

**ÉVALUER LA CONTRIBUTION DES DONNÉES LIDAR
POUR L'ÉTUDE DE L'ÉCOLOGIE SPATIALE DES
GRANDS MAMMIFÈRES**

Mémoire présentée

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

PAR

© **BRENDAN BLANCHARD**

Octobre 2025

Composition du jury :

Luc Sirois, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Martin-Hugues St-Laurent, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Robert Schneider, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Frédéric Lesmerises, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Martin Leclerc, examinateur externe, Université du Québec à Chicoutimi

Dépôt initial le 21 août 2025

Dépôt final le 22 octobre 2025

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

Je remercie tout d'abord Martin-Hugues St-Laurent, mon directeur de recherche, pour m'avoir offert cette opportunité de projet, mais surtout pour son accompagnement d'une grande justesse. Merci pour ta confiance dès le départ, pour ta rigueur scientifique, ta capacité à toujours pousser plus loin la réflexion et ta générosité intellectuelle. Tu as su me guider tout en me laissant l'espace pour développer mon autonomie. Travailler sous ta supervision a été à la fois exigeant et stimulant et c'est exactement ce que je recherchais. Ce fut un réel plaisir pour moi d'absorber ta passion pour la recherche – contagieuse, il faut le dire – et de développer, à mon tour, un véritable goût pour ce métier. Merci aussi de continuer à me faire confiance pour la suite au doctorat. J'espère que tu réalises que ça implique de me voir chaque semaine pendant encore cinq années !

Un immense merci également à mes codirecteurs Frédéric Lesmerises et Robert Schneider. Merci Frédéric pour ton sens de la clarté, pour ta capacité à structurer les idées, pour ton expertise analytique (vraiment époustouflante) et pour ta disponibilité à chaque étape du processus. Nos échanges ont aussi joué un rôle clé dans ma décision de poursuivre au doctorat – merci de m'avoir aidé à réfléchir, à me projeter, et à voir cette suite comme un chemin possible et stimulant. Merci Robert pour ton soutien attentif, ton œil critique, ton implication bienveillante dans ce projet et pour ta vision complémentaire de la recherche, tant dans l'écriture que dans l'approche des analyses. Ta manière d'aborder les choses diffère de celle de Martin-Hugues et Frédéric, et c'est précisément cette diversité de perspectives qui a été, pour moi, une richesse.

Je sais que chacun d'entre vous a traversé, au cours de cette maîtrise, des périodes personnelles particulièrement éprouvantes. Votre présence et votre engagement malgré ces épreuves m'ont profondément touché. Merci d'avoir continué à m'accompagner avec autant de générosité et de professionnalisme.

Je tiens également à remercier Kati Brown, cartothécaire à l'UQAR, qui a été le lien essentiel avec l'Université Laval pour l'obtention des données LiDAR. Ta disponibilité et ton efficacité ont facilité une étape cruciale du projet. Merci à Stefano Biondo et Alexandre Robert-Tessier, cartothécaires à l'Université Laval, pour leur soutien technique et logistique de l'autre côté du pont. Merci au ministère de l'Environnement, de la lutte aux Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs du Québec pour l'accès aux données télémétriques de caribous et de coyotes utilisées dans le cadre de mon projet, et au ministère des Transports et de la Mobilité Durable pour l'accès aux données d'originaux. Ce projet de maîtrise n'aurait pas pu voir le jour sans le support financier du ministère des Ressources naturelles et des Forêts et du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) par l'intermédiaire d'une subvention Alliance (projet eFORCE) pilotée par mon co-directeur Robert Schneider, et de la subvention à la découverte # 2022-04307 octroyée à mon directeur Martin-Hugues St-Laurent.

Je remercie Christian Dussault, du ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs, pour le temps consacré à l'évaluation de mon devis de recherche, ainsi que pour ses conseils précieux en amont du projet, qui m'ont permis d'éviter certains écueils. Je remercie également les membres du jury, Martin Leclerc (UQAC) et Luc Sirois (UQAR), pour leur temps, leurs commentaires constructifs qui ont renforcé la rigueur scientifique de ce mémoire, et pour m'avoir permis d'aborder plus sereinement le processus de publication de mon article.

Merci à Kimberly Malcolm, professionnelle de recherche de l'équipe St-Laurent, pour son aide précieuse dans la révision de mes textes et présentations en anglais ; ses conseils ont grandement contribué à améliorer la qualité de mes communications scientifiques. Je souhaite également remercier Sophie, Lazare, Jessica et Alexandre de l'équipe de recherche en gestion de la faune terrestre ; notre cohorte a été une source précieuse de soutien mutuel et de motivation. Un merci particulier à Jérôme pour m'avoir baladé en pick-up afin de capturer des coyotes, et à Fabien pour m'avoir baladé en RVR afin de capturer des cafés glacés avant le terrain, deux expériences qui, à leur manière, resteront longtemps gravées

dans ma mémoire. Un sincère merci à vous deux pour nos échanges francs, drôles et stimulants sur la science... et surtout sur tout le reste. Ces moments passés au ~~Baro~~^{Bare} labo, entre discussions et réflexions, les pauses café et les *brainstorms* improvisés, ont grandement contribué à faire de cette maîtrise une expérience enrichissante, à la fois intellectuellement et humainement.

Je tiens à remercier chaleureusement Alain Caron, auxiliaire d'enseignement et de recherche à l'UQAR, pour m'avoir permis de vivre l'expérience d'enseigner le cours *Biostatistiques II* durant ma dernière session. Travailler en duo avec toi a été une expérience enrichissante, tant sur le plan pédagogique qu'humain : ta confiance, ton expérience, ton *coaching*, et ta manière d'aborder les choses ont rendu ce trimestre unique. J'ai beaucoup appris, non seulement sur l'enseignement, mais aussi sur la gestion des imprévus et la dynamique de groupe, sans oublier nos échanges plus informels qui apportaient légèreté et bonne humeur dans une période intense. De la France à Rimouski, tu restes l'un des meilleurs professeurs que j'ai eu la chance de côtoyer.

Merci à ma famille et à mes amis de l'autre côté de l'Atlantique, qui m'ont accompagné à distance tout au long de cette aventure. Même si ma présence s'est parfois faite discrète, je vous ai toujours sentis là. Un merci tout particulier à mes sœurs, ma maman et ma mamie, ainsi qu'à Paul et Gurvan, qui m'ont encouragé à partir, même si vous devez peut-être le regretter maintenant que vous ne me voyez qu'une fois par an. Le plus grand défi de ma maîtrise a été de ne pas être parmi vous, de ne pas pouvoir partager le quotidien, mais votre soutien, même à distance, a rendu cette séparation beaucoup plus facile à vivre. Votre bienveillance, vos messages au bon moment et votre amitié fidèle ont été une source de motivation constante. Merci d'être toujours là, malgré l'océan.

Et enfin, merci à toi Chloé, pour tout ce que tu es et tout ce que tu fais au quotidien. Ton regard toujours en mouvement, ton esprit critique et ta profonde capacité de réflexion m'émerveillent et me stimulent chaque jour. Tu as profondément marqué mon parcours, en m'aidant à penser autrement, à douter avec justesse, à choisir avec lucidité. En deux années, tu m'as transformé, fait grandir, et guidé vers la personne que je souhaite devenir. Merci.

RÉSUMÉ

Comprendre les déterminants de sélection de l'habitat constitue un enjeu central en écologie de la faune et en aménagement forestier. Les cartes forestières sont généralement utilisées pour relier les localisations d'animaux suivis par télémétrie aux caractéristiques de leur environnement, en fournissant des informations sur la composition des peuplements et les perturbations. Toutefois, ces cartes rendent peu compte de la structure de la végétation, une dimension pourtant essentielle pour plusieurs espèces. Ce mémoire explore dans quelle mesure l'intégration de données issues du LiDAR aéroporté, qui capte finement la structure de la végétation en trois dimensions, améliore notre compréhension de la sélection de l'habitat chez trois grands mammifères : le caribou (*Rangifer tarandus caribou*), une espèce proie en déclin, l'orignal (*Alces alces americana*), un grand gibier exploité, et le coyote (*Canis latrans*), un prédateur opportuniste associé à des problèmes de cohabitation avec les citoyens. Un objectif secondaire visait à évaluer la pertinence d'utiliser les données LiDAR acquises en été pour modéliser la sélection d'habitat hivernal, malgré le décalage phénologique. À partir de localisations GPS, j'ai bâti des fonctions de sélection des ressources pour chaque espèce et période, en comparant des modèles fondés soit sur la carte écoforestière, sur le LiDAR aéroporté, ou leur combinaison. Mes résultats soulignent le caractère complémentaire des données LiDAR et des cartes écoforestières. La combinaison des sources de données surpassait les modèles ne s'appuyant que sur une seule source, bien que le gain variait entre les espèces et les saisons. Les données LiDAR étaient informatives pour le caribou, qui sélectionne en hiver des pessières peu denses, et pour le coyote qui cherche un sous-bois dense et hétérogène, des éléments que la carte écoforestière ne caractérise pas aussi bien. L'orignal répondait surtout à la composition forestière et aux perturbations. La sélection d'habitat dépendait des contraintes écologiques propres à chaque espèce (prédation, accès à la nourriture, mobilité), et conséquemment l'apport relatif de la structure ou de la composition des peuplements variait selon le contexte. Combiner des données reflétant ces deux aspects permettra de mieux orienter les gestionnaires des habitats fauniques et forestiers vers une meilleure conciliation des différentes vocations des paysages naturels aménagés.

Mots clés : Caribou, carte forestière, composition, coyote, forêt boréale, LiDAR aéroporté, orignal, sélection d'habitat, sélection de modèles, structure

ABSTRACT

Understanding the determinants of habitat selection is a central concern in wildlife ecology and forest management. Forest maps are generally used to link the locations of animals tracked by telemetry to the characteristics of their environment, providing information on stand composition and disturbances. However, these maps offer limited insight into vegetation structure, a dimension that is nonetheless essential for many species. This thesis explores the extent to which the integration of airborne LiDAR data, which finely captures three-dimensional vegetation structure, improves our understanding of the habitat selection of three large mammal species: the caribou (*Rangifer tarandus caribou*), a declining prey species; moose (*Alces alces americana*), a sport hunted ungulate; and coyote (*Canis latrans*), an opportunistic predator associated with coexistence problems with humans. A secondary objective was to evaluate the relevance of using LiDAR data acquired in summer to model winter habitat selection, despite phenological mismatch. Based on GPS locations, I built resource selection functions for each species and period, comparing models based on the ecoforest map, airborne LiDAR, or a combination of both. My results highlight the complementary relationship of LiDAR data and ecoforest maps. The combination of both data sources outperformed models based on a single source, although the magnitude of improvement varied among species and seasons. LiDAR data were informative for caribou, which select sparse spruce stands in winter, as well as for coyotes, which seek a dense and heterogeneous understory, features that the ecoforest map does not describe as precisely. Moose responded primarily to forest composition and disturbances. Habitat selection depends on the ecological constraints specific to each species (predation, food access, mobility), and consequently, the relative contribution of structure or composition varies depending on context. Combining data that reflect both aspects will better guide wildlife and forest managers toward reconciling the multiple objectives of managed natural landscapes.

Keywords: Airborne LiDAR, boreal forest, caribou, composition, coyote, forest map, habitat selection, model selection, moose, structure

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
RÉSUMÉ	XI
ABSTRACT	XIII
TABLE DES MATIÈRES	XV
LISTE DES TABLEAUX.....	XVI
LISTE DES FIGURES	XVIII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
HABITAT ET SÉLECTION D’HABITAT	1
DESCRIPTION DE L’HABITAT : OUTILS ET DONNÉES DISPONIBLES	3
TECHNOLOGIE LiDAR.....	5
OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRINCIPAUX RÉSULTATS	8
CHAPITRE 1 LIDAR METRICS ENHANCE OUR UNDERSTANDING OF HABITAT SELECTION BEYOND ECOFOREST MAP HABITAT CATEGORIES.	11
1.1. RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	11
1.2. LIDAR METRICS ENHANCE OUR UNDERSTANDING OF HABITAT SELECTION BEYOND ECOFORREST MAP HABITAT CATEGORIES	13
CONCLUSION GÉNÉRALE	73
RETOUR SUR LES OBJECTIFS ET LES PRINCIPAUX RÉSULTATS	73
CONTRIBUTIONS THÉORIQUES.....	74
CONTRIBUTIONS APPLIQUÉES.....	75
LIMITES ET PERSPECTIVES.....	77
CONCLUSION	78
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	81

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Vegetation structure metrics (Moudrý et al. 2023) extracted from airborne LiDAR in a buffer around GPS locations and random points for each species.....	26
Table 2. Description of landcover types derived from the ecoforest map for caribou (●), moose (■) and coyotes (▲). The symbols indicate the use of the category in the complete or reduced ecoforest map models for each species. Complete models are divided into snow-free and snow-covered periods. The same landcover types are used between periods for reduced models.	29
Table 3. Variables (landcover types, LiDAR metrics, topography and linear features) included in the three groups of candidate models, i.e. “Ecoforest map only”, “LiDAR only” and “Fusion” models. The building of candidate models was conducted for each species and biological period (see Table 2 for complete and reduced model information).	31
Table 4. ΔAIC_c values, cross-validation scores ($r_s \pm S.D$) and variables with associated coefficients and 95% CI from the highest-ranking RSF for the three types of models for caribou studied over the snow-free (left of dividing line) and snow-covered periods (right of the dividing line). The reference habitat (<i>Ref.</i>) corresponds to the category with a use/availability ratio closest to 1. Bold coefficients are statistically significant (95% CI does not include 0).	34
Table 5. ΔAIC_c values, cross-validation scores ($r_s \pm S.D$) and variables with associated coefficients and 95% CI from the highest-ranking RSF for the three types of models for moose studied over the snow-free (left of dividing line) and snow-covered periods (right of the dividing line). The reference habitat (<i>Ref.</i>) corresponds to the category with a use/availability ratio closest to 1. Bold coefficients are statistically significant (95% CI does not include 0).	36
Table 6. ΔAIC_c values, cross-validation scores ($r_s \pm S.D$) and variables with associated coefficients and 95% CI from the highest-ranking RSF for the three types of models for	

coyotes studied over the snow-free (left of dividing line) and snow-covered periods (right of the dividing line). The reference habitat (*Ref.*) corresponds to the category with a use/availability ratio closest to 1. Bold coefficients are statistically significant (95% CI does not include 0).38

Table 7. Information loss between complete and reduced ecoforest map models and Fusion models (Reduced ecoforest map + LiDAR model) for caribou, moose and coyotes and for the snow-free and snow-covered periods.....40

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Cadre méthodologique utilisé pour caractériser les patrons de sélection d’habitat du caribou, de l’orignal et du coyote en période estivale et hivernale.....	10
Figure 2 : Study areas as defined by a 100% minimum convex polygon encompassing GPS telemetry locations of all our collared caribou (red) and moose (purple), and a 95% minimum convex polygon (to prevent the influence of extraterritorial excursions, Shivik & Gese 2000) for coyote (blue) in different bioclimatic domains found in Quebec (eastern Canada).	19
Figure 3 : Conceptual workflow illustrating the processing steps and integration of LiDAR metrics (blue boxes) and ecoforest map categories (purple boxes) used in habitat selection analyses. Structural metrics are extracted from processed raw airborne LiDAR data (see Appendix B) within multiple buffer sizes (50–150 m, see Appendix B) around GPS and random locations, and are then log-transformed and used in a PCA (see Appendix B). Ecoforest maps are simplified through habitat categorization to generate a reduced ecoforest map model (see Appendix A). Both sources of information are then combined to represent complementary dimensions of forest composition and structure (see Statistical analyses) .	25

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La planète fait face à une crise majeure de la biodiversité, marquée par un déclin rapide des populations animales et végétales dans la plupart des écosystèmes (Ceballos et al. 2017, Díaz et al. 2019). Selon le rapport de l'IPBES (2019), environ un million d'espèces seraient menacées d'extinction à court ou moyen terme, conséquence directe des activités humaines. Cette perte de biodiversité est si rapide qu'elle a été comparée à une sixième extinction de masse (Barnosky et al. 2011, Ceballos et al. 2017). Les principaux moteurs de ce déclin sont la surexploitation des populations, l'introduction d'espèces exotiques envahissantes, la pollution et les changements climatiques (Tittensor et al. 2014, Maxwell et al. 2016), auxquels s'ajoutent la perte et la fragmentation des habitats (Swift & Hannon 2009, Haddad et al. 2015). L'expansion agricole, l'aménagement forestier, le développement urbain et les infrastructures linéaires contribuent à la modification des paysages naturels, réduisant la qualité et la connectivité des milieux nécessaires au maintien des populations fauniques (Newbold et al. 2015, Fahrig 2017). Ces perturbations ont des effets particulièrement marqués sur plusieurs espèces de grands mammifères dont la survie dépend d'habitats vastes et continus (Ripple et al. 2014). Ces constats soulignent le rôle central des habitats dans le maintien de la biodiversité. Pour comprendre comment la perte et la fragmentation des milieux impactent les populations fauniques, il est essentiel de s'intéresser aux mécanismes qui régissent l'utilisation de différentes composantes d'habitat dans des paysages aménagés par les espèces animales.

HABITAT ET SÉLECTION D'HABITAT

Les habitats sont désignés comme les espaces où vivent et se déplacent les animaux, agencés en une mosaïque de ressources et de conditions environnementales qui déterminent directement leur survie et leur reproduction (Krausman 1999, Morris 2003, Northrup et al. 2022). Cette définition englobe les conditions environnementales abiotiques, qui comprennent les conditions physico-chimiques comme la température, l'humidité, la luminosité et la disponibilité en eau, et biotiques, qui elles incluent toutes les interactions avec d'autres organismes vivants, tels que les proies, prédateurs, compétiteurs et symbiotes (Hall et al. 1997, Morris 2003). Le processus de

sélection d'habitat par une espèce identifie comment elle navigue dans son environnement et en utilise les ressources : une sélection (ou évitement) se manifeste lorsqu'une ressource ou un habitat est utilisé de manière disproportionnée par rapport à sa disponibilité dans l'environnement (Johnson 1980), suggérant un comportement non aléatoire. En discriminant activement entre les différentes composantes de leur habitat, les animaux orientent leurs choix vers celles qui répondent le mieux à leurs besoins, capacités et contraintes. Ce comportement traduit une recherche d'équilibre entre coûts (p. ex. les risques de prédation, les dépenses énergétiques) et bénéfices (p. ex. la disponibilité des ressources) (Lima & Dill 1990), un processus fondamental qui, à l'échelle évolutive, contribue à maximiser leur valeur adaptative (Fretwell & Lucas 1969).

L'étude de la sélection d'habitat revêt une importance considérable tant sur le plan théorique qu'appliqué. D'un point de vue théorique, elle permet d'approfondir notre compréhension des mécanismes comportementaux et évolutifs qui façonnent les relations entre les organismes et leur environnement comme la répartition spatiale des espèces (Boyce & McDonald 1999), incluant leurs liens génétiques (Shafer et al. 2012) ou les dynamiques de population (Gaillard et al. 2010, Matthiopoulos et al. 2015). Elle permet également de déterminer les facteurs influençant les choix de sélection (ou, à l'inverse, de non-sélection ou d'évitement) de différentes ressources liées à l'accès aux ressources alimentaires (Hebblewhite et al. 2008), à la protection contre les prédateurs (Ward-Fear et al. 2021), aux opportunités de reproduction (Smereka et al. 2020) ou aux conditions climatiques favorables (Sergeyev et al. 2023). Sur le plan appliqué, la caractérisation précise de la sélection et de l'évitement des ressources (ou des habitats) constitue un outil indispensable pour la conservation et la gestion de la biodiversité (Guisan et al. 2013). Elle permet d'identifier les habitats critiques nécessitant une protection prioritaire (Nielsen et al. 2006) et d'anticiper les réponses des espèces face aux perturbations anthropiques comme la fragmentation du paysage ou les changements climatiques (Sohl 2014).

Caractériser les patrons de sélection d'habitat consiste à relier la localisation des animaux à une description de leur environnement (Rettie & McLoughlin 1999). Ce processus hiérarchique peut s'exprimer selon quatre échelles spatiales définies par Johnson (1980), allant du choix de l'aire de répartition globale (1^{er} ordre) au choix des microsites pour des activités spécifiques (4^e ordre). Ces ordres sont liés à la notion d'échelle spatiale, caractérisée par l'étendue de l'aire d'étude et la taille des unités d'observation (Wiens 1989, Boyce 2006). Le choix de l'échelle dépend de la question écologique. Les travaux fondateurs de Wiens (1989) et Levin (1992) ont établi que chaque

organisme perçoit et répond à son environnement selon une gamme propre d'échelles spatiales et temporelles, de sorte que toute analyse écologique, et notamment celle de la sélection d'habitat (McGarigal et al. 2016), doit être menée à une ou plusieurs échelles adaptées à l'organisme et à la question posée. Ainsi, plus la description de l'habitat est détaillée, plus l'échelle doit permettre de représenter l'hétérogénéité des ressources et risques (Wiens 1989, Dussault et al. 2001) et donc s'appuyer sur une information cartographique à fine résolution. Par exemple, une étude de Johnson et al. (2002) portant sur le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) a montré que l'espèce ajuste ses déplacements et sa sélection d'habitat à différentes échelles spatiales, cherchant à équilibrer l'accès aux ressources et l'évitement des prédateurs à chacune de ces échelles, en fonction de la hiérarchie des facteurs limitants décrite par Rettie & Messier (2000) et Dussault et al. (2005).

DESCRIPTION DE L'HABITAT : OUTILS ET DONNÉES DISPONIBLES

Les progrès technologiques récents, notamment en matière de suivi télémétrique des animaux, d'imagerie de couverture du sol et de capacités informatiques, ont permis de réduire considérablement les contraintes liées à l'acquisition de données à hautes résolutions spatiale et temporelle (Kays et al. 2015, Wulder et al. 2018, Foley et al. 2020). Ainsi, les études en écologie spatiale peuvent aujourd'hui s'appuyer sur des données de plus en plus précises tout en couvrant des étendues spatiales croissantes, permettant une meilleure compréhension des processus écologiques à différentes échelles (Vierling et al. 2008). Cette amélioration de qualité des données a notamment conduit à l'utilisation d'outils cartographiques variés, qui diffèrent par leur résolution spatiale et leur nature descriptive. Ces outils permettent d'intégrer des informations détaillées sur les caractéristiques biophysiques des habitats, des structures végétales aux formations topographiques, et de relier ces descripteurs à la sélection d'habitat des espèces.

Plusieurs outils sont disponibles pour décrire la composition et la configuration des ressources et peuplements forestiers. En premier lieu, l'imagerie satellitaire constitue une source précieuse de données, offrant une couverture régulière et répétée de vastes territoires (Wulder et al. 2022). Des capteurs comme ceux des satellites américain Landsat (résolution spatiale de 30 m) et MODIS (résolution spatiale de 250 à 1000 m), ou européen comme Sentinel-2 (résolution spatiale de 10 à 20 m) permettent d'extraire des indices de végétation (p. ex. NDVI ou EVI) pour caractériser la productivité primaire, de cartographier l'occupation du sol en classifiant les types

de couvert forestier (Hansen et al. 2013, White et al. 2017) ou encore suivre l'évolution des paysages sous l'effet des perturbations comme les feux, les épidémies d'insectes ou l'aménagement forestier (Potapov et al. 2022, Hermosilla et al. 2018). Ces données environnementales ont été utilisées avec succès pour décrire l'habitat de grands mammifères, comme l'ont montré récemment les études de Bleyhl et al. (2017) portant sur 11 espèces différentes dans la région du Caucase, de Louvrier et al. (2019) sur le loup (*Canis lupus*) en France, ou d'Oeser et al. (2020) qui s'intéressait aux liens faune – habitat chez le chevreuil d'Europe (*Capreolus capreolus*), le lynx boréal (*Lynx lynx*) et le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) en Europe.

Au-delà des images satellitaires à large couverture, les données issues de l'imagerie aérienne permettent une caractérisation plus fine et détaillée des habitats fauniques. L'interprétation de photographies aériennes, souvent intégrée dans des systèmes d'information géographique, peut permettre la création de « cartes forestières ». Ces cartes sont élaborées dans le cadre d'inventaires forestiers nationaux et sont largement utilisées dans de nombreux pays européens (France : Bonhême 2021, Allemagne : Riedel et al. 2017, Italie : Gasparini et al. 2022, Suède : Fridman et al. 2014) pour décrire la composition, la structure et la distribution des habitats forestiers (Gschwantner et al. 2022). Les informations de ces cartes sont fréquemment intégrées en écologie spatiale, par exemple dans l'étude de Sand et al. (2021) sur la sélection d'habitat de l'élan (*Alces alces*) en Suède après la réintroduction du loup. Des approches comparables ont également été développées en Amérique du Nord, avec des produits nationaux (États-Unis : USDA 2023, Canada : IFN 2021) mais aussi des produits propres à chaque province (Colombie-Britannique : British Columbia Ministry of Forests 2023, Alberta : Alberta Agriculture, Forestry Rural Economic Development 2022).

Au Québec, la carte écoforestière constitue un outil fondamental pour la gestion et l'aménagement des forêts. Initialement développée pour répondre aux besoins de l'industrie forestière (MFFP 2015), cette carte permet de planifier les activités de récolte de bois en fournissant des informations sur la composition, la structure et la productivité des peuplements forestiers (MFFP 2022). Toutefois, son utilisation s'est progressivement étendue à d'autres domaines, notamment pour évaluer la qualité des habitats fauniques (Ouellet et al. 1996). Elle sert aujourd'hui de référence que ce soit pour produire des indices de qualité d'habitat (IQH) (p. ex. Whitman et al. 2017, Suffice et al. 2023) ou réaliser des études de sélection d'habitat portant sur des espèces de grands mammifères comme le caribou (Pinard et al. 2012), l'ours noir (*Ursus americanus*, Brodeur

et al. 2008), l'orignal (Leblond et al. 2010), le loup gris (Malcom et al. 2020), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*, Courbin et al. 2017) ou encore le coyote (*Canis latrans*, Boisjoly et al. 2010).

