



# 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 l'auteur 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'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

UTILISER LA TÉLÉDÉTECTION POUR PRÉDIRE L'ABONDANCE ET LA  
DIVERSITÉ DU BOIS MORT ET DES DENDROMICROHABITATS DANS LES  
VIEILLES FORÊTS BORÉALES MIXTES DU QUÉBEC

Mémoire par article  
présenté  
comme exigence partielle  
de la maîtrise en écologie et aménagement des écosystèmes forestiers

Par  
Lucas Chambon

Mai 2026

© Lucas Chambon, 2026

## REMERCIEMENTS

Ce mémoire vient clore un parcours de six années d'études supérieures. Années pendant lesquelles j'ai rencontré une multitude de personnes au cours des cinq formations que j'ai suivies et des trois stages que j'ai effectués. Alors je tenais tout d'abord à remercier, toutes celles et ceux avec qui j'ai partagé rires et sourires. Il y aurait ici bien trop de noms à citer, et la vie se faisant, je n'ai pas su garder contact avec vous tous. Sachez cependant que tous ces doux souvenirs, partagés à Chambéry, à Aurillac, à Lipsi ou encore à Samos, à Montpellier, à Mantet, à Rouyn-Noranda ou encore à Duparquet, resteront gravés en ma mémoire. Cette nostalgie m'a guidé dans mon chemin, me permettant, enfin, de bifurquer sur le prochain.

J'aimerais ensuite remercier ma petite famille dont je suis le chanceux petit dernier. Chanceux d'avoir une famille aimante dont je suis fier et qui m'a permis de devenir la personne que je suis aujourd'hui. Mes parents, au soutien indéfectible, en chaque circonstance, qui m'ont épaulé à chaque instant pour me permettre de réaliser mes études dans les meilleures conditions. Mes deux grands frères, dont l'amour fraternel, prude, mais intense, m'a inspiré et forgé depuis l'enfance et au travers des longues périodes passées sans s'entrevoir.

Ces deux années, expatriées de mon Auvergne natale, ont aussi vu leurs lots de hauts et de moins hauts. Heureusement, j'ai pu compter sur toute la générosité de ces Abitibiens et Abitibiennes qui ont marqué mon passage et envers qui j'éprouverais éternellement une profonde reconnaissance pour avoir fait de moi, comme certains aiment le dire « leur français d'adoption ». Alors à mon grand chum Toby, mais aussi à Sébastien, mon « coach » et ami, à Manik mon chum de roll, à Mario, à Pascal et à tous mes partenaires de JJB ou de Muay Thaï, mais encore à Gwendoline, Oli ou Phil et tous les actifs du club d'escalade, et enfin à André au Sport Ex, je vous dis merci pour votre générosité, votre accueil et pour m'avoir permis de passer du bon temps avec vous. Alors, à la prochaine et en attendant, prenez bien soin de vous.

Je pense aussi aux deux stagiaires qui m'ont accompagné sur le terrain, Yann et Sébastien, qui malgré leur cauchemar partagé d'avoir passé un été dans les nuées

de maringouins et de chenilles, ont su tenir bon et me permettre de récolter toutes mes données. Enfin, je pense à la promotion de la FERLD en 2025 et Juliette ma fidèle copine de tous les jours, à celle de 2024 et Matéo mon fidèle copain de pêche, à Abraham mon fidèle copain de kiff, et enfin à toutes celles et ceux qui m'ont aussi accompagné pendant ces deux ans que ce soit à l'UQAT ou dans la vie, je n'oublierai pas et me remémore souvent les bons moments passés, merci d'avoir été là.

J'aimerais également remercier tous ces amis que j'ai laissés derrière moi en partant si longtemps si loin. Tous ces amis pour qui je ne savais pas ceux que le vent du temps allait emporter. Ces amis pour qui être loin des yeux ne veut pas dire loin du cœur et pour qui l'amitié est un être réservé, mais sincère. Thomas, Théo et toute ma gang aurillacoise, Maël, Romane, Joubes et toute ma gang altiligérienne et associés, j'ai hâte de pouvoir rattraper avec vous, un peu du temps que j'ai choisi de laisser filer.

Comme toujours, je remercie encore mon directeur de recherche, Maxence Martin dont je ne peux que souligner la qualité de sa direction qui m'a permis de réaliser ces recherches dans le meilleur des environnements de travail. Merci de m'avoir rendu la recherche en écologie forestière intéressante, humaine et concrète. Merci aussi de la générosité et de la compréhension que tu as su apporter tout au long de ma maîtrise.

Je remercie aussi toutes les personnes qui ont donné leur temps et leur énergie sans qui ce projet n'aurait pas pu aboutir. Mes co-directeurs Osvaldo Valeria et Patricia Raymond qui sont là depuis le début à me faire des remarques et suggestions pour peaufiner ces recherches. Yvan Poirier, ainsi que Marie-Robin à l'été 2024, qui m'ont permis de réaliser toutes mes campagnes de terrain à la FERLD dans les meilleures conditions. Mélissande Nagati qui m'a aidé à la publication de deux articles de vulgarisation dans le Couvert Boréal. Laura Stevanin, pour tout son temps à assurer ma liaison entre l'Université de Montpellier et l'UQAT. Enfin, je remercie aussi tous les financeurs et partenaires de mon projet de maîtrise, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), le Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts (MRNF), Chantier Chibougamau, le Centre d'Étude sur les Forêts (CEF) et la chaire en Aménagement Forestier Durable (Chaire AFD).

## DÉDICACE

À ma grand-mère maternelle,  
qui est en paix après avoir vécu une vie de souffrances,  
mais qui laisse derrière elle un simple héritage immatériel,  
à ses 6 enfants, 14 petits-enfants et 16 arrière-petits-enfants,  
riche de ses belles valeurs de partage, de conciliation,  
de résilience et de générosité qu'elle nous a transmis.

## ÉPIGRAPHE

« Écoute, Bûcheron, arrête un peu le bras !  
 Ce ne sont pas des bois que tu jettes à bas :  
 Ne vois-tu pas le sang, lequel dégoutte à force  
 Des Nymphes qui vivaient dessous la dure écorce ?

[...]

Forêt, haute maison des oiseaux bocagers,  
 Plus le cerf solitaire et les chevreuils légers  
 Ne paîtront sous ton ombre, et ta verte crinière

[...]

Tout deviendra muet ; Echo sera sans voix ;  
 Tu deviendras campagne et, en lieu de tes bois,  
 Dont l'ombrage incertain lentement se remue,  
 Tu sentiras le soc, le coutre et la charrue ;

[...]

Adieu, vieille forêt, adieu têtes sacrées,  
 De tableaux et de fleurs autrefois honorées,  
 Maintenant le dédain des passants altérés,  
 Qui, brûlez en été des rayons éthérés,  
 Sans plus trouver le frais de tes douces verdure,  
 Accusent tes meurtriers et leur disent injures.

[...]

Peuples vraiment ingrats, qui n'ont su reconnaître  
 Les biens reçus de vous, peuples vraiment grossiers  
 De massacrer ainsi nos pères nourriciers !  
 Que l'homme est malheureux qui au monde se fie !

[...]

La matière demeure, et la forme se perd. »

Extrait de l'*Élégie XXIV, Contre les bûcherons de la forêt de Gastine*, 1584,  
 Pierre de Ronsard.

## **AVANT-PROPOS**

Le mémoire se décompose en trois parties. La première présente le contexte de ces recherches et la dernière présente les finalités de ces recherches, toutes deux sont écrites en français et comportent des éléments globaux. Les résultats obtenus lors de ce travail de maîtrise de recherche sont ensuite regroupés à l'intérieur d'un seul et unique chapitre écrit en anglais. Ce chapitre est conformément présenté sous la forme d'un article scientifique portant sur l'usage de la télédétection pour prédire les dendromicrohabitats et le bois mort, en abondance et en diversité, au sein des vieilles forêts boréales mixtes de l'Ouest québécois. Toutes les références sont présentées dans la section Bibliographie. Les appendices présentent toutes les réalisations en lien avec ce projet de maîtrise (affiches et présentations lors de congrès, articles de vulgarisation et livret graphique).

## RÉSUMÉ

Les vieilles forêts boréales fournissent des habitats clés tels que le bois mort et les dendromicrohabitats (DMH), que de nombreuses espèces forestières utilisent pour se nourrir, se reproduire et s'abriter. Cependant, à l'échelle de l'immensité des forêts de l'est du Canada, leur distribution spatiale reste encore peu connue. Ce manque de connaissances limite l'efficacité des stratégies de conservation de la biodiversité dans des forêts soumises à une pression croissante liée à l'exploitation forestière et au changement global. Étant donné que les facteurs contrôlant le bois mort et les DMH sont liés à la structure forestière, le LiDAR aéroporté, en capturant la structure tridimensionnelle des forêts, offre une voie pour combler cette lacune. L'objectif de l'étude est de développer des modèles issus de la télédétection permettant de prédire l'abondance et la diversité des DMH et du bois mort dans les vieilles forêts boréales mixtes de l'est du Canada. Des données terrain ont été collectées sur 175 sous-placettes dans la Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet. Des données prédictives de 32 variables ont été extraites de produits LiDAR et SCANFI afin de construire des modèles de type forêts aléatoires. Au total, 10 modèles sur 16 ont réussi à prédire l'abondance et la diversité des DMH et du bois mort, bien que capturant partiellement leur variabilité ( $R^2 = 0,16-0,33$ ; pente =  $0,78-1,10$ ), mais avec un bruit modéré (NMAE =  $10,87-15,04$  % ; rRMSE =  $13,41-105,33$  %) et un faible biais (biais =  $|0,01-0,78|$ ). La structure verticale de la forêt s'est révélée être le principal facteur explicatif des prédictions, tandis que la structure horizontale a exercé une influence limitée. Les variables environnementales locales, telles que la pente et la proportion d'essences, ont soutenu les prédictions des DMH, alors que la complexité structurelle a eu un impact faible à modéré sur les prédictions du bois mort et des DMH. Malgré la complexité des forêts boréales mixtes, nos modèles ont permis de capturer les patrons spatiaux des habitats forestiers clés à travers le paysage forestier grâce à leur cartographie prédictive. Cette approche comble une importante lacune et fournit un outil novateur pour la planification forestière. Ces résultats soutiennent le développement de stratégies de gestion forestière innovantes conciliant exploitation du bois et conservation de la biodiversité dans une optique de gestion durable des forêts.

Mots-clés : foresterie durable ; habitat forestier ; indicateur de biodiversité ; lasergrammétrie aéroportée ; prédiction spatiale ; télédétection ; vieille forêt

Keywords: Airborne Laser Scanning; Biodiversity indicator; Forest habitat; Old-growth forest; Remote-Sensing; Spatial prediction; Sustainable forestry

## ABSTRACT

Boreal old-growth forests provide key structural habitats such as deadwood and tree-related microhabitats (TreMs), which many forest-dwelling species use for feeding, breeding, and shelter. However, across the vastness of eastern Canada's forests, their spatial distribution remains poorly known. This knowledge gap limits the effectiveness of strategies targeting biodiversity in forests facing intensifying pressure through forest harvesting and global change. Because deadwood and TreM drivers are linked to forest structure, Airborne LiDAR, by capturing the forest three-dimensional structure, offers a way to address this gap. Our objective aimed to develop remote sensing models to predict the abundance and diversity of TreMs and deadwood in boreal mixedwood old-growth forests in eastern Canada. We collected data from 175 subplots in the Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet. We extracted 32 remote sensing predictors from LiDAR and SCANFI products to build random forest models. Overall, 10 of 16 models successfully predicted TreMs and deadwood, partially capturing their variability ( $R^2=0.16-0.33$ , Slope=0.78-1.10) with moderate noise (NMAE=10.87–15.04%, rRMSE=13.41-105.33%) and low bias (bias=|0.01-0.78|). Vertical forest structure was the main driver of predictions while horizontal structure had limited influence. Local environmental predictors such as slope and tree species proportion supported TreM predictions while structural complexity had a low to moderate impact on both deadwood and TreM predictions. Despite boreal mixedwoods complexity, our models captured large-scale spatial distribution patterns of key forest habitats through wall-to-wall mapping. This approach fills an important knowledge gap and provides a pioneering tool for forest planning. These findings support the development of innovative forest management approaches balancing timber harvesting and biodiversity conservation for sustainable forest management.

Keywords: Airborne Laser Scanning; Biodiversity indicator; Forest habitat; Old-growth forest; Remote-Sensing; Spatial prediction; Sustainable forestry

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	III
DÉDICACE .....	V
ÉPIGRAPHE.....	VI
AVANT-PROPOS .....	VII
RÉSUMÉ .....	VIII
ABSTRACT .....	IX
TABLE DES MATIÈRES.....	X
LISTE DES FIGURES .....	XIII
LISTE DES TABLEAUX.....	XIV
LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS.....	XV
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS .....	XVI
INTRODUCTION .....	1
1. INSIGHTS FROM ABOVE: AIRBORNE LIDAR REVEALS TREE-RELATED MICROHABITATS AND DEADWOOD ABUNDANCE AND DIVERSITY IN OLD- GROWTH MIXEDWOOD BOREAL FORESTS OF EASTERN CANADA.....	12
1.1 Introduction .....	15
1.2 Materials and methods .....	19
1.2.1 Study area .....	19
1.2.2 Field data.....	21
1.2.3 Remote sensing predictors .....	24
1.2.4 Data analysis.....	28
1.3 Results .....	29
1.3.1 Predicting deadwood abundance and diversity .....	29
1.3.2 Predicting tree-related microhabitats abundance and diversity .....	30
1.3.3 Influence of forest structure on deadwood abundance predictions and of species composition on deadwood diversity predictions .....	34
1.3.4 Influences of forest structure, species composition and local topography on the prediction of TreM diversity and abundance.....	36
1.3.5 Spatial prediction maps .....	37
1.4 Discussion.....	40

1.4.1	Unequal predictability of deadwood spatial dynamics: Abundance by knockout.....	40
1.4.2	Quantity over quality: Contrasting predictability of tree-related microhabitat spatial dynamics.....	42
1.4.3	Mapping deadwood and tree-related microhabitats: a key to sustainable forest management.....	45
1.5	Conclusion .....	47
	CONCLUSION.....	49
	ANNEXE A – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 9 .....	54
	ANNEXE B – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 10 .....	55
	ANNEXE C – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 11 .....	56
	ANNEXE D – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 12 .....	57
	ANNEXE E – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 13 .....	58
	ANNEXE F – SUPPLEMENTARY MATERIAL TABLE 5.....	59
	ANNEXE G – SUPPLEMENTARY MATERIAL TABLE 6 .....	61
	APPENDICE A – AFFICHE SCIENTIFIQUE N° 1 AU CONGRÈS DU CEF 2024	65
	APPENDICE B – CAMPAGNE DE TERRAIN ÉTÉ 2024 À LA FERLD .....	66
	APPENDICE C – AFFICHE SCIENTIFIQUE N°2 AU CONGRÈS DE LA CHAIRE AFD 2024	67
	APPENDICE D – ARTICLE DE VULGARISATION SCIENTIFIQUE N° 1 DANS LE COUVERT BORÉAL DE L’HIVER 2025 .....	68
	APPENDICE E – AFFICHE SCIENTIFIQUE N° 3 AU CONGRÈS DU CEF 2025	69
	APPENDICE F – AIDE TERRAIN ÉTÉ 2025 À LA FERLD.....	70
	APPENDICE G – PRÉSENTATION AU CONGRÈS INTERNATIONAL SYLVILASER 2025	71
	APPENDICE H – AFFICHE SCIENTIFIQUE N° 4 AU CONGRÈS DE L’ABQ .....	72
	APPENDICE I – ARTICLE DE VULGARISATION SCIENTIFIQUE N° 2 DANS LE COUVERT BORÉAL DE L’HIVER 2026 .....	73
	APPENDICE J – 4 <sup>ÈME</sup> DE COUVERTURE DU LIVRET GRAPHIQUE « BIODIVERSITÉ BORÉALE, VULGARISATION SCIENTIFIQUE » ET LIEN VERS LA VERSION ÉLECTRONIQUE .....	74

LISTE DE RÉFÉRENCES ..... 75

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 Illustration des sept grandes formes de dendromicrohabitats.....	3
Figure 2 Les cinq stades de décomposition du bois mort.....	3
Figure 3 Complexité de la forêt boréale mixte sur les bords du Lac Duparquet.....	6
Figure 4 Un arbre mort est un arbre plein de vie .....	11
Figure 5 Study area: Fire chronosequence and one-hectare plots around the FERLD near Lake Duparquet, Québec, Canada. ....	20
Figure 6 Deadwood beeswarm plots of SHAPpley additive explanations values.....	35
Figure 7 TreMs beeswarm plots of SHAPpley Additive Explanations values.....	38
Figure 8 Prediction maps for the three best-performing abundance models.....	39
Figure 9 Remaining beeswarm plots of SHAP values .....	54
Figure 10 Prediction maps for all standing deadwood (SD) and lying deadwood (LD) abundance-related diversity variables.....	55
Figure 11 Prediction maps for all standing deadwood (SD) and lying deadwood (LD) diversity index variables.....	56
Figure 12 Prediction maps for four TreM abundance and diversity models. ....	57
Figure 13 Prediction maps for the remaining TreM richness index and the remaining abundance models. ....	58

**LISTE DES TABLEAUX**

Table 1 Description of the 16 field-based response variables per each subplot .....	23
Table 2 Description of the 32 remote sensing predictors.....	26
Table 3 Predictive performances of our 16 abundance and diversity models.....	31
Table 4 Selected predictors importance of our 16 random forest regression.....	32
Table 5 Summary of TreM types and their applicability across decay stages.....	59
Table 6 Summary of response variables and ranges of selected predictors values for all seven one-hectare plots .....	61

**LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS**

%incMSE	Mean square error increased percentage
CRR	Canopy relief ratio
CV	Coefficient of variation
DMH	Dendromicrohabitats
FAO	Food And Agriculture Organization
FERLD	Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet
LiDAR	Light Detection and Ranging
LD	Lying Deadwood
MAE	Mean Absolute Error
MRNF	Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts
NMAE	Normalized Mean Absolute Error
NRMSE	Normalized Root Mean Square Error
PCA	Principal Component Analysis
Perc.	Percentile
Prop.	Proportion
R <sup>2</sup>	Coefficient of determination
RMSE	Root Mean Square Error
rRMSE	Relative Root Mean Square Error
SCANFI	Spatialized Canadian National Forest Inventory
SD	Standing Deadwood
Std. Dev.	Standard Deviation
TreMs	Tree-related Microhabitats
TWI	Topographic Wetness Index
VTMR	Variance To Mean Ratio

## LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

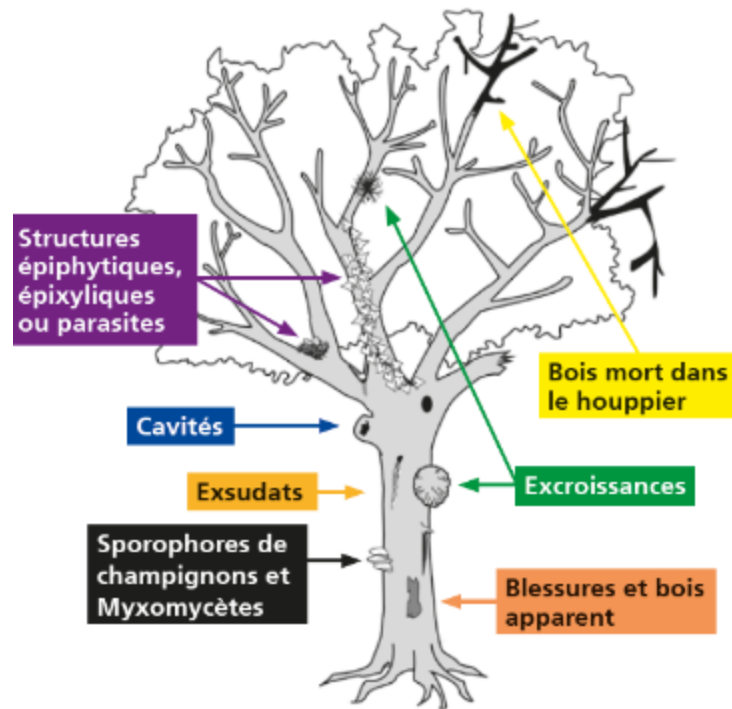
ha	Hectare
m <sup>2</sup>	mètre carré
m <sup>3</sup>	mètre cube

## INTRODUCTION

La biodiversité est aujourd'hui reconnue comme un pilier fondamental du bien-être humain, du bon fonctionnement des écosystèmes dont nous dépendons et de la prospérité économique qui en découle (United Nations, 2022). En milieu forestier, la biodiversité joue un rôle central dans le maintien des services écosystémiques (Beugnon *et al.*, 2024 ; Luan *et al.*, 2024), lesquelles soutiennent l'ensemble des usages sociaux, culturels et économiques de la forêt (Atchley *et al.*, 2012 ; Hisano *et al.*, 2018 ; Kant *et al.*, 2013). Malgré les efforts de la communauté internationale, nous observons toujours une extinction massive de la biodiversité, principalement causée par les activités humaines (Ceballos *et al.*, 2017 ; Pereira *et al.*, 2024). Au Canada, parmi les espèces évaluées, c'est près d'un cinquième qui est menacé de disparition (Indicateurs canadiens de durabilité de l'environnement, 2023). Cette perte graduelle de la biodiversité forestière mondiale compromet la résilience des écosystèmes forestiers, déjà fragilisée par les changements globaux tels que les modifications climatiques et les événements extrêmes (Triviño *et al.*, 2023). Cette situation, déjà critique, est exacerbée avec la dégradation continue des forêts par les activités d'exploitation forestière. Elles conduisent notamment à la déforestation, au rajeunissement des peuplements et à la perte ainsi qu'à la fragmentation d'habitats forestiers (DellaSala *et al.*, 2025). Cette préoccupation est renforcée par notre connaissance limitée de cette biodiversité (Elbakidze *et al.*, 2022) alors que les forêts abritent plus de 68 % de la biodiversité terrestre mondiale (FAO, 2025). Pour 44 % des espèces canadiennes recensées, il n'a pas été possible de statuer sur leur statut de conservation, notamment à cause du manque d'informations sur celles-ci (Indicateurs canadiens de durabilité de l'environnement, 2023). Ainsi, l'acquisition de données sur la biodiversité apparaît comme une priorité pour mitiger les effets de multiples rétroactions négatives sur les forêts. Cependant, l'acquisition de données repose encore largement sur des inventaires de terrain coûteux, chronophages et nécessitant un haut niveau d'expertise (Burrascano *et al.*, 2025 ; Gardner *et al.*, 2008). Ce déficit de connaissances constitue un frein majeur à l'intégration effective de la biodiversité dans les décisions forestières pour une gestion durable.

Pour répondre à ces enjeux, le recours à des indicateurs indirects apparaît comme une approche opérationnelle prometteuse pour évaluer le potentiel d'accueil en biodiversité des écosystèmes forestiers (Gao *et al.*, 2015 ; Storch *et al.*, 2018 ; Zeller *et al.*, 2022). Parmi ces indicateurs, deux types d'habitats forestiers sont aujourd'hui largement reconnus comme des indicateurs pertinents de la biodiversité forestière : le bois mort et les dendromicrohabitats (Asbeck *et al.*, 2021 ; Basile *et al.*, 2020 ; Lassauce *et al.*, 2011 ; Löfroth *et al.*, 2023 ; Martin *et al.*, 2022) (**Figures 1 et 2**).

Ces derniers sont définis comme des « structures distinctes et bien délimitées, présentes sur des arbres vivants ou morts sur pied et constituant des sites de vie essentiels pour des espèces ou des communautés d'espèces durant au moins une partie de leur cycle de vie » (Larrieu *et al.*, 2018). En région boréale, 52 types de dendromicrohabitats, hiérarchisés en 17 groupes et 7 formes, ont été regroupés dans une typologie (Bütler *et al.*, 2024). Ils abritent un éventail de biodiversité allant de la microfaune à la grande faune, du lichen au buisson de gui. Chaque dendromicrohabitat peut aussi bien abriter un cortège limité, mais spécifique d'espèces comme les dendrotelmes (Vaillant, 1978), ou en héberger de très nombreuses, comme les polypores pérennes qui peuvent abriter plus de 600 espèces d'arthropodes (Friess *et al.*, 2019). Le bois mort à lui seul abrite environ 20 à 40 % de la biodiversité forestière et de nombreuses espèces saproxyliques dépendent directement de sa présence (Stokland *et al.*, 2012). Son importance écologique ne repose pas uniquement sur sa quantité, mais également sur sa qualité, représentée par la diversité de ses formes (au sol ou sur pied), de ses dimensions et de ses stades de décomposition (Similä *et al.*, 2003). De la même manière, les dendromicrohabitats constituent des structures clés pour la biodiversité, dont certains nécessitent plusieurs décennies pour se former, tandis que d'autres résultent d'événements stochastiques (Larrieu *et al.*, 2022). Ils sont donc des habitats indispensables au développement des cortèges d'espèces forestières spécialistes dépendantes de leur disponibilité (Bütler *et al.*, 2013 ; Stokland *et al.*, 2012). L'augmentation de l'abondance et de la diversité des dendromicrohabitats et du bois mort favorise la création d'une grande variété de niches écologiques, assurant un potentiel d'accueil en biodiversité élevé (Bouget *et*



**Figure 1**  
**Illustration des sept grandes formes de dendromicrohabitats**  
 Source : *Guide de poche des dendromicrohabitats*, Büttler et al. (2024)



**Figure 2**  
**Les cinq stades de décomposition du bois mort**  
 Source : *Guide de poche des dendromicrohabitats*, Büttler et al. (2024)

*al.*, 2013 ; Thorn *et al.*, 2020). Cette diversité contribue directement à renforcer la résilience des écosystèmes forestiers face aux changements globaux (Beugnon *et al.*, 2024 ; Boulanger *et al.*, 2014 ; Luan *et al.*, 2024 ; Thompson, 2009). D'un point de vue opérationnel, ces deux indicateurs présentent l'avantage d'être complémentaires, de couvrir un large spectre taxonomique, de nécessiter un investissement limité en temps et en expertise et donc d'être plus faciles à mettre en place par rapport aux inventaires d'espèces classiques (Paillet, 2018 ; Rondeux et Sanchez, 2010).

Parmi les écosystèmes forestiers, c'est dans les vieilles forêts que l'abondance et la diversité des dendromicrohabitats et du bois mort sont maximales, surtout en comparaison avec des peuplements aménagés (Asbeck *et al.*, 2022 ; Barton et Keeton, 2018 ; Mamadashvili *et al.*, 2023). Le terme « vieille forêt » est un concept qui a trouvé de nombreuses définitions au fil des années (Wirth *et al.*, 2009). Ce terme est employé ici au sens de Savoie *et al.* (2022). C'est-à-dire que la vieille forêt correspond au dernier stade forestier fondamental et malgré l'utilisation d'un terme générique unique, le stade de vieille forêt présente sa propre déclinaison en plusieurs phases successionales bien distinctes (Martin *et al.*, 2018 ; Oliver et Larson, 1996). Au stade de vieille forêt, le peuplement est supposé avoir acquis certaines caractéristiques comme une structure verticale diversifiée, des arbres vivants de grande taille et du bois mort de forte dimension à divers degrés de décomposition attestant de sa forte naturalité et maturité (MRNF, 2016a ; Savoie *et al.*, 2022). Les vieilles forêts jouent un rôle particulièrement important dans le maintien du bois mort et des dendromicrohabitats (Asbeck *et al.*, 2022 ; Larrieu *et al.*, 2022), d'abord en raison de leur forte complexité et hétérogénéité structurelle. Puis en fonction de leur dynamique naturelle (Dúhová *et al.*, 2025), façonnée notamment par des perturbations secondaires variables par leur nature, leur intensité et leur distribution spatiale (Martin *et al.*, 2023b). Ces perturbations secondaires altèrent la structure forestière sans réinitialiser la succession comme le ferait, une perturbation primaire telle qu'un feu de grande ampleur feu (Brassard et Chen, 2008 ; Pedlar *et al.*, 2002). En effet, des études ont mis en évidence que la complexification des structures forestières (Meigs *et al.*, 2017), par l'accumulation des perturbations secondaires à la

suite d'une perturbation primaire, joue un rôle essentiel dans la disponibilité du bois mort. Il en va de même pour les dendromicrohabitats, dont la disponibilité est liée à des facteurs tels que la vigueur de l'arbre, le diamètre à hauteur de poitrine, la distribution spatiale des arbres ou la composition spécifique de la canopée (Acloque *et al.*, 2023 ; Larrieu *et al.*, 2022 ; Paillet *et al.*, 2019), qui sont eux-mêmes influencés par la variabilité structurelle verticale et horizontale des peuplements forestiers.

