

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

COMPARAISON DES PATRONS DE MORTALITÉ DANS DES PEUPEMENTS
AMÉNAGÉS EN MODE ÉQUIENNE ET INÉQUIENNE EN FORÊT FEUILLUE

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉE DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
REBECA CORDERO MONTOYA

AOÛT 2021

REMERCIEMENTS

Cette maîtrise a été un des chapitres des plus intéressants de ma vie. Je tiens à remercier en premier lieu et du fond du cœur mon directeur de recherche, le professeur Philippe Nolet, pour m'avoir offert la possibilité de réaliser ce projet, tout en me laissant beaucoup de flexibilité et en m'accompagnant avec cette bienveillance qui le caractérise. Je remercie aussi mon codirecteur, le professeur Christian Messier, pour sa collaboration. Les analyses statistiques, pas toujours simples, ont été rendues plus faciles grâce à la collaboration de la professeure Angélique Dupuch et du professionnel de recherche François Rousseu, que je remercie également. Merci à Stephanie Hayes, qui a effectué la révision de l'anglais pour l'article.

Je ne peux que remercier l'Institut Kenauk, qui m'a donné l'accès à son territoire et sans qui, cette étude n'aurait pu être possible. Un immense merci à mon professeur de stage, Anthony D'Amato, pour ses précieux conseils et son soutien. La collecte des données, longue et délicate, a été une belle période de partage et de bonne humeur, merci Marc-Olivier Martin-Guay pour ton travail et ta compagnie. Merci à Pascal Rochon, tu as été d'une aide inestimable dans la réussite du développement de la méthodologie et de l'extraction des données, entre autres, merci pour ton travail et ta patience. Mon parcours n'aurait pas été pareil sans la compagnie de mes chères amies et collègues de bureau, Anna Mazaleyrat et Émilie Ladent, merci à toutes les deux d'être toujours là pour moi. Un grand merci à tous mes collègues de l'ISFORT, car souvent j'ai eu besoin d'aide et même si vous étiez occupés, vous vous êtes rendus disponibles. C'est une chance incroyable de vous avoir eu à mes côtés. Grâce à vous, j'ai toujours connu une bonne ambiance dans les couloirs de l'ISFORT, les discussions, les rires et l'entraide ont constamment régné, cela sera un souvenir qui m'accompagnera

perpétuellement. Je voudrais remercier particulièrement Jean-François Sénécal, Florian Mézerette, Samuel Rosner, Romain Jaeger, Émilie Ladent, Hélène Le Borgne, Florence Tauc et Anna Mazaleyra, vous m'avez appris tellement de choses, vous m'avez aidé tellement de fois que je ne peux qu'être reconnaissante envers vous. Merci également à tout le personnel de soutien, Jinny Allaire, Régis Pouliot, Kim Bannon, Julie Poirier, Benoit Gendreau-Berthiaume, Srdjan Ostojic et Laurence Danvoye, vous êtes le cœur de l'ISFORT, merci de votre appui constant.

Je remercie du fond du cœur ma famille et mes amis, même si la distance nous sépare, je sais que vous êtes inconditionnellement avec moi. Merci à mes colocataires, Olivier Tanguy et Jolaine Arseneau, vous m'avez toujours soutenu, écouté, conforté, vous êtes devenus ma petite famille adoptive, merci encore pour votre amitié. Je tiens particulièrement à remercier mes amis trouvés ici au Québec, vous avez été mes piliers, sans vous, cette aventure n'aurait pu être si magique. Merci à toi Émilie, tu m'as épaulé et encouragé continuellement, tu as toujours été là dans les moments les plus difficiles, tu es pour moi plus qu'une amie, une sœur, merci pour tout.

J'aimerais te remercier à nouveau Philippe car tu ne m'as pas lâché. Tu as su me redonner la confiance que j'avais perdue et tu as eu la patience de m'accompagner dans ce parcours complexe, je te serai reconnaissante pour toujours.

Finalement, je voudrais remercier mon amie, Stephanie Hayes, c'est grâce à toi que j'ai pu réaliser cette maîtrise et ce changement dans ma vie. J'ai onze mille raisons pour te remercier !

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	i
RÉSUMÉ	vii
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 État des connaissances.....	5
1.2.1 Les perturbations et les facteurs de stress environnementaux en forêt associés aux changements globaux.....	5
1.2.2 La mortalité en forêt et sa relation avec les perturbations et les facteurs de stress environnementaux.....	7
1.2.3 Évaluation de la mortalité en forêt via les arbres morts debout.....	10
1.2.4 L'aménagement équiennne et inéquiennne en forêt tempérée et leur comparaison.....	11
1.2.5 Relations entre les forêts non-aménagées et l'aménagement inéquiennne	13
1.2.6 LiDAR mobile terrestre	14
1.3 Objectif de l'étude	16
CHAPITRE II MAPPING TEMPERATE FOREST STANDS USING GROUND- BASED LIDAR SHOWS THE INFLUENCE OF SILVICULTURAL SYSTEMS ON TREE MORTALITY	18
2.1 Introduction	20
2.2 Materials and Methods	23
2.2.1 Study area	23

2.2.3 General approach and rationale	25
2.2.4 Forest inventory	26
2.2.5 LiDAR data processing.....	28
2.2.6 LiDAR- and field sampling-based tree metrics	30
2.2.7 Competition indices	30
2.2.8 Statistical analyses	31
2.3 Results	34
2.3.1 Overview.....	34
2.3.2 Model comparisons.....	36
2.3.3 Influence of tree- and stand-level variables on mortality probabilities	42
2.4 Discussion	46
2.4.1 Silvicultural systems effects	46
2.4.2 DBH and species effects	47
2.4.3 Uneven-aged versus unmanaged forests.....	48
2.4.4 Benefits related to the approach and caveats	48
2.4.5 Forest management implications and conclusion	49
CHAPITRE III CONCLUSION GÉNÉRALE	52
ANNEXE SCHEMATIC REPRESENTATION OF THE TWO-FOLD FOREST INVENTORY APPROACH.....	58
ANNEXE B CORRECTION FACTOR FOR THE DIAMETERS OVERESTIMATED BY COMPUTREE	59
ANNEXE C SINGLE EFFECTS OF TREE SPECIES GROUP AND DBH ON TREE MORTALITY PROBABILITY.....	60
RÉFÉRENCES.....	61

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Approche schématique extraite de Právālie (2018) sur les types de perturbations forestières se produisant présentement à l'échelle mondiale. Le gradient jaune-rouge met empiriquement en évidence l'influence à peu près égale des facteurs climatiques et anthropiques sur le déclenchement de perturbations mixtes.....	7
1.2	La mortalité des arbres représentée par la spirale de la mort (modifiée par Franklin et al., 1987). La figure montre comment la sécheresse et les attaques d'insectes réagissent aux températures plus élevées, représentées par la ligne rouge (Allen et al., 2015).	9
1.3	LiDAR mobile Terrestre. Le système se compose du capteur VLP-16 (PUCK™ de Velodyne) monté sur un sac à dos modifié. Les données sont enregistrées à l'aide du logiciel VeloView (Velodyne LiDAR, version 3.5.0) exécuté sur un ordinateur de terrain qui est connecté au VLP-16	16
2.1	Location of the study area in southern Quebec province, Canada. The 37 stands were sampled within an area covering 25 000 ha. Harvested and unmanaged stands were at least 200 × 250 m. The minimum distance between them was at least 300 m	24
2.2	Schematic representation of a ground-based mobile LiDAR path in a stand. The path was delineated and flagged in each stand before circulating with the LiDAR. Shaded area represents the field sampling area	27
2.3	Raw data (not spatially organized) captured by LiDAR in Kenauk forest (Quebec province, Canada). A frame of one instant displayed on VeloView (by Velodyne LiDAR, version 3.5.0)	28

2.4	LiDAR frame spatially organized by the SLAM (Simultaneous Localization and Mapping) algorithms developed by Outsight®. Left picture shows the path followed by the LiDAR during the inventory. Right picture shows the 3D point cloud map finalized and ready for use in determining tree-level attributes	29
2.5	Proportion of trees per species group as a function of Forest Management Regime and time since logging based on the conventional tree inventory taken while circulating on the path with the LiDAR sensor	36
2.6	Marginal effects of Competition index, DBH and Forest Management Regime/time since harvesting (even-and uneven-aged stands logged 15 or 30 years ago & unmanaged stands) on tree mortality percentage in the Kenauk forest. The shaded area represents the 95% confidence interval around the fitted values	39
2.7	AIC mean values for non-spatially explicit models explaining the variation in the probability of tree mortality in 37 forest stands in Kenauk forest for the whole tree mortality (codes 1 to 4) (Quebec province, Canada). Their 95% confidence interval is shown around the mean values. The red line represents the AIC for the best spatially explicit model (mortality codes 1 to 4, Table 2.3)	42
2.8	Single effects of (A) tree species group, (B) DBH and (C) Forest Management Regime on tree mortality probability in 37 forest stands in Kenauk forest for all tree mortality codes (1 to 4) (Quebec province, Canada). The 95% confidence interval are shown around the predicted values. Single effects were computed based on one of the 100 random datasets (see methodology)	44
2.9	Marginal effects of Forest Management Regime, DBH and tree species group on tree mortality probability in 37 forest stands in Kenauk forest for all tree mortality codes (Quebec province, Canada). The 95% confidence interval are shown around the predicted values. Marginal effects were computed based on one of the 100 random datasets (see methodology)	45

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1.1	Code de vigueur pour les arbres morts debout – estimation visuelle (Boulet, 2005 adapté par Hartmann, 2008)	11
2.1	Description of 6 independent variables for the logistic regression analyses	33
2.2	Characteristics of 37 stands scanned in Kenauk forest (Quebec province, Canada) as a function of forest management regime and time since last logging. Data extracted from ground-based mobile LiDAR. * Considering all standing dead trees (mortality codes 1 to 4) ** Considering only trees recently dead (codes 1 to 3). Values in parentheses are standard deviation of the mean.	35
2.3	Comparison of spatially and non-spatially explicit models explaining the variation in the probability of tree mortality in 37 forest stands in Kenauk forest for all tree mortality codes (Quebec province, Canada). Comparison based on the Akaike information criterion (AIC). The number of parameters k , the ΔAIC and the Akaike weight (w_i) of each model are shown. Site was considered as a random effect	38
2.4	Comparison of spatially and non-spatially explicit models explaining the variation in the probability of recent tree mortality in 37 forest stands in Kenauk forest for tree mortality codes from 1 to 3 (Quebec province, Canada). Comparison based on the Akaike information criterion (AIC). The number of parameters k , the ΔAIC and the Akaike weight (w_i) of each model are showed. Site was considered as a random effect	40

RÉSUMÉ

Les arbres seront de plus en plus exposés aux stress causés par les changements globaux (CG) et la mortalité en forêt liée à ces stress augmentera fort probablement. La mortalité d'un arbre est généralement provoquée par l'accumulation de facteurs de stress et par leurs interactions. Plusieurs stratégies sylvicoles ont été développées pour faire face aux CG, mais très peu ont abordé la manière dont ces stratégies peuvent influencer la mortalité des arbres. Ces lacunes sont probablement dues à la difficulté d'acquérir de grands jeux de données de mortalité sur du long terme. En utilisant une approche innovatrice liée au LiDAR mobile terrestre qui a permis de réaliser un inventaire massif en 3-dimensions, nous avons pu (i) comparer les patrons de mortalité entre des peuplements forestiers aménagés (équienne et inéquienne) et non-aménagés (≥ 50 ans), et (ii) déterminer l'importance relative du mode d'aménagement forestier (MAF) sur la probabilité de mortalité récente des arbres par rapport à d'autres facteurs (c-à-d taille, espèce des tiges, position sur la pente et compétition environnante). Nous avons ainsi cartographié, dans la Forêt Kenauk 15 508 arbres vivants et morts dans 37 peuplements dominés par l'érable à sucre, dont 14 peuplements équiennes, 16 peuplements inéquiennes et 7 peuplements non-aménagés. Avec ces données, nous avons évalué le rôle des MAF sur la mortalité des arbres en modélisant la probabilité de mortalité (P_M) de chaque arbre. Nos meilleurs modèles montrent que la P_M était principalement influencée par le MAF, l'espèce et la taille de l'arbre. Les résultats ont également indiqué que la mortalité des arbres se trouvant dans un peuplement inéquienne était plus grande que celle dans un peuplement équienne. Finalement, notre étude montre comment la sylviculture peut influencer la résistance des peuplements face aux CG.

Mots-clés : changements climatiques, mortalité, forêt tempérée, DHP, aménagement forestier, LiDAR.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

La littérature scientifique regorge d'exemples où les changements globaux ont des impacts significatifs sur les écosystèmes naturels (Gitay et al., 2002). Par changements globaux, nous entendons ici toutes les modifications majeures aux écosystèmes naturels engendrées, directement ou indirectement, par les activités anthropiques (Piazza-Morel, 2012) ; cette définition permet d'insister sur l'aspect multiforme de ces changements et de ne pas les réduire au seul changement climatique. Tant les modifications aux écosystèmes que les activités anthropiques qui sont à l'origine de ces modifications, sont de nature variée. Parmi les activités, on peut mentionner, entre autres, une demande en crescendo des ressources, la déforestation, l'urbanisation, l'expansion de l'agriculture, les rejets des gaz polluants dans l'atmosphère (Gitay et al., 2002). La mondialisation, qui a ouvert les portes au commerce international sans réellement prêter attention aux frontières physiques et géographiques qui pouvaient exister auparavant, contribue aussi aux changements globaux (Balsalobre-Lorente et al., 2020). Parmi les modifications majeures, on retrouve, entre autres, l'érosion de la biodiversité, la dégradation des sols, l'usage intensif des ressources hydriques, la pollution chimique de l'air et de l'eau (ANR, 2013).

Les changements climatiques font également partis des changements globaux et sont le résultat de l'accumulation des gaz à effet de serre dans l'atmosphère (en grande partie

liée à la combustion des énergies fossiles (Reay et al., 2007) mais aussi à l'agriculture (Arnauld de Sartre, 2016)). Ces gaz entraînent une augmentation de la température globale de la planète, provoquant ainsi le réchauffement climatique. Suivant les scénarios d'émissions établis pour la période 2000-2100 par le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), la température moyenne à la surface de la terre devrait augmenter de 1,4 à 5,8°C d'ici la fin du XXI^e siècle. Les conséquences de cette hausse de température sont nombreuses et complexes. Les systèmes océaniques sont grandement affectés par cette hausse de température avec le réchauffement des océans, la fonte des glaciers et des banquises, ainsi que l'élévation du niveau de la mer. Le cycle hydrologique est aussi fortement affecté par l'augmentation de la température (Reay et al., 2007), avec un accroissement de la variabilité naturelle dans l'espace et le temps des patrons des précipitations (Bates et al., 2008). Les modifications des systèmes océaniques et hydrologiques ont, à leur tour, un impact direct sur la fréquence, l'amplitude et la durée des phénomènes climatiques extrêmes, comme les sécheresses, les canicules, les vagues de chaleur, les tempêtes, les ouragans et les inondations (IPCC, 2007; Sterl et al., 2008).

Suite aux perturbations dues aux changements climatiques, le fonctionnement des écosystèmes peut être altéré (GIEC, 2008; IPCC, 2007). L'écosystème forestier, auquel on s'intéressera dans le cadre du présent projet, ne fait pas exception et pourra voir son fonctionnement modifié de diverses façons positives comme négatives. Ces modifications peuvent être par exemple un débourrement hâtif au printemps (Colombo, 1998; Hofgaard et al., 1999), une perte de croissance et une augmentation de la mortalité (Duchesne et Ouimet, 2008), ou bien des défoliations accompagnées par une baisse de la fructification (Girard et al., 2012). Les perturbations (abiotiques ou biotiques) affectant l'écosystème forestier peuvent être i) de *haute intensité et basse fréquence* comme les incendies, les ouragans ou les épidémies de scolyte, ii) de *moyenne intensité et fréquence* comme les sécheresses, gels intenses ou les vagues de chaleur ou iii) de *légère intensité et haute fréquence*, ces dernières exerçant une

pression faible mais constante sur l'écosystème (p. ex. des tendances vers des étés plus chauds et secs, ou des attaques d'insectes et pathogènes soutenues) (Auclair et al., 1997 ; Ayres et Lombardero, 2000; Gitay et al., 2002). Toutes ces perturbations agissent comme facteurs de stress dans l'écosystème forestier, et sont considérées comme des facteurs de stress environnementaux (Freedman, 2015; Hartmann, 2008). Ces facteurs peuvent diminuer la performance et la vigueur des arbres, limitant ainsi leur capacité de résistance face aux perturbations. La résistance est définie comme la capacité d'un écosystème, d'un peuplement ou d'un individu à absorber l'effet d'une perturbation et de rester en grande partie intact (Galiano et al., 2011; Holling, 2013; Kaufman, 1982).

La résistance de l'écosystème forestier peut se voir influencée par le mode d'aménagement forestier choisi (Nolet, 2016). À ce jour, le choix du mode d'aménagement forestier est encore plus délicat et doit être bien réfléchi car la forêt, comme mentionné auparavant, doit faire face à des perturbations plus fréquentes et variées, la débilitant plus rapidement à résister aux stress (Orazio et al., 2014).

Au Québec, comme dans bien d'autres régions du monde, les deux types d'aménagement forestier les plus utilisés sont l'aménagement en mode équienne et inéquienne (appelés aussi forêts de structures régulières et irrégulières). Les peuplements en mode inéquienne sont caractérisés par un mélange d'individus de tous les âges (du semis jusqu'aux arbres matures) et de dimensions variées (Majcen, 1994; Schuck et al., 2002). En revanche, dans les peuplements en mode équienne, l'âge ne diffère pas beaucoup entre les individus. Ce type de forêt peut apparaître naturellement après un incendie ou une forte tempête, ou artificiellement suite à une intervention humaine (par exemple une coupe totale) (Schuck et al., 2002; Stokes et al., 1989).

Etant donné que le mode d'aménagement est un choix important dans la gestion forestière, surtout dans un contexte de changement climatique, il paraît nécessaire d'étudier ces deux modes d'aménagement pour mieux comprendre comment ils

influencent la résistance des peuplements forestiers aux perturbations répétées (sécheresse, épidémies d'insectes, etc.), et plus spécifiquement, comment ils influencent la mortalité des arbres. C'est un sujet qui a été peu étudié non seulement au Québec mais de façon générale pour les forêts tempérées aménagées en mode équiennne et inéquiennne. Dans la province de Québec, il a été constaté, selon plusieurs études scientifiques, que l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) montre des signes de dépérissement depuis les années 70 et 80 (Duchesne et al., 2005; Nolet et Kneeshaw, 2018). D'autres études au niveau mondial nous montrent dans leurs analyses, que la mortalité en forêt peut être causée par un processus complexe, progressif et multi-factoriel (Breshears et al., 2009; McDowell et al., 2008; Van Mantgem et al., 2009).

Ainsi, les études nous montrent que la mortalité des arbres est le résultat de l'accumulation de facteurs de stress environnementaux et de l'interaction entre les perturbations. La vigueur des arbres peut à la fois être influencée par les perturbations induites par les événements climatiques extrêmes (plus fréquents), qui peuvent diminuer leur résistance et par l'historique de croissance en lien avec les modes d'aménagement équiennne et inéquiennne. Il est important de se demander quel mode d'aménagement favorise la résistance (moins de mortalité) des arbres dans un contexte d'augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes. C'est dans cette objectif que la comparaison des patrons de mortalité des arbres dans des peuplements aménagés en mode équiennne et inéquiennne a été entreprise, incluant aussi une comparaison de leurs patrons de mortalité à des peuplements non-aménagés depuis 50 ans ou plus. L'étude permettra aussi d'évaluer dans quelle mesure la sylviculture peut être utilisée comme outil d'adaptation face aux changements globaux (Folke et al., 2004).

1.2 État des connaissances

1.2.1 Les perturbations et les facteurs de stress environnementaux en forêt associés aux changements globaux

Les écosystèmes naturels sont de plus en plus affectés par les changements globaux (Amiro et al., 2010). Nous sommes plus dans une ère d'adaptation que de prévention. Le GIEC, dans son rapport de 2013, a constaté que des modifications majeures ont déjà eu lieu et que les activités anthropiques vont continuer à augmenter le nombre des modifications dans les systèmes écologiques de la planète (Stocker et al., 2013). Les définitions du changement global (CG) évoluent et se complexifient. Le réseau Labex Item (en France) propose la définition suivante : le CG est une « *Mutation et transition de l'organisation des sociétés et des pratiques sociales sur fond de changement culturel, climatique, énergétique, économique et démographique* » (Piazza-Morel, 2012). Cette mutation et cette transition de pratiques se voient accélérées face aux défis mondiaux actuels comme le sont la surexploitation des ressources naturelles et les changements climatiques.

