

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
RÉSUMÉ	viii
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Contexte.....	1
1.2 Cartographie prédictive	3
1.3 Variables environnementales responsables de la répartition et de la diversité des bryophytes	4
1.3.1 Variables abiotiques	5
1.3.2 Variables biotiques.....	7
1.4 Effet de l'aménagement sur la diversité en bryophyte	9
1.4.1 Réponse aux perturbations	9
1.4.2 Rétablissement des communautés.....	11
1.5 Caractérisation de l'habitat par LIDAR.....	12
1.6 Objectif général	14
1.6.1 Objectifs spécifiques	14
1.7 Hypothèses.....	15
CHAPITRE II CARTOGRAPHIE PRÉDICTIVE DE LA DIVERSITÉ EN BRYOPHYTE ASSOCIÉE AUX FORÊTS MATURES À L'AIDE DES INDICES DÉRIVÉS DU LIDAR DANS UN PAYSAGE FORTEMENT AMÉNAGÉ.....	16
2.1 Résumé	16
2.2 Introduction.....	18
2.3 Méthodes et matériels	22

2.3.1 Site à l'étude.....	22
2.3.2 Échantillonnage.....	25
2.3.3 Indices dérivés du MNT et du nuage de points.....	29
2.3.4 Analyses statistiques	32
2.4 Résultats.....	37
2.4.1 Caractéristiques des microhabitats.....	37
2.4.2 Diversité et distribution spatiale.....	40
2.4.3 Validation des modèles et prédiction	46
2.5 Discussion.....	48
2.6 Conclusion.....	55
CHAPITRE III CONCLUSION GÉNÉRALE	56
ANNEXE A	58
BIBLIOGRAPHIE	69

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
2.1 Répartition des parcelles des huit types de peuplements échantillonnés dans le district de Black Brook au Nouveau-Brunswick (indiqué en noir), Canada. Les écorégions (indiqué dans la carte du Nouveau-Brunswick) et les sous-écorégions (indiqués dans la carte du district de Black Brook) sont présentées à l'aide de couleurs.	24
2.2 Répartition de la richesse des bryophytes selon le type de clade pour les huit types de peuplements échantillonnés. C.NA. : cédrières non aménagées, C.A. : cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : zones ripariennes, M : mixtes, P : plantations, F.A. : feuillus aménagés, C.NA. : feuillus non aménagés.	40
2.3 Importance des indices dérivés du MNT et du nuage de points utilisés dans le modèle <i>Forêt aléatoire</i> en relation à la richesse par parcelle. %IncMSE : Pourcentage de croissance de la moyenne de l'écart au carré, IncNodePurity : pureté des nœuds.	41
2.4 Analyse en coordonnées principales des espèces par parcelles. Les indices dérivés du MNT et du nuage de points ont été ajoutés par corrélation aux axes. La longueur des flèches indique la force de la corrélation aux axes. Les parcelles sont indiquées par symbole selon le type de peuplement : CNA. : cédrières non aménagées, CA. : cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : zones ripariennes, M : mixtes, P : plantations, F.A. : feuillus aménagés, FNA. : feuillus non aménagés.	43
2.5 Indices dérivés du MNT et du nuage de points reliés à la composition en bryophyte. En gris l'intervalle de confiance à 95% autour de la régression linéaire entre les indices sélectionnés et la composition (ligne bleue). L'échelle de l'axe des y représente les valeurs cartésiennes de l'Axe 1 (A, B, C, D) et de l'Axe2 (E, F) et réfère aux types de communautés.	45
2.6 Cartographie prédictive de la composition pour le district de Black Brook pour des pixels de 400m ² et agrandissement en encadré à partir des indices dérivés du LiDAR et la distance la plus proche à un cours d'eau associé à l'Axe 1 de la PCoA. Les types peuplements délimité par un contour noir représente les huit types de peuplements échantillonnées pour l'étude. Les tons de bleus représentent les feuillus et les plantations, les tons beiges représentent les peuplements mixtes et les tons bruns représentent les peuplements résineux.	47

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Description des peuplements sélectionnés pour l'échantillonnage aléatoire des bryophytes dans le district de Black Brook au Nouveau-Brunswick. La superficie occupée sur le territoire des types de peuplements est indiquée en pourcentage pour le district. Les valeurs correspondent à des moyennes (\pm écart-type) pour les quatre répliqués par peuplement. Ppl : Type de peuplement, Ess. dom. : Essence dominante, Supp.(ha) : Superficie totale des peuplements en pourcentage, Micro diff. : Nombre de microhabitats différents, ST : Surface Terrière (m ² /ha), DHP : Diamètre à hauteur de poitrine (cm), % Herb : pourcentage de couvremnt en herbacées, % Bryo : pourcentage de couvremnt en bryophyte, DL : dépôts en litière (cm).....	26
2.2 Description des variables d'habitat prélevées dans les parcelles.	27
2.3 Description des indices dérivés du MNT et du nuage de points utilisés pour la modélisation du patron de diversité dans le district de Black Brook pour les huit types de peuplements.	30
2.4 Modèles candidats des indices dérivés du MNT et du nuage de points expliquant la composition des bryophytes dans les huit types de peuplements représentés par les valeurs des axes 1 et 2 de la PCoA. Les variables explicatives sont celles décrites dans les tableaux 2.3. Le symbole + indique un effet additif et le symbole : indique une interaction.	35
2.5 Valeurs moyennes des variables environnementales des quatre répliqués des huit types de peuplements dans le district de Black Brook. Ppl; peuplement, C.n.A. : cédrières non aménagées, C.A. : cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : zones ripariennes, M : mixtes, P : plantations, F.A. : feuillus aménagés, F.n.A. : feuillus non aménagés, DL : débris ligneux, Micro : microtopographie, STo : superficie totale, SC : superficie colonisée, Col : colonisé, NCol : non colonisé, NMD : nombre de microhabitats différents, CC : densité de la canopée.	39

2.6	Moyenne de l'indice de similarité de Sørensen par peuplement et intrapeuplement (indiqué en gras). Ppl : peuplements, C.NA. : cédrières non aménagées, C.A. : cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : zones ripariennes, M : mixtes, P : plantations, F.A. : feuillus aménagés, F.NA. : feuillus non aménagés.....	42
A3.1	Description de l'ensemble des indices dérivés du Lidar produit pour le district de Black Brook pour des pixels de 400m ²	58
A3.2	Sélection de modèles dans l'évaluation de la composition en bryophyte basée sur l'axe 1 et l'axe 2 de la PCoA pour le district de Black Brook, Nouveau-Brunswick, Canada. K : nombre de paramètres estimé, aicc : critère d'information, delta aicc : delta du critère d'information, aicwt : probabilité du modèle.	60
A3.3	Liste des espèces retrouvées par peuplements indiquées par un code binaire (1= présence, 0= absence). La colonne Grp indique le groupe de chaque espèce selon quelle appartient aux mousses vraies (M), aux sphaignes (S) ou aux hépatiques (H). La colonne Sub. Indique le type de substrat préférentiel de chaque espèce et correspond à aquatique (A), bog (B), epixilique (Ex), épiphyte (Ep), généraliste (G), terricoles (T), saxicole (Sax) et autres (0).	61
A3.4	Analyse en coordonnées principales des espèces indicatrices par parcelles. Les points de couleur représentent les substrats et les espèces indicatrices sont indiquées par leur abréviation dans le graphique. Les parcelles sont indiquées par symbole selon le type de peuplement : CNA. : Cédrières non aménagées, CA. : Cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : Zones ripariennes, M : mixtes, P : Plantations, F.A. : Feuillus aménagés, FNA. : Feuillus non aménagés. Les type de substrat préférentiel correspond à aquatique (A), bog (B), epixilique (Ex), épiphyte (Ep), généraliste (G), terricoles (T), saxicole (Sax) et autres (0).	68

RÉSUMÉ

L'exploitation sylvicole affecte les conditions de l'habitat en augmentant les niveaux de luminosité, en diminuant les taux d'humidité, en homogénéisant la microtopographie et en réduisant l'apport en débris ligneux et leur niveau de décomposition. Ces changements affectent particulièrement les bryophytes associées aux forêts matures qui nécessitent des conditions d'humidité élevée et de luminosité basse et qui requièrent des substrats spécifiques. La composition en bryophyte se trouve fortement restreinte à la suite de traitements sylvicoles, étant composée d'un sous-ensemble des espèces auparavant présentes et d'espèces communes tolérantes aux activités anthropiques. Le retour à des compositions semblables à celles retrouvées dans les forêts matures dépendra du retour des conditions du microhabitat et du microclimat. Cependant, même avec des conditions d'habitat favorable à la germination et l'établissement, sans sources de propagules (structure permettant la reproduction) au sein du paysage, la recolonisation restera limitée. Afin d'assurer une diversité élevée en bryophyte au sein du paysage, il est donc primordial de déterminer la répartition des zones hautement diversifiées en bryophyte pouvant agir comme sources de propagules pour la recolonisation. Grâce à la relation existante entre la disponibilité des gradients de ressources et l'adaptation des espèces à exploiter ces ressources, il est possible de faire la cartographie prédictive de la biodiversité. Il s'agit en fait de recenser cartographiquement les ressources disponibles dans le paysage pouvant être consommé et qui assurent la survie et le maintien des espèces visées afin de prédire leur présence. Puisque les indices dérivés du nuage de points obtenu par balayage aéroporté (LiDAR; *Light Detection and Ranging*) permettent la cartographie et la caractérisation des ressources disponibles dans l'habitat à diverse échelle et de manière fiable, leur utilisation dans la modélisation de la distribution spatiale d'espèces a été réalisée avec succès dans de nombreuses études.

L'objectif de cette étude était d'évaluer la capacité des indices dérivés du nuage de points obtenu par balayage aéroporté (LiDAR) et des Modèles numériques de Terrain (MNT) à prédire des zones hautement diversifiées en bryophyte à l'échelle du peuplement dans un paysage fortement aménagé. Pour ce faire, nous avons échantillonné huit types de peuplements matures dans le district de Black Brook au

nord-ouest du Nouveau-Brunswick. Plus spécifiquement nous avons; 1) Évalué la richesse et la composition retrouvée dans les huit types de peuplements, 2) déterminé et caractérisé les variables terrains associées aux microhabitats expliquant la diversité, 3) développé des indices dérivés du MNT et du nuage de points associés à la diversité et la distribution spatiale en bryophyte. Ceci nous a permis de développer un modèle prédictif de la diversité et la distribution spatiale en bryophyte à l'échelle du paysage aux fins de gestion de la biodiversité en bryophyte.

Les résultats démontrent qu'il y a une forte hétérogénéité dans la composition en bryophyte entre les types de peuplement. La richesse et la composition sont reliées au gradient d'humidité, de luminosité, à la microtopographie et à la qualité et la diversité en microhabitat. Spécifiquement, les peuplements à proximité de cours d'eau, n'ayant pas subi de traitement sylvicole, avec une microtopographie hétérogène et un nombre élevé de microhabitats différents et de qualité étaient plus riches en bryophytes. Les indices retenus pour la modélisation de la composition en bryophyte sont la distance la plus proche d'un cours d'eau, la rugosité, le ratio de la densité de la canopée et la fermeture de la canopée à 18 mètres au-dessus du sol. Ces indices expliquent environ 45% de la composition en bryophyte, mais sont faiblement reliés à la richesse. Les modèles construits à partir de ces indices permettent de prédire la composition avec une certitude jouant entre 82% et 87%. La distance la plus proche à un cours d'eau est la variable la plus importante dans la détermination de la composition à l'échelle du paysage ($P < 0.05$, $r^2 = 0.65$). Ceci met en relief l'importance des bandes riveraines comme habitat diversifié en bryophyte pouvant agir comme sources de propagules dans un paysage aménagé.

Les modèles développés démontrent qu'il est possible d'utiliser des indices dérivés du MNT et du nuage de points (LiDAR) comme substitut aux données recueillies sur le terrain dans l'estimation de la distribution de la composition en bryophyte au sein du paysage aménagé.

Mots clés : bryophyte, composition, LiDAR, cartographie prédictive, traitement sylvicole, forêts matures

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Contexte

Le vaste territoire du district de Black Brook, situé au nord-ouest du Nouveau-Brunswick, est parmi l'un des plus fortement aménagés du Canada (Etheridge et al. 2005). Chaque année, les activités de sylviculture sont effectuées sur un peu plus de 72 000 hectares (gouvernement du Canada, 2017). La gestion intensive du territoire et la récurrence des perturbations sylvicoles rendent l'habitat plus homogène en réduisant les variations de la microtopographie, en uniformisant le couvert forestier et en diminuant les dépôts en gros débris ligneux (Ross-Davis and Frego 2002). Ces changements dans les caractéristiques biotiques et abiotiques ont transformé la composition de la végétation pour toutes strates, mais affectent particulièrement les bryophytes (Ross-Davis and Frego 2002, Schmalholz et al. 2011). Les changements dans la composition en bryophyte suivant les perturbations sylvicoles concernent principalement la perte d'espèces associées aux vieilles forêts intactes (Fenton et al. 2003) sensibles au niveau d'humidité, de luminosité (Caners et al. 2010) et ayant une dispersion limitée (Caners et al. 2013). Afin d'assurer un retour à des compositions en bryophyte similaires à celles retrouvées dans les vieux peuplements non perturbés (anthropologiquement) plusieurs pratiques ont déjà été formulées tels l'apport en débris ligneux (Ross-Davis and Frego 2002) ou encore le choix de pratiques sylvicoles moins dommageables pour le sol (Fenton et al. 2003). Bien que la restauration structurelle (Löhmus and Löhmus 2008) et l'adaptation de pratiques sylvicoles (Ross-Davis and

Frego 2002, Etheridge et al. 2006) puissent assurer un meilleur maintien des conditions abiotiques et biotiques propices au développement des compositions de bryophytes, un apport en propagule (structure permettant la reproduction) est essentiel (Caners et al. 2009). Un tel flux permet d'augmenter le potentiel de recolonisation et la qualité d'assemblage (Caners et al. 2009), évitant par le fait même que les compositions en bryophytes soient formées d'un sous-ensemble des espèces préalablement présentes, après perturbation sylvicole (Fenton et al. 2003). Il importe donc de répertorier des sources de propagule fiables au sein du paysage aménagé pour maximiser le potentiel de recolonisation en augmentant la connectivité entre îlots perturbés et non perturbés (Schmalholz et al. 2011).

La spécificité des espèces à utiliser et à répondre à différentes variables abiotiques disponibles dans un habitat rend leur présence prédictible selon la combinaison des ressources environnementales disponibles (Franklin 1995, Guisan and Zimmermann 2000). Le recensement de ces ressources disponibles dans le paysage permet de modéliser, par le biais de la cartographie prédictive, les patrons de distribution des espèces et des communautés (Franklin 1995, Guisan and Zimmermann 2000). Les indices dérivés du modèle numérique de terrain (MNT), de la hauteur de la canopée (MHC) et du nuage de points obtenu à l'aide du LiDAR (Light Detection and Ranging) peuvent donc être utilisés dans l'évaluation de la biodiversité (Listopad et al. 2015) (Lefsky et al. 2002, Hudak et al. 2009). Cette recherche étudie l'apport et l'efficacité des indices dérivés du nuage de points et des MNT à l'élaboration d'un modèle prédictif de la diversité en bryophyte dans le paysage fortement aménagé du district de Black Brooke au Nouveau-Brunswick.

1.2 Cartographie prédictive

Les modèles prédictifs de répartition ont depuis longtemps fait leur preuve comme outils servant à mesurer les effets des activités anthropiques sur la répartition des espèces et pour cerner les priorités d'intervention en conservation (Franklin 1995, Guisan and Zimmermann 2000). Au niveau de l'ensemble de la communauté, tel qu'exprimé par (Weiher et al. 1998), deux forces régissent la composition en espèces soit: les facteurs abiotiques externes (habitat) qui contraignent l'expression de certains traits et des facteurs biotiques internes (niche) qui empêche que des espèces qui cohabitent soient trop similaires. Les modèles prédictifs de répartition sont basés sur le principe de niche et d'habitat (Franklin 1995). La niche représente l'ensemble des caractéristiques adaptatives qui peut être exprimé par une espèce alors que l'habitat regroupe l'ensemble des combinaisons de gradients écologiques disponible en un espace donné (Whittaker et al. 1973, Hirzel and Le Lay 2008). Les gradients écologiques, selon Austin (1985), sont des matières ou de l'énergie consommée par les organismes (gradient de ressources). Les gradients de ressources comprennent les ressources non consommées (ex. :pH), mais ayant un effet physiologique sur les organismes (gradient direct) et les variables reliées aux variations dans les patrons de distribution (ex. :pente, exposition), mais qui n'ont pas d'effet direct sur la physiologie des organismes (gradient indirect) (Austin and Smith 1990). Ainsi, en fonction des exigences physiologiques d'une espèce, de la disponibilité et de la distribution des gradients indirects de l'habitat, il est possible de prédire la présence et l'absence d'une espèce pour un espace géographique donné (Franklin 1995). Les variables prédictives utilisées sont traditionnellement issues des gradients indirects telles que le climat, la topographie et la géologie obtenue à l'aide de carte numérique (Franklin 1995, Guisan and Zimmermann 2000). L'utilité de l'usage de ces variables est qu'elles sont plus facilement mesurables à grande échelle que l'inventaire de toute la végétation (Franklin

1995, Guisan and Zimmermann 2000) et remplace efficacement la mesure des ressources consommées et des gradients directs (Guisan and Zimmermann 2000).

Le potentiel d'établissement, représenté par les ressources disponibles, n'assure pas la présence d'une espèce puisque celle-ci est également le résultat de la capacité de dispersion, de la compétition entre espèces et des maladies. Ces variables sont plus difficilement cartographiables que les gradients écologiques. À cette limite s'ajoute celle de l'étendue d'un modèle prédictif puisque comme soulevé par Guisan and Zimmermann (2000), « les variables topographiques peuvent résulter en une combinaison de gradients directs et de ressources différentes » entre différentes régions. L'élaboration d'une cartographie prédictive de la distribution d'une espèce ou d'un groupe d'espèces comprend la formulation du modèle conceptuel, le choix du modèle d'échantillonnage, l'élaboration d'une analyse statistique, la prédiction du modèle et la validation de ce modèle (Guisan and Zimmermann 2000).

1.3 Variables environnementales responsables de la répartition et de la diversité des bryophytes

Les gradients d'humidité au sol et de la lumière ainsi que la qualité et la disponibilité en microhabitat sont les principales caractéristiques abiotiques affectant la distribution et la richesse en bryophyte (Mills et al. 2004, Raabe et al. 2010, Goguen and Arp 2017). La distribution, c'est-à-dire l'arrangement dans l'aire de répartition, et la richesse en bryophyte sont étroitement liées à l'hétérogénéité du microhabitat et du microclimat (Mills et al. 2004, Mills and Macdonald 2005, Raabe et al. 2010). La disponibilité en propagule, la capacité de dispersion à l'échelle du paysage (Caners et al. 2009), les interactions interspécifiques (Caners 2010) et les strates supérieures (McGee and

Kimmerer 2002) sont les principaux facteurs biotiques influençant la composition et la répartition des bryophytes.