La carte écoforestière fournit un éventail d'attributs permettant de caractériser les peuplements, tels que la composition en essences dominantes et codominantes, la hauteur moyenne et l'âge estimé des strates arborescentes, en plus d'intégrer également des variables édaphiques comme le type de sol et le drainage (MFFP 2022). Elle est mise à jour de façon régulière, à une fréquence d'environ une décennie pour les attributs de structure des peuplements, tandis que les perturbations telles que les feux, les épidémies d'insectes ou les coupes forestières sont intégrées annuellement, avec un léger délai de traitement (MFFP 2022). Ce délai entraîne potentiellement un décalage entre l'état réel des forêts et leur représentation cartographique, en particulier dans les secteurs soumis à des perturbations récentes ou à des dynamiques écologiques rapides (Potvin et al. 1999, Dussault et al. 2001). La résolution spatiale de la carte, qui varie de 1 à 8 ha selon la productivité des sites, est adaptée à des analyses à l'échelle régionale ou provinciale, mais peut parfois limiter la représentation de détails fins dans des contextes d'étude à échelle plus locale (Nolet al. 1995, Dussault et al. 2001). Toutefois, comme tout produit issu d'un processus d'interprétation, la carte peut comporter certaines imprécisions, en particulier dans des zones complexes ou lorsque des peuplements ayant une structure et une composition différentes sont amalgamés dans un même polygone (Dussault et al. 2001). De plus, la qualité de la photo-interprétation est directement dépendante de l'expérience personnelle et des connaissances du photo-interprète, ce qui laisse place à une relative subjectivité, des erreurs et des incohérences dans l'interprétation (Morgan et al. 2010).

TECHNOLOGIE LIDAR

Les outils de télédétection traditionnellement utilisés pour la cartographie des habitats, tels que l'imagerie satellitaire ou les cartes forestières dérivées de la photo-interprétation, présentent une limite technologique majeure : ils se basent uniquement sur l'information captée au sommet de la canopée. Cette approche axée sur la surface du couvert ne permet pas de détecter les structures internes de la végétation, telles que la densité du sous-bois, la présence de strates arbustives ou l'ouverture du couvert forestier (Vierling et al. 2008). La structure de la végétation (c-à-d. l'organisation dans l'espace et dans le temps, y compris la position, l'étendue, la quantité, le type et

la connectivité des composantes hors-sol de la végétation, Pardini et al. 2019), tant dans sa dimension verticale qu'horizontale, a un effet marqué sur l'écologie des grands mammifères. Elle influence directement la disponibilité, la diversité et la qualité des ressources alimentaires (Searle et al. 2007, Lewis et al. 2022, Russo et al. 2023), tout en offrant des refuges contre les conditions climatiques extrêmes (Tveraa et al. 2003, van Beest et al. 2011) ou la prédation (Van Beest et al. 2013). Par exemple, chez l'orignal, un couvert végétal dense permet de réduire le stress thermique en période estivale, de limiter l'accumulation de neige en hiver et de fournir une protection contre les prédateurs, contribuant ainsi à améliorer la mobilité durant l'hiver, la survie et le succès reproducteur de ce cervidé (Schwab & Pitt 1991). Plus récemment, Russo et al. (2023) ont mis en lumière des interactions bidirectionnelles entre la structure tridimensionnelle de la végétation et les fonctions écologiques animales : les mammifères de taille moyenne à grande modifient leur environnement végétal par leurs comportements (brouteurs, fouisseurs, modificateurs du paysage), et ces transformations influencent en retour leur utilisation de l'habitat, leurs déplacements et leurs stratégies de reproduction. Comprendre finement la structure de la végétation est donc essentiel pour caractériser l'habitat utilisé par les espèces, au-delà des simples types de couvert ou de classes de végétation.

Dans ce contexte, la technologie LiDAR (*Light Detection and Ranging*) apporte une solution novatrice. En émettant ses propres impulsions laser et en mesurant le temps de retour après réflexion sur les surfaces (p. ex. : feuilles, branches et sol), le LiDAR aéroporté génère un nuage de points tridimensionnel représentant la structure physique de l'environnement à haute résolution (Lefsky et al. 2002, Vierling et al. 2008). Contrairement aux capteurs passifs de l'imagerie satellitaire, les impulsions du LiDAR traversent partiellement le couvert végétal, permettant de capturer des informations sur toutes les strates de végétation, de la canopée jusqu'au sol (Lefsky et al. 2002, Vierling et al. 2008). Les métriques dérivées du LiDAR, comme la densité de points à différentes hauteurs, la hauteur moyenne ou la rugosité de la canopée, permettent ainsi une description quantitative fine de la complexité structurale de l'habitat (Davies & Asner 2014, Coops et al. 2021). Ces indicateurs ont été utilisés avec succès pour modéliser les préférences d'habitat de plusieurs taxons, notamment les oiseaux (Bakx et al. 2019, Acebes et al. 2021), les primates (Singh et al. 2018, McLean et al. 2016), les lions (*Panthera leo*) (Loarie et al. 2013, Davies et al. 2016a, 2016b), et les cervidés (Ewald et al. 2014, Lone et al. 2014, Kroeger et al. 2020). Toutefois, bien que le LiDAR permette une avancée significative en matière de caractérisation de la structure

des peuplements, il reste limité pour l'identification spécifique des espèces végétales en place. Sa capacité à distinguer les essences (p. ex. feuillus vs résineux) est relativement faible comparée à la photo-interprétation ou à l'imagerie multispectrale (Davies & Asner 2014, Blouin et al. 2021). Pour pallier cette limite, quelques études ont couplé les données LiDAR avec des cartes forestières ou des données spectrales issues d'imagerie satellitaire, améliorant ainsi la classification des types forestiers (Simonson et al. 2014) et la prédiction de la sélection de l'habitat (Kroeger et al. 2020). La démarche que je préconise dans le présent mémoire de recherche va cependant plus loin en comparant systématiquement l'apport du LiDAR, de la carte écoforestière et de leur combinaison pour modéliser la sélection de l'habitat chez plusieurs espèces.

La capacité du LiDAR à caractériser les structures forestières varie selon le type de peuplement, l'espèce dominante, l'âge et le couvert. En effet, Racine et al. (2021) ont montré que les profils de retours LiDAR diffèrent entre les essences au Québec : le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et le sapin baumier (*Abies balsamea*) présentent des profils plus symétriques, centrés autour de 50 % de la hauteur du peuplement, tandis que l'épinette noire (*Picea mariana*) et blanche (*Picea glauca*) génèrent des retours plus concentrés à la base du profil. Ces différences soulignent l'importance de la composition forestière dans l'interprétation des données LiDAR. Par ailleurs, la pertinence écologique du LiDAR pourrait également dépendre des espèces animales ciblées. Dans leur étude, Fisher & Wilkinson (2005) ont montré que les grands mammifères – ongulés, canidés, félidés et ursidés – réagissent différemment aux divers stades de succession forestière, et que ces réponses varient selon le type de perturbation (feu ou coupe). Certaines espèces sélectionnent les habitats jeunes et ouverts créés par les perturbations récentes, tandis que d'autres préfèrent les milieux fermés ou matures, en fonction de leurs besoins écologiques. Ces différences mettent en lumière le rôle central de la structure du sous-bois ou de la canopée, difficilement observable par télédétection classique mais bien captée par le LiDAR (Vierling et al. 2008), en plus des changements de composition tout au long de la succession de stades de régénération post-perturbation. Tester l'apport de ces outils à travers une diversité de contextes forestiers et d'espèces animales est donc essentiel pour évaluer leur pertinence écologique dans des conditions contrastées, notamment en lien avec la composition forestière, les régimes de perturbation et les gradients bioclimatiques en forêt boréale et tempérée (Robitaille & Saucier 1998).

OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRINCIPAUX RÉSULTATS

C'est dans ce contexte que mon étude vise à déterminer si la combinaison des cartes écoforestières et des données LiDAR permet d'améliorer notre compréhension des patrons de sélection de l'habitat de différentes espèces de grands mammifères. J'ai émis l'hypothèse que la capacité du LiDAR à décrire la structure de la végétation, notamment du sous-bois, à une résolution spatiale élevée améliorera la caractérisation des relations habitat-faune lorsqu'elle est combinée à la carte écoforestière dans le modèle de sélection de l'habitat. Les espèces considérées font chacune face à des enjeux de gestion distincts : le caribou est menacé et fait l'objet de préoccupations en matière de conservation au Canada (Environnement Canada 2011), l'orignal revêt une importance socio-économique considérable au Québec à titre d'espèce gibier (Lefort 2015), tandis que le coyote est un prédateur généraliste impliqué dans plusieurs conflits avec les populations humaines (Brooks et al. 2020) ou des éléments de biodiversité valorisés (p. ex. caribou de la Gaspésie ; Frenette et al. 2020). Évaluer la contribution des données LiDAR dans ces contextes variés pourrait ainsi favoriser une prise de décision mieux informée, en offrant des informations structurales fines adaptées à différents objectifs de gestion. Plus précisément, je m'attends à ce que les informations du LiDAR soient pertinentes pour quantifier la sélection d'habitat du caribou, herbivore spécialiste du lichen (Johnson et al. 2004), dont la ressource principale se trouve dans le sous-bois des pessières à mousse, un domaine bioclimatique très fortement résineux (Robitaille & Saucier 1998). Le LiDAR devrait aussi être important pour quantifier la sélection d'habitat du coyote, prédateur de taille intermédiaire dont l'utilisation de l'habitat peut dépendre de microhabitats spécifiques (Boisjoly et al. 2010). Dans le cas de l'orignal, espèce généraliste exploitant une variété de peuplements mixtes (Potvin et al. 2005, Bjørneraas et al. 2011), je m'attends à ce que la composition forestière joue un rôle important, notamment en lien avec la disponibilité en feuillus l'été et en résineux l'hiver. Néanmoins, la structure du sous-bois, et en particulier la présence de brout à hauteur accessible, constitue également un facteur déterminant que les données LiDAR permettraient de capturer. Ainsi, même chez une espèce généraliste, les apports du LiDAR permettant de quantifier la structure fine pourraient être substantiels, en complément des informations de composition.

Pour tester cette hypothèse, j'ai bénéficié de localisations télémétriques récoltées sur plusieurs caribous du Nord-du-Québec, originaux du Bas-Saint-Laurent et coyotes de la Gaspésie, à savoir des proies et prédateurs aux exigences différentes en termes d'habitat et vivant dans des

paysages forestiers contrastés. Comme les données du LiDAR aéroporté sont acquises en saison estivale, lorsque la végétation est pleinement développée, un second objectif était d'évaluer la pertinence de l'utilisation du LiDAR en période hivernale (Fig. 1). L'hypothèse associée est que l'apport du LiDAR à notre compréhension des patrons de sélection d'habitat de différentes espèces serait moindre en hiver en raison du décalage phénologique inhérent à la perte des feuilles et à l'accumulation d'un couvert de neige. Pour ce faire, la sélection d'habitat a été évaluée pour deux périodes biologiques distinctes, sans neige et avec neige, pour les trois espèces (Fig. 1).

À titre de survol des principaux résultats, mon étude souligne que les modèles intégrant simultanément les données LiDAR et les données tirées des cartes écoforestières ont révélé une meilleure capacité à caractériser finement les patrons de sélection d'habitat chez le caribou, l'orignal et le coyote. Ce constat dépasse partiellement les attentes formulées dans mon hypothèse, selon laquelle l'apport du LiDAR serait plus limité chez l'orignal en raison de son écologie généraliste et de sa fréquentation de peuplements mixtes, pour lesquels la composition était supposée jouer un rôle prépondérant. Mes résultats indiquent que la structure fine de la végétation, bien caractérisée par le LiDAR, apporte un complément d'information pertinent pour modéliser l'utilisation de l'habitat par cette espèce. Mon approche met en lumière la complémentarité essentielle entre la composition végétale, décrite par les cartes écoforestières, et la structure fine de la végétation, révélée par les données LiDAR. Mon étude ouvre de nouvelles perspectives pour préciser les modèles de sélection d'habitat à l'aide de données multi-sources, en tenant compte de la variabilité interspécifique et saisonnière des stratégies d'utilisation de l'espace des grands mammifères.

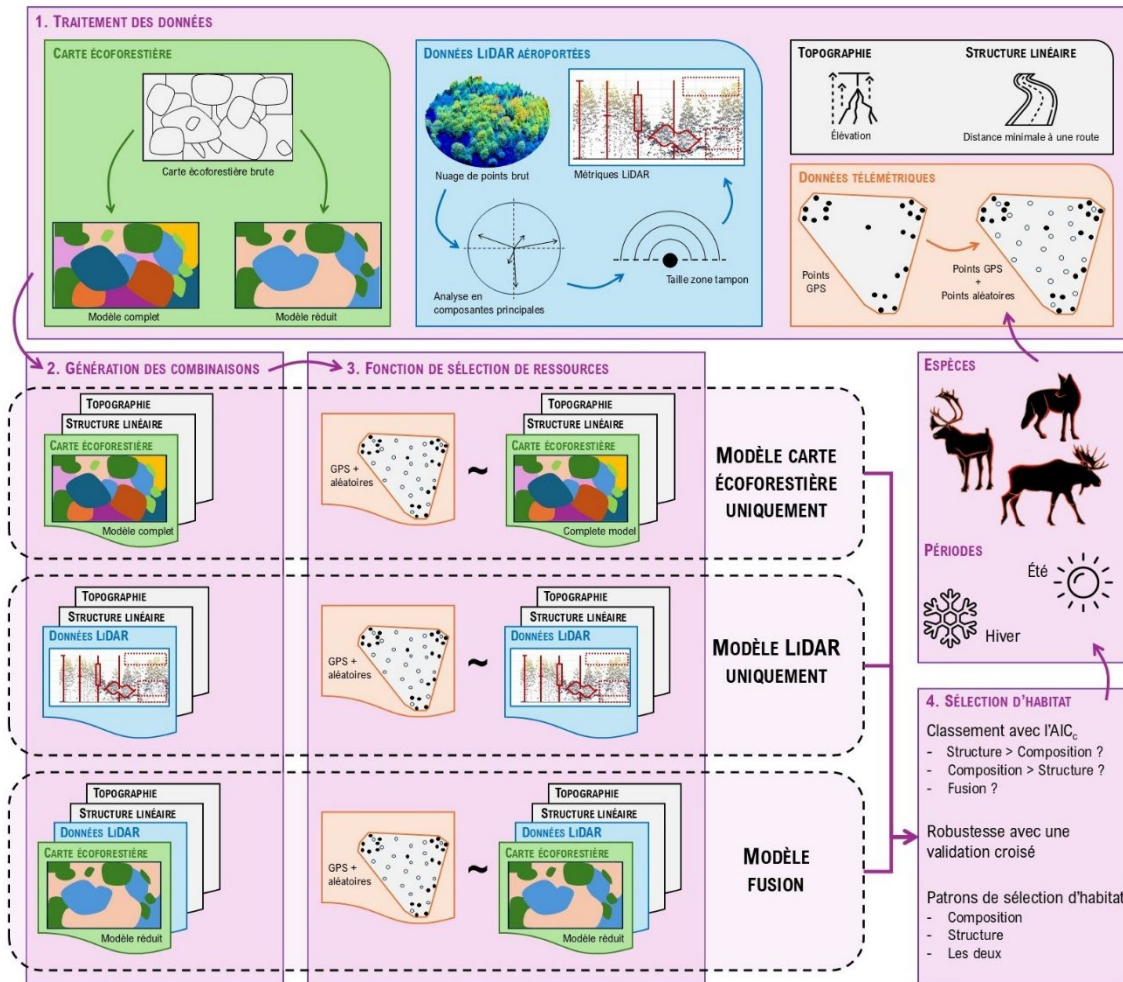


Figure 1 : Cadre méthodologique utilisé pour caractériser les patrons de sélection d'habitat du caribou, de l'orignal et du coyote en période estivale et hivernale.

CHAPITRE 1

LIDAR METRICS ENHANCE OUR UNDERSTANDING OF HABITAT SELECTION BEYOND ECOFOREST MAP HABITAT CATEGORIES

1.1. RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Les études de sélection de l'habitat chez les grands mammifères s'appuient traditionnellement sur des cartes forestières pour relier les localisations télémétriques des individus à des données environnementales. Ces cartes forestières fournissent essentiellement des informations sur la composition forestière mais décrivent peu la structure des peuplements. Au contraire, le LiDAR aéroporté (*Light Detection and Ranging*) fournit des métriques tridimensionnelles détaillées de la structure de la végétation, mais son application à l'étude des liens faune-habitat reste modeste. Notre étude visait à déterminer si la combinaison de ces produits peut améliorer notre capacité à comprendre les patrons de sélection d'habitat chez le caribou (*Rangifer tarandus caribou*), l'orignal (*Alces alces americana*) et le coyote (*Canis latrans*), des espèces de grands mammifères représentatives de la forêt boréale de l'est du Canada. Nous avons construit des fonctions de sélection des ressources à l'aide de régressions logistiques mixtes afin de caractériser les patrons de sélection d'habitat, en utilisant des données de télémétrie et différentes sources d'information sur la composition et la structure forestière. Nous avons évalué la performance des modèles à l'aide d'une validation croisée de type k-fold. Nos résultats suggèrent que l'intégration des données LiDAR aux cartes forestières améliore significativement la précision des prédictions pour l'ensemble des espèces, bien que les bénéfices varient selon les périodes et les zones d'étude, tout en offrant une représentation plus complète de la sélection d'habitat. Par exemple, la structure de la végétation, essentiellement décrite par les données LiDAR, était le principal déterminant de la sélection d'habitat du caribou et du coyote en période de couverture neigeuse, tandis que la composition forestière, décrite dans les cartes forestières, était la plus importante pour caractériser les patrons de sélection de l'habitat chez l'orignal tant durant les périodes avec que sans neige. Ces différences peuvent être attribuées en partie à des compositions contrastées entre les forêts les plus nordiques et les plus méridionales de notre aire d'étude (soit la province de Québec), ainsi qu'à des décalages temporels possibles entre les sources de données. L'intérêt d'inclure les données LiDAR peut varier selon l'écologie des espèces, la dynamique du paysage étudié et les objectifs de recherche poursuivis. Lorsqu'elle est utilisée de manière appropriée, la combinaison du LiDAR avec les cartes forestières traditionnelles permet une meilleure inférence écologique et une compréhension plus précise de la sélection d'habitat chez les grands mammifères de la forêt boréale. Cette approche intégrée peut guider les praticiens vers la conservation d'un sous-bois peu dense pour soutenir le caribou, la promotion d'une structure arbustive complexe pour l'orignal, et la limitation d'un couvert dense qui pourrait favoriser le coyote.

Mots clés : Caribou, carte forestière, composition, coyote, forêt boréale, LiDAR aéroporté, orignal, sélection de modèles, structure.

Cet article scientifique, rédigé en collaboration avec mon directeur Martin-Hugues St-Laurent, professeur, mes codirecteurs Robert Schneider, professeur, et Frédéric Lesmerises, professionnel de recherche, tous trois affiliés à l'Université du Québec à Rimouski (UQAR), s'intitule « *LiDAR metrics enhance our understanding of habitat selection beyond ecoforest map habitat categories* ». Il sera soumis pour publication dans la revue *Forest Ecology and Management* à l'automne 2025. En tant que premier auteur, j'ai contribué à l'uniformisation des données télémétriques provenant des trois espèces, à l'extraction des données LiDAR dans les différentes aires d'études où se situaient mes populations, aux analyses géomatiques et statistiques, ainsi qu'à la rédaction de l'article. En plus de fournir l'idée originale de l'étude et d'en assurer le financement, mes coauteurs ont supervisé l'ensemble du déroulement du projet et ont participé à l'écriture ainsi qu'aux corrections de l'article. Une partie des résultats de cette étude a été présentée lors du 49^e congrès de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement (SQÉBC) tenu à Montréal en novembre 2024, à l'édition 2024 du *British Ecological Society Annual Meeting* (BES) à Liverpool en décembre 2024, ainsi qu'au 18^e colloque du Centre d'Étude de la Forêt (CEF) présenté à Rimouski en mai 2025.

1.2. LiDAR METRICS ENHANCE OUR UNDERSTANDING OF HABITAT SELECTION BEYOND ECOFOREST MAP HABITAT CATEGORIES

ABSTRACT

Habitat selection studies in large mammals typically rely on forest maps to link the telemetry locations of individuals to environmental data. Such forest maps mainly provide information on forest composition but say little about the structure of stands. In contrast, airborne LiDAR (Light Detection and Ranging) can provide 3D metrics of vegetation structure but its application to the study of wildlife–habitat relationships remain limited. We aim to determine if combining these products could improve our capacity to understand the habitat selection patterns of large mammal species representative of the eastern Canadian boreal forest: the caribou (*Rangifer tarandus caribou*), moose (*Alces alces americana*) and coyote (*Canis latrans*). We built resource selection functions with mixed logistic regressions to characterize habitat selection patterns, using telemetry data and the different sources of information on forest composition and structure. We evaluated model performance with a k -fold cross-validation. Our results suggest that integrating LiDAR data with forest maps substantially improves the ability to characterize habitat selection patterns across species, though benefits varied with periods and study areas. For example, vegetation structure, mostly detailed by LiDAR data, was the main determinant for caribou and coyotes in the snow-covered period, whereas forest composition, described in the forest maps, was most important to characterize habitat selection patterns for moose in both periods. These differences may be partly attributed to contrasting compositions between northernmost and southernmost forests in our study area (i.e. province of Quebec), species ecology, as well as potential temporal discrepancies between data sources. When used appropriately, combining LiDAR with traditional forest maps provides richer ecological insight and a more comprehensive characterization of habitat selection patterns of large boreal mammals. This integrated approach can guide practitioners to preserve sparse understory to support caribou, promote complex shrub structure for moose, and limit dense cover that may favor coyotes.

Keywords: Airborne laser scanning; caribou; coyote; forest map; model selection; moose; stand composition; understory; vegetation structure.

INTRODUCTION

Habitat is defined by an area that is characterized by a set of environmental conditions, resources and risks for the species of interest (Northrup et al. 2022). Thus, habitat selection refers to the process when an animal's use of a resource (or a habitat component) is disproportionate to its availability in the environment (Johnson 1980). Quantifying habitat selection patterns therefore requires linking the locations of individuals to a description of their habitat in both space and time (Potvin et al. 1999, Rettie & McLoughlin 1999). According to Johnson (1980), habitat selection is a hierarchical process that applies at several spatial scales.

The spatial scale is defined by its extent (i.e. the size of the study area) and by its grain (i.e. the size of the observation units) (Wiens 1989, Boyce et al. 2003, Boyce 2006). The ecological question or process under study determines the spatial scale at which the habitat is studied (Boyce 2006). This choice must also consider the size of the organism studied, its motion and navigation capacity, and its internal state (Nathan et al. 2008). In general, questions that require the characterization of fine-grained features call for higher-resolution data to capture the heterogeneity of resources and risks (Wiens 1989, Dussault et al. 2001, Boyce 2006). Finally, the accuracy of telemetry devices sets practical limits on the minimum grain that can be meaningfully analyzed. For instance, Schweiger et al. (2021) used variables at a 10 m spatial resolution to study the microhabitat selection of the Organ Mountains Colorado chipmunk (*N. quadrivittatus australis*) but used a coarser 90 m spatial resolution for second-order selection (*sensu* Johnson 1980). Recent technological advances in telemetry monitoring, land cover mapping, and computing power have significantly reduced the dependency on data acquisition and availability (Kays et al. 2015, Wulder et al. 2018, Foley & Sillero-Zubiri 2020, Oeser et al. 2020, Robinson et al. 2020). These innovations have spurred scientists to characterize environments using data that covers a greater extent with finer resolution (Vierling et al. 2008).

Land cover maps, whether derived from satellite imagery or aerial photographs, represent a fundamental tool to describe habitat when studying species that can cover several square kilometers, such as large mammals. Indeed, extracting environmental variables from remote sensing data, such as vegetation indices, land cover classifications, and indicators of urban development, has proven effective in describing habitat selection patterns across a range of European wildlife species. For instance, satellite imagery has been successfully used for the

Eurasian lynx (*Lynx lynx*), red deer (*Cervus elaphus*), roe deer (*Capreolus capreolus*) (Oeser et al. 2020), and gray wolf (*Canis lupus*) (Vorel et al. 2024), while forest maps have been used for the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) (Gastón et al. 2019) and brown bear (*Ursus arctos*) (Thorsen et al. 2022). Similarly, in Canada, both satellite-derived and photo-interpreted land cover data have been applied to species such as caribou (*Rangifer tarandus caribou*, Wilson et al. 2023), moose (*Alces alces americana*, DeMars et al. 2019), brown bear (Critescu et al. 2016), black bear (*Ursus americanus*, Latham et al. 2011), wood bison (*Bison bison athabasca*, DeMars et al. 2020), and gray wolf (Benson et al. 2015). These applications are made possible by forest mapping programs, which are implemented by several Canadian provinces (White et al. 2025).

In Quebec (eastern Canada), such maps—named “ecoforest maps”—were originally created, in the early ‘80s, to plan and support timber harvesting by the forestry industry (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2015), although they have been frequently used to evaluate wildlife habitats (e.g. Ouellet et al. 1996, Potvin et al. 1999, Dussault et al. 2001). Indeed, they are considered reliable and are still used to describe habitat selection patterns of large mammals such as the caribou, black bear, gray wolf (Derguy et al. 2025), moose (Leblond et al. 2010), and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*, Courbin et al. 2017). Ecoforest maps provide information on both canopy characteristics and site conditions (Dussault et al. 2001, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2022). Their spatial resolution is relatively coarse, with a grain of 4 ha for productive forest polygons and less than 2 ha for non-productive polygons (e.g. agricultural fields and water bodies). Their temporal resolution is also relatively low, as the stand structure and composition inventories are conducted only once per decade, albeit the maps are manually updated each year to integrate natural (e.g. fire, insect outbreak) and anthropogenic (e.g. cutblock, gravel pit) disturbances (Potvin et al. 1999, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2022). According to Dussault et al. (2001), some variables of the ecoforest map (e.g. density, height, and age of stands) may be less accurate than expected and should be validated *in situ*, a logistically heavy and costly task, especially for remote sites or large study areas (Ouellet et al. 1996, Potvin et al. 1999, Morgan et al. 2010). This problem stems from the difficulty to differentiate through photo interpretation the parts of a stand that have different structure or composition attributes but that are merged into one polygon (Wiens et al. 1989, Nolet et al. 1995).