L'augmentation de la température de la terre à cause de l'accumulation des gaz à effet de serre dans l'atmosphère (Reay et al., 2007) est un des principaux facteurs qui provoque les changements climatiques (CC). Les conditions climatiques et météorologiques influent directement les processus à court terme dans les forêts. De plus, l'impact et la fréquence des perturbations naturelles est en train d'augmenter, tel le cas des incendies forestiers (Halofsky et al., 2018; Stocker et al., 2013; Westerling et al., 2006), des tempêtes (Price, 2003) et des attaques d'insectes (Ayres et Lombardero, 2000), d'ailleurs assez fréquentes dans l'Amérique du Nord (Hicke et al., 2012). Les forêts sont déjà bouleversées par les changements climatiques existants et

c'est indéniable que cela risque de continuer avec la hausse de température annoncée dans l'atmosphère. Afin de comprendre les effets des CC sur les différentes forêts, d'importantes lacunes d'information doivent être comblées (Anderson-Teixeira et al., 2013) et cela constitue un défi scientifique majeur (Allen et al., 2010 ; Boisvenue et Running, 2006).

Les perturbations forestières, selon l'interprétation proposée par Právělie (2018) basée sur l'approche de Trumbore et al. (2015), peuvent être définies comme l'ensemble des facteurs perturbateurs qui menacent directement ou indirectement la santé ou l'existence même des forêts, ainsi que leurs fonctions et leurs services écosystémiques. Ils classifient les perturbations en trois grandes catégories (climatiques, anthropiques et mixtes) suivant la prédominance des facteurs déclencheurs (Figure 1.1). Selon les types des perturbations (p. ex. tempêtes, incendies forestiers, déforestation), plusieurs facteurs de stress environnementaux peuvent se manifester. Ces facteurs sont associés aux températures extrêmes, la radiation solaire, le vent, l'humidité, la pollution atmosphérique et l'association entre eux (Freedman, 2015; Hartmann, 2008). Les perturbations agissent comme des facteurs stressants s'ils engendrent des conditions excessives ou insuffisantes par rapport aux besoins des organismes ou des écosystèmes (Freedman, 2015; Gutschick et BassiriRad, 2003). L'exposition aux facteurs peut être intense mais de courte durée (p. ex. tempête de vent), mais peut aussi être chronique et durer dans le temps (p. ex. la sécheresse), ayant souvent comme résultat final la mort des arbres (Trumbore et al., 2015). Les arbres se trouvent dans l'incapacité de ré-acquérir ou de mobiliser suffisamment des ressources pour réparer les dommages, surmonter le stress ou reprendre de la vigueur (Waring, 1987). La diminution de la performance et de la vigueur des arbres face à ces facteurs provoque une réduction de la capacité initiale de résistance, ce qui rend les arbres plus vulnérables à des stress ultérieurs (par ex. insectes défoliateurs ou champignons) (Hartmann, 2008), pouvant les mener à la mort (par ex. spirale du déclin ; Manion, 1981 dans Hartmann, 2008).

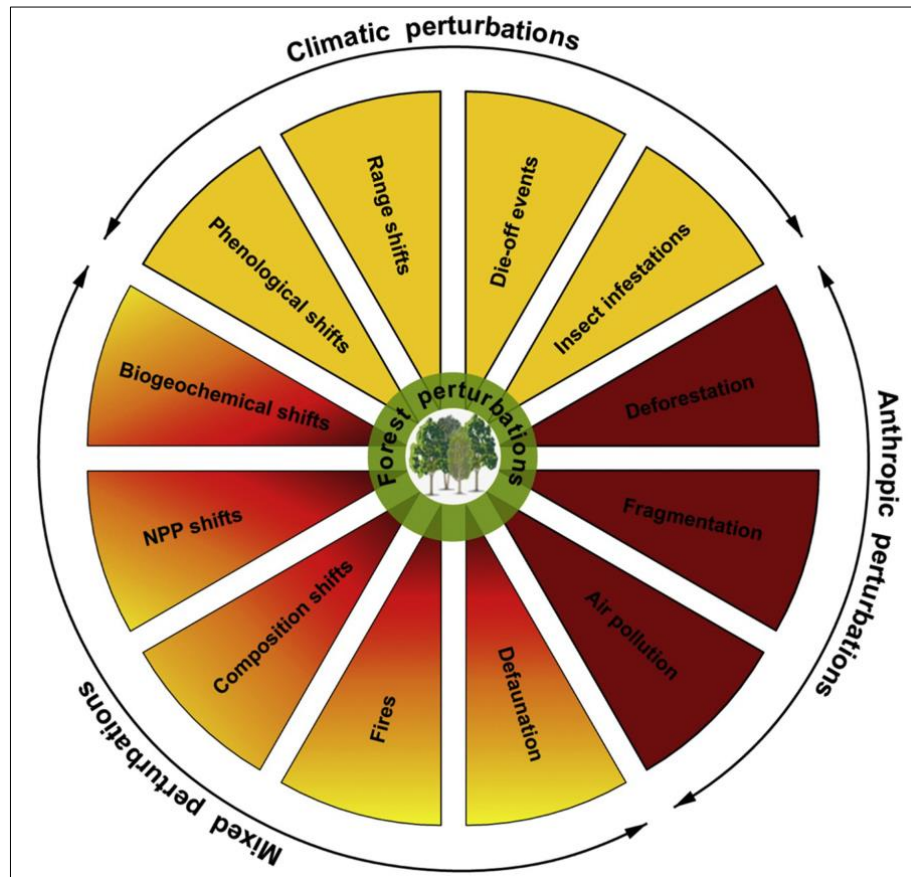


Figure 1.1 Approche schématique extraite de Práválie (2018) sur les types de perturbations forestières se produisant présentement à l'échelle mondiale. Le gradient jaune-rouge met empiriquement en évidence l'influence à peu près égale des facteurs climatiques et anthropiques sur le déclenchement de perturbations mixtes.

1.2.2 La mortalité en forêt et sa relation avec les perturbations et les facteurs de stress environnementaux

Selon la littérature, les causes de mortalité en forêt peuvent être nombreuses et variées. En effet, la mortalité peut être causée par des processus écologiques fondamentaux comme la compétition naturelle et la sénescence. La compétition est une interaction entre les arbres qui limite la photosynthèse à travers un manque de lumière, de

nutriments et d'eau, ce qui entraîne ainsi une réduction de la survie, de la croissance et de la reproduction des individus concurrents (Begon et al., 2009; Franklin et al., 1987). La sénescence, pour sa part, est un processus de vieillissement qui, par une accumulation des dommages cellulaires, conduit à une déficience fonctionnelle (Mangel et Bonsall, 2004). La taille et l'âge des arbres (Van Mantgem et al., 2009), ainsi que la composition des espèces (Neumann et al., 2017) sont des variables qui vont influencer la mortalité en forêt. En particulier, les patrons de mortalité en fonction de la taille de l'arbre ont souvent une courbe en forme de U, cette forme représente une plus forte mortalité chez les arbres les plus jeunes (p. ex. ; due à la compétition ou au stade d'auto-éclaircie) et les plus âgés (p. ex. ; due à la sénescence ou à la vulnérabilité) (Guillemette et al., 2017; Thurnher et al., 2016). La mortalité peut également être le résultat d'une réaction aux perturbations et aux facteurs de stress environnementaux (p. ex. ; la mort d'un arbre suite à un déracinement ; Holzwarth et al., 2013). Certaines perturbations peuvent notamment causer une mort subite, comme par exemple, les feux des forêts, les tempêtes de vent ou de glace (Trumbore et al., 2015). Par ailleurs, la mémoire écologique est définie comme la capacité d'influence des événements passés sur les réactions futures d'une communauté (Padisak, 1992), et le degré de modification causée par ces événements sur les processus écologiques (Peterson, 2002). Ogle et al. (2015) quant à eux la définissent comme : (i) un patron temporel qui permet d'évaluer l'importance relative des perturbations vécues par l'arbre tout au long de sa vie, (ii) la période de temps pendant laquelle il a été affecté par ces perturbations, et (iii) le degré d'impact que cela aura sur les fonctions vitales. Par définition les différents modes d'aménagement forestiers vont influencer la mémoire écologique des arbres et ultimement la mortalité. La mortalité est donc le résultat de processus écologiques, d'une interaction complexe entre les perturbations et les facteurs de stress environnementaux, ainsi que l'accumulation d'évènements de stress (Breshears et al., 2009; McDowell et al., 2008; Van Mantgem et al., 2009).

La définition de dépérissement de Manion (1981) et sa spirale de la mort (Figure 1.2) explique particulièrement bien cette complexe interaction : « Les dépérissements sont définis comme des phénomènes causés par un ensemble de facteurs interagissant et se succédant d'une façon particulière, et qui entraînent une détérioration générale (portant notamment sur l'aspect et la croissance) et graduelle, se terminant souvent par la mort de l'arbre » (Manion, 1981 dans Landmann, 1994).

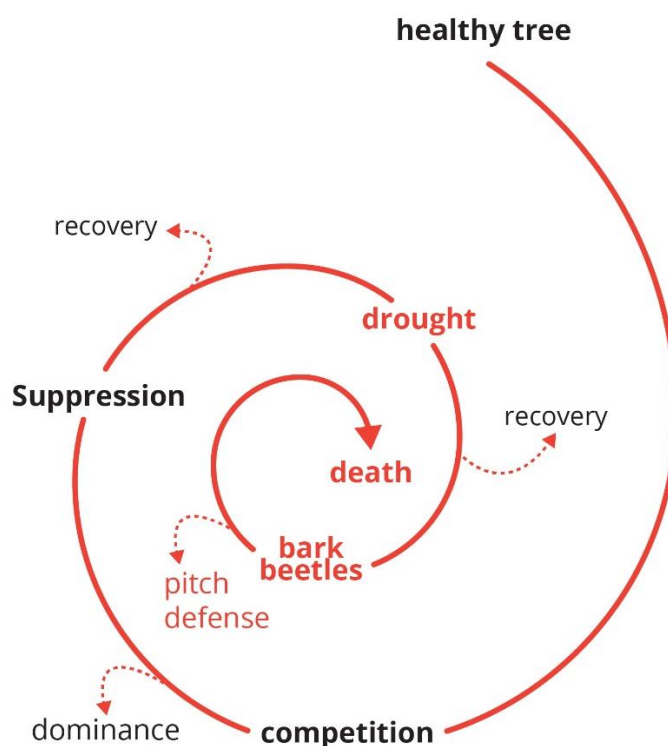


Figure 1.2 La mortalité des arbres représentée par la spirale de la mort (modifiée par Franklin et al., 1987). La figure montre comment la sécheresse et les attaques d'insectes réagissent aux températures plus élevées, représentées par la ligne rouge (Allen et al., 2015).

Des études récentes renforcent cette proposition de la spirale de la mort, comme par exemple, un déclin forestier multifactoriel induit par la sécheresse (Galiano et al., 2010), un déclin à court terme de la croissance avant la mort pour les angiospermes (Cailleret et al., 2017), des épisodes de sécheresse et des épidémies d'insectes

influencés par la réchauffement climatique (Anderegg et al., 2015), ou encore de la mortalité graduelle et multifactorielle causée par les tempêtes de verglas (Deschênes et al., 2019).

Les forêts dans le monde entier connaissent une augmentation des épisodes de dépérissement et de mortalité (Allen et al., 2010; Anderegg et al., 2013), ainsi qu'une augmentation de la vulnérabilité aux facteurs de stress (Mamet et al., 2015). Par exemple, dans la province de Québec, il a été constaté que l'érable à sucre montre des signes de dépérissement depuis les années 70 et 80 (Duchesne et al., 2005; Nolet et Kneeshaw, 2018). On arrive au même constat pour les forêts tempérées et boréales de l'Amérique du Nord (Auclair et al., 1997; Van Mantgem et al., 2009) ainsi que pour les forêts du Sud et l'Ouest de l'Europe (Bigler et al., 2006; Bréda et al., 2006).

Comme mentionné auparavant, le dépérissement et la mortalité des forêts ne sont pas causés par une seule perturbation, mais plutôt par une interaction complexe de plusieurs perturbations et événements de stress (Pluess et al., 2016). Bien que les réactions des plantes face aux facteurs de stress soient bien connues, la compréhension des causes de mortalité est assez limitée (Franklin et al., 1987; McDowell et al., 2008). Pourtant, les informations basées sur la mortalité permettent non seulement de mieux comprendre les problèmes de dépérissement, mais aussi de calculer le rendement des peuplements forestiers (Franklin et al., 1987). Néanmoins, déterminer le moment exact de la mort d'un arbre est un travail difficile (Anderegg et al., 2012).

1.2.3 Évaluation de la mortalité en forêt via les arbres morts debout

Une façon d'évaluer la mortalité en forêt est à travers les patrons de mortalité récente en fonction de la taille des arbres morts debout. Hartmann (2008) s'est inspiré de la classification développée par Boulet (2005) sur les défaut externes des arbres, pour

créer une nouvelle classification d'arbres morts debout se basant sur la vigueur des arbres. C'est une évaluation visuelle composée de quatre catégories (Tableau 1.1), la première catégorie fait appel aux signes d'une mort très récente tandis que la quatrième catégorie enveloppe des caractéristiques d'une mort qui a eu lieu depuis plusieurs années (arbre en décomposition).

Tableau 1.1 Code de vigueur pour les arbres morts debout – estimation visuelle (Boulet, 2005 adapté par Hartmann, 2008).

Code de vigueur pour arbres morts debout	Description
1 : Récemment mort	-les petites ramilles sont encore apparentes -l'écorce et la cime sont intactes
2 : Intermédiaire	-pas de ramilles, mais présence de rameaux -l'écorce et la cime sont présents mais commencent à se détériorer
3 : Intermédiaire	-pas de ramilles visibles -quelques branches principales sont encore apparentes -la cime est brisée -l'écorce est manquante ou détachée de l'arbre
4 : Mort depuis longtemps	-plus de branches (sauf quelques exceptions), juste le tronc -presque plus d'écorce -le tronc est en décomposition (mou) -la hauteur de l'arbre est significativement réduite

1.2.4 L'aménagement équiennne et inéquiennne en forêt tempérée et leur comparaison

Les forêts tempérées, de façon générale, sont aménagées en mode équiennne ou inéquiennne. Les peuplements en mode inéquiennne sont caractérisés par un mélange d'individus de tous les âges (du semis jusqu'aux arbres matures) et de dimensions variées (Majcen, 1994; Schuck et al., 1989). Le mode inéquiennne est associé à différents traitements sylvicoles qui favorisent ce mélange par des coupes partielles

répétées, ces coupes régénérant le peuplement de façon continue tout en laissant un couvert forestier permanent (Nolet et al., 2018). Au contraire, dans les peuplements en mode équiennne, l'âge ne diffère pas beaucoup entre les individus. Les traitements sylvicoles appliqués favorisent la repousse d'un peuplement dominé par des arbres majoritairement du même âge ; souvent ces traitements sont des coupes rases ou des coupes finales qui vont ramener le peuplement à un stade de régénération (Nolet et al., 2018). Des perturbations du type incendie ou forte tempête peuvent faire apparaître naturellement une forêt en mode équiennne (Schuck et al., 1989; Stokes et al., 1989). Les deux types d'aménagement ont des échelles différentes dans l'espace et le temps, et de ce fait, il est difficile de les comparer (Kuuluvainen et al., 2012).

Au regard de la littérature, aucune étude n'a exploré la comparaison de patrons de mortalité des peuplements équiennes/inéquiennes face aux facteurs de stress environnementaux. Toutefois, il apparaît que le mode d'aménagement (équiennne/inéquiennne) pourrait influencer la résistance aux facteurs de stress à deux échelles : celle de l'arbre et celle du peuplement. À l'échelle de l'arbre d'abord, l'aménagement inéquiennne, avec ses coupes partielles répétées, peut faire en sorte que des tiges dominantes soient passées à travers des épisodes d'à-coups de croissance (des périodes d'oppression et d'ouverture de la canopée) étant donné les variations temporelles de la lumière disponible. Ainsi, un arbre pourrait passer de longues périodes d'oppression, comme l'ont démontré Baral et al. (2016) et Canham (1989) dans des forêts non-aménagées. À l'inverse, les arbres dominants d'un peuplement équiennne passeront rarement par de tels épisodes, à l'exception de la période d'auto-éclaircie quand les arbres sont jeunes (Aikman et Watkinson, 1980). Les arbres d'un peuplement équiennne et inéquiennne ont donc des historiques de croissance différenciés. D'ailleurs, l'historique de croissance (fréquemment obtenu par la croissance radiale) est souvent utilisé pour estimer des patrons de mortalité (Cailleret et al., 2017; Hartmann et al., 2007; Wyckoff et Clark, 2000) tout comme il sert à évaluer l'effet des perturbations climatiques sur la croissance et la vitalité des forêts (D'Arrigo et al.,

2008). De façon similaire, Phdersen (1998) soutient la notion que le risque de mortalité des arbres augmente avec un taux de croissance décroissant. À l'échelle du peuplement, les aménagements équiennes et inéquiennes influencent la composition et la structure des peuplements. Souvent les facteurs de stress n'affectent pas les espèces de la même façon (p. ex. ; insectes, maladies) (Anderegg et al., 2015; Bréda et al., 2006). Aussi, la vulnérabilité à ces facteurs de stress varient souvent en fonction de la taille au sein d'une même espèce (Gavin et al., 2008), ainsi que de l'âge des arbres, par exemple, la probabilité de mortalité due aux tempêtes de vent est plus élevée pour les arbres âgés dans un peuplement équienne par rapport à un peuplement inéquienne (Nolet et Béland, 2017). Par conséquent, il est logique de croire que le mode d'aménagement influencera la probabilité de mortalité du peuplement (Nolet et Béland, 2017). De même, il est aussi logique de croire que les impacts causés par les perturbations naturelles et les facteurs de stress peuvent être atténués par l'aménagement forestier (Jandl et al., 2019).

1.2.5 Relations entre les forêts non-aménagées et l'aménagement inéquienne

Les forêts non-aménagées sont souvent considérées comme des repères naturels (forêts témoins) par rapport à des forêts aménagées (Amanzadeh et al., 2013). Elles sont caractérisées par des cohortes d'arbres d'âges très variées, des arbres âgés et de grande taille, des arbres en différents états de décomposition, ainsi qu'une quantité importante de bois mort (Kirby et al., 1998; Spies, 2004). Ces différentes structures multi-cohortes et irrégulières sont la conséquence de perturbations répétées dans le temps. Le mode d'aménagement inéquienne est généralement proposé comme stratégie pour émuler ce type de dynamique et de structures (Kuuluvainen et Grenfell, 2012) dans le but de maintenir les niveaux de services écosystémiques associés à des conditions forestières proches des forêts anciennes (Joelsson et al., 2017). Par ailleurs, le mode d'aménagement inéquienne est de plus en plus utilisé comme approche intégrative (p.

ex. aménagement écosystémique) (Doerfler et al., 2017; O'Hara et Ramage, 2013), car il permettrait d'atteindre les objectifs de production de bois et de conservation de la biodiversité (Bollmann et Braunisch, 2013). Cependant, les forêts aménagées en mode inéquienne présentent habituellement une composition d'espèces moins variée, ainsi que des structures et des dynamiques de succession plus homogènes que les forêts non-aménagées, avec souvent un manque de phases sénescentes (Kuuluvainen et al., 1996; Puettmann et al., 2009, mais voir toutefois les travaux de Jandl et al., 2019).

1.2.6 LiDAR mobile terrestre

La géomatique a connu une nouvelle méthode de télédétection appelée LiDAR (acronyme de l'anglais : « Light Detection and Ranging ») dans les années 1990. Cette méthode permet de mesurer les distances en émettant des impulsions de lumière infrarouge et en analysant le temps de retour après que celles-ci aient été réfléchies par des objets à proximité (Bauwens et al., 2016). Grâce aux grandes avancées de photogrammétrie et télémétrie, cette technologie a connu un essor ces dernières années en foresterie (Pierzchała et al., 2018). Pour sa part, le LiDAR dans son format mobile terrestre (Figure 1.3) est devenu un outil très intéressant pour effectuer les inventaires forestiers, notamment grâce à sa capacité de couvrir de grandes surfaces en peu de temps (Liang et al., 2016) tout en extrayant la structure de la forêt en 3-dimensions avec une précision millimétrique (van Leeuwen et Nieuwenhuis, 2010). Cependant, l'occlusion - le fait que certains éléments soient cachés par d'autres éléments plus proches du capteur (p. ex. ; branches, brindilles, feuilles) - est une limitation importante du LiDAR mobile terrestre (Bauwens et al., 2016). Il est donc particulièrement nécessaire d'étudier la structure de la forêt en amont pour que l'occlusion soit minimale pendant l'inventaire. Par ailleurs, les algorithmes qui permettent de détecter les arbres et d'extraire les caractéristiques du peuplement à partir du nuage de points (p.ex. ; diamètre et hauteur des arbres) ne sont pas encore complètement automatisés et doivent

être perfectionnés. Toutefois, des améliorations sont constamment apportées à cette technologie pour arriver à une précision égale ou meilleure que le LiDAR aéroporté (Liu et al., 2021).

Les avantages du LiDAR mobile terrestre sont donc la principale raison de l'orientation de ce travail vers l'utilisation du capteur VLP-16 (PUCK™ de Velodyne) pour la collecte des données forestières (Figure 1.3). Ce capteur permet une mesure en temps réel, à 360 degrés, en distance 3D et en réflectivité calibrée. Le PUCK™ est un boîtier compact qui utilise 16 paires de lasers/détecteurs et qui tourne rapidement pour examiner l'environnement autour de lui. De plus, le traitement numérique avancé du signal et l'analyse en forme d'onde offrent une haute précision et une détection de distance étendue (Velodyne, 2016). Le capteur VLP-16 n'étant pas muni d'un GPS intégré a besoin d'utiliser la technologie SLAM (acronyme de l'anglais : « Simultaneous Localization and Mapping »). Cette technologie, développée et fournie par [Outsight®](#) dans le cadre de ce projet, permet à travers plusieurs algorithmes de fournir un nuage de données géolocalisées où les formes géométriques peuvent être reconnues (Bravo et Garcia, 2015).