Autrefois largement répandues à l'échelle mondiale, les vieilles forêts sont aujourd'hui en fort déclin sous l'effet des activités humaines (Potapov *et al.*, 2017). La forêt boréale possède parmi les derniers grands massifs continus de vieilles forêts (Watson *et al.*, 2018) *et al.*, 2018). Ces forêts sont les derniers refuges d'une biodiversité spécialiste à fort risque d'extinction (Ceballos *et al.*, 2017 ; Spina *et al.*, 2023). Au Québec, les vieilles forêts boréales étaient autrefois abondantes dans les paysages préindustriels (Boucher, 2011 ; Grondin *et al.*, 2018), mais l'aménagement forestier a fortement réduit leur superficie, leur connectivité et leur représentativité (Martin *et al.*, 2020, 2023a). Notamment, la progression des coupes forestières en forêt boréale conduit à la perte des vieilles forêts à une vitesse préoccupante d'autant plus qu'elles sont aussi menacées par les changements globaux (Gauthier *et al.*, 2023). Les enjeux de conservation des vieilles forêts sont d'autant plus cruciaux que les connaissances actuelles sur leurs dynamiques spatiales et temporelles sont limitées dans ces territoires immenses et isolées (Martin *et al.*, 2023a ; Wirth *et al.*, 2009). Sachant que la continuité forestière est aussi un enjeu majeur pour le maintien de la biodiversité et de ses services écosystémiques, il apparaît ainsi urgent de mieux caractériser et cartographier, à l'échelle du paysage, les habitats forestiers associés aux vieilles forêts boréales afin d'en limiter la dégradation et de proposer un aménagement durable.

Au sein des forêts boréales, il existe un sous-ensemble forestier à l'interface entre le milieu boréal et le milieu tempéré, partageant des caractéristiques intermédiaires entre ces deux biomes. Cette zone correspond à la forêt boréale mixte. Elle se distingue par un niveau de complexité structurale élevé à cause de son processus de succession forestière remarquable (**Figure 3**). La caractérisation de la succession

### Forêt du feu de 1944



### Forêt du feu de 1870



**Figure 3**  
**Complexité de la forêt boréale mixte sur les bords du Lac Duparquet**  
**Les photos montrent la différence entre deux vieilles forêts boréales mixtes, d'âge différent selon le dernier feu (perturbation primaire). Elles présentent des caractéristiques structurelles complètement différentes malgré leur proximité géographique.**

Source : Lucas Chambon

forestière de la forêt boréale mixte de l'ouest du Québec depuis son initiation jusqu'à l'arrivée de la 3ème cohorte a été étudiée par plusieurs travaux (Bergeron, 2000 ; Bergeron *et al.*, 2014 ; Maleki *et al.*, 2020 ; Park *et al.*, 2005). Ces études montrent que dans ces forêts, le feu est essentiel puisqu'il est la perturbation primaire qui permet la réinitialisation naturelle de la succession forestière. Au cours de cette succession, le stade de vieille forêt est initié seulement à partir de la sénescence de la première cohorte d'arbres feuillus, notamment de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), qui sont graduellement remplacés par une deuxième cohorte très dense en arbres résineux, notamment en sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Cette deuxième cohorte qui marque la transition de la dominance des feuillus vers celle des résineux est ensuite lentement remplacée par une troisième cohorte dite de « fin de succession ». Elle est marquée par l'apparition et, à terme, par la dominance du thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.). Une fois apparues, les différentes essences continuent d'être ponctuellement présentes tout au long de la succession. Chaque peuplement y est caractérisé par des facteurs environnementaux et par un historique de perturbations uniques s'y appliquant. Au fil de la succession, les peuplements prennent des trajectoires différentes, parfois non convergentes, et leurs structures forestières possèdent leurs propres variabilités. D'autres études ont souligné que ces forêts boréales sont marquées par des processus très variables et parfois contre-intuitifs avec des tendances d'évolution parfois divergentes pour des phases similaires (Bergeron et Harper, 2009 ; Martin *et al.*, 2018). Cela illustre l'extrême variabilité que l'on retrouve dans les vieilles forêts boréales mixtes. Ces forêts à la fois complexes, diversifiées et hétérogènes présentent alors toutes les caractéristiques pour y étudier les interactions, déjà identifiées dans d'autres forêts, mais jamais complètement comprises, entre les habitats et la structure forestière.

En forêt boréale mixte, les régimes de perturbations secondaires (ex. les épidémies de tordeuses) sont d'intensité et de sévérité faibles à modérées et jouent un rôle majeur dans la disponibilité du bois mort et des dendromicrohabitats (Courbaud *et al.*, 2022 ; Garbarino *et al.*, 2015 ; Oettel *et al.*, 2020 ; Pedlar *et al.*, 2002). Les épidémies sévères d'insectes, notamment la tordeuse des bourgeons de l'épinette

(*Choristoneura fumiferana*), peuvent entraîner une mortalité accrue des conifères, formant de larges trouées (MacLean, 2016) où abondent du bois mort au sol, et des chicots porteurs de dendromicrohabitats. Cependant, la régénération partielle des essences feuillues tout au long de la succession, même au sein des peuplements à dominance coniférienne, participe activement à la diversification des réservoirs de bois mort et de dendromicrohabitats (Hély *et al.*, 2000 ; Maleki *et al.*, 2020 ; Spînu *et al.*, 2023). Ces forêts sont donc régies par un régime de perturbations mixtes (Chen et Popadiouk, 2002 ; Leduc *et al.*, 2021), générant une grande diversité de structures, de compositions et de trajectoires successionales (Bergeron *et al.*, 2014 ; Meigs *et al.*, 2017). Cependant, l'étendue et la variabilité de ce territoire rendent les inventaires de terrain difficiles à généraliser, mais cela renforce aussi l'utilité de la télédétection pour développer des approches de cartographie et de prédiction à grande échelle (Goodbody *et al.*, 2021).

Les technologies de télédétection offrent aujourd'hui des outils performants, rapides et relativement peu coûteux pour caractériser la structure tridimensionnelle des peuplements forestiers (ex. la hauteur de la canopée, les trouées ou la rugosité du couvert), et ainsi prédire des attributs forestiers (Coops *et al.*, 2021 ; Hirschmugl *et al.*, 2023 ; Næsset, 2004). Parmi ces technologies, le LiDAR aéroporté (Light Detection And Ranging) se distingue par sa capacité à décrire finement la complexité et l'hétérogénéité de la structure forestière, lesquelles sont étroitement liées à l'abondance et à la diversité des habitats forestiers (Carrasco *et al.*, 2019 ; de Conto *et al.*, 2024 ; Hagar *et al.*, 2020 ; Simonson *et al.*, 2014). En effet, de nombreuses études ont mis en évidence par l'analyse de la structure forestière que celle-ci influençait la biodiversité forestière (Bergen *et al.*, 2009 ; Hekkala *et al.*, 2023 ; Storch *et al.*, 2023 ; Toivonen *et al.*, 2023). Par exemple, la hauteur de canopée caractérise la distribution verticale de la canopée. Le 95<sup>ème</sup> percentile de hauteur permet d'avoir une bonne indication de la hauteur du peuplement (Kane *et al.*, 2010). Il renseigne alors, relativement, sur le diamètre des arbres et donc sur l'abondance en dendromicrohabitats (Asbeck *et al.*, 2019 ; Larrieu et Cabanettes, 2012). Le 95<sup>ème</sup> percentile caractérise également l'avancement de la succession forestière et

peut être de ce fait lié à la diversité du bois mort pour des valeurs intermédiaires et à l'accumulation de débris ligneux pour des valeurs intermédiaires et élevées (Vepakomma *et al.*, 2008). De même, la rugosité de la canopée caractérise la complexité (ex. « canopy relief ratio ») et l'hétérogénéité de la canopée (ex. « top rugosity », voir Ross *et al.*, 2024) en informant sur la variance des distributions verticales et horizontales. Ainsi, plus la rugosité est élevée plus on s'attend à avoir des cohortes d'essences et d'âges diversifiées qui indiqueraient des influences positives sur la disponibilité des dendromicrohabitats. Avec leurs structures lisses et verticales, l'occurrence de chicots a été liée à la rugosité qui détermine la variabilité des hauteurs sur une surface donnée (Bater *et al.*, 2009). La rugosité est aussi indicatrice de l'occurrence de perturbations de la canopée à petite échelle et pourrait être liée à la qualité du bois mort (Falkowski *et al.*, 2009).

La densité des retours laser issus du LiDAR dans les différentes strates caractérise l'agencement vertical des structures forestières (Toivonen *et al.*, 2023). Ainsi, la proportion de retours au-dessus de 17 m (seuil utilisé pour les arbres dominants et matures en forêt boréale ; Martin *et al.*, 2021a) permettrait d'avoir une indication de la densité des espèces feuillues dans la canopée, informant indirectement sur la diversité et l'abondance des dendromicrohabitats. Cette densité des retours dans les différentes strates caractérise également l'agencement horizontal de la canopée. La couverture de canopée et ses variantes (ex. la proportion de retour à moins de 5 m ou « Gap fraction », ratio de la variance à la moyenne de ces retours ou « Gap VTMR » ; voir Martin *et al.*, 2021a) permettent de caractériser l'occurrence et la sévérité des perturbations de la forêt boréale mixte. Ces données LiDAR informent donc sur la dynamique spatiale des trouées dans le peuplement (Vehmas *et al.*, 2009). Dès lors, une agrégation de ces trouées peut être reliée à un événement de mortalité apportant beaucoup de bois mort au sol, mais de faible diversité (c-à-d. de caractéristiques similaires). De plus, le pourcentage de trouées ou le pourcentage de couverture de canopée peut permettre de caractériser la succession forestière et l'accumulation des perturbations révélant la diversité et l'abondance du bois mort (Vogeler *et al.*, 2016).

D'autres variables LiDAR, comme la pente, renseignent aussi sur l'environnement local qui a été identifié comme un attribut associé à la présence de dendromicrohabitats (Larrieu *et al.*, 2022). L'indice topographique d'humidité est une autre variable qui combine à la fois les variables de pente et d'accumulation des flux permettant d'inférer sur les zones potentiellement rétentrices d'eau. Elle informe sur les conditions environnementales théoriques de la zone et renseigne sur le drainage des sols (Meles *et al.*, 2020). Elle permet donc de caractériser indirectement la fertilité des sols et la capacité de croissance, une valeur faible indique un fort drainage et donc des sols peu favorables à développer des arbres de gros diamètre (Seibert *et al.*, 2007).

D'après notre analyse des liens théoriques existants entre la télédétection et les habitats forestiers, nous croyons être en mesure de produire des prédictions spatiales concernant la distribution en abondance et en diversité des dendromicrohabitats et du bois mort. En Europe, plusieurs études ont déjà démontré la possibilité de prédire de manière fiable le bois mort et les dendromicrohabitats à partir de données LiDAR, que ce soit par des approches surfaciques (Bater *et al.*, 2009 ; Marchi *et al.*, 2018 ; Santopuoli *et al.*, 2020 ; Vehmas *et al.*, 2009) ou par détection individuelle des arbres (Hardenbol *et al.*, 2023 ; Jarron *et al.*, 2021 ; Wing *et al.*, 2015). Cependant, en Amérique du Nord, aucune étude ne s'est encore intéressée à la prédiction par télédétection du bois mort ou des dendromicrohabitats dans la forêt boréale mixte.

Dans ce contexte, l'objectif de ce mémoire est d'évaluer dans quelle mesure l'abondance et la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats peuvent être prédites à partir de données LiDAR aéroportées, combinées à des données de composition forestière, dans les vieilles forêts boréales mixtes de l'est du Canada. Ainsi, nous nous attendons à ce que nos modèles puissent capter une partie suffisante de la variabilité de l'abondance et de la variabilité du bois mort et des dendromicrohabitats au travers des variables issues de la télédétection afin qu'ils soient assez performants pour produire des cartes de prédictions des habitats forestiers, dérivées de la modélisation. Notamment, nous nous attendons à ce que l'influence des variables de télédétection infère sur des processus écologiques et des

caractéristiques écologiques ayant été identifiées dans la littérature comme associés à l'abondance et à la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats. Par exemple, on s'attend à ce qu'une rugosité élevée, indicatrice d'une forte complexité structurale, soit associée à des prédictions élevées de bois mort et de dendromicrohabitats.

Face aux pressions anthropiques croissantes et aux limites des inventaires de terrain, le développement d'une telle approche de prédiction spatiale constitue un levier essentiel pour améliorer la prise en compte de la biodiversité dans la gestion durable de ces écosystèmes forestiers (**Figure 4**).



**Figure 4**

**Un arbre mort est un arbre plein de vie**

**Ces trois photos illustrent la capacité des chicots à abriter la biodiversité sous toutes ses formes, bien que ce dernier soit méprisé en aménagement du fait de sa valeur économique négative.**

Source : Lucas Chambon

**1. INSIGHTS FROM ABOVE: AIRBORNE LIDAR REVEALS TREE-RELATED MICROHABITATS AND DEADWOOD ABUNDANCE AND DIVERSITY IN OLD-GROWTH MIXEDWOOD BOREAL FORESTS OF EASTERN CANADA**

Lucas Chambon<sup>1, 2, 3</sup>, Osvaldo Valeria<sup>1, 2, 3</sup>, Patricia Raymond<sup>1, 3, 4</sup>,  
Maxence Martin<sup>1, 2, 3\*</sup>

<sup>1</sup> Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, QC, Canada

<sup>2</sup> Chaire UQAT-UQAM en Aménagement Forestier Durable, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, QC, Canada

<sup>3</sup> Centre d'Études sur la Forêt, Université du Québec à Montréal, Montréal, QC, Canada

<sup>4</sup> Direction de la recherche forestière, Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts du Québec

Article en vue d'une soumission à  
*Ecological Indicators* 2026

## Résumé

Les vieilles forêts boréales fournissent des habitats clés tels que le bois mort et les dendromicrohabitats (DMH), que de nombreuses espèces forestières utilisent pour se nourrir, se reproduire et s'abriter. Cependant, à l'échelle de l'immensité des forêts de l'est du Canada, leur distribution spatiale reste encore peu connue. Ce manque de connaissances limite l'efficacité des stratégies de conservation de la biodiversité dans des forêts soumises à une pression croissante liée à l'exploitation forestière et au changement global. Étant donné que les facteurs contrôlant le bois mort et les DMH sont liés à la structure forestière, le LiDAR aéroporté, en capturant la structure tridimensionnelle des forêts, offre une voie pour combler cette lacune. L'objectif de l'étude est de développer des modèles issus de la télédétection permettant de prédire l'abondance et la diversité des DMH et du bois mort dans les vieilles forêts boréales mixtes de l'est du Canada. Des données terrain ont été collectées sur 175 sous-placettes dans la Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet. Des données prédictives de 32 variables ont été extraites de produits LiDAR et SCANFI afin de construire des modèles de type forêts aléatoires. Au total, 10 modèles sur 16 ont réussi à prédire l'abondance et la diversité des DMH et du bois mort, bien que capturant partiellement leur variabilité ( $R^2 = 0,16-0,33$ ; pente =  $0,78-1,10$ ), mais avec un bruit modéré (NMAE =  $10,87-15,04\%$ ; rRMSE =  $13,41-105,33\%$ ) et un faible biais (biais =  $|0,01-0,78|$ ). La structure verticale de la forêt s'est révélée être le principal facteur explicatif des prédictions, tandis que la structure horizontale a exercé une influence limitée. Les variables environnementales locales, telles que la pente et la proportion d'essences, ont soutenu les prédictions des DMH, alors que la complexité structurelle a eu un impact faible à modéré sur les prédictions du bois mort et des DMH. Malgré la complexité des forêts boréales mixtes, nos modèles ont permis de capturer les patrons spatiaux des habitats forestiers clés à travers le paysage forestier grâce à leur cartographie prédictive. Cette approche comble une importante lacune et fournit un outil novateur pour la planification forestière. Ces résultats soutiennent le développement de stratégies de gestion forestière innovantes conciliant exploitation du bois et conservation de la biodiversité dans une optique de gestion durable des forêts.

Mots-clés : foresterie durable ; habitat forestier ; indicateur de biodiversité ; lasergrammétrie aéroportée ; prédiction spatiale ; télédétection ; vieille forêt

Keywords: Airborne Laser Scanning; Biodiversity indicator; Forest habitat; Old-growth forest; Remote-Sensing; Spatial prediction; Sustainable forestry

**Abstract**

Boreal old-growth forests provide key structural habitats such as deadwood and tree-related microhabitats (TreMs), which many forest-dwelling species use for feeding, breeding, and shelter. However, across the vastness of eastern Canada's forests, their spatial distribution remains poorly known. This knowledge gap limits the effectiveness of strategies targeting biodiversity in forests facing intensifying pressure through forest harvesting and global change. Because deadwood and TreM drivers are linked to forest structure, Airborne LiDAR, by capturing the forest three-dimensional structure, offers a way to address this gap. Our objective aimed to develop remote sensing models to predict the abundance and diversity of TreMs and deadwood in boreal mixedwood old-growth forests in eastern Canada. We collected data from 175 subplots in the Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet. We extracted 32 remote sensing predictors from LiDAR and SCANFI products to build random forest models. Overall, 10 of 16 models successfully predicted TreMs and deadwood, partially capturing their variability ( $R^2=0.16-0.33$ , Slope= $0.78-1.10$ ) with moderate noise (NMAE= $10.87-15.04\%$ , rRMSE= $13.41-105.33\%$ ) and low bias (bias= $|0.01-0.78|$ ). Vertical forest structure was the main driver of predictions while horizontal structure had limited influence. Local environmental predictors such as slope and tree species proportion supported TreM predictions while structural complexity had a low to moderate impact on both deadwood and TreM predictions. Despite boreal mixedwoods complexity, our models captured large-scale spatial distribution patterns of key forest habitats through wall-to-wall mapping. This approach fills an important knowledge gap and provides a pioneering tool for forest planning. These findings support the development of innovative forest management approaches balancing timber harvesting and biodiversity conservation for sustainable forest management.

Keywords: Airborne Laser Scanning; Biodiversity indicator; Forest habitat; Old-growth forest; Remote-Sensing; Spatial prediction; Sustainable forestry

### 1.1 Introduction

The Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework introduces biodiversity as “fundamental to human well-being, a healthy planet, and economic prosperity for all people” (United Nations, 2022). Preserving forest biodiversity is therefore crucial for maintaining ecological functioning and services (Beugnon *et al.*, 2024; Hisano *et al.*, 2018; Luan *et al.*, 2024) that support all the forest social, cultural or economic services (Atchley *et al.*, 2012; Hisano *et al.*, 2018; Kant *et al.*, 2013). Knowledge about forest biodiversity is limited (Elbakidze *et al.*, 2022) considering that obtaining such data is expensive, time-consuming, and often require specialized expertise from survey operators (Burrascano *et al.*, 2025; Gardner *et al.*, 2008). This knowledge gap prevents forest stakeholders to take a well-informed decision about biodiversity in forest management.

Assessment of indirect biodiversity indicators can provide an effective evaluation of the forest biodiversity potential (Gao *et al.*, 2015; Storch *et al.*, 2018; Zeller *et al.*, 2022). Deadwood and tree-related microhabitats (hereafter TreMs)—i.e., “distinct, well-delineated structures occurring on living or standing dead trees, that constitute particular and essential substrates or life sites for species or species communities during at least a part of their life cycle to develop, feed, shelter or breed” (Larrieu *et al.*, 2018)—have been recognized as relevant biodiversity indicators (Asbeck *et al.*, 2021; Gao *et al.*, 2015; Lassauce *et al.*, 2011; Martin *et al.*, 2022). Deadwood itself shelters at least 25% of forest biodiversity with saproxylic species depending on its availability (Stokland *et al.*, 2012). Its abundance is as important as its quality based on its diversity of forms (lying or standing), size (from large logs to thin branches) and decay stages from recently dead to very decayed (Similä *et al.*, 2003). TreMs are also unique structures for biodiversity, some needing decades to develop and others needing stochastic events to form (Larrieu *et al.*, 2022). On the operational side, deadwood and TreMs are complementary, encompassing a wide taxonomic range from bacteria to large mammals, and easy to monitor compared to direct observation methods, needing only a limited expertise and time to be monitored (Paillet *et al.*, 2018; Rondeux et Sanchez, 2010).

Old-growth forests are a key provider of TreMs and deadwood (Asbeck *et al.*, 2022; Larrieu *et al.*, 2022), as they exhibit high structural complexity and heterogeneity, and are driven by secondary disturbances heterogeneous in nature, severity or spatiality (Dúhová *et al.*, 2025; Martin *et al.*, 2023). These forests covered vast areas globally, but are progressively disappearing because of anthropogenic activities (Potapov *et al.*, 2017). Old-growth forest loss could lead to negative feedbacks, as they support biodiversity that contributes to facing disturbances and stresses (Boulanger *et al.*, 2014; Thompson, 2009), which are expected to be further increased under ongoing global change (Gauthier *et al.*, 2023). Therefore, there is an urgent need at landscape scale for characterization of forest habitats to reduce biodiversity losses and old-growth forest decline.

Many studies have demonstrated the positive interactions between forest structure and biodiversity (Bergen *et al.*, 2009; Hekkala *et al.*, 2023; Storch *et al.*, 2023; Toivonen *et al.*, 2023). Remote sensing technology now offers time-efficient and cost-effective tools providing highly precise data able to effectively characterize the three-dimensional structures within forest stands (ex. canopy gaps, tree heights, or canopy rugosity), which can enable accurate prediction of forest attributes that are indirectly monitored (Coops *et al.*, 2021; Hirschmugl *et al.*, 2023; Næsset, 2004). Airborne Light Detection And Ranging (hereafter airborne LiDAR) is particularly interesting as it describes the forest structure in both complexity and heterogeneity, which correlate with biodiversity features such as forest habitats abundance and diversity (Carrasco *et al.*, 2019; de Conto *et al.*, 2024; Hagar *et al.*, 2020; Simonson *et al.*, 2014). Reliable prediction of TreMs and deadwood attributes has therefore been obtained using airborne LiDAR data in European forests using an area-based approach (Bater *et al.*, 2009; Marchi *et al.*, 2018; Santopuoli *et al.*, 2020; Vehmas *et al.*, 2009) or a single-tree detection approach (Hardenbol *et al.*, 2023; Jarron *et al.*, 2021; Wing *et al.*, 2015). Moreover, model-based spatial predictions are widely recognized as valuable tools for ecological mapping (Elith *et al.*, 2009; Hirschmugl *et al.*, 2023), particularly when direct field measurements are limited (Inoue *et al.*, 2014), and they are

increasingly used to support biodiversity and habitat assessments (Storch *et al.*, 2018, 2023).

Developing similar models in the boreal mixedwood forests of Eastern Canada is critical for sustainable forest management. In these regions, old-growth forests were abundant in preindustrial landscapes (Boucher, 2011 ; Grondin *et al.*, 2018), but forest harvesting strongly reduced their surface area, connectivity and representativeness (Cyr *et al.*, 2009; M. Martin *et al.*, 2023). Boreal mixedwood forests are driven by a mixed-severity disturbance regime (Bergeron *et al.*, 2014 ; Chen *et al.*, 2002; Leduc *et al.*, 2021), characterized by a high temporal and spatial variability of disturbances types, extent, frequency, and severity (Meigs *et al.*, 2017) that creates highly diverse stands in both composition and structure (Martin *et al.*, 2021a). This heterogeneity in forest attributes and dynamics can shape highly variable TreMs and deadwood abundance and diversity from one stand to another (Hély *et al.*, 2000; Larrieu *et al.*, 2022; Martin *et al.*, 2021b). The vastness of Canadian forests and their heterogeneity challenge field monitoring, stressing the need for an accurate landscape characterization of forest habitats to establish a sustainable forest management (Huo *et al.*, 2023). New approaches using remote sensing, and in particular airborne LiDAR, to detect and predict forest habitat abundance and diversity on a large scale, with field surveys only for calibration and validation, are necessary (Goodbody *et al.*, 2021; Santopuoli *et al.*, 2020; Toivonen *et al.*, 2023). In recent years, studies using airborne LiDAR have demonstrated its accuracy to describe forest structure diversity and complexity, at both vertical and horizontal scale (Kane *et al.*, 2010; Martin *et al.*, 2021a), which have been positively correlated to forest biodiversity and habitats (Asbeck *et al.*, 2023; Atkins *et al.*, 2023a; Toivonen *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2017b). Thus, airborne LiDAR has also proven its efficiency to predict tree species diversity (Mohammadi *et al.*, 2020), functional diversity (Zheng *et al.*, 2021), forest age (Maltamo *et al.*, 2020; Martin *et al.*, 2022), lying deadwood (Pesonen *et al.*, 2008), deadwood within canopy gaps (Vehmas *et al.*, 2009), standing deadwood (Bater *et al.*, 2009), all of which are highly related to TreMs and deadwood dynamics (Körkjäs *et al.*, 2021; Larrieu *et al.*, 2022; Martin *et al.*, 2021b; Paillet *et al.*, 2019). Finally,

derived LiDAR products describing local topography, such as slope and topographic wetness index (hereafter, TWI), have also been related to deadwood and TreMs through their interactions with forest productivity (Tokola, 2019), forest understory vegetation patterns (Echiverri et Macdonald, 2019), or specific TreM formation in steep terrain, where soil instability and disturbances, such as rock falls, may contribute to rot-holes, concavities or injuries (Asbeck *et al.*, 2020). However, to our knowledge, no studies focusing on biodiversity features such as TreMs and deadwood in boreal mixedwood forests, and more specifically on the use of remote sensing data to develop models capable of predicting forest habitats patterns across the landscape.

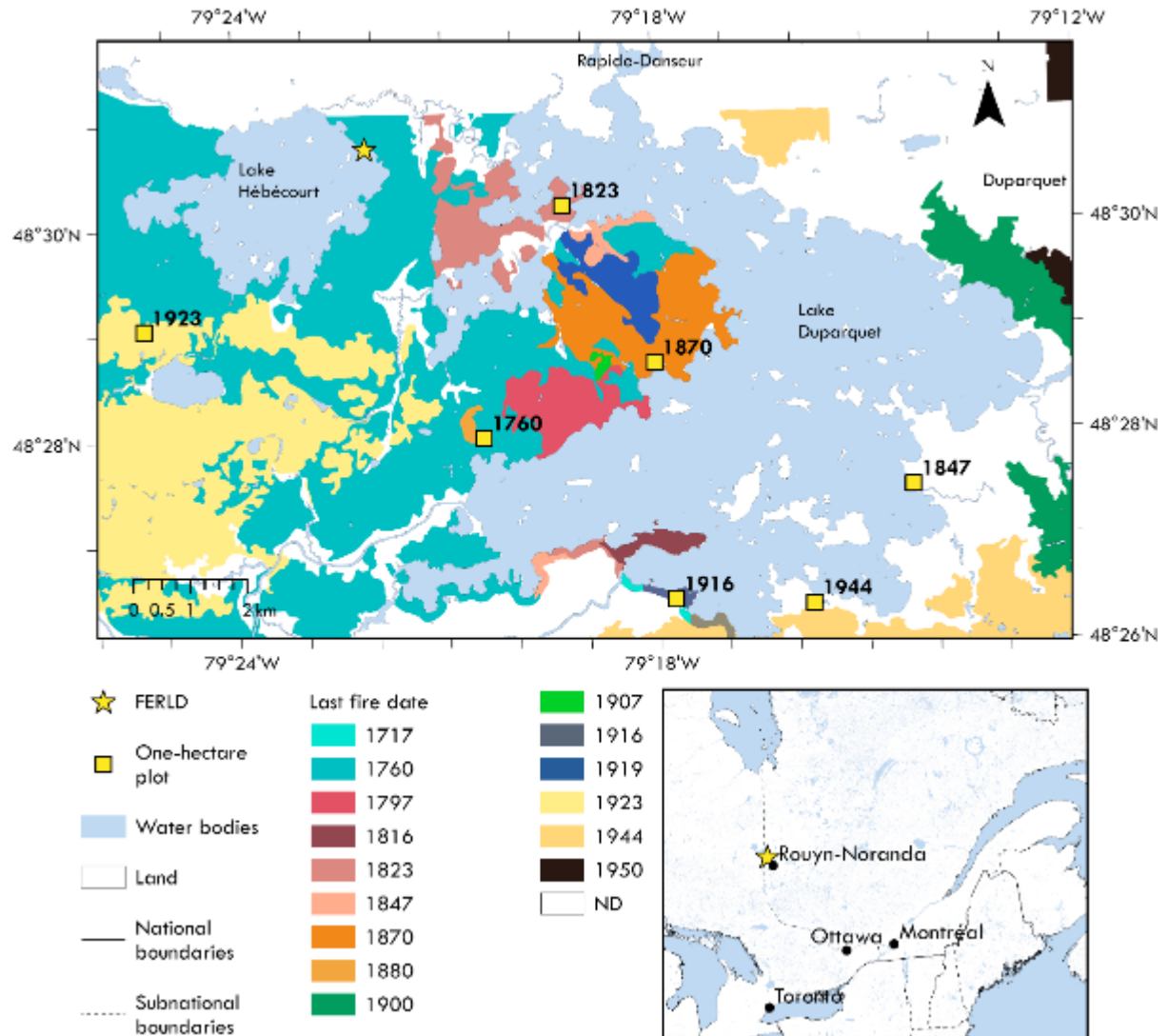
The objective of this work is therefore to assess whether the abundance and diversity of TreMs and deadwood can be predicted using airborne LiDAR data supported by modelled tree-species composition data in boreal mixedwood old-growth forests of Eastern Canada. We expect that abundance and diversity of TreMs, and both lying and standing deadwood, can be predicted jointly by airborne LiDAR and other remote sensing predictors that capture forest structural heterogeneity, complexity and the local environmental conditions, such as the topography and the forest composition. These habitat-structure relationships should reflect forest succession processes that drive habitat spatial dynamics in the boreal biome.