Ecoforest maps and satellite imagery share an important technological limitation: being photography-based, they only capture information from the top of the canopy and therefore provide little to no information about understory structures and conditions beneath the canopy (Vierling et al. 2008). However, vegetation structure (i.e. “the organisation in space and time, including position, extent, quantity, type and connectivity, of the aboveground components of vegetation”, Pardini et al. 2019), both vertical and horizontal, is known to influence the quality, diversity, and availability of food resources for large mammals (Searle et al. 2007, Russo et al. 2023, Souza et al. 2023) and to provide shelter from predation (van Beest et al. 2013) and harsh weather conditions (Tveraa et al. 2003, van Beest et al. 2011). For example, vegetation cover protects moose from predation, heat stress, and thick snow, thus benefiting to their mobility, survival, and reproduction (Schwab & Pitt 1991). Also, Russo et al. (2023) explored the bidirectional interactions between three-dimensional vegetation structure and animal ecological functions, showing how medium-sized to large mammals influence vegetation structure, which in turn affects their behaviour and ecological functions.

LiDAR (Light Detection and Ranging) is an active remote sensing technology that uses lasers to gather precise information about vegetation structure (Lefsky et al. 2002, Vierling et al. 2008, Davies & Asner 2014). While airborne LiDAR (also known as Airborne Laser Scanning, ALS) is also acquired from above the canopy, the laser pulses are only partly reflected by the vegetation, allowing them to pass through all vegetation layers (from canopy to ground), sending part of the light back to the sensors at each interaction, resulting in a 3D “point cloud” dataset (Lefsky et al. 2002). The data acquisition can be carried out at very high spatial resolution and over regional to global extents (Coops et al. 2021) but has some drawbacks such as a very low acquisition frequency (i.e. a single snapshot for the current period) and heavy data processing (Ciuti et al. 2018). The use of LiDAR in ecology began in forestry and was then more recently incorporated into wildlife studies (Vierling et al. 2008, Acebes et al. 2021), particularly on birds (Bakx et al. 2019), taxa known to use complex vegetation structures throughout their annual life cycle (Acebes et al. 2021). LiDAR has also recently provided new insights about the use of vertical vegetation structure in small mammals, like the Pacific marten (*Martes caurina*, Tweedy et al. 2019) and the savanna glider (*Petaurus ariel*, Stobo-Wilson et al. 2021), medium-sized mammals, for instance primates (McLean et al. 2016, Singh et al. 2018, Seaman et al. 2019) and large mammals, such as lions (*Panthera leo*, Loarie et al. 2013, Davies et al. 2016a, Davies et al. 2016b) and several cervids

(Coops et al. 2010, Ewald et al. 2014, Lone et al. 2014, Melin et al. 2014, Kroeger et al. 2020, Blouin et al. 2021). However, field-based research or other remote sensing techniques are required to supplement LiDAR structural data because LiDAR cannot readily identify variations in plant composition. Since LiDAR struggles to accurately detect variations in tree composition, it is essential to couple this tool with field studies or alternative remote sensing methods (Davies & Asner 2014). This growing technology provides an important opportunity to develop new data-driven habitat models by combining LiDAR-derived habitat variables with GPS animal location data to guide habitat management (Vierling et al. 2008, Merrick et al. 2013, Davies and Asner 2014, Simonson et al. 2014), which has not yet been done specifically with large mammals in eastern Canada. These two remote sensing tools may offer a complementary and synergistic view of habitat, providing the potential for a more complete understanding of habitat selection patterns.

Consequently, our study aims at determining if the combination of ecoforest maps and airborne LiDAR data can improve our understanding of the habitat selection patterns of different species of large mammals that have different habitat requirements and face distinct management challenges. The boreal caribou is threatened and of conservation concern in Canada (Environment Canada 2011), the moose holds significant socio-economic importance in Quebec (Desgagnés et al. 2022, but see Lefort 2015), and the eastern coyote (*Canis latrans*) is a predator involved in human–wildlife conflicts (Brooks et al. 2020). Assessing how LiDAR-derived vegetation structure complements ecoforest composition data may provide finer descriptions of habitat features relevant to these management contexts. We hypothesized that LiDAR’s capacity to describe the vertical and horizontal structure of vegetation at a high spatial resolution would enrich the representation of wildlife–habitat relationships when combined with the ecoforest map in habitat selection models. More precisely, we expected LiDAR-derived structural information to be particularly informative for caribou, a lichen specialist that seeks open habitats and depends on understory resources typically found in spruce–moss forests, and also useful for coyotes, a medium-sized generalist predator whose habitat use may be influenced by fine-scale structural features. In contrast, we anticipated a more limited added value of LiDAR for moose, a generalist herbivore mostly associated with mixed stands where vegetation composition may play a more prominent role than understory structure.

METHODS

Study areas

We tested our hypothesis using three different GPS telemetry datasets collected on caribou, moose and coyotes in three distinct study areas distributed across three bioclimatic domains (Fig. 2). This allowed us to account for contrasting habitat requirements, stand structure, and forest composition, and to assess whether the relevance of LiDAR data in explaining habitat selection varies with species-specific ecology and regional environmental conditions.

The caribou telemetry data were collected in the Assinica caribou population range, located close to the Mistassini Lake, in the Northern Quebec administrative region (western part of the province, Fig. 2). This range is in the black spruce (*Picea mariana*) – moss bioclimatic domain (Robitaille & Saucier 1998), and the dominant tree species is black spruce, with a codominance of balsam fir (*Abies balsamea*) and jack pine (*Pinus banksiana*) (Lafontaine et al. 2019). This study region borders the northern limit of commercial forests (Fig. 2), above which wildfires are the main disturbance, while timber harvesting and the associated road network are the main disturbances south of the limit (Lafontaine et al. 2019). Mean annual temperatures vary with latitude from - 2.5 °C to 0 °C in this area, while annual precipitations average 900 mm (Robitaille & Saucier 1998). Other large mammal species found in this area include the gray wolf, black bear, and moose.

We used moose telemetry data collected in the balsam fir – yellow birch (*Betula alleghaniensis*) bioclimatic domain, in the Bas-Saint-Laurent region (southeastern Québec) (Fig. 2). In this area, forests are mainly composed of balsam fir, white birch (*Betula papyrifera*), yellow birch, and white spruce (*Picea glauca*) (Robitaille & Saucier 1998). Timber harvesting, small urban settlements and paved roads are the main disturbance types encountered (~85%), but agriculture covers ~15% of the landscape. The mean annual temperature is 2.5 °C, and the mean precipitations vary from 900 to 1100 mm annually (Robitaille & Saucier 1998). Along with moose, other large- and medium-sized mammal species include white-tailed deer, black bears, and coyotes. The gray wolf was extirpated from the area ca. 170 years ago (Villemure & Jolicœur 2004).

Coyotes were monitored in the Gaspésie region (eastern Québec), between the Matane Wildlife Reserve and the north-eastern tip of the Gaspé Peninsula (Fig. 2). This area is divided in three ecological zones distributed along an elevation gradient (see Mosnier et al. 2008 for more details).

From the valleys to the mountain tops, the vegetation varies from a closed forest composed of balsam fir, black spruce, white spruce and white birch, to a belt of krummholz and finally to alpine tundra (shrubs, mosses, and lichens) (Mosnier et al. 2008, Lesmerises et al. 2018). Timber harvesting is common in this area—except within the limits of the Gaspésie National Park, a protected area—and the most common natural disturbances are spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks and windthrows. The annual mean temperature reaches $\sim 2.5^{\circ}\text{C}$, and mean annual precipitations vary from 1000 to 1300 mm (Robitaille & Saucier 1998). Within this study area, we also find moose, caribou, white-tailed deer, and black bears.

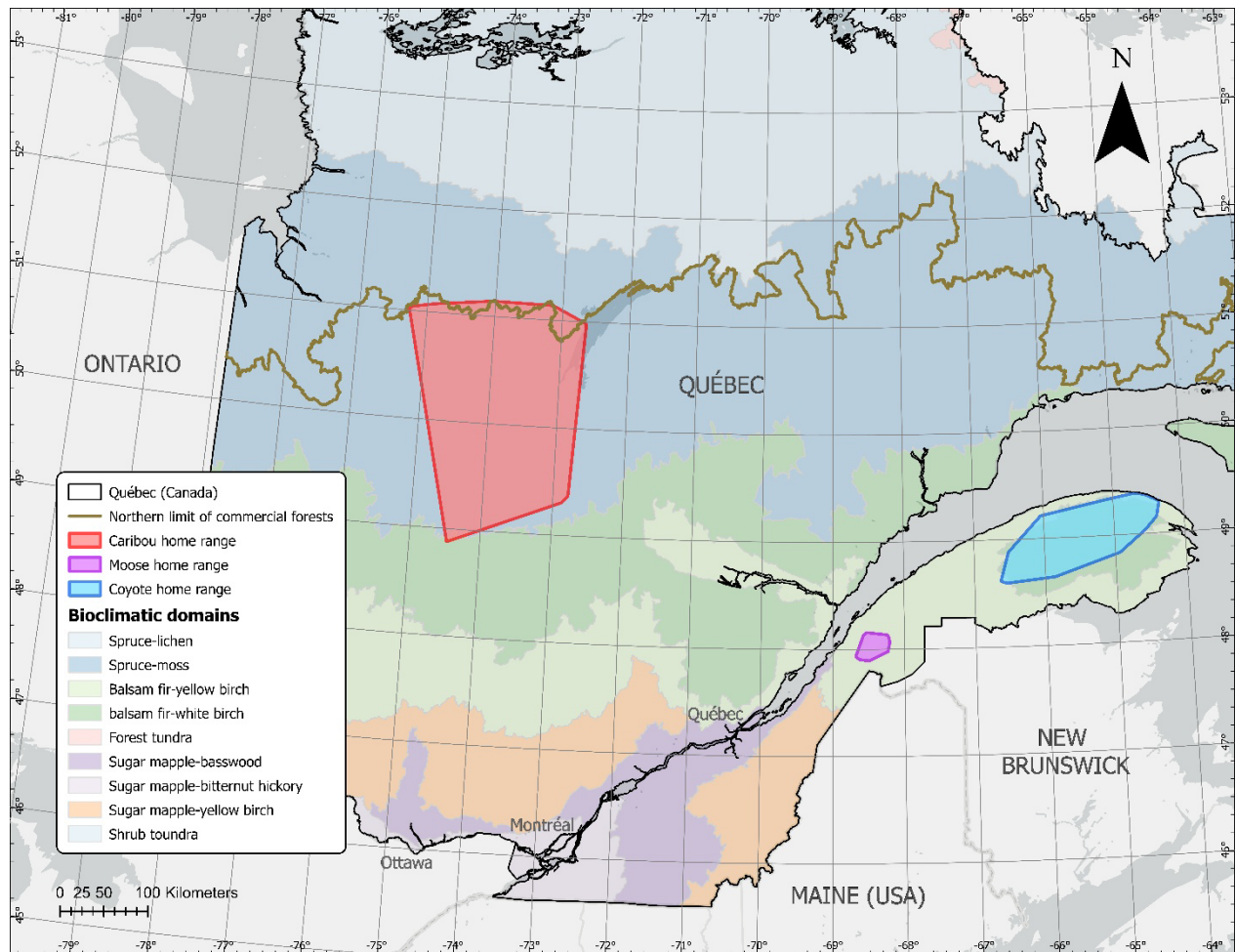


Figure 2 : Study areas as defined by a 100% minimum convex polygon encompassing GPS telemetry locations of all our collared caribou (red) and moose (purple), and a 95% minimum convex polygon (to prevent the influence of extraterritorial excursions, Shivik & Gese 2000) for coyote (blue) in different bioclimatic domains found in Quebec (eastern Canada).

Capture and telemetry data

We used data from 58 boreal caribou, 18 moose and 15 coyotes that were captured and collared in the three different study areas. Caribou were all females and were captured using a netgun fired from a helicopter by biologists and technicians of the Quebec government and fitted with GPS telemetry collars (Telonics Inc. models TGW 4680, Vectronic Aerospace model GPS-Plus) programmed to collect locations every 13h. Caribou were monitored between January 2017 and May 2023. For moose, our dataset was also composed of females only, that were darted in February 2017 from a helicopter to receive a dose of chemical immobilizer (9 mg of etorphine per animal), fitted with a GPS/Iridium collar (Vectronic Vertex Lite 3D) programmed to record a location every 2h and monitored for 2.5 years (see Laliberté and St-Laurent 2020, Gagnon et al. 2024 for more details). Finally, 15 coyotes (7 females, 8 males) were captured using leghold traps with rubber jaws (Victor Soft Catch #3) and fitted with GPS/Iridium collar (Vectronics Vertex Lite); each coyote was monitored for 1 year at a 6h fix rate. All capture and handling procedures were approved by the Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs (wildlife management permit SEG # 2017-02-10-010-01-S-F for moose, CPA certificate #11-03, #12-03, #12-07, #13-09 and #14-05 for caribou) and by the Animal Welfare Committee of the Université du Québec à Rimouski (certificate CPA #68-17-183 for moose, CPA-MFFP-20-21 / CPA-MFFP-21-20 for coyote).

For the three species, we removed from the datasets all the locations for which the position dilution value (PDOP) was ≥ 10 to have a tracking accuracy ≤ 20 m (Dussault et al. 2001). We chose two contrasted biological periods for each species, corresponding to the “snow-covered” and “snow-free” parts of the year, to have the possibility to contrast the LiDAR contribution (acquired in the leaf-on period only) between periods. We thus defined the following biological periods: for caribou, “early winter” (15 Nov. to 17 Feb.) and “summer” (28 Jun. to 6 Sep.) according to Rudolph and Drapeau (2012), and Lessard et al. (2025); for moose, “winter” (26 Nov. to 26 Apr.) and “summer” (7 Jun. to 2 Oct.) following Gagnon et al. (2024) and finally, for coyotes, “mating” (1 Jan. to 15 Mar.) and “hunting dispersion” (7 Sep. to 31 Dec.) based on Boisjoly et al. (2010). Although we could have restricted the hunting-dispersion period for a more representative winter period, the number of individuals and locations retained would have been too low to support the number of habitat categories used in our models and to permit LiDAR metric combination, so we

retained the original dates from Boisjoly et al. (2010). The terms “snow-covered period” and “snow-free period” will be used from here on to make comprehension and comparisons easier.

We aimed at retaining as many individual-year combinations (and GPS locations) as possible to maximize the power of our statistical analyses. However, airborne LiDAR data were taken in different years, dividing our study areas into “1 ha tiles” acquired between 2017 and 2022. We therefore kept the GPS locations temporally matching the LiDAR tiles within a range of ± 3 years to reduce the biases associated with the evolution of the vegetation structure over time (Campbell et al. 2018, Hull et al. 2019). Individuals with $< 75\%$ of their locations matching LiDAR data (within ± 3 years) tiles were removed from our analyses to keep enough locations to be representative of their habitat selection. In addition, and to make sure that the LiDAR representation of habitat structure was as accurate as possible, we checked that no disturbance occurred between the acquisition of the LiDAR and that of the telemetry locations.

Data processing

Habitat selection patterns

We characterized habitat selection patterns for our three species during each biological period at the 3rd order of selection (*sensu* Johnson 1980) using resource selection functions (hereafter RSF, Manly et al. 2002) including landcover types, LiDAR metrics and other covariates (topography and linear features; all described below). To do so, we delineated seasonal home ranges for each individual-year using 100% minimum convex polygons (hereafter MCP; Mohr 1947) for caribou and moose and 95% MCP for coyotes (to prevent the influence of extraterritorial excursions, quite common for canids, see Shivik & Gese 2000, and Gehrt et al. 2023). Thus, we compared characteristics under GPS locations (coded 1) with those of the same number of random points (coded 0) distributed in the seasonal home range of each individual.

Ecoforest map

In order to match telemetry data to habitat, we used the 1: 20,000 digitized ecoforest maps provided by the Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts (hereafter MRNF; Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2022). Ecoforest maps provide information about the canopy composition, density, and height, the mean age of the dominant and codominant tree layers (when

applicable), as well as the type of soil, its slope, and drainage (Dussault et al. 2001, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2022). We grouped forest polygons into a given number of landcover types. This categorization process was guided by the ecology and needs of caribou (Hins et al. 2009, Leblond et al. 2011), moose (Laliberte & St-Laurent 2020, Gagnon et al. 2024), and coyotes (Boisjoly et al. 2010, Latham et al. 2013), reflected the composition of the different study areas and the precision of the ecoforest map. Landcover types with limited representation (e.g. flooded sites, islands) were merged into the “Other” category (see Appendix A). One habitat map per year was generated to consider the chronology of cutting operations and to include new natural disturbances (e.g. fires).

Airborne LiDAR data

Nearly 500,000 km² of airborne LiDAR data has been collected since 2016 in Quebec, covering the province from the southern border to the northern extent of the commercial forestry area (Fig. 2) at a very high spatial resolution (1 x 1 m; Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2020). We used raw LiDAR point cloud data (.laz format) provided by the Quebec government authorities (MRNF and the Ministère des Transports et de la Mobilité durable). These raw LiDAR point cloud data covered our three study areas and were obtained between 2017 and 2022 at a density ranging from 2.5 to 4 points/m². We processed the raw LiDAR data to calculate several metrics relevant to describing vegetation (see Fig. 3 and Appendix B for more details). In order to facilitate the selection and ecological interpretation of LiDAR metrics and the comparison with other studies, we followed the recommendations of Bakx et al. (2019) and Moudrý et al. (2023) and prioritized standard metrics. Knowing that the vegetation structure affects the distribution of resources (forage or prey availability), microclimate refugia (Schwab & Pitt 1991), and predation risk (Briand et al. 2009), and plays a role in the energetic costs of movements (Shepard et al. 2013), we extracted the relevant LiDAR metrics (Table 1) to characterize these needs for caribou (Lantin et al. 2003, Briand et al. 2009, Dickie et al. 2017), moose (Dussault et al. 2005a, Lone et al. 2014, Melin et al. 2014), and coyotes (Thibault & Ouellet 2005, Kays et al. 2008, Boisjoly et al. 2010). To account for location accuracy (Dussault et al. 2001) and maximize model performance, vegetation metrics were calculated within species-specific buffer radii (from 50 m to 150 m). We followed the methodological approach used by Leblond et al. (2011) and recommended by McGarigal et al. (2016) for estimating road-effect distances (see Fig. 3 and Appendix B for

more details). This process provided an empirical estimate of the range of influence of vegetation structure relevant to our analysis. Moreover, we added 0.5 m to the height of the shrub layer during the snow-covered period, corresponding approximately to the average snow depth over the winter since 2018 (Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec 2024), to account for the important influence that snow accumulation can have on animal behaviour (e.g. Johnson et al. 2004, Pozzanghera et al. 2016, Melin et al. 2023) and on vegetation structure near the ground (Musselman et al. 2008, Varhola et al. 2010). For example, the “shrubs layer cover” metric for moose in the snow-covered period is the proportion of LiDAR returns between 0.5 m and 3.5 m instead of the 0 to 3.0 m range used for the snow-free period (Table 1). All these operations were carried out in R using the *lidR* package (Roussel et al. 2020) and *ForestGapR* (Silva et al. 2019). We also evaluated the effect of a logarithmic transformation on LiDAR metrics, which resulted in the transformation of most metrics (see Fig. 3 and Appendix B for more details).

Exploratory analyses revealed a strong collinearity between several LiDAR metrics. We thus grouped metrics based on their similarity with a principal component analysis (hereafter PCA) using the *Factoextra* package (Kassambara & Mundt 2020) to ascertain whether LiDAR metrics were similar (King & Jackson 1999, Keough & Quinn 2023, but see Schneider et al. 2020) for the two biological periods of each species. From each group, a single metric was retained based on its ecological interpretability and relevance for habitat management (see Fig. 3 and Appendix B for methodological details).

Topography and linear features

We used the 1:20,000 topographic maps published by the MRNF to build a digital elevation model, knowing that the studied species respond to topography (caribou: Jones et al. 2007; moose: Leblond et al. 2010; coyote: Koehler & Hornocker 1991), and extracted elevation (m) from the digital elevation model as a topographic variable. Road networks also influence the distribution of caribou (Leblond et al. 2011), moose (Laurian et al. 2008) and coyotes (Kolbe et al. 2007), so we used the 1:20,000 Routard numerical map, published by the MRNF as well. We acknowledge that the species studied, particularly coyotes, may exhibit differential use of major (paved and large forestry roads) vs. minor roads (small forestry roads) (Kolbe et al. 2007, Dowd et al. 2014), but we

combined these two types into a single class, as the fine-scale effects of roads were outside the scope of our study. We also calculated the Euclidian (i.e. minimum) distance between GPS locations (and random points) and roads, and applied a decay function to this variable (Carpenter et al. 2010, see Fig. 3 and Appendix C for more details).

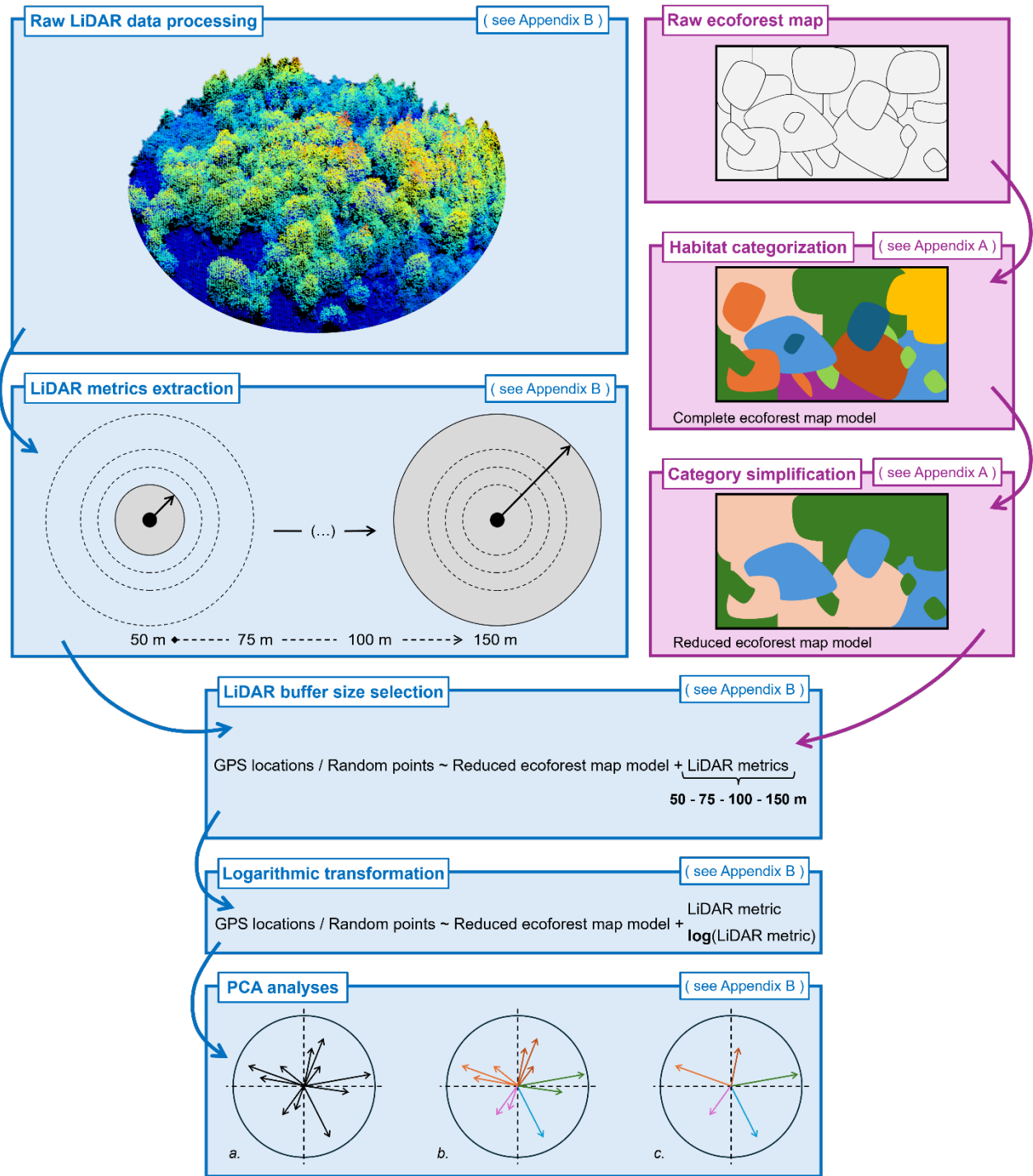


Figure 3 : Conceptual workflow illustrating the processing steps and integration of LiDAR metrics (blue boxes) and ecoforest map categories (purple boxes) used in habitat selection analyses. Structural metrics are extracted from processed raw airborne LiDAR data (see Appendix B) within multiple buffer sizes (50–150 m, see Appendix B) around GPS and random locations, and are then log-transformed and used in a PCA (see Appendix B). Ecoforest maps are simplified through habitat categorization to generate a reduced ecoforest map model (see Appendix A). Both sources of information are then combined to represent complementary dimensions of forest composition and structure (see Statistical analyses)

Table 1. Vegetation structure metrics (Moudrý et al. 2023) extracted from airborne LiDAR in a buffer around GPS locations and random points for each species.

