérée qui montre la plus grande complexité structurelle (Ehbrecht *et coll.*, 2021). Dans la partie nord-ouest de sa répartition, il est possible de distinguer la forêt acadienne, qui représente un écotone entre la forêt boréale et la forêt feuillue et mixte tempérée (Loo et Ives, 2003; Figure 0.12). La forêt

acadienne abrite la plus grande diversité spécifique de toute la forêt tempérée, puisqu'elle comprend des éléments boréaux et tempérés (Simpson, 2008).

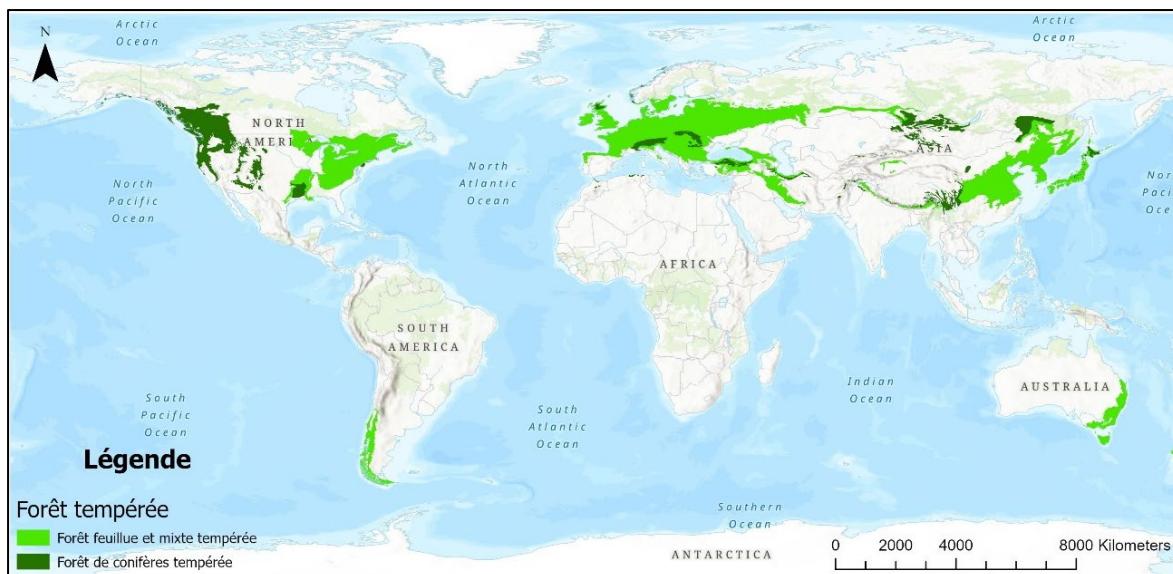


Figure 0.11. Répartition géographique de la forêt tempérée à l'échelle mondiale (modifiée de Dinerstein *et coll.*, 2017).

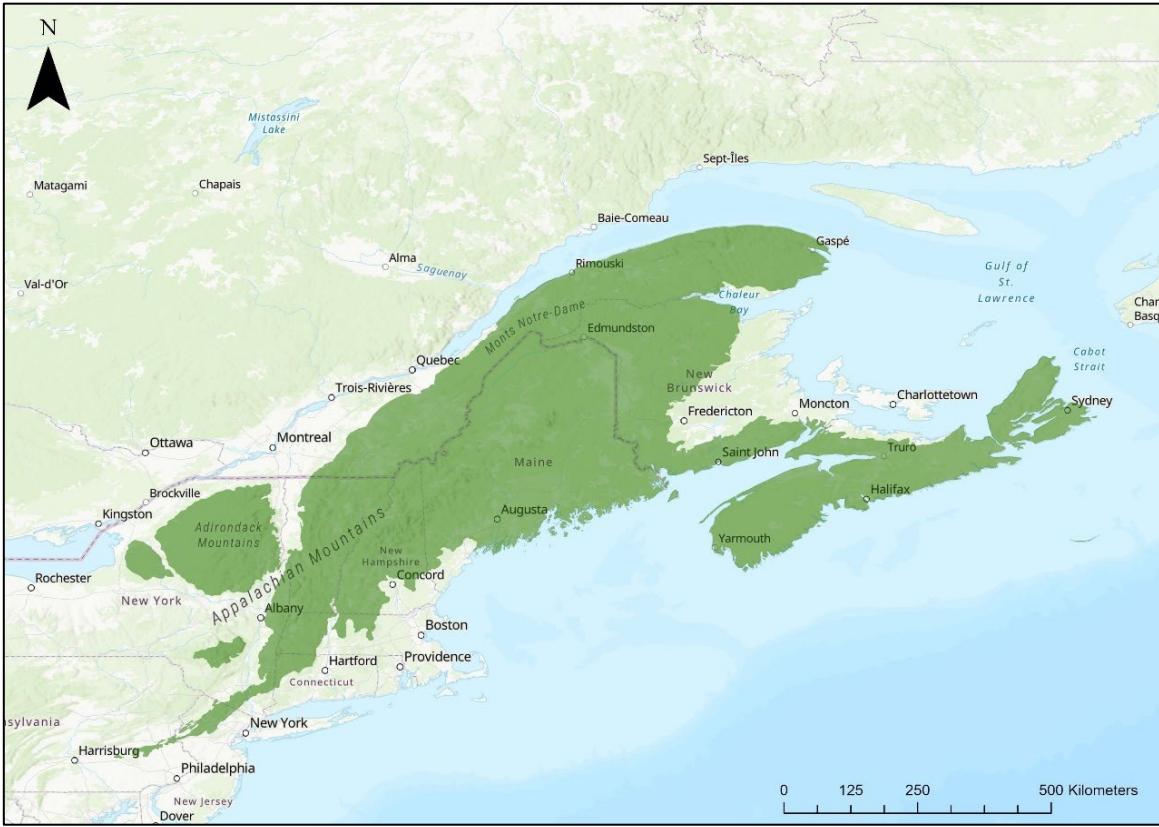


Figure 0.12. Répartition géographique de la forêt acadienne, en vert (modifiée de Dinerstein *et coll.*, 2017).

La composition actuelle de la forêt acadienne ne reflète pas celle qui était observée à l'époque précoloniale, c'est-à-dire au 17^e siècle et avant cette période. Elle a été fortement dégradée par l'activité humaine (Loo et Ives, 2003; Betts *et coll.*, 2022), ce qui a notamment engendré sa « boréalisation », c'est-à-dire que les espèces généralement plus abondantes en forêt boréale, telles les peupliers (*Populus spp.*), le bouleau blanc (*Betula papyfera*) et le sapin baumier (*Abies balsamea*) se retrouvent maintenant en plus grande proportion qu'autrefois dans la forêt acadienne (Simpson, 2008). De plus, il est pressenti que les changements climatiques entraîneront une baisse de la possibilité annuelle de coupe dans la forêt acadienne. En effet, les espèces boréales (p. ex. le bouleau blanc et le sapin baumier) ne se régénéreront pas aussi facilement sous des températures plus chaudes que celles d'aujourd'hui et l'établissement des espèces tempérées sera plus lent que la perte de biomasse forestière.

engendrée par l'échec de la régénération des espèces boréales (Taylor *et coll.*, 2017). Or, il est très important de développer des modèles plus précis de la dynamique de la régénération naturelle que ceux actuellement disponibles afin d'éviter la surexploitation de la forêt acadienne dans une perspective où les changements climatiques pourraient compromettre certains processus actuellement en place. Pour ces raisons, la forêt acadienne est un excellent modèle biologique pour repousser les limites de la caractérisation de la niche de régénération à partir de la télédétection et des SIG dans des peuplements dont la structure est complexe.

0.10 Niche de régénération de la forêt acadienne

Dans la forêt acadienne, les principaux facteurs influençant la dynamique de la régénération naturelle sont la compétition intra- et interspécifique (Guo *et coll.*, 2020), particulièrement la compétition pour la lumière (Poorter, 2007; Salmon *et coll.*, 2016; Lusk et Laughlin, 2017), ainsi que l'herbivorie par les ongulés (Berven, 2011). Cependant, l'influence de ces facteurs sur la dynamique de la régénération connaît une grande dynamique spatiotemporelle, ce qui rends leur modélisation complexe à partir de données ayant une faible résolution spatiotemporelle.

0.11.1 Compétition intra- et interspécifique

Les arbres de la forêt acadienne sont particulièrement sensibles à la compétition intra- et interspécifique. Puisque la forêt acadienne est une zone de transition entre la forêt tempérée et boréale, les espèces végétales présentes dans cette forêt sont établies près des extrêmes sud et nord de leur répartition géographique, ce qui les rend davantage vulnérables aux changements dans l'écosystème forestier (Heyder *et coll.*, 2011; Fisichelli *et coll.*, 2014). Au stade de succession de réinitialisation de la régénération, les tiges compétitionnent non seulement les unes contre les autres, mais aussi contre les arbres de la canopée (Egelman et Nyland, 2006), qui sont mieux adaptées aux stress environnementaux (Fenner et Thompson, 2005). Or, l'influence de la compétition intra- et interspécifique pour les ressources (p. ex. pour les nutriments, l'eau et la lumière) sur la dynamique de la régénération est très importante en forêt acadienne (Abrams, 2005; Nolet *et coll.*, 2006; Dech *et coll.*, 2008;

Matonis *et coll.*, 2011). De plus, la compétition intra- et interspécifique semble avoir une plus grande influence sur la dynamique de la régénération naturelle que le type de perturbation naturelle ou anthropique (Bataineh *et coll.*, 2013).

En forêt acadienne, la compétition intra- et interspécifique porte surtout sur l'accès à la lumière (Canham *et coll.*, 1990; Nelson *et coll.*, 2016; Bose *et coll.*, 2020), qui est considéré comme le facteur influençant le plus la dynamique de la régénération naturelle (Pacala *et coll.*, 1994; Finzi et Canham, 2000; Mitchell, 2001; Kranabetter et Coates, 2004), puisque l'accès à l'eau et aux nutriments n'est généralement pas limitant (Canham *et coll.*, 1990). L'influence de l'accès à la lumière peut même être observée au-delà du stade de succession de réinitialisation de la régénération. Une longue période de suppression pendant le stade de réinitialisation de la régénération peut réduire la croissance des tiges une fois à maturité (Maguire *et coll.*, 2006; Seymour et Kenefic, 2002).

La lumière influence l'abondance (Elemsans 2004; Wigham, 2004; Bartemucci *et coll.*, 2006), la composition (Jelaska *et coll.*, 2006) ainsi que la diversité (Schmidt, 2005) de la régénération naturelle. En forêt acadienne, la densité de gaulis d'éryable à sucre (*Acer saccharum*) est maximale sous une canopée dont la couverture est de 60% (Kelty et Nyland, 1981; Hannah, 1991), tandis qu'une couverture de la canopée entre 40 et 80% ainsi que la scarification du sol maximisent la densité de gaulis de bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*; Hannah, 1988; Hannah, 1991). Une couverture de la canopée de moins de 60% favorise, quant à elle, la densité d'espèces compétitrices, telles le framboisier (*Rubus idaeus*) et le cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica*; Hannah, 1991).

L'exigence en lumière de chacune des espèces diffère aussi selon le stade de la régénération (Bazzaz, 1998; Poorter *et coll.*, 2005), puisque la lumière atteignant les semis est beaucoup plus limitée que celle atteignant les gaulis (George et Bazzaz, 1999; Walters *et coll.*, 2016). Par exemple, les semis de bouleau jaune ont besoin de moins de lumière que les gaules pour leur établissement (Beaudet et Messier, 1998), tandis que la croissance des semis de sapin baumier est optimale sous une couverture de la canopée variant entre 10 et 20% et que les

gaules croissent optimalement sous une disponibilité de lumière de 50% (Duchesneau *et coll.*, 2001). Ces changements ontogéniques complexifient grandement l'étude de l'influence de l'accès à la lumière sur le succès de la régénération naturelle en forêt acadienne. Il est ainsi important d'accéder à des données ayant une résolution spatiotemporelle fine afin d'augmenter notre compréhension de l'effet de la lumière sur la dynamique de la régénération naturelle en forêt acadienne.

0.11.2 Herbivorie par les ongulés

Le broutement par les ongulés influence fortement la vigueur et la dynamique de la régénération dans le monde (Côté *et coll.*, 2004). La forêt acadienne ne fait pas exception (Kanoti, 2005; Berven, 2011). Le broutement y est principalement associé à deux espèces de cervidés, soit le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et l'orignal d'Amérique du Nord (*Alces alces americanus*). Un important gradient latitudinal de densité de cerf de Virginie est observé en forêt acadienne, celle-ci étant plus élevée dans le sud (~ 7 individus/km 2 avec des pochettes pouvant atteindre 39 individus/km 2) que dans le nord (~ 2 individus/km 2 ; Elias, 2019). Au contraire, la densité d'orignaux croît du sud au nord de la forêt acadienne. Dans le sud de la forêt acadienne, on retrouve très peu d'orignaux (<100 individus dans tout l'État du Connecticut: Wattles et DeStefano, 2011), tandis qu'elle peut atteindre 1,7 individus/km 2 dans sa portion nord (Morris, 2007).

Le broutement par les cervidés influence grandement la vigueur et la dynamique de la régénération (Rooney et Waller, 2003). À forte intensité, les ongulés peuvent partiellement supprimer la régénération et provoquer un changement de composition qui, à son tour, affecte la structure et la composition des peuplements forestiers (Côté *et coll.*, 2004). Au New Hampshire, quelques parterres de coupes totales situées près des concentrations hivernales d'orignaux ont vu leur régénération dominée par les conifères et non par les feuillus à cause du broutement préférentiel exercé sur les feuillus (Bergeron *et coll.*, 2011). Au Cap-Breton, c'est la régénération de sapin baumier qui est inhibée à cause du broutement préférentiel par l'orignal en hiver (Smith *et coll.*, 2010). Au Michigan, le succès d'établissement de la

régénération en érable à sucre dépend d'ailleurs davantage de l'intensité du broutement par le cerf de Virginie que de la compétition entre les tiges (Walter *et coll.*, 2020). Les dommages à la régénération causés par le broutement par les ongulés persistent même au-delà de la hauteur maximale de brout des ongulés, ce qui implique un effet à long terme sur la qualité des arbres matures (Walters *et coll.*, 2020). Le surbroutement est considéré comme l'une des principales causes de la perte temporaire de couvert forestier (Hosonuma *et coll.*, 2012). Il est donc de mise de comprendre son influence sur la dynamique de la régénération naturelle afin d'améliorer sa modélisation en forêt acadienne.

0.11 Objectifs spécifiques

Puisque la compétition (intra- et interspécifique) et l'herbivorie par les ongulés sont les principaux facteurs limitant la régénération naturelle en forêt acadienne, ma thèse a élaboré des méthodes d'estimation de ces facteurs à l'aide de la télédétection et des SIG. Par conséquent, mes objectifs spécifiques sont, 1) l'étude de l'influence des concentrations hivernales d'orignaux dans le paysage sur la pression locale de broutement (Chapitre 1), 2) l'estimation de la compétition intra- et interspécifique par l'entremise de la densité de gaulis à partir de la télédétection (Chapitre 2), et 3) l'estimation de la compétition pour la lumière à partir de la télédétection en utilisant la couverture de la canopée comme proxy (Chapitre 3; Figure 0.13).

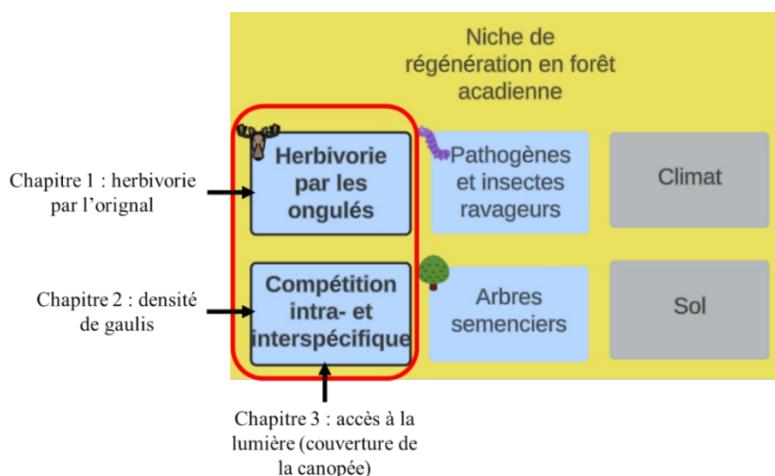


Figure 0.13. Lien entre les chapitres de cette thèse et la niche de régénération (Grubb, 1977) en forêt acadienne.

0.12 Plan détaillé de la thèse

Ma thèse comporte une introduction générale, trois chapitres présentés sous forme d'articles scientifiques, ainsi qu'une conclusion générale. Le chapitre 1 a pour objectif d'évaluer l'herbivorie par les ongulés en étudiant l'influence des concentrations hivernales d'orignaux dans le paysage sur la pression de broutement exercée par ces derniers sur la régénération naturelle en forêt acadienne en utilisant les SIG. Le chapitre 2 vise à estimer la compétition intra- et interspécifique en utilisant la densité de tiges de gaulis comme proxy à partir d'images satellites Sentinel, de lidar, ainsi qu'en combinant les deux capteurs. Le troisième chapitre, quant à lui, a pour but d'estimer la compétition intra- et interspécifique pour la lumière atteignant le sol à partir d'images satellites Landsat en utilisant la couverture de canopée comme proxy.

0.13.1 Chapitre 1

Afin d'atténuer l'herbivorie par les ongulés sur la régénération naturelle en forêt acadienne, il est primordial de comprendre leur comportement. Dans le nord de la forêt acadienne, l'espèce qui exerce la plus forte pression de broutement sur la régénération ligneuse est l'orignal. Durant l'hiver, les orignaux de la région ont tendance à se regrouper et de former des concentrations d'individus (Telfer, 1967), particulièrement lorsque la profondeur de la neige est grande (Shipley et Spalinger 1995; Baigas *et coll.*, 2010; Andreozzi *et coll.*, 2016). Cette répartition non aléatoire semble influencer la pression de broutement à l'échelle locale (Bergeron *et coll.*, 2011; Pfeffer *et coll.*, 2021; Desgagnés *et coll.*, 2022). Par contre, à notre connaissance, aucune étude n'avait été effectuée sur ce sujet. Par conséquent, l'objectif du chapitre 1 était de comprendre l'influence du contexte du paysage sur les concentrations hivernales d'orignaux puis l'effet de ces concentrations sur l'occurrence et l'intensité de broutement exercé sur la régénération naturelle. Nous avons prédit que l'occurrence et l'intensité de broutement par l'orignal sur la régénération naturelle augmenteraient avec le nombre d'orignaux présents en hiver dans le paysage avoisinant.

0.13.2 Chapitre 2

Parmi les études portant sur l'évaluation de diverses caractéristiques des peuplements forestiers par télédétection, très peu combinent différents capteurs. Les images satellites permettent d'obtenir de l'information sur le plan horizontal (Wulder et Franklin, 2003), tandis que le lidar permet de pénétrer dans la canopée et d'obtenir de l'information sur le plan vertical (Pesonen *et coll.*, 2008) en plus du plan horizontal. Ainsi, les objectifs spécifiques du chapitre 2 étaient de comparer l'exactitude de l'estimation de la densité de gaulis, utilisée comme proxy pour évaluer la compétition intra- et interspécifique, entre les images satellites Sentinel, le lidar et une combinaison des deux capteurs, ainsi que de comprendre l'influence de la couverture de la canopée sur l'exactitude de l'estimation de la densité de gaulis entre les trois méthodes. Nous avons testé la prédiction selon laquelle la combinaison d'images satellites et de lidar produirait des estimations plus précises et que l'influence de la couverture de la canopée serait moindre en comparaison avec les autres méthodes.

0.13.3 Chapitre 3

La compétition intra- et interspécifique pour la lumière est le plus important facteur limitant la croissance de la régénération en forêt acadienne (Finzi et Canham, 2000; Ricard *et coll.*, 2003). L'intensité lumineuse peut être caractérisée en fonction de la couverture de la canopée, qui, à son tour, peut être estimée à partir d'inventaire terrain ou à partir de la télédétection. Cette dernière est plus exacte (Korhonen *et coll.*, 2011) et moins exigeante en termes de temps que l'inventaire terrain (Riano *et coll.*, 2003; McRoberts et Tomppo, 2007; Dassot *et coll.*, 2011).

L'indice de végétation du rapport simple réduit (RSR; Éq. 2) est l'indice de végétation le plus exact afin d'estimer la couverture de la canopée en forêt de conifères (Korhonen *et coll.*, 2013a; Hadi *et coll.*, 2016; Melin *et coll.*, 2017), tandis qu'en forêt feuillue, l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI; Éq. 1) est le plus exact (Eklundh *et coll.*, 2003; Gonsamo et Pellikka, 2012).

$$\text{Éq. 2} \quad \text{RSR} = \frac{\text{PIR}}{\text{Rouge}} * \frac{\text{IC1}_{\max} - \text{IC1}}{\text{IC1}_{\max} - \text{IC1}_{\min}}$$

PIR = Proche infrarouge

IC1 = Infrarouge courte 1

La plus grande exactitude de RSR en forêt de conifères est attribuée à la bande infrarouge courte 1 qui diminue l'influence de la régénération à la réflectance de la canopée (IC1; 1,57 – 1,65 µm; Brown *et coll.*, 2000), qui peut atteindre 18% dans la bande rouge en forêt de conifères (Eriksson *et coll.*, 2006). Cependant, l'influence de la régénération à la réflectance de la canopée en forêt feuillue et mixte tempérée n'est pas connue, et ce, dans toutes les bandes spectrales. Par conséquent, les objectifs spécifiques du chapitre 3 étaient d'estimer la compétition pour la lumière par l'entremise de la couverture de la canopée à partir d'images satellites Landsat ainsi que de comprendre l'influence de la régénération sur la réflectance de la canopée. Nous avons prédit que la réflectance de la régénération serait similaire à celle de la canopée dans la bande IC1 et différente dans la bande PIR.

CHAPITRE 1

L'AGRÉGATION DES PARTERRES DE COUPE AUGMENTE LA PRESSION DE BROUTEMENT PAR LES ORIGNAUX SUR LA RÉGÉNÉRATION EN FORêt MIXTE À DOMINANCE FEUILLUE

HARVEST BLOCK AGGREGATION AS A DRIVER OF INTENSIVE MOOSE BROWSING PRESSURE ON TREE REGENERATION IN A MIXED- HARDWOOD FOREST

Stéphanie Landry, Marc-André Villard, Gaetan Pelletier et Martin-Hugues St-Laurent.

Cet article a été publié en 2023 dans la revue *Forest Ecology and Management*
552:121562.

1.1 Résumé

Dans de nombreuses régions du monde, la pression de broutement exercée par les ongulés a augmenté au cours du dernier siècle, atteignant souvent des niveaux insoutenables. Le broutement excessif par les ongulés menace la biodiversité et retarde l'établissement de la régénération forestière. L'orignal (*Alces alces*) est considéré comme un ingénieur de l'écosystème puisqu'il peut avoir des impacts significatifs sur la structure, la composition, la qualité et la succession des peuplements par le biais du broutement excessif. Dans les peuplements dominés par les conifères, la pression de broutement exercée par les orignaux est influencée par la distribution des parcelles nourricières et de couvert dans le paysage, mais de telles relations spatiales n'ont pas été explorées dans des paysages dominés par les feuillus, où une gestion forestière intensive peut créer des zones de concentration de parcelles nourricières et de couvert, des conditions idéales pour l'hivernage des orignaux. Dans cette étude, nous avons examiné l'influence des variables locales et du paysage sur le broutement

exercé par l'orignal d'Amérique du Nord (*Alces alces americana*) sur la régénération ligneuse commerciale et non commerciale dans un paysage forestier intensivement aménagé du nord-ouest du Nouveau-Brunswick (Canada). Nous avons prédit que la pression de broutement à l'échelle locale (parcelle d'échantillonnage de la végétation) augmenterait avec le nombre d'orignaux présents en hiver dans le paysage environnant (rayon de 1 à 3 km). Nous avons d'abord modélisé le nombre d'orignaux en fonction de caractéristiques environnementales et de la densité des routes en utilisant une régression quasi-Poisson. Le nombre d'orignaux présent en hiver augmentait avec la proportion de parcelles de brout (peuplements perturbés <20 ans), tandis qu'il diminuait avec la proportion de peuplements offrant à la fois de la nourriture et du couvert dans un même peuplement (peuplements matures mixtes >80 ans) dans une parcelle d'inventaire aérien (25 km^2 ; $10 \times 2,5 \text{ km}$). Nous avons ensuite extrapolé ce modèle sur l'ensemble de la zone d'étude (2770 km^2) et utilisé le nombre prédict d'orignaux en hiver comme variable indépendante pour évaluer son influence sur l'occurrence et l'intensité du broutement. Nous avons quantifié l'intensité du broutement des semis et des gaulis commerciaux et non commerciaux dans 720 parcelles ($4,15 \text{ m}^2$) et expliqué leur variation à l'aide de modèles avec inflation de zéro à partir de la précipitation de neige et de variables locales de végétation comme covariables. Tel qu'attendu, la pression de broutement augmentait avec le nombre estimé d'orignaux en hiver dans un rayon de 3 km. La pression de broutement augmentait également avec les précipitations de neige et la proportion de conifères dans le couvert, tandis qu'elle diminuait avec la densité de gaulis. Ces résultats mettent en évidence l'importance des semis dans le régime hivernal des orignaux dans l'aire d'étude. Ils confirment également l'attraction des orignaux vers les parterres de coupes récents (<20 ans) pendant l'hiver. Par conséquent, nous recommandons d'éviter l'agrégation des parterres de coupe afin de diminuer leur attractivité pour les orignaux et, par le fait même, la pression de broutement sur la régénération naturelle.

1.2 Abstract

In many regions of the world, browsing pressure by ungulates has increased over the last century, often reaching unsustainable levels. Overbrowsing exerted by ungulates is

threatening biodiversity and causing delays in the establishment of forest regeneration. Moose (*Alces alces*) is considered as an ecological engineer, as it can cause severe impacts on stand structure, composition, quality and succession through overbrowsing. In conifer-dominated stands, moose browsing pressure has been shown to vary with the distribution of forage and cover patches across the landscape, but such spatial relationships have not been explored in hardwood-dominated landscapes, where intensive forest management can create clustered patches of good-quality forage and cover, ideal conditions for wintering moose. Here, we investigated the influence of local and landscape variables on browsing exerted by North American moose (*Alces alces americana*) on commercial and non-commercial woody regeneration in an intensively managed forest landscape of northwestern New Brunswick (Canada). We predicted that browsing pressure at the local scale (vegetation sampling plot) would increase with moose winter counts in the surrounding landscape (1-3 km radius). We first modeled moose counts as a function of environmental features and road density, using a quasi-Poisson regression. Moose counts increased with the proportion of forage patches (disturbed stands <20-years-old), whereas they decreased with the proportion of stands offering both forage and cover in the same patch (mixed mature stands >80-years-old) in an aerial survey sampling plot (25 km²; 10 x 2.5 km). We then extrapolated this model over the entire study area (2770 km²) and used predicted counts as an independent variable to assess its influence on browsing occurrence and intensity. We quantified browsing intensity of commercial and non-commercial tree seedlings and saplings in 720 plots (4.15 m²) and explained their variation using zero-altered models with snow precipitation and local vegetation variables as covariates. As predicted, browsing pressure increased with predicted moose counts within a 3 km radius. Browsing pressure also increased with snow precipitation and the proportion of coniferous trees in the canopy, whereas it decreased with sapling density. These results highlight the importance of seedlings on moose winter diet in the study area. Our results also support the known attraction of moose toward recent (<20-years-old) harvest blocks during winter. Therefore, to decrease browsing pressure on natural hardwood regeneration, harvest block aggregation should be avoided to decrease their attractiveness to moose.

1.3 Introduction

The abundance of several ungulate species has increased more or less continuously since the beginning of the 20th century, and it is now reaching very high levels in many regions of the world (Côté *et al.*, 2004; Mattioli *et al.*, 2011; Lecomte *et al.*, 2016). As a result, browsing pressure on vegetation has increased, which has severe consequences for forest ecosystems (Heikkilä *et al.*, 2003; Bergeron *et al.*, 2011; Speed *et al.*, 2013). For example, intense browsing by moose (*Alces alces*) can reduce stem density (Heikkilä and Härkönens, 1996), diversity (Heikkilä *et al.*, 2003), and growth rate (Speed *et al.*, 2013). Moose browsing can also alter tree geometry (De Jager *et al.*, 2009) and canopy structure (McInnes *et al.*, 1992; De Vriendt *et al.*, 2020), as well as stand composition (Thompson *et al.*, 1992; Bergeron *et al.*, 2011; De Vriendt *et al.*, 2020). In turn, intense browsing can indirectly influence other taxa such as arthropods and birds (Mathisen *et al.*, 2012) through changes in forest stand structure and composition (Pedersen *et al.*, 2007). For these reasons, moose has been considered as an ecosystem engineer in forested landscapes (Olmsted *et al.*, 2021). Intensive browsing has negative impacts on forest management through a reduction in timber quality (Matala *et al.*, 2020) and an increase in rotation time, even when damage level is low (Nilsson *et al.*, 2016), especially in regions where the apical predator (i.e. top predator with the maximum trophic position; Post and Takimoto, 2007) has been extirpated (Desgagnés *et al.*, 2022). As a consequence, the economic value of a stand often decreases as browsing increases (Côté *et al.*, 2004; Nilsson *et al.*, 2016). To manage the impacts of excessive moose browsing on forest ecosystems, it is important to understand the factors influencing its intensity, as well as its spatiotemporal distribution.

Explaining the spatial distribution of moose browsing is a complicated task due to the spatiotemporal dependency of the process and the numerous factors involved (van Beest *et al.*, 2010). Moose browsing intensity increases with moose density (Edenius *et al.*, 2015; Tanner and Leroux, 2015) as well as browse quality (Milligan and Koricheva, 2013) and quantity (Måansson *et al.*, 2007; Herfindal *et al.*, 2015; Bergqvist *et al.*, 2018), snow depth (Herfindal *et al.*, 2015; Gicquel *et al.*, 2020), and forest stand productivity and growth

(Bergqvist *et al.*, 2014). In the boreal forest of Sweden, moose browsing intensity decreased with canopy height (van Beeck Calkoen *et al.*, 2018). Moose browsing intensity has also been shown to be more severe after an eastern spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreak (Franklin and Harper, 2016). Landscape structure can also influence ungulate ecology (Saïd and Servanty, 2005; Walter *et al.*, 2009; Danks and Porter, 2010; Torres *et al.*, 2011) at different spatial scales (Maier *et al.*, 2005; Danks and Porter, 2010). Indeed, large herbivore ecology is tightly linked to the area and spatial arrangement of patches providing good-quality forage or cover (Hansson, 1994; Walter *et al.*, 2009; Massé and Côté, 2012).

Moose density (Stewart and Komers, 2012) – and thus browsing intensity – have been shown to increase with the amount of forage available at the local (Leblond *et al.*, 2015; Desgagnés *et al.*, 2022) and landscape scales (Måansson *et al.*, 2007; Eldegard *et al.*, 2012; Herfindal *et al.*, 2015; Bergqvist *et al.*, 2018). Time spent by moose within a forage patch increased with patch area (Shipley and Spalinger, 1995) and forage availability and quality (Desgagnés *et al.*, 2022), increasing browsing pressure (Pietrzykowski *et al.*, 2003). On the other hand, the probability of selection of a given forage patch and time spent foraging in that patch both tend to decrease with distance from nearest forage patches (Shipley and Spalinger, 1995; Pietrzykowski *et al.*, 2003), especially in areas where predation risk is high (Eccard and Liesenjohann, 2008). Hence, one would expect that browsing intensity will also decrease with distance among forage patches.

The effects of forage availability and cover patch configuration on moose distribution and browsing intensity are generally examined independently, with a few exceptions. Moose browsing intensity was shown to increase with proximity among forage and cover patches (Cassing *et al.*, 2006), whereas moose density increased with the density of edges between forage and cover patches (Dussault *et al.*, 2006). In winter, moose tend to remain close to patches providing good-quality cover (Andreozzi *et al.*, 2016), especially during the second half of winter, when snow depth constrains movement (Courtois *et al.*, 2002; Dussault *et al.*, 2005; Baigas *et al.*, 2010). Moose tend to aggregate in conifer-dominated stands under

specific conditions (Telfer, 1967; Proulx, 1983; Ricard *et al.*, 1999), especially when snow depth is high (>70 cm; Härkönen and Heikkilä, 1999; Burkholder *et al.*, 2022). This allows them to benefit from snow interception by coniferous tree foliage (Pomeroy and Schmidt, 1993; Martin *et al.*, 2013; Lv and Pomeroy, 2020). Hence, in conifer and mixed-conifer forests, browsing intensity is higher near such “wintering habitat patches” where moose can find good-quality cover (Dussault *et al.*, 2005; Andreozzi *et al.*, 2016). To our knowledge, the influence of wintering habitat patches on moose browsing pressure has not been studied in mixed-hardwood forest, whereas Desgagnés *et al.* (2022) showed that severe moose browsing on woody regeneration was often concentrated in small clusters and suggested that proximity to moose wintering habitat could play a key role.

Here, we investigated the influence of landscape context on browsing occurrence and intensity by North American moose (*Alces alces americana*) in a mixed-hardwood forest free of wolves (*Canis lupus*), the main predator of adult moose. Considering that forage and cover patches attract moose and that they tend to remain close to them, especially when snow depth is high (Shipley and Spalinger, 1995; Baigas *et al.*, 2010; Andreozzi *et al.*, 2016), we hypothesized that moose tend to aggregate in such patches and that this phenomenon will increase browsing pressure locally and in the surrounding landscape. Hence, we predicted that moose browsing occurrence and intensity (at the plot scale) will increase with moose winter counts in the surrounding landscape.

1.4 Materials and Methods

1.4.1 Study area and site selection

The study area is located in northwestern New Brunswick, Canada (Figure 1.1), where moose reach their highest density in the province, i.e. up to 7.7 individuals/10 km² (NBDNRED, unpublished results). This 2770 km² wildlife management zone is the largest in New Brunswick and is representative of the northern portion of the Atlantic Maritime Ecozone. This ecozone is dominated by the Acadian forest, with some boreal forest stands at its northern edge (Loo *et al.*, 2010). The Acadian forest is characterized by mixedwood stands

where sugar maple (*Acer saccharum*), yellow birch (*Betula alleghaniensis*) and American beech (*Fagus grandifolia*) codominate with red spruce (*Picea rubens*), balsam fir (*Abies balsamea*), eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) and eastern white pine (*Pinus strobus*) (Mosseler *et al.*, 2003). Boreal forest stands are dominated by conifer species such as balsam fir and black and white spruce (*P. mariana* and *P. glauca*) (Greene *et al.*, 1999). Although wolf was historically present in the Atlantic Maritime Ecozone, it was extirpated from the study area during the 19th century (Lohr and Ballard, 1996). Eastern coyotes (*Canis latrans*) and black bear (*Ursus americanus*) are both present in our study area but are not considered a threat to moose population (Benson et Patterson, 2013; Benson *et al.*, 2017). The climate of the Atlantic Maritime Ecozone is influenced by the Atlantic Ocean: winters are long and relatively mild and summers are cool (Ecological Stratification Working Group, 1996). Average precipitation reaches ~ 1000 mm/year inland (Ecological Stratification Working Group, 1996).

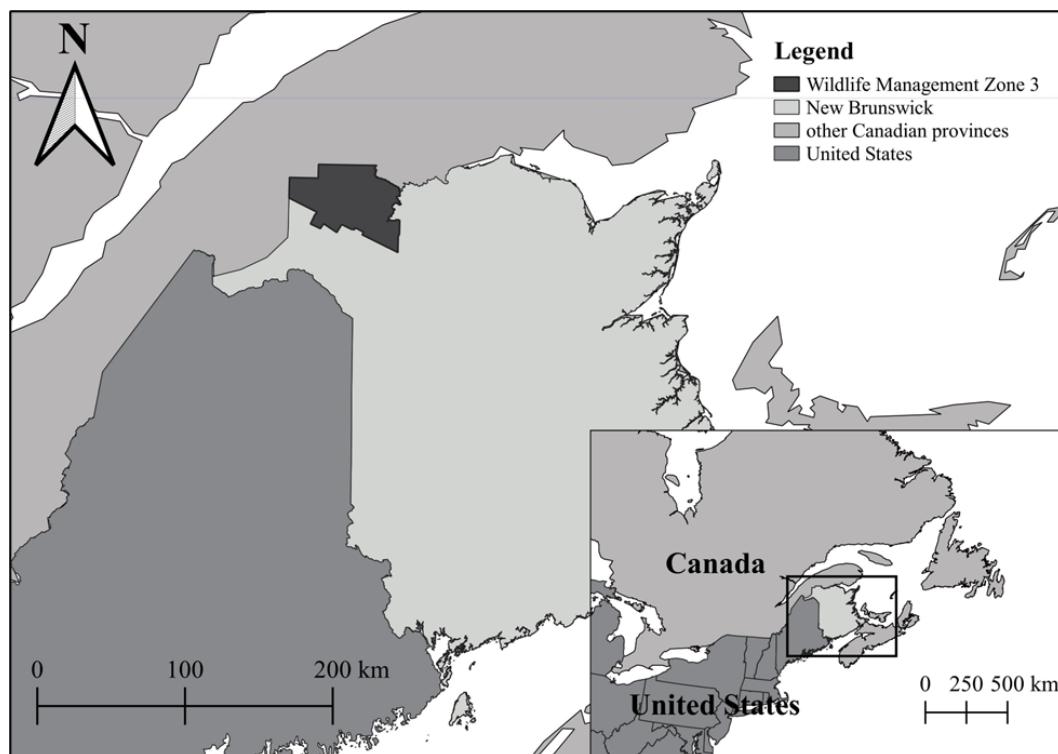


Figure 1.1. Location of New Brunswick and the study area (Wildlife Management Zone 3) in northwestern New Brunswick, Canada.

Forty-eight forest stands (1 to 29 ha) were randomly selected among those whose basal area comprised >30% of hardwoods and a silvicultural treatment had been applied 3 to 15 years prior to the field survey. Tree species composition and year of the most recent silvicultural treatment were determined using a georeferenced map of forest stand types from the New Brunswick Department of Natural Resources and Energy Development (NBDNRED). This map (resolution of 1 ha) was drawn through the interpretation of aerial photographs taken in 2006, with annual updates accounting for subsequent silvicultural treatments. In each stand, 15 plots were randomly selected on a 20.1 m x 20.1 m grid (Bergeron *et al.*, 2011). In each of the 720 plots, browsing intensity was quantified, along with a count of fecal pellet groups and an inventory of residual vegetation (see details below). Thirty-two stands were surveyed in 2014 ($n = 480$ plots) and sixteen in 2015 ($n = 240$ plots).

1.4.2 Field surveys

Vegetation and browsing surveys were conducted in 4.15 m^2 circular plots (1.15 m radius; Bergeron *et al.*, 2011). We counted and characterized all stems of commercial species, i.e. those having a socioeconomic importance for the forest industry of New Brunswick, and competing, non-commercial species (see Supplementary Material 1.1 for an exhaustive list). We identified and counted all stems ranging from 0.5 to 1.3 m in height, hereafter referred to as seedlings (Matzner *et al.*, 2003; Sittaro *et al.*, 2017), as well as stems ≥ 1.3 m high and < 10 cm in diameter at breast height (DBH), hereafter referred to as saplings (Götmark *et al.*, 2005; Petersson *et al.*, 2019). We also measured DBH and height of each sapling. Variable-radius plots were established with a prism factor 3 using the same plot centre as for vegetation and browsing surveys, and species and DBH were recorded for each stem ≥ 10 cm in DBH.

To estimate moose browsing intensity, we counted the number of twigs present on the main stem, between 0.5 and 3 m in height for hardwood species and between 0.5 m and 2 m for balsam fir (Bergeron *et al.*, 2011). We distinguished the twigs browsed during the previous winter (hereafter referred to as browsed twigs), those that were not previously browsed (twigs

not browsed), and the twigs that died as a result of overbrowsing (dead twigs) (see Desgagnés *et al.*, 2022).

The proportion of browsed and dead twigs (combined) per stem was used as a proxy for moose browsing intensity, whereas moose browsing occurrence was defined as the presence of at least one browsed or dead twig on the main stem. Moose browsing intensity and occurrence were estimated independently for seedlings and saplings due to the difference in growth dynamics between these two vegetation strata (Good and Good, 1972). We also distinguished commercial and non-commercial species to determine whether browsing occurrence and intensity varied differently for each species groups as a function of landscape and local variables. We distinguished between commercial and non-commercial species due to the significance of commercial species to the forest industry, while non-commercial species are viewed as competitors to commercial ones.

1.4.3 Index of moose residency time

Måansson (2009) showed that the number of groups of fecal pellets provides an accurate proxy of moose residence time in winter at a fine spatial scale. Hence, we counted groups of fecal pellets in 12.56 m² circular plots (2 m radius; Härkönen and Heikkilä, 1999) using the same plot centre as for vegetation and browsing surveys. Each group of ≥10 pellets from the previous winter (i.e., lying on dead plant material originating from late autumn to spring) where at least half of the group overlapped the plot was counted following Härkönen and Heikkilä (1999). Therefore, the number of fecal pellet groups per plot was used as an index of time spent in a plot, i.e. residency time, as done in other companion studies (see Leblond *et al.*, 2015; Desgagnés *et al.*, 2022).

1.4.4 Aerial survey

We assumed that high moose winter counts were associated with good quality moose wintering habitat, as suggested by Becker *et al.* (2010), Leclerc *et al.* (2012), and Boyce *et al.* (2016). We used aerial survey data to model variations in moose counts as a function of

environmental features and road density across our study area. Moose counts were the number of moose detected in a network of 17 aerial survey sampling plots (25 km^2 each; $10 \times 2.5 \text{ km}$) flown by NBDNRED in March 2014 (see Supplementary Material 1.2 for a map of the aerial survey sampling plots). The aerial survey was carried out following Gasaway *et al.* (1986), modified for the stratification of aerial survey sampling plots as a function of habitat or moose density. Because the study area is relatively small and uniform, sampling plots were randomly selected. Surveys were conducted using a rotary-wing aircraft, flying 100 m above ground, on average, with adjustments depending on visibility of moose tracks. Four lines per aerial survey sampling plot were flown, 600 m apart and 350 m from the edge of the plot (Oswald, 1997). The aircraft deviated from these flight lines whenever required to enhance visibility of moose tracks. Aerial surveys were conducted at least 72 h after the last snowfall (Oswald, 1997).

1.4.5 Local and landscape covariates

1.4.5.1 Variation in moose winter aerial count at the landscape scale

To model variations in moose counts, we used the forest cover map of New Brunswick to identify four landcover types known to influence moose during winter: forage (Scarpitti, 2006; Andreozzi *et al.*, 2016), cover (Thompson *et al.*, 1995), a combination of forage and cover (Cassing *et al.*, 2006; Dussault *et al.*, 2006), and water (Ricard *et al.*, 1999) (see Supplementary Material 1.3 for the description of the landcover types). Then, we calculated the proportion of each landcover type in each aerial survey sampling plot. We computed the standard deviation of elevation (km) in each aerial survey sampling plot from a digital elevation model (DEM: 1 m x 1 m resolution) derived from Light Detection and Ranging (lidar) flown in 2017 and 2018. Road density (km/km^2) within each aerial survey sampling plot was calculated using maps of paved and gravel roads provided by NBDNRED and J.D. Irving Ltd.

1.4.5.2 Variation in moose browsing pressure

To evaluate the influence of moose browsing pressure on woody regeneration, we included several covariates at local or landscape scales in our candidate models (Table 1.1). We calculated mean predicted moose count within 1, 2 and 3 km radii centered on our sampling plots. The smallest radius (i.e., 1 km) corresponds to moose home range size in winter (3 km^2) under conditions comparable to those found in our study area (Thompson *et al.*, 1995; Gagnon *et al.*, 2024). The two larger radii correspond to moose home range size in winter in other jurisdictions in North America (New Hampshire: Scarpitti *et al.*, 2005; Massachusetts: Wattles and DeStefano, 2013; New Hampshire and Maine: Healy *et al.*, 2018).

Local variables (assessed at the plot scale) were snow depth, abundance of forage, and canopy cover intercepting snow. Snow depth is known to limit moose movements when it exceeds 70 cm (Sweanor and Sandergren, 1989; Häkkinen and Heikkilä, 1999), and thus concentrate moose browsing (Herfindal *et al.*, 2015). Therefore, we used snow precipitation (cm) at the plot scale over the previous winter (December to March), derived from ClimateNA v7.21 software (Wang *et al.*, 2016), as a proxy for snow depth (Varhola *et al.*, 2010; Broxton *et al.*, 2016) due to their positive correlation (Bednorz, 2004). Snow precipitation had a spatial resolution of $0.5^\circ \times 0.5^\circ$. We estimated the abundance of forage at the local scale (i.e. plot scale) using seedling and sapling densities (no. of stems/ha) for commercial and non-commercial species separately. To characterize canopy cover intercepting snow, we calculated the relative basal area of coniferous trees $\geq 10 \text{ cm}$ in DBH. Forage and canopy cover intercepting snow were quantified during field surveys.

Table 1.1. Landscape and local covariates used to evaluate the influence of occurrence and intensity of moose browsing on commercial and non-commercial species of seedlings and saplings in Wildlife Management Zone 3, New Brunswick (Canada).

Acronym	Variable
<i>Landscape variables</i>	
Predicted moose count (1 km)	Mean predicted moose count during winter within a 1 km radius from plot center
Predicted moose count (2 km)	Mean predicted moose count during winter within a 2 km radius from plot center
Predicted moose count (3 km)	Mean predicted moose count during winter within a 3 km radius from plot center
<i>Local variables</i>	
Snow precipitation	
Snow precipitation	Snow precipitation (December to March; cm)
Canopy cover intercepting snow	
Proportion of conifer	Proportion of coniferous trees in the canopy
Forage abundance	
Seedling density of commercial species	Seedling density of commercial species (no. of stems/ha)
Seedling density of non-commercial species	Seedling density of non-commercial species (no. of stems/ha)
Sapling density of commercial species	Sapling density of commercial species (no. of stems/ha)
Sapling density of non-commercial species	Sapling density of non-commercial species (no. of stems/ha)
Moose density	
Index of moose residency time	Number of moose fecal pellet groups per plot

1.4.6 Statistical analyses

1.4.6.1 Variation in moose winter aerial count at the landscape scale

We built candidate models to explain the variation in moose winter aerial count using landcover type, road density, and elevation as independent variables (see Supplementary Material 1.4 for a list of the candidate models). We modelled moose count in aerial survey

sampling plots using quasi-Poisson regression. We used the Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc) to identify the most parsimonious model among candidate models representing various combinations of landcover type, elevation, and road density. Prior to the analyses, we evaluated the level of multicollinearity in the models using the variance inflation factor (VIF). Models were developed using the glmmTMB package (Brooks *et al.*, 2017). We used the DHARMA package (Hartig and Hartig, 2017) to visually assess the conformity of regressions using the testResiduals function. Then, we evaluated model performance using Nakagawa's conditional pseudo-R² value, which represents the percentage of variance explained by fixed and random effects (Nakagawa *et al.*, 2017). We added a second-degree polynomial term for forage and cover, as well as water variables, as these relationships were expected to be non-linear.

The most parsimonious model selected at the previous stage allowed to predict moose count over the entire study area. To do so, we created a grid of points systematically spaced at 1 km, each point representing the centroid of a 25 km² plot. We created two distinct maps representing predicted moose count during a specific winter based on each of the two forest maps (i.e. 2014 and 2015). Finally, we smoothed these maps using a 6.25 km² moving window to dampen the contrast among adjacent 25 km² plots.

1.4.6.2 Variation in moose browsing pressure

We investigated the influence of local and landscape variables on moose browsing occurrence and intensity on seedlings and saplings of commercial and non-commercial species using zero-altered models to account for the high number of null values (Zuur *et al.*, 2009). Zero-altered models include two components: one evaluating the occurrence (i.e. presence/absence), the other assessing the intensity of the phenomenon when present (Zuur *et al.*, 2009). Zero-altered model structure allowed the selection of different variables in the two components (occurrence vs. intensity; see an example in Desgagnés *et al.*, 2022). We modeled variation in moose browsing occurrence on both regeneration layers (seedlings and saplings) using logistic regression, whereas we used truncated negative binomial regression

to model variation in the number of twigs browsed and dead due to overbrowsing (combined), per stem. We applied a Box-Cox transformation ($\lambda = 2.5$) on response variables owing to the presence of heteroscedasticity in the residuals (Zuur *et al.*, 2007). We detected no multicollinearity in the models (VIF <5; Akinwande *et al.*, 2015). We ranked candidate models (see Supplementary Material 1.5 for a list of the candidate models) as a function of the AIC (Burnham and Anderson, 2002), using the same candidate models for both the logistic and truncated negative binomial regressions.

Because adjacent sampling plots tend to be more similar than those located farther apart (Legendre, 1993), especially with respect to moose damage (Nikula *et al.*, 2019), we considered spatial autocorrelation in our candidate models by including principal coordinates of neighbour matrices (PCNM; Borcard and Legendre, 2002) generated with the `pcnm` function in the `vegan` package (Oksanen *et al.*, 2007). PCNMs were obtained by performing a principal coordinate analysis (PCoA) on a truncated distance matrix calculated for all sampling sites (Dray *et al.*, 2006). When applicable, all significant PCNMs (P -value <0.05) were included in our models (logistic or truncated negative binomial regressions) following St-Laurent *et al.* (2008). We also included plots nested within sites as random effects in all candidate models. Finally, we added the log-transformed ($\log(x+1)$) total number of twigs per stem as an offset variable in the truncated negative binomial regressions (Hall, 2000).