## 1.2 Materials and methods

### 1.2.1 Study area

This study was conducted in the *Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet* (Lake Duparquet Research and Teaching Forest, hereafter FERLD) and its surroundings, which is in the balsam fir (*Abies balsamea* (Linnaeus) Miller)-white birch (*Betula papyrifera* Marshall) bioclimatic domain of western Quebec, Canada (79° 14' W -79 °26'W, 48° 26' N -48 °30'N). This boreal mixedwood forest region spreads over the northern Clay Belt of Quebec and Ontario (Veillette, 1994). The area is characterized by low elevations, with rolling clay plains and small rocky hills reaching up to 550 m and is covered by mixed soil deposits (Bergeron *et al.*, 1983). Our sampling sites are mostly on till deposits sometimes mixed with clay deposits. The regional climate is characterized as humid continental with mild summers and no dry season (Köppen climate classification Dfb) (Peel *et al.*, 2007) with a mean annual temperature of about 1.0 °C and a mean annual precipitation is around 850 mm. The study area was selected for its unique ecological significance as it contains forest stands representing an extensive range of the boreal mixedwood old-growth forests successional stages within a constrained area. Forest stands originated from successive fires that occurred between 1717 and 1944 (**Figure 5**) (Bergeron, 2000). They remained largely unaffected by major anthropogenic disturbances, and are considered old-growth forests, as the operational age threshold for old-growth forests is 80 years in this territory (MRNF, 2016a).

In the boreal mixedwood forest, fire is the main primary disturbance. Under a mixed-severity regime, subsequent secondary disturbances can vary in both their spatial extent (from small to large scale) and their severity (from low to moderate), contributing to the diversification of successional pathways and interacting all along with the ongoing forest succession. Recurrent spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clemens) outbreaks over the last few centuries are a major driver of forest dynamics in balsam fir dominated stand. Canopy gap events, caused by windthrows or forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria* Hubner), drive hardwood and eastern white-cedar dominated stands (Bergeron *et al.*, 1995 ; Kneeshaw et Bergeron, 1998 ; Morin, 1994 ; Moulinier *et al.*, 2013). Following forest age, species dominance shifts from



**Figure 5**  
**Study area: Fire chronosequence and one-hectare plots around the FERLD near Lake Duparquet, Québec, Canada.**

trembling aspen (*Populus tremuloides* Michaux) in stand initiation stage, to balsam fir in mid-successional stages, and then eastern-white cedar (*Thuja occidentalis* Linnaeus), in late-successional stands. White spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), white birch and black spruce (*Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns & Poggenburgh) are also important components of the forest. This successional pattern is, however, a general trend, forest composition and structure are highly variable due to the mixed-severity disturbance regime. This variability allows all species to colonize at different stages of succession, resulting in stands of the same age following different forest succession pathways (Bergeron *et al.*, 2014; Meigs *et al.*, 2017). Therefore, this landscape provides a relevant research platform to study complex stand dynamics and successional processes.

### 1.2.2 Field data

We collected field data in 2024 within 175 square subplots (20 m × 20 m), each within one of seven larger one-hectare plots (100 m × 100 m), previously established by Bergeron (2000). The plots follow a time-since-last-fire chronosequence that ranges from 1760 to 1944, including 1823, 1847, 1870, 1916 and 1923 fires, aiming to capture the stands variability, which characterizes the boreal mixedwood old-growth forests, of our study area along a forest succession gradient (**Figure 5**). We selected this network of one-hectare plots because of their role as a reference system for studying secondary disturbance dynamics, regeneration, and growth across a complete successional gradient in mixed boreal forests, with more than 30 years of research conducted on these sites (Maleki *et al.*, 2021). Knowledge derived from these plots will be essential for ecologically interpreting the signals detected through remote sensing, while enabling the integration of our models into a robust chronosequence.

We surveyed all standing trees, alive or dead, with a DBH above merchantable threshold of 9 cm. Within each subplot, we collected for each tree data on DBH, species, vitality (alive or dead), and the presence of TreMs. For lying deadwood, we used the line-intersect method (Van Wagner, 1968;1982) along each subplot border (i.e., four 20 m transects) to sample lying deadwood. Thus, we recorded all lying deadwood pieces intersecting the transect line with a diameter  $\geq 7.5$  cm at the point of

contact and not buried at a depth > 15 cm. When a log crossed two transects, we skipped any second encounter to avoid double-counting. For each surveyed standing or lying deadwood, we assigned a decay class ranging from 1 (little or no signs of decay) to 5 (heavily decayed), as described in Bütler *et al.* (2024). The TreMs presence (presence/absence for each TreM type) was determined by the same two field operators using the hierarchical Northern TreMs typology of Bütler *et al.* (2024) which adapts the original TreMs typology for temperate forest of Larrieu *et al.* (2018). This Northern TreMs typology is organized in 52 types, 17 groups and 7 overarching forms (see supplementary materials, **Table 5**). The TreMs typology on standing deadwood is reduced because each standing deadwood will, once during its decay process, bear some specific TreM types (e.g., almost all snags could bear the TreM “Stem breakage”) or because standing deadwood could not bear some TreMs (e.g., “Galls”) (see supplementary materials, **Table 5**). GPS coordinates with differential correction were collected at the corners of each subplot using a high-accuracy Trimble Geo 7X GNSS device, with three points collected at each corner marked by a wooden pole, to maximize the number of points to identify the true subplot centre.

Our field observations were then computed into 16 field-based response variables (**Table 1**) commonly used in the literature (Chowdhury *et al.*, 2024; Hély *et al.*, 2000; Larrieu et Cabanettes, 2012; Martin *et al.*, 2021b; Spina *et al.*, 2023), and then used as prediction targets for modelling TreMs and deadwood abundance and diversity. We treated the stratification of lying deadwood volume and standing deadwood basal area by decay stage (low vs. high) as diversity proxies, as their distributions capture the spatial heterogeneity and partition of habitat substrates across the landscape.

**Table 1**  
**Description of the 16 field-based response variables per each subplot**

Biodiversity indicator	Name	Unit	Description
<b><i>Lying deadwood</i></b>			
<i>Abundance</i>	Volume	m <sup>3</sup> /ha	The total lying deadwood volume per hectare was computed using the line intersect method of Van Wagner (1968): $V = \frac{\pi^2}{8xL} \sum d_i^2$ with d: diameter at intersection and L: transect length
<i>Diversity</i>	Shannon index	-	This variable was computed following the Shannon-Weiner index (Shannon, 1948): $H' = -\sum p_i x \ln(p_i)$ with <i>p</i> : decay classes volume proportions
	Pielou index	-	This variable was computed following the index developed by Pielou (1966): $J' = H' / \ln(S)$ with S: the decay classes richness
	High decay volume	m <sup>3</sup> /ha	The total lying deadwood volume per hectare using only high decay classes 3–5.
	Low decay volume	m <sup>3</sup> /ha	The total lying deadwood volume per hectare using only low decay classes 1–2.
<b><i>Standing Deadwood</i></b>			
<i>Abundance</i>	Basal area	m <sup>2</sup> /ha	The total standing deadwood basal area per hectare was computed using: $G = \sum \frac{\pi \times DBH^2}{4}$
<i>Diversity</i>	Shannon index	-	Using the decay classes basal area proportions.
	Pielou index	-	Using the number of decay classes for the richness.
	High decay basal area	m <sup>2</sup> /ha	The total basal area per hectare using only high decay classes 3–5.
	Low decay basal area	m <sup>2</sup> /ha	The total basal area per hectare using only high decay classes 1–2.

Biodiversity indicator	Name	Unit	Description
<i>Tree-related Microhabitats</i>			
<i>Abundance</i>	Habitat trees per hectare	n/ha	The number of habitat trees per hectare. A habitat tree bears a minimum of one TreM.
	Number per hectare	n/ha	The number of TreMs per hectare.
	Number per tree	n/tree	The number of TreM types per tree.
<i>Diversity</i>	Shannon index	-	The number of TreMs per hectare.
	Pielou index	-	The number of TreM types per tree.
	Richness	n/ha	The total number of different TreM types per hectare

### 1.2.3 Remote sensing predictors

Airborne LiDAR data were collected in 2017 during the leafy season, with a point density of 2-4 points/m<sup>2</sup> by the Ministère des Ressources Naturelles et des (MRNF, 2016b). We used the Canopy Height Model, Slope and TWI raster products derived by the MRNF to compute our airborne LiDAR predictors given that these data were made openly available to practitioners. We also used the Spatialized Canadian National Forest Inventory data product (hereafter SCANFI), originally provided at 30 m resolution that we resampled to 1 m pixels (Guindon *et al.*, 2023), to get information regarding tree composition at the subplot scale. Open-access products were used to enhance the applicability of the developed models and allow future use by forest stakeholders. Using a 400 m<sup>2</sup> buffer (11.28 m radius) around subplot centroid, we extracted a total of 32 remote sensing predictors for these data (**Table 2**). Firstly, a set of 22 predictors was derived from airborne LiDAR canopy height model raster product (1 m pixel resolution) to describe forest structure, horizontal and vertical complexity. Secondly, to characterize local environmental features, six predictors were extracted from airborne LiDAR topographic wetness index and slope raster products (2 m pixel resolution). The remaining four predictors (balsam fir, black spruce, hardwood and

other softwood proportion) are tree-species composition variables to isolate the relative contributions of broadleaved and softwood species.

This unique set of metrics aims to combine well-established remote sensing predictors already identified in previous studies. They provide a comprehensive description of our sampled forests' vertical and horizontal structural diversity and complexity, their canopy composition and the local topographic conditions (Jucker et al., 2018; Kane et al., 2010; Maltamo et al., 2020; Martin et al., 2021a; Martin and Valeria, 2022; Toivonen et al., 2023; Zhang et al., 2017a). This detailed characterization is key to our study, as it links forest habitat, interpolated through structural variables, to the underlying remote sensing data (Larrieu et al., 2022; Parisi et al., 2024; Santopuoli et al., 2020).

As the subplots were grouped within one-hectare plots, it was possible that the remote sensing predictors were spatially autocorrelated. To ensure spatial independence, we first conducted a principal component analysis (PCA) for all the predictors, then a PCA for each group of subplots associated with one of the seven one-hectare plots with the same predictors. This approach allowed us to summarize all the predictors into a limited number of axes, which were defined using the *PCA()* function in the FactoMineR R-package (Lê et al., 2008). Conducting a PCA for all the subplots and then for the one-hectare plots separately allowed us to consider spatial autocorrelation both at study area and one-hectare plot levels. For all PCAs, the first two axes explained more than 50% of the variance (all subplots: 54.09%, 1944:62.05%, 1923:61.24%, 1916:58.68%, 1870:61.56%, 1847:65.18%, 1823:54.87%, 1760:51.23%). We then calculated local Moran's *I* for the values of the first and second PCA axes for all virtual plots using the *localmoran()* function of the spdep R-package (Bivand et al., 2025). Any plot with a significant local Moran's *I* was removed from the dataset. Using this method, we thus removed from the analyses 37 out of 175 subplots (21.1%) identified as spatially correlated at the study area or at one-hectare plot levels.

**Table 2**  
**Description of the 32 remote sensing predictors**

Category	Name	Unit	Description
<i>Airborne LiDAR</i>	Perc. 01, 05, 25, 50, 75, 95, 99	m	1 <sup>st</sup> , 5 <sup>th</sup> , 25 <sup>th</sup> , 50 <sup>th</sup> , 75 <sup>th</sup> , 95 <sup>th</sup> , 99 <sup>th</sup> height percentile returns
<b>Forest structure<sup>1</sup></b>	Prop. 7–12m	%	Proportion of the height returns between 7 and 12 m
	Prop. 12–17 m	%	Proportion of the height returns between 12 and 17 m
	Prop. 17–22 m	%	Proportion of the height returns between 17 and 22 m
	Prop. 22–27m	%	Proportion of the height returns between 22 and 27 m
	Prop. 27-max	%	Proportion of the height returns between 27 m and the maximal height return
	CV	-	Coefficient of variation of height returns
	Symmetry	-	Symmetry index of height returns, based on Lorimer and Frelich (1989); values close to 0 indicate reverse-J distribution, values close to 0.5 normal distribution, and values close to 1 exponential distribution
	Variance, Mean, Std. Dev.	m	Variance, mean, standard deviation of height returns
	Kurtosis	-	Kurtosis of height returns
	Skewness	-	Skewness of height returns
	CRR	-	Canopy relief ratio (CRR): extreme values (close to 0 or 1) represent homogeneity and intermediate values represents heterogeneity
	Rugosity	-	Crown surface roughness: higher values indicate greater roughness
	Gap fraction	%	Percentage of returns under 7 m

<b>Category</b>	<b>Name</b>	<b>Unit</b>	<b>Description</b>
<i>Airborne LiDAR</i> <b>Forest structure<sup>1</sup></b>	Gap VTMR	%	Variance-to-mean ratio (VTMR) of gaps, indicating the heterogeneity of gap spatial distributions within the tile; values equal to 0 represent homogeneity and higher values are increasing heterogeneity. This index was calculated using the gap fraction that was obtained for four 10 × 10 m subplots
<i>Airborne LiDAR</i> <b>Topography<sup>2</sup></b>	Slope mean, median, std. dev.	%	Mean, median, standard deviation values of slope
	TWI mean, median, std. dev.	-	Mean, median, standard deviation values of topographic wetness index (TWI)
<i>SCANFI</i> <b>Modelled tree species composition<sup>3</sup></b>	Prop. hardwood	%	Modelled proportion of hardwood species in the cover proportion of the total crown cover
	Prop. fir	%	Modelled proportion of balsam fir in the cover proportion of the total crown cover
	Prop. bspruce	%	Modelled proportion of black spruce in the cover proportion of the total crown cover
	Prop. softwood <sup>4</sup>	%	Modelled proportion of other softwood species in the cover proportion of the total crown cover

<sup>1</sup>: predictors derived from airborne LiDAR canopy height model and digital elevation model open access raster products (1 m pixel resolution) describing vertical and horizontal heterogeneity and complexity; <sup>2</sup>: slope (2 m pixel resolution) and topographic wetness index open access raster products (1 m pixel resolution); <sup>3</sup>: attributes obtained from the SCANFI data product (resolution from 30 m resampled into 1 m pixel resolution); <sup>4</sup>: Other than balsam fir, black spruce, jack pine, tamarack, white pine and red pine.

#### 1.2.4 Data analysis

In order to detect TreMs and deadwood abundance and diversity, we used random forest models, a machine-learning algorithm widely adopted with remote sensing data (Belgiu et Drăguț, 2016; Ette *et al.*, 2023; White *et al.*, 2017). We used the collected data on the remaining 138 subplots to compute our 16 field-based response variables and to extract our 32 remote sensing predictors (see supplementary materials, Table 6 for the range of values summary table). We built regression random forest models from a selection of predictors that were retained if they appeared in at least 50 out of 100 iterations of the VSURF algorithm (Genuer *et al.*, 2022). These models were developed for each response variable using a leave-one-out cross-validation approach (i.e., training on 137 subplots and predicting on the remaining one). We set the “ntree” parameter to 1000 and used the other default parameters of the `randomForest()` function from the `randomForest` package (Breiman *et al.*, 2024). To evaluate model performance, we fitted linear models between observed and predicted response variables for each subplot (i.e.,  $\text{lm}(\text{observed} \sim \text{predicted})$ ). The Root Mean Square Error (RMSE), Normalized RMSE (NRMSE calculated as  $\text{RMSE}/(\text{max}-\text{min})$  and expressed in percent), relative RMSE (rRMSE as  $\text{RMSE}/\text{mean}(\text{observed})$ , expressed in percent), Mean Absolute Error (MAE), Normalized MAE (NMAE calculated as  $\text{MAE}/(\text{max}-\text{min})$  and expressed in percent) were used to quantify prediction errors and noise. We further used the coefficient of determination ( $R^2$ ), model bias and deviation of linear models from the ideal 1:1 line (i.e., slope) to assess model calibration and scaling errors in predictions. These complementary metrics provide insights into model accuracy, bias and robustness, allowing the selection of the best-performing models (Botchkarev, 2019; Piñeiro *et al.*, 2008; Santopuoli *et al.*, 2020). The results of the remote sensing predictors for each model were then further analyzed by computing the percentage increase in mean square error (%incMSE) and by using the `kernelshap()` and the `shapviz()` function from the `kernelshap` and the `shapviz` packages (Mayer *et al.*, 2024; Mayer et Stando, 2025). This step allows us to get insights on the remote sensing predictors importance and their impacts on the response variable predictions.

Finally, we used the models to produce wall-to-wall prediction maps on the FERLD surroundings, one for each response variable. For prediction purposes, we also filtered the predictions to forest with characteristics to those of the surveyed forests, i.e., forest stands older than 70 years after fire that have not been heavily disturbed by anthropogenic disturbances using the product of the 5th Ecological Forest Inventory of Southern Quebec (MRNF, 2017). The maps were derived from our random forest models and perform at a 20 m resolution. All statistical analyses were completed using R-software, 4.4.1 (R Core Team, 2024).

### 1.3 Results

#### 1.3.1 Predicting deadwood abundance and diversity

Predictions of deadwood abundance and diversity revealed clear contrasts between abundance and diversity variables, as well as between lying and standing components (**Table 3**).  $R^2$  values ranged from 0.33 for the volume of lying deadwood (best-performing model) to 0.01 for the lying deadwood Pielou index (weakest-performing model). The slope values varied between 1.10 and 0.83, while both NRMSE and NMAE values remained below 20%, and bias values were consistently close to zero, except both lying and standing deadwood Pielou and Shannon index, which underperformed.

Deadwood models using abundance-like variables, namely volume and basal area ( $R^2=0.17-0.33$ ) plainly outperformed models predicting deadwood diversity with Pielou or Shannon index ( $R^2=0.01-0.09$ ). Besides, lying deadwood models tended to show better model performance than those for standing deadwood as highlighted by rRMSE values (11.72-68.86 vs. 37.11-105.33). Both NRMSE and NMAE values had a lower range for lying deadwood (respectively, 14.81-18.88% and 11.66-15.04%) compared to standing deadwood (respectively, 18.08-27% and 13.26-20%). Our results indicated that abundance-like variables can be predicted, though residual variability remained in our models. Concerning the four other diversity models using indices, the results indicated that our predictors did not capture enough of the variability for them to be relevant. Pielou and Shannon models performed too poorly to allow a meaningful analysis of their predictors (see supplementary materials, **Figure 9**).

Overall, our deadwood models are mainly built upon forest structural information describing canopy verticality, derived from airborne LiDAR. The most influential predictors for accuracy included predictors such as the 95th and 99th height percentiles, or the proportion of canopy height returns within the 17–22 m (**Table 4**), reflecting the interactions between vertical stratification and deadwood distribution. Rugosity, which characterizes the forest horizontal component, is the only other remote sensing predictors that showed significant importance. In contrast, species composition and topographical predictors had little influence on improving model predictive performance (**Table 4**).

### 1.3.2 Predicting tree-related microhabitats abundance and diversity

As with deadwood, predictions of TreM abundance and diversity revealed clear contrasts between abundance and diversity variables (**Table 3**). The best-performing models are the number of habitat trees per hectare and the number of TreMs per tree ( $R^2=0.25$ ) while the weakest-performing model is the richness index of TreM types ( $R^2=0.08$ ). Abundance models ( $R^2=0.17-0.25$ , Slope=0.96-1.06, NRMSE=15.20-16.38%) clearly outperformed diversity models ( $R^2=0.08-0.16$ , Slope=0.71-0.82, NRMSE=17.66-20.15%), offering better prediction performance. With both NRMSE and NMAE values below 20%, low rRMSE values (13.41-33.79%), bias values consistently close to zero, and despite some noise and residual variability, our findings show predictive ability, although with reduced performances for diversity.

In contrast to deadwood, our models reliably captured TreM abundance and diversity using the local environment data describing topography and species composition. The mean TWI, the mean slope, the proportion of balsam fir and of “other” softwood (see note 4, **Table 2**) contributed significantly to increase model predictive performance. Additionally, the LiDAR predictors describing vertical forest structure, such as the 1st and 99th height percentiles, as well as the variance of height returns, were key predictors for model predictive performance (**Table 4**). These results reflect the strong relationship between forest stratification and TreM distribution.

**Table 3**  
**Predictive performances of our 16 abundance and diversity models**

Model	Response variable	Slope	R <sup>2</sup>	RMSE	NRMSE	rRMSE	MAE	NMAE	Bias
<b><i>Lying Deadwood—LD</i></b>									
<i>Abundance</i>	Volume	1.1	0.33	40.73	14.81	42.23	32.07	11.66	0.12
<i>Diversity</i>	High decay volume	1.07	0.24	31.18	18.88	49.91	24.84	15.04	0.21
	Low decay volume	0.96	0.3	23.39	15.3	69.86	16.94	11.08	-0.78
	Shannon index	0.56	0.05	0.18	17.37	13.87	0.13	12.55	0.01
	Pielou index	0.08	0.01	0.1	16.73	11.72	0.08	13.38	0.01
<b><i>Standing Deadwood—SD</i></b>									
<i>Abundance</i>	Basal area	0.91	0.28	4.43	18.08	69.26	3.25	13.26	-0.05
<i>Diversity</i>	High decay basal area	0.83	0.17	2.85	19.25	105.33	2.13	14.39	-0.02
	Low decay basal area	0.95	0.3	2.68	19.46	72.62	2.06	14.95	0.03
	Shannon index	0.64	0.09	0.35	22.45	45.25	0.28	17.96	0.01
	Pielou index	0.64	0.07	0.27	27	37.11	0.2	20	0.01
<b><i>Tree-related Microhabitat—TreM</i></b>									
<i>Abundance</i>	Habitat Trees per hectare	1.01	0.25	174.84	15.2	33.79	125.02	10.87	0.39
	Number per hectare	0.96	0.17	247.75	15.73	33.29	190.58	12.1	-0.53
	Number per tree	1.06	0.25	0.22	16.38	15.03	0.17	12.66	0.01
<i>Diversity</i>	Shannon index	0.71	0.1	0.37	17.66	19.76	0.29	13.84	0.01
	Pielou index	0.78	0.16	0.11	19.43	13.41	0.08	14.13	0.01
	Richness index	0.82	0.08	2.62	20.15	25.99	2.12	16.31	-0.05

**Table 4**  
**Selected predictors importance of our 16 random forest regression**

Model	Response variable	Predictors importance (% increase in MSE)
<b><i>Lying Deadwood—LD</i></b>		
<i>Abundance</i>	Volume	Perc. 95 (25.1%); Perc. 99 (17.6%); Perc. 17–22m (15.8%); Perc. 75 (12.5%); Rugosity (12%); Prop. softwood (10.5%); TWI mean (6.6%)
<i>Diversity</i>	High decay volume	Rugosity (41.2%); Perc. 17–22m (24%); Perc. 95 (22.4%); Prop. softwood (12.4%)
	Low decay volume	Perc. 95 (30.5%); Perc. 75 (21.6%); Prop. softwood (15%); Prop. fir (14.5%); Prop. hardwood (12.5%); Symmetry (5.9%)
	Shannon index	Variance (48.8%); CV (34.8%); TWI mean (16.4%)
	Pielou index	Perc. 05 (42.3%); Gap fraction (37.3%); Gap VTMR (20.4%)
<b><i>Standing Deadwood—SD</i></b>		
<i>Abundance</i>	Basal area	Perc. 95 (19.2%); Perc. 75 (15.4%); Prop. 22–27m (14.9%); Perc. 99 (14.6%); Perc. 50 (12.8%); Prop. 17–22m (12.1%); Symmetry (5.8%); Rugosity (5.2%)
<i>Diversity</i>	High decay basal area	Perc. 22–27m (29.3%); Perc. 75 (23.8%); Perc. 95 (22.3%); Rugosity (16.3%); Std. Dev. (8.2%)
	Low decay basal area	Perc. 50 (22.8%); Perc. 95 (22.4%); Perc. 75 (19.6%); Perc. 99 (17.7%); Prop. 7–12m (10.7%); Symmetry (6.8%)
	Shannon index	Perc. 12–17m (60.9%); Perc. 22–27m (39.1%)
	Pielou index	Perc. 12–17m (43.8%); Slope std. dev. (38%); Skewness (18.2%)
<b><i>Tree-related Microhabitat—TreMs</i></b>		
<i>Abundance</i>	Habitat Trees per hectare	TWI mean (24.5%); Prop. 7–12m (20.9%); Perc. 01 (20.5%); Slope mean (19.6 %); Skewness (14.5%)
	Number per hectare	Perc. 01 (41%); Perc. 7–12m (24.8%); Rugosity (18.1%); TWI mean (16.2%)

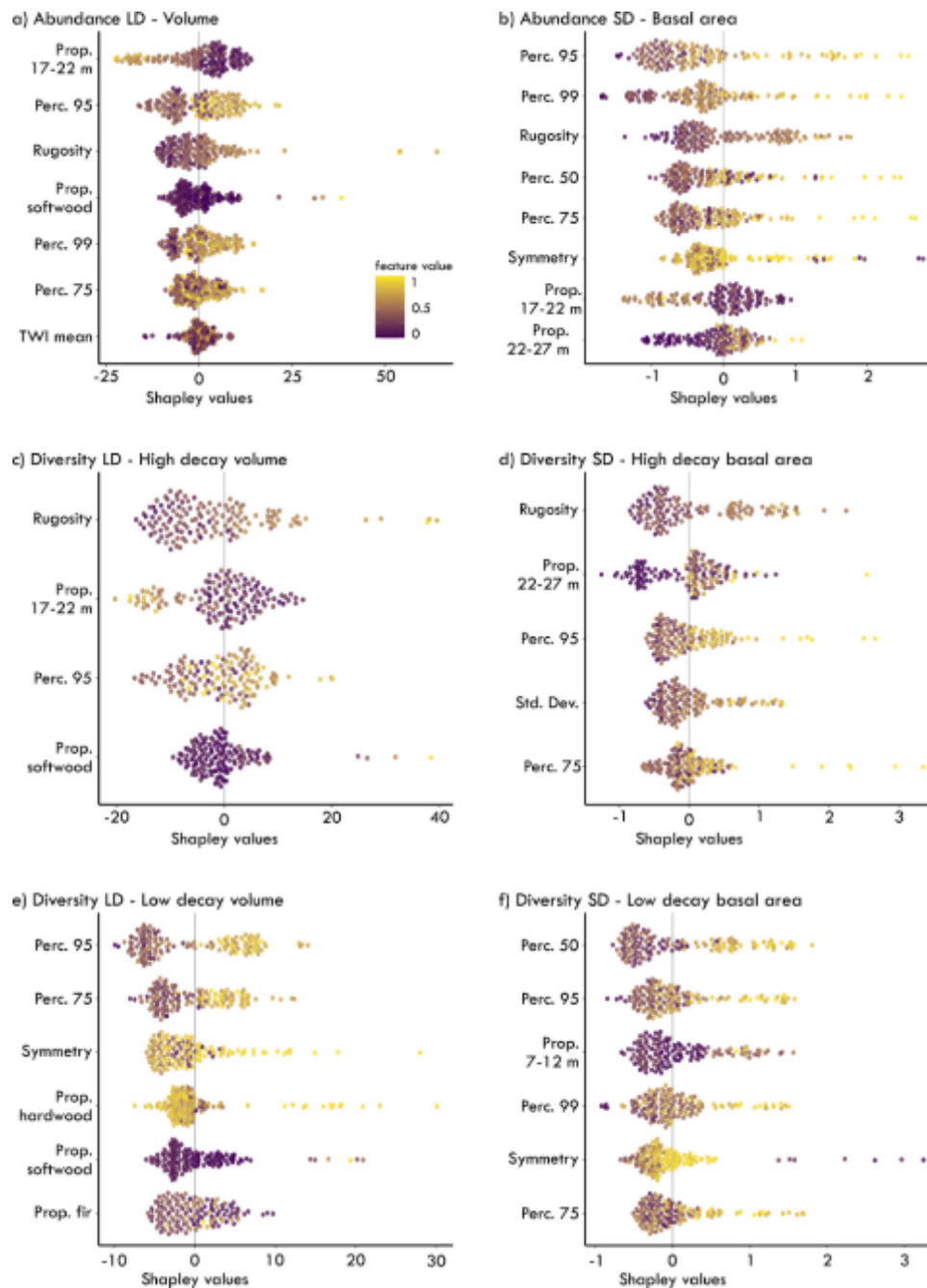
Model	Response variable	Predictors importance (% increase in MSE)
<i>Tree-related Microhabitat—TreMs</i>		
<i>Abundance</i>	Number per tree	Perc. 99 (20.4%); Perc. 95 (18.5%); Perc. 75 (18.2%); Variance (14.2%); Prop. softwood (12.2%); Perc. fir (12.2%); Slope median (4.4%)
<i>Diversity</i>	Shannon index	Variance (24.5%); Std. Dev (24.4%); Perc. fir (17%); Perc. 99 (13.9%); Perc. 95 (13.1%); Slope median (7%)
	Pielou index	Slope median (43.4%); TWI mean (37.8%); Variance (18.8%)
	Richness index	Prop. fir (61.1%); Prop. softwood (26.8%); Perc. 01 (7.9%); Kurtosis (5.3%); TWI mean (-1%)

### 1.3.3 Influence of forest structure on deadwood abundance predictions and of species composition on deadwood diversity predictions

The SHAP (Shapley Additive Explanations) beeswarm distribution plots provided deeper insights into the contribution of each predictor on model outputs at the individual observation level (**Figure 6**). For deadwood abundance, both standing and lying deadwood models were primarily driven by upper canopy structural predictors such as the proportion of 17–22 m returns, the 75<sup>th</sup>, the 95<sup>th</sup> and 99<sup>th</sup> height percentiles, as well as rugosity (**Table 4; Figure 6a to 6f**). These variables showed consistent influence across both models where higher height percentiles and rugosity values, combined with lower values of the proportion of 17–22 m returns increased deadwood abundance predictions. This pattern suggests that homogeneous stands tend to support lesser amounts of deadwood.