1.3.1 Variables abiotiques

Puisque les bryophytes sont exohydriques (alimenté en eau par circulation externe) (Faubert 2012), elles sont dépendantes du taux d'humidité se trouvant à leur proximité pour leur assurer croissance et vigueur (Pharo et al. 2004, Stewart and Mallik 2006, Caners et al. 2013). L'humidité est influencée par les ouvertures dans le couvert forestier (Caners et al. 2010, Raabe et al. 2010) et par les caractéristiques topographiques à l'échelle du peuplement (pente, orientation, forme), du méso et du micro habitat (Økland 1994). Les gradients d'humidité qui en résultent influencent la composition en espèces selon leur préférence en humidité (Goguen and Arp 2017) et leur tolérance à la dessiccation (Caners et al. 2013). Les gradients d'humidité ont un effet sur la composition tant au niveau du microsite à l'échelle d'un mètre carré comme dans le cas d'un bouton dans une dépression (Økland 1994) qu'aux échelles du peuplement dans les bandes riveraines (Stewart et Mallik, 2006, Baldwin et al. 2011).

La lumière disponible influence la composition en espèces par son effet sur les conditions du microclimat et du microhabitat (Caners et al. 2013) et la germination des spores (Caners et al. 2009). Les niveaux de luminosité influencent l'évaporation ayant ainsi un impact sur l'humidité ambiante ainsi que celle des microsites tels que le bois mort. Il y a donc un changement progressif dans la composition en espèce de bryophytes selon le gradient d'ouverture dans le couvert forestier en raison des gradients de luminosité et d'humidité qui en découlent (Raabe et al. 2010, Caners et al. 2013).

La richesse, l'abondance et la fréquence des espèces vivant sur le bois mort sont, à une échelle du microhabitat, déterminées par la quantité, la superficie (Raabe et al. 2010) et la qualité de celui-ci (classe de décomposition, conifère vs feuillu) (Mills et al. 2004, Mills and Macdonald 2005). Les communautés présentes sur le bois des feuillus et des résineux sont différentes et accueillent des espèces avec des traits biologiques distinctifs (Mills et al. 2004, Mills and Macdonald 2005). Les espèces de bryophytes présentes sur les troncs vivants persistent après la mort de l'arbre (Mills et al. 2004, Mills and Macdonald 2005). Cependant, une fois le bois mort, c'est la classe de décomposition et le taux de colonisation qui déterminent l'assemblage en espèces, diminuant les différences de composition entre feuillus et résineux (Mills et al. 2004, Mills and Macdonald 2005).

Plus il y a accumulation de bois mort, plus la superficie colonisable augmente et plus il y a d'hétérogénéité dans les stades de décomposition résultant en une augmentation de la richesse (Raabe et al. 2010). Plusieurs facteurs influencent l'accumulation de débris ligneux au sol tels que les perturbations naturelles, les maladies, la succession forestière, etc. (Worrall et al. 2005). Le taux de décomposition est influencé par la dimension du débris, le climat, le type de bois (Russell et al. 2013) et l'espèce (Yatskov et al. 2003). Les débris ligneux se décomposent plus lentement lorsqu'ils sont surélevés ou exposés à la lumière, car les niveaux d'humidité des débris ligneux sont réduits (Raabe et al. 2010). L'humidité est ainsi une variable importante pour la décomposition du bois. De plus, la décomposition est plus longue pour les régions où le nombre de degrés/jour est faible (Russell et al. 2013).

1.3.2 Variables biotiques

Les propagules représentent toute partie d'une bryophyte pouvant donner naissance à un nouveau plant soit les spores, gemmae ou autres structures asexuées spécialisées (Ross-Davis and Frego 2004). Ces sources de propagule, aérienne et cumulée au sol, représentent le bassin à partir duquel les communautés se développeront, c'est-à-dire à partir duquel elles émergeront ou évolueront. La diaspora aérienne a une influence plus importante que la diaspora cumulée au sol sur la composition de bryophytes établie puisque certaines propagules cumulées au sol ne sont plus viables une fois ensevelit (Ross-Davis and Frego 2004). La distance était auparavant considérée comme un élément limitant pour la dispersion (Ross-Davis and Frego 2004), et ce particulièrement pour les espèces ayant des stratégies de reproduction considérées limitantes telles que les espèces dites satellites qui ont une production de spores faible ou occasionnelle (Söderström 1989). Cependant, à la lumière des résultats obtenus par Barbé et al. (2016), la distance aurait un rôle mitigé dans la composition. Elle serait davantage responsable de la composition au niveau régional alors que les caractéristiques temporelles, structurelles et spatiales affecteraient les métacommunautés (Barbé et al. 2016). Effectivement, les conditions du microhabitat (Mills et al. 2004, Mills and Macdonald 2005) et le niveau de luminosité (Caners et al. 2009) sont déterminants pour l'abondance et pour l'établissement des propagules.

La composition et la distribution sont influencées par l'interaction entre espèces établies (Caners et al. 2010). Les relations peuvent être négatives (ex. : compétition), ou bien être positives (ex. : symbioses) (Økland 1994). Au niveau du sol forestier, la colonisation par de nouvelles espèces peut être restreinte par l'apparition de microhabitat lorsque des espèces compétitives occupent déjà les microhabitats présents (Mills et al. 2004). Par ailleurs, le tapis dense formé par certaines espèces de mousse est corrélé avec une faible diversité en bryophyte (Ross-Davis et Frego, 2004) et la

compétition exclusive (Caners et al. 2010). Ces interactions négatives sont toutefois marginales dans les peuplements non perturbés (Økland 1994), les interactions positives étant davantage observées dans ces peuplements (Caners et al. 2010). Des conditions d'humidité et d'ombre plus élevées favorables à l'établissement de secondes espèces peuvent également être promues par les espèces colonisatrices (Caners et al. 2010).

La diversité en bryophyte étant davantage liée à la disponibilité en microhabitat et aux conditions du microclimat, le type de peuplement contribue de manière marginale à la diversité (Mills and Macdonald 2005). Il influence cependant les conditions de luminosité, d'humidité et de disponibilité en microhabitat (Caners et al. 2013). Les peuplements de résineux offrent un couvert plus dense, ce qui favorise des conditions d'humidité plus stables et plus élevées que les peuplements mixtes ou de feuillus (Caners et al. 2013). Ces conditions sont plus favorables au maintien d'une composition en espèces ayant des préférences d'humidité élevée, une reproduction dioïque ou une production de sporophyte irrégulière (Caners et al. 2013). Dans les peuplements feuillus, les bryophytes sont retrouvées sur des microhabitats émergents puisque le dépôt important de litière au sol empêche la croissance des espèces vivant sur le sol (Startsev et al. 2008). Le couvert en bryophyte y est donc moins important que dans les peuplements de résineux (Caners et al. 2013). En contrepartie, le tronc des feuillus héberge une plus grande diversité d'épiphytes que les conifères (Mills et al. 2004). Le type d'essence et l'âge des arbres jouent un rôle important dans l'assemblage des communautés d'épiphytes (McGee and Kimmerer 2002, Fritz et al. 2009b). L'âge des arbres est souvent relié à un plus grand diamètre et donc une plus grande superficie colonisable, mais également à un temps permettant la colonisation de nouvelles espèces (McGee and Kimmerer 2002). Chaque essence possède des caractéristiques particulières au niveau de la rugosité, de l'épaisseur et du pH de leur écorce qui influence les conditions du microhabitat et du microclimat pour les espèces qui s'y établissent (McGee and Kimmerer 2002).

1.4 Effet de l'aménagement sur la diversité en bryophyte

1.4.1 Réponse aux perturbations

La réponse aux perturbations n'est pas uniforme entre différents groupes de bryophytes et reflète leur tolérance aux changements des conditions abiotiques et biotiques (Caners et al. 2010, Caners et al. 2013). Certaines espèces meurent peu de temps après les perturbations (Caners et al. 2010) alors que d'autres perdent leur vigueur et leur densité sur plusieurs années (Fenton et al. 2003). Ceci dépend du type de perturbation (Fenton et al. 2003, Schmalholz et al. 2011), du maintien des conditions défavorables à la germination et la croissance (Ross-Davis and Frego 2002, Dynesius 2015) et de la résilience des espèces (Caners et al. 2010).

Les espèces non affectées ou même favorisées par les traitements sylvicoles présentent souvent un mode de vie annuel, sont monoïques, et ont une grande production de petite spore ou peuvent se reproduire végétativement (Ross-Davis and Frego 2004, Caners et al. 2013). À l'inverse, les espèces dites sensibles sont systématiquement retirées des communautés après perturbation due à leurs exigences du microhabitat et du microclimat et tarde à recoloniser les habitats aménagés vu leur dispersion limitée et les exigences spécifiques nécessaires à la germination. Ainsi les espèces étant pérennes, dioïques, ayant une production de spores faible ou ayant de larges spores sont associées à des forêts intactes (Caners et al. 2013). Les espèces associées aux forêts intactes sont donc plus à risque de disparaître du paysage, car elles n'auraient pas de propagule disponible dans l'environnement immédiat (Ross-Davis and Frego 2004) et parce qu'elle ne rencontre pas les conditions environnementales nécessaires à leur l'établissement.

Les coupes à blanc suivies de plantation transforment drastiquement les conditions abiotiques et biotiques comparativement aux coupes partielles ou aux perturbations naturelles comme les feux de forêt où la structure initiale du peuplement est mieux préservée (Schmalholz et al. 2011). Les transformations dans la composition en espèces seront donc influencées par l'historique et le degré de perturbation de l'habitat. Les méthodes de récolte qui endommagent le sol sont particulièrement à risque de diminuer la diversité et de rendre plus difficile l'établissement de communauté (Fenton et al. 2003), mais sont favorables aux espèces colonisant le sol nu (Caners et al. 2013). À l'inverse, les perturbations à petite échelle présentes dans les peuplements naturels contribuent à l'augmentation de la richesse en augmentant l'hétérogénéité de l'habitat par l'apport en luminosité locale et l'ajout de microhabitat (Jonsson and Esseen 1990, Mills et al. 2004).

Les travaux sylvicoles régulièrement effectués sur les mêmes peuplements, tels que l'éclaircissement, réduisent l'apport en gros débris ligneux (Schmalholz et al. 2011) et maintiennent une luminosité élevée. La réduction de la densité de la canopée (Caners et al. 2010) et de la quantité en débris ligneux sont les principaux facteurs responsables de la transformation de la composition en bryophyte. La réduction de la canopée a pour conséquence l'augmentation de l'évaporation ce qui diminue l'humidité au sol (Caners et al. 2010) et des débris ligneux (Raabe et al. 2010). La perte en humidité ambiante et au sol diminue la vigueur et la croissance des espèces établies (Pharo et al. 2004), menant à une perte de diversité (Fenton et al. 2003). Une forte radiation a également pour conséquence l'inhibition de la germination de certaines espèces (Caners et al. 2009). La diminution de l'humidité des débris ligneux freine la décomposition par les champignons (Crockatt and Bebbert 2015) vers des stades favorables à la colonisation par les bryophytes (Mills et al. 2004). La densité et la diversité des espèces épixyliques sont grandement réduites dans les peuplements ayant perdu une grande portion de la superficie en débris ligneux après éclaircissement (Fenton et al. 2003, Schmalholz et al. 2011) vu leur relation spécifique avec les débris ligneux (Mills et al. 2004, Mills

and Macdonald 2005, Raabe et al. 2010). Ces effets sont toutefois mitigés dans les peuplements résineux comparativement aux peuplements feuillus ou mixtes ayant subi des aménagements similaires ou encore dans les bandes riveraines puisque des conditions d'humidité stable et élevée y sont mieux maintenues (Stewart and Mallik 2006, Baldwin et al. 2011, Caners et al. 2013).

1.4.2 Rétablissement des communautés

À la suite d'une perturbation, la communauté de bryophytes est composée d'un sous-ensemble des espèces qui prévalaient avant (Fenton et al. 2003). Le rétablissement des communautés subséquentes dépendra donc davantage de l'apport régional en propagule aérienne plutôt que de l'apport local (Ross-Davis and Frego 2004). Les espèces colonisatrices produisant une quantité importante de spores transportée sur de longues distances seront avantagées après une perturbation et s'ajouteront aux sous-ensembles des espèces préalablement présentes (Ross-Davis and Frego 2004). Les espèces colonisatrices laisseront la place aux espèces ayant des spores plus grosses qui résistent bien à l'enfouissement sous l'humus (Ross-Davis and Frego 2004). L'ajout subséquent d'espèces sera dépendant du retour à des conditions favorables, c'est-à-dire des niveaux d'humidité et de luminosité adéquats et une quantité suffisante de microhabitat de qualité permettant la germination (Fenton et al. 2003, Dynesius 2015). Dans le cas d'une perturbation naturelle locale, le temps de recolonisation est rapide indiquant que la facilitation par les espèces colonisatrices n'est pas nécessaire pour l'établissement des espèces associées aux successions tardives (Jonsson and Esseen 1990). Le type (naturel ou anthropique) et la sévérité (coupe partielle, coupe à blanc) des perturbations, ainsi que le type de peuplement préalablement présent, sont les principales caractéristiques déterminant le retour des conditions favorables à

l'établissement et au maintien des bryophytes (Fenton et al. 2003, Caners et al. 2010, Schmalholz et al. 2011). Même en présence de conditions idéales à l'établissement et au maintien d'une composition riche en bryophytes, la compétition, la proximité d'une source de propagules et le temps d'accumulation du bassin de propagule (Jonsson and Esseen 1990, Löhmus and Löhmus 2008, Caners et al. 2009) limiteront la recolonisation. Puisque le temps entre deux interventions sylvicoles est généralement trop court pour permettre le retour de conditions favorables, le rétablissement de communauté riche restera limité, et ce même après plusieurs décennies (Dynesius 2015). Ainsi, les espèces sensibles sont désavantagées et tardent à recoloniser les peuplements aménagés (Caners et al. 2013). En somme, le maintien de conditions abiotiques et biotiques non favorables à la recolonisation et la sévérité des interventions sylvicoles limitent le développement des communautés de bryophytes (Schmalholz et al. 2011, Dynesius 2015) d'autant plus si l'apport en propagule est insuffisant.

1.5 Caractérisation de l'habitat par LIDAR

Les outils de télédétection développés dans les dernières années augmentent la performance des modèles prédictifs de la répartition par la facilitation des mesures et par l'ajout de variables explicatives à fine résolution (Camathias et al. 2013, Parviainen et al. 2013, Goguen and Arp 2017). Ces outils rendent mieux compte de l'hétérogénéité retrouvée que l'utilisation des gradients indirects traditionnellement utilisés tels que la pente, l'orientation, les dépôts sédimentaires, etc. (Franklin 1995, Guisan and Zimmermann 2000, Camathias et al. 2013).

La visualisation du terrain en trois dimensions à l'aide de LiDAR (Light detection and ranging) provient de la mesure du laps de temps entre l'émission d'un signal à partir d'un capteur et le retour de ce signal réfléchi par une surface cible (Lefsky et al. 2002).

La multiplicité (nombre de signaux) ainsi que l'angle de dispersion des points permettent d'obtenir un modèle numérique d'élévation de terrain (MNT) et de la superficie de la canopée (MHC) (Hudak et al. 2009). La haute résolution de ces modèles permet l'extraction de plusieurs indices reliés à la topographie et à la canopée (Lefsky et al. 2002). Puisque les systèmes écologiques sont influencés par les variables topographiques (Lefsky et al. 2002), elles trouvent en écologie de multiples usages notamment dans les études de la diversité et la modélisation de la distribution spatiale des espèces (Franklin 1995, Goguen and Arp 2017).

Les trames dérivées (pente, aspect, courbature, etc.) servent à la détermination d'indices permettant, entre autres, de connaître les niveaux d'humidité du sol et de caractériser le couvert forestier (Goguen and Arp 2017). L'indice d'humidité utilise les caractéristiques locales et générales de la pente pour quantifier l'apport de la topographie sur le contrôle des processus hydrologiques (Sørensen et al. 2006). Cet indice permet donc la visualisation de la distribution des zones d'accumulation d'eau et le potentiel d'humidité du sol (Laamrani et al. 2014a). L'indice de profondeur d'eau sert également à quantifier les niveaux d'humidité du sol en ayant l'avantage de produire des classes de drainage (Goguen and Arp 2017). Il permet donc la visualisation des gradients de changement de niveau d'humidité du sol (Goguen and Arp 2017). Le TWI (Topographic Wetness Index) est plus sensible à la résolution du modèle numérique de terrain et à son lissage que ne l'est le DTW (Depth To Water) (Murphy et al. 2009).

La description de la qualité de l'habitat par l'étude de la canopée sert avantagement l'étude de la répartition, de l'abondance et de la diversité en bryophyte. Lorsque des signaux discrets sont utilisés, il est possible d'obtenir des indices de la fermeture et du densité de la canopée alors que les signaux à retour multiples permettent d'estimer le profil de la hauteur de la canopée. La fermeture du couvert réfère à la proportion du ciel obstrué par la canopée alors que le densité de la canopée réfère à la proportion du

sol forestier ombragé par la canopée (Jennings et al. 1999, Korhonen et al. 2011). Ces trois indices sont utilisés pour déterminer le niveau de pénétration de la lumière et les percées dans la canopée (Alexander et al. 2013, Tanhuanpää et al. 2015). Le profil de la hauteur de la canopée permet également l'évaluation des radiations photosynthétiquement actives et la biomasse du sous-bois (Lefsky et al. 2002, Hudak et al. 2009). Un tel indice a été utilisé pour évaluer le couvert en sphagnaceae et hypnaceae (Peckham et al. 2009). En plus d'inférer sur la disponibilité en lumière au niveau du sol, l'étude des ouvertures dans le couvert forestier permet d'évaluer la disponibilité en gros débris ligneux avec calibration (Pesonen et al. 2008) ou sans calibration (Tanhuanpää et al. 2015).

1.6 Objectif général

Évaluer la capacité des indices dérivés du nuage de points obtenu par balayage aéroporté (LiDAR) et des Modèles numériques de Terrain (MNT) à prédire des zones hautement diversifiées en bryophyte à l'échelle du peuplement dans un paysage fortement aménagé.

1.6.1 Objectifs spécifiques

1. Identifier les zones pouvant servir de sources de propagules par la caractérisation de la distribution spatiale de la richesse et de la composition des bryophytes associées aux forêts matures au sein d'un paysage fortement aménagé.

2. Déterminer et caractériser les variables terrain associées aux microhabitats expliquant la diversité retrouvée à l'échelle des parcelles.
3. Identifier les indices dérivés du LiDAR et cartographiques explicatifs associés à la diversité et la distribution spatiale en bryophyte.
4. Développer un modèle prédictif de la diversité et de la distribution spatiale en bryophyte à l'échelle du paysage à l'aide des indices dérivés de LiDAR.

