



# BIBLIOTHÈQUE

CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE  
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

## Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de la personne autrice de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'autrice ou l'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

## Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

PRÉDICTION SPATIALE DE L'ABONDANCE ET DE LA DIVERSITÉ DES  
DENDROMICROHABITATS ET DU BOIS MORT DANS LA PESSIÈRE À MOUSSE  
DU QUÉBEC

Mémoire  
présenté  
comme exigence partielle  
à la maîtrise en écologie et aménagement des écosystèmes forestiers

Par  
Marie-Ève Jarry

Juin 2026

© Marie-Ève Jarry, 2026



## REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à exprimer ma profonde gratitude à toutes les personnes qui m'ont aidé, de près ou de loin, tant sur le plan académique que personnel, à compléter mon projet de maîtrise.

Je remercie profondément mon équipe de direction de recherche, Maxence Martin, Osvaldo Valeria et Martin Barrette. Merci pour le soutien, pour vos conseils et d'avoir si généreusement partagé vos expertises et connaissances. Ensemble, vous m'avez permis d'élargir ma perspective et d'approfondir ma compréhension du projet. Merci de m'avoir guidé, d'avoir cru en moi et de m'avoir fait confiance pour la réalisation de ce projet.

Je tiens à remercier le ministère des Ressources naturelles et des Forêts (MRNF), le conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), Chantier Chibougamau et l'UQAT pour son soutien financier dans le projet. Merci également au CEF pour la bourse de déplacement qui m'a permis d'assister au congrès international Silvilaser 2025 à Québec et d'y présenter une affiche, ainsi que d'assister à deux colloques du CEF qui m'ont permis de développer mes compétences en communications scientifiques via une affiche et une présentation. Merci aussi à la Chaire en Aménagement Forestier Durable de m'avoir permis de présenter une affiche à leur colloque en 2024 et de présenter en 2026.

Merci aussi à tous les stagiaires qui ont aidé pour ce projet. Merci à Louis Clerc pour ton aide avec la préparation de terrain et la datation des rondelles d'arbres en plus d'avoir voulu t'engager dans un été de terrain avec moi, même si les circonstances ne le permettaient pas. Merci à Manon Napoléone d'avoir terminé les datations. Un énorme merci à Sara Guillot pour ton aide précieuse lors du terrain difficile de ce projet. Merci pour toutes les fins de semaine de congé qu'on a passé et de m'avoir permis de décrocher le moment d'un après-midi à la plage ou d'un festival au lac Saint-Jean.

Je tiens à offrir, de nouveau, un énorme merci à Maxence Martin, mon directeur, pour ton soutien continu et tes conseils réfléchis. Merci pour tout le temps que tu m'as généreusement donné pendant ma maîtrise et les connaissances que tu m'as permis d'acquérir. Tu m'as transmis ta passion pour l'écologie forestière au fil de discussions à la fin de rencontre de suivi que nous prolongions malgré ton horaire chargé, lors de sorties à la FERLD ou encore aux pauses de multiples conférences. Ta passion pour le sujet est palpable et m'a permis de m'épanouir dans ce projet et de croire en l'impact que celui-ci pourra avoir sur la foresterie au Québec. Merci de m'avoir donné nombre d'occasions de compléter mon éducation et ma compréhension du milieu forestier via des activités para-académiques. Merci pour ton encouragement constant et ton dévouement.

Merci au personnel de l'Institut de Recherche sur les Forêts, Danièle Laporte, Marie-Hélène Longpré, Frédérique Bédard, Joanie Robin, Mathilde Hébert, Mélissa Lacroix, Marie-Pier Labranche et Mélissande Nagati pour leurs soutiens techniques et administratifs, en plus de toujours avoir la porte ouverte, un sourire au visage et d'être prêts à aider les étudiants et étudiantes. Merci à tous les membres du laboratoire de systèmes d'information géographique et du laboratoire sur les vieilles forêts pour leur aide, leur encouragement et tous les sourires chaleureux au détour d'un corridor.

Merci aux belles personnes que j'ai rencontrées lors de mon séjour en Abitibi qui ont bonifié ce parcours de rire, d'amour et de plaisir. Ces gens qui sont devenus ma deuxième famille et ont permis de garder mon cœur au chaud malgré le froid abitibien. Merci à mes amis de Montréal qui m'ont encouragé à travers cette maîtrise et un merci particulier à celles et ceux qui se sont infligés les huit heures de route pour venir me voir à Rouyn. Finalement, merci à ma famille, mes parents, mon frère, ma tante et mon oncle, pour le support inébranlable, pour l'aide précieuse, pour la confiance en ma réussite, l'encouragement constant et tout l'amour que vous me démontrez, c'est tellement réciproque. Et à toi, Cedric, un dernier merci du plus profond de mon cœur, pour le soutien, l'encouragement, l'aide, et pour tout le reste.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire est présenté sous forme d'article avec 3 parties. Une introduction générale décrivant et contextualisant la problématique ainsi qu'une revue littéraire suivie des objectifs. La deuxième partie est l'article découlant des travaux de maîtrise qui sera soumis au journal *Forest Ecology and Management* dans les prochains mois avec comme auteurs Marie-Ève Jarry, Osvaldo Valeria, Martin Barrette et Maxence Martin. Finalement, la troisième partie est une conclusion générale permettant de souligner les résultats importants, les potentiels futurs et l'implication de ces nouvelles connaissances à l'aménagement forestier et au domaine scientifique. Je suis la principale responsable de la recherche, soit la collecte des données de terrain, les analyses et la rédaction, avec l'aide et la supervision de ma direction de recherche ainsi que l'aide de Sara Guillot pour la collecte des données.

## RÉSUMÉ

Le bois mort et les dendromicrohabitats, c'est-à-dire, des petits habitats sur les arbres vivants ou morts tels que des cavités ou des fentes de tronc, sont des habitats importants des vieilles forêts et sont essentiels au maintien d'une biodiversité spécialisée. Pourtant, leur abondance et leur diversité locale restent mal documentées dans les forêts boréales, ce qui est un obstacle pour la conciliation entre l'aménagement forestier et la conservation de la biodiversité. Ainsi, nous avons développé des modèles prédictifs de l'abondance et de la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats dans les vieilles forêts boréales conifériennes de l'est du Canada en utilisant des données de télédétection. Pour ce faire, les variables d'abondance et de diversité du bois mort et des dendromicrohabitats ont été calculées à partir de données d'inventaire de 59 placettes de vieilles forêts. Ces variables ont ensuite été utilisées pour entraîner des modèles d'apprentissage automatique à l'aide de prédicteurs dérivés du balayage laser aéroporté (BLA) et de la proportion des espèces d'arbres. Les modèles ont permis de prédire de façon satisfaisante l'abondance du bois mort ( $R^2 = 0,422$ , %RMSE = 29,4 %) et la diversité des dendromicrohabitats ( $R^2 = 0,536$ , %RMSE = 4,98 %), ainsi que de prédire modérément la diversité du bois mort ( $R^2 = 0,215$ , %RMSE = 16,98 %) et l'abondance des dendromicrohabitats ( $R^2 = 0,246$ , %RMSE = 16,11%). Cependant, nos modèles ne permettent pas la prédiction robuste de la diversité des stades de décomposition des chicots. Les modèles révèlent une hétérogénéité dans la distribution spatiale du bois mort et des dendromicrohabitats au sein des vieilles forêts de la pessière à mousse qui peut être révélée avec le BLA. Les modèles améliorent la compréhension de la relation entre les habitats essentiels et la structure des forêts. Révélant que les forêts abondantes en bois mort et diverses en bois mort et en dendromicrohabitats ont des structures similaires, contrairement aux forêts abondantes en dendromicrohabitats qui ont une structure distincte. Les cartes prédictives permettent d'identifier les peuplements à grande importance écologique pour la biodiversité associée au bois mort et aux dendromicrohabitats. Ces outils guideront la prise de décision quant aux peuplements voués à la rétention ou à la coupe, afin d'assurer le maintien d'habitats abondants et diversifiés dans les paysages forestiers boréaux.

Mots-clés : Vieilles forêts, dendromicrohabitats, bois mort, chicots, biodiversité, télédétection, indicateur de biodiversité potentiel, forêt boréale.

Keywords: Old-growth forests, Tree-related microhabitats, Deadwood, Snags, Biodiversity, Remote sensing, Biodiversity Indicator, Boreal Forest.

## ABSTRACT

Deadwood and tree-related microhabitats (TreMs), which are small habitats on live or dead trees such as cavities or cracks, are key habitats of old-growth forests and are essential for maintaining specialized biodiversity. Yet, their abundance and their local diversity remain poorly documented in boreal forests, hindering our ability to balance forest harvesting and biodiversity conservation at the landscape level. Here, we develop predictive models of the spatial distribution of deadwood and TreM abundance and diversity in old-growth coniferous boreal forests of eastern Canada using airborne laser scanning (ALS) data and tree species composition models. Abundance and diversity variables of deadwood and TreMs were calculated from the data of 59 inventoried old-growth forest plots. These variables were then used to train random forest models using predictors derived from ALS and modelled tree species composition. Models allowed accurate prediction of deadwood abundance (up to  $R^2=0.422$ , %RMSE=29.4%) and TreM diversity (up to  $R^2=0.536$ , %RMSE=4.98%), and moderate to low prediction of deadwood diversity (up to  $R^2=0.215$ , %RMSE=16.98%) and TreM abundance ( $R^2=0.246$ , %RMSE=16.11%). They, however, did not allow a robust prediction of the decomposition stages of snags. The resulting spatial patterns show heterogeneity in the distribution of TreMs and deadwood within old-growth black spruce-feathermoss forests that can be revealed with ALS. The models allow a better understanding of the relationship between habitats and forest structures, with forests diverse in deadwood and TreMs and abundant in deadwood having similar structures while forests abundant in TreMs have a distinct structure. For the first time, large-scale spatial distribution of habitats essential to forest biodiversity can be mapped, allowing for the identification of old-growth stands of high ecological importance in the boreal coniferous forests of Canada. Ultimately, these models provide promising tools for decisions regarding harvesting and retention areas, to ensure the maintenance of abundant and diverse habitats in boreal forest landscapes.

Keywords: Old-growth forests, Tree-related microhabitats, Deadwood, Snags, Biodiversity, Remote sensing, Biodiversity Indicator, Boreal Forest.

## TABLE DES MATIÈRES

|   |      |
|---|------|
| REMERCIEMENTS .....   | III  |
| AVANT-PROPOS .....  | V    |
| RÉSUMÉ .....  | VI   |
| ABSTRACT .....  | VII  |
| TABLE DES MATIÈRES .....  | VIII |
| LISTE DES FIGURES .....   | X    |
| LISTE DES TABLEAUX .....  | XI   |
| LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS .....  | XII  |
| INTRODUCTION .....  | 1    |
| 1. ÉTATS DES CONNAISSANCES .....  | 3    |
| 1.1 Vieilles forêts .....   | 3    |
| 1.2 Bois mort .....   | 6    |
| 1.3 Dendromicrohabitats .....   | 8    |
| 1.4 Modèles prédictifs du bois mort et des dendromicrohabitats .....  | 11   |
| 2. OBJECTIF ET PRÉDICTIONS .....  | 15   |
| 3. PREDICTIVE MAPPING OF DEADWOOD AND TREE-RELATED<br>MICROHABITATS IN BOREAL FOREST OF EASTERN CANADA USING<br>AIRBORNE LASER SCANNING ..... | 17   |
| 3.1 Introduction .....  | 20   |
| 3.2 Methods .....   | 23   |
| 3.2.1 Study area .....  | 23   |
| 3.2.2 Site Selection .....  | 24   |
| 3.2.3 Field Sampling and Data Preparation .....   | 25   |
| 3.2.4 Remote sensing data preparation .....   | 26   |
| 3.2.5 Modelling .....   | 31   |
| 3.3 Results .....   | 32   |
| 3.3.1 Model performance .....   | 35   |
| 3.3.2 Downed Deadwood .....   | 37   |
| 3.3.3 Snags .....   | 38   |
| 3.3.4 TreMs .....   | 39   |

|       |   |    |
|-------|---|----|
| 3.3.5 | Prediction at the Landscape Level.....  | 39 |
| 3.4   | Discussion.....   | 42 |
| 3.4.1 | Downed Deadwood and Snags .....   | 42 |
| 3.4.2 | TreMs .....   | 44 |
| 3.5   | Conclusion .....  | 46 |
| 3.6   | Supplementary material.....   | 48 |
| 3.6.1 | <b>Supplementary material A</b> - Hierarchical cluster analysis.....  | 48 |
| 3.6.2 | <b>Supplementary material B</b> - Distribution of the site inventoried .....  | 49 |
| 3.6.3 | <b>Supplementary material C</b> – Decay stages and their characteristics as defined by Angers <i>et al.</i> (2005).....   | 49 |
| 3.6.4 | <b>Supplementary material D</b> - Trem types described with thresholds for boreal forests.....  | 50 |
| 3.6.5 | <b>Supplementary material E</b> - Minimum, mean and maximum values of the best predictors identified for our predictive models. ....                                  | 55 |
| 3.6.6 | <b>Supplementary material F</b> - Shapely additive explanation graphs for interpretation of the direction of the predictors on abundance and diversity variables..... | 56 |
| 3.6.7 | <b>Supplementary material G</b> - Count of each Trem-type identified during field survey.....   | 58 |
| 3.6.8 | <b>Supplementary material H</b> - Uncertainty prediction maps based on standard deviation of the predicted values.....  | 60 |
| 3.6.9 | <b>Supplementary material I</b> - Proportion of snags inventoried per decay stage and per species.....  | 62 |
|       | CONCLUSION GÉNÉRALE .....   | 64 |
|       | APPENDICE A – PRÉSENTATION D'UNE AFFICHE AU CONGRÈS SILVILASER 25 À QUÉBEC EN SEPTEMBRE 2025 .....  | 70 |
|       | APPENDICE B – PUBLICATION D'UN ARTICLE VULGARISÉ DANS LE COUVERT BORÉAL, AUTOMNE 2025 .....   | 71 |
|       | APPENDICE C – TRAVAIL DE TERRAIN, ÉTÉ 2024.....   | 72 |
|       | LISTE DE RÉFÉRENCES .....   | 73 |

## LISTE DES FIGURES

|  |    |
|--|----|
| Figure 1 Graphical abstract.....   | 20 |
| Figure 2 Maps of the sites sampled during the summer of 2024. Each point represents one site.....  | 25 |
| Figure 3 Linear regression model comparing observed and predicted values of 11 abundance and diversity variables of deadwood, snags, and TreMs. The black dotted line is the ideal linear relationship between observed and predicted values with a slope of 1 and intercept of 0. The first column shows deadwood variables (a) Volume of deadwood (b) Volume of high decaying deadwood (c) Volume of low decaying deadwood (d) Shannon's evenness index based on the volume of the different decay classes per site. The second column shows snag variables (e) Basal area of snags (f) Basal area of high decaying snags (g) Basal area of low decaying snags (h) Shannon's evenness index based on the basal area of the different decay classes per site. The third column shows TreMs variables (i) TreM-trees per hectare (j) Absolute TreM richness representing the number of TreM types per hectare (k) Shannon's evenness index amongst the TreM types per plot. .... | 34 |
| Figure 4 Examples of landscape prediction of deadwood and TreM abundance and diversity based on high-performance models developed in this study. The light blue represents bodies of water. White areas are forests that are younger than 90 years old (i.e., cuts or fires in recent years) or forests that did not correspond to the training domain of our models (e.g., uncommon potential vegetation type). (A) Prediction of deadwood abundance (B) Prediction of deadwood diversity using Shannon's index (C) Prediction of TreM abundance using TreM-trees (tree that has at least one TreM-type) per hectare (D) Prediction of TreM diversity using Shannon's index (E) Prediction of snag abundance using the basal area of snags. See the prediction uncertainty maps in the Supplementary material H.....  | 42 |

**LISTE DES TABLEAUX**

|  |    |
|--|----|
| Table 1 Abundance and diversity variables at the hectare level for deadwood and TreMs .....  | 26 |
| Table 2 Description of the calculated remote sensing predictors.....   | 28 |
| Table 3 Model performances for different abundance and diversity variables of deadwood, snags, and TreMs, based on linear regression models comparing observed and predicted values. % RMSE: relative root mean squared error.....   | 34 |
| Table 4 Selected predictors for abundance and diversity variables of deadwood, snag and TreMs. Predictor importance (%INCMSE=increase in mean square error, where a high percentile means a high importance of the predictor) and directionality (derived from SHAP interpretation plots (Supplementary material F) ),towards the prediction of the random forest models. A plus sign (+) indicates a positive effect, a minus sign (-) a negative effect, and both signs (±) indicate a nonlinear relationship..... | 35 |

**LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS**

|        |   |
|--------|---|
| ALS    | <i>Airborne Laser Scanning</i>                        |
| BLA    | <i>Balayage Laser Aéroporté</i>                       |
| DBH    | <i>Diameter at Breast Height</i>                      |
| DHP    | <i>Diamètre à Hauteur de Poitrine</i>                 |
| HND    | <i>Height above the Nearest Drainage</i>              |
| RMSE   | <i>Root Mean Square Error</i>                         |
| SCANFI | <i>Spatialized CANadian National Forest Inventory</i> |
| sd     | <i>Standard deviation</i>                             |
| TBE    | <i>Tordeuse des Bourgeons de l'Épinette</i>           |
| TPI    | <i>Topographic Position Index</i>                     |
| TreM   | <i>Tree-Related Microhabitat</i>                      |
| TWI    | <i>Topographic Wetness Index</i>                      |
| VTMR   | <i>Variance-To-Mean Ratio</i>                         |

## INTRODUCTION

Les vieilles forêts se démarquent des forêts plus jeunes par leur régime de perturbations secondaires variables en nature et en sévérité qui complexifie la structure verticale, horizontale et la composition en espèce (Martin *et al.*, 2023 ; Wirth *et al.*, 2009). Cette complexité leur confère une grande valeur écologique puisqu'elles développent des habitats spécifiques qui sont moins présents, ou absents dans les forêts plus jeunes. Par exemple, les vieilles forêts ont plus de bois mort à divers stades de décomposition (Bergeron et Harper, 2009 ; Harper *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2023). Elles ont aussi une plus grande abondance et diversité de dendromicrohabitats (Körkjäs *et al.*, 2021b ; Martin *et al.*, 2021d ; Michel et Winter, 2009 ; Przepióra et Ciach, 2023), c'est-à-dire des habitats de petites tailles sur des arbres morts ou vivants, comme des cavités ou des fentes de tronc (Larrieu *et al.*, 2018). Ce sont des niches écologiques importantes qui accueillent diverses espèces de bryophytes, lichens, champignons, oiseaux, invertébrés, et mammifères, dont plusieurs qui dépendent entièrement de la présence de ces habitats pour leur survie dans l'écosystème (Larrieu *et al.*, 2018 ; Löfroth *et al.*, 2023 ; Majdi *et al.*, 2025 ; Rheault *et al.*, 2009). Ces habitats résultent souvent de mortalité, de pourriture ou de perturbations naturelles ce qui explique leur présence plus nombreuse dans les vieilles forêts (Asbeck *et al.*, 2021 ; Körkjäs *et al.*, 2021a ; Kozák *et al.*, 2020 ; Paillet *et al.*, 2019).

La plupart des forêts intactes restantes sont des vieilles forêts dans les régions boréales du Canada et de la Russie (Potapov *et al.*, 2008 ; Shorohova *et al.*, 2011). Toutefois, les forêts se fragmentent et se rajeunissent dues aux activités anthropiques, notamment l'aménagement forestier (Curtis *et al.*, 2018). Les vieilles forêts sont remplacées par des forêts plus jeunes (Curtis *et al.*, 2018 ; Martin *et al.*, 2023) avec peu de bois mort et de dendromicrohabitats, soutenant ainsi moins la biodiversité associée à ces habitats (Asbeck *et al.*, 2021 ; Despôts *et al.*, 2004 ; Martin *et al.*, 2021b). De plus, les dendromicrohabitats contenus dans les vieilles forêts sont peu connus avec peu d'information quant à leurs distributions spatiales (Martin *et al.*, 2023).

Ces lacunes limitent notre capacité à cibler les peuplements abondants et diversifiés en bois mort et en dendromicrohabitats et ultimement rendent difficile la préservation efficace de la biodiversité associée à ces habitats. Les technologies de télédétection comme le balayage laser aéroporté (BLA) sont dans ce contexte des outils utiles parce qu'ils permettent une analyse détaillée de la structure des forêts sans se rendre sur place (par ex. trouées de la canopée, la hauteur des arbres, la densité, etc.) (Lim *et al.*, 2003 ; Zadbagher *et al.*, 2023). Comme le bois mort et les dendromicrohabitats sont associés à la structure des forêts (Bütler *et al.*, 2025 ; Despons *et al.*, 2004 ; Martin *et al.*, 2021b ; Michel et Winter, 2009), il est possible de construire des modèles qui prédisent l'abondance et la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats dans les peuplements à partir des données du BLA (Bater *et al.*, 2009 ; Parisi *et al.*, 2024 ; Pesonen *et al.*, 2008 ; Przepióra *et al.*, 2025). Les modèles existants sont principalement développés en Europe (e.g. Diätenberger *et al.*, 2025 ; Parisi *et al.*, 2024 ; Santopuoli *et al.*, 2020 ; Yrttimaa *et al.*, 2019) avec peu de modèles conçus en forêt boréale (Jutras-Perreault *et al.*, 2023b, 2023a) et aucun au Québec. Dans les forêts boréales conifériennes du Québec dominées par les épinettes noires, les conditions climatiques, les régimes de perturbations et les espèces arborescentes diffèrent de l'Europe (De Grandpré *et al.*, 2018 ; Ehbrecht *et al.*, 2021 ; Kõrkjas *et al.*, 2021b) et suggèrent un écart entre les connaissances déjà acquises et la réalité des forêts boréales du Québec. Il est donc nécessaire de développer des modèles prédictifs de l'abondance et de la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats basés sur le BLA adaptés aux forêts boréales conifériennes du Québec. Ceux-ci permettront une prédiction à large échelle de ces habitats, fournissant une indication indirecte de la distribution de la biodiversité associée dans les forêts boréales et aidant ainsi à cibler les efforts de conservation.

## 1. ÉTATS DES CONNAISSANCES

### 1.1 Vieilles forêts

Le concept de vieille forêt est difficile à définir parce qu'aucune des nombreuses définitions existantes ne s'applique à tous les types de forêt (Wirth *et al.*, 2009). Certaines définitions utilisent des attributs structuraux, comme la présence d'arbres à gros diamètre à hauteur de poitrine (DHP), une grande quantité de bois mort et une structure complexe. D'autres se basent sur le stade de succession, c'est-à-dire lorsque les arbres de début de succession sont remplacés par des espèces de fin de succession, ou les caractéristiques biogéochimiques, comme le cycle des nutriments et la productivité des forêts. Enfin, il y a des définitions qui reposent sur l'apparence, le faible impact anthropique et la superficie des forêts (Martin *et al.*, 2023 ; Wirth *et al.*, 2009). Plusieurs de ces définitions se basent sur les caractéristiques des vieilles forêts tempérées en Europe (Wirth *et al.*, 2009). Les forêts boréales diffèrent souvent de ces forêts en termes de caractéristiques attendues. Elles peuvent n'avoir que peu ou pas d'arbres de grande dimension, garder les mêmes espèces en début et en fin de succession, ou présenter une productivité basse. Avoir « une seule définition précise des vieilles forêts qui s'applique à toutes les forêts n'est impossible ni souhaitable » (Wells *et al.*, 1998), puisqu'une telle définition ne permettrait pas de décrire de façon détaillée ce qu'est une vieille forêt dans l'ensemble des contextes.

Cependant, les experts s'entendent généralement pour dire que les vieilles forêts se distinguent des forêts plus jeunes par leurs diverses structures verticales et horizontales, leur grande biomasse et les réseaux trophiques complexes qu'elles supportent (Burrascano *et al.*, 2013 ; Wirth *et al.*, 2009). Elles comportent souvent des arbres de DHP et hauteurs variées et une densité élevée de végétation au sol (Angers *et al.*, 2005 ; Burrascano *et al.*, 2013 ; Despots *et al.*, 2004). Les vieilles forêts sont dynamisées par des régimes de perturbations secondaires qui créent de la mortalité, des changements de compositions des espèces et une hétérogénéité verticale de la végétation (Wirth *et al.*, 2009). Ces structures verticales et horizontales créent des niches écologiques importantes pour la biodiversité qu'on retrouve moins en forêt plus jeune, par exemple, des gros débris ligneux au sol, de gros chicots et une distribution

du feuillage sur plusieurs strates (Burrascano *et al.*, 2013 ; Despoints *et al.*, 2004 ; Franklin *et al.*, 2002 ; Kane *et al.*, 2014). De plus, comme il y a des trouées fréquentes, le sol recevra une quantité d'énergie solaire qui varie d'un endroit à l'autre, créant ainsi des microsites qui accueillent une végétation différente du sol ombragé (Bartemucci *et al.*, 2006 ; Wirth *et al.*, 2009). La complexité structurelle du sol et de la canopée cause des différenciations de niches écologiques qui conviennent à une plus large biodiversité (Sabatini *et al.*, 2010) en plus de soutenir nombre d'espèces spécialistes des vieilles forêts qui sont menacées (Gustafsson *et al.*, 2004 ; Tikkanen *et al.*, 2006, 2009).

Aujourd'hui, la moitié des vieilles forêts intactes restantes sont situées dans les forêts boréales, au Canada et en Russie (Potapov *et al.*, 2008 ; Shorohova *et al.*, 2011). Elles sont soumises à de grandes pressions anthropiques en plus d'être particulièrement vulnérables aux changements climatiques (Gauthier *et al.*, 2015b, 2015a ; Kuuluvainen et Gauthier, 2018). Les deux principaux facteurs de rajeunissement des forêts sont la récolte du bois et les feux de forêt (Curtis *et al.*, 2018 ; Mollicone *et al.*, 2006 ; Wirth *et al.*, 2009). Au Québec, les coupes totales représentent la majorité des traitements effectués et couvrent une surface beaucoup plus vaste que les forêts brûlées chaque année (MFFP, 2020), ce qui fait de la pression anthropique, le principal facteur de rajeunissement des vieilles forêts dans ce territoire.