As for the diversity models, predictors of low and high decay basal area and volume largely overlapped with those identified in the abundance models, essentially representing a subdivision of the predictors from the standing deadwood basal area and the lying deadwood volume (**Figure 6**). Lying deadwood was not only influenced by the canopy structure but also by the canopy tree composition with proportions of hardwood, balsam fir, and other softwood contributing more strongly to low-decay classes. By contrast, standing deadwood was mainly driven by vertical structure, particularly high-canopy layers and canopy rugosity, highlighting the role of vertical heterogeneity and complexity in snags distribution (**Table 4**).

Overall, diversity models derived from basal area and volume are largely based on the same predictive signals as abundance models, they also reveal distinct structural and compositional drivers that specifically separate decay classes (**Figure 6c to 6f**).



**Figure 6**

**Deadwood beeswarm plots of SHAP play additive explanations values**  
 It illustrates predictor influence for our six best-performing lying deadwood (LD) and standing deadwood (SD) models (out of ten). Predictors are ranked by their contribution to each prediction, independent of other variables. Distance from zero on the SHAP axis reflects variable importance in the model, while the colour gradient shows the effect direction of feature values (a positive feature

**value indicates an increase in the predicted variable with the associated predictor, and conversely). See supplementary materials Figure 9 for the four-remaining deadwood SHAP beeswarm plots.**

#### 1.3.4 Influences of forest structure, species composition and local topography on the prediction of TreM diversity and abundance

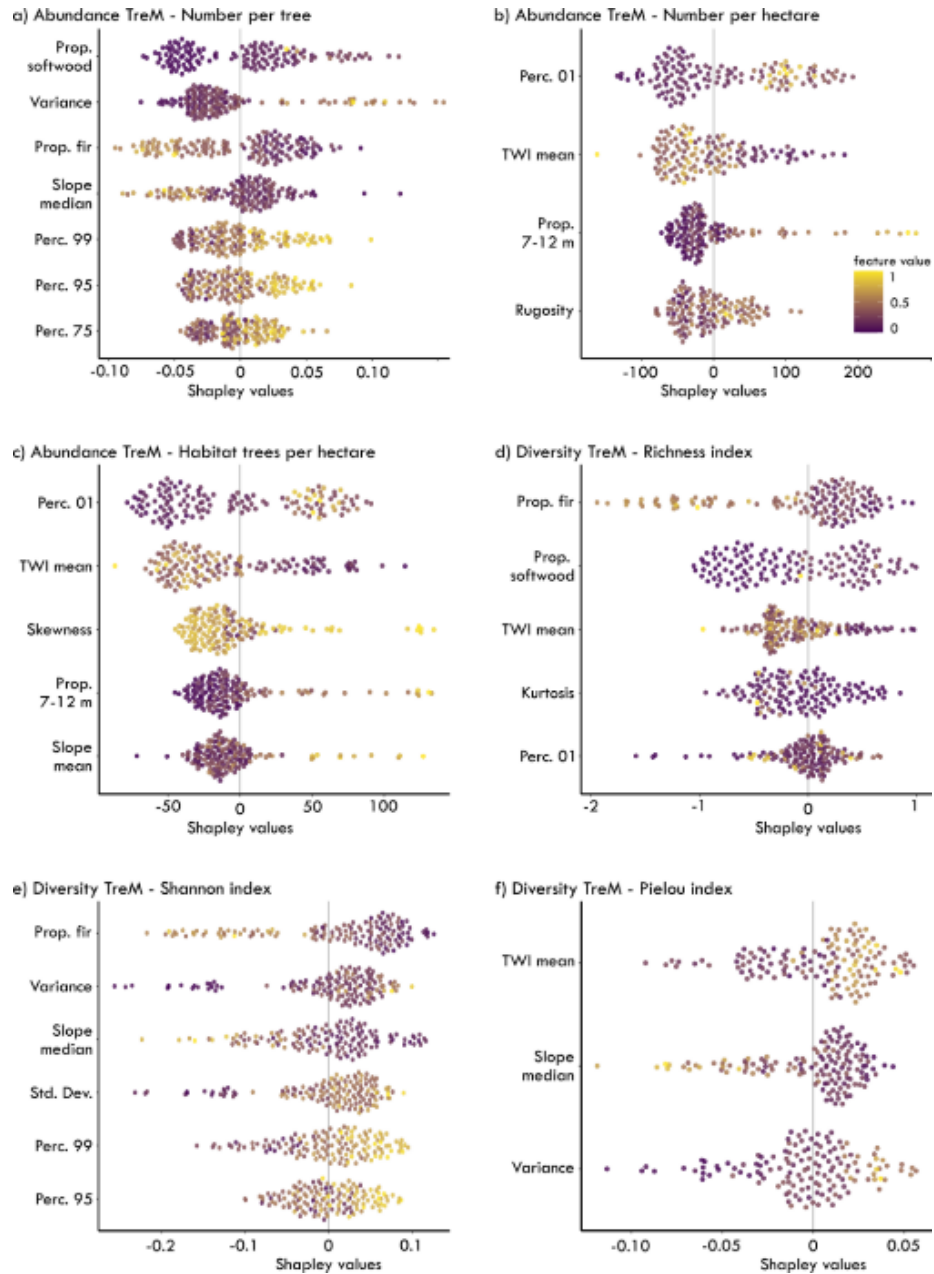
At the stand level, TreM abundance models showed that the number of TreMs and habitat trees per hectare was primarily driven by lower-canopy structural predictors (namely the first height percentile and the proportion of 7–12 m returns; **Table 4; Figure 7a to 7c**). Higher TreM abundance was associated with increased values of the lower-canopy structural predictors, lower mean TWI, and higher slope mean, indicating a preference for moist, uneven terrains with well-developed lower canopy strata. Skewness and rugosity also contributed greatly to model prediction but exhibited a less directionally consistent influence, suggesting a non-linear influence. At the tree level, the number of TreMs per tree was more sensitive to canopy height and variability (e.g., 99th height percentile, Variance), and to species composition (namely softwood and fir proportions; **Table 4; Figure 7a**). TreM abundance increased with higher proportions of softwood, greater 75th and 99th height percentiles and greater structural variance. Conversely, higher values of slope median and proportions of balsam fir were associated with lower predicted abundance, suggesting that more homogeneous terrain and fir-dominated stands may be less favourable for the development of multiple TreMs per tree.

In contrast, TreM diversity models (Pielou evenness, Shannon and richness index) were mainly driven by predictors that offer insights on the forest composition and the topographical context such as slope, TWI and species canopy proportion predictors. Structural predictors had less influence even though still selected (**Table 4; Figure 7d to 7f**). Higher values of TWI mean tend to increase Pielou index while they decrease the richness index showing opposite patterns in Shapley distribution plots. This highlights the difference in the ecological information given by both indices (**Figure 7e and 7f**). Pielou index predictions are also increased with high variance values and low slope median values.

On the other hand, increased richness index predictions are supported with mostly low TWI mean values along with low (but non-zero) balsam fir proportions and other softwood proportions low, and with a non-linear influence of the first height percentile values decreasing the predictions. This pattern suggests that flatter, but structurally diverse stands may support a more even distribution of TreMs while stands occupied by other species than balsam fir, without large gaps caused by secondary disturbances, emphasize TreMs richness. This pattern is even further supported by the Shannon index beeswarm plot that has similar results (**Figure 7**).

#### 1.3.5 Spatial prediction maps

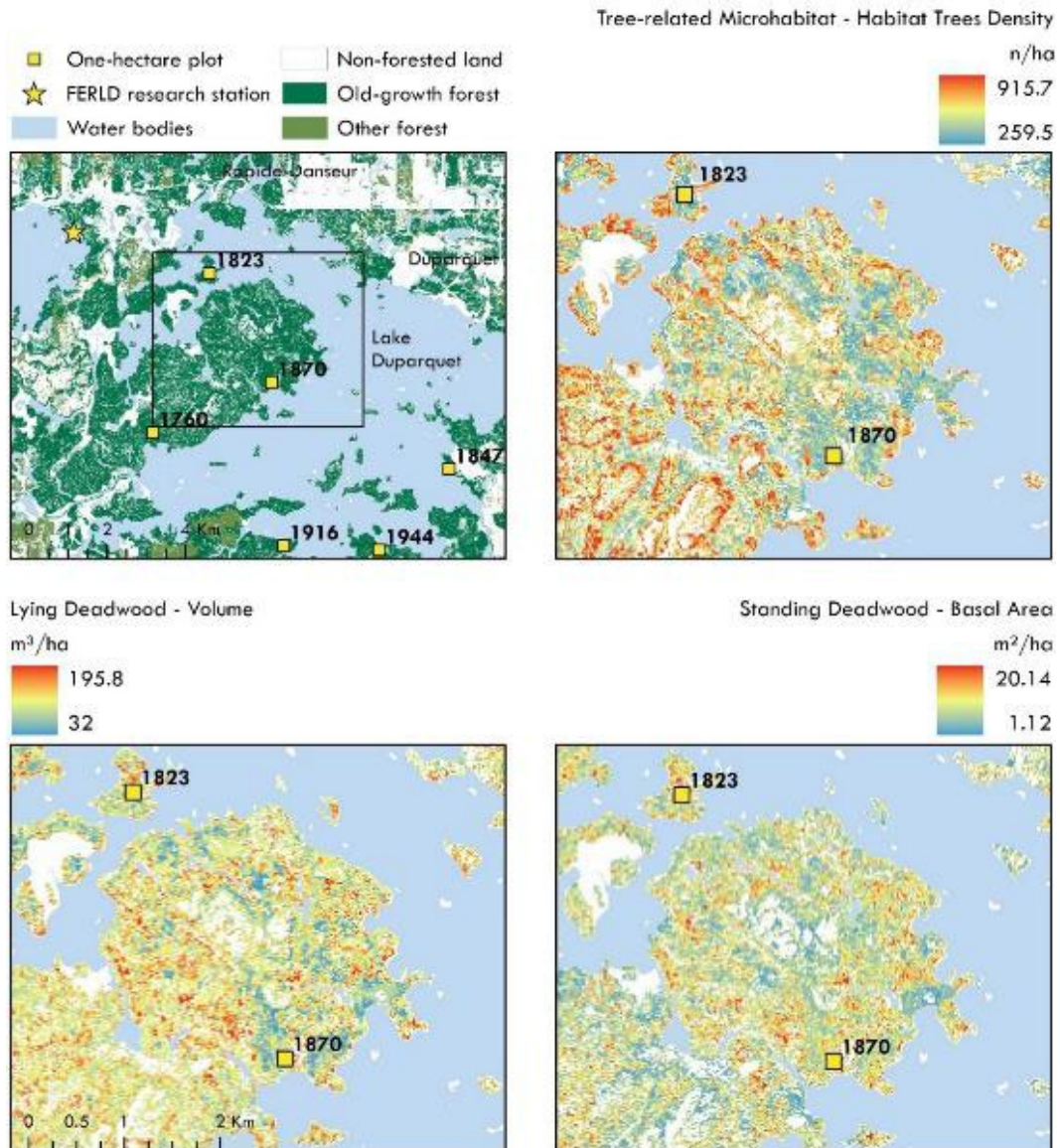
To provide ready-to-use forest habitat data, we produced wall-to-wall prediction maps derived from our models (**Figure 8** and see supplementary materials, **Figures 10 to 13**). These maps deliver spatially explicit predictions for key habitat variables, offering valuable ecological insights for the forest habitats (TreMs, standing deadwood and lying deadwood). They show clear and ecologically meaningful forest habitats spatial patterns, with areas of high and low predicted values that are consistent with field observations and historical records. Such wall-to-wall habitat maps provide a powerful tool to quickly identify habitat hotspots and coldspots across the forest landscape and to support both ecological assessments and forest management.



**Figure 7**

**TreMs beeswarm plots of SHAP Additive Explanations values**

It illustrates predictor influence for our six best-performing TreM models (out of six). Predictors are ranked by their contribution to each prediction, independent of other variables. Distance from zero on the SHAP axis reflects variable importance in the model, while the colour gradient shows the effect direction of feature values (a positive feature value indicates an increase in the predicted variable with the associated predictor, and conversely).



**Figure 8**

**Prediction maps for the three best-performing abundance models**

The areas of low values (“coldspots”) are shown in blue, while high values (“hotspots”) are shown in red. Both white and light green areas have been excluded from predictions. White areas correspond to unforested regions. Light green areas represent managed forests (e.g., recent anthropogenic disturbances). All maps are provided in the supplementary materials. The map scale is finer than the Figure 5 (black-lined zoom box) as the 20 m by 20 m prediction resolution is too detailed to be directly observed at a large scale.

#### 1.4 Discussion

The models developed in this study achieved the initial objective as the resulting maps successfully captured TreM and deadwood attributes across the landscape. They provide valuable ecological insights by revealing broad-scale spatial patterns of forest habitat. Even further indicate that this habitat variability depends on the underlying ecological processes, particularly secondary disturbances, whose effects can be effectively quantified with remote sensing data.

Prediction performances were variable among the models, with overall low bias (bias <0.12 except in four models [0.21-0.78]) and little divergence between observed and predicted values (slope interval=0.71-1.1), moderate noise (NRMSE<15-25%, NMAE<12-20%, rRMSE<15-105%) and low to moderate explained variance ( $R^2=0.01-0.33$ ). Such performance is consistent with the high ecological noise arising from both the structural and compositional complexity of boreal mixedwood old-growth forests (Bergeron *et al.*, 2014) and the pronounced spatial and temporal variability of deadwood and TreMs (Martin *et al.*, 2021b). Similar predictive performances have been reported in related studies modelling TreMs and deadwood (Marchi *et al.*, 2018; Parisi *et al.*, 2024; Santopuoli *et al.*, 2020), supporting the consistence of our approach in a complex ecological system.

Only a couple of studies have investigated TreMs in the boreal biome, fewer have in eastern Canada and none have focused on the eastern mixedwood boreal forest (Martin *et al.*, 2022). Our models contribute to filling this gap by improving our understanding of deadwood and TreMs spatial patterns at a broad spatial scale, a need highlighted by numerous studies (Larrieu *et al.*, 2022; Russell *et al.*, 2015; Toivonen *et al.*, 2023). Beyond its scientific contribution, this approach also lays the groundwork for operational applications in forest management. It would allow overcoming the biodiversity assessment challenges, helping to fulfil the biodiversity knowledge gap, and ultimately help for forest biodiversity conservation through a more sustainable forest management.

##### 1.4.1 Unequal predictability of deadwood spatial dynamics: Abundance by knockout

Our models predicting deadwood abundance outperformed those for deadwood diversity, suggesting that abundance is more directly linked to forest structural attributes. All the best-performing models supported a clear ecological interpretation, whereby predictors may be indicative of forest successional stages. For example, high values of broadleaf proportion, canopy height, and rugosity may be associated with the mixedwood boreal forest canopy break-up stage. Such interpretation aligns with Falkowski *et al.* (2009) that has demonstrated that LiDAR metrics can be used to predict forest successional dynamics. They also achieved improved predictive power compared to Pesonen *et al.* (2008), with lower rRMSE values for both, similar variables, “lying deadwood volume” (42.23% in our study vs. 51.6%) and “standing deadwood basal area” (69.26% in our study vs. 78.8%).

Lying deadwood abundance relied on high canopy percentile metrics—such as 99<sup>th</sup>, 95<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> height percentiles—which surrogate forests with tall and relatively homogeneous canopy. Such description is typical of the canopy break-up successional stage when trembling aspens reach a mortality peak and highly contribute to the deadwood inputs when falling (Bergeron, 2000 ; Hély *et al.*, 2000). This model also relied on a low returns proportion between 12 m to 17 m, as well as on a high proportion of other softwood tree species and a canopy rugosity of intermediate values that could infer late successional and multi-cohort forests (Bergeron, 2000). These findings align with Hély *et al.* (2000) who reported that deadwood accumulation in mixedwood boreal forests follows a reverse-J pattern along forest succession. Regarding lying deadwood diversity, Shapley plots show that both models of the high- and low-decay volume are a subset of the total volume model. The distribution of the corresponding metrics (Figure 6d) indicates that high decay deadwood is mostly associated with late-successional stands, due to the positive influence of high rugosity value, greater proportion of softwood and few LiDAR returns between 17 m to 22 m. In contrast, low-decay deadwood was characteristic of younger trembling aspen dominated stands with predictions strengthened by high 75<sup>th</sup> and 95<sup>th</sup> height percentiles values, high proportion of hardwood and lower proportions of balsam fir. Regarding Shannon and Pielou diversity indices (supplementary materials

Figure 9), Shapley distributions exhibited important noise, similarly to what observed by Martin *et al.* (2021b). Deadwood decay processes are highly localized and species-dependent, ranging from small and heterogeneous patches to large and homogeneous patches, complicating predictive modelling (Aakala *et al.*, 2008; Angers *et al.*, 2011; Brais *et al.*, 2006 ; Brais et Drouin, 2012 ; Ter-Mikaelian *et al.*, 2008).

For standing deadwood abundance, selected predictors—95<sup>th</sup> height percentile and rugosity—are consistent with the literature linking high structural complexity with standing deadwood basal area (Kane *et al.*, 2010; Martinuzzi *et al.*, 2009). As with lying deadwood, standing deadwood diversity was challenging to predict reliably. Nevertheless, contrasting low and high decay basal areas reveal distinct structural patterns: low decay values are typically supported by homogeneous stands referring to even-aged single cohorts. In these stands, low symmetry index values indicate large mortality patches but with low snag density, hence not forming large canopy gaps (Hart et Kleinman, 2018). In these conditions, snags would be fully exposed to sunlight, slowing decomposition and maintaining dry, undecayed wood until the establishment of a new canopy cohort, thus initiating the next decay phase (Schreiber *et al.*, 2025).

Surprisingly, canopy gap metrics were not an important predictor for deadwood, underscoring the potential difficulties to capture canopy gap dynamics under our framework. Gap size and shape vary greatly with disturbance types and species composition (Bergeron *et al.*, 2014 ; Kneeshaw et Bergeron, 1998 ; Luo et Chen, 2011), which generate structural noise that can be hard to refine through remote sensing (LaRue *et al.*, 2022). Gap-filling dynamics also differ depending on disturbance severity, soil type, or environmental conditions, promoting either shade-tolerant softwood or intolerant hardwood species that in return shape different forest three-dimensional structures (Leduc *et al.*, 2021; Martin *et al.*, 2019; Moulinier *et al.*, 2011). This heterogeneity in forest three-dimensional structural patterns and dynamics could therefore explain the low importance of gap metrics.

#### 1.4.2 Quantity over quality: Contrasting predictability of tree-related microhabitat spatial dynamics

Similarly, as deadwood predictions, TreM abundance predictions achieved higher predictive accuracy than diversity models with comparable implications. These results are consistent with previous works, pointing out that TreMs drivers remain insufficiently understood and may be difficult to capture with our remote sensing predictors (Larrieu *et al.*, 2022). Unlike deadwood, however, TreM abundance was strongly supported with species composition and topographical predictors. Aligned with deadwood, predictors offering vertical description of complexity and heterogeneity were also highly associated with prediction performances. Our abundance models outperform the only previous study combining both random forest and airborne LiDAR for TreMs prediction (Santopuoli *et al.*, 2020), achieving better NMAE values for the habitat trees per hectare (10.87% in our study vs. 0.287) and the number of TreMs per hectare (12.1% in our study vs. 0.286).

In European forests, TreMs presence is correlated with tree diameter, as larger trees tend to be older and higher providing more surface for TreMs to colonize and more time for long-development TreMs to establish (Hämäläinen *et al.*, 2024; Kozák *et al.*, 2023; Savoie *et al.*, 2022). Yet, in our region, large coniferous trees like white spruce seem to be less likely to bear TreMs than slow-growing trees like white cedar (Cecile *et al.*, 2013; Newmaster *et al.*, 2003) or fast-growing shade-intolerant hardwood species like aspen or paper birch (Spînu *et al.*, 2023). In the boreal forest, local environmental context (climate, topography, species composition) could be more important drivers of TreMs occurrence than tree-level characteristics in comparison to temperate forests (Bütler *et al.*, 2025; Martin *et al.*, 2021b). The mixedwood boreal forest, with its high variability and multiple successional pathways (Bergeron *et al.*, 2014; Maleki *et al.*, 2021), may therefore integrate both temperate and boreal drivers. This study is, to our knowledge, the first to study TreMs in forests with eastern white cedar trees (i.e., *Thuja occidentalis* Linnaeus). Field observations revealed that white cedar hosts rare and diverse TreM types likely due to its extremely slow growth, adaptive architectural forms and ability to live for hundreds of years (Briand *et al.*, 1991; Hofmeyer *et al.*, 2009). Its capacity for partial cambial dieback, forming stem strips (Matthes *et al.*, 2002), may further enhance TreMs formation by creating a

unique structural niche. Eastern white cedar can also play a key role in this distinctive TreM dynamics in mixedwood boreal forests.

The number of habitat trees per hectare and of TreMs per hectare variables shared a similar pattern hindering some intercorrelation between them (**Figure 7b and 3c**). Still, they reveal the determinant role of canopy complexity driven by secondary disturbances favouring a dense understory (high first height percentile, rugosity, skewness and proportion of 7–12 m return values), as well as well-drained soils (high TWI mean and slope) for predictive modelling. This type of environment favour balsam fir mixture with hardwood and eastern white cedar (Harvey *et al.*, 2002), that are in return driven by recurrent spruce budworm outbreaks (Bergeron, 2000), explaining the complex vertical structure and dense understory. Forests having the higher score for these variables may therefore be defined by both pioneer species known to have a faster TreM development rate (Spînu *et al.*, 2023), snags known to be important TreM suppliers (Paillet *et al.*, 2017), and many small trees bearing similar TreMs (Paillet *et al.*, 2019). Moreover, disturbance severity is intensified on steep areas that are favoured by softwoods, where uprooting and exposure to wind and sunlight promote injury-related TreMs (Asbeck *et al.*, 2022; Larrieu *et al.*, 2025). These different factors can explain why they present a high TreMs or habitat tree density, but not necessarily the highest diversity.

Indeed, the number of TreMs per tree variable contrasts with the previous abundance variables as the selected predictors suggest higher values for tall multilayered hardwood-dominated forest at the canopy break-up stage (**Figure 7a**). This is consistent with European studies founding that hardwood species offer better abundance and diversity than softwood species (Asbeck *et al.*, 2022). As highlighted before, snags play a key role to improve maximal abundance and diversity, hosting up to 30% of all TreMs (Bütler *et al.*, 2024; Jansone *et al.*, 2023; Paillet *et al.*, 2017). The mixture of tall and senescent hardwood trees with snags can therefore explain this higher number of TreMs per tree. Regarding diversity indices, the Pielou evenness and the TreMs type richness displayed opposite Shapley distributions for TWI mean (**Figure 7d and 3f**). Richness increased in vertically complex drained areas not

dominated by balsam fir. In contrast, Pielou evenness was favoured in wetter to hydric flatter sites but still vertically complex, which is typical of softwood stands (Harvey *et al.*, 2002). This highlights the dual importance of the structural diversity and local environmental context, whose influences are highly diversified, resulting in a black box (i.e., a system in which the underlying mechanisms and their interactions remain difficult to fully identify) already pointed out by Larrieu *et al.* (2022). The Shannon index (**Figure 7e**) further indicates that TreM diversity is reached in stands with limited balsam fir presence, while TreM equitability requires local conditions related to softwood species.

Overall, our models identified old stands with complex vertical structures and driven by low-severity disturbances as key TreM hotspots. These stands combine high pioneer or large gap-filling patches bearing diverse hardwood-related TreMs, large old eastern white cedar trees, small trees bearing abundant softwood-related TreMs and localized mortality zones supporting snag-related TreMs. Consistent with Martin *et al.* (2021b), we find that forest complexity and heterogeneity increase with age, but that late-successional stages do not necessarily maximize TreM abundance or diversity. Successional pathways could differ even for similar stages, as local disturbance feedback could locally maintain snags and hardwood species patches (Bergeron et Harper, 2009; Leduc *et al.*, 2021; Martin *et al.*, 2018). Consistent with previous research, TreM availability appears to be highly variable locally (Kozák *et al.*, 2018; Przepióra et Ciach, 2023; Zemlerová *et al.*, 2023). Our prediction maps corroborate our findings, showing that tree-related microhabitats are a dynamic, spatially heterogeneous resource for biodiversity fluctuating across the landscape, much like deadwood and, ultimately old-growth forest structures themselves.

#### 1.4.3 Mapping deadwood and tree-related microhabitats: a key to sustainable forest management

Our models provide a new approach for biodiversity and forest management by detecting areas of high ecological values within forest landscapes, contributing to fill the knowledge gaps addressed by Dutta *et al.* (2025) and Riofrío *et al.* (2025). Indirect biodiversity indicators, such as TreMs and deadwood, offer a field-friendly alternative

to collect information on forest biodiversity. Combined with remote sensing and machine learning tools, the spatial prediction of indirect biodiversity indicators represents an effective way for a sustainable forest management.

These models also demonstrate the possibility of predicting TreM and deadwood abundance and diversity in boreal mixedwood forests, but their accuracy could still be improved. Our data draws strength from a unique experimental design that captures the significant heterogeneity of old-growth boreal mixedwood forests (Bergeron, 2000 ; Leduc *et al.*, 2021 ; Maleki *et al.*, 2021), but our training area remains spatially limited. Expanding the network of training plots over a larger territory, also incorporating younger forests and second-growth forests, will be a necessary next step in extending its transferability. Using raw LiDAR point cloud with a high point density and preferentially collected in the leaf-off season could also improve the models (Hartmann *et al.*, 2022; Marchi *et al.*, 2018; Wing *et al.*, 2015). In boreal forests, the operational window to acquire leaf-off LiDAR data without snow cover is, however, extremely narrow, which makes data collection particularly challenging over vast territories. Working with the prediction scale could benefit the models as some processes, potentially linked with the habitat abundance and diversity, can only be captured at a finer or broader scale (Atkins *et al.*, 2023b). Finally, in line with ecological model guidelines patterns (Getz *et al.*, 2018; Planque *et al.*, 2022), we emphasized predictive adequacy over fixed thresholds. Even though, our 10 best-performing performance values ranged within intervals empirically accepted in other studies ( $R^2=0.16-0.33$ , Slope=0.78-1.10, NRMSE=14.81-19.46%, bias=[0.01-0.78]). Our study is therefore a benchmark research that could be further improved, using other complementary and multi-temporal remote-sensing data and a higher spatial resolution, and a larger training plot network dispersed in the landscape and covering a wider successional range to better capture the abundance and diversity different pathways in the mixedwood boreal forest.

### *1.5 Conclusion*

Our results demonstrate that remote sensing predictors describing forest structure, local topography and species composition can capture enough of the variability to allow prediction of abundance and diversity of tree-related microhabitats and deadwood in old-growth mixedwood boreal forests. The best prediction performances were found in abundance modelling while diversity modelling was more challenging. Out of our 16 models, we retained the 10 best-performing ( $R^2=0.16-0.33$ , Slope=0.78-1.10, NRMSE=14.81-19.46%, bias=|0.01-0.78|) while TreM richness, TreM Shannon index and both lying and standing deadwood Shannon and Pielou index underperformed ( $R^2=0.01-0.10$ , Slope=0.08-0.82, NRMSE=16.73-27%, bias=|0.01-0.05|). Unveiling forest habitat patterns of abundance and diversity is essential for ensuring sustainable forest management that takes forest biodiversity into account. Our models can greatly help to refine forest management planning, by identifying areas of high ecological value where forest biodiversity can thrive. However, accuracy was limited for some biodiversity indicators, and further research is needed to determine whether this limitation is context-dependent or reflects limitations of remote sensing in adequately describing them. Our research therefore opens the way to the application of such models to larger areas and other types of forest, contributing to achieve a better balance between harvesting timber and the maintenance of ecosystem functions and services provided by forest biodiversity.