Figure 1.3. LiDAR mobile Terrestre. Le système se compose du capteur VLP-16 (PUCK™ de Velodyne) monté sur un sac à dos modifié. Les données sont enregistrées à l'aide du logiciel VeloView (Velodyne LiDAR, version 3.5.0) exécuté sur un ordinateur de terrain qui est connecté au VLP-16.

1.3 Objectif de l'étude

L'objectif principal du projet était de comparer les patrons de mortalité des peuplements forestiers aménagés en mode équienne et inéquienne, ainsi que de comparer leurs patrons de mortalité à des peuplements non-aménagés depuis 50 ans ou plus. Ces comparaisons ont été faites à partir des probabilités de mortalité récente des arbres morts debout. Le calcul des probabilités de mortalité est lié à une approche novatrice utilisant la technologie LiDAR mobile terrestre pour réaliser un inventaire massif en 3-dimensions de tous les peuplements étudiés.

Plus précisément, cette étude cherche à déterminer à l'échelle de l'arbre, l'importance relative du mode d'aménagement (équienne et inéquienne) sur la probabilité de mortalité récente des arbres par rapport à d'autres facteurs tels que la taille et l'espèce

des tiges ainsi que la compétition environnante. Étant donné l'influence du mode d'aménagement forestier sur l'historique de croissance des arbres, notre hypothèse était que les arbres seraient affectés différemment selon l'accumulation des facteurs et d'évènements de stress. En effet, en raison des plus longues périodes d'oppression (C. D. Canham, 1985) et d'une plus grande accumulation de stress (Breshears et al., 2009) dans les peuplements inéquiennes, on s'attendait donc à ce que la probabilité de mortalité récente d'un arbre soit plus élevée dans un peuplement inéquienne que dans un peuplement équienne.

CHAPITRE II

MAPPING TEMPERATE FOREST STANDS USING GROUND-BASED LIDAR SHOWS THE INFLUENCE OF SILVICULTURAL SYSTEMS ON TREE MORTALITY

Authors

Rebeca Cordero Montoya¹, Anthony W., D'Amato², Christian Messier¹, Philippe Nolet¹

¹ Institut des sciences de la forêt tempérée, Université du Québec en Outaouais,
Ripon, QC, Canada

² Rubenstein School of Environment and Natural Resources, University of Vermont,
Burlington, VT, United States

Abstract

With global change, forest trees will be exposed to more and more stress in the coming decades and incidentally various studies have shown that stress-related mortality in forests will increase. While tree death can be triggered by a single factor, it is often caused by the accumulation and the complex interaction of various stressors. Several silvicultural strategies have been developed to cope with global change but very few have addressed the ways in which silvicultural systems interact with various stressors to influence tree mortality. This lack of research on the effects of silvicultural systems on tree mortality is probably due to the challenge of acquiring large (or long-term) datasets to assess tree mortality in forests. Within this context and using an innovative mobile ground-based LiDAR approach for rapid 3D-mapping of forest stands, we aimed to (i) compare recent tree mortality patterns in temperate forests between contrasting forest management regimes (even-aged silviculture, uneven-aged silviculture and unmanaged forests), and (ii) evaluate the relative influence of regeneration harvest severity on tree mortality compared to other spatially explicit factors (i.e., localized competition and slope position) and non-spatially explicit factors (i.e. tree DBH -diameter at breast height- and tree species group). We mapped, in a permanent sample plot network, 15 508 dead and living trees (>10 cm DBH) within 37 sugar maple dominated stands: 14 even-aged, 16 uneven-aged and 7 unmanaged stands. We separated the relative role of forest management on individual tree mortality from other factors such as size, species, slope position, and localized competition by modeling the probability of mortality for each tree. Localized competition or slope position did not appear as descriptors for tree mortality. Results showed that tree mortality was influenced by tree species, DBH and forest management regime. Models indicated that forest management regime, by itself, had a strong effect on tree mortality proportion. Results also showed that trees in uneven-aged stands had a higher probability of dying than the ones in even-aged or unmanaged stands. However, we do not advocate for the replacement of uneven-aged regimes in favour of even-aged ones. Instead, we believe that, in the context of global change, adjustments should be made to uneven-aged systems. Also, our study reinforces the idea that silviculture can be applied in such a way as to enhance stand resistance and resilience to cope with global change; for example, by addressing DBH structure and species composition, which greatly influence tree mortality.

Keywords: climate change, tree mortality, temperate forests, forest management, DBH, ground-based LiDAR

2.1 Introduction

Global change is modifying the dynamics of forest ecosystems through numerous and diverse environmental stressors (e.g., climatic, chemical, physical and anthropogenic) (Freedman, 2015). Unlike in the case of disturbances, which cause sudden mortality (e.g., fire and windthrow), in order to study stress-related mortality, long-term data is needed to capture the accumulative processes (Holzwarth et al., 2013) linked to the injuries (Mangel & Bonsall, 2004) and stressors that occur during a tree's lifetime (Anderegg et al., 2015). These stressors can impact the natural processes of forests: for example, growth decline triggered by drought (Camarero et al., 2015), decreases in plant establishment through lower nitrogen availability due to more intense and frequent fires (Stirling et al., 2019), forest composition shifts caused by species growth response to elevated CO₂ (Anderson-Teixeira et al., 2013), increase in seed production with increasing spring temperatures (Caignard et al., 2017), tree seedling survival (Canham & Murphy, 2016) and increases in mature tree mortality (Allen et al., 2010) resulting from heat waves. Moreover, it has long been acknowledged that the complex interaction between these stressors is usually the cause of tree mortality in forests (Hartmann, 2008; Neely & Manion, 1991). Recently, some studies have reinforced Manion's (1981) idea that trees generally die from the accumulation of stress rather than from a single stressor; these studies have revealed a multifactor forest decline induced by drought (Galiano et al., 2010), a short-term growth decline prior to mortality in angiosperms (Cailleret et al., 2017), drought-induced and insect outbreaks influenced by climate warming (Anderegg et al., 2015), and gradual, multifactor mortality induced by ice storms (Deschênes et al., 2019).

In response to global change, foresters and forest ecologists have developed a variety of strategies to enhance forest resistance and resilience in the face of increasing stress intensity, frequency and interaction (D'Amato et al., 2011). Such strategies focus on, for example, mixed plantations to spread risk among species (Guerra-De la Cruz &

Galicia, 2017), assisted migration to make sure species will be adapted to new climatic conditions (Gómez-Pineda et al., 2021), and commercial thinning to lower competition among trees for water consumption (Comeau, 2021). Most of these strategies aim to improve tree growth or regeneration via changes in (or by adapting) silvicultural methods, and very few have addressed the ways in which silvicultural systems interact with various stressors to influence tree mortality. This is highly surprising given that tree mortality is expected to increase with global change as reflected by the vast literature on the subject (Allen et al., 2015; Hartmann et al., 2018; Neumann et al., 2017). This lack of research on the effects of silvicultural systems on tree mortality is probably due to the challenge of acquiring large (or long-term) datasets to assess tree mortality in forests (Guillemette et al., 2017; Holzwarth et al., 2013).

In the American northern hardwood forests, two of the most commonly used silvicultural systems are even-aged and uneven-aged silviculture regimes (hereafter referred to as EAS and UAS). UAS stands are characterized by a mixture of individuals of all ages (from seedlings to mature trees) and of varying sizes (Majcen, 1994; Schuck et al., 1989). The UAS regime involves applying different silvicultural treatments that promote this stand structure through repeated partial cuttings, thus regenerating the stand continuously and leaving a permanent forest cover (Nolet et al., 2018). In contrast, within the EAS, age does not differ much between individuals; the silvicultural treatments favor the regrowth of a stand dominated by trees mostly of the same age. These treatments are often in the form of clearcuts, which remove the previous mature stand in a single harvest to bring it back to the regeneration stage (Nolet et al., 2018). Both silvicultural regimes differ in severity and frequency of treatments, making any comparison between them difficult (Kuuluvainen et al., 2012). At the stand level, these regimes will influence species composition and forest structure. At the tree level, in a UAS regime, a dominant tree may have experienced irregular growth episodes given the temporal variations of available light and other resources. Thus, it is possible for a tree to go through multiple periods of *suppression*

and release as demonstrated by Canham (1989) in unmanaged forests. Conversely, dominant trees in an EAS regime will rarely go through such episodes. Therefore, the lifetime growth patterns of trees depend on the regime in which they develop, making it even more difficult to compare their resistance (as measured by tree mortality) to environmental stressors. In fact, few studies have actually compared forest resilience and resistance between these two regimes (O'Hara & Ramage, 2013).

Unmanaged forests are often viewed as natural benchmarks to compare with managed ecosystems (Amanzadeh et al., 2013), and are characterized by large and old trees, decaying trees at different stages and a great amount of deadwood (Kirby et al., 1998; Spies, 2004). Given unmanaged forests often have multi-cohort structures developing from a long history of partial canopy disturbance, UAS regimes are often viewed as a strategy to emulate these dynamics and structures (Kuuluvainen & Grenfell, 2012) in an attempt to maintain levels of ecosystem services associated with older forest conditions (Joelsson et al., 2017). Therefore, the use of UAS regimes is on the increase as an integrative approach (Doerfler et al., 2017; O'Hara & Ramage, 2013) to achieving both timber production and conservation goals (Bollmann & Braunisch, 2013). However, there are apparent conflicting objectives between forest management and conservation (biodiversity) goals regarding tree mortality and associated deadwood recruitment. On the one hand, forest practitioners aim to maximise wood production, which often leads to a decrease in deadwood volumes; on the other hand, forest ecologists want to maximise biodiversity by allowing high levels of snags and coarse woody debris (among other features) to be maintained in the ecosystem. These conflicting objectives regarding tree mortality in UAS regimes seems to have been overlooked.

Within this context and using an innovative mobile ground-based LiDAR approach for rapid 3D-mapping of forest stands, we aimed to (i) compare recent tree mortality patterns between contrasting forest management regimes (even-aged silviculture,

uneven-aged silviculture and unmanaged forests), and (ii) evaluate the relative influence of regeneration harvest severity on tree mortality compared to other spatially explicit factors (i.e., localized competition and slope position) and non-spatially explicit factors (i.e., tree DBH and tree species group).

2.2 Materials and Methods

2.2.1 Study area

Our study took place in the Kenauk Nature Reserve (45°42'N, 74°53'W), a private forest territory that covers 25 000 hectares, located in the south part of the Outaouais region (Quebec, Canada) (Figure 2.1). The area belongs to two bioclimatic domains: sugar maple-yellow birch and sugar maple-American basswood (MFFP, 2003). Forest stand composition depends on soil characteristics and past disturbances, with a mixture of numerous species such as sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton), American basswood (*Tilia americana* L.), American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.), balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) and red oak (*Quercus rubra* L.) (Forget & Bouffard, 2006; Varin et al., 2015). Mean annual temperature is 4.8 °C, while mean annual precipitation is 985.5 mm (including 178.1 mm of snowfall and 807.4 mm of rainfall). From 1981 to 2010 the average number of degree-days above 0°C was 2888 (Environment Canada, 2018). The landscape is characterised by a varied relief with hills and hollows, altitude ranges between 200 and 300 m. Soils in the study area are chiefly well-drained Dystric Brunisols (USDA: Typic Dystrochrepts) with moder-type humus and a loamy texture, which developed on glacial till deposits mainly composed of gneiss, quartzite and granite (Forget et al., 2006; Lajoie, 1967; Soil Classification Working Group, 1998). According to Forget et al. (2006), from the early 1980s to the early 2000s, strip cutting was the main silvicultural approach used on the territory, with clearcutting in strips (about 60 m wide) and selection cutting in between strips (about 60 m wide) where approximately

20 to 35 % of the basal area was removed. This approach led to the development of numerous side-by-side EAS- and UAS stands. There are stands in Kenauk Nature Reserve that have not been managed for more than 50 years or more. The non-management is not considered as a forest management regime *per se*, but in our study we consider it as a regime within Kenauk forest management regimes. Henceforth, the term “forest management regime” (FMR) will include even-aged silviculture, uneven-aged silviculture, and unmanaged stands.

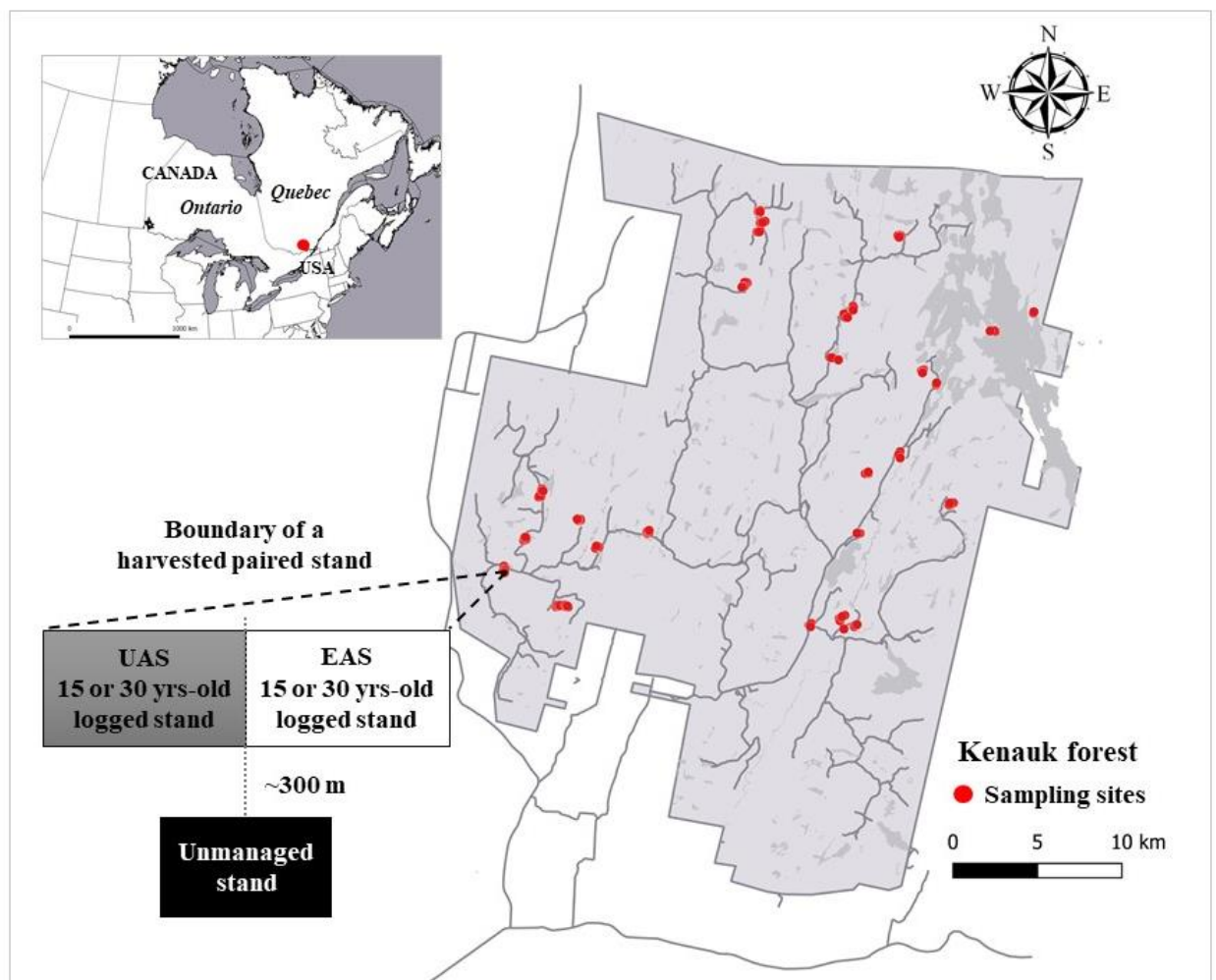


Figure 2.1. Location of the study area in southern Quebec province, Canada. The 37 stands were sampled within an area covering 25 000 ha. Harvested and unmanaged stands were at least 200×250 m. The minimum distance between them was at least 300 m.

2.2.2 Experimental design

We sampled 23 sites located within a permanent sample plot network, which was established in 2016 to monitor forest health and development. The sampled sites comprised seven unmanaged stands (where the last selection cutting occurred 50 years ago or more, and they are no longer managed), 14 harvested paired stands consisting of an EAS stand (clearcut) adjacent to UAS stand (partially cut) and 2 additional UAS stands (within the study area). Among the harvested paired stands, 6 were logged about 15 years ago, as well as the two UAS additional stands, and 8 were logged about 30 years ago according to Kenauk's records. Therefore, the EAS stands have trees the same age (15 or 30 years old), some of these stands have residual trees which are older and have larger diameters. The UAS stands have trees of different ages, some cohorts correspond to the same ages as the EAS stands because the last cutting was done at the same time. Unmanaged stands were randomly distributed in the study area and serve as a benchmark for comparison with harvested paired stands (mean stand area was 0.50 ha and min distance to paired stands was 300 m (Figure 2.1).

2.2.3 General approach and rationale

To achieve our objectives, we localized and mapped every living and standing dead tree in each stand. To do so, we used a novel terrestrial mobile laser scanning technique (ground-based LiDAR) complemented by a more conventional tree inventory (field sampling). Thousands of trees per hectare can be found in some stands; mapping all these trees using conventional methods could take weeks for a single stand. Hence, this two-fold approach allowed us to do a large-scale forest inventory and to describe the surrounding of each tree (i.e., coordinates, neighbouring vegetation, slope position). An overview of the different steps of the methodology is explained in the next sections and schematically represented in Supplementary Figure S.1.

2.2.4 Forest inventory

To scan the forest trees, we walked in each stand carrying a VLP-16 (PUCK™ from Velodyne) LiDAR sensor mounted on a modified backpack above the user's head (to avoid blocking lasers fired from the scanner) (Figure 2.2). The VLP-16 provides a full 360-degree environmental view to deliver accurate real-time 3D data (Kidd, 2017). The data captured by the LiDAR were recorded using the VeloView (by Velodyne LiDAR, version 3.5.0) software running on a field-computer connected to the VLP-16 sensor. A voice recording file was synchronized with the LiDAR recording. Indeed, as the VLP-16 sensor does not have a built-in GPS, the exact location of the standing dead trees was later obtained by matching the timestamp of the voice recording with the timestamp of the LiDAR, both taken while walking in the stands.

Before circulating through the stand with the LiDAR, all the standing dead trees were localized and flagged. This was followed by delineation of a path within each stand to cover most of the stand area, and to get as close as possible to previously identified standing dead trees to ease their identification in the 3D point cloud map. The path included three loops within each stand, keeping a maximum of 10-m distance between two loops (Figure 2.2). This allowed to cap uncertainty on tree detection and to limit occlusion (a tree hidden by another one) (Pierzchała et al., 2018). The mean distance walked in each stand was 400 m (SE). While circulating on the path with the LiDAR, we identified all tree species and manually measured the DBH of all living and standing dead trees within one meter from the ground-based LiDAR user (Figure 2.2). We also estimated the mortality classification of each standing dead tree (within one meter from the ground-based LiDAR user) based on traits indicating level of decomposition (e.g., crown integrity, bark decomposition, presence of branches) to provide an approximation of time since the death of the tree with a four-category classification code (1 to 4, with 4 corresponding to trees with highest decomposition); this assessment was visually made (Table 1.1). While LiDAR is not able (yet) to perform species

identification by itself, our manual field sampling along the LiDAR path allowed us to measure and to identify about 25 % of all the living trees per stand. This percentage was further used to estimate the proportion of each species per diameter classes (i.e., 9-19, 19-29, 29-39, 39-49, 49-59, >60 cm) within each stand. Based on these proportions, we then randomly attributed a species to each living tree in our database base. For example, if sugar maple represented 40 % of the trees in the 10-15 cm diameter class in a given stand (LiDAR path), then 40 % of the living trees of that same diameter class were characterized as sugar maple in the stand. To remove uncertainty arising from this procedure, we performed it 100 times to create 100 random datasets; a similar approach was used by Royer-Tardif et al. (2017). The important limitation of this procedure was that when we assigned a species to a specific row (tree) in our database, the spatial coordinates became unusable because we do not have information about species spatial coordinates. Hence, when we used the tree species group variable in our analyses, we did not include the extrinsic spatially explicit factors (i.e., slope position and competition indices) (section on non-spatially explicit analyses).