Le domaine bioclimatique de la pessière à mousse recouvre une superficie de 412 000 km<sup>2</sup> entre le 49<sup>e</sup> et le 52<sup>e</sup> parallèle (MFFP, 2008). Les forêts dans ce domaine se définissent comme des forêts boréales fermées dominées par l'épinette noire (*Picea mariana* (Miller) BSP.) et le sapin baumier (*Abies balsamea* (Linné) Miller.). Comme son nom l'indique, le sol est recouvert d'une épaisse couche de mousse hypnacée et d'éricacées (Couillard *et al.*, 2016). On y retrouve aussi du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.), du mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) Koch.), du thuya occidental (*Thuja occidentalis* Linné.), du bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marshall.), du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux.) et du peuplier baumier (*Populus balsamifera* Linné.) (Saucier *et al.*, 2009).

Dans ce domaine bioclimatique, le feu est la principale perturbation naturelle primaire avec un cycle de feu de 150 à 270 ans (Boucher *et al.*, 2011). Les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) (TBE) sont les principales perturbations secondaires avec un intervalle de 25 à 38 ans (Jardon *et al.*, 2003). La TBE affecte principalement les sapins baumiers, mais peut occasionnellement défolier les épinettes (Albert et Parisella, 1985).

La composition des espèces d'un peuplement est grandement influencée par la topographie et le type de dépôt. Dans les zones à faible pente et à drainage mauvais, il y a une épaisse couche de bryophytes au sol, dans ces conditions, c'est l'épinette noire qui domine puisque le sapin baumier a besoin d'un meilleur drainage (Harper *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2018 ; Messaoud *et al.*, 2007). Dans ces peuplements principalement dominés par les épinettes noires, les perturbations secondaires vont causer des trouées dans la canopée, qui permettent la croissance de semis en gaules et vont fermer la canopée avec le temps. On observe donc une structure hétérogène de la canopée qui viendra s'homogénéiser légèrement suite aux perturbations par la croissance des semis et des gaules (Martin *et al.*, 2020a). Dans les fonds de vallon à dépôts sableux avec un bon drainage, les peuplements sont plus favorables au pin gris (Saucier *et al.*, 2009) et il y a des intervalles de feu plus courts (Cyr *et al.*, 2007).

Sur les pentes moyennes et hautes à drainage moyen à bon, le peuplement tend à avoir une plus haute proportion de sapins baumiers, avec moins d'épinettes noires puisqu'elles sont moins adaptées à la mince couche de l'horizon organique et tendent à s'assécher (Drobyshev *et al.*, 2010 ; Martin *et al.*, 2018). Ces peuplements peuvent devenir plus vieux comme les feux montent moins fréquemment dans les pentes (Cyr *et al.*, 2007), par contre comme la composition de sapins est plus élevée, le régime de perturbation secondaire est plus sévère à cause de la sensibilité des sapins baumiers à la TBE (Albert et Parisella, 1985 ; Gauthier *et al.*, 2010 ; Martin *et al.*, 2019). Ces peuplements vont donc fréquemment alterner entre la régression de la proportion de sapins dans la canopée et sa régénération dans les trouées (Martin *et al.*, 2020a). Généralement, les arbres sont remplacés par l'espèce dominante lorsqu'ils meurent, mais dans les peuplements mixtes, comme sur les pentes, le sapin

baumier tend plus à remplir les trouées par sa plus grande tolérance à l'ombre (Pham *et al.*, 2004). Les proportions de sapins seront plus grandes dans les pentes abruptes que dans les pentes intermédiaires à cause de la faible compétitivité de l'épinette noire dans ces environnements. Les feuillus ont tendance à être des espèces de début de succession dans les zones pentues, et peuvent encore être retrouvés dans les vieilles forêts en très faible quantité (Martin *et al.*, 2018).

### 1.2 Bois mort

Le bois mort regroupe les souches, le bois mort au sol et les arbres morts debout appelés chicots. Ce sont des structures clefs des forêts qui fournissent plusieurs services écosystémiques. Elles participent aux cycles des nutriments (Löfroth *et al.*, 2023) et aident à la régénération des arbres en fournissant de bonnes conditions pour la germination des semences (Barrette *et al.*, 2014 ; Hofgaard, 1993). Le bois mort est un habitat pour grand nombre d'espèces animales, végétales et fongiques et supporte d'importants réseaux trophiques. Ainsi, le bois mort est essentiel pour plusieurs espèces d'arthropodes, de gastéropodes, de bryophytes, de lichens, de mammifères, d'oiseaux, et autres invertébrés (Löfroth *et al.*, 2023 ; Stokland *et al.*, 2012) dont plusieurs espèces européennes, qui sont menacés (Gustafsson *et al.*, 2004 ; Tikkanen *et al.*, 2006). Les communautés d'organismes utilisant le bois mort varient selon la cause de mortalité et du niveau de décomposition du bois (Stokland *et al.*, 2012).

Le volume de bois mort et la présence de gros bois mort au sol sont souvent considérés comme des indicateurs de vieilles forêts puisque le bois mort est souvent plus abondant dans celles-ci (Burrascano *et al.*, 2013 ; Desponts *et al.*, 2004 ; Martin *et al.*, 2021b ; Wirth *et al.*, 2009). Le bois mort est important pour la biodiversité des vieilles forêts, abritant par exemple une diversité fongique deux fois supérieure à celle des forêts de 50 à 60 ans, avec certaines espèces uniquement retrouvées dans le bois mort des vieilles forêts (Desponts *et al.*, 2004).

Le bois mort s'accumule dans les vieilles forêts à cause des dynamiques de perturbations naturelles qui causent un recrutement avec le temps et une

augmentation d'espèces saproxyliques (Kozák *et al.*, 2020 ; Pham *et al.*, 2004). Les chablis, les épidémies d'insectes, les maladies, les sécheresses et l'accumulation de neige ou de glace causent de la mortalité (Kozák *et al.*, 2020). Ces perturbations sont souvent espacées dans le temps permettant une accumulation constante de bois mort et une diversité des stades de décomposition (Kozák *et al.*, 2020). Elles sont aussi généralement spatialement limitées à un peuplement ou une partie d'un peuplement, ce qui cause une hétérogénéité au niveau du paysage de l'abondance et de la diversité du bois mort (Anderegg *et al.*, 2015 ; De Grandpré *et al.*, 2018). De plus, les perturbations affectent différemment les arbres selon leurs espèces, leur santé et leur DHP, donc la mortalité diffère selon l'endroit, le type et la sévérité des perturbations, ce qui influence la distribution spatiale du bois mort (Renvall, 1995 ; Vanderwel *et al.*, 2006). Certaines perturbations, comme les feux ou les épidémies d'insectes vont causer un afflux élevé et abrupt de bois mort en raison d'une mortalité élevée, suivi de peu de mortalité et donc peu d'apport de bois mort dans les années suivantes, limitant la diversité des stades de décomposition (Löfroth *et al.*, 2023 ; Martin *et al.*, 2019 ; Stokland *et al.*, 2012).

Une des particularités de la pessière à mousse est que le sol est recouvert d'une épaisse couche de mousse, surtout dans les zones à faible drainage et dominées par l'épinette noire (Couillard *et al.*, 2016 ; Drobyshev *et al.*, 2010). Lorsque le bois mort tombe au sol, la mousse a tendance à l'enterrer (Hagemann *et al.*, 2010 ; Moroni *et al.*, 2015). Ce bois mort enterré participe au stockage du carbone dans les forêts boréales (Moroni *et al.*, 2015), mais contribue peu à la biodiversité. L'enterrement peut ainsi causer une détection incomplète du bois mort.

Le volume de bois mort et la surface terrière de chicots sont élevés dans les jeunes forêts de la pessière à mousse sur la ceinture d'argile, puis diminuent drastiquement dans les peuplements de 75 à 125 ans (Harper *et al.*, 2003). Ensuite, le peuplement vieillit et accumule du bois mort et des chicots de façon plus ou moins linéaire (Harper *et al.*, 2003). Ces tendances varient légèrement d'un type de sol à l'autre avec les sites à dépôts grossiers ayant un plus gros volume de bois mort et de chicots, suivi des sites argileux et ensuite des sites à dépôts organiques où l'enterrement du bois

mort au sol est fréquent (Harper *et al.*, 2003 ; Moroni *et al.*, 2015). La diversité du bois mort au sol tend à augmenter légèrement avec l'âge du peuplement. Celle des chicots est moins linéaire, mais avec une plus grande diversité dans les plus vieux peuplements (Harper *et al.*, 2003). Ces tendances peuvent varier selon le type de végétation et les perturbations (Martin *et al.*, 2021b).

Au niveau spatial, les épinettes noires se reproduisent souvent par marcottage, ce qui cause un regroupement des arbres (Aakala *et al.*, 2007 ; Rossi *et al.*, 2013 ; Viereck, 1983). Les perturbations telles que les pathogènes, les chablis et les insectes agissent à petite échelle spatiale et donc la mortalité peut également être groupée (Aakala *et al.*, 2007 ; Anderegg *et al.*, 2015 ; De Grandpré *et al.*, 2018), créant des zones avec d'importants volumes de bois mort au sol et une surface terrière de chicots élevée (Aakala *et al.*, 2007). Ces zones ont une plus grande proportion de gaules, celles-ci indiquant la régénération suivant une trouée créée par une perturbation (Martin *et al.*, 2021b).

Pour les peuplements de sapins baumiers et les peuplements mixtes d'épinettes noires-sapins baumiers, la mortalité est plus aléatoire (Aakala *et al.*, 2007). Dans ces sites avec plus de sapins, à bon drainage et à dépôt grossier (Harper *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2021b ; Messaoud *et al.*, 2007), on s'attend à trouver plus de bois mort et de chicots puisque le sapin tend à pourrir rapidement et à mourir plus jeune (Basham, 1991 ; Martin *et al.*, 2021b). De plus, ces forêts sont plus affectées par la TBE (Albert et Parisella, 1985) qui y engendre plus de mortalité. Pour résumer, la littérature suggère qu'il y aura plus de bois mort dans les vieilles forêts à bon drainage avec plus de sapins, des trouées et un sous-bois plus dense (Harper *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2021b).

### 1.3 Dendromicrohabitats

Les dendromicrohabitats sont des structures sur les arbres vivants ou morts, qui constituent des habitats essentiels pour des espèces ou des communautés d'espèces pendant au moins une partie de leur cycle de vie, soit, pour le développement, la reproduction, la nutrition ou simplement pour s'y abriter (Larrieu *et al.*, 2018). Ces

structures offrent des microclimats qui protègent contre le vent, les précipitations, les températures extrêmes et l'eau (Larrieu *et al.*, 2018). Les dendromicrohabitats sont des niches écologiques dynamiques qui changent du moment de leur apparition à leur disparition par l'action de décomposeurs, d'animaux ou de conditions environnementales. Elles peuvent se développer par l'action des précipitations, des feux, des champignons, des animaux, des malformations, des processus de défenses des arbres et d'autres types de perturbations (Körkjäs *et al.*, 2021a). Ces structures sont classées sous sept formes : cavités, blessures, bois mort dans le houppier, excroissances, sporophores de champignons, exsudats et structures épiphytiques, épixyliques ou parasitiques (Bütler *et al.*, 2024 ; Larrieu *et al.*, 2018). Elles peuvent ensuite encore se diviser à partir de ces sept formes en 17 groupes puis 52 types.

Bien que plusieurs dendromicrohabitats soient associés au bois en décomposition, ce sont des habitats qui sont différents de ceux offerts par le bois mort au sol et donc accueillent une biodiversité différente. Ces habitats sont importants pour la rétention de la biodiversité et la préservation de certaines espèces hautement spécialistes (Larrieu *et al.*, 2018). Les études, provenant principalement de forêts tempérées et méditerranéennes européennes, indiquent que les dendromicrohabitats offrent des sites essentiels pour plusieurs espèces d'insectes, d'arachnides, de gastéropodes, d'oiseaux, de mammifères, de bryophytes, de champignons, de lichens, d'amphibiens et de reptiles (Basile *et al.*, 2020 ; Larrieu *et al.*, 2018 ; Majdi *et al.*, 2025). Chaque groupe, voire type, accueille une communauté distincte d'organismes. Grâce à cela, la diversité de dendromicrohabitats dans un peuplement peut être un indicateur indirect de la biodiversité présente (Larrieu *et al.*, 2018 ; Przepióra et Ciach, 2023 ; Zeller *et al.*, 2022).

La propension des espèces arborescentes à développer des dendromicrohabitats varie et leur fait contribuer différemment à l'abondance et à la diversité des dendromicrohabitats (Körkjäs *et al.*, 2021b ; Przepióra et Ciach, 2023). Par exemple, certaines espèces sont plus sujettes à la pourriture et à développer des cavités ou des blessures, alors que certaines ont une écorce avec un pH et une texture qui favorise la croissance de bryophytes et de lichens (Przepióra et Ciach, 2023). De façon

générale, les feuillus comportent une plus grande abondance et diversité de dendromicrohabitats que les conifères (Asbeck *et al.*, 2019, 2021 ; Kozák *et al.*, 2023 ; Paillet *et al.*, 2019), malgré certaines exceptions (Asbeck *et al.*, 2019). Les conifères et les feuillus développent différents types de dendromicrohabitats. Ainsi, les forêts mixtes et complexes comportent une plus grande diversité de dendromicrohabitats (Asbeck *et al.*, 2019 ; Przepióra et Ciach, 2023).

Dans les forêts européennes, les dendromicrohabitats peuvent être présents dans les jeunes forêts, mais ont tendance à être plus abondants et diversifiés dans les vieilles forêts à cause des caractéristiques des arbres (Körkjás *et al.*, 2021b ; Kozák *et al.*, 2023 ; Michel et Winter, 2009 ; Vuidot *et al.*, 2011). Ils ont une fréquence plus élevée sur les arbres à grand DHP (Asbeck *et al.*, 2019, 2021 ; Larrieu et Cabanettes, 2012 ; Paillet *et al.*, 2019), souvent plus vieux et ayant accumulé des perturbations pouvant favoriser le développement des dendromicrohabitats (Paillet *et al.*, 2019). De plus, les régimes de perturbations des vieilles forêts complexifient la structure et contribuent au développement de dendromicrohabitats (Asbeck *et al.*, 2021 ; Körkjás *et al.*, 2021a). Les dendromicrohabitats peuvent aussi prendre beaucoup de temps à se développer, ce qui peut aussi expliquer leur plus grande abondance et diversité dans les vieilles forêts (Körkjás *et al.*, 2021a ; Zemlerová *et al.*, 2023). Le tout fait en sorte que les vieilles forêts sont plus abondantes et diversifiées en dendromicrohabitats que les forêts aménagées (Asbeck *et al.*, 2021 ; Vuidot *et al.*, 2011 ; Wirth *et al.*, 2009).

À l'échelle de l'arbre dans la pessière à mousse, il y a peu d'information sur les dendromicrohabitats de l'épinette noire et du sapin baumier, mais l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) H.Karst) peut porter plusieurs types de dendromicrohabitats (Körkjás *et al.*, 2021b ; Kozák *et al.*, 2023 ; Przepióra et Ciach, 2023, 2025 ; Vuidot *et al.*, 2011) et peut avoir une abondance de dendromicrohabitats plus élevée que d'autres espèces d'arbres (Asbeck *et al.*, 2020). Le sapin blanc (*Abies alba* Mill.), commun en Europe, peut également porter nombre de dendromicrohabitats, dont beaucoup, en commun avec l'épinette de Norvège (Asbeck *et al.*, 2021 ; Kozák *et al.*, 2023 ; Larrieu et Cabanettes, 2012 ; Vuidot *et al.*, 2011). Bien que du même genre aux deux essences principales de la pessière à mousse, l'épinette de Norvège et le

sapin blanc ont des DHP moyens plus élevés et sont plus longévifs que l'épinette noire et que le sapin baumier, ce qui augmente leur capacité et leur tendance à accueillir des dendromicrohabitats (Asbeck *et al.*, 2019 ; Paillet *et al.*, 2019 ; Przepióra et Ciach, 2023 ; Weis *et al.*, 2009). Cependant, en forêt boréale, les caractéristiques du peuplement sont plus importantes pour le développement de dendromicrohabitats que les caractéristiques de l'arbre, comme son DHP ou son âge (Bütler *et al.*, 2025).

À l'échelle du peuplement, seulement l'étude de Martin *et al.*, (2021b) a regardé les dendromicrohabitats en pessière à mousse au Québec. Les vieilles forêts mélangeant épinettes et sapins contenaient plus de dendromicrohabitats que les pessières pures (Martin *et al.*, 2021b), possiblement parce que la tendance à la pourriture plus importante du sapin peut engendrer des cavités, des branches mortes, le décollement des écorces et des cassures (Asbeck *et al.*, 2019 ; Basham, 1991 ; Bütler *et al.*, 2024). Les épinettes tendent aussi à pourrir davantage dans les sites bien drainés, comme les pentes où on le retrouve avec le sapin (Basham, 1991). Les peuplements mixtes pourraient aussi présenter une plus grande diversité de dendromicrohabitats en raison de la présence de feuillus (Bütler *et al.*, 2025).

Les conditions environnementales, les perturbations et l'âge des forêts sont importants pour la présence de dendromicrohabitats, mais affectent les types de dendromicrohabitats de manières différentes (Bütler *et al.*, 2025 ; Larrieu *et al.*, 2022). Dans les forêts dominées par l'épinette noire, il y a plus de dendromicrohabitats dans les forêts en transition vers le stade de vieilles forêts (Martin *et al.*, 2021b), en raison de l'abondance de gros arbres sénescents de la cohorte post-feu (Martin *et al.*, 2021b, 2021a). L'information quant à la distribution spatiale des dendromicrohabitats dans la pessière à mousse est toutefois très limitée, ce qui fait des technologies de télédétection de très bons outils pour venir répondre à ces questions.

#### *1.4 Modèles prédictifs du bois mort et des dendromicrohabitats*

Le balayage laser aéroporté (BLA) («*Airborne laser scanning (ALS)*» en anglais), soit du LiDAR aéroporté («*light detection and ranging*»), est une technologie de télédétection qui fonctionne en envoyant des impulsions laser sur un objet. Les

retours, c'est-à-dire les impulsions qui reviennent au capteur, permettent de connaître l'élévation de l'objet. En forêt, les impulsions se réfléchissent sur la végétation et le sol afin de révéler la hauteur des arbres et la structure de la canopée avec une fine résolution (Goodbody *et al.*, 2021 ; Lim *et al.*, 2003 ; Wulder *et al.*, 2008 ; Zadbagher *et al.*, 2023), qui est particulièrement utile pour les forêts éloignées et difficiles d'accès. Au Québec, un inventaire BLA survolant la forêt a été fait et des modèles de pente, de hauteur de canopée et d'indice d'humidité topographique ont été développés à partir des données brutes (MFFP, 2020). Ces données peuvent être transformées en indices décrivant la structure tridimensionnelle de la forêt ou du sol, et être ainsi utilisées pour prédire des attributs forestiers (White *et al.*, 2017), ainsi que la biodiversité et les habitats (Petrou *et al.*, 2015).

Les modèles sont développés selon deux approches, l'approche par zone ou l'approche par arbre individuel. L'approche par arbre individuel vise à d'abord identifier l'emprise spatiale de l'arbre pour ensuite en déduire ses caractéristiques, tandis que l'approche par zone fonctionne en découpant la forêt en pixels généralement entre 200 m<sup>2</sup> et 600 m<sup>2</sup> et prédit les caractéristiques de la forêt dans cette surface (White *et al.*, 2017). Comme la forêt québécoise est vaste et que l'aménagement forestier se planifie au niveau du peuplement et non de l'arbre, les modèles par zone sont plus compatibles avec les méthodes de gestion du Québec (Jeronimo *et al.*, 2018 ; White *et al.*, 2017).

La plupart des modèles prédictifs de bois mort au sol et de chicots avec une approche directe utilisent la méthode par arbre individuel (Blanchard *et al.*, 2011 ; Diätenberger *et al.*, 2025 ; Yrttimaa *et al.*, 2019). Ces modèles utilisent des méthodes telles que le processus de filtration des cylindres via l'identification des débris au sol (Yrttimaa *et al.*, 2019) ou l'identification des objets à partir des nuages de points rastérisés (Blanchard *et al.*, 2011). Ces méthodes fonctionnent pour l'identification du bois mort au sol et l'estimation de certaines caractéristiques du bois mort (Blanchard *et al.*, 2011 ; Diätenberger *et al.*, 2025 ; Yrttimaa *et al.*, 2019).

Pesonen *et al.* (2008) a développé un modèle par zone qui prédit le volume du bois mort dans les forêts tempérées en Colombie-Britannique au Canada. Le modèle prédit avec une bonne performance le volume de bois mort au sol avec comme meilleur indicateur l'écart type de la hauteur des retours. Les auteurs expliquent cela par la présence de trouées qui résultent en plusieurs retours plus bas (Gray *et al.*, 2012 ; Pesonen *et al.*, 2008 ; Pham *et al.*, 2004). Par contre, en pessière à mousse, le couvert de canopée est moins dense avec des trouées fréquentes et pas nécessairement causées par de la mortalité (Harper *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2018 ; Martin et Valeria, 2022).

Pour les chicots, la méthode par zone a plus été développée (Bater *et al.*, 2009 ; Jutras-Perreault *et al.*, 2023b ; Kim *et al.*, 2009). Bater *et al.* (2009) a modélisé avec une bonne performance ( $R^2=0.6$ ) la surface terrière des chicots dans les forêts tempérées en Colombie-Britannique au Canada. Pour leur modèle, le coefficient de variation des retours est le meilleur prédicteur de l'abondance des chicots, ce qui relie les arbres morts à l'hétérogénéité de la canopée. En forêt boréale, les meilleurs prédicteurs sont le 90<sup>e</sup> percentile de retour, la hauteur moyenne et l'écart type de la hauteur (Jutras-Perreault *et al.*, 2023b).

Ces structures similaires s'apparentent à la structure des vieilles forêts perturbées de la pessière à mousse soit une haute canopée avec de la régénération et des trouées suite à de la mortalité (Martin *et al.*, 2021a) et sont associées à de hautes abondances de chicots et de bois mort (Martin *et al.*, 2021b). Les modèles de Bater *et al.* (2009) ne permettent pas directement de mesurer la diversité des chicots en termes de décomposition, mais prédit la surface terrière de chacune des classes de décomposition avec une performance qui varie d'un niveau à l'autre.

Il y a peu de littérature sur la prédiction de dendromicrohabitats par la télédétection (Parisi *et al.*, 2024 ; Przepióra *et al.*, 2025 ; Santopuoli *et al.*, 2020) et aucune en forêt boréale. Santopuoli *et al.* (2020) a développé des modèles pour détecter les types individuels de dendromicrohabitats et l'abondance de tous les dendromicrohabitats en utilisant la méthode par arbre individuel. Pour l'ensemble des modèles, les meilleurs

prédicteurs étaient la hauteur maximale, les trouées et le nombre élevé de retours entre 20 et 30 m représentant des forêts avec de grands et gros vieux arbres (Kane *et al.*, 2010) souvent porteurs de beaucoup de dendromicrohabitats (Asbeck *et al.*, 2019 ; Kõrkjas *et al.*, 2021b ; Larrieu et Cabanettes, 2012). Avec la méthode par zone, Santopuoli *et al.* (2019) a développé un bon modèle d'abondance d'arbres-habitats, mais prédit difficilement la diversité des dendromicrohabitats. Parisi *et al.* (2024) parvient à prédire la richesse en dendromicrohabitats d'un peuplement avec l'approche par zone dans des forêts italiennes avec une bonne performance.

Autant pour le bois mort au sol que pour les chicots, les modèles d'abondance sont peu ou pas testés en forêt boréale (Jutras-Perreault *et al.*, 2023b, 2023a) et pas du tout au Québec. À notre connaissance, aucun modèle de diversité pour le bois mort ni pour les chicots n'a été développé avec une bonne performance. Pour les modèles d'abondance et de diversité des dendromicrohabitats, aucun modèle n'a été testé en forêt boréale. Or, des modèles de prédiction comme ceux mentionnés plus hauts, adaptés aux forêts boréales québécoises, seraient des outils précieux pour l'aménagement forestier afin de connaître l'importance écologique des peuplements.

## 2. OBJECTIF ET PRÉDICTIONS

**Objectif de l'étude** : Prédire l'abondance et la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats dans les vieilles forêts à la transition entre les sous-domaines bioclimatiques de la pessière à mousse de l'ouest et de l'est par l'utilisation de données de télédétection, notamment le BLA.

**Prédiction bois mort** : Les variables extraites du BLA qui permettront de prédire l'abondance et la diversité de bois mort seront celles qui ont permis d'identifier les très vieilles forêts avec perturbations (Martin *et al.*, 2021a, 2021b). Une importante proportion de trouées spatialement hétérogène indiquera des mortalités régulières et une distribution normale de la hauteur des retours reflétera une vieille forêt multicohorte (Martin *et al.*, 2021a). De plus, les peuplements avec une forte pente et un bon drainage auront une composition plus grande de sapin baumier (Martin *et al.*, 2018) ce qui amènera une plus grande abondance de bois mort (Basham, 1991 ; Harper *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2021b).

**Prédiction dendromicrohabitats** : Les variables extraites du BLA qui permettront de prédire l'abondance et la diversité des dendromicrohabitats seront celles qui ont permis d'identifier les forêts avec de gros arbres et qui sont fréquemment perturbées (Martin *et al.*, 2021a, 2021b). Une forte hétérogénéité tridimensionnelle, une distribution hétérogène des trouées et une importante hauteur dominante indiqueront une vieille forêt caractérisée par de gros arbres sénescents. De plus, les peuplements sur une forte pente et bien drainés auront une composition plus grande de sapin baumier (Martin *et al.*, 2018), ce qui amènera une plus grande abondance de dendromicrohabitats causée par la plus grande sensibilité à la pourriture et aux blessures du sapin baumier en comparaison à l'épinette noire (Asbeck *et al.*, 2019, 2021 ; Basham, 1991 ; Martin *et al.*, 2021b).



