

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

QUE RÉVÈLE LA CARTOGRAPHIE PAR LIDAR MOBILE SUR LA DYNAMIQUE SPATIALE DU HÊTRE?

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE EXTENSIONNÉE DE L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR

FRÉDÉRIC MOORE

MAI 2025

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES	ii
LISTE DES FIGURES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX	v
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	vi
RÉSUMÉ.....	vii
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 État des connaissances	2
1.2.1 La prolifération du hêtre à grandes feuilles.....	2
1.2.2 Sylviculture du hêtre et opérations envisagées.....	4
1.2.3 Influence de l'origine sexuelle et des méthodes mesure sur la régénération du hêtre.....	5
1.2.4 Utilisation du LiDAR mobile terrestre pour caractériser la régénération du hêtre	5
1.2.5 Comparaison des différentes applications du LiDAR en forêt	6
1.2.6 Applications du LiDAR mobile terrestre et limites actuelles	7
1.2.7 Intérêt de l'utilisation du LMT pour la caractérisation de la régénération du hêtre.....	7
1.3 Objectif de l'étude.....	8
CHAPITRE 2 AMERICAN BEECH SAPLING DOMINANCE: INSIGHTS FROM MOBILE LASER SCANNING STAND MAPPING	9
2.1 Introduction	11
2.2 Materials and methods	13
2.2.1 Study area	13
2.2.2 General approach and rationale	14
2.2.3 Experimental design and forest inventory.....	15
2.2.4 LiDAR data processing.....	15
2.2.5 Statistical analysis	21
2.2.6 Determining the scale of all analysis	22
2.2.7 Determining how to quantify mature beech basal area.....	22
2.3 Results	23
2.3.1 Overview	23
2.3.2 Scale effects on spatial relationships in beech regeneration	23
2.3.3 The effect of mature beech trees on beech saplings	25
2.3.4 The effect of canopy opening (total stand basal area) on beech saplings	30
2.4 Discussion.....	32

2.4.1	Relationship between beech sapling cover and mature beech trees.....	32
2.4.2	Relationship between beech saplings and canopy opening.....	33
2.4.3	The importance of scale to describe regeneration.....	34
2.4.4	Novelties, benefits and caveats.....	35
2.4.5	Sylviculture implications and possible solutions	36
2.5	Conclusion	37
CHAPITRE 3 CONCLUSION GÉNÉRALE		39
RÉFÉRENCES		44

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Location of the study area, Kenauk forest (7 sites) and Gagnon Lake (6 sites) (Quebec, Canada). The minimum distance between stands was at least 200 m.	14
Figure 2. Illustration of two 16 x 16 m pixels (used for the calculation of beech sapling cover and basal area variable) with their respective circular 30 m radius plots (used for the mature beech basal area variable). The concept remains the same for all other pixel and plot sizes.	21
Figure 3. Comparison of the average R^2 of the relationship between beech sapling cover index and beech basal area for each different radius at which beech basal area was calculated and at each different pixel at which beech sapling cover index was calculated, for all sites combined. Beech basal area considers all standing beech trees ($DBH \geq 15$ cm).	24
Figure 4. Comparison of the average R^2 of the relationship between beech sapling cover index and beech basal area for all beech stems identified ($DBH \geq 15$ cm) and mature beech stems ($DBH \geq 25$ cm), at each different pixel at which beech sapling cover index was calculated, for all sites combined. Beech basal area considers all standing beech trees.	25
Figure 5. Relationship between beech sapling cover index and mature beech basal area for each individual site. Beech sapling cover index was measured in a 16m pixel while mature beech basal area was calculated in a 30 m radius centered on the pixels. See the methods section 2.2.4.2 for details concerning the calculation of the beech sapling cover index. Mature beech basal area considers all standing dead and alive beech trees ($DBH \geq 15$ cm). The range of values of each axis varies among sites. Sites where the R^2 was significant ($p \leq 0.05$) are shown with an asterisk.	28
Figure 6. Relationship between beech sapling basal area and mature beech basal area for each individual site. Beech sapling basal area was measured in a 16m pixel while mature beech basal area was calculated in a 30 m radius centered on the pixels. See the methods section 2.2.4.3 for details concerning the calculation of the beech sapling basal area. Mature beech basal area considers all standing dead and alive beech trees ($DBH \geq 15$ cm). The range of values of each axis varies among sites. Sites where the R^2 was significant ($p \leq 0.05$) are shown with an asterisk.	30
Figure 7. Relationship between beech sapling cover index and stand basal area for each individual site. Beech sapling cover index was measured in a 16 m pixel while stand basal area was calculated in a 15 m radius centered on the pixels. See the methods section 2.2.4.2 for details concerning the calculation of the beech sapling cover index. Stand basal area considers all living trees ($DBH \geq 9$ cm). The range of values of each axis varies among sites. Sites where the R^2 was significant ($p \leq 0.05$) are shown with an asterisk.	32

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Description of all variables used in the linear regression analyses. Y: dependent variable; X: independent variable.....	20
Table 2. Characteristics of 11 stands scanned in Kenauk (sites 2, 4, 5, 6 and 13) forest and Gagnon Lake (sites 8, 9, 10, 11, 12 and 14) (Quebec, Canada). All data in this table was acquired and extracted via mobile LiDAR scanning. The values in parentheses are standard deviation of the mean.	23

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

DHP	Diamètre à hauteur de poitrine
LiDAR	Light detection and ranging
LMT	LiDAR mobile terrestre
LIA	LiDAR aérien
LTS	LiDAR terrestre statique
IDP	Index de densité de plantes
BBD	Beech bark disease
MLS	Mobile laser scanning
DBH	Diameter at breast height
BA	Basal area
ALB	Augmented LiDAR box
SLAM	Simultaneous localization and mapping
TIN	Triangulated irregular network

RÉSUMÉ

Depuis plusieurs décennies, la proportion de hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*) a augmenté dans les érablières, surtout dans la strate arbustive, où il peut nuire à la régénération d'autres espèces comme l'érable à sucre (*Acer saccharum*). Bien que cette dominance soit bien documentée, les mécanismes qui y sont sous-jacents restent mal compris. Tout de même, diverses études ont mis en évidence, en combinant des données extraites de parcelles fragmentées au sein de plusieurs peuplements, que les peuplements avec une plus grande densité de hêtres matures et une ouverture de la canopée plus élevée présentent une plus grande abondance de gaules de hêtres. Notre objectif était de mieux comprendre, à fine échelle, comment cette dominance se développe. Comme on suppose que les gaules de hêtre se développent principalement par drageonnement et qu'ils réagissent fortement à une augmentation de la disponibilité en lumière, nous nous attendions à ce que (1) le recouvrement en gaules de hêtre soit positivement lié à la surface terrière des hêtres matures et à l'ouverture du couvert, et que (2) que la relation entre les gaules de hêtre et l'ouverture du couvert soit renforcée par une surface terrière de hêtre plus élevée. Pour tester ces hypothèses, nous avons cartographié en 3D onze peuplements de 1 ha et développé une nouvelle méthode de caractérisation de la régénération à l'aide du LiDAR mobile, recensant 8 455 arbres et 30 498 gaules. Nous avons analysé ces relations à différentes échelles spatiales. Contrairement à nos attentes, nos résultats montrent peu ou pas de lien entre la densité de gaules de hêtre et l'ouverture du couvert, et une relation très variable avec la densité de hêtres matures selon le site. Nos résultats illustrent l'importance de l'échelle à laquelle décrire la régénération et semblent indiquer que la prolifération du hêtre est un phénomène inéluctable.

Mots clés :

Hêtre à grandes feuilles, LiDAR mobile, analyses spatiales, échelle, aménagement forestier, régénération

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

Depuis plusieurs décennies, un dépérissement de la santé (Horsley et al., 2002) ainsi qu'un déclin de la productivité (Nolet & Kneeshaw, 2018) de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), une espèce clé à grande valeur commerciale de la forêt tempérée nord-américaine, sont observés au sein des forêts québécoises (Duchesne et al., 2005). Ce dépérissement est aussi observé et répandu dans plusieurs autres juridictions tels les états du Michigan (Poulson & Platt, 1996), du Vermont (Hannah, 1999), de New York (Bohn & Nyland, 2003) et du New Hampshire (Bose et al., 2017). Durant cette même période et au travers de toutes ces régions, la proportion de hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) dans les érablières a augmenté significativement, surtout au niveau de la strate arbustive (Bose et al., 2017). Par exemple, seulement au Québec, Duchesne et al. (2005) ont déterminé que la proportion de gaules de hêtres au sein de placettes permanentes avait doublé sur une période de seulement 10 ans. De plus, Duchesne & Ouimet (2009) ont établi que le hêtre s'est considérablement répandu dans l'aire de répartition de l'érable à sucre au cours des 30 dernières années.

La prolifération du hêtre aux dépens de l'érable à sucre est problématique, du point de vue économique, car la valeur de l'érable à sucre est bien supérieure à celle du hêtre à grandes feuilles. L'érable à sucre est une essence commerciale prisée dans l'industrie du bois de sciage de qualité, générant en moyenne 65 \$/m³ (Cecil-Cockwell & Caspersen, 2015). De plus, l'érable à sucre permet de produire du sirop d'érable, qui a généré plus de 497 \$ millions de dollars en 2020 au Québec seulement et plus de 663 millions de dollars mondialement la même année (MAPAQ, 2020). La valeur commerciale du hêtre à grandes feuilles est bien inférieure à celle de l'érable à sucre et cette valeur est encore davantage diminuée par la maladie corticale du hêtre, qui limite la croissance et dégrade la qualité du bois des arbres infectés (Kasson & Livingston, 2012). D'un point de vue écologique, la maladie corticale (qui contribue aussi à la prolifération du hêtre en sous-étage) et la prolifération du hêtre conduisent à des changements de dynamique de régénération (Nyland et al., 2006), de biodiversité (Cale et al., 2017) de même que de structure et de composition des forêts (Duchesne et al., 2005).

Bose et al. (2017) identifient pas moins de huit facteurs différents pouvant contribuer à cette prolifération, dont sa grande tolérance à l'ombre, sa capacité à drageonner à la suite de blessures ainsi que sa grande

tolérance aux sols pauvres acidifiés. De plus, bien que la majorité des études qui se penchent sur la régénération du hêtre se concentrent sur l'impact des différentes perturbations affectant un peuplement (comme des coupes partielles), le hêtre domine tout de même la strate arbustive de certaines vieilles forêts n'ayant pas subi de perturbations récentes (Chokkalingam & White, 2001). Malgré le fait que plusieurs facteurs puissent contribuer à sa grande abondance, aucune étude à ce jour n'a pu déterminer avec certitude le facteur déclencheur de l'envahissement du hêtre dans les érablières de l'Amérique du Nord.

Bien que la dominance du hêtre dans la régénération ait fait l'objet de nombreuses études, les mécanismes précis par lesquels cette dominance se développe au sein d'un peuplement donné demeurent incertains et nous avons encore du mal à comprendre comment elle se développe au sein des peuplements, et si elle se propage ou s'étend aux peuplements voisins. Quantifier et étudier la régénération dans un inventaire forestier est une tâche complexe et très exigeante en termes de main-d'œuvre qui implique un haut degré d'incertitude. La méthode actuelle pour inventorier la régénération repose sur des zones d'échantillonnage fixes, consistant souvent en plusieurs microplacettes circulaires ou parfois rectangulaires où tous les individus d'une certaine taille sont échantillonnés (Méthot et al., 2014; US Forest Service, 2010). Ces placettes sont généralement sélectionnées à l'aide d'une méthode d'échantillonnage par transect de conditions spécifiques (Ménard et al., 2019) ou elles sont fixes dans leur position par rapport à un échantillonnage en grille du peuplement étudié (Rother et al., 2015). L'étude de la prolifération de la régénération du hêtre par microplacettes fragmentaires à l'intérieur ou entre les peuplements peut avoir limité notre compréhension des mécanismes agissant à différentes échelles au sein des peuplements.

1.2 État des connaissances

1.2.1 La prolifération du hêtre à grandes feuilles

Le phénomène de la prolifération du hêtre est observé depuis plusieurs décennies au travers de plusieurs états américains et provinces canadiennes où l'on retrouve cette espèce, tels le Québec (Roy & Nolet, 2018) et le Michigan (Poulson & Platt, 1996). De nombreuses études se sont penchées sur les causes de

ce phénomène et ont proposé plusieurs facteurs pouvant contribuer à cette prolifération. La meilleure tolérance du hêtre à grandes feuilles aux sols acides et aux pauvres conditions de croissance est un facteur suggéré par diverses études (Duchesne & Ouimet, 2009; Kobe et al., 2002). La capacité du hêtre à croître en sous-étage des peuplements grâce à sa grande tolérance à l'ombre (Canham et al., 1988) est un autre facteur potentiel. Certaines études pointent plutôt vers la capacité du hêtre à se reproduire par drageonnement suite à des blessures, ce qui peut être causé par les opérations forestières (Houston, 2001). Beaudet et al. (2007), quant à eux, ont établi que les tiges provenant de la reproduction par drageonnement sont plus vigoureuses que les tiges provenant de la régénération sexuelle et qu'une forte proportion de ces drageons pourrait expliquer la dominance du hêtre en sous-étage comparativement à l'érable. La création d'ouvertures dans la canopée forestière par différentes perturbations comme les coupes partielles consiste en un autre facteur potentiel de la prolifération du hêtre (Bose et al., 2017; Nolet et al., 2008). Quelques articles mentionnent aussi la possibilité que la maladie corticale du hêtre influence son installation dans la strate arbustive en créant des trouées et en favorisant la reproduction par drageons, mais ce concept est cependant remis en question (Roy & Nolet, 2018). Finalement, un autre facteur pouvant expliquer ce phénomène est l'herbivorie sélective, notamment chez les ongulés, qui préfèrent consommer les semis d'érables à sucre et de bouleaux jaunes comparativement aux semis de hêtre à grandes feuilles (Bose et al., 2018; Rossell et al., 2007).

La prolifération du hêtre dans les peuplements forestiers, ainsi que sa faible vigueur anticipée en raison de la maladie corticale du hêtre, entraînent donc des conséquences qui affectent les différentes composantes de la forêt. La création d'un couvert dense de semis et de gaules de hêtre inhibe la régénération des autres essences forestières comme l'érable à sucre, menant à une transition dans la composition des peuplements forestiers affectés (Duchesne et al., 2005). La proportion démesurée de gaules de hêtres au sein d'un peuplement vient aussi perturber la distribution des essences forestières par classe de diamètre à hauteur de poitrine (DHP), modifiant la structure des peuplements. Plusieurs études se sont déjà penchées sur la relation entre, d'une part, l'abondance des gaules de hêtres et, d'autre part, l'ouverture du peuplement (Bose et al., 2018; Canham et al., 1988; Nolet et al., 2008) et l'abondance des tiges matures de hêtres (Bohn & Nyland, 2003). Toutes ces études mènent à des conclusions à l'échelle du peuplement. Or, ces relations sont basées sur un échantillonnage partiel de peuplements et reflètent des différences inter-peuplements. Nous avons voulu vérifier si ces relations étaient également observées à l'intérieur même des peuplements (intra-peuplement). À notre connaissance, aucune étude à ce jour n'a

tenté de mesurer et d'étudier cette problématique à l'échelle du peuplement, en échantillonnant le peuplement entier.