Vegetation structure metrics	Description	Equation
Maximum vegetation height	Gives information about the tallest vegetation (m).	Mean height of the returns in the 95 th percentile (Z_{95th}); used to avoid potential artefacts (Kane et al. 2010)
Mean vegetation height	The higher the value (m), the more the canopy is developed. The lower the value is, the more the canopy is scattered, and the more the shrub and herbaceous layer is represented.	Mean height of the returns below Z_{95th} vegetation height
Standard deviation of vegetation height	Represent the vertical variability of the vegetation. The higher the value (in meters), the more the vegetation is heterogeneous. The lower the value, the more the vegetation is homogenous.	$SD = \sqrt{\frac{\sum(z - \bar{z})}{N}}$ $Z = \text{vegetation height}; N = \text{number of returns below } Z_{95th}$
Rumple Index of vegetation	Represent the 3D variability of the vegetation (no unit). The higher the value, the more the vegetation is vertically and horizontally heterogeneous.	Ratio between area of triangle (Delaunay triangulation) on LiDAR returns and its projected area on the ground (Kane et al. 2010)
“Herbaceous” layer cover	Proportion of vegetation within the herbaceous layer. A value of 30 indicates that 30% of the vegetation is under 0.50 m.	$(N_H/N_{Total}) \times 100$ $N_H = \text{number of LiDAR returns below 0.50 meters}$ $N_{Total} = \text{total number of LiDAR returns below } Z_{95th}$
“Shrub” layer cover	Proportion of vegetation within the shrub layer. A value of 30 indicates that 30% of the vegetation is under x meters, with x being 3 m for moose, 2 m for caribou and 1 m for coyotes, representing the maximum height of accessible food. The shrub layer is raised by 0.50 m in the snow-covered periods.	$(N_S/N_{Total}) \times 100$ $N_S = \text{number of LiDAR returns below } x \text{ meters}$ $N_{Total} = \text{total number of LiDAR returns below } Z_{95th}$
“Canopy” layer cover	Proportion of vegetation within the canopy layer. A value of 85 indicates that 85% of the vegetation is over $[0.66 \times Z_{95th}]$. If the value of maximum vegetation height was less than 6 m, we fixed the canopy layer cover to 0%.	$(N_C/N_{Total}) \times 100$ $N_C = \text{number of LiDAR returns between } [0.66 \times Z_{95th}] \text{ and } Z_{95th}$ $N_{Total} = \text{total number of LiDAR returns below } Z_{95th}$

Statistical analyses

Habitat selection patterns

We used mixed logistic regression models to describe habitat selection patterns for the three studied species using the lme4 package (Bates et al. 2015). We considered the individual-year combination as a random factor to control for pseudo-replication in the habitat selection analyses (Gillies et al. 2006). We built three types of candidate models for each biological period for each species: (1) “Ecoforest map only” models using landcover types derived from the ecoforest map, (2) “LiDAR only” models using vegetation structure metrics obtained from airborne LiDAR, and (3) “Fusion” models, combining both data sources. As proposed by Street et al. (2021), we made sure that the number of parameters (k) for all candidate models was less than the number of individual-year (sample size, n) to prevent overparameterization.

Ecoforest map only models

For each species and biological period, we built different candidate models with varying numbers of landcover types, ranging from detailed models incorporating comprehensive stand composition information to simplified models where landcover types were systematically merged according to the use-availability ratios and their relative extent within the study areas (Table 2). Each candidate model was duplicated 4 times: with elevation and/or minimum distance to roads or neither (Table 3). The more complex models used landcover types that maximized forest stand differentiation (Table 2), leveraging the ecoforest map’s key strength in identifying stand composition. Using AIC_c, we selected the most parsimonious model for each species and biological period, built only with the ecoforest map (Table 2). These “Ecoforest map only” models were based on a priori habitat categories defined according to ecological relevance, and already used in previous habitat selection studies, without exhaustive testing of all possible category merging. This approach aimed to preserve ecological interpretability, facilitate comparison to other studies, and avoid the overfitting associated with overly detailed habitat categories. Subsequently, we selected a reduced model with fewer landcover types to facilitate the integration of LiDAR metrics in order to create the “Fusion” model (see section 2.4.5) while continuing to prevent model overfitting (Table 2). This two-level approach allowed us to fully exploit both the detailed forest composition data and three-dimensional structural information derived from airborne LiDAR. Due to our

limited sample size, we had to reduce the number of ecoforest map categories to avoid over-parameterization; we first merged habitat categories and then quantified the information loss (i.e., the increase in AIC_c) caused solely by this simplification by comparing the AIC_c of complete and reduced ecoforest map models. This allowed us to approximate how much of the improvement in AIC_c observed in the “Fusion” models could be attributed to the addition of LiDAR metrics rather than to the merging of habitat categories.

Table 2. Description of landcover types derived from the ecoforest map for caribou (●), moose (■) and coyotes (▲). The symbols indicate the use of the category in the complete or reduced ecoforest map models for each species. Complete models are divided into snow-free and snow-covered periods. The same landcover types are used between periods for reduced models.

Habitat category	Description	Complete model		Reduced model
		Snow-free	Snow-covered	
Regenerating stands	21–40-year-old stands (all species confounded)	■ ▲	■ ▲	■ ▲
Immature/mature coniferous stands	≥ 41-year-old coniferous stands (all coniferous species confounded)		▲	■ ▲
Regenerating spruce stands	21–40-year-old spruce stands	●	●	
Immature spruce stands	41–80-year-old spruce stands	●	●	
Mature spruce stands	> 80-year-old spruce stands	●	●	
Immature/mature spruce stands	≥ 41-year-old spruce stands	▲		
21+ spruce stands	≥ 21-year-old spruce stands			●
Immature/mature fir stands	≥ 41-year-old fir stands	▲		
Regenerating pine stands	21–40-year-old pine stands	●	●	
Immature pine stands	41–80-year-old pine stands	●	●	
Mature pine stands	> 80-year-old spruce stands	●	●	
21+ pine stands	≥ 21-year-old pine stands			●
Other coniferous stands	≥ 21-year-old coniferous stands (except spruce and pine stands)	●	●	
Other coniferous stands	≥ 41-year-old coniferous stands (except fir and spruce stands)	▲		
Coniferous stands #1	> 80-year-old spruce, and ≥ 41-year-old other coniferous stands	■	■	

Coniferous stands #2	≥ 41 -year-old fir, 41–80-year-old spruce, and ≥ 41 -year-old coniferous-dominated mixed stands			
21+ mixed or deciduous stands	≥ 21 -year-old deciduous and mixed stands			
Immature/mature deciduous-mixed stands	≥ 41 -year-old deciduous and mixed stands			
Deciduous stands #1	≥ 41 -year-old maple (<i>Acer</i> spp.), 41–80-year-old deciduous, and > 80 -year-old deciduous-dominated mixed stands			
Deciduous stands #2	> 80 -year-old deciduous, and 41–80-year-old deciduous-dominated mixed stands			
Open lichen woodlands	Non-productive dry forest			
Alder (<i>Alnus</i> spp.) stands	Alder stands			
Peatlands	Non-productive humid forest or flooded area		 	   
Water	Lakes and rivers			
Wetlands	Non-productive humid forest or flooded area, alder stands, and lakes and rivers			
0–5-year-old cuts	All types of cut 5-years-old or less			  
6–20-year-old cuts	All types of cut between 6 and 20 years old			  
0–20-year-old cuts	All types of cut between 0 and 20 years old			
0–20-year-old natural disturbances	0–20-year-old fires and insect outbreaks		 	   
0–20-year-old disturbances	0–20-year-old cuts, fires, and insect outbreaks			 
Human	Human disturbances, non-forest land (urban areas, power transmission line and agricultural, industrial, mining activities)			
Other	Polygons that did not fit any of the previous criteria or are weakly represented	  	  	  

Table 3. Variables (landcover types, LiDAR metrics, topography and linear features) included in the three groups of candidate models, i.e. “Ecoforest map only”, “LiDAR only” and “Fusion” models. The building of candidate models was conducted for each species and biological period (see Table 2 for complete and reduced model information).

Model	Equation
“Ecoforest map only”	Complete model + (1 ID-year)
	Complete model + Elevation + (1 ID-year)
	Complete model + Minimum distance to roads + (1 ID-year)
	Complete model + Elevation + Minimum distance to roads + (1 ID-year)
“LiDAR only”	LiDAR metric combinations + (1 ID-year)
	LiDAR metric combinations + Elevation + (1 ID-year)
	LiDAR metric combinations + Minimum distance to roads + (1 ID-year)
	LiDAR metric combinations + Elevation + Minimum distance to roads + (1 ID-year)
“Fusion”	Reduced model + LiDAR metric combinations + (1 ID-year)
	Reduced model + LiDAR metric combinations + Elevation + (1 ID-year)
	Reduced model + LiDAR metric combinations + Minimum distance to roads + (1 ID-year)
	Reduced model + LiDAR metric combinations + Elevation + Minimum distance to roads + (1 ID-year)

LiDAR only and Fusion models

“LiDAR only” candidate models were built by generating all the possible combinations of LiDAR metrics retained after the PCA analyses (ranging from 1 to 7 metrics; 7 metrics were used for moose during the snow-free period), including elevation or minimum distance to roads or both (Table 3). We repeated the same process of generating combinations for “Fusion” models but added landcover types from the reduced models (see section 2.4.3) to LiDAR metrics and/or elevation and/or minimum distance to roads or neither (Table 3). We selected the most parsimonious model with the best fit using AIC_c for the “Ecoforest map only” model, “LiDAR only” models, and “Fusion” models for the two biological periods of caribou, moose and coyotes.

Model validation

Robustness of the top-ranking models for both periods for each species was obtained by using a k-fold cross validation (Boyce et al. 2002), based on 75% of our dataset to calculate RSF parameter estimates and retaining 25% for validation. Following that, the RSF scores were sorted and divided into 10 equal bins that were scaled to percentile classes. We calculated the RSF value for each observation that was withheld by using the model built using the training dataset. To evaluate the model’s performance, we computed a Spearman rank correlation (r_s) between the frequency of withheld data occurrences and the ranked RSF-availability bins (Boyce et al. 2002). We standardized all our numeric variables (i.e. LiDAR metrics, minimum distance to roads and elevation) to facilitate model convergence. All the geomatics and statistical analyses were conducted using R statistical software (R Core Team 2023) and ArcGIS Pro 3.1.2 (ESRI Inc. 2023).

RESULTS

Across all species and biological periods, “Fusion” models consistently showed the lowest AIC_c values (see Tables 4, 5 and 6 for caribou, moose and coyotes, respectively). All three types of models were robust to cross-validation with mean r_s values ranging from 0.805 to 0.993 for caribou (Table 4), 0.849 to 0.994 for moose (Table 5) and 0.919 to 0.982 for coyotes (Table 6), but the cross-validation scores of “Fusion” models were the highest (except for coyotes in the snow-covered period). The parsimony of models based on “LiDAR only” versus those based on ecoforest maps only varied between species and periods. During the snow-covered period, LiDAR-derived

metrics emerged as the primary determinant of caribou and coyote habitat selection, while categories from “Ecoforest map only” models proved to be the most influential factor for these two species during the snow-free period (Tables 4 and 6, respectively), as well as for moose (Table 5) throughout both phenological periods.

LiDAR metrics contributed to explain the habitat selection patterns of the three focal species. More precisely, caribou consistently selected habitats characterized by a taller mean height of the shrub layer and a lower shrub layer cover across both periods (Table 4). During the snow-free period, they selected areas with a lower mean height of herbaceous vegetation while avoiding a denser canopy cover during the snow-covered period (Table 4). Moose exhibited a selection for habitats with a denser shrub layer cover, a taller mean height of the shrub layer while avoiding a denser canopy cover throughout both periods (Table 5). Their selection patterns showed selection for areas with a lower maximum vegetation height during the snow-free period, and denser shrub layer heterogeneity during the snow-covered period (Table 4). Coyotes displayed a consistent selection for a denser shrub cover across both periods. During the snow-free period, they selected areas with a taller mean height of the shrub layer and a taller maximum vegetation height (all layers combined; Table 6). The selection for a greater heterogeneity of the shrub layer was detected during the snow-covered period (Table 6).

For all species and both periods, the reduction of model complexity by merging habitat categories together led to an increase in AIC_c values, indicating a loss of the balance between model adjustment and complexity (Table 7). The magnitude of information loss due to the category merging process ranged from a minimum ΔAIC_c of 45.9 (caribou during the snow-covered period) to a maximum of 746.5 (moose during the snow-covered period; see Table 7). Globally, this loss was consistently lower during the snow-covered period for both caribou and coyotes compared to the snow-free period. For moose, we observed the opposite pattern, with a greater parsimony loss during the snow-covered period than during the snow-free period.

Table 4. ΔAIC_c values, cross-validation scores ($r_s \pm S.D$) and variables with associated coefficients and 95% CI from the highest-ranking RSF for the three types of models for caribou studied over the snow-free (left of dividing line) and snow-covered periods (right of the dividing line). The reference habitat (*Ref.*) corresponds to the category with a use/availability ratio closest to 1. Bold coefficients are statistically significant (95% CI does not include 0).

	Snow-free period			Snow-covered period		
	Ecoforest map only	LiDAR only	Fusion	Ecoforest map only	LiDAR only	Fusion
ΔAIC_c value	73.7	136.2	0.0	404.4	252.7	0.0
$r_s \pm S.D.$	0.885 ± 0.057	0.805 ± 0.081	0.907 ± 0.054	0.968 ± 0.019	0.991 ± 0.008	0.993 ± 0.012
Regenerating spruce stands	1.39 [0.77 : 2.01]			0.01 [-0.35 : 0.36]		
Immature spruce stands	0.26 [-0.03 : 0.54]			0.04 [-0.15 : 0.22]		
Mature spruce stands	0.63 [0.43 : 0.82]			<i>Ref.</i>		
All spruce stands			0.60 [0.32 : 0.88]			0.28 [0.02 : 0.53]
Regenerating pine stands	-0.37 [-0.91 : 0.17]			0.41 [0.17 : 0.65]		
Immature pine stands	-0.14 [-0.62 : 0.34]			0.47 [0.26 : 0.67]		
Mature pine stands	0.43 [0.01 : 0.86]			0.92 [0.72 : 1.12]		
All pine stands			<i>Ref.</i>			0.69 [0.42 : 0.97]
Other coniferous stands	-1.40 [-2.11 : -0.69]			-0.07 [-0.35 : 0.21]		
All mixed or deciduous stands	-0.67 [-1.22 : -0.18]		-1.01 [-1.61 : -0.41]	-1.22 [-1.57 : -0.88]		-0.79 [-1.22 : -0.37]
Open lichen woodlands	-0.54 [-0.96 : -0.12]		-0.05 [-0.53 : 0.44]	0.48 [0.28 : 0.68]		0.65 [0.34 : 0.96]
Peatlands	<i>Ref.</i>		0.63 [0.29 : 0.96]	-0.57 [-0.69 : -0.44]		-0.31 [-0.58 : -0.03]
Water	-1.31 [-1.74 : -0.88]		-0.94 [-1.45 : -0.43]	0.31 [0.14 : 0.49]		0.55 [0.25 : 0.86]
0–5-year-old cuts	0.44 [-0.31 : 1.19]			-0.44 [-1.12 : 0.24]		
6–20-year-old cuts	-3.09 [-5.08 : -1.11]			-0.59 [-0.99 : -0.19]		

0–20-year-old natural disturbances	-1.67 [2.35 : -0.99]			-2.02 [-2.42 : -1.61]		
0–20-year-old disturbances		-0.73 [-1.29 : -0.18]				-0.94 [-1.30 : -0.58]
Other	0.21 [-0.53 : 0.95]	-0.42 [-0.97 : 0.14]		-1.16 [-1.71 : -0.61]		<i>Ref.</i>
Canopy cover (<i>log</i>)				-0.10 [-0.14 : -0.05]		-0.04 [-0.11 : 0.02]
Shrub cover (<i>log</i>)	-0.05 [-0.41 : 0.30]	-0.57 [-0.69 : -0.46]		-0.37 [-0.42 : -0.31]		-0.25 [-0.31 : -0.19]
Mean height of the shrub layer (<i>log</i>)	0.11 [0.02 : 0.21]	0.03 [-0.07 : 0.12]		0.59 [0.53 : 0.65]		0.51 [0.45 : 0.57]
S.D. of the shrub layer (<i>log</i>)				0.05 [-0.01 : 0.11]		-0.04 [-0.11 : 0.03]
Mean height of the herbaceous layer (<i>log</i>)	-0.35 [-0.44 : -0.26]	-0.28 [-0.37 : -0.19]				
Elevation	-0.20 [-0.30 : -0.10]	-0.17 [-0.28 : -0.07]		-0.18 [-0.24 : -0.11]	-0.21 [-0.27 : -0.16]	-0.19 [-0.25 : -0.13]
Min. dist. roads	1.10 [0.97 : 1.22]	1.03 [0.92 : 1.15]	0.97 [0.85 : 1.10]	0.74 [0.67 : 0.81]	0.72 [0.65 : 0.78]	0.66 [0.59 : 0.72]

Table 5. ΔAIC_c values, cross-validation scores ($r_s \pm S.D$) and variables with associated coefficients and 95% CI from the highest-ranking RSF for the three types of models for moose studied over the snow-free (left of dividing line) and snow-covered periods (right of the dividing line). The reference habitat (*Ref.*) corresponds to the category with a use/availability ratio closest to 1. Bold coefficients are statistically significant (95% CI does not include 0).

	Snow-free period			Snow-covered period		
	Ecoforest map only	LiDAR only	Fusion	Ecoforest map only	LiDAR only	Fusion
ΔAIC_c value	268.9	736.3	0.0	438.1	3219.2	0.0
$r_s \pm S.D.$	0.954 ± 0.034	0.933 ± 0.032	0.968 ± 0.021	0.849 ± 0.053	0.954 ± 0.038	0.994 ± 0.007
Regenerating stands	0.15 [0.08 : 0.22]		0.24 [0.18 : 0.29]	-0.22 [-0.28 : -0.15]		-0.29 [-0.34 : -0.23]
Immature/mature coniferous stands			<i>Ref.</i>			<i>Ref.</i>
Coniferous stands #1	<i>Ref.</i>			-0.60 [-0.70 : -0.50]		
Coniferous stands #2	-0.05 [-0.14 : 0.04]			0.49 [0.41 : 0.58]		
Deciduous stands #1	-0.22 [-0.31 : -0.14]		-0.04 [-0.11 : 0.04]	-0.76 [-0.84 : -0.67]		-0.69 [-0.77 : -0.61]
Deciduous stands #2	0.42 [0.32 : 0.52]		0.57 [0.48 : 0.66]	0.55 [0.44 : 0.65]		0.48 [0.39 : 0.58]
Wetlands	-0.03 [-0.12 : 0.06]		-0.18 [-0.26 : -0.10]	-1.78 [-1.92 : -1.64]		-1.81 [-1.95 : -1.67]
0–5-year-old cuts				<i>Ref.</i>		
6–20-year-old cuts				0.50 [0.44 : 0.56]		
0–20-year-old cuts	0.29 [0.22 : 0.36]					
0–20-year-old natural disturbances	-0.27 [-0.35 : -0.19]			0.46 [0.38 : 0.54]		
0–20-year-old disturbances			0.20 [0.15 : 0.25]			0.36 [0.31 : 0.41]
Human	-1.18 [-1.35 : -1.02]		-1.40 [-1.57 : -1.25]	-1.12 [-1.27 : -0.96]		-1.16 [-1.32 : -1.01]

Other	0.92 [0.68 : 1.16]		0.90 [0.67 : 1.13]	0.77 [0.61 : 0.92]		0.63 [0.48 : 0.79]
Canopy cover		-0.05 [-0.08 : -0.03]	-0.11 [-0.13 : -0.09]		-0.13 [-0.15 : -0.11]	-0.18 [-0.20 : -0.16]
Shrub cover (log)		0.12 [0.09 : 0.15]	0.10 [0.07 : 0.13]		0.15 [0.13 : 0.18]	0.04 [0.02 : 0.06]
Mean height of the shrub layer (<i>log</i>)		0.09 [0.08 : 0.11]			0.20 [0.18 : 0.21]	0.16 [0.14 : 0.17]
S.D. of the shrub layer (log)					0.25 [0.23 : 0.27]	0.23 [0.21 : 0.24]
Max. height (zq95 th)		-0.03 [-0.05 : -0.01]	-0.04 [-0.06 : -0.01]			
Elevation	0.36 [0.34 : 0.38]	0.40 [0.37 : 0.42]	0.38 [0.36 : 0.40]	-0.04 [-0.07 : -0.02]	0.01 [-0.01 : 0.04]	-0.05 [-0.07 : -0.02]
Min. dist. roads	0.29 [0.27 : 0.30]	0.27 [0.26 : 0.28]	0.28 [0.27 : 0.29]	0.22 [0.21 : 0.24]	0.21 [0.20 : 0.23]	0.25 [0.23 : 0.26]

Table 6. ΔAIC_c values, cross-validation scores ($r_s \pm S.D$) and variables with associated coefficients and 95% CI from the highest-ranking RSF for the three types of models for coyotes studied over the snow-free (left of dividing line) and snow-covered periods (right of the dividing line). The reference habitat (*Ref.*) corresponds to the category with a use/availability ratio closest to 1. Bold coefficients are statistically significant (95% CI does not include 0).

	Snow-free period			Snow-covered period		
	Ecoforest map only	LiDAR only	Fusion	Ecoforest map only	LiDAR only	Fusion
ΔAIC_c value	145.0	162.5	0.0	151.7	63.0	0.0
$r_s \pm S.D.$	0.921 $\pm$ 0.030	0.942 $\pm$ 0.051	0.982 $\pm$ 0.014	0.919 $\pm$ 0.054	0.953 $\pm$ 0.027	0.928 $\pm$ 0.041
Regenerating stands	0.15 [-0.02 : 0.32]		<i>Ref.</i>	<i>Ref.</i>		<i>Ref.</i>
Immature/mature coniferous stands			-0.44 [-0.54 : -0.34]	-0.22 [-0.37 : -0.06]		-0.05 [-0.21 : 0.11]
Immature/mature spruce stands	<i>Ref.</i>					
Immature/mature fir stands	-0.37 [-0.53 : -0.21]					
Other coniferous stands	-0.34 [-0.83 : 0.14]					
Immature/mature deciduous-mixed stands	-0.68 [-0.96 : -0.40]		-0.80 [-1.06 : -0.54]	-1.43 [-1.91 : -0.95]		-1.33 [-1.82 : -0.84]
Alder stands	0.56 [-0.05 : 1.16]					
Peatlands	0.64 [0.01 : 1.26]					
Water	-0.09 [-0.67 : 0.49]					
Wetlands				-0.09 [-0.71 : 0.52]		
0–5-year-old cuts	-0.37 [-0.59 : -0.15]			-1.11 [-1.45 : -0.76]		
6–20-year-old cuts	0.46 [0.29 : 0.62]			0.45 [0.28 : 0.61]		
0–20-year-old cuts			-0.13 [-0.24 : -0.02]			0.01 [-0.15:0.17]

0–20-year-old natural disturbances	-0.57 [-0.79 : -0.34]		-0.71 [-0.91 : -0.52]	-0.95 [-1.26 : -0.65]		-0.84 [-1.15 : -0.53]
Other	-2.16 [-2.87 : -1.46]		-0.87 [-1.17 : -0.57]	-2.49 [-3.95 : -1.03]		-1.00 [-1.54 : -0.47]
Shrub cover (log)		0.29 [0.25 : 0.33]	0.28 [0.23 : 0.33]		0.53 [0.46 : 0.59]	0.52 [0.45 : 0.58]
Mean height of the shrub layer (log)		0.27 [0.23 : 0.31]	0.26 [0.22 : 0.30]			
S.D. of the shrub layer					0.08 [0.01 : 0.14]	0.09 [0.02 : 0.16]
Max. height (zq95 th , log)		0.07 [0.03 : 0.11]	0.10 [0.05 : 0.14]			
Elevation	0.26 [0.21 : 0.30]	0.15 [0.11 : 0.19]	0.18 [0.14 : 0.23]	0.10 [0.03 : 0.18]	0.07 [0.004 : 0.14]	0.10 [0.03 : 0.17]
Min. dist. roads	-0.22 [-0.27 : -0.18]	-0.32 [-0.36 : -0.28]	-0.22 [-0.27 : -0.18]	-0.50 [-0.58 : -0.43]	-0.66 [-0.74 : -0.59]	-0.57 [-0.65 : -0.49]

Table 7. Information loss between complete and reduced ecoforest map models and Fusion models (Reduced ecoforest map + LiDAR model) for caribou, moose and coyotes and for the snow-free and snow-covered periods.

Species	Period	Complete ecoforest map model (AIC _c)	Reduced ecoforest map model (AIC _c)	Reduced ecoforest map + LiDAR model (AIC _c)
Caribou	Snow-free	4527.0	4575.2	4453.3
	Snow-covered	12033.6	12079.5	11629.2
Moose	Snow-free	115133.6	115570.6	1174864.7
	Snow-covered	106169.2	106915.7	105731.1
Coyote	Snow-free	15811.5	15963.8	15666.5
	Snow-covered	6638.1	6737.3	6486.4

DISCUSSION

In line with our hypothesis, we showed that integrating LiDAR data to habitat selection analyses improves our understanding of the behavioural responses of large mammals living in heterogenous landscapes. Indeed, the “Fusion” models had lower AIC_c, indicating a better fit to the data and a greater explanatory power regarding behavioural variation for the three species studied, which have contrasting ecological requirements, limiting factors, and conservation or socio-economic statuses. LiDAR data and forest maps thus seem to be complementary, as LiDAR data captured fine-scale structural attributes not available in the ecoforest maps, the latter providing relevant information on stand composition that airborne LiDAR cannot capture.

Several studies have also pointed out the importance of stand structure information provided by LiDAR data when conducting habitat selection analyses for different species (caribou: Dickie et al. 2023; gray wolf: Gregovitch et al. 2025; moose: Blouin et al. 2021; Johnson et al. 2023). In addition, some studies have shown that the combination of LiDAR with maps describing vegetation composition outperformed these maps when used alone (Hagani et al. 2024; but see Gregovitch et al. 2025). Part of the improved performance of our Fusion models may stem not only from LiDAR’s ability to capture three-dimensional structural detail, but also from the use of quantitative predictors, which better represent subtle ecological changes than qualitative, discrete land cover categories. Such an advantage was also highlighted by Coops and Wulder (2019), who

recommend the use of continuous variables for habitat assessments, since they provide a more realistic representation of habitat than discrete classifications.

Differences in model parsimony between “Ecoforest map only” and “LiDAR only” models likely reflect how species-specific ecological strategies interact with forest composition and structure. The interspecific variation observed in our study aligns with Nieman et al. (2022) and Russo et al. (2023), who showed that large mammals respond differently to habitat composition and structure. For example, caribou showed stronger associations with LiDAR metrics than with habitat categories during the snow-covered period, suggesting a greater reliance on structural attributes in winter. This likely reflects the need to access terrestrial lichens under snow (Johnson et al. 2004) and avoid predators (James et al. 2004) in sparse understory (Hins et al. 2009), features best captured by LiDAR. However, this pattern may also reflect the limited variation in forest cover during winter, as caribou tend to remain in mature coniferous stands, which reduces the explanatory power of ecoforest maps despite the ongoing importance of cover type. Additionally, seasonal shifts in model performance within species (i.e. caribou and coyote) further support the idea that habitat selection is dynamic and sensitive to environmental changes or the ecological needs of species (Dupke et al. 2016, Dagtekin et al. 2023, Dejeante et al. 2024).

