

Université de Montréal

Les effets de l'environnement et de la phénologie sur les propriétés spectrales foliaires d'arbres  
des forêts tempérées

*Par*

Rosalie Beauchamp-Rioux

Département de sciences biologiques, Faculté des arts et sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M. Sc.)

en sciences biologiques, option Recherche en biologie

Septembre 2021

© Rosalie Beauchamp-Rioux, 2021

Université de Montréal

Département de sciences biologiques / Institut de recherche en biologie végétale,  
Faculté des arts et sciences

---

*Ce mémoire intitulé*

**Les effets de l'environnement et de la phénologie sur les propriétés spectrales foliaires  
d'arbres des forêts tempérées**

*Présenté par*

**Rosalie Beauchamp-Rioux**

*A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes*

**Roxane Maranger**

Présidente-rapporteuse

**Etienne Laliberté**

Directeur de recherche

**Margaret Kalacksa**

Codirectrice

**Fiona Soper**

Membre du jury

## Résumé

La télédétection des végétaux, technique qui se base sur les signatures spectrales des plantes, s'avère être un outil formidable pour réaliser des inventaires de biodiversité végétale : il est maintenant possible d'identifier les plantes, de cartographier les traits fonctionnels des végétaux ou d'étudier l'impact des activités humaines à grande échelle. Cependant, il faut approfondir les connaissances sur les patrons de variation spectrale causés par les facteurs environnementaux et la phénologie. En effet, la variation spatiale et temporelle des spectres foliaires est source d'incertitude et d'erreurs lors de l'application des modèles utilisés en télédétection des végétaux. Dans le cadre de mon projet de recherche, j'évalue l'effet de l'environnement et de la phénologie sur les propriétés spectrales de neuf espèces d'arbres décidus de l'est de l'Amérique du Nord. J'ai mesuré les signatures spectrales foliaires de ces arbres dans des sites contrastés entre le 6 juin et le 8 octobre 2018 à l'aide d'un spectroradiomètre de terrain et d'une sphère d'intégration. J'ai également mesuré seize traits fonctionnels structuraux et chimiques des plantes échantillonnées. Les résultats de mon projet démontrent que les conditions environnementales n'ont pas toujours d'effet significatif sur la variation spectrale intraspécifique; lorsque c'est le cas, les sites d'échantillonnage expliquent entre 18 et 62 % de la variation intraspécifique. La phénologie quant à elle a toujours un effet significatif sur les spectres foliaires et explique entre 30 et 51 % de la variation spectrale intraspécifique. Toutes les régions spectrales sont affectées par la variation environnementale et phénologique et tous les traits structuraux et chimiques foliaires mesurés sont liés à la variation spectrale. Bien que les conditions environnementales et la phénologie affectent les spectres foliaires, cela n'empêche pas de différencier les espèces, même celles étroitement liées phylogénétiquement, à travers les sites d'étude et le temps (précision d'identification > 92 %). Il n'est pas toujours possible d'inférer les sites ou le moment d'échantillonnage de la plante échantillonnée à l'aide de sa signature spectrale; néanmoins, la variation environnementale et phénologique des spectres foliaires est suffisante pour empêcher la transférabilité de certains modèles de classification d'espèces à des contextes dissemblables de ceux qui ont servi à les construire. En effet, un modèle n'est applicable qu'à des données

spectrales de variance moindre ou similaire aux données à partir desquelles le modèle a été construit. Ainsi, mon projet précise les limites d'application des modèles utilisés en télédétection des végétaux pour les milieux tempérés et forestiers peu diversifiés. Mes résultats indiquent que la variation interspécifique est supérieure à la variation intraspécifique et qu'il est donc possible de différencier les espèces malgré l'effet de l'environnement et de la phénologie sur les spectres foliaires d'arbres des forêts tempérées, démontrant le potentiel de la télédétection des végétaux pour la réalisation d'inventaires de biodiversité végétale à grande échelle.

**Mots-clés** : télédétection, spectroscopie, traits fonctionnels, identification d'espèces, propriétés spectrales, hyperspectral, phénologie, variation intraspécifique



## Abstract

Remote sensing of plants emerges as a formidable tool to realize biodiversity assessments : it is now possible to identify plants, map their functional traits, and monitor human activities' impacts on the vegetation at large scales and almost continuously. However, we must develop knowledge about the spectral variation patterns caused by the environment and phenology to take full advantage of remote sensing products. Indeed, the environmental and phenological variation of foliar spectra leads to uncertainty and error in remote sensing models and applications. In my project, I assess the effects of the environment and phenology on the spectral properties of nine broadleaf tree species from temperate forests of North America. I measured these species' leaf spectra across contrasting sites between the 6th of June to the 8th of October 2018 using a field spectroradiometer and an integrating sphere. I also measured sixteen structural and chemical leaf functional traits on the sampled plants. My results show that the environmental conditions do not always significantly affect the intraspecific spectral variation; when it does, the sampling sites explain between 18 and 58 % of this variation. As for phenology, it always has a significant impact on leaf spectra and explains between 30 and 51 % of the intraspecific spectral variation. Every spectral region is affected by environmental and phenological variation, and all structural and chemical traits measured are linked to the spectral variation. Although the environmental conditions and phenology affect leaf spectra, it does not hinder our ability to differentiate tree species, even those closely related, across sites and time (identification accuracy > 92 %). Besides, it is not always possible to infer a plant's sampling site or date from its spectra. Nevertheless, foliar spectra's environmental and phenological variation is sufficient to limit classification models' transferability. My results show that a model applies only to spectral data of lesser or comparable variance to the data used to train the model. Therefore, my project helps define the application limits of models used in plant remote sensing in temperate and low diversity forest systems. It also demonstrates that interspecific spectral variation is greater than intraspecific spectral variation, and thus we can discriminate species despite the effects of the environment and phenology on the leaf spectra of temperate forest trees, validating the potential of vegetation

remote sensing to conduct biodiversity assessments at spatial and temporal scales previously unattainable.

**Keywords** : remote sensing, leaf spectroscopy, leaf traits, species differentiation, spectral properties, hyperspectral, phenology, intraspecific variation

# Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	iii
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	ix
Liste des figures.....	xi
Liste des sigles et abréviations.....	xiv
Remerciements.....	xviii
Chapitre 1 – Introduction.....	2
Organisation du mémoire.....	2
Revue de littérature.....	3
La télédétection des plantes.....	3
Réaliser des inventaires de végétation à grandes échelles.....	3
Les outils utilisés en télédétection des végétaux.....	5
Les signatures spectrales des végétaux.....	6
La région de la lumière visible.....	6
La région de l'infrarouge proche.....	7
La région de l'infrarouge court.....	8
Les signatures spectrales et les traits foliaires des plantes.....	8
La variation des traits fonctionnels et des signatures spectrales des végétaux.....	11
La variation liée à la phylogénie.....	11
La variation intraspécifique environnementale.....	12
La variation intraspécifique phénologique.....	14

L'importance de la variation intraspécifique .....	16
La variation intraspécifique n'est pas négligeable .....	16
Les processus écologiques et évolutifs .....	17
La discrimination d'espèces .....	18
La transférabilité des modèles empiriques utilisés en télédétection des végétaux.....	19
Objectifs, questions et hypothèses de recherche .....	19
Objectifs de recherche .....	20
Questions de recherche .....	20
Hypothèses de recherche.....	21
Méthodologie .....	22
Design d'échantillonnage des spectres foliaires .....	22
Mesures de traits fonctionnels foliaires.....	23
Analyses statistiques .....	24
Chapitre 2 – Leaf spectra distinguish temperate tree species despite environmental and phenological variation .....	25
Abstract .....	25
Introduction.....	26
Methods .....	31
Sampling design and study sites .....	31
Tree species selection .....	32
Leaf sampling.....	32
Spectral measurements .....	35
Functional trait measurements.....	36
Statistical analyses .....	36

Spectral differences among and within species.....	36
Differentiating species, subsites, and periods with spectra .....	37
Predicting traits with spectra .....	38
Trait variation within species .....	39
Results .....	39
Spectral variation among and within species at a given site and time.....	39
Environmentally-driven spectral variation within species.....	40
Temporal spectral variation within species .....	44
Patterns in coefficients of variation of spectra.....	46
Differentiating species, subsites, and periods with spectra .....	48
Transferability of species classification models .....	53
Predicting traits with spectra .....	68
Foliar traits intraspecific variation across sites and time.....	68
Discussion .....	80
Conclusions.....	86
Acknowledgments .....	87
Author Contributions .....	87
Funding.....	87
Conflicts of Interest.....	88
Chapitre 3 – Discussion générale .....	89
Retour sur les objectifs et les hypothèses de recherche .....	89
Premier objectif.....	89
Deuxième objectif .....	91
Troisième objectif.....	92

Implications du projet .....	93
Modèles utilisés en écologie .....	93
La transférabilité des modèles .....	94
Les bases de données spectrales .....	95
Conclusion .....	96
Références bibliographiques .....	98
Annexes .....	117

## Liste des tableaux

Tableau 1. – Study sites' location, annual daily average temperature, and mean annual precipitation, and subsites' edaphic conditions. ....	33
Tableau 2. – Species' vernacular and scientific name, if they were part of the sampling to evaluate the effects of phenology on leaf spectra, and in how many and which subsites they were sampled to assess the effects of environmental variation on spectra. ....	34
Tableau 3. – Significantly different species' spectral bands across sites according to ANOVA.... .....	40
Tableau 4. – Multivariate dispersion analysis $p$ -values and PERMANOVA $R^2$ for assessing the effect of sampling subsites on species' spectra.....	43
Tableau 5. – Pairwise multivariate dispersion analysis and pairwise PERMANOVA results for assessing the effect of sampling subsites on species' spectra.....	44
Tableau 6. – Significantly different species' spectral bands across periods according to ANOVA. .....	45
Tableau 7. – Multivariate dispersion analysis $p$ -values and PERMANOVA $R^2$ for assessing the effect of sampling periods on species' spectra.....	46
Tableau 8. – Pairwise PERMANOVA results for assessing the effect of sampling periods on species' spectra. ....	46
Tableau 9. – Summary statistics of PLS-DA models for species differentiation. ....	51
Tableau 10. – Summary statistics of PLS-DA species differentiation models across sites and at given sites applied to other sites.. ....	60
Tableau 11. – Summary statistics of PLS-DA species differentiation models across and at given periods applied to other periods.. ....	66
Tableau 12. – Summary statistics of PLSR models predicting leaf traits from spectra.....	73
Tableau 13. – Important bands contributing most to the PLSR models, determined by the variable importance of the predictors (VIP) statistic. ....	77
Tableau 14. – Study sites' location, altitude and climatic conditions .....	117
Tableau 15. – Subsites' edaphic conditions and dominant vegetation.....	120

Tableau 16. –	Species' main traits and geographical range. ....	123
Tableau 17. –	Spectral range used in the PLSR models predicting leaf traits from spectra. ....	125
Tableau 18. –	Summary statistics of PLS-DA models for subsites differentiation. ....	135
Tableau 19. –	Summary statistics of PLS-DA models for periods differentiation. ....	137
Tableau 20. –	Pics d'absorption des constituants chimiques foliaires en fonction des longueurs d'onde et des régions spectrales du visible (VIS), de l'infrarouge proche (NIR) et de l'infrarouge court (SWIR). ....	159



## Liste des figures

Figure 1. – La répartition de la superficie ligneuse (forêts et arbustives) et de la biomasse végétale (carbone végétal), par rapport à la disponibilité des données des inventaires forestiers. .....	4
Figure 2. – Un spectre foliaire de réflectance ainsi que ses différentes régions spectrales. ....	7
Figure 3. – Partitionnement de la variance des traits chimiques foliaires en milieu tropical. ... .....	12
Figure 4. – Spectres foliaires de réflectance mesurés à différents moments de la saison de croissance. ....	16
Figure 5. – Average species' reflectance spectra A) across all sites B) at specific subsites. ...	41
Figure 6. – Average species' reflectance spectra A) across the growing season B) per period. .....	42
Figure 7. – Coefficient of variation of intraspecific, interspecific species' mean A) reflectance spectra B) transmittance spectra C) absorptance spectra i) across sites ii) across periods. ....	47
Figure 8. – PLS-DA species differentiation : A) across sites B) at Oka C) across periods. ....	52
Figure 9. – PLS-DA species differentiation model : A) across sites applied to Oka B) from MSB applied to all other sites C) from MSB applied to Oka D) from SBL applied to Oka. ....	54
Figure 10. – PLS-DA species differentiation model : A) across all periods applied to early June B) early June applied to late June C) July applied to August. ....	67
Figure 11. – PLSR models based on reflectance spectra predicting leaf A) equivalent water thickness (EWT) B) nitrogen content C) lignin content D) area-based carotenoids concentration E) mass-based carotenoids concentration. ....	74
Figure 12. – Trait values among species and across subsites of A) leaf mass per area (LMA) B) leaf carbon on nitrogen ratio (C/N) C) leaf lignin content D) leaf area-based chlorophyll a concentration. ....	78

Figure 13. – Trait values among species and across sampling periods of A) leaf mass per area (LMA) B) leaf carbon on nitrogen ratio (C/N) C) leaf cellulose content D) leaf area-based chlorophyll a concentration.. .....79

Figure 14. – Number of components selected for the PLS-DA analyses.....124

Figure 15. – Number of components selected for the PLSR analyses.....126

Figure 16. – Average species’ spectra A) across sites B) at specific subsites.....127

Figure 17. – Average species’ i) reflectance ii) transmittance iii) absorptance spectra A) across the growing season B) per period. ....128

Figure 18. – Average species’ reflectance spectra and their standard deviation i) at SBL ii) at Oka iii) at MSB. ....129

Figure 19. – Average species’ transmittance spectra and their standard deviation i) at SBL ii) at Oka iii) at MSB. ....130

Figure 20. – Average species’ absorptance spectra and their standard deviation i) at SBL ii) at Oka iii) at MSB. ....131

Figure 21. – Coefficient of variation of intraspecific, interspecific or species’ mean A) reflectance spectra B) transmittance spectra C) absorptance spectra i) at Oka ii) at MSB iii) at SBL. ....132

Figure 22. – PLS-DA subsites differentiation based on : A) grey birch spectra B) large-toothed aspen spectra C) northern red oak spectra.....136

Figure 23. – PLS-DA period differentiation based on A) Sugar maple, red maple, grey birch and trembling aspen spectra B) sugar maple spectra C) trembling aspen spectra. ....138

Figure 24. – PLS-DA’s absolute loadings per wavelength for A) species differentiation across sites B) species differentiation across periods C) subsites differentiation based on grey birch spectra D) period differentiation based on sugar maple spectra. ....139

Figure 25. – PLSR models predicting A) leaf equivalent water thickness (EWT) B) leaf mass per area (LMA) C) leaf dry matter content (LDMC) based on i) reflectance spectra ii) transmittance spectra iii) absorptance spectra. ....140

Figure 26. – Trait values among species and across subsites of A) leaf equivalent water thickness (EWT) B) leaf mass per area (LMA) C) leaf dry matter content (LDMC). ....145

Figure 27. – Trait values among species and across sampling periods of A) leaf equivalent water thickness (EWT) B) leaf mass per area (LMA) C) leaf dry matter content (LDMC).....150

## Liste des sigles et abréviations

CABO : Observatoire Aérien Canadien de la Biodiversité (en anglais, *Canadian Airborne Biodiversity Observatory*)

Etc. : *Et cetera*

Et al. : *Et alia*

NEON : *National Ecological Observatory Network*

GAO : *Global Airborne Observatory*

EnMAP : *Environmental Monitoring and Analysis Program*

HISUI : *Hyperspectral Imager Suite*

HYPXIM : *Hyperspectral-X Imagery*

PRISMA : *Precursore iperspettrale della missione applicativa*

nm : Nanomètre

LiDAR : *Laser imaging detection and ranging*

RADAR : *Radio detection and ranging*

ADN : Acide désoxyribonucléique

VIS : Partie visible des spectres foliaires située entre 400 et 700 nm

Chl a : Chlorophylle a

Chl b : Chlorophylle b

NIR : Partie de l'infrarouge proche (en anglais, *near infrared*) des spectres foliaires située entre 700 et 1100 nm

RE : De l'anglais *red-edge*, partie des spectres foliaires située entre 680 et 750 nm

SWIR : Partie de l'infrarouge court (en anglais, *short-wave infrared*) des spectres foliaires située entre 1100 et 2500 nm

RuBisCo : Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase

SLA : Surface foliaire spécifique (en anglais, *specific leaf area*)

LMA : Masse foliaire par unité de surface (en anglais, *leaf mass per area*)

LDMC : Contenu en matière sèche des feuilles (en anglais, *leaf dry matter content*)

NSC : Teneur en glucides non structuraux

e.g. : *Exempli gratia*

PLS-DA : analyse discriminante par les moindres carrés partiels (en anglais, *partial least squares discriminant analysis*)

PLSR : régressions des moindres carrés partiels (en anglais, *partial least squares regression*)

EWT : épaisseur équivalent en eau (en anglais, *equivalent water thickness*),

cm : Centimètre

g : Gramme

m : Mètre

N : Azote

C : Carbone

mg : Milligramme

ANOVA : Analyse de la variance

PERMANOVA : Analyse multivariée de la variance par permutations

CV : Coefficient de variation

HSD : Différence significative honnête (en anglais, *honestly significant difference*)

i.e. : *Id est*

SBL : Station de biologie des Laurentides

MSB : Mont-Saint-Bruno

IB : Îles-de-Boucherville

MBP : Mer Bleue Peatland

h : Heure

min : Minutes

mm : Millimètre

°C : Degré Celsius

SAM : *Spectral angle mapper*

$\kappa$  : Kappa de Cohen

PRESS : *Prediction residual sum of squares*

RMSEP : *Root mean square standard error of prediction*

NRMSEP : *Normalized root mean square standard error of prediction*

$R^2$  : Coefficient de détermination

VIP : *Variable importance on projection*

LM : Modèle linéaire (en anglais, *linear model*)

LMM : Modèle linéaire mixte (en anglais, *linear mixed-effects models*)

AIC : Critère d'information d'Akaike (en anglais, *Akaike information criterion*)

Fig. : Figure

Refl. : Réflectance

Trans. : Transmittance

Abs. : Absorptance

Comp. : *Components*

SD : Déviation standard (en anglais, *standard deviation*)

Nº : Nombre

Cont. : Continué

NSERC : *Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada*

FRQNT : Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies

## Remerciements

Tout d'abord, un grand merci à mon directeur et à ma codirectrice pour leur soutien tout au long de mon projet de maîtrise. Je remercie tout particulièrement Etienne pour sa confiance en ma capacité d'accomplir ce projet, sa patience, son soutien continu et ses conseils. Il m'a donné l'opportunité de participer au projet de l'Observatoire Aérien Canadien de la Biodiversité (CABO), un projet prometteur auquel je suis fière d'avoir pu contribuer. Je lui suis profondément reconnaissante pour toutes les incroyables expériences que j'ai pu vivre dans le cadre de ma maîtrise et qui m'ont fait incontestablement grandir.

Je remercie également les membres de mon comité-conseil, Jacques Brisson et Anne Bruneau, pour leurs avis et leurs recommandations qui ont permis de mieux orienter le projet à ses débuts. Un merci tout particulier à Anna Schweiger qui a toujours été disponible pour répondre à mes questions. Ses connaissances approfondies de la télédétection des végétaux et des signatures spectrales des plantes m'ont été d'une aide indéniable. Je remercie tous les membres de CABO et du Laboratoire d'écologie fonctionnelle végétale pour les discussions stimulantes et leur avis sur mon projet.

Je remercie toute personne ayant participé de près ou de loin à la réalisation de ce projet: Florence Blanchard, Sabrina Demers-Thibeault, Fabien Cichonski, Elisabeth Hardy-Lachance, Zachary Bélisle, Madeleine Trickey-Massé, Sandra Jooty, Myriam Cloutier, Vincent Fournier, Jocelyne Ayotte. Je tiens à souligner l'implication de mon assistant et de mon assistante de terrain principaux : Antoine Mathieu et Alexandra Massey. Leur compagnie et leur enthousiasme sans borne ont rendu le travail de terrain des plus agréables. Je remercie chaleureusement Sabrina Demers-Thibeault pour ses encouragements et pour l'organisation hors pair du travail de terrain et de laboratoire qui a allégé sans conteste la charge de travail que j'avais à accomplir.

Finalement, je tiens à remercier ma famille pour leur soutien inconditionnel, ainsi que mon conjoint pour ses encouragements, ses conseils et sa grande écoute. Je remercie également mes collègues du Département de sciences biologiques pour les conversations agréables et les bons moments passés ensemble. Ce fut un plaisir de les côtoyer tout au long de ma maîtrise.



# Chapitre 1 – Introduction

## Organisation du mémoire

Ce mémoire est séparé en trois chapitres. Le premier chapitre d'introduction est composé d'une revue de littérature suivie d'une description des objectifs, des questions de recherche, des hypothèses et de la méthodologie de mon projet de maîtrise. La première partie de la revue de littérature présente d'abord la télédétection des végétaux, les besoins auxquels cette discipline répond et certains des outils et des techniques utilisés en télédétection. La deuxième partie de la revue de littérature décrit les signatures spectrales des plantes et les différentes régions qui les composent. La troisième partie aborde le lien entre les signatures spectrales et les traits fonctionnels des végétaux. La quatrième partie de la revue de littérature présente les sources de variation des traits fonctionnels et des signatures spectrales des plantes en mettant l'accent sur la variation interspécifique et la variation intraspécifique causée par l'environnement et la phénologie. La cinquième et dernière partie de la revue de la littérature expose l'importance d'intégrer plus amplement la variation intraspécifique en écologie et en télédétection, problématique de laquelle mon projet de recherche découle.

Le deuxième chapitre de mon mémoire est constitué de l'article scientifique qui présente les résultats de mon projet de recherche. Cet article sera soumis pour publication dans l'édition spéciale intitulée *Hyperspectral Remote Sensing for Biodiversity Mapping* de la revue scientifique *Remote Sensing*. Les auteurs de l'article sont moi-même, Rosalie Beauchamp-Rioux, Anna Katharina Schweiger, Margaret Kalacska, ma codirectrice, et Etienne Laliberté, mon directeur de recherche. Etienne Laliberté et moi avons conceptualisé le projet de recherche et établi le design d'échantillonnage. J'ai sélectionné les sites et les sujets d'étude et j'ai effectué l'échantillonnage avec mon équipe de terrain. J'ai géré et traité les données de recherche et j'ai effectué les analyses statistiques. Etienne Laliberté, Anna Katharina Schweiger et moi avons pris part à la sélection des analyses statistiques à réaliser. Etienne Laliberté et Anna Katharina Schweiger m'ont fourni certains scripts pour l'analyse des données, mais j'ai néanmoins réalisé la majorité de la programmation des analyses statistiques. Etienne Laliberté et Anna Katharina Schweiger m'ont

conseillée pour l'exécution de certaines analyses. J'ai interprété les résultats des analyses et j'ai réalisé les figures et les tableaux présentant les résultats de mon projet de recherche. J'ai rédigé l'article scientifique qui a été révisé et commenté par Etienne Laliberté, et qui sera révisé et commenté sous peu par Anna Katharina Schweiger et Margaret Kalacska.

Le troisième et dernier chapitre de mon mémoire revient d'abord sur les résultats de mon projet en expliquant si ces derniers ont permis d'atteindre les objectifs de recherche et de confirmer ou non les hypothèses que j'avais émises. Par la suite, ce chapitre aborde les implications de mon projet pour l'application de modèles utilisés en télédétection des végétaux et propose des pistes de recherche futures. Mon mémoire se clôt avec une conclusion générale.

## **Revue de littérature**

### **La télédétection des plantes**

#### **Réaliser des inventaires de végétation à grandes échelles**

Les activités humaines impactent les milieux naturels avec une ampleur sans précédent. En effet, elles altèrent les dynamiques écologiques forestières en modifiant, entre autres, les interactions biotiques (compétition, épidémies d'insectes ou de maladies, etc.), la croissance des plantes et l'ampleur des stress hydriques (Aitken et al., 2008). La structure et la composition végétale des écosystèmes terrestres risquent donc de changer considérablement, ce qui aurait des impacts majeurs au niveau du fonctionnement des écosystèmes, des services écosystémiques qu'ils nous rendent et de la biodiversité qu'on y retrouve (Fischer & Lindenmayer, 2007; Nolan et al., 2018). Malheureusement, la réponse des écosystèmes à ces changements globaux est encore grandement incertaine. En effet, il existe d'importantes lacunes dans les données de végétation (Jetz et al., 2016; Wang et al., 2020) et les régions les plus importantes en couvert végétal et en stock de carbone, soit les tropiques et les forêts boréales, sont aussi les moins inventoriées (Schimel et al., 2015; Figure 1).

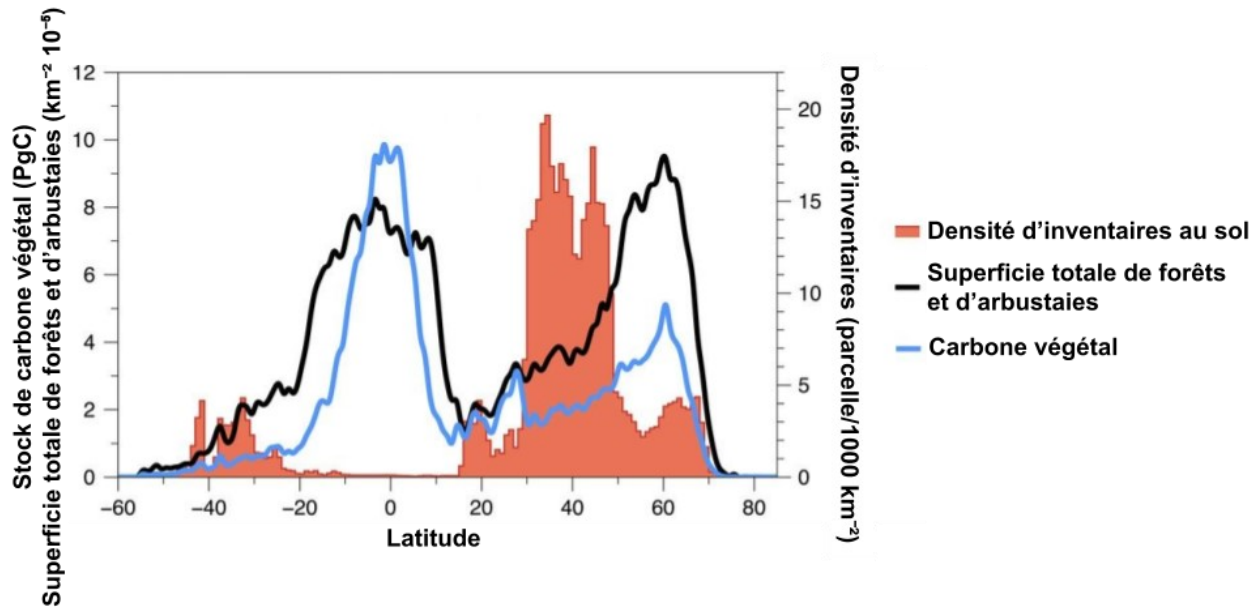


Figure 1. – La répartition de la superficie ligneuse (forêts et arbustales) et de la biomasse végétale (carbone végétal), par rapport à la disponibilité des données des inventaires forestiers.

Figure modifiée de Schimel et al. (2015).

Heureusement, la télédétection des végétaux, un domaine émergent de la technologie et de la biologie végétale (Asner & Martin, 2009), permet de réaliser des inventaires de végétation efficaces à des échelles spatiales et temporelles jusqu'alors inatteignables. Il est maintenant possible de cartographier les traits fonctionnels des plantes et la répartition des végétaux de façon presque continue ainsi que dans des endroits inaccessibles (Homolová et al., 2013; Hovi et al., 2017; Serbin et al., 2019). À l'aide de ces informations, la communauté scientifique peut approfondir les connaissances sur les communautés végétales et leurs caractéristiques, par exemple les stress qu'elles vivent ou leur dynamique écologique (Cavender-Bares et al., 2017; Dymond et al., 2002; Fallon et al., 2020; Schweiger et al., 2020), ainsi que sur le fonctionnement des écosystèmes et leur composition (Gamon et al., 2004; Kokaly et al., 2009; Townsend et al., 2017; Turner, 2014). En effet, les processus écologiques sont intimement liés aux traits fonctionnels des végétaux. Ces traits se définissent comme n'importe quelle caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de l'individu qui peut affecter l'établissement, la survie et la valeur sélective d'une plante (Reich et al., 2003; Violle et

al., 2007). La télédétection végétale offre donc l'opportunité de combler les lacunes dans les données de végétation et d'améliorer les modèles écologiques et prédictifs (Jetz et al., 2016; Wu et al., 2017).

Conséquemment, les membres de la communauté scientifique travaillent de concert pour développer rapidement les bases de données de télédétection végétale et les rendre libres d'accès. De nombreux projets et groupes de recherche voient le jour, tels que l'Observatoire aérien canadien de la biodiversité (CABO), le *National Ecological Observatory Network* (NEON) et le *Global Airborne Observatory* (GAO). Les instruments servant à la télédétection des végétaux sont de plus en plus performants, et de nombreuses missions satellitaires sont en cours ou prévues afin d'augmenter la qualité et la résolution des données récoltées, telles que l'*Environmental Monitoring and Analysis Program* de l'Agence spatiale européenne (EnMAP; Guanter et al. 2015), l'*Hyperspectral Imager Suite* de l'Agence d'exploration aérospatiale japonaise (HISUI; Iwasaki et al. 2011), l'*Hyperspectral-X Imagery* du Centre national d'études spatiales (HYPXIM; Michel et al., 2011) et le *Precursore iperspettrale della missione applicativa* de l'Agence spatiale italienne (PRISMA; Pignatti et al., 2013).

### **Les outils utilisés en télédétection des végétaux**

La télédétection des plantes se base sur l'utilisation de spectroradiomètres, des appareils mesurant l'intensité du flux de rayonnement électromagnétique en fonction de la longueur d'onde. Les spectroradiomètres sont utilisés sur le terrain ou fixés sur des drones, des avions ou des satellites. En télédétection, ces appareils mesurent au minimum la lumière visible (entre 400 et 700 nm), mais idéalement les longueurs d'onde allant de l'ultraviolet à l'infrarouge, généralement entre 350 et 2500 nm. En effet, 90 % de la radiation solaire est produite entre les longueurs d'ondes de 400 à 2500 nm (Ollinger, 2011; Jacquemoud & Ustin, 2019), et la moitié de celle-ci, dans le visible. Ce faisant, les plantes ont évolué pour interagir principalement avec cette portion du spectre de rayonnement électromagnétique solaire, par exemple en exploitant la lumière visible à l'aide de la photosynthèse (Gates et al., 1965). Les interactions entre le rayonnement solaire et les feuilles des plantes se regroupent en trois catégories, soit l'absorption,

la réflexion ou la transmission du rayonnement, ces deux dernières étant des formes de dispersion d'énergie (Homolová et al., 2013; Ollinger, 2011). Les signatures spectrales foliaires des plantes correspondent aux interactions entre les feuilles et le rayonnement solaire (Cavender-Bares et al., 2017), et ce sont ces signatures spectrales que les spectroradiomètres mesurent en télédétection des végétaux.

En plus des spectroradiomètres, la télédétection des végétaux peut également employer d'autres technologies comme le LiDAR ou le RADAR afin d'acquérir plus de données sur les végétaux, particulièrement sur leur structure (Fassnacht et al., 2016; Kattenborn et al., 2019a). La télédétection peut aussi être combinée à d'autres techniques, par exemple aux tours à flux afin d'en apprendre plus sur les échanges gazeux au sein des écosystèmes (Gamon et al., 2004), ou encore à l'ADN environnemental pour obtenir de l'information complémentaire sur la composition des écosystèmes. L'ADN environnemental peut estimer la diversité en organismes d'un milieu qui ne pourraient être inventoriés par télédétection, comme les microbes (Turner, 2014; Wang & Gamon, 2019). L'association entre la télédétection et d'autres méthodes d'échantillonnage permet de brosser un portrait plus complet des écosystèmes et de leur fonctionnement.

## **Les signatures spectrales des végétaux**

### **La région de la lumière visible**

Les signatures spectrales foliaires ou spectres foliaires sont une vraie mine d'information sur les traits des végétaux puisque les interactions entre le rayonnement électromagnétique solaire et les feuilles des plantes sont liées aux propriétés chimiques et anatomiques des feuilles (Asner et al., 2014b; Wang & Gamon, 2019). Les spectres foliaires se divisent en trois parties qui correspondent aux différentes propriétés spectrales à des longueurs d'onde données (Figure 2). La première section des signatures spectrales se situe entre 400 et 700 nm et correspond à la partie visible (VIS) du spectre de radiation électromagnétique solaire. L'absorption de la lumière par la chlorophylle a (Chl a), la chlorophylle b (Chl b), les caroténoïdes, les anthocyanines et

d'autres pigments foliaires accessoires affecte principalement cette portion du spectre de rayonnement solaire (Fassnacht et al., 2016; Homolová et al., 2013; Kattenborn et al., 2019b; Ollinger, 2011). Le visible informe entre autres sur la capacité photosynthétique des plantes et leur état phénologique et physiologique puisque les concentrations en pigments sont liées à ces aspects (Chavana-Bryant et al., 2017; Clark & Roberts, 2012; Wu et al., 2017; Yang et al., 2016; Zhang et al., 2007).