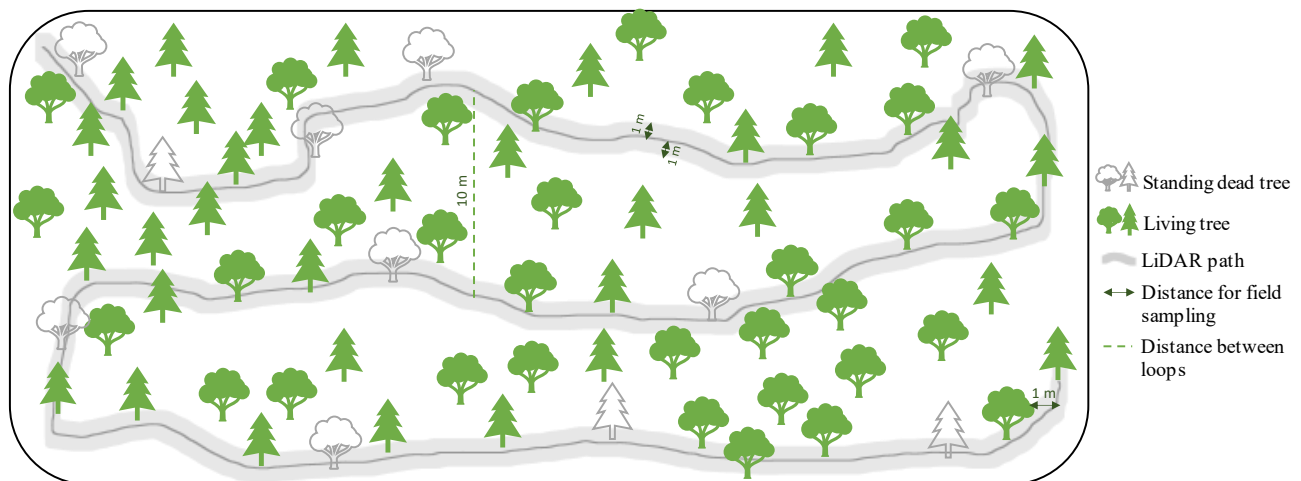


Figure 2.2. Schematic representation of a ground-based mobile LiDAR path in a stand. The path was delineated and flagged in each stand before circulating with the LiDAR. The LiDAR path in grey represents the field sampling area.

2.2.5 LiDAR data processing

Raw LiDAR data consists of a series of spatially disorganized frames (a frame being a picture of points at one given time: Figure 2.3). To spatially organize the frames into a usable 3D point cloud, where geometric shapes can be recognized (Figure 2.4), we used the SLAM solution (Simultaneous Localization and Mapping) developed by *Outsight®*. Once the 3D point cloud map was obtained, further analyses were performed to gather the digital elevation model (DEM) of each stand, to detect the trees within the stands, and to determine their DBH and spatial coordinates. The SLAM also allowed for reconstruction of the spatial location of the path followed by the sensor during the “inventory”, which was subsequently used later to map standing dead tree locations.

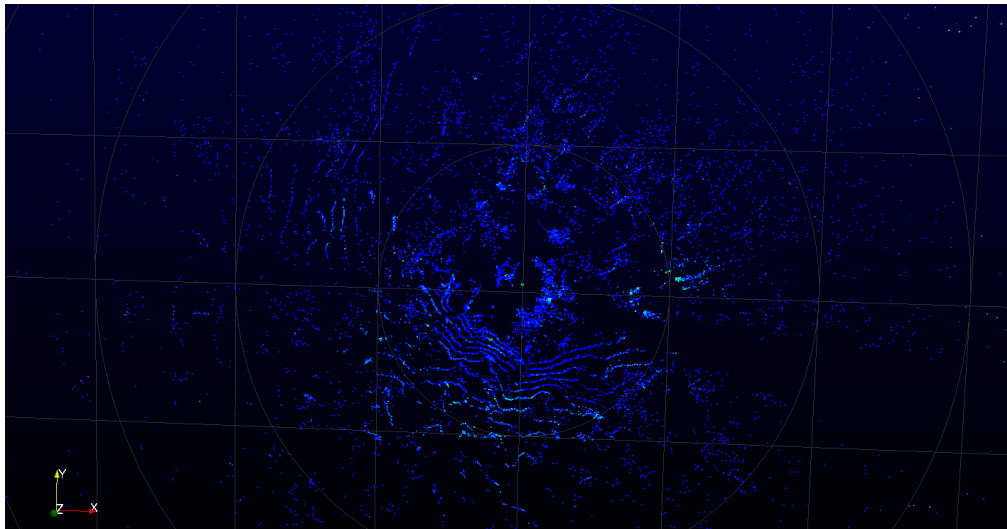


Figure 2.3. Raw data (not spatially organized) captured by LiDAR in Kenauk forest (Quebec province, Canada). A frame of one instant displayed on VeloView (by Velodyne LiDAR, version 3.5.0).

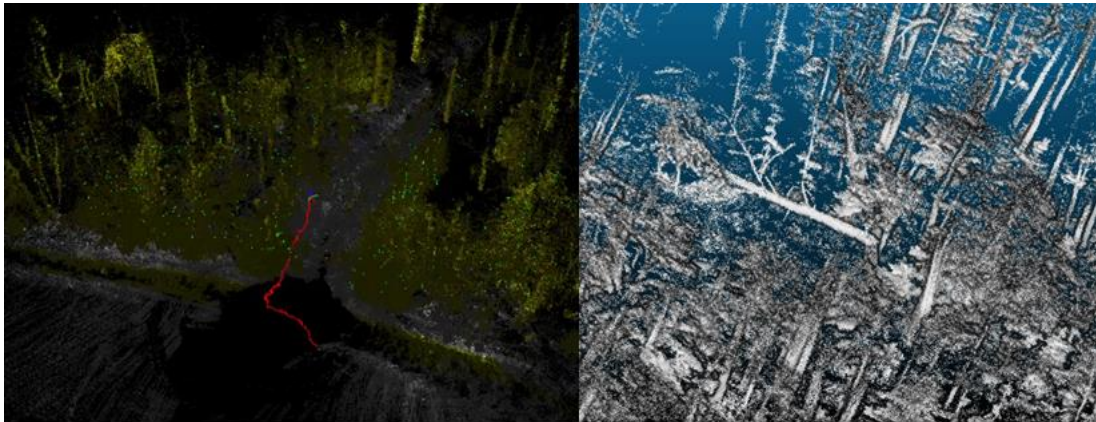


Figure 2.4. LiDAR frame spatially organized by the SLAM (Simultaneous Localization and Mapping) algorithms developed by Outsight®. Left picture shows the path followed by the LiDAR during the inventory. Right picture shows the 3D point cloud map finalized and ready for use in determining tree-level attributes.

For each stand we extracted the DEM from the point cloud using the package “lidR” (Roussel et al., 2020) on R 3.5.2 (Team, 2020). It was then converted into slope positions using the Topographic Position Index to obtain four categories of landform (i.e., ridge, upper, middle and lower slope) (Jenness, 2006) which were then assigned to each tree (based on their spatial coordinates).

Tree detection and their DBH calculation and spatial coordinates were obtained through the use of various successive filters and algorithms in the CompuTree platform (ONF, 2010; Othmani et al., 2011). Even though CompuTree was able to automatically detect many of the trees and to calculate their DBH, we could clearly detect, by visual inspection of the 3D point cloud maps, that i) some trees were not detected, ii) that CompuTree detected trees that did not exist and iii) that the DBH of some detected trees was poorly estimated. Thereby, a visual inspection/validation of the 3D point cloud maps was needed to detect missing trees and to measure their DBH, to eliminate false tree detections, and to verify the DBH estimation of the trees provided by CompuTree. The visual inspection was performed using QGIS (Las Palmas 2.18) with

embedded R scripts to facilitate both 2D and 3D map visualisation of the point clouds (Nolet et al. in prep.).

2.2.6 LiDAR- and field sampling-based tree metrics

For standing dead trees, while their DBH, species and mortality code were recorded during the field sampling, their spatial coordinates were obtained by matching the timestamp of their mention in the audio recording with the timestamp of the LiDAR path. For living trees, DBH and spatial coordinates were assessed through various ways. For trees correctly detected and correctly evaluated in terms of DBH (i) by CompuTree, we used the DBH and spatial coordinates provided by CompuTree. In cases where the difference between the DBH measured during field sampling and the one obtained with CompuTree was low ($\pm 10\%$), no correction was performed. When this difference was high ($>\pm 10\%$), (ii) we kept the spatial coordinates obtained through CompuTree and we manually measured the DBH from the 3D point cloud map using QGIS. For trees not detected by CompuTree (iii), both DBH and spatial coordinates were obtained through QGIS. We examined the correlation between the diameters manually measured (QGIS) from the 3D point cloud map and the ones calculated by CompuTree and detected a systematic overestimation. As a result, a correction factor of 0.8975 was applied for those DBH (Supplementary Figure S.2).

2.2.7 Competition indices

There are a variety of competition indices that have been proposed in the literature that differ among each other by the variables they used (species, DBH, height, distance, angle, etc.). Here, we used the general equation provided by (Hegyi, 1974) and modified this general form to include numerous competition indices (cf. Lorimer, 1983) reflecting the nature of tree-tree interactions. The Competition Index (*CI*) summation method is formulated as:

$$CI_{ik} = \sum_{j=1}^n \frac{DBH_j^x}{DBH_i^x \times L^{xy}} \quad (\text{Equation 1})$$

where i is the target tree, j represents the competing tree, L_{ij} is the distance between trees i and j , n is the number of the competing trees in a radius of k meters. Four radii were used in our calculations: 4, 6, 8 and 10 meters. We attributed three values to x (0, 1 and 2) to assess the effect of various weights to the size of the trees; attributing the value 0 is equal to evaluate stem density, whereas value 2 indicates size-asymmetric competitive interactions. Accordingly, we attributed three values (0, 1 and 2) to y to assess the effect of various weights to the distance between trees; attributing the value 0 is equal to not incorporating a distance effect. We also performed the same calculations in which the size of the target tree was not considered:

$$CI_{ik} = \sum_{j=1}^n \frac{DBH_j^x}{L^{xy}} \quad (\text{Equation 2})$$

Moreover, a first set of competition indices were computed using Equations 1 and 2 using all the competing trees in the radius considered and a second set was computed using only competing stems larger than the target tree. Hence, a total of 144 competition indices were computed for each dead and living tree.

2.2.8 Statistical analyses

To compare recent tree mortality (binary variable) between forest management regimes and to evaluate the relative influence of forest management practices to other extrinsic spatially explicit and intrinsic factors, we ran two separate sets of analyses using logistic regression with site as a random effect (to account for the non-independence of data). Each set of analyses was performed on two datasets, keeping all living trees (i.e., 14 916), and including either (1) all dead trees (mortality codes 1 to 4, i.e., 592 standing dead trees) or (2) trees recently dead (mortality codes 1 to 3, i.e., 299 standing dead trees).

A) Spatially explicit analyses

In the first set of analyses, we included all the explanatory variables, except the tree species group, applying either one-way, two-way, or three-way interactions. Therefore, the forest management practices variables (i.e., forest management regime: 3-level categorical variable and forest management regime/time: 5-level categorical variable), extrinsic spatially explicit factors (i.e., CI: continuous variable and slope position: 4-level categorical variable), and tree DBH (continuous variable) were included as fixed effects (Table 2.1). We hereafter refer to these analyses as “*spatially explicit analyses*”.

B) Non-spatially explicit analyses

In the second set of analyses, we included only the forest management practices variables (i.e., forest management regime and forest management regime/time) and intrinsic factors (i.e., tree DBH and tree species group: 5-level categorical variable) (Table 2.1). The explanatory variables were included as one-way, two-way, or three-way interactions. We hereafter refer to these analyses as “*non-spatially explicit analyses*”.

Table 2.1. Description of 6 independent variables for the logistic regression analyses.

Independent variables	Description	Model
Forest management regime	3-level categorical variable: Even-aged, Uneven-aged, Unmanaged forests	Spatially explicit/ Non-spatially explicit
Forest management regime/time	5-level categorical variable: Even-aged-15yrs, Even- aged-30yrs, Uneven-aged- 15yrs, Uneven-aged-30yrs, Unmanaged	Spatially explicit/ Non-spatially explicit
Tree DBH	Continuous variable	Spatially explicit/ Non-spatially explicit
Competition index	Continuous variable	Spatially explicit
Slope position	4-level categorical variable Lower slope, Middle slope, Upper slope, Ridge	Spatially explicit
Tree species group	5-level categorical variable Beech, Conifers, Intolerants, Mid-tolerants, Sugar maple	Non-spatially explicit

For both set of analyses, our general hypothesis was that tree mortality would be related to the interaction between multiple factors associated tree-level vigour, level of resource competition, and severity and frequency of harvesting activities. Hence, to avoid data dredging and testing all possible models (Franklin et al., 2000), we chose to test a priori models. These models included one-way or two- and three-way interactions among tested variables, because the influence of FMR practices on tree mortality may depend on the intrinsic or extrinsic factors, but no additive model was tested. Model comparisons were based on the Akaike's information criterion (AIC, Akaike, 1973). Concerning the second set of analyses, all tested models were run successively on each

random dataset ($n = 100$) and AIC was computed for each model. We then computed the mean AIC of a model based on its 100 replicates.

Time since logging could not be tested alone because it does not have the same biological meaning when applied to a partial cut or a clear-cut as it implies a “reset” in the latter case. In our models, we then either used forest management regime alone (FMR) or with time (FMR/time).

Finally, we compared the spatially and non-spatially explicit models; this comparison was possible because there were the same number of trees (dead and alive) in both set of analyses. The AIC ranking and the parsimony principle were used to choose the best model(s) to explain the probability of tree mortality (Franklin et al., 2000). We used R 4.0.0 for all the statistical analyses (R Core Team, 2020).

2.3 Results

2.3.1 Overview

A total of 14 916 live trees and 592 standing dead trees were detected and mapped within the 37 stands (Table 2.2). The mean surface area – by forest management regime and time since logging - covered by the ground-based LiDAR ranged from 0.44 (even-aged-30) to 0.63 hectares (unmanaged). Average DBH varied between 13.53 (even-aged-15) to 19.89 cm (unmanaged) while the mean basal area varied from 18.63 (even-aged-15) to 23.56 $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ (uneven-aged-30). The number of standing dead trees was the lowest (42) in young EAS stands and the highest in the unmanaged stands (209) (Table 2.2). Our conventional tree inventory (field sampling) also indicated that species composition varied as a function of forest management regime and time since last logging, the main difference being there are more intolerant species and less sugar maple in EAS stands than in the other forest management regimes (Figure 2.5).

Table 2.2. Characteristics of 37 stands scanned in Kenauk forest (Quebec province, Canada) as a function of forest management regime and time since last logging. Data extracted from ground-based mobile LiDAR. * Considering all standing dead trees (mortality codes 1 to 4) ** Considering only trees recently dead (codes 1 to 3). Values in parentheses are standard deviation of the mean.

Forest management regime	Time since logging (yrs)	Number of scanned stands	Mean surface area, ha	Mean of basal area, m ² ·ha ⁻¹	Mean DBH (cm)	Number of standing dead trees detected*	Total number of trees detected (dead and alive)	Percentage of recent mortality*	Percentage of most recent mortality**
Even-aged	15	6	0.45 (0.18)	18.63 (4.01)	13.53 (0.80)	42	3111	1.35	0.90
Even-aged	30	8	0.44 (0.10)	23.44 (9.95)	14.11 (0.80)	80	4724	1.69	1.26
Uneven-aged	15	8	0.44 (0.10)	23.56 (2.65)	16.87 (1.40)	142	2328	6.10	2.24
Uneven-aged	30	8	0.51 (0.16)	23.53 (7.81)	18.94 (2.23)	119	2940	4.12	1.67
Unmanaged	>50	7	0.63 (0.15)	23.04 (4.63)	19.89 (2.16)	209	2405	8.69	5.10

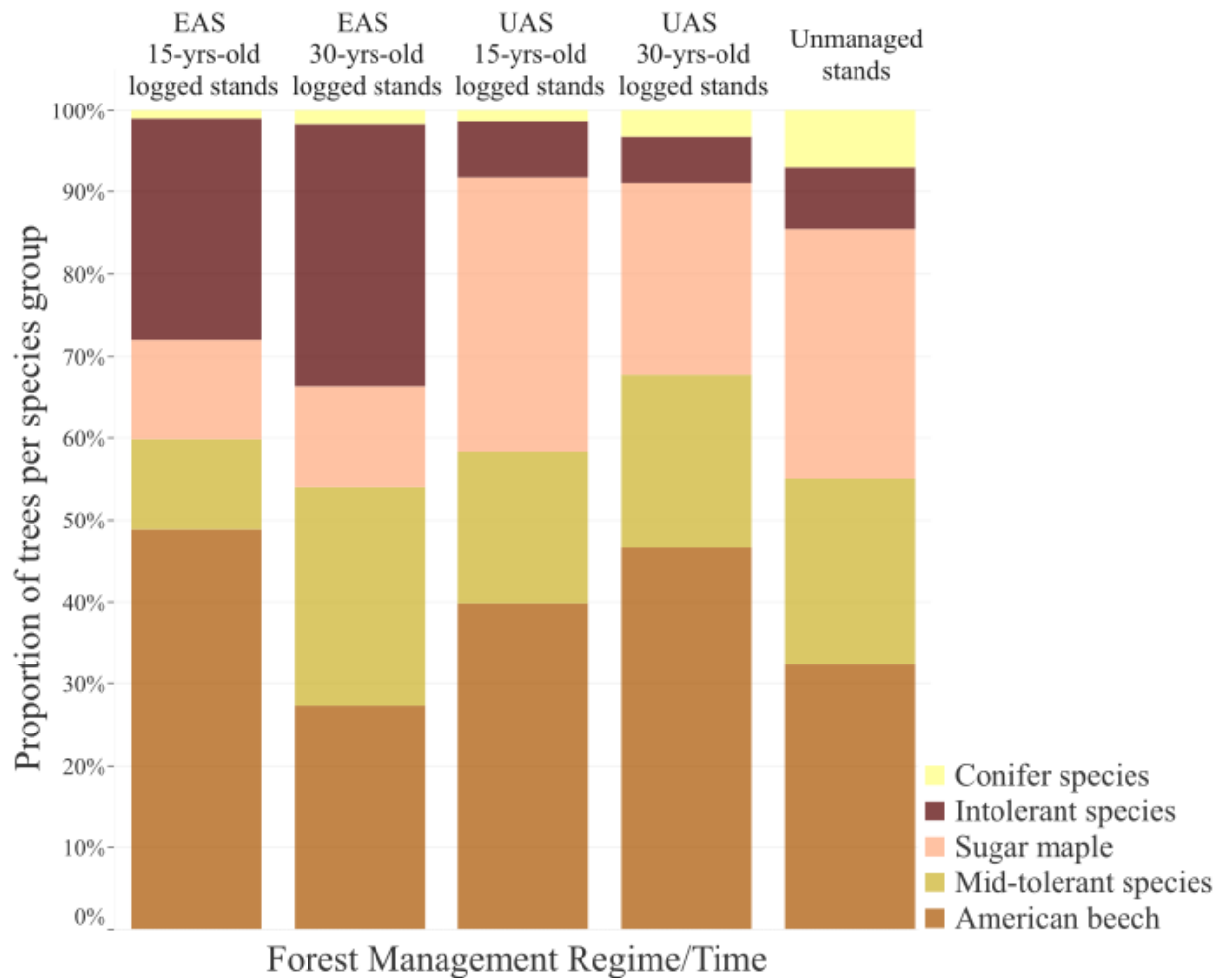


Figure 2.5. Proportion of trees per species group as a function of Forest Management Regime and time since logging based on the conventional tree inventory taken while circulating on the path with the LiDAR sensor.

2.3.2 Model comparisons

Spatially explicit analyses

Probability of mortality was best explained by the three-way interaction between Forest Management Regime/time, DBH and CI; model S14), based on AIC and associated model weight ($w_i=0.965$) (Table 2.3 (a), model S14). Nevertheless, once the variable “Competition Index” (CI) was plotted (Figure 2.6), we realized that its effect on the

probability of mortality did not appear as biologically plausible, especially for the EAS and the unmanaged stands (more neighbouring competition resulted in less tree mortality), suggesting a possible overfitting in the model (Figure 2.6). The second-best model (model S10) considered only the two-way interaction between Forest Management Regime/time and DBH. Hence, since the two best models implied these two variables, they were clearly the variables (in this specific analysis) that had the most important effects on tree mortality probability. The role of CI appeared unclear and relatively weak.

Table 2.3. Comparison of spatially and non-spatially explicit models explaining the variation in the probability of tree mortality in 37 forest stands in Kenauk forest for all tree mortality codes (Quebec province, Canada). Comparison based on the Akaike information criterion (AIC). The number of parameters k , the ΔAIC and the Akaike weight (w_i) of each model are shown. Site was considered as a random effect.