All models were built using the `glmmTMB` package (Brooks *et al.*, 2017). The DHARMA package (Hartig and Hartig., 2017) was used to visually assess the conformity of truncated negative binomial regressions with the `testResiduals` function. To evaluate model performance, we calculated the area under the ROC (receiver-operating characteristic) curve (AUC; Pearce and Ferrier, 2000) for logistic regressions (Zuur *et al.*, 2009), and Nakagawa's conditional pseudo- R^2 values for truncated negative binomial regressions (Nakagawa *et al.*, 2017). All geospatial analyses were conducted using ArcMap 10.6 (ESRI, 2019), whereas all statistical analyses were performed using R version 3.6.3 (R Core Team, 2020).

1.5 Results

1.5.1 Linking moose winter aerial count to landscape attributes

The most parsimonious model explaining variations in moose winter aerial count was a combination of the proportion of disturbed stands (<20-years-old), mixed mature stands (>80-years-old), and water bodies, as well as road density (Table 1.2). Moose counts were higher in plots having a high proportion of disturbed stands, a low proportion of mixed mature stands, and a low road density (Table 1.2). This model was robust, with a pseudo- $R^2 = 0.89$ (Table 1.2), and when applied to the forest maps of 2014 and 2015, detailed the northward increase in predicted moose count (Figure 1.2). The difference in predicted moose count between 2014 and 2015 is mainly due to the changes in the proportion of disturbed stands caused by new harvest blocks.

Table 1.2. Coefficients (β) and 95% confidence intervals (95% CI) of the variables included in the most parsimonious model (see Supplementary Material 1.4) used to estimate variation in moose counts in aerial survey sampling plots during the winter of 2014. Coefficients for which the 95% CI did not overlap zero are shown in bold, and model fit is estimated by Nakawaga's conditional pseudo- R^2 .

Variables	β	95% CI [lower: upper]
Intercept	4.07	[1.85: 6.29]
Forage	3.85	[1.78: 5.92]
Forage and cover	-2.54	[-3.96: -1.13]
Forage and cover ²	-0.48	[-2.05: 1.09]
Water	-0.89	[-2.09: 0.30]
Water ²	-0.79	[-1.78: 0.19]
Road density	-1.00	[-1.89: -0.12]
pseudo- R^2	0.89	

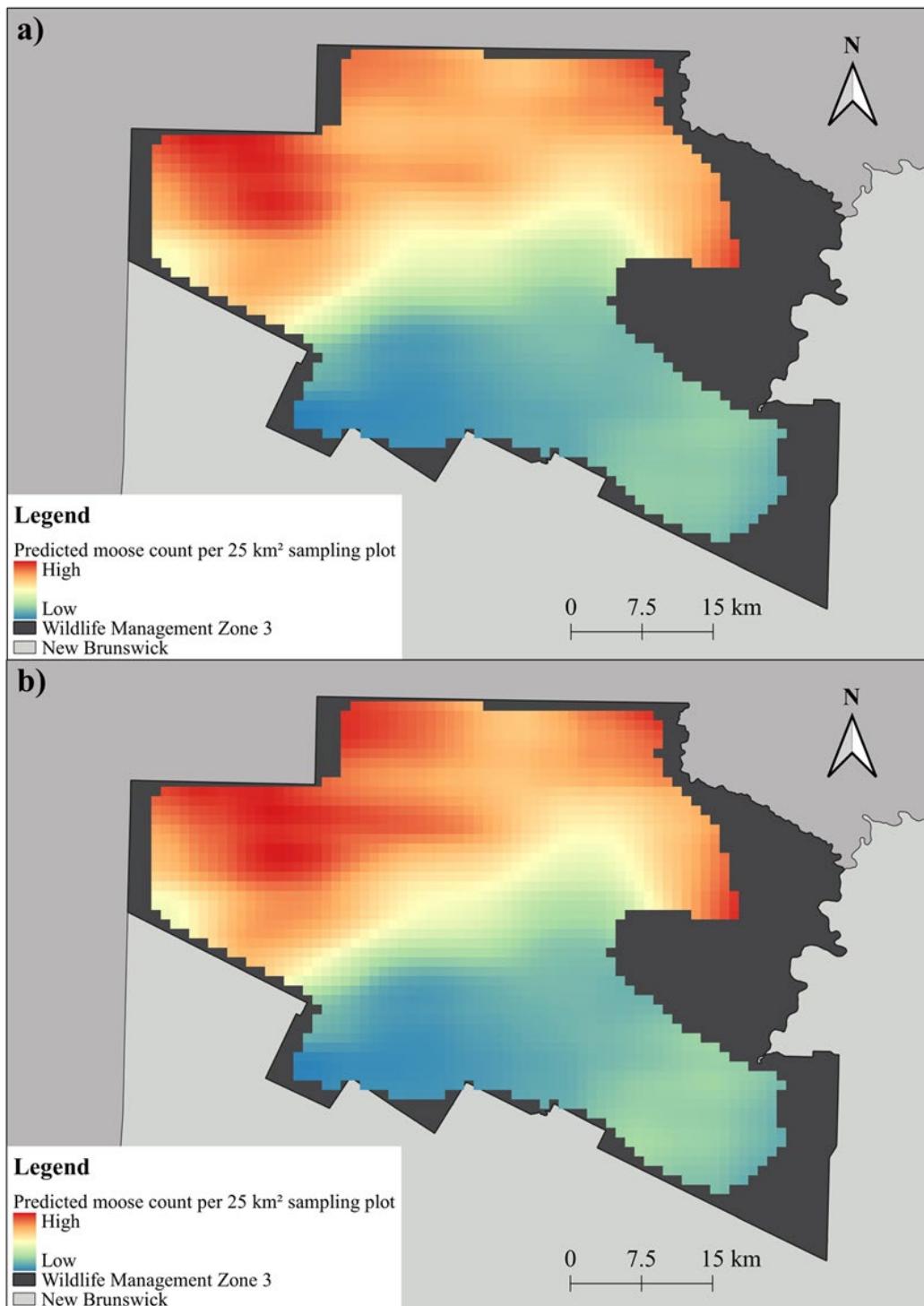


Figure 1.2. Predicted moose count per 25 km² sampling plot (ranging from 3 to 29), smoothed using a 6.25 km² moving window, for winter 2014 (a) and 2015 (b) in the study area (Wildlife Management Zone 3), New Brunswick, Canada.

1.5.2 Variation in moose browsing occurrence

1.5.2.1 Seedlings

The most parsimonious model explaining browsing occurrence on commercial seedlings included forage abundance at the plot scale and mean predicted moose count in the surrounding landscape (LOC + LAN1; see Supplementary Material 1.5 for a table showing AIC value of the candidate models). Browsing occurrence on commercial seedlings was negatively influenced by sapling density of commercial species, whereas it was positively influenced by predicted moose count within a 1 km radius (Table 1.3; Figure 1.3). The model was robust, with an AUC value of 0.91 (Table 1.3).

Similarly, browsing occurrence on non-commercial seedlings was best explained by forage abundance and mean predicted moose count, but also by snow precipitation at the plot scale (LOC + LAN7; see Supplementary Material 1.5). Browsing occurrence on non-commercial seedlings was negatively impacted by sapling density of non-commercial species and positively influenced by snow precipitation as well as predicted moose count in a 1 km radius (Table 1.3; Figure 1.3). Again, the model was robust (AUC of 0.95; Table 1.3).

1.5.2.2 Saplings

The most parsimonious model explaining browsing occurrence on commercial saplings included canopy cover intercepting snow as well as forage abundance, both at the plot scale (LOC1; see Supplementary Material 1.5) and was robust (AUC = 0.95; Table 1.3). Browsing occurrence on commercial saplings was positively influenced by the proportion of coniferous trees in the canopy, whereas it was negatively influenced by sapling density of commercial species (Table 1.3; Figure 1.3).

Browsing occurrence on saplings of non-commercial species was best explained by a combination of forage abundance and snow precipitation, as well as mean predicted moose count (LOC + LAN7 and LOC + LAN8; see Supplementary Material 1.5). Browsing occurrence on non-commercial saplings was positively impacted by seedling density of non-

commercial species, snow precipitation and predicted moose count within a 3 km radius (Table 1.3; Figure 1.3). Again, the model was robust, with an AUC of 0.97 (Table 1.3).

1.5.3 *Variation in moose browsing intensity*

1.5.3.1 Seedlings

The most parsimonious model explaining browsing intensity on commercial seedlings included forage abundance and snow precipitation as well as mean predicted moose count (LOC + LAN8 and LOC + LAN9; see Supplementary Material 1.5). When browsing was detected on commercial seedlings, its intensity was negatively influenced by seedling density of commercial species, as well as sapling density of non-commercial species, whereas it was positively influenced by snow precipitation and predicted moose count in a 3 km radius (Table 1.4; Figure 1.4). This truncated negative binomial regression had an intermediate fit to the data, with a pseudo- R^2 value of 0.44 (Table 1.4).

Similarly, browsing intensity on non-commercial seedlings, when browsing was detected, was best explained by a combination of forage abundance and snow precipitation as well as mean predicted moose count (LOC + LAN9; see Supplementary Material 1.5). Browsing intensity on non-commercial seedlings was negatively influenced by sapling density of non-commercial species and positively influenced by snow precipitation and predicted moose count in a 3 km radius (Table 1.4; Figure 1.4). The robustness of this truncated negative binomial regression was just higher than that for the commercial seedlings (pseudo- $R^2 = 0.54$; Table 1.4).

1.5.3.2 Saplings

When browsing was detected on commercial saplings, its intensity was positively related to the mean predicted moose count within a 1 km radius (Table 1.4; Figure 1.4). This truncated negative binomial regression had a pseudo- R^2 value of 0.53 (Table 1.4).

Browsing intensity on non-commercial saplings, when browsing was detected, was best explained by a combination of forage abundance and snow precipitation as well as mean predicted moose count (LOC + LAN7; see Supplementary Material 1.5). Indeed, browsing intensity on non-commercial saplings was negatively impacted by sapling density of non-commercial species, whereas it was positively influenced by snow precipitation and predicted moose count within a 1 km radius (Table 1.4; Figure 1.4). The robustness of this regression was better than for the commercial saplings (pseudo- $R^2 = 0.62$; Table 1.4).

Table 1.3. Coefficients (β) and 95% confidence intervals (95% CI) of the variables included in the most parsimonious models (see model ranking in Supplementary Material 1.5) used to evaluate moose browsing occurrence (using logistic regressions) on commercial and non-commercial species of seedlings and saplings. The area under the curve (AUC) of each model is also presented. Coefficients for which the 95% CI did not overlap zero had a significant effect on moose browsing occurrence and are shown in bold.

Variables	Seedlings				Saplings			
	Commercial species		Non-commercial species		Commercial species		Non-commercial species	
	β	95% CI [lower: upper]	β	95% CI [lower: upper]	β	95% CI [lower: upper]	β	95% CI [lower: upper]
<i>Intercept</i>	-1.71	[-2.92: -0.50]	-17.66	[-32.37: -2.94]	-0.86	[-2.21: 0.49]	-35.01	[-58.25: -11.79]
<i>Local variables</i>								
Canopy cover intercepting snow								
Proportion of conifer	-	-	-	-	1.50	[0.31: 2.69]	-	-
Forage abundance								
Seedling density of commercial species	0.27	[-0.22: 0.77]	-0.10	[-0.63: 0.42]	0.14	[-0.37: 0.65]	0.86	[-0.07: 1.79]
Seedling density of non-commercial species	0.25	[-0.05: 0.54]	0.64	[-0.10: 1.37]	0.27	[-1.21: 0.66]	1.12	[0.34: 1.90]
Sapling density of commercial species	-0.77	[-1.17: -0.36]	-0.08	[-0.57: 0.41]	-0.83	[-1.42: -0.23]	-0.62	[-1.31: 0.06]
Sapling density of non-commercial species	-0.07	[-0.31: 0.18]	-0.52	[-0.10: -0.04]	-0.23	[-0.60: 0.15]	-0.40	[-1.17: 0.38]
Snow precipitation	-	-	0.04	[0.00: 0.08]	-	-	0.09	[0.03: 0.14]
<i>Landscape variables</i>								
Predicted moose count (1 km radius)	0.09	[0.02: 0.16]	0.17	[0.08: 0.26]	-	-	-	-
Predicted moose count (2 km radius)	-	-	-	-	-	-	-	-
Predicted moose count (3 km radius)	-	-	-	-	-	-	0.20	[0.06: 0.33]
<i>Model fit (AUC)</i>		0.91		0.95		0.95		0.97

Table 1.4. Coefficients (β) and 95% confidence intervals (95% CI) of the variables included in the most parsimonious models (see model ranking in Supplementary Material 1.5) used to evaluate moose browsing intensity (using truncated negative binomial regressions) on commercial and non-commercial species of seedlings and saplings. The Nakawaga's conditional pseudo- R^2 of each model is also presented. Coefficients for which the 95% CI did not overlap zero had a significant effect on moose browsing intensity and are shown in bold.

Variables	Seedlings				Saplings			
	Commercial species		Non-commercial species		Commercial species		Non-commercial species	
	β	95% CI [lower: upper]	β	95% CI [lower: upper]	β	95% CI [lower: upper]	β	95% CI [lower: upper]
<i>Intercept</i>	-3.89	[-7.53: -0.26]	-6.30	[-11.91: -0.69]	1.49	[0.90: 2.08]	-9.69	[-16.85: -2.53]
Forage abundance								
Seedling density of commercial species	-0.31	[-0.55: -0.07]	-0.06	[-0.21: 0.10]	-	-	0.05	[-0.16: 0.27]
Seedling density of non-commercial species	0.15	[-0.02: 0.32]	-0.10	[-0.28: 0.08]	-	-	0.07	[-0.15: 0.30]
Sapling density of commercial species	0.08	[-0.11: 0.27]	-0.03	[-0.18: 0.12]	-	-	-0.13	[-0.8: 0.11]
Sapling density of non-commercial species	-0.18	[-0.33: -0.03]	-0.20	[-0.35: -0.05]	-	-	-0.37	[-0.67: -0.06]
Snow precipitation	0.01	[0.00: 0.02]	0.02	[0.00: 0.03]	-	-	0.03	[0.01: 0.05]
Landscape variables								
Predicted moose count (1 km radius)	-	-	-	-	0.07	[0.04: 0.11]	0.06	[0.02: 0.10]
Predicted moose count (2 km radius)	-	-	-	-	-	-	-	-
Predicted moose count (3 km radius)	0.03	[0.00: 0.05]	0.05	[0.02: 0.09]	-	-	-	-
Model fit (pseudo-R^2)	0.44		0.54		0.53		0.62	

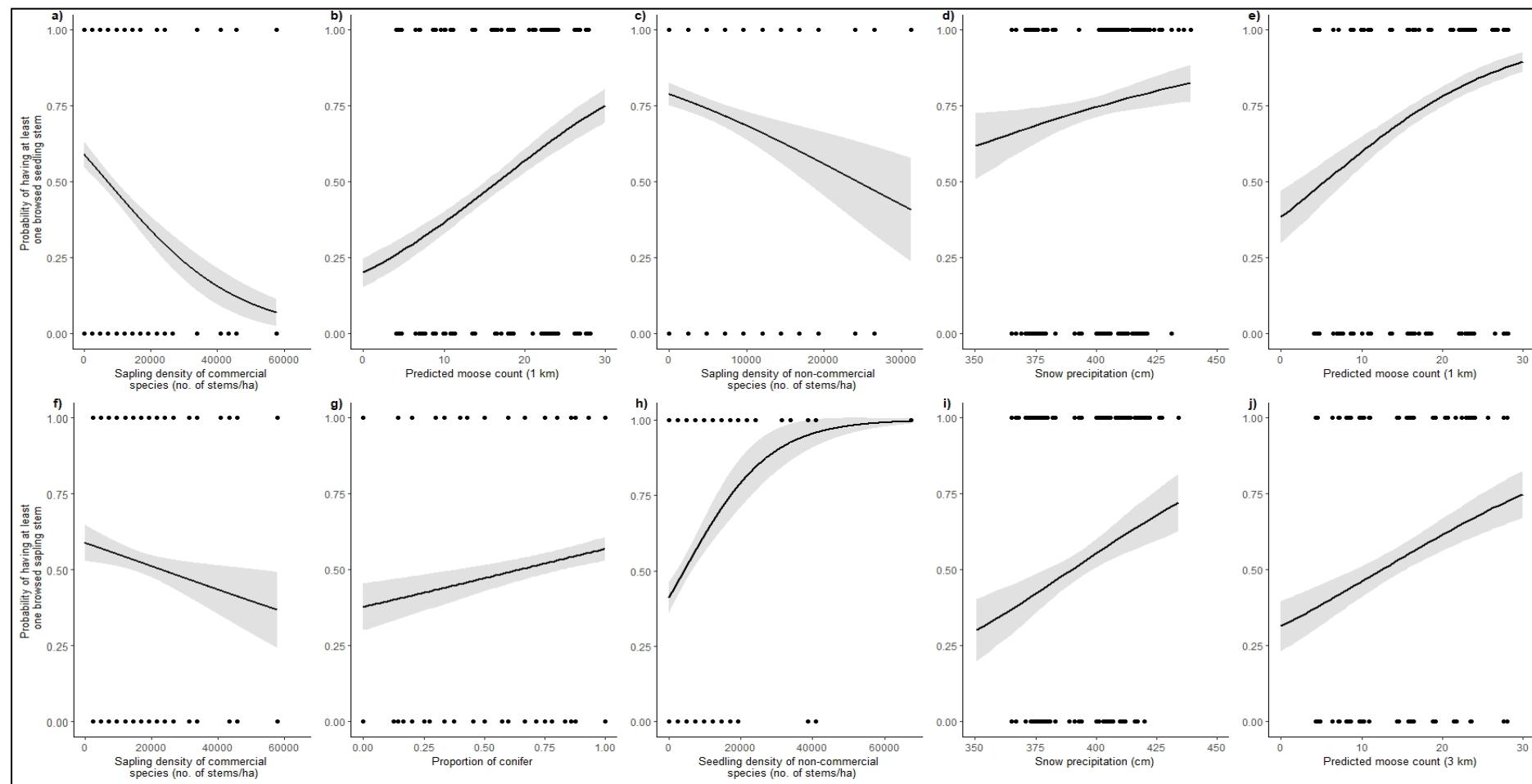


Figure 1.3. Observed (points) and predicted (line) values within confidence intervals (grey ribbon) of the probability of having at least one browsed commercial stem (a,b,f,g) or non-commercial stem (c,d,e,h,i,j) for all significant relationships based on logistic regressions. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis, whereas other independent variables were given their respective mean value. The range of snow precipitation was truncated on the x-axis (from 0 to 350) in panels d) and i) to better display trends.

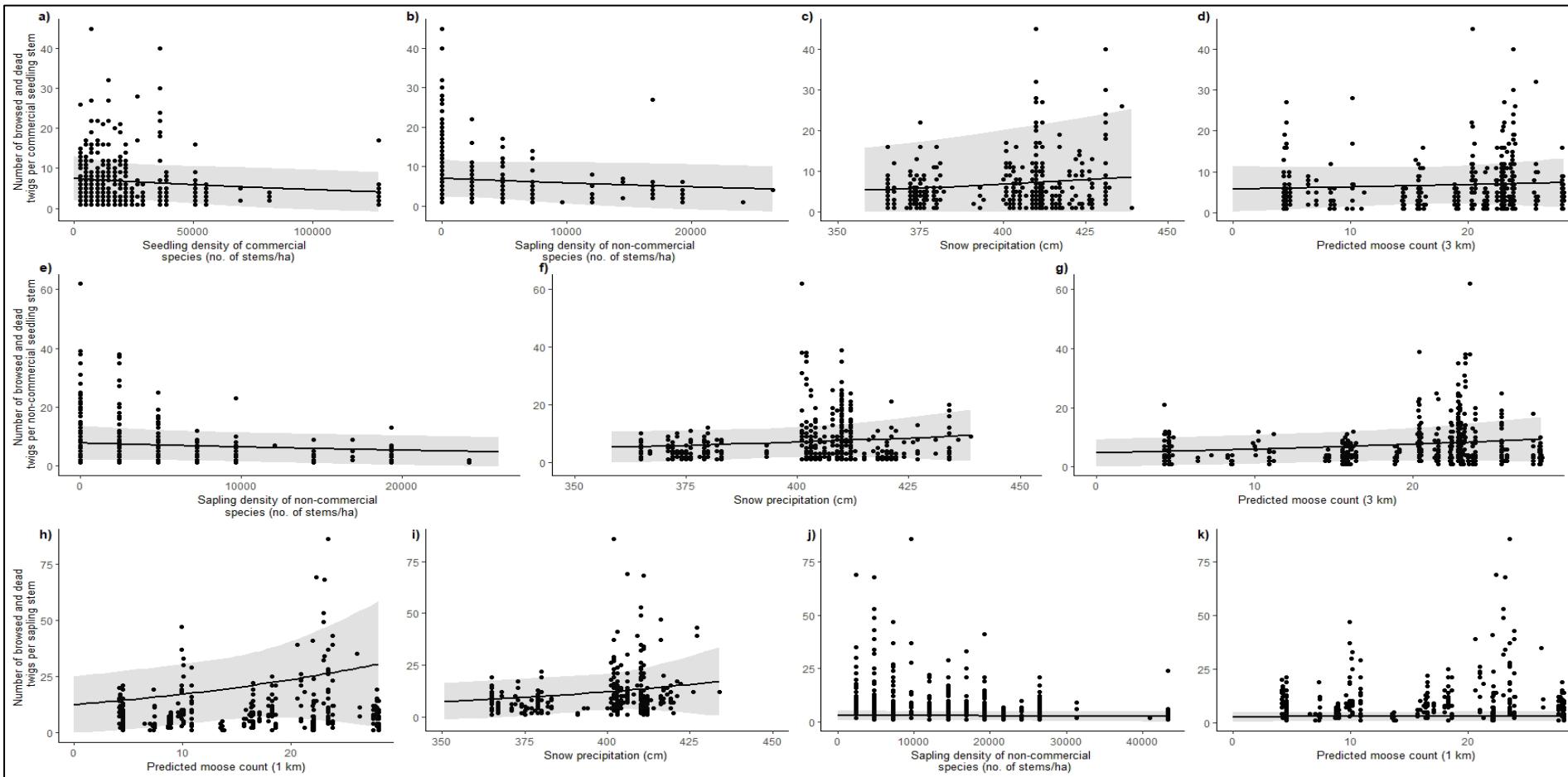


Figure 1.4. Observed (points) and predicted (line) values within confidence intervals (grey ribbon) of the number of browsed and dead twigs per commercial seedling stem (a,b,c,d), non-commercial seedling stem (e,f,g), commercial sapling stem (h), and non-commercial sapling stem (i,j,k) for all significative relationships using truncated negative binomial regressions. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis, whereas other independent variables were given their respective mean value. The range of snow precipitation was truncated on the x-axis (from 0 to 350) in panels c), f), and i) to better display trends.

1.6 Discussion

As predicted, moose browsing pressure on both seedlings and saplings increased with moose abundance in the landscape during winter. The only exception was browsing occurrence on commercial saplings, which was not influenced by our predicted proxy of moose wintering habitat. Hence, browsing pressure increases in the surrounding moose wintering habitat.

1.6.1 Predicting moose count from winter habitat characteristics

During winter, moose abundance increased with the proportion of forage patches. This tendency to aggregate in areas offering a good quantity of forage may reflect restriction of moose movements by deep snow. Leclerc *et al.* (2012) also observed that moose counts were positively associated with food availability in aerial surveys conducted in Bas-St-Laurent (Québec, Canada), a region adjacent to our study area (see also Schwab and Pitt, 1991, central British Columbia, Canada) but dominated by mixed-conifer forests. Other studies in different types of forest than ours have shown that moose density (conifer forest: Stewart and Komers, 2012) and time spent within a patch (subalpine birch forest: Vivas and Saether, 1987) increased with forage availability at the landscape scale during winter. In our study area, forage patches were composed of stands that had been disturbed (either through natural disturbances or various types of harvesting) in the past 20 years. Moose have been shown elsewhere to stay close to recent harvest blocks during winter (Millette *et al.*, 2014; Andreozzi *et al.*, 2016). Desgagnés *et al.* (2022) also reported that damage to commercial tree species following moose browsing increased with the area of natural regeneration at the landscape scale. They concluded that an aggregation of harvest blocks in an area creates good-quality moose wintering habitat, leading to an increase in moose browsing pressure on woody stems in balsam fir – yellow birch mixed forests.

Moose abundance in winter decreased with the proportion of mixed mature stands >80-years-old, which are thought to combine forage and cover (Dussault *et al.*, 2005). Because wolves have been absent for 250 years in our study area (Lohr and Ballard, 1996), moose were

unlikely to require cover types providing protection against predators. Studies conducted relatively close to our study area, in Bas-St-Laurent (Québec, Canada), where wolves have also been absent for ~ 170 years, reported a higher influence of forage quantity and quality than cover on moose winter browsing on tree regeneration (Leblond *et al.*, 2015; Desgagnés *et al.*, 2022). Elsewhere, moose tended to concentrate at the edge of mixed mature stands during winter (Courtois *et al.*, 2002), and this was the most intensively used landcover type at that time of year (Andreozzi *et al.*, 2016). During winter, moose density has also been shown to increase with the density of cover/forage patch edges (Dussault *et al.*, 2006; Leclerc *et al.*, 2012). Hence, as shown by Cassing *et al.* (2006), browsing intensity increased when the forage was intermingled with cover. Most of these studies were conducted in areas where wolves were present (Courtois *et al.*, 2002; Cassing *et al.*, 2006; Dussault *et al.*, 2006) and/or in conifer-dominated forests (Courtois *et al.*, 2002; Cassing *et al.*, 2006; Dussault *et al.*, 2006; Leclerc *et al.*, 2012), which is not the case in our study area. Studies on various animal species also show a reduction or a loss of antipredator behavior after 130 years (Blumstein *et al.*, 2004) and as soon as 1 year following the disappearance of the apical predator (Hammerschlag *et al.*, 2022).

We noted that moose counts decreased with road density, as also observed by Leclerc *et al.* (2012). Moose are known to avoid roads due to noise disturbance (Dyer *et al.*, 2002) and higher probability of encountering predators (Eriksen *et al.*, 2009) on (or near) roads. Roads also represent barriers to movement (Saunders *et al.*, 2002). However, our study area is mainly composed of gravel roads that are not plowed during winter and, thus, there is not a lot of vehicle traffic during winter, except for snowmobiles. Wolves being absent from our study area, this suggests that moose might instead respond negatively to habitat fragmentation caused by roads, which can impede their movement, (Jiang *et al.*, 2009) especially in unplowed roads where snow depth is higher than under forest canopy. Eldegard *et al.* (2012) also reported that the probability that a location was intensively used increased with distance from roads, and Gicquel *et al.* (2020) found that the probability of moose damage on Scots pine (*Pinus sylvestris*) decreased with road density at the landscape level.

1.6.2 Factors influencing moose browsing pressure on the regeneration stratum

In our study area, moose browsing pressure did not vary with the proportion of coniferous trees in the canopy, except for browsing occurrence on commercial species of saplings. This suggests that cover protection from snow was unimportant. In areas where wolves are found at a very low density or even absent, forage quantity and quality are better predictors of browsing intensity (Desgagnés *et al.*, 2022) and winter habitat selection at the scale of home ranges (Van Beest *et al.*, 2010) than is cover protection from snow.

Moose browsing pressure on woody regeneration decreased with the density of saplings of either commercial or non-commercial species, except for browsing occurrence on non-commercial saplings and browsing intensity on saplings of commercial species. Furthermore, browsing occurrence on non-commercial saplings increased with density of non-commercial seedlings, whereas browsing intensity on commercial seedlings decreased with their density. These results suggest that seedlings, especially non-commercial ones (i.e. American beech, mountain maple – *Acer spicatum*, and striped maple – *A. pensylvanicum*), are an important part of moose winter diet in our study area. Highly palatable species to moose, such as willows (*Salix* spp.; Kantar, 2011), are also included in the non-commercial species group. American beech was the second most browsed species in central Maine (Ludewig and Bowyer, 1985), and mountain maple was one of the preferred species in Nova Scotia (Telfer, 1967), whereas striped maple was the most consumed species in central Ontario (Routledge and Roese, 2004), three provinces adjacent (or close) to New Brunswick. Additionally, saplings seem to protect stems from the regeneration stratum from being browsed by moose through an associational resistance (Tahvanainen and Root, 1972). van Beeck Calkoen *et al.* (2018) also reported that moose browsing intensity declined with tree height. Plants increase their investments in chemical defenses with age (Boege and Marquis, 2005), which decreases their palatability (Sharam *et al.*, 2006). However, De Vriendt *et al.* (2020) and (2023) found that sapling density was reduced under moderate and heavier browsing. Furthermore, Lylly and Saksa (1992) observed an increase in moose damage and the number of saplings browsed with a higher stand density. Hence, our findings might imply that regions with minimal

moose browsing pressure exhibit a greater density of saplings compared to those subjected to higher browsing pressure from moose.

Browsing pressure on non-commercial seedlings and saplings as well as browsing intensity on commercial seedlings, increased with snow precipitation. As moose tend to move much less (Risenhoover, 1986) when their movements are restricted by a greater snow depth (>70 cm; Coady, 1974), it seems safe to consider that moose travelled less and foraged locally with ~ 400 cm of snow precipitation in our study area, putting higher pressure on woody regeneration.

1.6.3 Study limitations

In our models, we included variables representing forage abundance, canopy cover intercepting snow, moose residency time as well as snow precipitation. Other variables such as forage quality (Milligan and Koricheva, 2013; Desgagnés *et al.*, 2022), silvicultural treatment type (Bergeron *et al.*, 2011), and topography (Heikkilä, 1990) are also known to influence moose browsing distribution but were not included in our candidate models due to a limited sample size that constrained the statistical power of our analyses. Despite this, the logistic regressions we used to predict browsing occurrence were robust, with AUC values between 0.91 and 0.97 (Hosmer and Lemeshow, 2000). Truncated negative binomial regressions used to study browsing intensity were less adjusted to the data (pseudo- R^2 between 0.44 and 0.62), however, suggesting that other variables such as the ones listed above might have influenced moose browsing intensity in our study area.

Browsing pressure was positively related to moose abundance in the surrounding landscape. Moose abundance was predicted using moose count data collected during aerial surveys in cells of 25 km^2 , which could be perceived as rather coarse compared to the spatial scale at which browsing pressure was estimated. However, the quasi-Poisson regression explaining variations in moose count during winter was robust (pseudo- $R^2 = 0.89$).

1.7 Management Implications

Our study highlighted that moose abundance increased with the proportion of forage stands (i.e. disturbed stands <20-years-old) in the landscape. Hence, we recommend using fewer intensive types of silvicultural treatment such as single tree selection in the surrounding landscape of moose wintering habitat, particularly when predicted moose count is above 15 in a radius of 1 km. We also recommend keeping a density of at least 30 000 st/ha of commercial saplings to decrease browsing occurrence on commercial seedlings and saplings. Moose has a socioeconomic importance in the Acadian forest: its hunt is internationally recognised, whereas its encounter is appreciated by visitors, thus it is important to manage the forest not only for timber uses but for wildlife as well.

Our results also confirmed that moose browsing pressure on woody regeneration increased with moose density in the surrounding landscape in Acadian mixed-hardwood forests. Moose are known to have a high wintering habitat fidelity (Lojander, 2013; Ofstad, 2013) and a preference for previously browsed trees (Öhmark *et al.*, 2015; Mathisen *et al.*, 2017). Therefore, browsing pressure is likely to persist for long time periods in areas surrounding moose wintering habitat and could lead to a decrease of the economic value of stands, as well as in the allowable annual cut. To prevent heavy damage to regeneration by moose in the Acadian forest, we highly recommend that forest managers consider the location of current moose winter concentrations when planning new harvest operations and avoid creating clusters of recently treated stands favoured by this ungulate species. This can be achieved by planning at the forest scale (i.e. a grouping of stands, which may not be contiguous, managed by a single landowner or land manager; Kaya *et al.*, 2016) and limiting the proportion of harvest blocks within a forest.

1.8 Acknowledgments

This study was supported by Mitacs-Accelerate, the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) through an ESII 1 Industrial Impact Graduate Scholarship and a Discovery Research Grant (#2016-05196) to Martin-Hugues St-Laurent,

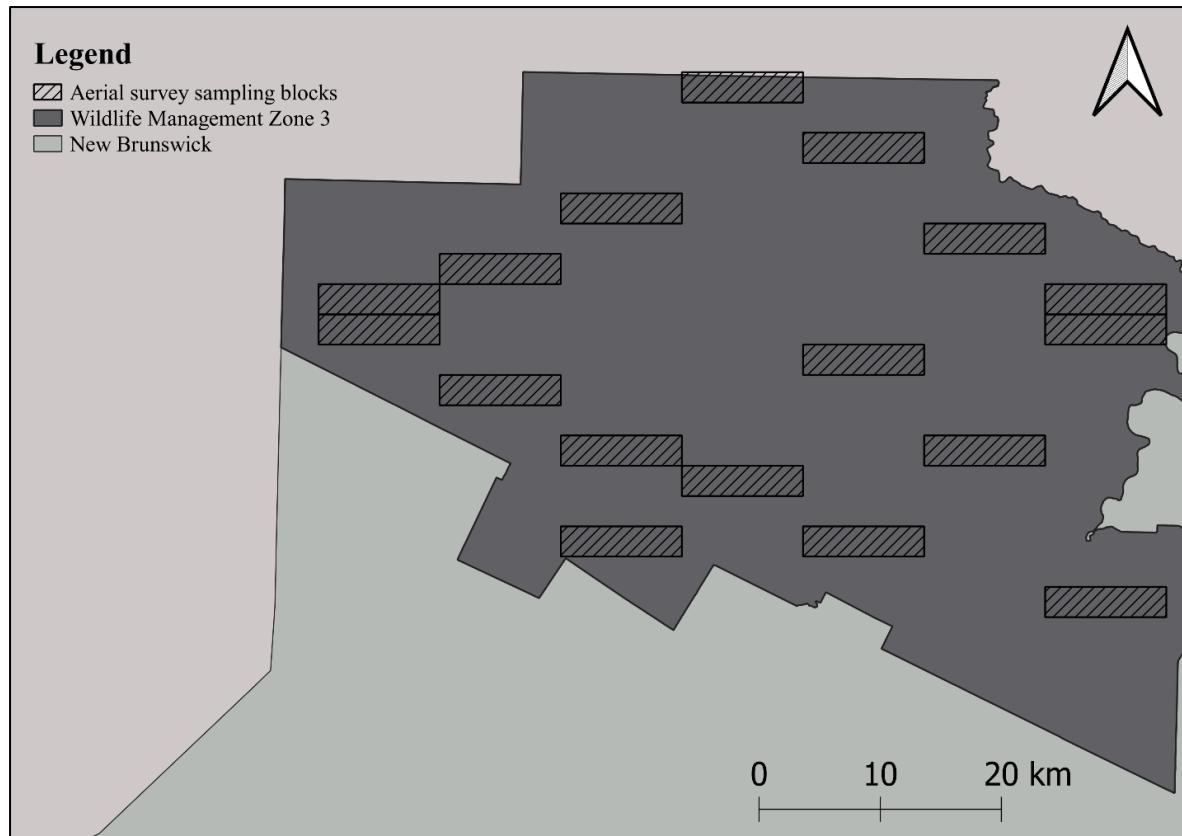
Acadian Timber Corp. as well as the Northern Hardwood Research Institute (NHRI) Inc. Thanks to J.D. Irving Ltd. and NBDNRED for sharing their data. We would also like to thank Pamela Hurley-Poitras, André Cyr, Maxime and Samuel Auger, as well as Cyr Forest Development, Gaetan Therrien and Dou Sylviculture Inc. for their help and support during field surveys. Special thanks to Jean-François Desgagnés for his help in R coding. We also thank Dr. Alain Caron and Dr. Juanita Rodriguez for their statistical advice. Finally, we thank Kimberly Malcolm, for her constructive comments on an earlier version of this manuscript.

1.9 Supplementary Material

Supplementary Material 1.1. Commercial and non-commercial species of seedlings and saplings considered in this study

Common name	Scientific name
<i>Commercial species</i>	
Balsam fir	<i>Abies balsamea</i>
Balsam poplar	<i>Populus balsamifera</i>
Eastern hemlock	<i>Tsuga canadensis</i>
Poplar	<i>Populus</i> spp.
Quaking aspen	<i>Populus tremuloides</i>
Red maple	<i>Acer rubrum</i>
Sugar maple	<i>Acer saccharum</i>
White birch	<i>Betula papyrifera</i>
Yellow birch	<i>Betula alleghaniensis</i>
<i>Non-commercial species</i>	
American beech	<i>Fagus grandifolia</i>
Ash	<i>Sorbus</i> spp.
Mountain maple	<i>Acer spicatum</i>
Pin cherry	<i>Prunus pensylvanica</i>
Striped maple	<i>Acer pensylvanicum</i>
Willow	<i>Salix</i> spp.

Supplementary Material 1.2. Aerial survey sampling plots ($n = 17$) flown by the New Brunswick Department of Natural Resources and Energy Development (NBDNRED) in March 2014 in Wildlife Management Zone 3, New Brunswick (Canada).



Supplementary Material 1.3. Description of landcover types used to create the model to estimate moose aerial count during winter in Wildlife Management Zone 3, New Brunswick (Canada).

Moose winter habitat characteristic	Landcover type	Description
Cover	Mature coniferous stands	>80-year-old coniferous stands
Forage and cover	Mixed mature stands	>80-year-old mixed stands
Forage	Disturbed stands	<20-year-old disturbed stands, both natural and anthropogenic disturbances
Water	Wetlands and water bodies	Bog, fens, marshes and lakes

Supplementary Material 1.4. Ranking of the candidate models (according to the AIC_c) used to explain the variations in moose count in aerial survey sampling plots during winter 2014 in Wildlife Management Zone 3, New Brunswick (Canada). The most parsimonious model is shown in bold.

Model no.	Variables	ΔAIC _c
1	Forage + Cover + Water + Water ² + Road density + Elevation	9.13
2	Forage and Cover + Forage and Cover ² + Water + Water ² + Road density + Elevation	10.18
3	Forage + Forage and Cover + Forage and Cover ² + Water + Water ² + Road density + Elevation	9.52
4	Forage + Cover + Water + Water ² + Road density	5.49
5	Forage and Cover + Forage and Cover ² + Water + Water ² + Road density	2.86
6	Forage + Forage and Cover + Forage and Cover ² + Water + Water ² + Road density	0.00

Supplementary Material 1.5. Distance to the most parsimonious model (ΔAIC , shown in bold) of the candidate models used to evaluate moose browsing occurrence (using logistic regressions, Logistic) and intensity (using truncated negative binomial regressions, Negative binomial) on commercial and non-commercial species of seedlings and saplings in Wildlife Management Zone 3, New Brunswick (Canada).

Model	Variables	ΔAIC							
		Seedlings				Saplings			
		Commercial species		Non-commercial species		Commercial species		Non-commercial species	
		Logistic	Negative binomial	Logistic	Negative binomial	Logistic	Negative binomial	Logistic	Negative binomial
<i>Null</i>									
DEN	Index of moose residency time	10.1	15.2	13.8	10.3	5.2	6.7	16.0	9.8
<i>Local variables</i>	COVER	16.0	13.8	15.0	8.9	3.5	13.2	27.4	11.5
	FOR	4.0	8.9	14.5	9.0	4.3	9.7	13.0	9.6
LOC1	COVER + FOR	5.3	10.1	16.0	9.1	0.0	11.0	14.4	10.3
LOC2	FOR + Snow precipitation	5.9	4.7	12.1	5.9	5.7	11.3	7.3	5.5
<i>Landscape context</i>	LAN1	11.2	9.6	2.7	4.3	4.6	0.0	18.5	6.5
	LAN2	11.4	9.6	2.6	4.1	4.9	0.7	18.5	6.7
	LAN3	11.3	9.5	2.9	4.0	4.6	0.6	18.3	6.6
<i>Model combinations</i>	LOC + LAN1	FOR + LAN1	0.0	5.4	3.1	4.0	3.4	2.2	7.2
	LOC + LAN2	FOR + LAN2	0.2	5.5	2.9	3.8	3.7	2.9	7.1
	LOC + LAN3	FOR + LAN3	0.1	5.4	3.2	3.6	3.7	2.8	6.9
	LOC + LAN7	FOR + Snow precipitation + LAN1	1.9	0.1	0.0	0.3	4.9	3.4	0.0
	LOC + LAN8	FOR + Snow precipitation + LAN2	2.2	0.0	0.1	0.2	5.2	4.2	0.2
	LOC + LAN9	FOR + Snow precipitation + LAN3	2.1	0.0	0.3	0.0	5.2	4.1	0.0

-Each model also contains significant PCNMs and a random effect (i.e., plot nested in site).

-An offset variable (i.e., $\log(x+1)$) was also included in all zero-truncated negative binomial regressions.

CHAPITRE 2

LE MEILLEUR DES DEUX MONDES? COMBINER LES IMAGES SENTINEL-2 ET LE LIDAR AÉROPORTÉ AFIN DE CARACTÉRISER LA RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE

THE BEST OF BOTH WOLRDS? INTERGRATING SENTINEL-2 IMAGES AND AIRBORNE LIDAR TO CHARACTERIZE FOREST REGENERATION

Stéphanie Landry, Martin-Hugues St-Laurent, Gaetan Pelletier et Marc-André Villard.

Cet article a été publié en 2020 dans la revue *Remote Sensing* 12:2440.

2.1 Résumé

La gestion durable des forêts repose sur des pratiques assurant, entre autres, une régénération vigoureuse après récolte. Les données sur la structure et la composition de la régénération sont souvent recueillies au moyen d'inventaires intensifs sur le terrain. Les technologies de télédétection (p. ex. lidar, imagerie satellite) peuvent généralement couvrir une étendue spatiale plus vaste que les inventaires terrain, mais leur capacité à estimer les caractéristiques de la régénération est souvent mise à l'épreuve par l'obstruction associée à la canopée. Nous avons testé si la combinaison d'images Sentinel-2 et lidar peut augmenter l'exactitude des estimations de densité de gaulis par rapport à l'utilisation des capteurs seuls et si cette exactitude diminue avec la couverture de la canopée dans la forêt acadienne du Nouveau-Brunswick, Canada. À l'aide de régressions basées sur des forêts aléatoires, nous avons comparé l'exactitude de trois modèles (lidar et Sentinel-2 seules et combinées) estimant la densité de gaulis pour deux groupes d'espèces : toutes les espèces d'arbres et les espèces commerciales uniquement. La combinaison des deux capteurs n'a pas augmenté l'exactitude des estimations de la densité de gaulis, ni réduit l'influence négative de la couverture de la canopée pour l'un ou l'autre des groupes d'espèces par rapport au lidar, mais elle a augmenté

l'exactitude d'environ 15% par rapport aux images Sentinel-2 seul. Sous une couverture de la canopée très élevée, l'exactitude des estimations de densité pour toutes les espèces combinées était significativement plus faible avec les images Sentinel-2 uniquement en comparaison avec la combinaison des capteurs et le lidar seul. Nous suggérons de tester l'hypothèse selon laquelle une combinaison de lidar et d'images satellites à haute résolution acquises à l'automne pourrait augmenter l'exactitude des estimations de la densité des gaulis lorsqu'il est nécessaire de différencier des groupes d'espèces végétales.

2.2 Abstract

Sustainable forest management relies on practices ensuring vigorous post-harvest regeneration. Data on regeneration structure and composition is often collected through intensive field surveys. Remote sensing technologies (e.g. lidar, satellite imagery) can generally cover a much larger spatial extent, but their ability to estimate regeneration characteristics is often challenged by the obstruction associated with canopy foliage. Here, we tested whether the integration of lidar and Sentinel-2 images can increase the accuracy of sapling density estimates compared to the use of both sensors alone and whether this accuracy decreased with canopy cover in the Acadian forest of New Brunswick, Canada. Using random forest regression, we compared the accuracy of three models (lidar and Sentinel-2 images alone and combined) to estimate sapling density for two species groups: all tree species and commercial species only. The integration of both sensors did not increase the accuracy of sapling density estimates, nor did it reduce the negative influence of canopy cover for either species group compared to lidar, but it increased the accuracy by approximately 15% relative to Sentinel-2 images alone. Under very high canopy cover, the accuracy of density estimates for all species combined was significantly lower with Sentinel-2 images only than with the combination of both sensors and lidar alone. We hypothesize that a combination of lidar and high-resolution satellite images acquired in fall could increase the accuracy of sapling density estimates when it is necessary to differentiate species groups.

2.3 Introduction

Regeneration is essential to establish or renew a stand after a disturbance, whether of natural or anthropogenic origin (Ashton and Kelty, 2018). Two main approaches are used to estimate regeneration characteristics such as density, composition, and height: field surveys and remote sensing. Even though field surveys can be more accurate (Anderson *et al.*, 2006), they are more time-consuming (Aplin, 2005) and their spatial extent is limited compared to remote sensing (Means *et al.*, 1999; Bergen and Dronava, 2007).

Remote sensing technologies such as satellite images have been used for decades in forestry to estimate various stand characteristics (Franklin, 2001). Forest health (Ogaya *et al.*, 2015), aboveground biomass (Abbas *et al.*, 2020), fire risk zone (Jaiswal *et al.*, 2002) and leaf area index (Lee *et al.*, 2021) are just a few variables that have been estimated using satellite images. More recently, Light Detection and Ranging (hereafter referred to as lidar) has been shown to be efficient at estimating various stand attributes, such as tree height (Dalla Corte *et al.*, 2020), basal area (Wang *et al.*, 2022), tree crown diameter (Vandendaele *et al.*, 2022), and canopy structure (Coops *et al.*, 2007). However, forest stand characteristics that can be estimated from remote sensing are mostly restricted to overstory, mainly because canopy foliage interferes with the detection of understory vegetation. Overstory density (Maltamo *et al.*, 2004; Falkowski *et al.*, 2008; Latifi *et al.*, 2015; Campbell *et al.*, 2018), canopy height (Wing *et al.*, 2012), proportion of hardwoods in the overstory (Naesset, 2005), and canopy cover (Morsdorf *et al.*, 2010) all have been shown to decrease the accuracy of estimates of overstory tree characteristics derived from lidar. These limitations are even more evident when estimating regeneration characteristics, which may explain why remote sensing (lidar, satellite images or a combination of both) has mainly been used to quantify regeneration following a fire (Moskal *et al.*, 2001; Martín-Alcón *et al.*, 2015) or tree plantation (McCombs *et al.*, 2003; Korpela *et al.*, 2008). Only a few authors have attempted to characterize regeneration under high canopy cover (Su and Bork, 2007; Martinuzzi *et al.*, 2009) and, not surprisingly, the accuracy of estimates decreased with canopy cover.

Satellite images have been used to estimate presence or absence of regeneration (Tuanmu *et al.*, 2010), seedling density (Moskal *et al.*, 2001), understory cover type (Hall *et al.*, 2000; Chastain and Townsend, 2007; Wang *et al.*, 2009), and age of regeneration stands (Fiorella and Ripple, 1995). Sapling density (Potter *et al.*, 2012) and crown delineation (Pouliot *et al.*, 2005) have also been estimated from aerial images. Similarly, lidar has been shown to yield accurate estimates of regeneration attributes such as presence-absence (Martinuzzi *et al.*, 2009; Maltamo *et al.*, 2005; Hill and Broughton, 2009), density (Maltamo *et al.*, 2004; Latifi *et al.*, 2015; Campbell *et al.*, 2018; Sumnall and Hill, 2016), species composition (Korpela *et al.*, 2008; Korpela *et al.*, 2012), cover (Wing *et al.*, 2012; Su and Bork, 2007), and height (Naesset and Bjerknes, 2001).

Studies estimating regeneration attributes from remote sensing have mainly been conducted using a single sensor: either satellite and aerial images, or lidar. Satellite and aerial images display attributes on the horizontal plan and, thus, may not accurately represent vertical structure (Wulder and Franklin, 2003). Lidar is specifically designed to quantify characteristics on a vertical plan and, therefore, it can detect subcanopy features more accurately than satellite sensors (Pesonen *et al.*, 2008). Combining satellite or aerial images and lidar has been shown to explain a greater proportion of variance in stand characteristics such as basal area (Hudak *et al.*, 2006), tree volume (Villikka *et al.*, 2012), tree height (Imangholiloo *et al.*, 2019), and tree density (McCombs *et al.*, 2003; Zald *et al.*, 2014) than models based either on satellite images or lidar. The combination of lidar and satellite images has also been shown to increase the accuracy of crown delineation (Leckie *et al.*, 2003; Coops *et al.*, 2004) and tree height (Hyde *et al.*, 2006). However, very few studies have tried to characterize forest regeneration using a combination of satellite images and lidar and those that did have mainly been conducted in areas with low canopy cover (Martín-Alcón *et al.*, 2015; Korpela *et al.*, 2008).

Here, we compared the accuracy of sapling density estimates between lidar, Sentinel-2 images, and a combination thereof, and we identified the limitations of each approach along

a gradient of canopy cover. First, we hypothesized that a model using variables derived from both sensors (satellite images and lidar) will be more accurate than a model using only one sensor, owing to complementarity in the information acquired by the two sensors. Then, we predicted that estimation errors will increase with canopy cover for either of the three approaches (single sensors or their combination), but that the difference between low and high canopy cover values will be less pronounced when both sensors are combined.