1.2.2 Sylviculture du hêtre et opérations envisagées

Différents traitements sylvicoles ont été proposés et mis en œuvre pour contrôler la dominance du hêtre dans la strate arbustive des forêts tempérées nord-américaines et favoriser la régénération d'essences de plus grande valeur commerciale, telles que l'érable à sucre et le bouleau jaune. Cependant, ces interventions ont généralement donné des résultats mitigés. Bédard et al. (2022) ont réussi à favoriser l'établissement du bouleau jaune dans des enclos protégés des cervidés en augmentant la luminosité du sous-étage par une coupe partielle, en scarifiant le sol et en éliminant les gaules de hêtre déjà établies. Toutefois, à l'extérieur de ces enclos, le broutage préférentiel des cervidés a maintenu la dominance du hêtre dans la strate arbustive, et l'érable à sucre ne s'est pas bien régénéré malgré une abondance de semenciers (Bédard et al., 2022).

L'augmentation de l'intensité des coupes partielles a également été envisagée comme une solution possible. Cependant, dans les peuplements où la régénération est modérément à totalement dominée par le hêtre, la coupe de jardinage et les autres formes de récolte partielle ne constituent pas une alternative viable, car elles tendent à favoriser la croissance des gaules de hêtre, indépendamment de l'intensité de la coupe (Leduc et al., 2024a). De nombreuses études indiquent que la régénération du hêtre est stimulée par les perturbations partielles de la canopée, tandis que celle de l'érable est favorisée par des perturbations plus sévères (Nolet et al., 2008). Dans ce contexte, la coupe à blanc représenterait une option potentielle pour inverser la dominance du hêtre, en particulier si les gaules sont éliminées lors de la récolte (Nolet et al., 2015). Toutefois, son application à grande échelle demeure limitée en raison de sa faible acceptabilité sociale et de ses impacts écologiques (Barrette et al., 2024; Nolet et al., 2018). Une autre stratégie consiste à éliminer complètement les gaules de hêtre afin de promouvoir la régénération de l'érable à sucre. Néanmoins, cette approche est coûteuse, son efficacité incertaine, et elle pourrait nécessiter des interventions répétées à chaque cycle de rotation forestière.

L'utilisation d'herbicides a également été testée comme moyen de lutte contre la dominance du hêtre en sous-étage. Cependant, après un suivi de huit ans, la densité des gaules de hêtre dans les peuplements

traités était similaire à celle des peuplements témoins (Fajvan et al., 2019). La résistance aux herbicides a permis aux gaules de hêtre de rester compétitives à long terme, entraînant le maintien de leur dominance dans le sous-bois malgré l'application de ces traitements (Fajvan et al., 2019). Par ailleurs, l'utilisation de pesticides en foresterie n'est pas permise au Québec. Dans l'ensemble, les connaissances actuelles suggèrent que seules des perturbations sévères, telles que des coupes totales, pourraient limiter efficacement la dominance du hêtre en sous-bois et favoriser la régénération de l'érable (Nolet et al., 2008).

1.2.3 Influence de l'origine sexuelle et des méthodes mesure sur la régénération du hêtre

La relation entre l'origine (sexuée ou asexuée) des gaules de hêtre et leur distribution reste peu étudiée. Si certaines recherches s'attardent à inventorier l'ensemble des arbres sur de vastes superficies afin d'analyser les variables d'un peuplement, un effort similaire est rarement consacré à la régénération et aux gaules. La collecte de données précises sur la régénération représente un défi méthodologique, car l'ampleur des mesures nécessaires est difficile à justifier dans le cadre des méthodes traditionnelles basées sur des relevés en parcelles. La plupart des études sur la régénération des gaules reposent sur l'échantillonnage de petites parcelles (rayon de 1 à 2 m) au sein d'un peuplement, à partir desquelles des conclusions sont tirées quant à leur croissance et leur survie (Bédard et al., 2022; Bose et al., 2023). À notre connaissance, aucune étude n'a encore établi un lien entre la régénération des gaules et l'abondance et la distribution des arbres matures à l'échelle d'un peuplement entier.

1.2.4 Utilisation du LiDAR mobile terrestre pour caractériser la régénération du hêtre

Les études sur la prolifération du hêtre reposent généralement sur un échantillonnage partiel, utilisant des placettes de dimensions variables réparties dans plusieurs peuplements. Pour notre projet, nous adoptons une approche différente afin de caractériser avec précision, à l'échelle d'un peuplement, le nombre, la proportion et la distribution des gaules de hêtre. Cette caractérisation sera réalisée grâce à l'utilisation du LiDAR mobile terrestre (LMT). Le LiDAR (Light detection and ranging) est une technologie permettant de mesurer avec précision la position des objets en trois dimensions (x, y, z) (Vierling et al., 2008). Il fonctionne en émettant des impulsions lasers qui se réfléchissent sur les surfaces et en calculant

leur position à partir de la distance et de la vitesse du signal réfléchi. Cette technique permet de générer un nuage de points dense et détaillé, rendant possible la caractérisation d'environnements complexes.

1.2.5 Comparaison des différentes applications du LiDAR en forêt

Le LiDAR peut être utilisé de manière aérienne (LIA) ou terrestre (LTS/LMT). Le LIA, généralement embarqué à bord d'un avion, permet d'obtenir des données sur de vastes superficies. Il est notamment efficace pour mesurer la hauteur des arbres et la structure de la canopée (Lefsky et al., 2002; K. Lim et al., 2003) de même que pour évaluer la biodiversité forestière et la structure des habitats (Simonson et al., 2014). Toutefois, il est plus adapté à une caractérisation générale des peuplements sur une grande superficie qu'à une description détaillée de leur structure interne. Le LIA est aussi de plus en plus utilisé de nos jours à l'aide de drones contrôlés à distance (Anderson & Gaston, 2013) afin de mesurer des données forestières plus spécifiques comme le niveau de profondeur et de couverture de la neige (J. Donager et al., 2021) ou même de tenter de quantifier la densité de végétation du sous-bois (Campbell et al., 2018). Cependant, cette approche présente des défis, notamment la superficie limitée couverte par le LiDAR et la complexité du vol et de la caractérisation en forêt dense (Sankey et al., 2017).

Le LiDAR terrestre peut être statique (LTS) ou mobile (LMT). Il permet de mesurer des paramètres précis tels que la position et le diamètre des tiges, la hauteur des arbres et la densité des peuplements (Hopkinson et al., 2004). En général, alors que le LiDAR aérien permet de caractériser de très grands espaces, le LiDAR terrestre permet plutôt de caractériser des plus petites surfaces, mais avec une plus grande précision. Cependant, le LTS souffre d'un effet d'occlusion dû à son immobilité, limitant sa capacité à capturer la structure complète d'un peuplement (Bauwens et al., 2016). Le LMT, en revanche, réduit cet effet grâce à des scans multiples sous différents angles, améliorant ainsi la précision des mesures de la structure forestière et du DHP (Bauwens et al., 2016; J. J. Donager et al., 2021). Plusieurs études arrivent à la conclusion que la technologie du LMT est précise et permet l'acquisition de données facilement, tout en suggérant de continuer d'explorer cette technologie, d'étendre son champ d'utilisation et de raffiner les techniques d'analyse des données (J. J. Donager et al., 2021; Marselis et al., 2016).

1.2.6 Applications du LiDAR mobile terrestre et limites actuelles

La technologie du LMT est utilisée avec succès dans plusieurs études et domaines variés. Il est parfois utilisé en milieu urbain, souvent fixé à un véhicule en mouvement permettant la capture rapide de données sur une grande superficie. Par exemple, le LMT a été utilisé pour surveiller le risque de chutes de pierres le long de corridors de transports (Lato et al., 2009) de même que pour évaluer la précision de la collection rapide de données topographiques des plages au long de la côte (S. Lim et al., 2013; Spore & Brodie, 2017). Une autre étude en environnement similaire utilisant le LMT a démontré qu'il s'agit d'une technique très adaptée pour mesurer avec précision les variations d'humidité de surface des plages de sable (Jin et al., 2020).

Son utilisation en milieu forestier est plus récente et s'est concentrée principalement sur la détection des troncs d'arbres et l'estimation du DHP (Chen et al., 2019; Liang et al., 2018; Marselis et al., 2016; Pierzchała et al., 2018), de même que la comparaison de la performance entre différents types de LiDAR dans ces calculs (Bauwens et al., 2016; Bienert et al., 2018; Cabo et al., 2018; Oveland et al., 2018). Les performances de détection des troncs varient entre 80 % et 100 %, tandis que l'estimation du DHP atteint une précision de 1 à 5 cm. Toutefois, ces études ont été menées dans des forêts homogènes, avec peu de régénération et un sous-bois clairsemé, limitant leur applicabilité à des peuplements plus complexes. La surface terrière d'une forêt plus complexe a déjà été correctement identifiée à 96,5 %, en période de feuillage (Kuželka et al., 2022). Cependant, les parcelles de cette étude étaient seulement de 1000 m² et les gaules de moins de 4 cm ne furent pas identifiées dans les nuages de points.

1.2.7 Intérêt de l'utilisation du LMT pour la caractérisation de la régénération du hêtre

Peu d'études ont utilisé le LMT pour caractériser la strate arbustive, et encore moins pour analyser spécifiquement la régénération du hêtre. Une étude a caractérisé les structures de la végétation du sous-étage de forêts de hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) en utilisant un LTS grâce à un index de densité de plantes (IDP) (Puletti et al., 2021). Willim et al. (2019) ont proposé une nouvelle mesure permettant de quantifier la complexité structurelle de la végétation du sous-bois, soit un indice de complexité de sous-bois calculé à l'aide d'un LTS dans des forêts dominées par le hêtre commun. Leurs résultats indiquent que la régénération est un facteur qui influence fortement l'indice de complexité (Willim et al., 2019). Le calcul d'un IDP à l'aide d'un LMT a été effectué pour caractériser la structure de la végétation de sous-bois dans

une étude portant sur la niche écologique de la gélinotte des bois (*Tetrastes bonasia*) (Galluzzi et al., 2022). Cependant, l'utilisation du LMT pour caractériser de grandes superficies forestières, incluant la régénération, reste encore limitée.

Notre étude contribuera à combler cette lacune en exploitant les capacités du LMT pour une caractérisation détaillée de la strate arbustive, des tiges matures et de l'ouverture du peuplement. Cette approche permettra d'améliorer notre compréhension des processus écologiques influençant la prolifération du hêtre et d'affiner les méthodes de collecte et d'analyse des données en forêt.

1.3 Objectif de l'étude

Bien que la dominance du hêtre dans le sous-étage ait été étudiée depuis longtemps et documentée sous divers angles, les mécanismes par lesquels cette dominance se développe au sein des peuplements individuels restent flous. À l'échelle du paysage, on a observé que les peuplements plus ouverts, en particulier ceux contenant des hêtres matures, sont plus susceptibles de développer un couvert dense de jeunes gaules de hêtres. Cependant, il reste incertain si ces relations se vérifient à des échelles spatiales plus fines au sein des peuplements. Comprendre ces relations est essentiel pour orienter les pratiques sylvicoles tentant de remédier à la problématique amenée par la prolifération du hêtre.

Dans cette étude, notre objectif principal était de mieux comprendre comment la dominance du hêtre dans le sous-étage forestier se développe à différentes échelles et de créer une méthode basée sur le LMT pour quantifier la régénération. En utilisant le LiDAR mobile terrestre, nous avons développé des algorithmes qui nous ont permis de cartographier le couvert des gaules, la densité des gaules et le nombre de gaules sur des hectares entiers de forêts complexes à sous-étage dense. Comme on suppose que les gaules de hêtre se développent principalement par drageonnement et qu'elles réagissent fortement à une augmentation de la disponibilité en lumière, nous nous attendions à ce que (1) le recouvrement en gaules de hêtre soit positivement lié à la surface terrière des hêtres matures et à l'ouverture du couvert, et (2) que la relation entre le recouvrement en gaules de hêtre et l'ouverture du couvert soit renforcée par une surface terrière de hêtre plus élevée. Ces attentes sont cohérentes avec ce qui a été observé à plus grande échelle.

CHAPITRE 2
AMERICAN BEECH SAPLING DOMINANCE: INSIGHTS FROM MOBILE LASER SCANNING STAND
MAPPING

Authors

Frédéric Moore¹, Pascal Rochon¹, Angélique Dupuch¹, Philippe Nolet¹

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

Abstract

For several decades, the proportion of American beech (*Fagus grandifolia*) has increased in sugar maple (*Acer saccharum*) stands, particularly in the understory, where it can hinder the regeneration of other species. Although this dominance is well documented, the underlying mechanisms by which it develops remain poorly understood. We aimed to determine whether the spatial relationships between beech saplings, mature beech trees, and canopy openness, previously observed among stands using discontinuous plot-based sampling, also applies within stands using continuous sampling of full stands. Our objective was to better understand how this dominance develops at fine spatial scales. Because beech saplings are assumed to develop mainly through root suckering and that they respond strongly to increased light availability, we expected that (1) beech sapling cover would be positively related to mature beech basal area and canopy openness, and (2) the relationship between beech sapling cover and canopy openness would be strengthened by higher beech basal area. These expectations are consistent with what has been observed at larger scales. To test our hypotheses, we created 3D-maps of 11 1-ha stands using mobile laser scanning (MLS) technology and developed a new method for analyzing regeneration which allowed us to map a total of 8455 trees and 30 498 saplings and to investigate the relationship between beech saplings and mature beech trees as well as canopy openness at various spatial scales. Contrary to our expectations, we found very little to no effect between beech saplings and canopy openness, and a highly variable relationship with mature beech trees depending on the site. Our findings also underscore the importance of spatial scale in regeneration studies and suggest that the phenomenon of beech proliferation is likely ineluctable, as it was observed across all stands and appears to be driven by multiple mechanisms and factors.

Key words: American beech, mobile LiDAR, spatial analysis, scale, forest management, regeneration.

2.1 Introduction

For several decades, the proportion of American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh) in northeastern temperate forests has increased significantly, particularly in the understory (Bose et al., 2017). For example, Duchesne et al. (2005) determined that the proportion of beech saplings within permanent plots had doubled over a period of just 10 years in Quebec while Bose et al. (2017) established that beech-dominated stands occupied 27,4% of all northeastern USA forest area, an approximate 5% increase over the past 16 years. During this same period, a decline in health (Horsley et al., 2002) as well as a decrease in the productivity (Nolet & Kneeshaw, 2018) of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), a key species with high commercial value, has been observed in northeastern North American temperate forests, particularly in Quebec (Duchesne et al., 2005).