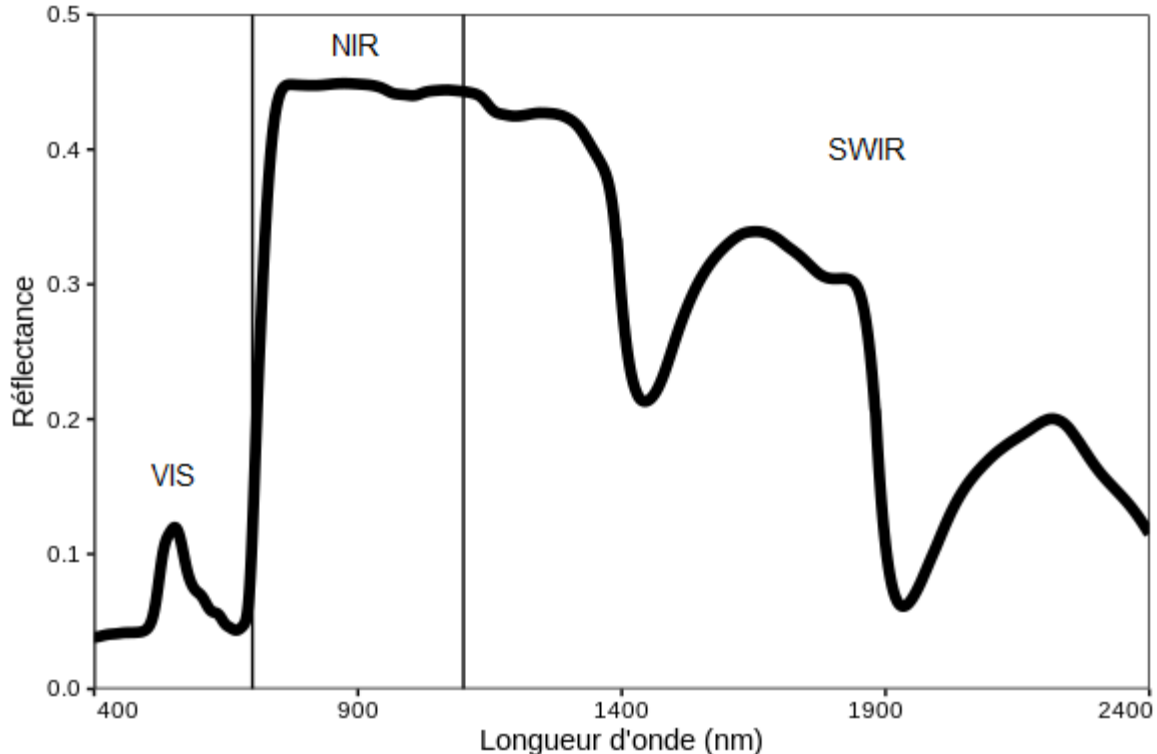


Figure 2. – Un spectre foliaire de réflectance ainsi que ses différentes régions spectrales. La première région correspond au visible (VIS), la deuxième à l'infrarouge proche (NIR) et la troisième à l'infrarouge court (SWIR).

### La région de l'infrarouge proche

La deuxième section des signatures spectrales se situe entre 700 et 1100 nm et correspond à l'infrarouge proche (NIR, en anglais *near infrared*). Bien que cette portion du spectre foliaire soit affectée quelque peu par l'absorption par certains constituants biochimiques de la matière sèche des feuilles, ce sont les effets de réfraction et de dispersion qui dominent les interactions avec le rayonnement électromagnétique dans le NIR (Cavender-Bares et al., 2017; Ollinger, 2011). Ainsi,

cette portion des signatures spectrales des plantes est caractérisée par de fortes valeurs de réflectance et de transmittance causées par la structure et l'anatomie des feuilles, comme la disposition des cellules et la quantité d'espaces intercellulaires (Asner et al., 2009; Gates et al., 1965; Knapp & Carter, 1998).

Une région spectrale d'importance se retrouve dans le NIR : le *red-edge* (RE) qui se situe entre 680 et 750 nm. Cette section correspond à la transition entre la zone de forte absorption de la lumière rouge par les pigments foliaires à la zone de faible absorption mais de forte dispersion du rayonnement électromagnétique dans le NIR. La forme et la position du RE sont affectées par la concentration en chlorophylle, la biomasse foliaire, elle-même liée à la structure des feuilles, et le stress hydrique de la plante lorsque ce dernier est assez prononcé (Filella & Penuelas, 1994; Slaton et al., 2001; Wang et al., 2019).

### **La région de l'infrarouge court**

La troisième et dernière portion des spectres foliaires correspond à l'infrarouge court (SWIR, en anglais *short-wave infrared*) et se situe entre 1100 et 2500 nm. Cette section est plus fortement affectée que le NIR par l'absorption par les constituants biochimiques des feuilles tels que la lignine, la cellulose, les phénols et notamment l'eau (Asner et al., 2009; Cavender-Bares et al., 2017; Homolová et al., 2013). En effet, le SWIR est caractérisé par deux pics d'absorption par l'eau dans les régions de 1400 et 1940 nm.

### **Les signatures spectrales et les traits foliaires des plantes**

Les pics d'absorption du rayonnement électromagnétique, c'est-à-dire les longueurs d'onde auxquelles le rayonnement est le plus fortement absorbé, des différents constituants structuraux et chimiques foliaires ont été répertoriés à plusieurs reprises dans la littérature scientifique. Le tableau 20 en annexe présente les plus notables d'entre eux. Il est important de noter que la précision des instruments et des méthodes utilisés pour identifier ces pics d'absorption est souvent d'environ 10 nm et que l'erreur de mesure de ces bandes spectrales

augmente avec les longueurs d'onde et la proximité avec les régions d'absorption par l'eau (Fourty et al., 1996). D'autre part, les composés organiques absorbent souvent dans les mêmes régions spectrales (Asner et al., 2008; Kokaly et al., 2009; Ustin et al., 2009); les pics d'absorption de différents constituants foliaires interfèrent entre eux et sont souvent affectés par la dispersion du rayonnement électromagnétique (Curran, 1989). Tous ces aspects expliquent les différences au niveau de l'identification des pics d'absorption dans la littérature. Néanmoins, ces pics d'absorption des constituants foliaires permettent d'interpréter les propriétés spectrales des plantes.

Le lien entre les propriétés optiques des végétaux et leurs traits structuraux, anatomiques et physiologiques permet d'estimer une panoplie de traits fonctionnels à l'aide des signatures spectrales. Selon Serbin & Townsend (2020), on peut mesurer à partir des signatures spectrales foliaires :

- La teneur en chlorophylle a et b, des pigments foliaires qui absorbent l'énergie solaire pour la transmettre à l'appareil photosynthétique (Sims & Gamon, 2002). Ces pigments informent sur la capacité photosynthétique des plantes (Filella & Penuelas, 1994; Merzlyak et al., 2003);
- La concentration en caroténoïdes, incluant les carotènes et les xanthophylles. Ces pigments foliaires participent à la photosynthèse en transférant une partie de l'énergie lumineuse à la chlorophylle et protègent la feuille des dommages causés par un surplus de lumière en dissipant l'énergie lumineuse (Kattenborn et al., 2019b; Merzlyak et al., 2003; Ollinger, 2011; Sims & Gamon, 2002; Ustin et al., 2009);
- La quantité d'azote foliaire, un trait intimement lié au métabolisme des plantes et à la photosynthèse. L'azote est en effet un constituant majeur des protéines, des pigments et des enzymes telles que la RuBisCo (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase), l'enzyme qui permet aux plantes de fixer le dioxyde de carbone lors de la photosynthèse (Kokaly et al., 2009; Ma et al., 2011);
- Le contenu en eau, qui informe sur le statut hydrique d'une plante, sa tolérance à la sécheresse et son inflammabilité (Asner et al., 2009; Kattenborn et al., 2019a);



- La surface foliaire spécifique (en anglais *specific leaf area*, SLA), soit le rapport entre la surface d'une feuille et son poids, et sa réciproque, la masse foliaire par unité de surface (en anglais *leaf mass per area*, LMA). Ce trait représente les stratégies d'acquisition des ressources des plantes (Wright et al., 2004). Par exemple, les espèces végétales à faible LMA ont des feuilles plus minces, qui se décomposent plus rapidement et qui ont un contenu en azote et un taux de photosynthèse plus élevés. À l'opposé, les plantes à haut LMA ont des feuilles de plus longue longévité, mais qui sont plus coûteuses en ressources à produire (Serbin et al., 2019);
- Le contenu en matière sèche des feuilles (en anglais *leaf dry matter content*, LDMC), qui regroupe la quantité de cellulose, d'hémicellulose et de lignine d'une feuille. Ce trait informe sur les propriétés des tissus foliaires et les stratégies d'acquisition des ressources des plantes (Kattenborn et al., 2019a; Wang et al., 2019; Wright et al. 2004);
- La teneur en glucides non structuraux (en anglais *non-structural carbohydrates*, NSC), soit les sucres, l'amidon et les pectines. Ces glucides représentent la fraction soluble et donc mobile du carbone des plantes. Les glucides peuvent en effet être transportés depuis les feuilles vers les autres organes des plantes, et servent de réserve d'énergie (Asner et al., 2014a; Asner & Martin, 2015; Wang et al., 2019);
- La quantité de cellulose, d'hémicellulose et de lignine, des constituants structuraux de la plante qui affectent la décomposition des feuilles.

Certains traits, par exemple le taux de photosynthèse d'une plante, ne peuvent pas être estimés directement à l'aide des spectres foliaires. Néanmoins, la corrélation entre les traits fonctionnels permet d'évaluer les traits qui ne sont pas directement mesurables à partir de ceux qui le sont (Merzlyak et al., 2003; Filella & Penuelas, 1994; Serbin et al., 2019).

La spectroscopie appliquée à la caractérisation des végétaux est une méthode révolutionnaire pour mesurer les traits fonctionnels. Les méthodes traditionnelles nécessitent des échantillons acquis sur le terrain, ce qui en soi implique un travail laborieux, et des analyses en laboratoire fastidieuses et parfois dispendieuses (Asner & Martin, 2016; Wang et al., 2018a; Wang & Gamon, 2019). En comparaison, une fois l'équipement acquis et la technique apprise, la mesure de spectres foliaires est rapide et peu coûteuse (Schweiger et al., 2018; Wu et al., 2017).

Lorsque l'ensemble du spectre foliaire (400 à 2400 nm) est mesuré, il est possible de prédire les traits fonctionnels des végétaux avec une précision semblable à celle atteinte avec les méthodes conventionnelles en laboratoire (Asner et al., 2014b). De plus, contrairement aux analyses en laboratoire, il n'est pas nécessaire de récolter les feuilles sur les sujets d'étude ou de détruire les échantillons de plantes pour mesurer les spectres foliaires (Cavender-Bares et al., 2017; Serbin et al., 2019; Sims & Gamon, 2002). Il est maintenant possible de mesurer les traits fonctionnels des spécimens d'herbier sans les endommager et d'en apprendre davantage sur les caractéristiques des végétaux du passé (Durgante et al., 2013; Kothari et al., 2021). Ainsi, la spectroscopie offre des avantages que les méthodes traditionnelles ne peuvent procurer.

## **La variation des traits fonctionnels et des signatures spectrales des végétaux**

### **La variation liée à la phylogénie**

Les traits fonctionnels des végétaux et donc leurs signatures spectrales varient en fonction de plusieurs facteurs. J'aborderai dans cette section trois d'entre eux, soient la phylogénie, l'environnement et la phénologie. Tout d'abord, la phylogénie d'une plante est le facteur impactant le plus fortement ses traits et ses spectres foliaires (Asner & Martin, 2011; Asner et al., 2014a; Asner et al., 2014b; Hovi et al., 2017; Figure 3). En effet, la sélection naturelle qui découle des conditions biotiques et abiotiques (compétition, climat, etc.) joue un rôle majeur dans la détermination des traits fonctionnels des plantes à un endroit et à un moment donné (Geber & Griffen, 2003). Bien que les études sur les propriétés spectrales des végétaux portent principalement sur les niveaux taxonomiques plus bas (genre et espèce), elles confirment le lien entre les signatures spectrales et la phylogénie (Durgante et al., 2013; Meireles et al., 2020), ainsi que la relation positive entre la différence spectrale et la distance phylogénétique (Cavender-Bares et al., 2016; Clark et al., 2005; Schweiger et al., 2018). Ainsi, les espèces proches parentes ont des signatures spectrales et des traits fonctionnels plus similaires que les espèces éloignées phylogénétiquement. Conséquemment, il est possible d'identifier les clades des végétaux à l'aide des spectres foliaires (e.g., Asner et al., 2014b; Cavender-Bares et al., 2016; Hestir et al., 2008;

Paz-Kagan et al., 2017). L'ensemble du spectre foliaire, soit le VIS, le NIR et le SWIR, prend part à l'identification précise des taxons des plantes (Asner et al., 2008). En effet, l'ensemble du spectre lumineux allant de 400 à 2400 nm est porteur du signal phylogénétique, mais certaines régions spectrales sont plus associées à certains clades que d'autres (Meireles et al., 2020). Malgré l'impact indéniable de la phylogénie sur les traits foliaires et spectraux des plantes, les conditions environnementales et la phénologie affectent elles aussi significativement les spectres foliaires.

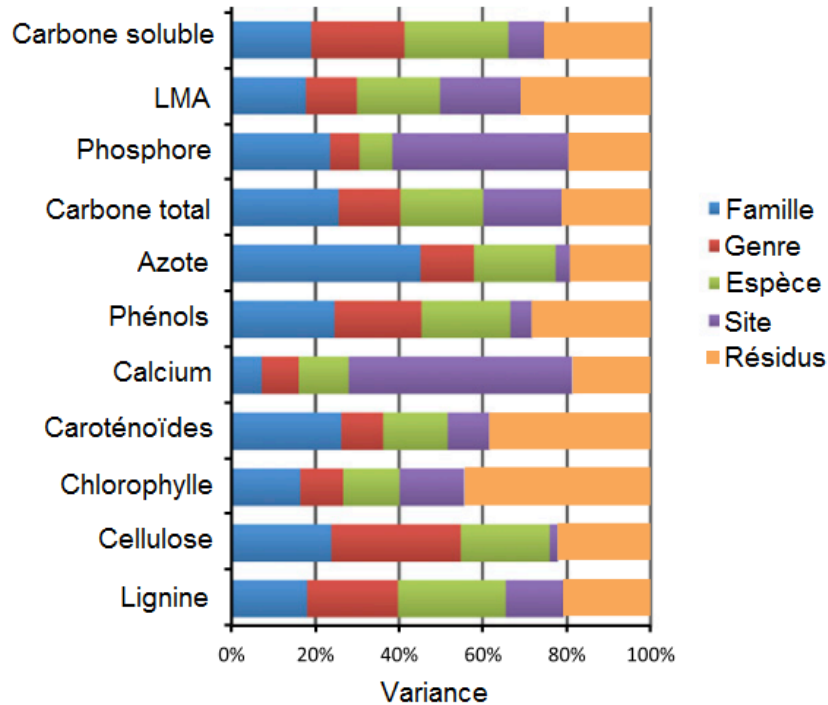


Figure 3. – Partitionnement de la variance des traits chimiques foliaires en milieu tropical. La composante « site » intègre entre autres la variation des sols, de la géologie, de la topographie et de la sélection du feuillage. Les résidus sont constitués d'erreurs de mesure et d'autres sources d'incertitude non liées au site. Figure modifiée de Asner et al. (2014).

### La variation intraspécifique environnementale

Les conditions biotiques et abiotiques de l'environnement affectent les traits des végétaux et donc leurs propriétés spectrales (Albert et al., 2010b; Asner & Martin, 2016; Knapp & Carter, 1998; Smith et al., 2011). Les végétaux varient en fonction de leur environnement à l'échelle de l'individu par le phénomène de plasticité phénotypique (Cordell et al., 1998; Grassein et al., 2010;

Souza et al., 2018) et à l'échelle des populations par les phénomènes d'adaptation et de différenciation génétique (Geber & Griffen, 2003; Kitayama et al., 1997). Le climat influence considérablement la variation intraspécifique des plantes (Keller et al., 2011; Kuppler et al., 2020; Lecerf & Chauvet, 2008; Tautenhahn et al., 2019; Ma et al., 2011; Santini et al., 2019). Il affecte, entre autres, la croissance, la surface foliaire et les concentrations en chlorophylle, en azote et en phosphore des feuilles (Asner et al., 2009; Martin & Asner, 2009; Santini et al., 2019). La température et les précipitations sont deux attributs du climat qui ont un impact notable sur les traits foliaires (Albert et al., 2010a; Fajardo & Piper, 2011; Thomson et al., 2018; Reich et al., 2003; Ribeiro et al., 2016). L'effet des précipitations est particulièrement remarquable au niveau des traits morphologiques des feuilles (Cordell et al., 1998; Messier et al., 2010; Souza et al., 2018). Les sols ont également une influence majeure sur les traits foliaires et les propriétés spectrales des plantes (Siefert et al., 2014; Thomson et al., 2018). En effet, les caractéristiques anatomiques et biochimiques des feuilles reflètent les processus biogéochimiques (Asner et al., 2014b; Cavender-Bares et al., 2017) et les conditions édaphiques telles que la température (Wellstein et al., 2013) et la disponibilité en nutriments (Baltzer & Thomas, 2005; Baythavong, 2011; Khaled et al., 2005; Ryser & Lambers, 1995; Walters & Gerlach, 2013). Sur des sols plus pauvres, les plantes ont tendance à former des feuilles qui sont moins concentrées en nutriments (Fajardo & Siefert, 2018), plus concentrées en composés de défenses comme les tanins et les phénols (Asner et al., 2014a), et qui ont une plus grande longévité (Asner & Martin, 2011). Ainsi, la masse foliaire par unité de surface (LMA) et le contenu en matière sèche des feuilles (LDMC), en cellulose, en hémicellulose et en lignine sont plus élevés sur les sols plus pauvres (Asner et al., 2014b; Khaled et al., 2005; Wellstein et al., 2013). À l'opposé, sur des sols plus fertiles, les plantes investissent davantage leurs ressources dans la croissance (Asner et al., 2014a) et leurs feuilles ont une teneur en nutriments et en chlorophylle plus élevée (Filella & Penuelas, 1994; Girard et al., 2020). D'autres facteurs environnementaux tels que l'exposition au rayonnement solaire (Albert et al., 2010a; Baltzer & Thomas, 2005; Mitchell & Bakker, 2014; Schweiger et al., 2020; Wellstein et al., 2013), l'élévation (Cordell et al., 1998; Asner et al., 2014b), la compétition (Lichstein et al., 2007) et les perturbations (Albert et al., 2011; Hacker et al., 2020; Ustin et al., 2009; Zomer et al., 2009) affectent les traits fonctionnels et les spectres foliaires.

## **La variation intraspécifique phénologique**

Les changements structuraux, chimiques et physiologiques liés à la phénologie sont une autre source majeure de variation intraspécifique fonctionnelle et spectrale (Albert et al., 2011; McKown et al., 2013; Niinemets, 2016; Tautenhahn et al., 2019). Les patrons de variation phénologique varient en fonction des espèces et des traits fonctionnels (Fajardo & Siefert, 2016; Yang et al., 2016). Certains traits ne présentent donc pas de patrons universels de variation temporelle. C'est le cas de la surface foliaire spécifique (SLA) et de la masse foliaire par unité de surface (LMA; e.g., Khaled et al., 2005; Reich et al., 1991; Römermann et al., 2016; Wu et al., 2017) ou de la teneur en carbone des feuilles (e.g., Fajardo & Siefert, 2016; Ma et al., 2011; Yang et al., 2016). Néanmoins, certains traits présentent des patrons phénologiques constants, peu importe les espèces et les environnements étudiés. Ces traits sont généralement liés au développement foliaire et présentent donc des patrons de variation saisonniers peu importe l'espèce et l'environnement. Par exemple, la concentration en chlorophylle augmente au début de la saison de croissance, généralement se stabilise, puis décline avec la sénescence des feuilles (Clark et al., 2005; Mõttus et al., 2014; Niinemets, 2016; Yang et al., 2016; Zhang et al., 2007). De façon similaire, le contenu en matière sèche des feuilles augmente au début de la saison de croissance puis décline avec la sénescence des feuilles. Deux patrons de variation temporelle de l'azote sont décrits dans la littérature. Soit l'azote décline de façon constante (Dawson & Bliss, 1993; Fajardo & Siefert, 2016; Ma et al., 2011), soit il décline au printemps, se stabilise pendant l'été, et décline de nouveau avec la sénescence des feuilles (Niinemets, 2016; Reich et al., 1991; Yang et al., 2016). Dans tous les cas, il semble que ces patrons soient liés au fait que les plantes réabsorbent une proportion importante des nutriments foliaires et les transfèrent vers d'autres organes et structures de réserve avant l'abscission des feuilles (Reich et al. 1991). Le contenu en eau foliaire, quant à lui, diminue avec le temps (Wu et al., 2017). Cette variation phénologique des traits fonctionnels se reflète dans la capacité photosynthétique des plantes (Dawson & Bliss, 1993; Fajardo & Siefert, 2016), la structure intercellulaire des feuilles (Chavana-Bryant et al., 2017) et les spectres foliaires (Clark & Roberts, 2012; Hestir et al., 2008). En effet, toutes les régions spectrales (VIS, RE, NIR et SWIR) changent avec le temps (Chavana-Bryant et al., 2017; Hovi et al., 2017; Wu et al., 2017; Figure 4). Cette variation est visible autant pour les spectres de réflectance

que de transmittance et d'absorbance (Hovi et al., 2017; Möttus et al., 2014; Yang et al., 2016). La réflectance dans la région du visible, particulièrement dans les longueurs d'onde du vert et du rouge, diminue au début de la saison de croissance, se stabilise, puis augmente avec la sénescence des feuilles (Hovi et al., 2017; Yang et al., 2016). Ces changements dans le visible sont liés principalement au contenu en chlorophylle des feuilles et à l'absorption de la lumière par ce pigment qui est moins concentré dans les feuilles plus jeunes et sénescentes (Clark et al., 2005; Möttus et al., 2014). Le RE se retrouve vers des longueurs d'onde plus élevées au début du printemps qu'à l'été et se déplace vers des longueurs d'onde plus courtes avec la sénescence des feuilles (Chavana-Bryant et al., 2017; Hovi et al., 2017). La réflectance dans le NIR augmente au début de la saison de croissance lors de l'expansion des feuilles, puis diminue avec la sénescence foliaire en raison de la détérioration de la structure intercellulaire des feuilles et de la diminution de la dispersion du rayonnement électromagnétique qui en découle (Chavana-Bryant et al., 2017; Wu et al., 2017). Dans le SWIR, la réflectance augmente avec le temps (Hovi et al., 2017; Wu et al., 2017), ce qui pourrait s'expliquer par la diminution du contenu foliaire en eau avec l'âge des feuilles (Chavana-Bryant et al., 2017). Selon Yang et al. (2016), le visible et le NIR changent plus drastiquement que le SWIR avec le temps. Bien que les traits fonctionnels et les propriétés spectrales des plantes des milieux tempérés changent tout au long de la saison de croissance (McKown et al., 2013; Möttus et al., 2014), les traits foliaires changent plus considérablement au printemps et à l'automne et sont relativement stables à l'été (Hovi et al., 2017).

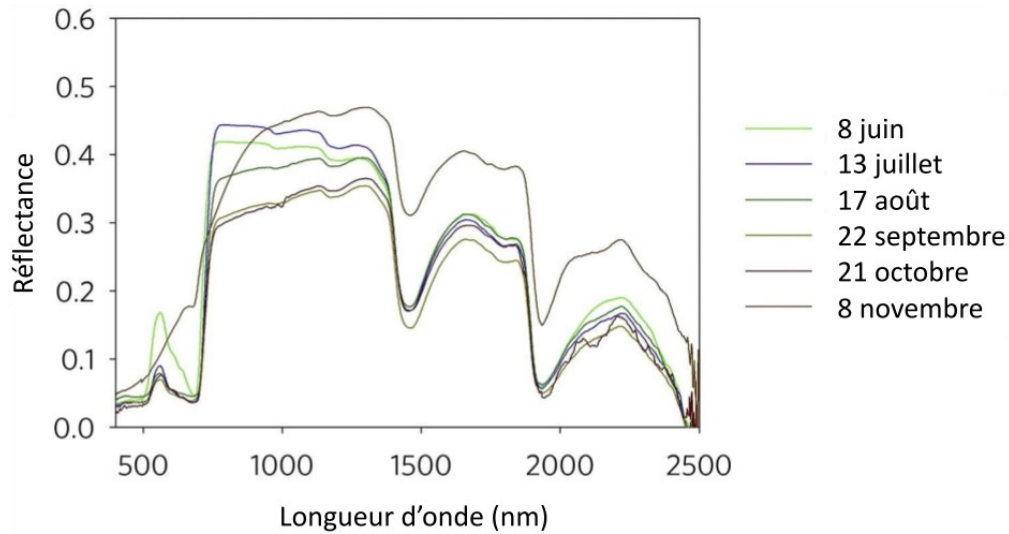


Figure 4. – Spectres foliaires de réflectance mesurés à différents moments de la saison de croissance. Figure modifiée de Yang et al. (2016).

## L'importance de la variation intraspécifique

### La variation intraspécifique n'est pas négligeable

Comme mentionné plus tôt, la phylogénie est généralement reconnue comme étant le facteur ayant le plus d'influence sur les traits fonctionnels et donc les propriétés spectrales des plantes, et la variation interspécifique est couramment considérée comme étant supérieure à la variation intraspécifique (Jung et al., 2010). La variation environnementale et temporelle n'est pas négligeable pour autant puisqu'elle influence significativement les traits des végétaux (Fajardo & Siefert, 2018; Hahn & Maron, 2016; Walters & Gerlach, 2013). La variation intraspécifique peut créer d'importants chevauchements entre les valeurs de traits d'individus d'espèces différentes (Albert et al., 2010b; Lichstein et al., 2007) et peut égaler ou même surpasser la variation interspécifique (Chavana-Bryant et al., 2017; Albert et al., 2010b; Messier et al., 2010; Serbin et al., 2019; Siefert et al., 2015; Tautenhahn et al., 2019; Westerband et al., 2021; Wu et al., 2017). Par exemple, Fajardo & Siefert (2016) ont observé que la variation intraspécifique était significativement supérieure à la variation interspécifique pour la concentration en azote foliaire et le rapport entre l'azote et le carbone des feuilles. La variation

entre les individus d'une même espèce revêt un caractère particulièrement important à des échelles locales, lorsque la diversité en espèce est pauvre ou lorsque les espèces étudiées ont de larges niches écologiques ou distributions spatiales (McKown et al., 2013; Siefert et al., 2014; Siefert et al., 2015; Wellstein et al., 201; Westerband et al., 2021). La variation intraspécifique est substantielle dans les environnements tropicaux et tempérés (Wu et al., 2017), mais dans ces derniers, elle peut dominer les patrons spectraux à cause de l'ampleur des changements phénologiques et de la diversité en espèces généralement plus faible des communautés végétales (Asner et al., 2014b; Fajardo & Siefert, 2016). Néanmoins, la variation intraspécifique a trop souvent été négligée en écologie et en télédétection des végétaux et doit être considérée davantage (Chavana-Bryant et al., 2017; Jacquemoud & Ustin, 2019; Keller et al., 2011; Lecerf & Chauvet, 2008; McKown et al., 2013; Violle et al., 2012).

### **Les processus écologiques et évolutifs**

Omettre la variation intraspécifique peut mener à des imprécisions dans les modèles écologiques et des conclusions inexactes dans les études portant sur les traits fonctionnels (Dawson & Bliss, 1993; Fajardo & Siefert, 2016; Schweiger et al., 2020). En effet, la variation phénologique et la plasticité phénotypique impactent significativement les traits fonctionnels des plantes, et affectent par le fait même de nombreux processus écologiques et évolutifs liés aux traits des végétaux (Albert et al., 2010b; Albert et al., 2011; Violle et al., 2012). La variation intraspécifique est entre autres associée à la capacité à s'adapter à différentes conditions environnementales et à la résilience aux changements environnementaux (Fajardo & Siefert, 2019; Jacquemoud & Ustin, 2019; Santini et al., 2019; Wellstein et al., 2013). La plasticité phénotypique doit donc être prise en compte afin de prédire correctement la réponse des organismes aux modifications rapides de leur environnement comme les changements climatiques (Anderegg, 2015; Grassein et al., 2010; Moran et al., 2016). D'autre part, la composition et la dynamique des communautés résultent entre autres de la variation intraspécifique puisque cette dernière influence les interactions entre les individus comme la compétition (Albert et al., 2010b; Jung et al., 2010; Siefert et al., 2014; Westerband et al., 2021). Ainsi, la structure et les fonctions des écosystèmes dépendent en partie de la variation entre les



individus d'une même espèce (Jung et al., 2010; McKown et al., 2013; Siefert et al., 2015). Il faut considérer la variation intraspécifique afin de correctement modéliser les processus écologiques et caractériser la biodiversité fonctionnelle et végétale (Albert et al. 2010a; Clark et al., 2003; Wellstein et al., 2013).

### **La discrimination d'espèces**

Considérer davantage la variation intraspécifique permettrait d'optimiser la télédétection de la biodiversité (Schweiger et al., 2020; Wang & Gamon, 2019). Une des applications de la télédétection des végétaux est l'identification des espèces végétales dans les milieux naturels. Cartographier les espèces de plantes a de nombreuses utilités en conservation puisque cela permet entre autres de détecter la présence d'espèces exotiques envahissantes, de révéler les points chauds de biodiversité et de déterminer les zones de distribution des espèces (Asner et al., 2008; Jiménez & Díaz-Delgado, 2015; Paz-Kagan et al., 2017; Roth et al., 2015; Turner, 2014). En foresterie, l'identification des espèces végétales facilite la gestion des ressources naturelles et l'application de pratiques durables (Durgante et al., 2013; Dymond et al., 2002). Fassnacht et al. (2016) rapportent dans leur revue de littérature que l'identification des espèces végétales par télédétection atteint généralement des taux de fiabilité entre 75 et 90 %. Thomlinson et al. (1999) suggèrent des seuils de précision généraux de 85 % pour considérer les inventaires de végétation comme adéquats. L'identification précise des espèces en télédétection repose sur la différence entre les signatures spectrales d'individus d'espèces différentes (Clark et al., 2005; Wang & Gamon, 2019). Par contre, la variation intraspécifique peut engendrer de la similarité entre les traits fonctionnels et les propriétés optiques d'individus d'espèces différentes et ainsi produire des erreurs d'identification (He et al., 2011; Wang et al., 2018b). Pour augmenter la précision de l'identification des espèces végétales, la variation intraspécifique doit être davantage intégrée dans les bases de données spectrales (Hesketh & Sánchez-Azofeifa, 2012; Hestir et al., 2008; Jiménez & Díaz-Delgado, 2015).

## **La transférabilité des modèles empiriques utilisés en télédétection des végétaux**

La télédétection utilise des modèles empiriques pour classer les spectres foliaires selon leur appartenance à un taxon (e.g., analyse discriminante par les moindres carrés partiels, en anglais *partial least squares discriminant analysis*, PLS-DA) ou pour prédire les traits fonctionnels des plantes à partir des signatures spectrales (e.g., régressions des moindres carrés partiels, en anglais *partial least squares regression*, PLSR). Ces modèles sont souvent critiqués pour leur manque de transférabilité (Wang et al., 2019). La transférabilité ou généralité d'un modèle se définit comme étant la capacité d'un modèle à s'appliquer à des contextes différents de celui qui a servi à le construire. L'ampleur de la variation incluse dans les données qui servent à construire ou entraîner un modèle, appelées données de calibration, a un rôle majeur dans la généralité des modèles (Wang et al., 2020; Wu et al., 2017; Yan et al., 2021). Appliquer un modèle à des données trop dissemblables de celles qui ont servi à construire le modèle peut engendrer d'importantes inexactitudes (Yang et al., 2016). De façon générale, plus la différence entre les données de calibration et les données que le modèle doit traiter sont grandes, plus le risque d'erreurs est élevé (Wu et al., 2017). Ainsi, en plus d'affecter les inventaires de végétation, la variation intraspécifique impacte la transférabilité des modèles utilisés en télédétection.

## **Objectifs, questions et hypothèses de recherche**

La variation intraspécifique est cruciale pour la compréhension exhaustive des processus écologiques et l'application des modèles utilisés en télédétection des végétaux. Malgré tout, la variation intraspécifique est trop souvent négligée et les propriétés spectrales des individus d'une même espèce sont généralement considérées comme stables (Gamon et al., 2020). Mon projet de recherche a pour but d'approfondir les connaissances sur les patrons de variation spectrale intraspécifique causés par l'environnement et la phénologie.

## **Objectifs de recherche**

Dans cette optique, mon projet de maîtrise a trois objectifs de recherche. Mon premier objectif est de déterminer l'importance relative de la variation inter- et intraspécifique des signatures spectrales foliaires d'arbres des forêts tempérées. Cet objectif a deux sous-objectifs. Le premier est de déterminer l'effet des conditions environnementales sur les signatures spectrales foliaires d'arbres au milieu de la saison de croissance (entre le 15 juin et le 15 août) lorsque la variation temporelle est la plus faible. Les conditions environnementales considérées sont principalement édaphiques (e.g., type de dépôts de surface et drainage), mais aussi climatiques (e.g., température et précipitation) et leur impact sur les spectres foliaires est indirectement évalué à travers les sites d'échantillonnage. Le deuxième sous-objectif est d'évaluer la variation phénologique des spectres foliaires d'arbres tout au long de la saison de croissance, à partir du moment où les feuilles des arbres sont pleinement ouvertes et matures (entre le 6 juin et le 8 octobre). À des fins de comparaisons, j'estimerai l'importance relative de la variation inter- et intraspécifique spectrale à un moment et à un site donné. Je pourrai ainsi déduire le degré de plasticité phénotypique et phénologique spectrale des espèces d'arbres échantillonnées. Le deuxième objectif de mon projet est d'évaluer le potentiel de discrimination d'espèces d'arbres à travers les environnements et le temps à l'aide des signatures spectrales et de modèles de classification. Finalement, le troisième objectif de mon projet est d'évaluer la transférabilité des modèles de classification d'espèces à des contextes différents de ceux qui ont servi à entraîner les modèles.

## **Questions de recherche**

Mes questions de recherche sont donc les suivantes : Quelle est l'ampleur de la variation des signatures spectrales foliaires entre les individus d'une même espèce, d'une part en fonction des conditions environnementales, et d'autre part en fonction du temps ? Est-ce que les signatures spectrales foliaires d'individus d'espèces différentes sont discernables à travers des sites contrastés et le temps, et ce même s'il s'agit d'espèces phylogénétiquement proches, comme des espèces pouvant s'hybrider ? Dans quelle mesure est-ce que les modèles de

classification d'espèces peuvent reconnaître l'identité de signatures spectrales provenant d'un échantillonnage différent de celui qui a servi à construire les modèles ?

## **Hypothèses de recherche**

L'hypothèse liée à mon premier objectif est que la variation spectrale interspécifique est généralement supérieure à la variation intraspécifique. D'une part, en lien avec mon premier sous-objectif, les signatures spectrales d'individus d'une même espèce varient significativement en fonction des conditions environnementales, mais la variation intraspécifique environnementale est néanmoins inférieure à la variation interspécifique puisque la phylogénie est le facteur impactant le plus fortement les traits foliaires et donc les propriétés spectrales des plantes (Asner et al., 2009; Asner & Martin, 2011; Asner et al., 2014a; Asner et al., 2014b; Wang et al., 2019). D'autre part, en lien avec mon deuxième sous-objectif, les signatures spectrales et les traits foliaires d'individus d'une même espèce varient de façon significative en fonction du temps, et la variation intraspécifique causée par la phénologie sera supérieure à la variation interspécifique lorsque l'on considère la période de croissance dans son ensemble (Asner et al., 2014b; Fajardo & Siefert, 2016; Römermann et al., 2016; Wang et al., 2018b). Ma deuxième hypothèse, en lien avec mon deuxième objectif, est que la variation environnementale et temporelle n'empêchera pas d'identifier les espèces, même proches parentes, à l'aide de leurs spectres foliaires puisque la phylogénie et l'identité taxonomique sont les facteurs qui ont le plus d'influence sur les signatures spectrales des plantes (Cavender-Bares et al., 2016; Clark et al., 2005; Hovi et al., 2017), comme il a été mentionné plus tôt. Ma troisième et dernière hypothèse est que les modèles de classification ne pourront pas s'appliquer à des données spectrales dissemblables à celles qui ont servi à entraîner le modèle (Sims & Gamon, 2002; Wang et al., 2020). Ainsi, les modèles de classification ne donneront pas de résultats satisfaisants lorsqu'ils seront appliqués à des données spectrales récoltées dans un environnement aux conditions édaphiques ou climatiques trop différentes de celles de l'environnement des données spectrales de calibration (Wang et al., 2019; Wu et al., 2017). Par ailleurs, au début et à la fin de la saison de croissance, lorsque les traits foliaires sont les plus variables, il doit y avoir un délai maximal de

deux semaines entre la date d'échantillonnage des spectres à identifier et la date d'échantillonnage des données spectrales ayant servi à calibrer le modèle de classification. Au milieu de la saison de croissance, lorsque les traits foliaires sont plus stables, ce délai peut aller jusqu'à quatre semaines. Ces délais de transférabilité des modèles de classification se basent sur les résultats de Yang et al. (2016).