## CONCLUSION

Nos résultats montrent que les variables prédictives issues de la télédétection décrivant la structure forestière, la topographie locale et la composition en espèces permettent de prédire l'abondance et la diversité des dendromicrohabitats et du bois mort dans les vieilles forêts boréales mixtes. Les modèles performants fournissent des prédictions, observables sous forme de cartes, qui mettent en évidence des agglomérations spatiales bien définies. Ces concentrations impliquent des zones continues à fortes et à faibles valeurs de diversité et d'abondance en dendromicrohabitats et en bois mort. Indirectement, elles permettent donc d'inférer sur le potentiel d'accueil en biodiversité au travers de la présence d'habitats forestiers. Sur nos 16 modèles, nous avons retenu les 10 meilleurs modèles ( $R^2 = 0.16-0.33$ , Pente = 0.78-1.10, NMAE = 10.87–15.04%) pour que les prédictions spatiales permettant une visualisation cartographique de qualité. La performance de ces modèles est aussi marquée par les faibles valeurs de biais obtenues (Biais = |0.01-0.78|) qui renforce leur fiabilité et ce qui nous permet de répondre favorablement à nos objectifs. Encore plus, des performances prédictives similaires ont été rapportées dans des études portant sur la modélisation des DMH et du bois mort (Marchi *et al.*, 2018 ; Parisi *et al.*, 2024 ; Santopuoli *et al.*, 2020), ce qui confirme la cohérence de notre approche dans un système écologique complexe.

En plus de cela, la cohérence écologique de nos modèles est également supportée par les résultats portant sur l'importance des variables prédictives et leurs influences sur les prédictions. En effet, les modèles les plus performants ont permis une interprétation écologique claire, selon laquelle les variables explicatives pourraient refléter les stades de succession forestière. Par exemple, des valeurs élevées de proportion de feuillus, de hauteur de canopée et de rugosité pourraient être associées au passage de la première vers la seconde cohorte, caractéristique des forêts boréales mixtes. Cette interprétation est cohérente avec les résultats de Falkowski *et al.* (2009), qui ont montré que les métriques LiDAR peuvent être utilisées pour prédire la dynamique des stades de succession forestière. Ainsi, les influences de ces variables prédictives dans les graphiques de SHAP, en décrivant la structure forestière

et l'environnement local, infèrent sur les processus écologiques en place, et qui sont soutenus par la littérature en tant que moteurs de l'abondance et de la diversité des dendromicrohabitats et du bois mort.

Ainsi, même si nos modèles offrent de nouvelles perspectives, nous observons néanmoins un certain bruit dans nos prédictions. Ce bruit est cependant maintenu sous les 20 % de NRMSE (NRMSE = 14.81-19.46%) pour nos 10 modèles les plus performants. De plus, il n'est pas étonnant au vu du système d'étude, la forêt boréale mixte, qui est extrêmement complexe. En effet, chaque peuplement y est caractérisé par des facteurs environnementaux et par un historique de perturbations uniques s'y appliquant. Au fil de la succession, ces peuplements prennent des trajectoires différentes, parfois non convergentes, et leurs structures forestières possèdent leurs propres variabilités (Bergeron *et al.*, 2014). Bergeron et Harper (2009) ont notamment démontré que les forêts boréales mixtes sont marquées par des processus écologiques très variables et parfois contre-intuitifs. Notamment, à l'instar des forêts boréales résineuses, un stade de succession avancé ne conduit pas forcément à une augmentation des caractéristiques typiques des vieilles forêts, comme de très gros arbres, qui sont parfois même divergentes pour des forêts d'âges similaires (Bergeron et Harper, 2009 ; Martin *et al.*, 2018).

Les modèles moins performants concernent uniquement des variables issues d'indices de diversité (Shannon, Piélou, Richesse spécifique). Cette opposition de performance démontre la difficulté de capter la variabilité inhérente aux indices de diversité en écologie, difficulté qui est retrouvée dans d'autres études (Chase *et al.*, 2018; Gotelli et Colwell, 2001). Concrètement, la variance résiduelle reste trop peu expliquée et la diversité des dendromicrohabitats et du bois mort n'est pas assez influencée par les structures forestières, la topographie locale ou la composition en espèces pour que ces modèles soient performants.

Une autre limite à poser dans notre étude porte sur les données de télédétection utilisées. En effet, autant les données LiDAR que celles provenant de SCANFI présentent l'avantage d'être accessibles en libre accès et à large échelle. Mais nous avons utilisé des produits dérivés, ce qui pourrait présenter des imprécisions par

rapport à l'utilisation de données brutes. Cependant, les données LiDAR ont été acquises en 2017 avec 2 à 4 retours par m<sup>2</sup> sur des arbres en feuilles. Or plusieurs études ont démontré qu'une densité de retours inférieure à 5/m<sup>2</sup> réduisait fortement la qualité des données et influait sur la précision des variables dérivées du modèle de hauteur de canopée (Garcia *et al.*, 2017 ; Leitold *et al.*, 2015). De même que la collecte de données sur des arbres sans feuilles permettrait de récolter des données de meilleure qualité (Davison *et al.*, 2020).

D'autre part, il existe une part d'imprécision due au décalage temporel de 7 ans entre les données de terrain récoltées en 2024 et les données LiDAR datant de 2017. Nous considérons toutefois que l'effet de ce décalage est limité en sachant qu'aucune perturbation significative (par ex. feu, épidémie d'insecte, chablis sévère) n'a eu lieu dans la zone d'étude entre 2017 et 2024, et que la période est relativement courte. Ce décalage apparaît encore moins significatif si nous considérons en plus que les processus forestiers s'établissent sur plusieurs décennies, et non sur quelques années.

Enfin, le territoire d'étude était spatialement circonscrit et pas forcément représentatif de toute la forêt boréale mixte de l'est du Canada. En effet, les vieilles forêts boréales mixtes de la FERLD se situent dans une zone singulière pour la région écologique des plaines de l'Abitibi avec un relief dominant de type « coteaux » et sur dépôts majoritairement argileux. Une étude de terrain dans les vieilles forêts boréales mixtes ailleurs au Québec permettrait de clarifier les incertitudes et de quantifier directement la marge d'erreur de nos prédictions.

En plus de profiter de données de télédétection de meilleure qualité, nos modèles pourraient profiter d'un affinage des variables prédites afin de limiter le bruit. Par exemple, les variables de dendromicrohabitats pourraient se décliner à l'échelle de la forme ou au groupe afin de regrouper les observations pour limiter le bruit (voir Santopuoli 2018). Ces variables pourraient aussi aller jusqu'au type de dendromicrohabitat, si le nombre d'observations est suffisant, ce qui permettrait d'obtenir une échelle spatiale extrêmement fine. Ensuite, des recherches approfondies sur les processus et caractéristiques qui influent sur chacune de nos

variables d'abondance et de diversité des dendromicrohabitats et du bois mort spécifiquement pourraient permettre d'identifier de nouvelles variables de télédétection qui n'ont pas été étudiées ou retenues dans la formation de nos modèles. Enfin, des pistes d'amélioration pourraient être poursuivies en utilisant les données LiDAR brutes, issues du nuage de points, qui donneraient accès à de nouvelles variables, potentiellement plus précises et bien plus faciles à manipuler.

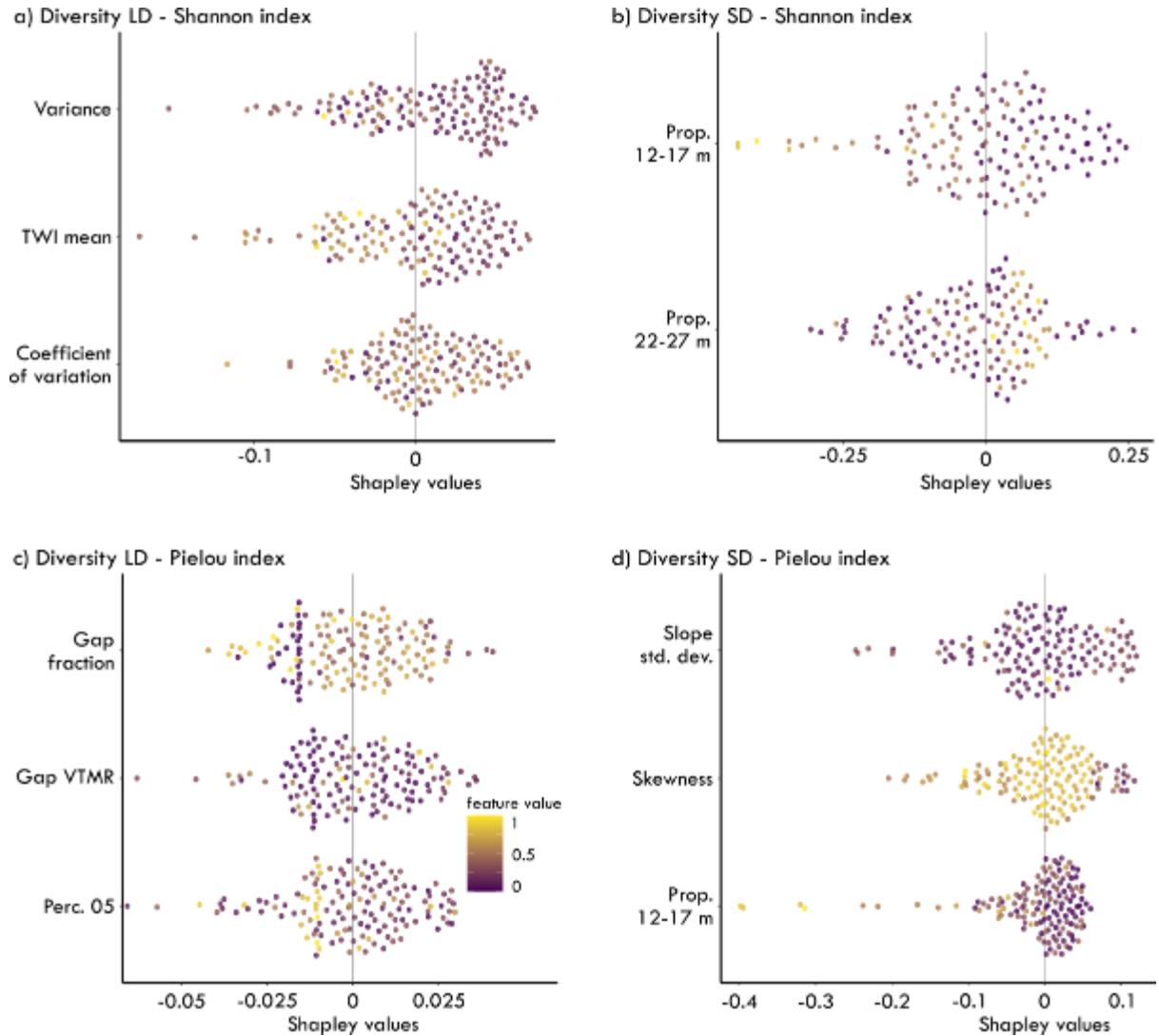
Nos recherches approfondissent nos connaissances sur la dynamique spatiale de la biodiversité forestière, tout en contournant les problématiques d'expertise, de ressources humaines et de logistique liées aux inventaires directs de biodiversité. Elles permettent aussi d'enfin faire le pont pour une conciliation entre biodiversité et foresterie dans un avenir où la gestion durable des ressources est un enjeu critique pour nos sociétés. En effet, sur nos 16 modèles, les 10 plus performants ont permis de démontrer qu'il était possible d'obtenir des prédictions spatiales de qualité portant sur la biodiversité. Cette étude pourrait grandement contribuer à affiner la planification de la gestion forestière. Par exemple, nous pourrions identifier des zones à forte valeur écologique, selon nos variables d'abondance et de diversité, qu'il serait nécessaire de préserver pour que la biodiversité forestière puisse se maintenir dans le paysage. Cela permettrait aussi de combler les lacunes de connaissances sur la biodiversité qui freinent sa pleine intégration dans les politiques d'aménagement forestier. Dans un avenir où les perturbations vont s'accroître et où la biodiversité subit un effondrement, la prédiction du potentiel de biodiversité, au travers de l'abondance et de la diversité des habitats forestiers, à l'échelle d'un territoire continu, les vieilles forêts boréales mixtes, est une innovation concrète.

L'étude des cartes de prédiction montre aussi des pistes de développement prometteuses. En regardant les différentes cartes, on observe que l'abondance et la diversité des dendromicrohabitats et du bois mort sont très hétérogènes avec chacune des variables qui montrent des patrons spatiaux différents. Ainsi, les peuplements forestiers les plus abondants en bois mort au sol ne sont pas forcément les plus abondants en dendromicrohabitats. Cette observation entraîne des implications importantes pour les décisions d'aménagement et de conservation des territoires

forestiers, et il semble essentiel de l'étudier rapidement. Si cette distinction entre les forêts riches en bois mort et celles riches en dendromicrohabitats est vérifiée dans les forêts boréales mixtes de l'est du Canada, il sera important de prendre en compte chacune de ces composantes d'habitats lors de la planification afin d'éviter d'engendrer des déséquilibres écologiques dans le paysage forestier. En effet, chacune de ces composantes est déterminante à une communauté spécifique de la biodiversité, et chacun des modèles est complémentaire aux autres. Par exemple, la mise au point d'un indice composite prenant en considération toutes ces facettes pourrait favoriser l'intégration de la gestion des habitats forestiers dans l'aménagement forestier. Cette intégration pourrait opérationnellement se voir sous la forme de zones de rétention dans le paysage forestier. Il faudrait à la fois des zones de rétention source, riches en habitats, disséminées dans le territoire afin de maintenir la continuité écologique pour la biodiversité forestière et des zones de rétention d'avenir, qui permettrait aussi de maintenir la partie de la biodiversité forestière qui fait jonction entre les espèces très spécialistes et celles plus généralistes. Associées aux secteurs récoltés, l'assemblage de ces zones au sein du paysage devrait permettre de maintenir une biodiversité forestière fonctionnelle, ce qui est nécessaire au fonctionnement de l'écosystème forestier dans sa globalité.

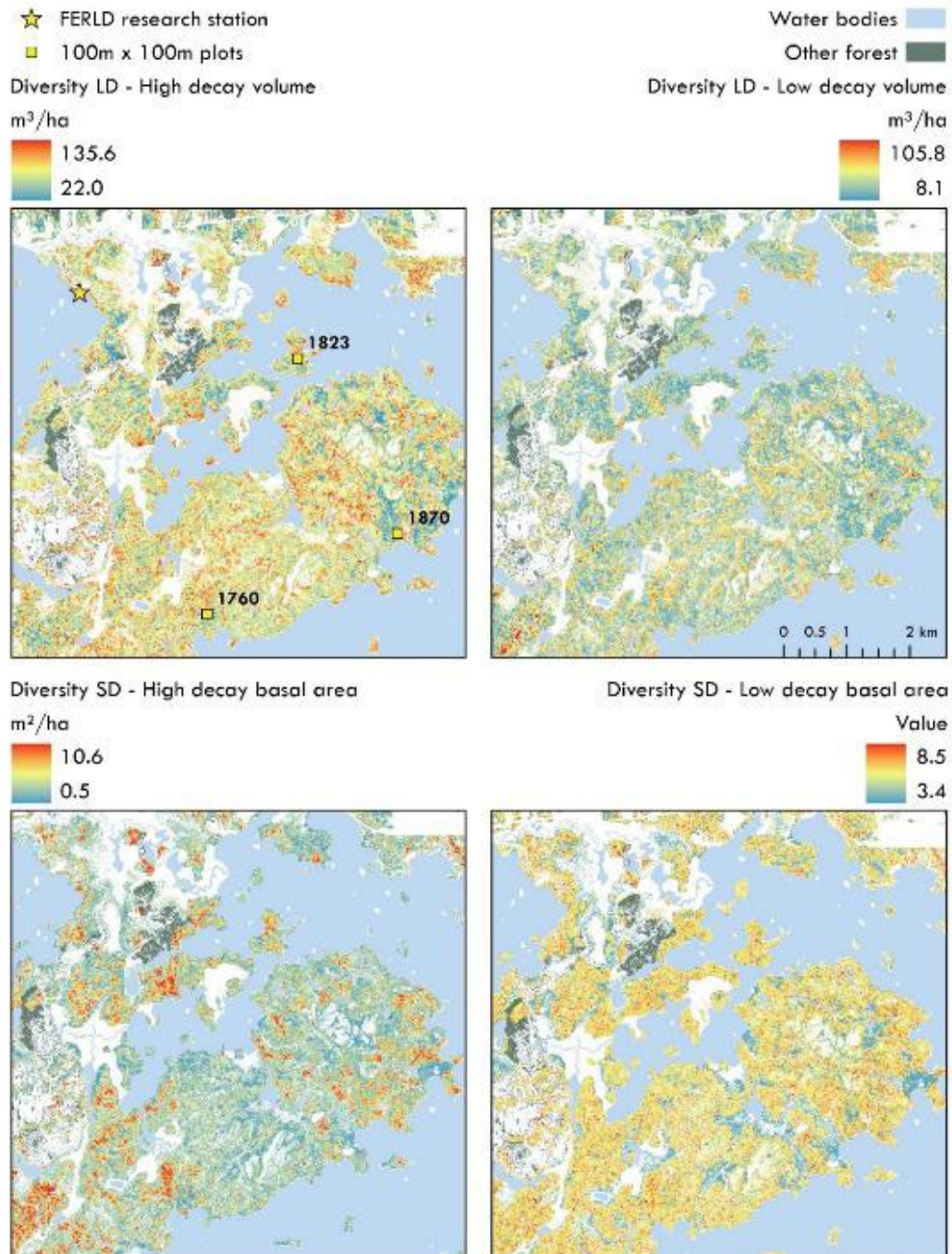
Nos recherches ouvrent donc la voie à l'application de tels modèles à des zones plus étendues et à d'autres types de forêts. Cependant, l'applicabilité directe des modèles ailleurs se retrouve limitée par notre contexte puisque nous les avons calibrés en forêt vieille, boréale et mixte, de l'ouest du Québec, sur la ceinture d'argile. Il faut souligner que cette étude est novatrice et se veut une base de travail sur laquelle se reposer pour l'améliorer, notamment avec de nouveaux échantillonnages de terrain sur un territoire plus étendu et diversifié, plus qu'une finalité en soi.

## ANNEXE A – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 9

**Figure 9****Remaining beeswarm plots of SHAP values**

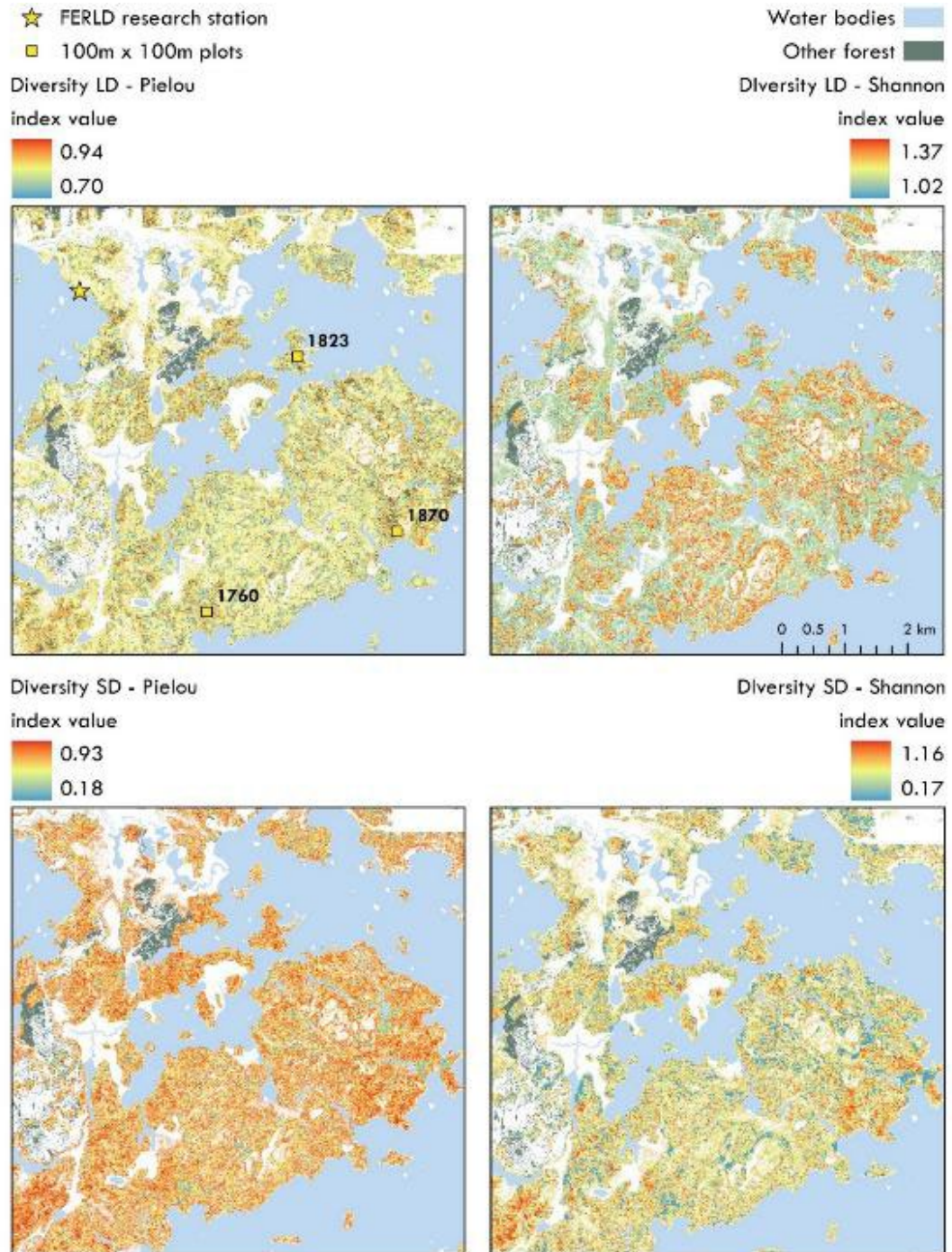
Showing predictor influence for the four-remaining and underperforming models of deadwood diversity response variables. Predictors are ranked by their contribution to each prediction, independent of other variables. Distance from zero on the SHAP axis reflects variable importance in the model, while the colour gradient shows the effect direction of feature values (a positive feature value indicates an increase in the predicted variable with the associated predictor, and conversely).

## ANNEXE B – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 10



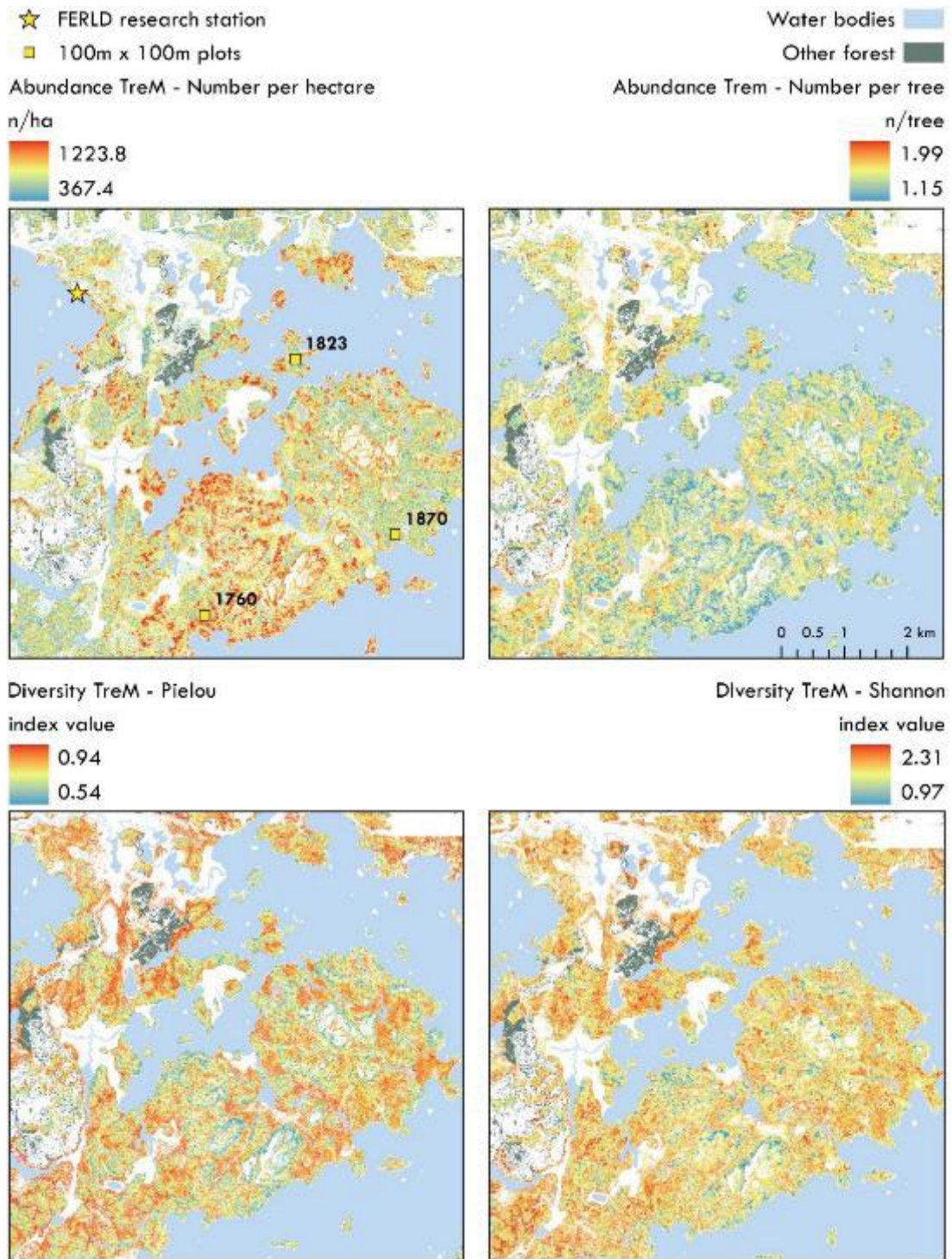
**Figure 10**  
 Prediction maps for all standing deadwood (SD) and lying deadwood (LD) abundance-related diversity variables.

## ANNEXE C – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 11



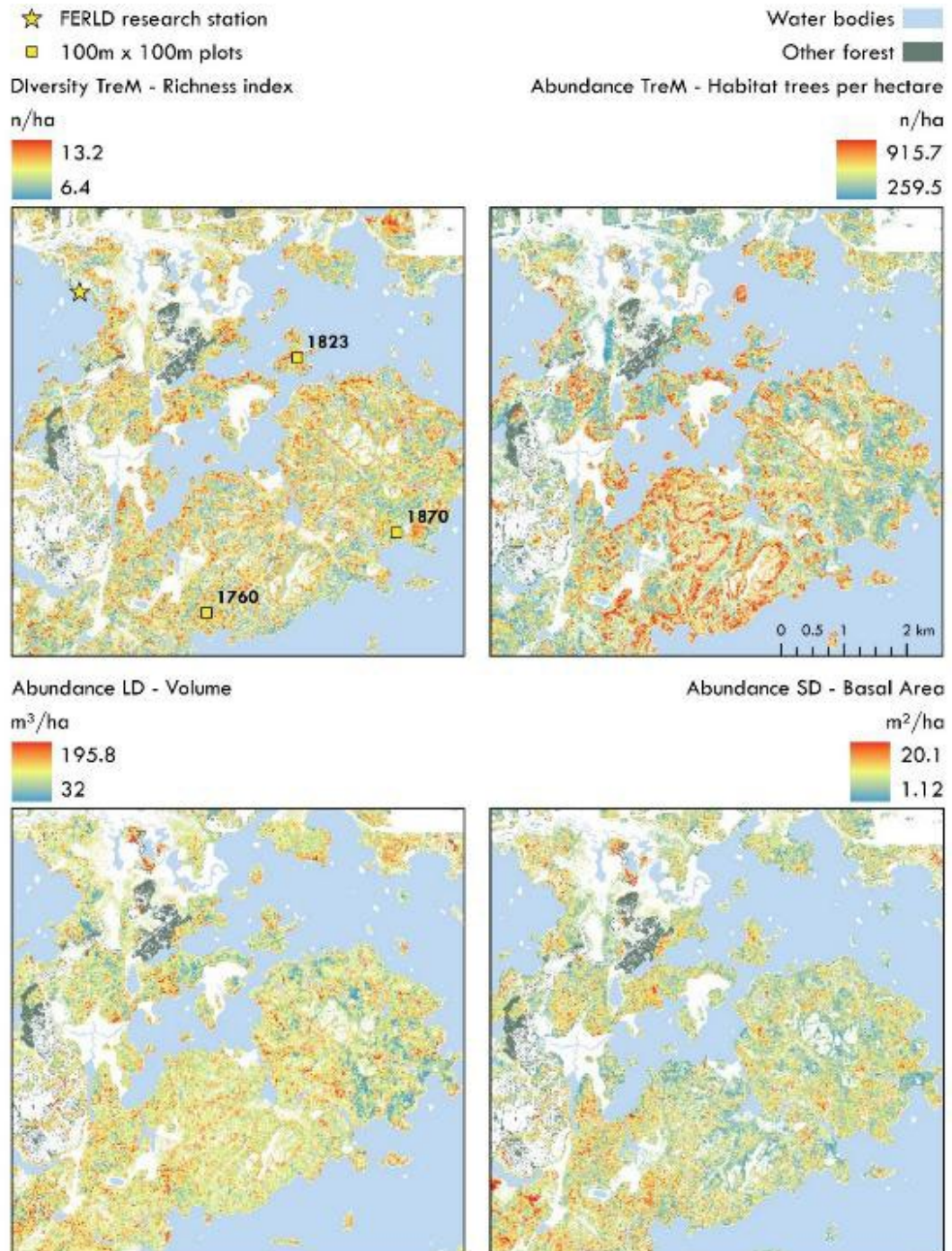
**Figure 11**  
 Prediction maps for all standing deadwood (SD) and lying deadwood (LD) diversity index variables.