The proliferation and expansion of beech at the expense of sugar maple is problematic from an economic standpoint, as the commercial value of sugar maple is significantly higher than that of American beech. The commercial value of American beech is also further diminished by beech bark disease (BBD), which limits the growth and degrades wood quality of infected trees (Kasson & Livingston, 2012). Beech proliferation in combination with BBD is also problematic from an ecological perspective as they lead to changes in regeneration dynamics (Nyland et al., 2006), in biodiversity (Cale et al., 2017), as well as changes in the structure and composition of forests (Duchesne et al., 2005). These transformations underscore the multifaceted challenges posed by the increasing dominance of American beech in northeastern temperate forests.

Multiple factors contributing to beech dominance in the understory have been previously identified. American beech's greater tolerance to acidic soils and poor growing conditions is a factor suggested by various studies (Duchesne & Ouimet, 2009; Kobe et al., 2002). Another potential factor is beech's greater ability to grow in the understory of stands due to its high shade tolerance (Canham et al., 1988). Following its establishment in deeply shaded understories, the creation of openings in the forest canopy through various disturbances such as partial cutting can lead to the proliferation of beech (Bose et al., 2017; Nolet et al., 2008). Beech can reproduce rapidly through root suckering following injuries, which can be caused by logging machinery (Houston, 2001). Beaudet et al. (2007) found that shoots originating from root suckering are more vigorous than those originating from sexual reproduction and that a high proportion

of these suckers could explain the dominance of beech in the understory over maple. Some studies also mention the possibility that beech bark disease influences its establishment in the understory by creating gaps and promoting reproduction through suckering, although this idea is questioned (Roy & Nolet, 2018). Finally, another potential factor is selective herbivory, particularly by ungulates, which prefer to consume sugar maple and yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton.) seedlings over American beech seedlings (Bose et al., 2018; Rossell et al., 2007).

In short, the dominance of beech in the understory has long been documented and studied from various perspectives. Yet, the specific mechanisms by which this dominance develops within a given stand remain unclear. At the landscape level, it has been observed that more open stands, especially those containing mature beech trees, are more likely to develop a dense layer of beech saplings (Nolet et al., 2015). These relationships have been determined using standard forest sampling methods, which rely on separate, non-contiguous plots across multiple stands. However, it is uncertain whether these relationships hold true at finer spatial scales within stands, i.e., we do not know whether beech dominance within a stand is spatially related with canopy gaps, and/or mature beech density. Here, we aimed to determine whether the spatial relationships between beech saplings, mature beech trees, and canopy openness, previously observed among stands using discontinuous plot-based sampling, also applies within stands using continuous sampling of full stands. Understanding these relationships is crucial for informing silvicultural practices.

In this study, our main objective was to better understand at a fine scale how beech dominance develops in the understory within sugar maple-dominated stands and to address scale-related research questions concerning spatial relationships between beech saplings, mature beech trees, and canopy openness. Because beech saplings are assumed to develop mainly through root suckering and that they respond strongly to increased light availability, we expected that (1) beech sapling cover would be positively related to mature beech basal area and canopy openness, and (2) the relationship between beech sapling cover and canopy openness would be strengthened by higher beech basal area. These expectations are consistent with what has been observed at larger scales. To test our hypotheses, we created 3D-maps of eleven (11) 1-ha stands using mobile laser scanning (MLS) technology which allowed us to map a total of 8455 trees and 30 498 saplings and to investigate the relationship between beech saplings and mature beech trees as well as canopy openness at various spatial scales.

2.2 Materials and methods

2.2.1 Study area

The study took place in two separate clusters within the Outaouais region (Quebec, Canada). Half of the sites (5 out of 11) were located northeast of Duhamel, close to Gagnon Lake (46°06'36"N, 75°08'55"W), which is in the western sugar maple – yellow birch bioclimatic region (Morneau, 2021). The mean annual temperature is 4.5 °C and the mean annual precipitation is 1091.1mm (with 201.4mm as snow precipitation). The average number of degree-days above 0°C was 2804 in between 1981 and 2010 (Environnement Canada, 2024). The study area's surface geology primarily consists of thin to moderately thin glacial till, predominantly made up of metamorphic rocks like gneiss. This terrain is characterized by numerous hills, with elevations generally below 350 m above sea level (a.s.l.) (Robitaille & Saucier, 1998). Overlaying the parent material is a layer of sandy Dystric Brunisols (USDA classification: Typic Dystrochrepts) (Soil Landscapes of Canada Working Group, 2010). The forest canopy is dominated by sugar maple in association with American beech, yellow birch, American bass-wood (*Tilia americana* L.), ironwood or American hop-hornbeam (*Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch), eastern hemlock (*Tsuga canadensis* (L.) Carrière), and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.)

The other half of the sites are in the Kenauk forest (45°48'05"N, 74°49'44"W), a private forest territory that spans 265 km². This area belongs to two bioclimatic domains: sugar maple-American basswood and sugar maple-yellow birch (Morneau, 2021). The mean annual temperature is 4.8 °C and the mean annual precipitation is 985.5mm (with 178.1mm as snow precipitation). The average number of degree-days above 0°C was 2888 in between 1981 and 2010 (Environnement Canada, 2024). The forest canopy varies but is generally dominated by sugar maple, yellow birch, American beech, American basswood, red oak (*Quercus rubra* L.), ironwood, and balsam fir. The terrain features diverse elevations, including hills and valleys, with altitudes ranging from 200 to 300 m. In this area, the predominant soils are well-drained Dystric Brunisols with moder-type humus and a loamy texture formed primarily on glacial till deposits consisting mainly of gneiss, quartzite, and granite (Soil Landscapes of Canada Working Group, 2010).



Figure 1. Location of the study area, Kenauk forest (7 sites) and Gagnon Lake (6 sites) (Quebec, Canada). The minimum distance between stands was at least 200 m.

2.2.2 General approach and rationale

To test our hypothesis, we needed to develop an improved method for quantifying regeneration, enabling us to examine beech dominance in the understory distinctly from traditional field inventory methods such as fragmentary microplots used in previous research. Quantifying and studying regeneration into a forest inventory, both at large and fine scale, is a challenging task that involves a high degree of uncertainty while being very labor-intensive. By using MLS to collect data points, and by developing custom algorithms to process them, we were able to map the sapling cover, the sapling density and the sapling count of whole hectares of dense understory forests while also creating a full 3D-map database where all tree stems (diameter at breast height, $DBH \geq 9$ cm) were identified and geolocated with their respective DBH and basal area (BA) calculated. This amount of regeneration data would be impossible to gather on the field with traditional sampling methods given the amount of time and effort needed to measure all these saplings. The LiDAR data also permitted us to conduct statistical analysis of all our variables at different scales. We were able to measure beech sapling cover within pixels of varying sizes (ranging from 2 x 2 m to 16 x 16 m) and the basal area of beech within plots of varying radii (10, 20 and 30 m) centered around

those pixels. These plot sizes represented the largest possible subdivisions that allowed us to retain a sufficient number of replicates within stands (≤ 31) and to run statistical analyses with enough statistical power. All variables require a varying amount of data processing to be extracted from the raw LiDAR data, which is elaborated on later in section 2.2.4. To our knowledge, this study is the first to use MLS to quantify forest regeneration in this manner, offering a novel perspective for ecological research.

2.2.3 Experimental design and forest inventory

This study was conducted across 11 forest sites. At each site, 1-ha plots were established using high-precision geode GPS to define four corners. Paths approximately 7 m apart were cleared to facilitate LiDAR scanning and minimize data loss caused by occlusion from trees or saplings. All beech trees ($\text{DBH} \geq 15$ cm) and dead trees ($\text{DBH} \geq 9$ cm) within the plots were marked with flags. The 15 cm DBH threshold for beech trees, rather than the conventional 9 cm limit used to calculate BA, was selected to focus on mature individuals more likely to have influenced the sapling layer compared to younger trees and to limit the number of trees that required field identification. Observation points were created every seven m along these paths, totaling 180 to 200 points per plot, where panoramic 360° photos were taken to aid in identifying flagged trees in the LiDAR point cloud. At each observation point, visual estimates of beech sapling cover were recorded within a 4 m radius, using 5% increments.

LiDAR scanning was performed using a VLP-16 (PUCK™ by Velodyne) sensor mounted on a backpack above the user's head to avoid blocking the laser beam. A synchronized voice recording was used to mark observation points along the scanned paths by matching timestamps with LiDAR recordings. The total distance scanned at each site ranged from 1500 to 1800 m.

2.2.4 LiDAR data processing

The initial LiDAR data is unstructured and consists of a series of spatially disorganized frames (a frame being a picture of points at a given time). Data acquisition began with the Velodyne LiDAR system recording raw data in a pcap file format, which was stored on a mobile tablet. This pcap file was subsequently converted into a point cloud file (referred to as an oseg file) using the Augmented LiDAR Box (ALB) software

developed by Outisght®. To transform the individual frames contained in the osef file into a cohesive 3D point cloud, facilitating the identification of geometric features, we utilized the Simultaneous Localization and Mapping (SLAM) solution developed by Outisght®. The SLAM algorithm also enabled the reconstruction of the spatial trajectory followed by the LiDAR sensor during field sampling. This reconstructed trajectory was later employed to map the observation points and panoramic photo locations.

The LiDAR data processing workflow aimed to derive the following variables: the total basal area (living and dead), the basal area in mature beeches (living and dead), the basal area in beech saplings and the cover created by beech saplings. The steps involved in deriving these variables from the point cloud included both general procedures applicable to all variables and specific methods tailored to individual variables. Additionally, these variables were calculated across multiple spatial scales. For example, basal area calculations were performed for any given location within the stands and at resolutions such as 2 m, 4 m, and 16 m. Most of the LiDAR data processing was conducted using custom Python scripts that were either developed or adapted specifically for this study. These scripts are available upon request to facilitate reproducibility and further research.

2.2.4.1 Tree segmentation

Segmentation is the creation of objects within the original point cloud, as points are not objects initially. Tree segmentation primarily involved isolating individual tree trunks from other objects within the point clouds, such as branches and leaves. To facilitate this process, we retained only a vertical slice of the point cloud between 0.75 m and 1.75 m above the ground. As conventional cleaning methods did not meet our specific requirements, we developed a customized cleaning approach termed "clean by columns." In this method, the point cloud was first divided into 2 cm-wide vertical columns. These columns were further subdivided into $2 \times 2 \times 2$ cm voxels. Columns were excluded if they did not satisfy specific criteria based on their constituent voxels. To be retained, a column needed to meet the following conditions. First, the column height, measured as the distance between the two furthest voxels containing at least one point, had to be at least 80 cm. Second, at least 10 out of the 50 voxels comprising the column needed to contain at least one point. The "clean by columns" procedure was especially critical due to the presence of dense shrub and sapling layers within the studied stands. Following this cleaning process, a density-based spatial

clustering algorithm (DBSCAN, implemented via the scikit-learn library) applied to the cleaned point cloud to group points into discrete objects (Ester et al., 1996). Some of these objects were clearly identifiable as mature trees or saplings, while others exhibited less distinct forms.

Each object (except saplings, addressed in section 2.2.4.3) was visually inspected within the point cloud to confirm its classification as a tree. In cases where an object contained multiple trees, it was manually subdivided into the correct number of trees using an in-house Python application developed with PyVista (Sullivan & Kaszynski, 2019). The DBH of each tree was then estimated using an algorithm that uses the raw data of the LiDAR sensor that avoids the noise produced during the SLAM process (Nolet & Rochon, 2022). This algorithm allows a very precise estimation of field DBH, even for small stems.

2.2.4.2 Sapling cover index (and specifically beech sapling cover index)

To calculate the sapling cover of the stand, we started by removing the identified tree trunks ($\text{DBH} \geq 9 \text{ cm}$) in the point cloud, leaving sapling trunks along with branches and leaves. To account for the majority of sapling leaf cover, we retained a vertical slice of the point cloud between 0.75 m and 3 m above the ground. Using the same 2 cm column and voxel approach described previously, we calculated a sapling cover index for the stand. Each column measured 2.25 m in height, consisting of 113 2 cm voxels. Each voxel was assigned a score of 1 if it contained at least one point from the point cloud. A column's total score was then calculated as the sum of its voxel scores, yielding values between 0 and 113. This final dataset, representing column scores, was rasterized in QGIS to generate a localized sapling cover index across the stand. This process associated the number of occupied voxels within a column with the density of saplings in that area. To calculate the beech sapling cover index, a similar raster was generated to represent the percentage of beech saplings across the stand. The beech percentage raster was created using the localized observation points, within 3.5 m-radius plots, each associated with a percentage of beech saplings recorded by the same observer. A Triangulated Irregular Network (TIN) interpolation was applied to these percentages to produce a raster in which each 2 cm column was assigned a value between 0 and 100. The total sapling cover raster (values between 0 and 113) was then multiplied by the beech percentage raster (values between 0 and 100), resulting in a beech sapling cover index raster with values ranging from 0 to 1130.

2.2.4.3 Sapling basal area (and specifically beech sapling basal area)

To corroborate the beech sapling cover index (a non-conventional measure), we also calculated the basal area of (beech) saplings within the stand. We first identified all the sapling trunks ($0.5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 9 \text{ cm}$) detected in our tree segmentation. We knew from prior experience and from published studies (Kuželka et al., 2022) that small saplings ($0.5 \text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 2 \text{ cm}$) were harder to segment than trees from the point cloud. A first reason for that is that the studied stands had dense shrub layers and foliage, which limited the penetration and accuracy of LiDAR beams in capturing small trunks. A second reason is that the clean by column treatment may fail to detect small DBH saplings and crooked saplings. To further assess segmentation accuracy, we manually identified all visible stems (trees and saplings) within the point cloud of a single site, yielding a total of 3,250 individuals. The segmentation algorithm detected 2,955 stems, including 1,449 saplings, corresponding to an accuracy of 91%.

Furthermore, DBH estimation for saplings may not be as precise as for trees since the arcs (used in DBH estimation) contain a lower number of points (typically one to three), leading to less precise DBH estimates. To address this issue, all detected saplings with a calculated DBH below 2.01 cm were assigned a standardized DBH of 2 cm. Using this adjustment, the basal area of all identified saplings was computed. This basal area dataset was then combined with the beech percentage raster to derive the beech sapling basal area for the entire stand.