1.7 Hypothèses

1. La richesse spécifique des bryophytes et la composition seront distribuées selon les gradients d'humidité et de luminosité retrouvés dans le paysage ainsi que le nombre et la qualité des microhabitats disponibles, résultant des traitements sylvicoles effectués dans les peuplements.
2. Nous estimons également que les indices dérivés du MNT et du nuage de points obtenu par LiDAR permettront de capturer les caractéristiques de l'habitat responsable de la diversité et qu'elles permettront de prédire des zones hautement riches en bryophytes associées aux forêts matures.

CHAPITRE II

CARTOGRAPHIE PRÉDICTIVE DE LA DIVERSITÉ EN BRYOPHYTE ASSOCIÉE AUX FORÊTS MATURES À L'AIDE DES INDICES DÉRIVÉS DU LIDAR DANS UN PAYSAGE FORTEMENT AMÉNAGÉ

Maurane BOURGOUIN^{1,2} Osvaldo VALERIA^{1,2,3} Nicole J. FENTON^{1,2,3,4}
1 Centre d'Étude de la Forêt, 2 Institut de Recherche sur les Forêts, UQAT, 3 Chaire
en Aménagement Forestier Durable, 4 Chaire Industrielle CRSNG-UQAT sur la
Biodiversité en Contexte Minier

2.1 Résumé

Le rétablissement de la diversité des bryophytes après un traitement sylvicole dépend du retour des conditions du microhabitat et du microclimat. Toutefois, sans sources de propagules (structures reproductives) au sein du paysage aménagé, même des conditions d'habitat parfaites ne suffiront pas à assurer la diversité en bryophyte. Afin d'identifier ces sources et assurer leur protection, nous avons utilisé des indices dérivés du Modèle Numérique de Terrain (MNT) et du nuage de points obtenu par balayage aéroporté (LiDAR; *Light Detection and Ranging*) comme variables explicatives dans le cadre d'un projet de cartographie prédictive de biodiversité des bryophytes. Le travail de terrain a été réalisé en 2017 dans le district hautement aménagé de Black Brook au Nouveau-Brunswick, Canada. Les bryophytes ont été échantillonnées et identifiées dans tous les microhabitats des quatre répliqués pour chacun des huit types de peuplements matures et vieilles forêts aménagés et non aménagés. Les modèles

numériques de terrain (MNT) et d'élévation (MNE) ainsi que les indices dérivés du nuage de points ont servi à la caractérisation des huit types de peuplement échantillonnés. Les résultats indiquent que les peuplements les plus riches (Cédrières, Zones ripariennes et Résineux mixte) sont associés à une plus grande disponibilité et diversité des microhabitats et un niveau d'humidité élevé. Les communautés bryophytaires sont regroupées par type de peuplements et sont distinctement différentes ($P < 0.05$) entre peuplements résineux, feuillus et plantations d'épinettes. Les indices dérivés du LiDAR expliquant la composition en bryophyte sont reliés à l'humidité (distance la plus proche à un cours d'eau), la canopée (ratio du relief de la canopée, fermeture et densité de la canopée) et la microtopographie. Ces indices expliquent environ 45% de la composition en bryophyte, mais sont faiblement reliés à la richesse. Les modèles construits à partir de ces indices permettent de prédire la composition avec une certitude jouant entre 82% et 87%. La prédominance de la distance la plus proche d'un cours d'eau pour la prédiction de la composition ($P < 0.05$, $r^2 = 0.65$) indique que les bandes riveraines jouent un rôle important dans la diversité en bryophyte. Les bandes riveraines représentent ainsi une source de propagules significative pour le paysage et à l'avantage d'augmenter la connectivité écologique puisqu'elles sont sous restriction de coupe. Les modèles développés démontrent qu'il est possible d'utiliser des indices dérivés du MNT et du nuage de points comme substitut aux données recueillies sur le terrain dans l'estimation de la distribution de la composition en bryophyte au sein du paysage aménagé.

Mots clés : bryophyte, composition, LiDAR, cartographie prédictive, aménagement forestier, forêts matures

2.2 Introduction

L'exploitation forestière a modifié la forêt, tant au niveau du paysage en altérant la mosaïque, qu'au niveau du peuplement en transformant sa composition et sa structure (Mladenoff et al. 1993) si bien que les forêts résultantes se trouvent en dehors des variations naturelles (Cyr et al. 2009). Les forêts ont rajeuni au détriment des forêts matures et anciennes (Cyr et al. 2009) et des espèces qu'elles abritent (Scheller and Mladenoff 2002, Dynesius 2015). Les vieilles forêts représentent un habitat crucial dans le paysage pour ses différentes fonctions écologiques, notamment la grande biodiversité en bryophyte qu'elle héberge (Barbé et al. 2017). Des vieux arbres de grand diamètre (Söderström 1988, McGee and Kimmerer 2002, Fritz et al. 2009b, Edman et al. 2016), la grande disponibilité en microhabitat différent (Mills et al. 2004, Pharo et al. 2004), les conditions d'humidité plus élevée et un couvert plus dense (Caners et al. 2010) sont les caractéristiques de l'environnement présentes dans les vieilles forêts permettant la colonisation par de nombreuses espèces de bryophytes. Les perturbations à petite échelle, telle la chute d'un arbre, caractéristiques des peuplements naturels en forêt tempérée, contribuent à la diversité en augmentant l'hétérogénéité de l'habitat par le changement local des conditions du microclimat et du microhabitat (Mills et al. 2004). Même avec des perturbations naturelles à plus grande échelle causant la perte totale de la densité de la canopée comme les feux de forêt ou une épidémie de tordeuse de bourgeon de l'épinette, la composition diffère de celle qui sera retrouvée dans un peuplement ayant subi une coupe à blanc (Schmalholz et al. 2011). On retrouve donc dans les vieilles forêts non seulement une plus grande richesse spécifique et fonctionnelle (Caners et al. 2013) mais aussi plus d'espèces sensibles aux perturbations anthropiques (Fenton et al. 2003). Effectivement, les espèces dites sensibles sont systématiquement retiré des communautés après perturbation dû à leurs exigences du microhabitat et du microclimat et tarde à recoloniser les habitats

aménagés vue leur dispersion limitée et les exigences spécifiques nécessaires à la germination.

Dans les peuplements aménagés cependant, la récurrence des perturbations sylvicoles rend l'habitat plus homogène en réduisant les variations de la microtopographie, en uniformisant le couvert forestier et en diminuant les dépôts en gros débris ligneux (Ross-Davis and Frego 2002). L'augmentation de la luminosité suite aux ouvertures de la canopée diminue, voire même inhibe, la décomposition des débris ligneux vers des classes plus avancées favorables à la colonisation par les bryophytes (Raabe et al. 2010) et diminue l'humidité ambiante (Stewart and Mallik 2006, Caners et al. 2010). Les îlots résiduels ne sont pas sans reste puisque la création de lisières transforme les conditions du microclimat en augmentant la luminosité, la vitesse du vent, la température et en diminuant l'humidité vers l'intérieur des forêts (Harper et al. 2005). De telles transformations dans les conditions du microclimat provoquent un changement dans la composition en espèce de bryophyte tant au niveau des peuplements aménagés que des îlots résiduels jusqu'à 50-60m vers l'intérieur de la forêt (Baldwin and Bradfield 2007).

L'instauration d'une composition en bryophyte semblable à celle retrouvée dans les peuplements naturels dépendra du retour des conditions du microhabitat et du microclimat qui prévalaient avant l'aménagement (Pharo et al. 2004, Dynesius 2015), mais également de la disponibilité en propagule (fragment ou spore permettant la reproduction) nécessaire pour la recolonisation (Caners et al. 2009). Au sein du paysage aménagé et fragmenté, les vieilles forêts résiduelles d'une superficie supérieure à 3ha (Baldwin and Bradfield 2007, Barbé et al. 2017) forment des îlots refuges pour les bryophytes où les conditions favorables soutiennent une haute diversité (Pharo et al. 2004, Barbé et al. 2017) et représentent également une source de propagules (Caners et al. 2009). Un tel flux permet d'augmenter le potentiel de recolonisation des peuplements aménagés (Pharo et al. 2004) et d'assemblages riches en espèces sensibles (Caners et al. 2009) en évitant qu'elles soient formées d'un sous-ensemble des espèces

préalablement présentes (Fenton et al. 2003). Pour assurer la conservation de la biodiversité des bryophytes dans un paysage fortement aménagé il est primordial de recenser les zones ayant le potentiel d'héberger une diversité élevée en bryophyte et des compositions associées aux forêts matures pouvant servir de sources de propagule.

En exploitant les notions d'habitat et de niche, il est possible de développer des cartographies prédictives de la distribution de communauté servant à la détermination des zones ayant le potentiel d'héberger une grande diversité en bryophyte (Franklin 1995, Guisan and Zimmermann 2000). Les différents habitats contiennent des gradients de ressources indirectement et directement consommés par les espèces visées selon leurs niches, c'est-à-dire leur exigence en ressource pour laquelle elles sont adaptées (Whittaker et al. 1973, Weiher et al. 1998). Il est donc attendu qu'un ensemble de variables biotiques et abiotiques retrouvé en un habitat supportera des communautés spécifiques. Les indices dérivés du nuage de points obtenu par balayage aéroporté (LiDAR : Light Detection and Ranging) et des Modèles numériques d'Élévation (MNE) permettent de cartographier de manière précise la complexité de la végétation (Kane et al. 2010, Mao et al. 2018) et de la topographie (Grohmann et al. 2010) qui représente les gradients des ressources indirectes et directes disponibles dans le paysage. Ces indices peuvent donc être utilisés dans l'évaluation de la biodiversité (Listopad et al. 2015). Les différents indices dérivés permettent, entre autres, la cartographie des patrons d'accumulation d'humidité au sol (Murphy et al. 2007), de la luminosité (Alexander et al. 2013, Tanhuanpää et al. 2015), de la disponibilité en débris ligneux (Pesonen et al. 2008, Tanhuanpää et al. 2015) et de la microtopographie (Grohmann et al. 2010). L'intérêt de l'utilisation du LiDAR pour la cartographie prédictive de la diversité en bryophyte repose sur le fait qu'il permet une description des caractéristiques de l'habitat à des échelles allant au mètre. Ce qui est avantageux lorsque l'on considère que la composition et la richesse en bryophyte sont davantage influencées par les caractéristiques du microclimat et du microhabitat (Pharo et al. 2004, Mills and Macdonald 2005). Des gradients de communauté sont observables à

l'intérieur d'un mètre carré, par exemple lorsqu'il y a un gradient d'humidité et d'ombre tel que dans les crevasses se trouvant au pied d'un arbre (Økland 1994). Vu l'intime relation entre l'humidité et la diversité en bryophyte (Økland 1994, Mills et al. 2004) des indices tels que le Depth-to-Water (DTW), permettant l'estimation des zones d'accumulation d'eau, ont déjà été utilisés avec succès pour l'estimation du couvert en bryophyte d'espèces terricoles et généralistes communes (Goguen and Arp 2017), de la richesse et de la composition (Bartels et al. 2018).

L'objectif global est donc d'évaluer la capacité des indices dérivés du nuage de points obtenu par balayage aéroporté (LiDAR) et des Modèles numériques de Terrain (MNT) à prédire des zones hautement diversifiées en bryophyte à l'échelle du peuplement dans un paysage fortement aménagé. Les peuplements visés par l'étude sont les forêts matures ou vieilles qui, grâce à leurs conditions favorables, sont plus susceptibles de contenir une diversité taxonomique élevée et des espèces sensibles aux perturbations (p.ex. les hépatiques). Afin d'expliquer la distribution spatiale et la diversité en bryophyte, nous caractériserons et déterminerons les variables abiotiques associées au microhabitat. Finalement, dans le but de produire un modèle prédictif à l'échelle du paysage, nous identifierons les indices dérivés du MNT et du nuage de points relié à la diversité et la distribution spatiales des bryophytes.

Nous avons pour hypothèse que la richesse spécifique des bryophytes sera distribuée selon les gradients d'humidité et de luminosité retrouvés dans le paysage, ainsi que le nombre des microhabitats disponibles. Il est attendu que la richesse spécifique des bryophytes et la composition seront distribuées selon les gradients d'humidité et de luminosité retrouvés dans le paysage ainsi que le nombre et la qualité des microhabitats disponibles, résultant des traitements sylvicoles effectués dans les peuplements. Nous estimons également que les indices dérivés du MNT et du nuage de points permettront de capturer les caractéristiques de l'habitat responsable de la diversité et qu'elles

permettront de prédire des zones hautement riches en bryophytes associées aux forêts matures.

2.3 Méthodes et matériels

2.3.1 Site à l'étude

L'échantillonnage a été effectué en 2017 dans le district de Black Brook au nord-ouest du Nouveau-Brunswick, Canada. Le district s'étend sur 188 363ha dans l'écorégion du bas plateau central comprenant deux sous-écorégions principales: Sisson (69%) et Madawaska (26%) (Zelazny et al. 2007) (Figure 1). Le bas plateau central possède un sol bien drainé et fertile composé principalement d'un socle rocheux métasédimentaire et calcaire (Zelazny et al. 2007). Cette région est caractérisée par des vallées abruptes (entre 150 et 528 mètres au-dessus du niveau de la mer) qui favorisent l'accumulation d'air froid dans les bas-reliefs et reçoit un apport moyen en précipitation important (475-525 mm, mai à septembre) comparativement à l'écorégion avoisinante des basses terres (400-475 mm, mai à septembre) (Zelazny et al. 2007). Les vallées abruptes prédominent dans la sous-écorégions de Madawaska au nord du district alors que les milieux humides sont plus abondants au sud dans la sous-écorégions de Sisson (Zelazny et al. 2007). L'établissement des peuplements est influencé par la topographie et le dépôt sédimentaire (Zelazny et al. 2007). Ainsi, dans le district de Black Brook, il y a au sud une plus forte dominance des peuplements résineux dus aux dépôts calcaires meuble et une topographie plus plane qu'au nord ce qui favorise des zones d'accumulation d'eau. Au nord, les vallées abruptes favorisent l'établissement de peuplements feuillus en haut de pente et de résineux dans les creux de vallée, plus frais et plus humide (Zelazny et al. 2007).

De 1945 à 2001, la récolte était essentiellement faite par coupe à blanc suivie de plantations de résineux, principalement des épinettes noir *Picea mariana* (Miller) et d'épinette blanche *Picea glauca* (Moench) (Etheridge et al. 2006). Les méthodes de récolte se sont depuis diversifiées en procédant, entre autres, par récolte sélective dans les peuplements de feuillus tolérants (Etheridge et al. 2006). De plus, des limitations quant aux prélèvements de tiges sont maintenant appliquées sur environ 20% de ce district dans les Zones ripariennes, les réserves et les aires désignées pour la faune (Etheridge et al. 2005). Les activités sylvicoles ont favorisé le maintien de la superficie en espèces résineuses semblable à celle retrouvée en 1945, mais la superficie des forêts mixtes a diminué et celle des forêts de feuillus a augmenté (Etheridge et al. 2005). Depuis 1945, les peuplements sont en moyenne plus jeune (<70 ans), possèdent plus de tiges à l'hectare (jusqu'à environ 2 700 tiges/ha pour les plantations de conifères) et ont subi une réduction notable du sapin baumier *Abies balsamea* (L.) Mill.. Durant cette même période, les aires de coupe de petite taille (<100 ha) ont augmenté le nombre et la densité de bordures (Etheridge et al. 2006).

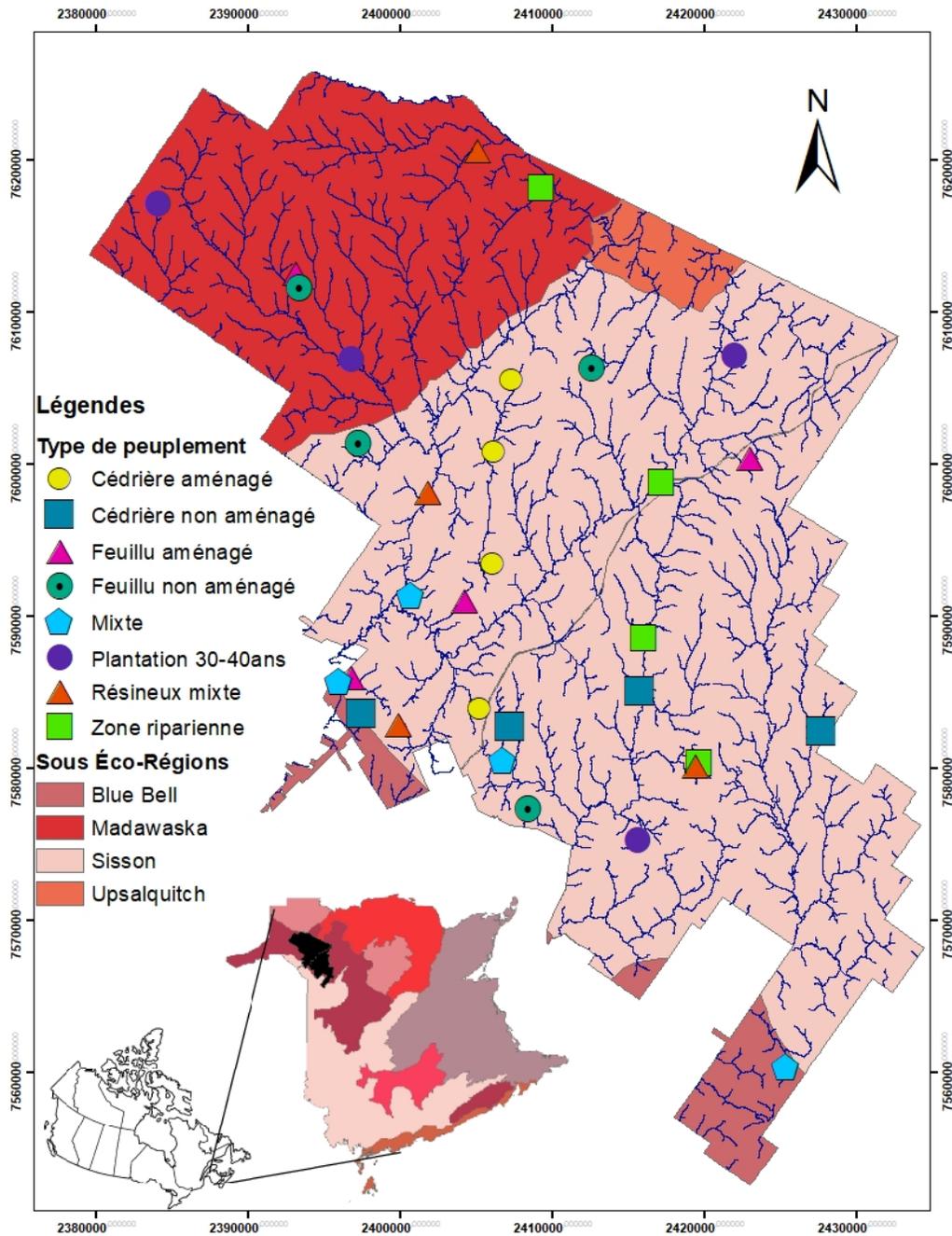


Figure 2.1 Répartition des parcelles des huit types de peuplements échantillonnés dans le district de Black Brook au Nouveau-Brunswick (indiqué en noir), Canada. Les écorégions (indiqué dans la carte du Nouveau-Brunswick) et les sous-écorégions (indiqués dans la carte du district de Black Brook) sont présentées à l'aide de couleurs.