### ANNEXE D – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 12



**Figure 12**  
 Prediction maps for four TreM abundance and diversity models.

### ANNEXE E – SUPPLEMENTARY MATERIAL FIGURE 13



**Figure 13**  
 Prediction maps for the remaining TreM richness index and the remaining abundance models.

## ANNEXE F – SUPPLEMENTARY MATERIAL TABLE 5

Table 5

## Summary of TreM types and their applicability across decay stages

Source: Adapted from Laurent Larrieu (personal comment) and Bütler *et al.*, (2024)

Guide number	TreM type	Living tree	Decay stage 1	Snags		
				Decay stage 2	Decay stage 3	Decay stage 4
1	Small woodpecker breeding cavity	X	X	X	X	
2	Medium woodpecker breeding cavity	X	X	X	X	
3	Large woodpecker breeding cavity	X	X	X	X	
4	Woodpecker flute	X	X	X	X	
5	Trunk base rot hole	X	X	X	X	
6	Trunk rot hole	X	X	X	X	
7	Semi-open trunk rot hole	X	X	X	X	
8	Chimney trunk base rot hole	X	X	X	X	
9	Chimney trunk rot hole	X	X	X	X	
10	Hollow branch	X	X	X	X	
11	Insect galleries/bore holes	X	X	X	X	
12	Dendrotelm	X	X	X	X	
13	Woodpecker foraging excavation	X	X	X	X	X
14	Trunk bark-lined concavity	X	X			
15	Root buttress concavity	X	X			
16	Bark loss	X	X	X		
17	Fire scar	X	X	X	X	X
18	Bark shelter	X	X	X	X	X
19	Bark pocket	X	X	X	X	X
20	Stem breakage	X				
21	Limb breakage	X				
22	Crack	X	X	X	X	
23	Lightning scar	X	X	X	X	
24	Fork split at the intersection	X	X	X	X	

<b>Guide number</b>	<b>TreM type</b>	<b>Living tree</b>	<b>Decay stage 1</b>	<b>Decay stage 2</b>	<b>Decay stage 3</b>	<b>Decay stage 4</b>
25	Trunk gnawed by beavers	X				
26	Dead branches	X				
27	Dead top	X				
28	Remnants of a broken limb	X				
29	Witch broom	X				
30	Epicormic shoots	X				
31	Galls	X				
32	Burr	X	X			
33	Canker	X	X	X		
34	Perennial polypore	X	X	X	X	X
35	Annual polypore	X	X	X	X	X
36	Pulpy agaric	X	X	X	X	X
37	<i>"Corticoid fungi"</i>	X	X	X	X	X
38	Pyrenomycete	X	X	X	X	X
39	<i>"Slime mold"</i>	X	X	X	X	X
40	Bryophyte	X	X	X	X	X
41	Foliose/fruticose lichens	X	X	X	X	X
42	Ivy or liana	X	X	X	X	X
43	Ferns	X	X	X	X	X
44	Mistletoe	X	X			
45	Vertebrate nest	X	X	X	X	X
46	<i>"Invertebrate nest"</i>	X	X	X	X	X
47	<i>"Bark microsoil"</i>	X	X			
48	<i>"Inter-bark microsoil"</i>	X	X			
49	Crown microsoil	X	X	X	X	
50	Clay or silt deposit	X	X	X		
51	Sap run	X				
52	Heavy resinosis	X	X	X		

*"TreM"* = TreM difficult to monitor ; the thin plain lines separate the 7 TreMs overarching forms.

## ANNEXE G – SUPPLEMENTARY MATERIAL TABLE 6

**Table 6**  
**Summary of response variables and ranges of selected predictors values for all seven one-hectare plots**  
**Results are displayed as mean  $\pm$  standard-deviation (minimum value—maximum value)**

<i>Hectare last fire year</i>	<b>1760</b>	<b>1823</b>	<b>1847</b>	<b>1870</b>	<b>1916</b>	<b>1923</b>	<b>1944</b>
<i>Lying Deadwood—LD</i>							
Volume	71.4 $\pm$ 29.4 (32.6–118.8)	51.0 $\pm$ 20.4 (16.0–91.5)	132.6 $\pm$ 56.7 (59.6–291.0)	72.4 $\pm$ 37.7 (16.2–142.7)	98.8 $\pm$ 24.5 (50.6–169.8)	113.1 $\pm$ 60.4 (35.6–209.9)	132.9 $\pm$ 43.4 (66.2–215.6)
High decay volume	51.5 $\pm$ 28.6 (16.2–111.0)	34.9 $\pm$ 20.1 (7.1–91.5)	81.9 $\pm$ 39.6 (33.8–172.3)	56.7 $\pm$ 32.8 (10.6–123.7)	65.8 $\pm$ 31.9 (10.3–150.3)	78.7 $\pm$ 44.1 (20.2–143.8)	65.6 $\pm$ 32.5 (31.6–160.4)
Low decay volume	19.9 $\pm$ 22.5 (2.4–89.7)	16.1 $\pm$ 10.6 (0.0–34.5)	50.8 $\pm$ 28.3 (23.3–143.4)	15.7 $\pm$ 8.3 (2.8–32.3)	33.0 $\pm$ 17.8 (5.3–79.0)	34.4 $\pm$ 22.7 (2.9–75.4)	67.3 $\pm$ 34.4 (8.7–152.9)
Shannon index	1.3 $\pm$ 0.2 (1.1–1.5)	1.3 $\pm$ 0.2 (0.5– 1.5)	1.4 $\pm$ 0.2 (1.0– 1.6)	1.3 $\pm$ 0.1 (1.0–1.5)	1.2 $\pm$ 0.2 (0.6–1.6)	1.3 $\pm$ 0.2 (1.0–1.6)	1.3 $\pm$ 0.1 (1.0–1.5)
Pielou index	0.9 $\pm$ 0.1 (0.7–0.9)	0.8 $\pm$ 0.1 (0.5– 0.8)	0.9 $\pm$ 0.1 (0.6– 1.0)	0.9 $\pm$ 0.1 (0.7–1.0)	0.8 $\pm$ 0.1 (0.4–1.0)	0.9 $\pm$ 0.1 (0.7–1.0)	0.8 $\pm$ 0.1 (0.6–1.0)
<i>Standing Deadwood—SD</i>							
Basal area	3.0 $\pm$ 2.5 (0.5–8.8)	3.6 $\pm$ 3.5 (0.0– 13.8)	8.5 $\pm$ 6.4 (0.8– 23.1)	4.8 $\pm$ 2.9 (0.6–13.6)	10.1 $\pm$ 6.9 (1.3–24.5)	7.3 $\pm$ 4.0 (0.8–14.9)	6.0 $\pm$ 3.8 (0.7–14.1)
High decay basal area	1.2 $\pm$ 1.3 (0.0–4.8)	1.4 $\pm$ 2.3 (0.0– 7.9)	3.3 $\pm$ 3.6 (0.0– 14.8)	2.3 $\pm$ 1.8 (0.0–5.7)	4.6 $\pm$ 4.6 (0.0–13.8)	1.8 $\pm$ 1.5 (0.0–5.3)	3.4 $\pm$ 3.2 (0.0–10.3)
Low decay basal area	1.7 $\pm$ 1.9 (0.0–6.5)	2.2 $\pm$ 1.8 (0.0– 6.9)	5.1 $\pm$ 3.9 (0.0– 13.8)	2.5 $\pm$ 2.2 (0.2–10.4)	5.5 $\pm$ 3.7 (0.0–13.6)	5.5 $\pm$ 3.2 (0.0–12.0)	2.6 $\pm$ 2.1 (0.0–8.3)
Shannon index	0.4 $\pm$ 0.3 (0.0–1.1)	0.7 $\pm$ 0.4 (0.0– 1.2)	0.8 $\pm$ 0.3 (0.3– 1.3)	0.9 $\pm$ 0.4 (0.0–1.6)	0.8 $\pm$ 0.3 (0.0–1.3)	0.9 $\pm$ 0.4 (0.0–1.2)	0.8 $\pm$ 0.3 (0.0–1.3)
Pielou index	0.5 $\pm$ 0.4 (0.0–1.0)	0.7 $\pm$ 0.3 (0.0– 1.0)	0.8 $\pm$ 0.2 (0.2– 1.0)	0.8 $\pm$ 0.2 (0.0–1.0)	0.7 $\pm$ 0.2 (0.0–1.0)	0.8 $\pm$ 0.3 (0.0–1.0)	0.8 $\pm$ 0.2 (0.0–1.0)
<i>Tree-related Microhabitat—Trem</i>							
Habitat trees per hectare	410 $\pm$ 97.7 (200–600)	805.3 $\pm$ 260 (400–1275)	536.9 $\pm$ 176.4 (325.0–1100)	442.4 $\pm$ 134.5 (225–800)	482.3 $\pm$ 148.6 (125–775)	497.1 $\pm$ 159.8 (150–750)	446.1 $\pm$ 139 (250–750)

<b>Hectare last fire year</b>	<b>1760</b>	<b>1823</b>	<b>1847</b>	<b>1870</b>	<b>1916</b>	<b>1923</b>	<b>1944</b>
<i>Tree-related Microhabitat—TreM</i>							
Number per hectare	616.7 ± 210.2 (225–1000)	1059.2 ± 360.2 (525–1750)	752.4 ± 206.3 (425–1275)	628.3 ± 181.7 (375–1150)	762.5 ± 233.7 (175–1175)	763.2 ± 242.1 (275–1325)	621.1 ± 202.6 (325–975)
Number per tree	1.5 ± 0.2 (1.1–1.9)	1.3 ± 0.1 (1.2–1.6)	1.4 ± 0.2 (1.1–1.9)	1.5 ± 0.3 (1.0–2.2)	1.6 ± 0.3 (1.1–2.4)	1.6 ± 0.2 (1.3–1.8)	1.4 ± 0.2 (1.2–2.0)
Shannon index	1.9 ± 0.3 (1.3–2.3)	1.5 ± 0.3 (1.1–2.1)	1.9 ± 0.5 (0.7–2.5)	1.8 ± 0.5 (0.4–2.4)	2.0 ± 0.3 (1.5–2.5)	1.9 ± 0.3 (1.1–2.4)	1.9 ± 0.3 (1.3–2.4)
Pielou index	0.9 ± 0.0 (0.8–0.9)	0.7 ± 0.1 (0.5–0.8)	0.8 ± 0.1 (0.4–0.9)	0.8 ± 0.2 (0.4–0.9)	0.9 ± 0.0 (0.8–1.0)	0.8 ± 0.1 (0.6–0.9)	0.9 ± 0.1 (0.7–1.0)
Richness index	9.3 ± 2.6 (5.0–13.0)	10.3 ± 2.5 (6.0–15.0)	10.8 ± 2.8 (3.0–15.0)	9.5 ± 3.3 (3.0–16.0)	10.8 ± 2.8 (5.0–15.0)	10.2 ± 2.5 (6.0–14.0)	9.5 ± 2.3 (6.0–16.0)
<i>Airborne LiDAR—Forest Structure</i>							
Perc. 01	4.8 ± 1.9 (1.2–7.3)	5.8 ± 1.9 (2.8–9.1)	4.4 ± 2.2 (1.1–9.9)	4.9 ± 3.1 (1.5–15.6)	9.3 ± 6.7 (2.2–28.4)	15.3 ± 7.5 (4.4–24.9)	9.5 ± 7.4 (1.6–25.1)
Perc. 05	7.5 ± 2.4 (2.4–11.1)	8.0 ± 1.9 (4.2–11.8)	8.0 ± 3.9 (3.4–19.3)	8.0 ± 4.0 (3.8–18.6)	12.3 ± 6.7 (4.6–28.7)	21.8 ± 4.7 (10.2–26.2)	13.4 ± 7.6 (3.3–25.3)
Perc. 25	12.6 ± 1.8 (9.7–15.5)	11.9 ± 2.3 (8.0–15.8)	14.8 ± 6.0 (6.8–24.8)	14.9 ± 4.4 (8.0–21.2)	19.2 ± 6.6 (8.0–29.5)	25.2 ± 2.5 (19.4–28.0)	18.6 ± 6.8 (7.9–25.9)
Perc. 50	15.6 ± 2.3 (12.6–21.5)	15.2 ± 3.0 (10.2–20.8)	18.5 ± 5.4 (10.8–27.5)	18.3 ± 3.1 (11.7–22.0)	22.9 ± 5.8 (15.0–30.2)	26.6 ± 1.8 (22.1–29.0)	20.7 ± 5.6 (11.3–26.4)
Perc. 75	17.9 ± 2.9 (14.3–25.7)	18.7 ± 2.5 (12.2–22.7)	21.6 ± 4.6 (12.6–28.0)	20.2 ± 2.5 (14.3–23.0)	25.5 ± 5.0 (17.0–31.0)	27.4 ± 1.7 (23.4–29.5)	22.6 ± 4.7 (13.3–27.1)
Perc. 95	20.4 ± 3.1 (16.4–27.6)	21.9 ± 1.5 (20.0–24.9)	24.4 ± 3.5 (17.1–28.7)	22.2 ± 1.6 (18.0–24.9)	28.1 ± 3.5 (18.6–32.0)	28.3 ± 1.6 (24.5–30.3)	24.0 ± 4.3 (15.4–27.8)
Perc. 99	21.5 ± 3.2 (16.9–28.1)	23.0 ± 1.6 (20.9–25.6)	25.3 ± 2.8 (20.4–29.2)	23.5 ± 1.2 (20.5–25.8)	29.3 ± 2.6 (23.0–32.4)	28.8 ± 1.4 (25.2–30.6)	24.6 ± 4.0 (17.3–28.4)
Prop. 7–12m	12.1 ± 5.6 (3.8–21.6)	19.4 ± 10.9 (3.8–49.6)	13.3 ± 11.8 (0.9–44.3)	8.2 ± 8.4 (0.2–36.1)	5.5 ± 5.2 (0.0–16.8)	0.6 ± 0.9 (0.0–3.8)	6.0 ± 7.6 (0.0–28.0)
Prop. 12–17m	34.7 ± 10.2 (15.0–50.9)	19.9 ± 5.5 (11.6–30.2)	14.2 ± 10.0 (0.3–38.6)	13.1 ± 9.4 (1.1–36.5)	13.4 ± 12.3 (0.0–47.0)	1.1 ± 1.9 (0.0–6.9)	16.0 ± 19.9 (0.0–60.4)

<b>Hectare last fire year</b>	<b>1760</b>	<b>1823</b>	<b>1847</b>	<b>1870</b>	<b>1916</b>	<b>1923</b>	<b>1944</b>
<b>Airborne LiDAR—Forest Structure</b>							
Prop. 17– 22m	15.9 ± 9.6 (0.7–34.9)	22.7 ± 9.4 (6.3–39.1)	12.8 ± 8.1 (2.8–30.4)	32.9 ± 13.5 (6.8–57.8)	11.4 ± 8.1 (0.0–29.3)	4.8 ± 8.5 (0.0–29.9)	7.2 ± 7.5 (0.0–25.2)
Prop. 22– 27m	4.4 ± 8.1 (0.0–27.0)	6.0 ± 8.1 (0.0– 27.6)	20.8 ± 19.9 (0.0–54.5)	12.2 ± 11.2 (0.0–38.0)	14.3 ± 12.6 (0.0–47.4)	32.2 ± 15.2 (8.2–55.8)	35.0 ± 27.2 (0.0–69.9)
CV	26.3 ± 5.9 (15.6–37.4)	29.9 ± 6.9 (16.4–42.7)	31.3 ± 10.3 (14.3–55.8)	27.6 ± 9.8 (7.1–44.4)	24.8 ± 10.8 (2.6–43.4)	10.3 ± 6.1 (3.5–27.6)	19.9 ± 12.9 (1.7–47.8)
Symmetry	0.7 ± 0.2 (0.5–1.0)	0.7 ± 0.2 (0.3– 0.9)	0.8 ± 0.2 (0.3– 1.0)	0.8 ± 0.2 (0.2–1.0)	0.8 ± 0.2 (0.5–1.0)	0.9 ± 0.1 (0.6–1.0)	0.8 ± 0.2 (0.5–1.0)
Variance	16.4 ± 8.6 (5.6–38.5)	20.4 ± 6.9 (7.4–37.6)	30.8 ± 20.2 (8.7–84.5)	21.6 ± 10.3 (2.4–43.7)	27.8 ± 14.8 (0.6–55.2)	8.5 ± 10.1 (0.9–43.5)	16.1 ± 15.7 (0.2–52.9)
Std. Dev.	3.9 ± 1.0 (2.4–6.2)	4.5 ± 0.8 (2.7– 6.1)	5.3 ± 1.6 (2.9– 9.2)	4.5 ± 1.2 (1.5–6.6)	5.0 ± 1.7 (0.8–7.4)	2.6 ± 1.4 (0.9–6.6)	3.5 ± 1.9 (0.4–7.3)
Kurtosis	3.4 ± 1.0 (2.0–5.4)	2.5 ± 0.8 (1.8– 4.6)	4.4 ± 3.9 (1.4– 18.7)	5.1 ± 3.4 (1.9–15.9)	4.0 ± 2.3 (1.9–10.7)	26.4 ± 20.7 (3.4–80.0)	11.5 ± 16.2 (1.4–65.3)
Skewness	-0.7 ± 0.3 (- 1.2–0.1)	-0.1 ± 0.6 (- 1.0–1.1)	-0.8 ± 1.2 (- 3.8–0.9)	-1.2 ± 0.9 (- 2.8–1.0)	-0.8 ± 0.9 (- 2.6–0.5)	-3.6 ± 1.7 (- 6.7–0.2)	-1.9 ± 2.0 (- 6.6–0.1)
Canopy Relief Ratio	0.6 ± 0.1 (0.5–0.7)	0.6 ± 0.1 (0.4– 0.7)	0.6 ± 0.1 (0.4– 0.9)	0.7 ± 0.1 (0.4–0.9)	0.7 ± 0.1 (0.4–0.9)	0.8 ± 0.1 (0.6–0.9)	0.7 ± 0.1 (0.5–0.9)
Rugosity	1.6 ± 0.2 (1.2–1.7)	1.8 ± 0.2 (1.4– 2.2)	2.0 ± 0.4 (1.2– 2.7)	1.9 ± 0.4 (1.1–2.4)	1.7 ± 0.5 (0.8–2.6)	1.2 ± 0.3 (0.8–1.7)	1.5 ± 0.7 (0.8–3.4)
Gap fraction	3.8 ± 3.3 (0.7–11.8)	3.1 ± 3.5 (0.2– 12.5)	5.0 ± 4.5 (0.0– 18.8)	5.5 ± 5.0 (0.0–15.8)	2.5 ± 3.8 (0.0–14.6)	0.4 ± 0.5 (0.0–1.6)	3.1 ± 4.3 (0.0–13.9)
Gap VTMR	0.5 ± 0.1 (0.3–0.7)	0.4 ± 0.2 (0.1– 0.8)	0.5 ± 0.2 (0.0– 0.7)	0.4 ± 0.2 (0.0–0.7)	0.3 ± 0.2 (0.0–0.6)	0.2 ± 0.2 (0.0–0.6)	0.3 ± 0.2 (0.0–0.7)
<b>Airborne LiDAR—Topography</b>							
Slope mean	8.0 ± 2.3 (5.2–13.9)	17.4 ± 7.1 (7.1–30.9)	14.6 ± 6.9 (4.7–27.4)	10.4 ± 2.5 (5.5–14.2)	5.8 ± 1.8 (3.2–10.5)	9.7 ± 2.7 (6.0–14.0)	10.5 ± 4.4 (4.3–17.4)
Slope median	7.8 ± 2.3 (5.0–13.3)	17.6 ± 7.3 (6.9–32.6)	14.4 ± 7.3 (4.4–28.4)	10.1 ± 2.6 (5.1–14.2)	5.6 ± 1.9 (2.8–10.5)	9.5 ± 2.9 (5.6–14.4)	10.4 ± 4.3 (4.1–17.1)
Slope std. dev.	2.8 ± 1.0 (1.6–5.8)	5.4 ± 1.7 (3.2– 10.4)	5.5 ± 3.2 (1.7– 14.4)	3.2 ± 0.7 (2.2–4.4)	2.4 ± 0.5 (1.6–3.3)	3.4 ± 1.0 (2.4–5.8)	3.8 ± 1.4 (1.7–7.6)

<b>Hectare last fire year</b>	<b>1760</b>	<b>1823</b>	<b>1847</b>	<b>1870</b>	<b>1916</b>	<b>1923</b>	<b>1944</b>
<b>Airborne LiDAR—Topography</b>							
TWI mean	5.1 ± 1.3 (2.4–7.1)	3.1 ± 0.6 (1.9– 4.5)	3.8 ± 1.3 (2.1– 6.4)	3.9 ± 0.5 (2.4–4.7)	6.0 ± 1.2 (4.4–8.4)	3.8 ± 1.3 (1.9–6.3)	4.5 ± 1.5 (2.2–6.9)
<b>SCANFI— Forest Species Composition</b>							
Prop. softwood	4.3 ± 1.7 (1.9–7.3)	1.9 ± 1.3 (0.0– 3.0)	5.2 ± 6.3 (0.0– 27.0)	2.7 ± 2.2 (0.0–7.0)	1.2 ± 1.7 (0.0–7.0)	1.6 ± 2.1 (0.0–5.7)	0.0 ± 0.1 (0.0–0.3)
Prop. hardwood	57.9 ± 14.6 (17.2–72.3)	76.7 ± 6.7 (66.6–88.1)	64.9 ± 17.5 (27.0–84.0)	76.5 ± 8.6 (58.5–87.8)	64.5 ± 26.8 (0.0–90.0)	83.9 ± 3.6 (77.1–91.3)	91.9 ± 4.0 (86.1–98.7)
Prop. fir	13.6 ± 6.0 (1.6–23.0)	12.0 ± 6.2 (1.3–26.3)	11.8 ± 6.8 (0.0–30.0)	12.1 ± 5.3 (1.0–21.8)	6.7 ± 4.2 (0.0–17.3)	6.2 ± 2.0 (3.0–9.6)	2.2 ± 1.2 (0.0–4.1)

All the ranges of value in the table are disposed as following: mean ± standard deviation (minimum-maximum);

CV: Coefficient of variation, Perc.: percentile, Prop.: proportion, std. dev. : standard deviation, VTMR: variance to mean ratio.

APPENDICE A – AFFICHE SCIENTIFIQUE N° 1 AU CONGRÈS DU CEF 2024

# Révéler la distribution de la biodiversité forestière par la télédétection ?

## Usage du LIDAR pour prédire la diversité et l'abondance des dendromicrohabitats et du bois mort dans les vieilles forêts boréales mixtes du Québec

Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue<sup>1</sup>, Direction de la recherche forestière, Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts  
 Lucas Chabon<sup>1</sup>, Osvaldo Vallier<sup>1</sup>, Patricia Rajmond<sup>1</sup>, Maxence Martin<sup>1</sup>

### Les vieilles forêts

Des forêts de haute valeur écologique insensibles et sans coupe marquée.

- Le Canada confie pour les derniers grands massifs de vieilles forêts.
- Abrite une diversité accrue d'habitats spécialisés pour la biodiversité.
- Peu de connaissances sur leurs effets habités et leurs dynamiques spatiales.

### Bois mort et dendromicrohabitats

Des habitats aux formes multiples et changeants dans le temps.

- Offrent des ressources essentielles à des cortèges d'espèces charitables.
- Expansent la complexité et l'hétérogénéité des structures forestières.
- Peux induire des réseaux de biodiversité, démontrés et mal connus.

### La télédétection à notre secours ?

Approche dimensionnelle intégrable des forêts québécoises sur le terrain.

- Accès à des données spatiales LIDAR pour tout le Québec.
- Le LIDAR est un outil efficace pour caractériser rapidement la structure tridimensionnelle (la verticalité et l'horizontalité) des paysages forestiers.

### Objectif

Prédire à l'aide du LIDAR la structure, l'abondance et la diversité du bois mort et des dendromicrohabitats au sein des vieilles forêts boréales mixtes.

### Résultats attendus

- Identifier avec le LIDAR les arbres de gros diamètre, surtout les fûts, qui ont une disponibilité et une diversité accrues en dendromicrohabitats.
- Identifier les indices LIDAR qui caractérisent la succession temporelle des classes et trunks pour déterminer l'abondance et la diversité du bois mort.

### Références

- Caractériser les patterns de distribution spatiale des habitats clés pour la biodiversité forestière en reliant des cartes précises.
- Évaluer l'aménagement forestier afin de conserver la vieille forêt boréale.
- Promouvoir les connaissances sur les dendromicrohabitats au Québec.



### Terrain

- Chronométrage de 80 à 700 ans au sein de la vieille forêt boréale mixte à la forêt d'âge récent et de l'histoire du site.
- Précisions d'âge connu de 1 m divisées en 25 zones - précisions de 400 m<sup>2</sup>.
- Inventaire complet des dendromicrohabitats et du bois mort de tout type.
- Approches par transects pour le bois mort au sol.
- Caractérisation des sous-écosystèmes avec un GPS de précision.

### Laboratoire

- Extraction précise des données LIDAR de chaque sous-écosystème.
- Calcul des indices LIDAR caractérisant la complexité et l'hétérogénéité des structures forestières liées au bois mort et au dendromicrohabitats.
- Application à l'échelle de la forêt et de dendromicrohabitats à l'aide de modèles d'apprentissage automatique de type "Random Forest".



### Méthodes



Photo: Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Centre de recherche en écologie forestière et en gestion durable des forêts boréales mixtes du Québec. Site à 3000' d'altitude, forêt boréale mixte du Québec.








**APPENDICE B – CAMPAGNE DE TERRAIN ÉTÉ 2024 À LA FERLD**



## APPENDICE C – AFFICHE SCIENTIFIQUE N°2 AU CONGRÈS DE LA CHAIRE AFD 2024



# Identifier les zones forestières de haute valeur écologique à l'échelle paysagère

Prédire la diversité et l'abondance des habitats forestiers avec la technologie LiDAR pour les vieilles forêts boréales mixtes du Québec

Lucas Chambon<sup>1,2</sup>, Oswaldo Valerá<sup>1</sup>, Patricia Raymond<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

### Bois mort et dendromicrohabitats

- Habitats multifonctionnels pour la biodiversité
- Essentiels à des cortèges d'espèces diversifiées
- Liés à la **complexité** et l'**hétérogénéité** des forêts
- **Indicateurs** indirects de biodiversité applicables


### La télédétection LiDAR

- **Outil** de caractérisation tridimensionnelle rapide, efficace et applicable de l'échelle locale à territoriale
- Décrit la **complexité** et l'**hétérogénéité** des forêts
- **Libre-accès** des données aéroportées au Québec

### Méthode Terrain

- 7 hectares de **vieilles forêts** d'âge depuis feu connu: 1760, 1823, 1847, 1870, 1916, 1923 et 1944
- **175 placettes** d'inventaire forestier de 400 m<sup>2</sup>
- Données: délimitation au gps de précision, "line-intersect" transect pour le bois mort, inventaire des arbres marchands pour les dendromicrohabitats


### a) Acquisition des données - 2024




### Méthode Laboratoire

- Extraction des données aéroportées LiDAR
- Calcul des **variables terrain** de diversité et d'abondance et des **variables prédictives** LiDAR
- Apprentissage automatique type "Random Forest"
- **Prédiction** mur à mur des variables terrains
- Extrapolation des prédictions à **large échelle**

### b) Modélisation et Prédictions spatiales - 2025



valeur écologique prédite selon l'abondance et la diversité des dendromicrohabitats et du bois mort




### Attendus

- Les variables LiDAR décrivant la présence de **chicots** et de **grands arbres** révéleront les dendromicrohabitats
- Les variables LiDAR décrivant les **dynamiques de la succession** forestière révéleront le bois mort

### Finalités

- Obtenir des **cartes de prédictions** identifiant les zones à fortes valeurs écologiques
- Prise de décisions éclairées en **aménagement forestier**



## APPENDICE D – ARTICLE DE VULGARISATION SCIENTIFIQUE N° 1 DANS LE COUVERT BORÉAL DE L'HIVER 2025

### CARNET D'UN VOYAGE TEMPOREL DANS LES VIEILLES FORÊTS DU LAC DUPARQUET

TEXTE ET PHOTOS **LUCAS CHAMBON**, MAÎTRISE EN ÉCOLOGIE ET AMÉNAGEMENT DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS  
DIRECTION **MAXENCE MARTIN**, **OSVALDO VALERIA** ET **PATRICIA RAYMOND**

2024. Les forêts du lac Duparquet sont le résultat d'une mosaïque de feux couvrant plus de trois siècles. Parcourir ces forêts revient ainsi à réaliser un véritable voyage dans le temps.