2.2.4.4 Beech and dead tree identification and verification

To identify mature beech trees and dead trees within the stand, a manual point picking was conducted within the point cloud. This process involved integrating the spatial trajectory followed by the LiDAR sensor during field sampling, field observation points, and panoramic photographs taken during sampling along this trajectory. Flagged trees in the photographs were manually located within the point cloud, and their coordinates were identified using the CloudCompare software. To evaluate the accuracy of our tree detection algorithm, we compared the number of American beech trees identified in the point clouds with those recorded during field sampling in 5 sites. The algorithm detected 626 beech trees with $\text{DBH} \geq 15 \text{ cm}$, representing 97% of all stems and 98% of the total basal area, relative to the 645 stems measured in the

field. Most of the undetected individuals were small-diameter trees growing at steep angles to the ground, a known limitation of our segmentation approach. These missing stems were subsequently verified and manually added to the database. The tree segmentation process generated various classifications of segmented trees, many of which required manual verification to ensure no mature trees were overlooked by the algorithm. A common issue involved mature trees being misclassified as large clusters of connected points, labeled by the algorithm as "bushes." All DBH estimates for mature trees were manually reviewed to identify and correct substantial calculation errors. Additionally, all classifications of segmented trees were manually verified to prevent data loss of mature trees.

2.2.4.5 Scales and variables

Given the extensive scale of the collected field data (a fully sampled hectare for each site), we aimed to analyze the data across multiple spatial scales to investigate the relationships between beech saplings, mature beech trees, and canopy openness, and at which scale these relationships occurred. Each site was divided into localized square pixels, with sizes ranging from 2×2 m to 16×16 m in 2 m increments. Various variables were averaged within these pixels to capture localized patterns. Additionally, some of these variables were calculated within circular radii plots centered on these pixels, with radii ranging from 5 m to 30 m, varying in steps depending on the variable. The variables analyzed in those plots included basal area measurements for different species and their conditions, such as beech trees, beech trees over 25 cm in DBH, and all trees, as well as their living, dead, or combined states. This multiscale approach allowed us to compare localized and broader spatial patterns and investigate their influence on sapling cover and other stand-level characteristics. Table 1 and Figure 2 below summarize the variables and their associated scales.

Table 1. Description of all variables used in the linear regression analyses. Y: dependent variable; X: independent variable

Variable	Type (x, y)	Scales	Calculation	Indicator of	Detail
Beech sapling cover index	y	Pixels, 2 m to 16 m (2,4,6,8...)	See section 2.2.4.2	Beech sapling cover	NA
Beech sapling basal area	y	Pixels, 2 m to 16 m (2,4,6,8...)	See section 2.2.4.2	Beech sapling cover	NA
Living mature beech basal area	x	10, 20 and 30 m radius, centered around the pixels	Sum of the basal area of each living beech tree in radius i	Living mature beech basal area	Includes alive beech trees (DBH > 15 cm)
Dead mature beech basal area	x	10, 20 and 30 m radius, centered around the pixels	Sum of the basal area of each dead beech tree in radius i	Standing dead mature beech basal area	Includes standing beech trees (DBH > 15 cm)
Alive and dead beech basal area	x	10, 20 and 30 m radius, centered around the pixels	Sum of the basal area of each standing beech tree in radius i	Total standing mature beech basal area	Includes all standing beech trees (DBH > 15 cm)
Living tree basal area	x	5, 10 and 15 m radius, centered around the pixels	Sum of the basal area of each living tree in radius i	Canopy closure	Includes living trees (DBH > 9 cm)
Dead tree basal area	x	5, 10 and 15 m radius, centered around the pixels	Sum of the basal area of each dead tree in radius i	Trees to not consider in basal area calculations	Includes dead trees (DBH > 9 cm)
Alive and dead tree basal area	x	5, 10 and 15 m radius, centered around the pixels	Sum of the basal area of each standing tree in radius i	Canopy closure	Includes all standing trees (DBH > 9 cm)

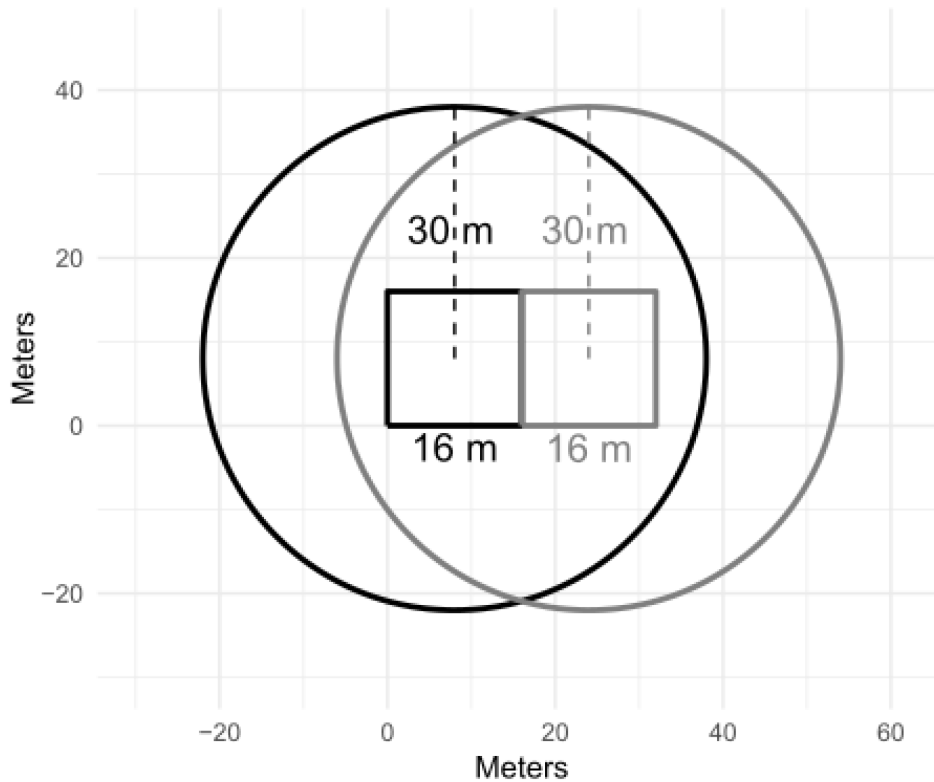


Figure 2. Illustration of two 16 x 16 m pixels (used for the calculation of beech sapling cover and basal area variable) with their respective circular 30 m radius plots (used for the mature beech basal area variable). The concept remains the same for all other pixel and plot sizes.

2.2.5 Statistical analysis

For each site, beech sapling cover and basal area (two dependent variables) were analysed with linear regressions to examine their relationships with the calculated basal area variables across the scales described above, i.e., from 2 x 2 m to 16 x 16 m pixels for the dependant variable and 10, 20 and 30 m plots radii for the independent variable. Furthermore, the analyses were performed using multiple combinations of the independent variables, according to the species included (all species or only beech), to tree status (alive, dead, or combined) and beech DBH (> 15 cm or 25 cm). Considering the 11 sites, eight spatial scales, and numerous explanatory variable combinations, we conducted a total 4752 (11 sites x 216 combinations of independent variables x two dependent variables) linear regression models. The interaction between the distribution and abundance of mature beech trees and the degree of canopy openness was also included as an explanatory variable in these models. But given that this interaction did

not significantly affect beech sapling cover and basal area, we removed it from the models to adhere to the principle of parsimony. The value of R^2 was used to estimate the relationships quality. In this study, although our spatial analysis data contains a certain amount of overlap, we decided to not correct for spatial autocorrelation because autocorrelation does not affect the calculation or value of R^2 . Since all our analyses are based on comparing and interpreting R^2 values, it was not necessary to add extra complexity to the model (i.e., spatial autocorrelation). We used R 4.2.2 (R Core Team, 2022) for all the statistical analysis using packages ggplot2 (Wickham, 2016) and gridExtra (Auguie, 2017).

2.2.6 Determining the scale of all analysis

To find at which scale the strongest relationships occurred, we compared the average R^2 of models built at all the different radius at which mature beech basal area was calculated (10,20 and 30 meters) at all the different pixels that the beech sapling cover index was calculated (from 2 x 2 m to 16 x 16 m).

2.2.7 Determining how to quantify mature beech basal area

To verify the relationship between mature beech basal area and sapling cover, we tested multiple ways of quantifying mature beech basal area. We calculated the beech basal area for all standing beech stems over 15 cm, dead and alive. We also calculated the basal area for beech stems ($DBH \geq 25$ cm) to verify if the relationship became stronger with more mature trees. We found that the overall mean R^2 was highest when using mature beech basal area (≥ 15 cm DBH) compared to more restrictive thresholds. Therefore, this variable was selected for subsequent analyses. No strong relationships were observed between standing dead beech basal area and beech sapling cover. Furthermore, including or excluding standing dead beech basal area in the mature beech basal area variable did not influence the relationship with sapling cover. Standing dead trees were included in the analysis due to recent mortality caused by beech bark disease, which may have influenced sapling regeneration prior to tree death.

2.3 Results

2.3.1 Overview

A total of 8,455 trees and 30,498 saplings were detected and mapped across the 11 study stands. The stand identifiers range from 2 to 14, excluding 3 and 7 (Table 2). This exclusion was due to SLAM processing challenges with a few scans. The average tree DBH ranged from 16.1 cm to 24.9 cm, with average beech DBH varying between 17.6 cm and 26 cm. Average total basal area ranged from 15.6 m²·ha⁻¹ to 23.2 m²·ha⁻¹, while average beech basal area varied from 1.22 m²·ha⁻¹ to 7.69 m²·ha⁻¹. Dead beech basal area ranged from 0 to 3 m²·ha⁻¹, and beech sapling basal area varied from 1 m²·ha⁻¹ to 5.2 m²·ha⁻¹ (Table 2).

Table 2. Characteristics of 11 stands scanned in Kenauk (sites 2, 4, 5, 6 and 13) forest and Gagnon Lake (sites 8, 9, 10, 11, 12 and 14) (Quebec, Canada). All data in this table was acquired and extracted via mobile LiDAR scanning. The values in parentheses are standard deviation of the mean.

Site #	Basal area (m ² ·ha ⁻¹)	Mean DBH (cm)	Beech basal area (m ² ·ha ⁻¹)	Mean Beech DBH (cm)	Dead beech basal area (m ² ·ha ⁻¹)	Beech saplings basal area (m ² ·ha ⁻¹)
2	18.6	17.0 (0.08)	3.37	18.7 (0.06)	0.31	2.50
4	23.2	17.9 (0.10)	1.22	19.3 (0.07)	0	1.00
5	22.6	17.8 (0.10)	6.29	19.3 (0.06)	0.20	2.37
6	19.6	16.0 (0.07)	6.44	18.6 (0.06)	0.08	1.59
8	15.3	20.3 (0.09)	5.99	26.0 (0.07)	2.61	5.20
9	12.7	16.4 (0.08)	3.13	19.9 (0.06)	0.17	1.49
10	20.8	19.3 (0.08)	3.92	22.9 (0.07)	1.86	1.90
11	15.6	16.6 (0.08)	6.17	23.6 (0.08)	1.04	2.47
12	16.0	24.9 (1.40)	7.69	24.0 (0.07)	3.00	2.19
13	19.5	16.1 (0.06)	4.21	17.6 (0.04)	0.59	2.59
14	20.9	21.4 (0.09)	2.70	22.4 (0.08)	0.86	2.34

2.3.2 Scale effects on spatial relationships in beech regeneration

Across all variables and scales, the strongest relationships were consistently observed at the largest scales (Figure 3 and Figure 4). Consequently, we conducted all subsequent analyses using the largest scales: 16 × 16 m pixels for the sapling cover index, 30 m radius for mature beech basal area and a 15 m radius for all species basal area.

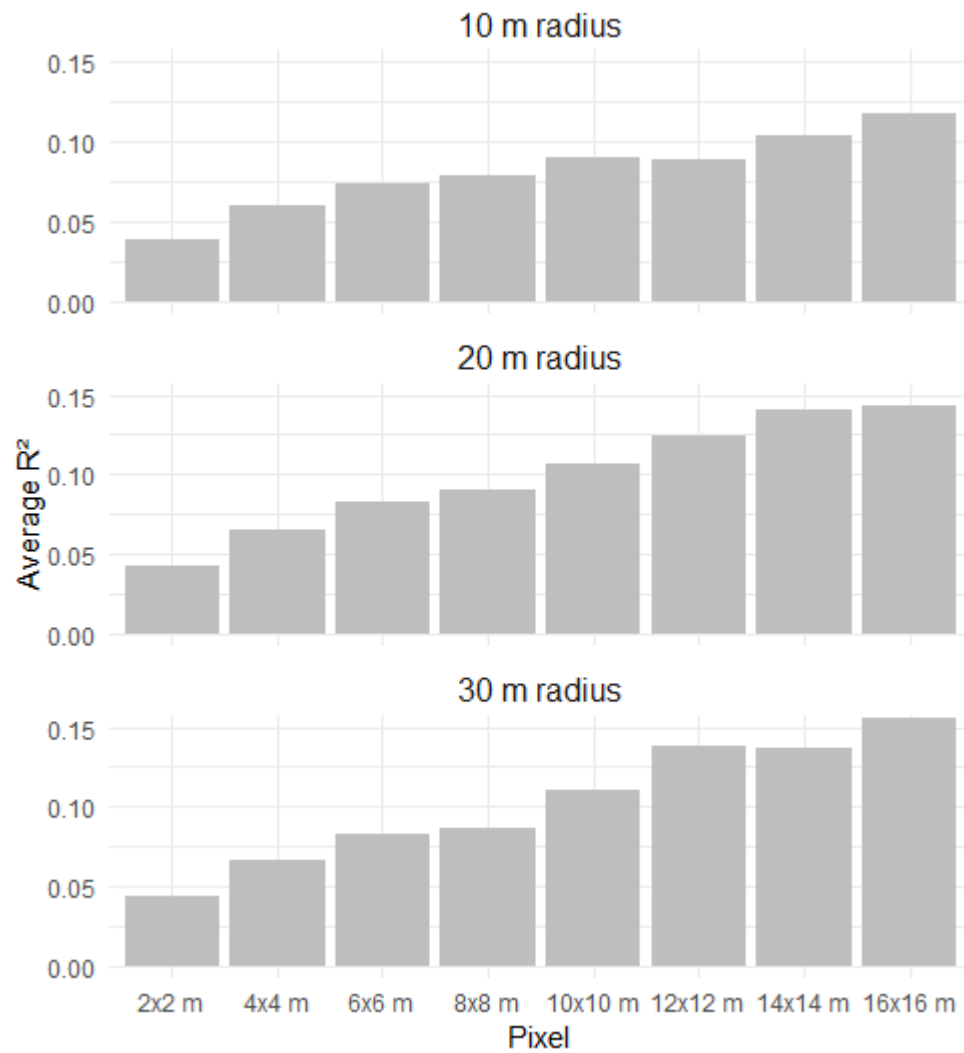


Figure 3. Comparison of the average R^2 of the relationship between beech sapling cover index and beech basal area for each different radius at which beech basal area was calculated and at each different pixel at which beech sapling cover index was calculated, for all sites combined. Beech basal area considers all standing beech trees ($DBH \geq 15$ cm).