### 3. PREDICTIVE MAPPING OF DEADWOOD AND TREE-RELATED MICROHABITATS IN BOREAL FOREST OF EASTERN CANADA USING AIRBORNE LASER SCANNING

Marie-Ève Jarry<sup>a, b, c\*</sup>, Osvaldo Valeria<sup>a, b, c</sup>, Martin Barrette<sup>b, d</sup> and Maxence

Martin<sup>a, b, c</sup>

<sup>a</sup> Forest Research Institute, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue,

445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, Québec J9X 5E4, Canada.

[marie-eve.jarry@uqat.ca](mailto:marie-eve.jarry@uqat.ca) ; [Osvaldo.valeria@uqat.ca](mailto:Osvaldo.valeria@uqat.ca) ;

[maxence.martin2@uqat.ca](mailto:maxence.martin2@uqat.ca)

<sup>b</sup> UQAT-UQAM Chair in Sustainable Forest Management, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, J9X 5E4, Canada

<sup>c</sup> Forest Research Center , Université du Québec à Montréal, Montréal,

Québec, H3C 3P8, Canada

<sup>d</sup> Direction de la Recherche Forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2700, rue Einstein, Bureau C-1.105.2, Québec G1P 3W8,

Canada. [Martin.barrette@mrf.gouv.qc.ca](mailto:Martin.barrette@mrf.gouv.qc.ca)

\* Corresponding author: [marie-eve.jarry@uqat.ca](mailto:marie-eve.jarry@uqat.ca)

## Résumé

Le bois mort et les dendromicrohabitats, c'est-à-dire, des petits habitats sur les arbres vivants ou morts tels que des cavités ou des fentes de tronc, sont des habitats importants des vieilles forêts et sont essentiels au maintien d'une biodiversité spécialisée. Pourtant, leur abondance et leur diversité locale restent mal documentées dans les forêts boréales, ce qui est un obstacle pour la conciliation entre l'aménagement forestier et la conservation de la biodiversité. Ainsi, nous avons développé des modèles prédictifs de l'abondance et de la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats dans les vieilles forêts boréales conifériennes de l'est du Canada en utilisant des données de télédétection. Pour ce faire, les variables d'abondance et de diversité du bois mort et des dendromicrohabitats ont été calculées à partir de données d'inventaire de 59 placettes de vieilles forêts. Ces variables ont ensuite été utilisées pour entraîner des modèles d'apprentissage automatique à l'aide de prédicteurs dérivés du balayage laser aéroporté (BLA) et de la proportion des espèces d'arbres. Les modèles ont permis de prédire de façon satisfaisante l'abondance du bois mort ( $R^2 = 0,422$ , %RMSE = 29,4 %) et la diversité des dendromicrohabitats ( $R^2 = 0,536$ , %RMSE = 4,98 %), ainsi que de prédire modérément la diversité du bois mort ( $R^2 = 0,215$ , %RMSE = 16,98 %) et l'abondance des dendromicrohabitats ( $R^2 = 0,246$ , %RMSE = 16,11%). Cependant, nos modèles ne permettent pas la prédiction robuste de la diversité des stades de décomposition des chicots. Les modèles révèlent une hétérogénéité dans la distribution spatiale du bois mort et des dendromicrohabitats au sein des vieilles forêts de la pessière à mousse qui peut être révélée avec le BLA. Les modèles améliorent la compréhension de la relation entre les habitats essentiels et la structure des forêts. Révélant que les forêts abondantes en bois mort et diverses en bois mort et en dendromicrohabitats ont des structures similaires, contrairement aux forêts abondantes en dendromicrohabitats qui ont une structure distincte. Les cartes prédictives permettent d'identifier les peuplements à grande importance écologique pour la biodiversité associée au bois mort et aux dendromicrohabitats. Ces outils guideront la prise de décision quant aux peuplements voués à la rétention ou à la coupe, afin d'assurer le maintien d'habitats abondants et diversifiés dans les paysages forestiers boréaux.

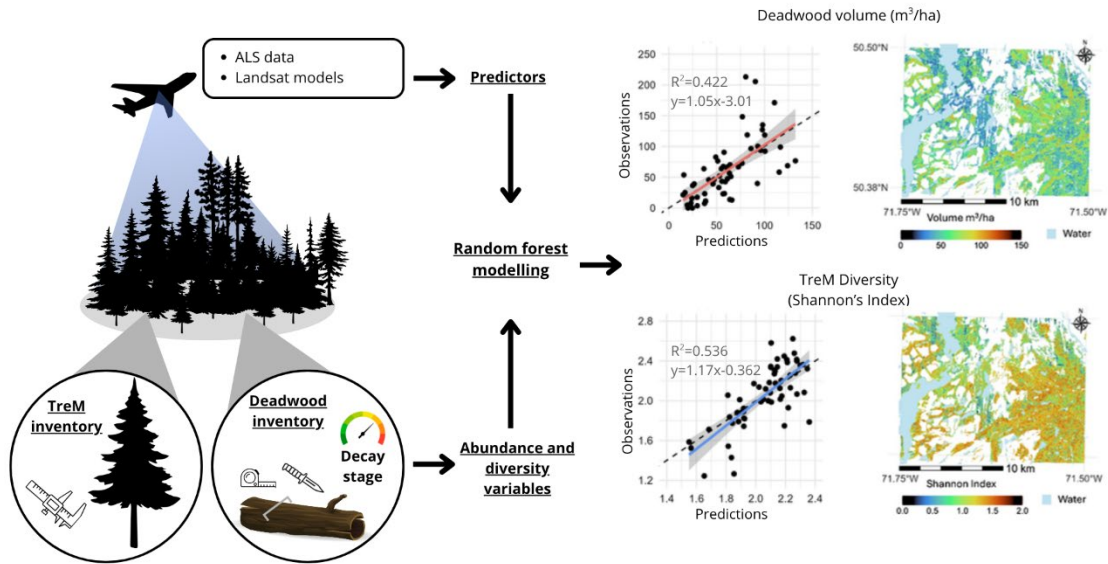
Mots-clés : Vieilles forêts, dendromicrohabitats, bois mort, chicots, biodiversité, télédétection, indicateur de biodiversité potentiel, forêt boréale.

Keywords: Old-growth forests, Tree-related microhabitats, Deadwood, Snags, Biodiversity, Remote sensing, Biodiversity Indicator, Boreal Forest.

**Abstract**

Deadwood and Tree-related Microhabitats (TreMs), which are small habitats on standing live or dead trees such as cavities or cracks, are important habitats of old-growth forests and are essential for maintaining specialized biodiversity. Yet, their abundance and their diversity remain poorly documented in boreal forests, highlighting the need for improved knowledge on biodiversity to promote sustainable management that balances forest harvesting and biodiversity conservation. Here, we develop predictive models of the spatial distribution of deadwood and TreM abundance and diversity in old-growth coniferous boreal forests of eastern Canada using remote sensing data. Abundance and diversity variables of deadwood and TreMs were calculated from 59 old-growth forest plots. These variables were then used to train random forest models using predictors derived from airborne laser scanning (ALS) and tree species proportion data from Landsat spectral imagery. Models allowed accurate prediction of deadwood abundance (up to  $R^2=0.422$ , %RMSE=29.4%) and TreM diversity (up to  $R^2= 0.536$ , %RMSE=4.98%), and moderate to low prediction of deadwood diversity (up to  $R^2=0.215$ , %RMSE=16.98%) and TreM abundance ( $R^2=0.246$ , %RMSE=16.11%). For the first time, spatial distribution of these habitats essential to forest biodiversity can be mapped on a large spatial scale in boreal forests. Ultimately, these models will improve the process of distinguishing retention from harvesting areas, ensuring the maintenance of abundant and diverse habitats in boreal forest landscapes.

**Keywords:** Old-growth forests, biodiversity indicators, snags, remote-sensing, black spruce – feathermoss, forest habitat, retention forestry.



**Figure 1 Graphical abstract**

### 3.1 Introduction

Boreal old-growth forests harbour a distinct biodiversity owing to their structural complexity and their old and decaying trees, which generate rare microhabitats (Bergeron and Fenton, 2012 ; Franklin *et al.*, 2002 ; Kuuluvainen, 2002), but they are becoming increasingly uncommon due to anthropogenic disturbances (Curtis *et al.*, 2018 ; Kuuluvainen and Gauthier, 2018). Their importance is further highlighted by the wide biodiversity they support (Boudreault *et al.*, 2018 ; Wirth *et al.*, 2009 ; Zeller *et al.*, 2023), including many European red-listed old growth specialist species (Gustafsson *et al.*, 2004 ; Poulin *et al.*, 2008 ; Tikkanen *et al.*, 2006, 2009). The ecological value of old-growth forests for biodiversity reinforces the need for accurate knowledge of their biodiversity (Kuuluvainen, 2002). Biodiversity monitoring is essential to detect and limit the impact of forest management on forest-dwelling species, in particular the specialist or disturbance-sensitive ones (Collen *et al.*, 2013 ; Niemelä, 2000). However, improvements are needed in the monitoring strategies used in forests in order to have methods that cover broader taxa and areas, and that can identify temporal trends (Burrascano *et al.*, 2018 ; Fraixedas *et al.*, 2020 ; Thompson, 2006). Biodiversity indicators, such as habitats, can offer an indirect estimation of the

biodiversity present in a forest (Bunce *et al.*, 2013 ; Winter and Möller, 2008), therefore overcoming some difficulties associated with exhaustive field biodiversity inventories.

Deadwood is a key habitat for forest biodiversity with diverse species of bryophytes, arthropods, fungi, lichens, birds and mammals that commonly use downed deadwood and snags as habitats or foraging grounds (Löfroth *et al.*, 2023 ; Stokland *et al.*, 2012), including many species endangered in Europe (Gustafsson *et al.*, 2004 ; Tikkanen *et al.*, 2006). Deadwood communities vary depending on the decomposition stage, the size, the tree species, the volume, and the distance between logs (Andringa *et al.*, 2019 ; Müller *et al.*, 2020 ; Schiegg, 2000). As such, deadwood volume is an important biodiversity indicator, with high volumes of large standing snags and large logs being associated with a greater biodiversity (Burrascano *et al.*, 2013 ; Despons *et al.*, 2004 ; Harper *et al.*, 2003).

Tree-related Microhabitats (TreMs) are small habitats present on live or dead trees, such as cavities, injuries, crown deadwood, excrescences, fungal fruiting bodies, slime mould and epiphytic and epixylic structures (Larrieu *et al.*, 2018). A total of 52 different types of TreMs have been identified and organized into a hierarchical structure from a general form to a specific type (Bütler *et al.*, 2024). They support various species spread across multiple taxon including hyperspecialized species that use TreMs to shelter, breed or feed (Basile *et al.*, 2020 ; Larrieu *et al.*, 2018). TreMs are more common on large and old trees that have accumulated injuries from disturbances through time (Larrieu and Cabanettes, 2012 ; Martin *et al.*, 2021e ; Paillet *et al.*, 2019). However, TreMs are understudied in boreal ecosystems, especially in North America (Martin *et al.*, 2022), where drivers of TreM occurrences and dynamics seem distinct from those observed in temperate and Mediterranean forests, due to smaller tree size and different natural disturbance regimes (Bütler *et al.*, 2025).

In boreal ecosystems, deadwood and TreMs abundance and diversity vary depending on forest attributes such as succession stage, tree size, tree composition and disturbance history, which associates them to some specific forest structures (Bütler *et al.*, 2025 ; Harper *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2021b ; Michel and Winter, 2009).

Forests' horizontal and vertical structures can be unveiled using remote sensing technologies such as airborne laser scanning (ALS), which provide detailed information on multiple forest traits including canopy height, gaps, and terrain topography (Lim *et al.*, 2003 ; Zadbagher *et al.*, 2023). As such, this tool is becoming increasingly common as a sustainable way to develop models that monitor biodiversity and its habitats (Petrou *et al.*, 2015). In temperate forests, most models that aim to detect deadwood or TreMs with ALS use an individual-tree-approach, which identifies downed deadwood debris, snags or large trees that likely bear TreMs (Blanchard *et al.*, 2011 ; Dietenberger *et al.*, 2025 ; Jutras-Perreault *et al.*, 2023a ; Santopuoli *et al.*, 2020). These methods are less relevant for the large and continuous area covered by boreal forests because we aim to identify important stands for biodiversity at the landscape level, rather than individual important trees. Models using area-based approaches are more fitting to most North American boreal forests and their management practices (White *et al.*, 2017). However, very few models of deadwood and TreMs have been developed using an area-based approach (Kim *et al.*, 2009 ; Parisi *et al.*, 2024 ; Pesonen *et al.*, 2008), and even fewer in boreal ecosystems. The existing boreal models were developed in European forests, when considering both individual-tree- and area-based-approaches (Jutras-Perreault *et al.*, 2023b). However, major differences exist between tree species composition and disturbance regimes in European boreal forests and the ones present in Eastern Canada (Martin *et al.*, 2023 ; Shorohova *et al.*, 2011) highlights the need for models tailored to distinct forest structures and dynamics.

Our objective is to develop predictive models followed by predictive maps of the abundance and diversity of downed deadwood, snags and TreMs at the stand scale using remote sensing data in coniferous boreal forests of Eastern Canada. These habitats can be linked to distinct forest structures and tree-species composition (Bütler *et al.*, 2025 ; Martin *et al.*, 2021b), so we expect that accurate predictive models can be developed through the combination of ALS data and pre-existing models developed with Landsat. Such models can guide forest management practices to balance

harvesting and biodiversity preservation through better knowledge of habitat availability.

## 3.2 Methods

### 3.2.1 Study area

The study area encompasses 4 million hectares in the Saguenay-Lac-Saint-Jean region in the province of Quebec, Canada (from 71.72° to 73.36° W and from 49.60° to 50.55°N). It is situated in the western black spruce – feather moss bioclimatic subdomain (Martin *et al.*, 2018 ; Saucier *et al.*, 2009). Average yearly temperature ranges between -2.5 and 0.0 °C with annual precipitation of 700 to 1200 mm. The land is composed of small hills with altitudes ranging from 400 to 700 m, and surface deposit is mainly composed of glacial tills (Couillard *et al.*, 2016 ; Saucier *et al.*, 2009).

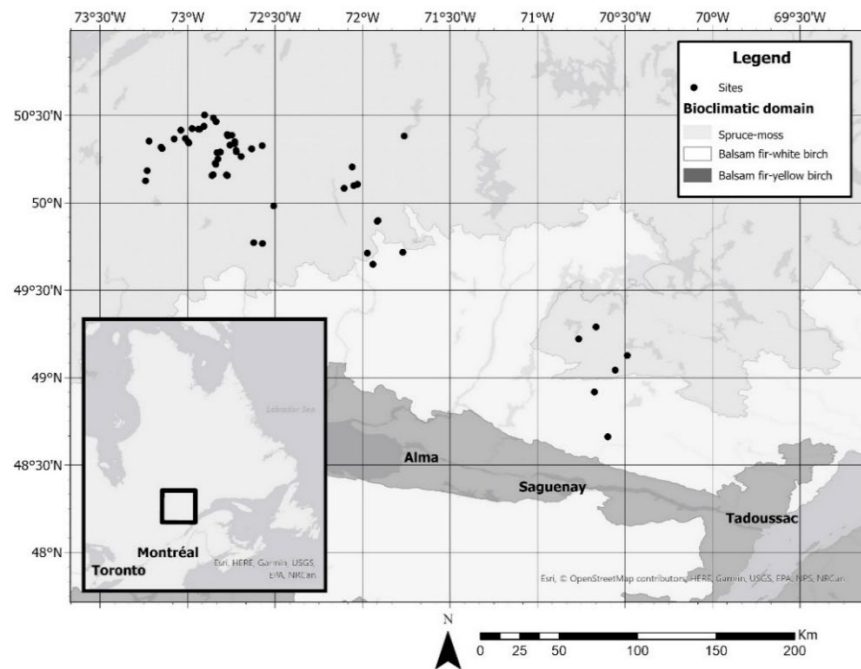
The region is dominated by tree species black spruce (*Picea mariana* (Miller) BSP.) and balsam fir (*Abies balsamea* (Linné) Miller) with a shrub layer mainly composed of ericaceous plants and a thick layer of feather mosses covering the ground (Couillard *et al.*, 2016 ; Saucier *et al.*, 2009). Jackpine (*Pinus banksiana* Lamb.), white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.), tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) Koch.), white cedar (*Thuja occidentalis* Linné.), white birch (*Betula papyrifera* Marshall.), and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michaux.) are also found. Species composition is mostly influenced by topography and time since last fire (Saucier *et al.*, 1998). Black spruce is more commonly found on flat terrain, including poorly drained environments that they tolerate well, whereas balsam fir is more common on slopes as it requires better drainage (Martin *et al.*, 2018 ; Saucier *et al.*, 2009).

The region is subjected to both natural and anthropogenic disturbances. Forest fire is the main stand-replacing disturbance with a fire cycle ranging from 150 to 273 years (Boucher *et al.*, 2011). Spruce budworm outbreaks are the main secondary disturbance in the region with outbreak cycles ranging from 25 to 38 years (Jardon *et al.*, 2003). Industrial timber harvesting is primarily conducted by clearcuts, with a rotation of 90 to 120 years before the stands are ready for a second harvest (MRNF,

2023 ; Pothier et Savard, 1998) with increased surfaces harvested since the 1990s (Boucher *et al.*, 2017) .

### 3.2.2 Site Selection

We selected 59 sites (Fig. 1) from a network of old-growth forests (90+ years since the last fire) set up in 2014, from which age and disturbance history from the last 200 years is known following dendrochronological studies (Bélisle *et al.*, 2011 ; Martin *et al.*, 2018, 2021d ; Rossi and Morin, 2011). This data was used to select sites based on age structure (Supplementary material A). Only sites accessible from open forest roads were selected. We further selected sites based on their potential vegetation (i.e., theoretical late-successional species composition linked to abiotic conditions) determined using the ecoforestry maps established by the Québec province (MRNF, 2025). Selected sites were in the black spruce-feather moss, black spruce-balsam fir, and balsam fir-white birch potential vegetation. These vegetation compositions are representative of the most abundant potential vegetation of the area, apart from forest bogs, with balsam fir-white birch stands being, however, less abundant than the other two vegetation types (Saucier *et al.*, 2009). We evenly selected sites across all forest age structures and three target potential vegetation (Supplementary material B).



**Figure 2 Maps of the sites sampled during the summer of 2024. Each point represents one site.**

### 3.2.3 Field Sampling and Data Preparation

Permanent square 400 m<sup>2</sup> plots, which is the standard plot size for forest inventories in Quebec, were set up at all sites. All trees and snags with a diameter at breast height (DBH) of 9 cm and up, and taller than 1.3 m, had their DBH measured, the species identified, and decay stages attributed according to Thomas *et al.*, (1979) classification (Supplementary material C). We surveyed TreMs on all trees within the plot using the Büttler *et al.* (2024) hierarchical classification for boreal forests (Supplementary material D).

Downed deadwood was sampled on four transects of 20 m along the perimeter of the plots, two oriented North-South and two oriented West-East, using the method of Martin *et al.* (2021b). The diameter, species and level of decay according to the classification of Anger *et al.* (2005) of each debris larger than 9 cm in diameter at the transect intersection was measured. All downed deadwood accessible without digging in the organic soil horizon were sampled. From these field data, we extracted, for each

site, TreMs and deadwood (separated into snags and downed deadwood) variables, describing their abundance and diversity (**Table 1**).

**Table 1 Abundance and diversity variables at the hectare level for deadwood and TreMs**

|                        | <b>Variable</b>       | <b>Units</b>       | <b>Description</b>   |
|------------------------|-----------------------|--------------------|--|
| <b>Downed deadwood</b> | Volume                | m <sup>3</sup> /ha | Volume of debris per hectare calculated using Van Wagner's (1968) method   |
|                        | Volume High Decay     | m <sup>3</sup> /ha | Volume of debris of decay class 3, 4 and 5 per hectare   |
|                        | Volume Low Decay      | m <sup>3</sup> /ha | Volume of debris of decay class 1 and 2 per hectare  |
|                        | Shannon index         | -                  | Shannon's evenness index based on the volume of the different decay classes per hectare (Shannon and Weaver, 1949) |
| <b>Snags</b>           | Basal area            | m <sup>2</sup> /ha | Basal area of stumps per hectare   |
|                        | Basal Area High Decay | m <sup>2</sup> /ha | Basal area of snags of decay class 3, 4, and 5 per hectare   |
|                        | Basal Area Low Decay  | m <sup>2</sup> /ha | Basal area of snags of decay class 1 and 2 per hectare   |
|                        | Shannon index         | -                  | Shannon's evenness index based on basal area of the decay classes per site   |
| <b>TreMs</b>           | Number of TreM tree   | TreM-trees/ha      | Number of trees per hectare that are host to a minimum of one TreM type  |
|                        | Absolute Richness     | Types/ha           | Number of TreM types per hectare   |
|                        | Shannon index         | -                  | Shannon's evenness index amongst the TreM types per site   |

### 3.2.4 Remote sensing data preparation

ALS data was sampled between 2017 and 2022 by the government of Québec with a point density of 2.5 points per m<sup>2</sup> in our study area. From the ALS data, the government created derived metrics that are shared in open-access raster format. We focused on these products because forest stakeholders use them in Québec. We used rasterized canopy height models (1 m resolution), topographic wetness index (TWI) (1 m resolution), and slope (2 m resolution) ALS derived products (MFFP, 2020). The

raster data from these models were acquired for each site. Predictors extracted from the canopy height model assess complexity, successional stages and disturbance levels (Despons *et al.*, 2004 ; Martin *et al.*, 2021a, 2021b ; Przepióra and Ciach, 2023) by describing the structure of forests through height, vertical distribution of vegetation, gap abundance and sizes, and through horizontal heterogeneity of the canopy (Kane *et al.*, 2010 ; Lim *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2021a ; Martin et Valeria, 2022 ; Zadbagher *et al.*, 2023 ; Zhang *et al.*, 2017). The slope and the TWI describe the topography and the patterns of water accumulation, which can affect tree species composition, and in turn affect the abundance and diversity of deadwood and TreMs (Basham, 1991 ; Martin *et al.*, 2018, 2021b).

Measures of tree species proportion were also extracted from the Spatialized Canadian National Forest Inventory (SCANFI), which is a raster indicating the proportion of a species or group of species at a 30 m resolution (Guindon *et al.*, 2023, 2024). We used the proportion of balsam fir because of its shorter lifespan, its prevalence towards rot and its higher mortality rate compared to spruce (Basham, 1991). Stands with higher proportions of balsam fir have been shown to have higher abundance of deadwood compared to black spruce stands (Martin *et al.*, 2021b ; Taylor and MacLean, 2007), possibly because balsam fir introduces a higher risk of spruce budworm defoliation and windthrow which increases wounded and senescent trees, which can become snags or logs (De Grandpré *et al.*, 2018). Since the presence of TreMs has also been linked to tree senescence, secondary disturbances and wounds in trees (Asbeck *et al.*, 2021 ; Kõrkjas *et al.*, 2021a ; Martin *et al.*, 2021b), stands with higher proportions of balsam fir could be more likely to develop these structures. We also extracted the proportion of deciduous trees in the forests because they bear different assemblages of TreM-types than coniferous trees (Kõrkjas *et al.*, 2021b ; Larrieu *et al.*, 2021 ; Przepióra and Ciach, 2023).

Rasterized modelled topographic position index (TPI) developed from photogrammetric data (270 m resolution) (Theobald *et al.*, 2015) was extracted, as well as the height above nearest drainage (HND) (92.77 m resolution) (Yamazaki *et al.*, 2019). These datasets provide additional context on topography and drainage

around plots, which affects species composition and rotting probability of the trees (Basham, 1991 ; Martin *et al.*, 2018 ; Saucier *et al.*, 2009). In order for all the datasets to have the same resolution and alignment, TPI, HND and SCANFI data were resampled using the `st_warp()` function of the `stars` package (Pebesma *et al.*, 2025). All the predictors were calculated as one value for each 400 m<sup>2</sup> plot (Supplementary material E).

**Table 2 Description of the calculated remote sensing predictors**

| Source              | Name                               | Units  | Description   |
|---------------------|------------------------------------|--|---|
| Canopy Height Model | 1 <sup>st</sup> height percentile  | m  | 1 <sup>st</sup> percentile of height returns.   |
|                     | 5 <sup>th</sup> height percentile  | m  | 5 <sup>th</sup> percentile of height returns.   |
|                     | 25 <sup>th</sup> height percentile | m  | 25 <sup>th</sup> percentile of height returns.  |
|                     | 50 <sup>th</sup> height percentile | m  | 50 <sup>th</sup> percentile of height returns.  |
|                     | 75 <sup>th</sup> height percentile | m  | 75 <sup>th</sup> percentile of height returns.  |
|                     | 95 <sup>th</sup> height percentile | m  | 95 <sup>th</sup> percentile of height returns.  |
|                     | 99 <sup>th</sup> height percentile | m  | 99 <sup>th</sup> percentile of height returns.  |
|                     | Coefficient of Variation           | of m   | Ratio of the standard deviation of height returns to the mean of height returns provides a measure of variability of the structure. |
|                     | Gap fraction                       | %  | Percentage of height returns under 7 m.   |
|                     | Variance                           | m <sup>2</sup>   | Variance of height returns  |
| Gap VTMR            | %                                  | Variance-to-mean ratio (VTMR) of gaps, indicating the heterogeneity of gap size and aggregation. Values close to 0 represent |   |

---

homogeneity and values close to 1 represent heterogeneity (Zhang *et al.*, 2017).