Sur le quai de la pourvoirie, trois chercheurs prennent place dans une chaloupe. Les premières lueurs offrent chaleur et réconfort à leur corps engourdi par la fraîcheur matinale. Naviguant à travers îles et bouées, le vacarme du moteur se noie peu à peu dans l'immensité du lac. Passant au travers d'une brume éthérée, les hommes débarquent sur la rive argileuse. S'enfonçant dans les érables à épis, ils débent inconsciemment un voyage de plusieurs centaines d'années au sein de forêts nées de feux d'époques lointaines.

1944. Loin des tumultes guerriers et des feux destructeurs de vie, un feu de foudre, créateur de vie, se propage dans le silence de la forêt. Aujourd'hui, les feuillus apparus à la suite de ce feu ont bien vite grandi. Ces pionniers de la colonisation forestière atteignent rapidement des hauteurs vertigineuses. Majestueux, les peupliers faux-trembles s'élèvent en tant que rois des cieux. Leurs fidèles valets, les bouleaux à papier, exposent eux aussi leur verdoyante canopée. Ordonnés et fiers, les arbres de la vieille forêt boréale mixte émerveillent petits et grands, animaux et végétaux, habitants et visiteurs.

1923. Les arbres nés de ce feu ont vu s'ériger les cheminées draconiennes, construites dans le sillage des promesses de richesses. Aujourd'hui, la magnificence de ces arbres s'atténue à mesure que progresse leur dépérissement. Morts, certes, mais remplis de vie. La forêt s'est peuplée de nouveaux habitants mangeurs de bois. En prenant de l'âge, la forêt a légué tout un héritage. Par la force du temps, les écorces se sont déchirées, les branches se sont fracturées et les racines se sont soulevées. Par la force de ses habitants, des galeries se sont creusées, des cavités ont été excavées et des nids se sont construits. La sénescence amène le renouveau.

1823. Cette forêt nous fait encore avancer d'un siècle. Les feuillus, colonisateurs féroces, mais compétiteurs médiocres, ont laissé leur place aux résineux. Dans la pénombre forestière, les fragrances boisées parfument l'air et transportent l'esprit. Aujourd'hui, les sapins baumiers ont envahi le couvert forestier. Aidés par les insectes ravageurs, quelques feuillus organisent la résistance et s'extirpent de la canopée. Rois déchus, ils retrouvent leur gloire passée chaque année lorsqu'ils se parent de leur toison dorée. Dans ce nouvel environnement complexe, une multitude de conditions de vie différentes ont émergé. La vieille forêt boréale mixte, une forêt cosmopolite multifonctionnelle.



1760. À l'époque de ce feu, des canots bardés de fourrures transitent entre le lac profond et là où les eaux se séparent. Une odeur délicate s'élève d'un autre canot posé sur la rive sablonneuse. Il est chargé de plantes médicinales, de matériaux et du gibier offerts par la forêt. Après tant de siècles de vie, la forêt s'est encore renouvelée. Ça et là, épinettes, sapins et peupliers se dressent en fiers représentants des vestiges de la succession passée. Les infatigables thuyas occidentaux s'épanouissent enfin après de longues décennies d'attente. Leurs graines ont pris possession du cimetière ligneux pour germer et s'enraciner. Arbres vénérés aux multiples vertus, une ambiance onirique s'élève de l'envoutante cédrière.

2024. Sous le regard du thuya millénaire, les chercheurs regagnent le quai de la pourvoirie sans un mot. En une journée, ils ont vécu des siècles d'histoire. Hagar, leur esprit s'arrête sur les scintillements orangés des eaux reflétés par le soleil couchant. Une fois de plus, leur âme s'émerveille devant la beauté des lieux. Privilégié, chacun d'eux espère en secret de ne jamais se réveiller de ce rêve éveillé. ■

## APPENDICE E – AFFICHE SCIENTIFIQUE N° 3 AU CONGRÈS DU CEF 2025

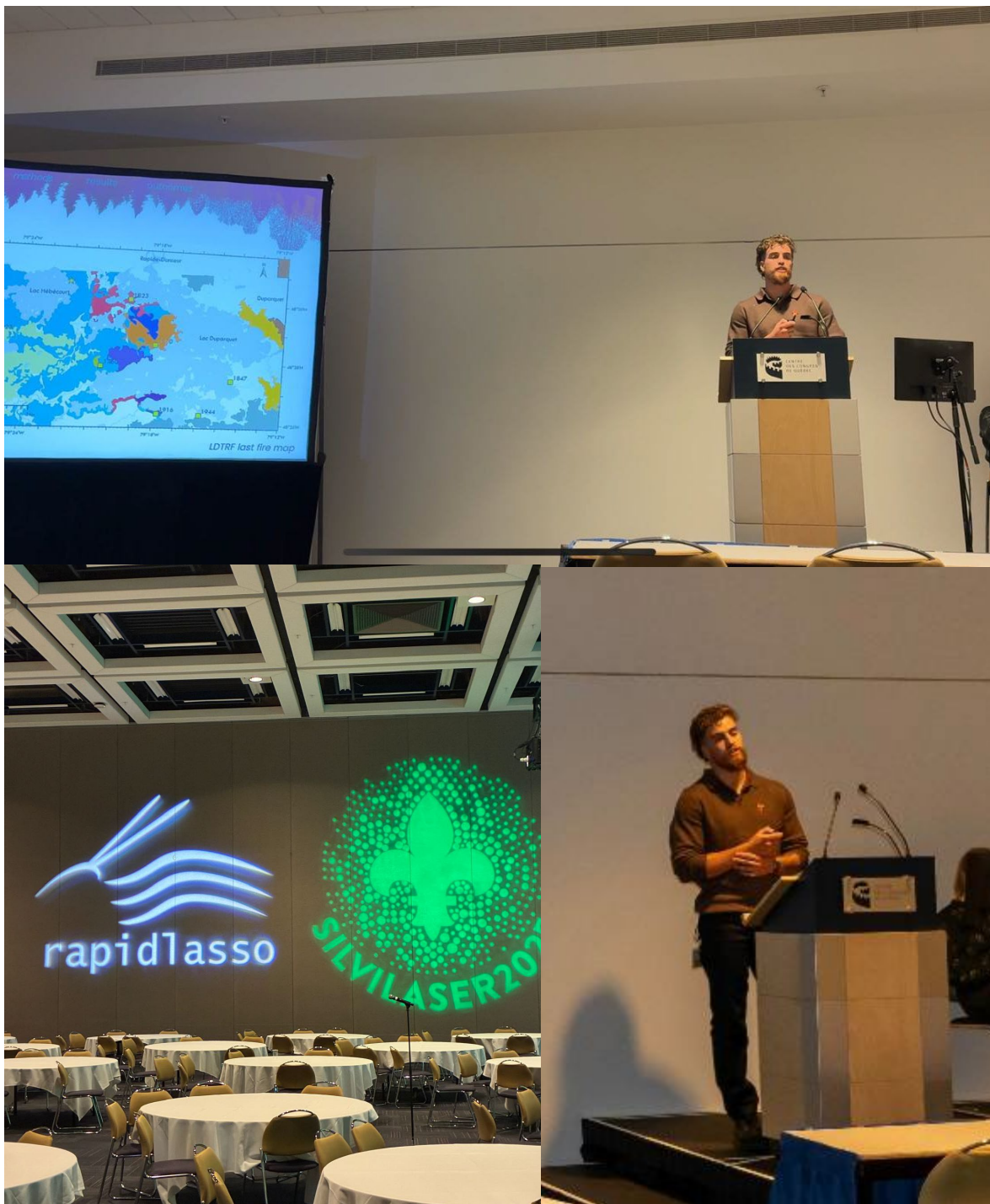


**APPENDICE F – AIDE TERRAIN ÉTÉ 2025 À LA FERLD**



En haut de gauche à droite : Lucas Chambon, Émile Gagnon, Juliette Chenderowsky

## APPENDICE G – PRÉSENTATION AU CONGRÈS INTERNATIONAL SYLVILASER 2025



APPENDICE H – AFFICHE SCIENTIFIQUE N° 4 AU CONGRÈS DE L'ABQ

## Réinventer les inventaires de biodiversité: des outils pour concilier aménagement et préservation

Lucas Chambon\*, Juliette Chenderowsky, Maxence Martin  
Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue; \*lucas.chambon@uqat.ca

**Les indicateurs indirects**, tels que les dendromicrohabitats et le bois mort, informent sur le potentiel d'accueil en biodiversité d'un peuplement. Ils se basent sur des caractéristiques structurelles, facilement observables, liées à un large éventail taxonomique.

---

### Dendromicrohabitats

*"Singularité morphologique d'un arbre utilisée par des espèces parfois très spécialisées pendant au moins une partie de leur cycle de vie."*  
Larrieu et al., 2018

bois mort au sol moussu à cavité



chicot en décomposition




**indicateur 1**

guide





polypore pérenne



cavité et loge de pic

---

**indicateur 2**

### Bois mort au sol et sur pied

*"Héberge près de 25% de la biodiversité forestière [...] deux tiers des espèces ne sont présentes qu'après l'âge d'exploitabilité économique."*  
Bouget C., 2007

---

**La télédétection et le protocole d'Indice de Biodiversité Potentielle**, offrent des méthodes accessibles et rapides applicables à large échelle. Leur utilisation permet d'identifier les zones forestières à forte valeur écologique dont la préservation est essentielle pour assurer la continuité des multiples services apportés par nos forêts.

---

**outil 1**

### Prédiction spatiale des indicateurs indirects



Les outils de **télédétection** sont performants et leurs données sont abondantes en libre accès (e.g. LIDAR). Associés aux outils de **modélisation** supervisée, ils permettent la prédiction de l'abondance et de la diversité des **indicateurs indirects**. Ces nouveaux outils d'aide à la décision en foresterie dévoilent alors des cartes paysagères des "points chauds" et "points froids" de biodiversité potentielle.

**outil 2**

### Indice de Biodiversité Potentielle (IBP)

Outil simple et accessible, pour évaluer le potentiel d'accueil en biodiversité d'un peuplement. Son usage ne nécessite pas d'inventaire exhaustif d'espèces ou d'expertise, mais un comptage rapide d'indicateurs indirects.


10 facteurs clés liés à la structure et à la composition forestière, notés de 0 à 5 sur une surface d'un hectare.


ici, exemple de 6 facteurs du protocole :

- **Essences autochtones**  
proportion d'espèces locales, garantissant un écosystème équilibré et adapté.
- **Structure verticale**  
diversité des strates végétales (herbacée, arbustive, arborée) créant de multiples niches écologiques.
- **Bois mort sur pied (*dhp* > 37,5 cm)**
- **Bois mort au sol (*dhp* > 37,5 cm)**  
habitats clés pour les espèces saproxyliques et base essentielle pour le recyclage des nutriments.
- **Très gros bois vivants (*dhp* > 67,5 cm)**  
refuges pour la faune et maintien de la continuité des habitats.
- **Dendromicrohabitats**  
variété de niches écologiques favorisant une biodiversité spécifique.



---









## APPENDICE I – ARTICLE DE VULGARISATION SCIENTIFIQUE N° 2 DANS LE COUVERT BORÉAL DE L'HIVER 2026



### BIODIVERSITÉ ET AMÉNAGEMENT : CARTOGRAPHIER LES HABITATS FORESTIERS POUR UNE PLANIFICATION DURABLE DE LA FORÊT BORÉALE MIXTE

TEXTE ET PHOTOS LUCAS CHAMBON, ÉTUDIANT À LA MAÎTRISE  
DIRECTION MAXENCE MARTIN

#### UNE FORÊT VIVANTE, DISCRÈTE ET FOISSONNANTE

La valeur d'une forêt dépend de bien des choses, mais un facteur fondamental, souvent négligé, réside en la disponibilité des habitats forestiers. Sans eux, comment héberger des communautés d'espèces forestières suffisamment diversifiées et abondantes pour qu'elles puissent prospérer et faire prospérer la forêt?

Les habitats forestiers tels que les dendromicrohabitats, habitats situés sur les arbres, le bois mort au sol et le bois mort sur pied, se définissent comme un ensemble de structures aux formes variées. Ils sont utilisés par la biodiversité forestière comme abris, gîtes, sites de reproduction ou de nourrissage. Chaque forme d'habitat possède des caractéristiques qui lui sont propres. Les dendromicrohabitats comme les cavités, fentes et autres champignons permettent ainsi à une multitude d'espèces forestières adaptées à leurs spécificités de réaliser leur cycle de vie. La biodiversité forestière dépendant du bois mort est aussi très sélective de la taille, forme ou décomposition des restes de branches ou du tronc qu'elle va occuper. Ensemble, ces habitats sont complémentaires et couvrent l'ensemble des compartiments forestiers utilisés par la biodiversité : du sol à la canopée, en passant par les

troncs d'arbres. Leur diversité et leur abondance sont des indicateurs indirects révélant le potentiel d'accueil pour la biodiversité forestière.

Accumulant les événements de mortalité et de régénération, les vieilles forêts ont vu leur architecture tridimensionnelle se diversifier au cours du temps. La complexité structurale qui en découle conduit à une abondance accrue des habitats forestiers de toute forme dans ces forêts à la valeur écologique inestimable. Un or vert pour la biodiversité forestière.

#### UN PILIER FONDAMENTAL, MARGINAL ET DÉLAISSÉ

Un or vert pour nous autres aussi. Les services socio-économiques apportés par la biodiversité et ses services associés sont nombreux. Indispensables à la régénération et à la productivité de la forêt, la foresterie en est donc directement dépendante. Sans biodiversité, pas de services. Pourtant, la biodiversité est encore insuffisamment intégrée à l'aménagement forestier. Avec les méthodes actuelles, l'obtention d'informations précises sur la biodiversité à l'échelle du Québec forestier est trop exigeante en temps, en argent et en personnes.

Cependant, nous savons que plus la structure des forêts est hétérogène, plus les habitats sont disponibles et, ainsi, plus la présence de biodiversité est maximisée. Nous savons aussi que l'hétérogénéité des structures est fonction de l'âge de la forêt, qui se complémente avec le temps. Ainsi, toutes les vieilles forêts sont importantes sur le plan écologique, mais certaines zones peuvent se révéler comme essentielles par la présence d'un habitat rare, d'une abondance ou d'une diversité exceptionnelles. À partir de ces connaissances, l'usage de nouveaux outils technologiques pourrait changer la donne, en permettant de recueillir rapidement et sur une grande surface des informations précises sur la diversité des structures forestières. C'est nous indiquerait alors le potentiel d'accueil en biodiversité.

#### PRÉDIRE, PLANIFIER ET PRÉSERVER

En nous basant sur des inventaires réalisés dans 7 hectares de forêts, âgés de 80 jusqu'à 264 ans, autour de la Forêt densesagement et de réchirche du Lac Duparque, et à partir de données de télédétection LIDAR, nous avons pu développer un nouvel outil, capable de prédire et de cartographier l'abondance et la diversité des habitats forestiers en vieille forêt mixte. Celui-ci permet l'identification des points chauds de biodiversité potentielle, offrant une aide à la décision inédite pour les choix de rétention lors de la planification forestière. Le développement de tels outils est crucial pour établir un équilibre entre récolte du bois et maintien des fonctions des forêts naturelles, dans un cadre de stress croissant entre changements globaux et exploitation par coupes totales. Car, sans biodiversité, nous perdons nos forêts. Mais, sans forêts, que nous reste-t-il? ■

**URAT**  
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC  
SARASOTA/FLORIDE

**Chaire**  
en aménagement  
forestier durable

APPENDICE J – 4<sup>ÈME</sup> DE COUVERTURE DU LIVRET GRAPHIQUE  
« BIODIVERSITÉ BORÉALE, VULGARISATION SCIENTIFIQUE » ET LIEN  
VERS LA VERSION ÉLECTRONIQUE



*Biodiversité Boréale*  
livret graphique de  
vulgarisation scientifique

La biodiversité rend des services indispensables à notre société.  
À notre tour de lui rendre service en œuvrant à la préserver.

*Étudiant en écologie forestière,  
j'ai souhaité raconter à tous  
un peu de mes deux années de recherche.  
Au cours desquelles j'ai pu parcourir  
le territoire de l'Abitibi-Témiscamingue.  
Une région forestière lointaine où l'on ressent  
la beauté et la grandeur de la nature sauvage.  
Un lieu où l'on se sent privilégié de marcher  
au sein de ses vieilles forêts. Des forêts grandioses  
qui s'offrent en mystiques vestiges d'un temps  
où l'humanité n'était pas encore passé,  
et où regorgent le chaos de la vie forestière.*

*Biodiversité*  
**BOREALE**

## LISTE DE RÉFÉRENCES

- Aakala, T., Kuuluvainen, T., Gauthier, S. et De Grandpré, L. (2008). Standing dead trees and their decay-class dynamics in the northeastern boreal old-growth forests of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 410-420. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.008>
- Acloque, A., Larrieu, L., Gouix, N. et Revers, F. (2023). Recording tree-related microhabitats to assess riparian forest contribution to biodiversity in landscapes dominated by conifer plantations. *Biological Conservation*, 286, 110261. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110261>
- Angers, V. A., Gauthier, S., Drapeau, P., Jayen, K. et Bergeron, Y. (2011). Tree mortality and snag dynamics in North American boreal tree species after a wildfire: A long-term study. *International Journal of Wildland Fire*, 20(6), 751-763. <https://doi.org/10.1071/WF10010>
- Asbeck, T., Benneter, A., Huber, A., Margaritis, D., Buse, J., Popa, F., Pyttel, P., Förchler, M., Gärtner, S. et Bauhus, J. (2023). Enhancing structural complexity: An experiment conducted in the Black Forest National Park, Germany. *Ecology and Evolution*, 13(1), e9732. <https://doi.org/10.1002/ece3.9732>
- Asbeck, T., Großmann, J., Paillet, Y., Winiger, N. et Bauhus, J. (2021). The Use of Tree-Related Microhabitats as Forest Biodiversity Indicators and to Guide Integrated Forest Management. *Current Forestry Reports*, 7(1), 59-68. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00132-5>
- Asbeck, T., Kozák, D., Spínu, A. P., Mikoláš, M., Zemlerová, V. et Svoboda, M. (2022). 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>
- Atchley, R. A., Strayer, D. L. et Atchley, P. (2012). Creativity in the Wild: Improving Creative Reasoning through Immersion in Natural Settings. *PLOS ONE*, 7(12), e51474. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051474>

- Atkins, J. W., Bhatt, P., Carrasco, L., Francis, E., Garabedian, J. E., Hakkenberg, C. R., Hardiman, B. S., Jung, J., Koirala, A., LaRue, E. A., Oh, S., Shao, G., Shao, G., Shugart, H. H., Spiers, A., Stovall, A. E. L., Surasinghe, T. D., Tai, X., Zhai, L., ... Krause, K. (2023a). Integrating forest structural diversity measurement into ecological research. *Ecosphere*, *14*(9), e4633. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4633>
- Atkins, J. W., Costanza, J., Dahlin, K. M., Dannenberg, M. P., Elmore, A. J., Fitzpatrick, M. C., Hakkenberg, C. R., Hardiman, B. S., Kamoske, A., LaRue, E. A., Silva, C. A., Stovall, A. E. L. et Tielens, E. K. (2023b). Scale dependency of lidar-derived forest structural diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, *14*(2), 708-723. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14040>
- Barton, A. M. et Keeton, W. S. (dir.). (2018). *Ecology and Recovery of Eastern Old-Growth Forests*. Island Press/Center for Resource Economics. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-891-6>
- 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? *Journal of Environmental Management*, *264*, 110401. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110401>
- Bater, C., Coops, N., Gergel, S., 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*, 1080-1091. <https://doi.org/10.1139/X09-030>
- Belgiu, M. et Drăguț, L. (2016). Random forest in remote sensing: A review of applications and future directions. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, *114*, 24-31. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2016.01.011>
- Bergen, K. M., Goetz, S. J., Dubayah, R. O., Henebry, G. M., Hunsaker, C. T., Imhoff, M. L., Nelson, R. F., Parker, G. G. et Radeloff, V. C. (2009). Remote sensing of vegetation 3-D structure for biodiversity and habitat: Review and implications for lidar and radar spaceborne missions. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *114*(G2). <https://doi.org/10.1029/2008JG000883>
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, *81*(6), 1500-1516. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081%5B1500:SASDIT%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081%5B1500:SASDIT%5D2.0.CO;2)
- Bergeron, Y., Bouchard, A., Gangloff, P. et Camire, C. (1983). La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébécourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec. *La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébécourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec*, *9*, IX— 169.

- Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Kenkel, N. C., Leduc, A. L. et Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics: Ecological processes underlying multiple pathways. *Forestry Chronicle*, 90(2), 202-213. <https://doi.org/10.5558/tfc2014039>
- 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* (vol. 207, p. 285–300). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_13)
- Bergeron, Y., Leduc, A., Joyal, C. et Morin, H. (1995). Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(8), 1375-1384. <https://doi.org/10.1139/x95-150>
- Beugnon, R., Le Guyader, N., Milcu, A., Lenoir, J., Puissant, J., Morin, X. et Hättenschwiler, S. (2024). Microclimate modulation: An overlooked mechanism influencing the impact of plant diversity on ecosystem functioning. *Global Change Biology*, 30(3), e17214. <https://doi.org/10.1111/gcb.17214>
- Bivand, R., Altman, M., Anselin, L., Assunção, R., Bera, A., Berke, O., Blanchet, F. G., Carvalho, M., Christensen, B., Chun, Y., Dormann, C., Dray, S., Dunnington, D., Gómez-Rubio, V., Koley, M., Kossowski, T., Krainski, E., Legendre, P., Lewin-Koh, N., ... Yu, D. (2025, 31 août). *spdep: Spatial Dependence: Weighting Schemes, Statistics* (version 1.4-1). <https://cran.r-project.org/web/packages/spdep/index.html>
- Botchkarev, A. (2019). A New Typology Design of Performance Metrics to Measure Errors in Machine Learning Regression Algorithms. *Interdisciplinary Journal of Information, Knowledge, and Management*, 14, 045-076. <https://doi.org/10.28945/4184>
- Boucher, Y. (dir.). (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*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière.
- Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B. et Parmain, G. (2013). In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation*, 22(9), 2111-2130. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0531-3>
- Boulanger, Y., Gauthier, S. et Burton, P. J. (2014). A refinement of models projecting future Canadian fire regimes using homogeneous fire regime zones. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(4), 365-376. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0372>

- Brais, S. et Drouin, P. (2012). Interactions between deadwood and soil characteristics in a natural boreal trembling aspen—jack pine stand. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1456-1466. <https://doi.org/10.1139/X2012-061>
- Brais, S., Paré, D. et Lierman, C. (2006). Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(9), 2331-2340. <https://doi.org/10.1139/x06-136>
- Brassard, B. W. et Chen, H. Y. H. (2008). Effects of Forest Type and Disturbance on Diversity of Coarse Woody Debris in Boreal Forest. *Ecosystems*, 11(7), 1078-1090. <https://www.jstor.org.proxy.cegepat.qc.ca:2048/stable/40296351>
- 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>
- Briand, C. H., Posluszny, U., Larson, D. W. et Matthes-Sears, U. (1991). Patterns of Architectural Variation in Thuja occidentalis L. (Eastern White Cedar) from Upland and Lowland Sites. *Botanical Gazette*, world. <https://doi.org/10.1086/337911>
- Burrascano, S., Chojnacki, L., Balducci, L., Chianucci, F., Haeler, E., Kepfer-Rojas, S., Paillet, Y., de Andrade, R. B., Boch, S., De Smedt, P., Fischer, M., Mijangos, I. G., Heilmann-Clausen, J., Hofmeister, J., Hošek, J., Kozák, D., Kutzegi, G., Lachat, T., Mikoláš, M., ... Odor, P. (2025). Towards an effective in-situ biodiversity assessment in European forests. *Basic and Applied Ecology*, 84, 121-132. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2025.03.003>
- Bütler, R., Lachat, T., Larrieu, L. et Paillet, Y. (2013). Habitat trees: Key elements for forest biodiversity. *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity*. *European Forest Institute, Joensuu*, 84–91.
- 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*. <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>

- Carrasco, L., Giam, X., Papeş, M. et Sheldon, K. S. (2019). Metrics of Lidar-Derived 3D Vegetation Structure Reveal Contrasting Effects of Horizontal and Vertical Forest Heterogeneity on Bird Species Richness. *Remote Sensing*, 11(7), 743. <https://doi.org/10.3390/rs11070743>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. et Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 201704949. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Cecile, J., Silva, L. R. et Anand, M. (2013). Old Trees: Large and Small. *Science*, 339(6122), 904-905. <https://doi.org/10.1126/science.339.6122.904-c>
- Chase, J. M., McGill, B. J., McGlinn, D. J., May, F., Blowes, S. A., Xiao, X., Knight, T. M., Purschke, O. et Gotelli, N. J. (2018). Embracing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. *Ecology Letters*, 21(11), 1737–1751. <https://doi.org/10.1111/ele.13151>
- Chen, H. Y. et Popadiouk, R. V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews*, 10(3), 137-166. <https://doi.org/10.1139/a02-007>
- Chowdhury, F. I., Lloret, F., Jaime, L., Margalef-Marrase, J. et Espelta, J. M. (2024). Deadwood and Tree-related Microhabitat's abundance and diversity are determined by the interplay of drought-induced die-off and local climate. *Forest Ecology and Management*, 563, 121989. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121989>
- Coops, N. C., Tompalski, P., Goodbody, T. R. H., Queinnec, M., Luther, J. E., Bolton, D. K., White, J. C., Wulder, M. A., van Lier, O. R. et Hermosilla, T. (2021). Modelling lidar-derived estimates of forest attributes over space and time: A review of approaches and future trends. *Remote Sensing of Environment*, 260, 112477. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2021.112477>
- Courbaud, B., Larrieu, L., Kozak, D., Kraus, D., Lachat, T., Ladet, S., Müller, J., Paillet, Y., Sagheb-Talebi, K., Schuck, A., Stillhard, J., Svoboda, M. et Zudin, S. (2022). Factors influencing the rate of formation of tree-related microhabitats and implications for biodiversity conservation and forest management. *Journal of Applied Ecology*, 59(2), 492-503. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14068>
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y. et Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(10), 519-524. <https://doi.org/10.1890/080088>

- Davison, S., Donoghue, D. N. M. et Galiatsatos, N. (2020). The effect of leaf-on and leaf-off forest canopy conditions on LiDAR derived estimations of forest structural diversity. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 92, 102160. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2020.102160>
- de Conto, T., Armston, J. et Dubayah, R. (2024). Characterizing the structural complexity of the Earth's forests with spaceborne lidar. *Nature Communications*, 15(1), 8116. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-52468-2>
- DellaSala, D. A., Mackey, B., Kormos, C. F., Young, V., Boan, J. J., Skene, J. L., Lindenmayer, D. B., Kun, Z., Selva, N., Malcolm, J. R. et Laurance, W. F. (2025). Measuring forest degradation via ecological-integrity indicators at multiple spatial scales. *Biological Conservation*, 302, 110939. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110939>
- Dúhová, D., Hofmeister, J., Meigs, G. W., Halda, J., Kozák, D., Ferenčík, M., Gloor, R., Markuljaková, K., Pavlin, J., Pardus, I., Salerno, A. R., Frankovič, M., Janda, P., Dušátko, M., Svoboda, M. et Mikoláš, M. (2025). Biodiversity in primary vs. managed forests: Biological legacies of old living and large dead trees drive lichen diversity. *Forest Ecosystems*, 14, 100374. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2025.100374>
- Dutta, T., Larrieu, L. et Schuck, A. (2025). Who is using tree-related microhabitats (TreMs)? *Biological Conservation*, 307, 111180. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111180>
- Echiverri, L. et Macdonald, S. E. (2019). Utilizing a topographic moisture index to characterize understory vegetation patterns in the boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 447, 35-52. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.054>
- Elbakidze, M., Dawson, L., McDermott, C. L., Teitelbaum, S. et Tysiachniouk, M. (2022). Biodiversity conservation through forest certification: key factors shaping national Forest Stewardship Council (FSC) standard-development processes in Canada, Sweden, and Russia. *Ecology and Society*, 27(1). <https://doi.org/10.5751/ES-12778-270109>
- Elith, J. et Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(Volume 40, 2009), 677-697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Ette, J. S., Ritter, T. et Vospernik, S. (2023). Insights in forest structural diversity indicators with machine learning: what is indicated? *Biodiversity and Conservation*, 32(3), 1019-1046. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02536-0>