2.4 Materials and Methods

2.4.1 Study area

We sampled forest stands across the entire province of New Brunswick, in eastern Canada ($51^{\circ}33'50''W$, $6^{\circ}02'47''N$, CRS: WGS84; Figure 2.1). This province is part of the Atlantic Maritime Ecozone, whose climate is strongly influenced by the Atlantic Ocean (Miller *et al.*, 2010). New Brunswick's forest has been shaped by a long history of forestry. As a result, it is dominated by second- and third-growth stands, with small, scattered patches of old-growth (Zelazny *et al.*, 2007). Agriculture is restricted to valleys (Mosseler *et al.*, 2003) and natural disturbances are dominated by eastern spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks and fine-scale disturbances such as windthrows (Fraver *et al.*, 2003; Rowe, 1972). Most of New Brunswick's forested lands are classified as Acadian forest, with a small portion of boreal forest in the northwestern corner of the province (Loo and Ives, 2003). New Brunswick's Acadian forest is characterized by a high species richness of both softwood and hardwood species, with spruces (*Picea* spp.), balsam fir (*Abies balsamea*), maples (*Acer* spp.) and birches (*Betula* spp.) as dominant canopy species (NBDNRED, 2014).

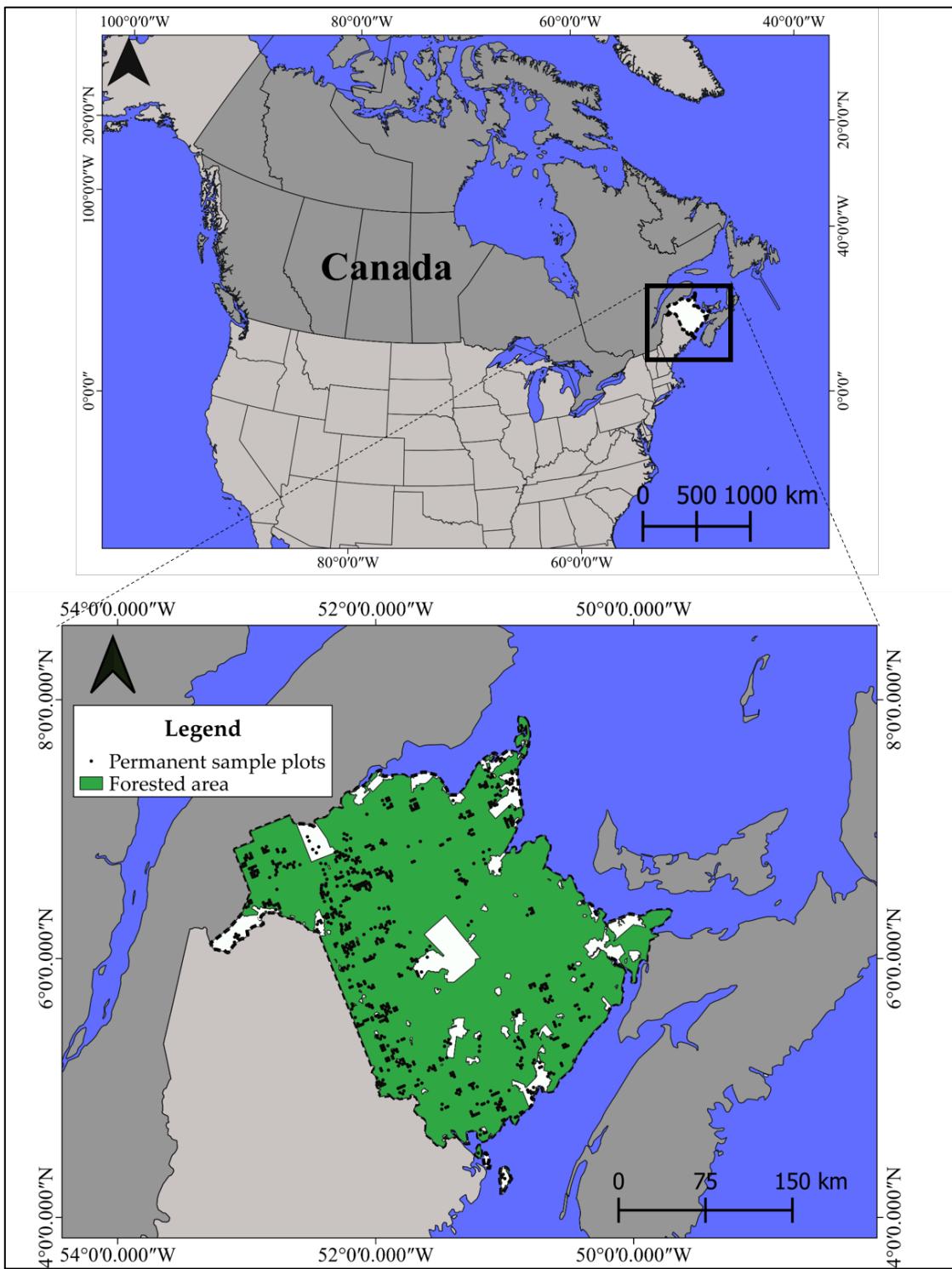


Figure 2.1. Location of our study area and distribution of permanent sample plots, which covers the entire province of New Brunswick, Canada (CRS: WGS84).

2.4.2 Field data

In this study, we used permanent sample plots (PSP) monitored by the New Brunswick Department of Natural Resources and Energy Development (Petrițan *et al.*, 2009) and J.D. Irving Ltd ($n = 813$). Almost all the PSP plots were distributed as a grid of 2 km x 2 km where 1/10th was measured annually while the others were randomly distributed in stands of high values and intensively managed.

Field surveys were performed ± 1 year from the date of lidar coverage and Sentinel-2 image acquisition. We visually inspected each plot to ensure that no disturbance had taken place between the field survey and lidar capture. Annual growth in height of saplings is estimated to be less than 30 cm in the Acadian forest (Moores *et al.*, 2007) and is very variable due to different factors such as light intensity (Claveau *et al.*, 2002), initial height of the sapling (Janse-ten Klooster *et al.*, 2007), and shade-tolerance (Zuhlke *et al.*, 2015). Therefore, annual height growth of saplings was not considered a source of bias in our study. Each stem with a diameter at breast height (DBH) of 1 to 7 cm and a height ≥ 1.3 m was tallied in 50 m² circular plots (3.99 m radius). Plot center location was determined with a GPS (Topcon HiPer SR, Topcon Corp., Tokyo, Japan) set up on a tripod. The tripod was placed in the center of the plot for a minimum of one hour to obtain an optimal spatial accuracy (50 cm). For each stem tallied, species, DBH, and health class (live, dead or declining) were recorded. Stem height was measured for every 10th stem using a clinometer.

All stems whose DBH was ≥ 7.1 cm were tallied in a 400 m² circular plot (11.28 m radius) using the same plot center as for regeneration plots. Species, DBH, health class, and height were then recorded.

2.4.3 Satellite images and preprocessing

We used Sentinel-2 images acquired on 1 July 2016, 9 July 2017 and 21 July 2018. We used images from July to minimize cloud cover, thus maximizing our sample size, and bands with the highest spatial resolution, 10 m x 10 m, to increase the accuracy of the models (Pouliot

et al., 2005). We opted for Sentinel-2 images because of their frequent revisits (every 5 to 10 days) and their balance between spatial resolution and cost (i.e., free; Li and Roy, 2017). At this resolution, the images only include four bands: blue, green, red and near-infrared (NIR). Since only level-1C images (top-of-atmosphere reflectance) were available for our study area, we performed an atmospheric correction using sen2cor plugin (SNAP software; LAStools, 2014). Then, we divided the digital number of each band by 10 000 to extract reflectance because the digital number of the output images of sen2cor is scaled by 10 000 (Corbane *et al.*, 2020).

To decrease bias due to image classification, we only selected plots classified as vegetation from the scene classification generated by the sen2cor plugin for further analysis. Finally, for each plot, we extracted the mean reflectance of each band within a 11.28 m radius circle around the plot center and we calculated the normalized difference vegetation index (NDVI; Eq. 1). We selected NDVI because of its strong and well-described relation to vegetation canopy.

2.4.4 *Lidar acquisition and preprocessing*

Lidar data were acquired during the summers of 2016, 2017, and 2018 using an aircraft mounted with a Riegl 680/780 (Riegl USA, Orlando, FL, USA) in 2016 and 2017, and a Riegl 1560 (Riegl USA, Orlando, FL, USA) in 2018. Each year, point density was set to 6 points/m². The horizontal accuracy of point clouds for 2016 and 2017 was 30 cm, whereas it reached 20 cm in 2018. Vertical accuracy was 20 cm in 2016 and 2017 and 3 cm in 2018. The horizontal and vertical accuracy were similar to those of other studies aiming to characterize forest regeneration (Su and Bork, 2007; Naesset and Bjerknes, 2001).

To decrease the heaviness of the point clouds, we only used returns classified as “ground” or “vegetation”. To do so, we first filtered points using LAStools to only keep points classified as “vegetation”, or “ground”. Then, also with LAStools, we normalized vegetation points with ground points to calculate vegetation height above ground. Finally, we extracted points

corresponding to field plots (11.28 m radius) and calculated lidar metrics for each plot using the lidR package (Roussel *et al.*, 2020) in R statistical software (R Development Core Team, 2018; Table 2.1).

Table 2.1. Lidar metrics used to estimate sapling density of all species and commercial species.

Abbreviation	Description
zmax	Maximum height
zmean	Mean height
zsd	Standard deviation of height distribution
zskew	Skewness of height distribution
zkurt	Kurtosis of height distribution
zentropy	Entropy of height distribution
pzabovezmean	Percentage of returns above zmean
pzabove2	Percentage of returns above 2 m
zqx	X th percentile of height distribution
zpcumx	Cumulative percentage of return in the x th layer according to Wood <i>et al.</i> , 2008
itot	Sum of intensities for each return
imax	Maximum intensity
imean	Mean intensity
isd	Standard deviation of intensity
iskew	Standard deviation of intensity
ikurt	Skewness of intensity distribution
ipground	Percentage of intensity returned by points classified as ground
ipcumzqx	Percentage of intensity returned below the x th percentile of height
pxth	Percentage x th returns
pground	Percentage of returns classified as ground

2.4.5 Dependent variables

We calculated the living stem density (stems/ha) of saplings for two species groups: 1) all species and 2) commercial species due to the importance of commercial species for the forest industry (Table 2.2). The “All species” group combined non-commercial and commercial species, whereas the other species group only comprised commercial species. Both species groups included hardwood and softwood species (Table 2.2). On the other hand, non-

commercial species were only composed of hardwood species (Table 2.2). We defined a sapling as a stem whose DBH varied from 1 to 9 cm and whose height was ≥ 1.3 m.

Table 2.2. Species groupings for which sapling density was calculated.

Species grouping		Species
Commercial species	Hardwoods	American beech (<i>Fagus grandifolia</i>) American elm (<i>Ulmus americanus</i>) Balsam poplar (<i>Populus balsamifera</i>) American basswood (<i>Tilia americana</i>) Black ash (<i>Fraxinus nigra</i>) Black cherry (<i>Prunus serotina</i>) Butternut (<i>Juglans cinerea</i>) Green ash (<i>Fraxinus pennsylvanica</i>) Grey birch (<i>Betula populifolia</i>) Ironwood (<i>Ostrya virginiana</i>) Large-tooth aspen (<i>Populus grandidentata</i>) Oaks (<i>Quercus</i> spp.) Red maple (<i>Acer rubrum</i>) Silver maple (<i>Acer saccharinum</i>) Sugar maple (<i>Acer saccharum</i>) Trembling aspen (<i>Populus tremuloides</i>) White ash (<i>Fraxinus americanus</i>) White birch (<i>Betula papyrifera</i>) Yellow birch (<i>Betula alleghaniensis</i>) Balsam fir (<i>Abies balsamea</i>) Black spruce (<i>Picea mariana</i>) Eastern hemlock (<i>Tsuga canadensis</i>) Eastern White Cedar (<i>Thuja occidentalis</i>) Jack pine (<i>Pinus banksiana</i>) Norway spruce (<i>Picea abies</i>) Red pine (<i>Pinus resinosa</i>) Red spruce (<i>Picea rubens</i>) Tamarack (<i>Larix laricina</i>) White pine (<i>Pinus strobus</i>) White spruce (<i>Picea glauca</i>) American mountain ash (<i>Sorbus americana</i>) Apple (<i>Malus</i> spp.) Choke cherry (<i>Prunus virginiana</i>) Hawthorns (<i>Crataegus</i> spp.) Mountain maple (<i>Acer spicatum</i>) Pin cherry (<i>Prunus pensylvanica</i>) Serviceberry (<i>Amelanchier</i> spp.) Speckled alder (<i>Alnus rugosa</i>) Striped maple (<i>Acer pensylvanicum</i>) Willows (<i>Salix</i> spp.)
Non-commercial	Hardwoods	

2.4.6 Environmental variables

We estimated canopy cover for each 11.28 m radius plot by calculating the proportion of all lidar points >7 m, which corresponds to the mean height of saplings in our study area. We also calculated the basal area of merchantable trees (DBH ≥ 9.1 cm), and the proportion of basal area of merchantable trees represented by hardwood species for each plot. We characterized plots using aspect, topography position index and hillshade, which were derived from a digital elevation model (DEM) provided by the New Brunswick Department of Natural Resources and Energy Development (NBDNRED) at a resolution of 10 m. We also extracted ecoregion, ecodistrict, and ecosite (Mosseler *et al.*, 2003), biomass growth index (BGI; Liaw and Weiner, 2002), depth to water table, soil type, and an index of the probability of occurrence of each species for every plot (Table 2.3).

Table 2.3. Variables used to estimate sapling density of all species and commercial species.

Acronym	Variable
<i>Lidar</i>	
See Table 2.1	
<i>Spectral</i>	
Blue	Blue band
Green	Green band
Red	Red band
NIR	Near-infrared band
NDVI	Normalized difference vegetation index
<i>Environmental</i>	
Canopy cover	Canopy cover
Basal area	Basal area of merchantable trees
Proportion of hardwood	Proportion of basal area of merchantable trees in hardwood species
Aspect	Aspect
TPI	Topography position index
Hillshade	Hillshade
Ecoregion	Ecoregion
Ecodistrict	Ecodistrict
Ecosite	Ecosite
BGI	Biomass growth index
Depth to water table	Depth to water table
Soil	Soil type
Occurrence	Index of the probability of occurrence of each species

2.4.7 Statistical analyses

To compare the accuracy of sapling density estimates between the different sensors (lidar, Sentinel-2 images, and both), we first built three models using random forest regression (Genuer *et al.*, 2015) for each dependent variable i.e., absolute density of saplings of 1) all species, and 2) commercial species. The first series of models combined variables from both sensors, lidar and Sentinel-2 images (i.e. spectral); the second series of models used lidar, whereas the third relied on Sentinel-2 images. In each model, environmental variables were also included.

We used VSURF package (Strobl *et al.*, 2007) in R to select variables in each model based on their importance to reduce bias in the selection frequencies towards correlated variables and categorical variables that have many states (Pearse *et al.*, 2018). The model parameters entered were default values of ntree (500) and mtry (one-third of the variables), and we set nodesize to 1 to grow larger trees (Genuer *et al.*, 2015). We then calculated root means squared error (RMSE) with the randomForest package and obtained pseudo-R² values for each model including only variables selected by the VSURF package. RMSE and pseudo-R² values were calculated with internal values of mean squared error (MSE) and pseudo-R² values of each tree (n = 500), respectively. We also computed relative RMSE (Eq. 3) and 95% confidence intervals (C.I.) of RMSE, relative RMSE and pseudo-R² to see if the accuracy and the variance explained of the models were different.

$$\text{Eq. 3} \quad \text{Relative RMSE (\%)} = \frac{\text{RMSE}}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \text{Actual}} * 100$$

Finally, to test the effect of canopy cover on the accuracy of each model, we performed a Kruskal-Wallis test on relative errors (Eq. 4) of four different intervals of canopy cover (low: 0 to 24%, medium: 25 to 49%, high: 50 to 74% and very high: $\geq 75\%$). None of the transformations we tried could normalize the residuals from an ANOVA. Following significant Kruskal-Wallis tests, we performed a Dunn test using the Bonferroni correction to adjust P-values.

$$\text{Eq. 4} \quad \text{Relative error (\%)} = \frac{\text{Predicted}-\text{Actual}}{\text{Actual}} * 100$$

2.5 Results

2.5.1 Variables selection and model accuracy

Contrary to our prediction, the integration of lidar and Sentinel-2 images did not increase the accuracy of sapling density estimates, either in terms of variance explained compared to lidar for both species groups, i.e. all species combined and commercial species only (Table 2.4).

Moreover, no spectral variables were retained in the models integrating the two sensors for both species groups (Table 2.4). However, the integration of both sensors, as for lidar, yielded higher accuracy and pseudo-R² values compared to models using Sentinel-2 images for both species groups (Table 2.4).

RMSE of the model combining both sensors and the one using lidar only were similar at 2828 stems/ha and 2836 stems/ha, respectively, when estimating sapling density of all species, whereas it was 3320 stems/ha for the model using Sentinel-2 images (Table 2.4). RMSE of the model using Sentinel-2 images only was about 490 stems/ha higher than the model combining both sensors and the one using lidar only. When estimating sapling density of commercial species, the model integrating both sensors yielded an accuracy of 2784 stems/ha, the one using lidar only had a similar RMSE at 2779 stems/ha (Table 2.4). The model using Sentinel-2 images had an accuracy of 3165 stems/ha, whereas its approximately 385 stems/ha higher than the other two models.

When estimating sapling density of all species, relative RMSE of the model combining both sensors and that using lidar was 84%, whereas it was 98% for the model using only Sentinel-2 images (Table 2.4). Therefore, relative RMSE of the model using Sentinel-2 images only was 14% higher than the model integrating both sensors and that using lidar. On the other hand, when estimating sapling density of commercial species, relative RMSE of the model integrating both sensors and that using lidar were identical at 100%, whereas relative RMSE of the model using Sentinel-2 images was 114% (Table 2.4). Again, relative RMSE of the model using Sentinel-2 images only was 14% higher than the model combining both sensors and that using lidar.

Pseudo-R² of the models combining both sensors and those using lidar were similar at 0.33, when estimating sapling density of all species, and 0.23 and 0.24, respectively, when estimating sapling density of commercial species (Table 2.4). Pseudo-R² were lower for the models using Sentinel-2 images, at 0.08 when estimating sapling density of all species and 0.01 when estimating sapling density of commercial species (Table 2.4). When estimating

sapling density of all the species, pseudo- R^2 of the model using Sentinel-2 images was 25% lower than the model combining both sensors and the one using lidar. Furthermore, when estimating sapling density of commercial species, pseudo- R^2 was 22% lower than the model integrating both sensors and 23% lower than the one using lidar.

Additionally, 95% confidence intervals of RMSE, relative RMSE and pseudo- R^2 were similar between the models combining both sensors and those using only lidar for both species groups (Table 2.4). However, 95% confidence intervals of the models using Sentinel-2 images were different from the ones of the models combining both sensors as well as from that of the models using lidar only, again for both species groups (Table 2.4). Those results are suggesting that the accuracy and the variance explained of the models integrating both sensors and the ones using lidar only did not differ statistically. Contrarily the models using Sentinel-2 images yielded significantly lower accuracy and variance explained than the ones combining both sensors and using lidar only.

As shown in Table 2.4, spectral variables were only selected in the model using Sentinel-2 images when species needed to be differentiated, thus estimating sapling density of commercial species, whereas only one environmental variable, basal area of tree with DBH ≥ 10 cm, was retained when estimating sapling density for all species.

Table 2.4. Variables selected and comparison of RMSE (stems/ha), relative RMSE (%), and pseudo-R² of models estimating sapling density of all species and commercial species using lidar metrics and/or spectral variables and environmental variables. See Table 2.1 and 2.3 for meaning of variable codes.

Candidate models	Variables selected	RMSE (stem/ha; 95% C.I.)	Relative RMSE (%; 95% C.I.)	Pseudo-R ² (95% C.I.)
<i>Sapling density of all species</i>				
Lidar + Spectral + Environmental	zq80 + zq75 + zq85 + zq60 + zq70 + zq55 + zq50 + zq40 + pzabove2 + zpcum1 + zq30 + zskew + pzabovemean + canopy cover + p1th + basal area	2828 (2814 – 2841)	84 (84 – 84)	0.33 (0.32 – 0.34)
Lidar + Environmental	zq80 + zq85 + zq75 + zq70 + zq60 + zpcum1 + zq95 + zq55 + pzabove2 + zq30 + zq50 + pzabovemean + basal area	2836 (2827 – 2844)	84 (84 – 84)	0.33 (0.32 – 0.33)
Spectral + Environmental	Basal area	3320 (3317 – 3323)	98 (98 – 98)	0.08 (0.08 – 0.08)
<i>Sapling density of commercial species</i>				
Lidar + Spectral + Environmental	zq80 + zpcum1 + zq85 + zq75 + zq90 + pzabove2 + zq30 + zq95 + zq65 + zq60 + zpcum2 + zmean + zq50 + pzabovemean	2784 (2776 – 2792)	100 (100 – 100)	0.23 (0.23 – 0.24)
Lidar + Environmental	zq80 + zq75 + zq85 + zpcum1 + zq90 + pzabove2 + zq70 + zq30 + zq60 + zpcum2 + zq50 + pzabovemean	2779 (2773 – 2785)	100 (100 – 100)	0.24 (0.23 – 0.24)
Spectral + Environmental	Canopy cover + basal area + proportion of hardwood + NDVI + Red + Blue + Green + Ecodistrict	3165 (3156 – 3174)	114 (113 – 114)	0.01 (0.002 – 0.01)

On the other hand, some variables were retained in almost all models, irrespective of the species group considered. Those variables were the higher percentiles of lidar height distribution (zq75, zq80 and zq85), the proportion of lidar points near the ground (zpcum1), the percentage of lidar points >2 m (pzabove2), as well as the percentage of lidar points above lidar mean height (pzabovezmean; Table 2.4). For models combining both sensors, predicted values of sapling density for both species groups were higher when values of the highest percentiles of height distribution, the proportion of lidar points near ground as well as above the mean height were low. In contrast, predicted values increased with the proportion of lidar points above 2 m (Figure 2.2 and 2.3). These relations are indicating a denser vegetation in the lower than in the higher strata.

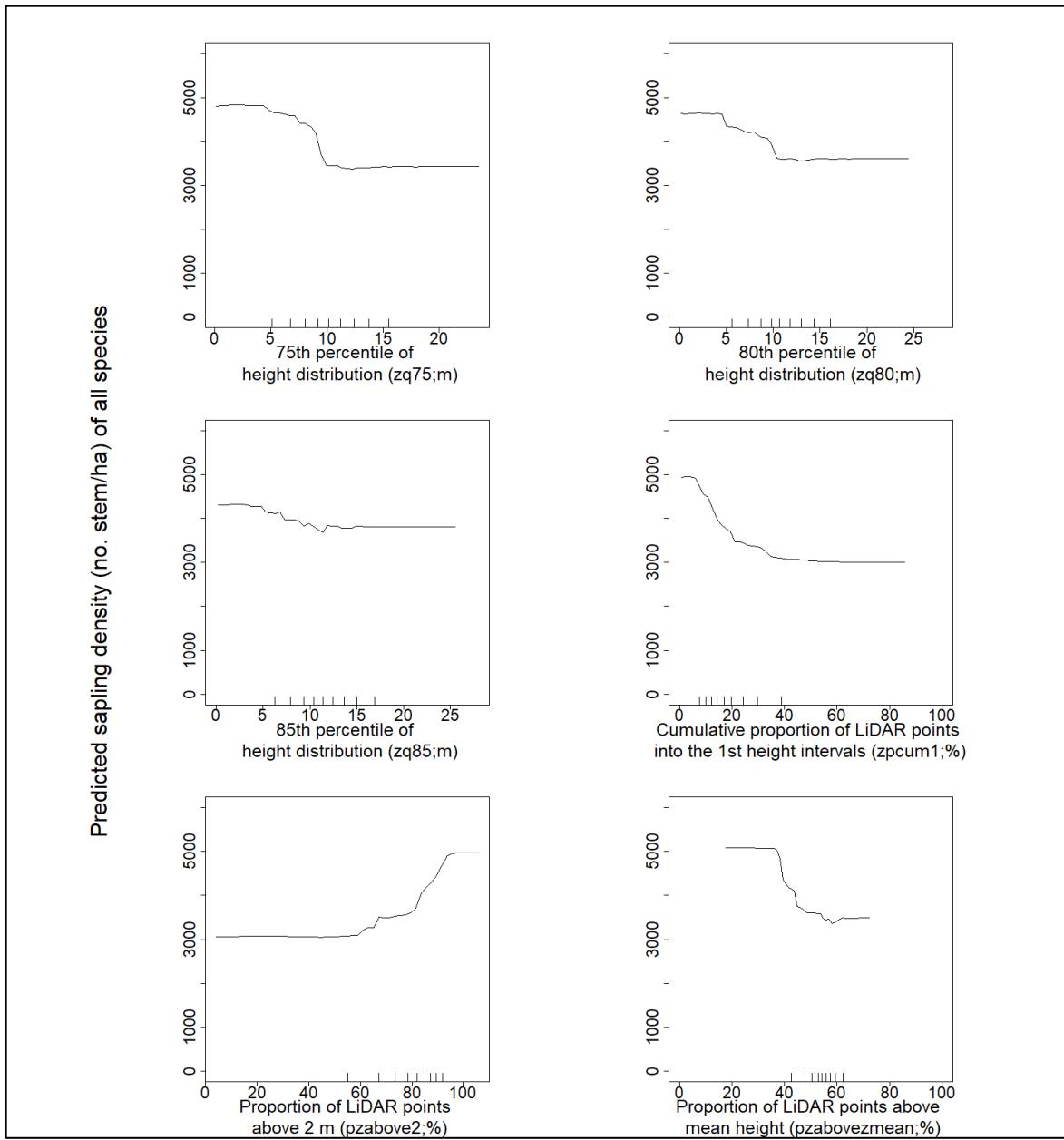


Figure 2.2. Partial dependence plots of 75th (zq75), 80th (zq80) and 85th (zq85) percentiles of height distribution, proportion of points in the first interval from ground (zpcum1), proportion of lidar points above 2 m (pzabov2), and proportion of lidar points above mean height (pzabovezmean; %) of random forest predictions of sapling density of all species (stems/ha) using both sensors.

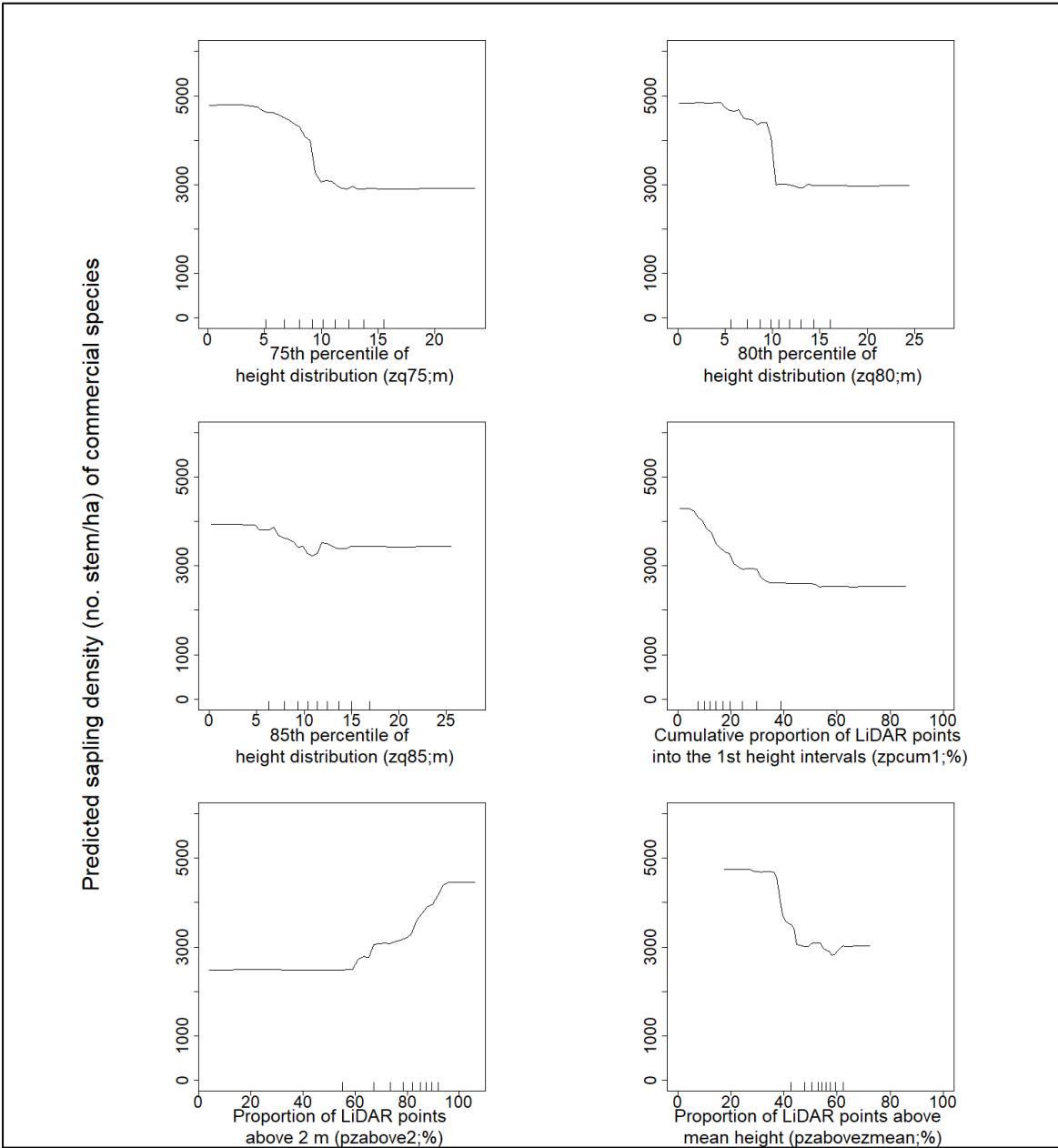


Figure 2.3. Partial dependence plots of 75th (zq75), 80th (zq80) and 85th (zq85) percentiles of height distribution, proportion of points in the first interval from ground (zpcum1), proportion of lidar points above 2 m (pzabove2), and proportion of lidar points above mean height (pzabovezmean; %) of random forest predictions of sapling density of commercial species (stems/ha) using both sensors.

2.5.2 Effect of canopy cover

As predicted, the relative errors of sapling density estimates of both species groups increased under a very high canopy cover when using Sentinel-2 images along with environmental variables (Figure 2.4c and 2.5c), although the difference was only significant when considering all sapling species (Figure 2.4c). By contrast, models using lidar and those integrating both sensors had similar relative errors, irrespective of canopy cover class or species group considered (Figure 2.4 and 2.5).

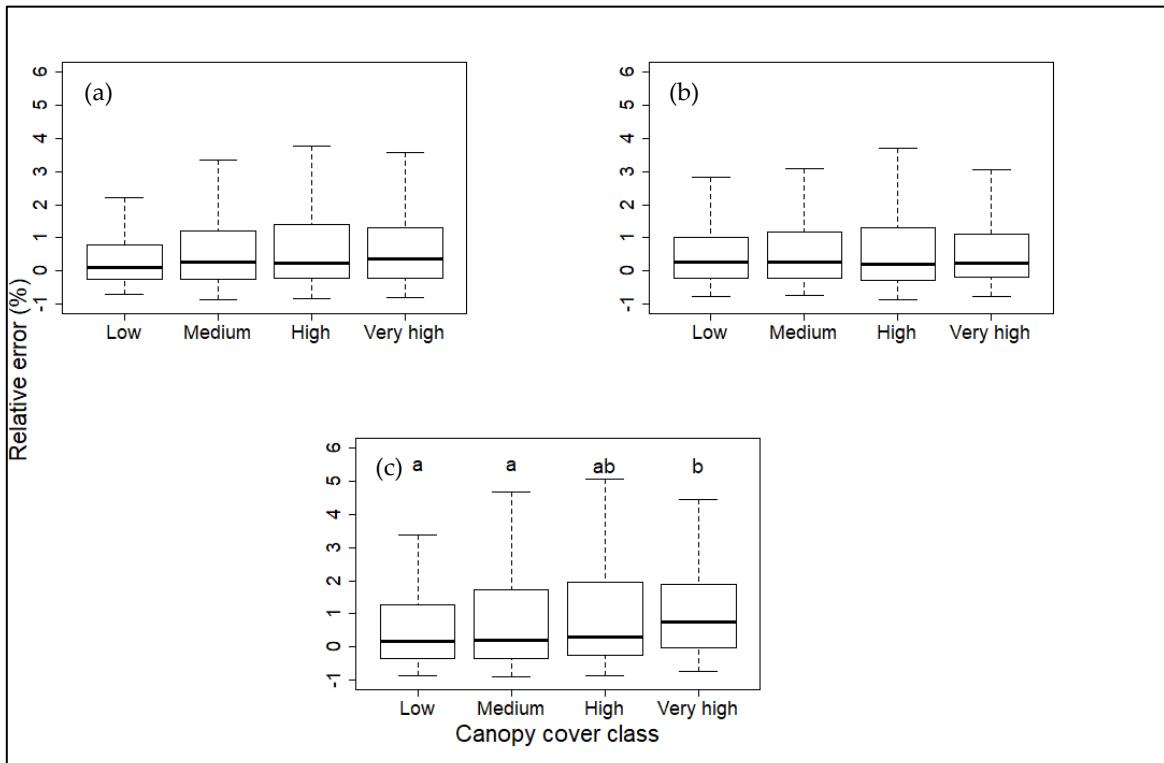


Figure 2.4. Distribution of the relative error (%; Eq. 4) as a function of canopy cover class (low: 0 to 24%, medium: 25 to 49%, high: 50 to 74% and very high: $\geq 75\%$) for models estimating sapling density (stems/ha) of all species. (a) model integrating both sensors, (b) model including lidar and environmental variables and (c) model including spectral and environmental variables (Kruskal-Wallis test, (a) P -value = 0.30, (b) P -value = 0.92, and (c) P -value = 0.006).

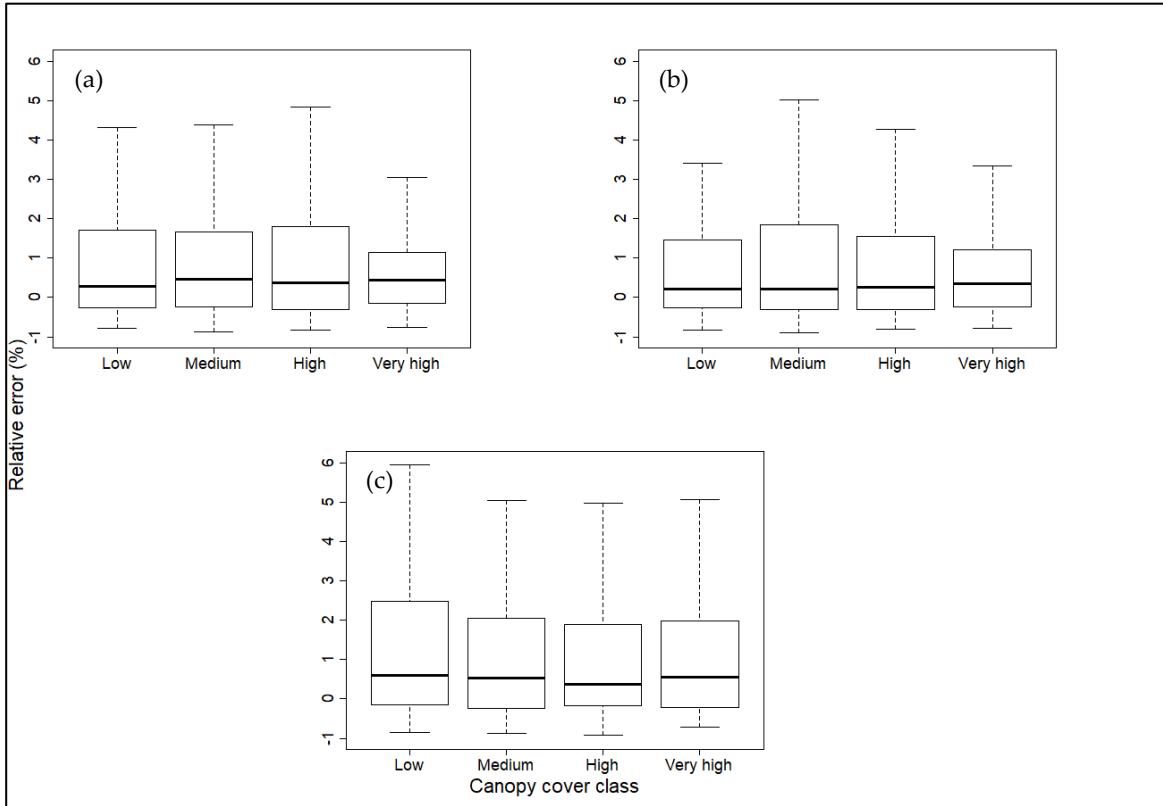


Figure 2.5. Distribution of the relative error (%; Eq. 4) as a function of canopy cover class (low: 0 to 24%, medium: 25 to 49%, high: 50 to 74% and very high: $\geq 75\%$) for models estimating sapling density (stems/ha) of commercial species. (a) model integrating both sensors, (b) model including lidar and environmental variables and (c) model including spectral and environmental variables (Kruskal-Wallis test, (a) P -value = 0.85, (b) P -value = 0.99, and (c) P -value = 0.72).

2.6 Discussion

2.6.1 Variables selection and model accuracy

The combination of Sentinel-2 images and lidar did not increase the accuracy and variance explained for sapling density estimates of either species group (all species or commercial species) compared to lidar. Furthermore, no spectral variables were retained in the models integrating both sensors for either of the species groups. However, Leckie *et al.* (2003) and Coops *et al.* (2004) found that a combination of high-resolution (50 cm) images and lidar provided more accurate delineations of tree crowns. Pouliot *et al.* (2005) also found that the

accuracy of crown diameter estimates of planted seedlings increased with image resolution. Here, we used medium-resolution images (10 m) integrated with medium-density lidar (6 points/m²). Perhaps high-resolution images would have increased the accuracy of sapling density estimates.

The integration of both sensors and the use of lidar yielded higher accuracy and variance explained compared to Sentinel-2 images. Other authors have also reported that lidar was more accurate and had a greater variance explained than satellite images to estimate density (Hennigar *et al.*, 2016), biomass (Hyde *et al.*, 2006), forest height (Korhonen *et al.*, 2013b), and basal area (Hudak *et al.*, 2006) of canopy trees in conifer and mixed stands. Lidar is known to penetrate deeper into the canopy than satellite images (Pesonen *et al.*, 2008). Despite the higher variance explained of the models including both sensors and the ones including only lidar compared to the ones including only Sentinel-2 images, the pseudo-R² are suggesting a poor model performance (pseudo-R² <0.5: Richter *et al.*, 2011).

Spectral variables were only selected in the model estimating sapling density of commercial species using Sentinel-2 images, whereas none were selected when estimating sapling density of all species. Commercial species included both softwoods and hardwoods species, whereas non-commercial species only comprise hardwoods species. This suggests that Sentinel-2 images helped to discriminate between hardwood species of commercial and non-commercial species. Satellite images have been shown to be more accurate than lidar to differentiate species (Zald *et al.*, 2014). Consistent with our results, the model integrating lidar and aerial images developed by Korhonen *et al.* (2001) to estimate sapling density of all species also did not include any spectral variable. Here, we used images captured in summer. Key *et al.* (2001) have shown that fall images are the best to identify species owing to their maximally contrasting spectral signatures. We were not able to test this hypothesis due to the lack of cloud-free Sentinel-2 images from fall in our study area. Hence, future studies should examine whether fall images could increase the accuracy of sapling density estimates.

We identified good predictors of sapling density, namely the higher percentiles of height distribution (zq75, zq80 and zq85), and the proportion of lidar points between 2 m and the mean height of lidar points. A low value of the highest percentiles of height distribution indicates that height of most of the vegetation is low, thus corresponding to saplings. Height distribution variables have also been shown elsewhere to be important to estimate stem densities >1 m (Naesset and Bjerknes, 2001; Maltamo *et al.*, 2005; Korpela *et al.*, 2012). Our results indicated a high density of saplings when the proportion of points near the ground (zpcum1) and above mean height (pzabovezmean) were low as well as when the proportion of points above 2 m (pzabove2) was high. Hence, we concluded that the proportion of points between 2 m and mean height was a good predictor of sapling density and that a high proportion of points between 2 m and mean height suggested a high density of saplings.

2.6.2 *Effect of canopy cover*

The integration of lidar and Sentinel-2 images also did not decrease the influence of canopy cover on the accuracy of sapling density estimates compared to lidar for both species groups. However, the accuracy of sapling density estimates of all species was significantly lower under a very high canopy cover when using Sentinel-2 images only. Donoghue and Watt (2006) also found that under a closed canopy, a model using only lidar yielded accurate estimates of dominant tree height in a plantation. Indeed, satellite images are more sensitive to canopy cover than to tree height to estimate basal area and tree density of dominant tree in a coniferous forest (Hudak *et al.*, 2006).

2.7 Conclusion

The integration of two sensors, lidar and Sentinel-2 images, did not outperform lidar when estimating sapling density, but it increased the accuracy of estimates compared to Sentinel-2 images. We identified two valuable predictors of sapling density 1) the higher percentiles of height distribution (zq75, zq80 and zq85), and 2) the percentage of lidar points between a height of 2 m and mean height of lidar points. The influence of canopy cover on the accuracy of estimates was similar whether we used lidar or lidar and Sentinel-2 images combined.

However, estimation accuracy was significantly lower under very high canopy cover ($\geq 75\%$) when using Sentinel-2 images to estimate sapling density of all species. Hence, our results suggest that lidar alone is sufficient to estimate regeneration density in the Acadian forest across variable stand species compositions and canopy covers. Hence, when lidar is available, it should be prioritized over Sentinel-2 images. However, spectral variables were useful to differentiate species and, thus, satellite images are highly recommended when information on sapling species composition is required. Finally, we recommend using the higher percentiles of height distribution (zq75, zq80 and zq85) and the proportion of lidar points between a height of 2 m and mean height of lidar points to obtain accurate estimates of sapling density in the Acadian forest under a range of canopy cover values.

2.8 Acknowledgments

We thank the province of New Brunswick and J.D. Irving Ltd for providing the field data. Thanks to Dr. Chris Hennigar, Adam Dick, Pierre LeBel and Dr. Elias Ayrey for their scientific advices and Dt. Peter Nelson and Dr. Kasey Legaard for their advices in Sentinel-2 images pre-processing.

CHAPITRE 3

ESTIMATION DE LA COUVERTURE DE LA CANOPÉE À PARTIR D'IMAGES LANDSAT : INFLUENCE DE LA RÉGÉNÉRATION SUR LA RÉFLECTANCE DE LA CANOPÉE EN FORêt FEUILLUE NORDIQUE

CANOPY COVER ESTIMATION FROM LANDSAT IMAGES: UNDERSTORY IMPACT ON TOP-OF-CANOPY REFLECTANCE IN A NORTHERN HARDWOOD FOREST

Stéphanie Landry, Martin-Hugues St-Laurent, Peter R. Nelson, Gaetan Pelletier et Marc-André Villard.

Cet article a été publié en 2018 dans la revue *Canadian Journal of Remote Sensing*
44(5):435-446.

3.1 Résumé

Dans la forêt feuillue nordique, la disponibilité de la lumière est considérée comme le principal facteur limitant la croissance des semis et des gaulis. Or, mesurer cette variable sur le terrain nécessite beaucoup de temps. Afin de contrer ce problème, nous avons développé des modèles en utilisant des régressions basées sur des forêts aléatoires permettant d'estimer la couverture de la canopée à partir d'une image Landsat 8 OLI dans une forêt feuillue nordique située au nord-ouest du Nouveau-Brunswick, Canada. Nous avons ensuite utilisé un modèle numérique de canopée (MNC) dérivé de données lidar pour évaluer l'exactitude des prédictions des modèles. Deux seuils de hauteur ont été sélectionnés pour distinguer le sous-étage de la canopée (c.-à-d. 1,3 et 5 m) ainsi que pour déterminer l'impact du sous-étage sur la réflectance de la canopée. Nos résultats montrent que le sous-étage influence la réflectance de la canopée et que le seuil de hauteur de 1,3 m estime plus exactement la couverture de la canopée que le seuil de 5 m. Contrairement à ce qui a été observé dans des peuplements de conifères, nous n'avons trouvé aucune indication que la bande infrarouge à

ondes courtes (IC1; 1,57 – 1,65 µm) diminue l'influence du sous-étage sur la réflectance de la canopée. Dans la forêt feuillue nordique, la bande verte devrait être priorisée lors de l'estimation de caractéristiques de la canopée, comme la couverture de la canopée et l'indice de surface foliaire puisqu'elle est la moins influencée par le sous-étage.

3.2 Abstract

In northern hardwood forests, light availability is considered to be the main factor limiting seedling and sapling growth. However, field measurement of this variable is time-consuming. To address this issue, we developed random forest regression models to estimate canopy cover from a Landsat 8 OLI image of a northern hardwood forest of northwestern New Brunswick, Canada. We then assessed the accuracy of model predictions with a canopy height model (CHM) derived from lidar data. We selected two threshold heights (1.3 and 5 m) to distinguish the understory from the overstory and to determine the impact of the understory on top-of-canopy reflectance. Our results show that the understory influenced top-of-canopy reflectance and that the 1.3 m height threshold provided the most accurate estimation of canopy cover. In contrast with studies conducted in softwood stands, we found no evidence that the shortwave infrared 1 (SWIR1; 1.57 - 1.65 µm) band decreased the influence of the understory on top-of-canopy reflectance. In northern hardwood forests, the estimation of canopy characteristics, such as canopy cover and leaf area index, should be focused on the green band, as it was least influenced by understory vegetation.

3.3 Introduction

One of the main goals of silvicultural treatments is to initiate a new cohort of trees (Nyland, 2016). The establishment and growth of this new cohort are influenced by abiotic and biotic factors such as seedbed (Lambert *et al.*, 2015), substrate type (Carpensen and Saprunoff, 2005), gap size (Hanson *et al.*, 2011), and land-use history (Dupouey *et al.*, 2002). In the northern hardwood forest, light availability is often considered to be the main factor limiting seedling and sapling growth (Finzi and Canham, 2000; Ricard *et al.*, 2003). Light availability is influenced by canopy structure (Martens *et al.*, 2000) and can be estimated as a function

of canopy cover or leaf area index (LAI). Canopy cover refers to the proportion of the forest floor covered by the vertical projection of tree crowns (Jennings *et al.*, 1999), whereas the LAI represents the total one-sided area of foliage per unit area of ground surface (Bréda, 2003). Estimating canopy cover and LAI in the field is time-consuming and, therefore, costly. Both variables can also be estimated using remote sensing tools, such as satellite or aerial images, or Light Detection and Ranging (lidar). These technologies have been shown to be more accurate (Korhonen *et al.*, 2011) and less time-consuming than field measurements (Riano *et al.*, 2003; McRoberts and Tomppo, 2007; Dassot *et al.*, 2011).

Estimating canopy cover and LAI from satellite images can be achieved by highlighting the diverse reflectance behaviors of vegetation through indices (Sims and Gamon, 2002; Serrano, 2008; Xiao *et al.*, 2014). Vegetation cover has a high reflectance in near-infrared (NIR) wavelengths and a low reflectance in red and shortwave infrared (SWIR; 1.24 μm , 1.64 μm and 2.13 μm) wavelengths due to light absorbance by chlorophyll pigments (Badgley *et al.*, 2017) and water (Wang *et al.*, 2008), respectively. Among vegetation indices used in remote sensing, the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI; Eq. 1) and Reduced Simple Ratio (RSR; Eq. 2) are the two most accurate when estimating canopy cover and LAI, but they are sensitive to forest stand type. In softwood stands, RSR has been shown to outperform NDVI in the estimation of canopy cover (Korhonen *et al.*, 2013a; Hadi *et al.*, 2016; Melin *et al.*, 2017) and LAI (Stenberg *et al.*, 2004; Rautiainen, 2005; Korhonen *et al.*, 2017) from satellite images, whereas NDVI provided more accurate estimates than RSR in hardwood stands (Eklundh *et al.*, 2003; Gonsamo and Pellikka, 2012).

The greater performance of RSR in softwood stands has been attributed to 1) the use of the SWIR1 band, which decreases the contribution of the understory to top-of-canopy reflectance due to the lower variation of the background reflectance in this band than in visible and NIR bands (Brown *et al.*, 2000), and 2) the similar reflectance of the understory and canopy in the NIR band (Stenberg *et al.*, 2004; Hadi *et al.*, 2016). Despite this, we do not know why NDVI outperforms RSR in hardwood stands. Previous studies have shown that the influence of the

understory on top-of-canopy reflectance differed between hardwood and softwood stands (Erikson *et al.*, 2006); the understory has a higher reflectance in the NIR band in hardwood than in softwood stands (Spanner *et al.*, 1990). Therefore, we looked at the impact of the understory on top-of-canopy reflectance in each band in a northern hardwood forest to try to understand the differing behavior between hardwood and softwood stands. In sparse softwood stands, the understory can have a major influence on top-of-canopy reflectance, i.e. up to 18% of total reflectance in the red band and up to 10% in the NIR band (Eriksson *et al.*, 2006), potentially leading to the overestimation of canopy cover in sparse stands (Smith *et al.*, 2009; Hadi *et al.*, 2016; Melin *et al.*, 2017). Consequently, it is important to understand the influence of the understory on top-of-canopy reflectance to increase the accuracy of canopy cover estimation from satellite images.