---

|   |   |   |
|---|---|---|
| Proportion of height returns between 12 and 17 m. | % | Proportion of height returns between 12 and 16.99 m.  |
| Proportion of height returns between 17 and 22 m. | % | Proportion of height returns between 17 and 21.99 m.  |
| Proportion of height returns between 22 and 27m.  | % | Proportion of height returns between 22 and 27 m.   |
| Canopy relief ratio                               | - | Measure of vertical forest complexity that reflect to which degree the canopy is in the upper (>0.5) or in the lower (<0.5) height return range (Parker and Russ, 2004). $(H_{mean} - H_{min}) / (H_{max} - H_{min})$ |
| Rugosity  | - | Crown rugosity refers to the irregularity of the canopy texture (i.e. surface roughness), where higher values indicate greater roughness.   |
| Symmetry index                                    | - | Symmetry index of height returns where values close to zero indicate reverse-J distribution, values close to 0.5 indicate a normal distribution, and values close to 1 indicate an exponential distribution of height |

---

---

|                           |  |   |   |
|---------------------------|--|---|---|
|                           |  |   | returns (Lorimer and Frelich, 1989). $(H_{modal} - H_{mean}) / (H_{perc95} - H_{min})$  |
|                           | Kurtosis Index   | - | Shape parameter of the distribution of height returns measuring the tailedness of a distribution with values larger than 3 having long tails, values around 3 looking like a normal distribution and values reaching 3 having short tails.                          |
|                           | Skewness Index   | - | Shape parameter of the distribution of height returns measuring the skewness of the distribution, positive values indicate a rightly skewed distribution, values close to 0 indicate a normal distribution and negative values indicate a left-skewed distribution. |
|                           | Mean, median and standard deviation of Height                | m | Mean, median and standard deviation of height returns.  |
| Slope model               | Max, min, mean and standard deviation of slope               | % | Maximum, minimum, mean and standard deviation of slope value.   |
| Topographic wetness index | Max, min, mean and standard deviation of topographic wetness | - | Maximum, minimum, mean and standard deviation of topographic wetness value  |
| SCANFI                    | Deciduous species composition                                | % | Percent cover of deciduous trees  |

---

|                              |                                |   |   |
|------------------------------|--------------------------------|---|---|
|                              | Balsam fir species composition | % | Percent cover of balsam fir trees   |
| TPI and HND (Photogrammetry) | Topographic position index     | - | Index describing topographic position, where higher values represent hill tops and lower values valley bottom |
|                              | Height above nearest drainage  | m | Height above the nearest drainage point   |

### 3.2.5 Modelling

All steps were performed for all abundance and diversity variables present in **Table 1**. Random forest models were used to evaluate if abundance and diversity variables can be predicted using remote sensing predictors describing forest structure, composition, and topography. To select the best predictors (**Table 2**), we used the *VSURF()* function of the *VSURF: Variable Selection Using Random Forests* package (Genuer *et al.*, 2022 ; Speiser *et al.*, 2019) and repeated this step 100 times. We selected the predictors that appeared in 90% of the *VSURF* iterations as the predictors for our random forest models.

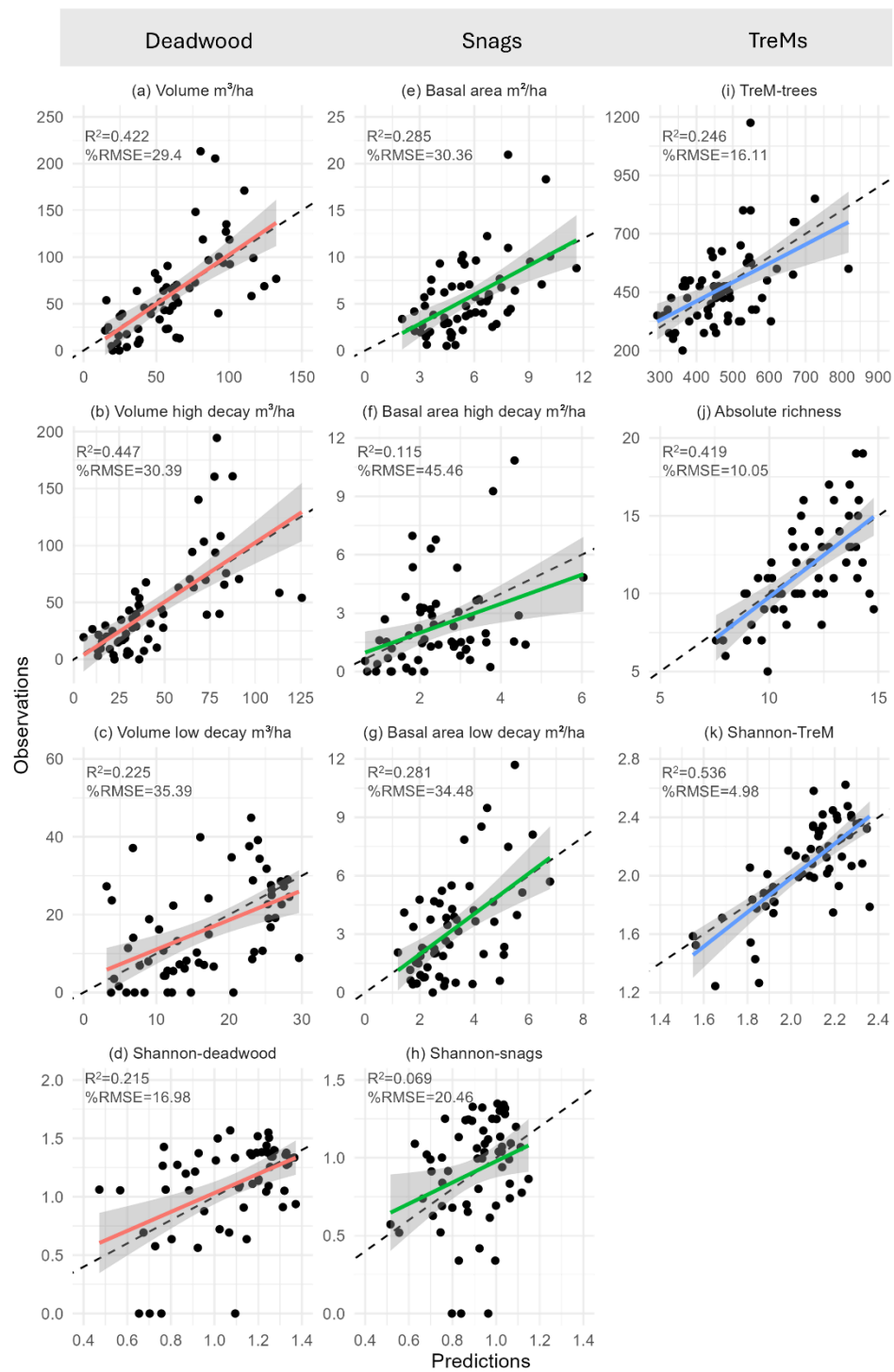
We trained random forest models with the *randomForest()* function of the *randomForest* package (Breiman *et al.*, 2024) using 100 trees and default settings. Model testing was conducted using the leave-one-out cross-validation approach, in which the model was trained on all plots except for one, which was used as an independent testing plot. This process was repeated  $n$  times (where  $n=59$  plots) until each plot served once as a testing plot.

Prediction-observation graphs ( $n=59$ ) were made from the predicted abundance or diversity variables compared to the observed values calculated from field sampling. From these graphs, coefficient of determination ( $R^2$ ), relative root-mean-square error (% RMSE), and bias were used to evaluate the accuracy and performance of the

models. To assess bias in our models, we examined deviation from the ideal 1:1 relationship, which is characterized by a slope of 1 and an intercept of 0 in the linear regression (Piñeiro *et al.*, 2008).

Shapley additive explanation graphs were made using the *sv\_importance()* function from the *SHAP* package (Mayer and Stando, 2025) to interpret the direction and effect of each predictor on the predicted abundance or diversity variable (Supplementary material F). All analysis was done using R version 4.4.1 (R Core Team, 2024).

### 3.3 Results



**Figure 3** Linear regression model comparing observed and predicted values of 11 abundance and diversity variables of deadwood, snags, and TreMs. The black dotted line is the ideal linear relationship between observed and predicted values with a slope of 1 and intercept of 0. The first column shows deadwood variables (a) Volume of deadwood (b) Volume of high decaying deadwood (c) Volume of low decaying deadwood (d) Shannon's evenness index based on the volume of the different decay classes per site. The second column shows snag variables (e) Basal area of snags (f) Basal area of high decaying snags (g) Basal area of low decaying snags (h) Shannon's evenness index based on the basal area of the different decay classes per site. The third column shows TreMs variables (i) TreM-trees per hectare (j) Absolute TreM richness representing the number of TreM types per hectare (k) Shannon's evenness index amongst the TreM types per plot.

**Table 3** Model performances for different abundance and diversity variables of deadwood, snags, and TreMs, based on linear regression models comparing observed and predicted values. %RMSE: relative root mean squared error.

|                 | Models                    | Slope<br>( $\pm$ SE)    | Intercept<br>( $\pm$ SE) | Adjusted<br>R <sup>2</sup> | %RMSE   | Bias    |
|-----------------|---------------------------|-------------------------|--------------------------|----------------------------|---------|---------|
| <b>Deadwood</b> | (a) Volume                | 1.05<br>( $\pm$ 0.160)  | -3.01<br>( $\pm$ 10.9)   | 0.422                      | 29.4 %  | 0.335   |
|                 | (b) Volume High Decay     | 1.04<br>( $\pm$ 0.150)  | -1.73<br>( $\pm$ 7.96)   | 0.447                      | 30.39 % | 0.205   |
|                 | (c) Volume Low Decay      | 0.759<br>( $\pm$ 0.180) | 3.45<br>( $\pm$ 3.31)    | 0.225                      | 35.39 % | -0.547  |
|                 | (d) Shannon index         | 0.812<br>( $\pm$ 0.198) | 0.220<br>( $\pm$ 0.219)  | 0.215                      | 16.98 % | 0.0174  |
| <b>Snags</b>    | (e) Basal area            | 1.04<br>( $\pm$ 0.211)  | -0.262<br>( $\pm$ 1.26)  | 0.285                      | 30.36%  | -0.0456 |
|                 | (f) Basal Area High Decay | 0.746<br>( $\pm$ 0.255) | 0.494<br>( $\pm$ 0.686)  | 0.115                      | 45.46%  | -0.130  |
|                 | (g) Basal Area Low Decay  | 1.04<br>( $\pm$ 0.213)  | -0.117<br>( $\pm$ 0.743) | 0.281                      | 34.48 % | 0.00933 |
|                 | (h) Shannon index         | 0.683<br>( $\pm$ 0.296) | 0.295<br>( $\pm$ 0.271)  | 0.0690                     | 20.46 % | 0.00845 |

|              |                         |                   |                    |       |         |          |
|--------------|-------------------------|-------------------|--------------------|-------|---------|----------|
| <b>TreMs</b> | (i) Number of TreM tree | 0.810<br>(±0.182) | 87.1<br>(±88.6)    | 0.246 | 16.11 % | -3.23    |
|              | (j) Absolute Richness   | 1.08<br>(±0.165)  | -0.989<br>(±1.93)  | 0.419 | 10.05 % | -0.0940  |
|              | (k) Shannon index       | 1.17<br>(±0.142)  | -0.362<br>(±0.295) | 0.536 | 4.98 %  | -0.00481 |

### 3.3.1 Model performance

Abundance and diversity of deadwood, snags and TreMs can be predicted using remote sensing predictors with varying accuracy (**Figure 3, Table 3**).  $R^2$  ranged from 0.06 (Shannon's index of snags) to 0.53 (Shannon's index for TreMs) and %RMSE ranged from 4.98% (Shannon's indices for TreMs) to 45.46% (Basal area of high decaying snags). Bias ranged from <0.005 (Shannon's index for TreMs) to 0.335 (Deadwood volume). The slopes between predictions and observations ranged from 0.683 (Shannon's index of snags) to 1.17 (Shannon's index of TreMs) and intercepts ranging from -3.01 (deadwood volume) to 87.1 (TreM-trees), with most slope values being close to 1 and intercept close to zero, suggesting limited systematic under- or over estimation across our models. The best models were the ones predicting deadwood abundance through volume and the models predicting TreM diversity using Shannon's index and absolute richness.

Overall, most retained models had between two and four predictors (**Table 4**) determined by the VSURF step, with a maximum number of six predictors for the volume of high-decaying logs. Throughout all the models, common predictors were 1<sup>st</sup> percentile of return, skewness, maximum slope, and balsam fir proportion. Most predictors have a positive relationship with the abundance or diversity variables (**Table 4**), only three models have a negative relationship with one of their predictors, and snag models had relationships that were not linear.

**Table 4. Selected predictors for abundance and diversity variables of deadwood, snag and TreMs. Predictor importance (%INCMSE=increase in mean square error, where a high percentile means a high importance of the**

predictor) and directionality (derived from SHAP interpretation plots (Supplementary material F)), towards the prediction of the random forest models. A plus sign (+) indicates a positive effect, a minus sign (-) a negative effect, and both signs ( $\pm$ ) indicate a nonlinear relationship.

|                                   | <b>Models</b>     | <b>Predictors</b>                               | <b>% INCMSE</b> | <b>Directionality</b> |
|-----------------------------------|-------------------|---|-----------------|-----------------------|
| <b>Deadwood</b>                   | Volume            | Balsam fir species proportion                   | 34.7            | +                     |
|                                   |                   | 1 <sup>st</sup> height percentile               | 28.6            | +                     |
|                                   |                   | Skewness  | 18.9            | +                     |
|                                   |                   | 99 <sup>th</sup> height percentile              | 17.7            | +                     |
|                                   | Volume High Decay | Balsam fir species proportion                   | 36.7            | +                     |
|                                   |                   | 1 <sup>st</sup> height percentile               | 18.7            | +                     |
|                                   |                   | Proportion of height returns between 12 and 17m | 13.6            | -                     |
|                                   |                   | Height above nearest drainage                   | 11.2            | +                     |
|                                   |                   | Max slope                                       | 10.2            | +                     |
|                                   |                   | Skewness  | 9.6             | +                     |
|                                   | Volume Low Decay  | 99 <sup>th</sup> height percentile              | 69.8            | +                     |
|                                   |                   | Skewness  | 30.2            | +                     |
|                                   | Shannon's index   | 99 <sup>th</sup> height percentile              | 41.6            | +                     |
|                                   |                   | Balsam fir species proportion                   | 35.9            | +                     |
| 1 <sup>st</sup> height percentile |                   | 22.5  | +               |                       |
| <b>Snags</b>                      | Basal area        | Balsam fir species proportion                   | 35.4            | $\pm$                 |
|                                   |                   | 1 <sup>st</sup> height percentile               | 28.1            | +                     |
|                                   |                   | Skewness  | 21.4            | +                     |

|                   |                     |   |      |   |
|-------------------|---------------------|---|------|---|
|                   |                     | Standard deviation of topographic wetness       | 15.1 | + |
| Basal Area        |                     | Skewness  | 40.4 | + |
| High Decay        |                     | Standard deviation of topographic wetness       | 40.3 | + |
|                   |                     | 1 <sup>st</sup> height percentile               | 19.3 | + |
| Basal Area        |                     | Balsam fir species proportion                   | 53.4 | ± |
| Low Decay         |                     | Skewness  | 25.8 | + |
|                   |                     | 99 <sup>th</sup> height percentile              | 20.8 | + |
| Shannon's index   |                     | Max slope                                       | 29.6 | + |
|                   |                     | Deciduous species proportion                    | 27.7 | ± |
|                   |                     | Standard deviation of topographic wetness       | 22.6 | + |
|                   |                     | 5 <sup>th</sup> height percentile               | 20.1 | - |
| <b>TreMs</b>      | Number of TreM tree | 5 <sup>th</sup> height percentile               | 43.4 | + |
|                   |                     | Coefficient of variation                        | 35.1 | - |
|                   |                     | Proportion of height returns between 12 and 17m | 21.5 | + |
| Absolute Richness |                     | Max slope                                       | 41.3 | + |
|                   |                     | Skewness  | 31.5 | + |
|                   |                     | 1 <sup>st</sup> height percentile               | 27.2 | + |
| Shannon's index   |                     | Skewness  | 43.7 | + |
|                   |                     | 1 <sup>st</sup> height percentile               | 33.0 | + |
|                   |                     | Max slope                                       | 23.3 | + |

### 3.3.2 Downed Deadwood

Models for prediction of deadwood abundance were of high performance while predictive models of deadwood diversity were of moderate performance (**Figure 3**,

**Table 3).** During field surveys, we inventoried 844 deadwood logs. Sites ranged from having no logs to having 52 logs. This translated to sites having a downed deadwood volume ranging from 0 m<sup>3</sup>/ha to 213 m<sup>3</sup>/ha. Among the abundance variables, deadwood volume was the best predicted abundance variable, predicting deadwood volumes ranging from 20 to 140 m<sup>3</sup>/ha, with high performance ( $R^2 = 0.422$ ).

In the field, some sites had logs at all 5 decay levels while some had logs at only one decay level, Shannon's Index was the best for diversity variables. Shannon index calculated from observations ranged from 0 to 1.56 and predictions ranged from 0.4 to 1.5. However, Shannon's Index model was less accurate ( $R^2 = 0.215$ ). The diversity model tended to overpredict low diversity sites and under-predict high diversity sites. Interestingly, our models were able to provide a reliable prediction for volume of high decay logs, but not for volume of low decaying logs.

Predictors for diversity and abundance models of deadwood were quite similar (**Table 4**) both having 1<sup>st</sup> height percentile, 99<sup>th</sup> height percentile, skewness and balsam fir proportion as best predictors. In three of the four deadwood models, balsam fir proportion was in the top two most important predictors, with higher proportions of balsam fir resulting in more abundant or diverse deadwood. The model for volume of high decay logs included different predictors such as slope, HND and returns between 12 and 17 m.

### 3.3.3 Snags

We inventoried 510 snags with a 17.4 cm DBH average, with sites having snag basal area between 0.49 and 20.9 m<sup>2</sup>/ha, with two outlier sites being much more abundant than most. We were able to predict snag abundance with moderate performance ( $R^2=0.285$ ) using snag basal area. Models predicted snag basal area between 1.6 and 11.8 m<sup>2</sup>/ha. Shannon index calculated from field data ranged from 0 to 1.34 per site, however, our models were not able to predict snag diversity with a satisfactory performance (**Figure 3, Table 3**). Contrary to deadwood, we could not efficiently predict snag decay stages. Predictors for deadwood volume and for snag basal area

were similar, having skewness, 1<sup>st</sup> height percentile and balsam fir proportion as the top three best predictors (**Table 4**).

Deciduous species proportion, standard deviation of the TWI and of the slope appeared as best predictors in the models for snags abundance and diversity, with a positive relationship. Snag basal area and Shannon diversity models have more predictors compared to most models for TreMs and deadwood, also with more nonlinear relationships (**Table 4**, Supplementary material F).

#### 3.3.4 TreMs

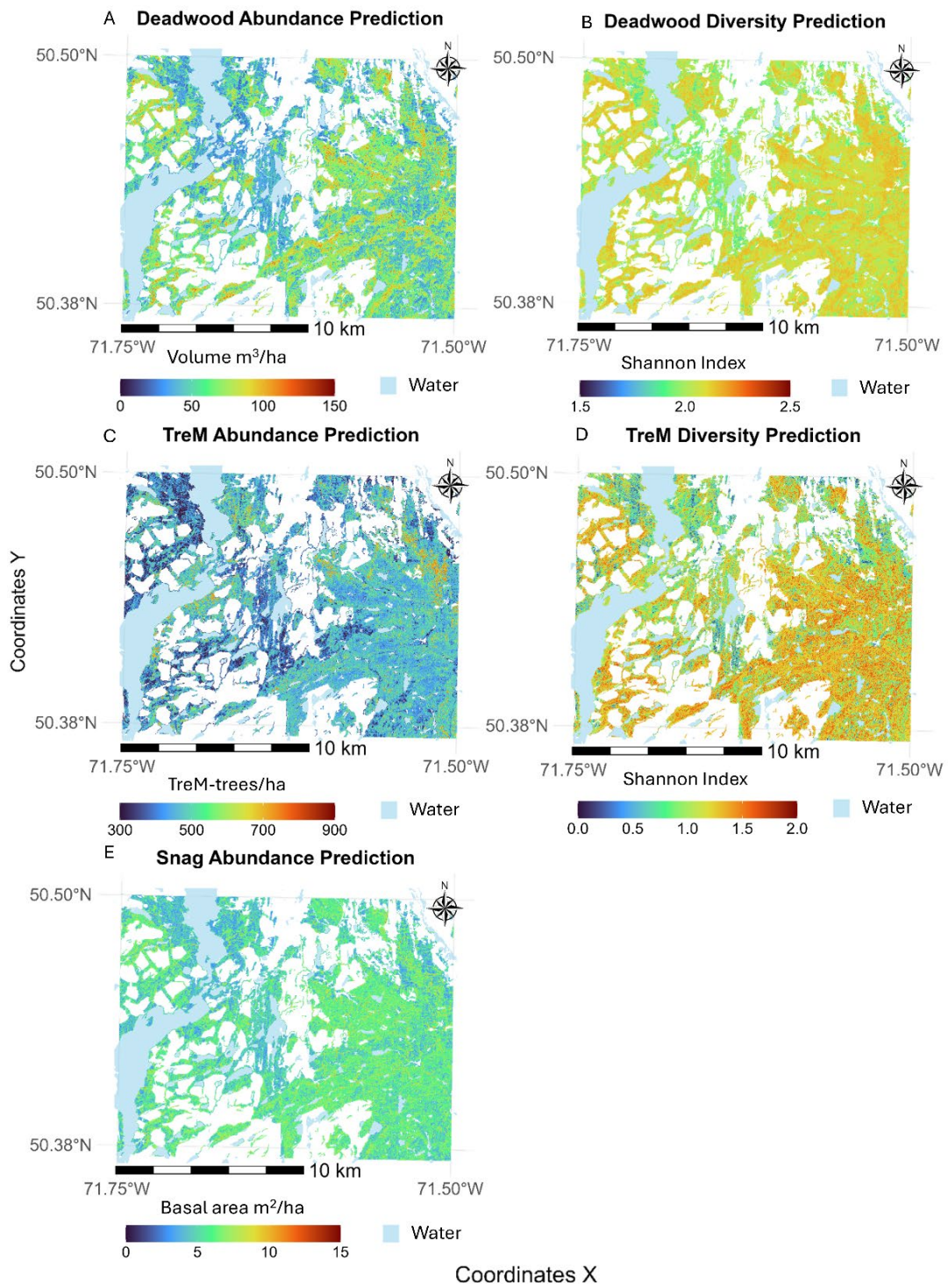
We observed 1577 TreMs on 1115 TreM-trees belonging to 37 different TreM-types, mainly composed of dead branches, heavy resinoids, bark loss, bark shelter and root buttress concavities (Supplementary material G). Sites had between 5 and 19 different TreM-types and Shannon index for TreM diversity ranged between 1.2 and 2.6. Measurements derived from our data showed that sites had between 200 and 1175 TreM-trees/ha. Models for TreM abundance and diversity provided accurate and unbiased predictions (**Figure 3**, **Table 3**). The model predicting TreM-tree abundance presented moderate performance with a tendency to overestimate large values, amplified by an outlier. For diversity, Shannon's index and absolute richness were the best diversity models and the highest-performing models of this study. Both models had the same predictors, however, in different orders of importance.

Contrary to deadwood, the predictors for abundance and diversity are different for TreM models (**Table 4**). For diversity, skewness, 1<sup>st</sup> height percentile and maximum slope are the best predictors while the coefficient of variation, 5<sup>th</sup> percentile of height returns and proportion of returns between 12 and 17 m are the best predictors for abundance. All predictors have a positive relationship with the variables except for the coefficient of variation, which has a negative relationship with number of TreM-trees/ha.

#### 3.3.5 Prediction at the Landscape Level

Using the models from **Figure 3** and **Table 3**, predictions were made on an area of approximately 60 000 ha in our study area (**Figure 4**). The predictive maps revealed

a greater variation in deadwood abundance, TreM abundance, and TreM diversity whereas deadwood diversity and snag abundance showed a lower variation across the mapped area.



**Figure 4** Examples of landscape prediction of deadwood and TreM abundance and diversity based on high-performance models developed in this study. The light blue represents bodies of water. White areas are forests that are younger than 90 years old (i.e., cuts or fires in recent years) or forests that did not correspond to the training domain of our models (e.g., uncommon potential vegetation type). (A) Prediction of deadwood abundance (B) Prediction of deadwood diversity using Shannon's index (C) Prediction of TreM abundance using TreM-trees (tree that has at least one TreM-type) per hectare (D) Prediction of TreM diversity using Shannon's index (E) Prediction of snag abundance using the basal area of snags. See the prediction uncertainty maps in the Supplementary material H.

### 3.4 Discussion

Our models allowed for the first time to indirectly estimate the biodiversity potential richness through snag, deadwood and TreMs in the coniferous boreal forest of Eastern Canada, with most previous models developed in heavily managed mixed temperate forests (e.g., Bater *et al.*, 2009 ; Jutras-Perreault *et al.*, 2023b ; Pesonen *et al.*, 2008; Przepióra *et al.*, 2025; Parisi *et al.*, 2024). Predicted models of deadwood abundance and TreM diversity were relatively accurate, while models predicting downed deadwood diversity and TreMs abundance were moderately accurate. Models predicting snag diversity were not accurate. Predictors describing canopy structure and tree species proportion played key roles in model predictions.