## Méthodologie

Cette section est un résumé du design d'échantillonnage, de la méthodologie et des analyses statistiques utilisées dans mon projet de recherche. Une section plus détaillée se retrouve dans le chapitre 2.

### Design d'échantillonnage des spectres foliaires

Afin de mesurer la variation spectrale causée par l'environnement, j'ai mesuré les signatures spectrales d'arbres de neuf espèces d'arbres des forêts tempérées, soit l'érable argenté (*Acer saccharinum* Linnaeus), l'érable rouge (*Acer rubrum* Linnaeus), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marshall), le bouleau gris (*Betula populifolia* Marshall), le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marshall), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux), le peuplier à grandes-dents (*Populus grandidentata* Michaux), le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrhart) et le chêne rouge (*Quercus rubra* Linnaeus). Cet ensemble d'espèces d'arbres présente une large gamme de stratégies d'acquisition des ressources et de traits fonctionnels (Tableau 16). Mon projet comprend cinq sites d'étude qui forment un ensemble varié de conditions édaphiques et climatiques. Ces sites d'études sont le Mont-St-Bruno, un parc national et donc un environnement forestier bien conservé qui présente un gradient d'élévation et une végétation diversifiée; la Mer Bleue, une tourbière ombrotrophe située près d'Ottawa; la plage d'Oka, également un parc national et un milieu diversifié au sol sableux; la Station de Biologie des Laurentides, un site forestier utilisé pour la recherche, l'éducation et la conservation; et les Îles-de-Boucherville, aussi un parc national et un site avec une histoire agricole et un sol riche et

argileux. Ces sites ont été divisés en sous-sites pour mieux prendre en compte les conditions édaphiques locales. Les détails par rapport à la localisation, à la végétation et aux conditions climatiques et édaphiques de ces sites se retrouvent dans les tableaux 1, 14 et 15. Les spectres foliaires ont été mesurés sur dix arbres par espèce et par site entre le 15 juin et le 15 août afin de minimiser la variation phénologique, ce qui donne un total de trois cent dix signatures spectrales pour cet effort d'échantillonnage.

Pour mesurer la variation phénologique des signatures spectrales d'arbres tout en contrôlant pour la variation environnementale, j'ai sélectionné dans deux sous-sites d'un même site d'étude des arbres sur lesquels j'ai effectué des mesures répétées de spectres foliaires entre le 6 juin et le 8 octobre. Cinq arbres de quatre espèces différentes, soit l'érable à sucre, l'érable rouge, le bouleau gris et le peuplier faux-tremble ont été ainsi échantillonnés, pour un total de vingt arbres. Alors que les bouleaux gris et les peupliers faux-tremble ont été mesurés sept fois pendant la saison de croissance, les érables à sucre et les érables rouges ont seulement été mesurés six fois, car la moitié des arbres sélectionnés de ces deux espèces ont été coupés avant la dernière période d'échantillonnage. Un total de cent trente spectres foliaires ont ainsi été mesurés pour cet effort d'échantillonnage.

Pour chaque échantillonnage sur un arbre, deux branches ensoleillées, c'est-à-dire qui recevaient trois heures ou plus d'ensoleillement direct par jour, ont été récoltées à l'aide d'un émondoir télescopique ou d'une catapulte de lancer. Sur ces deux branches, j'ai sélectionné six feuilles matures et saines sur lesquelles j'ai effectué les mesures spectrales. J'ai mesuré les signatures spectrales de ces feuilles entre 400 et 2400 nm à l'aide d'un spectroradiomètre de terrain et d'une sphère d'intégration, ce qui permet d'obtenir des spectres foliaires de haute qualité.

### **Mesures de traits fonctionnels foliaires**

Seize traits fonctionnels ont également été mesurés à partir des échantillons de feuilles récoltés. Ces traits fonctionnels sont le contenu en eau foliaire, estimé à l'aide de l'épaisseur équivalente en eau (*equivalent water thickness*, EWT, cm); la masse foliaire par unité de surface

(leaf mass per area, LMA,  $\text{g m}^{-2}$ ); le contenu en matière sèche des feuilles (leaf dry matter content, LDMC, %); les concentrations en azote (N, %) et en carbone (C, %) des feuilles ainsi que le ratio de ces concentrations (C/N); la teneur en chlorophylle a et b et en caroténoïdes par rapport à la masse foliaire ( $\text{mg g}^{-1}$ ) et à la surface foliaire ( $\text{mg m}^{-2}$ ); la quantité de glucides non structuraux (non-structural carbohydrates, NSC, %); et la teneur en hémicellulose, cellulose et lignine des feuilles (%). Ces traits ont été mesurés afin de développer des modèles de prédiction des traits fonctionnels à partir des spectres foliaires et pour évaluer la variation des traits en fonction de l'environnement et du temps.

### **Analyses statistiques**

J'ai analysé la variation inter- et intraspécifique des bandes spectrales à travers les sites d'étude, pendant la saison de croissance et à un site et un moment donnés à l'aide du test de Kruskal-Wallis, une analyse de la variance non paramétrique aussi appelée ANOVA unidirectionnelle sur rangs. J'ai aussi effectué des analyses multivariées de la variance par permutations (PERMANOVA) associées à un test par paires (*pairwise tests*) pour détecter les différences intraspécifiques à travers les sites et pendant la saison de croissance de la forme globale des spectres foliaires. J'ai mesuré les coefficients de variation spectrale (CV) afin de déterminer l'ampleur de la variation inter- et intraspécifique liée aux sites et au temps. Aussi, j'ai évalué le potentiel de discrimination d'espèces d'arbres selon leurs signatures spectrales à l'aide d'une PLS-DA. J'ai utilisé des PLSR pour prédire les traits fonctionnels à partir des spectres foliaires. Finalement, j'ai utilisé des modèles linéaires et des modèles linéaires mixtes associés à des tests *post-hoc* de Tukey (HSD) afin d'évaluer les différences intraspécifiques de valeurs de traits fonctionnels à travers les sites et les périodes d'échantillonnage. Le seuil de significativité des analyses statistiques a été établi à  $\alpha = 0,05$ . Toutes les analyses statistiques ont été effectuées dans le logiciel R (R Core Team, 2020).

## **Chapitre 2 – Leaf spectra distinguish temperate tree species despite environmental and phenological variation**

Rosalie Beauchamp-Rioux<sup>1,4</sup>, Anna Katharina Schweiger<sup>1,2</sup>, Margaret Kalacska<sup>1,2</sup>, Etienne Laliberté<sup>1</sup>

1. Institut de recherche en biologie végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montréal, Québec, Canada H1X 2B2

2. Remote Sensing Laboratories, Department of Geography, University of Zurich, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zürich, Switzerland

3. Applied Remote Sensing Laboratory (ARSL), Department of Geography, McGill University, 805 Sherbrooke Ouest, Montréal, Québec, H3A 0B9, Canada

4. Corresponding author: [etienne.laliberte@umontreal.ca](mailto:etienne.laliberte@umontreal.ca)

### **Abstract**

Spectroscopy is emerging as a powerful approach for remotely sensing plant biodiversity and monitoring how human activities impact it. Several studies have shown that tree species can be reliably identified from their leaf spectral properties, which might occur when leaf traits that are expressed spectrally (e.g., pigments, water, carbon fractions) vary much more among than within species. However, we still know relatively little about how leaf spectral and trait variation varies within species due to environmental (e.g., edaphic) or temporal (e.g., phenological) variation and how such variation influences our ability to detect species using spectra. In this study, we evaluated the effects of the environment and phenology on the leaf spectra and traits of nine broadleaf tree species from temperate forests of North America. We measured leaf spectra across contrasting sites throughout the growing season (June-October) using a field spectroradiometer and an integrating sphere. We also measured sixteen structural and chemical leaf traits on the sampled plants. We found that species spectra did not always vary across sites;



when they did, the sampling sites explained between 18 and 62 % of this variation. As for phenology, it explained between 30 and 51 % of the intraspecific spectral variation. Yet despite such environmental and phenological variation, tree species could still be reliably distinguished from each other with high (> 92 %) accuracy. However, environmental and phenological variation was sufficiently high to limit classification model transferability to similar contexts only (e.g. similar environmental conditions or close periods). For example, when foliar traits change the most at the beginning and the end of the growing season, two weeks between the calibration and validation data was sufficient to introduce significant classifications errors. Our results show that a model applies only to spectral data of lesser or comparable variance to the data used to build the model. Therefore, our study helps to define the application limits of models used in the remote sensing of tree species in temperate and low diversity forest systems. It also shows that interspecific foliar spectral variation is greater than intraspecific spectral variation, and that we can distinguish species despite the effects of the environment and phenology on the leaf spectra of temperate forest trees, validating the potential of vegetation remote sensing to conduct biodiversity assessments at spatial and temporal scales previously unattainable.

**Keywords:** remote sensing, leaf spectroscopy, leaf traits, species differentiation, spectral properties, hyperspectral, phenology, intraspecific variation

## Introduction

Environmental impacts of human activities, such as changing land-use and climate, affect vegetation dynamics and ecosystem structure, composition, and function by altering, among other things, plant growth, biotic interactions (e.g., competition and insect or disease epidemics), and the recurrence and intensity of environmental stressors like drought (Aitken et al., 2008; Fischer & Lindenmayer, 2007; Nolan et al., 2018). Unfortunately, our ability to predict ecosystem responses to global changes is lacking due to major gaps in vegetation data (Jetz et al., 2016; Wang et al., 2020): for example, the regions with the highest vegetation cover and carbon stocks, i.e., the tropics and the boreal forests, are also the least inventoried (Schimel et al., 2015). Remote sensing allows us to fill these data gaps by realizing vegetation surveys at spatial and temporal

scales previously unattainable and mapping plant species and their functional traits almost continuously and in inaccessible places (Jetz et al., 2016; Homolová et al., 2013; Hovi et al., 2017; Serbin et al., 2019). Leaf spectra, the electromagnetic signatures resulting from the interactions between a leaf and solar radiation, are at the core of remote sensing models. They reflect foliar anatomy and biochemistry (Asner et al., 2014b; Knapp & Carter, 1998; Wang & Gamon, 2019), revealing plant functional traits, such as photosynthetic capacity, leaf mass per area (LMA), and foliar stoichiometry (Helsen et al., 2020; Kokaly et al., 2009; Thomson et al., 2018).

Spectra are usually measured between 400 and 2500 nm. This spectral range can be divided into three regions: the visible (400-700 nm), the near-infrared (NIR, 700-1100 nm), and the short-wave infrared (SWIR, 1100-2500 nm). Strong light absorption by leaf pigments characterizes the visible, revealing photosynthetic capacity and phenological and physiological status (Homolová et al., 2013; Ollinger, 2011). High reflectance and transmittance caused by the scattering of light by leaf anatomy and structure distinguish the NIR (Cavender-Bares et al., 2017; Gates et al., 1965; Ollinger, 2011). The red-edge (680-750 nm), a notable section of the NIR, marks the transition between the latter and the visible and informs on chlorophyll content, leaf biomass, and water stress (Filella & Penuelas, 1994; Slaton et al., 2001). Lastly, absorption by leaf chemical constituents such as lignin, phenols, proteins, and water strongly affects the SWIR (Asner et al., 2009; Cavender-Bares et al., 2017; Serbin et al., 2019).

Predicting traits from remotely sensed spectra allows us to map functional diversity locally and globally (Serbin et al., 2019; Wang et al., 2019) and infer related ecosystem processes (Gamon et al., 2004; Kokaly et al., 2009; Townsend et al., 2017; Turner, 2014). Essentially, a plant functional trait is any attribute that may affect a plant's establishment, survival, and fitness (Reich et al., 2003). Functional traits can reveal how plants acquire and invest resources into different organs (Wright et al., 2004). Because many functional traits manifest through spectra and are evolutionarily conserved, we can identify plant taxa (species, families, and other clades; Asner et al., 2014b; Cavender-Bares et al., 2016; Clark & Roberts, 2012; Durgante et al., 2013; Fassnacht et al., 2016) and reveal their phylogenetic history with spectra (Meireles et al., 2020; Schweiger et al., 2018). However, traits are also labile and change with adaptations to biotic and abiotic environmental conditions (Fajardo & Siefert, 2019; Mitchell & Bakker, 2014; Smith et al., 2011)

and phenology (Keller et al., 2011; Römermann et al., 2016). Intraspecific trait variation can equal or even exceed interspecific variation (Albert et al., 2010b; Fajardo & Siefert, 2016; Siefert et al., 2015; Tautenhahn et al., 2019; Wu et al., 2017). Intraspecific variation is increasingly considered in plant community ecology (Jung et al., 2010; Siefert et al., 2014) and is an important factor for persistence of species confronted with changing conditions (Moran et al., 2016; Wellstein et al., 2013). Yet, spectroscopic studies frequently neglect intraspecific variation and consider spectral properties within species as stable (Jacquemoud & Ustin, 2019). Omitting variation among individuals could lead to less efficient spectral models and misevaluation of biodiversity (Hestir et al., 2008; Roth et al., 2015; Wang et al., 2018b), impacting mapping efforts and conservation decisions (Clark et al., 2003; Moran et al., 2016; Violle et al., 2012).

Environmental conditions affect trait expression at the individual level (phenotypic plasticity; Cordell et al., 1998; Grassein et al., 2010; Souza et al., 2018) and the population level through adaptation and genetic differentiation (Albert et al., 2010b; Cavender-Bares et al., 2016; Geber & Griffen, 2003; Kitayama et al., 1997). Abiotic and biotic factors are thus influential drivers of intraspecific variation (Lichstein et al., 2007; Westerland et al., 2021), especially soils and climate (Kuppler et al., 2020; Siefert et al., 2014; Tautenhahn et al., 2019; Thomson et al., 2018). Foliar anatomy and chemistry reflect belowground and biogeochemical processes and edaphic conditions such as these related to soil chemistry and nutrient availability (Baythavong, 2011; Fajardo & Siefert, 2018; Khaled et al., 2005; Wellstein et al., 2013). For example, leaves of plants from lower fertility sites present higher resource allocation to traits related to longevity (e.g., LMA) and defense (e.g., phenols, tannins; Asner et al., 2014a; Asner & Martin, 2011). Conversely, on higher fertility sites, plants invest more in growth and less in defense, and their leaves have higher nutrient content (Asner et al., 2014b; Girard et al., 2020; Ryser & Lambers, 1995; Walters & Gerlach, 2013). While changes in soil conditions can occur on small scales, climate generally impacts larger spatial extents. Climate, particularly precipitation and temperature (Albert et al., 2010a; Reich et al., 2003; Ribeiro et al., 2016), strongly influence morphological (e.g., leaf thickness and area; Cordell et al., 1998; Messier et al., 2010; Souza et al., 2018) and physiological traits (e.g., pigment content; Asner et al., 2009; Martin & Asner, 2009; Santini et al., 2019).

Therefore, species with broad environmental niches or spatial distributions can display substantial intraspecific trait variation (Fajardo & Siefert, 2019; Westerband et al., 2021).

Another major source of intraspecific variation is phenology (Albert et al., 2011; Römermann et al., 2016; Tautenhahn et al., 2019). Phenology refers to the recurring events in organisms' life cycles related to environmental changes (Liang, 2019; Lieth, 2013). Among plants, phenology is related to leaf developmental phases such as leaf senescence since plants adapt their life cycle to the seasonal environmental changes (Chavana-Bryant et al., 2017; Fajardo & Siefert, 2016; McKown et al., 2013). Through seasonality in environmental conditions and leaf development and senescence, functional traits and spectral properties change according to specific patterns (McKown et al., 2013; Hesketh & Sánchez-Azofeifa, 2012; Hovi et al., 2017; Yang et al., 2016; Zhang et al., 2007). For instance, chlorophyll and photosynthetic capacity will increase as leaves develop and decrease with leaf senescence (Filella & Penuelas, 1994; Niinemets, 2016; Sims & Gamon, 2002). Also, plants remove a significant proportion of nutrients from their leaves and relocate them to other organs and reserve structures before leaf abscission (Fajardo & Siefert, 2016; Reich et al., 1991). Although foliar traits and thus spectral properties fluctuate significantly with phenology, temporal variation has often been neglected in remote sensing studies (Möttus et al., 2014; Wang & Gamon, 2019).

Intraspecific variation needs to be accounted for to improve our understanding of ecological processes and community dynamics (Albert et al., 2010a; Siefert et al., 2015; Violle et al., 2012; Westerband et al., 2021) and develop models that can better predict foliar traits and classify species more accurately (Fajardo & Siefert, 2016; He et al., 2011; Hesketh & Sánchez-Azofeifa, 2012; Hestir et al., 2008). Tree species mapping is crucial for forestry to support resource management (Durgante et al., 2013; Dymond et al., 2002; Fassnacht et al., 2016) and for conservation efforts and policies to identify biodiversity hotspots, detect invasive species, and monitor plants' distribution shifts (Asner et al., 2008; Jiménez & Díaz-Delgado, 2015; Paz-Kagan et al., 2017; Roth et al., 2015). Both environmental and phenological variation can alter spectral properties and can make them vary as much within than between species (Wang et al., 2018b), leading to species misidentification (Clark et al., 2005; Wang & Gamon, 2019). Phenology is particularly important for the timing of spectral measurements and image acquisition for

biodiversity assessment (Hesketh & Sánchez-Azofeifa, 2012; Jiménez & Díaz-Delgado, 2015; Roth et al., 2015). Moreover, the extent of variation included in the calibration dataset used to train a predictive or classification model will impact the transferability of the model (Yan et al., 2021; Yang et al., 2016), which is the extent to which a model can apply to datasets dissimilar to the one used to build it. Indeed, empirical models such as partial least squares discriminant analysis (PLS-DA) are recognized to be quite context-specific and to have transferability issues (Sims & Gamon, 2002; Wang et al., 2019; Wang et al., 2020). Applying an empirical model to estimate spectral data too different from the calibration dataset can result in substantial inaccuracies (Yang et al., 2016); the larger the disparities, the higher the risk of errors (Wu et al., 2017). A reliable general model must encompass a high range of variation in leaf traits and spectral properties (Wang et al., 2020; Yan et al., 2021). Intraspecific variation is significant in both tropical and temperate biomes (Wu et al., 2017), but in the latter, it can dominate the spectral properties dynamics (Asner et al., 2014b).

In this study, we collected leaves from temperate trees from five sites with contrasting edaphic conditions as well as repeatedly between the 6th of June and the 8th of October 2018 to assess the impact of the environment and phenology on foliar traits and spectra. We measured the trees' reflectance and transmittance spectra in the 400-2400 nm range with a spectroradiometer and an integrating sphere. We also assessed leaf structural and physiological traits, namely equivalent water thickness (EWT), leaf mass per area (LMA), leaf dry matter content (LDMC), carbon and nitrogen content and their ratio (C/N), pigments (chlorophyll a, chlorophyll b, and carotenoids) on a mass and area basis, non-structural carbohydrates (NSC), hemicellulose, cellulose, and lignin. From these data, we measured intraspecific variation caused by the sampling sites and phenology. We assessed our ability to distinguish tree species and their sampling sites and periods using spectra and classification models (PLS-DA). Additionally, we evaluated the transferability of classification models by determining to what extent they could apply to datasets that were not used to build them. Finally, we tested our ability to predict traits from spectra with partial least squares regressions (PLSR). Specifically, we wanted to test the following hypotheses:

1. Considering that phylogeny and taxonomic identity influence foliar spectra the most, we can accurately distinguish species across contrasting sites and during the growing season.

2. However, because intraspecific variation is not negligible, classification models may not apply to datasets too dissimilar from their calibration dataset. Specifically:
  - a. Results will be inaccurate when applying a classification model to spectral data sampled from a site with edaphic and climatic conditions too different from the calibration dataset's edaphic and climatic conditions.
  - b. Based on Yang et al. (2016), there is a time window limiting a classification model's applicability to spectral data. At the beginning and the end of the growing season, when foliar traits change the most, there must be a maximum of two-week delay between the calibration dataset's sampling date and the spectral data's sampling date. In the middle of the growing season, when foliar traits are more stable, this delay can go up to four weeks.
3. Because functional traits affect foliar spectra, we can predict foliar traits precisely across species, as well as contrasting environmental conditions and time.

## **Methods**

### **Sampling design and study sites**

We conducted field sampling at five sites showing contrasting environmental conditions. Sites were divided into subsites to account for different edaphic conditions. Site details (i.e. location, climate, soils, and vegetation) are presented in appendix tables 14 and 15, and summarized in table 1. Our sampling design allowed us to assess the effects of environmental conditions on leaf spectra within tree species, while minimizing temporal variation. In addition, we selected two subsites (MSB\_Road and MSB\_Parking) from the MSB site to assess phenological changes throughout the growing season.

## **Tree species selection**

We sampled leaves from individuals of nine temperate broadleaf tree species (Table 2). We selected these species to cover a diversity of functional types, genera and families, but also selected some species that were closely related (e.g., red and silver maple; appendix, Table 16). We sampled all nine species to evaluate environmentally-driven spectral variation within species, but red maple, grey birch, and trembling aspen were sampled more extensively because of their broad edaphic niches and high abundances in our study sites. We sampled ten trees per species at each subsite, for a total of 310 trees, between the 15th of June and the 15th of August 2018, during the middle of the growing season to minimize phenological variation. To evaluate the effects of phenology on leaf spectra, we targeted a subset of four species: red maple, sugar maple, grey birch, and trembling aspen. We sampled the same five individual trees per species at the MSB site to control for environmental and inter-individual variation. We measured their leaf spectra and traits six times between the 6th of June and the 8th of October, 2018, for a total of 130 samples.

## **Leaf sampling**

We used a pole pruner or an arborist throw-line launcher (Youngentob et al., 2016) to collect one or two adjacent branches from a sunlit (i.e. > 3 h per day of direct sunlight) portion of the tree crown, which together formed a bulk leaf sample. We targeted healthy trees reaching the upper layer of the canopy only. Immediately (< 15 min) after pruning, we selected six leaves that were representative of the bulk sample for spectral measurements and promptly measured adaxial reflectance and transmittance. Afterward, we punched disks (using a 7-mm diameter cork borer) from the leaves used for spectral measurements and kept the disks in a cooler, on ice. The leaf disks were immediately transferred to a -80 °C freezer upon return to the laboratory, and were later used for pigment analysis.

Sites	Location	Annual daily average temperature (°C)	Total annual precipitation (mm)	Subsites	Surface deposit	Drainage
SBL	Station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal	4.3	1192.9	SBL	Glacial deposits: undifferentiated till	Moderate, sometimes with lateral drainage
Oka	Parc national d'Oka	5.8	1106.8	Oka_Beach	Marine shoreline deposits, raised beach: sand, gravel and pebbles	Moderate
				Oka_Wetland	Marine deposits from a deep-water facies: clay, silt with thin organic deposits	Poor to very poor
MSB	Parc national du Mont-Saint-Bruno	6.2	1010.6	MSB_Bog	Thin or thick organic deposits	Poor to very poor
				MSB_Parking	Marine deposits from a shallow-water facies: sand and sometimes gravel	Moderate
				MSB_Road	Glacial deposits: undifferentiated till	Moderate
				MSB_Lake	Glacial deposits: undifferentiated till	Moderate
				MSB_Top	Glacial deposits: undifferentiated till	Moderate
IB	Parc national des Îles-de-Boucherville	6.5	988	IB_Field	Ancient alluvial and fluvial deposits: clay, silt, sand, gravel	Imperfect
				IB_Wood	Ancient alluvial and fluvial deposits: clay, silt, sand, gravel	Imperfect
MBP	Mer Bleue Peatland	6.4	943.4	MBP_Bog	Recent organic deposits: peat, muck, marl	Very poor
				MBP_Wood	Older alluvial deposits: clay, silt, sand, gravel	Imperfect
				MBP_Field	Older alluvial deposits: clay, silt, sand, gravel	Imperfect

Tableau 1. – Study sites' location, annual daily average temperature, and mean annual precipitation, and subsites' edaphic conditions (Environment and Climate Change Canada, 2011; Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs Gouvernement du Québec, 2019; Ministry of Northern Development, Mines, Natural Resources and Forestry Ontario, 2021).



Vernacular name	Scientific name	Phenological sampling	N° of sampling subsites	Sampling subsites
Silver maple	<i>Acer saccharinum</i> Linnaeus	No	2	IB_Wood, Oka_Wetland
Red maple	<i>Acer rubrum</i> Linnaeus	Yes	5	MBP_Wood, MBP_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, SBL
Sugar maple	<i>Acer saccharum</i> Marshall	Yes	2	MSB_Top, SBL
Grey birch	<i>Betula populifolia</i> Marshall	Yes	6	MBP_Bog, MBP_Wood, MBP_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, MSB_Lake
Paper birch	<i>Betula papyrifera</i> Marshall	No	2	MSB_Lake, SBL
Trembling aspen	<i>Populus tremuloides</i> Michaux	Yes	8	MBP_Wood, MBP_Field, IB_Wood, IB_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, MSB_Top, SBL
Large-toothed aspen	<i>Populus grandidentata</i> Michaux	No	2	Oka_Beach, SBL
American beech	<i>Fagus grandifolia</i> Ehrhart	No	2	Oka_Beach, SBL
Northern red oak	<i>Quercus rubra</i> Linnaeus	No	2	Oka_Beach, MSB_Road

Tableau 2. – Species' vernacular and scientific name, if they were part of the sampling to evaluate the effects of phenology on leaf spectra, and in how many and which subsites they were sampled to assess the effects of environmental variation on spectra.

We also selected six other leaves from the bulk leaf sample, cut their petioles, and measured their fresh mass in the field using portable balances. Next, we rehydrated these leaves for > 12 h by putting them between damp paper towels wet with deionized water in a plastic bag and kept the sample in a cooler before storing it in a fridge back at the lab (Laliberté, 2020). We put the remaining bulk sample in a plastic bag, kept it in a cooler, and stored it in a fridge before processing it further for other trait measurements. Only mature, fully-expanded, and healthy-looking leaves were selected for spectral or trait measurements.

### **Spectral measurements**

We followed the standardized protocol for spectral measurements developed by the Canadian Airborne Biodiversity Observatory (CABO; Laliberté & Soffer, 2018). In short, we measured leaf spectra using a high-resolution, full-range (340 to 2500 nm in 1024 spectral bands) field spectroradiometer and an integrating sphere (DC-R/T; HR-1024i, Spectra Vista Corporation, Poughkeepsie, NY, USA). We measured leaf reflectance and transmittance at the same approximate region for a given species, between the leaf margin and mid-vein, avoiding the mid and secondary veins. The spectra were referenced to a calibrated 99 % reflective white Spectralon® disk (Labsphere, North Sutton, NH, USA) and corrected for stray light.

We processed leaf spectra following the CABO protocol (Schweiger & Laliberté, 2020). Briefly, we trimmed wavelengths to 400-2400 nm to remove noisy spectral regions. We removed the overlap regions among sensors and linearly interpolated spectra at 1 nm. Also, for every statistical analysis but the PLS-DAs, for which individual leaf-level spectra were used, we averaged spectra of the six leaves per bulk sample. To smooth out noise, we applied a Savitzky–Golay filter that varied in strength depending on wavelength: order 3 and length 21 from 400 to 715 nm, order 3 and length 35 from 715 to 1390 nm, order 3 and length 75 from 1390 to 1880 nm, and order 5 and length 175 from 1880 to 2400 nm. We calculated absorptance from the corrected and processed reflectance and transmittance spectra using:

$$\text{absorptance} = 1 - (\text{reflectance} + \text{transmittance})$$

Finally, we resampled the spectra at 10 nm prior to analyses.

## **Functional trait measurements**

From the leaf disks collected in the field, we extracted pigments with methanol and measured concentrations of chlorophyll a and b, as well as total carotenoids, with a spectrophotometer (SPECTROstar® Nano, BMG LABTECH, Guelph, ON, Canada) at wavelengths 470, 652, and 665 nm on a microplate (Ayotte, 2019). The six rehydrated leaves were weighed for rehydrated mass and scanned for leaf area using the software WinFOLIA Reg 2016b (Regent Instruments Inc., Quebec, QC, Canada) and a scanner (CanoScan LIDE 220, Canon, Brampton, ON, Canada). Then, we oven-dried the leaves in a paper bag for at least 72 h at 65 °C and weighted them for dry mass. This allowed us to calculate leaf mass per area (LMA), equivalent water thickness (EWT), and leaf dry matter content (LDMC) following Laliberté (2020).

From the bulk sample, we picked ~12 g of fresh leaves, removed their petioles, and oven-dried them in a paper bag for at least 72 h at 65 °C. Dried leaf samples were then ground to a fine powder using a cyclone mill (2 mm mesh; 3010-060 cyclone mill, UDY Corporation, Fort Collins, CO, USA) for chemical analyses. From the ground sample, we measured leaf nitrogen (N) and carbon (C) concentrations using an organic elemental analyzer (Elementar Vario MICRO Cube, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany), following Ayotte et al. (2019). We also measured the concentrations of leaf C fractions (non-structural carbohydrates or NSC, hemicellulose, cellulose, and lignin) by sequential digestion using a fiber analyzer (Fiber Analyzer 2000; ANKOM Technology, Macedon, NY, USA), following Ayotte & Laliberté (2019).

## **Statistical analyses**

### **Spectral differences among and within species**

As a first step, we determined which spectral bands differed significantly among and within species across sites, during the growing season, and at given sites (MSB, Oka, and SBL) with non-parametric Kruskal–Wallis analyses of variance (ANOVA). In addition, we used multivariate analyses that compare the overall shape and amplitude of spectra with regard to these environmental and phenological changes. To do so, we used permutational multivariate analyses

of variance (PERMANOVA) and pairwise tests (Martinez Arbizu, 2019). We applied Helmert contrasts to allow the comparison of categorical factors (sampling sites and periods). Because PERMANOVA assumes homogeneity of variances among groups, we measured the multivariate dispersions of species' spectra for sampling sites or periods and tested for differences in variances by permutational pairwise tests (Anderson, 2006). We specified the permutational scheme when assessing the effect of phenology on spectra to control for repeated measurements on the same individuals. We used the spectral angle mapper (SAM; Kruse et al., 1993) to create distance matrices from the spectral data for the PERMANOVA and the multivariate tests for homogeneity of variances. We adjusted the  $p$ -values for multiple testing (ANOVA) and pairwise tests (PERMANOVA and multivariate tests for homogeneity of variances) using the Benjamini-Hochberg method (Benjamini & Hochberg, 1995). Finally, we calculated the interspecific, intraspecific, and mean intraspecific spectral coefficient of variation (CV) to identify which bands and spectral regions varied the most across sites, time, and at specific sites.

### **Differentiating species, subsites, and periods with spectra**

We used partial least squares discriminant analysis (PLS-DA) to test our ability to distinguish species with spectra and to assess the magnitude of the impact of environmental conditions and phenology on spectral properties by classifying sampling subsites and periods. PLS-DA is a supervised classification method and a dimensionality reduction tool specifically designed for multicollinear and highly dimensional data such as spectra. To conduct PLS-DA, we split the data into training and testing subsets. Because the number of spectra was not equal among classes and an unbalanced training dataset can bias classification results (Lindström et al., 2011), we set the number of spectra used for training (calibration) for each class to 75 % of the smallest class. The rest was used for testing (validation). We ran 50 model iterations using Bayesian prediction probabilities and bootstrapping, each iteration with different data partitioning into training and testing subsets. We calculated Cohen's kappa ( $\kappa$ ) based on the 50 iterations to establish the number of components for our final model.  $\kappa$  measures the agreement between the predicted and true class of a spectrum while considering the possibility of an agreement by chance. The detailed methodology used to specify our model's number of components is

described in the appendix (appendix Figure 14). We ran 50 iterations of the final model to calculate PLS-DA averaged statistics ( $\kappa$ , sensitivity, specificity, precision, and accuracy) and standard deviations. We estimated the relative importance of each band for PLS-DA classification with the absolute loadings per wavelength. Contrary to all other statistical methods performed on mean spectra per individual plant, we applied PLS-DA on individual leaf spectra to maximize sample sizes for model building. Prior to PLS-DA, we brightness-normalized the individual leaf spectra (Feilhauer et al., 2010).

### **Predicting traits with spectra**

We evaluated our ability to predict leaf traits from spectra using partial least squares regression (PLSR). This analysis can handle situations where there are more predictor variables than observations and when predictors are multicollinear. Similar to PLS-DA, PLSR is well-suited for spectral data because it projects it to orthogonal latent components in a way that maximizes predictions. Following Schweiger et al. (2018), we restricted the spectral range used for the PLSR to the spectral regions linked to the predicted trait based on the literature (appendix Table 17). We kept the same restricted spectral region for all leaf C fractions and C concentration predictions, given their interdependence. We split the data into 80 % training and 20 % testing subsets. We ran 100 iterations of orthogonal scores PLSR using leave-one-out cross-validation, each with different data partitioning into training and testing subsets. We calculated the prediction residual sum of squares (PRESS) statistic based on the 100 iterations to establish the number of components for our final model. The PRESS statistic optimizes a model generalization capability; in other words, it prevents overfitting (Chen et al., 2004). Again, for the complete methodology used to determine our model's number of components is described in the appendix (appendix Figure 15). We ran 100 iterations of the final model to calculate PLSR averaged statistics (the root mean square standard error of prediction (RMSEP), the normalized RMSEP (NRMSEP; RMSEP/mean of measured trait values, the coefficient of determination ( $R^2$ ), the bias, and the predicted mean) and standard deviations to estimate model accuracy. We also assessed the relative importance of each band for trait prediction with the values of variable importance on projection (VIP).