- Falkowski, M. J., Evans, J. S., Martinuzzi, S., Gessler, P. E. et Hudak, A. T. (2009). Characterizing forest succession with lidar data: An evaluation for the Inland Northwest, USA. *Remote Sensing of Environment*, 113(5), 946-956. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.01.003>
- FAO. (2025). *Global Forest Resources Assessment 2025*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cd6709en>
- Friess, N., Müller, J. C., Aramendi, P., Bässler, C., Brändle, M., Bouget, C., Brin, A., Bussler, H., Georgiev, K. B., Gil, R., Gossner, M. M., Heilmann-Clausen, J., Isacsson, G., Krištín, A., Lachat, T., Larrieu, L., Magnanou, E., Maringer, A., Mergner, U., ... Seibold, S. (2019). Arthropod communities in fungal fruitbodies are weakly structured by climate and biogeography across European beech forests. *Diversity and Distributions*, 25(5), 783-796. <https://doi.org/10.1111/ddi.12882>
- Gao, T., Nielsen, A. B. et Hedblom, M. (2015). Reviewing the strength of evidence of biodiversity indicators for forest ecosystems in Europe. *Ecological Indicators*, 57, 420-434. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.028>
- Garbarino, M., Marzano, R., Shaw, J. D. et Long, J. N. (2015). Environmental drivers of deadwood dynamics in woodlands and forests. *Ecosphere*, 6(3). <https://doi.org/10.1890/ES14-00342.1>
- Garcia, M., Saatchi, S., Ferraz, A., Silva, C. A., Ustin, S., Koltunov, A. et Balzter, H. (2017). Impact of data model and point density on aboveground forest biomass estimation from airborne LiDAR. *Carbon Balance and Management*, 12(1), 4. <https://doi.org/10.1186/s13021-017-0073-1>
- Gardner, T. A., Barlow, J., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Leite, R. N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-Santos, R., Overal, W. L., Parry, L., ... Peres, C. A. (2008). The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters*, 11(2), 139-150. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01133.x>
- Gauthier, S., Kuuluvainen, T., Macdonald, S. E., Shorohova, E., Shvidenko, A., Bélisle, A.-C., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., Grosbois, G., Bergeron, Y., Morin, H. et Girona, M. M. (2023). Ecosystem Management of the Boreal Forest in the Era of Global Change. Dans M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier et Y. Bergeron (dir.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (p. 3-49). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_1)
- 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>

- Getz, W. M., Marshall, C. R., Carlson, C. J., Giuggioli, L., Ryan, S. J., Romañach, S. S., Boettiger, C., Chamberlain, S. D., Larsen, L., D'Odorico, P. et O'Sullivan, D. (2018). Making ecological models adequate. *Ecology Letters*, 21(2), 153–166. <https://doi.org/10.1111/ele.12893>
- 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>
- Gotelli, N. J. et Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4), 379-391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- Grondin, P., Gauthier, S., Poirier, V., Tardif, P., Boucher, Y. et Bergeron, Y. (2018). Have some landscapes in the eastern Canadian boreal forest moved beyond their natural range of variability? *Forest Ecosystems*, 5(1), 30. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0148-9>
- Guindon, L., Villemare, P., Correia, D. L. P., Manka, F., Lacarte, S. et Smiley, B. (2023). *SCANFI: the Spatialized Canadian National Forest Inventory data product*. Natural Resources Canada. <https://doi.org/10.23687/18E6A919-53FD-41CE-B4E2-44A9707C52DC>
- Hagar, J. C., Yost, A. et Haggerty, P. K. (2020). Incorporating LiDAR metrics into a structure-based habitat model for a canopy-dwelling species. *Remote Sensing of Environment*, 236, 111499. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111499>
- Hämäläinen, A., Runnel, K., Ranius, T. et Strengbom, J. (2024). Diversity of forest structures important for biodiversity is determined by the combined effects of productivity, stand age, and management. *Ambio*, 53(5), 718-729. <https://doi.org/10.1007/s13280-023-01971-9>
- Hardenbol, A. A., Korhonen, L., Kukkonen, M. et Maltamo, M. (2023). Detection of standing retention trees in boreal forests with airborne laser scanning point clouds and multispectral imagery. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(7), 1610–1622. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13995>
- Hart, J. L. et Kleinman, J. S. (2018). What Are Intermediate-Severity Forest Disturbances and Why Are They Important? *Forests*, 9(9), 579. <https://doi.org/10.3390/f9090579>
- Hartmann, H., Bastos, A., Das, A. J., Esquivel-Muelbert, A., Hammond, W. M., Martínez-Vilalta, J., McDowell, N. G., Powers, J. S., Pugh, T. A. M., Ruthrof, K. X. et Allen, C. D. (2022). Climate Change Risks to Global Forest Health: Emergence of Unexpected Events of Elevated Tree Mortality Worldwide.

*Annual Review of Plant Biology*, 73, 673-702. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102820-012804>

Harvey, B. D., Leduc, A., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 369-385. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00573-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00573-4)

Hekkala, A.— M., Jönsson, M., Kärvelo, S., Strengbom, J. et Sjögren, J. (2023). Habitat heterogeneity is a good predictor of boreal forest biodiversity. *Ecological Indicators*, 148, 110069. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110069>

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>

Hirschmugl, M., Sobe, C., Di Filippo, A., Berger, V., Kirchmeir, H. et Vandekerckhove, K. (2023). Review on the Possibilities of Mapping Old-Growth Temperate Forests by Remote Sensing in Europe. *Environmental Modeling & Assessment*. <https://doi.org/10.1007/s10666-023-09897-y>

Hisano, M., Searle, E. B. et Chen, H. Y. H. (2018). Biodiversity as a solution to mitigate climate change impacts on the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 93(1), 439-456. <https://doi.org/10.1111/brv.12351>

Hofmeyer, P. V., Kenefic, L. S. et Seymour, R. S. (2009). Northern White-Cedar Ecology and Silviculture in the Northeastern United States and Southeastern Canada: A Synthesis of Knowledge. *Northern Journal of Applied Forestry*, 26(1), 21-27. <https://doi.org/10.1093/njaf/26.1.21>

Huo, L., Strengbom, J., Lundmark, T., Westerfelt, P. et Lindberg, E. (2023). Estimating the conservation value of boreal forests using airborne laser scanning. *Ecological Indicators*, 147, 109946. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109946>

*Indicateurs canadiens de durabilité de l'environnement : situation générale des espèces sauvages*. (2023). Environnement et changement climatique Canada = Environment and Climate Change Canada.

Inoue, T., Nagai, S., Yamashita, S., Fadaei, H., Ishii, R., Okabe, K., Taki, H., Honda, Y., Kajiwara, K. et Suzuki, R. (2014). Unmanned Aerial Survey of Fallen Trees in a Deciduous Broadleaved Forest in Eastern Japan. *PLOS ONE*, 9(10), e109881. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109881>

- Jansone, D., Matisons, R., Gerra-Inohosa, L., Lībiete, Z. et Jansons, Ā. (2023). Dead Better than Alive—The Case of Retention Trees and Tree-Related Microhabitats in Young Stands of Hemiboreal Forests in Latvia. *Forests*, 14(10), 1949. <https://doi.org/10.3390/f14101949>
- Jarron, L. R., Coops, N. C., MacKenzie, W. H. et Dykstra, P. (2021). Detection and Quantification of Coarse Woody Debris in Natural Forest Stands Using Airborne LiDAR. *Forest Science*, 67(5), 550-563. <https://doi.org/10.1093/forsci/xfab023>
- Jucker, T., Asner, G. P., Dalponte, M., Brodrick, P. G., Philipson, C. D., Vaughn, N. R., Arn Teh, Y., Brelsford, C., Burslem, D. F. R. P., Deere, N. J., Ewers, R. M., Kvasnica, J., Lewis, S. L., Malhi, Y., Milne, S., Nilus, R., Pfeifer, M., Phillips, O. L., Qie, L., ... Coomes, D. A. (2018). Estimating aboveground carbon density and its uncertainty in Borneo's structurally complex tropical forests using airborne laser scanning. *Biogeosciences*, 15(12), 3811-3830. <https://doi.org/10.5194/bg-15-3811-2018>
- Kane, V. R., McGaughey, R. J., Bakker, J. D., Gersonde, R. F., Lutz, J. A. et Franklin, J. F. (2010). Comparisons between field- and LiDAR-based measures of stand structural complexity. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(4), 761-773. <https://doi.org/10.1139/X10-024>
- Kant, S., Vertinsky, I., Zheng, B. et Smith, P. M. (2013). Social, cultural, and land use determinants of the health and well-being of Aboriginal peoples of Canada: A path analysis. *Journal of Public Health Policy*, 34(3), 462-476. <https://doi.org/10.1057/jphp.2013.27>
- Kneeshaw, D. D. et Bergeron, Y. (1998). Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*, 79(3), 783-794. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079%5B0783:CGCATR%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079%5B0783:CGCATR%5D2.0.CO;2)
- Kõrkjas, M., Remm, L. et Lõhmus, A. (2021). 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., Mikoláš, M., Svitok, M., Bače, R., Paillet, Y., Larrieu, L., Nagel, T. A., Begovič, K., Čada, V., Diku, A., Frankovič, M., Janda, P., Kameniar, O., Keren, S., Kjučukov, P., Lábusová, J., Langbehn, T., Málek, J., Mikac, S., ... Svoboda, M. (2018). Profile of tree-related microhabitats in European primary beech-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 429, 363-374. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.021>
- 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>
- Larrieu, L., Bouget, C., Courbaud, B., Doerfler, I., Gouix, N., Goulard, M., Ladet, S., Laroche, F., Acloque, A., Bütler, R., Kozák, D., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Martin, M., Müller, J., Paillet, Y., Schuck, A., Stillhard, J., ... Zudin, S. (2025). Spatial distribution of tree-related microhabitats in European beech-dominated forests. *Biological Conservation*, 301, 110867. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110867>
- 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<sup>1</sup>. *Canadian Journal of Forest Research*, 42, 1433-1445. <https://doi.org/10.1139/x2012-077>
- Larrieu, L., Courbaud, B., Drénou, C., Goulard, M., Bütler, 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., Bütler, 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>
- LaRue, E. A., Fahey, R., Fuson, T. L., Foster, J. R., Matthes, J. H., Krause, K. et Hardiman, B. S. (2022). Evaluating the sensitivity of forest structural diversity characterization to LiDAR point density. *Ecosphere*, 13(9), e4209. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4209>
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H. et Bouget, C. (2011). Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 11(5), 1027-1039. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.004>
- Lê, S., Josse, J. et Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25, 1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Leduc, A., Leduc, A., Kneeshaw, D., Maleki, K. et Bergeron, Y. (2021). Advancing and reversing succession as a function of time since fire and insect outbreaks: An

- 18 year in situ remeasurement of changes in forest composition. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12974. <https://doi.org/10.1111/jvs.12974>
- Leitold, V., Keller, M., Morton, D. C., Cook, B. D. et Shimabukuro, Y. E. (2015). Airborne lidar-based estimates of tropical forest structure in complex terrain: opportunities and trade-offs for REDD+. *Carbon Balance and Management*, 10(1), 3. <https://doi.org/10.1186/s13021-015-0013-x>
- 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)
- Luan, J., Li, S., Liu, S., Wang, Y., Ding, L., Lu, H., Chen, L., Zhang, J., Zhou, W., Han, S., Zhang, Y. et Hättenschwiler, S. (2024). Biodiversity mitigates drought effects in the decomposer system across biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(13), e2313334121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2313334121>
- Luo, Y. et Chen, H. Y. H. (2011). Competition, species interaction and ageing control tree mortality in boreal forests. *Journal of Ecology*, 99(6), 1470–1480. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01882.x>
- MacLean, D. A. (2016). Impacts of insect outbreaks on tree mortality, productivity, and stand development. *Canadian Entomologist*, 148(S1), S138-S159. <https://doi.org/10.4039/tce.2015.24>
- Maleki, K., Gueye, M. A., Lafleur, B., Leduc, A. et Bergeron, Y. (2020). Modelling post-disturbance successional dynamics of the Canadian boreal mixedwoods. *Forests*, 11(1). <https://doi.org/10.3390/F11010003>
- Maleki, K., Marchand, P., Charron, D., Lafleur, B. et Bergeron, Y. (2021). A 249-yr chronosequence of forest plots from eight successive fires in the Eastern Canada boreal mixedwoods. *Ecology*, 102(5). <https://doi.org/10.1002/ecy.3306>
- Maltamo, M., Kinnunen, H., Kangas, A. et Korhonen, L. (2020). Predicting stand age in managed forests using National Forest Inventory field data and airborne laser scanning. *Forest Ecosystems*, 7(1), 44. <https://doi.org/10.1186/s40663-020-00254-z>
- Mamadashvili, G., Brin, A., Bäessler, C., Chumak, V., Chumak, M., Deidus, V., Drössler, L., Emberger, C., Georgiev, K. B., Ghrejjan, T., Gossner, M. M., Hleb, R., Rafiei-Jahed, R., Kalashian, M., Kambarov, I., Karagyan, G., Kevlishvili, J., Khutsishvili, Z., Kraus, D., ... Müller, J. (2023). Drivers of tree-

- related microhabitat profiles in European and Oriental beech forests. *Biological Conservation*, 285, 110245. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110245>
- Marchi, N., Pirotti, F. et Lingua, E. (2018). Airborne and Terrestrial Laser Scanning Data for the Assessment of Standing and Lying Deadwood: Current Situation and New Perspectives. *Remote Sensing*, 10(9), 1356. <https://doi.org/10.3390/rs10091356>
- Martin, M., Boucher, Y., Fenton, N. J., Marchand, P. et Morin, H. (2020). Forest management has reduced the structural diversity of residual boreal old-growth forest landscapes in Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 458, 117765. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117765>
- 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., Donoso, P., Arsenault, A. et Bergeron, Y. (2023a). Editorial: Vanishing old-growth forests: what are their roles and values for society under global change? *Frontiers in Forests and Global Change*, 6. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1190298>
- 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., 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(4), 1-16. <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., Shorohova, E. et Fenton, N. J. (2023b). 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>

Martinuzzi, S., Vierling, L. A., Gould, W. A., Falkowski, M. J., Evans, J. S., Hudak, A. T. et Vierling, K. T. (2009). Mapping snags and understory shrubs for a LiDAR-based assessment of wildlife habitat suitability. *Remote Sensing of Environment*, 113(12), 2533–2546. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.07.002>

Matthes, U., E. Kelly, P., E. Ryan, C. et W. Larson, D. (2002). The Formation and Possible Ecological Function of Stem Strips in *Thuja occidentalis*. *International Journal of Plant Sciences*, world. <https://doi.org/10.1086/342712>

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>

Mayer, M., Watson, D. et Biecek, P. (2024, 17 août). *kernelshap: Kernel SHAP* (version 0.7.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/kernelshap/index.html>

Meigs, G. W., Morrissey, R. C., Bače, R., Chaskovskyy, O., Čada, V., Després, T., Donato, D. C., Janda, P., Lábusová, J., Seedre, M., Mikoláš, M., Nagel, T. A., Schurman, J. S., Synek, M., Teodosiu, M., Trotsiuk, V., Vítková, L. et Svoboda, M. (2017). More ways than one: Mixed-severity disturbance regimes foster structural complexity via multiple developmental pathways. *Forest Ecology and Management*, 406, 410–426. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.051>

Meles, M. B., Younger, S. E., Jackson, C. R., Du, E. et Drover, D. (2020). Wetness index based on landscape position and topography (WILT): Modifying TWI to reflect landscape position. *Journal of Environmental Management*, 255, 109863. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109863>

Mohammadi, J., Shataee, S. et Næsset, E. (2020). Modeling tree species diversity by combining ALS data and digital aerial photogrammetry. *Science of Remote Sensing*, 2, 100011. <https://doi.org/10.1016/j.srs.2020.100011>

Morin, H. (1994). Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 730–741. <https://doi.org/10.1139/x94-097>

Moulinier, J., Lorenzetti, F. et Bergeron, Y. (2011). Gap dynamics in aspen stands of the Clay Belt of northwestern Quebec following a forest tent caterpillar outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(8), 1606–1617. <https://doi.org/10.1139/x11-075>

- Moulinier, J., Lorenzetti, F. et Bergeron, Y. (2013). Effects of a forest tent caterpillar outbreak on the dynamics of mixedwood boreal forests of eastern Canada. *Écoscience*, 20(2), 182–193. <https://doi.org/10.2980/20-2-3588>
- MRNF. (2016a). *Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré de 2018-2023, Cahier 2.1 — Enjeux liés à la structure d'âge des forêts*. Gouvernement du Québec, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers.
- MRNF. (2016-b). *Lidar — Modèles numériques (terrain, canopée, pente, courbe de niveau)* (version du 07 janvier 2025) (Données Québec). <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/produits-derives-de-base-du-lidar>
- Næsset, E. (2004). Accuracy of forest inventory using airborne laser scanning: evaluating the first nordic full-scale operational project. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19(6), 554-557. <https://doi.org/10.1080/02827580410019544>
- Newmaster, S. G., Belland, R. J., Arsenault, A. et Vitt, D. H. (2003). Patterns of bryophyte diversity in humid coastal and inland cedar-hemlock forests of British Columbia. *Environmental Reviews*, 11(S1), S159-S185. <https://doi.org/10.1139/a03-016>
- Oettel, J., Lapin, K., Kindermann, G., Steiner, H., Schweinzer, K.-M., Frank, G. et Essl, F. (2020). Patterns and drivers of deadwood volume and composition in different forest types of the Austrian natural forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 463, 118016. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118016>
- Oliver, C. et Larson, B. (1996). *Forest Stand Dynamics*. Wiley.
- Paillet, Y. (2018). *Les microhabitats des arbres : facteurs d'influence, lien avec la biodiversité et potentiel indicateur* [phdthesis, Museum national d'histoire naturelle — MNHN PARIS ; Écosystèmes forestiers (Nogent-sur-Vernisson, Loiret)]. <https://theses.hal.science/tel-02197757>
- 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., Archaux, F., du Puy, S., Bouget, C., Boulanger, V., Debaive, N., Gilg, O., Gosselin, F. et Guilbert, E. (2018). The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *Journal of Applied Ecology*, 55(5), 2147-2159. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13181>

- 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>
- Park, A., Kneeshaw, D., Bergeron, Y. et Leduc, A. (2005). Spatial relationships and tree species associations across a 236-year boreal mixedwood chronosequence. *Canadian Journal of Forest Research*, *35*(3), 750-761. <https://doi.org/10.1139/x04-199>
- Pedlar, J. H., Pearce, J. L., Venier, L. A. et McKenney, D. W. (2002). Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management*, *158*(1-3), 189-194. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00711-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00711-8)
- Peel, M. C., Finlayson, B. L. et McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, *11*, 1633-1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Pereira, H. M., Martins, I. S., Rosa, I. M. D., Kim, H., Leadley, P., Popp, A., van Vuuren, D. P., Hurtt, G., Quoss, L., Arneith, A., Baisero, D., Bakkenes, M., Chaplin-Kramer, R., Chini, L., Di Marco, M., Ferrier, S., Fujimori, S., Guerra, C. A., Harfoot, M., ... Alkemade, R. (2024). Global trends and scenarios for terrestrial biodiversity and ecosystem services from 1900 to 2050. *Science*, *384*(6694), 458-465. <https://doi.org/10.1126/science.adn3441>
- Pesonen, A., Maltamo, M., Eerikäinen, K. et Packalèn, P. (2008). Airborne laser scanning-based prediction of coarse woody debris volumes in a conservation area. *Forest Ecology and Management*, *255*(8-9), 3288-3296. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.017>
- Pielou, E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, *13*, 131-144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- 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>

- Planque, B., Aarflot, J. M., Buttay, L., Carroll, J., Fransner, F., Hansen, C., Husson, B., Langangen, Ø., Lindstrøm, U., Pedersen, T., Primicerio, R., Sivel, E., Skogen, M. D., Strombom, E., Stige, L. C., Varpe, Ø. et Yoccoz, N. G. (2022). A standard protocol for describing the evaluation of ecological models. *Ecological Modelling*, 471, 110059. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.110059>
- Potapov, P., Hansen, M. C., Laestadius, L., Turubanova, S., Yaroshenko, A., Thies, C., Smith, W., Zhuravleva, I., Komarova, A., Minnemeyer, S. et Esipova, E. (2017). The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. *Science Advances*, 3(1), e1600821. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600821>
- 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>
- R Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Riofrío, J., Coops, N. C., Ashiq, M. W. et Achim, A. (2025). Mapping mortality rates in boreal mixedwood forest using airborne laser scanning and permanent plot data. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 98(4), 550–563. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpaf002>
- Rondeux, J. et Sanchez, C. (2010). Review of indicators and field methods for monitoring biodiversity within national forest inventories. Core variable: Deadwood. *Environmental Monitoring and Assessment*, 164(1), 617–630. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-0917-6>
- Ross, C. W., Loudermilk, E. L., O'Brien, J. J., Flanagan, S. A., McDaniel, J., Aubrey, D. P., Lowe, T., Hiers, J. K. et Skowronski, N. S. (2024). Lidar-derived estimates of forest structure in response to fire frequency. *Fire Ecology*, 20(1), 44. <https://doi.org/10.1186/s42408-024-00279-7>
- Russell, M. B., Fraver, S., Aakala, T., Gove, J. H., Woodall, C. W., D'Amato, A. W. et Ducey, M. J. (2015). Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review. *Forest Ecology and Management*, 350, 107–128. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.033>
- 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>

- Savoie, J.-M., Thomas, M., Cateau, E., Gouix, N. et Paccard, P. (2022). Connaître les forêts anciennes et matures : comment ? pourquoi ? *Revue forestière française*, 73(2-3), 179-209. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5468>
- Schreiber, J., Pouska, V., Macek, P., Thom, D. et Bässler, C. (2025). Effects of canopy-mediated microclimate and object characteristics on deadwood temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 362, 110378. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2024.110378>
- Seibert, J., Stendahl, J. et Sørensen, R. (2007). Topographical influences on soil properties in boreal forests. *Geoderma*, 141(1), 139-148. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.05.013>
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27(3), 379-423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Similä, M., Kouki, J. et Martikainen, P. (2003). Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, 174(1), 365-381. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00061-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00061-0)
- Simonson, W. D., Allen, H. D. et Coomes, D. A. (2014). Applications of airborne lidar for the assessment of animal species diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(8), 719-729. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12219>
- Spina, P., Parisi, F., Antonucci, S., Garfi, V., Marchetti, M. et Santopuoli, G. (2023). Tree-related microhabitat diversity as a proxy for the conservation of beetle communities in managed forests of *Fagus sylvatica*. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, cpad 034. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpad034>
- Spînu, A. P., Mysiak, W., Bauhus, J., Bielak, K. et Niklasson, M. (2023). Pioneer tree species accelerate restoration of tree-related microhabitats in 50-year-old reserves of Białowieża Forest, Poland. *Ecology and Evolution*, 13(7). <https://doi.org/10.1002/ece3.10238>
- Stokland, J. N., Siitonen, J. et Jonsson, B. G. (2012). *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press.
- Storch, F., Boch, S., Gossner, M. M., Feldhaar, H., Ammer, C., Schall, P., Polle, A., Kroiher, F., Müller, J. et Bauhus, J. (2023). Linking structure and species richness to support forest biodiversity monitoring at large scales. *Annals of Forest Science*, 80(1), 3. <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01169-1>
- Storch, F., Dormann, C. F. et Bauhus, J. (2018). Quantifying forest structural diversity based on large-scale inventory data: a new approach to support biodiversity

- monitoring. *Forest Ecosystems*, 5(1), 34. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0151-1>
- Ter-Mikaelian, M. T., Colombo, S. J. et Chen, J. (2008). Amount of downed woody debris and its prediction using stand characteristics in boreal and mixedwood forests of Ontario, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(8), 2189–2197. <https://doi.org/10.1139/X08-067>
- Thompson, I. D. (dir.). (2009). *Forest resilience, biodiversity, and climate change: a synthesis of the biodiversity / resilience / stability relationship in forest ecosystems*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Thorn, S., Seibold, S., Leverkus, A. B., Michler, T., Müller, J., Noss, R. F., Stork, N., Vogel, S. et Lindenmayer, D. B. (2020). The living dead: acknowledging life after tree death to stop forest degradation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 18(9), 505-512. <https://doi.org/10.1002/fee.2252>
- Toivonen, J., Kangas, A., Maltamo, M., Kukkonen, M. et Packalen, P. (2023). Assessing biodiversity using forest structure indicators based on airborne laser scanning data. *Forest Ecology and Management*, 546, 121376. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121376>
- Tokola, T. (2019). Using LiDAR-modified topographic wetness index, terrain attributes with leaf area index to improve a single-tree growth model in south-eastern Finland. *Forestry: An International Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1093/FORESTRY/CPZ010>
- Triviño, M., Potterf, M., Tijerín, J., Ruiz-Benito, P., Burgas, D., Eyvindson, K., Blattert, C., Mönkkönen, M. et Duflot, R. (2023). Enhancing Resilience of Boreal Forests Through Management Under Global Change: a Review. *Current Landscape Ecology Reports*, 8(3), 103–118. <https://doi.org/10.1007/s40823-023-00088-9>
- United Nations. (2022). 15/4. Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Dans *15th Conference of the Parties—Convention on Biological Diversity's*.
- Vaillant, F. (1978). Les Systemus et leur habitat dendrotelme [Dipt. Dolichopodidae]. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 83(3), 73-85. <https://doi.org/10.3406/bsef.1978.21637>
- 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>
- Vehmas, M., Packalen, P. et Maltamo, M. (2009). *Assessing deadwood existence in canopy gaps by using ALS data*.

- Veillette, J. J. (1994). Evolution and paleohydrology of glacial Lakes Barlow and Ojibway. *Quaternary Science Reviews*, 13, 945-971. [https://doi.org/10.1016/0277-3791\(94\)90010-8](https://doi.org/10.1016/0277-3791(94)90010-8)
- Vepakomma, U., St-Onge, B. et Kneeshaw, D. (2008). Spatially explicit characterization of boreal forest gap dynamics using multi-temporal lidar data. *Remote Sensing of Environment*, 112(5), 2326-2340. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.10.001>
- Vogeler, J. C., Yang, Z. et Cohen, W. B. (2016). Mapping post-fire habitat characteristics through the fusion of remote sensing tools. *Remote Sensing of Environment*, 173, 294–303. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.08.011>
- Wagner, C. E. van. (1982). *Practical aspects of the line intersect method*. Patawa National Forestry Institut.
- Watson, J. E. M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J. C., Murray, K., Salazar, A., McAlpine, C., Potapov, P., Walston, J., Robinson, J. G., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W. F., Houghton, R. A., ... Lindenmayer, D. (2018). The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2(4), 599-610. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>
- White, J. C., Tompalski, P., Vastaranta, M., Wulder, M. A., Saarinen, N., Stepper, C. et Coops, N. C. (2017). *Guide pour l'élaboration et l'application de modèles en vue de l'établissement d'un inventaire forestier amélioré par l'emploi de données de balayage laser aéroporté et d'une analyse axée sur les régions*.
- Wing, B. M., Ritchie, M. W., Boston, K., Cohen, W. B. et Olsen, M. J. (2015). Individual snag detection using neighborhood attribute filtered airborne lidar data. *Remote Sensing of Environment*, 163, 165-179. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.03.013>
- Wirth, C., Messier, C., Bergeron, Y., Frank, D. et Kahl, A. (2009). Old-Growth Forest Definitions: a Pragmatic View. *Old-Growth Forests*, 11–33 (2009), 207. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_2)
- 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>
- 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, M., Liu, N., Harper, R., Li, Q., Liu, K., Wei, X., Ning, D., Hou, Y. et Liu, S. (2017a). A global review on hydrological responses to forest change across multiple spatial scales: Importance of scale, climate, forest type and hydrological regime. *Journal of Hydrology*, 546, 44–59. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2016.12.040>

Zhang, W., Hu, B., Woods, M. et Brown, G. (2017b). Characterizing Forest Succession Stages for Wildlife Habitat Assessment Using Multispectral Airborne Imagery. *Forests*, 8(7), 234. <https://doi.org/10.3390/f8070234>

Zheng, Z., Zeng, Y., Schneider, F. D., Zhao, Y., Zhao, D., Schmid, B., Schaepman, M. E. et Morsdorf, F. (2021). Mapping functional diversity using individual tree-based morphological and physiological traits in a subtropical forest. *Remote Sensing of Environment*, 252, 112170. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112170>