#### 3.4.1 Downed Deadwood and Snags

Predictors related to deadwood and snag abundance described forests with an old tall cohort, a dense understory, an irregular soil and likely forests on medium slopes, implying the presence of balsam fir (Martin *et al.*, 2018). Most existing models developed in Europe agree that canopy height and heterogeneity predictors are the best indicators of forests rich in deadwood, which is consistent with our results (Bater *et al.*, 2009 ; Jutras-Perreault *et al.*, 2023b ; Pesonen *et al.*, 2008). This structure is typical of transition and late old-growth forests with a high deadwood volume in the black spruce – feathermoss bioclimatic domain (Martin *et al.*, 2018, 2021b). The high skewness indicates distinct canopy layers, which can be a sign of intermediate-severity secondary disturbances (Martin *et al.*, 2020a) or the transition between the post-fire and old-growth cohorts, where deadwood inputs are important (Brassard and Chen, 2006 ; Martin *et al.*, 2021b ; Sturtevant *et al.*, 1997). Balsam fir proportion also

indicates fertile sites, which generally have high deadwood volume (Harper *et al.*, 2003 ; Hély *et al.*, 2000 ; Martin *et al.*, 2021b). Moreover, higher tree mortality is observed in stands with high balsam fir proportion (Aakala *et al.*, 2007 ; Basham, 1991), which was expected from their susceptibility to spruce-budworm outbreaks and their vulnerability to rot. This is also consistent with Martin *et al.* (2021b) where deadwood volume accumulates in balsam fir-black spruce stands, while it remains relatively stable in black spruce-dominated stands. Additionally, high standard deviation of TWI is an indication of heterogeneous microtopography, which can be caused by pits and mounds from trees dying or being uprooted (De Grandpré *et al.*, 2018 ; Ulanova, 2000). Stumps left from recent snag fall as well as downed logs or deadwood hanging above the ground can also interfere with the scanning, creating this irregular soil microtopography. Natural disturbances in these forests often cause tree snapping, resulting in both downed deadwood and snags inputs (Bergeron *et al.*, 2009 ; Pham *et al.*, 2004 ; Ruel *et al.*, 2000). The common nature of snags and downed deadwood predictors can therefore be partly explained by similar formation processes from natural disturbances and tree mortality. This consistency between our predictors and drivers of high deadwood richness and abundance therefore demonstrates the ability of our models for accurate deadwood prediction.

Regarding model performance, previous models for downed deadwood and snags abundance had slightly better or better performance than ours (Bater *et al.*, 2009 ; Jutras-Perreault *et al.*, 2023b, 2023a ; Kim *et al.*, 2009 ; Pesonen *et al.*, 2008). However, these studies used ALS point clouds in forests characterized by much larger deadwood volumes and tree sizes than North American boreal coniferous forests (Burrascano *et al.*, 2013). Our results demonstrate the potential of ALS and remote sensing for accurate deadwood prediction in boreal forests dominated by small coniferous trees. As for deadwood diversity, model predictors described a forest profile similar to that of deadwood abundance, the former being intrinsically linked to the latter (Bujoczek et Bujoczek, 2022). Forests with diverse decay stages have a lower cohort and one with much taller trees. This structure resembles late old growth forests, where accumulation of secondary disturbances over time created high deadwood diversity

(Harper *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2021b). Predicting deadwood diversity was however challenging, as seen by the moderate performance of the model, likely due to the inherent complexity of deadwood dynamics. Decay rate is highly variable depending on factors such as ground contact, soil productivity, soil type, abiotic conditions, and colonization by decomposing species (Přívěťivý *et al.*, 2018 ; Shorohova and Kapitsa, 2014 ; Stokland *et al.*, 2012). Dead trees also often remain standing for decades, resulting in temporally irregular inputs from snag to downed deadwood (Angers *et al.*, 2010 ; Russell and Weiskittel, 2012). Additional complexity arises from the frequent burial of deadwood in the moss (Moroni *et al.*, 2015), which can lead to an incomplete detection of decay stages.

While our models failed to accurately predict snag diversity, they constitute the first documented attempt to do so. According to the field survey, most snags presented decay stages one, two, and three, with only 10% of snags in stages four and five combined. This could indicate that forest stands with highly diverse snags were uncommon in the study area and hence explains the lower performance of this model (Supplementary material I). The short half-life of black spruce and balsam fir snags (Angers *et al.*, 2010) and balsam fir's sensitivity to stem breakage from windthrow (Ruel *et al.*, 2000) can explain their scarcity at older decay stages. Unexpectedly, deciduous cover influences snag diversity although trembling aspen snags fall earlier than spruce or fir (Angers *et al.*, 2010). Furthermore, while the abundance of deadwood and snags are correlated with aging forests, their diversity displays minimal increase with forest age (Harper *et al.*, 2003). Limited snag diversity and heterogeneity of decomposition or breakage dynamics may therefore explain the difficulty in predicting their diversity while using remote sensing data describing forest structure.

#### 3.4.2 TreMs

Model for TreM-tree abundance has similar predictive power to models developed in the past (Przepióra *et al.*, 2025 ; Santopuoli *et al.*, 2019, 2020), but with different predictors. Their best predictors for TreM-tree abundance were maximum height and trees over 30 m tall, which likely identifies old, large, and tall trees harbouring many TreM-types common of deciduous forests (Körkjäs *et al.*, 2021b ; Larrieu and

Cabanettes, 2012). In contrast, trees in the black spruce-feathermoss are rarely over 20 m tall (Harper *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2018), making trees rich in TreMs harder to identify. Our predictors for TreM-tree abundance illustrate forests with homogeneous canopies and dense understories. In our study area, this can be a sign of past intermediate-severity disturbances, such as spruce-budworm outbreaks where larger firs died (Albert and Parisella, 1985 ; Houndode *et al.*, 2021) and caused a growth spurt of the understory leading to canopy homogenization (Martin *et al.*, 2019, 2020a). After an intermediate-severity spruce-budworm disturbance, a recruitment stage occurs with abundant small trees, represented by the high proportion of returns between 7-12 m and 5<sup>th</sup> height percentile from gaps being filled (Despouts *et al.*, 2004 ; Martin *et al.*, 2020a). Since the most common TreMs did not have size thresholds (Bütler *et al.*, 2024), they were not dependent on large trees. Therefore, the higher TreM-tree occurrence in dense-canopy forest could simply be due to the higher number of trees. This result is consistent with Bütler *et al.* (2025), who observed that site context, rather than tree size, was a better indicator of TreM occurrence in boreal forests. This could also suggest that in boreal forests, stands with high TreM-tree density do not necessarily have high TreM-diversity, but large numbers of common TreM-types. The lower performance of TreM abundance models in comparison to diversity models can be due to the low variation in basal area and density of forests in this region (Martin *et al.*, 2021b). This could indicate that TreM dynamics in these forests are driven by many trees with a few TreMs, rather than by a few very rich TreM-trees.

Models for TreM diversity had the best performances amongst all our models and amongst all models developed so far (Parisi *et al.*, 2024 ; Przepióra *et al.*, 2025 ; Santopuoli *et al.*, 2020). Predictors for Shannon's index and absolute richness showed similarity to snag abundance predictors. This is coherent with the existing link between dead trees and TreM diversity, as many TreMs are saproxylic (Larrieu and Cabanettes, 2012 ; Paillet *et al.*, 2019). Snags bear a higher abundance and diversity of TreMs at the tree-level (Paillet *et al.*, 2019 ; Vuidot *et al.*, 2011), and the similarity in predictors could indicate that areas with higher snag abundance are also more diverse in TreMs. This is consistent with the observations of Martin *et al.* (2021), who

identified that old-growth forests in the black spruce-feathermoss domain with higher snag basal area where also the most productive. These forests have a high density of trees with a DBH >20 cm, are located on mid-slopes with a significant presence of balsam fir, similarly to our results. Balsam fir is likely more prone to developing TreMs than black spruce from their sensitivity to rot (Basham, 1991 ; Martin *et al.*, 2021b), but black spruce also tends to rot more in dry conditions such as mild slope areas (Basham, 1991). The cohabitation of different tree species, in this case black spruce, balsam fir, and possibly birches often present in these mixtures (Saucier *et al.*, 2009), increases richness in TreM-types since some TreM-types are more common to specific tree species (Bütler *et al.*, 2025 ; Martin *et al.*, 2021e ; Przepióra and Ciach, 2023). The diverse patterns of tree mortality, from individual tree senescence to grouped mortality caused by recurrent spruce budworm outbreaks in these forests (De Grandpré *et al.*, 2018 ; Martin *et al.*, 2019, 2020b) increases the number of TreMs developmental pathways. The accumulation of these factors promoting the development of different TreMs could thus explain why their diversity seems easy to predict using remote sensing data in the boreal coniferous forest. This further supports the results of Bütler *et al.* (2025), who observed that TreM composition depends more on stand dynamics and history than tree characteristics in boreal forests.

### 3.5 Conclusion

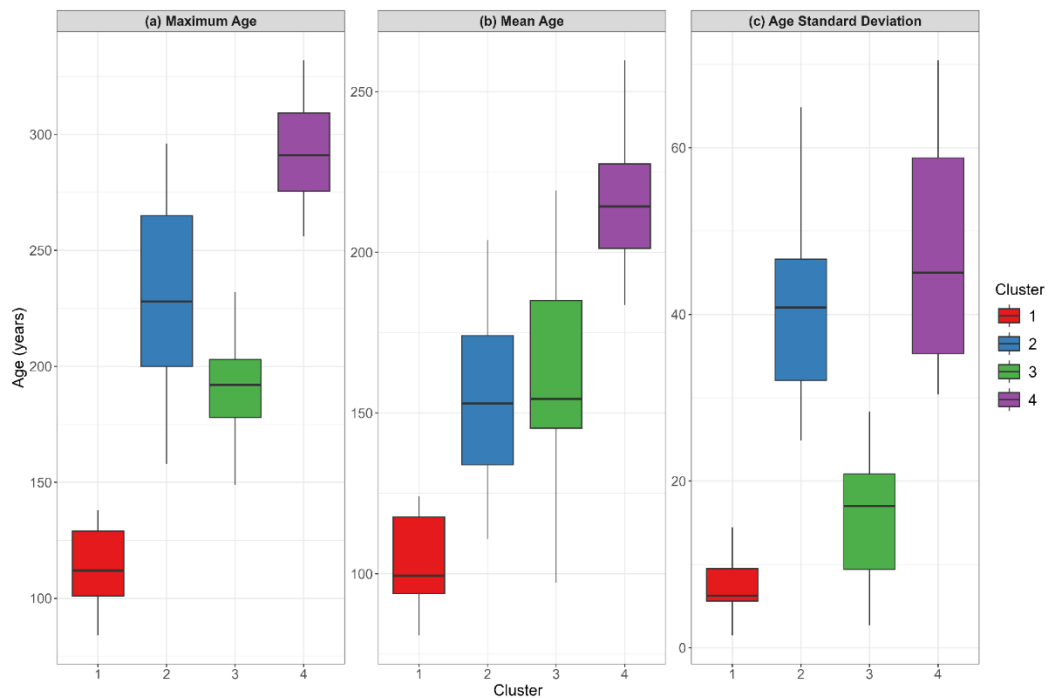
Our results demonstrate that abundance and diversity of deadwood and TreMs can be predicted often with a good accuracy ( $R^2$  ranging from 0.215 to 0.536 and %RMSE from 4.98% to 35.39%) using remote sensing data in old growth coniferous boreal forests of Eastern Canada. However, these models were trained in the western black spruce-feathermoss forest of Eastern Canada, which has distinct structural, compositional, and dynamic characteristics, and therefore does not allow extrapolation to other forest types. Models are also trained on a limited number of field plots, highlighting the importance of establishing a larger network of field plots for joint monitoring of deadwood and TreMs. This network would cover a broader ecological context and could benefit from new remote sensing data, such as higher density point clouds, hence improving models' accuracy and applicability.

It is the first time that we can map together the potential abundance and diversity of fauna, flora and funga through their habitats by using indirect biodiversity indicators on such a broad scale in these forests. This knowledge paves the way for new biodiversity monitoring resources in eastern Canada and new forest management practices that better balance timber harvesting with the preservation of habitats associated with old-growth forests. In particular, by using together all the upscaled landscape prediction maps, they can improve retention planning by ensuring that unharvested stands are those rich in habitats and can therefore serve as an efficient stepping-stone in conservation. Overall, by helping to find the best compromise between retention and silvicultural treatment choices, predictive mapping of deadwood and TreMs will be a precious tool for promoting the sustainable management of old-growth boreal forest biodiversity in Eastern Canada.

### 3.6 Supplementary material

#### 3.6.1 Supplementary material A - Hierarchical cluster analysis

Preliminary cluster analysis was done to select sites representative of the different forest age structures and disturbance histories of the region based on available dendrochronological data (Martin *et al.*, 2018). We used the *hclust()* function with the *ward.D2* method from tree ring data to differentiate forest age structure. Four clusters were identified using mean tree age, maximum tree age, and standard deviation of the tree age based on the data of Bélisle *et al.*, (2011); Martin *et al.*, (2018, 2021c); and Rossi *and* Morin (2011). These clusters were used only for site selection in order to capture the different age structures of the available sites and have sites representative of the different structures that forests can take in this region. This allows more confidence for the application of the models to the different forest structures.



Hierarchical cluster analysis of permanent plots in the Saguenay-Lac-Saint-Jean region based on (a) maximum age of the trees sampled in the plots, (b) mean age of the sampled trees and (c) standard deviations of the age of sampled trees. Tree age

data is from (Bélisle *et al.*, 2011 ; Martin *et al.*, 2018, 2021c ; Rossi and Morin, 2011).  
 Seen Supplementary material B for the distribution of sampled sites among clusters.

### 3.6.2 Supplementary material B- Distribution of the site inventoried

| Cluster                                | Black spruce-<br>feather moss | Black<br>spruce/balsam fir | Balsam fir-<br>white birch | Sum per<br>cluster |
|--|-------------------------------|----------------------------|----------------------------|--------------------|
| Cluster 1                              | 5                             | 1                          | 1                          | 7                  |
| Cluster 2                              | 11                            | 7                          | 5                          | 23                 |
| Cluster 3                              | 11                            | 3                          | 2                          | 16                 |
| Cluster 4                              | 7                             | 5                          | 0                          | 12                 |
| NA <sup>1</sup>                        | 0                             | 1                          | 0                          | 1                  |
| <b>Sum per<br/>vegetation<br/>type</b> | 34                            | 17                         | 8                          | 59                 |

<sup>1</sup>No dendrochronological data for this site

### 3.6.3 Supplementary material C – Decay stages and their characteristics as defined by Angers *et al.* (2005).

| Decay<br>stage | Low or high<br>decomposition stage | Characteristics   |
|----------------|------------------------------------|---|
| 1              | Low                                | Recent death, hard wood, knife blade does not penetrate the bark  |
| 2              | Low                                | Bark is beginning to decay, knife blade can remove parts of the bark, but does not penetrate far into the sapwood |
| 3              | High                               | Bark is falling off and in an advanced decay stage, knife blade penetrates easily into the sapwood                |
| 4              | High                               | Bark is mostly fallen off, sapwood is well decayed, knife blade penetrates the heartwood                          |
| 5              | High                               | Well-decayed wood merging into the litter and organic layer of the forest floor. Wood can be crushed with hands   |

### 3.6.4 Supplementary material D - Trem types described with thresholds for boreal forests

| Group  | Form              | Type                                    | Thresholds   |
|--------|-------------------|---|--|
| Cavity | Woodpecker cavity | Small woodpecker breeding cavity        | Woodpecker breeding cavity with a round entrance of $\varnothing < 4$ cm   |
|        |                   | Medium-sized woodpecker breeding cavity | Woodpecker breeding cavity with a round entrance of $\varnothing = 4-7$ cm   |
|        |                   | Large woodpecker breeding cavity        | Woodpecker breeding cavity, oval entrance of $\varnothing > 8$ cm  |
|        |                   | Woodpecker flute (cavities)             | Line of $\geq 3$ breeding cavities with entrance $\varnothing > 3$ cm with less than 2m between two neighboring cavities |
|        | Rot-holes         | Trunk base rot hole                     | Closed top cavity in contact with the ground, wood is decomposing, the opening $\varnothing > 10$ cm                     |
|        |                   | Trunk rot hole                          | Closed top cavity on the trunk of the tree containing decomposing organic material with an opening $\varnothing > 10$ cm |
|        |                   | Semi-open trunk rot hole                | Cavity not fully protected from the elements with an opening $\varnothing > 30$ cm, width $> 10$ cm                      |
|        |                   | Chimney trunk base rot hole             | Trunk with a cavity reaching the ground level with an opening $\varnothing > 10$ cm                                      |

|          |                  |                                |   |
|----------|------------------|--------------------------------|---|
|          |                  | Chimney trunk rot hole         | Trunk with a cavity that does not reach ground level, the opening $\varnothing > 10$ cm   |
|          |                  | Hollow branch                  | Horizontal rot-hole on a broken limb creating a tube-shaped shelter with the opening $\varnothing > 10$ cm  |
|          | Insect galleries | Insect galleries/bore holes    | Emergence holes of wood-eating insects indicating the presence of tunnels and chambers in the wood. Area $> 300$ cm <sup>2</sup>                    |
|          | Convavities      | Dendrotelm                     | Cup-shaped hole where rainwater accumulates $\varnothing > 15$ cm   |
|          |                  | Woodpecker foraging excavation | Cone shaped hole resulting from woodpecker foraging having a depth $> 10$ cm, $\varnothing > 10$ cm   |
|          |                  | Trunk bark-lined concavity     | Hallow in the trunk with hard bark covering the inside walls, depth $> 10$ cm, $\varnothing > 10$ cm  |
|          |                  | Root buttress concavity        | Concavity with a hard bottom and intact bark on the inside walls and roof, entrance $\varnothing > 10$ cm, depth $> 10$ cm, roof slope $< 45^\circ$ |
| Injuries | Exposed Sapwood  | Bark loss                      | Sapwood exposed covering an area $> 300$ cm <sup>2</sup>  |
|          |                  | Fire scar                      | Fire scar covering an area $> 600$ cm <sup>2</sup>  |

|                |                               |                                |   |
|----------------|-------------------------------|--------------------------------|---|
|                |                               | Bark shelter                   | Bark is detaching from the tree and forms a shelter along the tree, gap > 1 cm, depth > 10 cm, height > 10 cm                     |
|                |                               | Bark pocket                    | Bark is detached from the tree and forms a pocket where humus can accumulate, gap > 1 cm, width > 10 cm, height > 10 cm           |
|                | Exposed sapwood and heartwood | Stem breakage                  | Trunk has broken off, stem has $\varnothing$ > 10 cm at broken point  |
|                |                               | Limb breakage                  | A branch has fallen off and affects the trunk, dead and live wood present in this injury, exposed heartwood > 300 cm <sup>2</sup> |
|                |                               | Crack                          | Length > 30 cm, width > 1 cm, depth > 10 cm   |
|                |                               | Lightning scar                 | Length > 30 cm, width > 1 cm, depth > 10 cm   |
|                |                               | Fork split at the intersection | Crack at the intersection of a tree fork, length > 30cm   |
|                |                               | Trunk gnawed by beavers        | Scar reaching heartwood, must be old, surface gnawed covers > 300 cm <sup>2</sup>   |
| Crown deadwood | Crown deadwood                | Dead branches                  | Dead branches in the crown, $\varnothing$ > 10cm, or > 10% of the crown is dead   |
|                |                               | Dead top                       | $\varnothing$ > 10cm at the base exposed to the sun   |

|                                   |                                  |                           |  |
|-----------------------------------|----------------------------------|---------------------------|--|
|                                   |                                  | Remaining broken limb     | Large branch has broken off and the remaining stub is shattered $\varnothing > 20\text{cm}$ at broken point, length $> 0,5\text{m}$ .<br>Injury does not affect the trunk of the tree. |
| Excrescences                      | Twig tangles                     | Witches' broom            | Largest $\varnothing > 20\text{cm}$  |
|                                   |                                  | Epicormic shoots          | $> 5$ shoots sprouting from dormant buds under the bark  |
|                                   | Galls                            | Galls                     | $>20$ galls on leaves, branches, stems, buds, roots, flowers or fruits   |
|                                   | Burs and cankers                 | Burr                      | Largest $\varnothing > 20\text{cm}$  |
|                                   |                                  | Canker                    | Largest $\varnothing > 10\text{cm}$ or large part of trunk covered   |
| Fungi                             | Perennial fungal fruiting bodies | Perennial polypore        | Largest $\varnothing > 5\text{cm}$   |
|                                   | Ephemeral fungal fruiting bodies | Annual polypore           | Largest $\varnothing > 5\text{cm}$ or cluster of $> 10$ fruiting bodies  |
|                                   |                                  | Pulpy agaric              | Largest $\varnothing > 5\text{cm}$ or cluster of $> 10$ fruiting bodies  |
|                                   |                                  | Corticoid fungi           | Surface covering $> 50 \text{ cm}^2$   |
|                                   |                                  | Pyrenomycete              | Stroma $\varnothing > 3\text{cm}$ or cluster covering $> 100\text{cm}^2$   |
|                                   |                                  | Slime mould               | Largest $\varnothing > 5\text{cm}$   |
| Epiphytic and epixylic structures | Epiphytic and parasitic crypto-  | Bryophyte                 | $> 10\%$ trunk area covered  |
|                                   |                                  | Foliose/fruticose lichens | $> 25\%$ trunk area covered and a thickness $> 1 \text{ cm}$   |
|                                   |                                  | Ivy or liana              | $> 10\%$ of the trunk area covered   |

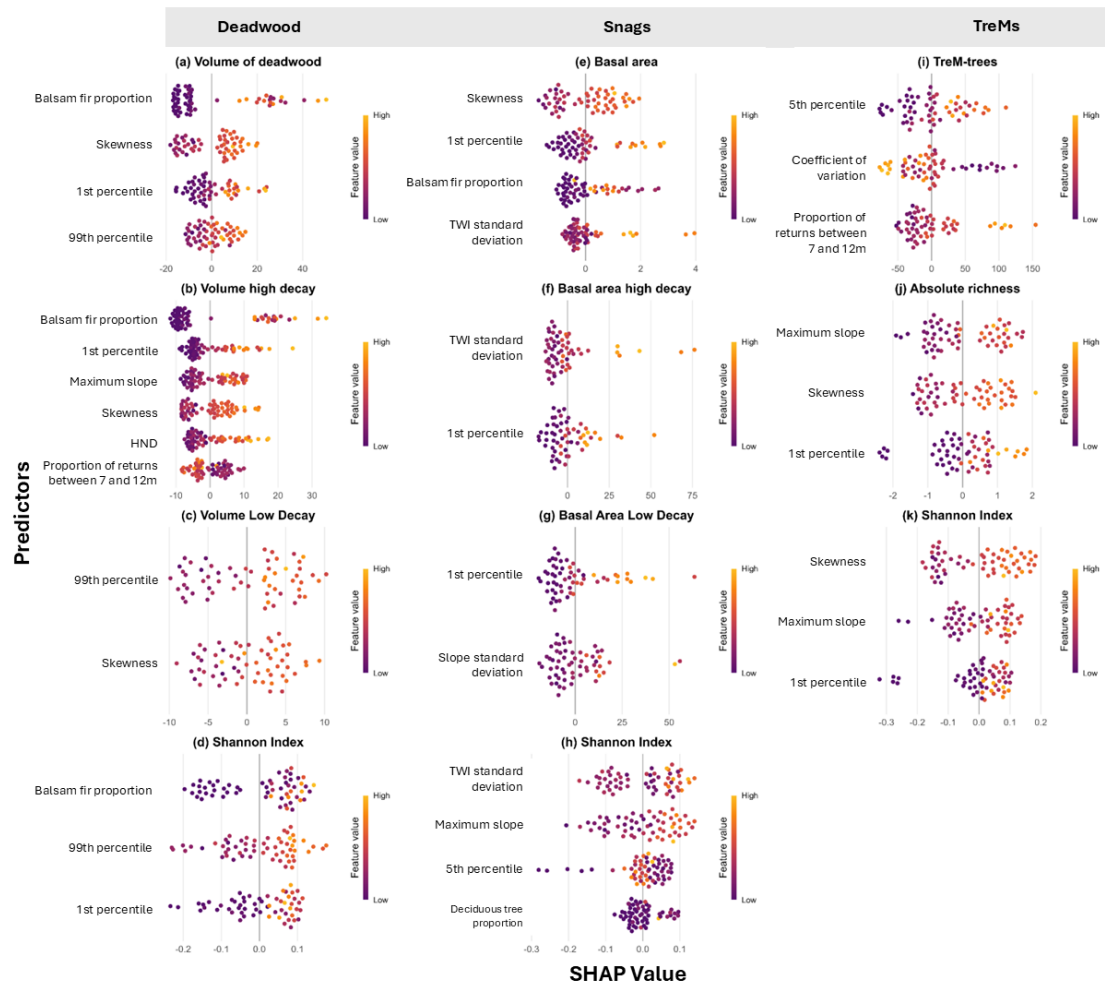
|  |                    |                      |  |  |
|--|--------------------|----------------------|--|--|
|  | and<br>phanerogams | Ferns                | > 5 fronds   |  |
|  |                    | Mistletoe            | Largest $\varnothing$ > 20cm or >10 clusters (species depend.)                                     |  |
|  | Nest               | Vertebrate nest      | $\varnothing$ > 10cm   |  |
|  |                    | Invertebrate nest    | Presence   |  |
|  | Microsoil          | Bark microsoil       | Presence on the fissures of the bark   |  |
|  |                    | Inter-bark microsoil | On very thick and texturized barks, presence of humus on >300 cm <sup>2</sup> of the bark          |  |
|  |                    | Crown microsoil      | Presence (observation of roots and vascular plants)  |  |
|  | Alluvial deposits  | Clay or silt deposit | Clay or slit deposits following floods surface > 600 cm <sup>2</sup> on the base of the tree-trunk |  |
|  | Exudates           | Exudates             | Sap run  | Sap run of length > 10 cm                |
|  |                    |                      | Heavy resinosis  | Resin flow of length > 10 cm, wet or dry |

As described by Bütler *et al.* (2024)

3.6.5 **Supplementary material E** - Minimum, mean and maximum values of the best predictors identified for our predictive models.

| <b>Predictors</b>                               | <b>Unit</b> | <b>Minimum value</b> | <b>Mean</b> | <b>Maximum value</b> |
|---|-------------|----------------------|-------------|----------------------|
| 1 <sup>st</sup> height percentile               | m           | 0.040                | 1.596335    | 5.676                |
| 5 <sup>th</sup> height percentile               | m           | 0.090                | 2.630       | 8.268                |
| 99 <sup>th</sup> height percentile              | m           | 9.673                | 16.013      | 24.188               |
| Balsam fir proportion                           | %           | 0                    | 11.721      | 60.846               |
| Deciduous proportion                            | %           | 0                    | 4.533       | 56.625               |
| Coefficient of variation                        | m           | 21.246               | 47.873      | 78.568               |
| Proportion of height returns between 12 and 17m | %           | 0                    | 13.794      | 52.608               |
| Maximum slope                                   | %           | 5.405                | 24.308      | 58.766               |
| Standard deviation of slope                     | %           | 1.006                | 4.635       | 16.028               |
| Standard deviation of TWI                       | -           | 0.628                | 1.599       | 3.425                |
| Height above nearest drainage (HND)             | m           | 0                    | 21.388      | 57.5                 |

### 3.6.6 Supplementary material F - Shapely additive explanation graphs for interpretation of the direction of the predictors on abundance and diversity variables.