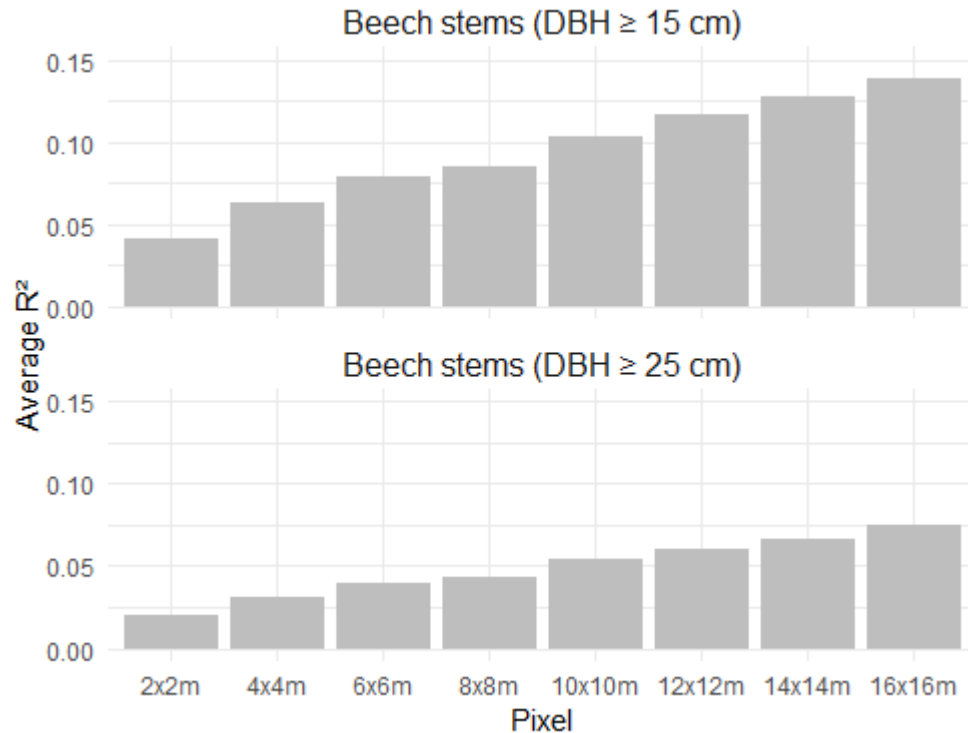


Figure 4. Comparison of the average R^2 of the relationship between beech sapling cover index and beech basal area for all beech stems identified ($\text{DBH} \geq 15 \text{ cm}$) and mature beech stems ($\text{DBH} \geq 25 \text{ cm}$), at each different pixel at which beech sapling cover index was calculated, for all sites combined. Beech basal area considers all standing beech trees.

2.3.3 The effect of mature beech trees on beech saplings

The strength of the relationship between the beech sapling cover index and mature beech basal area varied across sites. A positive relationship with a $R^2 \geq 0.10$ was observed in only four of our eleven sites (Figure 5). Sites 4 and 9 exhibited relatively strong relationships with R^2 values of 0.47, while weaker relationships were observed in sites 10 ($R^2 = 0.37$) and 8 ($R^2 = 0.17$). The remaining seven sites showed relationships with a $R^2 \leq 0.10$.

When analyzing the relationship between mature beech basal area and beech sapling basal area (instead of the sapling cover index), similar patterns emerged. Three of the same sites exhibited positive significant relationships, with slight variations in R^2 values, and a total of four sites showing significant relationships (Figure 6). However, site 13 demonstrated a significant but weaker relationship ($R^2 = 0.14$), while site 8 showed no significant relationship when using beech sapling basal area. This discrepancy may be

attributed to seasonal differences, as site 13 was scanned in autumn under leaf-off conditions, potentially making sapling basal area a more accurate indicator of sapling presence compared to the cover index, which relies on leaf cover.

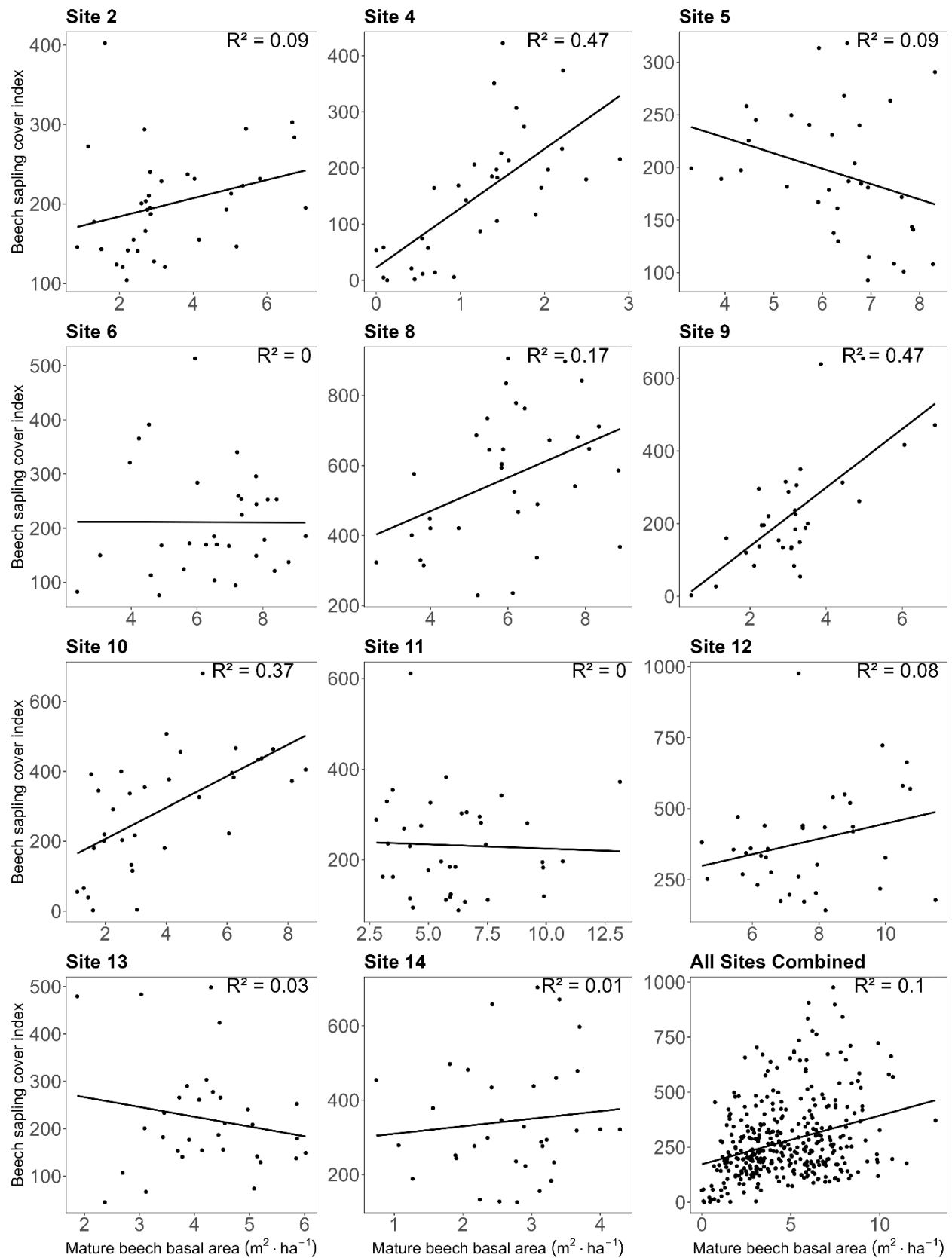


Figure 5. Relationship between beech sapling cover index and mature beech basal area for each individual site. Beech sapling cover index was measured in a 16m pixel while mature beech basal area was calculated in a 30 m radius centered on the pixels. See the methods section 2.2.4.2 for details concerning the calculation of the beech sapling cover index. Mature beech basal area considers all standing dead and alive beech trees (DBH $\geq$ 15 cm). The range of values of each axis varies among sites. Sites where the R^2 was significant ($p \leq 0.05$) are shown with an asterisk.

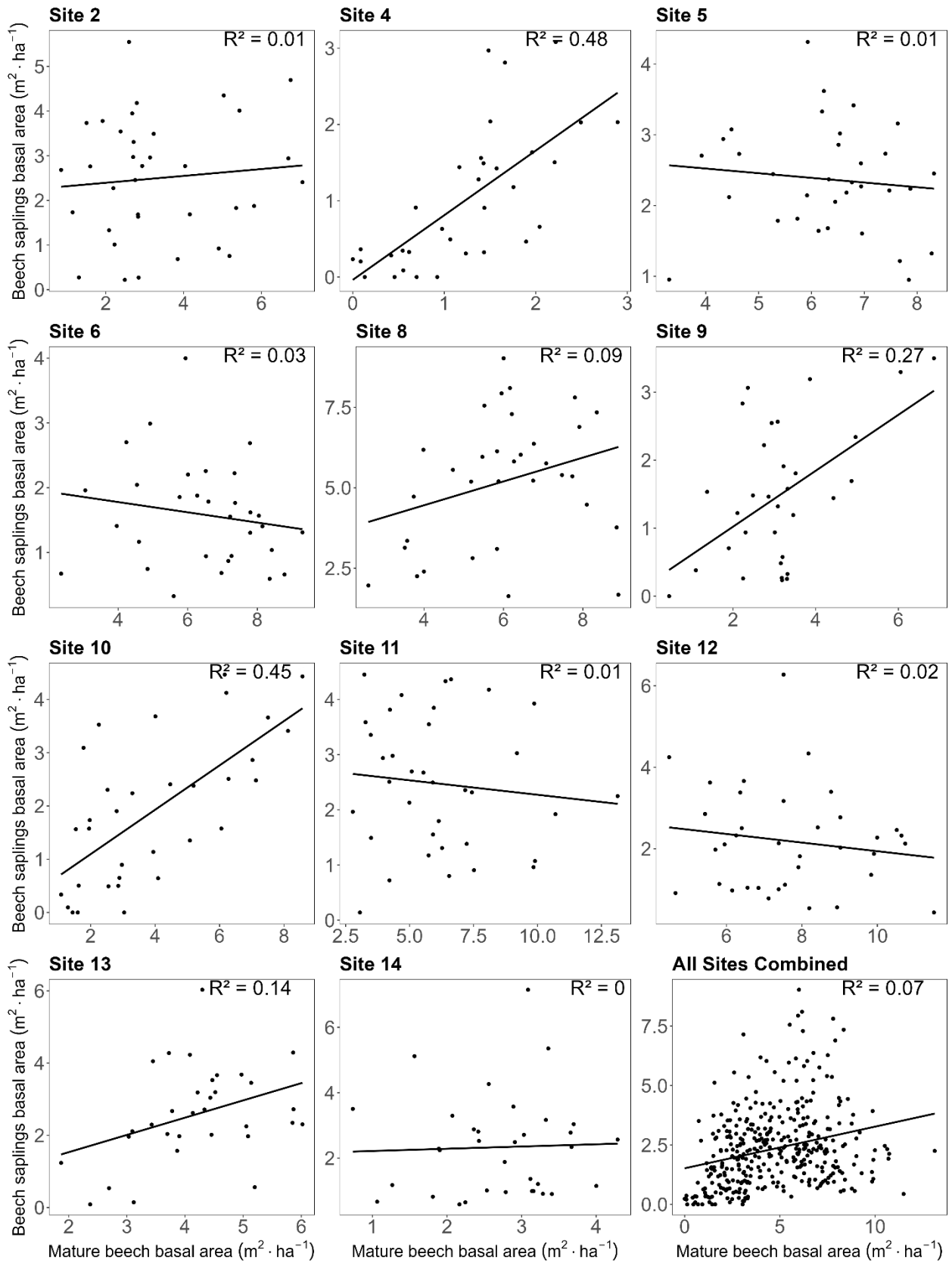


Figure 6. Relationship between beech sapling basal area and mature beech basal area for each individual site. Beech sapling basal area was measured in a 16m pixel while mature beech basal area was calculated in a 30 m radius centered on the pixels. See the methods section 2.2.4.3 for details concerning the calculation of the beech sapling basal area. Mature beech basal area considers all standing dead and alive beech trees (DBH $\geq$ 15 cm). The range of values of each axis varies among sites. Sites where the R^2 was significant ($p \leq 0.05$) are shown with an asterisk.

2.3.4 The effect of canopy opening (total stand basal area) on beech saplings

Results showed high variability across sites, with significant relationships found in three over eleven sites (Figure 7). Two sites (10 and 12; $R^2 = 0.31$ and $R^2 = 0.18$ respectively) exhibited significant negative relationships while site 9 showed a positive relationship ($R^2 = 0.30$). The remaining nine sites had insignificant relationships.

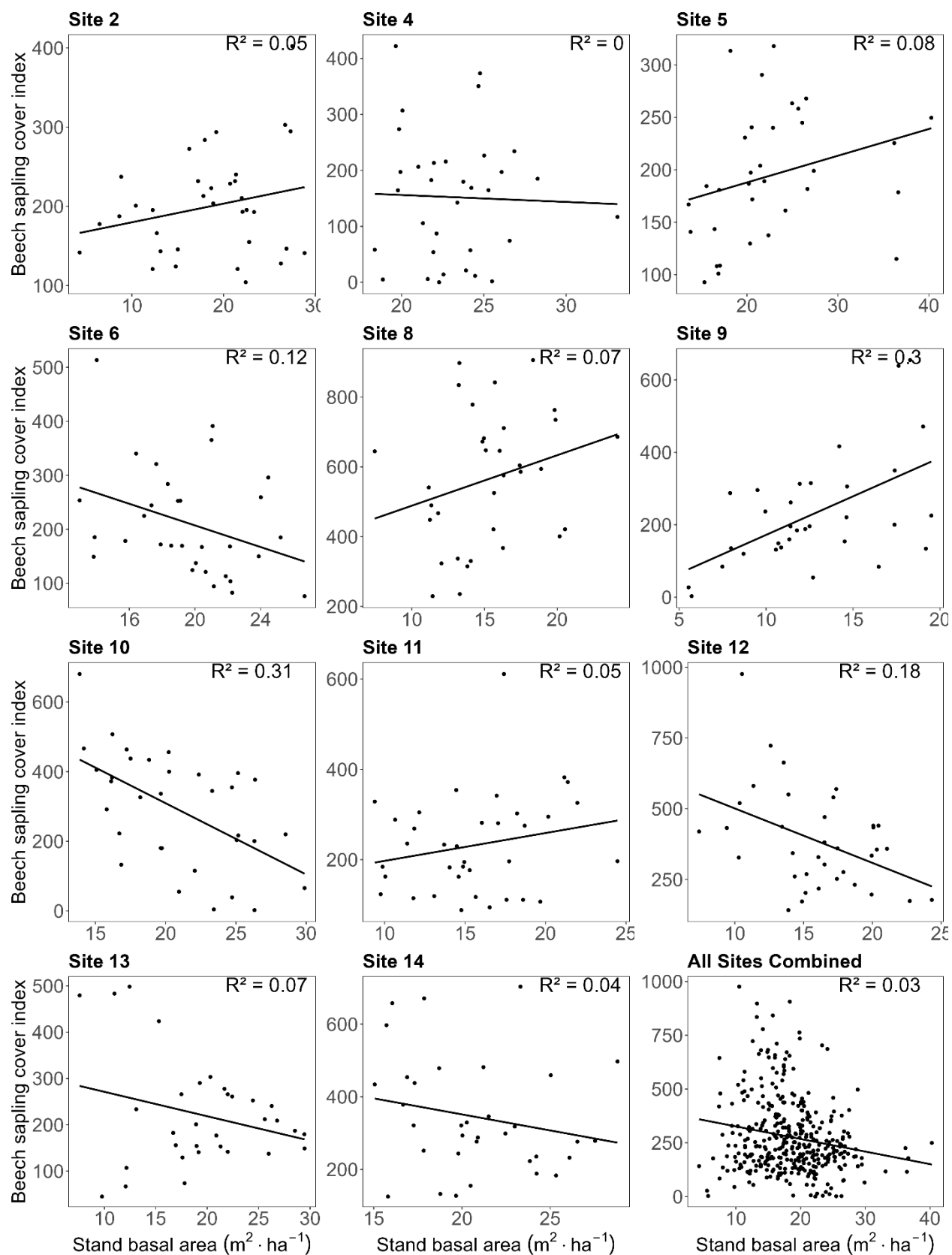


Figure 7. Relationship between beech sapling cover index and stand basal area for each individual site. Beech sapling cover index was measured in a 16 m pixel while stand basal area was calculated in a 15 m radius centered on the pixels. See the methods section 2.2.4.2 for details concerning the calculation of the beech sapling cover index. Stand basal area considers all living trees (DBH $\geq$ 9 cm). The range of values of each axis varies among sites. Sites where the R^2 was significant ($p \leq 0.05$) are shown with an asterisk.