### **Trait variation within species**

Finally, we used linear models (LM), specifically generalized least squares, to test for intraspecific differences in functional traits across sampling subsites. We also tested for within-species temporal differences in traits using linear mixed-effects models (LMM) in which we specified individual plants as a random effect. We visually inspected residuals to examine whether model assumptions were respected (i.e., residuals centered around zero, and homogeneity of variance), and specified appropriate variance structures as needed (Zuur et al., 2009). To select the best model, we used the Akaike Information Criterion (AIC) and likelihood ratio tests (Zuur et al., 2009). We performed a post hoc Tukey (HSD) test to assess which sampling subsites or periods were significantly different for a given trait.

For all statistical tests, we used  $\alpha = 0.05$  as the significance level. We conducted all the spectral processing, statistical analyses, and visualization of results in R (R Core Team, 2020) and the following packages: tidyverse, spectrolab, caret, pls, klaR, hsdar, ape, vegan, agricolae, plotly, reshape, corrplot, pairwiseAdonis, RColorBrewer, Hmisc, ggforce, ggpubr, gridExtra, egg, cowplot, multcompView, nlme, emmeans, multcomp, ggcorrplot. Our scripts can be found at <https://github.com/Roborri>.

## **Results**

### **Spectral variation among and within species at a given site and time**

Band-wise analyses revealed that all nine species differed significantly across the entire spectrum, either across sites (Fig. 5 and 16), sampling periods (Fig. 6 and 17), or at a given site (Fig. 18, 19, and 20). By contrast, there were no significant spectral differences within species at a given site or time (Fig. 18, 19, and 20).

## Environmentally-driven spectral variation within species

Environmentally-driven spectral differences varied among species (Fig. 5 and 16). For example, some species (e.g., silver maple and paper birch) showed no significant spectral variation among sites, whereas others (e.g., large-toothed and trembling aspens) varied among sites across much or all of the spectrum. In general, spectral differences among sites within species were more pronounced in reflectance than in transmittance or absorptance. Spectral regions that varied with environmental conditions depended on the species especially for reflectance (e.g., the NIR for the northern red oak, the SWIR for the American beech, and the VIS, red-edge, and NIR for the paper birch; Fig. 5). Thus, the entire spectrum was relevant for detecting differences caused by the sites among a species' spectral bands. Nonetheless, in transmittance and absorptance, the NIR was less variable within species than the other spectral regions. Table 3 describes in detail which spectral bands were significantly different across sites for each species.

Species	Significant spectral bands (nm)		
	Reflectance spectra	Transmittance spectra	Absorptance spectra
Silver maple	None	None	None
Red maple	520-610, 700-750, and 1350-2400	400-720, and 1330-2400	480-2400
Sugar maple	440-500, 650-670, 720-1410, and 1870-1880	None	None
Grey birch	400-770, and 1390-2400	400-750, and 1360-2400	400-2400
Paper birch	None	None	None
Trembling aspen	520-650, 690-750, 850-1180, 1230-1340, 1380-1530, and 1880-2170	400-2400	450-2400
Large-toothed aspen	400-510, 640-700, and 740-2400	440-2400	None
American beech	1380-2400	None	410-420, and 1130-2400
Northern red oak	740-1380, and 1940-2000	400-2400	410-750, 980-1020, 1030-1040, and 1130-2400

Tableau 3. – Significantly different species' spectral bands across sites according to ANOVA.

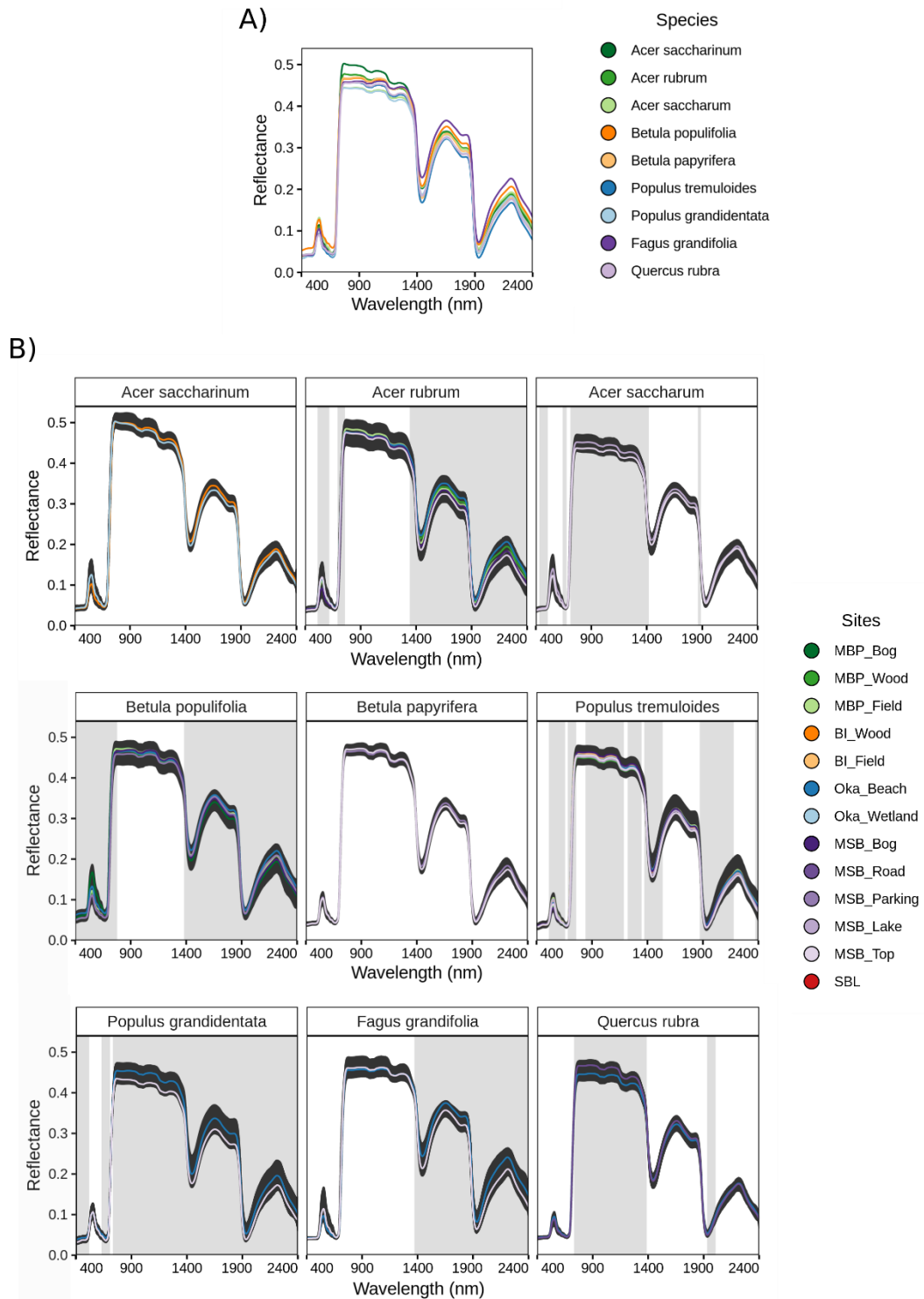


Figure 5. – Average species' reflectance spectra represented by the colored lines A) across all sites B) at specific subsites. The dark grey ribbons represent the total range of environmental variation of a species' spectra across all sites, and the light grey bands indicate the significantly different spectral bands across subsites for each species according to ANOVA.



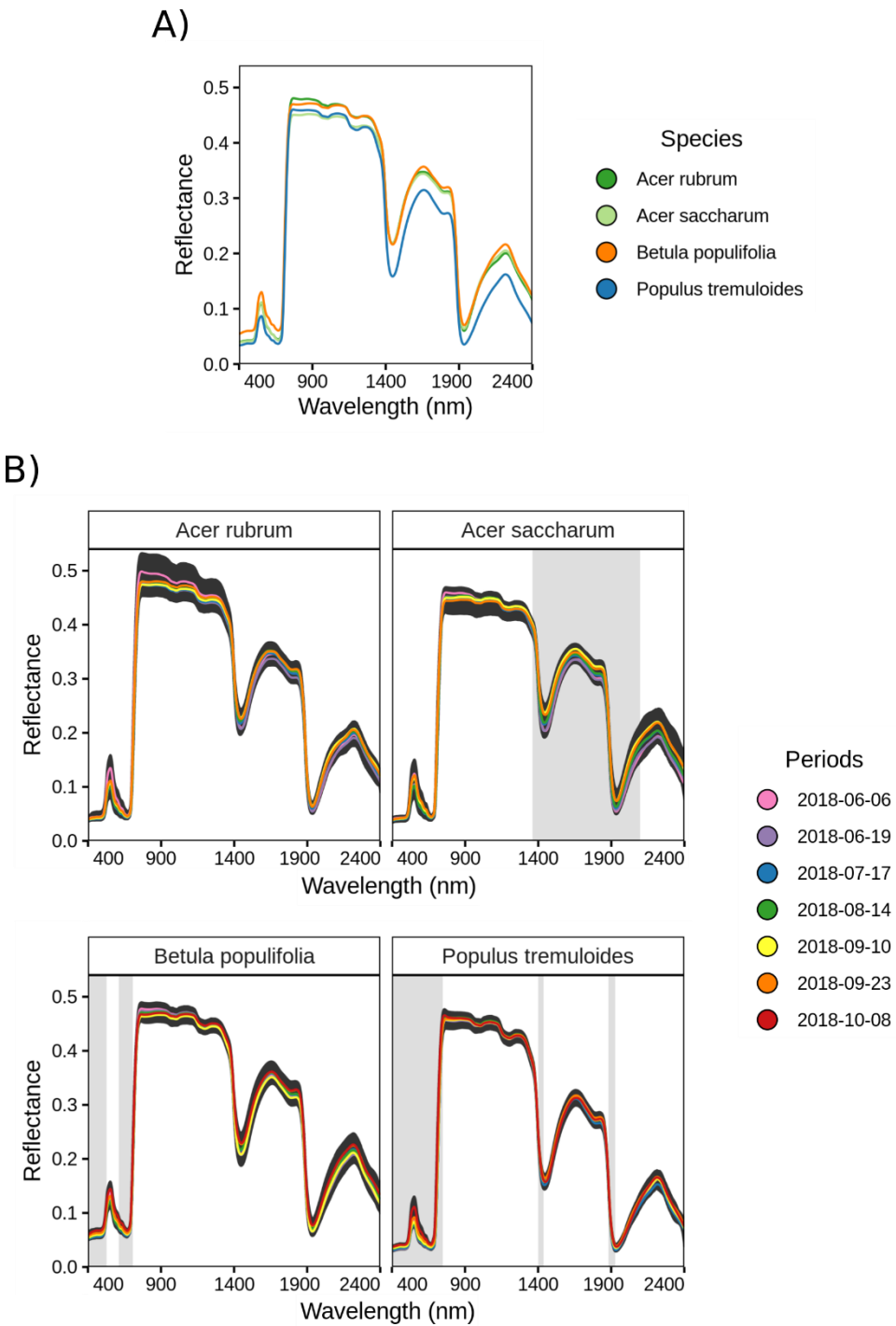


Figure 6. – Average species' reflectance spectra represented by the colored lines A) across the growing season B) per period. The dark grey ribbons represent the total range of temporal variation of species' spectra across the growing season, and the light grey bands indicate the significantly different spectral bands across periods for each species according to ANOVA.

The results also differed among species when evaluating how the overall shape and amplitude of species' spectra changed with sampling subsites using PERMANOVA and multivariate dispersion analyses (Table 4). Notably, there were differences in variances of spectra grouped by subsites for red maple in reflectance and transmittance, and the trembling aspen in reflectance, transmittance and absorptance (Table 5). Some significant spectral differences detected by the PERMANOVA for these two species might thus be attributable to differences in group dispersions. Nonetheless, when present, the heterogeneity of variances between groups was always lower than the differences in group centroids detected by the PERMANOVA. The subsites did not always significantly affect species' spectra, but when they did, they explained between 18 and 58 % of the spectral variation in reflectance, 18 and 52 % in transmittance, and 20 and 52 % in absorptance (Table 4). It was possible to distinguish subsites' effect on spectra using pairwise comparisons, but many subsites were similar to each other (Table 5). Overall, significant differences among species' spectra attributable to the subsites and the distinction of their effects on spectra were more pronounced in reflectance than in transmittance or absorptance.

Species	Multivariate dispersion analysis			PERMANOVA $R^2$		
	Reflectance	Transmittance	Absorptance	Reflectance	Transmittance	Absorptance
Grey birch	0.2946	0.4998	0.6334	<b>0.58 ***</b>	<b>0.52 ***</b>	<b>0.62 ***</b>
Red maple	<b>0.0173 *</b>	<b>0.0482 *</b>	0.0902	<b>0.55 ***</b>	<b>0.49 ***</b>	<b>0.53 ***</b>
American beech	0.4602	0.4453	0.9925	<b>0.41 **</b>	<b>0.31 **</b>	<b>0.45 ***</b>
Northern red oak	0.2198	0.4567	0.3324	<b>0.30 **</b>	<b>0.31 **</b>	<b>0.20 *</b>
Trembling aspen	0.1058	<b>0.0159 *</b>	<b>0.0313 *</b>	<b>0.27 ***</b>	<b>0.44 ***</b>	<b>0.35 ***</b>
Large-toothed aspen	0.2356	0.2845	0.6177	<b>0.25 *</b>	<b>0.18 *</b>	0.10
Silver maple	0.1881	0.2123	0.1838	<b>0.20 *</b>	0.10	0.14
Paper birch	0.1632	0.6243	0.3228	<b>0.18 *</b>	0.04	0.08
Sugar maple	0.5099	0.1616	0.5723	0.06	0.03	0.07

Tableau 4. – Multivariate dispersion analysis  $p$ -values and PERMANOVA  $R^2$  for assessing the effect of sampling subsites on species' spectra. Significant results are in bold.

Subsites	Red maple			Grey birch			Trembling aspen					
	Pairwise PERMANOVA			Pairwise PERMANOVA			Pairwise PERMANOVA			Pairwise multivariate dispersion analysis		
	Refl.	Trans.	Abs.	Refl.	Trans.	Abs.	Refl.	Trans.	Abs.	Refl.	Trans.	Abs.
MBP_Bog				c	c	c						
MBP_Wood	a	a	a	ab	ab	ab	bd	d	d	ab	abc	ab
MBP_Field	b	b	b	a	a	a	abe	ad	ad	ab	abc	abc
IB_Wood							abcde	ab	ab	ab	ab	a
IB_Field							ac	c	c	a	ac	bc
Oka_Beach	d	a	a	d	d	d	abcde	abde	abde	ab	b	ab
MSB_Bog	c	b	b	a	a	a	cdf	e	e	b	b	a
MSB_Lake				b	b	b						
MSB_Top							e	a	a	a	c	c
SBL	e	c	c				f	bce	be	ab	ab	ab

Tableau 5. – Pairwise multivariate dispersion analysis and pairwise PERMANOVA results for assessing the effect of sampling subsites on species’ spectra. Results are shown only for pairwise analyses that were significant, and for species for which a pairwise comparison was required. Letters represent subsites that were significantly different in their effect on species’ leaf spectra.

### Temporal spectral variation within species

Spectral bands that varied with phenology differed among species (Fig. 6 and 17). While there were no significant temporal changes in transmittance, every species had one or multiple spectral regions that significantly varied through time in reflectance (sugar maple), absorptance (red maple), or both (trembling aspen and grey birch). Reflectance and absorptance showed a similar amount of phenological variation among species. Even if in no case the full spectrum of a given species differed significantly across sampling periods, the whole spectrum was useful to detect phenological variation in spectral bands. Indeed, for species' reflectance spectra, the NIR did not significantly differ, but the VIS and the SWIR did; and when considering absorptance,

spectral bands varied across time in the VIS, the NIR, and the SWIR. Table 6 describes in detail which spectral bands were significantly different across sampling periods for each species.

Species	Significant spectral bands (nm)		
	Reflectance spectra	Transmittance spectra	Absorptance spectra
Red maple	None	None	740-1320, 1900-1910, and 1960-2030
Sugar maple	1370-2090	None	None
Grey birch	400-520, and 620-700	None	750-1140
Trembling aspen	400-740, 1410-1430, and 1890-1920	None	400-750, and 1890-1900

Tableau 6. – Significantly different species’ spectral bands across periods according to ANOVA.

The results were more uniform when evaluating how the overall shape and amplitude of species' spectra changed with phenology using PERMANOVA and multivariate dispersion analyses (Table 7). Multivariate dispersion analyses revealed no difference in variances of species' spectra grouped by sampling periods. Moreover, according to PERMANOVA, every species' spectra significantly varied with time. But based on pairwise comparisons of sampling periods, this remained true only for red maples' reflectance and absorptance spectra and trembling aspen's reflectance, transmittance, and absorptance spectra (Table 8). For these two species, more periods were distinct in reflectance than in other types of spectral measurement. Nonetheless, many periods were similar. Overall, there were more differences between periods at the beginning and the end of the growing season than among other periods. Phenology explained between 24 and 51 % of the spectral variation in reflectance, 21 and 45 % in transmittance, and 23 and 43 % in absorptance.

Species	Multivariate dispersion analysis			PERMANOVA $R^2$		
	Reflectance	Transmittance	Absorptance	Reflectance	Transmittance	Absorptance
Trembling aspen	0.198	0.763	0.524	<b>0.51 **</b>	<b>0.45 **</b>	<b>0.43 **</b>
Red maple	0.539	0.956	0.846	<b>0.44 **</b>	<b>0.29 *</b>	<b>0.43 **</b>
Sugar maple	0.331	0.517	0.425	<b>0.36 **</b>	<b>0.23 **</b>	<b>0.27 **</b>
Grey birch	0.958	0.972	0.849	<b>0.30 **</b>	<b>0.21 *</b>	<b>0.23 *</b>

Tableau 7. – Multivariate dispersion analysis  $p$ -values and PERMANOVA  $R^2$  for assessing the effect of sampling periods on species' spectra. Significant results are in bold.

Periods	Red maple		Trembling aspen		
	Reflectance	Absorptance	Reflectance	Transmittance	Absorptance
2018-06-06	a	a	a	a	a
2018-06-19	ab	b	ab	a	a
2018-07-17	c	b	b	a	a
2018-08-14	abc	b	ab	a	a
2018-09-10	c	b	ab	ab	a
2018-09-23	bc	b	ac	ab	a
2018-10-08			c	b	b

Tableau 8. – Pairwise PERMANOVA results for assessing the effect of sampling periods on species' spectra. Results are shown only for pairwise analyses that were significant. Letters represent periods for which species' leaf spectra significantly differed.

### Patterns in coefficients of variation of spectra

In general, interspecific, intraspecific, and individual species' spectral CV patterns were similar (Fig. 7 and 21). Interspecific CV was the highest or one of the highest and was always higher than the intraspecific one. However, it is noteworthy that some individual species' CV were more

similar to the interspecific than the intraspecific CV in both shape and amplitude, and even sometimes surpassed interspecific CV values.

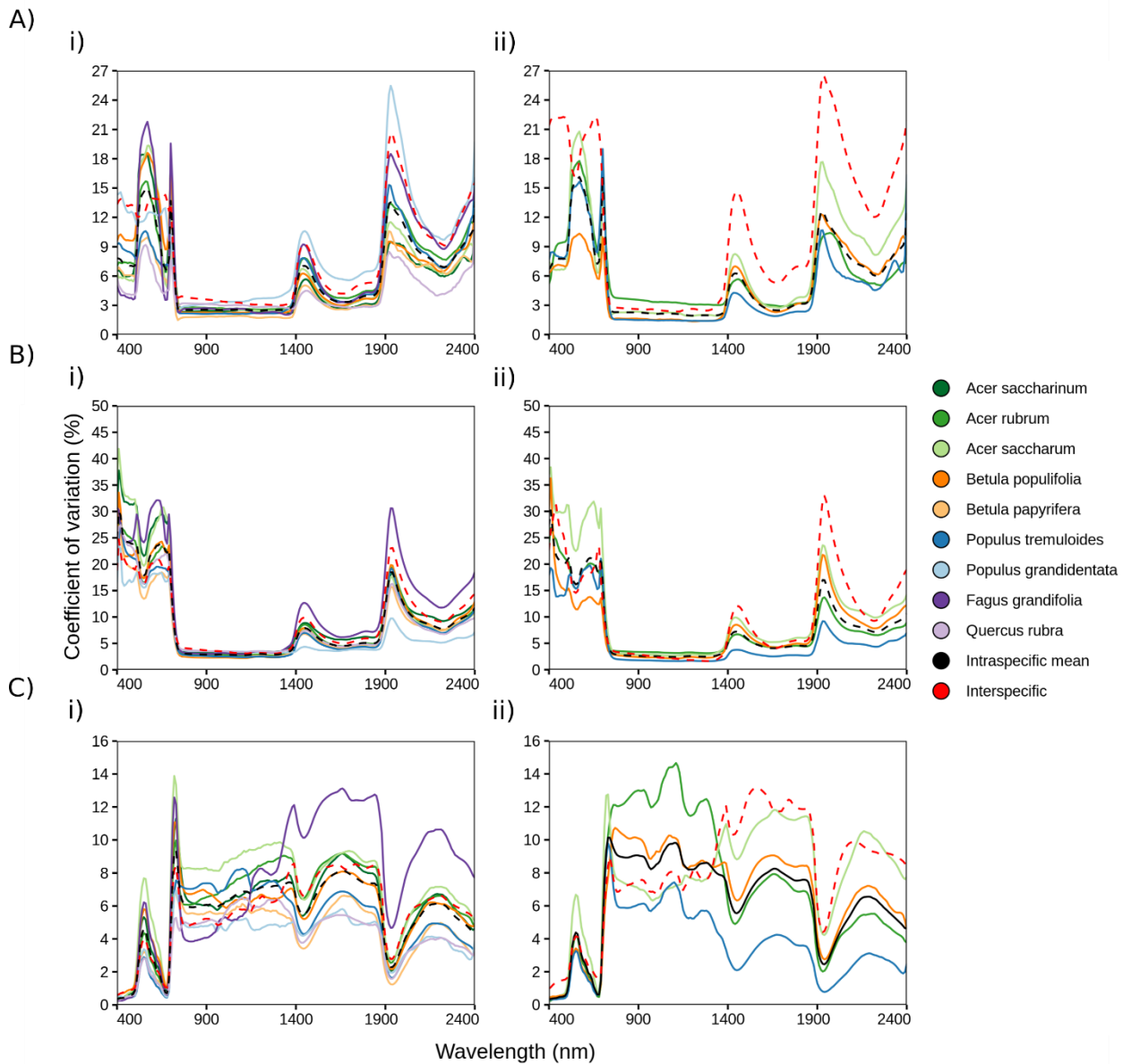


Figure 7. – Coefficient of variation of intraspecific (dashed black line), interspecific (dashed red line) or species' (full colored lines) mean A) reflectance spectra B) transmittance spectra C) absorbance spectra i) across sites ii) across periods.

Transmittance had higher spectral CV values than reflectance, and absorbance spectra had the lowest CV. The more variable spectral regions in reflectance and transmittance were the

visible, the red-edge, and the SWIR at the water absorption peaks and the end of the spectrum. In absorptance, the visible was less variable, and the water absorption peaks had a lower impact on the spectral CV, allowing the NIR and the rest of the SWIR to reveal more subtle variations linked to leaf constituents.

### **Differentiating species, subsites, and periods with spectra**

Species classification using spectra was highly accurate across sites ( $\kappa \geq 0.902$ ), at a given subsite ( $\kappa \geq 0.932$ ), or throughout the growing season ( $\kappa \geq 0.967$ ; Table 9). Even when looking at detailed species differentiation results (e.g., Fig. 8), the accuracy was near perfect (99 %), and at worst, it was very high (86 %). Confusion among species was more likely to occur among congeners in reflectance and absorptance.

In general, the number of components in PLS-DA models increased with the number of subsites to classify, while model performance declined. Indeed, despite some exceptions, distinguishing only two subsites gave better results ( $\kappa = [0.719; 0.991]$ ) than distinguishing several ( $\kappa = [0.664; 0.804]$ ; Table 18). Even if this tendency remained true, detailed subsite differentiation outcomes were more nuanced, and multiple subsites classification sometimes yielded excellent results for specific subsites (e.g., 99 %, Fig. 22). Sites with more contrasted conditions, such as the bogs or the clay soils, were usually classified with greater accuracy. Transmittance-based models were the most efficient at differentiating subsites, while reflectance-based models were the least accurate.

Some species-based period-classification models (e.g., the model based on the sugar maple spectra) were more precise than others (e.g., the model based on the trembling aspen spectra;  $\kappa = [0.682; 0.842]$ ; Table 19). Also, models classified some periods more accurately than others. Indeed, detailed differentiation results revealed that confusion occurred mainly among close periods in the middle (e.g., July and August) or at the end of the growing season (e.g., September and October; e.g., Fig. 23). Absorptance-based models were slightly more accurate at distinguishing periods, and reflectance-based models were a bit

Model	N° of species	Species	N° of comp.	Kappa (±SD)	Sensitivity (±SD)	Specificity (±SD)	Precision (±SD)	Accuracy (±SD)	Important bands (nm)
Reflectance	Across sites	ACSI, ACRU, ACSA, BEPO, BEPA, POTR, POGR, FAGR, QURU	12	0.902 (±0.011)	0.848 (±0.195)	0.991 (±0.011)	0.943 (±0.053)	0.925 (±0.008)	560, 720, 1430, 1890, 2030, 2170, 2390
	Across sites	ACRU, BEPO, POTR	5	0.980 (±0.008)	0.987 (±0.011)	0.993 (±0.006)	0.990 (±0.010)	0.988 (±0.004)	560, 720, 1440, 1890, 2030, 2155, 2300, 2390
	MBP	ACRU, BEPO, POTR	4	0.988 (±0.013)	0.990 (±0.022)	0.997 (±0.007)	0.992 (±0.016)	0.993 (±0.007)	570, 720, 1465, 1900, 2035, 2175, 2380
	IB	ACSI, POTR	2	0.999 (±0.006)	0.999 (±0.006)	1.000 (±0.001)	1.000 (±0.001)	1.000 (±0.002)	730, 920, 1080, 1460, 1780, 1900, 2035, 2170, 2390
	Oka	ACSI, ACRU, BEPO, POTR, POGR, FAGR, QURU	8	0.933 (±0.025)	0.947 (±0.075)	0.990 (±0.015)	0.942 (±0.075)	0.942 (±0.022)	560, 730, 1440, 1900, 2030, 2210, 2375
	MSB	ACRU, ACSA, BEPO, BEPA, POTR, QURU	8	0.981 (±0.010)	0.973 (±0.043)	0.997 (±0.004)	0.985 (±0.032)	0.986 (±0.007)	570, 720, 1430, 1890, 2025, 2160, 2310, 2390
	SBL	ACRU, ACSA, BEPA, POTR, POGR, FAGR	6	0.965 (±0.019)	0.973 (±0.044)	0.994 (±0.010)	0.971 (±0.043)	0.971 (±0.016)	560, 720, 1470, 1890, 2030, 2170, 2390
	Across periods	ACRU, ACSA, BEPO, POTR	9	0.977 (±0.010)	0.980 (±0.023)	0.995 (±0.005)	0.980 (±0.023)	0.983 (±0.007)	560, 720, 1490, 1890, 2045, 2170, 2375
Transmittance	Across sites	ACSI, ACRU, ACSA, BEPO, BEPA, POTR, POGR, FAGR, QURU	15	0.891 (±0.013)	0.852 (±0.142)	0.989 (±0.010)	0.949 (±0.044)	0.916 (±0.010)	560, 720, 1430, 1900, 2020, 2390



	Across sites	3	ACRU, BEPO, POTR	4	0.925 (±0.013)	0.957 (±0.041)	0.976 (±0.019)	0.966 (±0.027)	0.955 (±0.008)	560, 730, 1460, 2020, 2150, 2390
	MBP	3	ACRU, BEPO, POTR	4	0.962 (±0.018)	0.969 (±0.049)	0.990 (±0.014)	0.986 (±0.019)	0.979 (±0.010)	570, 720, 1450, 1900, 2020, 2390
	IB	2	ACSI, POTR	3	0.998 (±0.009)	0.998 (±0.011)	1.000 (±0.002)	1.000 (±0.002)	0.999 (±0.003)	560, 730, 1110, 1285, 1465, 1900, 2030, 2160, 2330
	Oka	7	ACSI, ACRU, BEPO, POTR, POGR, FAGR, QURU	11	0.963 (±0.019)	0.970 (±0.045)	0.995 (±0.008)	0.968 (±0.045)	0.968 (±0.017)	560, 720, 1440, 1910, 2010, 2160, 2390
	MSB	6	ACRU, ACSA, BEPO, BEPA, POTR, QURU	5	0.932 (±0.023)	0.948 (±0.075)	0.989 (±0.015)	0.964 (±0.049)	0.950 (±0.950)	560, 720, 1440, 1900, 2020, 2160, 2390
	SBL	6	ACRU, ACSA, BEPA, POTR, POGR, FAGR	5	0.956 (±0.026)	0.966 (±0.054)	0.993 (±0.012)	0.964 (±0.058)	0.964 (±0.022)	570, 710, 1460, 2020, 2160, 2380
	Across periods	4	ACRU, ACSA, BEPO, POTR	10	0.986 (±0.007)	0.990 (±0.013)	0.996 (±0.005)	0.990 (±0.013)	0.990 (±0.005)	560, 720, 740, 1440, 1920, 2020, 2150, 2390
Absorptance	Across sites	9	ACSI, ACRU, ACSA, BEPO, BEPA, POTR, POGR, FAGR, QURU	12	0.902 (±0.009)	0.833 (±0.186)	0.991 (±0.010)	0.933 (±0.058)	0.925 (±0.007)	560, 720, 1430, 1890, 2030, 2160, 2320, 2390
	Across sites	3	ACRU, BEPO, POTR	6	0.990 (±0.005)	0.992 (±0.008)	0.997 (±0.003)	0.995 (±0.006)	0.994 (±0.003)	560, 720, 1440, 1890, 2020, 2150, 2390
	MBP	3	ACRU, BEPO, POTR	5	0.984 (±0.013)	0.990 (±0.019)	0.995 (±0.009)	0.990 (±0.018)	0.991 (±0.007)	570, 720, 1440, 1900, 2030, 2125, 2390
	IB	2	ACSI, POTR	3	0.970 (±0.023)	0.984 (±0.028)	0.986 (±0.024)	0.986 (±0.024)	0.992 (±0.007)	560, 730, 1460, 1900, 2030, 2165, 2320, 2390

Oka	7	ACSI, ACRU, BEPO, POTR, POGR, FAGR, QURU	9	0.960 (±0.019)	0.969 (±0.055)	0.994 (±0.011)	0.966 (±0.059)	0.966 (±0.016)	560, 720, 1430, 1900, 2020, 2180, 2390
MSB	6	ACRU, ACSA, BEPO, BEPA, POTR, QURU	8	0.981 (±0.011)	0.975 (±0.044)	0.997 (±0.004)	0.981 (±0.040)	0.986 (±0.008)	570, 720, 1430, 1900, 2030, 2160, 2320, 2390
SBL	6	ACRU, ACSA, BEPA, POTR, POGR, FAGR	11	0.983 (±0.017)	0.987 (±0.033)	0.997 (±0.007)	0.986 (±0.035)	0.986 (±0.015)	560, 720, 1440, 1890, 2030, 2170, 2310, 2390
Across periods	4	ACRU, ACSA, BEPO, POTR	9	0.967 (±0.012)	0.972 (±0.027)	0.992 (±0.007)	0.972 (±0.027)	0.976 (±0.009)	560, 720, 1490, 1900, 2040, 2160, 2390

Tableau 9. – Summary statistics of PLS-DA models for species differentiation. Species code are as follow : ACSI : silver maple, ACRU : red maple, ACSA : sugar maple, BEPO : grey birch, BEPA : paper birch, POTR : trembling aspen, POGR : large-toothed aspen, FAGR : American beech, QURU : northern red oak. Important bands contributing most to the models were determined by the absolute loadings per wavelength.

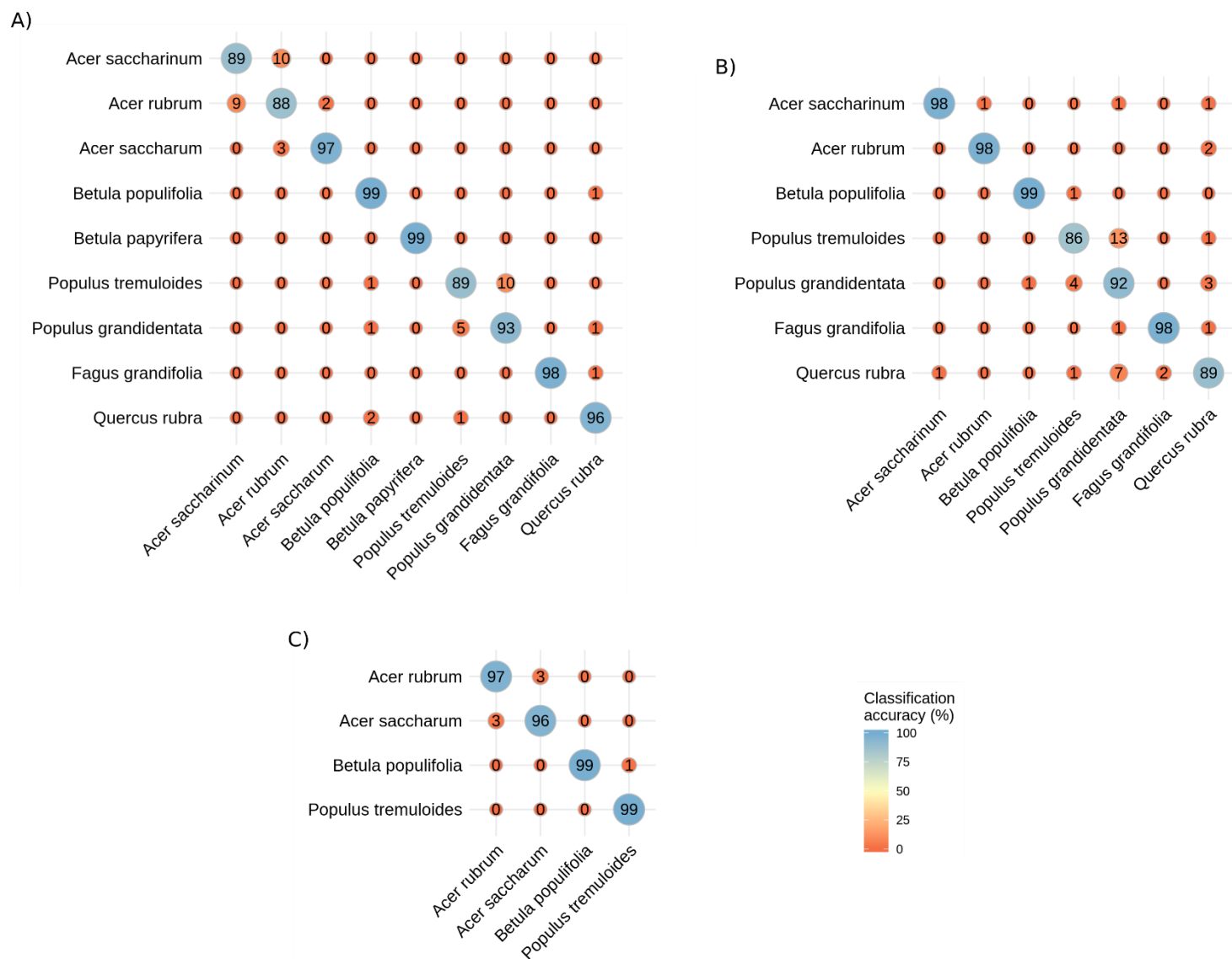


Figure 8. – PLS-DA species differentiation : A) across sites B) at Oka C) across periods. The numbers on the diagonal show correctly classified spectra percentage, while the numbers off-diagonal indicate misclassified spectra percentage.

less precise, while transmittance-based models were intermediate; but overall, these classification models behaved similarly.