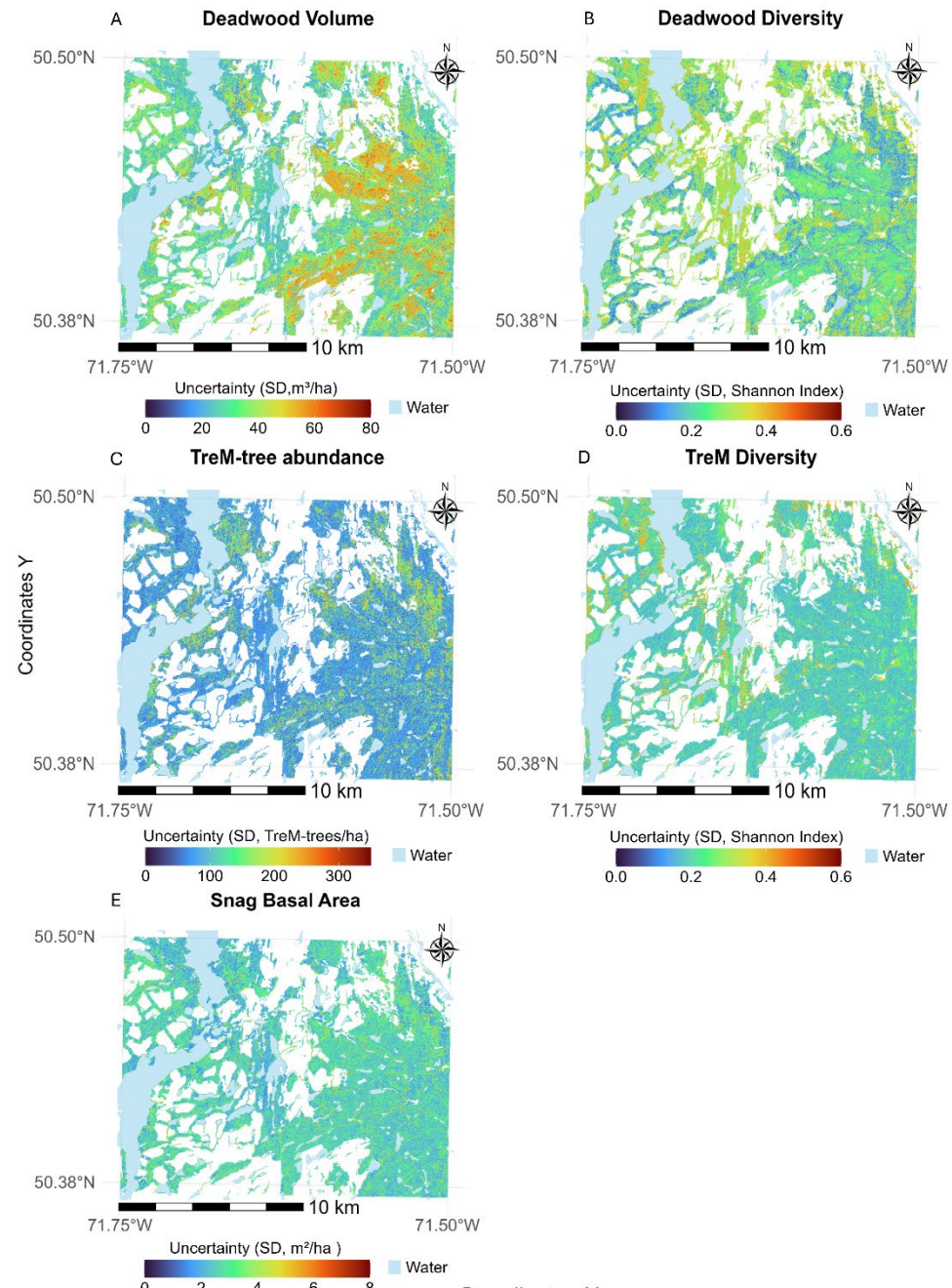
On the Y axis are the predictors ordered by feature importance, the most important being the first one and least important the last one. On the X axis is the SHAP value where higher SHAP values (either positive or negative) indicate an important effect on the predicted values and lower values, a smaller effect on the predicted values. Negative values indicate a negative contribution and positives values indicate a positive effect. The first column describes the models of deadwood abundance and diversity such as (a) Volume of deadwood in  $\text{m}^3/\text{ha}$  (b) Volume of high decaying wood debris in  $\text{m}^3/\text{ha}$  (c) Volume of low decaying wood debris in  $\text{m}^3/\text{ha}$  (d) Shannon's evenness index based on the volume ( $\text{m}^3/\text{ha}$ ) of the different decay classes per site. The second column shows snag abundance and diversity models (e) Basal area of snags in  $\text{m}^2/\text{ha}$  (f) Basal area of high decaying snags in  $\text{m}^2/\text{ha}$  (g) Basal area of low decaying snags in  $\text{m}^2/\text{ha}$  (h) Shannon's evenness index based on the basal area ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ) of the different decay classes per site. The third column shows the TreMs diversity and abundance models (i) TreM-trees per hectare (j) Absolute TreM richness representing the number of TreM types per hectare (k) Shannon's evenness index amongst the TreM types per site.

3.6.7 **Supplementary material G** - Count of each Trem-type identified during field survey.

| <b>TreM Type</b>                      | <b><i>n</i></b> |
|---------------------------------------|-----------------|
| <b>Dead branches</b>                  | 265             |
| <b>Heavy resinosis</b>                | 206             |
| <b>Bark loss</b>                      | 160             |
| <b>Bark shelter</b>                   | 126             |
| <b>Root buttress concavity</b>        | 123             |
| <b>Annual polypore</b>                | 103             |
| <b>Trunk base rot hole</b>            | 84              |
| <b>Foliose/fruticose lichens</b>      | 84              |
| <b>Bark pocket</b>                    | 75              |
| <b>Insect galleries/bore holes</b>    | 49              |
| <b>Perennial polypore</b>             | 47              |
| <b>Canker</b>                         | 42              |
| <b>Stem breakage</b>                  | 36              |
| <b>Dead top</b>                       | 31              |
| <b>Semi-open trunk rot hole</b>       | 22              |
| <b>Crack</b>                          | 21              |
| <b>Witch broom</b>                    | 14              |
| <b>Burr</b>                           | 14              |
| <b>Trunk rot hole</b>                 | 11              |
| <b>Trunk bark-lined concavity</b>     | 11              |
| <b>Wpck foraging excavation</b>       | 8               |
| <b>Remaining broken limb</b>          | 6               |
| <b>Vertebrate nest</b>                | 6               |
| <b>Fork split at the intersection</b> | 5               |
| <b>Pulpy agaric</b>                   | 5               |
| <b>Limb breakage</b>                  | 4               |
| <b>Invertebrate nest</b>              | 3               |

|                                      |             |
|--------------------------------------|-------------|
| <b>Sap run</b>                       | <b>3</b>    |
| <b>Epicormic shoots</b>              | <b>2</b>    |
| <b>Small wpck breed. cav.</b>        | <b>1</b>    |
| <b>Galls</b>                         | <b>1</b>    |
| <b>Pyrenomycete</b>                  | <b>1</b>    |
| <b>Slime mould</b>                   | <b>1</b>    |
| <b>Medium-sized wpck breed. cav.</b> | <b>1</b>    |
| <b>Chimney trunk base rot hole</b>   | <b>1</b>    |
| <b>Chimney trunk rot hole</b>        | <b>1</b>    |
| <b>Lightning scar</b>                | <b>1</b>    |
| <b>Total</b>                         | <b>1577</b> |

3.6.8 **Supplementary material H-** Uncertainty prediction maps based on standard deviation of the predicted values.



Uncertainty of the predicted landscape prediction maps in **Figure 4**. Uncertainty maps are based on the standard deviation of the values predicted by the different trees in the random forest models. The light blue represents bodies of water. White areas are forests that are younger than 90 years old (i.e. cuts or fires in recent years) or forests that did not correspond to the training domain of our models (e.g., uncommon potential vegetation type). (A) Uncertainty of deadwood volume (B) Uncertainty of deadwood diversity (C) Uncertainty of TreM-tree abundance (D) Uncertainty of TreM diversity (E) Uncertainty of snag basal area.

### 3.6.9 Supplementary material I- Proportion of snags inventoried per decay stage and per species.

| <b>Decay stage</b>       | <b><i>Picea spp.</i></b> | <b><i>Abies Balsamea</i></b> | <b><i>Betula papyrifera</i></b> | <b><i>Pinus banksiana</i></b> | <b><i>Populus tremuloides</i></b> | <b>Unidentified coniferous</b> | <b>Total</b> |
|--------------------------|--------------------------|------------------------------|---------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|--------------|
| <b>1</b>                 | 0.638                    | 0.277                        | 0.085                           | -                             | -                                 | -                              | 0.276        |
| <b>2</b>                 | 0.524                    | 0.321                        | 0.095                           | 0.038                         | -                                 | 0.024                          | 0.329        |
| <b>3</b>                 | 0.393                    | 0.4                          | 0.047                           | 0.033                         | 0.007                             | 0.12                           | 0.294        |
| <b>4</b>                 | 0.48                     | 0.36                         | 0.04                            | 0.02                          | 0.02                              | 0.08                           | 0.098        |
| <b>5</b>                 | 1                        | -                            | -                               | -                             | -                                 | -                              | 0.001        |
| <b>Total per species</b> | 0.514                    | 0.335                        | 0.073                           | 0.024                         | 0.004                             | 0.05                           |              |



## CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif principal de notre projet était de développer des modèles prédictifs de l'abondance et de la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats dans la pessière à mousse. Le bois mort et les dendromicrohabitats sont des indicateurs indirects de biodiversité, donc avoir des modèles prédictifs de leur abondance et de leur diversité informe sur la distribution spatiale de la biodiversité associée à ces habitats. Ce projet comblait ainsi un manque de connaissance sur la distribution de la biodiversité au Québec, et notamment de l'agencement spatial des habitats. L'aménagement forestier opère avec de l'information limitée sur la biodiversité, ce qui empêche d'intégrer l'importance des peuplements pour la faune, la flore et la fonge lors de la décision des aires de coupe. Les modèles de prédictions de l'abondance et de la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats peuvent ainsi être appliqués sur des peuplements n'ayant pas été inventoriés et y permettre d'estimer la valeur écologique.

Les modèles obtenus permettent de prédire avec une bonne performance l'abondance du bois mort et la diversité des dendromicrohabitats. Leurs performances sont cependant modérées pour la diversité du bois mort au sol et l'abondance de dendromicrohabitats, et ils ne permettent pas une prédiction satisfaisante de la diversité des stades de décomposition des chicots (**Figure 3, Tableau 3**). La force des modèles repose dans l'interprétation écologique des peuplements abondants et diversifiés en bois mort et en dendromicrohabitats, basée sur les prédicteurs obtenus à partir de données de télédétection. Les forêts en transition vers le stade de vieille forêt et les très vieilles forêts comportant une cohorte de vieux et relativement gros arbres ainsi qu'un sous-bois dense tendent à avoir une grande abondance et diversité de bois mort et une forte diversité de dendromicrohabitats. À l'opposé, les forêts avec une canopée homogène, un sous-bois dense et montrant les traces de perturbations secondaires de sévérité intermédiaire ont une plus grande abondance de dendromicrohabitats. Ces tendances s'expliquent par une combinaison de processus écologiques et sont soutenues par la littérature existante sur le bois mort et les dendromicrohabitats en forêt boréale (Voir la section 3.5).

Cette étude développe les premiers modèles de prédiction de l'abondance et de la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats au Québec, et dans certains cas, en forêt boréale, tous continents confondus. De plus, à notre connaissance, il n'existe pas de modèle de prédiction de diversité de bois mort au sol ni de diversité de chicots issue du BLA. Cette étude contribue aussi à renforcer un réseau encore limité de placettes d'inventaires de dendromicrohabitats en Amérique du Nord et contribue à élargir les connaissances sur les dendromicrohabitats dans un territoire peu exploré jusqu'à maintenant (Martin *et al.*, 2022).

L'information des modèles permet de supposer de l'importance des peuplements pour la biodiversité associée aux vieilles forêts. Cette information était jusqu'à maintenant inconnue. Les modèles peuvent être projetés à large échelle dans la pessière à mousse pour cartographier l'abondance et la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats (**Figure 4**). Il existe peu de cartes de prédictions de ces habitats qui ont été appliquées à large échelle (Przepióra *et al.*, 2025), et aucune à notre connaissance ne l'a été en forêt boréale. Ces modèles permettent donc pour la première fois d'identifier les patrons spatiaux au niveau du paysage de l'abondance et de la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats, ainsi que du potentiel d'accueil des peuplements forestiers pour la biodiversité associée.

Ces cartes sont des outils qui pourront aussi aider les ingénieurs forestiers lors de la décision des aires de coupe, afin de limiter la récolte dans les forêts à haut potentiel de biodiversité associée au bois mort et aux dendromicrohabitats. De même, ces modèles pourraient aider à la délimitation des zones de conservation en aidant à caractériser l'importance écologique des peuplements. Ces applications permettraient d'améliorer la conciliation entre récolte du bois et préservation de la biodiversité.

De plus, les modèles pourraient fournir des informations aidant à la sélection du traitement sylvicole à appliquer au peuplement, afin de favoriser le développement d'habitats. Par exemple, si éviter de couper les peuplements à haut volume de bois mort est impossible, une solution intermédiaire pourrait être la coupe partielle (par ex. rétention de 30 à 50%, coupe par trouées, coupe à diamètre limite, ou coupe avec

protection des petites tiges marchandes) puisque moins de bois mort est détruit dans ces traitements que dans les coupes totales (Maleki *et al.*, 2020 ; Santaniello *et al.*, 2016). Les coupes partielles modifient toutefois au moins partiellement les espèces associées au bois mort (Fenton *et al.*, 2013 ; Franc et Götmark, 2008 ; Nordén *et al.*, 2008 ; Opoku-Nyame *et al.*, 2021). Cela implique qu'un équilibre entre aménagement et conservation doit être favorisé. Pour les chicots, ils semblent également être mieux conservés par les coupes partielles que les coupes totales (Bose *et al.*, 2015 ; Fenton *et al.*, 2013 ; Maleki *et al.*, 2020) ce qui pourrait également favoriser le développement des dendromicrohabitats (Paillet *et al.*, 2017, 2019 ; Vuidot *et al.*, 2011).

Les modèles développés dans ce projet contribuent à comprendre les liens entre la structure des forêts de la pessière à mousse et les habitats forestiers. Plus d'information pourrait être extraite de ces modèles en les superposant à des données dendrochronologiques décrivant l'âge et l'historique de perturbation. Ce croisement d'information aidera à identifier les facteurs qui affectent le développement, la diversité et l'abondance de dendromicrohabitats. Cela pourrait permettre de prédire l'évolution temporelle de l'importance écologique des peuplements forestiers et d'en évaluer les changements selon le régime de perturbations naturelles ou les stratégies d'aménagement. Les données fournies par les modèles développés dans ce projet de maîtrise seront aussi utiles pour évaluer les impacts des perturbations comme les feux ou les épidémies d'insectes sur les peuplements riches en habitats, fournissant de nouvelles informations quant à l'impact des changements climatiques sur la biodiversité. Les modèles de bois mort peuvent aussi être adaptés pour devenir des modèles de stock de carbone forestier, complémentaire à ceux décrivant la biomasse vivante.

L'aire d'applicabilité des modèles de prédiction est limitée à la pessière à mousse du Québec, comme sa structure, ses dynamiques de perturbations et sa composition différent des autres forêts québécoises (Saucier *et al.*, 2009). De plus, les données d'entraînement sont dans une zone restreinte au centre du domaine bioclimatique. Ainsi, il faut faire preuve de prudence lorsque les habitats sont prédits sur les pessières à mousse de l'Abitibi, du Nord du Québec et de la Côte-Nord puisqu'elles

ont des conditions environnementales et des régimes de perturbation qui diffèrent (Boucher *et al.*, 2011 ; Jardon *et al.*, 2003 ; Saucier *et al.*, 2009).

Les modèles attribuent une importance écologique aux peuplements pour les espèces associées au bois mort et aux dendromicrohabitats, mais ne confirment pas la présence d'espèces précises dans le peuplement. De plus, s'il y a beaucoup d'étude sur la biodiversité du bois mort, des chicots et celles des cavités d'arbres au Québec (Draveau et Desrochers, 2001 ; Lang *et al.*, 2015), il y a toutefois un manque de connaissance sur la biodiversité associée aux diverses structures des dendromicrohabitats au Québec et en forêt boréale. Il faut donc être prudent dans l'interprétation des prédictions spatiales en termes de description de la biodiversité pour l'aménagement forestier, ces prédictions ne décrivant pas exactement la biodiversité présente.

Il y a également un biais inévitable dans la détection des dendromicrohabitats lors de l'inventaire. Les dendromicrohabitats en hauteur sont plus difficiles à détecter que ceux au bas de l'arbre à cause de l'obstruction visuelle causée par les branches et le couvert arborescent environnant des arbres et des gaules. Certains dendromicrohabitats sont également difficiles à observer à cause de leur petite taille, de leur emplacement sur l'arbre ou de leur caractère éphémère. Finalement, il y a un biais observateur documenté dans l'inventaire des dendromicrohabitats (Paillet *et al.*, 2015). Nous avons cherché à le limiter en travaillant en binôme et en établissant un consensus entre les deux observateurs sur le terrain.

On observe que dans les forêts de la pessière à mousse, il y a des dendromicrohabitats très communs (par ex. branches mortes, aubier exposé) et des dendromicrohabitats rares avec des observations uniques (par ex. pyrénomycètes, cheminées). Ces habitats ont le même poids dans les modèles de diversité, alors que les peuplements avec ces dendromicrohabitats rares sont très importants, car la biodiversité qui leur est associée est certainement aussi très rare. Pour prendre cela en compte, il serait intéressant d'étendre les indices de diversité prédits ou d'étendre le réseau de placettes d'inventaires de dendromicrohabitats pour pouvoir établir des

modèles spécifiques aux dendromicrohabitats rares. Pareillement, les chicots très décomposés (niveau de décomposition 4 et 5) sont rares dans notre inventaire et demeurent importants pour certaines espèces, et pourraient avoir besoin de données et de modèles dédiés à ces habitats.

Les modèles de prédiction des caractéristiques du bois mort et des dendromicrohabitats pourraient bénéficier de données de BLA avec une plus haute densité de points, ce qui pourrait permettre de mieux détecter les structures des forêts et d'augmenter la performance des modèles et la certitude des prédictions. Le BLA a une densité de 2.5 points/m<sup>2</sup> (MFFP, 2020) dans notre zone d'étude et les modèles de pente, d'indice d'humidité topographique et de hauteur de canopée ont une résolution de 1 ou 2 m avec une seule valeur par pixel. En Europe, les modèles utilisant les nuages de points avaient de meilleurs résultats (Bater *et al.*, 2009 ; Jutras-Perreault *et al.*, 2023b ; Kim *et al.*, 2009 ; Pesonen *et al.*, 2008 ; Santopuoli *et al.*, 2019), parce qu'ils offrent une plus fine détection des structures forestières. Au moment d'entraîner les modèles, les nuages de points du gouvernement québécois n'étaient pas en accès libre, maintenant qu'ils le sont, extraire les prédicteurs et entraîner les modèles à nouveau pourrait augmenter la performance de certains modèles. Les inventaires BLA du Québec avaient toutefois une densité de points bien plus faible que ceux des études réalisées en Europe, ce qui peut limiter l'amélioration par rapport aux données transformées, tout en alourdissant la modélisation et la prédiction spatiale. Le gouvernement effectue présentement un nouveau balayage au-dessus des forêts québécoises avec une densité de points plus élevée. Travailler avec ces nouvelles données BLA, en utilisant les nuages de point, permettrait sûrement d'améliorer encore la capacité prédictive de nos modèles.

Pour conclure, les modèles développés dans ce projet de maîtrise fournissent de nouvelles informations sur la distribution spatiale de la biodiversité potentielle des forêts boréales. Une certaine prudence reste néanmoins nécessaire pour leur application en dehors de leur territoire d'entraînement, et il faudra aussi prendre en considération les lacunes actuelles en matière de la biodiversité associées aux dendromicrohabitats dans l'interprétation des prédictions. Malgré cela, les modèles

sont des outils précieux pour l'aménagement forestier, la planification des travaux sylvicoles, l'identification de zone à haute valeur de conservation et le développement des connaissances scientifiques sur l'écologie des forêts boréales du Canada.

## APPENDICE A – Présentation d'une affiche au congrès Silvilaser 25 à Québec en septembre 2025

### Spatial Distribution of Essential Habitats for Biodiversity in Old Growth Coniferous Forests Unveiled by Airborne LiDAR

Marie-Ève Jarry<sup>1\*</sup>, Osvaldo Valeria<sup>1</sup>, Martin Barrette<sup>2</sup> et Maxence Martin<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut de recherche sur les forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue,  
<sup>2</sup> Direction de la Recherche Forestière, Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts Québec  
 \*Contact: marie-eve.jarry@uqat.ca

#### Context

Old growth forests are important for preservation of biodiversity. They contain important habitats that act as **biodiversity indicators**:

- Deadwood at various stages of decomposition
- Tree-related microhabitats (TreMs)
  - Small habitats on standing dead or live trees
  - Ex: cavities, injuries or lichen

Forest management operates with little information on biodiversity richness.

Biodiversity indices are structures that indicate a high potential for biodiversity



**Objective :**  
 Predict the abundance and diversity of deadwood and TreMs in old growth forests within the feather moss bioclimatic domain

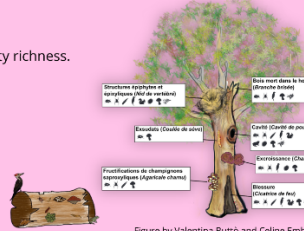
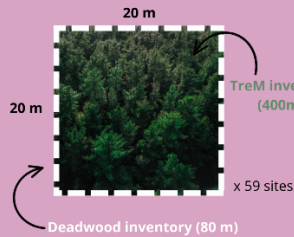


Figure by Valentina Buttò and Celine Emberger

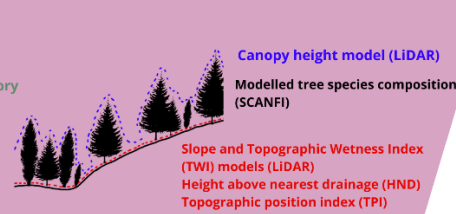
#### Methods

##### Field survey

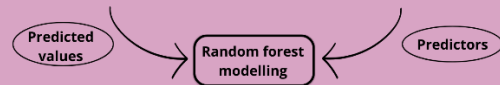


>>> Abundance and diversity indices

##### Remote sensing data



>>> Remote sensing indices calculated from these data sets



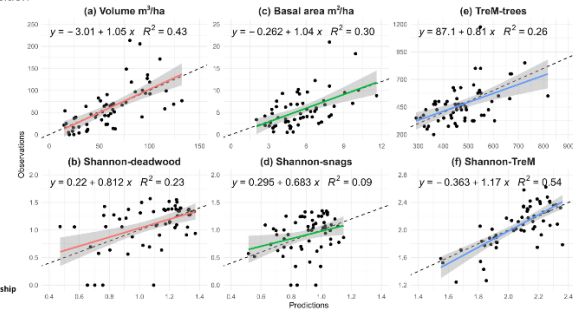
#### Results

##### Best predictors :

- 99th percentile of canopy height
- 1st percentile of canopy height
- Balsam fir composition
- Maximum slope
- Skewness

Remote sensing metrics allow the spatial prediction of diversity and abundance of some essential habitats for biodiversity

##### Linear regressions of observations and predictions



#### Discussion

Spatial distribution of essential habitats

- Follows different patterns
- Indicates areas of high biodiversity potential

##### Forests abundant and diverse in deadwood

- High proportion of balsam fir
- High trees
- Dense lower canopy

**Rich old growth forests**

##### Forests diverse in TreMs

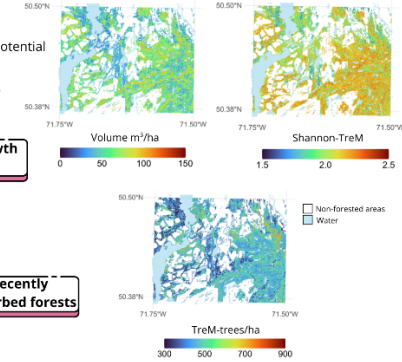
- High trees
- Dense lower canopy
- High slope

**Recently disturbed forests**

##### Forests abundant in TreMs

- Dense lower canopy
- Homogeneous and low canopy

##### Wall-to-wall prediction maps



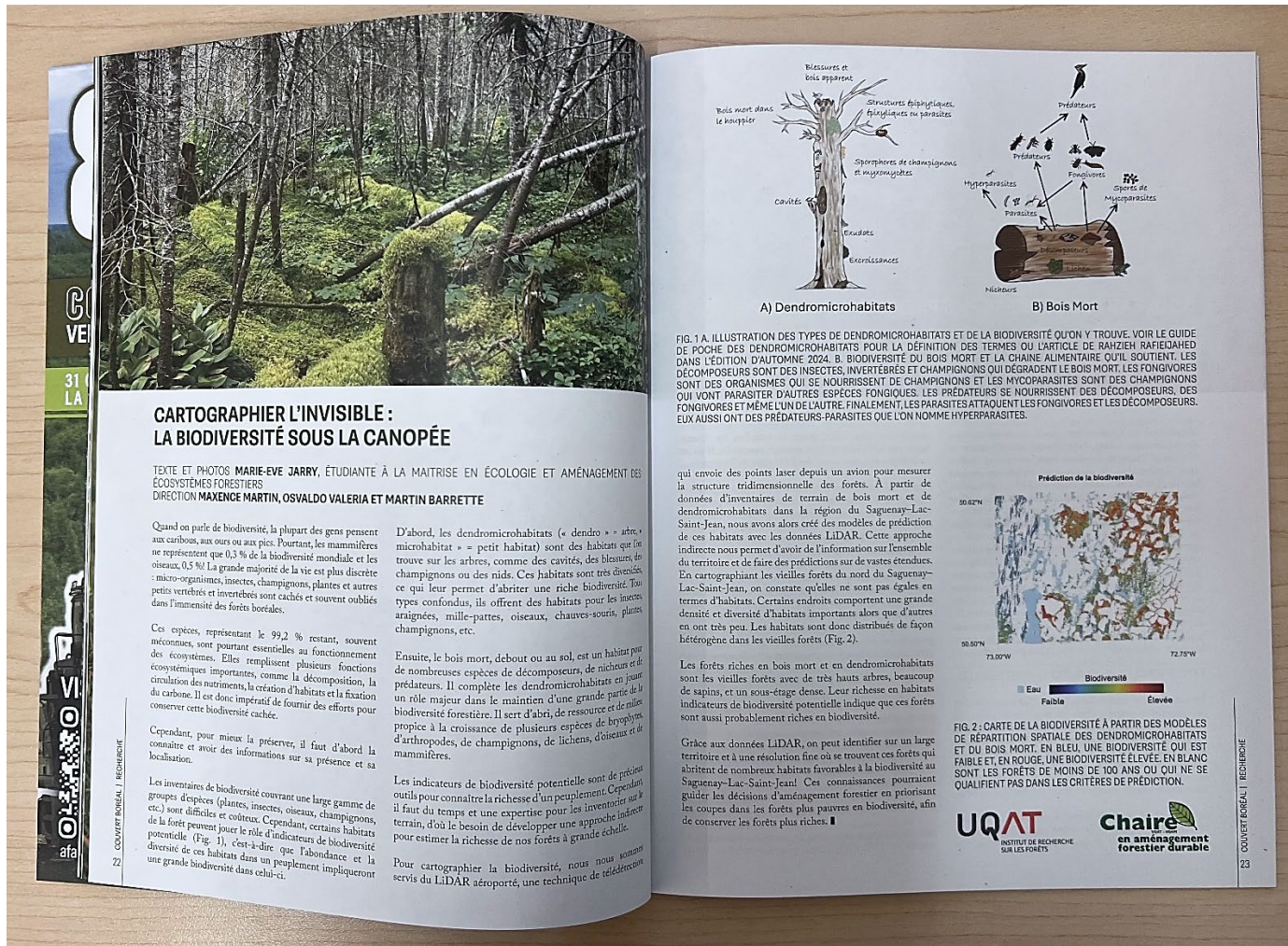
#### Implications

- Help forest management decisions
    - Through identification of biodiversity hotspots
  - Evaluate the impacts of anthropogenic disturbances on biodiversity
- = Retention of essential habitats, and thus of biodiversity

Scan me !