LiDAR metrics enhance our understanding of habitat selection beyond ecoforest map classification

Although ecoforest maps provide essential context by identifying forest types and disturbance regimes, airborne LiDAR enables extraction of detailed, quantitative structural attributes, especially in the understory, that refine our understanding of species-specific habitat selection patterns. This underscores the value of both data sources in not only identifying where species select habitat, but also shedding light on the mechanisms underlying habitat selection by revealing fine-scale structural features linked to ecological constraints such as forage accessibility, predator avoidance, and mobility.

Ecoforest map categories confirmed well-documented habitat selection for caribou. Across both periods, caribou avoided disturbed areas, whether caused by logging or natural disturbances (Johnson et al. 2020, Serrouya et al. 2021), and selected mature coniferous stands, particularly black spruce forests. These stand types are known to support terrestrial lichens that are essential

for winter foraging (Lantin et al. 2003, Thompson et al. 2015, Webber et al. 2022), including open lichen woodlands during the snow-covered period (Hins et al. 2009). While the ecoforest map confirmed these expected, and known, patterns of selection, LiDAR data added a layer of detail by revealing the fine-scale vegetation structure within these habitats. Indeed, caribou consistently selected areas with lower shrub cover in both periods, shorter mean herbaceous height in the snow-free period, and taller mean shrub height in the snow-covered period. Such findings align with those obtained by Briand et al. (2009), who documented fine-scale selection for structurally simple understory using *in situ* vegetation surveys, associated with higher terrestrial lichen biomass. During the snow-free period, such structurally simple habitats may enhance predator detection by reducing visual obstruction. They may also limit spatial overlap with moose, an alternative prey for wolves (Seip 1992) and black bears (Brodeur et al. 2008), thereby potentially lowering associated predation risk for caribou (James et al. 2004, Lambert et al. 2006). This supports the idea that predator avoidance is a key limiting factor for caribou (Rettie & Messier 2000), and suggests that fine-scale understory structure, quantified here using LiDAR, can help identify the specific habitat features that mitigate this constraint. During the snow-covered period, selection for sparse understory may reflect adaptations to snow-related constraints. Such a structure can facilitate movement and improve access to terrestrial lichens beneath the snow (Johnson et al. 2004). This interpretation is supported by Lesmerises et al. (2011), who observed a negative relationship between stand density and lichen biomass.

Selection patterns for moose, identified with ecoforest maps, are already well-documented in the literature, with evidence of selection of disturbed areas (Gagné et al. 2016, Sand et al. 2021), mature deciduous stands and immature mixed stands dominated by deciduous species (Potvin et al. 2005, Bjørneraas et al. 2011). However, LiDAR data sharpened our understanding of the structural conditions under which moose select specific habitat components. In contrast to caribou, moose selected complex understory across both periods, characterized by a higher shrub cover throughout, and by a taller mean shrub height with greater heterogeneity (i.e. vertical variability) during the snow-covered period. This complexity likely suggests higher forage availability: dense understories are known to offer abundant shrubs during the growing season and remnant twigs during dormancy (Renecker & Hudson 1992). This selection mirrors that observed by Melin et al. (2013, 2016) using airborne LiDAR and point to the importance of fine-scale vegetation structure in moose habitat selection. The LiDAR-derived metrics of canopy we used added information

beyond metrics characterizing the understory. We showed that moose selected for sparser canopy cover in both periods, and vegetation of lower height during the snow-free period, which could be explained by the greater abundance of deciduous vegetation in such open habitats (Bjørneraas et al. 2011). Put together, these findings suggest that, in the absence of major predators such as wolves (Villemure & Jolicoeur 2004), moose habitat selection in this region may be primarily shaped by forage availability, rather than by the need for structural features that facilitate predator detection. The selection for open canopies during the snow-covered period may also reflect another constraint: the need to optimize thermal balance and movement efficiency in snow conditions, by favouring stands with greater solar exposure at ground level (Leblond et al. 2010). Altogether, LiDAR can help better illustrate the trade-offs moose between forage accessibility and thermal cover that moose may face (Schwab & Pitt 1991, Dussault et al. 2004, 2005b), by revealing structural habitat attributes associated with these ecological constraints.

Ecoforest maps highlighted coyote-selected habitats—which, in agreement with previous studies, included regenerating stands (21–50 years) providing forage, cover, and prey—and the avoidance of closed-canopy forests (Boisjoly et al. 2010, Youngmann et al. 2022). However, they lack fine structural detail, which LiDAR metrics reveal through specific understory configurations. Regardless of stands composition categories, coyotes selected dense, structurally heterogeneous understories in both periods, consistently seeking stands with a higher shrub cover, and selected a greater vertical structure variability during the snow-free period. They also selected for taller canopy height during the snow-free period and for taller shrubs during the snow-covered period. These structural attributes, difficult to quantify with ecoforest maps alone, likely reflect important ecological functions such as foraging opportunities and cover. In the snow-free period, dense vegetation may provide fruit-bearing shrubs (Richer et al. 2002, Schrecengost et al. 2008, Melville et al. 2015) and ambush concealment (Pietz & Tester 1983, Hodges 1999). Similarly, canopy height may further act as a proxy for overall vegetative cover (Moudrý et al. 2023), previously linked to snowshoe hare (*Lepus americanus*) abundance (Ivan et al. 2014). Tall woody cover may also buffer temperature extremes through microclimatic effects (De Frenne et al. 2019, Greiser et al. 2020) and could be used by coyotes for thermoregulation (Melville et al. 2020). During the snow-covered period, structurally complex habitats may help coyotes access key prey such as snowshoe hares, which themselves favor dense understory for cover and foraging (Boisjoly et al. 2010, Ivan et al. 2014, Simard et al. 2018). A dense and heterogeneous shrub layer may also reduce locomotion

costs by intercepting snow and facilitating movement for coyotes (Thibault & Ouellet 2005), suggesting that snow-related mobility constraints could act as a limiting factor during winter.

Limits and perspectives

Our integration of airborne LiDAR data with ecoforest maps provided clear advantages but also revealed some limitations that should inform future research. One central challenge stemmed from the temporal and seasonal mismatch between data sources and animal movements. Airborne LiDAR was acquired during a snow-free campaign, capturing vegetation structure with full foliage, which does not accurately reflect the physical environment encountered by animals during the snow-covered period. This discrepancy is especially pronounced in mixed or deciduous forests, where foliage presence and canopy cover vary drastically between seasons. In contrast, coniferous-dominated stands, frequent in the ranges of our collared caribou and coyotes, offer more structurally stable habitats year-round, which may partly explain the stronger performance of “LiDAR only” models for these species in winter. To mitigate this temporal bias, we adjusted the definition of understory strata upward in the snow-covered models to account for snow accumulation and better approximate the vegetation structure accessible to animals. This simple correction likely improved realism, though it remains a simplification. Similarly, a temporal gap of up to ± 3 years between LiDAR and telemetry data introduced uncertainty, as forest structure can change due to growth or disturbances. Nevertheless, only a small proportion of GPS telemetry relocations were affected by disturbances with a ± 3 -year temporal window: 0.5% for caribou, 2.5% for moose and 2.2% for coyotes, making us confident that the LiDAR data accurately reflect the habitat conditions experienced by the animals. The ecoforest map also suffers from limitations in update frequency, with forest stand attributes refreshed only every 10 years despite annual disturbance updates.

Finally, methodological differences in model building must be considered. Our use of predefined habitat categories in “Ecoforest map only” models limited model flexibility and may have constrained performance compared to the more exploratory approach used for LiDAR data. While merging habitat categories inevitably led to some information loss, this was compensated by gains from LiDAR integration in “Fusion” models.

CONCLUSIONS AND MANAGEMENT IMPLICATIONS

Our findings illustrate both the potential and the limitations of using remote sensing data to model wildlife habitat selection across boreal landscapes. By confronting data from different sources—vegetation structure from airborne LiDAR and stands composition from forest maps—we showed that no single dataset can fully capture the complexity of animal-habitat relationships. Rather, integrating complementary data sources offers the most ecologically meaningful and accurate representation of habitat selection. Improving the temporal alignment between datasets, by acquiring LiDAR more frequently and during key seasons, especially winter, would increase ecological relevance. Likewise, expanding the size and temporal resolution of telemetry datasets would allow less constrained modeling, including testing interactions between LiDAR metrics and habitat types. Altogether, this would increase the robustness and comparability of models and deepen understanding of species- and period-specific habitat selection patterns.

Our results reinforce previous recommendations highlighting the importance of considering the preservation, restoration or creation of specific forest stand structures to support specific large mammals' requirements when planning forest management practices (Boan et al. 2011, Tomita & Hiura 2021, Chevaux et al. 2022). They also underline the importance of incorporating forest structure into habitat management and planning strategies across boreal landscapes. For caribou, a threatened and iconic ungulate, maintaining areas dominated by coniferous stands, with low shrub cover and limited vertical heterogeneity, is essential to provide foraging opportunities and reduce predation risk. In contrast, promoting a structurally rich understory, particularly in regenerating or mixed stands, can enhance habitat quality for moose by increasing forage availability. Maintaining areas with dense, tall and vertically heterogeneous understory appears beneficial for this species, which holds a significant economic value through sport hunting. Finally, for coyotes, managing landscapes to limit the representation of dense, vertically complex understory and regenerating stands could help decrease habitat attractiveness for this generalist predators in sensitive areas where human-coyote conflicts occur, or near ranges of ungulate prey (e.g. Atlantic-Gaspésie caribou, see Frenette et al. 2020) in order to reduce indirect predation pressure.

When used alongside forest maps, LiDAR allows practitioners to move beyond broad habitat categories and toward more refined, structure-informed planning tailored to species-specific needs. Integrating structural data into landscape management provides a valuable opportunity to

reconcile the habitat requirements of vulnerable species, support sustainable ungulate populations, and mitigate emerging predator-related risks in the boreal forests of Quebec.

APPENDIX A. Additional information on the processing of ecoforest map categories

Table A1. Relative representation (%) of ecoforest map categories within caribou home ranges used in complete and reduced models during both snow-free and snow-covered periods.

Habitat category	Description	Complete model	Reduced model
Regenerating spruce stands	21–40-year-old spruce stands	2.4	
Immature spruce stands	41–80-year-old spruce stands	6.9	
Mature spruce stands	> 80-year-old spruce stands	20.3	
21+ spruce stands	≥ 21-year-old spruce stands		29.6
Regenerating pine stands	21–40-year-old pine stands	2.8	
Immature pine stands	41–80-year-old pine stands	2.5	
Mature pine stands	> 80-year-old spruce stands	2.1	
21+ pine stands	≥ 21-year-old pine stands		7.4
Other coniferous stands	≥ 21-year-old coniferous stands (except spruce and pine stands)	3.8	
21+ mixed or deciduous stands	≥ 21-year-old deciduous and mixed stands	4.7	4.7
Open lichen woodlands	Non-productive dry forest	5.1	5.1
Peatlands	Non-productive humid forest or flooded area	16.3	16.3
Water	Lakes and rivers	14.7	14.7
0–5-year-old cuts	All types of cut 5-years-old or less	1.1	
6–20-year-old cuts	All types of cut between 6 and 20 years old	10.1	
0–20-year-old natural disturbances	0–20-year-old fires and insect outbreaks	5.4	
0–20-year-old disturbances	0–20-year-old cuts, fires, and insect outbreaks		16.6
Other	Polygons that did not fit any of the previous criteria or are weakly represented	1.8	5.6

Table A2. Relative representation (%) of ecoforest map categories within moose home ranges used in complete and reduced models during both snow-free and snow-covered periods.

Habitat category	Description	Complete model		Reduced model
		Snow-free	Snow-covered	
Regenerating stands	21–40-year-old stands (all species confounded)	24.4	24.4	24.4
Immature/mature coniferous stands	≥ 41-year-old coniferous stands (all coniferous species confounded)			9.7
Coniferous stands #1	> 80-year-old spruce, and ≥ 41-year-old other coniferous stands	5.3	5.3	
Coniferous stands #2	≥ 41-year-old fir, 41–80-year-old spruce, and ≥ 41-year-old coniferous-dominated mixed stands	4.4	4.4	
Deciduous stands #1	≥ 41-year-old maple, 41–80-year-old deciduous, and > 80-year-old deciduous-dominated mixed stands	8.3	8.3	8.3
Deciduous stands #2	> 80-year-old deciduous, and 41–80-year-old deciduous-dominated mixed stands	2.6	2.6	2.6
Peatlands	Non-productive humid forest or flooded area	4.9	4.9	4.9
0–5-year-old cuts	All types of cut 5-years-old or less		6.0	
6–20-year-old cuts	All types of cut between 6 and 20 years old		29.6	
0–20-year-old cuts	All types of cut between 0 and 20 years old	35.6		
0–20-year-old natural disturbances	0–20-year-old fires and insect outbreaks	10.6	10.6	
0–20-year-old disturbances	0–20-year-old cuts, fires, and insect outbreaks			46.2
Human	Human disturbances, non-forest land (urban areas, power transmission line and agricultural, industrial, mining activities)	3.6	3.6	3.6
Other	Polygons that did not fit any of the previous criteria or are weakly represented	0.3	0.3	0.3

Table A3. Relative representation (%) of ecoforest map categories within coyote home ranges used in complete and reduced models during both snow-free and snow-covered periods.

Habitat category	Description	Complete model		Reduced model
		Snow-free	Snow-covered	
Regenerating stands	21–40-year-old stands (all species confounded)	22.6	22.6	22.6
Immature/mature coniferous stands	≥ 41-year-old coniferous stands (all coniferous species confounded)		31.6	31.6
Immature/mature spruce stands	≥ 41-year-old spruce stands	11.1		
Immature/mature fir stands	≥ 41-year-old fir stands	19.2		
Other coniferous stands	≥ 41-year-old coniferous stands (except fir and spruce stands)	1.3		
Immature/mature deciduous-mixed stands	≥ 41-year-old deciduous and mixed stands	9.1	9.1	9.1
Alder stands	Alder stands	0.5		
Peatlands	Non-productive humid forest or flooded area	0.3		
Water	Lakes and rivers	0.7		
Wetlands	Non-productive humid forest or flooded area, alder stands, and lakes and rivers		1.5	
0–5-year-old cuts	All types of cut 5-years-old or less	3.8	3.8	
6–20-year-old cuts	All types of cut between 6 and 20 years old	26.3	26.3	
0–20-year-old cuts	All types of cut between 0 and 20 years old			30.1
0–20-year-old natural disturbances	0–20-year-old fires and insect outbreaks	4.1	4.1	4.1
Other	Polygons that did not fit any of the previous criteria or are weakly represented	1.0	1.0	2.5

APPENDIX B. Additional information on the extraction, processing and selection of LiDAR metrics

LiDAR metric extraction. We first classified the ground points of the raw point cloud using Cloth simulation filtering (CSF; Zhang et al. 2016) and created a Digital Terrain Model (DTM) from the echoes classified as ground returns. We calculated the height above ground for all echoes by subtracting the height of the triangulated irregular network (TIN) from the ground surface and then standardized the data from the original point cloud. This process eliminates the impact of terrain on measurements taken above ground, facilitating the comparison of vegetation height across our study regions.

LiDAR buffer size. We extracted vegetation structure metrics within buffers of different radii (i.e. 50 m, 75 m, 100 m, and 150 m) centered on each GPS location (and random point). We set a minimum radius of 50 m to account for GPS location accuracy (Dussault et al. 2001), and the maximum radius was set to 150 m based on two considerations: (1) to prevent buffer overlap between GPS locations and random points, (2) to maintain sufficient variability in LiDAR structural metrics to be able to distinguish GPS locations from random points. We conducted a priori tests using generalized linear mixed models (GLMM) including habitat categories as covariates with the different buffer size for each LiDAR metric and each period to retain only the buffer with the lowest AIC_c. For a given species, the radius leading to the best statistical fit was the same for most metrics (see Table B1, B2 and B3). To facilitate comparison and interpretability, we applied this radius uniformly across all metrics for a given species for each period, even in cases where it was not the most parsimonious radius for a specific metric or period (see Table B1, B2 and B3). Therefore, the radius buffer was set to 50 m for caribou and coyotes and 75 m for moose.

Logarithmic transformation of LiDAR metrics. We used the same method described above to identify the most relevant logarithmic transformation of LiDAR metrics.

PCA analyses. Due to strong collinearity between LiDAR metrics, we computed a PCA, as it can quickly highlight patterns in a dataset by decomposing the variance–covariance matrix and is frequently employed to reduce the number of explanatory variables (Quinn and Keough 2002). We made four groups of LiDAR metrics for caribou (for both the snow-free and snow-covered periods), five (snow-free) and four (snow-covered) groups for moose and three (snow-free) and

four (snow-covered) groups for coyotes and made sure that the intragroup variability was lower than the intergroup variability (see Table B4 to B9).

Table B1. ΔAIC_c values for LiDAR metrics with associated buffer size (m) after PCA analyses for caribou in the snow-free and snow-covered periods.

Period	PCA group	Metrics	Buffer size (m)			
			50	75	100	150
Snow-free	Total vegetation	“Canopy” layer cover	0.0	29.4	45.9	74.4
		Maximum vegetation height	129.0	131.6	133.3	144.9
		Mean vegetation height	71.9	92.0	106.9	129.3
		Standard deviation of vegetation height	104.0	110.2	116.7	133.1
	Shrub layer	Mean shrub vegetation height	57.9	34.7	22.3	0.0
		Standard deviation of shrub vegetation height	116.8	108.0	102.8	88.8
		Rumple Index of shrub vegetation	94.9	86.8	82.3	71.4
	Cover metrics	“Shrub” layer cover	0.0	29.9	48.7	80.1
		“Herbaceous” layer cover	18.2	45.8	63.2	92.8
	Herbaceous layer	Mean herbaceous vegetation height	85.6	47.3	24.7	0.0
		Standard deviation of herbaceous vegetation height	136.0	123.3	118.8	107.1
		Rumple Index of herbaceous vegetation	151.9	143.0	141.6	135.9
Snow-covered	Total vegetation	“Canopy” layer cover	0.0	17.56	73.14	167.0
		Maximum vegetation height	536.7	519.6	526.6	536.0
		Mean vegetation height	283.3	290.4	335.9	410.0
		Standard deviation of vegetation height	422.5	407.3	422.1	452.8
	Mean height metric	Mean shrub vegetation height	0.0	15.8	35.3	118.7
	S.D. metric	Standard deviation of shrub vegetation height	0.0	100.1	168.8	259.0
	Cover and Rumple Index metrics	“Shrub” layer cover	0.0	28.2	56.4	74.2
		Rumple Index of shrub vegetation	129.0	165.4	184.6	205.6

Table B2. ΔAIC_c values for LiDAR metrics with associated buffer size (m) after PCA analyses for moose in the snow-free and snow-covered periods.

Period	PCA group	Metrics	Buffer size (m)			
			50	75	100	150
Snow-free	Total vegetation	Maximum vegetation height	301.3	0.0	83.8	168.8
		Mean vegetation height	274.3	241.5	203.8	253.2
		Standard deviation of vegetation height	230.5	208.7	242.8	268.0
	Shrub layer	Mean shrub vegetation height	41.8	0.0	103.5	197.7
		Standard deviation of shrub vegetation height	217.4	236.6	214.5	234.1
		Rumple Index of shrub vegetation	248.6	264.8	246.1	259.8
	Herbaceous layer	Mean herbaceous vegetation height	49.5	56.5	56.6	54.1
		Standard deviation of herbaceous vegetation height	13.4	28.7	20.6	0.0
		Rumple Index of herbaceous vegetation	11.2	41.3	34.5	56.4
	Shrub & herbaceous cover metrics	“Shrub” layer cover	167.9	0.0	242.2	282.0
		“Herbaceous” layer cover	237.8	120.7	274.6	275.9
	Canopy cover metric	“Canopy” layer cover	178.7	0.0	255.8	275.5
Snow-covered	Total vegetation	“Canopy” layer cover	0.0	49.1	118.1	217.7
		Maximum vegetation height	153.2	156.5	172.9	183.5
		Mean vegetation height	228.9	206.3	149.0	151.6
		Standard deviation of vegetation height	146.8	124.6	96.8	49.5
	Shrub mean height metric	Mean shrub vegetation height	195.8	0.0	89.3	128.3
	Shrub S.D. metric	Standard deviation of shrub vegetation height	150.2	100.9	94.4	0.0
	Cover and Rumple Index metrics	“Shrub” layer cover	109.8	53.9	16.3	0.0
		Rumple Index of shrub vegetation	224.0	219.2	210.2	217.0

Table B3. ΔAIC_c values for LiDAR metrics with associated buffer size (m) after PCA analyses for coyotes in the snow-free and snow-covered periods.

Period	PCA group	Metrics	Buffer size (m)			
			50	75	100	150
Snow-free	Total vegetation	“Canopy” layer cover	130.4	165.5	188.8	229.6
		Maximum vegetation height	231.9	276.1	299.0	314.1
		Mean vegetation height	0.0	53.1	83.6	130.7
		Standard deviation of vegetation height	203.8	248.0	277.7	306.1
	Shrub & herbaceous cover metrics	“Shrub” layer cover	0.0	32.6	54.5	62.3
		“Herbaceous” layer cover	1.3	39.0	63.7	75.1
	Other shrub & herbaceous metrics	Mean shrub vegetation height	132.2	146.8	152.3	145.9
		Standard deviation of shrub vegetation height	92.8	118.4	137.0	151.9
		Rumple Index of shrub vegetation	152.2	147.2	140.2	124.4
		Mean herbaceous vegetation height	150.0	141.8	132.4	115.1
		Standard deviation of herbaceous vegetation height	149.8	139.1	122.4	82.5
		Rumple Index of herbaceous vegetation	84.7	56.2	34.2	0.0
Snow-covered	Total vegetation	“Canopy” layer cover	0.0	11.7	26.3	47.3
		Maximum vegetation height	61.1	61.5	61.0	59.9
		Mean vegetation height	31.1	42.1	50.3	58.8
		Standard deviation of vegetation height	54.7	58.0	60.3	61.3
	Shrub cover & Rumple Index metrics	“Shrub” layer cover	0.0	22.1	44.7	85.4
		Rumple Index of shrub vegetation	112.3	117.7	118.8	119.3
	S.D. shrub metric	Standard deviation of shrub vegetation height	0.0	6.2	8.2	8.4
	Mean shrub height metric	Mean shrub vegetation height	0.08	0.05	0.0	0.07

Table B4. Intra- and intergroup variance of LiDAR metrics groups after PCA analyses for caribou in the snow-free period.

	Total vegetation	Shrub layer	Cover metrics	Herbaceous layer
Total vegetation	0.11			
Shrub layer	1.10	0.18		
Cover metrics	1.94	1.70	0.16	
Herbaceous layer	1.23	0.87	1.49	0.19

Table B5. Intra- and intergroup variance of LiDAR metrics groups after PCA analyses for caribou in the snow-covered period.

	Total vegetation	Mean height metrics	S.D. metrics	Cover and Rumple Index metrics
Total vegetation	0.17			
Mean height metrics	1.10	0.38		
S.D. metrics	0.69	1.32	0.40	
Cover and Rumple Index metrics	1.20	1.29	0.66	0.23

Table B6. Intra- and intergroup variance of LiDAR metrics groups after PCA analyses for moose in the snow-free period.

	Total vegetation	Shrub layer	Herbaceous layer	Shrub & herbaceous cover metrics	Canopy cover metric
Total vegetation	0.29				
Shrub layer	1.48	0.50			
Herbaceous layer	0.89	0.80	0.40		
Shrub & herbaceous cover metrics	1.73	1.32	1.20	0.33	
Canopy cover metric	0.96	1.45	1.33	1.72	0.76

Table B7. Intra- and intergroup variance of LiDAR metrics groups after PCA analyses for moose in the snow-covered period.

	Total vegetation	Shrub mean height metric	Shrub S.D. metric	Cover and Rumpel Index metrics
Total vegetation	0.72			
Shrub mean height metric	1.27	0.85		
Shrub S.D. metric	1.56	1.51	0.58	
Cover and Rumpel Index metrics	1.60	1.31	1.38	0.10

Table B8. Intra- and intergroup variance of LiDAR metrics groups after PCA analyses for coyotes in the snow-free period.

	Total vegetation	Shrub & herbaceous cover metrics	Shrub & herbaceous other metrics
Total vegetation	0.27		
Shrub & herbaceous cover metrics	1.79	0.06	
Shrub & herbaceous other metrics	1.48	1.33	0.28

Table B9. Intra- and intergroup variance of LiDAR metrics groups after PCA analyses for coyotes in the snow-covered period.

	Total vegetation	Cover & Rumple Index metric	Shrub mean height metric	Shrub S.D. metric
Total vegetation	0.23			
Cover & Rumple Index metric	1.60	0.49		
Shrub mean height metric	1.19	0.85	0.41	
Shrub S.D. metric	1.32	1.47	1.74	0.45

Literature cited.

- Zhang, W., Qi, J., Wan, P., Wang, H., Xie, D., Wang, X., & Yan, G. (2016). An easy-to-use airborne LiDAR data filtering method based on cloth simulation. *Remote sensing*, 8(6), 501.
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press.

APPENDIX C. Additional information on road variable selection

Minimum distance to roads. A decay function with various constants [$\exp(-\alpha/\text{distance})$, where $\alpha = 25, 50, 100, 250$, or 500] was tested for the minimum distance to roads variable (Carpenter et al. 2010). Following Lesmerises et al. (2018), we identified the most efficient α value for all three species and periods using a GLMM including habitat categories as covariates. Therefore, we used an α value of 500 and 250 for caribou, 50 and 25 for moose, and finally 250 and 500 for coyote in snow-free and snow-covered periods, respectively (Table C1).

Table C1. ΔAIC_c of α values used in the decay function applied to the minimum distance to roads variable for caribou, moose and coyotes in the snow-free (left of dividing line) and snow-covered (right of dividing line) periods.