The most relevant spectral regions for species, subsites, and period differentiation were the visible, red-edge, and SWIR. Other than the red-edge, the NIR had little significance for classification models. More specifically, the regions encompassed between 560-570 nm, 710-730 nm, and 1890-1920 nm always presented high absolute loadings per wavelength (Tables 9, 18 and 19; Fig. 24). Other spectral regions of importance were the 1420-1450 nm region, especially for species differentiation across sites, or the 1460-1490 nm region; the 2000-2075 nm region, particularly at 2020-2030 nm for species discrimination across sites; the 2150-2180 nm region for species and sites classification, and the 2130-2210 nm region for period differentiation; the 2290-2340 nm region; and the 2350-2390 nm region, especially between 2370-2390 nm for species and sites discrimination.

### **Transferability of species classification models**

Confusion among species often occurred among congeners when they were included in the data on which we tested the transferability of models. However, the presence or absence of congeners in the testing data did not affect classification metrics negatively or positively.

The model based on all species' spectra sampled across sites distinguished species with very high accuracy when applied to any sampling site ( $\kappa \geq 0.864$ , Table 10), and detailed species differentiation was usually excellent (e.g., Fig. 9). Models built from specific site spectral data classified species from every sampling site adequately ( $\kappa = [0.785; 0.977]$ , Table 10) according to Thomlinson et al. (1999). However, applying a site-specific model on another site's spectral data yielded inconsistent results ( $\kappa = [0.599; 0.976]$ ) especially when looking at detailed classification results (e.g., Fig. 9). The similarity between the models' site and the site from which the spectral data to classify was collected, as well as the range of environmental variation encompassed by the data used to build the models, seemed important for accuracy. For example, the models built on spectral data from the SBL, the site with the most different climatic conditions, were the least transferable. Also, the MSB site included a broad range of environmental conditions and models

based on spectral data from this site transferred reasonably well. Overall, reflectance-based site-specific models classified species' spectra from other sites better than transmittance- or absorptance-based models.

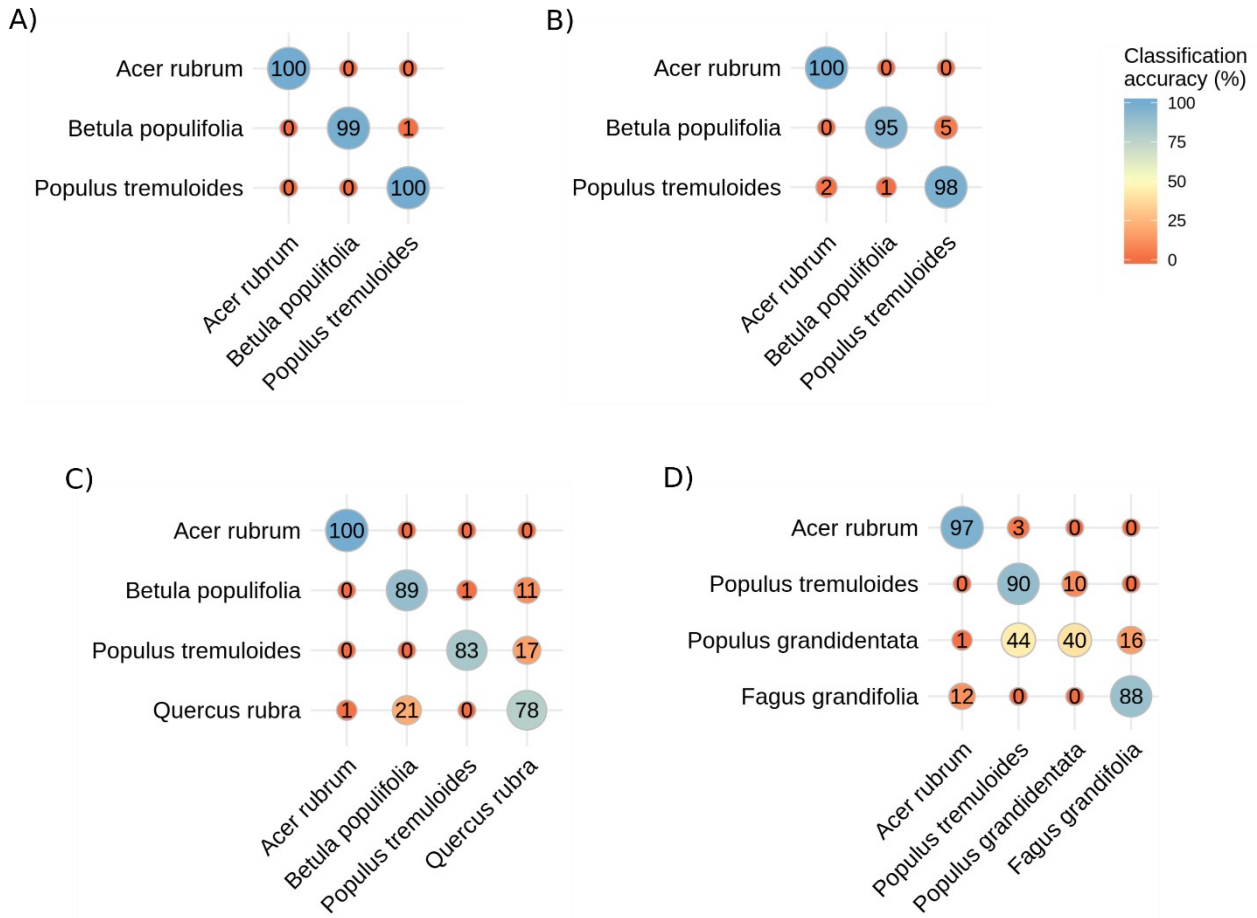


Figure 9. – PLS-DA species differentiation model : A) across sites applied to Oka B) from MSB applied to all other sites C) from MSB applied to Oka D) from SBL applied to Oka. The numbers on the diagonal show correctly classified spectra percentage, while the numbers off-diagonal indicate misclassified spectra percentage.

The model built from all species' spectra across the growing season distinguished species with excellent accuracy when applied to any sampling period ( $\kappa \geq 0.939$ , Table 11). Detailed species differentiation was also excellent (e.g., Fig. 10). However, the transferability of models based on spectral data collected at specific periods was strongly context-dependent ( $\kappa = [-0.001; 0.965]$ , Table 11). In general, period-specific models classified species spectra with higher accuracy when applied to data collected closer in time to the data used to build the model

Model	Applied to	N° of species	Species	N° of comp.	Kappa (±SD)	Sensitivity (±SD)	Specificity (±SD)	Precision (±SD)	Accuracy (±SD)
	<i>Internal validation</i>	3	ACRU, BEPO, POTR	5	0.980 (±0.008)	0.987 (±0.011)	0.993 (±0.006)	0.990 (±0.010)	0.988 (±0.004)
	MBP				0.986 (±0.005)	0.990 (±0.009)	0.996 (±0.004)	0.991 (±0.008)	0.991 (±0.003)
	Oka				0.995 (±0.006)	0.997 (±0.008)	0.998 (±0.004)	0.997 (±0.008)	0.997 (±0.004)
	MSB				0.995 (±0.005)	0.998 (±0.005)	0.998 (±0.003)	0.997 (±0.006)	0.997 (±0.003)
Across sites	<i>Internal validation</i>	3	ACRU, BEPO, POTR	4	0.925 (±0.013)	0.957 (±0.041)	0.976 (±0.019)	0.966 (±0.027)	0.955 (±0.008)
	MBP				0.950 (±0.005)	0.970 (±0.022)	0.982 (±0.016)	0.966 (±0.032)	0.967 (±0.003)
	Oka				0.864 (±0.015)	0.909 (±0.064)	0.955 (±0.032)	0.909 (±0.067)	0.910 (±0.010)
	MSB				0.952 (±0.008)	0.974 (±0.023)	0.983 (±0.016)	0.974 (±0.024)	0.969 (±0.005)
	<i>Internal validation</i>	3	ACRU, BEPO, POTR	6	0.990 (±0.005)	0.992 (±0.008)	0.997 (±0.003)	0.995 (±0.006)	0.994 (±0.003)
	MBP				0.995 (±0.004)	0.997 (±0.005)	0.999 (±0.002)	0.997 (±0.005)	0.997 (±0.002)
	Oka				0.997 (±0.004)	0.998 (±0.005)	0.999 (±0.003)	0.998 (±0.005)	0.998 (±0.003)
	MSB				0.996 (±0.002)	0.996 (±0.007)	0.999 (±0.002)	0.998 (±0.004)	0.998 (±0.002)
MBP	<i>Internal validation</i>	3	ACRU, BEPO, POTR	4	0.988 (±0.013)	0.990 (±0.022)	0.997 (±0.007)	0.992 (±0.016)	0.993 (±0.007)
	Across sites				0.925 (±0.008)	0.960 (±0.034)	0.973 (±0.030)	0.944 (±0.056)	0.952 (±0.005)

					0.841 (±0.033)	0.903 (±0.084)	0.947 (±0.051)	0.894 (±0.043)	0.894 (±0.022)
					0.871 (±0.009)	0.940 (±0.068)	0.955 (±0.055)	0.870 (±0.177)	0.919 (±0.005)
					<i>0.962</i> (±0.018)	<i>0.969</i> (±0.049)	<i>0.990</i> (±0.014)	<i>0.986</i> (±0.019)	<i>0.979</i> (±0.010)
					0.840 (±0.022)	0.905 (±0.079)	0.946 (±0.043)	0.905 (±0.058)	0.895 (±0.014)
Transmittance		3	ACRU, BEPO, POTR	4	0.706 (±0.026)	0.808 (±0.128)	0.902 (±0.068)	0.804 (±0.117)	0.804 (±0.017)
					0.851 (±0.049)	0.927 (±0.074)	0.947 (±0.059)	0.916 (±0.086)	0.905 (±0.031)
					<i>0.984</i> (±0.013)	<i>0.990</i> (±0.019)	<i>0.995</i> (±0.009)	<i>0.990</i> (±0.018)	<i>0.991</i> (±0.007)
					0.977 (±0.004)	0.987 (±0.011)	0.992 (±0.009)	0.983 (±0.015)	0.985 (±0.003)
Absorptance		3	ACRU, BEPO, POTR	5	0.963 (±0.013)	0.977 (±0.028)	0.988 (±0.016)	0.975 (±0.027)	0.975 (±0.009)
					0.976 (±0.008)	0.988 (±0.016)	0.992 (±0.011)	0.978 (±0.028)	0.985 (±0.005)
					<i>1.000</i> (±0.000)	<i>1.000</i> (±0.000)	<i>1.000</i> (±0.000)	<i>1.000</i> (±0.000)	<i>1.000</i> (±0.000)
					0.963 (±0.006)	0.975 (±0.011)	0.988 (±0.004)	0.977 (±0.011)	0.976 (±0.004)
Oka	Reflectance				0.952 (±0.010)	0.965 (±0.026)	0.985 (±0.011)	0.970 (±0.014)	0.968 (±0.007)
					<i>0.987</i> (±0.016)	<i>0.991</i> (±0.025)	<i>0.997</i> (±0.009)	<i>0.990</i> (±0.027)	<i>0.990</i> (±0.012)
		4	ACRU, BEPO, POTR, QURU	6	0.806 (±0.027)	0.869 (±0.183)	0.955 (±0.059)	0.862 (±0.096)	0.857 (±0.020)

Transmittance	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, POTR, POGR, FAGR	8	0.953	0.968	0.988	0.965	0.965
	SBL				(±0.032)	(±0.055)	(±0.021)	(±0.066)	(±0.024)
	<i>Internal validation</i>	3	ACRU, BEPO, POTR	6	0.991	0.995	0.997	0.994	0.994
	Across sites				(±0.018)	(±0.019)	(±0.010)	(±0.020)	(±0.012)
	MBP				0.785	0.880	0.924	0.863	0.861
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, BEPO, POTR, QURU	9	(±0.023)	(±0.086)	(±0.072)	(±0.121)	(±0.014)
	MSB				0.758	0.849	0.920	0.852	0.840
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, POTR, POGR, FAGR	7	(±0.028)	(±0.128)	(±0.064)	(±0.092)	(±0.019)
	SBL				0.966	0.976	0.991	0.974	0.974
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, BEPO, POTR, QURU	9	(±0.027)	(±0.042)	(±0.015)	(±0.045)	(±0.020)
	MSB				0.730	0.842	0.932	0.838	0.802
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, POTR, POGR, FAGR	7	(±0.039)	(±0.156)	(±0.075)	(±0.195)	(±0.029)
SBL	0.961				0.973	0.990	0.971	0.971	
<i>Internal validation</i>	4	ACRU, BEPO, POTR, QURU	9	(±0.029)	(±0.050)	(±0.019)	(±0.055)	(±0.022)	
SBL				0.849	0.898	0.962	0.887	0.887	
Absorptance	<i>Internal validation</i>	3	ACRU, BEPO, POTR	6	(±0.023)	(±0.094)	(±0.040)	(±0.122)	(±0.017)
	Across sites				0.991	0.995	0.997	0.994	0.994
	MBP				(±0.018)	(±0.019)	(±0.010)	(±0.020)	(±0.012)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, BEPO, POTR, QURU	9	0.785	0.880	0.924	0.863	0.861
	MSB				(±0.023)	(±0.086)	(±0.072)	(±0.121)	(±0.014)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, POTR, POGR, FAGR	7	0.758	0.849	0.920	0.852	0.840
	SBL				(±0.028)	(±0.128)	(±0.064)	(±0.092)	(±0.019)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, BEPO, POTR, QURU	9	0.966	0.976	0.991	0.974	0.974
	MSB				(±0.027)	(±0.042)	(±0.015)	(±0.045)	(±0.020)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, POTR, POGR, FAGR	7	0.730	0.842	0.932	0.838	0.802
SBL	(±0.039)				(±0.156)	(±0.075)	(±0.195)	(±0.029)	
<i>Internal validation</i>	4	ACRU, POTR, POGR, FAGR	7	0.961	0.973	0.990	0.971	0.971	
SBL				(±0.029)	(±0.050)	(±0.019)	(±0.055)	(±0.022)	



	SBL				0.849 (±0.023)	0.898 (±0.094)	0.962 (±0.040)	0.887 (±0.122)	0.887 (±0.017)
	<i>Internal validation</i>				0.986 (±0.014)	0.979 (±0.040)	0.996 (±0.006)	0.993 (±0.016)	0.992 (±0.008)
	Across sites	3	ACRU, BEPO, POTR	5	0.960 (±0.020)	0.976 (±0.019)	0.986 (±0.014)	0.975 (±0.027)	0.974 (±0.013)
	MBP				0.954 (±0.018)	0.967 (±0.032)	0.986 (±0.013)	0.972 (±0.025)	0.970 (±0.012)
Reflectance	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, BEPO, POTR, QURU	7	0.980 (±0.017)	0.970 (±0.062)	0.996 (±0.007)	0.986 (±0.028)	0.987 (±0.011)
	Oka				0.830 (±0.044)	0.884 (±0.122)	0.958 (±0.048)	0.873 (±0.109)	0.873 (±0.033)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, ACSA, BEPA, POTR	7	0.966 (±0.023)	0.969 (±0.056)	0.994 (±0.011)	0.989 (±0.023)	0.981 (±0.013)
	SBL				0.809 (±0.016)	0.882 (±0.096)	0.952 (±0.045)	0.857 (±0.207)	0.857 (±0.012)
MSB	<i>Internal validation</i>				0.915 (±0.029)	0.957 (±0.038)	0.971 (±0.028)	0.964 (±0.038)	0.951 (±0.017)
	Across sites	3	ACRU, BEPO, POTR	4	0.888 (±0.015)	0.934 (±0.043)	0.961 (±0.030)	0.927 (±0.037)	0.927 (±0.010)
	MBP				0.873 (±0.024)	0.921 (±0.062)	0.957 (±0.032)	0.916 (±0.030)	0.917 (±0.016)
Transmittance	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, BEPO, POTR, QURU	7	0.911 (±0.032)	0.946 (±0.062)	0.977 (±0.027)	0.957 (±0.049)	0.943 (±0.021)
	Oka				0.704 (±0.042)	0.806 (±0.171)	0.926 (±0.075)	0.778 (±0.204)	0.778 (±0.032)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, ACSA, BEPA, POTR	6	0.962 (±0.027)	0.968 (±0.063)	0.993 (±0.014)	0.986 (±0.028)	0.978 (±0.016)
	SBL				0.681 (±0.040)	0.817 (±0.145)	0.920 (±0.081)	0.761 (±0.287)	0.761 (±0.030)
Absorptance	<i>Internal validation</i>	3	ACRU, BEPO, POTR	4	0.991 (±0.010)	0.990 (±0.026)	0.997 (±0.006)	0.996 (±0.009)	0.995 (±0.006)

	Across sites			0.909 (±0.015)	0.938 (±0.048)	0.970 (±0.020)	0.946 (±0.034)	0.940 (±0.010)	
	MBP			0.886 (±0.019)	0.918 (±0.054)	0.964 (±0.022)	0.921 (±0.063)	0.925 (±0.013)	
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, BEPO, POTR, QURU	7	0.979 (±0.013)	0.967 (±0.064)	0.996 (±0.007)	0.989 (±0.022)	0.986 (±0.008)
	Oka				0.824 (±0.031)	0.879 (±0.112)	0.956 (±0.048)	0.868 (±0.146)	0.868 (±0.023)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, ACSA, BEPA, POTR	6	0.939 (±0.029)	0.943 (±0.087)	0.990 (±0.017)	0.978 (±0.032)	0.965 (±0.017)
	SBL				0.654 (±0.016)	0.736 (±0.183)	0.913 (±0.058)	0.742 (±0.211)	0.741 (±0.012)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, POTR, POGR, FAGR	5	0.976 (±0.021)	0.983 (±0.031)	0.994 (±0.011)	0.982 (±0.032)	0.982 (±0.016)
	Oka				0.714 (±0.013)	0.797 (±0.090)	0.929 (±0.051)	0.786 (±0.228)	0.786 (±0.009)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, ACSA, BEPA, POTR	4	0.983 (±0.021)	0.988 (±0.030)	0.996 (±0.011)	0.987 (±0.031)	0.987 (±0.016)
	MSB				0.762 (±0.026)	0.852 (±0.106)	0.939 (±0.053)	0.805 (±0.110)	0.831 (±0.018)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, POTR, POGR, FAGR	6	0.996 (±0.009)	0.997 (±0.014)	0.999 (±0.005)	0.997 (±0.015)	0.997 (±0.007)
	Oka				0.734 (±0.024)	0.803 (±0.105)	0.933 (±0.038)	0.800 (±0.100)	0.800 (±0.018)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, ACSA, BEPA, POTR	4	0.963 (±0.027)	0.974 (±0.040)	0.991 (±0.014)	0.972 (±0.053)	0.972 (±0.020)
	MSB				0.829 (±0.020)	0.872 (±0.132)	0.961 (±0.042)	0.896 (±0.083)	0.874 (±0.015)
	<i>Internal validation</i>	4	ACRU, POTR, POGR, FAGR	7	0.994 (±0.012)	0.996 (±0.018)	0.998 (±0.006)	0.995 (±0.018)	0.995 (±0.009)
	Oka				0.706 (±0.027)	0.786 (±0.166)	0.927 (±0.060)	0.780 (±0.155)	0.780 (±0.020)

<i>Internal validation</i>	4	ACRU, ACSA, BEPA, POTR	9	0.956 (±0.032)	0.970 (±0.051)	0.989 (±0.019)	0.967 (±0.054)	0.967 (±0.024)
MSB				0.599 (±0.057)	0.738 (±0.205)	0.902 (±0.087)	0.747 (±0.178)	0.698 (±0.045)

Tableau 10. – Summary statistics of PLS-DA species differentiation models across sites and at given sites applied to other sites. Species code are as follow : ACSI : silver maple, ACRU : red maple, ACSA : sugar maple, BEPO : grey birch, BEPA : paper birch, POTR : trembling aspen, POGR : large-toothed aspen, FAGR : American beech, QURU : northern red oak.

Model	Applied to	N° of comp.	Kappa (±SD)	Sensitivity (±SD)	Specificity (±SD)	Precision (±SD)	Accuracy (±SD)
Across periods	<i>Internal validation</i>		0.977 (±0.010)	0.980 (±0.023)	0.995 (±0.005)	0.980 (±0.023)	0.983 (±0.007)
	Early June		0.971 (±0.009)	0.979 (±0.027)	0.993 (±0.010)	0.979 (±0.031)	0.978 (±0.007)
	Late June		0.970 (±0.007)	0.978 (±0.025)	0.992 (±0.009)	0.978 (±0.026)	0.977 (±0.005)
	Reflectance July	9	0.986 (±0.005)	0.990 (±0.016)	0.997 (±0.005)	0.990 (±0.016)	0.990 (±0.004)
	August		0.998 (±0.005)	0.998 (±0.007)	0.999 (±0.003)	0.998 (±0.008)	0.998 (±0.004)
	Early September		0.979 (±0.008)	0.985 (±0.027)	0.995 (±0.010)	0.985 (±0.027)	0.984 (±0.006)
	Late September		0.996 (±0.007)	0.997 (±0.010)	0.999 (±0.004)	0.997 (±0.011)	0.997 (±0.005)
	<i>Internal validation</i>		0.986 (±0.007)	0.990 (±0.013)	0.996 (±0.005)	0.990 (±0.013)	0.990 (±0.005)
	Transmittance Early June	10	0.978 (±0.004)	0.984 (±0.016)	0.995 (±0.006)	0.984 (±0.017)	0.984 (±0.003)
	Late June		0.999 (±0.003)	0.999 (±0.005)	1.000 (±0.002)	0.999 (±0.005)	0.999 (±0.003)
July		0.988 (±0.009)	0.992 (±0.018)	0.997 (±0.007)	0.991 (±0.020)	0.991 (±0.007)	

	August		1.000 ( $\pm 0.002$ )	1.000 ( $\pm 0.002$ )	1.000 ( $\pm 0.001$ )	1.000 ( $\pm 0.002$ )	1.000 ( $\pm 0.001$ )
	Early September		0.972 ( $\pm 0.009$ )	0.979 ( $\pm 0.026$ )	0.993 ( $\pm 0.009$ )	0.979 ( $\pm 0.026$ )	0.979 ( $\pm 0.006$ )
	Late September		1.000 ( $\pm 0.003$ )	1.000 ( $\pm 0.004$ )	1.000 ( $\pm 0.002$ )	1.000 ( $\pm 0.005$ )	1.000 ( $\pm 0.002$ )
	<i>Internal validation</i>		0.967 ( $\pm 0.012$ )	0.972 ( $\pm 0.027$ )	0.992 ( $\pm 0.007$ )	0.972 ( $\pm 0.027$ )	0.976 ( $\pm 0.009$ )
	Early June		0.948 ( $\pm 0.044$ )	0.965 ( $\pm 0.055$ )	0.987 ( $\pm 0.026$ )	0.961 ( $\pm 0.081$ )	0.961 ( $\pm 0.033$ )
	Late June		0.967 ( $\pm 0.020$ )	0.977 ( $\pm 0.034$ )	0.992 ( $\pm 0.013$ )	0.975 ( $\pm 0.045$ )	0.975 ( $\pm 0.015$ )
Absorptance	July	9	0.952 ( $\pm 0.024$ )	0.967 ( $\pm 0.049$ )	0.988 ( $\pm 0.018$ )	0.965 ( $\pm 0.053$ )	0.964 ( $\pm 0.018$ )
	August		0.965 ( $\pm 0.022$ )	0.975 ( $\pm 0.036$ )	0.991 ( $\pm 0.013$ )	0.974 ( $\pm 0.047$ )	0.974 ( $\pm 0.016$ )
	Early September		0.958 ( $\pm 0.018$ )	0.972 ( $\pm 0.046$ )	0.990 ( $\pm 0.018$ )	0.969 ( $\pm 0.050$ )	0.969 ( $\pm 0.013$ )
	Late September		0.939 ( $\pm 0.023$ )	0.956 ( $\pm 0.038$ )	0.985 ( $\pm 0.014$ )	0.955 ( $\pm 0.045$ )	0.954 ( $\pm 0.017$ )
	<i>Internal validation</i>		0.977 ( $\pm 0.036$ )	0.985 ( $\pm 0.045$ )	0.994 ( $\pm 0.018$ )	0.983 ( $\pm 0.049$ )	0.983 ( $\pm 0.027$ )
	Late June		0.754 ( $\pm 0.078$ )	0.831 ( $\pm 0.149$ )	0.938 ( $\pm 0.059$ )	0.817 ( $\pm 0.189$ )	0.816 ( $\pm 0.059$ )
Reflectance	July	6	0.393 ( $\pm 0.089$ )	NA	0.848 ( $\pm 0.153$ )	0.548 ( $\pm 0.354$ )	0.545 ( $\pm 0.067$ )
	August		0.455 ( $\pm 0.074$ )	NA	0.863 ( $\pm 0.134$ )	0.595 ( $\pm 0.372$ )	0.592 ( $\pm 0.055$ )
	Early September		0.477 ( $\pm 0.088$ )	NA	0.869 ( $\pm 0.133$ )	0.611 ( $\pm 0.357$ )	0.608 ( $\pm 0.066$ )
	Late September		0.484 ( $\pm 0.055$ )	0.696 ( $\pm 0.223$ )	0.871 ( $\pm 0.136$ )	0.615 ( $\pm 0.277$ )	0.613 ( $\pm 0.042$ )
Early June	<i>Internal validation</i>		0.929 ( $\pm 0.059$ )	0.954 ( $\pm 0.076$ )	0.982 ( $\pm 0.031$ )	0.946 ( $\pm 0.090$ )	0.946 ( $\pm 0.044$ )
	Late June		0.754 ( $\pm 0.042$ )	0.856 ( $\pm 0.139$ )	0.938 ( $\pm 0.074$ )	0.815 ( $\pm 0.123$ )	0.816 ( $\pm 0.031$ )
Transmittance	July	4	0.813 ( $\pm 0.031$ )	0.875 ( $\pm 0.104$ )	0.953 ( $\pm 0.047$ )	0.860 ( $\pm 0.092$ )	0.860 ( $\pm 0.023$ )
	August		0.625 ( $\pm 0.044$ )	0.778 ( $\pm 0.171$ )	0.906 ( $\pm 0.102$ )	0.719 ( $\pm 0.170$ )	0.719 ( $\pm 0.033$ )
	Early September		0.437 ( $\pm 0.078$ )	0.636 ( $\pm 0.186$ )	0.859 ( $\pm 0.129$ )	0.576 ( $\pm 0.327$ )	0.578 ( $\pm 0.059$ )
	Late September		0.330 ( $\pm 0.054$ )	0.576 ( $\pm 0.230$ )	0.832 ( $\pm 0.201$ )	0.495 ( $\pm 0.297$ )	0.498 ( $\pm 0.041$ )
Absorptance	<i>Internal validation</i>	6	0.965 ( $\pm 0.034$ )	0.977 ( $\pm 0.054$ )	0.991 ( $\pm 0.021$ )	0.974 ( $\pm 0.059$ )	0.974 ( $\pm 0.026$ )

	Late June		0.036 (±0.086)	0.405 (±0.405)	0.759 (±0.236)	0.281 (±0.281)	0.278 (±0.065)
	July		0.309 (±0.141)	0.538 (±0.363)	0.827 (±0.164)	0.485 (±0.345)	0.482 (±0.106)
	August		0.474 (±0.149)	NA	0.868 (±0.143)	0.609 (±0.350)	0.606 (±0.112)
	Early September		0.401 (±0.073)	NA	0.850 (±0.120)	0.554 (±0.404)	0.551 (±0.055)
	Late September		0.276 (±0.062)	0.472 (±0.294)	0.819 (±0.109)	0.459 (±0.274)	0.457 (±0.046)
	<i>Internal validation</i>		<i>0.965 (±0.039)</i>	<i>0.977 (±0.054)</i>	<i>0.991 (±0.021)</i>	<i>0.974 (±0.066)</i>	<i>0.974 (±0.030)</i>
	Early June		0.780 (±0.037)	0.853 (±0.119)	0.945 (±0.050)	0.835 (±0.136)	0.835 (±0.028)
	July	5	0.489 (±0.053)	0.769 (±0.221)	0.872 (±0.187)	0.615 (±0.272)	0.617 (±0.040)
	August		0.664 (±0.054)	0.850 (±0.196)	0.916 (±0.132)	0.748 (±0.144)	0.748 (±0.040)
	Early September		0.820 (±0.030)	0.884 (±0.118)	0.955 (±0.050)	0.865 (±0.080)	0.865 (±0.023)
	Late September		0.687 (±0.057)	0.781 (±0.085)	0.922 (±0.052)	0.765 (±0.166)	0.766 (±0.043)
	<i>Internal validation</i>		<i>0.988 (±0.023)</i>	<i>0.992 (±0.032)</i>	<i>0.997 (±0.013)</i>	<i>0.991 (±0.035)</i>	<i>0.991 (±0.017)</i>
	Early June		0.738 (±0.046)	0.816 (±0.117)	0.935 (±0.048)	0.804 (±0.172)	0.804 (±0.034)
Late June	July	4	0.436 (±0.063)	0.766 (±0.238)	0.859 (±0.219)	0.577 (±0.283)	0.578 (±0.047)
	August		0.404 (±0.039)	0.657 (±0.183)	0.851 (±0.159)	0.551 (±0.309)	0.554 (±0.029)
	Early September		0.861 (±0.022)	0.902 (±0.070)	0.965 (±0.028)	0.895 (±0.085)	0.896 (±0.016)
	Late September		0.551 (±0.062)	0.715 (±0.171)	0.888 (±0.108)	0.660 (±0.301)	0.664 (±0.046)
	<i>Internal validation</i>		<i>0.971 (±0.036)</i>	<i>0.981 (±0.049)</i>	<i>0.993 (±0.019)</i>	<i>0.979 (±0.053)</i>	<i>0.979 (±0.027)</i>
	Early June		0.496 (±0.053)	0.641 (±0.231)	0.874 (±0.090)	0.625 (±0.243)	0.622 (±0.040)
	July	5	0.257 (±0.047)	NA	0.814 (±0.291)	0.446 (±0.361)	0.444 (±0.035)
	August		0.403 (±0.054)	0.660 (±0.329)	0.850 (±0.203)	0.556 (±0.313)	0.552 (±0.041)
	Early September		0.606 (±0.028)	0.749 (±0.245)	0.901 (±0.138)	0.707 (±0.338)	0.705 (±0.021)

		Late September	0.503 (±0.042)	NA	0.876 (±0.142)	0.628 (±0.377)	0.628 (±0.031)
		<i>Internal validation</i>	<i>0.965 (±0.037)</i>	<i>0.976 (±0.054)</i>	<i>0.991 (±0.020)</i>	<i>0.974 (±0.057)</i>	<i>0.974 (±0.028)</i>
	Reflectance	Early June	0.857 (±0.039)	0.912 (±0.108)	0.964 (±0.051)	0.893 (±0.102)	0.892 (±0.029)
		Late June	0.852 (±0.026)	0.891 (±0.070)	0.963 (±0.026)	0.890 (±0.109)	0.889 (±0.019)
		August	0.965 (±0.018)	0.975 (±0.034)	0.991 (±0.013)	0.974 (±0.032)	0.974 (±0.013)
		Early September	0.840 (±0.043)	0.895 (±0.093)	0.960 (±0.040)	0.880 (±0.078)	0.880 (±0.032)
		Late September	0.807 (±0.032)	0.860 (±0.071)	0.952 (±0.029)	0.855 (±0.098)	0.855 (±0.024)
		<i>Internal validation</i>	<i>0.954 (±0.045)</i>	<i>0.970 (±0.061)</i>	<i>0.989 (±0.024)</i>	<i>0.966 (±0.073)</i>	<i>0.966 (±0.034)</i>
July	Transmittance	Early June	0.794 (±0.054)	0.851 (±0.080)	0.949 (±0.032)	0.847 (±0.100)	0.846 (±0.040)
		Late June	0.861 (±0.051)	0.903 (±0.087)	0.965 (±0.034)	0.896 (±0.106)	0.895 (±0.038)
		August	0.915 (±0.023)	0.944 (±0.059)	0.979 (±0.023)	0.937 (±0.076)	0.936 (±0.017)
		Early September	0.785 (±0.038)	0.875 (±0.124)	0.946 (±0.060)	0.836 (±0.181)	0.839 (±0.029)
		Late September	0.683 (±0.062)	NA	0.921 (±0.085)	0.759 (±0.233)	0.763 (±0.046)
		<i>Internal validation</i>	<i>0.917 (±0.058)</i>	<i>0.945 (±0.091)</i>	<i>0.979 (±0.035)</i>	<i>0.938 (±0.105)</i>	<i>0.938 (±0.044)</i>
		Early June	0.641 (±0.040)	NA	0.910 (±0.107)	0.733 (±0.378)	0.731 (±0.030)
	Absorptance	Late June	0.723 (±0.037)	0.793 (±0.175)	0.930 (±0.063)	0.794 (±0.210)	0.792 (±0.028)
		August	0.875 (±0.031)	0.917 (±0.084)	0.969 (±0.036)	0.907 (±0.106)	0.906 (±0.023)
		Early September	0.615 (±0.078)	0.759 (±0.169)	0.904 (±0.105)	0.713 (±0.228)	0.711 (±0.058)
		Late September	0.332 (±0.151)	0.496 (±0.251)	0.833 (±0.134)	0.499 (±0.324)	0.499 (±0.113)
August	Reflectance	<i>Internal validation</i>	<i>0.957 (±0.040)</i>	<i>0.972 (±0.057)</i>	<i>0.989 (±0.023)</i>	<i>0.968 (±0.063)</i>	<i>0.968 (±0.030)</i>
		Early June	0.752 (±0.023)	0.873 (±0.164)	0.938 (±0.092)	0.816 (±0.203)	0.814 (±0.017)
		Late June	0.810 (±0.014)	0.859 (±0.078)	0.952 (±0.029)	0.859 (±0.129)	0.858 (±0.011)
		July	0.948 (±0.013)	0.962 (±0.029)	0.987 (±0.010)	0.961 (±0.030)	0.961 (±0.009)