2.3.2 Échantillonnage

Pour déterminer les zones pouvant servir de sources de propagules, nous avons échantillonné aléatoirement huit types de peuplements aménagés ou non, représentant les forêts matures retrouvées sur le paysage. Il s'agit de cédrières et des feuillus aménagés et non aménagés, de plantations d'épinettes, de forêts mixtes (résineuses et feuillus), de zones ripariennes et de résineux mixtes (Tableau 2.1). Des coupes par bandes de 20m sont effectuées dans les cédrières et les feuillus aménagés. Les dernières années de traitement ont été effectuées en 2004 et 2006 pour les feuillues et entre 2000 et 2009 pour les cédrières. Les zones ripariennes sont adjacentes à des peuplements ayant subi des traitements sylvicoles divers. La largeur des zones ripariennes dépend du milieu humide qu'il borde. Les plantations ont été établies entre 1977 et 1985 et les dernières années de traitement ont été effectuées entre 2015 et 2014. Pour chacun de ces types de peuplement, quatre réplicats ont été échantillonnés à l'aide d'une parcelle circulaire de 400m² représentative du peuplement situé à un minimum de 80m de la lisière pour éviter l'effet de bordure (Nelson and Halpern 2005).

Tableau 2.1 Description des peuplements sélectionnés pour l'échantillonnage aléatoire des bryophytes dans le district de Black Brook au Nouveau-Brunswick. La superficie occupée sur le territoire des types de peuplements est indiquée en pourcentage pour le district. Les valeurs correspondent à des moyennes (\pm écart-type) pour les quatre réplicats par peuplement. Ppl : Type de peuplement, Ess. dom. : Essence dominante, Supp.(ha) : Superficie totale des peuplements en pourcentage, Micro diff. : Nombre de microhabitats différents, ST : Surface Terrière (m²/ha), DHP : Diamètre à hauteur de poitrine (cm), % Herb : pourcentage de couverture en herbacées, % Bryo : pourcentage de couverture en bryophyte, DL : dépôts en litière (cm).

Ppl	Nom	Traitement	Ess. dom.	Supp. (%)	Micro. diff.	DHP	ST	% Herb	% Bryo	DL (cm)	Arbustes et herbacées
C.n.A	Cédrière non aménagée	Vieille forêt non aménagée	Thuja	0.4%	12 ± 1.7	29 ± 2.9	44 ± 6.3	2 ± 2.5	80 ± 9.9	3 ± 3.2	Corna/ Poa/ Rosa
C.A.	Cédrière aménagée	Coupe par bande	Thuja	0.30%	12 ± 2.1	33 ± 7.2	12 ± 5.9	46 ± 6.2	69 ± 35.8	3 ± 1.7	Rosa/ Corna/ Poa
RM	Résineux mixtes	Vieille forêt non aménagée	Picea/ Thuja	0.20%	11 ± 3.7	25 ± 6.3	15 ± 10.5	20 ± 13.1	79 ± 23.2	6 ± 3.2	Corna/ Asparaga/ Aralia
ZR	Zone riparienne	Bandes riveraines sous protection	Picea/ Thuja	0.70%	12 ± 1.9	28 ± 7	26 ± 11.4	33 ± 17.2	69 ± 38.5	4 ± 4.3	Poa/ Corna/ Rannuncula
M	Mixte	Essence mixte non aménagée	Abis/Populus/Betula*	0.80%	11 ± 3.9	32 ± 6.9	20 ± 12	27 ± 21.3	11 ± 11.4	1 ± 0.1	Aralia/ Asparaga/Corna
P	Plantation	Plantation, éclaircie précommerciale, coupe totale	Picea	0.30%	5 ± 1	25 ± 3.7	9 ± 1	83 ± 24.1	29 ± 23.8	1 ± 0.5	Rosa/ Caprifolia/Corna
F.A.	Feuillu aménagé	Coupe par bande (rotation 40 ans)	Acer/Betula	0.50%	6 ± 2.2	32 ± 4.3	14 ± 3.4	7 ± 7.9	0 ± 0	2 ± 0.9	Polypodiidae/Lilia/ Aralia
F.n.A	Feuillu non aménagé	Feuillu mixte non aménagé	Acer/Fagus	0.50%	6 ± 1.7	31 ± 7.6	11 ± 1.9	30 ± 20.9	0 ± 0.8	1 ± 0.2	Lycopodiidae /Adoxa/Popupodiidae

* Les essences dominantes sont inscrites comme le nom de famille. Dans le cas des peuplements mixtes, les essences sont codominantes. Les arbustes et herbacées sont catégorisé par leur famille et les equisetopsida par sous-classe.

Un échantillonnage par microhabitat a été choisi pour déterminer la richesse des bryophytes, i.e. le nombre d'espèces et la composition des types de peuplement dans un transect de 1m de largeur passant par le centre des parcelles et orienté pour capturer le maximum de microhabitats. Les microhabitats colonisés et non colonisés ont été classifiés et caractérisés dans le but d'identifier les variables abiotiques du microhabitat expliquant la diversité retrouvée à l'échelle des parcelles et des peuplements. Les classes de microhabitat ont été regroupées par débris ligneux (bois mort, pile de bois mort, souche), arbres (taille, base/tronc, essence), microtopographie (monticule, trou, dépression) et autres (Tableau 2.2).

Tableau 2.2 Description des variables d'habitat prélevées dans les parcelles.

Variables	Description
Classe de microhabitat	Débris ligneux; bois mort, pile de bois mort (DHP<5cm) et souche Arbres; petit (DHP<10) /grand (DHP>10), pied/tronc, conifère/feuillu/chicot Microtopographie; monticule, trou, dépression Autres; roche, racine, fêces, ruisseau, sol minéral exposé, mixte (combinaison de microhabitats)
Superficie du bois mort (m²)	arbres: $2\pi rh$ (ou πr^2 , r = Rayon, h =longueur) ou largeur*longueur, douche: πr^2 (ou πr , r = Rayon), pile de bois mort: largeur*longueur
Décomposition du bois mort	Classe; 1) présence de branche, 2) absence de branche, 3) aucune écorce, 4) le bois est mou; un crayon s'y enfonce, 5) le bois est informe et enseveli
Profondeur de litière (cm)	Dépôts de la litière non décomposés
Surface Terrière (m²/ha)	Nombre de tiges*coefficient du prisme (2)
DHP (cm)	Diamètre à hauteur de poitrine

2.3.3 Caractérisation des microhabitats

La superficie des débris ligneux a été calculée comme la superficie latérale d'un cylindre pour le bois mort, la surface d'un cercle pour les souches et la superficie plane occupée par les piles de bois mort. Le diamètre du bois mort, ou sa largeur dans le cas d'un bois à décomposition avancé, était prise au point d'intersection avec le transect. La longueur correspond à la longueur totale des débris. La qualité des débris ligneux a été établie par les classes de dépérissement adaptées de Hunter Jr (1990) (Tableau 2.2). Dans le cas des souches déracinées, la superficie et la qualité n'ont pas été comptabilisées, ce microhabitat est d'ailleurs de type mixte puisqu'il y a souvent du sol organique et minéral présent. La superficie des dépressions, des roches et du sol minéral a été mesurée. Les bryophytes récoltées sur les arbres sont celles présentes de la base jusqu'à une hauteur de 30°cm et sur le tronc de 30cm jusqu'à 1.5m. Ces microhabitats sont catégorisés selon leur essence et leur grandeur, déterminée par un seuil de 10cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) (Tableau 2.2). Les microhabitats vides ont également été comptabilisés et caractérisés de la même manière que les microhabitats colonisés dans le transect.

L'occupation des bryophytes au sol a été évaluée selon le pourcentage de couvremnt dans trois quadrats de 1m² à l'intérieur de la parcelle. Pour chacun de ces quadrats, la profondeur du dépôt en litière (dépôt non décomposé) était mesurée en cm. Pour caractériser les peuplements, la surface terrière a été évaluée à l'aide du DHP des arbres sélectionnés par un prisme de facteur 2. La hauteur des arbres, les gradients d'humidité au sol, le densité de la canopée, la pente et l'exposition n'ont pas été évalués sur le terrain puisque la caractérisation des peuplements par balayage aéroporté (LiDAR) est prouvée fiable et précise pour ces variables (Reutebuch et al. 2003, Hodgson and Bresnahan 2004, Murphy et al. 2007, Murphy et al. 2009, Kane et al. 2010). Tous les échantillons ont été identifiés ultérieurement en laboratoire suivant la nomenclature de Jean Faubert et Bruce Allen Hampton. *Campylium* et *Campylophylum*. *Campylium*

hispidulum et *Campylium sommerfeltii* ont été considérés comme une espèce. La liste des espèces retrouvées par type de peuplement se trouve à l'Annexe 3.4.

2.3.4 Indices dérivés du MNT et du nuage de points

Le nuage de points par LiDAR a été obtenu pour l'ensemble du district de Black Brook en 2011 au nord de la route provinciale 17 et en 2013 au sud de celle-ci. Les vols ont été effectués à une altitude moyenne entre 100m et 2000m à l'aide d'un laser Riegk LMS-Q680i. Les modèles numériques de terrain (MNT) et d'élévation (MNE) ainsi que les indices dérivés du nuage de points (6pts/m²) ont servi à la caractérisation des huit types de peuplement échantillonnés. Les indices et statistiques utilisés pour la modélisation sont décrits dans le Tableau 2.3. Les différents indices et statistiques ont été calculés pour des pixels de 400m² et comprennent les valeurs statistiques du nuage de points (dispersion, hauteur, etc), des valeurs de hauteurs aux percentiles, des rapports entre retours (DV, DG, DA etc.) et la fermeture de la canopée détaillée dans l'Annexe 3.1.

Tableau 2.3 Description des indices dérivés du MNT et du nuage de points utilisés pour la modélisation du patron de diversité dans le district de Black Brook pour les huit types de peuplements.

Indices	Description
Pente	Gradient de la pente maximale
Exposition	Direction de la pente maximale exprimé en degrés
Courbure	Indication de la convexité ou de la concavité du paysage
Plan	Indique la convergence ou la divergence de la circulation de l'eau
Profile	Indique la vitesse à laquelle l'eau circule
Rug3Std	Déviations standard de l'élévation du modèle numérique normalisé ((moyenne MNT-MNT)/Range MNT)
Depth-to-Water (DTW)	Classe d'humidité relative d'une cellule avec un flux d'initiation à 1 hectare (DTW1) et de .25ha (DTW.25). (Case et al., 2006)
NearStr	Distance euclidienne entre le point central des placettes et un cours d'eau avec un seuil de l'accumulation de flux à 33 000 cellules (NearStr33) et un seuil à 90 000 cellules (NearStr90) et à partir du DTW à 1ha (NearDTW1)
CCmean	Densité de la canopée moyenne (retour des points de végétation/retour de tous les points)
DV	Premier retour de végétations/ tous les retours
Max, Mean, Stddev, Var, Skew, Kurt, AAD	Valeurs de dispersion du nuage de points, maximale et moyenne (Max, Mean), dérive standard (Stddev), Variance (Var), Asymétrie (Skewness), Kurtosis (Kurtosis), Écart absolu de la déviation (AAD)
P	Hauteur des points par percentile (P0, P5, P10, P15, P20, P25, P30, P40, P50, P60, P70, P75, P80, P90, P95, P99)
Cnpy_r	Ratio du relief de la canopée ((moyenne-minimum)/(maximum-minimum))
Strat...	Densité relative des points par strate verticale sur le total de compte de points pour 15 strates
VCI, FRST_ME, FRST_ST...	Rapport entre retours de la canopée (Annexe 3.1)
cc...	Fermeture de la canopée : le ratio des comptes de points pour un seuil de hauteur donné sur le total des comptes de points à tous les deux mètres jusqu'à 26m (cc2, ..., cc26)

Les modèles numériques ont été utilisés dans l'élaboration de la pente, de l'exposition et de la courbure par procédure standard avec le programme ArcGIS version 10.6 (Tableau 2.3). Dans le cas de la pente et de l'exposition, la résolution du MNT est de 1m. Pour la courbure, le plan et le profile un MNT a une résolution de 1m et un MNT rééchantillonné pour obtenir une résolution de 3m a été utilisée. Le plan ainsi que le

profil de la courbure ont également été dérivés. La pente, l'exposition et la courbure représentent des indices reliés à la topographie traditionnellement utilisée dans la cartographie prédictive de la végétation (Franklin, 1995). La microtopographie et la densité de la canopée sont toutefois plus susceptibles d'influencer la répartition des bryophytes puisque leurs échelles décrivent mieux les caractéristiques environnementales à l'échelle du microhabitat. L'hétérogénéité de la microtopographie, i.e. la rugosité, a été évaluée par la déviation standard de l'élévation du MNT et normalisée à l'aide de la manière suivante :

$$\frac{\text{Moyenne MNE} - \text{MNE}}{\text{Range MNE}}$$

Elle a été calculée à l'aide des statistiques focales avec une fenêtre de 3m par 3m. La déviation standard de l'élévation permet la détermination des ruptures de pente et décrit bien le relief (Grohmann et al. 2010).

L'indice de profondeur d'eau (DTW) permet la caractérisation de gradient d'humidité relative par la différence entre l'élévation du sol et d'une source d'eau libre la plus proche. La moyenne des valeurs de DTW à l'intérieur d'une parcelle, ainsi que la distance la plus proche à un point d'eau (NearStr) ont été utilisées pour évaluer l'humidité disponible. La distance la plus proche à un cours d'eau à partir du centre de la parcelle a été obtenue par la distance euclidienne en utilisant un réseau hydrographique élaboré à partir du MNT à une résolution de 1m avec un flux d'accumulation à 33 000 et à 90 000 cellules et à partir des valeurs du DTW à 1ha.

La densité de la canopée a été évaluée comme le ratio entre le nombre de comptes de points dans le nuage de points catégorisé comme végétation (1, 2, 3) sur le total du compte de points par parcelle. Comme l'indice est développé au mètre carré, la valeur moyenne est utilisée comme valeur pour l'ensemble de la parcelle.

2.3.5 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du programme R version 3.5.2 (R Development Core Team 2019) avec un seuil de signification de $\alpha=0.05$.

2.3.5.1 Caractéristiques du microhabitat

La superficie et les classes de décomposition des débris ligneux, la densité de la canopée, le taux de colonisation ainsi que les classes et le nombre de microhabitat ont servi à la caractérisation des microhabitats. La superficie totale des débris ligneux a été évaluée par régression linéaire généralisée avec une famille Gamma par type de peuplement alors que la régression linéaire à effet mixte a été utilisée pour l'évaluation de la superficie moyenne des débris ligneux et la classe de décomposition par échantillon avec la parcelle comme effet mixte. La qualité des débris ligneux a également été testée par parcelle avec une ANOVA suivie d'un test TukeyHSD. La fréquence du type de débris ligneux a été évaluée à l'aide d'un tableau de contingence avec un test Chi carré pour déterminer l'indépendance du type de débris ligneux aux types de peuplements. La densité de la canopée a été évaluée par bêta régression puisque les valeurs représentent des pourcentages de recouvrement et que la distribution était anormale. Les variations de la densité de la canopée pour chaque parcelle ont été évaluées par ANOVA. Le taux de colonisation a été évalué par beta regression. Le nombre et les classes de microhabitats disponibles entre les types de peuplement ont été évalués à l'aide d'un tableau de contingence. Pour tester l'indépendance entre types de microhabitats et de peuplements, un Gtest a été effectué utilisant la correction de Williams pour échantillonnage faible (moins de 5 fois le nombre de cellules).

2.3.5.2 Diversité et distribution spatiale

2.3.5.2.1 Richesse

Afin d'établir la distribution spatiale de la richesse des bryophytes à travers le paysage aménagé, nous avons utilisé l'analyse de variance (ANOVA) suivie par un test de TukeyHSD pour l'évaluation de la richesse spécifique et des hépatiques entre les types de peuplements (Tableau 2.1). Pour déterminer qu'elles sont les indices responsables de la répartition de la richesse totale, nous avons utilisé un modèle *Forêt aléatoire* (Package « randomForest », version 4.6-14). Les variables explicatives comprennent celles décrites dans le tableau 2.3. Le *Forêt aléatoire* (RF) a été utilisé puisqu'il permet l'évaluation non linéaire des variables indépendantes. Bien que les modèles de *Forêt aléatoire* soient moins sensibles à la multicollinéarité, l'absence de corrélation entre variables explicatives augmente la performance des modèles. La corrélation de Pearson à un $r < 0.7$ a été utilisée pour déterminer les variables explicatives candidates pour le modèle *Forêt aléatoire*. Le modèle RF a été ajusté de manière à ce que 500 arbres soient produits et que 20 variables soient testées à chaque nœud. Le nombre de variables utilisé à chaque nœud a été déterminé empiriquement par recherche aléatoire à l'aide de la fonction « train » (Caret, v4.47).

2.3.5.2.2 Composition

Pour mieux décrire la diversité et la distribution spatiale, nous avons analysé l'hétérogénéité de la diversité et la composition entre les types de peuplements. La moyenne de l'indice de similarité de Sørensen de la fonction betadiver (Vegan v2.4-2) a servi à l'évaluation de l'hétérogénéité de la diversité entre les types de peuplements.

La composition des différents types de peuplements a été évaluée à l'aide d'une analyse en composante principale (PCoA) (ape v5.3) à partir d'une matrice de distance euclidienne des valeurs d'abondance d'espèces par parcelle préalablement transformée selon la méthode Hellinger (vegan 2.5.5). Une analyse multivariée de la variance (stats, v3.6.0) suivie d'un test post hoc du moindre des carrés (fonction emmeans, package emmeans v1.3.5.1) a servi à déterminer la significativité de la différence entre les communautés. La régression linéaire a été utilisée comme test post-hoc pour l'axe 2. Les variables environnementales ont été ajoutées par corrélation aux axes (Envfit, Vegan v2.4-2) après standardisation.