Alpha values	Snow-free period			Snow-covered period		
	Caribou	Moose	Coyote	Caribou	Moose	Coyote
25	333.76	108.51	11.47	272.80	0.0	142.66
50	246.83	0.0	14.11	171.31	36.72	118.41
100	152.82	151.61	8.39	73.15	219.28	80.32
250	36.40	676.01	0.0	0.0	629.22	19.76
500	0.0	1028.61	13.75	41.80	860.79	0.0
1000	59.25	1190.31	46.61	209.40	896.51	32.67

Literature cited.

- Carpenter, J., Aldridge, C., & Boyce, M. S. (2010). Sage-grouse habitat selection during winter in Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 74(8), 1806–1814.
- Lesmerises, F., Déry, F., Johnson, C. J., & St-Laurent, M.-H. (2018). Spatiotemporal response of mountain caribou to the intensity of backcountry skiing. *Biological Conservation*, 217, 149–156.

LITERATURE CITED

- Acebes, P., Lillo, P., & Jaime-González, C. (2021). Disentangling LiDAR contribution in modelling species–habitat structure relationships in terrestrial ecosystems worldwide. A systematic review and future directions. *Remote Sensing*, 13(17), 3447.
- Bakx, T. R., Koma, Z., Seijmonsbergen, A. C., & Kissling, W. D. (2019). Use and categorization of light detection and ranging vegetation metrics in avian diversity and species distribution research. *Diversity and Distributions*, 25(7), 1045–1059.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Benson, J. F., Mills, K. J., & Patterson, B. R. (2015). Resource selection by wolves at dens and rendezvous sites in Algonquin park, Canada. *Biological Conservation*, 182, 223–232.
- Bjørneraas, K., Solberg, E. J., Herfindal, I., Moorter, B. V., Rolandsen, C. M., Tremblay, J. P., Skarpe, C., Sæther, B-E., Eriksen, R., & Astrup, R. (2011). Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*, 17(1), 44–54.
- Blouin, J., Debow, J., Rosenblatt, E., Alexander, C., Gieder, K., Fortin, N., Murdoch, J., & Donovan, T. (2021). Modeling moose habitat use by age, sex, and season in Vermont, USA using high-resolution lidar and national land cover data. *Alces*, 57, 71–98.
- Boan, J. J., McLaren, B. E., & Malcolm, J. R. (2011). Influence of post-harvest silviculture on understory vegetation: implications for forage in a multi-ungulate system. *Forest Ecology and Management*, 262(9), 1704–1712.
- Boisjoly, D., Ouellet, J. P., & Courtois, R. (2010). Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *Journal of Wildlife Management*, 74(1), 3–11.
- Boyce, M. S., Vernier, P. R., Nielsen, S. E., & Schmiegelow, F. K. (2002). Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 157(2-3), 281–300.
- Boyce, M. S., Mao, J. S., Merrill, E. H., Fortin, D., Turner, M. G., Fryxell, J., & Turchin, P. (2003). Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. *Écoscience*, 10(4), 421–431.
- Boyce, M. S. (2006). Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*, 12(3), 269–276.
- Briand, Y., Ouellet, J. P., Dussault, C., & St-Laurent, M- H. (2009). Fine-scale habitat selection by female forest-dwelling caribou in managed boreal forest: empirical evidence of a seasonal shift between foraging opportunities and antipredator strategies. *Écoscience*, 16(3), 330–340.
- Brodeur, V., Ouellet, J., Courtois, R., & Fortin, D. (2008). Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 86(11), 1307–1316.

- Brooks, J., Kays, R., & Hare, B. (2020). Coyotes living near cities are bolder: implications for dog evolution and human-wildlife conflict. *Behaviour*, 157(3–4), 289–313.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2001). Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research*, 28(2), 111–119.
- Campbell, M. J., Dennison, P. E., Hudak, A. T., Parham, L. M., & Butler, B. W. (2018). Quantifying understory vegetation density using small-footprint airborne lidar. *Remote Sensing of Environment*, 215, 330–342.
- Carpenter, J., Aldridge, C., & Boyce, M. S. (2010). Sage-grouse habitat selection during winter in Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 74(8), 1806–1814.
- Carroll, J. M., Davis, C. A., Fuhlendorf, S. D., & Elmore, R. D. (2016). Landscape pattern is critical for the moderation of thermal extremes. *Ecosphere*, 7(7), e01403.
- Chevaux, L., Mårell, A., Baltzinger, C., Boulanger, V., Cadet, S., Chevalier, R., Debaive, N., Dumas, Y., Gosselin, M., Gosselin, F., Rocquencourt, A., & Paillet, Y. (2022). Effects of stand structure and ungulates on understory vegetation in managed and unmanaged forests. *Ecological Applications*, 32(3), e2531.
- Ciuti, S., Tripke, H., Antkowiak, P., Gonzalez, R. S., Dormann, C. F., & Heurich, M. (2018). An efficient method to exploit LiDAR data in animal ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4), 893–904.
- Coops, N. C., Duffe, J., & Koot, C. (2010). Assessing the utility of lidar remote sensing technology to identify mule deer winter habitat. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 36(2), 81–88.
- Coops, N. C., & Wulder, M. A. (2019). Breaking the habit (at). *Trends in Ecology & Evolution*, 34(7), 585–587.
- Coops, N. C., Tompalski, P., Goodbody, T. R.H., Queinnec, M., Luther, J. E., Bolton, D. K., White, J. C., Wulder, M. A., van Lier, O. R., & Hermosilla, T. (2021). Modelling lidar-derived estimates of forest attributes over space and time: A review of approaches and future trends. *Remote Sensing of Environment*, 260, 112477.
- Courbin, N., Dussault, C., Veillette, A., Giroux, M. A., & Côté, S. D. (2017). Coping with strong variations in winter severity: plastic habitat selection of deer at high density. *Behavioral Ecology*, 28(4), 1037–1046.
- Cristescu, B., Stenhouse, G. B., Goski, B., & Boyce, M. S. (2016). Grizzly bear space use, survival, and persistence in relation to human habitation and access. *Human-Wildlife Interactions*, 10(2), 240–257.
- Dagtekin, D., Ertürk, A., Sommer, S., Ozgul, A., & Soyumert, A. (2023). Seasonal habitat-use patterns of large mammals in a human-dominated landscape. *Journal of Mammalogy*, 105(1), 122–133.

- Davies, A. B., & Asner, G. P. (2014). Advances in animal ecology from 3D-LiDAR ecosystem mapping. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(12), 681–691.
- Davies, A. B., Tambling, C. J., Kerley, G. I. H., & Asner, G. P. (2016a). Effects of vegetation structure on the location of lion kill sites in African Thicket. *PLoS ONE*, 11(2), e0149098.
- Davies, A. B., Tambling, C. J., Kerley, G. I. H., & Asner, G. P. (2016b). Limited spatial response to direct predation risk by African herbivores following predator reintroduction. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5728–5748.
- De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B. R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M. B., Christiansen, D. M., Decocq, G., De Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klimes, D. H., Koelemeijer, I. A., Lembrechts, J. J., Marrec, R., Meeussen, C., Ogée, J., Tyystjärvi, V., Vangansbeke, P., & Hylander, K. (2021). Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27(11), 2279–2297.
- Dejeante, R., Valeix, M., & Chamaillé-Jammes, S. (2024). Time-varying habitat selection analysis: A model and applications for studying diel, seasonal, and post-release changes. *Ecology*, 105(2).
- DeMars, C. A., Serrouya, R., Mumma, M. A., Gillingham, M. P., McNay, R. S., & Boutin, S. (2019). Moose, caribou, and fire: have we got it right yet?. *Canadian Journal of Zoology*, 97(10), 866–879.
- DeMars, C. A., Nielsen, S. E., & Edwards, M. A. (2020). Effects of linear features on resource selection and movement rates of wood bison (*Bison bison athabasca*). *Canadian Journal of Zoology*, 98(1), 21–31.
- Derguy, L., Leblond, M., & St-Laurent, M.-H. (2025). Living in fear: How experience shapes caribou responses to predation risk. *Ecosphere*, 16(1), e70155.
- Desgagnés, J. F., Schneider, R., & 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.
- Dickie, M., Serrouya, R., DeMars, C., Cranston, J., & Boutin, S. (2017). Evaluating functional recovery of habitat for threatened woodland caribou. *Ecosphere*, 8(9), e01936.
- Dickie, M., Hricko, B., Hopkinson, C., Tran, V., Kohler, M., Toni, S., Serrouya, R., & Kariyeva, J. (2023). Applying remote sensing for large-landscape problems: inventorying and tracking habitat recovery for a broadly distributed Species At Risk. *Ecological Solutions and Evidence*, 4(3), e12254.
- Dowd, J. L., Gese, E. M., & Aubry, L. M. (2014). Winter space use of coyotes in high-elevation environments: behavioral adaptations to deep-snow landscapes. *Journal of Ethology*, 32, 29–41.

- Dupke, C., Bonenfant, C., Reineking, B., Hable, R., Zeppenfeld, T., Ewald, M., & Heurich, M. (2016). Habitat selection by a large herbivore at multiple spatial and temporal scales is primarily governed by food resources. *Ecography*, 40(8), 1014–1027.
- Dussault, C., Courtois, R., Huot, J., & Ouellet, J. P. (2001). The use of forest maps for the description of wildlife habitats: limits and recommendations. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(7), 1227–1234.
- Dussault, C., Ouellet, J. P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L., & Larochelle, J. (2004). Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. *Écoscience*, 11(3), 321–328.
- Dussault, C., Ouellet, J. P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L., & Jolicœur, H. (2005a). Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, 28(5), 619–628.
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J. P., & Girard, I. (2005b). Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*, 83(11), 1431–1437.
- Environment Canada (2011). Scientific Assessment to Inform the Identification of Critical Habitat for Woodland Caribou (*Rangifer tarandus caribou*), Boreal Population, in Canada: 2011 update. Ottawa, Ontario, Canada. 102 pp. plus appendices.
- Esri Inc. (2022). ArcGIS Pro (Version 3.0). Esri Inc.
- Ewald, M., Dupke, C., Heurich, M., Müller, J., & Reineking, B. (2014). LiDAR remote sensing of forest structure and GPS telemetry data provide insights on winter habitat selection of European roe deer. *Forests*, 5(6), 1374–1390.
- Foley, C. J., & Sillero-Zubiri, C. (2020). Open-source, low-cost modular GPS collars for monitoring and tracking wildlife. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(4), 553–558.
- Frenette, J., Pelletier, F., & St-Laurent, M.-H. (2020). Linking habitat, predators and alternative prey to explain recruitment variations of an endangered caribou population. *Global Ecology and Conservation*, 22, e00920.
- Gagné, C., Mainguy, J., & Fortin, D. (2016). The impact of forest harvesting on caribou–moose–wolf interactions decreases along a latitudinal gradient. *Biological Conservation*, 197, 215–222.
- Gagnon, M., Lesmerises, F., & St-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.
- Gastón, A., Blázquez-Cabrera, S., Ciudad, C., Mateo-Sanchez, M. C., Simon, M. A., & Saura, S. (2019). The role of forest canopy cover in habitat selection: insights from the Iberian lynx. *European Journal of Wildlife Research*, 65(2), 30.
- Gehrt, S. D., Muntz, E. M., Wilson, E. C., Power, J. W., & Newsome, S. D. (2023). Severe environmental conditions create severe conflicts: A novel ecological pathway to extreme coyote attacks on humans. *Journal of Applied Ecology*, 60(2), 353–364.

- Gillies, C. S., Hebblewhite, M., Nielsen, S. E., Krawchuk, M. A., Aldridge, C. L., Frair, J. L., Saher, D. J., Stevens, C. E. & Jerde, C. L. (2006). Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, 75(4), 887–898.
- Gregovich, D. P., Roffler, G. H., & Prokopenko, C. M. (2025). Vegetation influences wolf fine-scale habitat selection and movement rate in a logged coastal rainforest. *Oecologia*, 207(3), 40.
- Greiser, C., Ehrlén, J., Meineri, E., & Hylander, K. (2020). Hiding from the climate: Characterizing microrefugia for boreal forest understory species. *Global Change Biology*, 26(2), 471–483.
- Hagani, J. S., Takekawa, J. Y., Skalos, S. M., Casazza, M. L., Riley, M. K., Estrella, S. A., Barthman-Thompson, L. M., Smith, K. R., Buffington, K. J., & Thorne, K. M. (2024). Application of lidar to assess the habitat selection of an endangered small mammal in an estuarine wetland environment. *Ecology and Evolution*, 14(2), e10894.
- Hins, C., Ouellet, J. P., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. (2009). Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 636–643.
- Hodges, K. E. (1999). The ecology of snowshoe hares in northern boreal forests [Chapter 6]. In: L.F. Ruggiero, K.B. Aubry, S.W. Buskirk, G.M. Koehler, C.J. Krebs, K.S. McKelvey, J.R. Squires (Eds.), *Ecology and conservation of lynx in the United States*, University Press of Colorado, Boulder (2000), pp. 117-162.
- Hull, I. T., & Shipley, L. A. (2019). Testing the ability of airborne LiDAR to measure forage resources for wild ungulates in conifer forests. *Journal of Forestry*, 117(5), 492–503.
- Ivan, J. S., White, G. C., & Shenk, T. M. (2014). Density and demography of snowshoe hares in central Colorado. *Journal of Wildlife Management*, 78(4), 580–594.
- James, A. R., Boutin, S. T. A. N., Hebert, D. M., & Rippin, A. B. (2004). Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management*, 68(4), 799–809.
- Johnson, C. A., Sutherland, G. D., Neave, E., Leblond, M., Kirby, P., Superbie, C., & McLoughlin, P. D. (2020). Science to inform policy: linking population dynamics to habitat for a threatened species in Canada. *Journal of Applied Ecology*, 57(7), 1314–1327.
- Johnson, C. J., Parker, K. L., Heard, D. C., & Seip, D. S. (2004). Movements, foraging habits, and habitat use strategies of northern woodland caribou during winter: Implications for forest practices in British Columbia. *Journal of Ecosystems and Management*, 5(1), 22–35.
- Johnson, C. J., & Rea, R. V. (2023). Response of moose to forest harvest and management: a literature review. *Canadian Journal of Forest Research*, 54(4), 366–388.
- Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61(1), 65–71.

- Jones, E. S., Gillingham, M. P., Seip, D. R., & Heard, D. C. (2007). Comparison of seasonal habitat selection between threatened woodland caribou ecotypes in central British Columbia. *Rangifer*, 27(4), 111.
- Kane, V. R., McGaughey, R. J., Bakker, J. D., Gersonde, R. F., Lutz, J. A., & Franklin, J. F. (2010). Comparisons between field-and LiDAR-based measures of stand structural complexity. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(4), 761–773.
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2016). Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. *CRAN: Contributed Packages*.
- Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W., & Wikelski, M. (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*, 348(6240), aaa2478.
- Keough, M., & Quinn, G. (2023). Rigorous ecology needs rigorous statistics. In *Effective Ecology* (pp. 49–62). CRC Press.
- King, J. R., & Jackson, D. A. (1999). Variable selection in large environmental data sets using principal components analysis. *Environmetrics: The official journal of the International Environmetrics Society*, 10(1), 67–77.
- Koehler, G. M., & Hornocker, M. G. (1991). Seasonal resource use among mountain lions, bobcats, and coyotes. *Journal of Mammalogy*, 72(2), 391–396.
- Kolbe, J. A., Squires, J. R., Pletscher, D. H., & Ruggiero, L. F. (2007). The effect of snowmobile trails on coyote movements within lynx home ranges. *Journal of Wildlife Management*, 71(5), 1409–1418.
- Kovács, B., Tinya, F., & Ódor, P. (2017). Stand structural drivers of microclimate in mature temperate mixed forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234, 11–21.
- Kroeger, A. J., Moorman, C. E., Lashley, M. A., Chitwood, M. C., Harper, C. A., & DePerno, C. S. (2020). White-tailed deer use of overstory hardwoods in longleaf pine woodlands. *Forest Ecology and Management*, 464, 118046.
- Lafontaine, A., Drapeau, P., Fortin, D., Gauthier, S., Boulanger, Y., & St-Laurent, M.-H. (2019). Exposure to historical burn rates shapes the response of boreal caribou to timber harvesting. *Ecosphere*, 10(5), e02739.
- Laliberté, J., & St-Laurent, M.-H. (2020). In the wrong place at the wrong time: Moose and deer movement patterns influence wildlife-vehicle collision risk. *Accident Analysis & Prevention*, 135, 105365.
- Lambert, C., Courtois, R., Breton, L., Lemieux, R., Brodeur, V., Ouellet, J. P., Fortin, D., & Poulin, M. (2006). Étude de la prédation du caribou forestier dans un écosystème exploité: résultats préliminaires. *Naturaliste canadien*, 130, 44-50. [In French.]

- Lantin, É., Drapeau, P., Paré, M., & Bergeron, Y. (2003). Preliminary assessment of habitat characteristics of woodland caribou calving areas in the Claybelt region of Québec and Ontario, Canada. (2003). *Rangifer*, 23(5), 247–254.
- Latham, A. D. M., Latham, M. C., & Boyce, M. S. (2011). Habitat selection and spatial relationships of black bears (*Ursus americanus*) with woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 89(4), 267–277.
- Latham, A. D. M., Latham, M. C., Boyce, M. S., & Boutin, S. (2013). Spatial relationships of sympatric wolves (*Canis lupus*) and coyotes (*C. latrans*) with woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) during the calving season in a human-modified boreal landscape. *Wildlife Research*, 40(3), 250–260.
- Laurian, C., Dussault, C., Ouellet, J. P., Courtois, R., Poulin, M., & Breton, L. (2008). Behavior of moose relative to a road network. *Journal of Wildlife Management*, 72(7), 1550–1557.
- Leblond, M., Dussault, C., & Ouellet, J. P. (2010). What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography*, 33(6), 1102–1112.
- Leblond, M., Frair, J., Fortin, D., Dussault, C., Ouellet, J. P., & Courtois, R. (2011). Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. *Landscape Ecology*, 26, 1433–1446.
- Lefort, S., & Massé, S. (2015). Plan de gestion de l'original au Québec 2012-2019, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs - Secteur de la faune et des parcs, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats et Direction générale du développement de la faune, 443 p. [In French.]
- Lefsky, M. A., Cohen, W. B., Parker, G. G., & Harding, D. J. (2002). Lidar remote sensing for ecosystem studies: Lidar, an emerging remote sensing technology that directly measures the three-dimensional distribution of plant canopies, can accurately estimate vegetation structural attributes and should be of particular interest to forest, landscape, and global ecologists. *BioScience*, 52(1), 19–30.
- Lesmerises, F., Déry, F., Johnson, C. J., & St-Laurent, M.-H. (2018). Spatiotemporal response of mountain caribou to the intensity of backcountry skiing. *Biological Conservation*, 217, 149–156.
- Lesmerises, R., Ouellet, J. P., & St-Laurent, M.-H. (2011). Assessing terrestrial lichen biomass using ecoforest maps: a suitable approach to plan conservation areas for forest-dwelling caribou. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(3), 632–642.
- Lessard, É., Johnson, C. J., & St-Laurent, M.-H. (2025). Local weather interacts with human disturbances to shape the behaviour of boreal caribou across a large climate gradient. *Biodiversity and Conservation*, 34, 1115–1138 (2025).

- Loarie, S. R., Tambling, C. J., & Asner, G. P. (2013). Lion hunting behaviour and vegetation structure in an African savanna. *Animal Behaviour*, 85(5), 899–906.
- Lone, K., Loe, L. E., Gobakken, T., Linnell, J. D., Odden, J., Remmen, J., & Mysterud, A. (2014). Living and dying in a multi-predator landscape of fear: roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. *Oikos*, 123(6), 641–651.
- Manly, B., McDonald, L., Thomas, D., McDonald, T. L., & Erickson, W. P. (2002). Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies. *Springer Science & Business Media*.
- McGarigal, K., Wan, H. Y., Zeller, K. A., Timm, B. C., & Cushman, S. A. (2016). Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology*, 31, 1161–1175.
- McLean, K. A., Trainor, A. M., Asner, G. P., Crofoot, M. C., Hopkins, M. E., Campbell, C. J., Martin, R. E., Knapp, D. E., & Jansen, P. A. (2016). Movement patterns of three arboreal primates in a Neotropical moist forest explained by LiDAR-estimated canopy structure. *Landscape Ecology*, 31, 1849–1862.
- Melin, M., Packalén, P., Matala, J., Mehtätalo, L., & Pusenius, J. (2013). Assessing and modeling moose (*Alces alces*) habitats with airborne laser scanning data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 23, 389–396.
- Melin, M., Matala, J., Mehtätalo, L., Tiilikainen, R., Tikkanen, O. P., Maltamo, M., Pusenius, J., & Packalen, P. (2014). Moose (*Alces alces*) reacts to high summer temperatures by utilizing thermal shelters in boreal forests—an analysis based on airborne laser scanning of the canopy structure at moose locations. *Global Change Biology*, 20(4), 1115–1125.
- Melin, M., Matala, J., Mehtätalo, L., Pusenius, J., & Packalen, P. (2016). Ecological dimensions of airborne laser scanning – Analyzing the role of forest structure in moose habitat use within a year. *Remote Sensing of Environment*, 173, 238–247.
- Melin, M., Matala, J., Mehtätalo, L., Pusenius, J., & Packalen, T. (2023). The effect of snow depth on movement rates of GPS-collared moose. *European Journal of Wildlife Research*, 69(2).
- Melville, H. I., Conway, W. C., Morrison, M. L., Comer, C. E., & Hardin, J. B. (2015). Prey selection by three mesopredators that are thought to prey on eastern wild turkeys (*Meleagris gallopavo sylvestris*) in the pineywoods of East Texas. *Southeastern Naturalist*, 14(3), 447–472.
- Melville, H. I., Conway, W. C., Hardin, J. B., Comer, C. E., & Morrison, M. L. (2020). Abiotic variables influencing the nocturnal movements of bobcats and coyotes. *Wildlife Biology*, 2020(3), 1–12.
- Merrick, M. J., Koprowski, J. L., & Wilcox, C. (2013). Into the third dimension: Benefits of incorporating LiDAR data in wildlife habitat models. In: G.J. Gottfried, P.F. Ffolliott, B.S. Gebow, L.G. Eskew, L.C. Collins (Eds.), *Merging science and management in a rapidly changing world: Biodiversity and management of the Madrean Archipelago III and 7th*

Conference on Research and Resource Management in the Southwestern Deserts; 2012 May 1–5; Tucson, AZ. Proceedings. RMRS-P-67, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, CO (2013), pp. 389–395.

Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques du Québec (2024). État de l'épaisseur de la neige au sol – Janvier 2024. Gouvernement du Québec. [In French.]

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (2015). Projet d'acquisition de données par le capteur LiDAR à l'échelle provinciale : Analyse des retombées et recommandations. Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, secteur des forêts, Direction des inventaires forestiers, 15 p. [In French.]

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (2020). Guide d'utilisation des produits dérivés du LiDAR. Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, secteur des forêts, Direction des inventaires forestiers, 64 p. [In French.]

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (2022). Cartographie du cinquième inventaire écoforestier du Québec méridional – Méthodes et données associées, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Secteur des forêts, Direction des inventaires forestiers, 130 p. [In French.]

Mohr, C. O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *The American Midland Naturalist*, 37(1), 223–249.

Morgan, J. L., Gergel, S. E., & Coops, N. C. (2010). Aerial photography: a rapidly evolving tool for ecological management. *BioScience*, 60(1), 47–59.

Mosnier, A., Ouellet, J. P., & Courtois, R. (2008). Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. *Écoscience*, 15(4), 485–497.

Moudrý, V., Cord, A. F., Gábor, L., Laurin, G. V., Barták, V., Gdulová, K., Malavasi, M., Rocchini, D., Stereńczak, K., Prošek, J., Klápště, P., & Wild, J. (2023). Vegetation structure derived from airborne laser scanning to assess species distribution and habitat suitability: The way forward. *Diversity and Distributions*, 29(1), 39–50.

Musselman, K. N., Molotch, N. P., & Brooks, P. D. (2008). Effects of vegetation on snow accumulation and ablation in a mid-latitude sub-alpine forest. *Hydrological Processes*, 22(15), 2767–2776.

Mysterud, A., & Østbye, E. (1999). Cover as a Habitat Element for Temperate Ungulates: Effects on Habitat Selection and Demography. *Wildlife Society Bulletin (1973–2006)*, 27(2), 385–394.

Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052–19059.

Nieman, W. A., Van Wilgen, B. W., Radloff, F. G., & Leslie, A. J. (2022). A review of the responses of medium-to large-sized African mammals to fire. *African Journal of Range & Forage Science*, 39(3), 249–263.

- Nolet, P., Domon, G., & Bergeron, Y. (1995). Potentials and limitations of ecological classification as a tool for forest management: a case study of disturbed deciduous forests in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 78(1–3), 85–98.
- Northrup, J. M., Vander Wal, E., Bonar, M., Fieberg, J., Laforge, M. P., Leclerc, M., Prokopenko, C. M., & Gerber, B. D. (2022). Conceptual and methodological advances in habitat-selection modeling: guidelines for ecology and evolution. *Ecological Applications*, 32(1), e02470.
- Oeser, J., Heurich, M., Senf, C., Pflugmacher, D., Belotti, E., & 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.
- Ouellet, J. P., Ferron, J., & Sirois, L. (1996). Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 74(10), 1922–1933.
- Pietz, P. J., & Tester, J. R. (1983). Habitat selection by snowshoe hares in north central Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, 47(3), 686.
- Potvin, F., Bélanger, L., & Lowell, K. (1999). Validité de la carte forestière pour décrire les habitats fauniques à l'échelle locale: une étude de cas en Abitibi-Témiscamingue. *The Forestry Chronicle*, 75(5), 851–859. [In French.]
- Potvin, F., Breton, L., & Courtois, R. (2005). Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 151–160.
- Pozzanghera, C., Sivy, K., Lindberg, & Prugh, L. (2016). Variable effects of snow conditions across boreal mesocarnivore species. *Canadian Journal of Zoology*, 94(10), 697–705.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Renecker, L. A., & Hudson, R. J. (1992). Habitat and forage selection of moose in the aspen-dominated boreal forest, central Alberta. *Alces*, 28, 189–201.
- Rettie, W. J., & McLoughlin, P. D. (1999). Overcoming radiotelemetry bias in habitat-selection studies. *Canadian Journal of Zoology*, 77(8), 1175–1184.
- Rettie, W. J., & Messier, F. (2000). Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23(4), 466–478.
- Richer, M. C., Crête, M., Ouellet, J. P., Rivest, L. P., & Huot, J. (2002). The low performance of forest versus rural coyotes in northeastern North America: inequality between presence and availability of prey. *Écoscience*, 9(1), 44–54.
- Robinson, O. J., Ruiz-Gutierrez, V., Reynolds, M. D., Golet, G. H., Strimas-Mackey, M., & Fink, D. (2020). Integrating citizen science data with expert surveys increases accuracy and spatial extent of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 26(8), 976–986.