	Model	Fixed variables	k	AIC	ΔAIC	w_i
Spatially explicit models (a)	S14	FMR/time x DBH x CI	21	4751.86	0	0.965
	S10	FMR/time x DBH	11	4758.56	6.706	0.034
	S13	FMR x DBH x CI	13	4767.17	15.32	0
	S11	FMR x DBH x Slope-pos	25	4768.56	16.703	0
	S9	FMR x DBH	7	4770.15	18.292	0
	S12	FMR/time x DBH x Slope-pos	41	4771.1	19.248	0
	S8	DBH x CI	5	4836.7	84.843	0
	S7	DBH x Slope-pos	9	4859.68	107.822	0
	S2	DBH	3	4873.8	121.941	0
	S6	FMR/time	6	4934.52	182.669	0
	S5	FMR	4	4935.16	183.304	0
	S15	Slope-pos x FMR	13	4942.67	190.815	0
	S16	Slope-pos x FMR/time	21	4951.85	199.996	0
	S4	CI	3	5021.26	269.407	0
S1	Intercept	2	5082.12	330.267	0	
S3	Slope-pos	5	5085.88	334.03	0	
Non-spatially explicit models (b)	N7	Sp x DBH x FMR/time	51	4615.12	0	0.804
	N6	Sp x DBH x FMR	31	4617.94	2.821	0.196
	N5	Sp x DBH	11	4753.3	138.176	0
	N3	Sp x FMR	16	4842.44	227.321	0
	N4	Sp x FMR/time	26	4845.12	229.998	0
	N2	Sp	6	5014.42	399.3	0
	N1	Intercept	2	5082.12	467.003	0

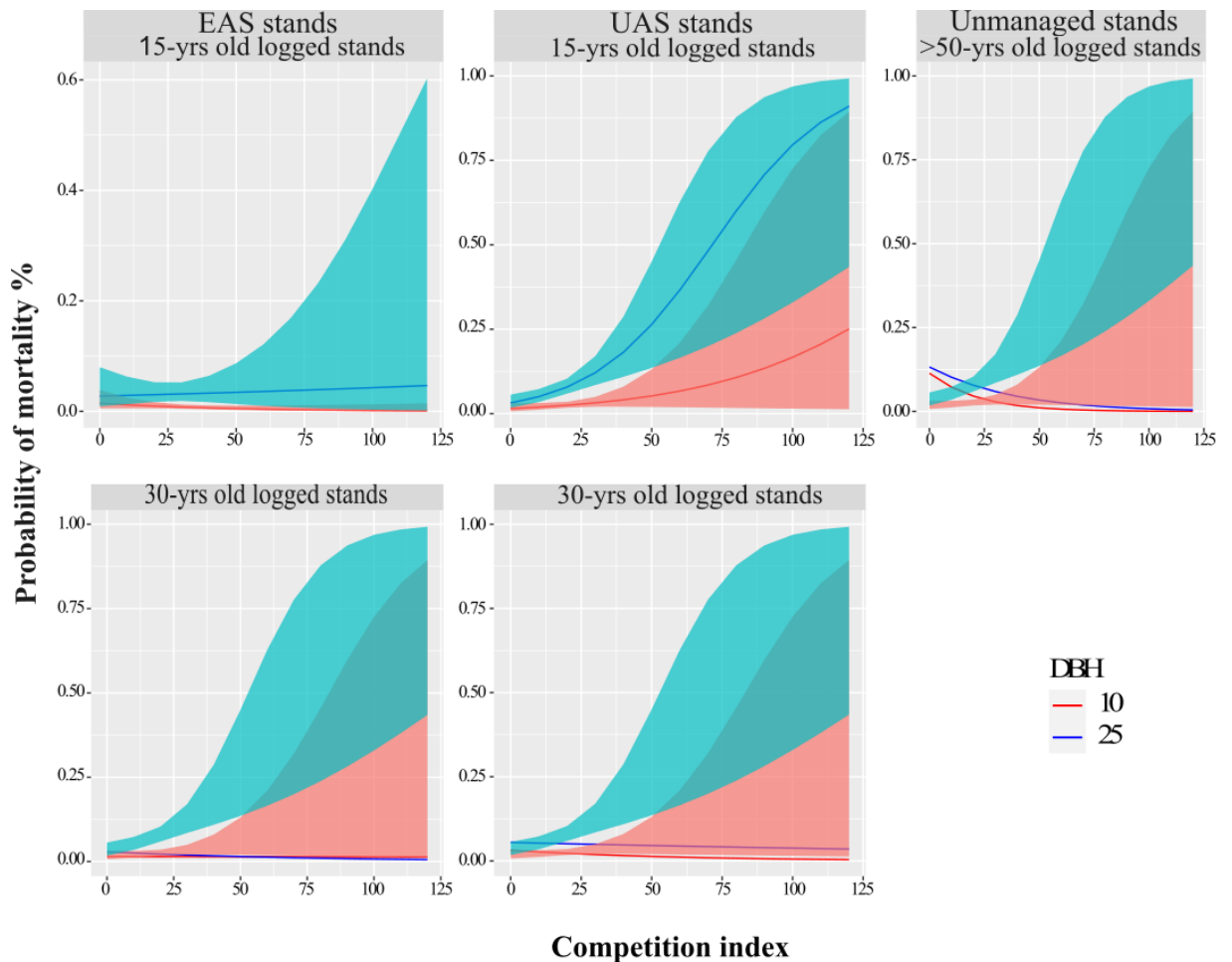


Figure 2.6. Marginal effects of Competition index, DBH and Forest Management Regime/time since harvesting (EAS-and UAS stands logged 15 or 30 years ago and unmanaged stands) on tree mortality percentage in the Kenauk forest. The shaded area represents the 95% confidence interval around the fitted values.

Recent tree mortality (codes 1-3) was best explained by the two-way interaction that considered FMR alone instead of FMR/time (Table 2.4 (a), model S9). Across all models, DBH and FMR were clearly the most important variables to explain tree mortality proportion; however, adding the component “time” to FMR appeared less informative (4 more parameters between models S10 and S9). Overall, for spatially explicit analyses, DBH, FMR (or FMR/time) were the most important variables to

explain tree mortality proportion no matter if we considered the whole tree mortality (codes 1 to 4) or most recent tree mortality (codes 1 to 3). The use of spatially explicit variables (CI and slope position) did not improve (or very weakly) the models.

Table 2.4. Comparison of spatially and non-spatially explicit models explaining the variation in the probability of recent tree mortality in 37 forest stands in Kenauk forest for tree mortality codes from 1 to 3 (Quebec province, Canada). Comparison based on the Akaike information criterion (AIC). The number of parameters k , the ΔAIC and the Akaike weight (w_i) of each model are showed. Site was considered as a random effect.

	Model	Fixed variables	k	AIC	ΔAIC	w_i
Spatially explicit models (a)	S10	FMR/time x DBH	11	2845.8	0	0.571
	S14	FMR/time x DBH x CI	21	2847.5	1.705	0.243
	S9	FMR x DBH	7	2849.11	3.31	0.109
	S11	FMR x DBH x Slope-pos	25	2850.52	4.723	0.054
	S13	FMR x DBH x CI	13	2852.21	6.413	0.023
	S12	FMR/time x DBH x Slope-pos	41	2866.46	20.662	0
	S7	DBH x Slope-pos	9	2868.34	22.542	0
	S8	DBH x CI	5	2873.75	27.955	0
	S2	DBH	3	2879.6	33.803	0
	S5	FMR	4	2917.35	71.552	0
	S6	FMR/time	6	2917.39	71.596	0
	S15	Slope-pos x FMR	13	2929.09	83.289	0
	S4	CI	3	2933	87.207	0
	S16	Slope-pos x FMR/time	21	2939.81	94.009	0
	S1	Intercept	2	2953.67	107.87	0
S3	Slope-pos	5	2957.97	112.17	0	
Non-spatially explicit models (b)	N6	Sp x DBH x FMR	31	2754.4	0	0.997
	N7	Sp x DBH x FMR/time	51	2765.89	11.491	0.003
	N5	Sp x DBH	11	2807.94	53.542	0
	N3	Sp x FMR	16	2876.46	122.063	0
	N4	Sp x FMR/time	26	2883.44	129.046	0
	N2	Sp	6	2935.2	180.808	0
	N1	Intercept	2	2953.67	199.27	0

Non-spatially explicit analyses

Based on the AIC, model N7 (three-way interaction between tree species group, Forest Management Regime/time and DBH) appeared as the best model to explain mortality proportion (codes 1 to 4) ($w_i = 0.804$). However, adding the component “time” to FMR was questionable, as it used 20 more parameters than model N6 for only a slight change in AIC (2.8 units) (Table 2.3 (b)). For recent tree mortality (codes 1 to 3), the best approximating model was clearly model N6 (three-way interaction between tree species group, Forest Management Regime and DBH), with a w_i of 0.997 and the use of 20 parameters less than the second-best model (Table 2.4 (b), model N6). In both analyses, the variables tree species group, DBH and FMR were the most important variables to explain tree mortality proportion for the non-spatially explicit analyses.

Comparing spatially and non-spatially explicit models for the whole tree mortality (codes 1 to 4) showed that non-spatially explicit models outperformed spatially explicit models (improving the AIC by more than 140 units, Figure 2.7) highlighting that it was more important to include the tree species group variable in the model than competition indices or slope position. The same scenario happened for recent tree mortality (codes 1 to 3); the AIC of the best non-spatially explicit model outperformed the best spatially explicit model (AIC improvement = 91.4 units, Table 2.4).

Finally, comparisons between the best approximating model (model N6, three-way interaction between tree species group, FMR and DBH) and a correspondent model that did not include FMR (model N5) indicated that FMR by itself, had a strong effect on tree mortality proportion (i.e., not only through its influence on species composition and DBH).

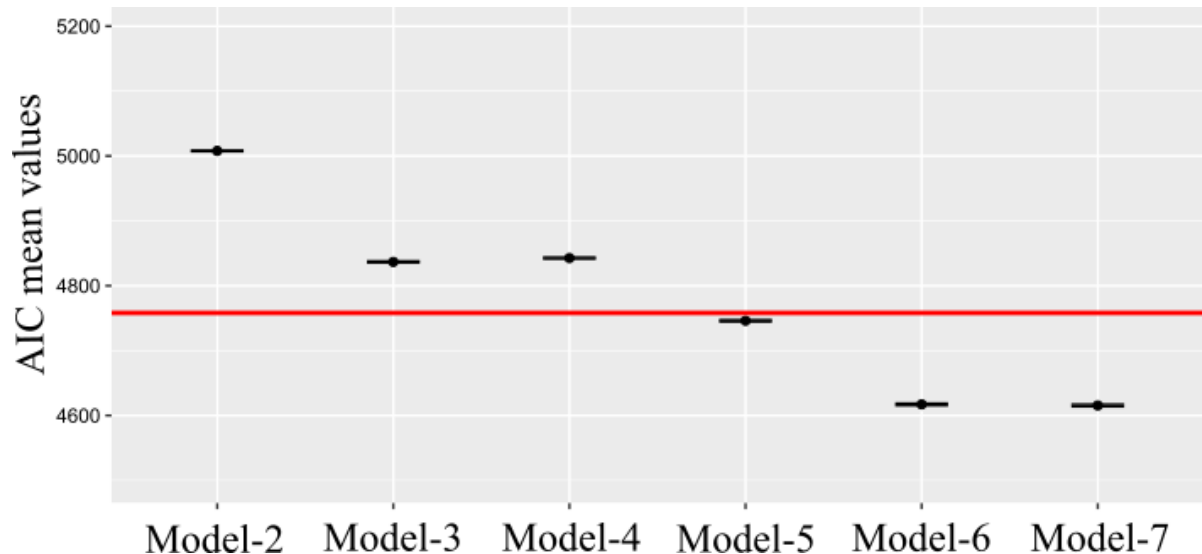


Figure 2.7. AIC mean values for non-spatially explicit models explaining the variation in the probability of tree mortality in 37 forest stands in Kenauk forest for the whole tree mortality (codes 1 to 4) (Quebec province, Canada). Their 95% confidence interval is shown around the mean values. The red line represents the AIC for the best spatially explicit model (mortality codes 1 to 4, Table 2.3).

2.3.3 Influence of tree- and stand-level variables on mortality probabilities

Taking in consideration all models and the AIC comparison (Figure 2.7), we found that tree mortality proportion was explained best by the three-way interaction between tree species group, DBH and Forest Management Regime (by model N6, Table 2.3 (b)). In this section we explored, according to this model, the marginal effects (once the random effect (site) was removed) of these variables on tree mortality.

First looking at one-way effects, EAS stands generally showed a lower mortality proportion 0.01 (95% C.I. 0.01-0.02) than UAS 0.04 (95% C.I. 0.03-0.05) stands and unmanaged stands 0.07 (95% C.I. 0.05-0.09) (C, Figure 2.8). Among tree species groups, Beech generally showed the lowest mortality proportion 0.01 (95% C.I. 0.01-

0.02) while Conifers and Sugar maple showed the highest proportion at 0.08 and 0.04, respectively (95% C.I. 0.04-0.14, 0.03-0.05) (A, Figure 2.8). Mortality proportion also generally increased with DBH (B, Figure 2.8). While these one-way effects are quite simple, their interactions are more complex.

Sugar maple, Beech and Mid-tolerant tree species groups showed similar patterns of mortality proportion as a function of FMR and DBH (Figure 2.9); the main difference being that DBH effect is steeper for Beech, as mortality shifted from near 0% for smaller DBH classes to reach up to 50 % for larger DBH (Supplementary Figure S.3). For these three tree species groups and for a specific DBH class, mortality proportion was generally higher in UAS and unmanaged stands than in EAS stands. For the Intolerant tree species group, mortality proportion is higher in UAS and unmanaged stands than in EAS stands. While mortality proportion increased with DBH in UAS stands, no such relationship was observed in EAS and unmanaged stands (Figure 2.9). For the Coniferous tree species group, which showed the lowest abundance among tree species groups (Figure 2.5), mortality appeared the lowest in the UAS stands among the FMRs. No clear relationship between DBH and mortality proportion was observed for this tree species group (Figure 2.9).

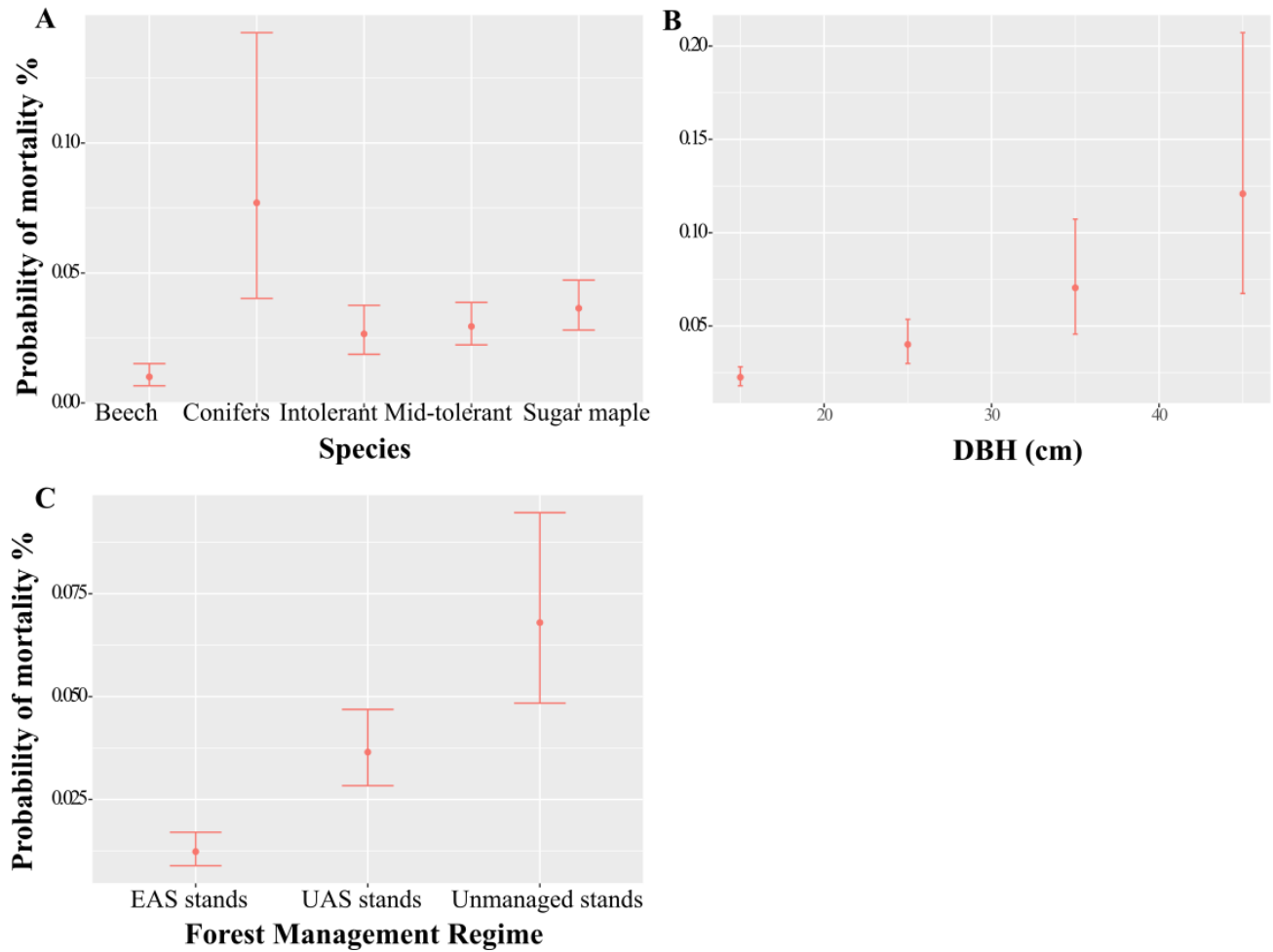


Figure 2.8. Single effects of (A) tree species group, (B) DBH and (C) Forest Management Regime on tree mortality probability in 37 forest stands in Kenauk forest for all tree mortality codes (1 to 4) (Quebec province, Canada). The 95% confidence interval are shown around the predicted values. Single effects were computed based on one of the 100 random datasets (see methodology).

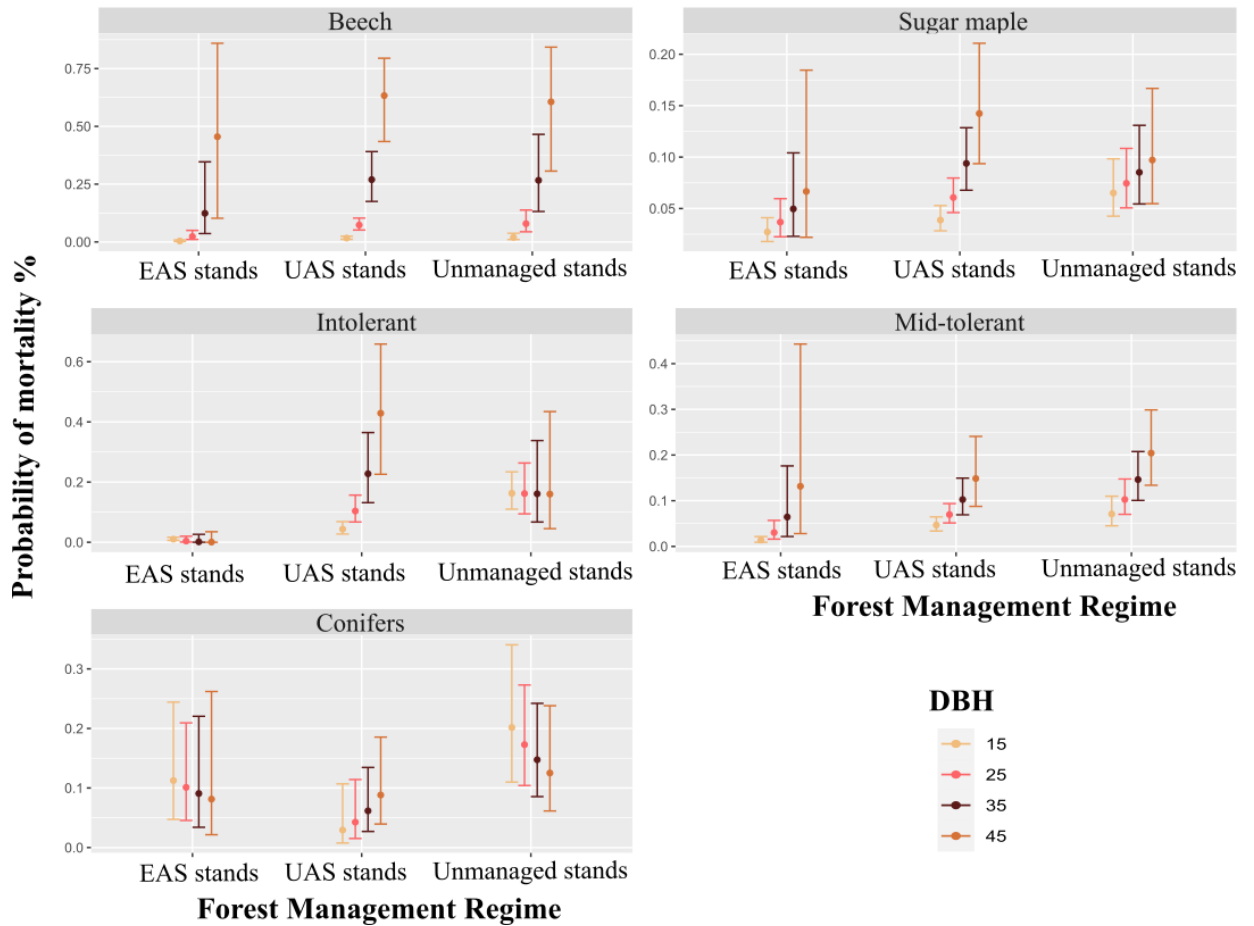


Figure 2.9. Marginal effects of Forest Management Regime, DBH and tree species group on tree mortality probability in 37 forest stands in Kenauk forest for all tree mortality codes (Quebec province, Canada). The 95% confidence interval are shown around the predicted values. Marginal effects were computed based on one of the 100 random datasets (see methodology).