The accuracy of canopy cover estimation based on lidar data is also influenced by understory vegetation (McLane *et al.*, 2009; Smith *et al.*, 2009; Caughlin *et al.*, 2016). Whether estimating canopy cover directly through the point cloud (Hopkinson and Chasmer, 2009) or using raster data derived from the lidar point cloud (Xu *et al.*, 2003; Melin *et al.*, 2017), a threshold height must be determined to classify lidar returns as either under- or overstory. This threshold height is known to influence the accuracy of estimates (Luo *et al.*, 2016), and the optimal threshold varies as a function of forest stand type (McLane *et al.*, 2009; Luo *et al.*, 2016) and the height at which validation data are collected (Sumnall *et al.*, 2016). For example, in mixed-wood stands, threshold heights of 1 to 2 m seem to be effective to estimate canopy cover from satellite images (Smith *et al.*, 2009), whereas in tropical dry forest, a wider range of threshold heights (0.3 to 3 m) has yielded accurate estimates (Caughlin *et al.*, 2016). No studies have yet found this optimal threshold height in hardwood stands, thus we tested two threshold heights (1.3 m and 5 m) to distinguish the understory from the overstory.

In this study, we developed models to estimate canopy cover from a Landsat 8 OLI image of a northern hardwood forest of northwestern New Brunswick, Canada. Landsat 8 OLI images are well-suited for this purpose because they are more accessible, cover large areas and have

a 16-day acquisition cycle. Hence, our first objective was to develop a model to estimate canopy cover using canopy cover estimation from lidar data for validation due to its equivalence with field methods (Smith *et al.*, 2009). Obtaining an accurate estimate of canopy cover requires an understanding of the particular influence of understory reflectance on top-of-canopy reflectance, which was our second objective. The fact that NDVI outperforms RSR in hardwood stands (Eklundh *et al.*, 2003; Gonsamo and Pellikka, 2012) suggests that understory reflectance differs from that observed in softwood stands. More specifically, it suggests that under- and overstory reflectance is probably similar in the SWIR1 band and different in the NIR band due to the absence of the SWIR1 band in the NDVI equation. Accordingly, we predict that 1) the under- and the overstory will have similar reflectance in the SWIR1 (1.57 - 1.65 μm) band but a different one in the NIR band and that 2) canopy cover estimates using the SWIR1 band will be less accurate than those using the NIR band due to understory influence. Finally, we predict that canopy cover estimates using a lower threshold height (1.3 m vs. 5 m) to distinguish the understory from the overstory will increase the accuracy of estimation, as seen in other forest ecosystems (Montesano *et al.*, 2016), by reducing the influence of the understory on top-of-canopy reflectance.

3.4 Materials and Methods

3.4.1 Study area

The study was conducted in the McCoy Brook area, northeast of Edmundston, New Brunswick, Canada (47.28'N; 68.07'W, Figure 3.1). This area is dominated by northern hardwood stands with a high degree of variability in canopy cover, making it highly suitable for the purposes of this study. In addition to hardwood stands (~ 77% of the forested area; $\geq 70\%$ of basal area in hardwood species), the study area (38.5 km^2) has softwood stands (16% of the study area; $\geq 70\%$ of basal area in softwood species) and mixed-wood stands (7%). Hardwood stands are dominated by yellow birch (*Betula alleghaniensis*), sugar maple (*Acer saccharum*), and red maple (*A. rubrum*), whereas softwood stands are dominated by balsam fir (*Abies balsamea*) and white spruce (*Picea glauca*).

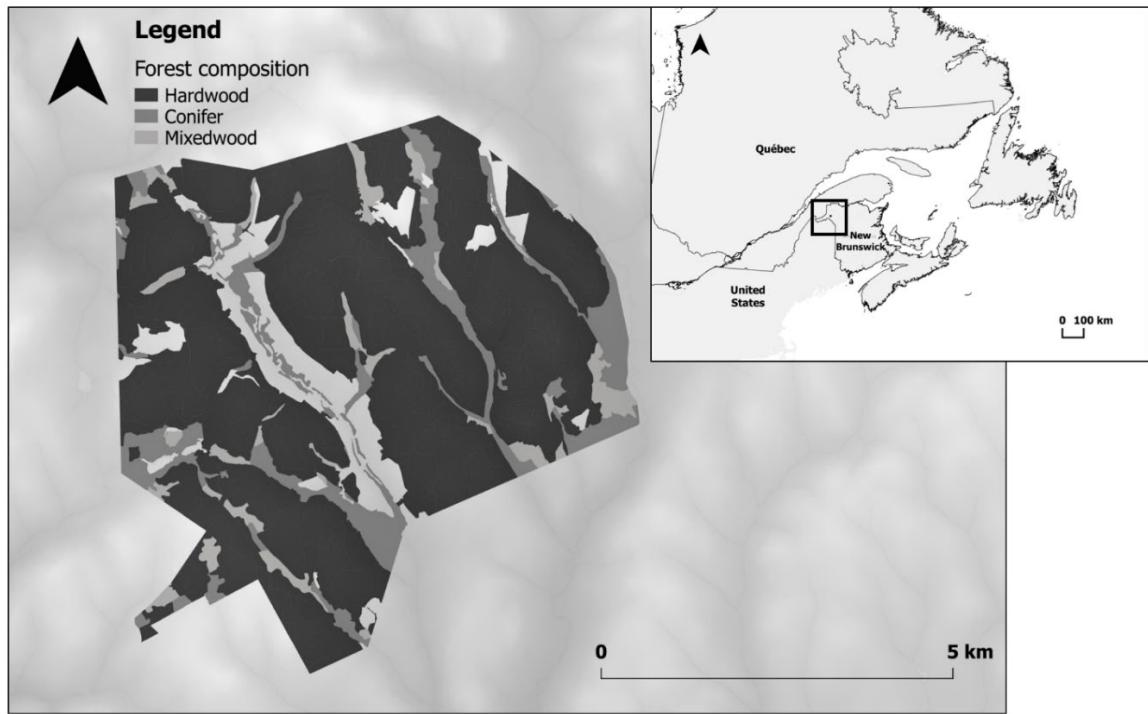


Figure 3.1. Location of study area in McCoy Brook, northeast of Edmundston, New Brunswick, Canada (47.28'N; 68.07'W).

3.4.2 *Image and Light Detection and Ranging (lidar) acquisition and pre-processing*

We analyzed a cloud-free Landsat 8 OLI scene (Path 11, Row 27, 30 m pixels) acquired on 14 July 2013. Image pre-processing was conducted using ENVI 5.1. First, we performed a radiometric calibration to convert the raw digital numbers into top-of-atmosphere radiance using the Radiometric Calibration module. Secondly, we applied an atmospheric correction using the Fast Line-of-sight Atmospheric Analysis of Spectral Hypercube (FLAASH) module, yielding top-of-canopy reflectance. To allow comparison of top-of-canopy reflectance values between different bands, we then standardized the reflectance so that it ranged from 0 to 1. Finally, we extracted the standardized top-of-canopy reflectance value of each pixel in the blue, green, red, NIR, SWIR1 and SWIR2 bands to include it as predictor variables in the canopy cover regression models (Table 3.1).

Single-wavelength lidar data were acquired on 9 October 2013 using a Riegl 680i instrument and had an average density of 1 pulse per square meter. We considered the timing of the lidar acquisition as leaf-on even if some of the leaves had dropped due to fall senescence (Maine Department of Agriculture, Conservation & Forestry, 2013). Therefore, we do not perceive the leaf loss as substantial enough to introduce bias in the lidar-based canopy cover calculation. Flight altitude was 1200 m with an overlap of 50% and a scan angle of 20°. From these lidar data, Leading Edge Geomatics, the company who acquired lidar data, created a canopy height model (CHM) using the highest echo per pixel (1 m x 1 m). We transformed this CHM into polygons corresponding to the ground level (between 0 and the height threshold set, i.e. 1.3 m or 5 m) and the canopy (equal and above height thresholds). In order to estimate canopy cover for each Landsat pixel in our study area, we created a grid composed of 30 m x 30 m cells aligned on the pixels of the Landsat image. From this grid, we excluded cells corresponding to roads and water bodies retaining those representing hardwood stands using geographic information system layers available through the New Brunswick government. We then estimated canopy cover (CC) for each cell using equation 5.

$$\text{Eq. 5} \quad \text{CC (\%)} = \frac{\text{Area above threshold height}}{900} * 100$$

The area above the threshold height is calculated for a given grid cell, whose total area is 900 m² (30 m x 30 m).

3.4.3 Other predictor variables

We included stand characteristics (i.e. species composition, dominant species, and development stage), topography (i.e. slope, hillshade, and aspect) and ecosite in our models in addition to spectral variables (Table 3.1). Stand characteristics (species composition, dominant species, and development stage) were determined through the photointerpretation of aerial photographs taken in 2006 by the New Brunswick Department of Natural Resources and Energy Development (NBDNRED), with annual updates accounting for subsequent silvicultural treatments. Topography data were derived from a digital elevation model (10 m

resolution). These variables were averaged for each Landsat pixel. With respect to ecosite, we referred to a land classification based on topoclimate and soil type (Ministère des Ressources naturelles et Développement de l'Énergie, 2003). All geomatics analyses were conducted using ArcMap 10.5.

Tableau 3.1. Variables used to estimate canopy cover in a northern hardwood forest.

Acronym	Variable
<i>Spectral</i>	
Blue	Blue band
Green	Green band
Red	Red band
NIR	Near-infrared band
SWIR1	Shortwave infrared band 1 (1.57 - 1.65 µm)
SWIR2	Shortwave infrared band 2 (2.11 - 2.29 µm)
<i>Environmental</i>	
Species composition	Species composition
Dominant species	Dominant species
Development stage	Development stage
Slope	Slope
Hillshade	Hillshade
Aspect	Aspect
Ecosite	Ecosite

3.4.4 Data analysis

We randomly selected pixels located 60 m apart within the study area ($n = 4535$) to decrease spatial autocorrelation and computation time. As our first objective consisted in estimating canopy cover from a Landsat 8 OLI image, we built two general models including all spectral bands and environmental predictors using random forest regression. For the first model, canopy cover was estimated with a threshold height of 1.3 m ($M_{G1.3}$), whereas the second model was based on a threshold height of 5 m (M_{G5}). We assessed model accuracy using root mean square error (RMSE).

Random forest regression is an ensemble learning technique based on the classification and regression tree (CART) method where a number of regression trees (`ntree`) are grown based on a bootstrap sample of the observations in the dataset (Breiman, 2001). While approximately one third of the dataset is used to create each regression tree, the remaining observations are labeled as out-of-the-bag (OOB) (Breiman, 1996) and used to calculate the prediction error (mean square error, MSE) for each tree (Liaw and Wiener, 2002). For each regression tree, variables considered at each node (`mtry`) are randomly chosen, the variable with the best split is picked and, when the minimum number of observations in terminal nodes (`nodesize`) is reached, another regression tree is created with a different sample (Breiman, 2001). Because RMSE was relatively stable when we changed the parameters (`ntree`, `mtry`, and `nodesize`), we used the default values of `ntree` and `mtry`; 500 for `ntree` and one third of the variables for `mtry`. We set `nodesize` to 1, where the default value is 5, to allow growing larger trees (Liaw and Wiener, 2002).

We used the package VSURF instead of randomForest to select variables within each model, because the assessment of variable importance using the randomForest package may be biased in the selection frequencies towards correlated variables and categorical variables that have many states (Strobl *et al.*, 2007). Instead of using only variable importance to select variables in a model, the VSURF package uses variable importance and MSE (Genuer *et al.*, 2015). Variable importance is assessed from the increase in MSE when a given variable is permuted (Strobl *et al.*, 2008). The greater the difference in MSE is between the regression with the unpermuted predictor variable and the one with the permuted variable, the more important this variable is in the model because of the decrease in accuracy of the model when the value of this variable is changed (Strobl *et al.*, 2007). The VSURF process is based on a three-step approach: first, unimportant variables are removed based on the variable importance; second, predictor variables related to the response variable are selected; and third, variable selection is refined by eliminating redundant variables, both, second and third steps are based on MSE (Genuer *et al.*, 2015). Once variable selection was completed, we used the randomForest package to calculate the RMSE and pseudo- R^2 values of the models selected

by the VSURF package (Genuer *et al.*, 2015). We calculated the RMSE and the pseudo-R² based on the internal values of MSE and pseudo-R², respectively, of each tree ($n = 500$). Because $n \gg p$, the internal MSE values were used to compute RMSE, a method that does not seem to lead to the overestimation of model error (Mitchell, 2011).

To visualise the spectral behavior of each spectral band according to canopy cover in both general models, we used partial dependence plot. Partial dependence plots illustrate the relationship between the given predictor variable and the response variable after averaging out the effects of the others predictor variables included in the model (Hastie *et al.*, 2001).

Our second objective was to understand the influence of understory vegetation on top-of-canopy reflectance. First, we compared the under- and overstory reflectance to determine if both strata had similar reflectance within each band, particularly in the SWIR1 and the NIR bands. To do so, we used the Student's t-test when possible, the Welch's test when the variance between the under- and the overstory reflectance was unequal, or the Wilcoxon signed-rank test when the normality assumption was not met. We referred to understory reflectance as the reflectance of each band when the canopy cover (as estimated from the CHM) was 0% ($n = 59$; Smith *et al.*, 2009), and to overstory reflectance as the reflectance of each band when the estimated canopy cover was greater or equal to 98% ($n = 59$). This procedure was only applied for canopy cover estimates that were obtained using a threshold height of 5 m because there were too few pixels with a canopy cover of 0% at a threshold height of 1.3 m.

To determine whether the SWIR1 band was more sensitive to understory reflectance than the NIR band, we created random forest regression models for each spectral band (blue, green, red, NIR, SWIR1, and SWIR2) using only the reflectance of the target band and environmental variables. We added the latitude and longitude of each pixel's center in band models to reduce the error associated with spatial patterns, which was minimized in both general models by combining all spectral bands. We assumed that when expected values of canopy cover were 0% using a threshold height of 5 m ($n = 59$), predicted values were mainly

associated with understory reflectance (Smith *et al.*, 2009). We performed an analysis of variance (ANOVA) on the log-transformed predicted values of each spectral band model when expected values were 0% to see if the means between all the bands were different.

3.5 Results

3.5.1 *Estimation of canopy cover from Landsat 8 OLI image*

As predicted, the RMSE of the model using a threshold height of 1.3 m ($M_{G1.3}$) was lower than that of the model using a 5 m threshold (M_{G5}) (Table 3.2), indicating that a lower threshold height yielded more accurate estimates of canopy cover by decreasing the influence of understory vegetation on top-of-canopy reflectance. Photointerpreted variables (species composition, dominant species, and development stage) increased estimation accuracy by about 2% in both general models ($M_{G1.3}$ and M_{G5}). Furthermore, M_{Green} and M_{SWIR2} had the lowest RMSE of all individual spectral band models, indicating that the corresponding bands provided the most accurate estimates of canopy cover.

Tableau 3.2. Predictor variables, and pseudo-R² values of the selected general and individual spectral band models to estimate canopy cover from Landsat 8 OLI image in a northern hardwood forest.

Models	Variables	RMSE	Pseudo-R ²
<i>General models</i>			
Saturated	Blue + Green + Red + NIR + SWIR1 + SWIR2 + Dominant species + Species composition + Development stage + Hillshade + Aspect + Slope + Ecosite	-	-
M _{G1.3}	Blue + Green + Red + NIR + SWIR1 + SWIR2 + Dominant species + Species composition + Development stage + Hillshade + Aspect + Ecosite	7.94	0.66
M _{G5}	Blue + Green + Red + NIR + SWIR1 + SWIR2 + Dominant species + Species composition + Development stage + Hillshade + Aspect + Ecosite	12.81	0.72
<i>Without photointerpreted variables</i>			
M _{G1.3}	Blue + Green + Red + NIR + SWIR1 + SWIR2 + Hillshade + Aspect + Ecosite	9.02	0.56
M _{G5}	Blue + Green + Red + NIR + SWIR1 + SWIR2 + Hillshade + Aspect + Ecosite	14.88	0.62
<i>Individual spectral band models</i>			
Saturated	Target band + Dominant species + Species composition + Development stage + Hillshade + Aspect + Slope + Ecosite + Latitude + Longitude	-	-
M _{Blue}	Blue + Dominant species + Species composition + Development stage + Latitude + Longitude	12.26	0.74
M _{Green}	Green + Dominant species + Species composition + Development stage + Latitude + Longitude	11.75	0.76
M _{Red}	Red + Dominant species + Species composition + Development stage + Latitude + Longitude	12.16	0.75
M _{NIR}	NIR + Dominant species + Species composition + Development stage + Latitude + Longitude	12.20	0.74
M _{SWIR1}	SWIR1 + Dominant species + Species composition + Development stage + Latitude + Longitude	11.95	0.75
M _{SWIR2}	SWIR2 + Dominant species + FUNA + Development stage + Latitude + Longitude	11.68	0.76

Green and SWIR2 bands also had the highest value of importance (mean percent increase in MSE) in the two general models (Figure 3.2), supporting the contention that green and

SWIR2 bands were good predictors of canopy cover. However, the slope variable was not retained into both final general models because of its low importance.

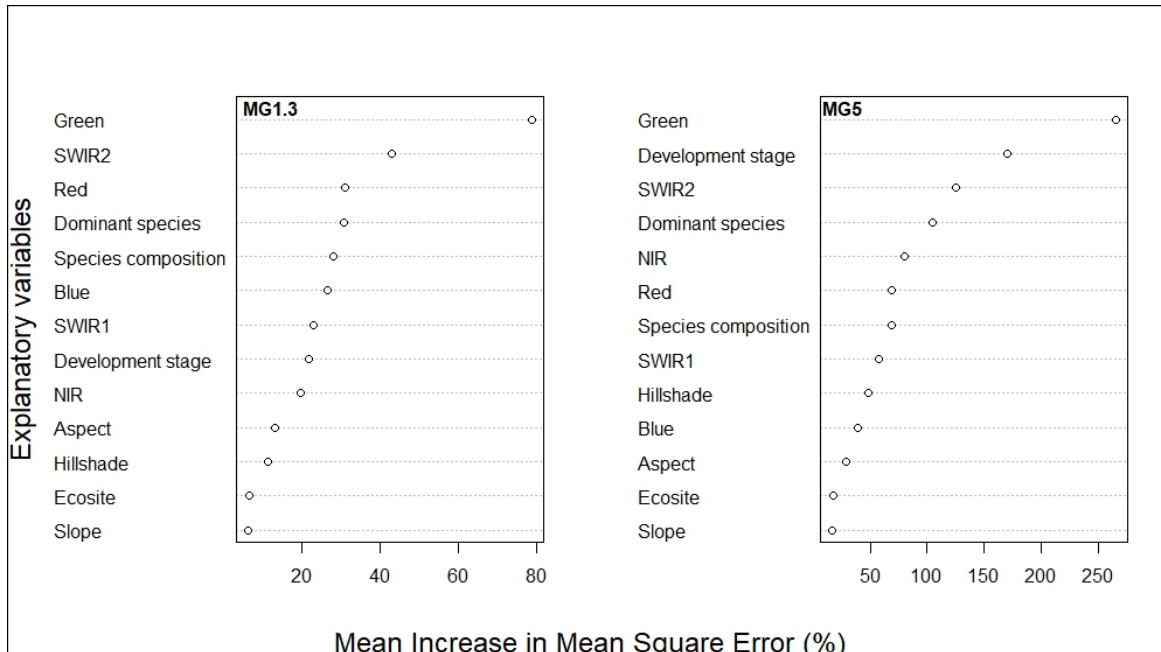


Figure 3.2. Variable importance (mean percent increase in mean square error, MSE) of predictor variables of models estimating canopy cover from Landsat OLI 8 image using a threshold height of 1.3 m to distinguish under- and overstory (MG1.3) and threshold height of 5 m (MG5) calculated using VSURF package.

Partial dependence plots (Figure 3.3 and 3.4) also showed that green and SWIR2 bands had different yet stable (compared to other bands) relationships to low and dense canopy cover. Top-of-canopy reflectance decreased with increasing canopy cover in both green and SWIR2 bands.

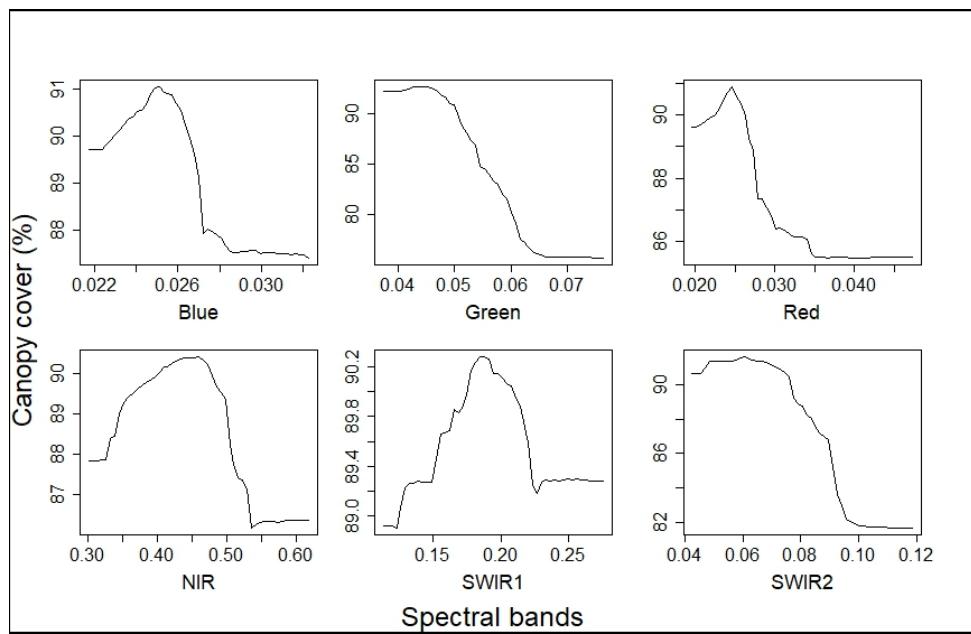


Figure 3.3. Partial dependence plots of each spectral band for random forest predictions of canopy cover (%) from a Landsat OLI 8 image using a threshold height of 1.3 m to distinguish under- and overstory ($M_{G1.3}$).

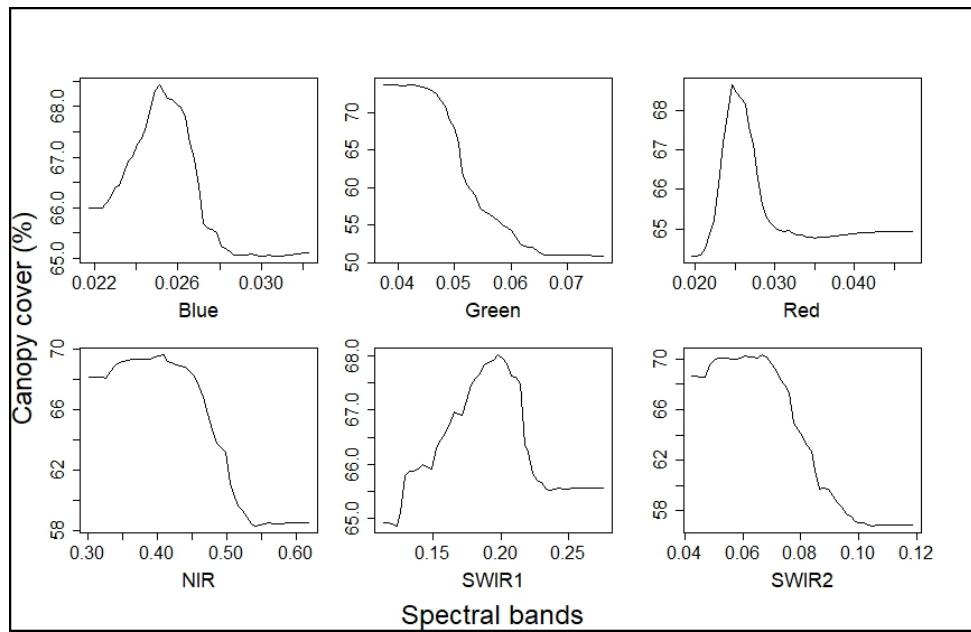


Figure 3.4. Partial dependence plots of each spectral band for random forest predictions of canopy cover (%) from a Landsat OLI 8 image using a threshold height of 5 m to distinguish under- and overstory (M_{G5}).

M_{G5} tended to underestimate canopy cover when the latter was dense, whereas $M_{G1.3}$ gave more accurate estimates (Figure 3.5). This result suggests that a lower threshold height helps distinguish the understory from the overstory in dense canopy, and that reflectances above and below 1.3 m are more contrasting than those above and below 5 m.

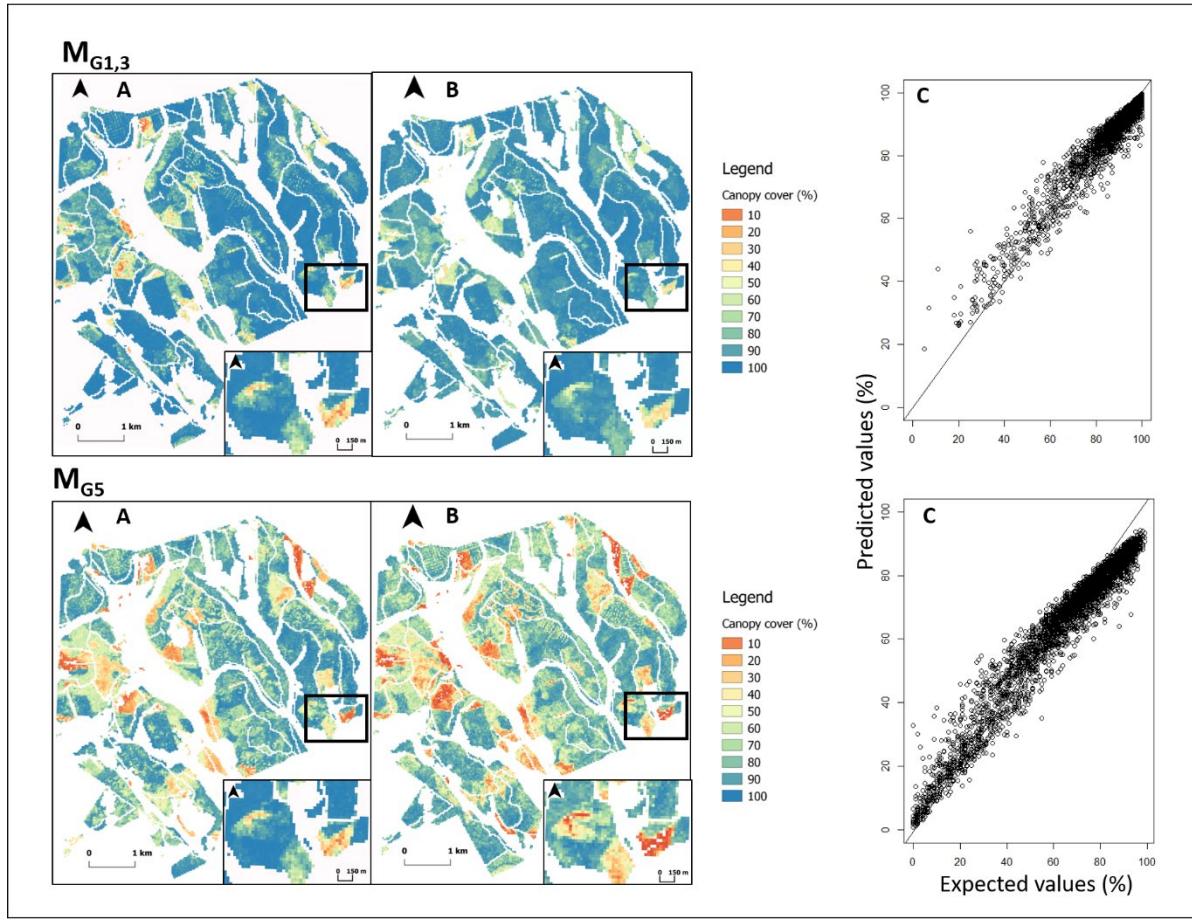


Figure 3.5. Predicted values of canopy cover estimated from general models and expected values estimated from a canopy height model derived from lidar data using a 1.3 m ($M_{G1.3}$) and a 5 m (M_{G5}) height thresholds to distinguish between under- and overstory in a northern hardwood forest. (A) predicted values of canopy cover (%), (B) expected values of canopy cover (%), (C) predicted values vs. expected values of canopy cover (%).

3.5.2 Influence of understory on top-of-canopy reflectance

In accordance with our predictions, reflectance values between under- and overstory were similar in the SWIR1 band. However, they were also similar in the NIR band. Furthermore, under- and overstory reflectance values were significantly different in the other bands (Figure 3.6). Reflectance values of the NIR and SWIR1 band in under- and overstory were also the highest of all the bands.

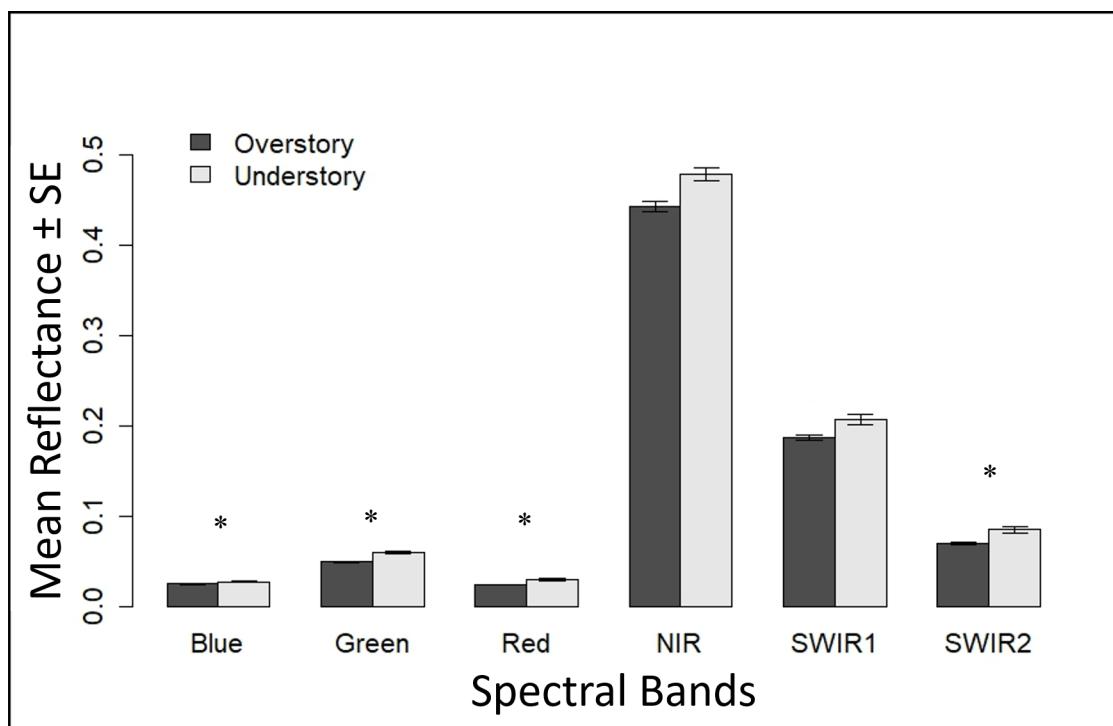


Figure 3.6. Mean reflectance (\pm SE, standard error) of under- (<5 m) and overstory (\geq 5 m) in each spectral band of Landsat 8 OLI image in a northern hardwood forest. A star (*) indicates a significant difference between the reflectance of under- and overstory following a Student t-test, Welch-test or a Wilcoxon rank sum test.

We expected that the SWIR1 band would be more influenced by the understory than the NIR band. If so, the SWIR1 band model (M_{SWIR1}) would have yielded higher predicted values of canopy cover than the NIR band model (M_{NIR}) when expected values of canopy cover from the CHM were 0% at a threshold height of 5 m. However, the SWIR1 band did not yield

higher predicted values than the NIR band or the other bands, and there was no significant difference between all bands (Figure 3.7). These results suggest that all bands were probably impacted to the same degree by understory vegetation and that even though the under- and overstory seemed to have a different reflectance in some bands, this difference was probably too small to influence model accuracy. Despite this, the model containing only the NIR band and environmental variables (M_{NIR}) and the one containing only the SWIR1 band and environmental variables (M_{SWIR1}) gave the highest predicted values of canopy cover when expected values were 0%, indicating that a significant difference between the under- and overstory reflectance increases model accuracy. Furthermore, the model containing only the green band and environmental variables (M_{Green}) yielded the lowest predicted values of canopy cover, suggesting that, although not significant, it was probably the band least impacted by understory reflectance. The lower RMSE and higher importance of M_{Green} in both general models are also consistent with this interpretation.

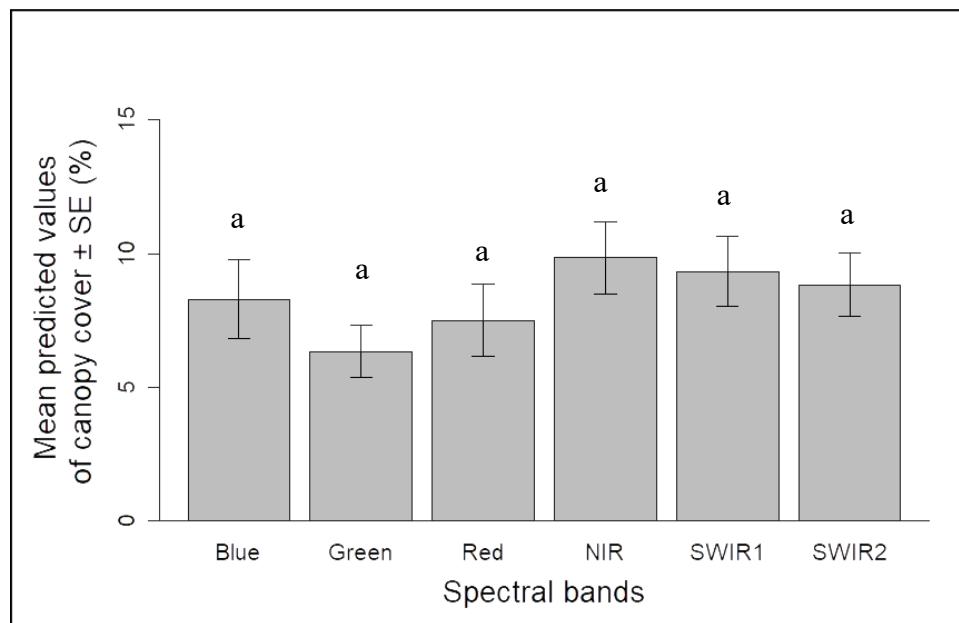


Figure 3.7. Mean predicted values of canopy cover ($\pm SE$) from each individual spectral band model when the expected values of canopy cover are 0%, using a 5 m height threshold to distinguish under- and overstory. A different letter indicates a significant difference between mean predicted values of canopy cover of the bands.

3.6 Discussion

3.6.1 Estimation of canopy cover from Landsat 8 OLI image

The model using the lower threshold height (1.3 m) to distinguish the understory from the overstory provided a more accurate estimation of canopy cover from Landsat 8 OLI image than the model based on a threshold height of 5 m. Other authors have reported that the accuracy of LAI estimates from lidar data was sensitive to the selected threshold height (Luo *et al.*, 2016) as were canopy cover estimates from satellite images (Gong *et al.*, 2000; Smith *et al.*, 2009). Montesano *et al.* (2016) found that a lower height threshold yielded more accurate estimates of canopy cover and explained more variance in the LAI (Jensen *et al.*, 2008). A lower height threshold decreases the amount of understory in the reflectance signal, decreasing by the same time its influence on top-of-canopy reflectance.

The small decrease in accuracy using the models without photointerpreted predictor variables (species composition, dominant species, and development stage) suggests that species composition and stand age do not have a great impact on the estimation of canopy cover in hardwood stands and that the spectral signature does not change substantially between hardwood species and age class, at least during peak greenness. Franklin and Ahmed (2017) also found that spectral signatures were similar between maple (*Acer* spp.) species and age class.

Our results also suggest that a lower threshold height in the canopy height model tended to increase the accuracy of canopy cover estimation when the latter was dense. This pattern could be attributed to the greater contrast between the canopy and background when the threshold height is low. Estornell *et al.* (2011) found that, in an area of shrubland, returns under 1.5 m from lidar data taken during leaf-off season with a point density of 8 points/m² corresponded to the ground. Thus, a threshold height of 1.3 m probably includes most of the vegetation into top-of-canopy reflectance, increasing the contrast between canopy reflectance and that of the background, leading to more accurate estimates of canopy cover when expected values are high. Hence, our results do suggest that the understory had an influence

on top-of-canopy reflectance in hardwood stands. However, height values of the CHM used in our study were assigned from the highest lidar echo within the pixel, which could overestimate the average height in the pixel and, by consequence, canopy cover (Hopkinson *et al.*, 2005). However, underestimation from the model using a threshold height of 1.3 m was smaller than that associated with the model using a 5 m threshold height, indicating that overestimation of the height from the CHM was probably negligible.

3.6.2 Influence of the understory on top-of-canopy reflectance

Consistent with our prediction, we found that under- and overstory reflectance were similar in the SWIR1 band, but both strata also shared the same reflectance in the NIR band. In mixed-wood stands, Korhonen *et al.* (2017) also found that under- and overstory reflectance were similar in the SWIR1 band (1.56 – 1.66 μm). In contrast, Zhang *et al.* (2007) found that in the under- and overstory, sugar maple leaves had different reflectance values in the SWIR1 band (1.4 - 1.6 μm). Vegetation reflectance in the NIR band is strongly related to leaf structure (Badgley *et al.*, 2017), whereas the reflectance in the SWIR1 band (1.24 – 2.13 μm) is more closely linked to leaf water content (Wang *et al.*, 2008). Hence, in the northern hardwood forest, under- and overstory leaves may have similar leaf structure and water content. Further research on differences in leaf structure and water content between under- and overstory leaves would be required to test this hypothesis.

We also predicted that the NIR band would be less sensitive to understory reflectance than the SWIR1 band due to better performance of NDVI than RSR in hardwood stands, and therefore we predicted lower values of canopy cover when expected values were 0%. However, there was no evidence for this phenomenon. In mixed-softwood and hardwood stands, the SWIR1 band (1.57 – 2.43 μm) also appeared to be more impacted by understory reflectance than other bands (Eklundh *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2009). Our results suggest that, in hardwood stands, even though under- and overstory reflectance values are significantly different in some bands, the difference may be too small to reduce the influence of understory reflectance on top-of-canopy reflectance in those bands. We opted for a

threshold height of 5 m to assess the impact of understory vegetation on top-of-canopy reflectance, restricted by the limitations of sample size, despite our findings suggesting that a threshold height of 1.3 m offered more accurate estimations of canopy cover. Consequently, this discrepancy might affect the detection of significant differences among the mean predicted values of canopy cover across all bands.

The fact that the SWIR1 band had a similar reflectance in both the under- and overstory suggests an explanation for the better performance of NDVI than RSR in hardwood stands. The SWIR1 band did not decrease the influence of understory, as it does in softwood stands. Furthermore, our results suggest that the green band was the one yielding the most accurate estimation of canopy cover in hardwood stands; in contrast, Hadi and Rautiainen (2018) have shown that the red band was the best predictor of canopy cover in boreal forest. This difference is probably due to a greater dissimilarity between under- and overstory reflectance in the green band than in the red band. Our results are consistent with those of Erikson *et al.* (2006), who pointed out that understory influence on top-of-canopy reflectance differed between hardwood and softwood stands.

Our results suggest that the green band is an important feature in the northern hardwood forest. This band not only provided the most accurate estimation of canopy cover compared to all other bands, but it also emerged as the most important variable, with significant differences in reflectance observed between under- and overstory in this band. Although we observed no significant differences in the mean predicted values of canopy cover across all bands, the green band did produce the lowest mean predicted values. Again, this result could be a consequence of using a threshold height of 5 m instead of 1.3 m to calculate the canopy cover.

3.7 Conclusion

Our results confirm that understory reflectance does not have the same influence on top-of-canopy reflectance in hardwood and softwood stands. The SWIR1 band did not reduce the

influence of the understory on top-of-canopy reflectance, like it does in softwood stands, due to the similarity in reflectance of the hardwood under- and overstory. Adopting a lower height threshold increased the accuracy of canopy cover estimates from Landsat 8 OLI by decreasing understory influence on top-of-canopy reflectance. Our results suggest that the green band should be considered when estimating canopy characteristics such as canopy cover and LAI in northern hardwood forests owing to its ability to decrease the influence of understory vegetation on top-of-canopy reflectance.

3.8 Acknowledgements

This study was made possible through a scholarship from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and Acadian Timber Corp to SL, and through a grant from the Northern Hardwoods Research Institute Inc. We want to thank Leading Edge Geomatics for the lidar data and for providing a CHM. Finally, we also want to thank Dr. Gabriel Danyagri, Dr. Sharad Baral, Dr. Alain Caron and Dr. Stéphane Daigle for their help with statistical analyses, Julie Cami for her assistance with GIS analyses as well as K. Malcolm and two anonymous reviewers for their constructive comments on an earlier version of this manuscript.

CONCLUSION GÉNÉRALE

À l'échelle mondiale, la régénération forestière, tant naturelle qu'artificielle, a permis de freiner la perte de couvert forestier de 0,3% annuellement entre 1990 et 2020 (FAO, 2020). La régénération naturelle est moins coûteuse que l'artificielle (Chazdon et Uriarte, 2016) en plus de maintenir l'assemblage d'espèces indigènes propres à une région (Chazdon, 2008). De plus, elle est mieux adaptée aux conditions locales que la régénération artificielle (Chazdon *et coll.*, 2016). Le succès de la régénération naturelle varie en fonction de plusieurs facteurs (Figure 0.1). En forêt aménagée, il est influencé par les traitements sylvicoles appliqués, la niche de régénération ainsi que par la succession et la dynamique forestière (Tinya *et coll.*, 2020). Pour éclairer le choix de traitements sylvicoles permettant d'optimiser la régénération naturelle, la modélisation de la succession et de la dynamique forestière est un outil d'aide à la décision communément utilisé en aménagement forestier (Fontes *et coll.*, 2010). Les modèles de succession et de dynamique forestière qui intègrent la dynamique de la régénération naturelle tendent toutefois à simplifier grandement ce processus (Sitch *et coll.*, 2003) en raison des nombreux facteurs impliqués (Grubb, 1977). Par conséquent, le corpus de connaissances sur le sujet demeure incomplet (Vanclay, 1995, Kozlowski, 2002; Hanson *et coll.*, 2011). La simplification de la dynamique de régénération naturelle dans certains modèles de succession et de dynamique forestière peut résulter en une projection différente de la trajectoire qui sera observée à la suite d'un traitement sylvicole (Bekker et Taylor, 2010), voire laisser croire à un établissement réussi de la régénération alors qu'un échec sera observé (Hanberry et Nowacki, 2016).

Peu d'études documentent le processus de dynamique de la régénération naturelle en raison de la difficulté d'obtenir des données à fine résolution spatiotemporelle. Ceci s'explique par les contraintes financières et logistiques associées à l'échantillonnage sur le terrain visant à caractériser la niche de régénération (Chazdon, 2007; Johnson et Miyanishi, 2008). La caractérisation de la niche de régénération à l'aide de la télédétection et des SIG permet, quant à elle, d'obtenir des données ayant une fine résolution spatiotemporelle (Naesset, 2007),

mais plusieurs facteurs diminuent l'exactitude des estimations des caractéristiques de la forêt à partir de cette approche, incluant la variabilité topographique (Hoy *et coll.*, 2008) ainsi que la densité (Falkowski *et coll.*, 2008) et la composition de la canopée (Naesset, 2005). En dépit de ces défis, caractériser la régénération naturelle par l'entremise de la télédétection est une avenue prometteuse, mais qui n'a souvent été appliquée que dans des forêts dont la complexité structurelle est faible, par exemple suite à des feux (Moskal *et coll.*, 2001; Mitri et Gitas, 2013; Díaz-Delgado *et coll.*, 2003; Potter *et coll.*, 2012), des coupes totales (McCombs *et coll.*, 2003) ou dans des plantations (Pouliot *et coll.*, 2002).

La forêt feuillue et mixte tempérée est l'un des biomes forestiers présentant la plus grande complexité structurelle (Ehbrecht *et coll.*, 2021). La forêt acadienne, constituant l'écotone entre la forêt feuillue et mixte tempérée et la forêt boréale (Loo et Ives, 2003), abrite la plus grande diversité spécifique observée en forêt tempérée (Simpson, 2008). De surcroît, la forêt acadienne compte parmi les régions forestières les plus intensivement aménagées au Canada (Loo et Ives, 2003; Betts *et coll.*, 2022), représentant un important réservoir de bois de construction et de produits dérivés du bois (Betts *et coll.*, 2003). Au fil des années, elle a été grandement dégradée par l'activité humaine (Loo et Ives, 2003; Betts *et coll.*, 2022), à un point tel que son aménagement a engendré une « boréalisatîon », c.-à-d. que les espèces caractéristiques de la forêt boréale comme les peupliers (*Populus* spp.), le bouleau blanc (*Betula papyrifera*) et le sapin baumier (*Abies balsamea*) y sont présentes en plus grande densité qu'auparavant (Simpson, 2008). Taylor *et coll.* (2017) ont prédit que la possibilité annuelle de coupe de la forêt acadienne diminuerait à la fin du 21^e siècle en raison de la diminution du renouvellement de la canopée engendrée par les changements climatiques. Considérant l'importance socioéconomique de cet écotype forestier ainsi que sa structure complexe, la forêt acadienne est un modèle biologique idéal pour une étude visant à caractériser la niche de régénération à partir de la télédétection et des SIG.

Les facteurs influençant le plus la dynamique de la régénération naturelle en forêt acadienne sont la compétition intra- et interspécifique (Guo *et coll.*, 2020), principalement pour l'accès

à la lumière (Poorter, 2007; Salmon *et coll.*, 2016; Lusk et Laughlin, 2017), ainsi que la pression d'herbivorie exercée par les ongulés (Berven, 2011). C'est pourquoi l'objectif spécifique de cette thèse était de développer des méthodes d'estimation de ces deux facteurs les plus limitants de la niche de régénération en forêt acadienne à partir de la télédétection et des SIG.

4.1 Survol des principaux résultats

Cette thèse s'intéressait à deux facteurs de la niche de régénération, soit (1) la compétition intra- et interspécifique, plus particulièrement celle pour la lumière, ainsi que (2) l'herbivorie par les ongulés. J'ai aussi évalué l'influence des concentrations hivernales d'orignaux sur la pression de broutement exercée par ce dernier sur la régénération naturelle, de même que l'influence de la régénération et de la couverture de la canopée sur l'exactitude des estimations de la compétition intra- et interspécifique.

L'intensité du broutement exercé par les ongulés sur la végétation est généralement évaluée après l'établissement de la régénération, à un stade où les dommages engendrés par l'herbivorie sont déjà bien présents. Cependant, il est possible de comprendre les déterminants de la pression de broutement par les ongulés avant même l'établissement de la régénération à partir de variables du paysage en utilisant les SIG, ce qui permet potentiellement d'intervenir plus tôt et ainsi de réduire les dommages causés par le surbroutement. L'influence de la structure et de la composition du paysage sur la distribution spatiale de la pression de broutement par les ongulés est déjà bien documentée dans plusieurs types forestiers (Pietrzykowski *et coll.*, 2003; Cassing *et coll.*, 2006; Dussault *et coll.*, 2006; Andreozzi *et coll.*, 2016). Cependant, l'influence des concentrations hivernales d'orignaux sur la distribution spatiale de la pression de broutement était inconnue, et ce, même si quelques études ont soulevé cette hypothèse (Bergeron *et coll.*, 2011; Pfeffer *et coll.*, 2021; Desgagnés *et coll.*, 2022) sans toutefois la tester. L'objectif du chapitre 1 était donc de comprendre l'influence des concentrations hivernales d'orignaux dans le paysage sur l'occurrence et l'intensité du broutement exercé par ce dernier sur la régénération naturelle

en forêt acadienne. Tel que prédit, les résultats suggèrent une corrélation positive entre le nombre estimé d'orignaux en hiver et la pression de broutement. J'ai aussi mis en évidence une résistance associative (c.-à-d. une résistance à l'herbivorie engendrée par la proximité de certaines espèces végétales; Tahvanainen et Root, 1972) entre les gaulis et les semis, puisque la pression de broutement sur les semis diminue en fonction de la densité de gaulis. De plus, les semis d'espèces non-commerciales, telles l'érable de Pennsylvanie (*Acer pensylvanicum*), l'érable à épis (*A. spicatum*) ainsi que le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*), semblent être une composante importante du régime alimentaire hivernal des orignaux en forêt acadienne. Finalement, le chapitre 1 a aussi permis de constater que l'habitat hivernal de l'orignal d'Amérique du Nord (*Alces alces americanus*) en forêt acadienne est principalement composé de parterres perturbés depuis moins de 20 ans, des habitats nourriciers importants.