APPENDICE B – Publication d'un article vulgarisé dans le Couvert Boréal, Automne 2025



**CARTOGRAPHIER L'INVISIBLE : LA BIODIVERSITÉ SOUS LA CANOPEE**

TEXTE ET PHOTOS MARIE-EVE JARRY, ÉTUDIANTE À LA MAÎTRISE EN ÉCOLOGIE ET AMÉNAGEMENT DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS  
DIRECTION MAXENCE MARTIN, OSVALDO VALERIA ET MARTIN BARRETTE

Quand on parle de biodiversité, la plupart des gens pensent aux caribous, aux ours ou aux pics. Pourtant, les mammifères ne représentent que 0,3 % de la biodiversité mondiale et les oiseaux, 0,5 %. La grande majorité de la vie est plus discrète : micro-organismes, insectes, champignons, plantes et autres petits vertébrés et invertébrés sont cachés et souvent oubliés dans l'immensité des forêts boréales.

Ces espèces, représentant le 99,2 % restant, sont méconnues, sont pourtant essentielles au fonctionnement des écosystèmes. Elles remplissent plusieurs fonctions écosystémiques importantes, comme la décomposition, la circulation des nutriments, la création d'habitats et la fixation du carbone. Il est donc impératif de fournir des efforts pour conserver cette biodiversité cachée.

Cependant, pour mieux la préserver, il faut d'abord la connaître et avoir des informations sur sa présence et sa localisation.

Les inventaires de biodiversité couvrant une large gamme de groupes d'espèces (plantes, insectes, oiseaux, champignons, etc.) sont difficiles et coûteux. Cependant, certains habitats potentiels (Fig. 1), c'est-à-dire que l'abondance et la diversité de ces habitats dans un peuplement impliqueront une grande biodiversité dans celui-ci.

D'abord, les dendromicrohabitats (« dendro » = arbre, « microhabitat » = petit habitat) sont des habitats que l'on trouve sur les arbres, comme des cavités, des blessures de champignons ou des nids. Ces habitats sont très diversifiés et offrent des habitats pour les insectes araignés, mille-pattes, oiseaux, chauves-souris, plantes, champignons, etc.

Ensuite, le bois mort, debout ou au sol, est un habitat pour de nombreuses espèces de décomposeurs, de niches et de prédateurs. Il complète les dendromicrohabitats en jouant un rôle majeur dans le maintien d'une grande partie de la biodiversité forestière. Il sert d'abri, de ressource et de milieu propice à la croissance de plusieurs espèces de bryophytes, d'arthropodes, de champignons, de lichens, d'oiseaux et de mammifères.

Les indicateurs de biodiversité potentielle sont de précieux outils pour connaître la richesse d'un peuplement. Cependant, il faut du temps et une expertise pour les inventorier sur le terrain, d'où le besoin de développer une approche indirecte pour estimer la richesse de nos forêts à grande échelle.

Pour cartographier la biodiversité, nous nous sommes servis du LiDAR aéroporté, une technique de télédétection

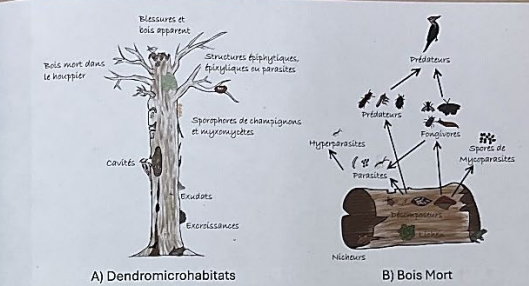


FIG. 1. ILLUSTRATION DES TYPES DE DENDROMICROHABITATS ET DE LA BIODIVERSITÉ QU'ON Y TROUVE. VOIR LE GUIDE DE POCHÉ DES DENDROMICROHABITATS POUR LA DÉFINITION DES TERMES QUI L'ARTICLE DE RAHIEH RAFIEQIAHED DANS L'ÉDITION D'AUTOMNE 2024. B. BIODIVERSITÉ DU BOIS MORT ET LA CHAÎNE ALIMENTAIRE QU'IL SOUTIEN. LES DÉCOMPOSEURS SONT DES INSECTES, INVERTÉBRÉS ET CHAMPIGNONS QUI DÉGRADENT LE BOIS MORT. LES FONGIVORES SONT DES ORGANISMES QUI SE NOURRISSENT DE CHAMPIGNONS ET LES MYCORHIZES SONT DES CHAMPIGNONS QUI VONT PARASITER D'AUTRES ESPÈCES FONGIQUES. LES PRÉDATEURS SE NOURRISSENT DES DÉCOMPOSEURS, DES FONGIVORES ET MÊME L'UN DE L'AUTRE. FINALEMENT, LES PARASITES ATTAQUENT LES FONGIVORES ET LES DÉCOMPOSEURS. EUX AUSSI ONT DES PRÉDATEURS-PARASITES QUE L'ON NOMME HYPERPARASITES.

qui envoie des points laser depuis un avion pour mesurer la structure tridimensionnelle des forêts. À partir de données d'inventaires de terrain de bois mort et de dendromicrohabitats dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean, nous avons alors créé des modèles de prédiction de ces habitats avec les données LiDAR. Cette approche indirecte nous permet d'avoir de l'information sur l'ensemble du territoire et de faire des prédictions sur de vastes étendues. En cartographiant les vieilles forêts du nord du Saguenay-Lac-Saint-Jean, on constate qu'elles ne sont pas égales en termes d'habitats. Certains endroits comportent une grande densité et diversité d'habitats importants alors que d'autres en ont très peu. Les habitats sont donc distribués de façon hétérogène dans les vieilles forêts (Fig. 2).

Les forêts riches en bois mort et en dendromicrohabitats sont les vieilles forêts avec de très hauts arbres, beaucoup de sapsins et un sous-étage dense. Leur richesse en habitats indicateurs de biodiversité potentielle indique que ces forêts sont aussi probablement riches en biodiversité.

Grâce aux données LiDAR, on peut identifier sur un large territoire et à une résolution fine où se trouvent ces forêts qui abritent de nombreux habitats favorables à la biodiversité au Saguenay-Lac-Saint-Jean. Ces connaissances pourraient guider les décisions d'aménagement forestier en priorisant les coupes dans les forêts plus pauvres en biodiversité, afin de conserver les forêts plus riches. ■

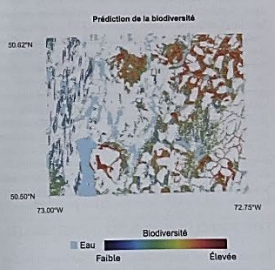


FIG. 2. CARTE DE LA BIODIVERSITÉ À PARTIR DES MODÈLES DE RÉPARTITION SPATIALE DES DENDROMICROHABITATS ET DU BOIS MORT. EN BLEU, UNE BIODIVERSITÉ QUI EST FAIBLE ET, EN ROUGE, UNE BIODIVERSITÉ ÉLEVÉE. EN BLANC SONT LES FORÊTS DE MOINS DE 100 ANS OU QUI NE SE QUALIFIENT PAS DANS LES CRITÈRES DE PRÉDICTION.

COUVERT BORÉAL / RECHERCHE

COUVERT BORÉAL / RECHERCHE

APPENDICE C – Travail de terrain, Été 2024



## LISTE DE RÉFÉRENCES

- Aakala, T., Kuuluvainen, T., Grandpré, L. D. et Gauthier, S. (2007). Trees dying standing in the northeastern boreal old-growth forests of Quebec: spatial patterns, rates, and temporal variation. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(1), 50-61. <https://doi.org/10.1139/x06-201>
- Albert, P. J. et Parisella, S. (1985). Feeding preferences of eastern spruce budworm larvae in two-choice tests with combinations of host-plant extracts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(3), 221-225. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1985.tb03522.x>
- Anderegg, W. R. L., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., Hood, S., Lichstein, J. W., Macalady, A. K., McDowell, N., Pan, Y., Raffa, K., Sala, A., Shaw, J. D., Stephenson, N. L., Tague, C. et Zeppel, M. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674-683. <https://doi.org/10.1111/nph.13477>
- Andringa, J. I., Zuo, J., Berg, M. P., Klein, R., van't Veer, J., de Geus, R., de Beaumont, M., Goudzwaard, L., van Hal, J., Broekman, R., van Logtestijn, R. S. P., Li, Y., Fujii, S., Lammers, M., Hefting, M. M., Sass-Klaassen, U. et Cornelissen, J. H. C. (2019). Combining tree species and decay stages to increase invertebrate diversity in dead wood. *Forest Ecology and Management*, 441, 80-88. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.029>
- Angers, V. A., Drapeau, P. et Bergeron, Y. (2010). Snag degradation pathways of four North American boreal tree species. *Forest Ecology and Management*, 259(3), 246-256. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.026>
- Angers, V. A., Messier, C., Beaudet, M. et Leduc, A. (2005). Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 217(2), 275-293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.06.008>
- Asbeck, T., Kozák, D., Spînu, A. P., Mikoláš, M., Zemlerová, V. et Svoboda, M. (2021). Tree-Related Microhabitats Follow Similar Patterns but are More Diverse in Primary Compared to Managed Temperate Mountain Forests. *Ecosystems*, 25(3), 712-726. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00681-1>
- Asbeck, T., Messier, C. et Bauhus, J. (2020). Retention of tree-related microhabitats is more dependent on selection of habitat trees than their spatial distribution. *European Journal of Forest Research*, 139(6), 1015-1028. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01303-6>
- Asbeck, T., Pyttel, P., Frey, J. et Bauhus, J. (2019). Predicting abundance and diversity of tree-related microhabitats in Central European montane forests

- from common forest attributes. *Forest Ecology and Management*, 432, 400-408. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.043>
- Barrette, M., Bélanger, L., De Grandpré, L. et Ruel, J.-C. (2014). Cumulative effects of chronic deer browsing and clear-cutting on regeneration processes in second-growth white spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 329, 69-78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.020>
- Bartemucci, P., Messier, C. et Canham, C. D. (2006). Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(9), 2065-2079. <https://doi.org/10.1139/x06-088>
- Basham, J. T. (1991). *Stem decay in living trees in Ontario's forests: a users' compendium / by J. T. Basham. : Fo46-14/408E - Government of Canada Publications - Canada.ca* (Information report O-X-408). Forestry Canada. <https://publications.gc.ca/site/eng/24045/publication.html>
- Basile, M., Asbeck, T., Jonker, M., Knuff, A. K., Bauhus, J., Braunisch, V., Mikusiński, G. et Storch, I. (2020). What do tree-related microhabitats tell us about the abundance of forest-dwelling bats, birds, and insects? *J. Environ. Manage.*, 264, 110401. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110401>
- Bater, C. W., Coops, N. C., Gergel, S. E., LeMay, V. et Collins, D. (2009). Estimation of standing dead tree class distributions in northwest coastal forests using lidar remote sensing. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(6), 1080-1091. <https://doi.org/10.1139/X09-030>
- Bélisle, A. C., Gauthier, S., Cyr, D., Bergeron, Y. et Morin, H. (2011). Fire regime and old-growth boreal forests in central Quebec, Canada: an ecosystem management perspective. *Silva Fennica*, 45(5). <https://doi.org/10.14214/sf.77>
- Bergeron, C., Ruel, J.-C., Elie, J.-G. et Mitchell, S. J. (2009). Root anchorage and stem strength of black spruce (*Picea mariana*) trees in regular and irregular stands. *Forestry*, 82(1), 29-41. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn035>
- Bergeron, Y. et Fenton, N. J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523. <https://doi.org/10.1139/b2012-034>
- Bergeron, Y. et Harper, K. A. (2009). Old-Growth Forests in the Canadian Boreal: the Exception Rather than the Rule? Dans C. Wirth, G. Gleixner et M. Heimann (dir.), *Old-Growth Forests: Function, Fate and Value* (p. 285-300). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_13)

- Blanchard, S. D., Jakubowski, M. K. et Kelly, M. (2011). Object-Based Image Analysis of Downed Logs in Disturbed Forested Landscapes Using Lidar. *Remote Sensing*, 3(11), 2420-2439. <https://doi.org/10.3390/rs3112420>
- Bose, A. K., Harvey, B. D. et Brais, S. (2015). Does partial harvesting promote old-growth attributes of boreal mixedwood trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) stands? *Forest Ecology and Management*, 353, 173-186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.024>
- Boucher, Y., Bouchard, M., Grondin, P. et Tardif, P. (2011). *Le registre des états de référence: intégration des connaissances sur la structure, la composition et la dynamique des paysages forestiers naturels du Québec méridional* (Mémoire de recherche forestière 161). Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction de la Recherche Forestière.
- Boucher, Y., Perrault-Hébert, M., Fournier, R., Drapeau, P. et Auger, I. (2017). Cumulative patterns of logging and fire (1940–2009): consequences on the structure of the eastern Canadian boreal forest. *Landscape Ecology*, 32(2), 361-375. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0448-9>
- Boudreault, C., Paquette, M., Fenton, N. J., Pothier, D. et Bergeron, Y. (2018). Changes in bryophytes assemblages along a chronosequence in eastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(7), 821-834. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0352>
- Brassard, B. W. et Chen, H. Y. H. (2006). Stand Structural Dynamics of North American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(2), 115-137. <https://doi.org/10.1080/07352680500348857>
- Breiman, L., Cutler, A., Liaw, A. et Wiener, M. (2024, 22 septembre). *randomForest: Breiman and Cutlers Random Forests for Classification and Regression* (version 4.7-1.2). <https://cran.r-project.org/web/packages/randomForest/index.html>
- Bujoczek, L. et Bujoczek, M. (2022). Factors influencing the diversity of deadwood, a crucial microhabitat for many rare and endangered saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 142, 109197. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109197>
- Bunce, R. G. H., Bogers, M. M. B., Evans, D., Halada, L., Jongman, R. H. G., Mucher, C. A., Bauch, B., de Blust, G., Parr, T. W. et Olsvig-Whittaker, L. (2013). The significance of habitats as indicators of biodiversity and their links to species. *Ecological Indicators*, 33, 19-25. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.014>
- Burrascano, S., de Andrade, R. B., Paillet, Y., Ódor, P., Antonini, G., Bouget, C., Campagnaro, T., Gosselin, F., Janssen, P., Persiani, A. M., Nascimbene, J.,

- Sabatini, F. M., Sitzia, T. et Blasi, C. (2018). Congruence across taxa and spatial scales: Are we asking too much of species data? *Global Ecology and Biogeography*, 27(8), 980-990. <https://doi.org/10.1111/geb.12766>
- Burrascano, S., Keeton, W. S., Sabatini, F. M. et Blasi, C. (2013). Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *Forest Ecology and Management*, 291, 458-479. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.020>
- Bütler, R., Larrieu, L., Lunde, L. F., Martin, M., Nordén, B., Reiso, S., Tremblay, J. A. et Wetherbee, R. (2024). *Field guide to Northern Tree-related microhabitats. Descriptions and size limits for their inventory in boreal and hemiboreal forests of Europe and North America*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL. <https://www.dora.lib4ri.ch/wsl/islandora/object/wsl%3A36432/>
- Bütler, R., Larrieu, L. et Martin, M. (2025). Tree-related microhabitat assemblages in boreal forests depend more on local environmental conditions and tree species than on tree size. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 40(3-4), 177-187. <https://doi.org/10.1080/02827581.2025.2497364>
- Bütler Sauvain, R., Larrieu, L., Lunde, L. F., Maxence, M., Nordén, B., Reiso, S., Tremblay, J. A. et Wetherbee, R. (2024). *Field Guide to Northern Tree-related Microhabitats: Descriptions and size limits for their inventory in boreal and hemiboreal forests of Europe and North America*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Switzerland. <https://infoscience.epfl.ch/handle/20.500.14299/207484> 2024.
- Collen, B., Pettorelli, N., Baillie, J. E. M. et Durant, S. M. (dir.). (2013). Biodiversity Monitoring and Conservation: Bridging the Gaps Between Global Commitment and Local Action. Dans *Biodiversity Monitoring and Conservation* (1<sup>re</sup> éd., p. 1-16). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781118490747.ch1>
- Couillard, P.-L., Frégeau, M., Payette, S., Grondin, P., Lavoie, M. et Laflamme, J. (2016). *Dynamique et variabilité naturelle de la pessière à mousses au nord de la région du Lac-Saint-Jean*. c. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Secteur des forêts, Direction des inventaires forestiers,. <https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/dynamique-variabilite-naturelle-pessiere-mousses-nord-lac-saint-jean/>
- Curtis, P. G., Slay, C. M., Harris, N. L., Tyukavina, A. et Hansen, M. C. (2018). Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361(6407), 1108-1111. <https://doi.org/10.1126/science.aau3445>
- Cyr, D., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2007). Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern

- Canada. *Landscape Ecology*, 22(9), 1325-1339.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-007-9109-3>
- De Grandpré, L., Waldron, K., Bouchard, M., Gauthier, S., Beaudet, M., Ruel, J.-C., Hébert, C. et Kneeshaw, D. D. (2018). Incorporating Insect and Wind Disturbances in a Natural Disturbance-Based Management Framework for the Boreal Forest. *Forests*, 9(8), 471. <https://doi.org/10.3390/f9080471>
- Desponts, M., Brunet, G., Bélanger, L. et Bouchard, M. (2004). The eastern boreal old-growth balsam fir forest: a distinct ecosystem. *Canadian Journal of Botany*, 82(6), 830-849. <https://doi.org/10.1139/b04-063>
- Dietenberger, S., Mueller, M. M., Stöcker, B., Dubois, C., Arlaud, H., Adam, M., Hese, S., Meyer, H. et Thiel, C. (2025). Accurate Mapping of Downed Deadwood in a Dense Deciduous Forest Using UAV-SfM Data and Deep Learning. *Remote Sensing*, 17(9), 1610. <https://doi.org/10.3390/rs17091610>
- Draveau, M. et Desrochers, A. (2001). *Le bois mort et la faune vertébrée - État des connaissances au Québec* (DEF-0199). Ministère des Ressources naturelles, Direction de l'environnement forestier.
- Drobyshev, I., Simard, M., Bergeron, Y. et Hofgaard, A. (2010). Does Soil Organic Layer Thickness Affect Climate–Growth Relationships in the Black Spruce Boreal Ecosystem? *Ecosystems*, 13(4), 556-574.  
<https://doi.org/10.1007/s10021-010-9340-7>
- Ehbrecht, M., Seidel, D., Annighöfer, P., Kreft, H., Köhler, M., Zemp, D. C., Puettmann, K., Nilus, R., Babweteera, F., Willim, K., Stiers, M., Soto, D., Boehmer, H. J., Fisichelli, N., Burnett, M., Juday, G., Stephens, S. L. et Ammer, C. (2021). Global patterns and climatic controls of forest structural complexity. *Nature Communications*, 12, 519. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20767-z>
- Fenton, N. J., Imbeau, L., Work, T., Jacobs, J., Bescond, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y. (2013). Lessons learned from 12 years of ecological research on partial cuts in black spruce forests of northwestern Québec. *The Forestry Chronicle*, 89(03), 350-359. <https://doi.org/10.5558/tfc2013-065>
- Fraixedas, S., Lindén, A., Piha, M., Cabeza, M., Gregory, R. et Lehtikoinen, A. (2020). A state-of-the-art review on birds as indicators of biodiversity: Advances, challenges, and future directions. *Ecological Indicators*, 118, 106728. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106728>
- Franc, N. et Götmark, F. (2008). Openness in management: Hands-off vs partial cutting in conservation forests, and the response of beetles. *Biological Conservation*, 141(9), 2310-2321.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.023>

- Franklin, J. F., Spies, T. A., Pelt, R. V., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. C., Bible, K. et Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1), 399-423. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z. et Schepaschenko, D. G. (2015a). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819-822.
- Gauthier, S., Boucher, D., Morissette, J. et De Grandpré, L. (2010). Fifty-seven years of composition change in the eastern boreal forest of Canada. *Journal of Vegetation Science*, 21(4), 772-785. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01186.x>
- Gauthier, S., Raulier, F., Ouzennou, H. et Saucier, J.-P. (2015b). Strategic analysis of forest vulnerability to risk related to fire: an example from the coniferous boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(5), 553-565. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0125>
- Genuer, R., Poggi, J.-M. et Tuleau-Malot, C. (2022, 15 décembre). *VSURF: Variable Selection Using Random Forests* (version 1.2.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/VSURF/index.html>
- Goodbody, T. R. H., Coops, N. C., Luther, J. E., Tompalski, P., Mulverhill, C., Frizzle, C., Fournier, R., Furze, S. et Herniman, S. (2021). Airborne laser scanning for quantifying criteria and indicators of sustainable forest management in Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(7), 972-985. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0424>
- Gray, A. N., Spies, T. A. et Pabst, R. J. (2012). Canopy gaps affect long-term patterns of tree growth and mortality in mature and old-growth forests in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management*, 281, 111-120. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.035>
- Guindon, L., Manka, F., Correia, D. L. P., Villemaire, P., Smiley, B., Bernier, P., Gauthier, S., Beaudoin, A., Boucher, J. et Boulanger, Y. (2024). A new approach for spatializing the Canadian National Forest Inventory (SCANFI) using Landsat dense time series. *Canadian Journal of Forest Research*, 54(7), 793-815. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2023-0118>
- Guindon, L., Villemaire, P., Correia, D. L. P., Manka, F., Lacarte, S. et Smiley, B. (2023). *SCANFI: Spatialized Canadian National Forest Inventory data product*. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, Quebec, Canada.