2.4 Discussion

In this study, we investigated the within-stand relationships between beech sapling cover as the dependent variable on one hand and beech mature tree density and canopy opening as the independent variables on the other hand. These relationships were thoroughly analyzed at various spatial scales for both dependant and independent variables. Surprisingly, neither mature beech density nor canopy gaps consistently explained within-stand beech sapling cover, regardless of the spatial scale used.

2.4.1 Relationship between beech sapling cover and mature beech trees

The best relationship between beech sapling cover and mature beech tree basal area (BA) was observed when beech sapling cover was evaluated in a 16m pixel and mature beech density was evaluated in 30-m radius. However, this relationship varied greatly among stands and was present in only four of the eleven stands. This low occurrence is counterintuitive because we would have expected a more abundant regeneration around parent trees as several studies showed higher beech regeneration in stands with higher mature tree beech density (Bose et al., 2017; Nolet et al., 2008; Roy & Nolet, 2018).

We believe that one of the reasons to explain this low occurring within stand relationship relies in the beech capacity to regenerate both sexually and vegetatively. Most studies regarding beech regeneration presupposed that beech sapling domination in the understory originated from root suckers that developed after a major or partial canopy disturbance (Beaudet et al., 2007; Fajvan et al., 2019) or mortality of mature beech trees, potentially by BBD, that created thickets of clonal beech saplings (Cale et al., 2012; Jones & Raynal, 1987). Bohn & Nyland (2003) found that minor changes in stand understory composition occurred after cutting in stands where beech was either absent or very dense, leading them to conclude that beech

regeneration was more likely to develop in proximity to a mature beech tree from root suckers and not take over new stands.

However, if beech dominance in the understory were mostly related to root suckers, we would expect that beech sapling cover be strongly positively related to mature beech basal area within a stand because of the rather limited radius of influence of this regeneration process (Held, 1983; Jones & Raynal, 1986). Beech sexual regeneration radius of influence is clearly wider because beech nuts can be dispersed by barochory usually up to 20 m away from the parent trees (Wagner et al., 2010). The radius is further augmented by small mammals like squirrels and birds like the blue jay (*Cyanocitta cristata*), who can disperse an average of 7 nuts at distances of 4 km (Johnson & Adkisson, 1985). Our results lead us to believe that sexual reproduction must have a stronger role to play in the establishment of beech dominance in the understory than previously thought, by dispersing beech regeneration further and more randomly. Accordingly, Dumont et al (2023) found that beech seedlings (sexual origin) are a critical component of beech regeneration especially in stands with no or light harvesting, supporting the idea of the importance of sexual regeneration in the beech proliferation process.

2.4.2 Relationship between beech saplings and canopy opening

Several studies have shown a positive relationship between canopy opening and beech sapling abundance (Dumont et al., 2023). In the same vein, other studies demonstrated that beech saplings react strongly and positively to an increase in light availability (e.g. Nolet et al 2015) and that beech saplings outgrows sugar maple when stands are partially harvested regardless of the intensity (Leduc et al., 2024b). For these reasons, we expected to observe higher beech sapling cover where total stand basal area was lower. However, we found very little to no effect of the total stand basal area in relation to beech saplings throughout the 11 1-ha sites scanned in our study. Hence, our prediction that beech sapling cover would be negatively related to basal area within stands is not substantiated by our results. This is also surprising as it contrasts with other findings who observed a correlation between overstory basal area and beech sapling dominance and development (Bose et al., 2017; Nolet et al., 2008; Roy & Nolet, 2018).

One reason to explain this result might be that, at the fine scale at which we performed our analyses, stand basal area may fluctuate strongly and rapidly because of tree mortality. Hence it is possible that some

pixels have experienced a very recent mortality while mortality occurred several years ago in other pixels. Consequently, the beech sapling layer had less time to benefit from higher light intensity due to mortality when this mortality was more recent. Our sampling could not provide such details about stand dynamics. Overall, observing that beech sapling dominance may develop within stands no matter the abundance of parent trees (and no matter the canopy opening level) let us believe that once beech starts to establish in a sugar maple stand, its dominance is an ineluctable phenomenon, if no silvicultural means are deployed.

2.4.3 The importance of scale to describe regeneration

Our primary finding, that is the absence of a relationship between the beech sapling cover index and both canopy openness and mature beech BA, is reinforced by the fact that this absence was verified across multiple spatial scales. In contrast, a study conducted at a predefined spatial scale might have cast doubt on the validity of these findings. This is particularly relevant given that our results contradict expectations and findings reported in other studies employing different field data collection methods (Nolet et al., 2015). Recognizing that the optimal scale for detecting spatial relationships is rarely known, we adopted a methodology that allowed for the analysis of entire hectares of stands, enabling us to systematically adjust the scale of all calculated variables. This approach provided a unique advantage for capturing spatial variability.

Our analysis demonstrates that relationships observed when pooling plots from multiple stands and analyzing them collectively does not persist when a single stand (1 ha) is analyzed as an independent dataset. While no strong relationship between our variables was detected at any scale, a notable finding is that the strength of the relationship between mature beech BA and beech sapling cover increased with the scale at which these variables were calculated (Figure 3). This trend was consistent across all variables examined, suggesting that increasing the spatial scale of calculation consistently enhances the strength of observed relationships.

These findings call into question the methodologies traditionally employed to assess regeneration, particularly regarding the scale at which regeneration plots are defined and analyzed. Our results highlight limitations in combining small, fragmentary plots and extrapolating their findings to the stand level. Such plots may not adequately represent the variability within stands, as their size (Lombardi et al., 2015) or

shape (Corona et al., 1998) can significantly influence stand characterization. Additionally, the use of isolated microplots to study regeneration dynamics may obscure the mechanisms operating at both fine and large spatial scales within stands. When analyzing entire stands, relationships between regeneration and basal area may differ from those derived from small, non-contiguous plots, emphasizing the need for methods such as MLS that better capture spatial heterogeneity at broader scales.

2.4.4 Novelties, benefits and caveats

While the use of MLS technology is relatively new in the forest domain, it is increasingly widely used (Di Stefano et al., 2021). It remains that most study emphasize on tree characteristics (tree detection, tree DBH, tree taper etc.) for various purposes such as on the detection of tree trunks and the calculation of their DBH (Chen et al., 2019; Liang et al., 2018; Marselis et al., 2016; Pierzchała et al., 2018; Shao et al., 2024), as well as comparing the performance of distinct types of LiDAR in these calculations (Bauwens et al., 2016; Bienert et al., 2018; Cabo et al., 2018; Choi & Song, 2022; Oveland et al., 2018). However, MLS has rarely (Nie et al., 2024) been used to describe the regeneration layer as it has been performed in this study because MLS inventories usually have difficulties detecting and calculating small DBH (< 4 cm) sapling trunks (Kuželka et al., 2022) .

Moreover, most previous studies have focused on less complex scanning environments, such as even-aged forests with large-diameter stems and minimal obstruction from the shrubs and saplings. In contrast, this study demonstrated that MLS, combined with light pruning of branches along pre-scanning paths, can effectively map the shrub and sapling layer. Finally, we also overcame a common caveat of LiDAR-based approaches in forest inventory by combining species composition with our 3D-map database. We used geolocated 3D photography (after pre-identifying all mature beech trees within the site manually) in combination with our 3D map to correctly identify all beech trees ($\text{DBH} \geq 15$ cm) within each site. Ongoing research should lead soon to automatic species identification in combination with MLS as species composition is paramount in forest inventories.

When verified, our algorithm achieved very high accuracy, detecting 97% of stems and 98% of basal area (626 of 645 beech trees ≥ 15 cm DBH), with missed individuals largely limited to small, steeply inclined trees. The use of MLS allowed us to perform a comprehensive full tree inventory (totaling 8455 trees (DBH

≥ 9 cm)) across all study sites over a hectare in significantly less time compared to traditional manual field inventories. For instance, in a plantation with minimal understory vegetation, MLS was approximately four times faster than conventional field inventories for the same area (Ko et al., 2021). In the complex forest conditions we studied, we believe MLS provided even greater time savings. Furthermore, the application of MLS, combined with our analytical algorithms, detected 30,498 saplings (validated at over 91% accuracy through manual point-cloud verification) and allowed us to evaluate sapling layer cover across all sites, a level of detail unattainable with conventional sampling methods. The regeneration data collected through MLS also facilitated precise spatial mapping using LiDAR-generated 3D models, an accomplishment beyond the reach of traditional approaches. These advancements provide novel insights into the spatial scales at which regeneration dynamics should be investigated, underscoring the unique capabilities of MTLs in enhancing ecological research.

While LiDAR offers remarkable potential and utility for forest data acquisition, it is accompanied by several limitations and caveats. Although capable of scanning and mapping thousands of trees during an hour-long survey, successful scanning requires proper preparation of the terrain and path, which can be time-consuming. In our project, preparing the terrain and collecting the necessary data required approximately one day per hectare, primarily due to challenging field conditions. Furthermore, processing mobile terrestrial LiDAR data to extract field data from point clouds involves additional time and resources. Currently, data processing, extraction, and calculations cannot be fully automated, necessitating human verification for certain outputs generated by our algorithms. This reliance on manual oversight highlights the importance of further technological advancements to streamline workflows and reduce processing time.

2.4.5 Silviculture implications and possible solutions

Based on our findings and existing literature, we identify possible silvicultural solutions to prevent or reverse beech dominance in sugar maple-dominated stands. The most important insight from our study is that stands currently exhibiting moderate beech sapling dominance (e.g., $2 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) are likely to progress toward complete beech sapling dominance (e.g., $5 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) due to ongoing beech seedling recruitment in the absence of silvicultural interventions. Hence, for stands with moderately to complete beech sapling dominance in the sapling layer, tree-selection harvesting (or other forms of partial harvesting) is not a

viable solution, as it tends to promote the growth of beech saplings (Leduc et al., 2024b). The complete removal of beech saplings remains a potential management option to promote sugar maple regeneration. However, this approach is costly, its success uncertain, and it may require repeated implementation during each forest rotation cycle.

Clear-cutting presents a potential solution to reverse beech sapling dominance, particularly if saplings are eliminated during the harvesting process (Nolet et al., 2015). However, the limited social acceptability of clear-cutting, alongside its ecological impacts (Barrette et al., 2024; Nolet et al., 2018), constrains its widespread application. Recently, (Nolet et al., 2024) proposed a revised patch-cutting system that enables spatial and temporal planning of precommercial silvicultural treatments. This system appears promising for stands dominated by beech in the sapling layer, as it allows for small, targeted clear-cuts (patches) that remove the beech sapling layer, coupled with targeted cleaning treatments to prevent regrowth in these areas.

For stands with limited beech sapling presence (e.g., $< 2 \text{ m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$), the risk of beech dominance in the sapling layer appears lower over the next few decades. For these stands, we recommend winter partial harvesting, focusing on mature beech trees to minimize root damage and reduce root suckering, as well as sexual regeneration. Intensive monitoring should accompany this approach to enable rapid elimination of emerging beech regeneration.

2.5 Conclusion

In conclusion, our results contribute to a better understanding of the origin of beech regeneration in the understory, an aspect that is rarely discussed in the broader issue of American beech proliferation in sugar maple stands of northeastern temperate forests in North America. Regarding beech proliferation, our study proposes certain mitigation measures; however, our results suggest that the phenomenon is likely ineluctable, as beech sexual regeneration seems highly abundant and efficient in establishment and dispersion. Ongoing genetic research on the sexual origin of beech saplings that dominate the understory can possibly help us better understand this phenomenon. While the use of mobile LiDAR in forest

environments still requires significant advancements, the technology is evolving rapidly. In our study, we developed a new method for analyzing regeneration and several forest attributes using MLS over entire 1 ha forest stands. This advancement highlights the potential of MLS to provide fast and precise forest inventory data while enabling stand-level spatial analyses that are otherwise unattainable with traditional field sampling methods. Our method, which continues to be refined, holds great potential for advancing ecological research and forest monitoring.

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif principal de cette étude était de mieux comprendre comment la dominance du hêtre dans le sous-étage forestier s'opère à différentes échelles spatiales. En effet, bien que la littérature sur la dominance du hêtre dans le sous-bois soit substantielle, aucune étude n'a réussi à ce jour à trouver un facteur déclencheur ou une réponse définitive à son origine. De plus, les mécanismes précis par lesquels cette dominance se développe au sein d'un peuplement donné demeurent incertains et nous avons encore du mal à comprendre comment elle se développe au sein des peuplements, et si elle se propage ou s'étend aux peuplements voisins. Nous avons aussi comme objectif secondaire de développer une méthodologie pour la quantification et la spatialisation de la régénération. Grâce à une utilisation novatrice du LMT et au développement de nouveaux algorithmes, nous avons pu créer un inventaire complet des arbres et des gaules de 11 peuplements de plus de 1 ha chacun. Notre étude est la première, à notre connaissance, à utiliser le LMT afin d'analyser et d'étudier la régénération. De ce fait, elle permet l'analyse de données sur la régénération qui ont été récoltées sur une grande superficie continue, contrairement à des petites placettes comme la majorité des études existantes.