	Early September		0.906 (±0.014)	0.937 (±0.079)	0.976 (±0.032)	0.930 (±0.063)	0.929 (±0.011)
	Late September		0.885 (±0.024)	0.917 (±0.043)	0.971 (±0.017)	0.914 (±0.074)	0.913 (±0.018)
	<i>Internal validation</i>		<i>0.964 (±0.047)</i>	<i>0.977 (±0.059)</i>	<i>0.991 (±0.025)</i>	<i>0.973 (±0.072)</i>	<i>0.973 (±0.035)</i>
Transmittance	Early June	6	0.848 (±0.024)	0.898 (±0.076)	0.962 (±0.032)	0.886 (±0.098)	0.886 (±0.018)
	Late June		0.794 (±0.041)	0.873 (±0.111)	0.948 (±0.058)	0.847 (±0.151)	0.846 (±0.031)
	July		0.841 (±0.019)	0.905 (±0.100)	0.960 (±0.046)	0.881 (±0.141)	0.881 (±0.015)
	Early September		0.794 (±0.033)	0.876 (±0.113)	0.948 (±0.055)	0.844 (±0.143)	0.845 (±0.024)
	Late September		0.815 (±0.026)	0.874 (±0.077)	0.954 (±0.032)	0.861 (±0.128)	0.861 (±0.019)
	<i>Internal validation</i>		<i>0.971 (±0.033)</i>	<i>0.981 (±0.049)</i>	<i>0.993 (±0.020)</i>	<i>0.979 (±0.053)</i>	<i>0.979 (±0.025)</i>
Absorptance	Early June	7	0.604 (±0.061)	0.733 (±0.220)	0.901 (±0.109)	0.706 (±0.274)	0.703 (±0.045)
	Late June		0.295 (±0.050)	0.549 (±0.361)	0.823 (±0.225)	0.475 (±0.357)	0.472 (±0.037)
	July		0.810 (±0.026)	0.887 (±0.125)	0.952 (±0.062)	0.859 (±0.128)	0.858 (±0.020)
	Early September		0.272 (±0.091)	0.525 (±0.368)	0.818 (±0.250)	0.456 (±0.313)	0.455 (±0.068)
	Late September		-0.001 (±0.066)	0.364 (±0.392)	0.749 (±0.270)	0.253 (±0.238)	0.250 (±0.050)
	<i>Internal validation</i>		<i>0.977 (±0.029)</i>	<i>0.985 (±0.043)</i>	<i>0.994 (±0.017)</i>	<i>0.983 (±0.049)</i>	<i>0.983 (±0.022)</i>
Reflectance	Early June	6	0.597 (±0.045)	NA	0.899 (±0.121)	0.700 (±0.385)	0.697 (±0.034)
	Late June		0.628 (±0.042)	0.711 (±0.207)	0.907 (±0.084)	0.723 (±0.311)	0.721 (±0.032)
	July		0.766 (±0.039)	0.836 (±0.099)	0.941 (±0.041)	0.824 (±0.134)	0.824 (±0.029)
	August		0.870 (±0.024)	0.910 (±0.074)	0.967 (±0.029)	0.903 (±0.082)	0.902 (±0.018)
	Late September		0.912 (±0.023)	0.940 (±0.058)	0.978 (±0.023)	0.934 (±0.058)	0.934 (±0.017)
	<i>Internal validation</i>		<i>0.937 (±0.046)</i>	<i>0.959 (±0.069)</i>	<i>0.984 (±0.027)</i>	<i>0.953 (±0.087)</i>	<i>0.953 (±0.034)</i>
Transmittance	Early June	6	0.677 (±0.062)	0.777 (±0.120)	0.919 (±0.060)	0.759 (±0.158)	0.758 (±0.047)
	Late June		0.786 (±0.053)	0.849 (±0.077)	0.947 (±0.037)	0.841 (±0.185)	0.840 (±0.040)

	July		0.746 (±0.074)	0.857 (±0.145)	0.936 (±0.075)	0.810 (±0.215)	0.810 (±0.056)
	August		0.798 (±0.041)	0.871 (±0.110)	0.949 (±0.052)	0.849 (±0.128)	0.849 (±0.031)
	Late September		0.771 (±0.064)	0.856 (±0.119)	0.943 (±0.055)	0.829 (±0.150)	0.828 (±0.048)
	<i>Internal validation</i>		<i>0.874 (±0.081)</i>	<i>0.912 (±0.126)</i>	<i>0.969 (±0.048)</i>	<i>0.906 (±0.146)</i>	<i>0.906 (±0.061)</i>
Absorptance	Early June	3	0.560 (±0.038)	0.628 (±0.319)	0.890 (±0.110)	0.673 (±0.362)	0.670 (±0.028)
	Late June		0.713 (±0.033)	0.781 (±0.178)	0.928 (±0.060)	0.787 (±0.218)	0.785 (±0.025)
	July		0.792 (±0.043)	0.858 (±0.140)	0.948 (±0.059)	0.845 (±0.171)	0.844 (±0.032)
	August		0.909 (±0.030)	0.936 (±0.079)	0.977 (±0.029)	0.932 (±0.088)	0.932 (±0.023)
	Late September		0.797 (±0.023)	0.852 (±0.126)	0.949 (±0.046)	0.849 (±0.130)	0.848 (±0.017)
	<i>Internal validation</i>		<i>0.976 (±0.038)</i>	<i>0.985 (±0.046)</i>	<i>0.994 (±0.018)</i>	<i>0.982 (±0.061)</i>	<i>0.982 (±0.028)</i>
Reflectance	Early June	5	0.596 (±0.060)	0.852 (±0.228)	0.899 (±0.170)	0.697 (±0.328)	0.698 (±0.045)
	Late June		0.713 (±0.032)	0.815 (±0.133)	0.928 (±0.066)	0.786 (±0.272)	0.785 (±0.024)
	July		0.684 (±0.063)	0.841 (±0.179)	0.921 (±0.102)	0.761 (±0.221)	0.763 (±0.047)
	August		0.822 (±0.034)	0.898 (±0.121)	0.956 (±0.057)	0.867 (±0.117)	0.867 (±0.026)
	Early September		0.939 (±0.014)	0.955 (±0.034)	0.985 (±0.012)	0.954 (±0.047)	0.954 (±0.010)
Late September	<i>Internal validation</i>		<i>0.954 (±0.044)</i>	<i>0.970 (±0.061)</i>	<i>0.989 (±0.024)</i>	<i>0.966 (±0.071)</i>	<i>0.966 (±0.033)</i>
Transmittance	Early June	7	0.481 (±0.069)	NA	0.870 (±0.173)	0.607 (±0.359)	0.611 (±0.051)
	Late June		0.647 (±0.080)	0.781 (±0.150)	0.912 (±0.083)	0.734 (±0.159)	0.736 (±0.060)
	July		0.509 (±0.056)	NA	0.877 (±0.130)	0.628 (±0.363)	0.633 (±0.042)
	August		0.630 (±0.048)	0.765 (±0.226)	0.908 (±0.114)	0.719 (±0.304)	0.723 (±0.036)
	Early September		0.815 (±0.017)	0.905 (±0.141)	0.954 (±0.072)	0.858 (±0.223)	0.862 (±0.013)
Absorptance	<i>Internal validation</i>	3	<i>0.842 (±0.063)</i>	<i>0.894 (±0.136)</i>	<i>0.960 (±0.056)</i>	<i>0.881 (±0.165)</i>	<i>0.881 (±0.048)</i>



Early June	0.578 ( $\pm 0.037$ )	0.663 ( $\pm 0.316$ )	0.894 ( $\pm 0.122$ )	0.686 ( $\pm 0.340$ )	0.683 ( $\pm 0.028$ )
Late June	0.687 ( $\pm 0.041$ )	0.767 ( $\pm 0.198$ )	0.922 ( $\pm 0.072$ )	0.767 ( $\pm 0.234$ )	0.765 ( $\pm 0.031$ )
July	0.577 ( $\pm 0.066$ )	0.728 ( $\pm 0.187$ )	0.894 ( $\pm 0.093$ )	0.684 ( $\pm 0.162$ )	0.683 ( $\pm 0.049$ )
August	0.710 ( $\pm 0.045$ )	0.801 ( $\pm 0.171$ )	0.927 ( $\pm 0.072$ )	0.784 ( $\pm 0.183$ )	0.783 ( $\pm 0.033$ )
Early September	0.825 ( $\pm 0.041$ )	0.875 ( $\pm 0.137$ )	0.956 ( $\pm 0.053$ )	0.870 ( $\pm 0.155$ )	0.868 ( $\pm 0.031$ )

Tableau 11. – Summary statistics of PLS-DA species differentiation models across and at given periods applied to other periods. Species to differentiate are the red maple, sugar maple, grey birch and trembling aspen.

(e.g., Fig. 10). Models based on spectra collected in the middle of the growing season were the most transferable (e.g., July, August, and September). Nonetheless, no period-specific model could apply to every period, and some period-specific models were not transferable to any other periods (e.g., the model based on spectral data collected in early June). Reflectance-based period-specific models best-classified species' spectra from other periods and absorptance-based models were the least efficient.

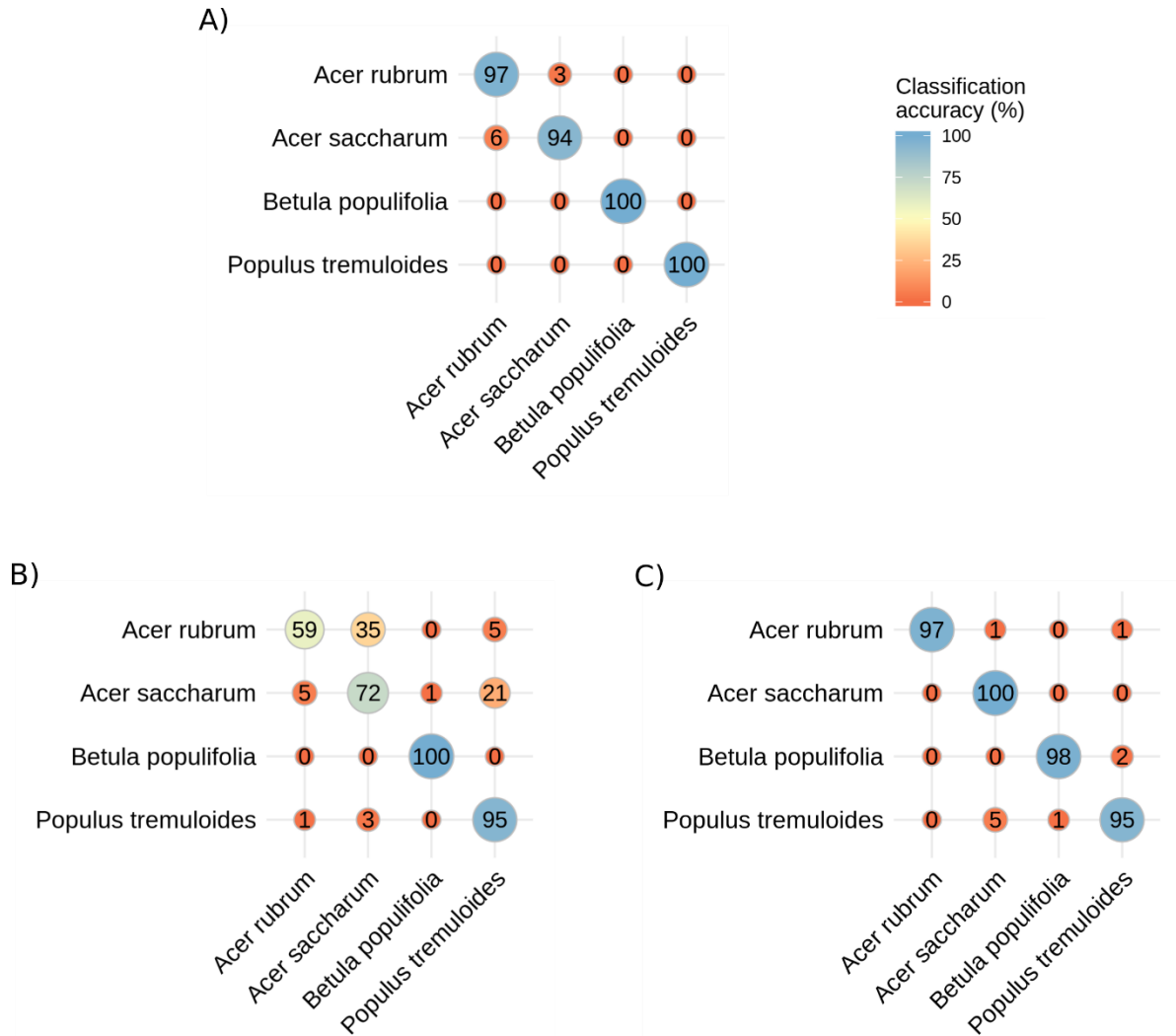


Figure 10. – PLS-DA species differentiation model : A) across all periods applied to early June B) early June applied to late June C) July applied to August. The numbers on the diagonal show correctly classified spectra percentage, while the numbers off-diagonal indicate misclassified spectra percentage.

## **Predicting traits with spectra**

Transmittance-based models were the most efficient at predicting leaf functional traits from spectra (validation  $R^2 = [0.42; 0.92]$ ), followed by absorbance (validation  $R^2 = [0.24; 0.91]$ ) and reflectance (validation  $R^2 = [0.19; 0.91]$ ; Table 12). This tendency was particularly noticeable for C fractions and mass-based pigment concentration. Overall, models predicted EWT most accurately. LMA, LDMC, N concentration, and C/N ratio were well predicted from spectra, while C-related traits (total C, NSC, hemicellulose, cellulose, and lignin) and area-based pigment contents (chlorophyll a and b and carotenoids) were moderately well predicted. Finally, models predicted mass-based pigment concentration at best moderately well (Fig. 11 and 25). Predictive models tended to underestimate high values and overestimate low ones. NMRSEP values were above 20 % for hemicellulose and lignin, between 15 and 20 % for pigments, between 10 and 15 % for cellulose, and below 10 % for every other trait predicted. Important bands for trait prediction were scattered across the spectral regions selected for each PLSR (Table 13).

## **Foliar traits intraspecific variation across sites and time**

Some leaf functional traits varied more across sampling sites and periods than others. Across sites, chlorophyll a and b were the most stable and did not fluctuate much; C/N ratio, C, N, and NSC were the most variable; and carotenoids and structural traits (EWT, LMA, LDMC, and cellulose, hemicellulose, and lignin) varied moderately with environmental conditions (Fig. 12 and 26). Both chemicals and structural traits fluctuated significantly across sampling periods; LMA, NSC, hemicellulose, and lignin were the most stable; C/N ratio and N concentration were the most variable; and EWT, LDMC, C, chlorophyll a and b, carotenoid, and cellulose varied moderately with time (Fig. 13 and 27). For every species, sampling sites differed for at least one trait and periods differed for several traits. However, there was significant trait values overlap among species, sites, and periods.

Leaf trait	Spectral range (nm)	N° of comp.	Range	Mean (±SD)		$R^2$		RMSEP		NRMSEP (%)		Bias	
				Meas.	Pred.	Cal.	Val.	Cal.	Val.	Cal.	Val.	Cal.	Val.
EWT (cm)	1200-2400	5	0.0044-0.0116	0.0084 (±0.0015)	0.0084 (±3.19E-05)	0.91 [0.91; 0.92]	0.91 [0.88; 0.93]	0.00044 [0.00043; 0.00046]	0.00046 [0.00041; 0.00052]	5.26	5.41	1.75E-20	8.58E-06
LMA (g m <sup>-2</sup> )	800-2400	12	28.71-99.76	65.72 (±12.32)	65.72 (±0.73)	0.86 [0.85; 0.87]	0.83 [0.79; 0.87]	4.59 [4.4; 4.7]	5.10 [4.4; 5.9]	6.98	7.76	5.19E-15	0.0174
LDMC (%)	800-2400	9	33.72-53.50	43.78 (±3.79)	43.78 (±0.25)	0.80 [0.79; 0.81]	0.77 [0.70; 0.82]	1.68 [1.6; 1.7]	1.83 [1.6; 2.1]	3.84	4.18	7.76E-16	0.0048
R C/N	400-2400	10	14.51-33.81	22.26 (±3.71)	22.26 (±0.28)	0.79 [0.77; 0.80]	0.75 [0.69; 0.80]	1.71 [1.6; 1.8]	1.88 [1.7; 2.1]	7.68	8.44	-1.78E-16	-0.0070
F N (%)	400-2400	10	1.38-3.47	2.23 (±0.36)	2.23 (±0.03)	0.77 [0.76; 0.78]	0.72 [0.65; 0.77]	0.17 [0.17; 0.18]	0.19 [0.17; 0.21]	7.61	8.51	5.11E-18	0.0017
L Chl a (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	169.50-904.57	434.90 (±111.81)	434.99 (±5.67)	0.67 [0.65; 0.69]	0.65 [0.56; 0.74]	64.10 [62; 67]	66.00 [56; 75]	14.74	15.18	5.38E-15	-0.4646
N Chl b (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	5	57.92-294.01	147.03 (±39.07)	147.05 (±2.09)	0.64 [0.61; 0.66]	0.62 [0.51; 0.72]	23.50 [23; 24]	23.90 [20; 27]	15.98	16.26	2.70E-15	-0.0912
E Carotenoids (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	5	35.08-184.13	89.24 (±21.66)	89.26 (±0.97)	0.60 [0.58; 0.63]	0.59 [0.48; 0.71]	13.60 [13; 14]	13.80 [12; 16]	15.24	15.46	7.84E-16	-0.1122
Cellulose (%)	900-2400	7	6.66-16.43	9.98 (±1.86)	9.97 (±0.16)	0.51 [0.49; 0.54]	0.44 [0.33; 0.55]	1.30 [1.3; 1.3]	1.4 [1.3; 1.6]	13.03	14.03	-4.79E-16	0.0221
C (%)	900-2400	11	44.59-50.86	48.40 (±1.19)	48.40 (±0.12)	0.49 [0.47; 0.52]	0.41 [0.26; 0.53]	0.84 [0.82; 0.87]	0.93 [0.8; 1]	1.74	1.92	1.14E-16	-0.0002

NSC (%)	900-2400	5	45.86-82.75	70.46 (±6.15)	70.47 (±0.39)	0.42 [0.40; 0.44]	0.39 [0.30; 0.50]	4.67 [4.5; 4.8]	4.87 [4.2; 5.5]	6.63	6.91	1.84E-16	-0.0047
Lignin (%)	900-2400	5	3.87-21.45	8.86 (±2.67)	8.85 (±0.18)	0.41 [0.39; 0.43]	0.39 [0.30; 0.49]	2.05 [2; 2.1]	2.12 [1.7; 2.5]	23.15	23.94	3.63E-17	0.0059
Chl b (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	11	0.93-4.83	2.27 (±0.58)	2.27 (±0.06)	0.45 [0.41; 0.47]	0.38 [0.28; 0.50]	0.43 [0.41; 0.45]	0.45 [0.39; 0.52]	18.94	19.82	-1.02E-16	-0.0024
Hemicellulose (%)	900-2400	4	4.69-25.84	10.37 (±3.52)	10.37 (±0.22)	0.39 [0.37; 0.43]	0.37 [0.27; 0.47]	2.73 [2.6; 2.8]	2.82 [2.4; 3.4]	26.33	27.20	-7.49E-17	-0.0217
Chl a (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	4	2.81-13.21	6.70 (±1.61)	6.71 (±0.10)	0.34 [0.31; 0.38]	0.31 [0.21; 0.44]	1.30 [1.3; 1.3]	1.33 [1.2; 1.5]	19.39	19.84	7.38E-17	-0.0020
Carotenoids (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	2	0.55-2.53	1.38 (±0.31)	1.38 (±0.01)	0.20 [0.17; 0.23]	0.19 [0.08; 0.31]	0.27 [0.27; 0.28]	0.27 [0.25; 0.3]	19.64	19.64	7.50E-18	-0.0019
EWT (cm)	1200-2400	12	0.0044-0.0116	0.0084 (±0.0015)	0.0084 (±5.52E-05)	0,93 [0,93; 0,94]	0,92 [0,90; 0,94]	0,00039 [0,00038; 0,00041]	0,00043 [0,00038; 0,00048]	4.66	5.06	-8.06E-20	-7.18E-07
LMA (g m <sup>-2</sup> )	800-2400	8	28.71-99.76	65.72 (±65.72)	65.71 (±0.57)	0,83 [0,82; 0,84]	0,81 [0,76; 0,86]	5,04 [4,8; 5,2]	5,42 [4,7; 6,2]	7.67	8.25	1.37E-15	0.0763
LDMC (%)	800-2400	8	33.72-53.50	43.78 (±3.79)	43.78 (±0.17)	0,82 [0,81; 0,83]	0,80 [0,74; 0,85]	1,59 [1,5; 1,6]	1,70 [1,5; 1,9]	3.63	3.88	4.08E-16	-0.0005
C/N	400-2400	12	14.51-33.81	22.26 (±3.71)	22.26 (±0.23)	0,81 [0,80; 0,82]	0,78 [0,72; 0,83]	1,60 [1,5; 1,6]	1,76 [1,6; 2]	7.19	7.91	-3.30E-16	-0.0088
N (%)	400-2400	12	1.38-3.47	2.23 (±0.36)	2.23 (±0.02)	0,80 [0,79; 0,81]	0,77 [0,70; 0,82]	0,16 [0,15; 0,16]	0,18 [0,16; 0,2]	7.16	8.06	1.26E-17	0.0023

T  
R  
A  
N  
S  
M  
I  
T  
T  
A  
N  
C  
E

Chl a (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	169.50-904.57	434.90 (±111.81)	435.02 (±3.50)	0,70 [0,68; 0,72]	0,69 [0,60; 0,77]	61,30 [59; 63]	62,50 [53; 72]	14.10	14.37	4.63E-16	-0.6139
Chl b (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	57.92-294.01	147.03 (±39.07)	147.06 (±1.25)	0,66 [0,64; 0,69]	0,65 [0,54; 0,73]	22,70 [22; 24]	23,00 [19; 26]	15.44	15.64	-5.08E-17	-0.1379
NSC (%)	900-2400	13	45.86-82.75	70.46 (±6.15)	70.48 (±0.60)	0,67 [0,66; 0,69]	0,61 [0,50; 0,69]	3,49 [3,4; 3,6]	3,91 [3,1; 4,5]	4.95	5.55	-3.00E-15	-0.0744
Carotenoids mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	35.08-184.13	89.24 (±21.66)	89.26 (±0.84)	0,61 [0,58; 0,63]	0,60 [0,49; 0,70]	13,50 [13; 14]	13,70 [12; 16]	15.13	15.35	-2.98E-16	-0.1341
Hemicellulose (%)	900-2400	10	4.69-25.84	10.37 (±3.52)	10.37 (±0.27)	0,59 [0,57; 0,62]	0,55 [0,44; 0,64]	2,24 [2,1; 2,3]	2,39 [2,1; 2,8]	21.61	23.05	1.70E-15	0.0020
C (%)	900-2400	12	44.59-50.86	48.40 (±1.19)	48.40 (±0.12)	0,63 [0,61; 0,65]	0,54 [0,43; 0,66]	0,72 [0,7; 0,75]	0,81 [0,71; 0,9]	1.49	1.67	3.35E-16	-0.0019
Cellulose (%)	900-2400	14	6.66-16.43	9.98 (±1.86)	9.97 (±0.23)	0,64 [0,62; 0,65]	0,54 [0,42; 0,64]	1,12 [1,1; 1,2]	1,28 [1,1; 1,4]	11.22	12.83	5.67E-15	0.0306
Chl a (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	14	2.81-13.21	6.70 (±1.61)	6.71 (±0.14)	0,60 [0,58; 0,63]	0,53 [0,41; 0,62]	1,02 [0,98; 1,1]	1,10 [0,95; 1,3]	15.21	16.41	-1.35E-15	-0.0075
Chl b (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	10	0.93-4.83	2.27 (±0.58)	2.27 (±0.05)	0,57 [0,54; 0,59]	0,51 [0,40; 0,61]	0,38 [0,36; 0,39]	0,40 [0,35; 0,47]	16.74	17.62	-3.55E-17	-0.0019
Lignin (%)	900-2400	5	3.87-21.45	8.86 (±2.67)	8.85 (±0.13)	0,45 [0,43; 0,47]	0,45 [0,36; 0,53]	1,98 [1,9; 2,1]	2,01 [1,7; 2,3]	22.36	22.70	-4.29E-16	0.0142
Carotenoids (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	14	0.55-2.53	1.38 (±0.31)	1.38 (±0.03)	0,50 [0,47; 0,53]	0,42 [0,30; 0,52]	0,22 [0,21; 0,22]	0,23 [0,2; 0,26]	16.00	16.73	-1.82E-16	-0.0023

EWT (cm)	1200-2400	4	0.0044-0.0116	0.0084 (±0.0015)	0.0084 (±3.66E-05)	0,92 [0,91; 0,92]	0,91 [0,88; 0,93]	0,00043 [0,00042; 0,00045]	0,00045 [0,00039; 0,00051]	5.14	5.31	-4.67E-20	7.70E-06
LMA (g m <sup>-2</sup> )	800-2400	8	28.71-99.76	65.72 (±12.32)	65.71 (±0.54)	0,84 [0,83; 0,85]	0,83 [0,78; 0,87]	4,83 [4,7; 5]	5,18 [4,5; 5,9]	7.35	7.88	-6.53E-16	0.0619
LDMC (%)	800-2400	8	33.72-53.50	43.78 (±3.79)	43.78 (±0.17)	0,84 [0,83; 0,85]	0,81 [0,75; 0,86]	1,52 [1,5; 1,6]	1,64 [1,4; 1,8]	3.47	3.75	-9.52E-16	0.0033
C/N	400-2400	15	14.51-33.81	22.26 (±3.71)	22.26 (±0.29)	0,84 [0,83; 0,85]	0,80 [0,73; 0,85]	1,46 [1,4; 1,5]	1,69 [1,5; 1,9]	6.56	7.59	3.65E-16	0.0027
N (%)	400-2400	17	1.38-3.47	2.23 (±0.36)	2.23 (±0.03)	0,85 [0,84; 0,86]	0,79 [0,73; 0,84]	0,14 [0,14; 0,14]	0,17 [0,15; 0,19]	6.27	7.61	-3.31E-18	0.0008
Chl a (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	169.50-904.57	434.90 (±111.81)	434.94 (±3.99)	0,68 [0,66; 0,71]	0,67 [0,58; 0,77]	62,90 [60; 65]	64,10 [54; 74]	14.46	14.74	8.40E-15	-0.2283
Chl b (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	57.92-294.01	147.03 (±39.07)	147.03 (±1.46)	0,64 [0,62; 0,67]	0,63 [0,51; 0,73]	23,30 [22; 24]	23,70 [20; 27]	15.85	16.12	3.67E-15	0.0078
Carotenoids mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	35.08-184.13	89.24 (±21.66)	89.25 (±0.87)	0,61 [0,59; 0,65]	0,61 [0,49; 0,71]	13,40 [13; 14]	13,60 [12; 16]	15.02	15.24	8.58E-16	-0.0682
Cellulose (%)	900-2400	14	6.66-16.43	9.98 (±1.86)	9.97 (±0.23)	0,64 [0,62; 0,66]	0,53 [0,43; 0,62]	1,12 [1,1; 1,2]	1,29 [1,1; 1,4]	11.22	12.93	9.81E-16	0.0245
NSC (%)	900-2400	11	45.86-82.75	70.46 (±6.15)	70.47 (±0.63)	0,60 [0,58; 0,62]	0,53 [0,42; 0,62]	3,87 [3,7; 4]	4,27 [3,7; 5]	5.49	6.06	-1.58E-15	-0.0326
C (%)	900-2400	10	44.59-50.86	48.40 (±1.19)	48.40 (±0.12)	0,59 [0,56; 0,62]	0,53 [0,42; 0,62]	0,76 [0,74; 0,79]	0,82 [0,72; 0,92]	1.57	1.69	-3.24E-16	0.0021

A  
B  
S  
O  
R  
P  
T  
A  
N  
C  
E

Hemicellulose (%)	900-2400	10	4.69-25.84	10.37 (±3.52)	10.37 (±0.39)	0,56 [0,53; 0,58]	0,49 [0,39; 0,60]	2,34 [2,2; 2,4]	2,56 [2,2; 3]	22.57	24.69	9.65E-16	-0.0013
Lignin (%)	900-2400	5	3.87-21.45	8.86 (±2.67)	8.85 (±0.13)	0,43 [0,41; 0,45]	0,43 [0,35; 0,52]	2,01 [1,9; 2,1]	2,04 [1,7; 2,4]	22.70	23.04	1.20E-16	0.0081
Chl b (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	11	0.93-4.83	2.27 (±0.58)	2.27 (±0.05)	0,49 [0,47; 0,52]	0,43 [0,33; 0,53]	0,41 [0,39; 0,43]	0,44 [0,38; 0,5]	18.06	19.38	1.51E-15	0.0014
Chl a (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	8	2.81-13.21	6.70 (±1.61)	6.70 (±0.14)	0,43 [0,40; 0,46]	0,38 [0,29; 0,51]	1,22 [1,2; 1,3]	1,26 [1,1; 1,4]	18.20	18.79	3.45E-16	0.0077
Carotenoids (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	4	0.55-2.53	1.38 (±0.31)	1.38 (±0.02)	0,26 [0,24; 0,29]	0,24 [0,13; 0,35]	0,26 [0,25; 0,27]	0,27 [0,24; 0,3]	18.91	19.64	5.36E-18	-0.0002

Tableau 12. – Summary statistics of PLSR models predicting leaf traits from spectra.



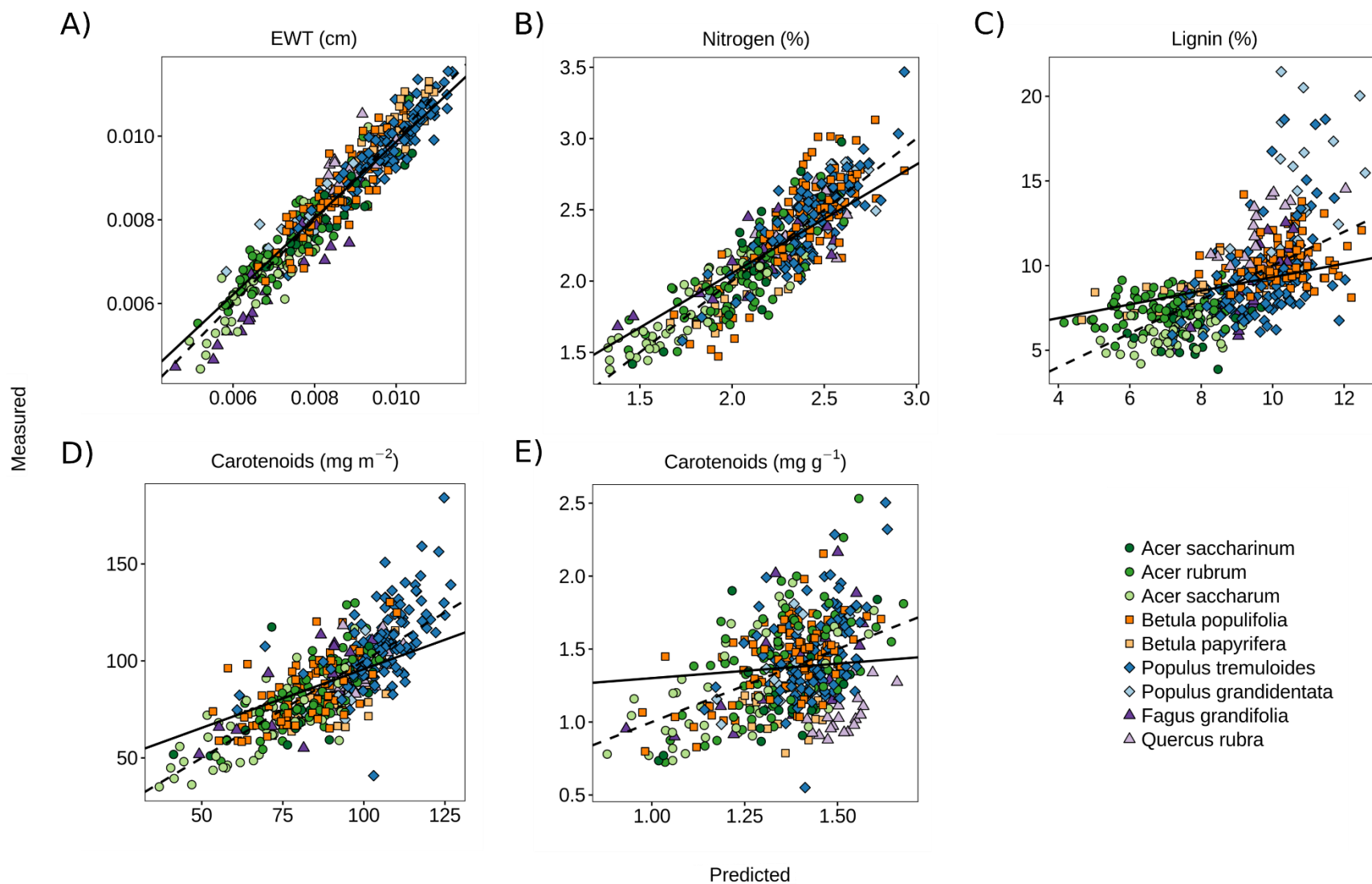


Figure 11. – PLSR models based on reflectance spectra predicting leaf A) equivalent water thickness (EWT) B) nitrogen content C) lignin content D) area-based carotenoids concentration E) mass-based carotenoids concentration. The dashed line represents a 1:1 relationship, and the solid black line indicates the regression line between predicted and measured trait values of all species.