La capacité des indices dérivés de LiDAR à expliquer la composition en bryophyte a été évaluée à l'aide de la régression linéaire utilisant les valeurs de l'axe1 et de l'axe2 de la PCoA comme variables réponses (tableau 2.4). La corrélation de Pearson (rcorr, Hmisc v4.2-0) a été utilisée pour procéder à la sélection des variables LiDAR reliées à la composition (Axes de la PCoA). Les variables retenues sont celles ayant une corrélation de Pearson aux axes supérieurs à $r > 0.45$ pour l'axe 1 et $r > 0.30$ pour l'axe 2 et ayant une corrélation aux autres variables plus faible que $r < 0.70$. Puisque les relations entre les variables LiDAR et les axes de PCoA sont linéaires, la régression linéaire a été utilisée pour la construction des modèles statistiques candidats. Les meilleurs modèles ont été sélectionnés par le Critère d'Information d'Akaike (AICc) corrigé pour l'effet du petit nombre d'observations (32 parcelles).

Tableau 2.4 Modèles candidats des indices dérivés du MNT et du nuage de points expliquant la composition des bryophytes dans les huit types de peuplements représentés par les valeurs des axes 1 et 2 de la PCoA. Les variables explicatives sont celles décrites dans les tableaux 2.3. Le symbole + indique un effet additif et le symbole : indique une interaction.

Axe 1			
Nom	Modèles	Nom	Modèles
totmod.glob	NearStr90+DTW1+Rug3Std+Cnpy_r_+cc18+P10	totmod12	NearStr90+Rug3Std:Cnpy_r_
totmodnul	Null	totmod13	NearStr90+Rug3Std+Cnpy_r_
totmod1	NearStr90:DTW1+Rug3Std + Cnpy_r_+cc18+P10	totmod14	NearStr90+Rug3Std+Cnpy_r_+cc18
totmod2	NearStr90:DTW1+Rug3Std+Cnpy_r_	totmod15	DTW1+Rug3Std:Cnpy_r_
totmod3	NearStr90+Rug3Std + Cnpy_r_:cc18	totmod16	DTW1+Rug3Std+Cnpy_r_
totmod4	DTW1: Rug3Std +Cnpy_r_+cc18+P10	totmod17	DTW1+Rug3Std:Cnpy_r_+cc18
totmod5	DTW1+Rug3Std+Cnpy_r_+cc18	totmod18	NearStr90
Totmod6	DTW1+Cnpy_r_+cc18	totmod19	DTW1
Totmod7	DTW1+Cnpy_r_	Totmod20	Rug3Std
Totmod8	NearStr90+Cnpy_r_	Totmod21	Cnpy_r_
Totmod9	NearStr90+Cnpy_r_+cc18	Totmod22	cc18
Totmod10	DTW1+Cnpy_r_+cc18:P10	Totmod23	P10
Totmod11	Rug3Std +Cnpy_r_+cc18+P10		
Axe 2			
Nom	Modèles	Nom	Modèles
modglo2	CCmean+Max+P10+Strat5+DV	modax2.7	CCmean+Strat5*DV
modax.nul	Null	modax2.8	Max+DV
modax2.1	CCmean+Max*P10	modax2.9	CCmean
modax2.2	CCmean*Max+Strat5+DV	modax2.10	Max
modax2.3	CCmean+Max+P10+Strat5	modax2.11	P10
modax2.4	Strat5+DV	modax2.12	Strat5
modax2.5	CCmean*DV+Strat5	modax2.13	DV
modax2.6	P10+CCmean		

2.3.5.3 Validation des modèles et prédiction

Afin de valider la performance des indices dérivés des MNT et du nuage de points à prédire la composition sur notre échantillonnage limité (32 sites), nous avons utilisé la validation croisée répétée (K-Fold Cross-Validation) à l'aide de la fonction « train ». Les modèles, expliquant la composition des Axes 1 et 2 de la PCoA, sélectionnés par AICc ont été appliqués à des groupes de validation de 10 (10 fold) et répétés trois fois. Les indices significatifs pour la composition ont par la suite été utilisés dans l'élaboration d'une carte de la distribution spatiale des bryophytes appliquée à l'ensemble des peuplements retrouvés dans le district de Black Brook correspondants aux huit types de peuplements échantillonnés pour l'étude en utilisant la fonction « predict » (raster v2.9-5).

2.4 Résultats

2.4.1 Caractéristiques des microhabitats

Pour les plantations et les feuillus, le nombre d'échantillons de bryophytes est significativement plus faible (kw; $P < 0.05$) que pour les cédrières et marginalement plus faible que les résineux mixtes. Le nombre de microhabitats différents est marginalement plus faible (kw; $P < 0.05$) dans les feuillues comparativement aux cédrières et dans les plantations comparativement aux cédrières, aux résineux mixtes et aux Zones ripariennes. Les principaux microhabitats colonisés sont les débris ligneux et les arbres. Dans les cédrières, les Zones ripariennes et les résineux mixtes, le nombre de microhabitats reliés à la microtopographie est significativement plus élevé que pour les plantations et les feuillus. Le taux de colonisation est significativement plus faible dans les plantations comparativement à tous les peuplements (betareg; $P < 0.05$). Les principaux microhabitats non colonisés dans les cédrières et les feuillus aménagés sont ceux liés aux arbres. Les débris ligneux sont les principaux microhabitats non colonisés dans les feuillus non aménagés, les peuplements mixtes, les plantations et les Zones ripariennes. Pour les résineux mixtes, le taux est similaire entre débris ligneux et arbres.

La superficie totale disponible et la superficie colonisée des débris ligneux sont similaires entre les types de peuplements (glm; $P > 0.05$) (Tableau 2.5). La superficie moyenne des débris ligneux est significativement plus faible dans les cédrières aménagées comparativement à tous les peuplements (glmer; $P < 0.05$) et est similaire à celle des plantations. Le bois mort est le débris ligneux le plus fréquemment rencontré pour tous les types de peuplements à l'exception des plantations où les souches représentent 55% des débris ligneux (Tableau 2.5). Les piles de bois mort sont majoritairement rencontrées dans les cédrières aménagées et les plantations. La classe

de décomposition moyenne est significativement plus faible dans les plantations comparativement à tous les peuplements sauf dans le cas des cédrières aménagées qui représentent un groupe intermédiaire non distinct des autres peuplements (Aov; $F_{7,10}=8.372, P<0.05$) (Tableau 2.5). La classe de décomposition est similaire entre bois morts et les piles de bois mort, mais est significativement plus élevée pour les souches (lmer; $P<0.05$). Les débris ligneux sont majoritairement retrouvés au sol, mais sont fréquemment surélevés dans les cédrières non aménagées (46%) et les Zones ripariennes (31%).

La densité de la canopée est plus variable dans les plantations, les cédrières aménagées et les Zones ripariennes comparativement aux cédrières non aménagées, aux feuillus et aux peuplements mixtes (Aov; $F_{7,24}=5.268, P<0.05$) (Tableau 2.5). La densité de la canopée est significativement plus faible dans les plantations (betareg; $P<0.05$).

Tableau 2.5 Valeurs moyennes des variables environnementales des quatre réplicats des huit types de peuplements dans le district de Black Brook. Ppl; peuplement, C.n.A. : cédrières non aménagées, C.A. : cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : zones ripariennes, M : mixtes, P : plantations, F.A. : feuillus aménagés, F.n.A. : feuillus non aménagés, DL : débris ligneux, Micro : microtopographie, STo : superficie totale, SC : superficie colonisée, Col : colonisé, NCol : non colonisé, NMD : nombre de microhabitats différents, CC : densité de la canopée.

Ppl	Échantillons			Microhabitat (non colonisé/colonisé)				Débris ligneux		Fréquence(%) / Décomposition					
	Ncol /col	NMD	CC	DL	Micro	Arbres	Autres	STo (m ²)	SC (m ²)	Bois mort	Souche	Pile de bois mort			
C.n.A	2/47 (±0.07)	12.25 (2)	0.95 (±0.08)	0/19	1/9	1/16	0/3	36 (±24.3)	36 (±24.3)	95 (±1.1)	3 (±0.5)	5	5	0	-
C.A.	19/69 (±0.15)	12.75 (2)	0.88 (±0.2)	2/24	0/11	17/32	0/0	18 (±13.3)	16 (±10.3)	76 (±1.1)	3 (±1.4)	14	3.5	10	2
RM	4/45 (±0.12)	11 (3.5)	0.93 (±0.15)	2/10	0/11	2/22	0/0	15 (±6.4)	13 (±9.3)	81 (±1.2)	3 (±1.1)	17	4.5	2	4
ZR	2/34 (±0.02)	12.5 (2)	0.88 (±0.14)	1/9	0/8	0/16	0/1	23 (±18.3)	19 (±16.1)	95 (±1.4)	3 (±1.4)	8	4	0	-
M	6/30 (±5.5)	11.25 (4)	0.9 (±0.15)	3/13	1/2	1/11	0/4	26 (±17.7)	20 (±13.4)	92 (±1.5)	3.5 (±2)	8	4	0	-
P	5/15 (±0.01)	5.5 (1)	0.85 (±0.17)	3/9	0/0	0/3	0/1	4 (±2.5)	1 (±1.7)	35 (±1.5)	3 (±1.5)	55	2.5 (±1.5)	10	1.5 (±0.6)
F.A.	7/16 (±0.2)	6.25 (2)	0.99 (±0.04)	1/6	0/0	5/9	0/0	9 (±3.6)	9 (±3.6)	72 (±1.2)	4 (±0.8)	28	5	0	-
F.n.A	7/17 (±0.05)	6.25 (2)	0.9 (±0.04)	5/8	0/0	1/7	0/1	28 (±18.8)	23 (±18.6)	90 (±1.2)	3.5 (±0.5)	8	4	2	4

Note : Les valeurs représentent des moyennes (±écart-type). Les valeurs des classes de décomposition ont été arrondies comme suit : <0.3=0, >0.4 et 0.6<=0.5, >0.6=1.

2.4.2 Diversité et distribution spatiale

2.4.2.1 Richesse

Le nombre total d'espèces pour les huit peuplements considérés est de 212, dont 128 vraies mousses, 71 hépatiques et 13 sphaignes (Figure 2.2). Le nombre total d'espèces ainsi que le nombre d'hépatiques par parcelle sont significativement plus élevés dans les cédrières (aov, $P < 0.05$). Les Zones ripariennes représentent un groupe intermédiaire en termes de richesse, étant non distinctes des cédrières et des autres types de peuplements. Les sphaignes sont majoritairement retrouvées dans les résineux mixtes (11/13) (Figure 2.2). Le couvert en bryophyte au sol est significativement plus élevé dans les cédrières, les résineux mixtes et les Zones ripariennes (Tableau 2.1).

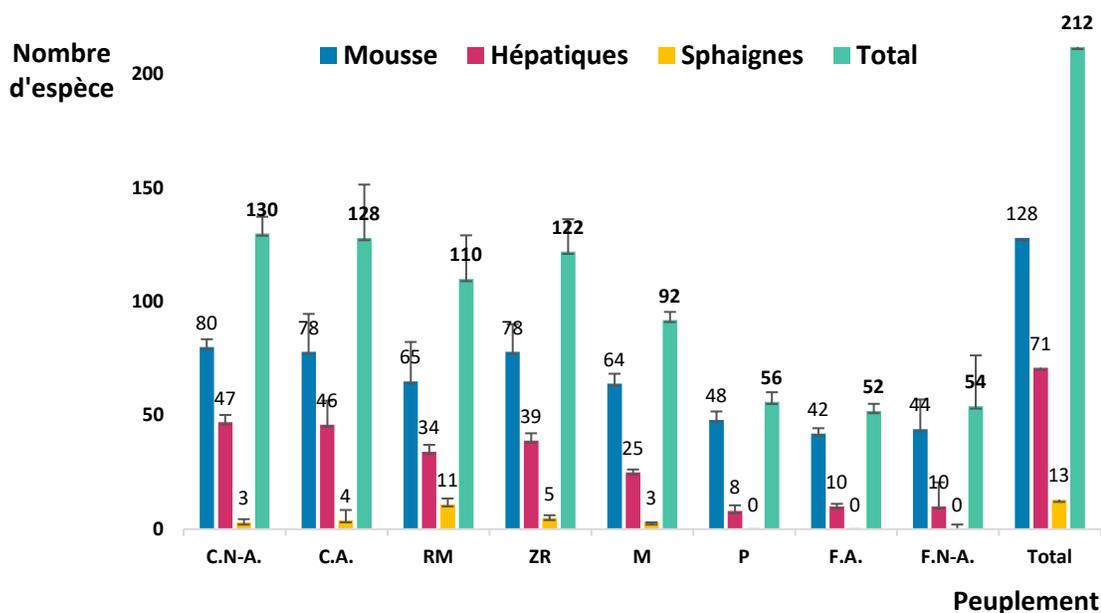


Figure 2.2 Répartition de la richesse des bryophytes selon le type de clade pour les huit types de peuplements échantillonnés. C.N.A. : cédrières non aménagées, C.A. : cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : zones ripariennes, M : mixtes, P : plantations, F.A. : feuillus aménagés, C.N.A. : feuillus non aménagés.

La richesse totale est expliquée à environ 17,75% par l'ensemble des indices dérivé du nuage de points et des MNT, et par la distance la plus proche à un cours d'eau (Figure 2.3). La distance la plus proche à un cours d'eau a un pourcentage de croissance de la moyenne de l'écart au carré de près du double des autres indices LiDAR et augmente la pureté des nœuds près de trois fois plus.

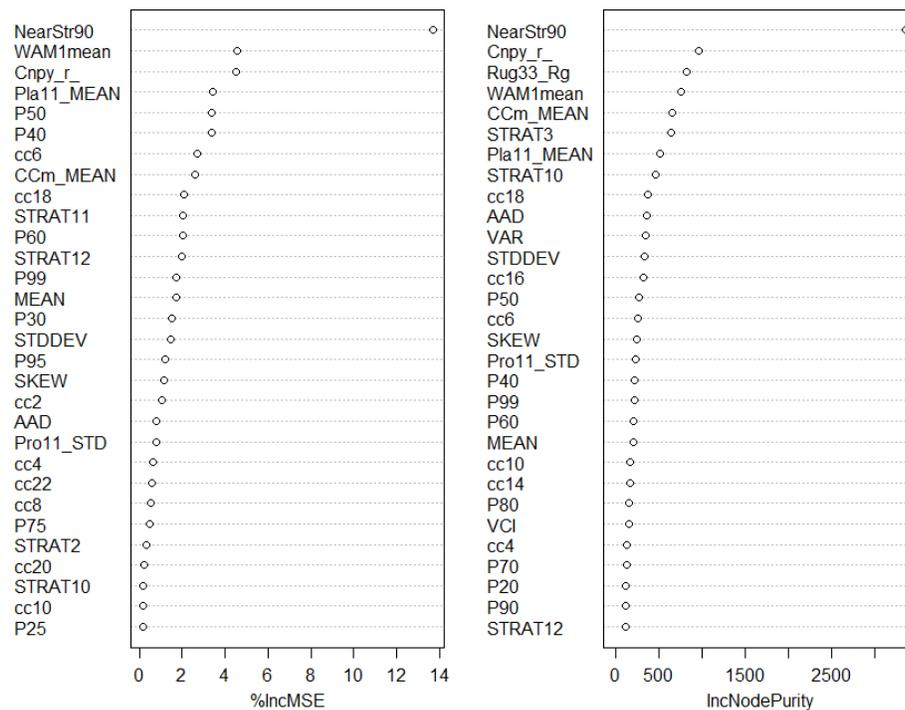


Figure 2.3 Importance des indices dérivés du MNT et du nuage de points utilisés dans le modèle *Forêt aléatoire* en relation à la richesse par parcelle. %IncMSE : Pourcentage de croissance de la moyenne de l'écart au carré, IncNodePurity : pureté des nœuds.

2.4.2.2 Composition

Le nombre d'espèces partagé pour l'ensemble des peuplements, i.e. espèces présentes dans au moins deux peuplements, est de 154, les autres espèces étant restreintes à un type de peuplements. Les cédrières non aménagées hébergent le plus grand nombre

d'espèces uniques. Les cédrières, les Zones ripariennes et les résineux mixtes partagent en moyenne 0.71 de leur communauté (Tableau 2.6). Les résineux mixtes et les Zones ripariennes sont les peuplements ayant la plus grande hétérogénéité intrapeuplement (0.44 et 0.40) (Tableau 2.6). Les feuillus partagent entre eux 0.81 de leurs communautés et moins de 0.56 avec tous les autres types de peuplements. Les feuillus ont le même nombre d'espèces uniques (Tableau 2.6). Cependant, il y a deux espèces épiphytiques uniques dans les feuillus non aménagés (*Frullania bolanderi* et *Pylaisia selwyni*) et une fréquence plus élevée d'épiphytes sensibles, tels que *Neckera pennata* (3F.n.A./1F.A.). Les plantations partagent moins de 0.54 espèce avec les autres peuplements, sauf dans le cas des peuplements mixtes où 0.63 des espèces sont partagées.

Tableau 2.6 Moyenne de l'indice de similarité de Sørensen par peuplement et intrapeuplement (indiqué en gras). Ppl : peuplements, C.NA. : cédrières non aménagées, C.A. : cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : zones ripariennes, M : mixtes, P : plantations, F.A. : feuillus aménagés, F.NA. : feuillus non aménagés.

Ppl	C.NA.	C.A.	RM	ZR	M	P	F.A.	F.NA.
C.NA.	0.70							
C.A.	0.77	0.71						
RM	0.69	0.72	0.44					
ZR	0.71	0.73	0.71	0.40				
M	0.59	0.70	0.61	0.62	0.62			
P	0.45	0.53	0.47	0.49	0.64	0.62		
F.A.	0.40	0.42	0.38	0.45	0.56	0.54	0.69	
F.NA.	0.35	0.41	0.35	0.45	0.53	0.53	0.81	0.65

Les communautés sont significativement distinctes (Manova, Axe 1; $F_{7,24}=66.634$, $P < 0.001$, Axe 2; $F_{7,24}=4.45$, $P < 0.01$) entre types de peuplements (Figure 2.4) pour l'Axe 1. Les résineux mixtes, les Zones ripariennes et les cédrières forment un groupe de communauté non distinct (EMMs, $P > 0.05$).

La communauté de bryophytes retrouvée dans ces peuplements est distincte de tous les autres peuplements, sauf pour celles retrouvées dans les résineux mixtes qui sont semblables aux peuplements mixtes (EMMs; $P>0.5$). La composition des feuillues, des peuplements mixtes et des plantations sont similaires entre elles (EMMs; $P>0.05$). Les communautés de bryophytes des plantations sont toutefois différentes (lm, $F_{7,24}=66.3$, $P<0.01$) des autres types de peuplement dans l'axe 2. Les espèces indicatrices ainsi que les types de substrat préférenciels des espèces de bryophytes sont présenté à l'annexe 3.4.