Notre étude a relevé le défi de cartographier à l'aide du LiDAR de vastes superficies de peuplements dominés par le hêtre et l'érable à sucre avec un sous-bois dense et des structures forestières complexes qui avaient toujours leurs feuilles. L'utilisation du LMT nous a permis de réaliser un inventaire complet des arbres sur plus de 1 ha dans un délai beaucoup plus court qu'un inventaire manuel traditionnel sur le terrain. L'identification des espèces n'est pas encore possible directement avec le LiDAR, et des avancées dans ce domaine sont cruciales pour progresser, car l'identification des espèces est souvent une variable déterminante dans les études forestières. Nous avons utilisé la photographie 3D géolocalisée après avoir identifié manuellement tous les hêtres matures sur le terrain, en combinaison avec notre carte 3D, pour identifier correctement tous les hêtres dans chaque site. Un tel volume de données sur la régénération serait impossible à collecter sur le terrain avec des méthodes d'échantillonnage traditionnelles, en raison du temps et des efforts nécessaires pour mesurer toutes ces gaules. De plus, les données de régénération ainsi recueillies ne pourraient pas être facilement et précisément cartographiées comme le permettent nos cartes LiDAR 3D. Nos résultats ont fourni un aperçu de l'échelle à laquelle les relations de régénération devraient être étudiées, une information qui n'aurait pas pu être obtenue ou mesurée avec les méthodes d'échantillonnage habituelles.

L'utilisation du LiDAR offre un potentiel et une utilité immenses dans l'acquisition de données forestières, mais elle comporte également de nombreuses limites et mises en garde. Bien qu'il puisse cartographier des milliers d'arbres en une heure de marche, le sentier et le terrain doivent être préparés adéquatement pour réussir à couvrir les peuplements souhaités, ce qui demande un investissement en temps considérable. Dans le cadre de notre projet, il nous a fallu environ 1,5 jour par hectare inventorié pour préparer le terrain et recueillir toutes les données requises. Ensuite, le traitement des données LiDAR terrestre mobile nécessite un temps supplémentaire pour extraire complètement les données de terrain à partir des nuages de points. Le traitement des données, l'extraction et les calculs ne peuvent pas encore être entièrement automatisés et une vérification humaine est nécessaire pour certains résultats issus de nos algorithmes.

Nous avons identifié un total de 30 498 gaules ($0,5 \text{ cm} \leq \text{DHP} < 9 \text{ cm}$), tout en créant également une base de données cartographique en 3D où tous les troncs d'arbres ($\text{DHP} \geq 9 \text{ cm}$) sont identifiés et géolocalisés avec leur DHP respectif et leur surface terrière calculée, totalisant 8 455 arbres. Lors de la validation, notre algorithme a atteint une très grande précision, détectant 97 % des tiges et 98 % de la surface terrière (626 des 645 hêtres $\geq 15 \text{ cm}$ DHP). Les individus non détectés étant en grande majorité de petits arbres fortement inclinés. Une validation manuelle de l'identification des gaules par l'algorithme a aussi été effectuée, donnant une détection totale de 91%, manquant encore une fois les très petites gaules et les gaules penchées. Au-delà de cette performance, l'utilisation du LiDAR nous a permis de proposer une approche innovante de caractérisation de la régénération, fondée sur le calcul d'un indice de couverture des gaules de hêtre, que nous avons intégrée à nos analyses statistiques. Les données LiDAR nous ont également permis de réaliser des analyses statistiques de toutes nos variables à différentes échelles, ce qui nous a permis de mieux répondre à nos questions initiales sur la problématique. Nous avons pu mesurer le couvert de gaules de hêtre dans des pixels de tailles variées (de 2 m x 2 m jusqu'à 16 m x 16 m) et la surface terrière des hêtres autour de ces pixels avec des rayons de longueurs variées (10 à 30 m).

Nous avons examiné les relations intra peuplement entre le couvert des gaules de hêtre en tant que variable dépendante, et, d'autre part, la densité des hêtres mature ainsi que l'ouverture de la canopée en tant que variables indépendantes. Ces relations ont été minutieusement analysées à différentes échelles spatiales pour chacune des variables. Contrairement à nos attentes, ni la densité des hêtres matures ni les ouvertures du couvert n'ont permis d'expliquer de façon constante le couvert en gaules de hêtre au sein du peuplement, quelle que soit l'échelle spatiale utilisée dans les analyses statistiques.

La relation entre le couvert des gaules de hêtre et la surface terrière des hêtres matures varie considérablement entre les peuplements, étant présente dans seulement quatre sur onze. Cette variabilité dans la relation est surprenante, car nous avons anticipé une régénération plus abondante près des arbres parents quel que soit le peuplement, selon des études montrant une régénération accrue dans les peuplements à forte densité de hêtres matures (Bose et al., 2017 ; Nolet et al., 2008 ; Roy & Nolet, 2018). Une explication possible à cette variabilité dans la relation réside dans les modes de régénération du hêtre, qui se reproduit à la fois sexuellement et végétativement. Les travaux antérieurs suggèrent que la dominance des gaules de hêtre dans le sous-bois est liée aux drageons racinaires formés après des perturbations de la canopée ou suite à la mortalité liée à la maladie corticale du hêtre, menant à des fourrés clonaux (Beaudet et al., 2007 ; Cale et al., 2012 ; Fajvan et al., 2019). Si les drageons racinaires dominaient, on s'attendrait à une forte corrélation positive entre le couvert des gaules et la surface terrière des hêtres matures dans tous les peuplements, en raison du rayon d'influence limitée de ce processus (Held, 1983 ; Jones & Raynal, 1986). Nos résultats suggèrent plutôt que la reproduction sexuée joue un rôle plus important qu'attendu, dispersant la régénération plus loin et de manière plus aléatoire. Ces observations remettent en question l'idée que la dominance du hêtre dans le sous-bois est principalement due à des clones d'origine asexuée, bien que nos données ne permettent pas de le prouver. Des études génétiques ciblant l'origine (sexuée ou asexuée) des gaules de hêtre dans les peuplements affectés sont nécessaires. Ces recherches devront relever le défi de quantifier cette origine à grande échelle, une condition essentielle selon nos résultats pour comprendre l'effet des modes de régénération.

Nous avons observé peu ou pas d'effet de l'ouverture de la canopée (surface terrière totale) sur le couvert des gaules de hêtre, invalidant notre hypothèse d'une corrélation négative généralisée. Seul un site sur onze montrait une relation négative marquée. Ce résultat contraste avec des études rapportant un lien entre la surface terrière et le développement des gaules de hêtre (Bose et al., 2017 ; Nolet et al., 2008 ; Roy & Nolet, 2018). Une explication possible est que, à l'échelle fine de nos analyses, les fluctuations rapides de la surface terrière due à la mortalité récente des arbres peuvent limiter l'impact de la lumière accrue sur les gaules. Notre échantillonnage n'a pas permis d'explorer cette dynamique en détail. Globalement, le développement des gaules de hêtre n'est pas systématiquement relié à l'abondance des arbres parents ou de l'ouverture de la canopée, suggérant que la dominance du hêtre dans les peuplements d'érable à sucre devient inéluctable sans interventions sylvicoles.

Notre étude a cependant révélé que la relation entre la surface terrière des hêtres matures et le couvert des semis de hêtre s'intensifie avec la superficie à laquelle ces variables sont mesurées. Cette tendance remet en question les méthodes actuelles de caractérisation de la régénération, notamment l'utilisation de petites parcelles combinées pour extrapoler au niveau des peuplements. En effet, les relations entre la régénération et la surface terrière peuvent varier selon la taille et la connectivité des parcelles analysées. Par exemple, dans notre étude, des observations limitées à une échelle de 10 m ou moins n'auraient révélé aucune relation significative.

En nous basant sur nos résultats et la littérature existante, nous avons identifié des solutions sylvicoles possibles pour prévenir ou inverser la dominance du hêtre dans les érablières. Dans les peuplements fortement dominés par le hêtre, la coupe à blanc, accompagnée de l'élimination des gaules lors de la récolte, semble la meilleure option, à condition que l'érable à sucre se régénère assez rapidement (Nolet et al., 2015). Pour les peuplements modérément dominés, la domination complète du hêtre paraît presque inévitable dans un avenir assez rapproché. Dans les cas où les gaules de hêtre sont peu présentes, une coupe partielle hivernale ciblant les hêtres matures, combinée à une surveillance intensive pour éliminer la régénération naissante, devrait suffire à prévenir une domination du hêtre en sous-étage.

Bien que les résultats de notre étude se soient avérés beaucoup plus variables que nos attentes, plusieurs nouvelles perspectives sur le phénomène de la dominance des gaules de hêtres se sont tout de même révélées au travers de la récolte et de l'analyse des données. Comme élaboré précédemment, nous croyons que de nouvelles études génétiques se penchant plus spécifiquement sur l'origine (sexuée vs végétative) des gaules dominantes sont nécessaires afin de pousser nos connaissances plus loin dans le sujet. De plus, lors de la collecte de données sur le terrain, nous avons constaté certaines tendances de la régénération des gaules de hêtre qu'il n'a pas été possible de confirmer à partir des données recueillies. Plus précisément, nous avons souvent observé une grande dominance des gaules de hêtres dans les pentes ; il y avait souvent une différence visuelle remarquable de dominance des gaules plus la pente était importante dans les peuplements visités durant notre été de terrain, mais cette tendance n'a pu être quantifiée avec précision dans le cadre de cette étude. Une avenue de recherche supplémentaire pourrait explorer l'impact des conditions microclimatiques, telles que la température, l'humidité et la disponibilité en lumière, sur la dominance des gaules de hêtre, notamment en lien avec les variations locales du terrain, comme les pentes ou l'exposition. Grâce à la méthodologie unique que nous avons développée avec le LMT, qui permet une caractérisation précise des gaules sur de vastes superficies, une étude visant à mieux

décrire et comprendre l'effet de la pente devient désormais réalisable. L'utilisation de données LiDAR combinée à des relevés microclimatiques à fine échelle offrirait une occasion unique de mieux comprendre comment les conditions locales influencent la régénération et la compétitivité du hêtre, tout en intégrant des analyses spatiales robustes sur de grandes superficies forestières.

En conclusion, nos résultats contribuent à améliorer la compréhension de l'origine de la régénération du hêtre dans le sous-bois, une facette peu discutée de la problématique de la prolifération du hêtre à grandes feuilles dans les érablières des forêts tempérées du nord-est de l'Amérique du Nord. Pour ce qui est de la prolifération du hêtre, notre étude propose certaines mesures afin de mitiger cette problématique, mais nos résultats semblent pointer vers la conclusion que le phénomène est vraisemblablement inéluctable, puisqu'observé dans tous les peuplements, et généré par de multiples mécanismes et facteurs. Les recherches génétiques en cours sur l'origine sexuelle des gaules de hêtre dominant le sous-étage pourraient permettre de mieux comprendre ce phénomène. Bien que l'utilisation du LiDAR mobile en milieu forestier nécessite encore plusieurs avancements, cette technologie évolue rapidement. Dans notre étude, nous avons développé une nouvelle méthode permettant d'analyser la régénération ainsi que plusieurs attributs forestiers à l'échelle de peuplements entiers de 1 ha. Cette avancée met en évidence le potentiel du LiDAR mobile pour fournir des données d'inventaire forestier rapides et précises, tout en rendant possibles des analyses spatiales à l'échelle du peuplement, autrement inaccessibles avec les méthodes d'échantillonnage traditionnelles. Notre méthode, en constante amélioration, présente un fort potentiel pour faire progresser la recherche en écologie et le suivi d'inventaires forestiers.

RÉFÉRENCES

- Anderson, K., & Gaston, K. J. (2013). Lightweight unmanned aerial vehicles will revolutionize spatial ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(3), 138–146. <https://doi.org/10.1890/120150>
- Augie, B. (2017). *gridExtra: Miscellaneous Functions for “Grid” Graphics*. R package version 2.3. <https://cran.r-project.org/package=gridExtra>
- Barrette, M., Dumais, D., Auger, I., & Boucher, Y. (2024). Clear-cutting of temperate forests in late successional stages triggers successional setbacks extending compositional recovery by an additional century. *Forest Ecology and Management*, 566, 122084. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122084>
- 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>
- Beaudet, M., Brisson, J., Gravel, D., & Messier, C. (2007). Effect of a major canopy disturbance on the coexistence of *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia* in the understorey of an old-growth forest. *Journal of Ecology*, 95(3), 458–467. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01219.x>
- Bédard, S., Raymond, P., & DeBlois, J. (2022). Northern hardwood regeneration dynamics 10 years after irregular shelterwood and mechanical control of understory American beech. *Forest Ecology and Management*, 511(February), 120–142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120142>
- Bienert, A., Georgi, L., Kunz, M., Maas, H. G., & von Oheimb, G. (2018). Comparison and combination of mobile and terrestrial laser scanning for natural forest inventories. *Forests*, 8(2), 1–25. <https://doi.org/10.3390/f9070395>
- Bohn, K. ., & Nyland, R. . (2003). Forecasting development of understory American beech after partial cutting in uneven-aged northern hardwood stands. *Forest Ecology and Management*, 180(1–3), 453–461. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00614-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00614-X)

- Bose, A. K., Alcalá-Pajares, M., Kern, C. C., Montoro-Girona, M., & Thiffault, N. (2023). Complex regeneration responses of eight tree species to partial harvest in mixedwood forests of northeastern North America. *Forest Ecology and Management*, 529(August 2022), 120672. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120672>
- Bose, A. K., Wagner, R. G., Roth, B. E., & Weiskittel, A. R. (2018). Influence of browsing damage and overstory cover on regeneration of American beech and sugar maple nine years following understory herbicide release in central Maine. *New Forests*, 49(1), 67–85. <https://doi.org/10.1007/s11056-017-9605-5>
- Bose, A. K., Weiskittel, A., & Wagner, R. G. (2017). Occurrence, pattern of change, and factors associated with American beech-dominance in stands of the northeastern USA forest. *Forest Ecology and Management*, 392, 202–212. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.003>
- Cabo, C., Del Pozo, S., Rodríguez-González, P., Ordóñez, C., & González-Aguilera, D. (2018). Comparing Terrestrial Laser Scanning (TLS) and Wearable Laser Scanning (WLS) for Individual Tree Modeling at Plot Level. *Remote Sensing*, 10(4), 540. <https://doi.org/10.3390/rs10040540>
- Cale, J. A., Garrison-Johnston, M. T., Teale, S. A., & Castello, J. D. (2017). Beech bark disease in North America: Over a century of research revisited. *Forest Ecology and Management*, 394, 86–103. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.031>
- Cale, J. A., McNulty, S. A., Teale, S. A., & Castello, J. D. (2012). The impact of beech thickets on biodiversity. *Biological Invasions*, 15(3), 699–706. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0319-5>
- Campbell, M. J., Dennison, P. E., Hudak, A. T., Parham, L. M., & Butler, B. W. (2018). Quantifying understory vegetation density using small-footprint airborne lidar. *Remote Sensing of Environment*, 215, 330–342. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.06.023>
- Canham, C. D., Ecology, S., & Jun, N. (1988). Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees : response to canopy gaps. *Ecology*, 69(3), 786–795. <http://www.jstor.org/stable/1941027>
- Cecil-Cockwell, M. J. L., & Caspersen, J. P. (2015). A simple system for classifying sugar maple vigour and