Le degré de compétition intra- et interspécifique peut être mesuré en fonction de la densité de tiges, cette caractéristique pouvant elle-même être estimée à l'aide de la télédétection (Hudak *et coll.*, 2006; Günlü *et coll.*, 2015; Campbell *et coll.*, 2018; Zhang *et coll.*, 2022). Cependant, l'exactitude des estimations de la densité de tiges de la régénération naturelle diminue dans les peuplements ayant une structure complexe (Amiri *et coll.*, 2016; Campbell *et coll.*, 2018). La combinaison de deux capteurs différents, comme les images satellites et le lidar aérien, permet d'augmenter l'exactitude de la classification du type de régénération (Martín-Alcón *et coll.*, 2015) ainsi que de la hauteur des tiges de la régénération (Korpela *et coll.*, 2008). À ma connaissance, aucune étude n'avait, à ce jour, porté sur l'influence de la combinaison de deux capteurs sur l'exactitude de l'estimation de la densité de tiges de la régénération naturelle en forêt acadienne, où le degré de complexité structurelle est grand. Les objectifs du chapitre 2 étaient donc de comparer l'exactitude des estimations de la densité de gaulis entre les images satellites Sentinel-2, le lidar aérien et une combinaison des deux capteurs, ainsi que de comprendre l'influence de la couverture de la canopée sur l'exactitude des estimations entre les trois méthodes. Contrairement à ma prédition, la combinaison des images Sentinel-2 et du lidar aérien n'a pas permis d'augmenter

l'exactitude des estimations de la densité de gaulis par rapport à l'utilisation du lidar aérien seul. Cependant, les estimations obtenues en combinant les deux capteurs, ainsi qu'à partir du lidar aérien seul, étaient plus exactes que celles obtenues uniquement à partir des images Sentinel-2. De plus, la combinaison des deux capteurs n'a pas diminué l'influence de la couverture de la canopée sur l'exactitude des estimations en comparaison avec l'utilisation du lidar aérien seul, contrairement à ma prédiction. Toutefois, l'exactitude des estimations sous une couverture de canopée de plus de 75% était significativement moindre en utilisant seulement les images Sentinel-2. L'exactitude des estimations réalisées à partir du lidar aérien et de la combinaison des deux capteurs s'est avérée moins influencée par la couverture de la canopée que celles s'appuyant seulement sur les images Sentinel-2. Par conséquent, le lidar aérien seul semble suffisamment exact pour estimer la densité de gaulis en plus de diminuer l'influence de la couverture de la canopée sur l'exactitude des estimations dans des peuplements de structure complexe.

Les résultats du chapitre 2 ont aussi fait ressortir l'importance de différentes métriques lidar dans l'estimation de la densité de gaulis. Les plus grands percentiles de la distribution de hauteur des points lidar (zq75, zq80 et zq85), le pourcentage de points lidar entre 2 m et la hauteur moyenne des points ainsi que la hauteur moyenne des points lidar ont été sélectionnés dans tous les modèles incluant des métriques lidar. Les résultats du chapitre 2 suggèrent aussi que l'information spectrale est importante pour la différenciation des espèces végétales à partir de la télédétection. Des variables spectrales (bandes bleue, rouge et verte) ont été sélectionnées dans le modèle estimant la densité de gaulis d'espèces commerciales, tandis qu'aucune n'a été retenue dans le modèle estimant la densité de gaulis de toutes espèces confondues. Il est ainsi important d'inclure des variables spectrales dans les modèles lorsqu'on cherche à distinguer certaines espèces végétales.

L'accès à la lumière, utilisé comme proxy pour la compétition intra- et interspécifique, peut être mesuré en fonction de la couverture de la canopée (Korhonen *et coll.*, 2011), qui peut elle-même être estimée à l'aide d'outils de télédétection (Eklundh *et coll.*, 2003; Gonsamo

et Pellikka, 2012; Korhonen *et coll.*, 2013a; Hadi *et coll.*, 2016; Melin *et coll.*, 2017). Cependant, l'exactitude de l'estimation de la couverture de la canopée à partir d'images satellites diffère selon le type de peuplement (Erikson *et coll.*, 2006), principalement à cause de l'influence de la régénération sur la réflectance de la canopée (Brown *et coll.*, 2000). Ce phénomène n'avait jamais été estimé en forêt acadienne ainsi qu'en forêt feuillue et mixte tempérée. Le premier objectif du chapitre 3 visait par conséquent à combler ce manque de connaissance en estimant le degré de couverture de la canopée à partir d'images satellites Landsat 8 OLI. Cet objectif a été atteint, mettant en évidence une erreur de $\pm 7,94\%$, ce qui est comparable à certaines estimations de la couverture de la canopée réalisées en forêt peu complexe (Ahmed *et coll.*, 2015; Narine *et coll.*, 2019) et même inférieur à l'erreur estimé dans d'autres études menées en forêt tempérée (Li *et coll.*, 2015; John *et coll.*, 2018).

Une autre contribution novatrice du chapitre 3 était l'utilisation de données de lidar aérien afin de calculer le degré de couverture réelle de la canopée (c.-à-d. celui observé sur le terrain) en comparaison avec la méthode traditionnelle. Tel que prédit, la plus grande exactitude des estimations de la couverture de la canopée a été atteinte en utilisant le seuil de hauteur (c.-à-d. la hauteur à partir de laquelle les points lidar sont classés en tant que canopée) le plus bas parmi ceux testés, soit 1,3 m.

Le deuxième objectif du chapitre 3 visait à évaluer l'influence de la régénération naturelle sur la réflectance de la canopée, une relation jusque-là inexplorée en forêt feuillue. Tel que prédict, mes résultats montrent que cette relation diffère entre la forêt de feuillus et de conifères. Effectivement, la bande infrarouge courte 1 (IC1 : 1,57 – 1,65 μm) n'a pas permis de diminuer l'influence de la régénération naturelle sur la réflectance de la canopée d'une manière comparable à ce qui est observé en forêt de conifères. Cependant, contrairement à ma prédiction, la réflectance de la régénération naturelle était similaire à celle de la canopée dans la bande proche infrarouge. De plus, mes résultats montrent que la réflectance de la régénération naturelle et celle de la canopée diffèrent dans toutes les bandes des images Landsat 8 OLI (bleue, verte, rouge, proche infrarouge, infrarouge courte 1 et infrarouge

courte 2 : 2,11 – 2,29 µm) à l'exception des bandes proche infrarouge et infrarouge courte 1. J'ai aussi mis en évidence que l'exactitude des estimations de la couverture de la canopée ne diffère pas entre chacune des bandes. Néanmoins, la bande verte s'est avérée la plus exacte, en plus d'être la variable la plus importante pour estimer la couverture de la canopée. Il est aussi important de souligner que la réflectance de la régénération naturelle et celle de la canopée sont aussi significativement différente dans cette bande.

4.2 Contributions conceptuelles et théoriques

Cette thèse a permis d'améliorer les connaissances conceptuelles et théoriques sur la caractérisation de la niche de régénération à partir de la télédétection et des SIG dans les peuplements forestiers ayant une structure complexe. Mes travaux ont aussi permis de comprendre l'influence des concentrations hivernales d'originaux sur la pression de broutement ainsi que les facteurs influençant l'exactitude des estimations des caractéristiques de la niche de régénération dans une forêt ayant une structure complexe.

4.2.1 Chapitre 1

La théorie de la quête alimentaire depuis un point central prédit l'utilisation de l'espace et les décisions de recherche de nourriture en fonction de la distance par rapport à un point focal (Orians et Pearson, 1979). Par exemple, les sites de nourrissage enrichi « feeding stations » peuvent être considérés comme des points focaux (van Beest *et coll.*, 2010). Il a été montré que ces sites créent une concentration d'individus dans le paysage environnant (Sánchez-Prieto *et coll.*, 2004; Pérez-González *et coll.*, 2010), ce qui accroît la pression de broutement (van Beest *et coll.*, 2010), réduit la densité de la végétation environnante (Rinella *et coll.*, 2012) et induit ainsi un changement dans la composition en espèces (Pedersen *et coll.*, 2014). Or, est-il possible de considérer une agrégation hivernale d'individus comme un point focal? Est-ce que la pression de broutement sera plus forte près de celle-ci? Cette hypothèse a été testée avec le cerf sika (*Cervus nippon*), chez lequel une concentration d'individus augmente effectivement la pression de broutement dans des plantations de cèdre du Japon (*Cryptomeria japonica*) et/ou cyprès du Japon (*Chamaecyparis obtusa*) (Suzuki *et coll.*,

2021). Des chercheurs ont soulevé cette hypothèse en lien avec l’agrégation hivernale d’orignaux et se sont questionnés à propos de l’influence des concentrations hivernales d’orignaux sur la distribution spatiale de leur pression de broutement sur la régénération naturelle (Bergeron *et coll.*, 2011; Pfeffer *et coll.*, 2021; Desgagnés *et coll.*, 2022). Cependant, aucune étude n’avait encore testé cette hypothèse. Dans le chapitre 1, tel que prédict par la théorie de la quête alimentaire depuis un point central, le nombre estimé d’orignaux en hiver dans un rayon allant jusqu’à 3 km était corrélée positivement à la pression locale de broutement sur la régénération naturelle.

4.2.2 *Chapitre 2*

La combinaison de capteurs permet d’augmenter l’exactitude des estimations de certaines caractéristiques de la forêt, telles que la délimitation des houppiers (Leckie *et coll.*, 2003), la hauteur de la canopée (Coops *et coll.*, 2004) ainsi que la biomasse aérienne ligneuse (Hyde *et coll.*, 2006). Cependant, peu de caractéristiques de la régénération naturelle ont été estimées à partir d’une combinaison de capteurs dans des peuplements ayant une structure complexe (p. ex. Korpela *et coll.*, 2008 et Martín-Alcón *et coll.*, 2015). J’ai testé cette approche sur l’estimation de la densité de gaulis en forêt acadienne. Les résultats du chapitre 2 suggèrent que l’utilisation du lidar aérien seul permet d’estimer la densité de gaulis avec exactitude tout en diminuant l’influence négative de la couverture de la canopée sur l’exactitude des estimations. Cependant, mes résultats ont aussi permis de souligner l’importance des variables spectrales dans la distinction d’espèces végétales à partir de la télédétection. Ces résultats suggèrent que le gradient vertical de la structure de la végétation est plus variable que le gradient vertical de la réflectance des différentes bandes Sentinel-2.

4.2.3 *Chapitre 3*

L’influence de la régénération sur la réflectance de la canopée peut atteindre 18% en forêt de conifères (Erickson *et coll.*, 2006), ce qui engendre une surestimation de la couverture de la canopée dans des peuplements clairsemés de conifères (Smith *et coll.*, 2009; Hadi *et coll.*, 2016; Melin *et coll.*, 2017). L’influence de la régénération sur la réflectance de la canopée

diffère entre les forêts de feuillus et de conifères (Erickson *et coll.*, 2006) et n'avait jamais été étudiée en forêt feuillue et mixte tempérée. Mon chapitre 3 a permis de constater que l'influence de la réflectance de la régénération naturelle sur celle de la canopée atteint 10% dans la bande proche infrarouge et 9% dans la bande infrarouge courte 1 (1,57 – 1,65 µm) en forêt acadienne. Ce résultat souligne le biais de ces bandes pour l'estimation de la couverture de la canopée. Par conséquent, mes résultats pavent la voie aux questions suivantes : est-ce que les estimations de la couverture de la canopée et même d'autres caractéristiques de la forêt seront davantage exactes en utilisant seulement les bandes bleue, verte, rouge et infrarouge courte 2 (2,11 – 2,29 µm)? Et même, est-ce que l'utilisation d'indices de végétation n'utilisant que ces bandes, comme exemple, l'indice visible de résistance à l'atmosphère (VARI; Éq. 6) augmentera l'exactitude des estimations? VARI met en valeur la végétation lorsque les conditions atmosphériques sont défavorables en utilisant les bandes visibles, c'est-à-dire, rouge, bleue et verte (Gitelson *et coll.*, 2002). Il serait aussi intéressant de développer un nouvel indice de végétation utilisant les bandes bleue, verte, rouge et infrarouge courte 2.

$$\text{Éq. 6} \quad \text{VARI} = \frac{\text{Vert - Rouge}}{\text{Vert + Rouge - Bleu}}$$

En forêt de conifères, les bandes proche infrarouge et infrarouge courte 1 (1,57 – 1,65 µm) diminuent l'influence de la réflectance de la régénération sur celle de la canopée (Brown *et coll.*, 2000), tandis que la réflectance de la régénération et de la canopée est similaire dans les bandes bleue, rouge, verte et infrarouge courte 2 (2,01- 2,37 µm; Stenberg *et coll.*, 2004; Hadi *et coll.*, 2016). Les résultats du chapitre 3 suggèrent que la réflectance de la régénération naturelle et de la canopée en forêt de feuillus est significativement différente dans toutes les bandes des images Landsat 8 OLI (c.-à-d. les bandes bleue, vert, rouge, proche infrarouge, infrarouge courte 1 : 1,57 – 1,65 µm et infrarouge courte 2 : 2,11 – 2,29 µm) à l'exception des bandes proche infrarouge et infrarouge courte 1. De plus, la bande verte semble être la moins influencée par la réflectance de la régénération naturelle en forêt de feuillus. La signature spectrale de la végétation dans les bandes visibles représente les

pigments foliaires, celle dans la bande proche infrarouge souligne la structure des cellules composant les feuilles, tandis que celle des bandes infrarouges courtes accentue le contenu biochimique des feuilles (Roman et Ursu, 2016; Figure 4.1). Par conséquent, il est possible d'indiquer que la physiologie des feuilles de la canopée et de la régénération présente des différences, notamment en ce qui concerne les pigments foliaires, particulièrement les chlorophylles, du fait que la réflectance de ces strates varie dans la bande verte. En se basant sur cette hypothèse, il serait intéressant de développer un nouvel indice de végétation ainsi que d'étudier la variabilité du contenu en chlorophylle des feuilles le long d'un gradient de hauteur de la canopée.

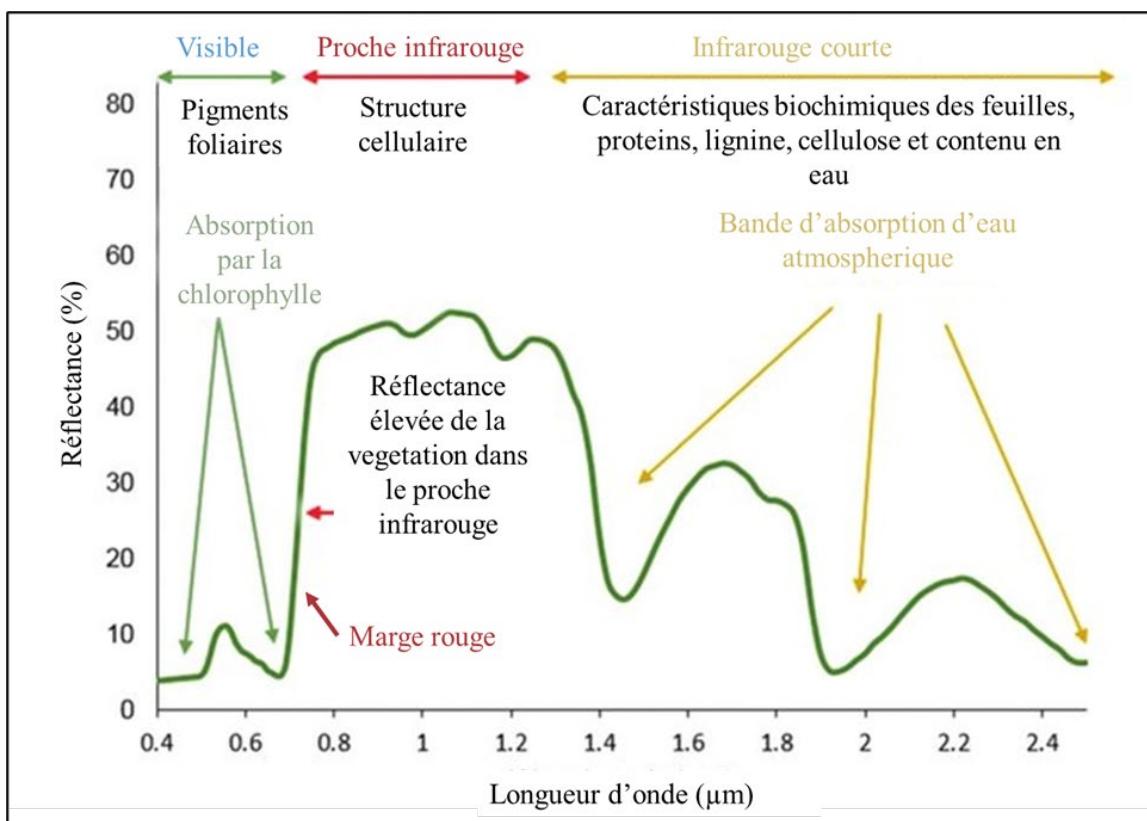


Figure 4.1. Réflectance spectrale de la végétation ainsi que les principales caractéristiques d'absorption et de réflexion (adapté de Roman et Ursu, 2016).

Le seuil optimal de hauteur segmentant les points lidar de la canopée de ceux de la régénération influence l'exactitude des estimations des caractéristiques de la forêt (Luo *et coll.*, 2016) et diffère selon le type de forêt (McLane *et coll.*, 2009; Luo *et coll.*, 2016). Ce dernier n'avait pas été encore identifié en forêt acadienne ni même en forêt feuillue et mixte tempérée. Le chapitre 3 a permis de mettre en évidence qu'un seuil de 1,3 m de hauteur permettait d'augmenter l'exactitude des estimations de la couverture de la canopée à partir de la télédétection en forêt feuillue et mixte tempérée en diminuant l'influence de la régénération naturelle.

4.3 Contributions appliquées

Ma thèse a le potentiel de contribuer de plusieurs façons à l'amélioration de nos pratiques d'aménagement forestier et faunique ainsi qu'à l'amélioration de la quantité et de la qualité du bois récoltés en forêt feuillue et mixte tempérée, plus précisément en forêt acadienne. D'une part, elle confirme que la télédétection et les SIG permettent d'accéder à des données ayant une résolution spatiotemporelle généralement plus fine que la méthode traditionnelle afin d'améliorer la précision et l'exactitude des modèles de dynamique de la régénération naturelle. Ceci devrait permettre de réduire l'écart entre la trajectoire attendue de dynamique de la régénération naturelle et celle observée à la suite d'un traitement sylvicole. D'autre part, elle permet d'accéder à des estimations de caractéristiques forestières importantes pour la description d'habitats fauniques, telles que la densité de gaulis.

4.3.1 Chapitre 1

Les dommages engendrés par le broutement des ongulés sur la végétation sont reconnus comme étant un problème majeur qui engendre des pertes financières importantes dans plusieurs biomes forestiers (Côté *et coll.*, 2004). Les résultats de mon chapitre 1 ont mis en évidence une corrélation positive entre le nombre estimé d'originaux en hiver dans un rayon de 3 km et la pression locale de broutement par ce dernier sur la régénération naturelle. Ils ont aussi permis de souligner l'importance des parcelles de brout (peuplements perturbés <20 ans) pour l'original en hiver en forêt acadienne.

À la lumière de mes résultats, je recommande l'utilisation de types de traitements sylvicoles moins intensifs, comme la coupe de jardinage par arbre individuel, dans le paysage environnant une concentration hivernale d'orignaux, en particulier lorsque le nombre estimé d'orignaux est supérieur à 15 dans un rayon de 1 km du parterre de coupe. De plus, j'encourage fortement les aménagistes forestiers à inclure la cartographie des aires d'hivernages d'orignaux (ou à tout le moins de l'abondance hivernale d'orignaux) lors du processus de création d'un plan d'aménagement afin d'éviter de générer des concentrations de parterres de coupes dans un rayon de 3 km des aires d'hivernages d'orignaux ou encore de diminuer l'utilisation de coupes totales (p. ex. coupes avec protection de la régénération et des sols) dans un même paysage. Les résultats du chapitre 1 ont aussi mis en lumière une résistance associative entre les semis et les gaulis. Or, je recommande de garder une densité de gaulis d'espèces commerciales d'au moins 30 000 tiges/ha afin de diminuer l'occurrence de broutement par l'orignal sur les tiges de semis et de gaulis commerciales.

Ces résultats permettent d'outiller les aménagistes forestiers afin de diminuer la pression de broutement sur la régénération naturelle en forêt acadienne, ce qui augmentera le succès d'établissement de la végétation après coupe. Ces informations peuvent aussi être utilisées afin de favoriser la création et l'amélioration d'habitats hivernaux d'orignaux où ce dernier est en déclin (p. ex. au sud de la forêt acadienne; Wattles et DeStefano, 2011).

4.3.2 *Chapitre 2*

Le modèle d'estimation de la densité de gaulis créé dans le cadre de mon chapitre 2 peut aussi être utilisé comme outil d'aide à la décision afin de choisir le moment opportun pour appliquer un traitement d'éclaircie pré-commerciale en plus de servir à son évaluation. Le choix du moment de l'application d'une éclaircie pré-commerciale repose sur l'atteinte d'un seuil basé sur les relations entre la surface terrière, la densité de tiges ainsi que le diamètre quadratique moyen d'un peuplement (Solomon, 1970). Ce seuil est représenté à l'aide d'un guide de densité spécifique à l'écosystème forestier (voir la ligne B dans la Figure 4.2). Au-dessus de ce seuil, l'espace de croissance est complètement utilisé et la croissance des tiges

y est très réduite (Marquis *et coll.*, 1969). Il est ainsi recommandé d'effectuer une éclaircie pré-commerciale lorsque la densité du peuplement se situe au-delà du dit seuil (ligne B) afin de diminuer la densité de tiges pour atteindre et dépasser le seuil de qualité (voir la « ligne de qualité » dans la Figure 4.2; Safford, 1983). Par conséquent, mon modèle d'estimation de la densité de gaulis peut servir d'outil diagnostic permettant de situer un peuplement suivant un guide de densité et ainsi établir le moment où l'application d'une éclaircie pré-commerciale est requise, ou pour évaluer l'atteinte de l'objectif de densité de tiges énoncé suite à une éclaircie pré-commerciale. Cependant, mon modèle devra être entraîné en utilisant des données provenant de l'aire d'étude visée (Takoutsing et Heuvelink, 2022).

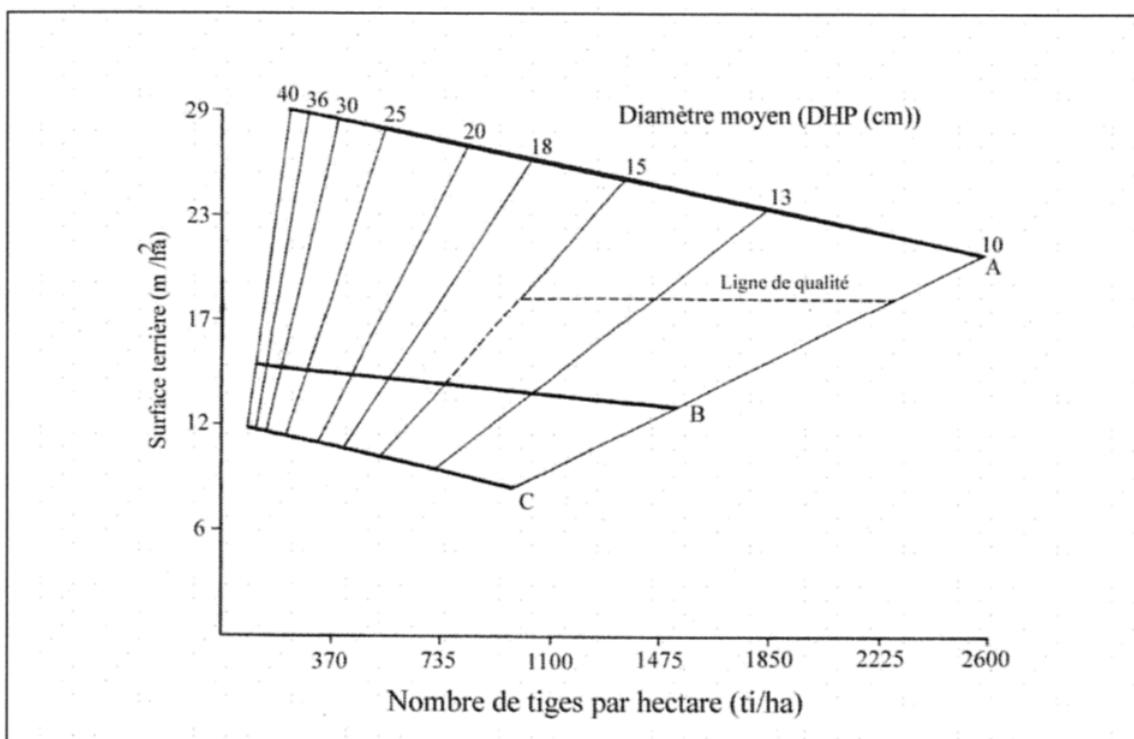


Figure 4.2. Guide de densité de feuillus tolérants du Québec (adapté de Leak *et coll.*, 1987).

D'autre part, la densité de tiges de la régénération est non seulement une variable importante pour l'aménagement forestier, mais aussi pour différentes espèces fauniques. Par exemple,

la densité de la régénération est la principale caractéristique influençant l'utilisation de l'habitat par le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*; Pietz and Tester, 1983). Ainsi, mon modèle d'estimation de la densité de gaulis pourrait faciliter la caractérisation de l'habitat du lièvre d'Amérique en forêt acadienne.

Mon chapitre 2 a aussi permis de trouver que la combinaison d'images satellites de moyenne résolution et de lidar aérien n'était pas nécessaire afin d'augmenter l'exactitude de l'estimation de la densité de gaulis en comparaison à l'utilisation du lidar aérien seul. L'engouement envers l'utilisation de la télédétection est tel que les différents acteurs de l'aménagement forestier et faunique, tels que les compagnies forestières, les instances gouvernementales et les organismes à but non-lucratif, font l'achat de données et d'outils de télédétection (p. ex. images satellites, données lidar, drones; Banu *et coll.*, 2016) pour optimiser leurs travaux. Par conséquent, mes résultats peuvent bonifier la boîte à outils pouvant guider la décision quant à l'achat de données ou même d'équipements de télédétection, et témoignent de l'importance d'investir dans les données de lidar aérien ainsi que dans des images comportant la bande verte afin de caractériser plus efficacement que présentement la régénération – et même la canopée – en forêt acadienne.

Dans le chapitre 2, mes résultats montrent que certaines métriques lidar (c.-à-d. les plus grands percentiles de la distribution de la hauteur, le pourcentage de points lidar entre 2 m et la hauteur moyenne des points lidar ainsi que la hauteur moyenne des points lidar) sont importantes pour l'estimation de la densité de gaulis. Par conséquent, mes résultats indiquent aux intervenants de l'aménagement forestier et faunique que ces métriques lidar doivent être priorisées afin d'estimer la densité de gaulis dans les peuplements à structure complexe, ce qui permet de diminuer le temps d'analyses des données lidar.

4.3.3 *Chapitre 3*

Le modèle d'estimation de la couverture de la canopée via les images satellites Landsat 8 OLI développé dans le chapitre 3 peut être utilisé à d'autres fins que l'estimation de l'accès

à la lumière pour la strate de régénération. Effectivement, un tel modèle peut permettre d'estimer la couverture d'arbres en milieu urbain (Heynen et Lindsey, 2003). De plus, il peut être utilisé pour étudier l'influence de la couverture de la canopée sur la teneur en eau du sol (Trout *et coll.*, 2008), les étangs de reproduction de certains amphibiens (Werner et Glennemeier, 1999) ainsi que la distribution des espèces aquatiques (Schiesari, 2006). La couverture de la canopée est aussi une variable utilisée afin de calculer, par exemple, l'indice de qualité de l'habitat du pic chevelu (*Leuconotopicus villosum*; Souza, 1987). Par conséquent, mon modèle d'estimation de la couverture de la canopée pourrait être utilisé afin de bonifier le calcul de l'indice de qualité de l'habitat du pic chevelu en forêt acadienne.

Du point de vue de l'aménagement forestier, la couverture de la canopée est utilisée afin d'évaluer le succès de différents traitements sylvicoles, tels que le jardinage par pied d'arbre et par bouquets ainsi que l'éclaircie commerciale, qui exigent la création d'ouvertures de moins de 0,2 ha (Pelletier, 2020). Dans une optique d'application de pratiques de gestion forestière axée sur les résultats en forêt acadienne (Ministère des Ressources Naturelles et Développement de l'Énergie, 2014), il est possible d'avancer que mon modèle de couverture de la canopée pourrait servir d'outil d'évaluation du succès d'application de différents traitements sylvicoles en l'entraînant avec des données provenant de l'aire d'étude visée (Takoutsing et Heuvelink, 2022).

4.4 Limites de l'étude

Afin d'étudier l'influence des concentrations hivernales d'originaux sur la pression de broutement par ce dernier, j'ai prédit le nombre d'individus présents en hiver par parcelles de 25 km² à partir d'un inventaire aérien. L'intégration d'une variable indépendante (x_1) dérivée d'un autre modèle statistique n'utilisant pas la même base de données peut augmenter l'erreur des estimations du modèle (Chevillon, 2007). Cependant, mon modèle était robuste avec une valeur de pseudo-R² de 0,89. Il était d'ailleurs plus robuste que celui de Leclerc *et coll.* (2012; pseudo-R² = 0,58) et similaire à celui de Courtois et Beaumont (2002; pseudo-R² = 0.89), qui ont aussi caractérisé l'habitat hivernal de l'original à partir de données

d'inventaires aériens dans des régions du Québec. Par conséquent, j'ai confiance dans le potentiel d'inférence des données issues de ce modèle, malgré son application à la totalité de l'aire d'étude dans laquelle les données d'inventaires aériens ont été récoltées.

Dans le chapitre 1, la taille de mon échantillon limitait le nombre de variables pouvant être incluses dans mes modèles. Par conséquent, je n'ai pas pu tester certaines variables telles que le type d'intervention sylvicole et la qualité du brout, dont l'influence sur la distribution spatiale du broutement par l'orignal a été documentée (Bergeron *et coll.*, 2011; Desgagnés *et coll.*, 2022). Cependant, l'aire sous la courbe ROC de mes modèles logistiques indique qu'ils étaient robustes puisqu'elle variait entre 0,91 et 0,97. Par contre, le pseudo-R² de mes modèles négatifs binomials était plus faible, variant entre 0,44 et 0,62, ce qui indique l'influence de variables non-incluses dans les modèles sur l'intensité de broutement par l'orignal dans l'aire d'étude.

Bien que j'aie exposé l'influence des concentration hivernales d'orignaux sur la pression de broutement par ce dernier, mes analyses statistiques ne m'ont pas permis d'émettre des recommandations spécifiques aux gestionnaires forestiers. En effet, je ne peux pas me prononcer sur la superficie ainsi que les types d'interventions sylvicoles augmentant la pression de broutement par l'orignal. De plus, je ne suis pas en mesure de recommander un seuil critique dans la proportion du paysage qui peut être soumise à des interventions sylvicoles rapprochées dans le temps afin de réduire la pression de broutement exercée par l'orignal. Cependant, je recommande de garder un minimum de 30 000 tiges/ha de gaulis d'espèces commerciales afin de diminuer l'occurrence de brout sur les semis et les gaulis d'espèces commerciales.

L'une des limites de mon étude réside dans l'utilisation d'images satellites de moyenne résolution. Les pixels des images satellites utilisées dans mon étude couvraient une grande surface et avaient par conséquent une résolution intermédiaire (Landsat 8 OLI: 30 m et Sentinel-2 : 10 m). Par conséquent, les réflectances utilisées comportaient fort probablement non seulement la réflectance de la régénération, mais aussi celle du sol et de la canopée, ce

qui peut diminuer l'exactitude des estimations causée par la variabilité d'objets représentés par la réflectance d'un même pixel. Afin de diminuer les risques de lecture de réflectance d'autres objets que la régénération, des images satellites de haute et très haute résolution auraient pu être utilisées. Ces images permettent d'augmenter l'exactitude des estimations et de la cartographie de certaines caractéristiques, telles le type de couverture du sol (Boyle *et coll.*, 2014), l'érosion (Fischer *et coll.*, 2018) et la densité de tiges de la régénération (Pouliot *et coll.*, 2006). Cependant, l'utilisation de ce type d'images satellites comporte certains désavantages. Elles sont plus dispendieuses à acquérir que celles de moyenne et basse résolution (Fisher *et coll.*, 2018) et couvrent généralement une étendue spatiale moindre et parfois temporelle. Or, afin de créer la mosaïque (c.-à-d. un assemblage de différentes images) d'une aire d'étude, un nombre accru d'images satellites est requis, ce qui augmente le coût d'acquisition et le temps de traitement de données. En effet, l'utilisation d'images satellites de haute et très haute résolution exige l'emploi de méthodes plus précises et efficaces de correction géométrique que les images de moyenne résolution (c.-à-d. la correction d'images afin de les représenter à leur location exacte sur Terre : Dave *et coll.*, 2015) et radiométrique (c.-à-d. la correction d'images afin d'uniformiser leur valeur spectrale : Paolini *et coll.*, 2006) (Falkowski *et coll.*, 2009). Ces images génèrent aussi une plus grande variation d'angle de prise de vue (c.-à-d. l'angle entre la direction géocentrique d'un pixel et la direction du centre de champ du capteur : Thompson *et coll.*, 2022; Figure 4.4) entre les images d'une mosaïque (Im et Jensan, 2005) en comparaison avec les images de moyenne résolution. Cela produit différentes signatures spectrales pour un même objet entre les images composant la mosaïque (Asner et Warner, 2003) et, par le fait même, peut erronées les estimations des caractéristiques de la forêt (Pouliot *et coll.*, 2002). Les erreurs de mes modèles estimant la couverture de la canopée étaient tout de même moindres (entre 7,94 et 14,88%) que ceux provenant d'études similaires, par exemple celle de Jin *et coll.* (2021), qui ont obtenu une erreur de 26% pour des estimations de couverture de la canopée à l'aide d'images à haute résolution (1 m). Pour ce qui est de la densité de gaulis, à ma connaissance, aucune étude n'a utilisé d'images satellites de haute ou très haute résolution afin d'estimer cette caractéristique. Cependant, Potter *et coll.* (2012) ont eux aussi estimé la

densité de gaulis suite à feu intensif en utilisant des images satellites de moyenne résolution (20 m) et ont obtenu une erreur absolue de 3930 tiges/ha. Cette erreur est légèrement plus importante que celles rapportées dans ma thèse (c.-à-d. des erreurs dans l'estimation de la densité de gaulis variant entre 2779 et 3320 tiges/ha).

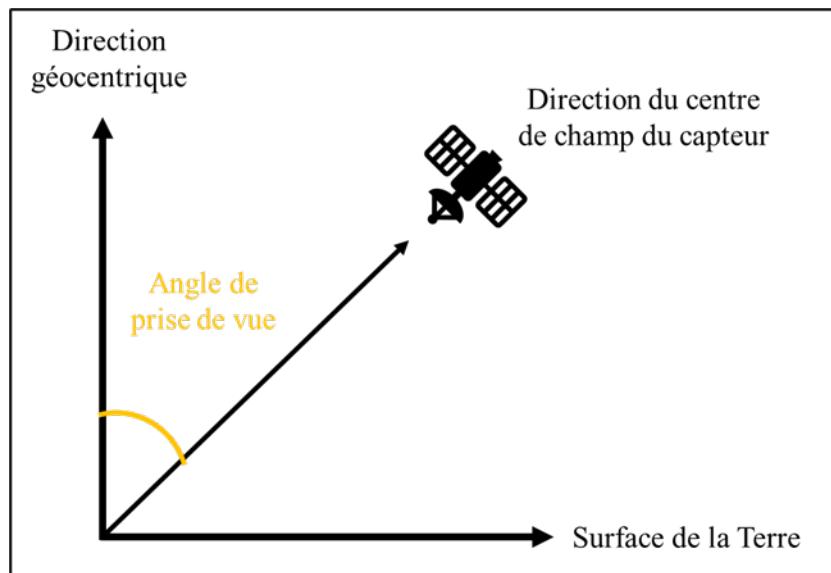


Figure 4.3. Représentation graphique de l'angle de prise de vue en jaune (modifiée de Thompson *et coll.*, 2022).

Une autre limite de mon étude réfère à l'utilisation d'images satellites multispectrales qui ont une résolution spectrale (c.-à-d. le nombre de bandes spectrales comprises dans une image satellite) moindre que les images hyperspectrales. Les images multispectrales comportent un nombre limité de bandes spectrales ayant un large intervalle de longueurs d'onde, tandis que les images hyperspectrales en comportent plusieurs ayant des intervalles de longueurs d'onde beaucoup plus restreints (Borengasser *et coll.*, 2007; Tableau 4.1). Les images Landsat 8 OLI et Sentinel-2 utilisées dans cette thèse ont une résolution spectrale respective de 11 et 12 bandes. En comparaison, les images satellites hyperspectrales MODIS et Hyperion comportent respectivement 36 et 220 bandes (Prasad *et coll.*, 2015). L'utilisation d'images multispectrales limite aussi l'exactitude des modèles puisque la grossièreté des intervalles de longueurs d'onde fait en sorte que la signature spectrale peut intégrer différentes strates et

espèces végétales. Par conséquent, les réflectances utilisées afin de créer mes modèles peuvent provenir non seulement de la régénération, mais aussi de la canopée, des herbacées et même de la couche de végétaux morts recouvrant le sol. Des images satellites ayant une plus grande résolution spectrale que celles utilisées auraient pu être employées puisqu'elles permettent d'estimer plus exactement certaines caractéristiques de la végétation (Cochrane, 2000; Schmidt et Skidmore, 2003; Govender *et coll.*, 2007), particulièrement dans des forêts ayant une structure complexe où certaines espèces et strates de la végétation ont une réflectance similaire (Xie *et coll.*, 2008). À ce titre, Lee *et coll.* (2004) ont constaté que les estimations de la surface foliaire étaient plus exactes en utilisant des images hyperspectrales que des images multispectrales, tandis qu'Awad (2017) et Halme *et coll.* (2019) sont arrivés à la même conclusion, mais cette fois pour la détermination des espèces végétales. Toutefois, les images satellites hyperspectrales sont plus coûteuses (Chen *et coll.*, 2008), plus volumineuse et complexe à traiter (Van Pham *et coll.*, 2021) que les images satellites multispectrales. De plus, les images aériennes hyperspectrales (p. ex. AVIRIS) demandent de bonnes connaissances techniques ainsi qu'une planification longue et complexe avant l'acquisition d'images (Hruska *et coll.*, 2012). Il est aussi possible d'avoir accès à des images hyperspectrales acquises à partir d'un drone, cependant la couverture spatiale reste limitée en raison de la faible autonomie des batteries et des règles d'aviation (Pasha *et coll.*, 2022). D'un autre côté, les résultats de Belluco *et coll.* (2006) suggèrent que la résolution spatiale des images satellites a une plus grande influence sur l'exactitude de la délimitation des marais salants que leur résolution spectrale. À ma connaissance, aucune étude n'a été effectuée sur l'estimation de la couverture de la canopée à partir d'images hyperspectrales. Cependant, Imangholiloo *et coll.* (2019) ont obtenu une erreur relative de 26,8% pour l'estimation de la densité de gaulis en absence de canopée en utilisant des images hyperspectrales, ce qui est moins erroné que mon étude qui a obtenu des erreurs relatives entre 84 et 114%.

Tableau 4.1. Classification des images satellites selon leur résolution spectrale.

Classe	Résolution spectrale (Nombre de bandes)	Exemple de satellite
RVB (Rouge, vert et bleu)	3	GeoEye-1
Multispectrale	4 - 15	Sentinel-2 et Landsat 8 OLI
Hyperspectrale	>15	Hyperion

La résolution temporelle des images satellites utilisées constitue une autre contrainte de mon étude. J'ai exploité des images satellites acquises à un seul moment de la saison de croissance, correspondant au point culminant de l'indice de surface foliaire (c.-à-d. juillet; Le Dantec *et coll.*, 2000). Or, il est envisageable que mes résultats, qui se fondent sur la réflectance et mettent en avant l'importance de la bande verte afin d'atténuer l'impact de la réflectance de la régénération sur celle de la canopée en forêt acadienne, puissent être confondus avec d'autres facteurs, tel que le contenu en eau des feuilles (Ullah *et coll.*, 2014). Toutefois, la réflectance de la régénération dans la bande verte présente la dynamique saisonnière la plus faible (Rautiainen *et coll.*, 2011). Afin de pallier cette limite, j'aurais pu utiliser des images satellites provenant de différents moments de la saison de croissance. L'utilisation de plusieurs images satellites le long du gradient phénologique permet d'augmenter l'exactitude des estimations de certaines caractéristiques de la forêt, telles l'identification des espèces (Madonsela *et coll.*, 2017). Cependant, il m'était impossible d'utiliser différentes images satellites le long de la saison de croissance en raison du nombre limité d'images sans couverture de nuage dans mes aires d'études.

Une autre limite de ma thèse pouvant diminuer l'exactitude des estimations de la densité de gaulis découle de l'utilisation de données lidar aérien acquises en présence de feuilles, en sachant tout de même que certaines feuilles étaient déjà tombées lors de l'acquisition du lidar. L'absence totale de feuilles pendant l'hiver permet d'avoir une plus grande capacité de pénétration du lidar dans la canopée qu'en présence de feuilles (Wasser *et coll.*, 2013). Or, l'estimation de certaines caractéristiques de la régénération à partir de données lidar aérien acquises en absence de feuillage est reconnue pour être plus exacte qu'en présence de feuilles

(Brubaker *et coll.*, 2018; Imangholiloo *et coll.*, 2020), particulièrement en forêt feuillue (Hill et Broughton, 2009). Ce choix a été fait parce qu'à ma connaissance, il n'existait pas de données lidar aérien acquises en hiver en forêt acadienne. Considérant les coûts d'acquisition élevés de données de lidar aérien, j'ai priorisé l'utilisation de données existantes.

La pénétration du lidar aérien à travers la canopée est limitée en comparaison de celle d'un lidar terrestre (c.-à-d. acquis à partir du sol; Hilker *et coll.*, 2010) et du lidar sur drone (Lin *et coll.*, 2019), ce qui a le potentiel de limiter l'exactitude des modèles. Le lidar terrestre permet d'observer la forêt d'une différente perspective, soit directement en-dessous de la canopée, ce qui permet d'estimer plus exactement que les images satellites certaines caractéristiques de la forêt situées sous le couvert forestier (p. ex. la structure de la régénération en sous-couvert; Seidel *et coll.*, 2012), tandis que le drone permet d'obtenir le lidar à plus basse altitude qu'à partir d'un avion. Or, la densité de points (c.-à-d. le nombre de points par unité de volume; voir Figure 4.5) du lidar terrestre et du lidar sur drone est plus élevée que celui du lidar aérien (Luo *et coll.*, 2016; Kucharczyk *et coll.*, 2018), ce qui augmente l'exactitude des estimations des caractéristiques de la forêt, telles que l'élévation (Khanal *et coll.*, 2020), sa diversité structurelle (LaRue *et coll.*, 2020) et la densité de tiges (Puliti *et coll.*, 2019). Toutefois, quelques études ont montré que la densité de points lidar n'augmentait pas significativement l'estimation de certaines caractéristiques de la forêt (Holmgren, 2004; Maltamo *et coll.*, 2006; Vepakomma *et coll.*, 2008) et même que l'exactitude des estimations était plus influencée par l'algorithme utilisé que par la densité de points (Căteanu et Ciubotaru, 2021). En plus, l'application du lidar terrestre est limitée par sa faible étendue spatiale par rapport au lidar aérien. En effet, le lidar terrestre est utilisé suivant une méthode de points d'échantillonnage, tout comme la méthode traditionnelle d'inventaire forestier, et donc son utilisation sur de grandes surfaces implique des coûts élevés et une logistique plus complexe que l'utilisation du lidar aérien (Bater *et coll.*, 2010). Le lidar sur drone aussi comporte ses limites, la stabilité du drone est affectée par le vent (Yang *et coll.*, 2017) et ils sont généralement utilisés que pour de petites superficies, en partie à cause de la courte durée de vie des batteries (Hu *et coll.*, 2020). L'augmentation de la

densité de points exige un temps de traitement beaucoup plus grand que le lidar aérien en plus d'exiger l'utilisation d'ordinateurs très performants (Yang *et coll.*, 2016). Finalement, les données de lidar terrestre ne sont pas toujours plus précises que celles issues d'un lidar aérien; en effet, l'exactitude des estimations de profondeur de l'eau (Zhao *et coll.*, 2017), de biomasse aérienne ligneuse (Greaves *et coll.*, 2017) et de volume de la strate de la régénération (Liu *et coll.*, 2017) dérivées du lidar terrestre est reconnue pour être semblable à celle des données du lidar aérien. Ainsi, malgré certains avantages, l'utilisation du lidar terrestre ainsi que du lidar sur drone reste limitée dans l'espace et par conséquent, le lidar aérien s'avérait pour moi un choix plus approprié que le lidar terrestre ou le lidar sur drone dans mon projet.

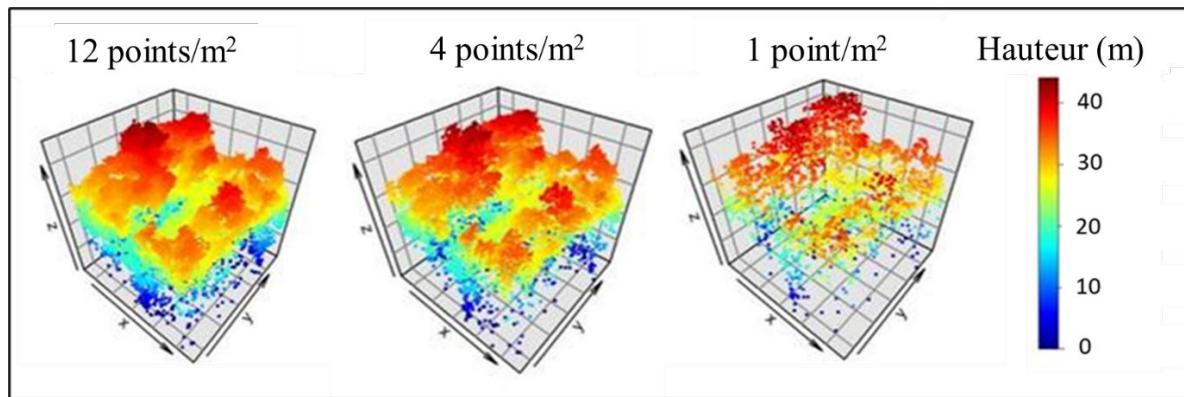


Figure 4.4. Représentation d'un même peuplement forestier selon différentes densités de points lidar aérien (modifiée de Silva *et coll.*, 2017).

L'utilisation de différents algorithmes d'apprentissage automatique (p. ex. forêt aléatoire, « *Random Forest* »), pour créer des modèles estimant la couverture de la canopée et la densité de gaulis à partir de la télédétection et les régressions généralisées mixtes pour la modélisation de la pression de broutement par l'original, peut être considérée comme une autre limite de mon étude. En effet, ces modèles s'appliquent à une résolution spatiotemporelle limitée par les données utilisées pour les entraîner (Wikle, 2019). Lorsque ces modèles sont extrapolés vers d'autres aires d'étude (ou même dans la même aire d'étude,

mais à une période de temps différente), l'exactitude des estimations diminue (Hooker, 2004). Par conséquent, les résultats obtenus dans ma thèse ont un potentiel d'inférence limité aux années et aux aires étudiées. Cependant, il est possible d'entrainer les modèles créés avec des données correspondantes à l'année ou l'aire d'étude ciblée par l'extrapolation (Takoutsing et Heuvelink, 2022).

4.5 Avenues de recherche

Dans le chapitre 1, puisque j'ai été contrainte à limiter le nombre de variables pouvant être incluses dans mes modèles, il serait intéressant de tester l'influence d'autres variables, telles le type de traitement sylvicole et la qualité de brout, sur la pression de broutement par l'orignal. Il serait d'autant plus intéressant d'estimer ces variables à partir de la télédétection. Dans ce même chapitre, j'ai trouvé que le nombre estimé d'originaux en hiver influençait positivement la pression de broutement jusqu'à un rayon de 3 km. Il serait ainsi intéressant d'effectuer d'autres analyses statistiques sur mes données afin de formuler des recommandations plus concrètes aux gestionnaires forestiers. Par conséquent, il serait possible d'établir la superficie maximale pour un traitement sylvicole, de définir les types de traitement à mettre en œuvre, ainsi que la proportion du paysage couverte par des perturbations anthropiques, dans le but de réduire la pression de broutement de l'orignal sur la régénération naturelle.

En forêt feuillue et mixte tempérée, la réflectance de la végétation fluctue tout au long de la saison de croissance (Duchemin, 1999), tout particulièrement à l'automne avec la sénescence des feuilles (Yang *et coll.*, 2014). Ces changements phénologiques ont été utilisés afin d'augmenter l'exactitude des estimations de certaines caractéristiques de la forêt, telles l'identification des espèces (Freidl *et coll.*, 2002; Madonsela *et coll.*, 2017). À cet effet, Key *et coll.* (2001) ont atteint une plus grande exactitude dans l'identification des espèces végétales à partir d'images satellites prises à l'automne en comparaison avec des images prises en été en raison d'un meilleur contraste entre la réflectance des différentes espèces. Or,

il serait très intéressant de tirer avantage de la phénologie de la forêt feuillue et mixte tempérée afin d'identifier les espèces de la strate de régénération à partir de la télédétection.

Mes résultats semblent montrer que la concentration de chlorophylle est différente entre les feuilles de la canopée et celles de la régénération puisque la réflectance entre la canopée et la régénération est différente dans la bande verte. Poorter *et coll.* (1995) ainsi que Rodríguez-Calcerrada *et coll.* (2009) ont aussi trouvé que la concentration de chlorophylle dans les feuilles augmente en suivant un gradient croissant d'ombre. Il serait ainsi intéressant de tester le contenu en chlorophylle des feuilles le long d'un gradient vertical afin de voir sa variabilité en forêt acadienne. Mes résultats suggèrent aussi qu'il existe une plus grande variabilité dans la structure de la canopée que dans la réflectance des bandes des images Sentinel-2 le long du gradient vertical. Effectivement, les métriques lidar seules sont suffisantes afin d'estimer la densité de gaulis. Je serais curieuse de comparer les différentes métriques lidar calculées au tableau 2.1 à la réflectance de différentes bandes le long du gradient vertical de la canopée afin de mettre en évidence leur variabilité respective.