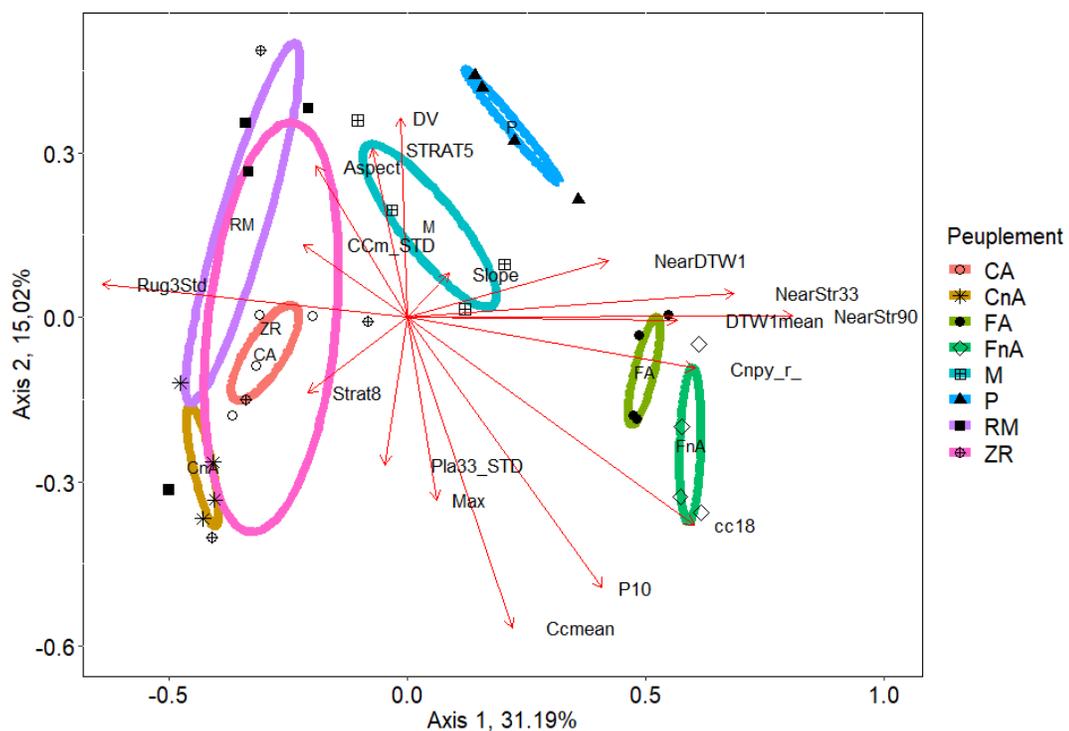


Figure 2.4 Analyse en coordonnées principales des espèces par parcelles. Les indices dérivés du MNT et du nuage de points ont été ajoutés par corrélation aux axes. La longueur des flèches indique la force de la corrélation aux axes. Les parcelles sont indiquées par symbole selon le type de peuplement : CNA. : cédrières non aménagées, CA. : cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : zones ripariennes, M : mixtes, P : plantations, F.A. : feuillus aménagés, FNA. : feuillus non aménagés.

Les indices responsables de la diversité les plus significatifs pour l'axe 1, de gauche à droite, sont reliés à la microtopographie au sol (Rug3Std), à l'humidité (DTW1, NearStr90) et à la densité de la canopée (cnpy_r_, p10 et cc18). La rugosité du sol et l'humidité sont reliées aux peuplements résineux, sauf exception des plantations, alors que les indices reliés à la densité de la canopée sont associés aux peuplements feuillus (Figure 2.4). L'indice de profondeur d'eau (DTW1mean) est inversement proportionnel aux valeurs d'humidité, puisque des valeurs plus élevées de DTW représentent des milieux mésiques (plantation et peuplement feuillu). Les indices ayant un effet significatif sur l'Axe 1, sélectionnés par les modèles ayant un $AICc < 2.00$, correspondent à la distance la plus proche à un cours d'eau, la rugosité, la fermeture de la canopée à 18m et le ratio de la densité de la canopée (Annexe 3.1).

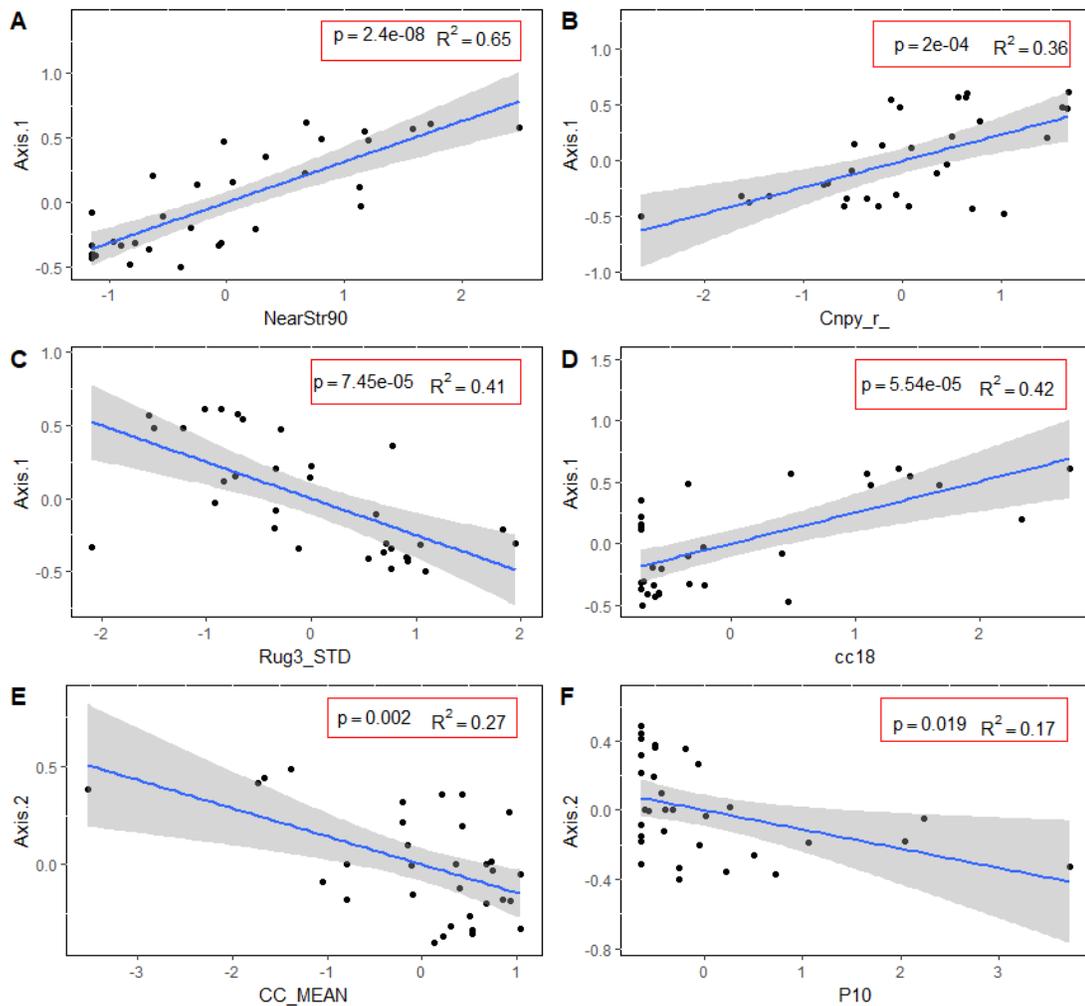


Figure 2.5 Indices dérivés du MNT et du nuage de points reliés à la composition en bryophyte. En gris l'intervalle de confiance à 95% autour de la régression linéaire entre les indices sélectionnés et la composition (ligne bleue). L'échelle de l'axe des y représente les valeurs cartésiennes de l'Axe 1 (A, B, C, D) et de l'Axe2 (E, F) et réfère aux types de communautés.

Dans le cas de l'axe 2, les indices les plus significatifs sont reliés à la densité de la canopée et la hauteur (p10, MAX, STRAT5, CC_MEAN et DV) (Figure 2.3). La densité de la canopée et la hauteur (MAX, P10 et CC_MEAN) sont reliées avec les

peuplements feuillus et les cédrières, les peuplements non aménagés étant plus corrélés à ces indices. Dans le cas de l'axe 2, la densité de la canopée moyenne et la densité des points au 10^e percentile (Figure 2.4 : E, F) sont les indices expliquant le plus la variabilité dans la composition selon le modèle ayant un delta AICc inférieur à 2 (Annexe 3.2). L'évidence ratio entre les deux meilleurs modèles candidats est de 2.61.

2.4.3 Validation des modèles et prédiction

Les coefficients de détermination obtenus par validation croisée répétée des modèles sélectionnés pour la prédiction de la composition dans l'axe 1 se trouvent entre 0.83 et 0.87 et entre 0.82 et 0.84 pour l'axe 2 selon les modèles. Les résultats de la modélisation pour l'axe 1 sont présentés dans la figure 2.6. Les tons de brun représentent les peuplements résineux, les tons beiges les peuplements mixtes et les tons de bleu les peuplements feuillus et les plantations. Sur la figure 2.6, la répartition des tons bruns suivant un patron similaire aux cours d'eau (Figure 2.1) indique la prédominance des peuplements résineux en bordure de cours d'eau et dans les zones d'accumulation d'eau. Ce patron est également indicateur de la prédominance de la distance à un cours d'eau comme variable reliée à la composition au niveau du paysage et du peuplement. Le changement progressif des tons de brun à beige vers le bleu avec la distance au cours d'eau est le reflet de la relation entre la distance à un cours d'eau et la répartition des peuplements à travers le district de Black Brook. Les effets des autres variables sont visibles à l'échelle du peuplement, tel que présenté dans l'agrandissement.

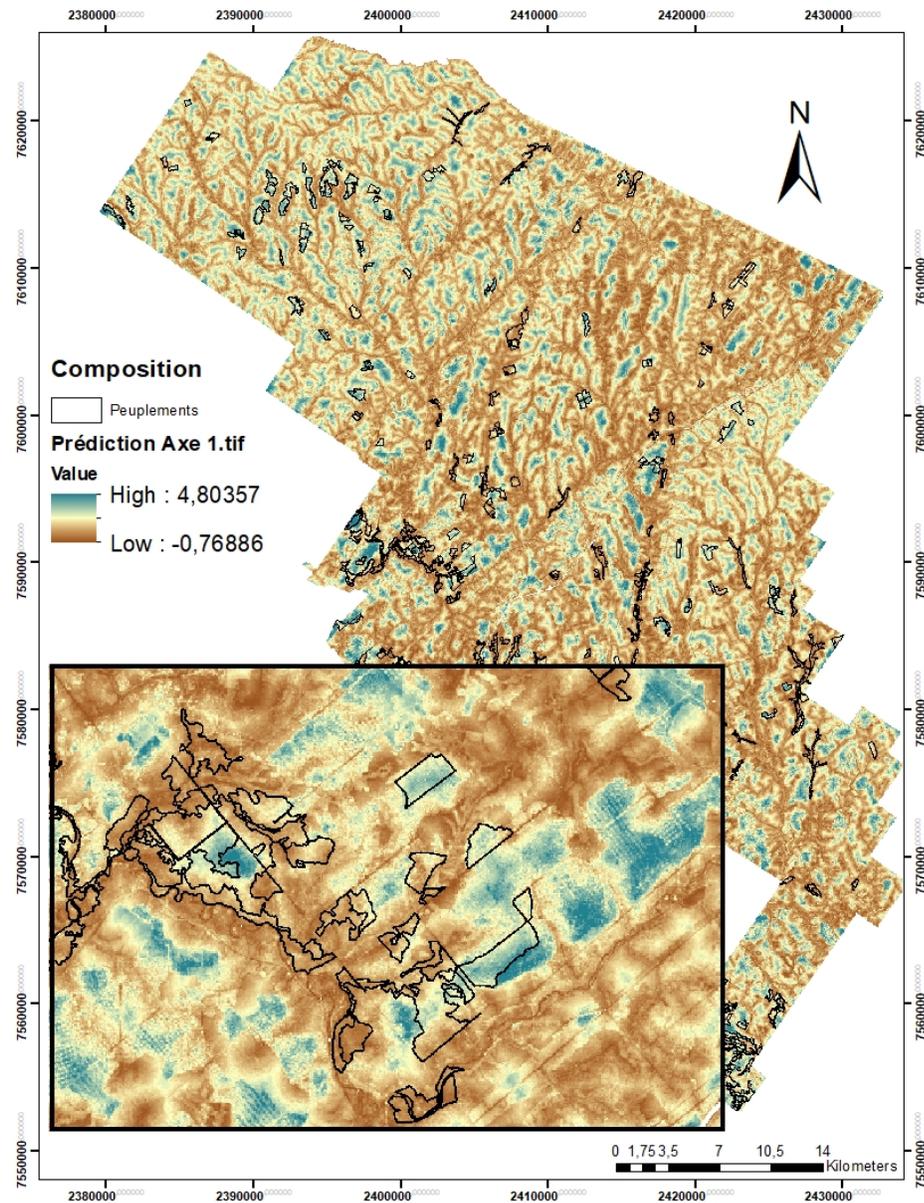


Figure 2.6 Cartographie prédictive de la composition pour le district de Black Brook pour des pixels de 400m^2 et agrandissement en encadré à partir des indices dérivés du LiDAR et la distance la plus proche à un cours d'eau associé à l'Axe 1 de la PCoA. Les types peuplements délimité par un contour noir représente les huit types de peuplements échantillonnées pour l'étude. Les tons de bleus représentent les feuillus et les plantations, les tons beiges représentent les peuplements mixtes et les tons bruns représentent les peuplements résineux.

2.5 Discussion

2.5.1 Variables environnementales responsables de la distribution spatiale et de la diversité

La composition et la distribution des bryophytes sont influencées par l'humidité, la luminosité, la microtopographie et la disponibilité, la variété et la qualité en microhabitat. L'hétérogénéité de ces variables à l'échelle du peuplement est principalement le fait de la topographie puisqu'elle influence l'aménagement du paysage et parce qu'elles contribuent à la répartition des zones humides. Ces caractéristiques du microhabitat et du microclimat ont, à de nombreuses reprises, été identifiées comme responsables de la répartition de la richesse et de la composition des bryophytes (Vellak and Paal 1999, Pharo et al. 2004, Mills and Macdonald 2005). Il n'y a pas de différence significative entre peuplement aménagé et non aménagé tant au niveau de la richesse que de la composition. Cependant, il y a plus d'espèces uniques et une abondance plus élevée d'espèces sensibles aux perturbations anthropiques dans les peuplements non aménagés. Ce résultat est similaire à celui retrouvé dans l'étude de Vellak and Paal (1999) et Cooper-Ellis (1998), où la différence majeure entre peuplement aménagé et non aménagé est l'abondance des espèces. L'abondance et la diversité similaires entre les feuillus aménagés et non aménagés peuvent également être dues au faible taux de colonisation des débris ligneux provenant du hêtre à grande feuille malgré des classes de décomposition élevées. Il n'y a que dans les plantations où les effets des traitements sylvicoles font une différence significative dans la composition et la richesse dues à la faible diversité et la faible qualité des microhabitats qui en résultent. Dans les plantations, non seulement les structures initiales de l'habitat favorisant la diversité telles que la surface de bois mort n'est pas maintenue, mais elles ne sont pas rétablies même à maturité des peuplements (Cooper-Ellis 1998). L'hétérogénéité entre types de peuplement est élevée, et ce particulièrement entre les

peuplements feuillus et les peuplements à dominance résineuse. De sorte que même si la richesse est plus faible dans les peuplements feuillus comparativement aux peuplements à dominance résineuse, les peuplements feuillus représentent un refuge pour la communauté des bryophytes associées à ces forêts pour l'aire à l'étude et contribuent à la richesse totale. La faible richesse retrouvée dans les peuplements de feuillus n'est pas nécessairement indicatrice de mauvaises conditions du microclimat, mais plutôt d'une faible diversité en microhabitat.

La distance la plus proche à un cours d'eau permet de capturer le gradient des conditions du microclimat vers l'intérieur de la forêt, confirmant ainsi notre hypothèse selon laquelle la richesse sera distribuée en fonction des gradients d'humidité et de luminosité. Les peuplements plus près des cours d'eau, tels que les cédrières, les Zones ripariennes et les résineux mixtes, bénéficient de plus d'humidité et sont les peuplements les plus diversifiés dans le district de Black Brook. Cette diversité à l'échelle du paysage représente une source de propagules considérable puisque les bandes riveraines forment un réseau qui parcourt l'ensemble du district de Black Brook (Figure 2.1). La variation dans la composition en bryophyte (Baldwin et al. 2011) en fonction des gradients de température et d'humidité du cours d'eau vers l'intérieur de la forêt est un patron qui a déjà été reconnu (Stewart and Mallik 2006). L'influence de la strate arborescente, qui passe de résineuse à feuillue avec la distance au cours d'eau dans l'aire d'étude, sur les conditions du microclimat et du microhabitat affecte à son tour les communautés bryophytaires (McGee and Kimmerer 2002, Startsev et al. 2008).

Malgré la capacité de l'indice de profondeur d'eau (DTW) à prédire des zones d'accumulation d'eau au sol (Murphy et al. 2007) et la relation entre l'humidité et la composition en bryophyte (Økland 1994, Mills and Macdonald 2005), le DTW n'apparaît pas comme un indice expliquant la richesse et la composition lorsque plusieurs indices sont considérés. Ce qui concorde avec les résultats obtenus par Bartels et al. (2018) où seulement des variations dans la composition des peuplements mixtes

sont expliquées par le DTW dans un modèle qui possède un faible coefficient de détermination ($R^2=0.08$). Les peuplements avec les plus faibles valeurs (relation inverse) ayant un couvert en bryophyte plus élevé indiquent que les gradients d'humidité au sol influencent davantage la richesse et le couvert en bryophyte au sol (Raabe et al. 2010) et non la composition de tous les types de microhabitat. Goguen and Arp (2017) et Bartels et al. (2018) ont d'ailleurs démontré cette relation, particulièrement où les sites sont dominés par des conifères en raison de l'absence de litière de feuillus notamment (Startsev et al. 2008). Il est probable que la relation entre le DTW et la composition soit plus faible puisque certaines espèces sont plus sensibles à l'humidité du sol comparativement à l'humidité ambiante (Stewart and Mallik 2006).

La relation entre la composition et la description de la densité de la canopée (Cnpyry_r_, CCmean, cc18 et P10) appuie l'hypothèse voulant que l'aménagement des peuplements influence le type de communauté bryophytique. Les peuplements non aménagés sont associés à des valeurs plus élevées de couvert (CCmean) et plus homogènes, les cédrières et les feuillus étant par ailleurs disposés analogiquement dans la PCoA. Un couvert plus élevé de la canopée permet, dans le cas des feuillus non aménagés, d'avoir plus d'espèces corticales mésophiles comparativement à leurs homologues aménagés (McGee and Kimmerer 2002) dus au maintien d'une humidité ambiante plus élevée et stable (Caners et al. 2010) malgré des conditions semblables du microhabitat. (Cooper-Ellis 1998) a également trouvé que pour les peuplements feuillus, les différences de composition concernent particulièrement les épiphytes en raison des différences dans le microclimat lorsque les conditions du microhabitat sont similaires. Considérant que les changements dans le microclimat peuvent avoir un impact jusqu'à 80 mètres dans la forêt (Davis-Colley et al. 2000), les coupes par bandes effectuées dans les feuillus réduisent la qualité de l'habitat pour l'ensemble des peuplements aménagés et de ce fait la composition en bryophyte.