Leaf trait	Spectral range (nm)	N° of comp.	Important bands (nm)
EWT (cm)	1200-2400	5	1200, 1270, 1400, 1490, 1660, 1880, 1930, 2030, 2170
LMA (g m <sup>-2</sup> )	800-2400	12	800, 1130, 1310, 1420, 1490, 1580, 1650, 1730, 1940, 2140, 2290, 2400
LDMC (%)	800-2400	9	800, 1120, 1300, 1430, 1480, 1660, 1920, 2010, 2170, 2290, 2400
C/N	400-2400	10	400, 450, 550, 680, 710, 1120, 1310, 1390, 1660, 1830, 1950, 2190, 2400
N (%)	400-2400	10	400, 560, 680, 710, 1120, 1280, 1400, 1650, 1830, 1940, 2190, 2400
R Chl a (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	420, 460, 550, 680, 710, 760
F Chl b (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	5	400, 460, 550, 680, 710, 760
L Carotenoids (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	5	400, 460, 540, 680, 710, 760
E Cellulose (%)	900-2400	7	900, 1280, 1390, 1515, 1640, 1715, 1850, 1930, 2020, 2250, 2400
C NSC (%)	900-2400	5	900, 1120, 1210, 1300, 1470, 1650, 1840, 1930, 2200, 2310
A C (%)	900-2400	11	900, 1210, 1300, 1400, 1580, 1660, 1720, 1930, 2040, 2160, 2210, 2320, 2380, 2400
E Hemicellulose (%)	900-2400	4	900, 1120, 1300, 1450, 1660, 1830, 1880, 1940, 2210, 2300
Lignin (%)	900-2400	5	900, 1210, 1290, 1460, 1620, 1730, 1920, 2000, 2200, 2310
Chl a (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	11	400, 460, 530, 600, 630, 710, 730, 760
Chl b (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	4	420, 540, 680, 710, 760
Carotenoids (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	2	400, 440, 560, 680, 710
T EWT (cm)	1200-2400	12	1270, 1440, 1700, 1930, 2290, 2400
R LMA (g m <sup>-2</sup> )	800-2400	8	800, 1330, 1390, 1480, 1730, 1880, 2010, 2150, 2300
A LDMC (%)	800-2400	8	800, 1080, 1300, 1400, 1720, 1920, 1990, 2160, 2290
N C/N	400-2400	12	430, 520, 570, 650, 680, 700, 1110, 1300, 1390, 1510, 1650, 1890, 2000, 2160, 2310, 2400
M N (%)	400-2400	12	430, 570, 650, 680, 700, 1110, 1300, 1390, 1510, 1660, 1890, 2000, 2160, 2310, 2400

T A	Chl a (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	400, 450, 560, 680, 700, 760
	Chl b (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	400, 450, 560, 700, 760
C E	Carotenoids (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	400, 450, 530, 680, 700, 760
	Cellulose (%)	900-2400	14	900, 970, 1000, 1180, 1320, 1390, 1640, 1670, 1710, 1890, 2120, 2170, 2290, 2400
	NSC (%)	900-2400	13	900, 950, 1010, 1130, 1310, 1410, 1660, 1910, 2160, 2300, 2400
	C (%)	900-2400	12	900, 1090, 1130, 1200, 1310, 1400, 1460, 1600, 1660, 1720, 1800, 1900, 1950, 2000, 2080, 2180, 2290, 2400
	Hemicellulose (%)	900-2400	10	900, 1130, 1310, 1410, 1660, 1730, 1800, 1910, 2150, 2250, 2400
	Lignin (%)	900-2400	5	900, 1130, 1210, 1650, 1730, 1800, 1910, 1980, 2150, 2310, 2380
	Chl b (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	10	410, 510, 570, 600, 630, 650, 700, 760
	Chl a (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	14	410, 510, 570, 600, 630, 650, 690, 760
	Carotenoids (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	14	410, 510, 570, 600, 630, 650, 680, 700, 760
	EWT (cm)	1200-2400	4	1270, 1390, 1470, 1880, 1930, 2000, 2160, 2260, 2390
	LMA (g m <sup>-2</sup> )	800-2400	8	800, 1210, 1390, 1480, 1600, 1660, 1730, 1920, 2020, 2290
A	LDMC (%)	800-2400	8	800, 1100, 1210, 1310, 1400, 1600, 1710, 1920, 2010, 2160, 2290, 2400
B S	C/N	400-2400	15	400, 560, 710, 980, 1080, 1220, 1300, 1390, 1660, 1830, 1910, 2000, 2180, 2400
	N (%)	400-2400	17	400, 560, 710, 980, 1080, 1210, 1290, 1390, 1660, 1830, 1910, 1990, 2190, 2400
O R	Chl a (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	410, 470, 550, 710, 760
	Chl b (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	410, 460, 550, 710, 760
N C	Carotenoids (mg m <sup>-2</sup> )	400-760	4	410, 470, 530, 700, 760
	Cellulose (%)	900-2400	14	900, 980, 1120, 1220, 1320, 1390, 1470, 1670, 1710, 1920, 2010, 2210, 2400
E	NSC (%)	900-2400	11	900, 980, 1090, 1210, 1410, 1560, 1660, 1720, 1920, 2180, 2320, 2400
	C (%)	900-2400	10	900, 1130, 1210, 1270, 1330, 1390, 1470, 1600, 1660, 1720, 1940, 2080, 2160, 2300, 2400

Hemicellulose (%)	900-2400	10	900, 1090, 1210, 1400, 1470, 1560, 1650, 1730, 1910, 2160, 2290, 2380, 2400
Lignin (%)	900-2400	5	900, 1210, 1400, 1650, 1730, 1920, 2200, 2310
Chl b (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	11	400, 510, 600, 630, 650, 700, 720, 760
Chl a (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	8	400, 530, 630, 680, 700, 760
Carotenoids (mg g <sup>-1</sup> )	400-760	4	420, 540, 680, 700, 760

Tableau 13. – Important bands contributing most to the PLSR models, determined by the variable importance of the predictors (VIP) statistic.

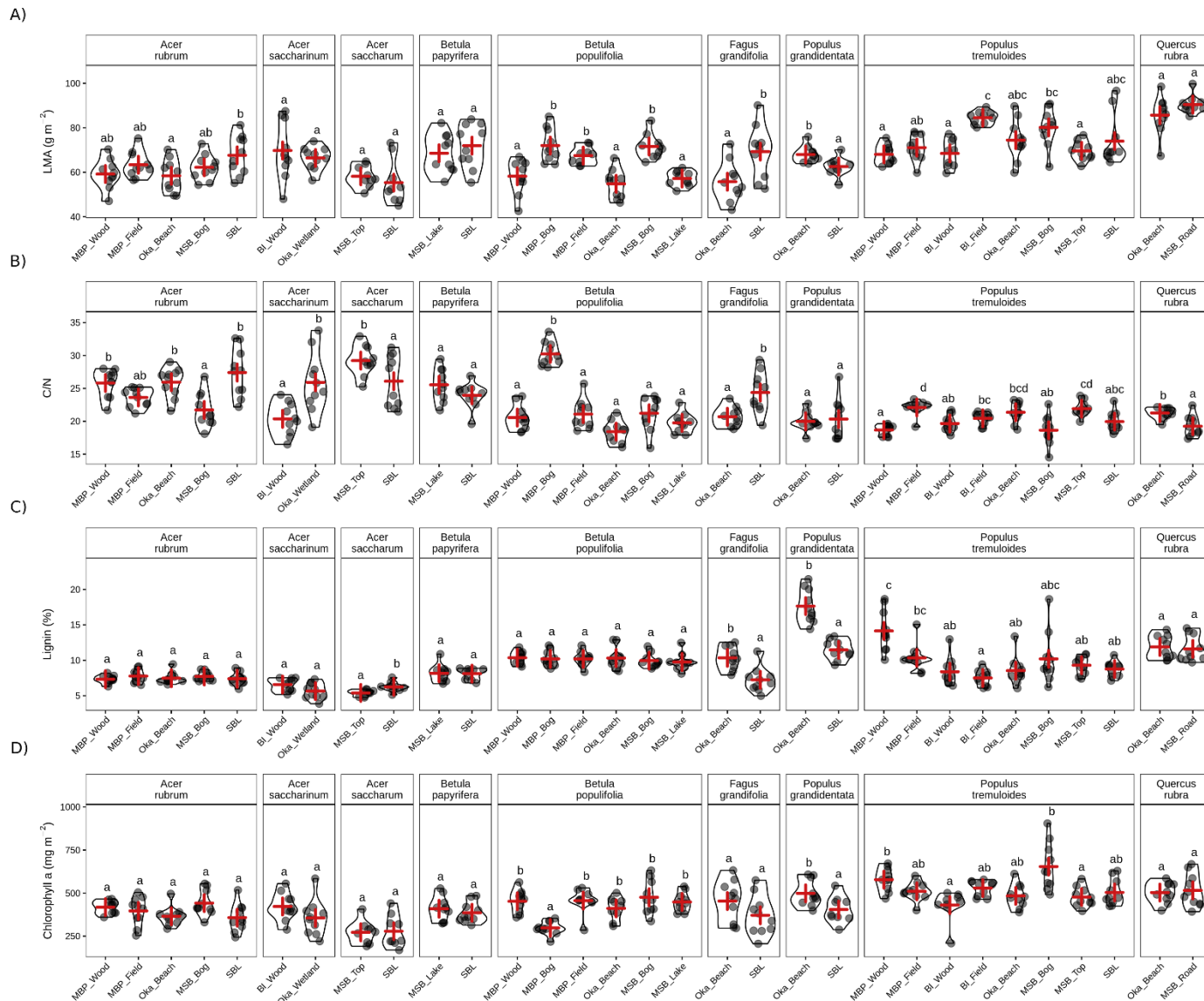


Figure 12. – Trait values among species and across subsites of A) leaf mass per area (LMA) B) leaf carbon on nitrogen ratio (C/N) C) leaf lignin content D) leaf area-based chlorophyll a concentration. The red cross represents the species' mean per subsite.

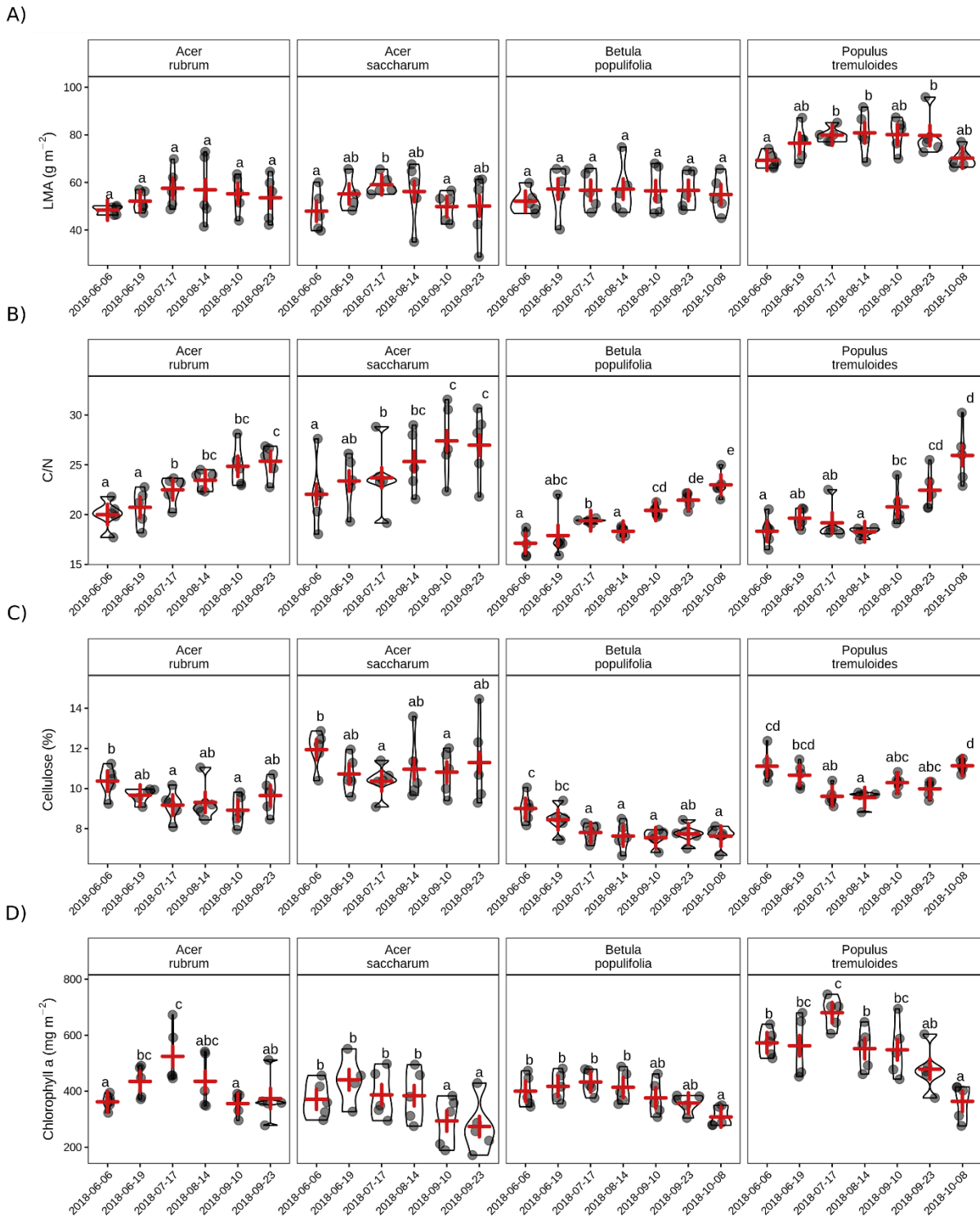


Figure 13. – Trait values among species and across sampling periods of A) leaf mass per area (LMA) B) leaf carbon on nitrogen ratio (C/N) C) leaf cellulose content D) leaf area-based chlorophyll a concentration. The red cross represents the species' mean per period.

## Discussion

In this study, we first characterized the foliar spectral variation among and within temperate tree species across contrasted environmental conditions and throughout a growing season. Band-wise analyses revealed that species differed from each other across the entire spectrum, and that these species spectral differences held across sampling sites, sampling periods, or at a given site. Therefore, species differentiation based on spectra should yield good results in every context considered in this study. Indeed, species identification requires species spectra to be dissimilar, and large intraspecific spectral variation can confound species classification by creating overlap between species spectral properties (Wang et al., 2018b; Wang & Gamon, 2019). As expected, species classification was highly accurate across sites and periods and met Thomlinson et al. (1999) accuracy requirements. These results are consistent with other species classification studies, and the identification accuracy is similar or higher than previously reported in the literature (e.g., Clark & Roberts, 2012; Durgante et al., 2013; Fassnacht et al., 2016; Paz-Kagan et al., 2017). Identification errors generally occurred between closely related species, which corroborates the spectral distance being linked to phylogenetic distance (Cavender-Bares et al., 2016; Clark et al., 2005; Schweiger et al., 2018). Our excellent identification results can be attributed to the following: First, at a given site, there was limited intraspecific variation, allowing us to detect differences between species more easily. Second, the models discriminating species spectra across sites or throughout the growing season were efficient because they were trained with a dataset containing a high amount of intraspecific variation. These models were thus able to recognize species spectra from a panoply of contexts. Third, classification results were accurate because, despite significant environmental and phenological variation, foliar spectra are mainly affected by phylogeny and taxonomic identity (Asner et al., 2014b; Hovi et al., 2017). This statement is further supported by the interspecific CV amplitude being the highest or one of the highest and consistently higher than the intraspecific one, as Asner et al. (2014b) also observed in their study. However, in some cases, species' CV was equal or greater than interspecific CV, which hints at considerable intraspecific spectral variation.

Despite foliar spectral variation being primarily represented among than within species, the environmental variation within species was large enough to be detected by our analyses.

However, some species varied more than others, and some did not show significant environmental variation. Although the differences between sites were relatively subtle, and many sites were considered similar in their effect on spectra, sites with unique and contrasting conditions had distinct impacts on spectral variation and were usually classified with greater accuracy. For instance, SBL, the site with the more contrasted climatic conditions, the MSB bog, a peatland with low nutrient availability, and IB, a site with fertile, clay-rich soils, had the most recognizable influence on spectra. Environmental conditions affect plant traits which in turn impact spectral properties (Asner et al., 2009; Wang & Gamon, 2019); the influence of the environment on spectra can thus be evaluated, and more unique or contrasted conditions have a more considerable effect. Climate and edaphic conditions such as nutrient availability are major drivers of foliar traits and spectral variation (Baltzer & Thomas, 2005; Ribeiro et al., 2016) and also explain why some sites had a more recognizable impact on spectra than others.

Phenology's effect on species' spectra was also large enough to be detected by our analyses. The impact of phenology on spectral properties was always significant, but once again, some species varied more than others across the growing season. Indeed, the accuracy of period classification models varied depending on species-based models. Periods that differed the most spectrally were those at the growing season's beginning and end. Foliar traits and spectral properties change considerably with phenology and ontogeny and follow trait- and species-specific temporal patterns (Albert et al., 2011; Chavana-Bryant et al., 2017; Dawson & Bliss, 1993). Therefore, foliar attributes are more distinct at the beginning and at the end of the growing season, leading to more accurate differentiation of these periods. Also, because functional traits change with time, the closer the periods, the more similar they were in general. The most confused periods were in the middle and at the end of the growing season since foliar properties are then more stable, particularly during summer, as shown in our study and others (Reich et al., 1991; Römermann et al., 2016; Zhang et al., 2007). This trend of stability in spectra during the middle of the growing season persisted until relatively late during our sampling because onset of autumn was late and the timing of phenological changes in foliar traits can fluctuate with seasonal environmental conditions and cues (McKown et al., 2013).



Environmental conditions and phenology significantly affected spectral properties, impacting the transferability of species classification models to contexts different from those used to build the models. The model based on spectra from all species sampled across sites distinguished every species with very high accuracy when applied to any sampling site. Similarly, the model built using spectra from all species measured across the growing season distinguished species with excellent accuracy when applied to any sampling period. The dataset used to train these models encompassed considerable spectral variation, including the variation encountered at the specific sites or periods, explaining the high performance of these models when applied to specific contexts. Indeed, the more variation the training dataset of a model comprises, the more transferable the model will be (Wu et al., 2017; Yan et al., 2021, Yang et al., 2016). Therefore, models built with context-specific spectra did not display general transferability. When considering species classification models based on spectra from specific sites, the less general models were trained with spectra sampled in sites with the most contrasted and constrained environmental conditions. For example, the models built on spectral data from the SBL, the site with unique climatic conditions, were the least transferable; on the opposite, the models based on spectral data from the MSB, a site that covered a vast extent of environmental conditions, were the most general models.

The transferability of species classification models based on spectra from specific periods was also variable. Overall, period-specific models performed better when applied to data sampled at a date closer to the sampling date of the training dataset. Indeed, the more time there was between the calibration dataset's sampling date and the spectral data's sampling date, the more the foliar traits changed and the worse the classification results were. The models built with spectra sampled in the middle of the growing season (July and August) were the most transferable, similar to what has been found in the literature (Hovi et al., 2017; Yang et al., 2016). However, no period-specific model was transferable to every other period because the foliar spectral properties change too much with phenology, and thus no period-specific model represents the whole growing season (Hestir et al., 2008; Möttus et al., 2014; Wu et al., 2017). Some period-specific models, such as the ones from early June, were not transferable to any other period as they did not meet Thomlinson et al. (1999) accuracy requirements when applied to

other periods. At the end and the beginning of the growing season, when foliar traits change the most, a two-week delay between the calibration dataset's sampling date and the spectral data's sampling date was sometimes too long to allow the transferability of the models and give accurate classification results. However, a four-week delay between the calibration dataset sampling date and the spectral data sampling date in the middle of the growing season gave accurate species classification results because foliar traits at this time are the most stable (Hovi et al., 2017; McKown et al., 2013; Niinemets, 2016). Although their transferability differed, every period-specific model gave accurate results when classifying species spectra sampled at the same moment as their calibration dataset. Thus, our study does not pinpoint an optimal sampling period for species classification if transferability is not a concern.

Leaf functional traits were generally well estimated from spectra. Models predicted EWT with the best precision; LMA, LDMC, N concentration, and C/N ratio were well predicted; and C-related traits (total C, NSC, hemicellulose, cellulose, and lignin) and area-based pigment contents (chlorophyll a and b and carotenoids) were moderately well predicted. Area-based pigment concentrations were better predicted than mass-based ones. This might be because leaf contents per mass tend to be less representative of the interaction between electromagnetic radiation and leaf matter than leaf contents per area (Kattenborn et al., 2019b and references therein). Also, the pigment predictive models were restricted to the visible spectral region, and contrary to area-based pigment contents, mass-based pigment concentrations are related to LMA and thus require spectral information from the NIR and SWIR to achieve better prediction results. All functional traits other than hemicellulose and lignin had NRMSEP values lower than 20 %, the threshold for large area mapping requirements (Wang et al., 2020). The predictive models tended to underestimate high values and overestimate low ones for all traits. Traits with distinctive absorption features, such as EWT and pigments, had high VIP related to these absorption peaks and bands associated with other traits related to the focal one (Asner et al., 2009; Ustin et al., 2009; Wang et al., 2019). For traits that do not have clear absorption features, such as nitrogen or LMA, high VIP were more numerous and scattered across the spectral range. Interestingly, the VIP bands for some traits, such as mass-based chlorophyll a and b, were not always related to these traits' absorption peaks, which might be attributable to absorption saturation (Sims &

Gamon, 2002). In this situation, sensitive bands to a given leaf content are usually located nearby absorption peaks (Merzlyak et al., 2003).

Similar to species spectral properties, species foliar functional traits significantly varied across sites and during the growing season. For every species, at least one trait across sites and multiple traits across periods significantly differed, which explains the accurate classification of sites and periods based on spectra and the lack of transferability for some period- or site-specific species classification models. Nevertheless, there was considerable overlap among species, sites, and periods. On the one hand, the classification models' species, site, and period confusion can be linked to similar trait values among these classes. On the other hand, species traits overlap among sites and periods supports the recognized dominating influence of phylogeny over trait variation (Asner et al., 2009; Asner et al., 2014a; Asner & Martin, 2011). Across sites, chlorophyll a and b were the most stable and did not fluctuate much within species, while carotenoids varied moderately. C/N ratio, C, N, and NSC were the most variable traits across sites and might reveal environmental plasticity to nutrient availability and the adaptation of their carbon pools to different environmental conditions (Girard et al., 2020; Ryser & Lambers, 1995; Walters & Gerlach, 2013; Wang et al., 2019). The other traits (EWT, LMA, LDMC, and cellulose, hemicellulose, and lignin) also varied moderately across sites, providing further evidence of the environmental plasticity of these foliar traits (Khaled et al., 2005; Fajardo & Piper, 2011; Messier et al., 2010; Wellstein et al., 2013). During the growing season, LMA, NSC, hemicellulose, and lignin were the most stable functional traits, while C/N ratio and N concentration were the most variable and EWT, LDMC, C, chlorophyll a and b, carotenoids, and cellulose varied moderately. By contrast, every foliar trait changed considerably with time, exhibiting its expected phenological pattern (Dawson & Bliss, 1993; Fajardo & Siefert, 2016; Niinemets, 2016; Wu et al., 2017). It is important to note that the sampled leaves were all mature and fully expanded and that none were senescent, even at the end of the sampling period since onset of autumn was late in 2018.

The fact that every foliar trait significantly differed among species, sites, and periods explains why the most relevant spectral regions for species, subsites, and period differentiation are related to a panoply of leaf traits, mostly chlorophyll a, proteins and nitrogen, tannins, starch, lignin, cellulose, and water; and to a lesser extent, sugar and hemicellulose. Pectin was also a

relevant trait to distinguish subsites and species, but not periods. Whether for band analyses or CV, the whole spectrum (400-2400 nm) exhibited significant spectral variation across species, sites, or the growing period and informed on foliar trait changes and adaptations. Thus, there is a definitive advantage of measuring the entire spectrum for biodiversity assessments and trait mapping (Asner et al., 2008; He et al., 2011; Meireles et al., 2020; Zomer et al., 2009). As such, trait predictive models could also benefit from using the whole spectrum (Cavender-Bares et al., 2016; Kattenborn et al., 2019a; Thomson et al., 2018), although such models may rely more on trait covariance. Still, our predictive models restricted to trait-specific spectral regions gave accurate results for most foliar traits. However, further investigation is required to verify if our conclusions apply to airborne remote sensing. The important spectral regions for predicting traits or identifying species are not necessarily the same at the leaf and the canopy scales (Asner & Martin, 2015; Clark et al., 2005). Indeed, canopy structure and leaf angle are a major source of spectral variation (Asner & Martin, 2009; Cavender-Bares et al., 2017), and light transmission among leaves tends to increase the spectral expression of leaf characteristics (Clark et al., 2005).

Reflectance spectra gave satisfactory results, sometimes the best ones, for classification models and the characterization of foliar properties compared to transmittance and absorptance spectra. The only exception is for predictive trait models; in this case, transmittance spectra gave the most accurate results. However, this outcome is at odds with previous studies that found instead that PLSR models performed equally well with reflectance or transmittance spectra (Asner et al., 2009; Asner et al., 2014b; Asner & Martin, 2015), or better with reflectance spectra (Yang et al., 2016). Thus, measuring reflectance spectra might be enough to predict traits from spectra accurately, which has implications for the use of spectral measurements for the non-destructive and efficient estimation of foliar traits (Asner & Martin, 2015; Cavender-Bares et al., 2017; Serbin et al., 2019; Sims & Gamon, 2002). Nonetheless, measuring plants' reflectance, transmittance, and absorptance spectra can improve knowledge about leaf optical properties, models such as radiative transfer models, and remote sensing products (Lukeš et al., 2013).

## Conclusions

To efficiently take advantage of vegetation remote sensing for biodiversity assessments, knowledge must be developed regarding the effects of environmental plasticity and phenology on leaf spectra (Roth et al., 2015; Wang et al., 2018b). In this study, we assessed the effects of environmental and phenological variation on the leaf spectra and traits of nine broadleaf tree species from temperate forests of North America. Our results show that although the environment and phenology significantly impact plant spectral properties, it does not hinder our ability to distinguish tree species accurately across contrasting environmental conditions and periods. However, environmental and phenological variation is sufficient to limit classification models' transferability to similar contexts only, as models apply only to spectral data of lesser or comparable variance to the data used to train the model. At the beginning and the end of the growing season, when foliar traits and spectra change the most, a two-week delay between the calibration dataset sampling date and the spectral data sampling date was enough to introduce significant species classifications errors. We recommend weekly sampling or a maximum of one-week delay between the calibration and the validation dataset during periods of considerable phenological changes in temperate environments. Nonetheless, we accurately predicted foliar traits with spectra sampled across environmental conditions and time.

Our study helps to define the application limits of models used in plant remote sensing in temperate and low diversity forest systems, but further studies are required to draw global conclusions applicable to other environments. Also, our results confirm that a reliable general model must include a high range of variation in leaf traits and spectral properties (Wang et al., 2020; Yan et al., 2021). Efforts must be deployed to measure the intraspecific variation of spectral properties and integrate its role in remote sensing products (Asner & Martin, 2009; Jiménez & Díaz-Delgado, 2015; Schweiger et al., 2020; Wang & Gamon, 2019). As such, future research must focus on field data and the impact of environmental conditions and phenology on biodiversity assessments (Fassnacht et al., 2016; He et al., 2011; Hesketh & Sánchez-Azofeifa, 2012; Hestir et al., 2008). Remote sensing studies overlook too often the intraspecific variation and consider it negligible despite its critical role in evolutionary processes, ecosystems functions, and species resilience to changing conditions (Albert et al., 2010b; Jung et al., 2010; Santini et al., 2019; Violle

et al., 2012). In this time of rapid global changes, we must develop reliable tools to help us manage and conserve the Earth's biodiversity.

## **Acknowledgments**

We thank Antoine Mathieu, Alexandra Massey, Florence Blanchard, Sabrina Demers-Thibeault, Fabien Cichonski, Elisabeth Hardy-Lachance, Zachary Bélisle, Madeleine Trickey-Massé, Sandra Jooty, Myriam Cloutier, Vincent Fournier, and Jocelyne Ayotte for their help with field sampling and laboratory analyses. We are grateful to the National Capital Commission (NCC) for access to Mer Bleue; the Société des établissements de plein air du Québec (SÉPAQ) for access to the Îles-de-Boucherville, Oka and Mont-Saint-Bruno national parks; and the staff from the Station de biologie des Laurentides of Université de Montréal for sampling authorization. We thank Dr. J. Pablo Arroyo-Mora for the invitation to submit our manuscript.

## **Author Contributions**

Conceptualization, R.B.R. and E.L.; Methodology, R.B.R. and E.L.; Software, R.B.R., E.L. and A.K.S.; Validation, R.B.R., E.L. and A.K.S.; Formal Analysis, R.B.R.; Investigation, R.B.R.; Resources, E.L.; Data Curation, R.B.R.; Writing – Original Draft Preparation, R.B.R. and E.L.; Writing – Review & Editing, E.L., R.B.R, A.K.S., M.K.; Visualization, R.B.R. and E.L.; Supervision, E.L. and M.K.; Project Administration, E.L.; Funding Acquisition, E.L. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

## **Funding**

This study is part of the Canadian Airborne Biodiversity Observatory (CABO) project, which is funded by a Discovery Frontiers grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada to E.L. (NSERC; Grant number 509190-2017). E.L. was supported by a Discovery Grant from the NSERC (Grant number RGPIN-2019-04537). R.B.R. received financial support from

CABO, the Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies (FRQNT), and NSERC. A.K.S. was supported by a postdoctoral fellowship from CABO. M.K. received financial support from CABO and a Discovery Grant from NSERC.

## **Conflicts of Interest**

The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results. The use of specific equipment, software or trade names do not indicate endorsement by the authors.

## **Chapitre 3 – Discussion générale**

### **Retour sur les objectifs et les hypothèses de recherche**

Mon projet de recherche de maîtrise avait pour but d’approfondir les connaissances sur les patrons de variation spectrale intraspécifique causés par l’environnement et la phénologie. En effet, tel que présenté dans le chapitre 1 de ce mémoire, la variation intraspécifique est souvent négligée en télédétection des plantes (Jacquemoud & Ustin, 2019). Alors que les propriétés spectrales des individus d’une même espèce sont généralement considérées comme stables (Gamon et al., 2020), la réalité est tout autre. Il est impératif d’approfondir nos connaissances sur l’impact de la variation intraspécifique sur les spectres foliaires (Hesketh & Sánchez-Azofeifa, 2012; Fassnacht et al., 2016; Wang & Gamon, 2019), sans quoi nous ne pourrions pas tirer pleinement profit de la télédétection des végétaux (Schweiger et al., 2020). En effet, la variation spatiale et temporelle des spectres foliaires est source d’incertitude et d’erreurs lors de l’application des modèles utilisés en télédétection des végétaux (Cavender-Bares et al., 2016; Jiménez & Díaz-Delgado, 2015; Wang & Gamon, 2019; Wang et al., 2018b). Afin de répondre à cette problématique, j’ai mesuré les signatures spectrales et les traits fonctionnels foliaires de neuf espèces d’arbres décidus d’une part dans des sites aux conditions édaphiques contrastées, et d’autre part tout au long de la croissance.

#### **Premier objectif**

Le premier objectif de mon projet était de déterminer l’importance relative de la variation inter- et intraspécifique des signatures spectrales foliaires d’espèces d’arbres des forêts tempérées. Cet objectif se divisait en deux sous-objectifs. Mon premier sous-objectif était de déterminer l’effet des conditions environnementales sur les signatures spectrales foliaires d’espèces d’arbres en contrôlant l’effet de la variation phénologique. Mes résultats ont démontré que certaines espèces variaient plus que d’autres en fonction des conditions environnementales, et que quelques-unes d’entre elles, comme l’érable argenté ou le bouleau à papier, ne montraient



aucune variation significative de leurs bandes spectrales. Lorsque les sites affectaient significativement les spectres foliaires des arbres, ils expliquaient entre 18 et 62 % de la variation spectrale intraspécifique en réflectance. En comparaison, l'analyse des bandes spectrales a indiqué que les signatures spectrales d'individus d'espèces distinctes variaient significativement sur l'ensemble du spectre mesuré. De plus, le CV interspécifique était d'une part toujours plus élevé que le CV intraspécifique et d'autre part généralement supérieur au CV d'espèces spécifiques. Ces résultats confirment mon hypothèse affirmant que les signatures spectrales d'individus d'une même espèce varient significativement en fonction des conditions environnementales, mais que la variation intraspécifique environnementale est néanmoins inférieure à la variation interspécifique.

Mon deuxième sous-objectif était d'évaluer la variation phénologique des spectres foliaires d'espèces d'arbres tout au long de la saison de croissance. Contrairement à la variation environnementale, la variation phénologique des signatures spectrales était toujours significative et expliquait entre 30 et 51 % de la variation spectrale intraspécifique. Néanmoins, l'analyse des bandes spectrales a révélé qu'au courant de la saison de croissance, les régions spectrales d'individus d'une même espèce variaient relativement peu avec le temps, alors que les spectres foliaires d'individus d'espèces distinctes étaient significativement différents sur l'ensemble du spectre mesuré. Aussi, le CV interspécifique était toujours plus élevé que les CV intraspécifique et d'espèces spécifiques. Bien que ces résultats démontrent que les signatures spectrales varient de façon significative en fonction du temps, ils réfutent mon hypothèse suggérant que la variation intraspécifique causée par la phénologie est supérieure à la variation interspécifique, et ce même en considérant la période de croissance dans son ensemble.

Mon projet a donc établi que la variation intraspécifique, quoique mesurable et généralement significative, était moindre que la variation interspécifique, répondant ainsi à mon premier objectif. En effet, les spectres foliaires d'individus d'espèces différentes étaient significativement distincts à travers les sites, tout au long de la saison de croissance et à un endroit et à un moment donné. En comparaison, les signatures spectrales d'individus d'une même espèce ne variaient pas toujours de façon significative. Ma première hypothèse, qui proposait que la variation spectrale interspécifique soit généralement, mais pas toujours, supérieure à la variation

intraspécifique, se révèle donc être erronée. La variation spectrale interspécifique est supérieure à la variation intraspécifique environnementale ou phénologique. Ce dénouement concorde avec ceux d'autres études qui avaient déterminé que la variation interspécifique surpasse la variation intraspécifique (Asner et al., 2014a; Asner et al., 2014b; Girard et al., 2020; Hovi et al., 2017; Jung et al., 2010; Wang et al., 2019). À titre informatif, les spectres foliaires ne montraient aucune variation intraspécifique à un endroit et à un moment donné. La variation intraspécifique spectrale mesurée était donc bien causée par les différentes conditions environnementales des sites étudiés et par la phénologie.

## **Deuxième objectif**

Le deuxième objectif de mon projet était d'évaluer le potentiel de discrimination d'espèces d'arbres à travers les sites et le temps. La classification des spectres foliaires mesurés à travers les sites d'échantillonnages et tout au long de la saison de croissance a été d'une grande exactitude. Ces résultats confirment donc ma deuxième hypothèse qui suggérait que la variation environnementale et temporelle n'empêcherait pas de distinguer les espèces, même celles qui sont proches parentes et qui ont la capacité de s'hybrider comme l'érable rouge et l'érable argenté. Mon projet confirme donc que la phylogénie et l'identité taxonomique sont les facteurs ayant le plus d'influence sur les signatures spectrales foliaires (Asner et al., 2009; Asner & Martin, 2011; Hovi et al., 2017) et que la variation intraspécifique était inférieure à la variation interspécifique. En effet, lorsque la variation entre les individus d'une même espèce surpasse la variation entre les espèces, des erreurs d'identification peuvent se produire (Wang et al., 2018; Wang & Gamon, 2019). Néanmoins, lorsqu'il y avait des erreurs d'identification, elles se produisaient généralement, mais pas systématiquement, entre espèces proches parentes. Cela s'explique par le fait que la différence spectrale est positivement liée à la distance phylogénétique (Cavender-Bares et al., 2016; Clark et al., 2005; Schweiger et al., 2018); les espèces plus proches phylogénétiquement ont donc plus de chance d'être confondues entre elles.