2.4 Discussion

2.4.1 Silvicultural systems effects

Our study showed that tree mortality was influenced by tree species, DBH and forest management regime. While several studies have already demonstrated the influence of tree species (Deschênes et al., 2019; McDowell et al., 2011) and size (Deschênes et al., 2019; Van Mantgem et al., 2009) on tree mortality in the hardwoods of North America (Fortin et al., 2008; Guillemette et al., 2017) and other forest types (Negrón-Juárez et al., 2018; Neumann et al., 2017), our study highlights the effects of the forest management regime. As forest management regimes can influence both species composition (Martin et al., 2014) and tree size distribution within a stand, any observed effects of forest management regime on tree mortality may seem insignificant. However, our analyses showed that, even after considering the species and DBH effects, the forest management regime still impacted tree mortality probability; for example, according to our results, there was a higher probability of a 15 cm DBH sugar maple dying in UAS stands than in EAS stands. These two forest management regimes were compared using an adjacent paired stand design, which ensures that the differences observed between even and UAS stands are not site-dependent, thus ensuring the robustness of our results.

Although we did not study the reasons why tree mortality varies as a function of the forest management regime, some explanations can be put forward. The reasons why a tree dies (severe disturbances, such as fire, excluded) can be grouped under three main headings: i) senescence (Gill et al., 2015), ii) competition (Das et al., 2011; Peet & Christensen, 1987), and iii) miscellaneous stressors (Anderegg et al., 2015b; Neumann et al., 2017). In our study, senescence can be considered negligible as very few trees (0.71 %) in our stands had a DBH of over 50 cm. As for competition, our results did not show a strong relationship (if any) with competition indices. It is possible that our indices failed to capture the complex phenomenon of competition; however,

competition - or at least recent competition - does not seem to be the main factor responsible for the difference in tree mortality in even- and UAS stands. This leaves us with the third heading: miscellaneous stressors. In contrast to trees in EAS stands, trees in UAS stands undergo a series of *suppression and release* throughout their lifespan (Canham, 1985). While this growth rate fluctuation can be considered as a stress in itself (due to the tree making continuous adjustments), it also means, for example, that a tree with a DBH of 20 cm in UAS stands has a high probability of being much older than a tree of the same size in an EAS stand. Because they are older, these trees are also more likely to have undergone several episodes of environmental stress, such as drought or insect defoliation, within their lifespan. Moreover, trees in UAS stands have a higher probability of being injured by forest operations. In brief, trees in UAS stands may be subjected to more stresses and for a longer period of time than trees in EAS stands, increasing their likelihood to reach a threshold where any additional stress would cause mortality. Such impacts of the cumulative effects of previous stress making trees more susceptible to a recent stress have been demonstrated in similar forests (Hartmann et al., 2008; Moreau et al., 2019).

2.4.2 DBH and species effects

The influence of tree size and tree species on the probability of mortality was also confirmed by our results. Independently of the tree species, tree mortality probability increased in our stands as the DBH increased. Nevertheless, the DBH-mortality relationship differed among species, as observed in other studies (Neumann et al., 2017). Beech, for example, had a very low probability of mortality when its DBH was under 35 cm, but it drastically increased when its DBH exceeded 35 cm. The beech bark disease (BBD - *nectria* fungal infection caused by the exotic beech scale insect *Cryptococcus fagisuga* Lindinger; Houston, 1975; Nolet et al., 2015) can only partially explain this drastic change as the “arrival” of BBD in the region is quite recent (Roy &

Nolet, 2018). Moreover, according to our personal observations, Beech stems of over 40 cm in DBH were relatively rare in the region before the arrival of BBD. For the Intolerant group, the probability of mortality decreased with increasing size. This can be easily explained by the shade intolerance of these species where smaller trees are more likely to be shaded by taller trees. Furthermore, the relatively high mortality rates observed for coniferous species in our study appear to be related to the high mortality rates of Balsam fir in unmanaged forests and to hemlock remnants in EAS stands.

2.4.3 Uneven-aged versus unmanaged forests

As it has been proposed by various authors that an UAS regime emulates natural disturbance in forests (O'Hara & Ramage, 2013); mortality attributes could be expected to be similar in UAS and unmanaged stands. In our study, this was only true for Beech; specifically, Sugar maple and Intolerant species showed a much steeper DBH mortality relationship in UAS stands than in unmanaged stands, and Mid-tolerant species, as well as Conifer species, showed much higher mortality probabilities in unmanaged than in UAS stands. Hence, the natural disturbance emulation feature that is often attributed to uneven-aged management (more specifically to tree-selection) must be put into perspective. According to our results, mortality attributes in UAS stands are closer to those in unmanaged stands than those in EAS stands; however, UAS and unmanaged stands cannot be considered the same in terms of mortality attributes.

2.4.4 Benefits related to the approach and caveats

The mobile ground-based LiDAR allowed us to carry out a massive tree inventory in a very short time compared to other techniques (e.g., manual inventory). It took around 30 minutes to scan each site (sites were previously delimited and the LiDAR path

cleaned from branches or other obstacles). The outcome - a 3D-map database with all trees geolocated and a detailed digital elevation model - provided the opportunity to identify the most important variables in tree mortality in managed forests using contrasting approaches; for example, DBH appears to be a more important variable than competition for predicting tree mortality. Nevertheless, mobile ground-based LiDAR data treatment (extraction of all metrics) is time consuming, and a lot of manual work is still needed, half a day was needed to extract all metrics from around half hectare. While the approach is being currently improved, human intervention might always be necessary. Moreover, species identification cannot be performed directly with LiDAR yet; developments in this area are needed if any significant progress is to be made, as species is often a key variable in forest studies. In this study, the EAS stands we studied were relatively young, the oldest originating from a 30-year-old clearcut. Ideally, older EAS stands should be sampled, but such stands were not available in the study area. The long-term monitoring of the samples mapped in the current study should allow us to verify whether the differences we observed in tree mortality probability patterns between even-and uneven-aged silviculture remain the same as EAS stands get older. While our study provides insights into mortality patterns as a function of forest management regimes and many other variables, further studies are needed to identify the exact causes of tree mortality. Accordingly, we plan to carry out a study on the growth patterns (e.g., Cailleret et al., 2017) prior to death of the dead trees identified in the current study.

2.4.5 Forest management implications and conclusion

For this study, we did not have access to the detailed information regarding the method for tree selection applied in the UAS stands, and therefore it is hard to evaluate how our results can be extrapolated to all UAS north American hardwood stands. However, UAS stand management varies highly depending on the jurisdiction, and it can even

evolve over time within a given jurisdiction, making it impossible to perform a study that will apply to all its variants. Even though we observed a higher mortality probability in UAS stands than in EAS stands, we do not advocate for the replacement of uneven-aged regimes in favour of even-aged ones. Instead, we believe that, in the context of global change, adjustments should be made to the management of UAS systems. First, we argued that a substantial part of the observed mortality was stress-related, and stressors are expected to diversify and increase with global change (Lindner et al., 2010); therefore, tree health monitoring between rotations should be included in UAS management plans to meet expected yields. Should observations from such monitoring reveal signs of a decrease in tree health and vigor, stand rotations could be shortened to minimize tree death between harvests (by harvesting unhealthy trees). Our results show higher mortality probabilities for larger trees (even before senescence) and that many increasing global change-related stressors, such as drought, also affect larger trees; it thus follows that the “optimal” diameter at which to harvest a tree in UAS regimes should be reviewed. Second, our results also showed that a tree of a given DBH had more probabilities of dying in an uneven-aged stand than in an even-aged one. The accumulation of stressors (Breshears et al., 2009), as well as longer periods of *suppression and release* (Canham, 1985) are growth past conditions that might influence the ecological memory of trees (Ogle et al., 2015), therefore the good function of their ecological process (Peterson, 2002). Based on the conclusions of some studies on how the ecological memory influences the growth patterns and the reaction to past stressors (Itter et al., 2019; Pretzsch, 2021), we could suggest that mortality probability in the UAS stands was greater than in the EAS stands due to the difference in the ecological memory of tree growth.

In the American northern hardwoods forests and broadleaved forests in Europe, the trade-off between timber production and tree mortality-induced biodiversity (snags and coarse woody debris) objectives is mainly achieved via UAS regimes (Doerfler et al., 2017; Joellsson et al., 2017; Kuuluvainen & Grenfell, 2012). In view of our results, this

practice makes sense as mortality patterns in the UAS stands were more similar to those in the unmanaged stands compared to the EAS ones. However, the achievement of timber production objectives of UAS regimes, could be threatened, if global change- and stress-related mortality were to increase (as suggested by our results) and negatively impact stand growth. However, the aforementioned suggestion of shortening the frequency of harvests to maintain timber production would compromise the biodiversity objective; in other words, an increase in stress-related mortality is likely to diminish incongruity of timber production and biodiversity in UAS regimes. By showing that contrasting silviculture treatments influence tree mortality (e.g., in even- vs uneven-aged silviculture), our study reinforces the idea that silviculture can be applied in such a way as to enhance stand resistance and resilience to cope with global change; for example, by addressing DBH structure and species composition, which greatly influence tree mortality.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de cette étude était de comparer les patrons de mortalité des arbres entre les deux modes d'aménagement forestier les plus pratiqués en forêt tempérée, ainsi que de comparer ces patrons de mortalité à des peuplements non-aménagés depuis 50 ans ou plus. Bien que la littérature sur la mortalité soit vaste, nous apportons pour la première fois des résultats qui démontrent que les patrons de mortalité sont largement influencés par le mode d'aménagement forestier. Ces résultats ont été obtenus grâce à l'inventaire massif effectué en 3-dimensions par la technologie LiDAR mobile sur des peuplements adjacents aménagés (en mode équienne et inéquienne), ainsi que sur des peuplements non-aménagés proches de ces derniers. De plus, cette étude est la première à notre connaissance, qui utilise le LiDAR terrestre mobile pour inventorier au complet des forêts naturelles afin de répondre à une question de recherche écologique.

Alors que la plupart des études se concentrent sur les causes de mortalité des arbres au sein d'un même mode d'aménagement forestier - en étudiant par exemple l'effet de la taille, de l'espèce, de la compétition environnante, du type de sol, etc. - notre recherche amène des nouvelles connaissances en démontrant l'effet de différents modes d'aménagement forestier sur la mortalité des arbres. En effet, notre étude démontre qu'un arbre d'une espèce et d'une taille donnée se trouvant dans un peuplement inéquienne a une plus grande probabilité de mortalité que dans un peuplement équienne. Par ailleurs, nos résultats tendent à montrer que la compétition environnante (récente) avait peu ou pas d'influence sur la mortalité des arbres. Ainsi, notre recherche suggère que la mortalité observée dans nos peuplements était en grand partie liée aux facteurs de stress.

Bien que nous n'ayons pas étudié les mécanismes qui expliquent la différence de mortalité entre les peuplements équiennes et inéquiennes, nous émettons une hypothèse pour pouvoir expliquer nos résultats et l'influence observée du mode d'aménagement sur l'historique de croissance des arbres. Un arbre peut être affecté par différents facteurs de stress biotiques et abiotiques (et cela tout au long de sa vie) et dont les effets peuvent perdurer sur une période de temps plus ou moins longue. Un arbre aura également une plus grande probabilité de subir des dommages physiques durant les périodes d'exploitation forestière. De plus, les arbres des peuplements inéquiennes vont subir des périodes d'oppression et d'ouverture, ce qui va entraîner une baisse de son taux de croissance et ainsi diminuer sa capacité de compétition et sa vigueur (Miller, 1997; Nyland, 2003). De ce fait, cela suggère que pour un diamètre donné, un arbre situé dans un peuplement équienne - même s'il endure des épisodes d'oppression et d'ouverture pendant l'auto-éclaircie - accumulera des facteurs de stress pendant une période plus courte qu'un arbre situé dans un peuplement inéquienne. Par conséquent, les effets cumulatifs des stress antérieurs dans un peuplement inéquienne rendraient ces arbres plus sensibles à des futurs stress, et cela augmenterait leur probabilité de mourir (Hartmann et al., 2008; Moreau et al., 2019). Par ailleurs, notre hypothèse est soutenue par une autre hypothèse émise par de nombreux auteurs au fil du temps, qui porte sur la mortalité causée non pas par un seul facteur mais souvent par l'interaction entre les facteurs de stress et leurs accumulations (Breshears et al., 2009; McDowell et al., 2008; van Mantgem et al., 2009) ; cette hypothèse est basée sur la proposition de la spirale de la mort de Manion (1981). De façon similaire, le concept de mémoire écologique développé par Ogle et al. (2015) - et mis en évidence par Itter et al. (2019) et Pretzsch (2021) – qui explique l'influence des perturbations et de leurs durées sur la mémoire écologique d'un arbre, vient également appuyer notre hypothèse. Cela laisse penser que la probabilité de mortalité dans les peuplements inéquiennes peut être plus élevée que dans les peuplements équiennes en raison de la différence de mémoire écologique de la croissance des arbres.

Les peuplements non-aménagés inventoriés dans cette étude sont caractérisés par de grands arbres âgés (p. ex. ; vraisemblablement de plus de 100 ans), des arbres dépérissant de tous âges, ainsi que par une importante quantité de bois mort (chicots et débris ligneux au sol). De ce fait, nous nous attendions à ce que la probabilité de mortalité soit plus forte que dans les peuplements aménagés et cela a été confirmé par nos analyses. Bien que les patrons de mortalité dans les peuplements inéquiennes se rapprochent de ceux observés dans les forêts non-aménagés (comparativement aux patrons de mortalités dans des peuplements équiennes), nous ne pouvons en aucun cas les considérer identiques. À travers ses diverses caractéristiques, le mode d'aménagement inéquienne tente d'émuler les perturbations naturelles pour se rapprocher le plus possible des dynamiques forestières naturelles. Cela l'a rendu de plus en plus populaire pour la gestion des forêts tempérées du nord de l'Amérique et tout particulièrement au Québec (Angers et al., 2005; Bédard et Majcen, 2003), de telle sorte que ces forêts sont principalement aménagées en mode inéquienne de nos jours. Cependant, la mortalité observée des arbres liée au stress dans notre étude suggère que la croissance nette entre les rotations de coupe dans un peuplement inéquienne risque de diminuer, et par ce fait même contrecarrer les objectifs de production de bois. Il est toutefois difficile d'affirmer que nos résultats peuvent être extrapolés à d'autres forêts ou d'autres régions où l'aménagement inéquienne est utilisé. En effet, la sélection d'arbres dans un mode d'aménagement inéquienne varie selon les régions et les besoins d'exploitation forestière, compliquant ainsi la réalisation d'étude permettant d'intégrer toutes les variantes possibles (p.ex. ; espèces, densité, diamètre de coupe). Malgré tout, nos résultats permettent d'ouvrir la discussion sur l'utilisation du mode d'aménagement inéquienne dans les forêts tempérées (et sa probabilité de mortalité plus forte que le mode d'aménagement équienne) dans un contexte de changements climatiques globaux.

Bien que notre étude montre que la probabilité de mortalité est plus forte dans les peuplements aménagés en mode inéquienne, nous ne préconisons pas l'abandon de ce

mode d'aménagement, mais plutôt d'y apporter des ajustements. Cela contribuerait à diminuer la mortalité dans les peuplements où cette approche est utilisée, permettant aux forestiers d'atteindre les objectifs fixés en termes de production de bois tout en faisant un compromis avec le maintien de la biodiversité (p. ex. ; bois mort), comme déjà proposé par Keeton (2006) et Nolet et al. (2014). Une solution pour augmenter la croissance nette entre les rotations pourrait être d'allonger le temps entre elles pour arriver à avoir la surface terrière souhaitée (Guillemette et Bédard, 2006). Toutefois, l'allongement entre les rotations risque d'accroître la probabilité d'exposition aux perturbations et aux facteurs de stress, augmentant ainsi la vulnérabilité des peuplements et la probabilité de mortalité. En conséquence, une alternative serait de poursuivre un suivi sanitaire après chaque exploitation (p. ex. ; 5 à 10 ans après), ce qui permettrait d'évaluer la santé des peuplements et subséquemment de diminuer la mortalité en faisant une éclaircie sanitaire pour éliminer les arbres malades et sans vigueur. Comme nos résultats montrent que la mortalité des arbres augmente avec la taille, une révision (à la baisse) du diamètre optimal de coupe en aménagement inéquienne pourrait permettre de réduire le risque de mortalité causé par l'effet de la taille. Cela étant dit, la réhabilitation du mode d'aménagement équienne dans les plans d'aménagement forestier semble aussi pertinente. Premièrement, les arbres se développant dans des sites aménagés en mode équienne ont une probabilité de mortalité moins élevée que dans le mode inéquienne. Deuxièmement, si l'on regarde les défis écologiques, l'aménagement inéquienne ne permet pas d'émuler des perturbations à grande échelle qui permettent l'ouverture de grands espaces (Puettmann et al., 2015). Ces espaces sont particulièrement importants pour la reproduction, l'alimentation et la survie de certaines espèces animales nécessitant des habitats de succession primaire (p.ex. ; le lièvre et la bécasse d'Amérique). De plus, ils favorisent aussi le recrutement des espèces semi-tolérantes et intolérantes d'un certain intérêt forestier (p.ex. ; bouleau jaune, le chêne rouge et le cerisier tardif). Pour arriver à un compromis entre la production de bois et la biodiversité (bois mort), il pourrait être envisagé de n'utiliser que les forêts inéquiennes comme source secondaire d'exploitation de bois et de

préférer l'aménagement équienné comme source primaire. Dans ce contexte de zonage, on pourrait aussi considérer de garder des forêts non-aménagées comme une source à part entière de biodiversité dans les plans d'aménagement forestier.

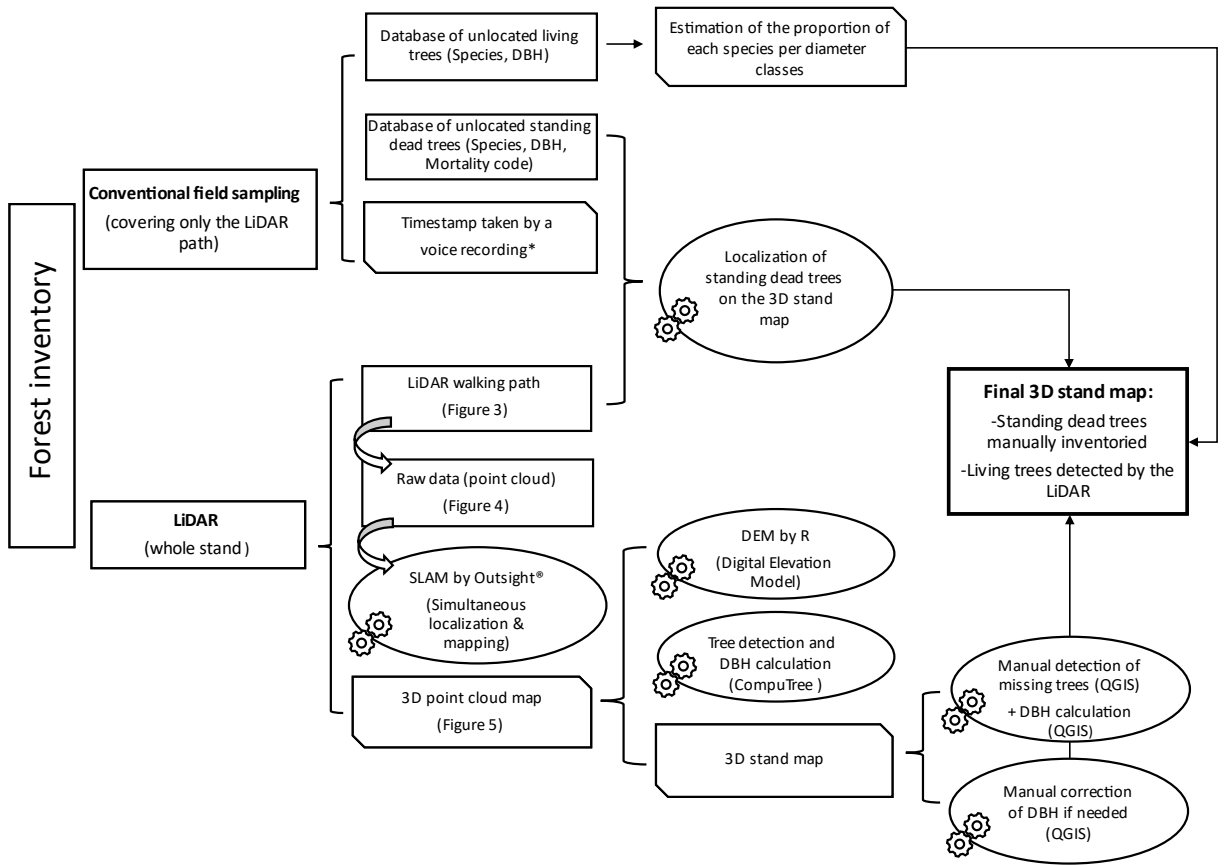
La compréhension des mécanismes qui distinguent la mortalité dans les différents modes d'aménagement forestier et l'influence de chaque mode sur la mortalité étant assez limitée, des études supplémentaires sont nécessaires pour identifier les causes exactes de la mortalité des arbres et leur dépendance à l'égard de modes d'aménagement forestier. Nous considérons cette étude comme un point de départ pour des analyses plus complètes sur la façon dont la mortalité des arbres serait causée - parmi les différents modes d'aménagement - par des facteurs de stress autres que la compétition environnante elle-même. En particulier, il serait pertinent de s'intéresser aux patrons de croissance préalables à la mort des arbres morts debout, ainsi qu'au suivi de nos sites d'études sur plusieurs années, intégrant des peuplements équiennes plus âgés (p. ex. ; plus de 30 ans) pour une comparaison encore plus précise entre les modes d'aménagement. L'espèce, variable clé dans la compréhension des patrons de mortalité des arbres, a été une grande limitation durant nos inventaires, car l'identification des espèces d'arbres via le LiDAR terrestre mobile n'a pas été encore développée. Cependant, avec l'évolution rapide de cette technologie, ainsi que des résultats prometteurs (Liu et al., 2021) suggèrent que dans un future proche l'identification des espèces ne sera plus une limitation. Bien que la technologie LiDAR nous ait aidé à avoir des résultats robustes grâce à l'inventaire massif de nos sites, l'expérience a été un défi à la fois sur le terrain et pour l'extraction des données. En effet, sur le terrain, le scan de la forêt se faisait assez rapidement selon la superficie à couvrir, mais le temps en amont doit être bien considéré (p. ex. ; placette délimitée, parcours du LiDAR nettoyé). Quant à elles, les étapes d'extraction des données et des variables sont exigeantes en temps et en équipement (p. ex. ; station de travail puissante, espace de stockage des données, etc.). Le travail manuel de vérification et

de validation des données est également coûteux en temps de travail et sera sans doute toujours nécessaire, mais, encore une fois, la technologie évolue rapidement et il est envisagé dans un futur proche que ce travail de validation puisse se faire en forêt directement. Il demeure que le nuage de points de la forêt obtenu grâce au LiDAR terrestre mobile offre des opportunités infinies pour étudier la forêt depuis le bureau. Dans cet esprit, nous pourrions envisager de maximiser son utilisation pour les études sur la régénération des forêts, le bois mort (p. ex. ; études saproxyliques), les étangs vernaux, les habitats fauniques, etc. Cette étude présente ainsi un avancement non négligeable pour les études sur les écosystèmes forestiers.