Une caractéristique de la régénération naturelle qui a été très peu estimée à partir de la télédétection est sa vigueur (p. ex. Goodbody *et coll.*, 2018), qui a été dérivée pour des arbres et des peuplements matures (Wang *et coll.*, 2010; Lausch *et coll.*, 2016). La vigueur d'un peuplement indique le niveau de dégradation de la forêt (O'Laughlin *et coll.*, 1994) et peu ainsi servir d'indicateur de succès d'établissement de la régénération naturelle. Ainsi, l'estimation de cette caractéristique à partir de la télédétection serait une belle continuité à cette étude.

Une autre avenue de recherche à ma thèse serait l'utilisation d'un capteur différent, tel un véhicule aérien sans pilote (c.-à-d. un drone) afin de caractériser la régénération naturelle en forêt ayant une structure complexe. Cette technologie semble promise à un avenir intéressant puisque l'exactitude de certaines caractéristiques de la régénération, telles la densité (Puliti *et coll.*, 2019), la hauteur (Chadwick *et coll.*, 2020) ainsi que la densité relative (Vepakomma *et coll.*, 2015) est élevée et même plus élevée que celle obtenue à partir de lidar aérien (Puliti

et coll., 2019). Cependant, ces études ont été effectuées dans des forêts ayant une structure peu complexe.

4.6 Conclusion

Le succès d'établissement de la régénération naturelle est important afin de diminuer la perte de couvert forestier à l'échelle mondiale et la dégradation et la fragmentation de la forêt (FAO, 200), d'augmenter la diversité animale et végétale (Fontaine *et coll.*, 2009; Yamaura *et coll.*, 2012), d'assurer une transition vers un aménagement forestier durable (Dey *et coll.*, 2019; Löf *et coll.*, 2019) ainsi que la persistance des services écosystémiques rendus par la forêt (Ditt *et coll.*, 2010). Par l'entremise des contributions modestes mais novatrices et bien campées de ma thèse, les aménagistes forestiers et fauniques, les gestionnaires de territoires ainsi que les chercheurs ont maintenant davantage d'outils pour caractériser la niche de régénération à l'aide de la télédétection et des SIG dans des forêts ayant une structure complexe. Ils disposent également de plus d'informations relatives à l'influence de la structure du paysage sur la pression de broutement exercée par l'orignal sur la régénération forestière en forêt acadienne. Ma thèse ouvre ainsi la porte à l'estimation de caractéristiques de la strate de la régénération dans des forêts ayant une structure complexe et montre que l'exactitude de ces estimations peut être similaire et même plus exacte qu'en forêt structurellement peu complexe.

RÉFÉRENCES

- Abbas, S., Wong, M. S., Wu, J., Shahzad, N. et Muhammad Irteza, S. (2020). Approaches of satellite remote sensing for the assessment of above-ground biomass across tropical forests: Pan-tropical to national scales. *Remote Sensing*, 12(20), 3351. 10.3390/rs12203351
- Abrams, M. D. (2005). Prescribing fire in eastern oak forests: is time running out?. *Northern Journal of Applied Forestry*, 22(3), 190-196. 10.1093/njaf/22.3.190
- Adam, M., Urbazaev, M., Dubois, C. et Schmullius, C. (2020). Accuracy assessment of GEDI terrain elevation and canopy height estimates in European temperate forests: Influence of environmental and acquisition parameters. *Remote Sensing*, 12(23), 3948. 10.3390/rs12233948
- Ahmed, O. S., Franklin, S. E., Wulder, M. A. et White, J. C. (2015). Characterizing stand-level forest canopy cover and height using Landsat time series, samples of airborne lidar, and the Random Forest algorithm. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 101, 89-101. 10.1016/j.isprsjprs.2014.11.007
- Akinwande, M. O., Dikko, H. G. et Samson, A. (2015). Variance inflation factor: As a condition for the inclusion of suppressor variable(s) in regression analysis. *Open Journal of Statistics*, 5(07), 754–767. 10.4236/ojs.2015.57075
- Amiri, N., Yao, W., Heurich, M., Krzystek, P. et Skidmore, A. K. (2016). Estimation of regeneration coverage in a temperate forest by 3D segmentation using airborne laser scanning data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 52, 252-262. 10.1016/j.jag.2016.06.022
- Amlin, G., Ding, L., Gu, H. et Tampon, G. P. (2012). A Test of the Janzen-Connell Hypothesis in *Lithocarpus truncates*. Dans R. Harrison, L.-L. Shi et J.-X. Liu (dir.), Proceedings of the Advanced Fieldcourse in Ecology and Conservation – XTBG 2012 (p. 64-70). Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences. https://www.academia.edu/download/32718116/2012_PFS_AFEC-X_Proceedings_China-XTBG.pdf#page=68
- Amoroso, M. M. et Turnblom, E. C. (2006). Comparing productivity of pure and mixed Douglas-fir and western hemlock plantations in the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(6), 1484-1496. 10.1139/x06-042
- Andersen, H. E., Reutebuch, S. E. et McGaughey, R. J. (2006). A rigorous assessment of tree height measurements obtained using airborne lidar and conventional field methods. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 32(5), 355-366. 10.5589/m06-030

- Andreozzi, H. A., Pekins, P. J. et Kantar, L. E. (2016). Using aerial survey observations to identify winter habitat use of moose in northern Maine. *Alces*, 52, 41-53.
- Aplin, P. (2005). Remote sensing: ecology. *Progress in Physical Geography*, 29(1), 104-113. 10.1191/030913305pp437pr
- Arvola, T. F. (1970). State vs. local forest practice regulation in California. *Journal of Forestry*, 68(11), 688-91.
- Ashton, M. S. et Kelty, M. J. (2018). *The practice of silviculture: applied forest ecology* (10^e éd.). John Wiley & Sons, Inc.
- Asner, G. P. et Warner, A. S. (2003). Canopy shadow in IKONOS satellite observations of tropical forests and savannas. *Remote Sensing of Environment*, 87(4), 521-533. 10.1016/j.rse.2003.08.006
- Assmann, E. (1970). *The Principles of Forest Yield Study*. Pergamon Press.
- Awad, M. M. (2018). Forest mapping: a comparison between hyperspectral and multispectral images and technologies. *Journal of Forestry Research*, 29(5), 1395-1405. 10.1007/s11676-017-0528-y
- Badgley, G., Field, C. B. et Berry, J. A. (2017). Canopy near-infrared reflectance and terrestrial photosynthesis. *Science Advances*, 3(3), e1602244. 10.1126/sciadv.1602244
- Baigas, P., Olson, R. A., Nielson, R. M., Miller, S. N. et Lindzey, F. G. (2010). Modeling seasonal distribution and spatial range capacity approximations of moose in southeastern Wyoming. *Alces*, 46, 89-112.
- Baltsavias, E. P. (1999). Airborne laser scanning: basic relations and formulas. *Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 54, 199–214.
- Banu, T. P., Borlea, G. F. et Banu, C. (2016). The use of drones in forestry. *Journal of Environmental Science and Engineering B*, 5(11), 557-562. 10.17265/2162-5263/2016.11.007
- Bartemucci, P., Messier, C. et Canham, C. D. (2006). Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(9), 2065-2079. 10.1139/x06-088
- Bastien, Y., et Gauberville, C. (2011). *Vocabulaire forestier: écologie, gestion et conservation des espaces boisés*. Forêt privée française.

- Bataineh, M., Kenefic, L., Weiskittel, A., Wagner, R. et Brissette, J. (2013). Influence of partial harvesting and site factors on the abundance and composition of natural regeneration in the Acadian Forest of Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 306, 96-106. 10.1016/j.foreco.2013.06.016
- Bazzaz, F. A. (1998). Tropical forests in a future climate: changes in biological diversity and impact on the global carbon cycle. *Climatic Change*, 39, 3317-336. 10.1023/A:1005359605003
- Beaudet, M. et Messier, C. (1998). Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(7), 1007-1015. 10.1139/x98-077
- Becker, S., Kauffman, M. J. et Anderson, S. H. (2010). Nutritonal condition of adult female Shiras moose in northwest Wyoming. *Alces*, 46, 151-166.
- Bednorz, E. (2004). Snow cover in eastern Europe in relation to temperature, precipitation and circulation. *International Journal of Climatology*, 24(5), 591-601. 10.1002/joc.1014
- Beeman, L. E. et Pelton, M. R. (1980). Seasonal foods and feeding ecology of black bears in the Smoky Mountains. *Bears: Their Biology and Management*, 141-147. 10.2307/3872858
- Bekker, M. F. et Taylor, A. H. (2010). Fire disturbance, forest structure, and stand dynamics in montane forests of the southern Cascades, Thousand Lakes Wilderness, California, USA. *Ecoscience*, 17(1), 59-72. 10.2980/17-1-3247
- Belluco, E., Camuffo, M., Ferrari, S., Modenese, L., Silvestri, S., Marani, A. et Marani, M. (2006). Mapping salt-marsh vegetation by multispectral and hyperspectral remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 105(1), 54-67. 10.1016/j.rse.2006.06.006
- Benson, J. F., Loveless, K. M., Rutledge, L. Y. et Patterson, B. R. (2017). Ungulate predation and ecological roles of wolves and coyotes in eastern North America. *Ecological Applications*, 27(3), 718-733. 10.1002/eap.1499
- Benson, J. F. et Patterson, B. R. (2013). Moose (*Alces alces*) predation by eastern coyotes (*Canis latrans*) and eastern coyote× eastern wolf (*Canis latrans × Canis lycaon*) hybrids. *Canadian Journal of Zoology*, 91(11), 837-841. 10.1139/cjz-2013-0160
- Bergen, K. M. et Dronova, I. (2007). Observing succession on aspen-dominated landscapes using a remote sensing-ecosystem approach. *Landscape Ecology*, 22(9), 1395-1410. 10.1007/s10980-007-9119-1

- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516. 10.1890/0012-9658(2000)081[1500:SASDIT]2.0.CO;2
- Bergeron, D. H., Pekins, P. J., Jones, H. F. et Leak, W. B. (2011). Moose browsing and forest regeneration: a case study in northern New Hampshire. *Alces*, 47, 39-51.
- Bergqvist, G., Bergström, R. et Wallgren, M. (2014). Recent browsing damage by moose on Scots pine, birch and aspen in young commercial forests—effects of forage availability, moose population density and site productivity. *Silva Fennica*, 48(1), 10.14214/sf.1077
- Bergqvist, G., Wallgren, M., Jernelid, H. et Bergström, R. (2018). Forage availability and moose winter browsing in forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, 419, 170-178. 10.1016/j.foreco.2018.03.049
- Berven, K. (2011). *U.S. Forest Service northern conifer experimental forests: historical review and examples of silvicultural research applications* [Mémoire de maîtrise, University of Maine].
- Betts, M. G., Forbes, G. J., Diamond, A. W. et Taylor, P. D. (2006). Independent effects of fragmentation on forest songbirds: an organism-based approach. *Ecological Applications*, 16(3), 1076-1089. 10.1890/1051-0761(2006)016[1076:IEOFOF]2.0.CO;2
- Betts, M. G., Franklin, S. E. et Taylor, R. G. (2011). Interpretation of landscape pattern and habitat change for local indicator species using satellite imagery and geographic information system data in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10), 1821-1831. 10.1139/x03-104
- Betts, M. G., Yang, Z., Hadley, A. S., Smith, A. C., Rousseau, J. S., Northrup, J. M., Nocera, J. N., Gorelick, N. et Gerber, B. D. (2022). Forest degradation drives widespread avian habitat and population declines. *Nature, Ecology and Evolution*, 6(6), 709-719. 10.1038/s41559-022-01737-8
- Bewley, J. D. (1997). Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 9(7), 1055. 10.1105/tpc.9.7.1055
- Bi, J., Blanco, J. A., Seely, B., Kimmins, J. P., Ding, Y. et Welham, C. (2007). Yield decline in Chinese-fir plantations: a simulation investigation with implications for model complexity. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(9), 1615-1630. 10.1139/X07-018

- Bigler, C. (2003). *Growth-dependent tree mortality: ecological processes and modeling approaches based on tree-ring data* [Mémoire de doctorat, Swiss Federal Institute of Technology Zurich].
- Blumstein, D. T., Daniel, J. C. et Springett, B. P. (2004). A test of the multi-predator hypothesis: rapid loss of antipredator behavior after 130 years of isolation. *Ethology*, 110(11), 919-934. 10.1111/j.1439-0310.2004.01033.x
- Boege, K. et Marquis, R. J. (2005). Facing herbivory as you grow up: The ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(8), 441-448. 10.1016/j.tree.2005.05.001
- Bond, W. J. et Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(1), 45-51. 10.1016/S0169-5347(00)02033-4
- Borcard, D. et Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153(1-2), 51-68. 10.1016/S0304-3800(01)00501-4
- Borengasser, M., Hungate, W. S. et Watkins, R. (2007). *Hyperspectral remote sensing: principles and applications*. CRC press.
- Bose, A. K., Gessler, A., Bolte, A., Bottero, A., Buras, A., Cailleret, M., Camarera, J. J., Haeni, M., Heres, A. M., Hevia, A., Lévesque, M., Linares, J. C., Martinez-Vilalta, J., Matías, L., Menzel, A., Sánchez-Salguera, R., Saurer, M., Vennetier, M., Ziche, D. et Rigling, A. (2020). Growth and resilience responses of Scots pine to extreme droughts across Europe depend on predrought growth conditions. *Global Change Biology*, 26(8), 4521-4537. 10.1111/gcb.15153
- Boyce, M. S., Johnson, C. J., Merrill, E. H., Nielsen, S. E., Solberg, E. J. et Van Moorter, B. (2016). Can habitat selection predict abundance?. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 11-20. 10.1111/1365-2656.12359
- Boyle, S. A., Kennedy, C. M., Torres, J., Colman, K., Pérez-Estigarribia, P. E. et de la Sancha, N. U. (2014). High-resolution satellite imagery is an important yet underutilized resource in conservation biology. *PLoS One*, 9(1), e86908. 10.1371/journal.pone.0086908
- Bravo-Oviedo, A., Pretzsch, H. et del Río, M. (2018). *Dynamics, silviculture and management of mixed forests* (Vol. 31). Springer.

- Bravo, F., Fabrika, M., Ammer, C., Barreiro, S., Bielak, K., Coll, L., Fonseca, T., Kangur, A., Löf, M., Merganičová, K. Pach, M., Pretzsh, H., Stojanović, D., Schuler, L., Peric, S., Rötzer, T., del Río, M. Dodan, M. et Bravo-Oviedo, A. (2019). Modelling approaches for mixed forests dynamics prognosis. Research gaps and opportunities. *Forest Systems*, 28(1), eR002. 10.5424/fs/2019281-14342
- Breckenridge, R. P., Dakins, M., Bunting, S., Harbour, J. L. et Lee, R. D. (2012). Using unmanned helicopters to assess vegetation cover in sagebrush steppe ecosystems. *Rangeland Ecology and Management*, 65(4), 362-370. 10.2111/REM-D-10-00031.1
- Bréda, N. J. (2003). Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, 54(392), 2403–2417. 10.1093/jxb/erg263
- Breiman, L. (1996). Bagging predictors. *Machine Learning*, 24(2), 123–140.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, 45(1), 5–32. 10.1023/A:1010933404324
- Briani, D. C., Palma, A. R., Vieira, E. M. et Henriques, R. P. (2004). Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1023-1037. 10.1023/B:BIOC.0000014467.27138.0b
- Brokerhoff, E. G., Barbaro, L., Castagnyrol, B., Forrester, D. I., Gardiner, B., González-Olabarria, J. R., Lyver P. O'B., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki H., Thompson, I. D., van der Plas, F. et Jactel, H. (2017). Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 26, 3005-3035. 10.1007/s10531-017-1453-2
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Hans, J., Machler, M. et Bolker B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R Journal*, 9(2), 378-400. 10.3929/ethz-b-000240890
- Brown, L., Chen, J. M., Leblanc, S. G. et Cihlar, J. (2000). A shortwave infrared modification to the simple ratio for LAI retrieval in boreal forests: An image and model analysis. *Remote Sensing of Environment*, 71(1), 16-25. 10.1016/S0034-4257(99)00035-8
- Broxton, P. D., Dawson, N. et Zeng, X. (2016). Linking snowfall and snow accumulation to generate spatial maps of SWE and snow depth. *Earth and Space Science*, 3(6), 246-256. 10.1002/2016EA000174

- Brubaker, K. M., Johnson, Q. K. et Kaye, M. W. (2018). Spatial patterns of tree and shrub biomass in a deciduous forest using leaf-off and leaf-on lidar. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(9), 1020-1033. 10.1139/cjfr-2018-0033
- Burkholder, B. O., Harris, R. B., DeCesare, N. J., Boccadori, S. J. et Garrott, R. A. (2022). Winter habitat selection by female moose in southwestern Montana and effects of snow and temperature. *Wildlife Biology*, 2022(5), e01040. 10.1002/wlb3.01040
- Burnham, K. P. et Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2^e éd.). Springer.
- Camp, A. E. et Oliver, C. D. (2004). Forest dynamics. Dans J. Burley (dir.), *Encyclopedia of Forest Sciences* (p. 1053-1062). Elsevier.
- Campbell, M. J., Dennison, P. E., Hudak, A. T., Parham, L. M. et Butler, B. W. (2018). Quantifying understory vegetation density using small-footprint airborne lidar. *Remote Sensing of Environment*, 215, 330-342. 10.1016/j.rse.2018.06.023
- Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A. et White, P. S. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(5), 620-631. 620-63 1 10.1139/x90-084
- Caspersen, J. P. et Saprunoff, M. (2005). Seedling recruitment in a northern temperate forest: the relative importance of supply and establishment limitation. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(4), 978–989. 10.1139/x05-024
- Cassing, G., Greenberg, L. A. et Mikusiński, G. (2006). Moose (*Alces alces*) browsing in young forest stands in central Sweden: A multiscale perspective. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21(3), 221-230. 10.1080/02827580600673535
- Cățeanu, M. et Ciubotaru, A. (2021). The effect of lidar sampling density on DTM accuracy for areas with heavy forest cover. *Forests*, 12(3), 265. 10.3390/fl2030265
- Caughlin, T. T., Rifai, S. W., Graves, S. J., Asner, G. P. et Bohlman, S. A. (2016). Integrating lidar -derived tree height and Landsat satellite reflectance to estimate forest regrowth in a tropical agricultural landscape. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2(4), 190–203. 10.1002/rse2.33
- Chadwick, A. J., Goodbody, T. R., Coops, N. C., Hervieux, A., Bater, C. W., Martens, L. A., White, B. et Röeser, D. (2020). Automatic delineation and height measurement of regenerating conifer crowns under leaf-off conditions using uav imagery. *Remote Sensing*, 12(24), 4104. 10.3390/rs12244104

- Chamberlain, M. J., Conner, L. M., Leopold, B. D. et Hodges, K. M. (2003). Space use and multi-scale habitat selection of adult raccoons in central Mississippi. *The Journal of Wildlife Management*, 84(6), 334-340. 10.2307/3802775
- Chase, J. M. et Leibold, M. A. (2003). Comparing Classical and Contemporary Niche Theory. Dans J. M. Chase et M. A. Leibold (dir.), *Ecological Niches: linking classical and contemporary approaches* (p. 51-59). University of Chicago Press.
- Chastain Jr, R. A. et Townsend, P. A. (2007). Use of Landsat ETM and topographic data to characterize evergreen understory communities in Appalachian deciduous forests. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 73(5), 563-575. 10.14358/PERS.73.5.563
- Chazdon, R. L. (2007) Chance and determinism in tropical forest succession. Dans W. Carson et S. Schnitzer (dir.), *Tropical Forest Community Ecology* (p. 384-408). Blackwell Publishing.
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, 320(5882), 1458-1460. 10.1126/science.1155365
- Chazdon, R. L. (2013). Making tropical succession and landscape reforestation successful. *Journal of Sustainable Forestry*, 32(7), 649-658. 10.1080/10549811.2013.817340
- Chazdon, R. L., Broadbent, E. N., Rozendaal, D. M., Bongers, F., Zambrano, A. M. A., Aide, T. M., Balvanera, P., Becknell J. M., BOukili, V., Brancalion, P. H. S., Craven, D., Almeida-Cortex, J. S., Cabral, G. A. L., De Jong, B., Denslow, J. S., Dent, D. H., Dewalt, S. J., Dupuy, J. M., Durán, S. M., ... Poorter, L. (2016). Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances*, 2(5), e1501639. 10.1126/sciadv.15016
- Chazdon, R. L. et Uriarte, M. (2016). Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. *Biotropica*, 48(6), 709-715. 10.1111/btp.12409
- Cheeseman, A. E., Cohen, J. B., Ryan, S. J. et Whipps, C. M. (2019). Determinants of home-range size of imperiled New England cottontails (*Sylvilagus transitionalis*) and introduced eastern cottontails (*Sylvilagus floridanus*). *Canadian Journal of Zoology*, 97(6), 516-523. 10.1139/cjz-2018-0277
- Chen, F., Niu, Z., Sun, G., Wang, C. et Teng, J. (2008). Using low-spectral-resolution images to acquire simulated hyperspectral images. *International Journal of Remote Sensing*, 29(10), 2963-2980. 10.1080/01431160701408410

- Chen, Z., Gao, B. et Devereux, B. (2017). State-of-the-art: DTM generation using airborne lidar data. *Sensors*, 17(1), 150. 10.3390/s17010150
- Chevillon, G. (2007). Direct multi-step estimation and forecasting. *Journal of Economic Surveys*, 21(4), 746-785. 10.1111/j.1467-6419.2007.00518.x
- Clark, J. S. et Ji, Y. (1995). Fecundity and dispersal in plant populations: implications for structure and diversity. *The American Naturalist*, 146(1), 72-111. 10.1086/285788
- Claveau, Y., Messier, C., Comeau, P. G. et Coates, K. D. (2002). Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 458–468. 10.1139/x01-220
- Coady, J. W. (1974). Influence of snow on behavior of moose. *Naturaliste Canadien*, 101, 417-436.
- Coates, K. D., Canham, C. D., Beaudet, M., Sachs, D. L. et Messier, C. (2003). Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests. *Forest Ecology and Management*, 186(1-3), 297-310. 10.1016/S0378-1127(03)00301-3
- Cochrane, M. A. (2000). Using vegetation reflectance variability for species level classification of hyperspectral data. *International Journal of Remote Sensing*, 21(10), 2075-2087. 10.1080/01431160050021303
- Cook, E. R. et Kairiukstis, L. A. (2013). *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. Springer-Science et Business Media.
- Coops, N. C., Hilker, T., Wulder, M. A., St-Onge, B., Newnham, G., Siggins, A. et Trofymow, J. A. (2007). Estimating canopy structure of Douglas-fir forest stands from discrete-return lidar. *Trees*, 21, 295-310. 10.1007/s00468-006-0119-6
- Coops, N. C., Wulder, M. A., Culvenor, D. S. et St-Onge, B. (2004). Comparison of forest attributes extracted from fine spatial resolution multispectral and lidar data. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 30(6), 855-866. 10.5589/m04-045
- Corbane, C., Politis, P., Kempeneers, P., Simonetti, D., Soille, P., Burger, A., Pesaresi, M., Sabo, F., Syrris, V. et Kemper, T. (2020). A global cloud free pixel-based image composite from Sentinel-2 data. *Data in Brief*, 31, 105737. 10.1016/j.dib.2020.105737

- Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J. P., Dussault, C. et Waller, D. M. (2004). Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 113-147. 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725
- Courtois, R. et Beaumont, A. (2002). A preliminary assessment on the influence of habitat composition and structure on moose density in clearcuts of north-western Québec. *Alces*, 38, 167-176.
- Courtois, R., Dussault, C., Potvin, F. et Daigle, G. (2002). Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscapes. *Alces*, 38, 177-192.
- Cowen, D. J., Jensen, J. R., Hendrix, C., Hodgson, M., Schill, S. R. et Macchiaverna, F. (2000). A GIS-assisted rail construction econometric model that incorporates lidar data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 66(11), 1323-1328.
- Cumming, G. S. (2011). Spatial resilience: Integrating landscape ecology, resilience, and sustainability. *Landscape Ecology*, 26, 899-909. 10.1007/s10980-011-9623-1
- Curtis, P. G., Slay, C. M., Harris, N. L., Tyukavina, A. et Hansen, M. C. (2018). Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361(6407), 1108-1111. 10.1126/science.aau3445
- Curtis, R. O., DeBell, D. S., Harrington, C. A., Lavender, D. P. St. Clair, J. B., Tappeiner, J. C. et Walstad, J. D. (1998). *Silviculture for multiple objectives in the Douglas-fir region* (PNW-GTR-435) [Rapport technique général]. United States Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Dalla Corte, A. P., Rex, F. E., Almeida, D. R. A. D., Sanquette, C. R., Silva, C. A., Moura, M. M., Wilkinson, B., Almeyda Zambrano, A. M., da Cunha Neto, E. M., Veras, H. F. P., de Moraes, A., Klauberg, C. Mohan, M., Cardil, A. et Broadbent, E. N. (2020). Measuring individual tree diameter and height using GatorEye High-Density UAV-Lidar in an integrated crop-livestock-forest system. *Remote Sensing*, 12(5), 863. 10.3390/rs12050863
- Dalling, J. W., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J. et Hubbell, S. P. (2002). Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, 90(4), 714-727. 10.1046/j.1365-2745.2002.00706.x
- Danks, Z. D. et Porter, W. F. (2010). Temporal, spatial, and landscape habitat characteristics of moose—vehicle collisions in Western Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1229-1241. 10.1111/j.1937-2817.2010.tb01243.x
- Das, A., Battles, J., Stephenson, N. L. et van Mantgem, P. J. (2011). The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1203–1213. 10.1016/j.foreco.2010.12.035

- Dassot, M., Constant, T. et Fournier, M. (2011). The use of terrestrial lidar technology in forest science: application fields, benefits and challenges. *Annals of Forest Science*, 68, 959-974. 10.1007/s13595-011-0102-2
- Dave, C. P., Joshi, R. et Srivastava, S. S. (2015). A survey on geometric correction of satellite imagery. *The International Journal of Computer Applications*, 16(12), pp. 24-27.
- Davies, G. (2019). *Climate Change Resilience and Carbon Storage Silvicultural Prescriptions for the Acadian Forest Region* (v.1.0) [Rapport]. Community Forests International. <https://forestsinternational.org/wp-content/uploads/2021/01/CC-silvi-key-supporting-doc-v1.0-draft-22.pdf>
- Davies, A. B. et Asner, G. P. (2014). Advances in animal ecology from 3D-lidar ecosystem mapping. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(12), 681-691. 10.1016/j.tree.2014.10.005
- Dech, J. P., Robinson, L. M. et Nosko, P. (2008). Understorey plant community characteristics and natural hardwood regeneration under three partial harvest treatments applied in a northern red oak (*Quercus rubra* L.) stand in the Great Lakes-St. Lawrence forest region of Canada. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 760-773. 10.1016/j.foreco.2008.05.033
- De Jager, N. R., Pastor, J. et Hodgson, A. L. (2009). Scaling the effects of moose browsing on forage distribution, from the geometry of plant canopies to landscapes. *Ecological Monographs*, 79(2), 281-297. 10.1890/08-0149.1
- Deur, M., Gašparović, M. et Balenović, I. (2020). Tree species classification in mixed deciduous forests using very high spatial resolution satellite imagery and machine learning methods. *Remote Sensing*, 12(23), 3926. /10.3390/rs12233926
- De Vriendt, L., Barrette, M., Kolstad, A. L., Vuorinen, K., Speed, J. D., Lavoie, S. et Tremblay, J. P. (2023). Heavy browsing pressure by moose (*Alces alces*) can interfere with the objectives of ecosystem-based forest management. *Forest Ecology and Management*, 549, 121483. 10.1016/j.foreco.2023.121483
- De Vriendt, L., Thiffault, N., Royo, A. A., Barrette, M. et Tremblay, J. P. (2020). Moose browsing tends spruce plantations more efficiently than a single mechanical release. *Forests*, 11(11), 1138. 10.3390/f1111138
- Díaz-Delgado, R., Lloret, F. et Pons, X. (2003). Influence of fire severity on plant regeneration by means of remote sensing imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 24(8), 1751-1763. 10.1080/01431160210144732

- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., Wikramanayake, E., Hahn, N., Palminteri, S., Hedao, P., Noss, R., Hansen, R., Kormos, C., Martin, V., Crist, E.,... Saleem, M. (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience*, 67(6), 534-545. 10.1093/biosci/bix014
- Desgagnés, J.-F., Schneider, R. et St-Laurent, M.-H. (2022). Winter browsing in absence of an apical predator: Do high moose densities compromise tree regeneration?. *Forest Ecology and Management*, 520, 120403. 10.1016/j.foreco.2022.120403
- Dey, D. C., Knapp, B. O., Battaglia, M. A., Deal, R. L., Hart, J. L., O'Hara, K. L., Schweitzer, C. J. et Schuler, T. M. (2019). Barriers to natural regeneration in temperate forests across the USA. *New Forests*, 50, 11-40. 0.1007/s11056-018-09694-6
- Díaz-Delgado, R., Lloret, F. et Pons, X. (2003). Influence of fire severity on plant regeneration by means of remote sensing imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 24(8), 1751-1763. 10.1080/01431160210144732
- Dick, M. (1998). Pine pitch canker-the threat to New Zealand. *New Zealand Forestry*, 42(4), 30-34.
- Ditt, E. H., Mourato, S., Ghazoul, J. et Knight, J. (2010). Forest conversion and provision of ecosystem services in the Brazilian Atlantic Forest. *Land Degradation and Development*, 21(6), 591-603. 10.1002/lrd.1010
- Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K. et Willis, C. G. (2010). Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 293-319. 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715
- Downing, A. K. et Gagnon, J. L. (2018). *So You Want To Sell Timber* (ANR-154P). Virginia Cooperative Extension.
https://www.pubs.ext.vt.edu/content/dam/pubs_ext_vt_edu/ANR/ANR-154/ANR-154.pdf
- Dracup, E. C., Keppie, D. M. et Forbes, G. J. (2015). Woodland mouse and vole response to increased structural diversity following midrotation commercial thinning in spruce plantations. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(8), 1121-1131.
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0472>
- Drake, J. B., Knox, R. G., Dubayah, R. O., Clark, D. B., Condit, R., Blair, J. B. et Hofton, M. (2003). Above-ground biomass estimation in closed canopy neotropical forests using lidar remote sensing: Factors affecting the generality of relationships. *Global Ecology and Biogeography*, 12(2), 147-159. 10.1046/j.1466-822X.2003.00010.x

- Dray, S., Legendre, P. et Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: A comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, 196(3-4), 483-493. 10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015
- Drummond, M. A. et Loveland, T. R. (2010). Land-use pressure and a transition to forest-cover loss in the eastern United States. *BioScience*, 60(4), 286-298. 10.1525/bio.2010.60.4.7
- Drury, W. H. et Nisbet, I. C. (1973). Succession. *Journal of the Arnold arboretum*, 54(3), 331-368.
- Du, L. et Pang, Y. (2024). Identifying Regenerated Saplings by Stratifying Forest Overstory Using Airborne LiDAR Data. *Plant Phenomics*, 6, 0145. 10.34133/plantphenomics.0145
- Duchemin, B. (1999). NOAA/AVHRR bidirectional reflectance: modeling and application for the monitoring of a temperate forest. *Remote Sensing of Environment*, 67(1), 51-67. 10.1016/S0034-4257(98)00080-7
- Duchesneau, R., Lesage, I., Messier, C. et Morin, H. (2001). Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. *Forest Ecology and Management*, 140(2-3), 215-225. 10.1016/S0378-1127(00)00281-4
- Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Laffite, J.-D. et Moares, C. (2002). Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83(11), 2978–2984. 10.1890/0012-9658(2002)083[2978:IIOPLU]2.0.CO;2
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J. P. et Girard, I. (2005). Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*, 83(11), 1431-1437. 10.1139/z05-140
- Dussault, C., Poulin, M., Courtois, R. et Ouellet, J.-P. (2006). Temporal and spatial distribution of moose-vehicle accidents in the Laurentides Wildlife Reserve, Quebec, Canada. *Wildlife Biology*, 12(4), 415-425. 10.2981/0909-6396(2006)12[415:TASDOM]2.0.CO;2
- Dyderski, M. K. et Jagodziński, A. M. (2020). Impact of invasive tree species on natural regeneration species composition, diversity, and density. *Forests*, 11(4), 456. 10.3390/f11040456
- Dyer, S. J., O'Neill, J. P., Wasel, S. M. et Boutin, S. (2002). Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 80(5), 839-845. 10.1139/z02-060

- Eccard, J. A. et Liesenjohann, T. (2008). Foraging decisions in risk-uniform landscapes. *PLoS One*, 3(10), e3438. 10.1371/journal.pone.0003438
- Ecological Stratification Working Group. (1996). *A national ecological framework for Canada* [Rapport]. Centre for Land and Biological, Resources Research, Research Branch, Agriculture and Agri-Food Canada.
<https://sis.agr.gc.ca/cansis/publications/manuals/1996/index.html>
- Edenius, L. et Ericsson, G. (2015). Effects of ungulate browsing on recruitment of aspen and rowan: A demographic approach. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30(4), 283-288. 10.1080/02827581.2014.999823
- Ehbrecht, M., Seidel, D., Annighöfer, P., Kreft, H., Köhler, M., Zemp, D. C., Puettmann, K., Nilus, R., Babweteera, F., Willim, K., Stiers, M., Soto, D., Boehmer, H. J., Fisichelli, N., Burnett, M., Juday, G., Stephens, S. L. et Ammer, C. (2021). Global patterns and climatic controls of forest structural complexity. *Nature Communications*, 12(1), 519. 10.1038/s41467-020-20767-z
- Eklundh, L., Hall, K., Eriksson, H., Ardö, J. et Pilesjö, P. (2003). Investigating the use of Landsat thematic mapper data for estimation of forest leaf area index in southern Sweden. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 29(3), 349-362. 10.5589/m03-004
- Eldegard, K., Lyngved, J. T. et Hjeljord, O. (2012). Coping in a human-dominated landscape: Trade-off between foraging and keeping away from roads by moose (*Alces alces*). *European Journal of Wildlife Research*, 58, 969-979. 10.1007/s10344-012-0640-4
- Elemans, M. (2004) Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 26, 197–202
 10.1016/j.actao.2004.05.003
- Elias, S. P. (2019). *Blacklegged Tick (*Ixodes Scapularis*) Distribution in Maine, USA, as Related to Climate Change, Whitetailed Deer, and the Landscape* [Mémoire de doctorat, University of Maine].
- Engelman, H. M. et Nyland, R. D. (2006). Interference to hardwood regeneration in northeastern North America: Assessing and countering ferns in northern hardwood forests. *Northern Journal of Applied Forestry*, 23(3), 166-175. 10.1093/njaf/23.3.166
- Eriksson, H. M., Eklundh, L., Kuusk, A. et Nilson, T. (2006). Impact of understory vegetation on forest canopy reflectance and remotely sensed LAI estimates. *Remote Sensing of Environment*, 103(4), 408-418. 10.1016/j.rse.2006.04.005

ESRI. (2019). *ArcGIS Desktop* (Version 10.6) [Logiciel de SIG]. Environmental Systems Research Institute.

Estornell, J., Ruiz, L. A., Velázquez-Martí, B. et Hermosilla, T. (2011). Analysis of the factors affecting lidar DTM accuracy in a steep shrub area. *International Journal of Digital Earth*, 4(6), 521–538. 10.1080/17538947.2010.533201

Estrella, E. H., Grottsch, P., Gilerson, A., Malinowski, M. et Ahmed, S. (2020). Blue band reflectance uncertainties in coastal waters and their impact on retrieval algorithms. *Ocean Sensing and Monitoring XII*, 11420, 17-29. 10.1117/12.2559895

Eva, H. et Lambin, E. F. (2000). Fires and land-cover change in the tropics: a remote sensing analysis at the landscape scale. *Journal of Biogeography*, 27(3), 765-776. 10.1046/j.1365-2699.2000.00441.x

Falkowski, M. J., Smith, A. M., Gessler, P. E., Hudak, A. T., Vierling, L. A. et Evans, J. S. (2008). The influence of conifer forest canopy cover on the accuracy of two individual tree measurement algorithms using lidar data. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 34(2), S338-S350. 10.5589/m08-055

Falkowski, M. J., Evans, J. S., Martinuzzi, S., Gessler, P. E. et Hudak, A. T. (2009). Characterizing forest succession with lidar data: An evaluation for the Inland Northwest, USA. *Remote Sensing of Environment*, 113(5), 946-956. 10.1016/j.rse.2009.01.003

FAO. (2020). *Global Forest Resources Assessment 2000: Key Findings* [FAO Forestry Paper]. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
<https://doi.org/10.4060/ca8753en>

Fastie, C. L. (1995). Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology*, 76(6), 1899-1916. 10.2307/1940722

Fazal, S. (2008). *GIS basics*. New Age International.

Fekety, P. A., Sadak, R. B., Sauder, J. D., Hudak, A. T. et Falkowski, M. J. (2019). Predicting forest understory habitat for Canada lynx using lidar data. *Wildlife Society Bulletin*, 43(4), 619-629. 10.1002/wsb.1018

Feldpausch, T. R., Prates - Clark, C. D. C., Fernandes, E. C. et Riha, S. J. (2007). Secondary forest growth deviation from chronosequence predictions in central Amazonia. *Global Change Biology*, 13(5), 967-979. 10.1111/j.1365-2486.2007.01344.x

Fenner, M. et Thompson, K. (2005). *The ecology of seeds*. Cambridge University Press.

- Ferraz, A., Bretar, F., Jacquemoud, S., Gonçalves, G., Pereira, L., Tomé, M. et Soares, P. (2012). 3-D mapping of a multi-layered Mediterranean forest using ALS data. *Remote Sensing of Environment*, 121, 210-223. 10.1016/j.rse.2012.01.020
- Filoso, S., Bezerra, M. O., Weiss, K. C. et Palmer, M. A. (2017). Impacts of forest restoration on water yield: A systematic review. *PloS One*, 12(8), 10.1371/journal.pone.0183210
- Filotas, E., Parrott, L., Burton, P. J., Chazdon, R. L., Coates, K. D., Coll, L., Haeussler, S., Martin, K., Nocentini, S., Puettmann, K. J., Putz, F. E., Simard, S. W. et Messier, C. (2014). Viewing forests through the lens of complex systems science. *Ecosphere*, 5(1), 1-23. 10.1890/ES13-00182.1
- Finzi, A. C. et Canham, C. D. (2000). Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management*, 131(1-3), 153-165. 10.1016/S0378-1127(99)00206-6
- Fiorella, M. et Ripple, W. J. (1995). Determining successional stage of temperate coniferous forests with Landsat satellite data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 59, 239-246.
- Fischer, F. K., Kistler, M., Brandhuber, R., Maier, H., Treisch, M. et Auerswald, K. (2018). Validation of official erosion modelling based on high-resolution radar rain data by aerial photo erosion classification. *Earth Surface Processes and Landforms*, 43(1), 187-194. 10.1002/esp.4216
- Fisichelli, N. A., Frelich, L. E. et Reich, P. B. (2014). Temperate tree expansion into adjacent boreal forest patches facilitated by warmer temperatures. *Ecography*, 37(2), 152-161. 10.1111/j.1600-0587.2013.00197.x
- Fontaine, J. B., Donato, D. C., Robinson, W. D., Law, B. E. et Kauffman, J. B. (2009). Bird communities following high-severity fire: response to single and repeat fires in a mixed-evergreen forest, Oregon, USA. *Forest Ecology and Management*, 257(6), 1496-1504. 10.1016/j.foreco.2008.12.030
- Fontes, L., Bontemps, J. D., Bugmann, H., Van Oijen, M., Gracia, C., Kramer, K., Lindner, M., Rötzer, T. et Skovsgaard, J. P. (2010). Models for supporting forest management in a changing environment. *Forest Systems*, 19, 8-29.
- Franklin, C. M. et Harper, K. A. (2016). Moose browsing, understorey structure and plant species composition across spruce budworm-induced forest edges. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 524-534. 10.1111/jvs.12385

- Franklin, J. F., Spies, T. A., Van Pelt, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keetin, W. S., Shaw, D. C., Bible, K. et Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 399-423. 10.1016/S0378-1127(01)00575-8
- Franklin, S. E. (2001). *Remote sensing for sustainable forest management*. CRC press.
- Franklin, S. E. et Ahmed, O. S. (2017). Deciduous tree species classification using object-based analysis and machine learning with unmanned aerial vehicle multispectral data. *International Journal of Remote Sensing*, 39, 1–10. 10.1080/01431161.2017.1363442
- Fraver, S., White, A. S. et Seymour, R. S. (2009) Natural disturbance in an old-growth landscape of northern Maine, USA. *Journal of Ecology*, 97, 289–298. 10.1111/j.1365-2745.2008.01474.x
- Friedl, M., Strahler, A., Zhang, X. et Hodges, J. (2002, Juin). The MODIS land cover product: multi-attribute mapping of global vegetation and land cover properties from time series MODIS data. Dans *IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium*, 6, (p. 3199-3201). 10.1109/IGARSS.2002.1027129
- Fuller, T. K. et DeStefano, S. (2003). Relative importance of early-successional forests and shrubland habitats to mammals in the northeastern United States. *Forest Ecology and Management*, 185(1-2), 75-79. 10.1016/S0378-1127(03)00247-0
- Gaffney, M. M. (1960). *Concepts of financial maturity of timber and other assets* (62) [A.E. Information Series]. Department of Agricultural Economics, North Carolina State College. https://masongaffney.org/publications/A1-1957_Financial_Maturity_of_Timber_final_unrepaginated.pdf
- Gagnon, M., Lesmerises, F. et S-Laurent, M. H. (2024). Temporal variations in female moose responses to roads and logging in the absence of wolves. *Ecology and Evolution*, 14(2), e10909. 10.1002/ece3.10909
- García, D. (2001). Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, 12(6), 839-848. 10.2307/3236872
- García, D. et Houle, G. (2005). Fine-scale spatial patterns of recruitment in red oak (*Quercus rubra*): what matters most, abiotic or biotic factors?. *Ecoscience*, 12, 223-235.

- García-Marmolejo, G., Chapa-Vargas, L., Weber, M. et Huber-Sannwald, E. (2015). Landscape composition influences abundance patterns and habitat use of three ungulate species in fragmented secondary deciduous tropical forests, Mexico. *Global Ecology and Conservation*, 3, 744-755. 10.1016/j.gecco.2015.03.009
- Gasaway, W. C., DuBois, S. D., Reed, D. J. et Harbo, S. J. (1986). Estimating moose population parameters from aerial surveys (22) [Biological Papers]. University of Alaska. <https://scholarworks.alaska.edu/handle/11122/1498>
- Genuer, R., Poggi, J.-M. et Tuleau-Malot, C. (2015). VSURF: an R package for variable selection using random forests. *The R Journal*, 7(2), 19–33. 10.2307/4003157
- George, L. O. et Bazzaz, F. A. (1999). The fern understory as an ecological filter: Growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology*, 80(3), 846-856. 10.1890/0012-9658(1999)080[0846:TFUAAE]2.0.CO;2
- Gicquel, M., Sand, H., Måansson, J., Wallgren, M. et Wikrenros, C. (2020). Does recolonization of wolves affect moose browsing damage on young Scots pine?. *Forest Ecology and Management*, 473, 118298. 10.1016/j.foreco.2020.118298
- Gingrich, S. F. (1971). *Management of young and intermediate stands of upland hardwoods* (NE-195) [Article de recherche]. United States Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- Gitelson, A. A., Kaufman, Y. J., Stark, R. et Rundquist, D. (2002). Novel algorithms for remote estimation of vegetation fraction. *Remote Sensing of Environment*, 80(1), 76-87. 10.1016/S0034-4257(01)00289-9
- Gómez-Aparicio, L., Canham, C. D. et Martin, P. H. (2008). Neighbourhood models of the effects of the invasive Acer platanoides on tree seedling dynamics: linking impacts on communities and ecosystems. *Journal of Ecology*, 96(1), 78-90. 10.1111/j.1365-2745.2007.01317.x
- Gong, P., Biging, G. S. et Standiford, R. (2000). Use of digital surface model for hardwood rangeland monitoring. *Journal of Range Management*, 53, 622–626. 10.2307/4003157
- Gonsamo, A. et Pellikka, P. (2012). The sensitivity based estimation of leaf area index from spectral vegetation indices. *Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 70, 15-25. 10.1016/j.isprsjprs.2012.03.009

Good, N. F. et Good, R.E. (1972). Population dynamics of tree seedlings and saplings in a mature eastern hardwood forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 172-178. 10.2307/2484571

Goodbody, T. R., Coops, N. C., Hermosilla, T., Tompalski, P., McCartney, G. et MacLean, D. A. (2018). Digital aerial photogrammetry for assessing cumulative spruce budworm defoliation and enhancing forest inventories at a landscape-level. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 142, 1-11. 10.1016/j.isprsjprs.2018.05.012

Götmark, F., Fridman, J., Kempe, G. et Norden, B. (2005). Broadleaved tree species in conifer-dominated forestry: regeneration and limitation of saplings in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 214(1-3), 142-157. 10.1016/j.foreco.2005.04.001

Gough, C. M., Atkins, J. W., Fahey, R. T., Hardiman, B. S. et LaRue, E. A. (2020). Community and structural constraints on the complexity of eastern North American forests. *Global Ecology and Biogeography*, 29(12), 2107-2118. 10.1111/geb.13180

Gouvenain, R. C. de, et Silander, J. (2017). Temperate forests. Dans P. G. Leiman et N. M. I. Taylor (dir.), *Reference module in life sciences*. Elsevier.

Govender, M., Chetty, K. et Bulcock, H. (2007). A review of hyperspectral remote sensing and its application in vegetation and water resource studies. *Water Sa*, 33(2), 145-151. 10.10520/EJC116430

Greaves, H. E., Vierling, L. A., Eitel, J. U., Boelman, N. T., Magney, T. S., Prager, C. M. et Griffin, K. L. (2017). Applying terrestrial lidar for evaluation and calibration of airborne lidar-derived shrub biomass estimates in Arctic tundra. *Remote Sensing Letters*, 8(2), 175-184. 10.1080/2150704X.2016.1246770

Grebner, D.L., Bettinger, P. et Siry, J.P. (2013). *Introduction to Forestry and Natural Resources*. Academic Press.