Bien que des valeurs plus faibles de la fermeture de la canopée soient indicatrices d'un peuplement aménagé, il se pourrait également qu'elles soient le résultat des perturbations naturelles comme la chute d'un arbre ou encore la proximité à une superficie d'eau comme c'est le cas pour les Zones ripariennes et les peuplements mixtes. Dans ces cas, les effets d'une ouverture de la canopée diffèrent de celle résultant du retrait des tiges commerciales et tant a augmenté la richesse (Jonsson and Esseen 1990, Schmalholz et al. 2011). La composition des peuplements résineux mixtes et des Zones ripariennes sont d'ailleurs différentes des plantations et possèdent une richesse significativement plus élevée malgré des valeurs de la densité de la canopée moyenne similaire.

Les plantations ont un taux de colonisation des débris ligneux significativement plus faible que les autres peuplements dus aux faibles classes de décomposition résultante de niveau de luminosité élevé et du manque de contact avec le sol (Raabe et al. 2010). Ceci est appuyé par le taux de colonisation des souches plus élevé que le bois mort et les piles de bois mort dans les plantations. Le fait que les souches soient plus près du sol et soient davantage couvertes par le sous-bois peut diminuer les effets de la perte de la canopée arborescente (Stewart and Mallik 2006). En revanche, dans les cédrières, même avec de fortes ouvertures, les classes de décomposition sont similaires à celle retrouvée dans les autres peuplements. Ceci est dû à l'humidité élevée du sol qui permet de mitiger les effets de l'ouverture de la canopée sur la qualité du bois mort en assurant une humidité interne suffisante pour la décomposition par les champignons (Crockatt and Bebbber 2015). Il semblerait donc que les indices reliés aux caractéristiques de la densité de la canopée soient davantage associés aux peuplements feuillus et aux plantations puisqu'ils se trouvent en situation mésiques dans le district de Black Brook.

La rugosité (Rug3Std) est également un indice important relié à la composition en bryophyte retrouvée dans les peuplements à dominance résineuse où les substrats de type microtopographie sont plus fréquents que dans les peuplements feuillus et les

plantations. La rugosité du sol peut être associée à une plus grande complexité structurelle et à des conditions du microclimat propices à l'hébergement de plus d'espèces (Schmalholz and Hylander 2011). Ces fines variations du sol permettent un gradient d'humidité locale plus élevée (entre monticule et dépression) déterminant les patrons d'assemblage (Økland 1994). Une partie de la variation de la microtopographie pourrait également refléter l'abondance en débris ligneux (Brubaker et al. 2013) dépendamment du taux d'erreur (Estornell et al. 2011) et du traitement associé à la production du MNT (Mücke et al. 2012). Les débris ligneux peuvent contribuer à la microtopographie et promouvoir des conditions locales favorables aux bryophytes (Schmalholz and Hylander 2011).

2.5.2 Modélisation de la diversité

Conformément à notre hypothèse, le modèle développé démontre qu'il est possible d'utiliser des indices dérivés du MNT et du nuage de points comme substitut aux données recueillies sur le terrain dans l'estimation de la composition au niveau du peuplement. La distance la plus proche à un cours d'eau (NearStr), la structure de la canopée (Cnpyry_r_, CCmean, cc18 et P10) et la rugosité (Rug3Std) permettent de décrire les caractéristiques générales du microclimat et du microhabitat, c'est pourquoi il nous est possible d'obtenir un modèle fiable de la prédiction de la composition. Bien que la richesse ne puisse être prédite par les indices testés par cette étude, la communauté permet d'informer sur le type d'espèces retrouvées et l'hétérogénéité entre assemblages. La prédiction de la composition est donc avantageuse pour la gestion de la biodiversité, comparativement à la prédiction d'espèces terricoles communes comme c'est le cas dans Goguen and Arp (2017). Les modèles présentés démontrent qu'il est plus pertinent de considérer un ensemble d'indices caractérisant l'habitat afin de prédire le type de communauté, étant donné que les groupes d'espèces

rencontrés dans les différents peuplements répondent à différentes caractéristiques de l'environnement.

La prédiction de la composition au niveau du peuplement, intermédiaire entre le paysage et le microhabitat, à l'avantage de s'harmoniser avec l'unité de gestion dans la planification des coupes forestières tout en permettant de conserver le maximum d'information sur la biodiversité en bryophyte. Les modèles développés ont pour avantage de refléter l'hétérogénéité entre les compositions propre au type de peuplement, mais également de l'hétérogénéité retrouver au sein d'un même type de peuplement (400m²). Le choix de l'échelle pour le développement de modèle de répartition prédictive doit effectivement être le reflet des patrons que l'on veut mettre en relief, de l'organisme ou du groupe étudié et des objectifs visés (Guisan and Zimmermann 2000). Dans le cas présent, les valeurs de distance à un cours d'eau obtenu à partir du DTW à 1ha n'ont pas démontré une relation significative avec la composition au niveau des parcelles. Ceci est probablement dû au fait que le DTW à 1ha prédit également des cours d'eau intermittents qui pourraient avoir un effet local de la diversité, i.e. au niveau du microhabitat (Fritz et al. 2009a) contrairement à un ruisseau permanent qui aurait un effet au niveau du peuplement (Baldwin et al. 2011). Certaines caractéristiques topographiques au niveau du paysage n'ont pu être saisies par la méthode d'échantillonnage réalisé, tel que l'effet de l'orientation sur la composition des bandes riveraines (Hylander 2005). La résolution du MNT à 1m utilisée pour l'élaboration de la rugosité permet de faire ressortir les variations de l'élévation qui sont locales et perdues lorsque des MNT plus grossiers sont utilisés (Seibert et al. 2007). Cette méthode n'est donc pas optimale dans la détermination du relief régional (Grohmann et al. 2010) qui peut être utilisé dans la détermination des zones d'accumulation de l'humidité propices à la croissance des sphaignes au niveau du paysage aménagé (Laamrani et al. 2014b). Cependant, ces caractéristiques topographiques ayant été développées pour la forêt boréale, il est possible qu'elles ne

soient pas aussi déterminantes pour la diversité et la distribution des bryophytes dans la forêt tempérée du Nouveau-Brunswick. Les indices relatifs à l'humidité seraient plus performants lorsqu'étudiés pour des sous-ensembles de communauté puisque les espèces favorisées par une humidité plus élevée diffèrent selon le type de peuplement (Fritz et al. 2009a). C'est d'ailleurs le cas dans Bartels et al. (2018), où la relation entre diversité et variation de l'indice d'humidité au sol dépend de la nature du peuplement résineux, mixte ou feuillu.

Les peuplements à l'étude ont été façonnés depuis plus de 70 ans par l'exploitation forestière, changeant les caractéristiques de l'environnement et, de ce fait, la composition en espèces pour toutes strates (Mladenoff et al. 1993, Scheller and Mladenoff 2002, Etheridge et al. 2005). Il est donc possible que les indices reliés à la composition dans le cas présent soient différents d'un habitat non aménagé ou que leurs influences sur la diversité agissent différemment selon la combinaison des variables environnementales retrouvées. C'est le cas, par exemple, de la distance la plus proche à un cours d'eau où, du aux particularités de la topographie et des dépôts sédimentaires régionaux, les peuplements les plus près des cours d'eau sont résineux. Effectivement, l'étude ne couvre pas l'ensemble des combinaisons d'habitats possibles pour les bryophytes en forêt tempérée telles que des marécages arborescents à dominance feuillue ou encore des peuplements contenant des roches de différentes envergures. Il reste cependant que l'humidité, la luminosité et la microtopographie jouent un rôle important dans la détermination de la composition et que des indices similaires décrivant ces variables environnementales permettront de déterminer la composition en bryophyte.

2.6 Conclusion

La richesse et la composition sont, conformément à nos hypothèses, reliées aux patrons d'humidité et de luminosité retrouvés au sein du paysage et des peuplements. Bien que la richesse soit similaire entre peuplement aménagé et non aménagé, il reste que les espèces les plus sensibles sont confinées dans les peuplements non aménagés. Nonobstant une richesse plus élevée dans les cédrières, les compositions significativement distinctes entre peuplements à dominance résineuse, mixte et feuillue indiquent que tous les types de peuplements contribuent à la diversité retrouvée dans le district de Black Brook. Il est donc primordial de maintenir une représentation de tous les types de peuplements dans le paysage afin de conserver la plus grande biodiversité possible. La conservation d'une représentation de tous les types de peuplements permet également de garder un ensemble de conditions environnementales qui augmente le potentiel de recolonisation. Les indices reliés à la composition sont l'humidité (NearStr), la luminosité (Cnpyry_r_, CCmean, cc18 et P10) et la microtopographie (Rug3Std). La description des gradients des ressources disponibles dans l'habitat par ces indices a permis d'atteindre les objectifs de notre étude en créant un modèle prédictif de la composition au niveau du peuplement pour le district de Black Brook. La production d'indice cartographiable relié à la composition facilitera la gestion de la biodiversité des bryophytes puisqu'elles pourront facilement être incluses dans la cartographie servant à la planification des traitements sylvicoles. De plus, cibler les zones de haute diversité permettra d'aménager le territoire en conséquence. Cet aménagement peut prendre la forme de l'amélioration de la connectivité ou encore une meilleure répartition des peuplements hautement diversifiée dans le paysage.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les résultats de cette étude ont démontré l'utilité de l'usage des indices dérivés de LiDAR et cartographiques pour la modélisation de la distribution spatiale de la composition en bryophyte dans un paysage fortement aménagé. Les indices développés ont permis la caractérisation des gradients de ressources disponibles expliquant la composition pour différents types de peuplements. Plus spécifiquement, les indices expliquant les patrons de composition sont reliés aux gradients d'humidité (NearStr90), de microtopographie (Rug3Std) et de luminosité (Cnp_r_, CC18, CCmean, P10) appuyant ainsi les connaissances établies sur la relation entre l'hétérogénéité dans les gradients des ressources et la distribution de la diversité en bryophyte. Ces indices capturent les variations des conditions de l'habitat pour des parcelles de 400m² et permettent d'inférer sur les conditions générales du microclimat et du microhabitat. Une description plus précise du microhabitat par des indices permettrait une meilleure justesse de prédiction des espèces ayant des mentions moins nombreuses, une répartition éparse ou ayant des exigences spécifiques du microhabitat. L'utilisation de plusieurs indices reliés à la description de l'habitat a l'avantage de permettre la prédiction de l'ensemble de la communauté, plutôt que pour certains types de peuplements ou de certaines espèces. Ceci représente un avantage dans la gestion de la biodiversité des bryophytes. La connaissance des types de communautés et des zones fortement diversifiées sur le territoire aidera à déterminer les peuplements nécessitant des aménagements pour les bryophytes. Les résultats mettent également en relief les

effets de l'aménagement sur la richesse et la composition en bryophyte en transformant les gradients de ressources disponibles, tels que la diminution de l'humidité, l'augmentation de la luminosité, la réduction de la superficie en débris ligneux et leur décomposition. Considérant le fait que les compositions sont significativement différentes entre peuplements, il est important de conserver dans le paysage une représentation de chacun de ces types de peuplements pour assurer un maximum de diversité. Les communautés aménagées et non aménagées resteront différentes, car elles se retrouvent dans un ensemble de conditions environnementales différentes, telles que la proximité à un cours d'eau.

ANNEXE A

Annexe 3.1 Description de l'ensemble des indices dérivés du Lidar produit pour le district de Black Brook pour des pixels de 400m²

Nom des variables	Description
Max	Hauteur maximale (m)
MEAN	Hauteur moyenne (m)
STD_DEV	Déviation standard
AAD	Écart absolu de la déviation à la moyenne pour chaque pixel
VAR	Variance
SKEW	Skewness
KURT	Kurtosis
P01	Valeur de hauteur au 1 ^{er} percentile pour chaque cellule
P05	Valeur de hauteur au 5 ^e percentile pour chaque cellule
...	
P95	Valeur de hauteur au 95 ^e percentile pour chaque cellule
P99	Valeur de hauteur au 99 ^e percentile pour chaque cellule
Strat1	Proportion de comptes totaux de point sous 0m
Strat2	Proportion de comptes totaux de point entre 0m et 2m
...	
Strat14	Proportion de comptes totaux de point entre 24m et 26m
Strat15	Proportion de comptes totaux de point au-dessus de 26m
FRST_Mean	Moyenne des premiers retours seulement
FRST_STDDEV	Déviation standard des premiers retours seulement
Canopy_Relief_Ratio	$((\text{mean}-\text{min}) / (\text{max}-\text{min}))$

Annexe 3.1 suite

Nom des variables	Description
DA	Premier retour/tous les retours
DV	Premiers retours de point végétation/tous les retours
DG	Retours des points au sol/tous les ponts
DB	Premier et seuls retours/Tous les retours
VDR	Ratio de la distribution verticale $=(\text{max}-\text{medium}) / \text{max}$
VCI	Indice de complexité verticale
Covar	(Déviation standard (tous les retours) / moyenne (tous les retours))
CanCovar	(Déviation standard (premier retour seulement) / moyenne (premier retour seulement))
Cc2	Fermeture de la canopée $\geq 2\text{m}$
...	
Cc 26	Fermeture de la canopée ≥ 26

Annexe 3.2 Sélection de modèles dans l'évaluation de la composition en bryophyte basée sur l'axe 1 et l'axe 2 de la PCoA pour le district de Black Brook, Nouveau-Brunswick, Canada. K : nombre de paramètres estimé, aicc : critère d'information, delta aicc : delta du critère d'information, aicwt : probabilité du modèle.

Modèle	Axe 1				Modèle	Axe 2			
	K	AICc	Δ AICc	AICcWt		K	AICc	Δ AICc	AICcWt
totmod9	5	10.46	0	0.41	modax2.9	3	2.39	0	0.44
totmod14	6	-8.84	1.62	0.18	modax2.6	4	3.65	1.26	0.24
totmod8	4	-8.6	1.85	0.16	modax2.7	6	5.82	3.43	0.08
totmod13	5	-8.52	1.94	0.15	modax2.5	6	6.7	4.31	0.05
totmod12	6	-5.83	4.63	0.04	modax2.11	3	7.04	4.65	0.04
totmod3	7	-5.55	4.9	0.04	modax2.13	3	8.43	6.04	0.02
totmod2	7	-3.66	6.8	0.01	modax2.4	4	8.64	6.25	0.02
totlm.glob	8	-2.01	8.45	0.01	modglo2	7	8.78	6.39	0.02
totmod1	9	-0.46	10	0	modax2.1	6	9.02	6.63	0.02
totmod18	3	2.63	13.08	0	modax2.2	7	9.02	6.63	0.02
totmod15	6	12.38	22.84	0	modax2.10	3	9.32	6.93	0.01
totmod6	5	12.89	23.35	0	modax2.3	6	9.35	6.96	0.01
totmod16	5	13.13	23.59	0	modax2.8	4	9.93	7.54	0.01
totmod17	6	13.54	24	0	modax2.12	3	9.98	7.59	0.01
totmod7	4	13.95	24.41	0	modax2.nul	2	10.52	8.13	0.01
totmod5	5	13.99	24.44	0					
totmod11	6	15.36	25.82	0					
totmod10	7	17.57	28.03	0					
totmod22	3	18.73	29.19	0					
totmod20	3	19.34	29.8	0					
totmod4	8	20.12	30.58	0					
totmod21	3	21.64	32.1	0					
totmod19	3	24.04	34.5	0					
totmod23	3	27.52	37.98	0					
totmodnul	2	33.9	44.36	0					

Annexe 3.3 suite

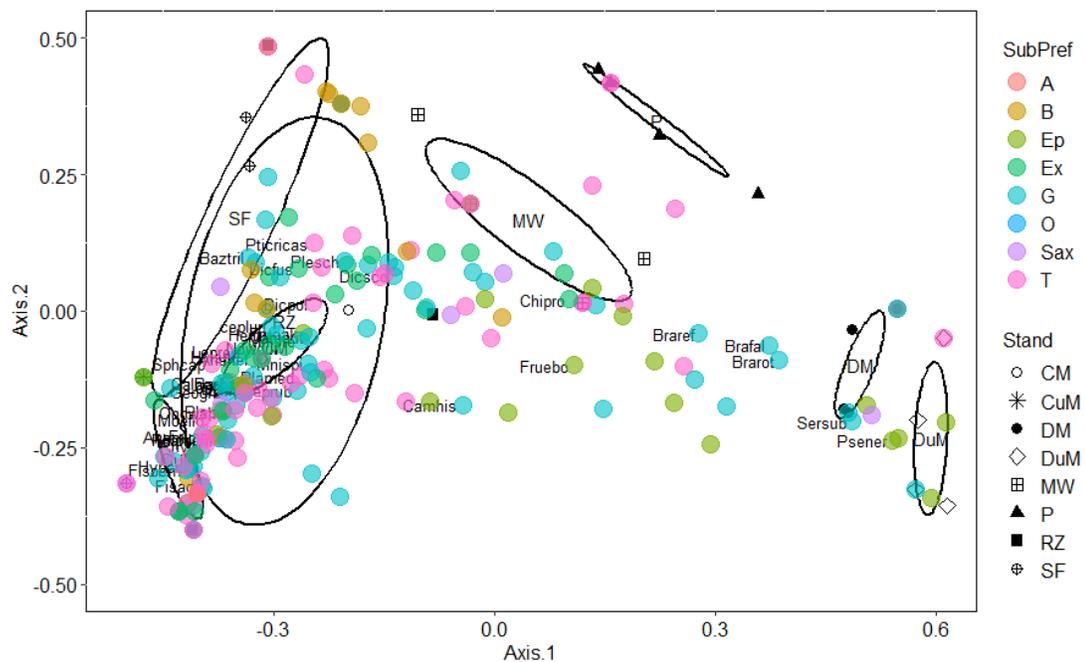
Code	Espèces	Grp	Sub	C.n.A	C.A	M	P	RM	ZR	F.A	F.n.A
Cirpil	Cirriphyllum piliferum	M	T	1	0	0	0	1	0	1	1
Clafllu	Cladopodiella fluitans	H	B	1	0	0	0	0	0	0	0
Cliden	Climacium dendroides	M	T	1	1	0	0	1	1	0	0
Colbid	Cololejeunea biddlecomiae	H	Ep	0	1	0	0	0	0	0	0
Consal	Conocephalum salebrosum	H	T	0	1	0	0	0	0	0	0
Dichet	Dicranella hereromalla	M	T	0	0	1	1	0	0	1	0
Dicsco	Dicranum scoparium	M	G	1	1	1	1	1	1	1	1
Dicfla	Dicranum flagellare	M	Ex	1	1	1	1	1	1	1	1
Dicful	Dicranum fulvum	M	Sax	0	1	0	0	1	0	0	0
Dicfus	Dicranum fuscescens	M	Ex	1	1	1	1	1	1	0	0
Dicmon	Dicranum montanum	M	Ex	1	1	1	1	1	1	1	1
Dicont	Dicranum ontariense	M	G	0	1	0	0	0	0	0	0
Dicpol	Dicranum polysetum	M	T	1	1	1	1	1	1	0	1
Dicvir	Dicranum viride	M	Ep	1	1	1	0	1	1	1	1
Eurpul	Eurhynchiastrum pulchellum	M	T	1	1	1	0	1	1	0	0
Fisadi	Fissidens adianthoides	M	G	1	1	0	0	1	1	0	0
Fisdub	Fissidens dubius	M	G	0	1	0	0	0	1	0	0
Fismin	Fissidens minutulus	M	Sax	0	1	0	0	0	1	0	0
Fisosc	Fissidens osmundoides	M	G	1	1	0	0	1	1	0	0
Fonhyp	Fontinalis hypnoides	M	A	0	1	0	0	0	0	0	0
Fruasa	Frullania asagrayana	H	Ep	1	1	0	0	1	1	0	0
Frubol	Frullania bolanderi	H	Ep	0	0	0	0	0	0	1	0
Fruebo	Frullania eboracensis	H	Ep	1	1	1	0	0	1	1	1
Fruoak	Frullania oakesiana	H	Ep	1	1	1	1	1	1	1	1
Frusel	Frullania selwyniana	H	Ep	1	1	0	0	1	1	0	0
Geogra	Geocalyx graveolens	H	G	1	1	1	0	1	1	0	0
Hamver	Hamatocaulis vernicosus	M	T	0	0	0	0	0	1	0	0
Hertur	Herzogiella turfacea	M	G	1	1	1	0	1	1	0	0
Homtri	Homalia trichomanoides	M	Ep	0	1	0	0	0	0	0	0
Hyglur	Hygrohypnum luridum	M	A	0	1	0	0	0	0	0	0
Hygvar	Hygroamblystegium varium	M	G	0	1	0	0	1	0	0	1
Hylbre	Hylocomium brevirostre	M	G	0	0	0	0	0	1	0	0
Hylspl	Hylocomium splendens	M	G	1	1	1	1	1	1	0	0
Hylumb	Hylocomium umbratum	M	T	1	0	1	1	1	0	0	0
Hypcup	Hypnum cupressiforme	M	G	0	0	0	0	1	1	1	0
Hypeur	Hypnum curvifolium	M	G	1	1	1	0	1	1	0	0