La sylviculture permet de régir l'établissement, la croissance, la composition, la santé et la qualité des peuplements forestiers (MFFP, 2018). À travers les divers modes d'aménagement, elle joue un rôle indispensable dans la distribution des arbres, la composition des espèces d'arbres et leurs densités. Tous ces éléments jouent également un rôle important dans la création de peuplements résistants aux perturbations et en bonne santé. Comme le mode d'aménagement forestier influence la croissance des arbres, notre étude laisse croire -en se basant sur les probabilités de mortalité observées- que le mode d'aménagement forestier influence aussi leur capacité à faire face à l'accumulation de facteurs de stress. En conséquent, notre étude renforce l'idée d'utiliser la sylviculture comme outil clé pour rendre les peuplements plus résistants face aux changements globaux qui sont actuellement en croissance dans le monde entier.

ANNEXE A

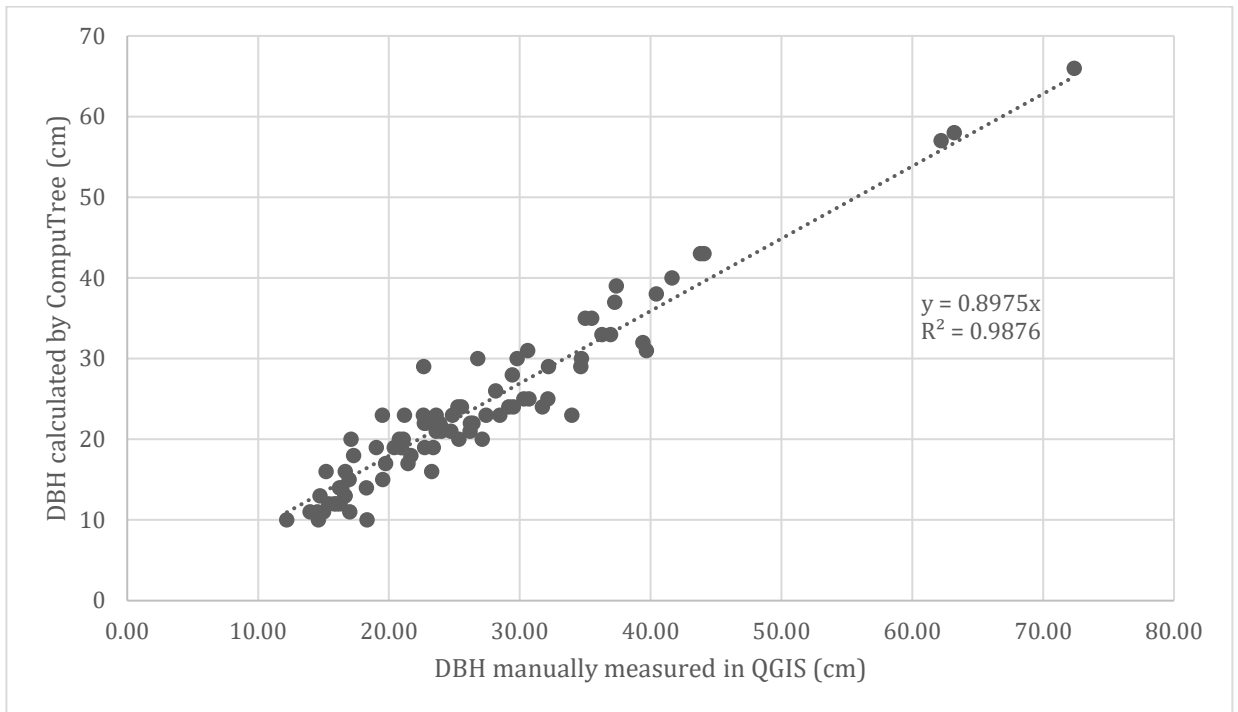
SCHEMATIC REPRESENTATION OF THE TWO-FOLD FOREST INVENTORY APPROACH



Supplementary Figure S.1. Schematic representation of the two-fold forest inventory approach used to map all living and standing dead trees in a forest stand, as well as the calculation of their basic metrics (e.g., DBH, slope position). Simple rectangles represent data collection, rectangles with diagonal corners snipped represent processed data, ovals represent digital processes.

ANNEXE B

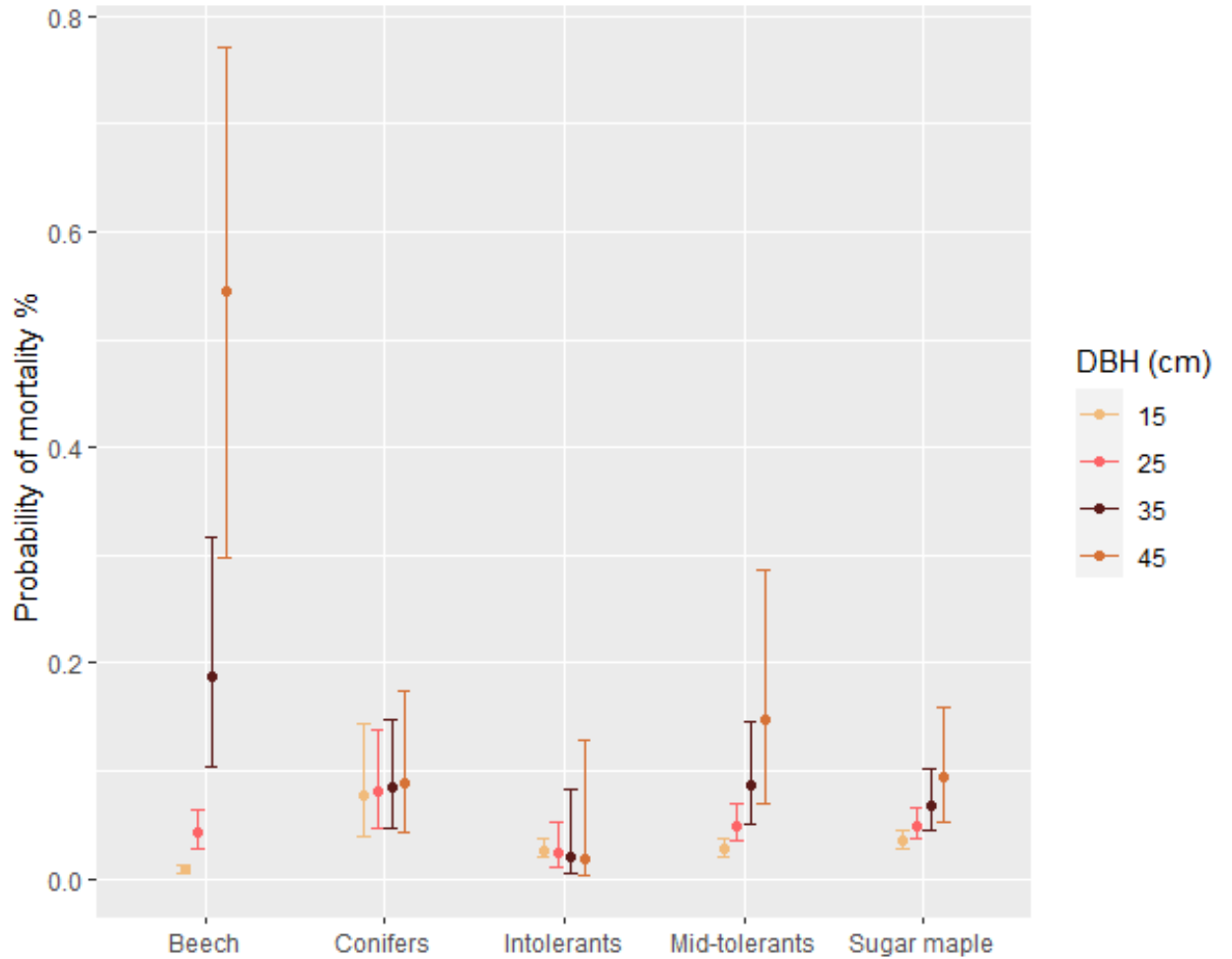
CORRECTION FACTOR FOR THE DIAMETERS OVERESTIMATED BY COMPUTREE



Supplementary Figure S.2. Correlation between the diameters manually measured by QGIS from the 3D point cloud map and the ones automatically calculated by CompuTree.

ANNEXE C

SINGLE EFFECTS OF TREE SPECIES GROUP AND DBH ON TREE MORTALITY PROBABILITY



Supplementary Figure S.3. Single effects of tree species group and DBH on tree mortality probability in 37 forest stands in Kenauk forest for all tree mortality codes (1 to 4) (Quebec province, Canada). The 95% confidence interval are shown around the predicted values. Single effects were computed based on one of the 100 random datasets (see methodology).

RÉFÉRENCES

- Aikman, D. P., & Watkinson, A. R. (1980). A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants. *Annals of Botany*, 45(4), 419–427.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085840>
- Akaike H. (1998). Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. In: Parzen E., Tanabe K., Kitagawa G. (eds) Selected Papers of Hirotugu Akaike. Springer Series in Statistics (Perspectives in Statistics). Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_15
- Allen, C. D., Breshears, D. D., & McDowell, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), 129. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ... Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684.
<https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2009.09.001>
- Amanzadeh, B., Sagheb-Talebi, K., Foumani, B. S., Fadaie, F., Camarero, J. J., & Linares, J. C. (2013). Spatial distribution and volume of dead wood in unmanaged caspian beech (*Fagus orientalis*) forests from northern Iran. *Forests*, 4(4), 751–765. <https://doi.org/10.3390/f4040751>
- Amiro, B. D., Barr, A. G., Barr, J. G., Black, T. A., Bracho, R., Brown, M., ... Xiao, J. (2010). Ecosystem carbon dioxide fluxes after disturbance in forests of North

- America. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 115(4), G00K02.
<https://doi.org/10.1029/2010JG001390>
- Anderegg, W. R. L., Berry, J. A., & Field, C. B. (2012). Linking definitions, mechanisms, and modeling of drought-induced tree death. *Trends in Plant Science*, 17(12), 693–700. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.006>
- Anderegg, W. R. L., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., ... Zeppel, M. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674–683.
<https://doi.org/10.1111/nph.13477>
- Anderegg, W. R. L., Kane, J. M., & Anderegg, L. D. L. (2013). Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change*, 3(1), 30–36. <https://doi.org/10.1038/nclimate1635>
- Anderson-Teixeira, K. J., Miller, A. D., Mohan, J. E., Hudiburg, T. W., Duval, B. D., & DeLucia, E. H. (2013). Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. *Global Change Biology*, 19(7), 2001–2021.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12194>
- Angers, V. A., Messier, C., Beaudet, M., & Leduc, A. (2005). Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 217(2–3), 275–293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.06.008>
- ANR. (2013). Environnement et changements globaux : des aléas à la vulnérabilité des sociétés. *Les Cahiers de l'ANR*, 7. Retrieved from <http://www.agence-nationale-recherche.fr/fileadmin/documents/2013/Cahier-ANR-7-changements-globaux.pdf>

- Arnauld de Sartre, X. (2016). Agriculture et changements globaux : expériences globales et situations locales. *P.I.E. Peter Lang*, 240. Retrieved from <https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-01423437>
- Auclair, A. N. D., Eglinton, P. D., & Minnemeyer, S. L. (1997). Principal forest dieback episodes in Northern hardwoods: development of numeric indices of areal extent and severity. *Water, Air, and Soil Pollution*, 93(1–4), 175–198. <https://doi.org/10.1023/A:1022144211015>
- Ayres, M. P., & Lombardero, M. J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of the Total Environment*, 262(3), 263–286. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00528-3](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00528-3)
- Balsalobre-Lorente, D., Driha, O. M., Shahbaz, M., & Sinha, A. (2020). The effects of tourism and globalization over environmental degradation in developed countries. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(7), 7130–7144. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-07372-4>
- Baral, S. K., Danyagri, G., Girouard, M., Hébert, F., & Pelletier, G. (2016). Effects of suppression history on growth response and stem quality of extant northern hardwoods following partial harvests. *Forest Ecology and Management*, 372, 236–246. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.023>
- Bates, B. C., Kundzewicz, Z. W., Wu, S., & Palutikof, J. P. (2008). Le changement climatique et l'eau, document technique. Genève, Suisse: GIEC, 236.
- Bauwens, S., Bartholomeus, H., Calders, K., & Lejeune, P. (2016). Forest inventory with terrestrial LiDAR: a comparison of static and hand-held mobile laser scanning. *Forests*, 7(6), 127. <https://doi.org/10.3390/f7060127>

- Bédard, S., & Majcen, Z. (2003). Growth following single-tree selection cutting in Québec northern hardwoods. *Forestry Chronicle*, 79(5), 898–905.
<https://doi.org/10.5558/tfc79898-5>
- Begon, M., Mortimer, M., & Thompson, D. J. (2009). Population ecology: a unified study of animals and plants: third edition. In *Population ecology: a unified study of animals and plants: third edition*. <https://doi.org/10.1002/9781444313765>
- Bigler, C., Bräker, O. U., Bugmann, H., Dobbertin, M., & Rigling, A. (2006). Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, 9(3), 330–343. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0126-2>
- Boisvenue, C., & Running, S. W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity - Evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12, 862–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x>
- Bollmann, K., & Braunisch, V. (2013). To integrate or to segregate: balancing commodity production and biodiversity conservation in European forests. In D. Kraus & F. Krumm (Eds.), *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*, 21–34. Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/258688959>
- Boulet, B. (2005). Défauts externes et indices de la carie des arbres: guide d'interprétation. Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec, Quebec, Canada, 291. Retrieved from <https://www.coopuqam.com/96876-Defauts-externes-et-indices-de-la-carie-des-arbres-produit.html>
- Bravo, P., & Garcia, O. (2015). Dibotics 3D SLAM. Retrieved April 2, 2018, from <http://www.dibotics.com/>

- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, *63*(6), 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- Breshears, D. D., Myers, O. B., Meyer, C. W., Barnes, F. J., Zou, C. B., Allen, C. D., ... Pockman, W. T. (2009). Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *7*(4), 185–189. <https://doi.org/10.1890/080016>
- Caignard, T., Kremer, A., Firmat, C., Nicolas, M., Venner, S., & Delzon, S. (2017). Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. *Scientific Reports*, *7*(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09172-7>
- Cailleret, M., Jansen, S., Robert, E. M. R., Desoto, L., Aakala, T., Antos, J. A., ... Martínez-Vilalta, J. (2017). A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology*, *23*(4), 1675–1690. <https://doi.org/10.1111/gcb.13535>
- Camarero, J. J., Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., Oliva, J., & Vicente-Serrano, S. M. (2015). To die or not to die: early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *Journal of Ecology*, *103*(1), 44–57. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12295>
- Canham, C. D. (1985). Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *Bulletin - Torrey Botanical Club*, *112*(2), 134–145. <https://doi.org/10.2307/2996410>
- Canham, Charles D. (1989). Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, *70*(3), 548–550. <https://doi.org/10.2307/1940200>

- Canham, Charles D., & Murphy, L. (2016). The demography of tree species response to climate: seedling recruitment and survival. *Ecosphere*, 7(8), e01424. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1424>
- Colombo, S. J. (1998). Climatic warming and its effect on bud burst and risk of frost damage to white spruce in Canada. *Forestry Chronicle*, 74(4), 567–577. <https://doi.org/10.5558/tfc74567-4>
- Comeau, P. G. (2021). Effects of thinning on dynamics and drought resistance of aspen-white spruce mixtures: results from two study sites in Saskatchewan. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.621752>
- D’Amato, A. W., Bradford, J. B., Fraver, S., & Palik, B. J. (2011). Forest management for mitigation and adaptation to climate change: insights from long-term silviculture experiments. *Forest Ecology and Management*, 262(5), 803–816. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.014>
- D’Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., & Cherubini, P. (2008). On the “divergence problem” in Northern forests: a review of the tree-ring evidence and possible causes. *Global and Planetary Change*, 60(3–4), 289–305. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.03.004>
- Das, A., Battles, J., Stephenson, N. L., & van Mantgem, P. J. (2011). The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1203–1213. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.035>
- Deschênes, É., Brice, M. H., & Brisson, J. (2019). Long-term impact of a major ice storm on tree mortality in an old-growth forest. *Forest Ecology and Management*, 448, 386–394. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.018>

- Doerfler, I., Müller, J., Gossner, M. M., Hofner, B., & Weisser, W. W. (2017). Success of a deadwood enrichment strategy in production forests depends on stand type and management intensity. *Forest Ecology and Management*, *400*, 607–620. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.013>
- Duchesne, L., & Ouimet, R. (2008). Population dynamics of tree species in southern Quebec, Canada: 1970-2005. *Forest Ecology and Management*, *255*(7), 3001–3012. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.008>
- Duchesne, L., Ouimet, R., Moore, J. D., & Paquin, R. (2005). Changes in structure and composition of maple-beech stands following sugar maple decline in Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*, *208*(1–3), 223–236. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.12.003>
- Environment Canada. (2018). Données des stations pour le calcul des normales climatiques au Canada de 1981 à 2010. Retrieved June 23, 2020, from Normes climatiques canadiennes website: http://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., & Holling, C. S. (2004). Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *35*(1), 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>
- Forget, E., Doyon, F., & Bouffard, D. (2006). Plan d'aménagement 2006-2015 du territoire Fairmont Kenauk. Institut québécois d'Aménagement de la Forêt feuillue, Ripon, Québec. Rapport technique, 93. https://isfort.uqo.ca/sites/isfort.uqo.ca/files/fichiers/publications_ISFORT/fairmont_kenauk_2006-2015_version_publique.pdf
- Fortin, M., Bédard, S., DeBlois, J., & Meunier, S. (2008). Predicting individual tree mortality in northern hardwood stands under uneven-aged management in

- southern Québec, Canada. *Annals of Forest Science*, 65(2), 205–205.
<https://doi.org/10.1051/forest:2007088>
- Franklin, A. B., Anderson, D. R., Gutiérrez, R. J., & Burnham, K. P. (2000). Climate, habitat quality, and fitness in northern spotted owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs*, 70(4), 539–590.
[https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0539:CHQAFI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0539:CHQAFI]2.0.CO;2)
- Franklin, J. F., Shugart, H. H., & Harmon, M. E. (1987). Tree death as an ecological process. *BioScience*, 37(8), 550–556. <https://doi.org/10.2307/1310665>
- Freedman, B. (2015). Ecological effects of environmental stressors. *Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science*, 29.
<https://doi.org/10.1093/acrefore/9780199389414.013.1>
- Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2010). Drought-induced multifactor decline of scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species. *Ecosystems*, 13(7), 978–991.
<https://doi.org/10.1007/s10021-010-9368-8>
- Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2011). Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of scots pine 4yr after a drought episode. *New Phytologist*, 190(3), 750–759. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03628.x>
- Gavin, D. G., Beckage, B., & Osborne, B. (2008). Forest dynamics and the growth decline of red spruce and sugar maple on Bolton Mountain, Vermont: a comparison of modeling methods. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(10), 2635–2649. <https://doi.org/10.1139/X08-106>
- GIEC. (2008). *Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des groupes de travail I, II et III au quatrième rapport d'évaluation du groupe d'experts*

intergouvernemental sur l'évolution du climat. Retrieved from http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_fr.pdf

- Gill, A. L., Gallinat, A. S., Sanders-DeMott, R., Rigden, A. J., Short Gianotti, D. J., Mantooth, J. A., & Templer, P. H. (2015). Changes in autumn senescence in northern hemisphere deciduous trees: A meta-analysis of autumn phenology studies. *Annals of Botany*, *116*(6), 875–888. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv055>
- Girard, F., Vennetier, M., Guibal, F., Corona, C., Ouarmim, S., & Herrero, A. (2012). *Pinus halepensis* Mill. crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *European Journal of Forest Research*, *131*(4), 919–931. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0565-6>
- Gitay, H., Suárez, A., Dokken, D. J., & Watson Banque, R. T. (2002). *Les changements climatiques et la biodiversité*. Document technique V du GIEC. Retrieved from <http://www.ipcc.ch/pdf/technical-papers/climate-changes-biodiversity-fr.pdf>
- Gómez-Pineda, E., Blanco-García, A., Lindig-Cisneros, R., O'Neill, G. A., Lopez-Toledo, L., & Sáenz-Romero, C. (2021). *Pinus pseudostrobus* assisted migration trial with rain exclusion: maintaining monarch butterfly biosphere reserve forest cover in an environment affected by climate change. *New Forests*, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s11056-021-09838-1>
- Guerra-De la Cruz, V., & Galicia, L. (2017). Tropical and highland temperate forest plantations in Mexico: pathways for climate change mitigation and ecosystem services delivery. *Forests*, *8*, 489. <https://doi.org/10.3390/f8120489>
- Guillemette, F., & Bédard, S. (2006). Sylviculture des peuplements à dominance de feuillus nobles au Québec. Gouvernement du Québec, ministère des ressources naturelles et de la faune, direction de la recherche forestière, Québec. Rapport

hors série, 94.