- Robitaille, A., & Saucier, J. P. (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles, Direction de la gestion des stocks forestiers, Direction des relations publiques, 213 p. [In French.]
- Roussel, J. R., Auty, D., Coops, N. C., Tompalski, P., Goodbody, T. R., Meador, A. S., Bourdon, J-F., de Boissieu, F., & Achim, A. (2020). lidR: An R package for analysis of Airborne Laser Scanning (ALS) data. *Remote Sensing of Environment*, 251, 112061.
- Rudolph, T. D., & Drapeau, P. (2012). Using movement behaviour to define biological seasons for woodland caribou. (2012). *Rangifer*, 32(2), 295–307.
- Russo, N. J., Davies, A. B., Blakey, R. V., Ordway, E. M., & Smith, T. B. (2023). Feedback loops between 3D vegetation structure and ecological functions of animals. *Ecology Letters*, 26(9), 1597–1613.
- Sand, H., Jamieson, M., Andrén, H., Wikenros, C., Cromsigt, J., & Månsson, J. (2021). Behavioral effects of wolf presence on moose habitat selection: testing the landscape of fear hypothesis in an anthropogenic landscape. *Oecologia*, 197, 101–116.
- Schneider, R., Calama, R., & Martin-Ducup, O. (2020). Understanding tree-to-tree variations in stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production using terrestrial laser scanner. *Remote Sensing*, 12(1), 173.
- Schrecengost, J. D., Kilgo, J. C., Mallard, D., Ray, H. S., & Miller, K. V. (2008). Seasonal food habits of the coyote in the South Carolina coastal plain. *Southeastern Naturalist*, 7(1), 135–144.
- Schwab, F. E., & 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.
- Schweiger, B. R., Frey, J. K., & Cain III, J. W. (2021). A case for multiscale habitat selection studies of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 102(5), 1249–1265.
- Seaman, D. J., Bernard, H., Ancrenaz, M., Coomes, D., Swinfield, T., Milodowski, D. T., Humle, T., & Struebig, M. J. (2019). Densities of Bornean orang-utans (*Pongo pygmaeus morio*) in heavily degraded forest and oil palm plantations in Sabah, Borneo. *American Journal of Primatology*, 81(8), e23030.
- Searle, K. R., Hobbs, N. T., & Gordon, I. J. (2007). It's the "foodscape", not the landscape: using foraging behavior to make functional assessments of landscape condition. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 53(3–4), 297–316.
- Seip, D. R. (1992). Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 70(8), 1494–1503.
- Serrouya, R., Dickie, M., Lamb, C., van Oort, H., Kelly, A.P., DeMars, C., McLoughlin, P.D., Larter, N.C., Hervieux, D., Ford, A.T. & Boutin, S. (2021). Trophic consequences of terrestrial

- eutrophication for a threatened ungulate. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1943), 20202811.
- Shepard, E. L., Wilson, R. P., Rees, W. G., Grundy, E., Lambertucci, S. A., & Vosper, S. B. (2013). Energy landscapes shape animal movement ecology. *The American Naturalist*, 182(3), 298–312.
- Shivik, J. A., & Gese, E. M. (2000). Territorial significance of home range estimators for coyotes. *Wildlife Society Bulletin*, 940–946.
- Silva, C. A., Valbuena, R., Pinagé, E. R., Mohan, M., De Almeida, D. R. A., Broadbent, E. N., Jaafar, W. S. W. M., De Almeida Papa, D., Cardil, A., & Klauberg, C. (2019). ForestGapR: AnrPackage for forest gap analysis from canopy height models. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(8), 1347–1356.
- Simard, V., Imbeau, L., & Asselin, H. (2018). Effects of selection cuts on winter habitat use of snowshoe hare (*Lepus americanus*) in northern temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(9), 1049–1057.
- Simonson, W. D., Allen, H. D., & Coomes, D. A. (2014). Applications of airborne lidar for the assessment of animal species diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(8), 719–729.
- Singh, M., Cheyne, S. M., & Smith, D. A. E. (2018). How conspecific primates use their habitats: Surviving in an anthropogenically-disturbed forest in Central Kalimantan, Indonesia. *Ecological Indicators*, 87, 167–177.
- Souza, C. V., Lourenço, Á., & Vieira, E. M. (2023). Species-specific responses of medium and large mammals to fire regime attributes in a fire-prone neotropical savanna. *Fire*, 6(3), 110.
- Stobo-Wilson, A. M., Murphy, B. P., Cremona, T., Carthew, S. M., & Levick, S. R. (2021). Illuminating den-tree selection by an arboreal mammal using terrestrial laser scanning in northern Australia. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 7(2), 154–168.
- Street, G. M., Potts, J. R., Börger, L., Beasley, J. C., Demarais, S., Fryxell, J. M., McLoughlin, P. D., Monteith, K. L., Prokopenko, C. M., Ribeiro, M. C., Rodgers, A. R., Strickland, B. K., van Beest, F. M., Bernasconi, D. A., Beumer, L. T., Dharmarajan, G., Dwinnell, S. P., Keiter, D. A., Keuroghlian, A., Newediuk, L. J., Oshima, J. E. F., Rhodes, O., Schlichting, P. E., Schmidt, N. M., & Vander Wal, E. (2021). Solving the sample size problem for resource selection functions. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(12), 2421–2431.
- Thibault, I., & Ouellet, J. P. (2005). Hunting behaviour of eastern coyotes in relation to vegetation cover, snow conditions, and hare distribution. *Écoscience*, 12(4), 466–475.
- Thompson, I. D., Wiebe, P. A., Mallon, E., Rodgers, A. R., Fryxell, J. M., Baker, J. A., & Reid, D. (2015). Factors influencing the seasonal diet selection by woodland caribou (*Rangifer tarandus tarandus*) in boreal forests in Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 93(2), 87–98.

- Thorsen, N. H., Hansen, J. E., Støen, O. G., Kindberg, J., Zedrosser, A., & Frank, S. C. (2022). Movement and habitat selection of a large carnivore in response to human infrastructure differs by life stage. *Movement Ecology*, 10(1), 52.
- Tomita, K., & Hiura, T. (2021). Disentangling the direct and indirect effects of canopy and understory vegetation on the foraging habitat selection of the brown bear *Ursus arctos*. *Wildlife Biology*, 2021(4).
- Tveraa, T., Fauchald, P., Henaug, C., & Yoccoz, N. G. (2003). An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer. *Oecologia*, 137(3), 370–376.
- Tweedy, P. J., Moriarty, K. M., Bailey, J. D., & Epps, C. W. (2019). Using fine scale resolution vegetation data from LiDAR and ground-based sampling to predict Pacific marten resting habitat at multiple spatial scales. *Forest Ecology and Management*, 452, 117556.
- van Beest, F. M., Rivrud, I. M., Loe, L. E., Milner, J. M., & Mysterud, A. (2011). What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore?. *Journal of Animal Ecology*, 80(4), 771–785.
- van Beest, F. M., Vander Wal, E., Stronen, A. V., Paquet, P. C., & Brook, R. K. (2013). Temporal variation in site fidelity: scale-dependent effects of forage abundance and predation risk in a non-migratory large herbivore. *Oecologia*, 173, 409–420.
- Varhola, A., Coops, N. C., Weiler, M., & Moore, R. D. (2010). Forest canopy effects on snow accumulation and ablation: An integrative review of empirical results. *Journal of Hydrology*, 392(3–4), 219–233.
- Vierling, K. T., Vierling, L. A., Gould, W. A., Martinuzzi, S., & Clawges, R. M. (2008). Lidar: shedding new light on habitat characterization and modeling. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(2), 90–98.
- Villemure, M., & Jolicoeur, H. (2004). First confirmed occurrence of a wolf, *Canis lupus*, south of the St. Lawrence River in over 100 years. *Canadian Field-Naturalist*, 118(4), 608–610.
- Vorel, A., Kadlec, I., Toulec, T., Selimovic, A., Horníček, J., Vojtěch, O., Mokřý, J., Pavlačík, L., Arnold, W., Cornils, J., Kutal, M., Duřa, M., Žák, L., & Barták, V. (2024). Home range and habitat selection of wolves recolonising central European human-dominated landscapes. *Wildlife Biology*, 2024(6), e01245.
- Webber, Q. M., Ferraro, K. M., Hendrix, J. G., & Vander Wal, E. (2022). What do caribou eat? A review of the literature on caribou diet. *Canadian Journal of Zoology*, 100(3), 197–207.
- White, J. C., Tompalski, P., Bater, C. W., Wulder, M. A., Fortin, M., Hennigar, C., Robere-McGugan, G., Sinclair, I., & White, R. (2025). Enhanced forest inventories in Canada: implementation, status, and research needs. *Canadian Journal of Forest Research*, 55, 1–37.
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385–397.

- Wilson, S. F., Nudds, T. D., Green, P. E., & de Vries, A. (2023). Effect of forest understorey stand density on woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) habitat selection. *Canadian Journal of Forest Research*, 54(2), 158–167.
- Wulder, M. A., Coops, N. C., Roy, D. P., White, J. C., & Hermosilla, T. (2018). Land cover 2.0. *International Journal of Remote Sensing*, 39(12), 4254–4284.
- Youngmann, J. L., Hinton, J. W., Bakner, N. W., Chamberlain, M. J., & D'Angelo, G. J. (2022). Recursive use of home ranges and seasonal shifts in foraging behavior by a generalist carnivore. *Ecology and Evolution*, 12(11), e9540.

CONCLUSION GÉNÉRALE

RETOUR SUR LES OBJECTIFS ET LES PRINCIPAUX RÉSULTATS

L'objectif principal de mon mémoire était d'évaluer dans quelle mesure les données LiDAR aéroportées, combinées aux cartes écoforestières, permettent de mieux comprendre la sélection de l'habitat chez trois grands mammifères occupant la forêt boréale et tempérée. Ces trois espèces étaient le caribou (*Rangifer tarandus caribou*), une proie à statut de conservation au Canada (Environnement Canada 2011), l'orignal (*Alces alces americana*), espèce gibier représentant un moteur économique important pour plusieurs régions du Québec (Lefort 2015), et le coyote (*Canis latrans*), prédateur généraliste impliqué dans des interactions conflictuelles avec les populations humaines (Brooks et al. 2020) et certaines proies menacées (p. ex. caribou de la Gaspésie). L'hypothèse sous-jacente reposait sur le fait que le LiDAR, en décrivant finement la structure verticale et horizontale de la végétation, notamment du sous-bois, pourrait fournir des informations complémentaires à celles tirées des cartes écoforestières, davantage centrées sur la composition des peuplements et les perturbations. Un objectif secondaire visait quant à lui à tester la pertinence d'utiliser les données LiDAR acquises en été pour modéliser la sélection d'habitat en hiver, malgré le décalage phénologique inhérent à la perte des feuilles et à l'accumulation d'un couvert de neige.

Mes résultats ont montré que les modèles intégrant à la fois les données LiDAR et celles des cartes écoforestières surpassaient systématiquement les modèles s'appuyant sur une seule source de données. Cette complémentarité a permis de mieux identifier les facteurs influençant la sélection (ou l'évitement) de certaines ressources ou composantes de l'habitat, avec des effets variables selon les espèces et les saisons. L'apport du LiDAR a été particulièrement marqué pour le caribou, dont l'utilisation de la pessière à mousse est étroitement liée à une structure de sous-bois clairsemé, caractérisée par une faible densité de

la végétation dans la strate arbustive, favorable à la disponibilité de lichens (Lesmerises et al. 2011). L'orignal a quant à lui sélectionné des habitats caractérisés par une strate arbustive dense et hétérogène, combinée à une canopée relativement ouverte, lui procurant des ressources alimentaires abondantes et accessibles (Renecker & Hudson 1992, Bjørneraas et al. 2011). De manière similaire, le coyote a montré une réponse positive à la densité et hétérogénéité verticale de la strate arbustive, potentiellement lié à des habitats favorables à l'une de ses proies, le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*, Ivan et al. 2014), mais aussi lié à la présence d'un sous-bois complexe riche en baies sauvages, dont il peut également s'alimenter (Richer et al. 2002). Finalement, bien que les données LiDAR aient été acquises en été, elles ont tout de même contribué à améliorer le pouvoir explicatif des modèles hivernaux de sélection d'habitat, bien que les gains s'avéraient moindres que lors des périodes estivales.

CONTRIBUTIONS THÉORIQUES

Les analyses spatiales en écologie animale bénéficient aujourd'hui de l'intégration croissante de données issues de la télédétection, et particulièrement de leur combinaison (Vogeler & Cohen 2016), notamment pour l'étude de la sélection d'habitat (Brum-Bastos et al. 2020, Frock et al. 2024). Mon travail s'inscrit pleinement dans cette dynamique en apportant un éclairage théorique sur les processus de sélection de l'habitat en milieu boréal. J'y montre que les attributs structuraux et compositionnels de la végétation n'ont ni le même poids, ni une influence constante (c.-à-d. entre les périodes sans ou avec couverture neigeuse) dans les choix des animaux. Mes résultats révèlent que ces deux types d'informations ne sont pas interchangeables : chacun capture des dimensions écologiques distinctes, mais complémentaires, de l'habitat (Zellweger et al. 2014, Davison et al. 2023). Mon étude s'ajoute ainsi aux travaux ayant mis en avant la complémentarité entre données LiDAR et composition végétale pour modéliser la distribution des espèces (Farrell et al. 2013, Hakkenberg et al. 2017), tout en montrant que cette complémentarité varie selon le profil écologique des espèces. Plus précisément, les données issues du LiDAR aéroporté se révèlent particulièrement pertinentes pour les espèces sensibles à la structure fine du sous-bois

(Davies & Asner 2014). En revanche, chez les espèces généralistes sur le plan de leur régime alimentaire (p. ex. l'orignal ; Belovski 1978) ou de leur habitat (p. ex. l'ours noir, *Ursus americanus* ; Stratman 2001), la composition des peuplements et les perturbations forestières pourraient constituer des indices plus déterminants. Cette approche invite à considérer l'habitat non plus comme une entité discrète (par exemple, un type de peuplement), mais comme un gradient structurel continu qui façonne directement les stratégies comportementales animales (Coops & Wulder 2019). Enfin, mon cadre analytique contribue à rapprocher deux objectifs majeurs de l'écologie spatiale : la précision des modèles prédictifs et l'interprétabilité écologique. Les métriques LiDAR, en offrant une description fine de la structure verticale et du sous-étage végétal, permettent non seulement d'améliorer la performance des modèles (Hu & Tong 2022, Hagani et al. 2024) mais aussi de mieux comprendre les processus écologiques qui s'y déroulent. Par ailleurs, les cartes écoforestières apportent des informations essentielles sur la composition des peuplements, leurs stades de succession et les régimes de perturbation, fournissant un cadre écologique plus large. En ce sens, la contribution théorique de mon étude encourage le recours à des approches hybrides, capables de tirer parti à la fois des données continues, fines et structurales du LiDAR, et des données discrètes et compositionnelles des cartes écoforestières. Aussi, l'exploration d'interactions explicites entre les métriques issues du LiDAR et les catégories d'habitat des cartes écoforestières aurait pu offrir un éclairage supplémentaire sur la manière dont la composition et la structure s'influencent conjointement, une avenue à explorer mais qui requiert une taille d'échantillon plus grande que celle dont nous disposions.

CONTRIBUTIONS APPLIQUÉES

La valeur ajoutée d'une approche intégrative mobilisant à la fois les cartes écoforestières et les données LiDAR réside dans sa capacité à éclairer l'aménagement des habitats fauniques, en complément des stratégies de conservation existantes. Plutôt que de s'appuyer uniquement sur la composition ou la structure des peuplements, nos résultats mettent en évidence l'intérêt de considérer certaines combinaisons spécifiques, en lien avec les besoins écologiques propres à chaque espèce. Une telle approche pourrait contribuer à

affiner les interventions à l'échelle du peuplement, voire, dans certains cas, à celle du sous-bois, tout en évitant des généralisations qui pourraient ne pas convenir à toutes les espèces ou contextes.

Pour le caribou forestier, cette approche permet de raffiner les recommandations, déjà bien établies, fondées sur la conservation des pessières matures (Festa-Bianchet et al. 2011), en soulignant l'importance de préserver une structure arbustive clairsemée qui favorise l'accessibilité au lichen (Johnson et al. 2004) et contribue à limiter le risque de prédation en évitant les habitats plus denses ou productifs, sélectionnés par l'orignal, et donc davantage fréquentés par les prédateurs comme le loup (*Canis lupus*) ou l'ours noir (James et al. 2004, Lambert et al. 2006). Ces résultats suggèrent que, dans les habitats critiques de cette espèce menacée et à forts enjeux de conservation au Canada (Environnement Canada 2011), il pourrait être pertinent, lorsque des interventions sont envisagées pour des raisons écologiques ou de restauration, de s'assurer qu'elles ne favorisent pas la densification excessive du sous-bois. Toutefois, la priorité demeure la protection de ces habitats, et toute intervention devrait être soigneusement évaluée à la lumière des impératifs de conservation.

Chez l'orignal, les données LiDAR permettent d'identifier les peuplements qui soutiennent réellement un sous-bois productif, essentiel à son alimentation (Renecker & Hudson 1992), ainsi qu'une canopée ouverte ou de faible hauteur qui favorise la pénétration de la lumière (Lieffers et al. 2003, Angelini et al. 2015) et stimule la croissance de la régénération ligneuse consommée par l'orignal (Dumont et al. 2005). Ces attributs, typiques de certains stades de régénération post-coupe, ne sont toutefois pas systématiquement présents dans l'ensemble des sites d'une même catégorie forestière (Crow et al. 2002). L'approche proposée permettrait donc d'ajuster plus finement les pratiques de reboisement post-coupe afin de maintenir une structure favorable à l'orignal, donc à maintenir productives les populations de cette espèce, et par conséquent à optimiser les retombées économiques de la chasse sportive à l'orignal dans les régions du Québec (Lefort 2015, Gagnon 2018).

Enfin, pour le coyote, les données LiDAR aident à détecter des conditions structurelles propices à l'espèce (sous-bois dense, canopée relativement haute), difficilement identifiables

par l'intermédiaire des cartes écoforestières seules. Ces structures facilitent l'accès à des ressources alimentaires (Boisjoly et al. 2010, Ivan et al. 2014), et offrent un couvert visuel (Pietz & Tester 1983, Hodges 1999) ou thermique (De Frenne et al. 2019, Greiser et al. 2020) favorables au coyote. Ces nouvelles informations obtenues grâce au LiDAR peuvent guider des stratégies de gestion visant à limiter la présence du coyote dans des secteurs sensibles, par exemple en limitant l'apparition d'une strate arbustive dense en périphérie des aires occupées par le caribou de la Gaspésie-Atlantique (Frenette et al. 2020).

LIMITES ET PERSPECTIVES

Une limite de mon étude tient à la désynchronisation entre les données environnementales et les conditions d'habitat réellement expérimentées par les animaux. D'une part, les relevés LiDAR ont été réalisés en période estivale, ce qui signifie que la structure de la végétation a été captée avec un couvert feuillu complet, tant dans la canopée qu'en sous-couvert. Or, cette structure diffère sensiblement de celle disponible en hiver, notamment dans les forêts feuillues ou mixtes, où la chute du feuillage transforme profondément la complexité structurale. Ce décalage saisonnier peut introduire un biais dans la représentation de l'habitat hivernal, particulièrement pour les espèces qui fréquentent des milieux soumis à une forte saisonnalité, comme l'orignal dans mon étude. Les mesures estivales permettent néanmoins de détecter des éléments importants pour l'hiver, comme le brout pour l'orignal, ou le lichen terricole pour le caribou, difficilement visibles sous la neige. Afin de limiter ce biais, la définition des strates du sous-bois a été ajustée dans les modèles d'hiver pour mieux refléter la végétation accessible au-dessus du manteau neigeux, sans toutefois se substituer à une acquisition hivernale. Par ailleurs, certaines espèces, comme le caribou, peuvent creuser dans la neige pour accéder à de la végétation enfouie (Johnson et al. 2004), ce qui ajoute une part d'incertitude que le LiDAR ne peut entièrement capturer. D'autre part, un décalage temporel, limité à 3 ans dans notre étude, existait entre les suivis télémétriques et l'acquisition du LiDAR, ce qui ne permettait pas une concordance parfaite. Ce type d'asynchronie est difficile à éviter dans les études intégrant des bases de données acquises indépendamment, mais il mérite d'être souligné, car il limite la précision de

l'appariement entre structure observée et habitat réellement expérimentée par les animaux. Dans mon étude, la faible proportion de localisations GPS touchées par des perturbations récentes atténue ce risque, mais il importerait d'envisager à l'avenir des stratégies de synchronisation plus étroite entre acquisition LiDAR et suivi télémétrique, voire de mobiliser des jeux de données multi-temporels pour suivre l'évolution de la structure dans le temps.

Une seconde limite, davantage conceptuelle, tient à la difficulté de distinguer si les gains apportés par l'intégration des données LiDAR proviennent de l'espèce étudiée ou du type d'habitat fréquenté par celle-ci. Dans mon étude, les modèles utilisant uniquement les données LiDAR ont montré une performance supérieure pour le caribou et le coyote en période hivernale. Or, ces deux espèces se retrouvent majoritairement dans des habitats dominés par des conifères, dont la structure est plus stable entre les saisons. Il est donc possible que la qualité prédictive des données LiDAR dans ces cas ne reflète pas une réponse propre à l'espèce, mais plutôt une meilleure adéquation des métriques structurelles aux types de milieux qu'elles occupent. À l'inverse, l'orignal, qui fréquente davantage les peuplements feuillus ou mixtes, dont l'image LiDAR est faussée en hiver (lié à la perte du feuillage), a montré de moins bons résultats avec ces modèles. Contrôler cet effet pourrait par exemple passer par une comparaison des réponses de différentes espèces dans des habitats similaires, ou d'une même espèce dans des habitats contrastés, afin de dissocier clairement l'effet du type d'habitat de celui de l'écologie de l'espèce étudiée. Cette question reste ouverte et constitue une piste intéressante pour de futurs travaux visant à évaluer la transférabilité des modèles LiDAR entre espèces et paysages.

CONCLUSION

Comprendre la structure et la composition de l'habitat est essentiel pour analyser les relations entre les espèces animales et leur environnement et mieux gérer notre patrimoine faunique et forestier. Mon mémoire montre que l'intégration d'attributs structuraux issus du LiDAR et d'informations compositionnelles tirées des cartes écoforestières permet de capturer des dimensions complémentaires de l'habitat. Tandis que le LiDAR renseigne sur la structure du sous-bois, l'ouverture ou la hauteur de la canopée, les cartes écoforestières

apportent des données sur les types de peuplements et les perturbations anthropiques ou naturelles. Ces descripteurs, utilisés conjointement, permettent une lecture fine du processus de sélection d'habitat, qui reflète la façon dont les animaux utilisent leur milieu en fonction de leurs besoins écologiques. Les résultats de ce mémoire révèlent des patrons de sélection spécifiques selon les espèces et les périodes biologiques, illustrant que les animaux ne réagissent pas qu'à des classes générales de couvert forestier, mais bien à des combinaisons précises de structure et de composition.

Dans un contexte où les milieux naturels sont de plus en plus transformés par les activités humaines, mes résultats prennent toute leur importance. La perte et la fragmentation des habitats affectent directement la disponibilité et l'accessibilité des ressources, en particulier pour les espèces ayant des exigences fines. L'approche mobilisée ici, en combinant des données compositionnelles et structurales à haute résolution, permet non seulement de mieux comprendre les besoins des espèces, mais aussi d'identifier les conditions écologiques à préserver, restaurer ou proscrire. Mon travail souligne donc l'intérêt d'une lecture intégrative de l'habitat pour éclairer les choix d'aménagement et de conservation. En ancrant les stratégies de gestion dans une compréhension fine et nuancée des conditions recherchées par les espèces, il contribue à renforcer le lien entre science écologique et application concrète, dans une perspective adaptée aux défis actuels de la biodiversité.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Acebes, P., Lillo, P., & Jaime-González, C. (2021). Disentangling LiDAR contribution in modelling species–habitat structure relationships in terrestrial ecosystems worldwide. A systematic review and future directions. *Remote Sensing*, 13(17), 3447.
- Alberta Agriculture, Forestry Rural Economic Development. (2022). Alberta Vegetation Inventory Standards, version 2.1.5. *Forest Stewardship and Trade Branch*. 122p .
- Angelini, A., Corona, P., Chianucci, F., & Portoghesi, L. (2015). Structural attributes of stand overstory and light under the canopy. *Annals of Silvicultural Research*, 39(1), 23–31.
- Bakx, T. R., Koma, Z., Seijmonsbergen, A. C., & Kissling, W. D. (2019). Use and categorization of light detection and ranging vegetation metrics in avian diversity and species distribution research. *Diversity and Distributions*, 25(7), 1045-1059.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51–57.
- Belovsky, G. E. (1978). Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology*, 14(1), 105-134.
- Bjørneraas, K. (2011) Spatiotemporal variation in resource utilization by a large herbivore the moose. PhD thesis, Norwegian University of Science and Technology, Trondheim.
- Bleyhl, B., Baumann, M., Griffiths, P., Heidelberg, A., Manvelyan, K., Radeloff, V. C., Zazanashvili, N., & Kuemmerle, T. (2017). Assessing landscape connectivity for large mammals in the Caucasus using Landsat 8 seasonal image composites. *Remote Sensing of Environment*, 193, 193–203.
- Blouin, J., Debow, J., Rosenblatt, E., Alexander, C., Gieder, K., Fortin, N., Murdoch, J., & Donovan, T. (2021). Modeling moose habitat use by age, sex, and season in Vermont, USA using high-resolution lidar and national land cover data. *Alces*, 57, 71-98.
- Boisjoly, D., Ouellet, J. P., & Courtois, R. (2010). Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *Journal of Wildlife Management*, 74(1), 3-11.
- Bonhême I. (2021). La détermination des habitats naturels par l'inventaire forestier, les objectifs et les concepts utilisés. Institut national de l'information géographique et forestière, Saint-Mandé, 58 p.