Annexe 3.3 suite

Code	Espèces	Grp	Sub	C.n.A	C.A	M	P	RM	ZR	F.A	F.n.A
Thuass	Thuidium assimile	M	T	0	1	0	0	1	1	0	0
Thudel	Thuidium delicatulum	M	T	0	1	0	1	1	1	0	0
Thurec	Thuidium recognitum	M	G	1	1	0	1	1	1	0	0
Tortor	Tortella tortuosa	M	T	0	0	0	0	0	1	0	0
Tritom	Trichocolea tomentella	H	T	0	0	0	0	1	0	0	0
Triecta	Tritomaria exsecta	H	Ex	0	1	0	0	0	0	0	0
Triormis	Tritomaria exsectiformis	H	G	1	1	0	0	1	1	0	0
Ulocoa	Ulotia coarctata	M	Ep	1	0	1	1	0	1	1	1
Ulocri	Ulotia crispa	M	Ep	1	1	1	1	0	1	1	1
Warflu	Warnstorfia fluitans	M	T	0	0	0	0	0	1	0	0

Annexe 3.4 Analyse en coordonnées principales des espèces indicatrices par parcelles.

Les points de couleur représentent les substrats et les espèces indicatrices sont indiquées par leur abréviation dans le graphique. Les parcelles sont indiquées par symbole selon le type de peuplement : CNA. : Cédrières non aménagées, CA. : Cédrières aménagées, RM : résineux mixtes, ZR : Zones ripariennes, M : mixtes, P : Plantations, F.A. : Feuillus aménagés, FNA. : Feuillus non aménagés. Les type de substrat préférentiel correspond à aquatique (A), bog (B), epixilique (Ep), épiphyte (Ep), généraliste (G), terricoles (T), saxicole (Sax) et autres (0).



BIBLIOGRAPHIE

- Alexander, C., J. E. Moeslund, P. K. Bøcher, L. Arge, and J.-C. Svenning. 2013. Airborne laser scanner (LiDAR) proxies for understory light conditions. *Remote Sensing of Environment* **134**:152-161.
- Austin, M., and T. Smith. 1990. A new model for the continuum concept. Pages 35-47 *Progress in theoretical vegetation science*. Springer.
- Austin, M. P. 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Annual review of ecology and systematics* **16**:39-61.
- Baldwin, L., and G. Bradfield. 2007. Bryophyte responses to fragmentation in temperate coastal rainforests: a functional group approach. *Biological Conservation* **136**:408-422.
- Baldwin, L., C. Petersen, G. Bradfield, W. Jones, S. Black, and J. Karakatsoulis. 2011. Bryophyte response to forest canopy treatments within the riparian zone of high-elevation small streams. *Canadian Journal of Forest Research* **42**:141-156.
- Barbé, M., N. J. Fenton, and Y. Bergeron. 2016. So close and yet so far away: long-distance dispersal events govern bryophyte metacommunity reassembly. *Journal of Ecology* **104**:1707-1719.
- Barbé, M., N. J. Fenton, and Y. Bergeron. 2017. Are post-fire residual forest patches refugia for boreal bryophyte species? Implications for ecosystem based management and conservation. *Biodiversity and Conservation* **26**:943-965.
- Bartels, S. F., R. T. Caners, J. Ogilvie, B. White, and S. E. Macdonald. 2018. Relating Bryophyte Assemblages to a Remotely Sensed Depth-to-Water Index in Boreal Forests. *Frontiers in plant science* **9**:858.
- Brubaker, K. M., W. L. Myers, P. J. Drohan, D. A. Miller, and E. W. Boyer. 2013. The use of LiDAR terrain data in characterizing surface roughness and microtopography. *Applied and Environmental Soil Science* **2013**.
- Camathias, L., A. Bergamini, M. Küchler, S. Stofer, and A. Baltensweiler. 2013. High-resolution remote sensing data improves models of species richness. *Applied Vegetation Science* **16**:539-551.

- Caners, R. T., S. E. Macdonald, and R. J. Belland. 2009. Recolonization potential of bryophyte diaspore banks in harvested boreal mixed-wood forest. *Plant ecology* **204**:55-68.
- Caners, R. T., S. E. Macdonald, and R. J. Belland. 2010. Responses of boreal epiphytic bryophytes to different levels of partial canopy harvest This paper is one of a selection of papers published as part of the special Schofield Gedenkschrift. *Botany* **88**:315-328.
- Caners, R. T., S. E. Macdonald, and R. J. Belland. 2013. Linking the biological traits of boreal bryophytes to forest habitat change after partial harvesting. *Forest ecology and management* **303**:184-194.
- Cooper-Ellis, S. 1998. Bryophytes in old-growth forests of western Massachusetts. *Journal of the Torrey Botanical Society*:117-132.
- Crockatt, M. E., and D. P. Bebbler. 2015. Edge effects on moisture reduce wood decomposition rate in a temperate forest. *Global Change Biology* **21**:698-707.
- Cyr, D., S. Gauthier, Y. Bergeron, and C. Carcaillet. 2009. Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment* **7**:519-524.
- Dynesius, M. 2015. Slow recovery of bryophyte assemblages in middle-aged boreal forests regrown after clear-cutting. *Biological Conservation* **191**:101-109.
- Edman, M., A.-M. Eriksson, and M.-A. Villard. 2016. The importance of large-tree retention for the persistence of old-growth epiphytic bryophyte *Neckera pennata* in selection harvest systems. *Forest ecology and management* **372**:143-148.
- Estornell, J., L. Ruiz, B. Velázquez-Martí, and A. Fernández-Sarría. 2011. Estimation of shrub biomass by airborne LiDAR data in small forest stands. *Forest ecology and management* **262**:1697-1703.
- Etheridge, D. A., D. A. MacLean, R. G. Wagner, and J. S. Wilson. 2005. Changes in landscape composition and stand structure from 1945-2002 on an industrial forest in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **35**:1965-1977.
- Etheridge, D. A., D. A. MacLean, R. G. Wagner, and J. S. Wilson. 2006. Effects of intensive forest management on stand and landscape characteristics in northern New Brunswick, Canada (1945–2027). *Landscape Ecology* **21**:509-524.
- Faubert, J. 2012. Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Société québécoise de bryologie.

- Fenton, N. J., K. A. Frego, and M. R. Sims. 2003. Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany* **81**:714-731.
- Franklin, J. 1995. Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in physical geography* **19**:474-499.
- Fritz, K. M., J. M. Glime, J. Hribljan, and J. L. Greenwood. 2009a. Can bryophytes be used to characterize hydrologic permanence in forested headwater streams? *Ecological Indicators* **9**:681-692.
- Fritz, Ö., M. Niklasson, and M. Churski. 2009b. Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science* **12**:93-106.
- Goguen, M., and P. A. Arp. 2017. Modeling and Mapping Forest Floor Distributions of Common Bryophytes Using a LiDAR-Derived Depth-to-Water Index. *American Journal of Plant Sciences* **8**:867.
- Grohmann, C. H., M. J. Smith, and C. Riccomini. 2010. Multiscale analysis of topographic surface roughness in the Midland Valley, Scotland. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* **49**:1200-1213.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling* **135**:147-186.
- Harper, K. A., S. E. Macdonald, P. J. Burton, J. Chen, K. D. Brosofske, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh, and P. A. Esseen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation biology* **19**:768-782.
- Hirzel, A. H., and G. Le Lay. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* **45**:1372-1381.
- Hodgson, M. E., and P. Bresnahan. 2004. Accuracy of airborne lidar-derived elevation. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* **70**:331-339.
- Hudak, A. T., J. S. Evans, and A. M. Stuart Smith. 2009. LiDAR utility for natural resource managers. *Remote Sensing* **1**:934-951.
- Hunter Jr, M. L. 1990. *Wildlife, forests, and forestry. Principles of managing forests for biological diversity.* Prentice Hall.
- Hylander, K. 2005. Aspect modifies the magnitude of edge effects on bryophyte growth in boreal forests. *Journal of Applied Ecology* **42**:518-525.
- Jennings, S., N. Brown, and D. Sheil. 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry: An International Journal of Forest Research* **72**:59-74.

- Jonsson, B. G., and P.-A. Esseen. 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *The Journal of Ecology*:924-936.
- Kane, V. R., R. J. McGaughey, J. D. Bakker, R. F. Gersonde, J. A. Lutz, and J. F. Franklin. 2010. Comparisons between field-and LiDAR-based measures of stand structural complexity. *Canadian Journal of Forest Research* **40**:761-773.
- Korhonen, L., I. Korpela, J. Heiskanen, and M. Maltamo. 2011. Airborne discrete-return LIDAR data in the estimation of vertical canopy cover, angular canopy closure and leaf area index. *Remote Sensing of Environment* **115**:1065-1080.
- Laamrani, A., O. Valeria, Y. Bergeron, N. Fenton, L. Z. Cheng, and K. Anyomi. 2014a. Effects of topography and thickness of organic layer on productivity of black spruce boreal forests of the Canadian Clay Belt region. *Forest ecology and management* **330**:144-157.
- Laamrani, A., O. Valeria, N. Fenton, Y. Bergeron, and L. Z. Cheng. 2014b. The role of mineral soil topography on the spatial distribution of organic layer thickness in a paludified boreal landscape. *Geoderma* **221**:70-81.
- Lefsky, M. A., W. B. Cohen, G. G. Parker, and D. J. Harding. 2002. Lidar remote sensing for ecosystem studies: Lidar, an emerging remote sensing technology that directly measures the three-dimensional distribution of plant canopies, can accurately estimate vegetation structural attributes and should be of particular interest to forest, landscape, and global ecologists. *BioScience* **52**:19-30.
- Listopad, C. M., R. E. Masters, J. Drake, J. Weishampel, and C. Branquinho. 2015. Structural diversity indices based on airborne LiDAR as ecological indicators for managing highly dynamic landscapes. *Ecological Indicators* **57**:268-279.
- Löhmus, A., and P. Löhmus. 2008. First-Generation Forests Are Not Necessarily Worse than Long-Term Managed Forests for Lichens and Bryophytes. *Restoration Ecology* **16**:231-239.
- Mao, L., J. Dennett, C. W. Bator, P. Tompalski, N. C. Coops, D. Farr, M. Kohler, B. White, J. J. Stadt, and S. E. Nielsen. 2018. Using airborne laser scanning to predict plant species richness and assess conservation threats in the oil sands region of Alberta's boreal forest. *Forest ecology and management* **409**:29-37.
- McGee, G. G., and R. W. Kimmerer. 2002. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, USA. *Canadian Journal of Forest Research* **32**:1562-1576.
- Mills, S. E., and S. E. Macdonald. 2005. Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the western Canadian boreal forest. *The bryologist* **108**:86-100.

- Mills, S. E., S. E. Macdonald, and N. Kenkel. 2004. Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *Journal of Vegetation Science* **15**:189-198.
- Mladenoff, D. J., M. A. White, J. Pastor, and T. R. Crow. 1993. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological applications* **3**:294-306.
- Mücke, W., M. Hollaus, and N. Pfeifer. 2012. Identification of dead trees using small footprint full-waveform airborne laser scanning data. *Proceedings of SilviLaser, Vancouver, BC, Canada*:16-19.
- Murphy, P., J. Ogilvie, and P. Arp. 2009. Topographic modelling of soil moisture conditions: a comparison and verification of two models. *European Journal of Soil Science* **60**:94-109.
- Murphy, P. N., J. Ogilvie, K. Connor, and P. A. Arp. 2007. Mapping wetlands: a comparison of two different approaches for New Brunswick, Canada. *Wetlands* **27**:846-854.
- Nelson, C. R., and C. B. Halpern. 2005. Short-term effects of timber harvest and forest edges on ground-layer mosses and liverworts. *Canadian Journal of Botany* **83**:610-620.
- Økland, R. H. 1994. Patterns of bryophyte associations at different scales in a Norwegian boreal spruce forest. *Journal of Vegetation Science* **5**:127-138.
- Parviainen, M., N. E. Zimmermann, R. K. Heikkinen, and M. Luoto. 2013. Using unclassified continuous remote sensing data to improve distribution models of red-listed plant species. *Biodiversity and Conservation* **22**:1731-1754.
- Peckham, S. D., D. E. Ahl, and S. T. Gower. 2009. Bryophyte cover estimation in a boreal black spruce forest using airborne lidar and multispectral sensors. *Remote Sensing of Environment* **113**:1127-1132.
- Pesonen, A., M. Maltamo, K. Eerikäinen, and P. Packalèn. 2008. Airborne laser scanning-based prediction of coarse woody debris volumes in a conservation area. *Forest ecology and management* **255**:3288-3296.
- Pharo, E. J., D. B. Lindenmayer, and N. Taws. 2004. The effects of large-scale fragmentation on bryophytes in temperate forests. *Journal of Applied Ecology* **41**:910-921.
- Raabe, S., J. Müller, M. Manthey, O. Dürhammer, U. Teuber, A. Göttlein, B. Förster, R. Brandl, and C. Bässler. 2010. Drivers of bryophyte diversity allow implications for forest management with a focus on climate change. *Forest ecology and management* **260**:1956-1964.

- Reutebuch, S. E., R. J. McGaughey, H.-E. Andersen, and W. W. Carson. 2003. Accuracy of a high-resolution lidar terrain model under a conifer forest canopy. *Canadian journal of remote sensing* **29**:527-535.
- Ross-Davis, A., and K. A. Frego. 2004. Propagule sources of forest floor bryophytes: spatiotemporal compositional patterns. *The bryologist* **107**:88-97.
- Ross-Davis, A. L., and K. A. Frego. 2002. Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *Canadian Journal of Botany* **80**:21-33.
- Russell, M. B., C. W. Woodall, S. Fraver, and A. W. D'Amato. 2013. Estimates of downed woody debris decay class transitions for forests across the eastern United States. *Ecological modelling* **251**:22-31.
- Scheller, R. M., and D. J. Mladenoff. 2002. Understory species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forests. *Ecological applications* **12**:1329-1343.
- Schmalholz, M., and K. Hylander. 2011. Microtopography creates small-scale refugia for boreal forest floor bryophytes during clear-cut logging. *Ecography* **34**:637-648.
- Schmalholz, M., K. Hylander, and K. Frego. 2011. Bryophyte species richness and composition in young forests regenerated after clear-cut logging versus after wildfire and spruce budworm outbreak. *Biodiversity and Conservation* **20**:2575-2596.
- Seibert, J., J. Stendahl, and R. Sørensen. 2007. Topographical influences on soil properties in boreal forests. *Geoderma* **141**:139-148.
- Söderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biological Conservation* **45**:169-178.
- Söderström, L. 1989. Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. *Bryologist*:349-355.
- Sørensen, R., U. Zinko, and J. Seibert. 2006. On the calculation of the topographic wetness index: evaluation of different methods based on field observations. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* **10**:101-112.
- Startsev, N., V. J. Lieffers, and S. M. Landhäusser. 2008. Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: implication for forest floor development. *Journal of Vegetation Science* **19**:253-260.
- Stewart, K. J., and A. U. Mallik. 2006. Bryophyte responses to microclimatic edge effects across riparian buffers. *Ecological applications* **16**:1474-1486.

- Tanhuanpää, T., V. Kankare, M. Vastaranta, N. Saarinen, and M. Holopainen. 2015. Monitoring downed coarse woody debris through appearance of canopy gaps in urban boreal forests with bitemporal ALS data. *Urban Forestry & Urban Greening* **14**:835-843.
- Vellak, K., and J. Paal. 1999. Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests. *Biodiversity & Conservation* **8**:1595-1620.
- Weiher, E., G. P. Clarke, and P. A. Keddy. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*:309-322.
- Whittaker, R. H., S. A. Levin, and R. B. Root. 1973. Niche, habitat, and ecotope. *The American Naturalist* **107**:321-338.
- Worrall, J. J., T. D. Lee, and T. C. Harrington. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea*–*Abies* forests of Crawford Notch, New Hampshire, USA. *Journal of Ecology* **93**:178-190.
- Yatskov, M., M. E. Harmon, and O. N. Krankina. 2003. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Canadian Journal of Forest Research* **33**:1211-1226.
- Zelazny, V. F., G. Martin, M. Toner, M. Gorman, M. Colpitts, H. Veen, B. Godin, B. McInnis, C. Steeves, and M. Roberts. 2007. *Our landscape heritage: the story of ecological land classification in New Brunswick*. New Brunswick Department of Natural Resources, Hugh John Fleming Forestry Centre, Fredericton, NB E3C 2G6, Canada.