Greene, D. F., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I. et Simard, M. J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 824-839. 10.1139/x98-112

Greenberg, C. H. (2002). Response of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) to coarse woody debris and microsite use in southern Appalachian treefall gaps. *Forest Ecology and Management*, 164(1-3), 57-66. 10.1016/S0378-1127(01)00588-6

- Grime, J. P. et Hillier, S. H. (1992). The contribution of seed-ling regeneration to the structure and dynamics of plant communities and larger units of landscape. Dans M. Fenner (dir.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52(1), 107-145. 10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x
- Günlü, A., Ercanlı, I., Başkent, E. Z. et Çakır, G. (2014). Estimating aboveground biomass using Landsat TM imagery: A case study of Anatolian Crimean pine forests in Turkey. *Annals of Forest Research*, 57(2), 289-298. 0.15287/afr.2014.278
- Günlü, A., Ercanlı, İ., Keleş, S. et Anlar, H. C. (2015). Modelling of stand volume and tree density using Spot-4 satellite image: a case study in Devrez planning unit. *International Journal of Global Warming*, 7(4), 454-465. 10.1504/IJGW.2015.070047
- Guo, Y., Zhao, P., Zhou, Z., Yi, J., Chai, Y. et Yue, M. (2020). Coexistence of three common species in a temperate mixed forest: Linking seedling microhabitats and functional traits. *Forest Ecology and Management*, 465, 118057. 10.1016/j.foreco.2020.118057
- Haara, A. et Korhonen, K. T. (2004). Reliability of pattern-based assessment. *Forest Science Journal*, 4, 489-508. 10.14214/ma.5667
- Hadi, H., Korhonen, L., Hovi, A., Rönnholm, P. et Rautiainen, M. (2016). The Accuracy of Large-Area Forest Canopy Cover Estimation Using Landsat in Boreal Region. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 53, 118–127. doi:10.1016/j.jag.2016.08.009.
- Hadi, H. et Rautiainen, M. (2018). A study on the drivers of canopy reflectance variability in a boreal forest. *Remote Sensing Letters*, 9(7), 666–675. 10.1080/2150704X.2018.1458344
- Hall, D. B. (2000). Zero-inflated Poisson and binomial regression with random effects: A case study. *Biometrics*, 56(4), 1030-1039. 10.1111/j.0006-341X.2000.01030.x
- Hall, R. J., Peddle, D. R. et Klita, D. L. (2000). Mapping conifer understory within boreal mixedwoods from Landsat TM satellite imagery and forest inventory information. *The Forestry Chronical*, 76(6), 887-902. 10.5558/tfc76887-6

- Halme, E., Pellikka, P. et Mottus, M. (2019). Utility of hyperspectral compared to multispectral remote sensing data in estimating forest biomass and structure variables in Finnish boreal forest. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 83, 101942. 10.1016/j.jag.2019.101942
- Hammerschlag, N., Fallows, C., Meijer, M., Seakamela, S. M., Orndorff, S., Kirkman, S., Kotze, D. et Creel, S. (2022). Loss of an apex predator in the wild induces physiological and behavioural changes in prey. *Biology Letters*, 18(1), 20210476. 10.1098/rsbl.2021.0476
- Hammond, P. C. et Miller, J. C. (1998). Comparison of the biodiversity of Lepidoptera within three forested ecosystems. *Annals of the Entomological Society of America*, 91(3), 323-328. 10.1093/aesa/91.3.323
- Hanberry, B. B. et Nowacki, G. J. (2016). Oaks were the historical foundation genus of the east-central United States. *Quaternary Science Reviews*, 145, 94-103. 10.1016/j.quascirev.2016.05.037
- Hankin, L. E. et Bisbing, S. M. (2021). Let it snow? Spring snowpack and microsite characterize the regeneration niche of high-elevation pines. *Journal of Biogeography*, 48(8), 2068-2084. 10.1111/jbi.14136
- Hannah, P. R. (1988). *Vegetative propagation of yellow birch from stem cuttings* [Tree planter's notes]. United States Department of Agriculture, Forest Service.
- Hannah, P. R. (1991). Regeneration of northern hardwoods in the northeast with the shelterwood method. *Northern Journal of Applied Forestry*, 8(3), 99-104. 10.1093/njaf/8.3.99
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thieu, D., Stehman, S. V., Goets, S. J., Leaveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O. et Townshend, J. R. G. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342(6160), 850-853. 10.1126/science.1244693
- Hanson, J. J., Lorimer, C. G. et Halpin, C. R. (2011). Predicting long-term sapling dynamics and canopy recruitment in northern hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(5), 903–919. 10.1139/x11-014
- Hansson, L. (1994). Vertebrate distributions relative to clear-cut edges in a boreal forest landscape. *Landscape Ecology*, 9, 105-115. 10.1007/BF00124377
- Härkönen, S. et Heikkilä, R. (1999). Use of pellet group counts in determining density and habitat use of moose (*Alces alces*) in Finland. *Wildlife Biology*, 5(4), 233-239. 10.2981/wlb.1999.028

- Harmon, M. E. et Hua, C. (1991). Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. *BioScience*, 41(9), 604-610. 10.2307/1311697
- Harper, R., Hernández, G., Arseneault, J., Bryntesen, M., Enebak, S. et Overton, R. (2013). Forest nursery seedling production in the United States—Fiscal year 2012 (56,2) [Treee Planter's Note]. United States Department of Agriculture, Forest Service, Forest Resource Analyst.
- Hartig, F. et Hartig, M. F. (2017). Package ‘DHARMA’. R package.
- Hasegawa, K., Izumi, T., Matsuyama, H., Kajiwara, K. et Honda, Y. (2018). Seasonal change of bidirectional reflectance distribution function in mature Japanese larch forests and their phenology at the foot of Mt. Yatsugatake, central Japan. *Remote Sensing of Environment*, 209, 524-539. 10.1016/j.rse.2017.12.031
- Hastie, T. J., Tibshirani, R. J. et Friedman, J. H. (2001). *The elements of statistical learning: data mining, inference, and prediction*. Springer.
- Healy, C., Pekins, P. J., Kantar, L., Congalton, R. G. et Atallah, S. (2018). Selective habitat use by moose during critical periods in the winter tick life cycle. *Alces*, 54, 85-100.
- Heikkilä, R. (1990). Effect of plantation characteristics on moose browsing on Scots pine. *Silva Fennica*, 24. 341-351.
- Heikkilä, R. et Härkönen, S. (1996). Moose browsing in young Scots pine stands in relation to forest management. *Forest Ecology and Management*, 88, 179-186. 10.1016/S0378-1127(96)03823-6
- Heikkilä, R., Hokkanen, P., Kooiman, M., Ayguney, N. et Bassoulet, C. (2003). The impact of moose browsing on tree species composition in Finland. *Alces*, 39, 203-213. 10.1016/j.foreco.2015.03.045
- Heitzman, E., Pregitzer, K. S. et Miller, R. O. (1997). Origin and early development of northern white-cedar stands in northern Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(12), 1953-1961. 10.1139/x97-157
- Hennigar, C., Weiskittel, A., Allen, H. L. et MacLean, D. A. (2016). Development and evaluation of a biomass increment based index for site productivity. *Canadian Journal of Forest Research*, 47(3), 400-410. 10.1139/cjfr-2016-0330
- Herfindal, I., Tremblay, J. P., Hester, A. J., Lande, U. S. et Wam, H. K. (2015). Associational relationships at multiple spatial scales affect forest damage by moose. *Forest Ecology and Management*, 348, 97-107. 10.1016/j.foreco.2015.03.045

Heyborne, W. H., Miller, J. C. et Parsons, G. L. (2003). Ground dwelling beetles and forest vegetation change over a 17-year-period, in western Oregon, USA. *Forest Ecology and Management*, 179(1-3), 123-134. 10.1016/S0378-1127(02)00490-5

Heyder, U., Schaphoff, S., Gerten, D. et Lucht, W. (2011). Risk of severe climate change impact on the terrestrial biosphere. *Environmental Research Letters*, 6(3), 034036. 10.1088/1748-9326/6/3/034036

Heynen, N. C. et Lindsey, G. (2003). Correlates of urban forest canopy cover: implications for local public works. *Public Works Management & Policy*, 8(1), 33-47. 10.1177/1087724X03008001

Hilker, T., van Leeuwen, M., Coops, N. C., Wulder, M. A., Newnham, G. J., Jupp, D. L. et Culvenor, D. S. (2010). Comparing canopy metrics derived from terrestrial and airborne laser scanning in a Douglas-fir dominated forest stand. *Trees*, 24, 819-832. 10.1007/s00468-010-0452-7

Hill, R. A. et Broughton, R. K. (2009). Mapping the understorey of deciduous woodland from leaf-on and leaf-off airborne lidar data: A case study in lowland Britain. *Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 64(2), 223-233. 10.1016/j.isprsjprs.2008.12.004

Hilt, D. E. (1985). Species composition of young central hardwood stands that developed after clearcutting. Dans J. O. Dawson et K. A. Majerus (dir.), *Conference Proceedings of the 5th Central Hardwood Forest in Urbana-Champaign, United States, April 15-17, 1985* (p. 11-14).

Hishe, H., Giday, K., Van Orshoven, J., Muys, B., Taheri, F., Azadi, H., Feng, L. Zamani, O., Mirzaei, M. et Witlox, F. (2021). Analysis of land use land cover dynamics and driving factors in Desa'a forest in Northern Ethiopia. *Land Use Policy*, 101, 105039. 10.1016/j.landusepol.2020.105039

Holmgren, J. (2004). Prediction of tree height, basal area and stem volume in forest stands using airborne laser scanning. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19(6), 543-553. 0.1080/02827580410019472

Hooker, G. (2004). *Diagnostics and extrapolation in machine learning* [Mémoire de doctorat, Stanford University].

Hopkinson, C. et Chasmer, L. 2009. Testing lidar models of fractional cover across multiple forest ecozones. *Remote Sensing of Environment*, 113(1), 275-288. 10.1016/j.rse.2008.09.012

- Hopkinson, C., Chasmer, L. E., Sass, G., Creed, I. F., Sitar, M., Kalbfleisch, W. et Treitz, P. (2005). Vegetation class dependent errors in lidar ground elevation and canopy height estimates in a boreal wetland environment. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 31(2), 191–206. 10.5589/m05-007
- Hosmer, D. W. et Lemeshow, S. (2000). Applied logistic regression (2^e éd.). Wiley.
- Hosonuma, N., Herold, M., De Sy, V., De Fries, R. S., Brockhaus, M., Verchot, L., Angelsen, A. et Romijn, E. (2012). An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries. *Environmental Research Letters*, 7(4), 044009. 10.1088/1748-9326/7/4/044009
- Howe, H. F. (2016). Making dispersal syndromes and networks useful in tropical conservation and restoration. *Global Ecology and Conservation*, 6, 152-178. 10.1016/j.gecco.2016.03.002
- Hoy, E. E., French, N. H., Turetsky, M. R., Trigg, S. N. et Kasischke, E. S. (2008). Evaluating the potential of Landsat TM/ETM+ imagery for assessing fire severity in Alaskan black spruce forests. *International Journal of Wildland Fire*, 17(4), 500-514. 10.1071/WF08107
- Hruska, R., Mitchell, J., Anderson, M. et Glenn, N. F. (2012). Radiometric and geometric analysis of hyperspectral imagery acquired from an unmanned aerial vehicle. *Remote Sensing*, 4(9), 2736-2752. 10.3390/rs4092736
- Hu, H., Huang, Y., Da, X., Zhang, H., Ni, L. et Pan, Y. (2020). Optimization of energy management for UAV-enabled cognitive radio. *IEEE Wireless Communications Letters*, 9(9), 1505-1508. 10.1109/LWC.2020.2995226
- Hudak, A. T., Crookston, N. L., Evans, J. S., Falkowski, M. J., Smith, A. M., Gessler, P. E. et Morgan, P. (2006). Regression modeling and mapping of coniferous forest basal area and tree density from discrete-return lidar and multispectral satellite data. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 32(2), 126-138. 10.5589/m06-007
- Hubáček, M., Kovářík, V. et Kratochvíl, V. (2016). Analysis of influence of terrain relief roughness on DEM accuracy generated from lidar in the Czech Republic territory. *International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, XLI-B4, 25–30. 10.5194/isprs-archives-XLI-B4-25-2016
- Humboldt State Geospatial Online. (2014). *Nature and False Color Composites*. Goesspatial Lessons. https://gsp.humboldt.edu/olm/Courses/GSP_216/lessons/composites.html
- Hurt, G. C. et Pacala, S. W. (1995). The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology*, 176(1), 1-12. 10.1006/jtbi.1995.0170

- Hyde, P., Dubayah, R., Walker, W., Blair, J. B., Hofton, M. et Hunsaker, C. (2006). Mapping forest structure for wildlife habitat analysis using multi-sensor (lidar, SAR/InSAR, ETM+, Quickbird) synergy. *Remote Sensing of Environment*, 102(1-2), 63-73. 10.1016/j.rse.2006.01.021
- Hyvönen, P. et Korhonen, K. T. (2003). Metsävaratiedon jatkuva ajantasaisitus yksityismetsissä. *Metsätieteen aikakauskirja*, 5679. 10.14214/ma.5679
- Hyppä, J., Hyppä, H., Maltamo, M., Yu, X., Ahokas, E. et Pyysalo, U. (2003). Laser scanning of forest resources-some of the Finnish experience. Dans J. Hyppä, E. Naesset, H. Olsson, T. G. Phalén et H. Reese (dir.), *Proceedings of the Scandlaser Scientific Workshop on Airborne Laser Scanning of Forest in Umeå, Sweden, September 3-4, 2003* (p. 53-59).
- Im, J. et Jensen, J. R. (2005). A change detection model based on neighborhood correlation image analysis and decision tree classification. *Remote Sensing of Environment*, 99(3), 326-340. 10.1016/j.rse.2005.09.008
- Imangholiloo, M., Saarinen, N., Holopainen, M., Yu, X., Hyppä, J. et Vastaranta, M. (2020). Using leaf-off and leaf-on multispectral airborne laser scanning data to characterize seedling stands. *Remote Sensing*, 12(20), 3328. 10.3390/rs12203328
- Imangholiloo, M., Saarinen, N., Markelin, L., Rosnell, T., Näsi, R., Hakala, T., Honkavaara, E., Holopainen, M., Hyppä, J. et Vastaranta, M. (2019). Characterizing seedling stands using leaf-off and leaf-on photogrammetric point clouds and hyperspectral imagery acquired from unmanned aerial vehicle. *Forests*, 10(5), 415. 10.3390/f10050415
- Jack, S. B. et McIntyre, R. K. (2017). Restoring and managing the overstory: an ecological forestry approach. Dans L. K. Kirkman et S. B. Jack (dir.), *Ecological restoration and management of longleaf pine forests* (1^{ère} éd., p. 175-206). CRC Press. 10.1201/9781315152141
- Jaiswal, R. K., Mukherjee, S., Raju, K. D. et Saxena, R. (2002). Forest fire risk zone mapping from satellite imagery and GIS. *International Journal of Applied Earth Observation*, 4(1), 1-10. 10.1016/S0303-2434(02)00006-5
- Jakubowski, M. K., Guo, Q. et Kelly, M. (2013). Tradeoffs between lidar pulse density and forest measurement accuracy. *Remote Sensing of Environment*, 130, 245-253. 10.1016/j.rse.2012.11.024
- Janse-ten Klooster, S. H., Thomas, E. J. P. et Sterck, F.J. (2007). Explaining interspecific differences in sapling growth and shade tolerance in temperate forests. *Journal of Ecology*, 95, 1250–1260. 10.1111/j.1365-2745.2007.01299.x

- Jelaska, S. D., Antonić, O., Božić, M., Križan, J. et Kušan, V. (2006). Responses of forest herbs to available understory light measured with hemispherical photographs in silver fir-beech forest in Croatia. *Ecological Modelling*, 194(1-3), 209-218. 10.1016/j.ecolmodel.2005.10.013
- Jennings, S., Brown, N. et Sheil, D. (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72(1), 59–74. 10.1093/forestry/72.1.59
- Jensen, J. L., Humes, K. S., Vierling, L. A. et Hudak, A. T. (2008). Discrete return lidar-based prediction of leaf area index in two conifer forests. *Remote Sensing of Environment*, 112(10), 3947–3957. 10.1016/j.rse.2008.07.001
- Jeuck, J. et Barbon, R. (2019). Cutting at financial maturity: Maximizing the Economic Return of your woodland [Woodland Owner Notes].
<https://content.ces.ncsu.edu/cutting-at-financial-maturity-maximizing-the-economic-return-of-your-woodland>
- Jiang, G., Ma, J., Zhang, M. et Stott, P. (2009). Multiple spatial-scale resource selection function models in relation to human disturbance for moose in northeastern China. *Ecological Research*, 24, 423-440. 10.1007/s11284-008-0519-8
- Jin, D., Qi, J., Huang, H. et Li, L. (2021). Combining 3D radiative transfer model and convolutional neural network to accurately estimate forest canopy cover from very high-resolution satellite images. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 14, 10953-10963.
10.1109/JSTARS.2021.3122509
- John, R., Chen, J., Giannico, V., Park, H., Xiao, J., Shirkey, G., Ouyang, Z., Shao, C., Laforteza, R. et Qi, J. (2018). Grassland canopy cover and aboveground biomass in Mongolia and Inner Mongolia: Spatiotemporal estimates and controlling factors. *Remote Sensing of Environment*, 213, 34-48. 10.1016/j.rse.2018.05.002
- Johnson, E. A. et Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11(5), 419-431. 10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x
- Joseph, G. (2005). *Fundamentals of remote sensing* (2^e éd.). Universities Press.
- Jakubowski, M. K., Guo, Q. et Kelly, M. (2013). Tradeoffs between lidar pulse density and forest measurement accuracy. *Remote Sensing of Environment*, 130, 245-253. 10.1016/j.rse.2012.11.024
- Juchheim, J., Ammer, C., Schall, P. et Seidel, D. (2017). Canopy space filling rather than conventional measures of structural diversity explains productivity of beech stands. *Forest Ecology and Management*, 395, 19-26. 10.1016/j.foreco.2017.03.036

- Kane, V. et McGaughey, R. (s. d.). [Illustration d'un nuage de points lidar].
<https://www.hammermissions.com/post/key-benefits-of-using-the-zenmuse-11-payload-with-dji-m300>
- Kanoti, K. G. (2005). *Factors influencing the germination, emergence, and early survival of boreal, temperate and exotic Acadian forest tree species in central Maine* [Mémoire de maîtrise, University of Maine].
- Kantar, L. E. (2011). Broccoli and moose, not always best served together: implementing a controlled moose hunt in Maine. *Alces*, 47, 83-90.
- Katila, M. (2006). Empirical errors of small area estimates from the multisource national forest inventory in eastern Finland. *Silva Fennica*, 40(4), 729-742.
- Kaya, A., Bettinger, P., Boston, K., Akbulut, R., Ucar, Z., Siry, J., Merry, K. et Cieszewski, C. (2016). Optimisation in forest management. *Current Forestry Reports*, 2, 1-17. 10.1007/s40725-016-0027-y
- Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C. et Garnier, E. (2006). Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 20(1), 21-30. 10.1111/j.1365-2435.2006.01080.x
- Kelly, N. et Di Tommaso, S. (2015). Mapping forests with lidar provides flexible, accurate data with many uses. *California Agriculture*, 69(1), 14-20. 10.3733/ca.v069n01p14
- Kelty, M. J. et Nyland, R. D. (1981). Regenerating Adirondack northern hardwoods by shelterwood cutting and control of deer density. *Journal of Forestry*, 79(1), 22-26. 10.1093/jof/79.1.22
- Key, T., Warner, T. A., McGraw, J. B. et Fajvan, M. A. (2001). A comparison of multispectral and multitemporal information in high spatial resolution imagery for classification of individual tree species in a temperate hardwood forest. *Remote Sensing of Environment*, 75(1), 100-112. 10.1016/S0034-4257(00)00159-0
- Khanal, M., Hasan, M., Sterbentz, N., Johnson, R. et Weatherly, J. (2020). Accuracy comparison of aerial lidar, mobile-terrestrial lidar, and UAV photogrammetric capture data elevations over different terrain types. *Infrastructures*, 5(8), 65. 10.3390/infrastructures5080065
- Khosravipour, A., Skidmore, A. K., Isenburg, M., Wang, T. et Hussin, Y. A. (2014). Generating pit-free canopy height models from airborne lidar. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 80(9), 863-872. 10.14358/PERS.80.9.863

- Kitajima, K. et Fenner, M. (2000). Ecology of seedling regeneration. Dans M. Fenner (dir.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (2^eéd., p. 331-359). CABI Publishing.
- Klaus, N. A., Rush, S. A., Keyes, T. S., Petrick, J. et Cooper, R. J. (2010). Short-term effects of fire on breeding birds in southern Appalachian upland forests. *The Wilson Journal of Ornithology*, 122(3), 518-531. 10.1676/09-105.1
- Kohyama, T. (1993). Size-structured tree populations in gap-dynamic forest--the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal of Ecology*, 81(1) 131-143. 10.2307/2261230
- Korhonen, L., Heiskanen, J. et Korpela, I. (2013a). Modelling lidar-derived boreal forest canopy cover with SPOT 4 HRVIR data. *International Journal of Remote Sensing*, 34(22), 8172–8181. 10.1080/01431161.2013.833361
- Korhonen, L., Korpela, I., Heiskanen, J. et Maltamo, M. (2011). Airborne discrete-return lidar data in the estimation of vertical canopy cover, angular canopy closure and leaf area index. *Remote Sensing of Environment*, 115(4), 1065-1080. 10.1016/j.rse.2010.12.011
- Korhonen, L., Packalen, P. et Rautiainen, M. (2017). Comparison of Sentinel-2 and Landsat 8 in the estimation of boreal forest canopy cover and leaf area index. *Remote Sensing of Environment*, 195, 259–274. 10.1016/j.rse.2017.03.021
- Korhonen, L., Pippuri, I., Packalén, P., Heikkinen, V., Maltamo, M. et Heikkilä, J. (2013b). Detection of the need for seedling stand tending using high-resolution remote sensing data. *Silva Fennica*, 47(2). 10.14214/sf.952
- Korpela, I., Hovi, A. et Morsdorf, F. (2012). Understory trees in airborne lidar data—Selective mapping due to transmission losses and echo-triggering mechanisms. *Remote Sensing of Environment*, 119, 92-104. 10.1016/j.rse.2011.12.011
- Korpela, I., Tuomola, T., Tokola, T. et Dahlin, B. (2008). Appraisal of seedling-stand vegetation with airborne imagery and discrete-return lidar –an exploratory analysis. *Silva Fennica*, 42(5), 753-772. 10.14214/sf.466
- Kozlowski, T. T. (2002). Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 158(1-3), 195-221. 10.1016/S0378-1127(00)00712-X

- König, L. A., Mohren, F., Schelhaas, M. J., Bugmann, H. et Nabuurs, G. J. (2022). Tree regeneration in models of forest dynamics—Suitability to assess climate change impacts on European forests. *Forest Ecology and Management*, 520, 120390. 10.1016/j.foreco.2022.120390
- Kranabetter, J. M. et Coates, K. D. (2004). Ten-year postharvest effects of silviculture systems on soil-resource availability and conifer nutrition in a northern temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(4), 800-809. 10.1139/x03-244
- Krieger, D. J. (2001). *Economic value of forest ecosystem services: a review* [Analyse]. The Wilderness Society. <http://www.truevaluemetrics.org/DBpdfs/EcoSystem/The-Wilderness-Society-Ecosystem-Services-Value.pdf>
- Kucharczyk, M., Hugenholtz, C. H. et Zou, X. (2018). UAV–LiDAR accuracy in vegetated terrain. *Journal of Unmanned Vehicle Systems*, 6(4), 212-234. 10.1139/juvs-2017-0030
- Kunstler, G., Coomes, D. A. et Canham, C. D. (2009). Size-dependence of growth and mortality influence the shade tolerance of trees in a lowland temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 97(4), 685-695. 10.1111/j.1365-2745.2009.01482.x
- Lambert, J.-B., Ameztegui, A., Delagrange, S. et Messier, C. (2015). Birch and conifer deadwood favour early establishment and shade tolerance in yellow birch juveniles growing in sugar maple dominated stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(1), 114–121. 10.1139/cjfr-2015-0315
- LaRue, E. A., Wagner, F. W., Fei, S., Atkins, J. W., Fahey, R. T., Gough, C. M. et Hardiman, B. S. (2020). Compatibility of aerial and terrestrial lidar for quantifying forest structural diversity. *Remote Sensing*, 12(9), 1407. 10.3390/rs12091407
- LASTools. (2014). *LASTools* (Version 141017) [Logiciel de traitement de données lidar]. Rapidlasso. <http://lastools.org>
- Latifi, H., Heurich, M., Hartig, F., Müller, J., Krzystek, P., Jehl, H. et Dech, S. (2015). Estimating over-and understorey canopy density of temperate mixed stands by airborne lidar data. *Forestry*, 89(1), 69-81. 10.1093/forestry/cpv032
- Lavender, S. et Lavender, A. (2023). *Practical handbook of remote sensing* (2^e éd.). CRC Press.
- Lauer, D. T., Morain, S. A. et Salomonson, V. V. (1997). The Landsat program: Its origins, evolution, and impacts. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 63(7), 831-838.

- Lausch, A., Erasmi, S., King, D. J., Magdon, P. et Heurich, M. (2016). Understanding forest health with remote sensing—part I—a review of spectral traits, processes and remote-sensing characteristics. *Remote Sensing*, 8(12), 1029. 10.3390/rs8121029
- Leak, W. B. (2007). Accuracy of regeneration surveys in New England northern hardwoods. *Northern Journal of Applied Forestry*, 24(3), 227-229. 10.1093/njaf/24.3.227
- Leak, W. B., Solomon, D. S. et DeBald, P. S. (1987). *Silvicultural guide for northern hardwood types in the Northeast* (603) [Article de recherche]. United States Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- Leblond, M., Dussault, C. et St-Laurent, M. H. (2015). Low-density spruce plantations increase foraging by moose in a northeastern temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 347, 228-236. 10.1016/j.foreco.2015.03.034
- Leboeuf, A., Fournier, R. A., Luther, J. E., Beaudoin, A. et Guindon, L. (2012). Forest attribute estimation of northeastern Canadian forests using QuickBird imagery and a shadow fraction method. *Forest Ecology and Management*, 266, 66-74. 10.1016/j.foreco.2011.11.008
- Lechner, A. M., Foody, G. M. et Boyd, D. S. (2020). Applications in remote sensing to forest ecology and management. *One Earth*, 2(5), 405-412. 10.1016/j.oneear.2020.05.001
- Leckie, D., Gougeon, F., Hill, D., Quinn, R., Armstrong, L. et Shreenan, R. (2003). Combined high-density lidar and multispectral imagery for individual tree crown analysis. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 29(5), 633-649. 10.5589/m03-024
- Leclerc, M., Lamoureux, J. et St-Laurent, M. H. (2012). Influence of young black spruce plantations on moose winter distribution. *The Journal of Wildlife Management*, 76(8), 1686-1693. 10.1002/jwmg.419
- Lecomte, X., Fedriani, J. M., Caldeira, M. C., Clemente, A. S., Olmi, A. et Bugalho, M. N. (2016). Too many is too bad: Long-term net negative effects of high density ungulate populations on a dominant Mediterranean shrub. *PLoS One*, 11(7), e0158139. 10.1371/journal.pone.0158139
- Le Dantec, V., Dufrêne, E. et Saugier, B. (2000). Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. *Forest Ecology and Management*, 134(1-3), 71-81. 10.1016/S0378-1127(99)00246-7

- Lee, K. S., Cohen, W. B., Kennedy, R. E., Maiersperger, T. K. et Gower, S. T. (2004). Hyperspectral versus multispectral data for estimating leaf area index in four different biomes. *Remote Sensing of Environment*, 91(3-4), 508-520. 10.1016/j.rse.2004.04.010
- Lee, J., Kang, Y., Son, B., Im, J. et Jang, K. (2021). Estimation of Leaf Area Index Based on Machine Learning/PROSAIL Using Optical Satellite Imagery. *Korean Journal of Remote Sensing*, 37(6_1), 1719-1729. 10.7780/kjrs.2021.37.6.1.19
- Lefsky, M. A., Harding, D., Cohen, W. B., Parker, G. et Shugart, H. H. (1999). Surface lidar remote sensing of basal area and biomass in deciduous forests of Eastern Maryland, USA. *Remote Sensing of Environment*, 67, 83–98. 10.1016/S0034-4257(98)00071-6
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm?. *Ecology*, 74(6), 1659-1673. 10.2307/1939924
- Leroux, S. J., Charron, L., Hermanutz, L. et Feltham, J. (2021). Cumulative effects of spruce budworm and moose herbivory on boreal forest ecosystems. *Functional Ecology*, 35(7), 1448-1459. 10.1111/1365-2435.13805
- Leslie, A. (2004). Book review: Plantation forestry in the tropics. *Forestry*, 77(5), 495-496. 10.1093/forestry/77.5.495
- Li, J. et Roy, D. P. (2017). A global analysis of Sentinel-2A, Sentinel-2B and Landsat-8 data revisit intervals and implications for terrestrial monitoring. *Remote Sensing*, 9(9), 902. 10.3390/rs9090902
- Li, W., Niu, Z., Liang, X., Li, Z., Huang, N., Gao, S., Wang, C. et Muhammad, S. (2015). Geostatistical modeling using lidar -derived prior knowledge with SPOT-6 data to estimate temperate forest canopy cover and above-ground biomass via stratified random sampling. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 41, 88-98. 10.1016/j.jag.2015.04.020
- Liaw, A. et Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomForest. *R News*, 2(3), 18–22.
- Lim, K., Treitz, P., Wulder, M., St-Onge, B. et Flood, M. (2003). Lidar remote sensing of forest structure. *Progress in Physical Geography*, 27(1), 88-106. 10.1191/0309133303pp360ra
- Lin, Y. C., Cheng, Y. T., Zhou, T., Ravi, R., Hasheminasab, S. M., Flatt, J. E., Troy, C. et Habib, A. (2019). Evaluation of UAV LiDAR for mapping coastal environments. *Remote Sensing*, 11(24), 2893. 10.3390/rs11242893

- Litvaitis, J. A. (2001). Importance of early-successional habitats to mammals in eastern forests. *Wildlife Society Bulletin*, 29(2), 466–473.
- Liu, L., Pang, Y., Li, Z., Si, L. et Liao, S. (2017). Combining airborne and terrestrial laser scanning technologies to measure forest understorey volume. *Forests*, 8(4), 111. 10.3390/f8040111
- Löf, M., Madsen, P., Metslaid, M., Witzell, J. et Jacobs, D. F. (2019). Restoring forests: regeneration and ecosystem function for the future. *New Forests*, 50, 139-151. 10.1007/s11056-019-09713-0
- Lohr, C. et Ballard, W. B. (1996). Historical occurrence of wolves, *Canis lupus*, in the Maritime Provinces. *Canadian Field-Naturalist*, 110(4), 607-610.
- Lojander, P. (2013). *Site fidelity of a migratory species towards its annual range* [Mémoire de maîtrise, Université suédoise des sciences agricoles].
- Loo, J., Cwynar, L., Freedman, B. et Ives, N. (2010). Changing forest landscapes in the Atlantic Maritime Ecozone. Dans D. F. McAlpine et I. M. Smith (dir.), *Assessment of Species Diversity in the Atlantic Maritime Ecozone* (p. 35-42). NRC Research Press. 10.1139/9780660198354 46844
- Loo, J. et Ives, N. (2003). The Acadian forest: historical condition and human impacts. *The Forestry Chronicle*, 79(3), 462-474. 10.5558/tfc79462-3
- Lopatin, J., Fassnacht, F. E., Kattenborn, T. et Schmidlein, S. (2017). Mapping plant species in mixed grassland communities using close range imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 201, 12-23. 10.1016/j.rse.2017.08.031
- Ludewig, H. A. et Bowyer, R. T. (1985). Overlap in winter diets of sympatric moose and white-tailed deer in Maine. *Journal of Mammalogy*, 66(2), 390-392. 10.2307/1381257
- Luo, S., Chen, J. M., Wang, C., Xi, X., Zeng, H., Peng, D. et Li, D. (2016). Effects of lidar point density, sampling size and height threshold on estimation accuracy of crop biophysical parameters. *Optics Express*, 24(11), 11578–11593. 10.1364/OE.24.011578
- Lusk, C. H. et Laughlin, D. C. (2017). Regeneration patterns, environmental filtering and tree species coexistence in a temperate forest. *New Phytologist*, 213(2), 657-668. 10.1111/nph.14168
- Lv, Z. et Pomeroy, J. W. (2020). Assimilating snow observations to snow interception process simulations. *Hydrological Processes*, 34(10), 2229-2246. 10.1002/hyp.13720

Lydersen, J. M., Collins, B. M., Miller, J. D., Fry, D. L. et Stephens, S. L. (2016). Relating fire-caused change in forest structure to remotely sensed estimates of fire severity. *Fire Ecology*, 12, 99-116. 10.4996/fireecology.1203099

Lylly, O. et Saksa, T. (1992). The effect of stand density on moose damage in young *Pinus sylvestris* stands. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 7(1-4), 393-403. 10.1080/02827589209382732

Ma, Q., Su, Y. et Guo, Q. (2017). Comparison of canopy cover estimations from airborne LiDAR, aerial imagery, and satellite imagery. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 10(9), 4225-4236. 10.1109/JSTARS.2017.2711482

Madonsela, S., Cho, M. A., Mathieu, R., Mutanga, O., Ramoelo, A., Kaszta, Ž., Van De Kerchove, R. et Wolff, E. (2017). Multi-phenology WorldView-2 imagery improves remote sensing of savannah tree species. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 58, 65-73. 10.1016/j.jag.2017.01.018

Maguire, D. A., Mainwaring, D. B. et Halpern, C. B. (2006). Stand dynamics after variable-retention harvesting in mature Douglas-fir forests of western North America. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, 177(6/7), 120-131.

Maier, J. A., Ver Hoef, J. M., McGuire, A. D., Bowyer, R. T., Saperstein, L. et Maier, H. A. (2005). Distribution and density of moose in relation to landscape characteristics: Effects of scale. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(9), 2233-2243. 10.1139/x05-123

Maine Department of Agriculture, Conservation & Forestry. (2024, 22 avril). Past Foliage Reports. https://www.maine.gov/dacf/mfs/projects/fall_foliage/report/past.shtml

Maltamo, M., Eerikäinen, K., Packalén, P. et Hyypä, J. (2006). Estimation of stem volume using laser scanning-based canopy height metrics. *Forestry*, 79(2), 217-229. 10.1093/forestry/cpl007

Maltamo, M., Mustonen, K., Hyypä, J., Pitkänen, J. et Yu, X. (2004). The accuracy of estimating individual tree variables with airborne laser scanning in a boreal nature reserve. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(9), 1791-1801. 10.1139/x04-055

Maltamo, M., Packalen, P. et Kangas, A. (2021). From comprehensive field inventories to remotely sensed wall-to-wall stand attribute data—a brief history of management inventories in the Nordic countries. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(2), 257-266. 10.1139/cjfr-2020-0322

- Maltamo, M., Packalén, P., Yu, X., Eerikäinen, K., Hyppä, J. et Pitkänen, J. (2005). Identifying and quantifying structural characteristics of heterogeneous boreal forests using laser scanner data. *Forest Ecology and Management*, 216(1-3), 41-50. 10.1016/j.foreco.2005.05.034
- Måansson, J. (2009). Environmental variation and moose *Alces alces* density as determinants of spatio-temporal heterogeneity in browsing. *Ecography*, 32(4), 601-612. 10.1111/j.1600-0587.2009.05713.x
- Måansson, J., Andren, H., Pehrson, Å. et Bergström, R. (2007). Moose browsing and forage availability: A scale-dependent relationship?. *Canadian Journal of Zoology*, 85(3), 372-380. 10.1139/Z07-015
- Maltez-Mouro, S., Garcia, L. V., Maranon, T. et Freitas, H. (2007). Recruitment patterns in a Mediterranean oak forest: a case study showing the importance of the spatial component. *Forest Science*, 53(6), 645-652. 10.1093/forestscience/53.6.645
- Marquis, D.A., D.S. Solomon et Bjorkbom, J. C. (1969). *A silvicultural guide for paper birch in the Northeast* (130) [Article de recherche]. United States Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- Martens, S. N., Breshears, D. D. et Meyer, C. W. (2000). Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling*, 126(1), 79–93. 10.1016/S0304-3800(99)00188-X
- Martin, K. A., Van Stan, J. T., Dickerson - Lange, S. E., Lutz, J. A., Berman, J. W., Gersonde, R. et Lundquist, J. D. (2013). Development and testing of a snow interceptometer to quantify canopy water storage and interception processes in the rain/snow transition zone of the North Cascades, Washington, USA. *Water Resources Research*, 49(6), 3243-3256. 10.1002/wrcr.20271
- Martín-Alcón, S., Coll, L., De Cáceres, M., Guitart, L., Cabré, M., Just, A. et González-Olabarria, J. R. (2015). Combining aerial lidar and multispectral imagery to assess postfire regeneration types in a Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(7), 856-866. 10.1139/cjfr-2014-0430
- Martinuzzi, S., Vierling, L. A., Gould, W. A., Falkowski, M. J., Evans, J. S., Hudak, A. T. et Vierling, K. T. (2009). Mapping snags and understory shrubs for a lidar-based assessment of wildlife habitat suitability. *Remote Sensing of Environment*, 113(12), 2533-2546. 10.1016/j.rse.2009.07.002

- Massé, A. et Côté, S. D. (2012). Linking habitat heterogeneity to space use by large herbivores at multiple scales: From habitat mosaics to forest canopy openings. *Forest Ecology and Management*, 285, 67-76. 10.1016/j.foreco.2012.07.039
- Matala, J., Kilpeläinen, H., Heräjärvi, H., Wall, T. et Verkasalo, E. (2020). Sawlog quality and tree dimensions of Scots pine 34 years after artificial moose browsing damage. *Silva Fennica*. 54, 10389. 10.14214/sf.10389
- Mathisen, K. M., Pedersen, S., Nilsen, E. B. et Skarpe, C. (2012). Contrasting responses of two passerine bird species to moose browsing. *European Journal of Wildlife Research*, 58, 535-547. 10.1007/s10344-011-0601-3
- Mathisen, K. M., Milner, J. M. et Skarpe, C. (2017). Moose–tree interactions: Rebrowsing is common across tree species. *BMC Ecology*, 17(1), 1-15. 10.1186/s12898-017-0122-3
- Matonis, M. S., Walters, M. B. et Millington, J. D. (2011). Gap-, stand-, and landscape-scale factors contribute to poor sugar maple regeneration after timber harvest. *Forest Ecology and Management*, 262(2), 286-298. 10.1016/j.foreco.2011.03.034
- Mattioli, L., Capitani, C., Gazzola, A., Scandura, M. et Apollonio, M. (2011). Prey selection and dietary response by wolves in a high-density multi-species ungulate community. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 909-922. 10.1007/s10344-011-0503-4
- Matzner, S. L., Rice, K. J. et Richards, J. H. (2003). Patterns of stomatal conductance among blue oak (*Quercus douglasii*) size classes and populations: implications for seedling establishment. *Tree Physiology*, 23(11), 777-784. 10.1093/treephys/23.11.777
- McClelland II, M. P., Hale, D. S. et van Aardt, J. (2018). A comparison of manned and unmanned aerial Lidar systems in the context of sustainable forest management. Dans J. A. Thomasson, M. McKee et R. J. Moorhead (dir.), *Autonomous Air and Ground Sensing Systems for Agricultural Optimization and Phenotyping III* (Vol. 10664, p. 201-209). 10.1111/12.2304850
- McCombs, J. W., Roberts, S. D. et Evans, D. L. (2003). Influence of fusing lidar and multispectral imagery on remotely sensed estimates of stand density and mean tree height in a managed loblolly pine plantation. *Forest Science*, 49(3), 457-466. 10.1093/forestscience/49.3.457

- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. et Bauhus, J. (2005). Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218(1-3), 1-24. 10.1016/j.foreco.2005.08.034
- McInnes, P. F., Naiman, R. J., Pastor, J. et Cohen, Y. (1992). Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology*, 73(6), 2059-2075. 10.2307/1941455
- McLane, A. J., McDermid, G. J. et Wulder, M. A. (2009). Processing discrete-return profiling lidar data to estimate canopy closure for large-area forest mapping and management. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 35(3), 217–229. 10.5589/m09-009
- McRoberts, R. E. et Tomppo, E. O. (2007). Remote sensing support for national forest inventories. *Remote Sensing of Environment*, 110(4), 412-419. 10.1016/j.rse.2006.09.034
- Means, J. E., Acker, S. A., Harding, D. J., Blair, J. B., Lefsky, M. A., Cohen, W. B., Harmon, M. E. et McKee, W. A. (1999). Use of large-footprint scanning airborne lidar to estimate forest stand characteristics in the Western Cascades of Oregon. *Remote Sensing of Environment*, 67(3), 298-308. 10.1016/S0034-4257(98)00091-1
- Melin, M., Korhonen, L., Kukkonen, M. et Packalen, P. (2017). Assessing the performance of aerial image point cloud and spectral metrics in predicting boreal forest canopy cover. *Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 129, 77-85. 10.1016/j.isprsjprs.2017.04.018
- Messer, M. A., Garrott, R. A., Cherry, S., White, P. J., Watson, F. G. et Meredith, E. (2008). Elk winter resource selection in a severe snow pack environment. *Terrestrial Ecology*, 3, 137-156. 10.1016/S1936-7961(08)00208-X
- Métro, A. (1975). *Dictionnaire forestier multilingue : Terminologie forestière : Sciences forestières, technologie, pratique et produits forestiers*. Association françaises des eaux et forêts - Conseil international de la langue française.
- Miller, R. F. (2010). Environmental history of the Atlantic Maritime Ecozone. Dans D. F. McAlpine et I. M. Smith (dir.), *Assessment of Species Diversity in the Atlantic Maritime Ecozone* (p. 13-33). NRC Research Press. 10.1139/9780660198354 46844
- Millette, T. L., Marcano, E. et Laflower, D. (2014). Winter distribution of moose at landscape scale in northeastern Vermont: A GIS analysis. *Alces*, 50, 17-26.

- Milligan, H. T. et Koricheva, J. (2013). Effects of tree species richness and composition on moose winter browsing damage and foraging selectivity: An experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 82(4), 739-748. 10.1111/1365-2656.12049
- Ministère des Ressources naturelles et Développement de l'Énergie. (2014). *Forest Management Manual for New Brunswick Crown Lands: Results-Based Forestry Option*. Gouvernement du Nouveau-Brunswick.
https://www2.gnb.ca/content/dam/gnb/Departments/nr-rn/pdf/en/ForestsCrownLands/ScheduleE_FMM_En.pdf
- Ministère des Ressources naturelles et Développement de l'Énergie. (2003). *Our landscape heritage: the story of ecological land classification in New Brunswick*. Gouvernement du Nouveau-Brunswick.
<https://www2.gnb.ca/content/dam/gnb/Departments/nr-rn/pdf/en/ForestsCrownLands/ProtectedNaturalAreas/our-landscape-heritage.pdf>
- Miriti, M. N. (2006). Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94(5), 973-979. 10.1111/j.1365-2745.2006.01138.x
- Mitchell, A. K. (2001). Growth limitations for conifer regeneration under alternative silvicultural systems in a coastal montane forest in British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 145(1-2), 129-136. 10.1016/S0378-1127(00)00580-6
- Mitchell, M. W. (2011). Bias of the Random Forest out-of-bag (OOB) error for certain input parameters. *Open Journal of Statistics*, 1, 205–211. 10.4236/ojs.2011.13024
- Mitri, G. H. et Gitas, I. Z. (2013). Mapping post-fire forest regeneration and vegetation recovery using a combination of very high spatial resolution and hyperspectral satellite imagery. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 20, 60-66. 10.1016/j.jag.2011.09.001
- Montenbruck, O., Gill, E. et Lutze, F. (2002). Satellite orbits: models, methods, and applications. *Applied Mechanics Review*, 55(2), B27-B28. 10.1115/1.1451162
- Montesano, P. M., Neigh, C. S., Sexton, J., Feng, M., Channan, S., Ranson, K. J. et Townshend, J. R. (2016). Calibration and validation of landsat tree cover in the taiga tundra ecotone. *Remote Sensing*, 8(7), 551. 10.3390/rs8070551
- Mora, B., Wulder, M. A., White, J. C. et Hobart, G. (2013). Modeling stand height, volume, and biomass from very high spatial resolution satellite imagery and samples of airborne lidar. *Remote Sensing*, 5(5), 2308-2326. 10.3390/rs5052308

- Moreno-Mateos, D., Barbier, E. B., Jones, P. C., Jones, H. P., Aronson, J., López-López, J. A., McCrackin, M. L., Meli, P., Montaya, D. et Rey Benayas, J. M. (2017). Anthropogenic ecosystem disturbance and the recovery debt. *Nature communications*, 8(1), 14163. 10.1038/ncomms14163
- Moores, A. R., Seymour, R. S. et Kenefic, L. S. (2007). Height development of shade-tolerant conifer saplings in multiaged Acadian forest stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(12), 2715-2723. 10.1139/X07-110
- Morris, K. I. (2007). Moose assessment [Rapport]. Maine Department of Inland Fisheries and Wildlife.
- Morsdorf, F., Mårell, A., Koetz, B., Cassagne, N., Pimont, F., Rigolot, E. et Allgöwer, B. (2010). Discrimination of vegetation strata in a multi-layered Mediterranean forest ecosystem using height and intensity information derived from airborne laser scanning. *Remote Sensing of Environment*, 114(7), 1403-1415. 10.1016/j.rse.2010.01.023
- Moskal, L. M., Price, J. P., Jakubauskas, M. E. et Martinko, E. A. (2001). Comparison of hyperspectral AVIRIS and Landsat TM imagery for estimating burn site pine seedling regeneration densities in the Central Plateau of Yellowstone National Park. Dans Veridian (dir.), *Proceedings of the Third International Conference on Geospatial Information in Agriculture and Forestry in Denver, United States, November 5-7, 2001* (p. 5-7).
- Mosseler, A., Lynds, J. A. et Major, J. E. (2003). Old-growth forests of the Acadian Forest Region. *Environmental Reviews*, 11(S1), S47-S77. 10.1139/a03-015
- Möttönen, V. et Luostarinen, K. (2006). Variation in density and shrinkage of birch (*Betula pendula* Roth) timber from plantations and naturally regenerated forests. *Forest Products Journal*, 56(1), 34-39.
- Næsset, E. (2005). Assessing sensor effects and effects of leaf-off and leaf-on canopy conditions on biophysical stand properties derived from small-footprint airborne laser data. *Remote Sensing of Environment*, 98(2-3), 356-370. 10.1016/j.rse.2005.07.012
- Næsset, E. (2007). Airborne laser scanning as a method in operational forest inventory: Status of accuracy assessments accomplished in Scandinavia. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22(5), 433-442. 10.1080/02827580701672147
- Næsset, E. et Bjerknes, K. O. (2001). Estimating tree heights and number of stems in young forest stands using airborne laser scanner data. *Remote Sensing of Environment*, 78(3), 328-340. 10.1016/S0034-4257(01)00228-0

Nakagawa, S., Johnson, P. C. et Schielzeth, H. (2017). The coefficient of determination R² and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of the Royal Society Interface*, 14(134), 20170213. 10.1098/rsif.2017.0213

Narine, L. L., Popescu, S., Neuenschwander, A., Zhou, T., Srinivasan, S. et Harbeck, K. (2019). Estimating aboveground biomass and forest canopy cover with simulated ICESat-2 data. *Remote Sensing of Environment*, 224, 1-11. 10.1016/j.rse.2019.01.037

Nasiri, V., Sadeghi, S. M. M., Moradi, F., Afshari, S., Deljouei, A., Griess, V. C., Maftei, C. et Borz, S. A. (2022). The influence of data density and integration on forest canopy cover mapping using sentinel-1 and sentinel-2 time series in Mediterranean oak forests. *ISPRS International Journal of Geo-Information*, 11(8), 423. 10.3390/ijgi11080423

Nawir, A. A., Gunarso, P., Santoso, H. et Hakim, M. (2016). Country Studies: Indonesia, Dans S. Appanah (dir.), *Forest Landscape Restoration for Asia-Pacific Forests* (p. 53-78). Food and Agriculture Organization of the United Nations et ROCEFTC – The Center for People and Forest. <http://www.fao.org/3/a-i5412e.pdf>

Nelson, A. S., Wagner, R. G., Day, M. E., Fernandez, I. J., Weiskittel, A. R. et Saunders, M. R. (2016). Light absorption and light-use efficiency of juvenile white spruce trees in natural stands and plantations. *Forest Ecology and Management*, 376, 158-165. 10.1016/j.foreco.2016.06.019

Nelson, R. (2013). How did we get here? An early history of forestry lidar1. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 39(sup1), S6-S17. 10.5589/m13-011

Nikula, A., Nivala, V., Matala, J. et Heliövaara, K. T. (2019). Modelling the effect of habitat composition and roads on the occurrence and number of moose damage at multiple scales. *Silva Fennica*, 53, 9918. 10.14214/sf.9918

Nilsson, M., Brandtberg T., Hagner O., Holmgren J., Persson A., Steinvall O., Stemer H., Söderman U. et H., O. (2003). Laser scanning of forest resources -The swedish experience. Dans J. Hyppä, E. Naesset, H. Olsson, T. G. Phalén et H. Reese (dir.), *Proceedings of the Scandlaser Scientific Workshop on Airborne Laser Scanning of Forest in Umeå, Sweden, September 3-4, 2003* (p. 43-51).

Nilsson, U., Berglund, M., Bergquist, J., Holmström, H. et Wallgren, M. (2016). Simulated effects of browsing on the production and economic values of Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 31(3), 279-285. 10.1080/02827581.2015.1099728

- Nolet, P., Bouffard, D. et Lorenzetti, F. (2006). Release of naturally established white pine seedlings from competition: an objective field index. *Northern Journal of Applied Forestry*, 23(3), 184-191. 10.1093/njaf/23.3.184
- Northcote, T. G. et Hartman, G. F. (2004). An Introductory Overview of Fish-Forestry Interactions. Dans T. G. Northcote et G. F. Hartman (dir.), *Fishes and Forestry: Worldwide Watershed Interactions and Management* (p.1-15). Blackwell Science Ltd. 10.1002/9780470995242
- Nyland, R. D. (2016). *Silviculture: concepts and applications* (3^e éd.). Waveland Press.
- Oca, A. I. F. M. de, Gallardo-Cruz, J. A., Ghilardi, A., Kauffer, E., Solórzano, J. V. et Sánchez-Cordero, V. (2021). An integrated framework for harmonizing definitions of deforestation. *Environmental Science and Policy*, 115, 71-78. 10.1016/j.envsci.2020.10.007
- Oeser, J., Heurich, M., Senf, C., Pflugmacher, D., Belotti, E. et Kuemmerle, T. (2020). Habitat metrics based on multi-temporal Landsat imagery for mapping large mammal habitat. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 6(1), 52-69. 10.1002/rse.2.122
- Ofstad, E. (2013). Seasonal variation in site fidelity of moose (*Alces alces*) [Mémoire de maîtrise, Norwegian University of Science and Technology].
- Ogaya, R., Barbata, A., Bañou, C. et Peñuelas, J. (2015). Satellite data as indicators of tree biomass growth and forest dieback in a Mediterranean holm oak forest. *Annals of Forest Science*, 72(1), 135-144. 10.1007/s13595-014-0408-y
- Öhmark, S. M., Iason, G. R. et Palo, R. T. (2015). Spatially segregated foraging patterns of moose (*Alces alces*) and mountain hare (*Lepus timidus*) in a subarctic landscape: different tables in the same restaurant?. *Canadian Journal of Zoology*, 93(5), 391-396. 10.1139/cjz-2014-0332
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J. et Suggs, M. A. S. S. (2007). The vegan package. *Community Ecology Package*, 10(631-637), 719.
- O'Laughlin, J., Livingston, R. L., Thier, R., Thornton, J. P., Toweill, D. E. et Morelan, L. (1994). Defining and measuring forest health. *Journal of Sustainable Forestry*, 2(1-2), 65-85. 10.1300/J091v02n01_03
- Oliver, C. D. et Larson, B. C. (1996). *Forest stand dynamics* (Update éd.). Wiley Publishing.