<https://doi.org/https://doi.org/10.23687/18e6a919-53fd-41ce-b4e2-44a9707c52dc>

- Gustafsson, L., Appelgren, L., Jonsson, F., Nordin, U., Persson, A. A. et Weslien, J.-O. (2004). High occurrence of red-listed bryophytes and lichens in mature managed forests in boreal Sweden. *Basic and Applied Ecology*, 5(2), 123-129. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00223>
- Hagemann, U., Moroni, M. T., Gleißner, J. et Makeschin, F. (2010). Accumulation and Preservation of Dead Wood upon Burial by Bryophytes. *Ecosystems*, 13(4), 600-611. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9343-4>
- Harper, K., Boudreault, C., DeGrandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2003). Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews*, 11(S1), S79-S98. <https://doi.org/10.1139/a03-013>
- Hély, C., Bergeron, Y. et Flannigan, M. D. (2000). Coarse woody debris in the southeastern Canadian boreal forest: composition and load variations in relation to stand replacement. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(5), 674-687. <https://doi.org/10.1139/x99-256>
- Hofgaard, A. (1993). Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4(5), 601-608. <https://doi.org/10.2307/3236125>
- Houndode, D. J., Krause, C. et Morin, H. (2021). Predicting balsam fir mortality in boreal stands affected by spruce budworm. *Forest Ecology and Management*, 496, 119408. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119408>
- Jardon, Y., Morin, H. et Dutilleul, P. (2003). Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10), 1947-1961. <https://doi.org/10.1139/x03-108>
- Jeronimo, S. M. A., Kane, V. R., Churchill, D. J., McGaughey, R. J. et Franklin, J. F. (2018). Applying LiDAR Individual Tree Detection to Management of Structurally Diverse Forest Landscapes. *Journal of Forestry*, 116(4), 336-346. <https://doi.org/10.1093/jofore/fvy023>
- Jutras-Perreault, M.-C., Gobakken, T., Næsset, E. et Ørka, H. O. (2023a). Comparison of Different Remotely Sensed Data Sources for Detection of Presence of Standing Dead Trees Using a Tree-Based Approach. *Remote Sensing*, 15(9), 2223. <https://doi.org/10.3390/rs15092223>
- Jutras-Perreault, M.-C., Næsset, E., Gobakken, T. et Ørka, H. O. (2023b). Detecting the presence of standing dead trees using airborne laser scanning and

- optical data. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 38(4), 208-220.  
<https://doi.org/10.1080/02827581.2023.2211807>
- Kane, V. R., Bakker, J. D., McGaughey, R. J., Lutz, J. A., Gersonde, R. F. et Franklin, J. F. (2010). Examining conifer canopy structural complexity across forest ages and elevations with LiDAR data. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(4), 774-787. <https://doi.org/10.1139/X10-064>
- Kane, V. R., North, M. P., Lutz, J. A., Churchill, D. J., Roberts, S. L., Smith, D. F., McGaughey, R. J., Kane, J. T. et Brooks, M. L. (2014). Assessing fire effects on forest spatial structure using a fusion of Landsat and airborne LiDAR data in Yosemite National Park. *Remote Sensing of Environment*, 151, 89-101. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.07.041>
- Kim, Y., Yang, Z., Cohen, W. B., Pflugmacher, D., Lauver, C. L. et Vankat, J. L. (2009). Distinguishing between live and dead standing tree biomass on the North Rim of Grand Canyon National Park, USA using small-footprint lidar data. *Remote Sensing of Environment*, 113(11), 2499-2510. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.07.010>
- Kõrkjas, M., Remm, L. et Lõhmus, A. (2021a). Development rates and persistence of the microhabitats initiated by disease and injuries in live trees: A review. *Forest Ecology and Management*, 482, 118833. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118833>
- Kõrkjas, M., Remm, L. et Lõhmus, A. (2021b). Tree-related microhabitats on live *Populus tremula* and *Picea abies* in relation to tree age, diameter, and stand factors in Estonia. *European Journal of Forest Research*, 140(5), 1227-1241. <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01396-7>
- Kozák, D., Svitok, M., Wiezik, M., Mikoláš, M., Thorn, S., Buechling, A., Hofmeister, J., Matula, R., Trotsiuk, V., Bače, R., Begovič, K., Čada, V., Dušátko, M., Frankovič, M., Horák, J., Janda, P., Kameniar, O., Nagel, T. A., Pettit, J. L., ... Svoboda, M. (2020). Historical Disturbances Determine Current Taxonomic, Functional and Phylogenetic Diversity of Saproxylic Beetle Communities in Temperate Primary Forests. *Ecosystems*, 24(1), 37-55. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00502-x>
- Kozák, D., Svitok, M., Zemlerová, V., Mikoláš, M., Lachat, T., Larrieu, L., Paillet, Y., Buechling, A., Bače, R., Keeton, W. S., Vítková, L., Begovič, K., Čada, V., Dušátko, M., Ferenčík, M., Frankovič, M., Gloor, R., Hofmeister, J., Janda, P., ... Svoboda, M. (2023). Importance of conserving large and old trees to continuity of tree-related microhabitats. *Conservation Biology*, 37(3), e14066. <https://doi.org/10.1111/cobi.14066>

- Kuuluvainen, T. (2002). Natural Variability of Forests as a Reference for Restoring and Managing Biological Diversity in Boreal Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36. <https://doi.org/10.14214/sf.552>
- Kuuluvainen, T. et Gauthier, S. (2018). Young and old forest in the boreal: critical stages of ecosystem dynamics and management under global change. *Forest Ecosystems*, 5(1), 26. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0142-2>
- Lang, Y., Perrault, G. et Dion, C. (2015). *Les chicots, plus de vie qu'il n'y paraît: conservation des chicots et des arbres sénescents pour la faune*. Regroupement QuébecOiseaux.
- Larrieu, L. et Cabanettes, A. (2012). Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech–fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1433-1445. <https://doi.org/10.1139/x2012-077>
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Courbaud, B., Goulard, M., Heintz, W., Kozák, D., Kraus, D., Lachat, T., Ladet, S., Müller, J., Paillet, Y., Schuck, A., Stillhard, J. et Svoboda, M. (2021). Co-occurrence patterns of tree-related microhabitats: A method to simplify routine monitoring. *Ecological Indicators*, 127, 107757. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107757>
- Larrieu, L., Courbaud, B., Drénou, C., Goulard, M., Büttler, R., Kozák, D., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Müller, J., Paillet, Y., Schuck, A., Stillhard, J., Svoboda, M. et Vandekerkhove, K. (2022). Perspectives: Key factors determining the presence of Tree-related Microhabitats: A synthesis of potential factors at site, stand and tree scales, with perspectives for further research. *Forest Ecology and Management*, 515, 120235. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120235>
- Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Büttler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A. K., Regnery, B. et Vandekerkhove, K. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*, 84, 194-207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>
- Lim, K., Treitz, P., Wulder, M., St-Onge, B. et Flood, M. (2003). LiDAR remote sensing of forest structure. *Progress in Physical Geography: Earth & Environment*, 27(1), 88-106. <https://doi.org/10.1191/0309133303pp360ra>
- Löfroth, T., Birkemoe, T., Shorohova, E., Dynesius, M., Fenton, N. J., Drapeau, P. et Tremblay, J. A. (2023). Deadwood Biodiversity. Dans M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier et Y. Bergeron (dir.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (p. 167-189). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_6)

- Lorimer, C. G. et Frelich, L. E. (1989). A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(5), 651-663. <https://doi.org/10.1139/x89-102>
- Majdi, N., Traunspurger, W., Garrigue, J. et Larrieu, L. (2025). Tree-related microhabitats harbor distinct micro-invertebrate communities and support complex food webs. *Oecologia*, 207(9), 148. <https://doi.org/10.1007/s00442-025-05774-5>
- Maleki, K., Lafleur, B., Harvey, B. D., Mazerolle, M. J. et Fenton, N. J. (2020). Changes in Deadwood and Understory Vegetation 12 Years after Partial and Clearcut Harvesting in Mixedwood Stands of Western Quebec, Canada. *Forest Science*, 66(3), 337-350. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxz087>
- Martin, M., Cerrejón, C. et Valeria, O. (2021a). Complementary airborne LiDAR and satellite indices are reliable predictors of disturbance-induced structural diversity in mixed old-growth forest landscapes. *Remote Sensing of Environment*, 267, 112746. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2021.112746>
- Martin, M., Fenton, N. J. et Morin, H. (2021b). Tree-related microhabitats and deadwood dynamics form a diverse and constantly changing mosaic of habitats in boreal old-growth forests. *Ecological Indicators*, 128, 107813. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107813>
- Martin, M., Fenton, N. et Morin, H. (2018). Structural diversity and dynamics of boreal old-growth forests case study in Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 422, 125-136. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.007>
- Martin, M., Girona, M. M. et Morin, H. (2020a). Driving factors of conifer regeneration dynamics in eastern Canadian boreal old-growth forests. *PLOS ONE*, 15(7), e0230221. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230221>
- Martin, M., Krause, C., Fenton, N. J. et Morin, H. (2020b). Unveiling the Diversity of Tree Growth Patterns in Boreal Old-Growth Forests Reveals the Richness of Their Dynamics. *Forests*, 11(3), 252. <https://doi.org/10.3390/f11030252>
- Martin, M., Krause, C. et Morin, H. (2021c). Linking radial growth patterns and moderate-severity disturbance dynamics in boreal old-growth forests driven by recurrent insect outbreaks: A tale of opportunities, successes, and failures. *Ecology and Evolution*, 11(1), 566-586. <https://doi.org/10.1002/ece3.7080>
- Martin, M., Morin, H. et Fenton, N. J. (2019). Secondary disturbances of low and moderate severity drive the dynamics of eastern Canadian boreal old-growth forests. *Annals of Forest Science*, 76(108). <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0891-2>

- Martin, M., Paillet, Y., Larrieu, L., Kern, C. C., Raymond, P., Drapeau, P. et Fenton, N. J. (2022). Tree-Related Microhabitats Are Promising Yet Underused Tools for Biodiversity and Nature Conservation: A Systematic Review for International Perspectives. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/ffgc.2022.818474>
- Martin, M., Raymond, P. et Boucher, Y. (2021d). Influence of individual tree characteristics, spatial structure and logging history on tree-related microhabitat occurrence in North American hardwood forests. *Forest Ecosystems*, 8(1), 27. <https://doi.org/10.1186/s40663-021-00305-z>
- Martin, M., Shorohova, E. et Fenton, N. J. (2023). Embracing the Complexity and the Richness of Boreal Old-Growth Forests: A Further Step Toward Their Ecosystem Management. Dans M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier et Y. Bergeron (dir.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (p. 191-218). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_7)
- Martin, M. et Valeria, O. (2022). "Old" is not precise enough: Airborne laser scanning reveals age-related structural diversity within old-growth forests. *Remote Sensing of Environment*, 278, 113098. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2022.113098>
- Mayer, M. et Stando, A. (2025, 19 janvier). *shapviz: SHAP Visualizations* (version 0.9.7). <https://cran.r-project.org/web/packages/shapviz/index.html>
- Messaoud, Y., Bergeron, Y. et Leduc, A. (2007). Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 90-102. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00277.x>
- [MFFP] Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Norme de stratification écoforestière. Gouvernement du Québec. 2008.
- [MFFP] Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2020). *Bilan quinquennal de l'aménagement durable des forêts 2013-2018*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. <https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/bilan-amenagement-durable-forets-2013-2018/>
- Michel, A. K. et Winter, S. (2009). Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. *Forest Ecology and Management*, 257(6), 1453-1464. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.027>
- Mollicone, D., Eva, H. D. et Achard, F. (2006). Human role in Russian wild fires. *Nature*, 440(7083), 436-437. <https://doi.org/10.1038/440436a>

- Moroni, M., Morris, D., Shaw, C., Stokland, J., Harmon, M., Fenton, N., Merganicova, K., Merganič, J., Okabe, K. et Hagemann, U. (2015). Buried Wood: A Common Yet Poorly Documented Form of Deadwood. *Ecosystems*, 18, 605-628. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9850-4>
- [MRNF] Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts. (2023). *Plans d'aménagement forestier intégré tactiques (PAFIT); Région du Saguenay-Lac-Saint-jean*. Gouvernement du Québec.
- [MRNF] Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts. (2025). *Carte écoforestière à jour, STATIONS\_FOR\_PEE\_ORI\_, dans Données Québec, 2017, mis à jour le 06 mai 2025*. <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/carte-ecoforestiere-avec-perturbations>
- Müller, J., Ulyshen, M., Seibold, S., Cadotte, M., Chao, A., Bäessler, C., Vogel, S., Hagge, J., Weiß, I., Baldrian, P., Tláškal, V. et Thorn, S. (2020). Primary determinants of communities in deadwood vary among taxa but are regionally consistent. *Oikos*, 129(10), 1579-1588. <https://doi.org/10.1111/oik.07335>
- Niemelä, J. (2000). Biodiversity monitoring for decision-making. *Annales Zoologici Fennici*, 37(4), 307-317.
- Nordén, B., Götmark, F., Ryberg, M., Paltto, H. et Allmér, J. (2008). Partial cutting reduces species richness of fungi on woody debris in oak-rich forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(7), 1807-1816. <https://doi.org/10.1139/X08-031>
- Opoku-Nyame, J., Leduc, A. et Fenton, N. J. (2021). Bryophyte Conservation in Managed Boreal Landscapes: Fourteen-Year Impacts of Partial Cuts on Epixylic Bryophytes. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.674887>
- Paillet, Y., Archaux, F., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F. et Guilbert, E. (2017). Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 389, 176-186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.12.014>
- Paillet, Y., Coutadeur, P., Vuidot, A., Archaux, F. et Gosselin, F. (2015). Strong observer effect on tree microhabitats inventories: A case study in a French lowland forest. *Ecological Indicators*, 49, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.08.023>
- Paillet, Y., Debaive, N., Archaux, F., Cateau, E., Gilg, O. et Guilbert, E. (2019). Nothing else matters? Tree diameter and living status have more effects than biogeoclimatic context on microhabitat number and occurrence: An analysis

- in French forest reserves. *PLOS ONE*, 14(5), e0216500.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216500>
- Parisi, F., D'Amico, G., Vangi, E., Chirici, G., Francini, S., Coccozza, C., Giannetti, F., Londi, G., Nocentini, S., Borghi, C. et Travaglini, D. (2024). Tree-Related Microhabitats and Multi-Taxon Biodiversity Quantification Exploiting ALS Data. *Forests*, 15(4), 660. <https://doi.org/10.3390/f15040660>
- Parker, G. G. et Russ, M. E. (2004). The canopy surface and stand development: assessing forest canopy structure and complexity with near-surface altimetry. *Forest Ecology and Management*, 189(1-3), 307-315.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.09.001>
- Pebesma, E., Sumner, M., Racine, E., Fantini, A., Blodgett, D. et Dyba, K. (2025, 1<sup>er</sup> février). *stars: Spatiotemporal Arrays, Raster and Vector Data Cubes* (version 0.6-8). <https://cran.r-project.org/web/packages/stars/index.html>
- Pesonen, A., Maltamo, M., Eerikäinen, K. et Packalèn, P. (2008). Airborne laser scanning-based prediction of coarse woody debris volumes in a conservation area. *Forest Ecology and Management*, 255(8), 3288-3296.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.017>
- Petrou, Z. I., Manakos, I. et Stathaki, T. (2015). Remote sensing for biodiversity monitoring: a review of methods for biodiversity indicator extraction and assessment of progress towards international targets. *Biodiversity and Conservation*, 24(10), 2333-2363. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0947-z>
- Pham, A. T., Grandpré, L. D., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2004). Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 353-364.  
<https://doi.org/10.1139/x03-265>
- Piñeiro, G., Perelman, S., Guerschman, J. P. et Paruelo, J. M. (2008). How to evaluate models: Observed vs. predicted or predicted vs. observed? *Ecological Modelling*, 216(3), 316-322.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.05.006>
- Potapov, P., Yaroshenko, A., Turubanova, S., Dubinin, M., Laestadius, L., Thies, C., Aksenov, D., Egorov, A., Yesipova, Y., Glushkov, I., Karpachevskiy, M., Kostikova, A., Manisha, A., Tsybikova, E. et Zhuravleva, I. (2008). Mapping the World's Intact Forest Landscapes by Remote Sensing. *Ecology and Society*, 13(2).  
<https://www.jstor.org.proxy.cegepat.qc.ca:2048/stable/26267984>
- Pothier, D. et Savard, F. Actualisation des tables de production pour les principales espèces forestières du Québec. Ministère des ressources naturelles du Québec. Forêt-Québec. 1998.

- Poulin, J.-F., Villard, M.-A., Edman, M., Goulet, P. J. et Eriksson, A.-M. (2008). Thresholds in nesting habitat requirements of an old forest specialist, the Brown Creeper (*Certhia americana*), as conservation targets. *Biological Conservation*, 141(4), 1129-1137. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.02.012>
- Přivětivý, T., Adam, D. et Vrška, T. (2018). Decay dynamics of *Abies alba* and *Picea abies* deadwood in relation to environmental conditions. *Forest Ecology and Management*, 427, 250-259. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.008>
- Przepióra, F. et Ciach, M. (2023). Profile of tree-related microhabitats in the primeval Białowieża Forest: A benchmark for temperate woodlands. *Science of The Total Environment*, 905, 167273. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.167273>
- Przepióra, F. et Ciach, M. (2025). Bark beetles as ecosystem engineers: triggered tree mortality rearranges the assemblage of Tree-related Microhabitats in old-growth coniferous forest. *Forest Ecology and Management*, 596, 123084. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.123084>
- Przepióra, F., Lewandowski, P. et Ciach, M. (2025). Spatial distribution of tree-related microhabitats in a primeval mountain forest: From natural patterns to landscape planning and forest management recommendations. *Science of The Total Environment*, 960, 178319. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.178319>
- R Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (version 4.4.1). R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Renvall, P. (1995). Community structure and dynamics of wood-rotting basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*, 35, 1-35.
- Rheault, H., Bélanger, L., Grondin, P., Ouimet, R., Hébert, C. et Dussault, C. (2009). Stand composition and structure as indicators of epixylic diversity in old-growth boreal forests. *Écoscience*, 16(2), 183-196. <https://doi.org/10.2980/16-2-3216>
- Rossi, S. et Morin, H. (2011). Demography and spatial dynamics in balsam fir stands after a spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(5), 1112-1120. <https://doi.org/10.1139/x11-037>
- Rossi, S., Morin, H., Gionest, F. et Laprise, D. (2013). Spatially explicit structure of natural stands dominated by black spruce. *Silva Fennica*, 47(3). [https://www.silvafennica.fi/article/973/keyword/boreal+forest#h1\\_4](https://www.silvafennica.fi/article/973/keyword/boreal+forest#h1_4)

- Ruel, J.-C., Meunier, S., Quine, C. P. et Suarez, J. (2000). Estimating windthrow risk in balsam fir stands with the *Forest Gales* model. *The Forestry Chronicle*, 76(2), 329-337. <https://doi.org/10.5558/tfc76329-2>
- Russell, M. B. et Weiskittel, A. R. (2012). Assessing and modeling snag survival and decay dynamics for the primary species in the Acadian forest of Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 284, 230-240. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.08.004>
- Sabatini, F., Burrascano, S. et Blasi, C. (2010). Niche heterogeneity and old-growth conservation value. *Italia Forestale e Montana*, 65, 621-636. <https://doi.org/10.4129/ifm.2010.5.10>
- Santaniello, F., Line, D. B., Ranius, T., Rudolphi, J., Widenfalk, O. et Weslien, J. (2016). Effects of partial cutting on logging productivity, economic returns and dead wood in boreal pine forest. *Forest Ecology and Management*, 365, 152-158. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.033>
- Santopuoli, G., Di Febbraro, M., Alvites, C., Balsi, M., Marchetti, M. et Lasserre, B. (2019). ALS data for detecting habitat trees in a multi-layered mediterranean forest. *TRENDS IN EARTH OBSERVATION*, 1, 69-72.
- Santopuoli, G., Di Febbraro, M., Maesano, M., Balsi, M., Marchetti, M. et Lasserre, B. (2020). Machine Learning Algorithms to Predict Tree-Related Microhabitats using Airborne Laser Scanning. *Remote Sensing*, 12(13), 2142. <https://doi.org/10.3390/rs12132142>
- Saucier, J.-P., Bergeron, J.-F., Grondin, P. et Robitaille, A. (1998). *Les régions écologiques du Québec méridional: un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le Ministère des Ressources Naturelles.*, Supplément, 1-12.
- Saucier, J.-P., Grondin, P., Robitaille, A., Gosselin, J., Morneau, C., Richard, P. J. H., Brison, J., Sirois, L., Leduc, A., Morin, H., Thiffault, É., Gauthier, S. et Payette, S. (2009). Écologie forestière. Dans *Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Manuel de foresterie* (2<sup>e</sup> éd., p. 165-316). Éditions MultiMondes.
- Schiegg, K. (2000). Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Écoscience*, 7(3), 290-298. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682598>
- Shannon, C. E. et Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication* (The University of Illinois Press, Urbana).
- Shorohova, E. et Kapitsa, E. (2014). Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European

- boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 315, 173-184.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.025>
- Shorohova, E., Kneeshaw, D., Kuuluvainen, T. et Gauthier, S. (2011). Variability and dynamics of old-growth forests in the circumboreal zone: implications for conservation, restoration and management. *Silva Fennica*, 45(5).  
<https://doi.org/10.14214/sf.72>
- Speiser, J. L., Miller, M. E., Tooze, J. et Ip, E. (2019). A comparison of random forest variable selection methods for classification prediction modeling. *Expert Systems with Applications*, 134, 93-101.  
<https://doi.org/10.1016/j.eswa.2019.05.028>
- Stokland, J., Sitonen, J. et Jonsson, B. (2012). *Biodiversity in Deadwood*. Cambridge University Press.
- Sturtevant, B. R., Bissonette, J. A., Long, J. N. et Roberts, D. W. (1997). Coarse Woody Debris as a Function of Age, Stand Structure, and Disturbance in Boreal Newfoundland. *Ecological Applications*, 7(2), 702-712.  
[https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007%5B0702:CWDAAF%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007%5B0702:CWDAAF%5D2.0.CO;2)
- Taylor, S. L. et MacLean, D. A. (2007). Dead wood dynamics in declining balsam fir and spruce stands in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(4), 750-762. <https://doi.org/10.1139/X06-272>
- Thomas, J. W., Anderson, R. G., Master, C. et Bull, E. L. (1979). *Wildlife Habitats in Managed Forests: The Blue Mountains of Oregon and Washington*. United States Department of Agriculture, Forest Service, Agricultural Handbook.
- Thompson, I. D. (2006). Monitoring of Biodiversity Indicators in Boreal Forests: a Need for Improved Focus. *Environmental Monitoring and Assessment*, 121(1), 263-273. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-9119-z>
- Tikkanen, O.-P., Martikainen, P., Hyvärinen, E., Junninen, K. et Kouki, J. (2006). *Red-listed boreal forest species of Finland: associations with forest structure, tree species, and decaying wood*.
- Tikkanen, O.-P., Punttila, P. et Heikkilä, R. (2009). Species–area relationships of red-listed species in old boreal forests: a large-scale data analysis. *Diversity and Distributions*, 15(5), 852-862. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00590.x>
- Ulanova, N. G. (2000). The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 135(1), 155-167.  
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00307-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00307-8)

- Van Wagner, C. E. (1968). The Line Intersect Method in Forest Fuel Sampling. *Forest Science*, 14(1), 20-26. <https://doi.org/10.1093/forestscience/14.1.20>
- Vanderwel, M. C., Malcolm, J. R., Smith, S. M. et Islam, N. (2006). Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 225(1), 190-199. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.051>
- Viereck, L. A. (1983). The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. Dans *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems* (p. 201-220). John Wiley & Sons. <https://www.frames.gov/catalog/1928>
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F. et Gosselin, F. (2011). Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*, 144(1), 441-450. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.030>
- Weis, W., Gruber, A., Huber, C. et Göttlein, A. (2009). Element concentrations and storage in the aboveground biomass of limed and unlimed Norway spruce trees at Höglwald. *European Journal of Forest Research - EUR J FOR RES*, 128, 437-445. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0291-5>
- Wells, R. W., Lertzman, K. P. et Saunders, S. C. (1998). Old-Growth Definitions for the Forests of British Columbia, Canada. *Natural Areas Journal*, 18(4), 279-292.
- White, J., Tompalski, P., Vastaranta, M., Wulder, M., Saarinen, N., Stepper, C. et Coops, N. (2017, 15 décembre). *A model development and application guide for generating an enhanced forest inventory using airborne laser scanning data and an area-based approach* (Information Report FI-X018) [Guide]. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Canadian Wood Fibre Center. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.26770.96964>
- Winter, S. et Möller, G. C. (2008). Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 255(3), 1251-1261. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.029>
- Wirth, C., Gleixner, G. et Heimann, M. (2009). *Old-Growth Forests: Function, Fate and Value* (vol. 207). Springer International Publishing.
- Wulder, M. A., Bater, C. W., Coops, N. C., Hilker, T. et White, J. C. (2008). The role of LiDAR in sustainable forest management. *The Forestry Chronicle*, 84(6), 807-826. <https://doi.org/10.5558/tfc84807-6>
- Yamazaki, D., Ikeshima, D., Sosa, J., Bates, P. D., Allen, G. H. et Pavelsky, T. M. (2019). MERIT Hydro: A High-Resolution Global Hydrography Map Based on

Latest Topography Dataset. *Water Resources Research*, 55(6), 5053-5073.  
<https://doi.org/10.1029/2019WR024873>

- Yrttimaa, T., Saarinen, N., Luoma, V., Tanhuanpää, T., Kankare, V., Liang, X., Hyypä, J., Holopainen, M. et Vastaranta, M. (2019). Detecting and characterizing downed dead wood using terrestrial laser scanning. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 151, 76-90.  
<https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2019.03.007>
- Zadbagher, E., Marangoz, A. et Becek, K. (2023). Characterizing and estimating forest structure using active remote sensing: An overview. *Advanced Remote sensing*, 3(1), 38-46.
- Zeller, L., Baumann, C., Gonin, P., Heidrich, L., Keye, C., Konrad, F., Larrieu, L., Meyer, P., Sennhenn-Reulen, H., Müller, J., Schall, P. et Ammer, C. (2022). Index of biodiversity potential (IBP) versus direct species monitoring in temperate forests. *Ecological Indicators*, 136(108692).  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108692>
- Zeller, L., Förster, A., Keye, C., Meyer, P., Roschak, C. et Ammer, C. (2023). What does literature tell us about the relationship between forest structural attributes and species richness in temperate forests? – A review. *Ecological Indicators*, 153, 110383. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110383>
- Zemlerová, V., Kozák, D., Mikoláš, M., Svitok, M., Bače, R., Smyčková, M., Buechling, A., Martin, M., Larrieu, L., Paillet, Y., Roibu, C.-C., Petritan, I. C., Čada, V., Ferencík, M., Frankovič, M., Gloor, R., Hofmeister, J., Janda, P., Kameniar, O., ... Svoboda, M. (2023). Natural Disturbances are Essential Determinants of Tree-Related Microhabitat Availability in Temperate Forests. *Ecosystems*, 26(6), 1260-1274. <https://doi.org/10.1007/s10021-023-00830-8>
- Zhang, W., Hu, B., Woods, M. et Brown, G. (2017). Characterizing Forest Succession Stages for Wildlife Habitat Assessment Using Multispectral Airborne Imagery. *Forests*, 8(7), 234. <https://doi.org/10.3390/f8070234>