- quality. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(7), 900–909. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0469>
- Chen, S., Liu, H., Feng, Z., Shen, C., & Chen, P. (2019). Applicability of personal laser scanning in forestry inventory. *PLOS ONE*, 14(2), e0211392. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211392>
- Choi, H., & Song, Y. (2022). Comparing tree structures derived among airborne, terrestrial and mobile LiDAR systems in urban parks. *GIScience and Remote Sensing*, 59(1), 843–860. <https://doi.org/10.1080/15481603.2022.2076381>
- Chokkalingam, U., & White, A. (2001). Structure and spatial patterns of trees in old-growth northern hardwood and mixed forests of northern Maine. *Plant Ecology*, 156(2), 139–160. <https://doi.org/10.1023/A:1012639109366>
- Corona, P., Leone, V., & Saracino, A. (1998). Plot size and shape for the early assessment of post-fire regeneration in Aleppo pine stands. *New Forests*, 16(3), 213–220. <https://doi.org/10.1023/A:1006598207270>
- Di Stefano, F., Chiappini, S., Gorreja, A., Balestra, M., & Pierdicca, R. (2021). Mobile 3D scan LiDAR: a literature review. *Geomatics, Natural Hazards and Risk*, 12(1), 2387–2429. <https://doi.org/10.1080/19475705.2021.1964617>
- Donager, J. J., Sánchez Meador, A. J., & Blackburn, R. C. (2021). Adjudicating perspectives on forest structure: how do airborne, terrestrial, and mobile LiDAR-derived estimates compare? *Remote Sensing*, 13(12), 2297. <https://doi.org/10.3390/rs13122297>
- Donager, J., Sankey, T. T., Sánchez Meador, A. J., Sankey, J. B., & Springer, A. (2021). Integrating airborne and mobile lidar data with UAV photogrammetry for rapid assessment of changing forest snow depth and cover. *Science of Remote Sensing*, 4, 100029. <https://doi.org/10.1016/j.srs.2021.100029>
- Duchesne, L., & Ouimet, R. (2009). Present-day expansion of American beech in northeastern hardwood forests: Does soil base status matter? *Canadian Journal of Forest Research*, 39(12), 2273–2282. <https://doi.org/10.1139/X09-172>

- 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>
- Dumont, S., Bédard, S., & Achim, A. (2023). Growth response and survival of American beech, yellow birch, and sugar maple regeneration to partial harvest. *Forest Ecology and Management*, 549(January 2024), 121476. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121476>
- Environnement Canada. (2024). *Données des stations pour le calcul des normales climatiques au Canada de 1981 à 2010*. https://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_f.html?stnID=5586&autofwd=1
- Ester, M., Kriegel, H.-P., Sander, J., & Xu, X. (1996). A density-based algorithm for discovering clusters in large spatial databases with noise. *Kdd*, 96, 226–231.
- Fajvan, M. A., Hille, A., & Turcotte, R. M. (2019). Managing understory fagus grandifolia for promoting beech bark disease resistance in Northern Hardwood Stands. *Forest Science*, 65(5), 644–651. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxz023>
- Galluzzi, M., Puletti, N., Armanini, M., Chirichella, R., & Mustoni, A. (2022). Mobile Laser Scanner understory characterization: an exploratory study on hazel grouse in Italian Alps. *BioRxiv*, 2022.04.26.489487. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2022.04.26.489487v1%0Ahttps://www.biorxiv.org/content/10.1101/2022.04.26.489487v1.abstract>
- Hannah, P. R. (1999). Species composition and dynamics in two hardwood stands in Vermont: a disturbance history. *Forest Ecology and Management*, 120(1–3), 105–116. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00535-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00535-0)
- Held, M. E. (1983). Pattern of beech regeneration in the east-central United States. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 110, 8.
- Hopkinson, C., Chasmer, L., Young-Pow, C., & Treitz, P. (2004). Assessing forest metrics with a ground-

- based scanning lidar. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(3), 573–583. <https://doi.org/10.1139/x03-225>
- Horsley, S. B., Long, R. P., Bailey, S. W., Hallett, R. A., & Wargo, P. M. (2002). Health of eastern North American sugar maple forests and factors affecting decline. *Northern Journal of Applied Forestry*, 19(1), 34–44. <https://doi.org/10.1093/njaf/19.1.34>
- Houston, D. R. (2001). Effect of harvesting regime on beech root sprouts and seedlings in a north-central Maine forest long affected by beech bark disease. *USDA FOREST SERVICE*, 2, v–413.
- Jin, J., De Sloover, L., Verbeurgt, J., Stal, C., Deruyter, G., Montreuil, A. L., De Maeyer, P., & De Wulf, A. (2020). Measuring surface moisture on a sandy beach based on corrected intensity data of a mobile terrestrial LiDAR. *Remote Sensing*, 12(2). <https://doi.org/10.3390/rs12020209>
- Johnson, W. C., & Adkisson, C. S. (1985). Dispersal of beech nuts by blue jays in fragmented landscapes. *American Midland Naturalist*, 113(2), 319. <https://doi.org/10.2307/2425577>
- Jones, R. H., & Raynal, D. J. (1986). Spatial distribution and development of root sprouts in *Fagus grandifolia* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 73(12), 1723. <https://doi.org/10.2307/2444238>
- Jones, R. H., & Raynal, D. J. (1987). Root sprouting in American beech: production, survival, and the effect of parent tree vigor. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(6), 539–544. <https://doi.org/10.1139/x87-090>
- Kasson, M. T., & Livingston, W. H. (2012). Relationships among beech bark disease, climate, radial growth response and mortality of American beech in northern Maine, USA. *Forest Pathology*, 42(3), 199–212. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2011.00742.x>
- Ko, C., Lee, S., Yim, J., Kim, D., & Kang, J. (2021). Comparison of forest inventory methods at plot-level between a backpack personal laser scanning (Bpls) and conventional equipment in Jeju Island, South Korea. *Forests*, 12(3), 1–13. <https://doi.org/10.3390/f12030308>
- Kobe, R. K., Likens, G. E., & Eagar, C. (2002). Tree seedling growth and mortality responses to manipulations

- of calcium and aluminum in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(6), 954–966. <https://doi.org/10.1139/x02-018>
- Kuželka, K., Marušák, R., & Surový, P. (2022). Inventory of close-to-nature forest stands using terrestrial mobile laser scanning. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 115(September), 103104. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2022.103104>
- Lato, M., Hutchinson, J., Diederichs, M., Ball, D., & Harrap, R. (2009). Engineering monitoring of rockfall hazards along transportation corridors: Using mobile terrestrial LiDAR. *Natural Hazards and Earth System Science*, 9(3), 935–946. <https://doi.org/10.5194/nhess-9-935-2009>
- Leduc, F., Chagnon, C., Moreau, G., Dumont, S., St-Jean, É., & Achim, A. (2024a). American beech outgrows sugar maple at the sapling stage regardless of partial harvest intensity in northern hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 553(December 2023). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121630>
- Leduc, F., Chagnon, C., Moreau, G., Dumont, S., St-Jean, É., & Achim, A. (2024b). American beech outgrows sugar maple at the sapling stage regardless of partial harvest intensity in northern hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 553(December 2023), 121630. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121630>
- Lefsky, M. A., Cohen, W. B., Parker, G. G., & Harding, D. J. (2002). Lidar remote sensing for ecosystem studies. *BioScience*, 52(1), 19–30. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0019:LRSFES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0019:LRSFES]2.0.CO;2)
- Liang, X., Kukko, A., Hyyppä, J., Lehtomäki, M., Pyörälä, J., Yu, X., Kaartinen, H., Jaakkola, A., & Wang, Y. (2018). In-situ measurements from mobile platforms: An emerging approach to address the old challenges associated with forest inventories. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 143(January), 97–107. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2018.04.019>
- Lim, K., Treitz, P., Wulder, M., St-Onge, B., & Flood, M. (2003). LiDAR remote sensing of forest structure. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 27(1), 88–106. <https://doi.org/10.1191/0309133303pp360ra>

- Lim, S., Thatcher, C. A., Brock, J. C., Kimbrow, D. R., Danielson, J. J., & Reynolds, B. J. (2013). Accuracy assessment of a mobile terrestrial lidar survey at Padre Island National Seashore. *International Journal of Remote Sensing*, 34(18), 6355–6366. <https://doi.org/10.1080/01431161.2013.800658>
- Lombardi, F., Marchetti, M., Corona, P., Merlini, P., Chirici, G., Tognetti, R., Burrascano, S., Alivernini, A., & Puletti, N. (2015). Quantifying the effect of sampling plot size on the estimation of structural indicators in old-growth forest stands. *Forest Ecology and Management*, 346, 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.011>
- MAPAQ. (2020). *Portait-diagnostoc sectoriel de l'industrie acéricole du Québec*.
- Marselis, S. M., Yebra, M., Jovanovic, T., & van Dijk, A. I. J. M. (2016). Deriving comprehensive forest structure information from mobile laser scanning observations using automated point cloud classification. *Environmental Modelling & Software*, 82, 142–151. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2016.04.025>
- Ménard, L.-P., Ruel, J.-C., & Thiffault, N. (2019). Abundance and impacts of competing species on conifer regeneration following careful logging in the eastern canadian boreal forest. *Forests*, 10(2), 177. <https://doi.org/10.3390/f10020177>
- Méthot, S., Blais, L., Gravel, J., Latrémouille, I., St-Pierre, S., & Vézeau, S. (2014). Guide d'inventaire et d'échantillonnage en milieu forestier. In *Gouvernement du Quebec* (Vol. 5, Issue 3).
- Morneau, C. (2021). Classification écologique du territoire québécois. *Ministère Des Forêts, de La Faune et Des Parcs Dépôt*, 1–16.
- Nie, C., Wang, C., Cheng, F., Wu, J., Wang, J., Li, W., & Zhang, J. (2024). A tree-shrub layer separation method for MLS LiDAR point clouds of typical tropical seasonal rainforests. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 62, 1–12. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2024.3411710>
- Nolet, P., Béland, M., & Messier, C. (2024). Adapting the patch-cut system to implement forest assisted migration. *Frontiers in Forests and Global Change*, 7(September). <https://doi.org/10.3389/ffgc.2024.1459045>

- Nolet, P., Bouffard, D., Doyon, F., & Delagrange, S. (2008). Relationship between canopy disturbance history and current sapling density of *Fagus grandifolia* and *Acer saccharum* in a northern hardwood landscape. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(2), 216–225. <https://doi.org/10.1139/X07-160>
- 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. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0010>
- Nolet, P., & Kneeshaw, D. (2018). Extreme events and subtle ecological effects: lessons from a long-term sugar maple–American beech comparison. *Ecosphere*, 9(7), e02336. <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>
- Nolet, P., & Rochon, P. (2022). Increasing the usefulness of the mobile terrestrial LiDAR in silviculture. *North American Forest Ecology Workshop*.
- Nyland, R. D., Bashant, A. L., Bohn, K. K., & Verostek, J. M. (2006). Interference to hardwood regeneration in northeastern North America: controlling effects of American beech, striped maple, and hobblebush. *Northern Journal of Applied Forestry*, 23(2), 122–132. <https://doi.org/10.1093/njaf/23.2.122>
- Oveland, I., Hauglin, M., Giannetti, F., Kjørsvik, N. S., & Gobakken, T. (2018). Comparing three different ground based laser scanning methods for tree stem detection. *Remote Sensing*, 10(4), 1–17. <https://doi.org/10.3390/rs10040538>
- 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(January), 217–225. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2017.12.034>

- Poulson, T. L., & Platt, W. J. (1996). *Replacement patterns of beech and sugar maple in Warren Woods, Michigan*. 77(4), 1234–1253. <http://www.jstor.org/stable/2265592>
- Puletti, N., Galluzzi, M., Grotti, M., & Ferrara, C. (2021). Characterizing subcanopy structure of Mediterranean forests by terrestrial laser scanning data. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 24(September), 100620. <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2021.100620>
- R Core Team. (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <https://www.r-project.org/>
- Robitaille, A., & Saucier, J.-P. (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. In *Les Publications du Québec*.
- Rossell, C. . R., Patch, S., & Salmons, S. (2007). Effects of deer browsing on native and non-native vegetation in a mixed oak-beech forest on the Atlantic Coastal Plain. *Northeastern Naturalist*, 14(1), 61–72. <https://www.jstor.org/stable/4499896>
- Rother, M. T., Veblen, T. T., & Furman, L. G. (2015). A field experiment informs expected patterns of conifer regeneration after disturbance under changing climate conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(11), 1607–1616. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0033>
- 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>
- Sankey, T., Donager, J., McVay, J., & Sankey, J. B. (2017). UAV lidar and hyperspectral fusion for forest monitoring in the southwestern USA. *Remote Sensing of Environment*, 195, 30–43. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.04.007>
- Shao, J., Lin, Y. C., Wingren, C., Shin, S. Y., Fei, W., Carpenter, J., Habib, A., & Fei, S. (2024). Large-scale inventory in natural forests with mobile LiDAR point clouds. *Science of Remote Sensing*, 10(October), 100168. <https://doi.org/10.1016/j.srs.2024.100168>

- Simonson, W. D., Allen, H. D., & Coomes, D. A. (2014). Applications of airborne lidar for the assessment of animal species diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(8), 719–729. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12219>
- Soil Landscapes of Canada Working Group. (2010). *Soil Landscapes of Canada version 3.2. Agriculture and Agri-Food Canada. (digital map and database at 1:1 million scale).*
- Spore, N. J., & Brodie, K. L. (2017). *Collection, processing, and accuracy of mobile terrestrial LiDAR survey data in the coastal environment, Coastal and Hydraulics Laboratory. April*, 1–40.
- Sullivan, C. B., & Kaszynski, A. (2019). {PyVista}: 3D plotting and mesh analysis through a streamlined interface for the Visualization Toolkit ({VTK}). *Journal of Open Source Software*, 4(37), 1450. <https://doi.org/10.21105/joss.01450>
- US Forest Service. (2010). *Forest inventory and analysis national core field guide, Field data collection procedures for phase 2 plots, Version 5.0: Vol. I* (Issue October).
- Vierling, K. T., Vierling, L. A., Gould, W. A., Martinuzzi, S., & Clawges, R. M. (2008). Lidar: shedding new light on habitat characterization and modeling. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(2), 90–98. <https://doi.org/10.1890/070001>
- Wagner, S., Collet, C., Madsen, P., Nakashizuka, T., Nyland, R. D., & Sagheb-Talebi, K. (2010). Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. *Forest Ecology and Management*, 259(11), 2172–2182. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.029>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. <https://ggplot2.tidyverse.org/>