- Olmsted, C. F., Betras, T., Pasquini, S. C., DeStefano, S., Faison, E. et Carson, W. P. (2021). Characteristics of stem-breaking by moose (*Alces alces*, Cervidae): A case-study and worldwide review. *The Journal of Torrey Botanical Society*, 147(4), 304-315. 10.3159/TORREY-D-20-00010
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Louks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettenberg, W. W., Hedao, O. et Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on EarthA new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938. 10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2
- Orians, G. H. et Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. Dans J. D. Horn, R. D. Mitchell et G. R. Stairs (dir.), *Analysis of Ecological Systems* (p. 155-177). Ohio State University Press.
- Oswald, K. (1997). *Moose aerial observation manual* (TM-008) [NIEST Technical Manual]. Ontario Ministry of Natural Resources, Northeast Science & Technology. https://r.search.yahoo.com/_ylt=AwrFNJU4mt9kJL0J4sHrFAX.;_ylu=Y29sbwNiZjEEcG9zAzEEdnRpZAMEc2VjA3Ny/RV=2/RE=1692404408/RO=10/RU=https%3a%2f%2fwww.bafn.ca%2fconservation%2fmoose%2520inventory%2520manual.pdf/RK=2/RS=xbDvMmnjgWIWO2LKqAueOpD7030-
- Pacala, S. W., Canham, C. D., Silander Jr, J. A. et Kobe, R. K. (1994). Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(11), 2172-2183. 10.1139/x94-280
- Panagiotidis, D., Abdollahnejad, A. et Slavík, M. (2021). Assessment of stem volume on plots using terrestrial laser scanner: A precision forestry application. *Sensors*, 21(1), 301. 10.3390/s21010301
- Paolini, L., Grings, F., Sobrino, J. A., Jiménez Muñoz, J. C. et Karszenbaum, H. (2006). Radiometric correction effects in Landsat multi-date/multi-sensor change detection studies. *International Journal of Remote Sensing*, 27(4), 685-704. 10.1080/01431160500183057
- Pardos, M., Del Castillo, J. R., Cañellas, I. et Montero, G. (2005). Ecophysiology of natural regeneration of forest stands in Spain. *Forest Systems*, 14(3), 434-445. 10.5424/srf/2005143-00939
- Parish, J. A. D. et Bazzaz, F. A. (1985). Ontogenetic niche shifts in old-field annuals. *Ecology*, 66(4), 1296-1302. 0.2307/1939182

- Pasha, J., Elmi, Z., Purkayastha, S., Fathollahi-Fard, A. M., Ge, Y. E., Lau, Y. Y. et Dulebenets, M. A. (2022). The drone scheduling problem: A systematic state-of-the-art review. *IEEE Transactions on Intelligent Transportation Systems*, 23(9), 14224-14247. 10.1109/TITS.2022.3155072
- Pearse, G. D., Dash, J. P., Persson, H. J. et Watt, M. S. (2018). Comparison of high-density lidar and satellite photogrammetry for forest inventory. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 142, 257-267. 10.1016/j.isprsjprs.2018.06.006
- Pearce, J. et Ferrier, S. (2000). Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, 133(3), 225– 245. 10.1016/S0304-3800(00)00322-7
- Pedersen, S., Mathisen, K. M., Gorini, L., Andreassen, H. P., Røskift, E. et Skarpe, C. (2014). Small mammal responses to moose supplementary winter feeding. *European Journal of Wildlife Research*, 60, 527-534. 10.1007/s10344-014-0816-1
- Pedersen, S., Nilsen, E. B. et Andreassen, H. P. (2007). Moose winter browsing affects the breeding success of great tits. *Ecoscience*, 14(4), 499-506. 10.2980/1195-6860(2007)14[499:MWBATB]2.0.CO;2
- Pelletier, G. (2020). *NHRI SPS 2.0: Quick Strat Guide* [Guide]. Institut de Recherche sur les Feuillues Nordiques. <https://hardwoodsnb.ca/pdfviewer/nhri-sps-2-0-quick-start-guide/>
- Pérez-Cabello, F., Montorio, R. et Alves, D. B. (2021). Remote sensing techniques to assess post-fire vegetation recovery. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 21, 100251. 10.1016/j.coesh.2021.100251
- Pérez-González, J., Barbosa, A. M., Carranza, J. et Torres-Porras, J. (2010). Relative effect of food supplementation and natural resources on female red deer distribution in a Mediterranean ecosystem. *Journal of Wildlife Management*, 74(8), 1701–1708. 10.2193/2009-130
- Perroy, R. L., Sullivan, T. et Stephenson, N. (2017). Assessing the impacts of canopy openness and flight parameters on detecting a sub-canopy tropical invasive plant using a small unmanned aerial system. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 125, 174-183. 10.1016/j.isprsjprs.2017.01.018
- Pesonen, A., Maltamo, M., Eerikäinen, K. et Packalèn, P. (2008). Airborne laser scanning-based prediction of coarse woody debris volumes in a conservation area. *Forest Ecology and Management*, 255(8-9), 3288-3296. 10.1016/j.foreco.2008.02.017

Petersson, L. K., Milberg, P., Bergstedt, J., Dahlgren, J., Felton, A. M., Götmark, F., Salk, C. et Löf, M. (2019). Changing land use and increasing abundance of deer cause natural regeneration failure of oaks: Six decades of landscape-scale evidence. *Forest Ecology and Management*, 444, 299-307. 10.1016/j.foreco.2019.04.037

Petrițan, A. M., von Lüpke, B. et Petrițan, I. C. (2009) Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica L.*), maple (*Acer pseudoplatanus L.*) and ash (*Fraxinus excelsior L.*) saplings. *European Journal of Forest Research*, 128, 61–74, 10.1007/s10342-008-0239-1

Pfeffer, S. E., Singh, N. J., Cromsigt, J. P. et Widemo, F. (2021). Summer and winter browsing affect conifer growth differently: An experimental study in a multi-species ungulate community. *Forest Ecology and Management*, 494, 119314. 10.1016/j.foreco.2021.119314

Pietrzykowski, E., McArthur, C., Fitzgerald, H. et Goodwin, A. N. (2003). Influence of patch characteristics on browsing of tree seedlings by mammalian herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 40(3), 458-469. 10.1046/j.1365-2664.2003.00809.x

Pietz, P. J. et Tester, J. R. (1983). Habitat selection by snowshoe hares in north central Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*, 47(3) 686-696. 10.2307/3808604

Pohjanmies, T., Triviño, M., Le Tortorec, E., Mazziotta, A., Snäll, T. et Mönkkönen, M. (2017). Impacts of forestry on boreal forests: An ecosystem services perspective. *Ambio*, 46, 743-755. 10.1111/1365-2664.12790

Pomeroy, J. W. et Schmidt, R. A. (1993). The use of fractal geometry in modelling intercepted snow accumulation and sublimation. Dans M. Ferrick et T. Pangburn (dir.), *Proceedings of the 50th Eastern Snow Conference in Quebec, Canada, June 8-10, 1993* (p. 1-10). <https://www.eastersnow.org/esc-1993>

Poorter, L. (2007). Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both?. *The American Naturalist*, 169(4), 433-442. 10.1086/512045

Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J. et Wöll, H. (2005). Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology*, 93(2), 256-267.

Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Almeyda Zambrano, A. M., Balvanera, P., Becknell, J. M., Boukili, V., Brancalion, P. H. S., Broadbent, E. N., Chazdon, R. L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J. S., Cabral, G. A. L., de Jong, B. H. J., Denslow, J. S., Dent, D. H., DeWalt, S. J., Dupuy, J. M., Durán, S. M., ... Rozendaal, D. M. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530(7589), 211-214. 10.1038/nature16512

- Poorter, L., Oberbauer, S. F. et Clark, D. B. (1995). Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest canopy in Costa Rica. *American Journal of Botany*, 82(10), 1257-1263. 10.1002/j.1537-2197.1995.tb12659.x
- Porte, A. et Bartelink, H. H. (2002). Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling*, 150(1-2), 141-188. 10.1016/S0304-3800(01)00476-8
- Post, D. M. et Takimoto, G. (2007). Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length. *Oikos*, 116(5), 775-782. 10.1111/j.0030-1299.2007.15552.x
- Potter, C., Li, S., Huang, S. et Crabtree, R. L. (2012). Analysis of sapling density regeneration in Yellowstone National Park with hyperspectral remote sensing data. *Remote Sensing of Environment*, 121, 61-68. 10.1016/j.rse.2012.01.019
- Pouliot, D. A., King, D. J., Bell, F. W. et Pitt, D. G. (2002). Automated tree crown detection and delineation in high-resolution digital camera imagery of coniferous forest regeneration. *Remote Sensing of Environment*, 82(2-3), 322-334. 10.1016/S0034-4257(02)00050-0
- Pouliot, D. A., King, D. J. et Pitt, D. G. (2005). Development and evaluation of an automated tree detection delineation algorithm for monitoring regenerating coniferous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(10), 2332-2345. 10.1139/x05-145
- Prasad, N., Semwal, M. et Roy, P. S. (2015). Remote sensing and GIS for biodiversity conservation. Dans D. K. Upreti, P. K. Divakar, V. Shukla et R. Bajpai (dir.), *Recent Advances in Lichenology: Modern Methods and Approaches in Biomonitoring and Bioprospection* (Vol. 1, p. 151-179). Springer. 10.1007/978-81-322-2181-4
- Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D. I., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., ... Bravo-Oviedo, A. (2015). Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris L.*) and European beech (*Fagus sylvatica L.*) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, 134, 927-947. 10.1007/s10342-015-0900-4

Pretzsch, H., del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., Barbetito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D. I., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., ... Bravo-Oviedo, A. (2016). Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology and Management*, 373, 149-166.
10.1016/j.foreco.2016.04.043

Proulx, G. (1983). Characteristics of moose (*Alces alces*) winter yards on different exposures and slopes in southern Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 61(1), 112-118. 10.1139/z83-013

Puliti, S., Solberg, S. et Granhus, A. (2019). Use of UAV photogrammetric data for estimation of biophysical properties in forest stands under regeneration. *Remote Sensing*, 11(3), 233. 10.3390/rs11030233

Qi, W., Li, H., Zhang, Q. et Zhang, K. (2019). Forest restoration efforts drive changes in land-use/land-cover and water-related ecosystem services in China's Han River basin. *Ecological Engineering*, 126, 64-73. 10.1016/j.ecoleng.2018.11.001

Qian, C., Yao, C., Ma, H., Xu, J. et Wang, J. (2023). Tree species classification using airborne lidar data based on individual tree segmentation and shape fitting. *Remote Sensing*, 15(2), 406. 10.3390/rs15020406

Queenborough, S. A., Burslem, D. F., Garwood, N. C. et Valencia, R. (2007). Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology*, 88(9), 2248-2258. 10.1890/06-0737.1

Quero, J. L., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R. et Maestre, F. T. (2008). Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus* ssp. *granatense*) during ontogeny: using an ecological concept for application. *Basic and Applied Ecology*, 9(6), 635-644. 10.1016/j.baae.2007.06.012

R Development Core Team. (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Logiciel d'analyses statistiques et de graphiques].

Rautiainen, M. (2005). Retrieval of leaf area index for a coniferous forest by inverting a forest reflectance model. *Remote Sensing of Environment*, 99(3), 295–303. 10.1016/j.rse.2005.09.004

Rautiainen, M., Mõttus, M., Heiskanen, J., Akujärvi, A., Majasalmi, T. et Stenberg, P. (2011). Seasonal reflectance dynamics of common understory types in a northern European boreal forest. *Remote Sensing of Environment*, 115(12), 3020-3028. 10.1016/j.rse.2011.06.005

Rautiainen, M., Suomalainen, J., Mõttus, M., Stenberg, P., Voipio, P., Peltoniemi, J. et Manninen, T. (2007). Coupling forest canopy and understory reflectance in the Arctic latitudes of Finland. *Remote Sensing of Environment*, 110(3), 332-343. 10.1016/j.rse.2007.03.002

Ressources naturelles Canada. (2015). [Illustration de la réflectance de la végétation et de l'eau en fonction des longueurs d'onde]. <https://ressources-naturelles.canada.ca/cartes-outils-publications/imagerie-satellite-photos-aer/tutoriels-sur-la-teledetection/notions-fondamentales-de-teledet/interactions-rayonnement-cible/14638>

Rey, P. J. et Alcántara, J. M. (2000). Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, 88(4), 622-633. 10.1046/j.1365-2745.2000.00472.x

Riano, D., Meier, E., Allgöwer, B., Chuvieco, E. et Ustin, S. L. (2003). Modeling airborne laser scanning data for the spatial generation of critical forest parameters in fire behavior modeling. *Remote Sensing of Environment*, 86(2), 177-186. 10.1016/S0034-4257(03)00098-1

Ricard, J. G. et Doucet, G. J. (1999). Winter use of powerline rights-of-way by moose (*Alces alces*). *Alces*, 35, 31-40.

Ricard, J. P., Messier, C., Delagrange, S. et Beaudet, M. (2003). Do understory sapling respond to both light and below-ground competition?: a field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Annals of Forest Science*, 60(8), 749-756. 10.1051/forest:2003069

Richardson, J. J. et Moskal, L. M. (2011). Strengths and limitations of assessing forest density and spatial configuration with aerial lidar. *Remote Sensing of Environment*, 115(10), 2640-2651. 10.1016/j.rse.2011.05.020

Richter, K., Hank, T. B., Atzberger, C. et Mauser, W. (2011). Goodness-of-fit measures: what do they tell about vegetation variable retrieval performance from Earth observation data. *Remote Sensing for Agriculture, Ecosystems, and Hydrology XIII*, 8174, 279-289. 10.1117/12.897980

Rinella, M. J., Dean, R., Vavra, M. et Parks, C. G. (2012). Vegetation responses to supplemental winter feeding of elk in western Wyoming. *Western North American Naturalist*, 72(1), 78-83. 10.3398/064.072.0109

Risenhoover, K. L. (1986). Winter activity patterns of moose in interior Alaska. *The Journal of Wildlife Management*, 50, 727-734. 10.2307/3800990

- Rittenhouse, C. D., Millspaugh, J. J., Hubbard, M. W. et Sheriff, S. L. (2007). Movements of translocated and resident three-toed box turtles. *Journal of Herpetology*, 41(1), 115-121. 10.1670/0022-1511(2007)41[115:MOTART]2.0.CO;2
- Rodríguez-Calcerrada, J., Cano, F. J., Valbuena-Carabaña, M., Gil, L. et Aranda, I. (2010). Functional performance of oak seedlings naturally regenerated across microhabitats of distinct overstorey canopy closure. *New Forests*, 39, 245-259. 10.1007/s11056-009-9168-1
- Roman, A. et Ursu, T. (2016). Multispectral satellite imagery and airborne laser scanning techniques for the detection of archaeological vegetation marks. Dans C. H. Opreanu (dir.), *Landscape archaeology on the northern frontier of the roman empire at porolissum: an interdisciplinary research project* (p. 141-152). Mega Publishing House.
- Rooney, T. P. et Waller, D. M. (2003). Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2), 165-176. 10.1016/S0378-1127(03)00130-0
- Rosbakh, S., Pacini, E., Nepi, M. et Poschlod, P. (2018). An unexplored side of regeneration niche: seed quantity and quality are determined by the effect of temperature on pollen performance. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1036. 10.3389/fpls.2018.01036
- Ross-Davis, A. L. et Frego, K. A. (2002). Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *Canadian Journal of Botany*, 80(1), 21-33. 10.1139/b01-12
- Rouse, J. W., Haas, R. H., Deering, D. W. et Sehell, J. A. (1974). *Monitoring the vernal advancement and retrogradation (Green wave effect) of natural vegetation* (RSC 1978-4) [Type III-Final Report]. Remote Sensing Center, Texas A&M University. <https://ntrs.nasa.gov/api/citations/19750020419/downloads/19750020419.pdf>
- Roussel, J. R., Auty, D., Coops, N. C., Tompalski, P., Goodbody, T. R., Meador, A. S., Bourdon, J.-F., de Boissieu, F. et Achim, A. (2020). lidR: An R package for analysis of Airborne Laser Scanning (ALS) data. *Remote Sensing of Environment*, 251, 112061. 10.1016/j.rse.2020.112061
- Routledge, R. G. et Roese, J. (2004). Moose winter diet selection in central Ontario. *Alces*, 40, 95-101.
- Rowe, J. S. (1972). *Forest regions of Canada* (1300) [Rapport], Canadian Forestry Service, Department of the Environment. <https://d1ied5g1xfgpx8.cloudfront.net/pdfs/24040.pdf>

- Roxburgh, S. et I. Noble. (2001). Terrestrial Ecosystems. Dans S. A. Levin (dir.), *Encyclopedia of Biodiversity* (2^e éd., vol. 15, p. 128-135). Academic Press. 10.1016/B978-0-12-384719-5.00143-X
- Ruiz, L. Á., Crespo-Peremach, P. et Torralba, J. (2021). Modelling canopy fuel properties and understory vegetation with full-waveform lidar. Dans *Proceedings of the First International Conference on Smart Geoinformatics Applications, in Phuket, Thailand, February 24-25, 2021* (p. 29-32).
- Safford, L. O. (1983). Silvicultural guide for paper birch in the Northeast (revised) [Article de recherche]. 535, United States Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- Saïd, S. et Servanty, S. (2005). The influence of landscape structure on female roe deer home-range size. *Landscape Ecology*, 20, 1003-1012. 10.1007/s10980-005-7518-8
- Sakai, H. F. et Noon, B. R. (1997). Between-habitat movement of dusky-footed woodrats and vulnerability to predation. *The Journal of Wildlife Management*, 61(2) 343-350. 10.2307/3802590
- Salmon, L., Kershaw Jr, J. A., Taylor, A. R., Krasowski, M. et Lavigne, M. B. (2016). Exploring factors influencing species natural regeneration response following harvesting in the Acadian forests of New Brunswick. *Open Journal of Forestry*, 6(3), 199-215. 10.4236/ojf.2016.63017
- Sánchez-Prieto, C. B., Carranza, J. et Pulido., F. J. (2004). Reproductive behavior in female Iberian red deer: effects of aggregation and dispersion of food. *Journal of Mammalogy*, 85(4), 761-767. 10.1644/BJK-122
- Saunders, S. C., Mislevets, M. R., Chen, J. et Cleland, D. T. (2002). Effects of roads on landscape structure within nested ecological units of the Northern Great Lakes Region, USA. *Biological Conservation*, 103(2), 209-225. 10.1016/S0006-3207(01)00130-6
- Savolainen, K. et Kärkkäinen, K. (2004). Breeding and Genetic Resources of Scots Pine, *Encyclopedia of Forest Sciences*, 1517-1520. 10.1016/B0-12-145160-7/00088-0.
- Scarpitti, D., Habeck, C., Musante, A. R. et Pekins, P. J. (2005). Integrating habitat use and population dynamics of moose in northern New Hampshire. *Alces*, 41, 25-35.
- Scarpitti, D. L. (2006). Seasonal home range, habitat use, and neonatal habitat characteristics of cow moose in northern New Hampshire [Mémoire de maîtrise, University of New Hampshire].

- Schall, P., Schulze, E. D., Fischer, M., Ayasse, M. et Ammer, C. (2018). Relations between forest management, stand structure and productivity across different types of Central European forests. *Basic and Applied Ecology*, 32, 39-52. 10.1016/j.baae.2018.02.007
- Scheller, R. M. et Mladenoff, D. J. (2002). Understory species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forests. *Ecological applications*, 12(5), 1329-1343. 10.1890/1051-0761(2002)012[1329:USPADI]2.0.CO;2Citations: 121
- Schiesari, L. (2006). Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology*, 51(3), 412-423. 10.1111/j.1365-2427.2005.01497.x
- Schmidt, K. S. et Skidmore, A. K. (2003). Spectral discrimination of vegetation types in a coastal wetland. *Remote Sensing of Environment*, 85(1), 92-108. 10.1016/S0034-4257(02)00196-7
- Schmidt, W. (2005). Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. *Forest Snow and Landscape Research*, 79(1-2), 111-125.
- Schriever, J. R. et Congalton, R. G. (1995). Evaluating seasonal variability as an aid to cover-type mapping from Landsat Thematic Mapper data in the Northeast. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 61(3), 321-327.
- Schwab, F. E. et Pitt, M. D. (1991). Moose selection of canopy cover types related to operative temperature, forage, and snow depth. *Canadian Journal of Zoology*, 69(12), 3071-3077. 10.1139/z91-431
- Seidel, D., Fleck, S. et Leuschner, C. (2012). Analyzing forest canopies with ground-based laser scanning: A comparison with hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 154, 1-8. 10.1016/j.agrformet.2011.10.006
- Seidl, R., Fernandes, P. M., Fonseca, T. F., Gillet, F., Jönsson, A. M., Merganičová, K., Netherer, S., Arpacı, A., Bontemps, J.-D., Bugmann, H., González-Olabarria, J. R., Lasch, P., Meredieu, C., Moreira, F., Schelhass, M.-J. et Mohren, F. (2011). Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling*, 222(4), 903-924. 10.1016/j.ecolmodel.2010.09.040
- Serrano, L. (2008). Effects of leaf structure on reflectance estimates of chlorophyll content. *International Journal of Remote Sensing*, 29(17-18), 5265–5274. 10.1080/01431160802036359
- Seymour, R. S. et Kenefic, L. S. (2002). Influence of age on growth efficiency of *Tsuga canadensis* and *Picea rubens* trees in mixed-species, multiaged northern conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(11), 2032-2042. 10.1139/x02-120

Shanley, C. S., Eacker, D. R., Reynolds, C. P., Bennetsen, B. M. et Gilbert, S. L. (2021). Using LiDAR and Random Forest to improve deer habitat models in a managed forest landscape. *Forest Ecology and Management*, 499, 119580. 10.1016/j.foreco.2021.119580

Sharam, G., Sinclair, A. R. E. et Turkington, R. (2006). Establishment of Broad-leaved Thickets in Serengeti, Tanzania: The Influence of Fire, Browsers, Grass Competition, and Elephants. *Biotropica*, 38(5), 599-605. 10.1111/j.1744-7429.2006.00195.x

Shipley, L. A. et Spalinger, D. E. (1995). Influence of size and density of browse patches on intake rates and foraging decisions of young moose and white-tailed deer. *Oecologia*, 104, 112-121. 10.1007/BF00365569

Siitonien, J., Martikainen, P., Puntila, P. et Rauh, J. (2000). Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 128(3), 211-225. 10.1016/S0378-1127(99)00148-6

Silva, C. A., Hudak, A. T., Vierling, L. A., Klauberg, C., Garcia, M., Ferraz, A., Keller, M., Eitel, J. et Saatchi, S. (2017). Impacts of airborne lidar pulse density on estimating biomass stocks and changes in a selectively logged tropical forest. *Remote Sensing*, 9(10), 1068. 10.3390/rs9101068

Silva, C. A., Klauberg, C., Hudak, A. T., Vierling, L. A., Fennema, S. J. et Corte, A. P. D. (2017). Modeling and mapping basal area of Pinus taeda L. plantation using airborne LiDAR data. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89, 1895-1905. 10.1590/0001-3765201720160324

Simpson, J. (2008). *Restoring the Acadian Forest: A Guide to Forest Stewardship for Woodlot Owners in the Maritimes* [Guide]. Res Telluris. <https://www.bondrup.com/uploads/6/7/6/5/6765532/1-30.pdf>

Sims, D. A. et Gamon, J. A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81(2), 337–354. 10.1016/S0034-4257(02)00010-X

Sittaro, F., Paquette, A., Messier, C. et Nock, C. A. (2017). Tree range expansion in eastern North America fails to keep pace with climate warming at northern range limits. *Global Change Biology*, 23(8), 3292-3301. 10.1111/gcb.13622

- Sitch, S., Smith, B., Prentice, I. C., Arneth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplan, J. O., Levis, S., Lucht, W., Sykes, M. T., Thonicke, K. et Venevsky, S. (2003). Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 9(2), 161-185. 10.1046/j.1365-2486.2003.00569.x
- Sittaro, F., Paquette, A., Messier, C. et Nock, C. A. (2017). Tree range expansion in eastern North America fails to keep pace with climate warming at northern range limits. *Global Change Biology*, 23(8), 3292-3301. 10.1111/gcb.13622
- Smith, C., Beazley, K. F., Duinker, P. et Harper, K. A. (2010). The impact of moose (*Alces alces andersoni*) on forest regeneration following a severe spruce budworm outbreak in the Cape Breton Highlands, Nova Scotia, Canada. *Alces*, 46, 135-150.
- Smith, A. M., Falkowski, M. J., Hudak, A. T., Evans, J. S., Robinson, A. P. et Steele, C. M. (2009). A cross-comparison of field, spectral, and lidar estimates of forest canopy cover. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 35(5), 447–459. 10.5589/m09-038
- Smith, D. M. (1986). *The Practice of Silviculture* (5^e éd.). John Wiley and Sons, Inc..
- Smith, D. M., Larson, B. C., Kelty, M. J. et Ashton, P. M. S. (1997). *The Practice of Silviculture: Applied Forest Ecology* (9^e éd.). John Wiley and Sons, Inc..
- Solberg, S., Lange, H., Aurdal, L., Solberg, R. et Naesset, E. (2005). Monitoring forest health by remote sensing of canopy chlorophyll: first results from a pilot project in Norway. Dans International Center for Remote Sensing of Environment (dir.), *Proceedings of 31st International Symposium on Remote Sensing of Environment in St. Petersburg, Russia, June 20-24, 2005* (p. 20-24).
- Solomon, D. S. (1970). *A growth model of natural and silviculturally treated stands of even-aged northern hardwoods* (36) [Rapport technique général]. United States Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- Song, J., Zhu, X., Qi, J., Pang, Y., Yang, L. et Yu, L. (2021). A Method for Quantifying Understory Leaf Area Index in a Temperate Forest through Combining Small Footprint Full-Waveform and Point Cloud lidar Data. *Remote Sensing*, 13(15), 3036. 10.3390/rs13153036
- Souza, P. J. (1987). Habitat suitability index models: Hairy woodpecker (82(10.146)) [Rapport biologique]. United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.

- Spanner, M. A., Pierce, L. L., Peterson, D. L. et Running, S. W. (1990). Remote sensing of temperate coniferous forest leaf area index: The influence of canopy closure, understory vegetation, and background reflectance. *International Journal of Remote Sensing*, 11, 95–111. 10.1080/01431169008955002
- Speed, J. D., Austrheim, G., Hester, A. J., Solberg, E. J. et Tremblay, J. P. (2013). Regional-scale alteration of clear-cut forest regeneration caused by moose browsing. *Forest Ecology and Management*, 289, 289-299. 10.1016/j.foreco.2012.10.051
- Spies, T. A., Franklin, J. F. et Thomas, T. B. (1988). Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology*, 69(6), 1689-1702. 10.2307/1941147
- Spreafico, A., Chiabrando, F., Teppati Losè, L. et Giulio Tonolo, F. (2021). The ipad pro built-in lidar sensor: 3d rapid mapping tests and quality assessment. *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 43, 63-69. 10.5194/isprs-archives-XLIII-B1-2021-63-2021
- Stefanidou, A., Gitas, I. Z., Korhonen, L., Stavrakoudis, D. et Georgopoulos, N. (2020). LiDAR-based estimates of canopy base height for a dense uneven-aged structured forest. *Remote Sensing*, 12(10), 1565. 10.3390/rs12101565
- Steininger, M. K. (2000). Satellite estimation of tropical secondary forest above-ground biomass: data from Brazil and Bolivia. *International Journal Remote Sensing*, 21(6-7), 1139-1157. 10.1080/014311600210119
- Steininger, M. K., Tucker, C. J., Townshend, J. R., Killeen, T. J., Desch, A., Bell, V. et Ersts, P. (2001). Tropical deforestation in the Bolivian Amazon. *Environmental Conservation*, 28(2), 127-134. 10.1017/S0376892901000133
- Stenberg, P., Rautiainen, M., Manninen, T., Voipio, P. et Smolander, H. (2004). Reduced simple ratio better than NDVI for estimating LAI in Finnish pine and spruce stands. *Silva Fennica*, 38, 3–14. 10.14214/sf.431
- Stewart, A. et Komers, P. E. (2012). Testing the ideal free distribution hypothesis: Moose response to changes in habitat amount. *International Scholarly Research Notices*, 2012, 945209. 10.5402/2012/945209
- St-Laurent, M.-H., Ferron, J., Haché, S. et Gagnon, R. (2008). Planning timber harvest of residual forest stands without compromising bird and small mammal communities in boreal landscapes. *Forest Ecology and Management*, 254, 261-275. 10.1016/j.foreco.2007.08.006

- Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Kneib, T., Augustin, T. et Zeileis, A. (2008). Conditional variable importance for random forests. *BMC bioinformatics*, 9(1), 307. 10.1186/1471-2105-9-307
- Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Zeileis, A. et Hothorn, T. (2007). Bias in random forest variable importance measures: Illustrations, sources and a solution. *BMC bioinformatics*, 8(1), 25. 10.1186/1471-2105-8-25
- Stroppiana, D., Tansey, K., Grégoire, J. M. et Pereira, J. M. (2003). An algorithm for mapping burnt areas in Australia using SPOT-VEGETATION data. *Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 41(4), 907-909. 10.1109/TGRS.2003.808898
- Su, J. G. et Bork, E. W. (2007). Characterization of diverse plant communities in Aspen Parkland rangeland using lidar data. *Applied Vegetation Science*, 10(3), 407-416. 10.1111/j.1654-109X.2007.tb00440.x
- Sumnall, M., Peduzzi, A., Fox, T. R., Wynne, R. H., Thomas, V. A. et Cook, B. (2016). Assessing the transferability of statistical predictive models for leaf area index between two airborne discrete return lidar sensor designs within multiple intensely managed Loblolly pine forest locations in the south-eastern USA. *Remote Sensing of Environment*, 176, 308–319. 10.1016/j.rse.2016.02.012
- Sun, Y., Zhu, J., Sun, O. J. et Yan, Q. (2016). Photosynthetic and growth responses of *Pinus koraiensis* seedlings to canopy openness: implications for the restoration of mixed-broadleaved Korean pine forests. *Environmental and Experimental Botany*, 129, 118-126. 10.1016/j.envexpbot.2016.02.005
- Surový, P. et Kuželka, K. (2019). Acquisition of forest attributes for decision support at the forest enterprise level using remote-sensing techniques—A review. *Forests*, 10(3), 273. 10.3390/f10030273
- Suzuki, M., Karukome, T., Fujihira, K., Mitsugi, M. et Hisamoto, Y. (2021). Clear-cutting triggers regeneration of abandoned secondary forests but risks alternative successional trajectories with high deer density. *Applied Vegetation Science*, 24(3), e12596. 10.1111/avsc.12596
- Swanson, P. Y. et Sandegren, F. (1989). Winter-range philopatry of seasonally migratory moose. *Journal of Applied Ecology*, 26, 25-33. 10.2307/2403648
- Szwagrzyk, J. et Szewczyk, J. (2001). Tree mortality and effects of release from competition in an old-growth *Fagus*-*Abies*-*Picea* stand. *Journal of Vegetation Science*, 12(5), 621-626. 10.2307/3236901

- Tahvanainen, J. O. et Root, R.B. (1972). The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10, 321-346. 10.1007/BF00345736
- Taki, H., Okochi, I., Okabe, K., Inoue, T., Goto, H., Matsumura, T. et Makino, S. I. (2013). Succession influences wild bees in a temperate forest landscape: the value of early successional stages in naturally regenerated and planted forests. *PLoS One*, 8(2), e56678. 10.1371/journal.pone.0056678
- Taki, H., Yamaura, Y., Okochi, I., Inoue, T., Okabe, K. et MAKINO, S. I. (2010). Effects of reforestation age on moth assemblages in plantations and naturally regenerated forests. *Insect Conservation and Diversity*, 3(4), 257-265. 10.1111/j.1752-4598.2010.00097.x
- Takoutsing, B. et Heuvelink, G. B. (2022). Comparing the prediction performance, uncertainty quantification and extrapolation potential of regression kriging and random forest while accounting for soil measurement errors. *Geoderma*, 428, 116192. 10.1016/j.geoderma.2022.116192
- Tang, H., Brolly, M., Zhao, F., Strahler, A. H., Schaaf, C. L., Ganguly, S., Gong, Z. et Dubayah, R. (2014). Deriving and validating Leaf Area Index (LAI) at multiple spatial scales through lidar remote sensing: A case study in Sierra National Forest, CA. *Remote Sensing of Environment*, 143, 131-141. 10.1016/j.rse.2013.12.007
- Tanner, A. L. et Leroux, S. J. (2015). Effect of roadside vegetation cutting on moose browsing. *PLoS One*, 10(8), e0133155. 10.1371/journal.pone.0133155
- Taylor, A. R., Boulanger, Y., Price, D. T., Cyr, D., McGarrigle, E., Rammer, W. et Kershaw Jr, J. A. (2017). Rapid 21st century climate change projected to shift composition and growth of Canada's Acadian Forest Region. *Forest Ecology and Management*, 405, 284-294. 10.1016/j.foreco.2017.07.033
- Tehrany, M. S., Kumar, L. et Drielsma, M. J. (2017). Review of native vegetation condition assessment concepts, methods and future trends. *Journal for Nature Conservation*, 40, 12-23. 10.1016/j.jnc.2017.08.004
- Tejaswi, G. (2007). *Manual on deforestation, degradation, and fragmentation using remote sensing and GIS* (MAR-SFM 5) [Working Paper]. Forestry Department, Food and Agriculture Organization of the United Nations.
<https://www.fao.org/3/ap163e/ap163e.pdf>
- Telfer, E. S. (1967). Comparison of moose and deer winter range in Nova Scotia. *The Journal of Wildlife Management*, 31(3), 418-425. 10.2307/3798117

- Tinya, F., Kovács, B., Aszalós, R., Tóth, B., Csépányi, P., Németh, C. et Ódor, P. (2020). Initial regeneration success of tree species after different forestry treatments in a sessile oak-hornbeam forest. *Forest Ecology and Management*, 459, 117810. 10.1016/j.foreco.2019.117810
- Thompson, I. D., Curran, W. J., Hancock, J. A. et Butler, C. E. (1992). Influence of moose browsing on successional forest growth on black spruce sites in Newfoundland. *Forest Ecology and Management*, 47, 29-37. 10.1016/0378-1127(92)90263-9
- Thompson, M. E., Gilbert, J. R., Matula Jr, G. J. et Morris, K. I. (1995). Seasonal habitat use by moose on managed forest lands in northern Maine. *Alces*, 31, 223-245.
- Thompson, S. N., van Diedenhoven, B., Colarco, P. R., Castellanos, P., Lian, E. et Martins, J. V. (2022). Analysis of Scattering Angle Sampling by Multi-Angle Imaging Polarimeters for Different Orbit Geometries. *Frontiers in Remote Sensing*, 3, 836262. 10.3389/frsen.2022.836262
- Torre-Tojal, L., Bastarrika, A., Boyano, A., Lopez-Gude, J. M. et Grana, M. (2022). Above-ground biomass estimation from LiDAR data using random forest algorithms. *Journal of Computational Science*, 58, 101517. 0.1016/j.jocs.2021.101517
- Torres, R. T., Carvalho, J. C., Panzacchi, M., Linnell, J. D. C. et Fonseca, C. (2011). Comparative use of forest habitats by roe deer and moose in a human-modified landscape in southeastern Norway during winter. *Ecological Research*, 26, 781-789. 10.1007/s11284-011-0837-0
- Trout, T. J., Johnson, L. F. et Gartung, J. (2008). Remote sensing of canopy cover in horticultural crops. *HortScience*, 43(2), 333-337. 10.21273/HORTSCI.43.2.333
- Tuanmu, M. N., Viña, A., Bearer, S., Xu, W., Ouyang, Z., Zhang, H. et Liu, J. (2010). Mapping understory vegetation using phenological characteristics derived from remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, 114(8), 1833-1844. 10.1016/j.rse.2010.03.008
- Ullah, S., Skidmore, A. K., Ramoelo, A., Groen, T. A., Naeem, M. et Ali, A. (2014). Retrieval of leaf water content spanning the visible to thermal infrared spectra. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 93, 56-64. 10.1016/j.isprsjprs.2014.04.005

- USDA Forest Service. (2019). *Forest Inventory and Analysis - National Core Field Guide: Volume I: Field data collection procedures for phase 2 plots* (version 9.2) [Field Guide]. Forest Service, United States Department of Agriculture.
https://www.fia.fs.usda.gov/library/field-guides-methods-proc/docs/2022/core_ver9-2_9_2022_SW_HW%20table_rev_12_13_2022.pdf
- van Beeck Calkoen, S. T., Kuijper, D. P., Sand, H., Singh, N. J., van Wieren, S. E. et Cromsigt, J. P. (2018). Does wolf presence reduce moose browsing intensity in young forest plantations?. *Ecography*, 41(11), 1776-1787. 10.1111/ecog.03329
- Van Beest, F. M., Mysterud, A., Loe, L. E. et Milner, J. M. (2010). Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 79(4), 910-922. 10.1111/j.1365-2656.2010.01701.x
- Vanclay, J. K. (1995). Synthesis: Growth models for tropical forests: A synthesis of models and methods. *Forest Science*, 41(1), 7-42. 10.1093/forestscience/41.1.7
- Vandendaele, B., Martin-Ducup, O., Fournier, R. A., Pelletier, G. et Lejeune, P. (2022). Mobile laser scanning for estimating tree structural attributes in a temperate hardwood Forest. *Remote Sensing*, 14(18), 4522. 0.3390/rs14184522
- Vanderwel, M. C., Mills, S. C. et Malcolm, J. R. (2009). Effects of partial harvesting on vertebrate species associated with late-successional forests in Ontario's boreal region. *The Forestry Chronicle*, 85(1), 91-104. 10.5558/tfc85091-1
- Van Pham, N., Pham, L. T., Pedrycz, W. et Ngo, L. T. (2021). Feature-reduction fuzzy co-clustering approach for hyper-spectral image analysis. *Knowledge-Based Systems*, 216, 106549. 10.1016/j.knosys.2020.106549
- Varhola, A., Wawerla, J., Weiler, M., Coops, N. C., Bewley, D. et Alila, Y. (2010). A new low-cost, stand-alone sensor system for snow monitoring. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 27(12), 1973-1978. 10.1175/2010JTECHA1508.1
- Vepakomma, U., Cormier, D. et Thiffault, N. (2015). Potential of UAV based convergent photogrammetry in monitoring regeneration standards. *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 40, 281-285. 10.5194/isprsarchives-XL-1-W4-281-2015
- Vepakomma, U., St-Onge, B. et Kneeshaw, D. (2008). Spatially explicit characterization of boreal forest gap dynamics using multi-temporal lidar data. *Remote Sensing of Environment*, 112(5), 2326-2340. 10.1016/j.rse.2007.10.001

- Villikka, M., Packalén, P. et Maltamo, M. (2012). The suitability of leaf-off airborne laser scanning data in an area-based forest inventory of coniferous and deciduous trees. *Silva Fennica*, 46(1), 99-110. 10.14214/sf.68
- Vivas, H. J. et Saether, B. E. (1987). Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its food resources: An experimental study of winter foraging behaviour in relation to browse availability. *Journal of Animal Ecology*, 56, 509-520. 10.2307/5064.
- Walter, W. D., VerCauteren, K. C., Campa, H., Clark, W. R., Fischer, J. W., Hygnstrom, S. E., Mathews, N. E., Nielsen, C. K., Schauber, E. M., Van Deelen, T. R. et Winterstein, S. R. (2009). Regional assessment on influence of landscape configuration and connectivity on range size of white-tailed deer. *Landscape Ecology*, 24, 1405-1420. 10.1007/s10980-009-9374-4
- Walters, M. B., Farinosi, E. J., Willis, J. L. et Gottschalk, K. W. (2016). Managing for diversity: Harvest gap size drives complex light, vegetation, and deer herbivory impacts on tree seedlings. *Ecosphere*, 7(8), e01397. 10.1002/ecs2.1397
- Walters, M. B., Farinosi, E. J. et Willis, J. L. (2020). Deer browsing and shrub competition set sapling recruitment height and interact with light to shape recruitment niches for temperate forest tree species. *Forest Ecology and Management*, 467, 118134. 10.1016/j.foreco.2020.118134
- Wang, J., Sammis, T. W., Gutschick, V. P., Gebremichael, M., Dennis, S. O. et Harrison, R. E. (2010). Review of satellite remote sensing use in forest health studies. *The Open Geography Journal*, 3(1). 10.2174/1874923201003010028]
- Wang, L., Qu, J. J., Hao, X. et Zhu, Q. (2008). Sensitivity studies of the moisture effects on MODIS SWIR reflectance and vegetation water indices. *International Journal of Remote Sensing*, 29(24), 7065–7075. 10.1080/01431160802226034
- Wang, T., Hamann, A., Spittlehouse, D. et Carroll, C. (2016). Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America. *PLoS One*, 11(6), e0156720. 10.1371/journal.pone.0156720
- Wang, T., Skidmore, A. K., Toxopeus, A. G. et Liu, X. (2009). Understory bamboo discrimination using a winter image. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 75(1), 37-47. 10.14358/PERS.75.1.37
- Ward, J. S., Anagnostakis, S. L. et Ferrandino, F. J. (1999). *Stand dynamics in Connecticut hardwood forests: the old series plots (1927-1997) (959)* [Bulletin]. The Connecticut Agricultural Experiment Station.

- Ward, J. S. et Worthley, T. E. (2004). *Forest regeneration handbook: a guide for forest owners, harvesting practitioners, and public officials*. United States Forest, Northeast Area, State and Private Forestry.
- Wang, W. J., He, H. S., Fraser, J. S., Thompson III, F. R., Shifley, S. R. et Spetich, M. A. (2014). LANDIS PRO: a landscape model that predicts forest composition and structure changes at regional scales. *Ecography*, 37(3), 225-229. 10.1111/j.1600-0587.2013.00495.x
- Wang, F., Heenkenda, M. K. et Freeburn, J. T. (2022). Estimating tree diameter at breast height (DBH) using an iPad Pro LiDAR sensor. *Remote Sensing Letters*, 13(6), 568-578. 10.1080/2150704X.2022.2051635
- Wasser, L., Day, R., Chasmer, L. et Taylor, A. (2013). Influence of vegetation structure on lidar-derived canopy height and fractional cover in forested riparian buffers during leaf-off and leaf-on conditions. *PLoS One*, 8(1), e54776. 10.1371/journal.pone.0054776
- Wattles, D. W. et DeStefano, S. (2011). Status and management of moose in the northeastern United States. *Alces*, 47, 53-68.
- Wattles, D. W. et DeStefano, S. (2013). Space use and movements of moose in Massachusetts: implications for conservation of large mammals in a fragmented environment. *Alces*, 49, 65-81.
- Werner, E. E. et Glennemeier, K. S. (1999). Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. *Copeia*, 1999(1), 1-12. 10.2307/1447379
- Whigham, D. F. (2004). Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 583-621. 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105708
- White, J. C., Coops, N. C., Wulder, M. A., Vastaranta, M., Hilker, T. et Tompalski, P. (2016). Remote sensing technologies for enhancing forest inventories: A review. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 42(5), 619-641. 10.1080/07038992.2016.1207484
- Wikle, C. K. (2019). Comparison of deep neural networks and deep hierarchical models for spatio-temporal data. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 24(2), 175-203. 10.1007/s13253-019-00361-7

- Wing, B. M., Ritchie, M. W., Boston, K., Cohen, W. B., Gitelman, A. et Olsen, M. J. (2012). Prediction of understory vegetation cover with airborne lidar in an interior ponderosa pine forest. *Remote Sensing of Environment*, 124, 730-741. 10.1016/j.rse.2012.06.024
- Woods, M., Lim, K. et Treitz, P. (2008). Predicting forest stand variables from LIDAR data in the Great Lakes St. Lawrence Forest of Ontario. *The Forestry Chronicle*, 84(6), 827-839. 10.5558/tfc84827-6
- Wulder, M. A. (2003). The current status of laser scanning of forests in Canada and Australia. Dans *Proceeding of the ScandLaser Scientific Workshop on Airborn Laser Scanning of Forests in Umeå, Sweden, September 3-4, 2003* (p. 21-23). Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Forest Resource Management and Geomatics.
- Wulder, M. A. et Franklin, S. E. (2003). Introduction. Dans M. A. Wulder et S. E. Franklin (dir.), *Remote sensing of forest environments: concepts and case studies* (p. 3-12). Springer Science + Business Media, LLC. 10.1007/978-1-4615-0306-4_1
- Xiao, Z., Liang, S., Wang, J., Chen, P., Yin, X., Zhang, L. et Song, J. (2014). Use of general regression neural networks for generating the GLASS leaf area index product from time-series MODIS surface reflectance. *Geoscience and Remote Sensing*, 52(1), 209–223. 10.1109/TGRS.2013.2237780
- Xie, Y., Sha, Z. et Yu, M. (2008). Remote sensing imagery in vegetation mapping: a review. *Journal of Plant Ecology*, 1(1), 9-23. 10.1093/jpe/rtm005
- Xu, B., Gong, P. et Pu, R. (2003). Crown closure estimation of oak savannah in a dry season with Landsat TM imagery: comparison of various indices through correlation analysis. *International Journal of Remote Sensing*, 24(9), 1811–1822. 10.1080/01431160210144598
- Yamaura, Y., Royle, J. A., Shimada, N., Asanuma, S., Sato, T., Taki, H. et Makino, S. I. (2012). Biodiversity of man-made open habitats in an underused country: a class of multispecies abundance models for count data. *Biodiversity and Conservation*, 21, 1365-1380. 10.1007/s10531-012-0244-z
- Yang, B., Huang, R., Dong, Z., Zang, Y. et Li, J. (2016). Two-step adaptive extraction method for ground points and breaklines from lidar point clouds. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 119, 373-389. 10.1016/j.isprsjprs.2016.07.002

- Yang, G., Liu, J., Zhao, C., Li, Z., Huang, Y., Yu, H., Xu, B., Yang, X., Zhu, D., Zhang, X., Zhang, R., Haikuan, F., Zhao, X., Li, Z., Li, H., et Yang, H. (2017). Unmanned aerial vehicle remote sensing for field-based crop phenotyping: current status and perspectives. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1111. 10.3389/fpls.2017.01111
- Yang, X., Qiu, S., Zhu, Z., Rittenhouse, C., Riordan, D. et Cullerton, M. (2023). Mapping understory plant communities in deciduous forests from Sentinel-2 time series. *Remote Sensing of Environment*, 293, 113601. 10.1016/j.rse.2023.113601
- Yang, X., Tang, J. et Mustard, J. F. (2014). Beyond leaf color: Comparing camera-based phenological metrics with leaf biochemical, biophysical, and spectral properties throughout the growing season of a temperate deciduous forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 119(3), 181-191. 10.1002/2013JG002460
- Yang, Y., Wang, L., Yang, Z., Xu, C., Xie, J., Chen, G., Lin, C., Guo, J., Liu, X., Xiong, D., Lin, W., Chan, S., He, Z., Lin, K., Jiang, M. et Lin, T.-C. (2018). Large ecosystem service benefits of assisted natural regeneration. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123(2), 676-687. 10.1002/2017JG004267
- Yao, W., Krzystek, P. et Heurich, M. (2013). Enhanced detection of 3D individual trees in forested areas using airborne full-waveform lidar data by combining normalized cuts with spatial density clustering. *ISPRS Annals of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 1, 349-354.
- Young, T., Petersen, D. A. et Clary, J. J. (2005). The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters*, 8(6), 662-673. 10.1111/j.1461-0248.2005.00764.x
- Zald, H. S., Ohmann, J. L., Roberts, H. M., Gregory, M. J., Henderson, E. B., McGaughey, R. J. et Braaten, J. (2014). Influence of lidar, Landsat imagery, disturbance history, plot location accuracy, and plot size on accuracy of imputation maps of forest composition and structure. *Remote Sensing of Environment*, 143, 26-38. 10.1016/j.rse.2013.12.013
- Zelazny, V. F., Martin, G. L., Toner, M., Gorman, M., Colpitts, M., Veen, H., Godin, B., McInnis, B., Steeves, C., Wuest, L. et Roberts, M. (2007). *Our landscape heritage: the story of ecological land classification in New Brunswick* (2^e éd.) [Rapport]. New Brunswick Department of Natural Resources.
<https://www2.gnb.ca/content/dam/gnb/Departments/nr-rn/pdf/en/ForestsCrownLands/ProtectedNaturalAreas/our-landscape-heritage.pdf>

- Zhang, Y., Chen, J. M. et Thomas, S. C. (2007). Retrieving seasonal variation in chlorophyll content of overstory and understory sugar maple leaves from leaf-level hyperspectral data. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 33(5), 406–415. 10.5589/m07-037
- Zhang, J., Sun, B., Yang, C., Wang, C., You, Y., Zhou, G., Liu, B., Wang, C., Kuai, J. et Xie, J. (2022). A novel composite vegetation index including solar-induced chlorophyll fluorescence for seedling rapeseed net photosynthesis rate retrieval. *Computers and Electronics in Agriculture*, 198, 107031. 10.1016/j.compag.2022.107031
- Zhao, J., Zhao, X., Zhang, H. et Zhou, F. (2017). Shallow water measurements using a single green laser corrected by building a near water surface penetration model. *Remote Sensing*, 9(5), 426. 10.3390/rs9050426
- Ziede, B. (1991). Self-thinning and stand density. *Forest Science*, 37, 517-523. 10.1093/forestscience/37.2.517
- Zuhlke, M., Fomferra, N., Brockmann, C., Peters, M., Veci, L., Malik, J. et Regner, P. (2015). SNAP (sentinel application platform) and the ESA sentinel 3 toolbox. Dans L. Ouwehand (dir.), *Sentinel-3 for Science Workshop: Proceedings of a workshop in Venice, Italy, 2-5 June, 2015* (Vol. 734 p.21).
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. et Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.