- Boyce, M. S. (2006). Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*, 12(3), 269-276.
- Boyce, M. S., & McDonald, L. L. (1999). Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(7), 268-272.
- British Columbia Ministry of Forests. (2023). Provincial Monitoring British Columbia: Ground Sampling Procedures (Version 3.0.2). Forest Analysis and Inventory Branch, Victoria, British Columbia. 117 p.
- Brodeur, V., Ouellet, J. P., Courtois, R., & Fortin, D. (2008). Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 86(11), 1307-1316.
- Brooks, J., Kays, R., & Hare, B. (2020). Coyotes living near cities are bolder: implications for dog evolution and human-wildlife conflict. *Behaviour*, 157(3-4), 289-313.
- Brum-Bastos, V., Long, J., Church, K., Robson, G., De Paula, R., & Demšar, U. (2020). Multi-source data fusion of optical satellite imagery to characterize habitat selection from wildlife tracking data. *Ecological Informatics*, 60, 101149.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30).
- Coops, N. C., & Wulder, M. A. (2019). Breaking the habit (at). *Trends in Ecology & Evolution*, 34(7), 585-587.
- Coops, N. C., Tompalski, P., Goodbody, T. R.H., Queinnec, M., Luther, J. E., Bolton, D. K., White, J. C., Wulder, M. A., van Lier, O. R., & Hermosilla, T. (2021). Modelling lidar-derived estimates of forest attributes over space and time: A review of approaches and future trends. *Remote Sensing of Environment*, 260, 112477.
- Courbin, N., Dussault, C., Veillette, A., Giroux, M. A., & Côté, S. D. (2017). Coping with strong variations in winter severity: plastic habitat selection of deer at high density. *Behavioral Ecology*, 28(4), 1037-1046.
- Crow, T. R., Buckley, D. S., Nauertz, E. A., & Zasada, J. C. (2002). Effects of management on the composition and structure of northern hardwood forests in Upper Michigan. *Forest Science*, 48(1), 129-145.
- Davies, A. B., & Asner, G. P. (2014). Advances in animal ecology from 3D-LiDAR ecosystem mapping. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(12), 681-691.
- Davies, A. B., Tambling, C. J., Kerley, G. I., & Asner, G. P. (2016a). Effects of vegetation structure on the location of lion kill sites in African thicket. *PloS ONE*, 11(2), e0149098.

- Davies, A. B., Tambling, C. J., Kerley, G. I., & Asner, G. P. (2016b). Limited spatial response to direct predation risk by African herbivores following predator reintroduction. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5728-5748.
- Davison, C. W., Assmann, J. J., Normand, S., Rahbek, C., & Morueta-Holme, N. (2023). Vegetation structure from LiDAR explains the local richness of birds across Denmark. *Journal of Animal Ecology*, 92(7), 1332–1344.
- De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B. R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M. B., Christiansen, D. M., Decocq, G., De Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klimes, D. H., Koelemeijer, I. A., Lembrechts, J. J., Marrec, R., Meeussen, C., Ogée, J., Tyystjärvi, V., Vangansbeke, P., & Hylander, K. (2021). Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27(11), 2279–2297.
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E. S., Ngo, H. T., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K. A., Butchart, S. H. M., Chan, K. M. A., Garibaldi, L. A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S. M., Midgley, G. F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Roy Chowdhury, R., Shin, Y.-J., Visseren-Hamakers, I., Willis, K. J., & Zayas, C. N. (2019). Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science*, 366(6471).
- Dumont, A., Ouellet, J., Crête, M., & Huot, J. (2005). Winter foraging strategy of white-tailed deer at the northern limit of its range. *Écoscience*, 12(4), 476–484.
- Dussault, C., Courtois, R., Huot, J., & Ouellet, J. P. (2001). The use of forest maps for the description of wildlife habitats: limits and recommendations. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(7), 1227-1234.
- Dussault, C., Ouellet, J. P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L., & Jolicœur, H. (2005). Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, 28(5), 619-628.
- Environnement Canada (2011). Évaluation scientifique aux fins de la désignation de l'habitat essentiel de la population boréale du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada : Mise à jour 2011. 116 p. et annexes.
- Ewald, M., Dupke, C., Heurich, M., Müller, J., & Reineking, B. (2014). LiDAR remote sensing of forest structure and GPS telemetry data provide insights on winter habitat selection of European roe deer. *Forests*, 5(6), 1374-1390.
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 48(1), 1–23.

- Farrell, S. L., Collier, B. A., Skow, K. L., Long, A. M., Campomizzi, A. J., Morrison, M. L., Hays, K. B., & Wilkins, R. N. (2013). Using LiDAR-derived vegetation metrics for high-resolution, species distribution models for conservation planning. *Ecosphere*, 4(3), 1–18.
- Festa-Bianchet, M., Ray, J., Boutin, S., Côté, S., & Gunn, A. (2011). Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology*, 89(5), 419–434.
- Fisher, J. T., & Wilkinson, L. (2005). The response of mammals to forest fire and timber harvest in the North American boreal forest. *Mammal Review*, 35(1).
- Foley, C. J., & Sillero-Zubiri, C. (2020). Open-source, low-cost modular GPS collars for monitoring and tracking wildlife. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(4), 553–558.
- Frenette, J., Pelletier, F., & St-Laurent, M.-H. (2020). Linking habitat, predators and alternative prey to explain recruitment variations of an endangered caribou population. *Global Ecology and Conservation*, 22, e00920.
- Fretwell, S. D., & Lucas, H. L. (1969). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, 19(1), 16–36.
- Fridman J., Holm S., Nilsson M., Nilsson P., Ringvall A. H., & Ståhl G. (2014). Adapting National Forest Inventories to changing requirements – the case of the Swedish National Forest Inventory at the turn of the 20th century. *Silva Fennica* vol. 48 no. 3 article id 1095.
- Frock, C. F., Conner, L. M., & McCleery, R. A. (2024). Next-Generation Remote Sensing Data at Multiple Spatial Scales Improves Understanding of Habitat Selection by a Small Mammal. *Animals*, 14(22), 3175.
- Gagnon, L., Perreault, M., Ruel, M., & St-Hilaire, G., 2018. Sommaire du plan d'aménagement forestier intégré tactique 2018–2023. Ministère de la Faune et des Parcs, Rimouski, Ministère des Forêts, p. 354.
- Gaillard, J. M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M., & Van Moorter, B. (2010). Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2255–2265.
- Gasparini, P., Di Cosmo, L., Floris, A., & De Laurentis, D. (2022). Italian National Forest Inventory—Methods and results of the third survey. In *Springer Tracts in Civil Engineering*.
- Greiser, C., Ehrlén, J., Meineri, E., & Hylander, K. (2020). Hiding from the climate: Characterizing microrefugia for boreal forest understory species. *Global Change Biology*, 26(2), 471–483.

- Gschwantner, T., Alberdi, I., Bauwens, S., Bender, S., Borota, D., Bosela, M., Bouriaud, O., Breidenbach, J., Donis, J., Fischer, C., Gasparini, P., Heffernan, L., Hervé, J., Kolozs, L., Korhonen, K. T., Koutsias, N., Kovácssevičs, P., Kučera, M., Kulbokas, G., Kulišsis, A., Lanz, A., Lejeune, P., Lind T., Marin, G., Morneau, F., Nord-Larsen, T., Nunes, L., Pantić, D., Redmond, J., Rego, F. C., Riedel, T., Šebeň, V., Sims, A., Skudnik, M., & Tomter, S. M. (2021). Growing stock monitoring by European National Forest Inventories: Historical origins, current methods and harmonisation. *Forest Ecology and Management*, 505, 119868.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I. T., Regan, T. J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T. G., Rhodes, J. R., Maggini, R., Setterfield, S. A., Elith, J., Schwartz, M. W., Wintle, B. A., Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M. R., Possingham, H. P., & Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16(12), 1424–1435.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., Nicholls, A. O., Orrock, J. L., Song, D.-X., & Townshend, J. R. G. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2).
- Hagani, J. S., Takekawa, J. Y., Skalos, S. M., Casazza, M. L., Riley, M. K., Estrella, S. A., Barthman-Thompson, L. M., Smith, K. R., Buffington, K. J., & Thorne, K. M. (2024). Application of lidar to assess the habitat selection of an endangered small mammal in an estuarine wetland environment. *Ecology and Evolution*, 14(2), e10894.
- Hakkenberg, C. R., Peet, R. K., Urban, D. L., & Song, C. (2017). Modeling plant composition as community continua in a forest landscape with LiDAR and hyperspectral remote sensing. *Ecological Applications*, 28(1), 177–190.
- Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 173-182.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O., & Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest cover change. *Science*, 342(6160), 850–853.

- Hebblewhite, M., Merrill, E., & McDermid, G. (2008). A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs*, 78(2), 141-166.
- Hermosilla, T., Wulder, M. A., White, J. C., Coops, N. C., & Hobart, G. W. (2018). Disturbance-informed annual land cover classification maps of Canada's forested ecosystems for a 29-Year Landsat time series. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 44(1), 67-87.
- Hodges, K. E. (1999). The ecology of snowshoe hares in northern boreal forests [Chapter 6]. In: L.F. Ruggiero, K.B. Aubry, S.W. Buskirk, G.M. Koehler, C.J. Krebs, K.S. McKelvey, J.R. Squires (Eds.), *Ecology and conservation of lynx in the United States*, University Press of Colorado, Boulder (2000), pp. 117-162.
- Hu, R., & Tong, S. T. (2022). The use of remotely sensed data to model habitat selections of pileated woodpeckers (*Dryocopus pileatus*) in fragmented landscapes. *Forest Ecology and Management*, 521, 120433.
- IFN (2021). Processus opérationnels de l'Inventaire forestier national du Canada. Version 8.0, Bureau de projet de l'Inventaire forestier national (IFN).
- IPBES. (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- Ivan, J. S., White, G. C., & Shenk, T. M. (2014). Density and demography of snowshoe hares in central Colorado. *Journal of Wildlife Management*, 78(4), 580-594.
- James, A. R., Boutin, S. T. A. N., Hebert, D. M., & Rippin, A. B. (2004). Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management*, 68(4), 799-809.
- Johnson, C. J., Parker, K. L., Heard, D. C., & Gillingham, M. P. (2002). A multiscale behavioral approach to understanding the movements of woodland caribou. *Ecological Applications*, 12(6), 1840-1860.
- Johnson, C. J., Parker, K. L., Heard, D. C., & Seip, D. S. (2004). Movements, foraging habits, and habitat use strategies of northern woodland caribou during winter: Implications for forest practices in British Columbia. *Journal of Ecosystems and Management* 5(1), 22-35.
- Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61(1), 65-71.

- Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W., & Wikelski, M. (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*, 348(6240), aaa2478.
- Krausman P R. (1999). Some basic principles of habitat use. *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife*, 70, 85–90.
- Kroeger, A. J., Moorman, C. E., Lashley, M. A., Chitwood, M. C., Harper, C. A., & DePerno, C. S. (2020). White-tailed deer use of overstory hardwoods in longleaf pine woodlands. *Forest Ecology and Management*, 464, 118046.
- Lambert, C., Courtois, R., Breton, L., Lemieux, R., Brodeur, V., Ouellet, J. P., Fortin, D., & Poulin, M. (2006). Étude de la prédation du caribou forestier dans un écosystème exploité: résultats préliminaires. *Naturaliste Canadien*, 130, 44-50.
- Leblond, M., Dussault, C., & Ouellet, J. P. (2010). What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography*, 33(6), 1102-1112.
- Lefort, S., & Massé, S. (2015). Plan de gestion de l'original au Québec 2012-2019, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs - Secteur de la faune et des parcs, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats et Direction générale du développement de la faune, 443 p.
- Lefsky, M. A., Cohen, W. B., Parker, G. G., & Harding, D. J. (2002). Lidar remote sensing for ecosystem studies: Lidar, an emerging remote sensing technology that directly measures the three-dimensional distribution of plant canopies, can accurately estimate vegetation structural attributes and should be of particular interest to forest, landscape, and global ecologists. *BioScience*, 52(1), 19-30.
- Lesmerises, R., Ouellet, J. P., & St-Laurent, M.-H. (2011). Assessing terrestrial lichen biomass using ecoforest maps: a suitable approach to plan conservation areas for forest-dwelling caribou. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(3), 632-642.
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73(6), 1943-1967.
- Lewis, J. S., LeSueur, L., Oakleaf, J., & Rubin, E. S. (2022). Mixed-severity wildfire shapes habitat use of large herbivores and carnivores. *Forest Ecology and Management*, 506, 119933.
- Lieffers, V. J., Messier, C., & Ruel, J. C. (2003). Nature-based silviculture for sustaining a variety. *Towards sustainable management of the boreal forest*, 481.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640.

- Loarie, S. R., Tambling, C. J., & Asner, G. P. (2013). Lion hunting behaviour and vegetation structure in an African savanna. *Animal Behaviour*, 85(5), 899-906.
- Lone, K., Loe, L. E., Gobakken, T., Linnell, J. D., Odden, J., Remmen, J., & Mysterud, A. (2014). Living and dying in a multi-predator landscape of fear: roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. *Oikos*, 123(6), 641-651.
- Louvrier, J., Papaïx, J., Duchamp, C., & Gimenez, O. (2020). A mechanistic–statistical species distribution model to explain and forecast wolf (*Canis lupus*) colonization in South-Eastern France. *Spatial Statistics*, 36, 100428.
- Malcolm, K., Cheveau, M., & St-Laurent, M.-H. (2020). Wolf habitat selection in relation to recreational structures in a national park. *Journal of Mammalogy*, 101(6), 1638–1649.
- Matthiopoulos, J., Fieberg, J., Aarts, G., Beyer, H. L., Morales, J. M., & Haydon, D. T. (2015). Establishing the link between habitat selection and animal population dynamics. *Ecological Monographs*, 85(3), 413-436.
- Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M., & Watson, J. E. (2016). Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536(7615), 143-145.
- McGarigal, K., Wan, H. Y., Zeller, K. A., Timm, B. C., & Cushman, S. A. (2016). Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology*, 31, 1161-1175.
- McLean, K. A., Trainor, A. M., Asner, G. P., Crofoot, M. C., Hopkins, M. E., Campbell, C. J., Martin, R. E., Knapp, D. E., & Jansen, P. A. (2016). Movement patterns of three arboreal primates in a Neotropical moist forest explained by LiDAR-estimated canopy structure. *Landscape Ecology*, 31, 1849-1862.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (2015). Projet d’acquisition de données par le capteur LiDAR à l’échelle provinciale : Analyse des retombées et recommandations. Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, secteur des forêts, Direction des inventaires forestiers, 15 p.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (2022). Cartographie du cinquième inventaire écoforestier du Québec méridional – Méthodes et données associées, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Secteur des forêts, Direction des inventaires forestiers, 130 p.
- Morgan, J. L., Gergel, S. E., & Coops, N. C. (2010). Aerial photography: a rapidly evolving tool for ecological management. *BioScience*, 60(1), 47-59.
- Morris, D. W. (2003). Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*, 136(1), 1–13.

- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., A, R., Senior, Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., Ingram, D. J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D. L. P., Callum D. Martin, C. D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H. R. P., Purves, D. W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S. L., Weiher, E., White, H. J., Ewers, R. M., Mace, G. M., Scharlemann, J. P. W., & Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50.
- Nielsen, S. E., Stenhouse, G. B., & Boyce, M. S. (2006). A habitat-based framework for grizzly bear conservation in Alberta. *Biological Conservation*, 130(2), 217-229.
- Nolet, P., Domon, G., & Bergeron, Y. (1995). Potentials and limitations of ecological classification as a tool for forest management: a case study of disturbed deciduous forests in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 78(1-3), 85-98.
- Northrup, J. M., Vander Wal, E., Bonar, M., Fieberg, J., Laforge, M. P., Leclerc, M., Prokopenko, C. M., & Gerber, B. D. (2022). Conceptual and methodological advances in habitat-selection modeling: guidelines for ecology and evolution. *Ecological Applications*, 32(1), e02470.
- Oeser, J., Heurich, M., Senf, C., Pflugmacher, D., Belotti, E., & 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.
- Ouellet, J. P., Ferron, J., & Sirois, L. (1996). Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 74(10), 1922-1933.
- Pardini, M., Armston, J., Qi, W., Lee, S. K., Tello, M., Bes, V. C., Choi, C., Papathanassiou, K. P., Dubayah, R. O., & Fatoyinbo, L. E. (2019). Early lessons on combining LIDAR and multi-baseline SAR measurements for forest structure characterization. *Surveys in Geophysics*, 40(4), 803–837.
- Pietz, P. J., & Tester, J. R. (1983). Habitat selection by snowshoe hares in north central Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, 47(3), 686.
- Pinard, V., Dussault, C., Ouellet, J. P., Fortin, D., & Courtois, R. (2012). Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *Journal of Wildlife Management*, 76(1), 189-199.
- Potapov, P., Hansen, M. C., Pickens, A., Hernandez-Serna, A., Tyukavina, A., Turubanova, S., Zalles, V., Li, X., Khan, A., Stolle, F., Harris, N., Song, X., Baggett, A., Kommareddy, I., & Kommareddy, A. (2022). The Global 2000-2020 Land Cover and Land Use Change

- Dataset derived from the Landsat Archive: First results. *Frontiers in Remote Sensing*, 3, 856903.
- Potvin, F., Bélanger, L., & Lowell, K. (1999). Validité de la carte forestière pour décrire les habitats fauniques à l'échelle locale: une étude de cas en Abitibi-Témiscamingue. *The Forestry Chronicle*, 75(5), 851-859.
- Potvin, F., Breton, L., & Courtois, R. (2005). Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 151-160.
- Racine, E. B., Coops, N. C., Bégin, J., & Myllymäki, M. (2021). Tree species, crown cover, and age as determinants of the vertical distribution of airborne LiDAR returns. *Trees*, 35(6), 1845–1861.
- Renecker, L. A., & Hudson, R. J. (1992). Habitat and forage selection of moose in the aspen-dominated boreal forest, central Alberta. *Alces*, 28, 189-201.
- Rettie, W. J., & McLoughlin, P. D. (1999). Overcoming radiotelemetry bias in habitat-selection studies. *Canadian Journal of Zoology*, 77(8), 1175-1184.
- Rettie, W. J., & Messier, F. (2000). Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23(4), 466–478.
- Richer, M. C., Crête, M., Ouellet, J. P., Rivest, L. P., & Huot, J. (2002). The low performance of forest versus rural coyotes in northeastern North America: inequality between presence and availability of prey. *Écoscience*, 9(1), 44-54.
- Riedel T., Hennig P., Kroiher F., Polley H., Schmitz F., Schwitzgebel F. (2017). Die dritte Bundeswaldinventur (BWI 2012). Inventur- und Auswertemethoden, 124 S.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, L., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484.
- Robitaille, A., & Saucier, J. P. (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles, Direction de la gestion des stocks forestiers, Direction des relations publiques, 213 p.
- Russo, N. J., Davies, A. B., Blakey, R. V., Ordway, E. M., & Smith, T. B. (2023). Feedback loops between 3D vegetation structure and ecological functions of animals. *Ecology Letters*, 26(9), 1597-1613.

- Sand, H., Jamieson, M., Andrén, H., Wikenros, C., Cromsigt, J., & Månsson, J. (2021). Behavioral effects of wolf presence on moose habitat selection: testing the landscape of fear hypothesis in an anthropogenic landscape. *Oecologia*, 197, 101-116.
- Schwab, F. E., & 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.
- Searle, K. R., Hobbs, N. T., & Gordon, I. J. (2007). It's the "foodscape", not the landscape: using foraging behavior to make functional assessments of landscape condition. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 53(3-4), 297-316.
- Sergeyev, M., Tanner, E. P., Cherry, M. J., Lombardi, J. V., Tewes, M. E., & Campbell, T. A. (2023). Influence of abiotic factors on habitat selection of sympatric ocelots and bobcats: testing the interactive range-limit theory. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1166184.
- Shafer, A. B., Northrup, J. M., White, K. S., Boyce, M. S., Côté, S. D., & Coltman, D. W. (2012). Habitat selection predicts genetic relatedness in an alpine ungulate. *Ecology*, 93(6), 1317-1329.
- Simonson, W. D., Allen, H. D., & Coomes, D. A. (2014). Applications of airborne lidar for the assessment of animal species diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(8), 719-729.
- Singh, M., Cheyne, S. M., & Smith, D. A. E. (2018). How conspecific primates use their habitats: Surviving in an anthropogenically-disturbed forest in Central Kalimantan, Indonesia. *Ecological Indicators*, 87, 167-177.
- Smereka, C. A., Frame, P. F., Edwards, M. A., Frame, D. D., Slater, O. M., & Derocher, A. E. (2020). Seasonal habitat selection of cougars *Puma concolor* by sex and reproductive state in west-central Alberta, Canada. *Wildlife Biology*, 2020(4), 1-14.
- Sohl, T. L. (2014). The relative impacts of climate and land-use change on conterminous United States bird species from 2001 to 2075. *PLoS ONE*, 9(11), e112251.
- Stratman, M. R., Alden, C. D., Pelton, M. R., & Sunquist, M. E. (2001). Habitat use by American black bears in the sandhills of Florida. *Ursus*, 109-114.
- Suffice, P., Mazerolle, M. J., Imbeau, L., Cheveau, M., Asselin, H., & Drapeau, P. (2023). Site occupancy by American martens and fishers in temperate deciduous forests of Québec. *Journal of Mammalogy*, 104(1), 159-170.
- Swift, T. L., & Hannon, S. J. (2009). Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews*, 85(1), 35-53.

- Tittensor, D. P., Walpole, M., Hill, S. L. L., Boyce, D. G., Britten, G. L., Burgess, N. D., Butchart, S. H. M., Leadley, P. W., Regan, E. C., Alkemade, R., Baumung, R., Bellard, C., Bouwman, L., Bowles-Newark, N. J., Chenery, A. M., Cheung, W. W. L., Christensen, V., Cooper, H. D., Crowther, A. R., Dixon M. J. R., Galli, A., Gaveau, V., Gregory, R. D., Gutierrez, N. L., Hirsch, T. L., Höft, R., Januchowski-Hartley, S. R., Karmann, M., Krug, C. B., Leverington, F. J., Loh, J., Kutsch Lojenga, R., Malsch, K., Marques, A., Morgan, D. H. W., Mumby, P. J., Newbold, T., Noonan-Mooney, K., Pagad, S. N., Parks, B. C., Pereira, H. M., Robertson, T., Rondinini, C., Santini, L., Scharlemann, J. P. W., Schindler, S., Sumaila, U. R., Teh, L. S. L. van Kolck, J., Visconti P., & Ye, Y. (2014) A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science*, 346(6206), 241-244.
- Tveraa, T., Fauchald, P., Henaug, C., & Yoccoz, N. G. (2003). An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer. *Oecologia*, 137(3), 370–376.
- USDA, F. (2023). Forest Inventory and Analysis National Core Field For The Nationwide Forest Inventory, Version 9.3. *USDA Forest Service*.
- van Beest, F. M., Rivrud, I. M., Loe, L. E., Milner, J. M., & Mysterud, A. (2011). What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore?. *Journal of Animal Ecology*, 80(4), 771-785.
- van Beest, F. M., Vander Wal, E., Stronen, A. V., Paquet, P. C., & Brook, R. K. (2013). Temporal variation in site fidelity: scale-dependent effects of forage abundance and predation risk in a non-migratory large herbivore. *Oecologia*, 173, 409-420.
- Vierling, K. T., Vierling, L. A., Gould, W. A., Martinuzzi, S., & Clawges, R. M. (2008). Lidar: shedding new light on habitat characterization and modeling. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(2), 90-98.
- Vogeler, J. C., & Cohen, W. B. (2016). A review of the role of active remote sensing and data fusion for characterizing forest in wildlife habitat models. *Revista de Teledetección*, 1-14.
- Ward-Fear, G., Brown, G. P., Pearson, D., & Shine, R. (2021). Untangling the influence of biotic and abiotic factors on habitat selection by a tropical rodent. *Scientific reports*, 11(1), 12895.
- White, J. C., Tompalski, P., Bater, C. W., Wulder, M. A., Fortin, M., Hennigar, C., Robere-McGugan, G., Sinclair, I., & White, R. (2025). Enhanced forest inventories in Canada: implementation, status, and research needs. *Canadian Journal of Forest Research*, 55, 1–37.

- Whitman, E., Parisien, M., Price, D. T., St-Laurent, M.-H., Johnson, C. J., DeLancey, E. R., Arseneault, D., & Flannigan, M. D. (2017). A framework for modeling habitat quality in disturbance-prone areas demonstrated with woodland caribou and wildfire. *Ecosphere*, 8(4).
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional ecology*, 3(4), 385-397.
- Wulder, M. A., Coops, N. C., Roy, D. P., White, J. C., & Hermosilla, T. (2018). Land cover 2.0. *International Journal of Remote Sensing*, 39(12), 4254–4284.
- Wulder, M. A., Roy, D. P., Radeloff, V. C., Loveland, T. R., Anderson, M. C., Johnson, D. M., Healey, S., Zhu, Z., Scambos, T. A., Pahlevan, N., Hansen, M., Gorelick, N., Crawford, C. J., Masek, J. G., Hermosilla, T., White, J. C., Belward, A. S., Schaaf, C., Woodcock, C. E., Huntington, J. L., Lymburner, L., Hostert, P., Gao, F., Lyapustin, A., Pekel, J.-F., Strobl, P., & Cook, B. D. (2022). Fifty years of Landsat science and impacts. *Remote Sensing of Environment*, 280, 113195.
- Zellweger, F., Morsdorf, F., Purves, R. S., Braunisch, V., & Bollmann, K. (2014). Improved methods for measuring forest landscape structure: LiDAR complements field-based habitat assessment. *Biodiversity and Conservation*, 23(2), 289–307.