- Guillemette, F., Gauthier, M. M., & Ouimet, R. (2017). Partitioning risks of tree mortality by modes of death in managed and unmanaged northern hardwoods and mixedwoods. *The Forestry Chronicle*, 93(3), 246-258.
- Gutschick, V. P., & BassiriRad, H. (2003). Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*, 160, 21–42.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00866.x>
- Halofsky, J. S., Donato, D. C., Franklin, J. F., Halofsky, J. E., Peterson, D. L., & Harvey, B. J. (2018). The nature of the beast: examining climate adaptation options in forests with stand-replacing fire regimes. *Ecosphere*, 9(3).
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2140>
- Hartmann, H. (2008). *Identification des facteurs de stress impliqués dans le déclin et la mortalité de l'érable à sucre après coupe de jardinage : étude de la croissance, de la vigueur et de l'état hydrique des arbres*. Thèse. Montréal (Québec, Canada), Université du Québec à Montréal, Doctorat en biologie.
 Retrieved from <http://www.archipel.uqam.ca/1698/>
- Hartmann, H., Beaudet, M., & Messier, C. (2008). Using longitudinal survival probabilities to test field vigour estimates in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.). *Forest Ecology and Management*, 256(10), 1771–1779.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.045>
- Hartmann, H., Messier, C., & Beaudet, M. (2007). Improving tree mortality models by accounting for environmental influences. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(11), 2106–2114. <https://doi.org/10.1139/X07-078>

- Hartmann, H., Schuldt, B., Sanders, T. G. M., Macinnis-Ng, C., Boehmer, H. J., Allen, C. D., ... Anderegg, W. R. L. (2018). Monitoring global tree mortality patterns and trends. Report from the VW symposium 'Crossing scales and disciplines to identify global trends of tree mortality as indicators of forest health.' *New Phytologist*, 217(3), 984–987. <https://doi.org/10.1111/nph.14988>
- Hegyí, F. (1974). A simulation model for managing jack-pine stands. *Growth Models for Tree and Stand Simulation*, 74–90.
- Hicke, J. A., Allen, C. D., Desai, A. R., Dietze, M. C., Hall, R. J., Hogg, E. H. T., ... Vogelmann, J. (2012). Effects of biotic disturbances on forest carbon cycling in the United States and Canada. *Global Change Biology*, 18(1), 7–34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02543.x>
- Hofgaard, A., Tardif, J., & Bergeron, Y. (1999). Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(9), 1333–1346. <https://doi.org/10.1139/x99-073>
- Holling, C. S. (2013). Resilience and stability of ecological systems. *The Future of Nature: Documents of Global Change*, 4(1), 245–256. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000245>
- Holzwarth, F., Kahl, A., Bauhus, J., & Wirth, C. (2013). Many ways to die - partitioning tree mortality dynamics in a near-natural mixed deciduous forest. *Journal of Ecology*, 101(1), 220–230. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12015>
- Houston, D. R. (1975). Beech bark disease—The aftermath forests are structured for a new outbreak. *Journal of Forestry*, 73(10), 660–663. <https://doi.org/10.1093/JOF/73.10.660>

- IPCC. (2007). Climate change 2007: the physical science basis. In *Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Retrieved from http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_ipcc_fourth_assessment_report_wg1_report_the_physical_science_basis.htm
- Itter, M. S., D'Orangeville, L., Dawson, A., Kneeshaw, D., Duchesne, L., & Finley, A. O. (2019). Boreal tree growth exhibits decadal-scale ecological memory to drought and insect defoliation, but no negative response to their interaction. *Journal of Ecology*, *107*(3), 1288–1301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13087>
- Jandl, R., Spathelf, P., Bolte, A., & Prescott, C. E. (2019). Forest adaptation to climate change—is non-management an option? *Annals of Forest Science*, *76*(2), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0827-x>
- Jenness, J. (2006). *Topographic Position Index (tpi_jen.avx) extension for ArcView 3.x, v. 1.3a*. Jenness Enterprises. (<http://www.jennessent.com/arcview/tpi.htm>). Retrieved from <http://www.jennessent.com>
- Joelsson, K., Hjältén, J., Work, T., Gibb, H., Roberge, J. M., & Löfroth, T. (2017). Uneven-aged silviculture can reduce negative effects of forest management on beetles. *Forest Ecology and Management*, *391*, 436–445. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.006>
- Kaufman, L. H. (1982). Stream aufwuchs accumulation: disturbance frequency and stress resistance and resilience. *Oecologia*, *52*(1), 57–63. <https://doi.org/10.1007/BF00349012>
- Keeton, W. S. (2006). Managing for late-successional/old-growth characteristics in northern hardwood-conifer forests. *Forest Ecology and Management*, *235*(1–3), 129–142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.08.005>

- Kidd, J. R. (2017). Performance evaluation of the Velodyne VLP-16 system for surface feature surveying. *University of New Hampshire*, 1–74. Retrieved from <https://scholars.unh.edu/thesis/1116>
- Kirby, K. J., Reid, C. M., Thomas, R. C., & Goldsmith, F. B. (1998). Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *Journal of Applied Ecology*, *35*(1), 148–155. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00276.x>
- Kuuluvainen, T., & Grenfell, R. (2012). Natural disturbance emulation in boreal forest ecosystem management - Theories, strategies, and a comparison with conventional even-aged management. *Canadian Journal of Forest Research*, *42*(7), 1185–1203. <https://doi.org/10.1139/X2012-064>
- Kuuluvainen, T., Penttinen, A., Leinonen, K., & Nygren, M. (1996). Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests: an example from boreal spruce forest in southern Finland. *Silva Fennica*, *30*(2–3), 315–328. <https://doi.org/10.14214/sf.a9243>
- Kuuluvainen, T., Tahvonen, O., & Aakala, T. (2012). Even-aged and uneven-aged forest management in boreal fennoscandia: a review. *Ambio*, *41*(7), 720–737. <https://doi.org/10.1007/s13280-012-0289-y>
- Lajoie, P.G. (1967). Étude pédologique des comtés de Hull, Labelle et Papineau (Québec). http://sis.agr.gc.ca/siscan/publications/surveys/pq/pq25/pq25_report.pdf
- Landman, W. (2010). Climate change 2007: the physical science basis. In *South African Geographical Journal*, *92*. <https://doi.org/10.1080/03736245.2010.480842>

- Landmann, G. (1994). Concepts, definitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers. *Revue Forestière Française*, (1), 405–415. Retrieved from http://documents.irevues.inist.fr/bitstream/handle/2042/26563/RFF_1994_5_NS_405.pdf?sequence=1
- Liang, X., Kankare, V., Hyypä, J., Wang, Y., Kukko, A., Haggrén, H., ... Vastaranta, M. (2016). Terrestrial laser scanning in forest inventories. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 115, 63–77. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2016.01.006>
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., ... Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698–709. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023>
- Liu, M., Han, Z., Chen, Y., Liu, Z., & Han, Y. (2021). Tree species classification of LiDAR data based on 3D deep learning. *Measurement: Journal of the International Measurement Confederation*, 177, 109301. <https://doi.org/10.1016/j.measurement.2021.109301>
- Lorimer, C. G. (1983). Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *Forest Ecology and Management*, 6(4), 343–360. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(83\)90042-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(83)90042-7)
- Majcen, Z. (1994). Historique des coupes de jardinage dans les forêts inéquiennes au Québec. *Revue Forestière Française*, 46(4), 375. <https://doi.org/10.4267/2042/26556>
- Mamet, S. D., Chun, K. P., Metsaranta, J. M., Barr, A. G., & Johnstone, J. F. (2015). Tree rings provide early warning signals of jack pine mortality across a moisture

- gradient in the southern boreal forest. *Environmental Research Letters*, 10(8), 84021. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/8/084021>
- Mangel, M., & Bonsall, M. B. (2004). The shape of things to come: using models with physiological structure to predict mortality trajectories. *Theoretical Population Biology*, 65(4), 353–359. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2003.07.005>
- Martin, A. R., Caspersen, J. P., Fuller, M. M., Jones, T. A., & Thomas, S. C. (2014). Temporal dynamics and causes of postharvest mortality in a selection-managed tolerant hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 314, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.032>
- McDowell, N. G., Beerling, D. J., Breshears, D. D., Fisher, R. A., Raffa, K. F., & Stitt, M. (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(10), 523–532. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.003>
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., ... Yepez, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(4), 719–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- MFFP. (2018). Glossaire forestier. *Ministère des forêts, de la faune et des parcs*. Retrieved from <https://glossaire-forestier.mffp.gouv.qc.ca/terme/1458>
- Miller, D. R. (1997). Forest stand dynamics. In *Agricultural and Forest Meteorology*, 86. [https://doi.org/10.1016/s0168-1923\(97\)00018-x](https://doi.org/10.1016/s0168-1923(97)00018-x)
- Moreau, G., Achim, A., & Pothier, D. (2019). A dendrochronological reconstruction of sugar maple growth and mortality dynamics in partially cut northern hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 437, 17–26.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.031>

Neely, D., & Manion, P. D. (1991). Tree Disease Concepts. *Mycologia*, 83(5), 687.

<https://doi.org/10.2307/3760234>

Negrón-Juárez, R. I., Holm, J. A., Marra, D. M., Rifai, S. W., Riley, W. J., Chambers, J. Q., ... Higuchi, N. (2018). Vulnerability of Amazon forests to storm-driven tree mortality. *Environmental Research Letters*, 13(5), 054021.

<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aabe9f>

Neumann, M., Mues, V., Moreno, A., Hasenauer, H., & Seidl, R. (2017). Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Global Change Biology*, 23(11), 4788–4797. <https://doi.org/10.1111/gcb.13724>

Nolet, P. (2016). *Coexistence et sylviculture de l'érable à sucre et du hêtre à grandes feuilles dans un contexte de changements globaux*. Thèse. Montréal (Québec, Canada), Université du Québec à Montréal, Doctorat en biologie. Retrieved from <https://archipel.uqam.ca/8879/1/D3067.pdf>

Nolet, P., & Béland, M. (2017). Long-term susceptibility of even- and uneven-aged Northern hardwood stands to partial windthrow. *Forests*, 8.

<https://doi.org/10.3390/f8040128>

Nolet, P., Delagrange, S., Bannon, K., Messier, C., & Kneeshaw, D. (2015). Liming has a limited effect on sugar maple–American beech dynamics compared with beech sapling elimination and canopy opening. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(10), 1376-1386.

Nolet, P., Doyon, F., & Messier, C. (2014). A new silvicultural approach to the management of uneven-aged Northern hardwoods: frequent low-intensity harvesting. *Forestry*, 87(1), 39–48. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpt044>

- Nolet, P., & Kneeshaw, D. (2018). Extreme events and subtle ecological effects: lessons from a long-term sugar maple–American beech comparison. *Ecosphere*, 9(7). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2336>
- Nolet, P., Kneeshaw, D., Messier, C., & Béland, M. (2018). Comparing the effects of even- and uneven-aged silviculture on ecological diversity and processes: A review. *Ecology and Evolution*, 8(2), 1217–1226. <https://doi.org/10.1002/ece3.3737>
- Nyland, R. D. (2003). Even- to uneven-aged: the challenges of conversion. *Forest Ecology and Management*, 172(2–3), 291–300. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00797-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00797-6)
- O’Hara, K. L., & Ramage, B. S. (2013). Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. *Forestry*, 86(4), 401–410. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpt012>
- Ogle, K., Barber, J. J., Barron-Gafford, G. A., Bentley, L. P., Young, J. M., Huxman, T. E., ... Tissue, D. T. (2015). Quantifying ecological memory in plant and ecosystem processes. *Ecology Letters*, 18(3), 221–235. <https://doi.org/10.1111/ele.12399>
- ONF. (2010). La plateforme Computree | Computree - Site officiel. Retrieved February 6, 2018, from http://computree.onf.fr/?page_id=31
- Orazio, C., Debets, R. C., Cantero, L. D. L. A., Casero, J. D., Recio, C. P., Bravo, F., ... & Paillassa, E. (2013). Arboretum and Demonstration Site Catalogue, REINFFORCE (REsource INFrastructures for Monitoring, Adapting and Protecting European Atlantic FORests under Changing Climate). IEFCEFIATLANTIC, Cestas, France. ISBN 978-2-9519296-1-9.

- Othmani, A., Piboule, A., Krebs, M., & Stolz, C. (2011). Towards automated and operational forest inventories with T-Lidar. *SilviLaser*, 1–9. Retrieved from <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00646403/>
- Padisak, J. (1992). Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Balaton, Hungary)-A dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanisms. *The Journal of Ecology*, 80(2), 217. <https://doi.org/10.2307/2261008>
- Peet, R. K., & Christensen, N. L. (1987). Competition and tree death. *BioScience*, 37(8), 586–595. <https://doi.org/10.2307/1310669>
- Peterson, G. D. (2002). Contagious disturbance, ecological memory, and the emergence of landscape pattern. *Ecosystems*, 5(4), 329–338. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0077-1>
- Phdersen, B. S. (1998). The role of stress in the mortality of Midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology*, 79(1), 79–93. <https://doi.org/10.2307/176866>
- Piazza-Morel, D. (2012). *Changement global : état de la notion dans les différents champs disciplinaires et plus spécifiquement en SHS : note de synthèse bibliographique*. Retrieved from <https://hal.inria.fr/hal-01139875/document>
- Pierzchała, M., Giguère, P., & Astrup, R. (2018). Mapping forests using an unmanned ground vehicle with 3D LiDAR and graph-SLAM. *Computers and Electronics in Agriculture*, 145, 217–225. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2017.12.034>
- Pluess, A.R. ; Augustin, S. ; Brang, P. (2016). Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation. Office fédéral de l'environnement

OFEV, Berne ; Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf ; Haupt, Berne, Stuttgart, Vienne, 455.

Prävälje, R. (2018). Major perturbations in the Earth's forest ecosystems. Possible implications for global warming. *Earth-Science Reviews*, 185, 544–571.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.06.010>

Pretzsch, H. (2021). Trees grow modulated by the ecological memory of their past growth. Consequences for monitoring, modelling, and silvicultural treatment. *Forest Ecology and Management*, 487, 118982.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118982>

Price, M. F. (2003). Panarchy: understanding transformations in human and natural systems. In *Biological Conservation*, 114. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(03\)00041-7](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(03)00041-7)

Puettmann, K. J., Coates, K. D., & Messier, C. (2009). A critique of silviculture: managing for complexity. In *Choice Reviews Online*, 46.
<https://doi.org/10.5860/choice.46-5609>

Puettmann, Klaus J., Wilson, S. M. G., Baker, S. C., Donoso, P. J., Drössler, L., Amente, G., ... Bauhus, J. (2015). Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management - What limits global adoption? *Forest Ecosystems*, 2, 1–16. <https://doi.org/10.1186/s40663-015-0031-x>

Reay, D., Sabine, C., Smith, P., & Hymus, G. (2007). Climate change 2007: spring-time for sinks. In *Nature*, 446. <https://doi.org/10.1038/446727a>

Roussel, J. R., Auty, D., Coops, N. C., Tompalski, P., Goodbody, T. R. H., Meador, A. S., ... Achim, A. (2020). lidR: An R package for analysis of Airborne Laser Scanning (ALS) data. *Remote Sensing of Environment*, 251.

<https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112061>

Roy, M. È., & Nolet, P. (2018). Early-stage of invasion by beech bark disease does not necessarily trigger American beech root sucker establishment in hardwood stands. *Biological Invasions*, 20(11), 3245–3254.

<https://doi.org/10.1007/s10530-018-1771-7>

Royer-Tardif, S., Delagrange, S., Nolet, P., & Rivest, D. (2017). Using macronutrient distributions within trees to define a branch diameter threshold for biomass harvest in sugar maple-Dominated stands. *Forests*, 8(2), 1–14.

<https://doi.org/10.3390/f8020041>

Schuck, A., Päivinen, R., Hytönen, T., & Pajari, B. (2002). Compilation of forestry terms and definitions. European Forest Institute Internal Report, (6), 48.

Retrieved from <http://www.efi.fi>

Soil Classification Working Group. (1998). The Canadian System of Soil Classification. 3rd ed. Agriculture and Agri-Food Canada Publication 1646. [Revised.]

Spies, T. A. (2004). Ecological concepts and diversity of old-growth forests. *Journal of Forestry*, 102(3), 14–21. <https://doi.org/10.1093/jof/102.3.14>

Sterl, A., Severijns, C., Dijkstra, H., Hazeleger, W., Oldenborgh, G. J. van, Broeke, M. van den, ... Velthoven, P. van. (2008). When can we expect extremely high surface temperatures? *Geophysical Research Letters*, 35(14).

<https://doi.org/10.1029/2008GL034071>

Stirling, E., Smernik, R. J., Macdonald, L. M., & Cavagnaro, T. R. (2019). Fire influences needle decomposition: tipping point in *Pinus radiata* carbon chemistry and soil nitrogen transformations. *Soil Biology and Biochemistry*, 135,

361–368. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.024>

- Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M. M. B., & Allen, S. K. (2013). Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility. *Climate Change 2013 the Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 9781107057, 1029–1136. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.024>
- Stokes, B J, Ashmore, C, Rawlins, C L, & Sirois, D L.(1989). Glossary of terms used in timber harvesting and forest engineering. Forest Service general technical report. United States. Retrieved from <https://www.osti.gov/scitech/biblio/5317158>
- R Core Team (2020). R: a language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. Retrieved from <https://www.r-project.org>
- Thurnher, C., Astrup, R., Sjølie, H. K., & Hasenauer, H. (2016). Comparison of mortality models for Norwegian tree species. *Austrian Journal of Forest Science*, 133(1), 63–86. Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/304996697>
- Trumbore, S., Brando, P., & Hartmann, H. (2015). Forest health and global change. *Science*, 349, 814–818. <https://doi.org/10.1126/science.aac6759>
- van Leeuwen, M., & Nieuwenhuis, M. (2010). Retrieval of forest structural parameters using LiDAR remote sensing. *European Journal of Forest Research*, 129, 749–770. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0381-4>
- Van Mantgem, P. J., Stephenson, N. L., Byrne, J. C., Daniels, L. D., Franklin, J. F., Fulé, P. Z., ... Veblen, T. T. (2009). Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science*, 323(5913), 521–524.

<https://doi.org/10.1126/science.1165000>

Varin, M., Dupuis, M., Bournival, P., & Fink, J. (2015). Acquisition de connaissances essentielles à l'aménagement intégré des ressources sur le territoire Kenauk en Outaouais. In *Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc. (CERFO). Rapport 2015-17*, 36.

Velodyne. (2016). *VLP-16 User's manual*. Retrieved from <https://velodynelidar.com/downloads/#manuals> first

Waring, R. H. (1987). Characteristics of trees predisposed to die. *BioScience*, *37*(8), 569–574. <https://doi.org/10.2307/1310667>

Westerling, A. L., Hidalgo, H. G., Cayan, D. R., & Swetnam, T. W. (2006). Warming and earlier spring increase Western U.S. forest wildfire activity. *Science*, *313*(5789), 940–943. <https://doi.org/10.1126/science.1128834>

Wyckoff, P. H., & Clark, J. S. (2000). Predicting tree mortality from diameter growth: a comparison of maximum likelihood and Bayesian approaches. *Canadian Journal of Forest Research*, *30*(1), 156–167. <https://doi.org/10.1139/x99-198>