### **Troisième objectif**

Finalement, le troisième objectif de mon projet était d'évaluer la transférabilité des modèles de classification d'espèces à des contextes différents de ceux qui ont servi à entraîner les modèles. Comme anticipé, les modèles basés sur des spectres foliaires mesurés à des sites ou à des moments spécifiques n'étaient pas toujours applicables à des données spectrales mesurées dans des contextes différents. Les résultats de mon projet concordent avec ma troisième hypothèse affirmant que les modèles ne pourraient pas adéquatement classer des données spectrales dissimilaires à celles qui avaient servi à entraîner les modèles. Plus les données spectrales de calibration étaient différentes des spectres à identifier et plus la transférabilité des modèles était moindre. Aussi, les modèles les plus généraux étaient ceux qui avaient été entraînés avec des données contenant le plus de variabilité, comme il a été démontré dans la littérature (Wu et al., 2017; Yan et al., 2021, Yang et al., 2016).

Comme attendu, les modèles de classification n'ont pas donné de résultats satisfaisants lorsqu'ils ont été appliqués à des données spectrales récoltées dans un environnement aux conditions édaphiques ou climatiques trop différentes de celles de l'environnement des données spectrales de calibration. Aussi, un délai de deux semaines entre la date d'échantillonnage des spectres à identifier et la date d'échantillonnage des données spectrales ayant servi à calibrer le modèle était parfois trop long et menait à d'importantes erreurs de classification. Mes résultats démontrent donc qu'en période de changements phénologiques prononcés, il serait plus adéquat de limiter ce délai à une semaine dans les milieux tempérés. Par contre, comme je l'avais supposé et qu'il avait été suggéré par Yan et al. (2016), au milieu de la saison de croissance, lorsque les traits foliaires sont plus stables, ce délai peut aller jusqu'à quatre semaines. En résumé, mon projet de recherche confirme que les modèles empiriques tels que la PLS-DA et la PLSR ont une transférabilité restreinte et qu'un modèle général fiable doit inclure une grande variation de traits foliaires et spectraux (Sims & Gamon, 2002; Wang et al., 2019; Wang et al., 2020).

## Implications du projet

### Modèles utilisés en écologie

Dans le cadre de mon projet, j'ai évalué l'ampleur de la variation inter- et intraspécifique et j'ai pu déterminer dans quelle situation la variation intraspécifique causée par les conditions environnementales et la phénologie était la plus marquée. Mes résultats indiquent donc dans quel contexte et dans quelle mesure la variation intraspécifique doit être quantifiée afin de développer des modèles généraux fiables en écologie et en télédétection des végétaux pour les milieux tempérés et forestiers peu diversifiés (Jiménez & Díaz-Delgado, 2015; Albert et al., 2010b). Les conditions édaphiques de mes sites d'étude, telles que la disponibilité en nutriments, ont affecté fortement les traits des végétaux lorsqu'elles étaient prononcées. Le climat était un autre facteur environnemental qui engendrait une grande proportion de variation intraspécifique. Ainsi, mon projet suggère qu'il est nécessaire de mesurer les traits fonctionnels et les propriétés spectrales d'une espèce sur l'ensemble des conditions environnementales de sa niche écologique afin d'avoir un portrait complet de la variation phénotypique d'une espèce. Bien entendu, les autres sources de variation environnementale telles que les gradients d'exposition au rayonnement solaire méritent aussi d'être étudiées (Albert et al. 2010a; Schweiger et al., 2020).

Aussi, il est indispensable d'évaluer les caractéristiques des plantes tout au long de la saison de croissance afin de représenter adéquatement leur variation temporelle (McKown et al., 2013; Yang et al., 2020). Mon projet de recherche indique à quelle fréquence les traits foliaires devraient être mesurés afin d'avoir une représentation adéquate des changements phénologiques dans les environnements tempérés nordiques. Je recommande des intervalles d'environ une semaine entre les mesures de traits foliaires lors des périodes de changements phénologiques marqués, soit au début et à la fin de la saison de croissance. Lorsque les propriétés des végétaux sont plus stables au milieu de la saison de croissance, ces intervalles peuvent être augmentés à quatre semaines. Néanmoins, il serait souhaitable d'étudier la gamme complète de variation temporelle des plantes et de mesurer les signatures spectrales de feuilles immatures et sénescents afin de vérifier si ces recommandations sont applicables sur l'ensemble de la saison

de croissance (e.g., Yang et al., 2016). En effet, je n'ai pas échantillonné de feuilles immatures ou sénescentes dans le cadre de mon projet.

### **La transférabilité des modèles**

Mes recommandations par rapport à la quantification de la variation intraspécifique permettent d'évaluer la transférabilité des modèles utilisés en télédétection, et j'ai émis des recommandations par rapport à l'utilisation de modèles spécifiques à des contextes différents de ceux qui ont servi à les construire. Tout d'abord, mes résultats confirment qu'un modèle général fiable doit inclure une grande variation de traits foliaires et spectraux (Sims & Gamon, 2002; Yan et al., 2021). Aussi, comme je l'ai mentionné précédemment, un modèle basé sur un environnement particulier ne pourra pas s'appliquer à un environnement aux conditions environnementales trop différentes (Wang et al., 2020; Wu et al., 2017). De la même façon, un modèle établi à partir d'un moment précis de la saison de croissance ne sera pas applicable à n'importe quelle autre période de l'année (Yang et al., 2016; Wang et al., 2019). Il faudra donc être prudent lors de l'application des modèles spécifiques en télédétection et juger de la transférabilité de ces modèles. Dans le cadre de mon étude, j'ai conclu que, dans les milieux tempérés, une période d'une semaine ou moins au début et à la fin de la saison de croissance et de quatre semaines ou moins au milieu de la saison de croissance serait souhaitable entre la date de mesure des données ayant servi à construire un modèle et la date de mesure des données spectrales sur lesquelles le modèle est appliqué. Par contre, plus de travaux sont nécessaires afin de confirmer ce résultat et d'émettre des recommandations pour d'autres régions du monde. Il en va de même pour mes recommandations par rapport à la transférabilité des modèles basés sur des sites spécifiques. J'ai pu conclure qu'un modèle basé sur un site aux conditions climatiques ou édaphiques particulières ne pourra pas s'appliquer à des données provenant d'un milieu aux conditions dissemblables. Malheureusement, je n'ai pas mesuré les conditions édaphiques (pH, disponibilité des nutriments, texture du sol, etc.) de mes sites d'étude. Je n'ai donc pas pu quantifier la variance de leurs conditions environnementales et lier cette variance à la variation spectrale. Des études mesurant précisément les conditions de différents environnements et

quantifiant l'impact des conditions environnementales sur les spectres foliaires permettraient d'avoir un point de vue plus précis de la transférabilité des modèles.

Ces recommandations par rapport à la transférabilité des modèles peuvent également servir à coordonner adéquatement les mesures de signatures spectrales avec l'imagerie aérienne afin d'obtenir des inventaires de végétation fiables. En effet, les images acquises par drones, avions ou satellites à des fins de télédétection doivent être interprétées à l'aide de données spectrales afin d'associer les signatures spectrales acquises par imagerie aérienne à des spectres connus d'espèces végétales par exemple (Lukeš et al., 2013; Homolová et al., 2013). Le principe d'application de données spectrales à l'interprétation d'imagerie aérienne est similaire à celui de la généralisation des modèles en télédétection : si les images sont prises trop tôt ou trop tard pour rapport à la date de mesure des signatures spectrales, ou si les images proviennent d'environnements trop différents de celui des spectres foliaires de référence, l'interprétation des images aériennes risque d'être erronée (McKown et al., 2013; Roth et al., 2015).

### **Les bases de données spectrales**

Mon projet a également démontré qu'il est possible de prédire avec précision les traits fonctionnels des plantes à partir de leurs spectres foliaires, et ce, à travers une large gamme de conditions environnementales et tout au long de la saison de croissance. Ce résultat confirme le potentiel d'application de la spectroscopie pour la prédiction de traits foliaires autant en télédétection que pour les études de traits fonctionnels (Kokaly et al., 2009; Serbin et al., 2019; Wang et al., 2020).

Mon projet répond également au besoin de développer les bases de données spectrales, et plus particulièrement, de mesurer la variation spectrale liée à la plasticité phénotypique et à la phénologie in situ (Cavender-Bares et al., 2017). En effet, comme je l'ai mentionné plus tôt, les données spectrales mesurées sur le terrain sont nécessaires pour calibrer les modèles en télédétection et servir de référence pour l'imagerie aérienne (Hovi et al., 2017; Wang et al., 2020).

Néanmoins, il y a des différences fondamentales entre les spectres foliaires mesurés à l'échelle de la feuille et les spectres mesurés par imagerie aérienne. D'une part, la structure de la cime des arbres et l'angle des feuilles est une source majeure de variation spectrale (Asner & Martin, 2009; Cavender-Bares et al., 2017). D'autre part, la transmission de la lumière parmi les feuilles a tendance à augmenter l'expression spectrale des caractéristiques foliaires (Clark et al., 2005). Ces aspects ne sont pas nécessairement négatifs; s'ils sont pris en compte, ils peuvent même favoriser l'identification d'espèces ou la prédiction des traits foliaires (Wang et al., 2018b; Wang & Gamon, 2019). Simplement, les résultats de mon projet ne sont pas directement applicables à l'imagerie aérienne puisqu'ils découlent de mesures à l'échelle de la feuille à l'aide d'un spectroradiomètre et d'une sphère d'intégration (Fassnacht et al., 2016). En effet, les régions spectrales d'importance pour prédire les traits ou identifier les espèces ne sont pas nécessairement les mêmes à l'échelle de la feuille comparativement à l'échelle de la canopée (Asner & Martin, 2015; Clark et al., 2005). Ainsi, des études supplémentaires sont nécessaires afin de confirmer les résultats de mon projet dans des contextes d'imagerie aérienne.

## **Conclusion**

Afin de répondre à un besoin reconnu en télédétection des végétaux d'intégrer la variation intraspécifique dans les modèles écologiques (Fassnacht et al., 2016; Wang & Gamon, 2019; Westerland et al., 2021), mon projet de recherche avait pour but d'évaluer l'ampleur de la variation causée par l'environnement et la phénologie sur les propriétés spectrales des plantes. Pour ce faire, j'ai mesuré les signatures spectrales et les traits foliaires de neuf espèces d'arbres des forêts tempérées d'Amérique du Nord dans des environnements aux conditions variées et pendant la saison de croissance. Mes résultats ont indiqué que la variation intraspécifique, quoique significative, n'était généralement pas supérieure à la variation interspécifique spectrale, comme il a été démontré à plusieurs reprises dans les études de télédétection (Asner et al., 2014a; Wang et al., 2019). Il a été possible d'identifier les plantes grâce à leur signature spectrale avec une excellente précision, et ce, à travers des sites contrastés et tout au long de la saison de croissance. Néanmoins, la variation environnementale et phénologique n'est pas négligeable

pour autant puisqu'elle a affecté la transférabilité des modèles de classification d'espèces utilisés dans mon projet de recherche. En effet, un modèle construit à partir de données provenant d'un contexte spécifique, par exemple un site d'étude précis ou une période donnée, n'était pas applicable à des données spectrales d'un contexte dissimilaire. Lorsque les conditions environnementales étaient trop différentes ou que les changements phénologiques étaient trop prononcés entre les données de calibration et les données sur lesquelles le modèle était appliqué, les résultats de classification d'espèces comportaient d'importantes inexactitudes. Au début et à la fin de la saison de croissance, je recommande un échantillonnage hebdomadaire ou une différence d'au plus une semaine entre les données de calibration et les données spectrales récoltées en milieu tempéré. En pleine saison de croissance, ce délai ou cette fréquence d'échantillonnage peuvent être augmentés à quatre semaines. D'autre part, mes résultats ont confirmé que plus un modèle était construit avec des données incluant une large gamme de variation, plus celui-ci était transférable à une variété de contextes (Wang et al., 2020; Yan et al., 2021). Les conclusions de mon projet permettent de mieux définir les limites d'application des modèles en télédétection, mais aussi de mieux coordonner l'imagerie aérienne avec les bases de données spectrales afin d'optimiser les outils de télédétection utilisés en gestion des ressources et en conservation. En effet, qu'il s'agisse de cartographier les espèces de plantes ou leurs traits fonctionnels, les inventaires de biodiversité permettent d'identifier les plantes exotiques envahissantes (Asner et al., 2008), de suivre les changements dans la distribution des espèces végétales (Roth et al., 2015), d'évaluer la réponse des organismes aux changements globaux planétaires (Jetz et al., 2016) ou encore de détecter les symptômes liés au stress ou à la maladie chez les végétaux (Fallon et al., 2020). Il faut d'ailleurs continuer d'approfondir nos connaissances par rapport aux patrons de variation spectrale causés par l'environnement et la phénologie afin de tirer des conclusions globales et applicables à d'autres environnements que les milieux tempérés et d'améliorer les modèles écologiques (Serbin & Townsend, 2020). En cette époque de changements climatiques et de crise écologique, nous devons développer des outils fiables pour nous aider à gérer et à conserver la biodiversité de la Terre.



## Références bibliographiques

- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95–111. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 217–225. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003>
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. Interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), 1192–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x>
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: Extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604–613. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x>
- Ali, A. M., Darvishzadeh, R., Skidmore, A. K., Duren, I. van, Heiden, U., & Heurich, M. (2016). Estimating leaf functional traits by inversion of PROSPECT: Assessing leaf dry matter content and specific leaf area in mixed mountainous forest. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 45, 66–76. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2015.11.004>
- Anderegg, W. R. L. (2015). Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, 205(3), 1008–1014. <https://doi.org/10.1111/nph.12907>
- Anderson, M. J. (2006). Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics*, 62(1), 245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>
- Asner, G. P., Jones, M. O., Martin, R. E., Knapp, D. E., & Hughes, R. F. (2008). Remote sensing of native and invasive species in Hawaiian forests. *Remote Sensing of Environment*, 112(5), 1912–1926. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.02.043>

- Asner, G. P., & Martin, R. E. (2009). Airborne spectranomics: Mapping canopy chemical and taxonomic diversity in tropical forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(5), 269–276. <https://doi.org/10.1890/070152>
- Asner, G. P., & Martin, R. E. (2011). Canopy phylogenetic, chemical and spectral assembly in a lowland Amazonian forest. *New Phytologist*, 189(4), 999–1012. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03549.x>
- Asner, G. P., & Martin, R. E. (2015). Spectroscopic Remote Sensing of Non-Structural Carbohydrates in Forest Canopies. *Remote Sensing*, 7(4), 3526–3547. <https://doi.org/10.3390/rs70403526>
- Asner, G. P., & Martin, R. E. (2016). Spectranomics: Emerging science and conservation opportunities at the interface of biodiversity and remote sensing. *Global Ecology and Conservation*, 8, 212–219. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.09.010>
- Asner, G. P., Martin, R. E., Carranza-Jiménez, L., Sinca, F., Tupayachi, R., Anderson, C. B., & Martinez, P. (2014). Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytologist*, 204(1), 127–139. <https://doi.org/10.1111/nph.12895>
- Asner, G. P., Martin, R. E., Ford, A. J., Metcalfe, D. J., & Liddell, M. J. (2009). Leaf chemical and spectral diversity in Australian tropical forests. *Ecological Applications*, 19(1), 236–253. <https://doi.org/10.1890/08-0023.1>
- Asner, G. P., Martin, R. E., Tupayachi, R., Anderson, C. B., Sinca, F., Carranza-Jiménez, L., & Martinez, P. (2014). Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(15), 5604–5609. <https://doi.org/10.1073/pnas.1401181111>
- Asner, G. P., Martin, R. E., Tupayachi, R., Emerson, R., Martinez, P., Sinca, F., Powell, G. V. N., Wright, S. J., & Lugo, A. E. (2011). Taxonomy and remote sensing of leaf mass per area (LMA) in humid tropical forests. *Ecological Applications*, 21(1), 85–98. <https://doi.org/10.1890/09-1999.1>
- Ayotte, J. (2019, July 7). *Measuring chlorophylls and carotenoids in plant tissue*. Protocols.io. <https://doi.org/10.17504/protocols.io.4g2gtye>

- Ayotte, J., Guilbeault-Mayers, X., & Laliberté, E. (2019, March 22). *Measuring CN content in leaf samples using Elementar Vario MICRO Cube*. Protocols.io. <https://www.protocols.io/groups/canadian-airborne-biodiversity-observatory1>
- Ayotte, J., & Laliberté, E. (2019, December 13). *Measuring leaf carbon fractions with the ANKOM2000 Fiber Analyzer*. Protocols.io. <https://www.protocols.io/groups/canadian-airborne-biodiversity-observatory1>
- Baltzer, J. L., & Thomas, S. C. (2005). Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees. *American Journal of Botany*, 92(2), 214–223. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.2.214>
- Baythavong, B. S. (2011). Linking the Spatial Scale of Environmental Variation and the Evolution of Phenotypic Plasticity: Selection Favors Adaptive Plasticity in Fine-Grained Environments. *The American Naturalist*, 178(1), 75–87. <https://doi.org/10.1086/660281>
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 57(1), 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Burns, R. M., & Honkala, B. H. (1990). *Silvics of North America: Volume 2. Hardwoods*. United States Department of Agriculture (USDA), Forest Service, Agriculture Handbook, 654. <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/1548>
- Cauboue, M. (2007). *Description écologique des forêts du Québec*. CCDMD.
- Cavender-Bares, J., Gamon, J. A., Hobbie, S. E., Madritch, M. D., Meireles, J. E., Schweiger, A. K., & Townsend, P. A. (2017). Harnessing plant spectra to integrate the biodiversity sciences across biological and spatial scales. *American Journal of Botany*, 104(7), 966–969. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700061>
- Cavender-Bares, J., Meireles, J. E., Couture, J. J., Kaproth, M. A., Kingdon, C. C., Singh, A., Serbin, S. P., Center, A., Zuniga, E., Pilz, G., & Townsend, P. A. (2016). Associations of Leaf Spectra with Genetic and Phylogenetic Variation in Oaks: Prospects for Remote Detection of Biodiversity. *Remote Sensing*, 8(3), 221. <https://doi.org/10.3390/rs8030221>

- Ceccato, P., Flasse, S., Tarantola, S., Jacquemoud, S., & Grégoire, J.-M. (2001). Detecting vegetation leaf water content using reflectance in the optical domain. *Remote Sensing of Environment*, 77(1), 22–33. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(01\)00191-2](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(01)00191-2)
- Chavana-Bryant, C., Malhi, Y., Wu, J., Asner, G. P., Anastasiou, A., Enquist, B. J., Caravasi, E. G. C., Doughty, C. E., Saleska, S. R., Martin, R. E., & Gerard, F. F. (2017). Leaf aging of Amazonian canopy trees as revealed by spectral and physiochemical measurements. *New Phytologist*, 214(3), 1049–1063. <https://doi.org/10.1111/nph.13853>
- Chen, S., Hong, X., Harris, C. J., & Sharkey, P. M. (2004). Sparse modeling using orthogonal forward regression with PRESS statistic and regularization. *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics, Part B (Cybernetics)*, 34(2), 898–911. <https://doi.org/10.1109/TSMCB.2003.817107>
- Clark, J. S., Mohan, J., Dietze, M., & Ibanez, I. (2003). Coexistence: How to Identify Trophic Trade-Offs. *Ecology*, 84(1), 17–31. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0017:CHTITT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0017:CHTITT]2.0.CO;2)
- Clark, M. L., & Roberts, D. A. (2012). Species-Level Differences in Hyperspectral Metrics among Tropical Rainforest Trees as Determined by a Tree-Based Classifier. *Remote Sensing*, 4(6), 1820–1855. <https://doi.org/10.3390/rs4061820>
- Clark, M. L., Roberts, D. A., & Clark, D. B. (2005). Hyperspectral discrimination of tropical rain forest tree species at leaf to crown scales. *Remote Sensing of Environment*, 96(3), 375–398. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.03.009>
- Cordell, S., Goldstein, G., Mueller-Dombois, D., Webb, D., & Vitousek, P. M. (1998). Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: The role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, 113(2), 188–196.
- Curran, P. J. (1989). Remote sensing of foliar chemistry. *Remote Sensing of Environment*, 30(3), 271–278. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(89\)90069-2](https://doi.org/10.1016/0034-4257(89)90069-2)
- Dawson, T. E., & Bliss, L. C. (1993). Plants as Mosaics: Leaf-, Ramet-, and Gender-Level Variation in the Physiology of the Dwarf Willow, *Salix arctica*. *Functional Ecology*, 7(3), 293–304. <https://doi.org/10.2307/2390208>

- Dignard, N., Giguère, M., Reny, I., Audet, L., Petitclerc, P., & Québec (Province) Ministère des ressources naturelles. (2013). *Les arbres du Québec*. Publications du Québec, Les.
- Durgante, F. M., Higuchi, N., Almeida, A., & Vicentini, A. (2013). Species Spectral Signature: Discriminating closely related plant species in the Amazon with Near-Infrared Leaf-Spectroscopy. *Forest Ecology and Management*, 291, 240–248. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.045>
- Dymond, C. C., Mladenoff, D. J., & Radeloff, V. C. (2002). Phenological differences in Tasseled Cap indices improve deciduous forest classification. *Remote Sensing of Environment*, 80(3), 460–472. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(01\)00324-8](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(01)00324-8)
- Environment and Climate Change Canada. (2011, October 31). *Historical Data—Climate—Environment and Climate Change Canada*. [https://climate.weather.gc.ca/historical\\_data/search\\_historic\\_data\\_e.html](https://climate.weather.gc.ca/historical_data/search_historic_data_e.html)
- Fajardo, A., & Piper, F. I. (2011). Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist*, 189(1), 259–271. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03468.x>
- Fajardo, A., & Siefert, A. (2016). Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia*, 180(4), 951–959.
- Fajardo, A., & Siefert, A. (2018). Intraspecific trait variation and the leaf economics spectrum across resource gradients and levels of organization. *Ecology*, 99(5), 1024–1030. <https://doi.org/10.1002/ecy.2194>
- Fajardo, A., & Siefert, A. (2019). The interplay among intraspecific leaf trait variation, niche breadth and species abundance along light and soil nutrient gradients. *Oikos*, 128(6), 881–891. <https://doi.org/10.1111/oik.05849>
- Fallon, B., Yang, A., Lapadat, C., Armour, I., Juzwik, J., Montgomery, R. A., & Cavender-Bares, J. (2020). Spectral differentiation of oak wilt from foliar fungal disease and drought is correlated with physiological changes. *Tree Physiology*, 40(3), 377–390. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa005>

- Farrar, J. L. (1996). *Les arbres du Canada*. Les Editions Fides.
- Fassnacht, F. E., Latifi, H., Stereńczak, K., Modzelewska, A., Lefsky, M., Waser, L. T., Straub, C., & Ghosh, A. (2016). Review of studies on tree species classification from remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, 186, 64–87. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.08.013>
- Feilhauer, H., Asner, G. P., Martin, R. E., & Schmidtlein, S. (2010). Brightness-normalized Partial Least Squares Regression for hyperspectral data. *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer*, 111(12), 1947–1957. <https://doi.org/10.1016/j.jqsrt.2010.03.007>
- Ferwerda, J. G., Skidmore, A. K., & Stein, A. (2006). A bootstrap procedure to select hyperspectral wavebands related to tannin content. *International Journal of Remote Sensing*, 27(7), 1413–1424. <https://doi.org/10.1080/01431160500497119>
- Filella, I., & Penuelas, J. (1994). The red edge position and shape as indicators of plant chlorophyll content, biomass and hydric status. *International Journal of Remote Sensing*, 15(7), 1459–1470.
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265–280. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Fourty, Th., Baret, F., Jacquemoud, S., Schmuck, G., & Verdebout, J. (1996). Leaf optical properties with explicit description of its biochemical composition: Direct and inverse problems. *Remote Sensing of Environment*, 56(2), 104–117. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(95\)00234-0](https://doi.org/10.1016/0034-4257(95)00234-0)
- Gamon, J. A., Huemmrich, K. F., Peddle, D. R., Chen, J., Fuentes, D., Hall, F. G., Kimball, J. S., Goetz, S., Gu, J., McDonald, K. C., Miller, J. R., Moghaddam, M., Rahman, A. F., Roujean, J.-L., Smith, E. A., Walthall, C. L., Zarco-Tejada, P., Hu, B., Fernandes, R., & Cihlar, J. (2004). Remote sensing in BOREAS: Lessons learned. *Remote Sensing of Environment*, 89(2), 139–162. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2003.08.017>
- Gamon, J. A., Wang, R., Gholizadeh, H., Zutta, B., Townsend, P. A., & Cavender-Bares, J. (2020). Consideration of scale in remote sensing of biodiversity. In *Remote Sensing of Plant Biodiversity* (pp. 425–447). Springer, Cham.

- Gates, D. M., Keegan, H. J., Schleter, J. C., & Weidner, V. R. (1965). Spectral Properties of Plants. *Applied Optics*, 4(1), 11–20. <https://doi.org/10.1364/AO.4.000011>
- Gaudet, M., Beaudoin, M.-F., Rocray, P.-É., & Labrecque, M. (1997). *Les arbres de Montréal*. Fides.
- Geber, M. A., & Griffen, L. R. (2003). Inheritance and Natural Selection on Functional Traits. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S21–S42. <https://doi.org/10.1086/368233>
- Girard, A., Schweiger, A. K., Carteron, A., Kalacska, M., & Laliberté, E. (2020). Foliar Spectra and Traits of Bog Plants across Nitrogen Deposition Gradients. *Remote Sensing*, 12(15), 2448. <https://doi.org/10.3390/rs12152448>
- Grassein, F., Till-Bottraud, I., & Lavorel, S. (2010). Plant resource-use strategies: The importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Annals of Botany*, 106(4), 637–645. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq154>
- Guanter, L., Kaufmann, H., Segl, K., Foerster, S., Rogass, C., Chabrillat, S., Kuester, T., Hollstein, A., Rossner, G., Chlebek, C., Straif, C., Fischer, S., Schrader, S., Storch, T., Heiden, U., Mueller, A., Bachmann, M., Mühle, H., Müller, R., ... Sang, B. (2015). The EnMAP Spaceborne Imaging Spectroscopy Mission for Earth Observation. *Remote Sensing*, 7(7), 8830–8857. <https://doi.org/10.3390/rs70708830>
- Hacker, P. W., Coops, N. C., Townsend, P. A., & Wang, Z. (2020). Retrieving Foliar Traits of *Quercus garryana* var. *Garryana* across a Modified Landscape Using Leaf Spectroscopy and LiDAR. *Remote Sensing*, 12(1), 26. <https://doi.org/10.3390/rs12010026>
- Hahn, P. G., & Maron, J. L. (2016). A Framework for Predicting Intraspecific Variation in Plant Defense. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(8), 646–656. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.05.007>
- Harris, M. (2003). *Botanica North America: The Illustrated Guide to Our Native Plants, Their Botany, History, and the Way They Have Shaped Our World*. HarperCollins.
- He, K. S., Rocchini, D., Neteler, M., & Nagendra, H. (2011). Benefits of hyperspectral remote sensing for tracking plant invasions. *Diversity and Distributions*, 17(3), 381–392. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00761.x>

- Helsen, K., Cleemput, E. V., Bassi, L., Somers, B., & Honnay, O. (2020). Optical traits perform equally well as directly-measured functional traits in explaining the impact of an invasive plant on litter decomposition. *Journal of Ecology*, *108*(5), 2000–2011. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13389>
- Hesketh, M., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2012). The effect of seasonal spectral variation on species classification in the Panamanian tropical forest. *Remote Sensing of Environment*, *118*, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2011.11.005>
- Hestir, E. L., Khanna, S., Andrew, M. E., Santos, M. J., Viers, J. H., Greenberg, J. A., Rajapakse, S. S., & Ustin, S. L. (2008). Identification of invasive vegetation using hyperspectral remote sensing in the California Delta ecosystem. *Remote Sensing of Environment*, *112*(11), 4034–4047. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.01.022>
- Homolová, L., Malenovský, Z., Clevers, J. G. P. W., García-Santos, G., & Schaepman, M. E. (2013). Review of optical-based remote sensing for plant trait mapping. *Ecological Complexity*, *15*, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.06.003>
- Hovi, A., Raitio, P., & Rautiainen, M. (2017). A spectral analysis of 25 boreal tree species. *Silva Fennica*, *51*(4), 1–16. <https://doi.org/10.14214/sf.7753>
- Iwasaki, A., Ohgi, N., Tanii, J., Kawashima, T., & Inada, H. (2011). Hyperspectral Imager Suite (HISUI) - Japanese hyper-multi spectral radiometer. *2011 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium*, 1025–1028. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2011.6049308>
- Jacquemoud, S., & Ustin, S. (2019). *Leaf Optical Properties*. Cambridge University Press.
- Jetz, W., Cavender-Bares, J., Pavlick, R., Schimel, D., Davis, F. W., Asner, G. P., Guralnick, R., Kattge, J., Latimer, A. M., Moorcroft, P., Schaepman, M. E., Schildhauer, M. P., Schneider, F. D., Schrodt, F., Stahl, U., & Ustin, S. L. (2016). Monitoring plant functional diversity from space. *Nature Plants*, *2*(3), 1–5. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.24>
- Jiménez, M., & Díaz-Delgado, R. (2015). Towards a Standard Plant Species Spectral Library Protocol for Vegetation Mapping: A Case Study in the Shrubland of Doñana National Park. *ISPRS International Journal of Geo-Information*, *4*(4), 2472–2495. <https://doi.org/10.3390/ijgi4042472>



- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, *98*(5), 1134–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x>
- Kattenborn, T., Fassnacht, F. E., & Schmidtlein, S. (2019). Differentiating plant functional types using reflectance: Which traits make the difference? *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, *5*(1), 5–19. <https://doi.org/10.1002/rse2.86>
- Kattenborn, T., Schiefer, F., Zarco-Tejada, P., & Schmidtlein, S. (2019). Advantages of retrieving pigment content [ $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ ] versus concentration [%] from canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment*, *230*, 111195. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.05.014>
- Keller, S. R., Soolanayakanahally, R. Y., Guy, R. D., Silim, S. N., Olson, M. S., & Tiffin, P. (2011). Climate-driven local adaptation of ecophysiology and phenology in balsam poplar, *Populus balsamifera* L. (Salicaceae). *American Journal of Botany*, *98*(1), 99–108. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000317>
- Khaled, R. A. H., Duru, M., Theau, J. P., Plantureux, S., & Cruz, P. (2005). Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, *16*(4), 391–398. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02378.x>
- Kitayama, K., Pattison, R., Cordell, S., Webb, D., & Mueller-dombois, D. (1997). Ecological and Genetic Implications of Foliar Polymorphism in *Metrosideros polymorpha* Gaud. (Myrtaceae) in a Habitat Matrix on Mauna Loa, Hawaii. *Annals of Botany*, *80*(4), 491–497. <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0473>
- Knapp, A. K., & Carter, G. A. (1998). Variability in leaf optical properties among 26 Species From A Broad Range Of Habitats. *American Journal of Botany*, *85*(7), 940–946. <https://doi.org/10.2307/2446360>
- Kokaly, R. F., Asner, G. P., Ollinger, S. V., Martin, M. E., & Wessman, C. A. (2009). Characterizing canopy biochemistry from imaging spectroscopy and its application to ecosystem studies. *Remote Sensing of Environment*, *113*, S78–S91. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.10.018>

- Kothari, S., Beauchamp-Rioux, R., Laliberté, E., & Cavender-Bares, J. (2021). *Reflectance spectroscopy allows rapid, accurate, and non-destructive estimates of functional traits from pressed leaves* (p. 2021.04.21.440856). <https://doi.org/10.1101/2021.04.21.440856>
- Kruse, F. A., Lefkoff, A. B., Boardman, J. W., Heidebrecht, K. B., Shapiro, A. T., Barloon, P. J., & Goetz, A. F. H. (1993). The spectral image processing system (SIPS)—Interactive visualization and analysis of imaging spectrometer data. *Remote Sensing of Environment*, 44(2), 145–163. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(93\)90013-N](https://doi.org/10.1016/0034-4257(93)90013-N)
- Kuppler, J., Albert, C. H., Ames, G. M., Armbruster, W. S., Boenisch, G., Boucher, F. C., Campbell, D. R., Carneiro, L. T., Chacón-Madrigal, E., Enquist, B. J., Fonseca, C. R., Gómez, J. M., Guisan, A., Higuchi, P., Karger, D. N., Kattge, J., Kleyer, M., Kraft, N. J. B., Larue-Kontić, A.-A. C., ... Junker, R. R. (2020). Global gradients in intraspecific variation in vegetative and floral traits are partially associated with climate and species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 29(6), 992–1007. <https://doi.org/10.1111/geb.13077>
- Laliberté, E. (2020, May 14). *Measuring specific leaf area and water content*. Protocols.io. <https://www.protocols.io/groups/canadian-airborne-biodiversity-observatory1>
- Laliberté, E., & Soffer, R. (2018, June 4). *Measuring spectral reflectance and transmittance (350–2500 nm) of large leaves using the Spectra Vista Corporation (SVC) DC-R/T Integrating Sphere*. Protocols.io. <https://www.protocols.io/groups/canadian-airborne-biodiversity-observatory1>
- Lapointe, M., Lavoie, A., & Leboeuf, M. (2014). *Plantes de milieux humides et de bord de mer du Québec et des Maritimes*. Éditions Michel Quintin.
- Leboeuf, M. (2016). *Arbres et plantes forestières du Québec et des Maritimes*. Éditions Michel Quintin.
- Lecerf, A., & Chauvet, E. (2008). Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. *Basic and Applied Ecology*, 9(5), 598–605. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.11.003>
- Liang, L. (2019). Phenology. In *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11739-7>

- Lichstein, J. W., Dushoff, J., Levin, S. A., & Pacala, S. W. (2007). Intraspecific Variation and Species Coexistence. *The American Naturalist*, 170(6), 807–818. <https://doi.org/10.1086/522937>
- Lieth, H. (2013). Phenology and Seasonality Modeling. Springer Science & Business Media.
- Lindström, S. W., Geladi, P., Jonsson, O., & Pettersson, F. (2011). The Importance of Balanced Data Sets for Partial Least Squares Discriminant Analysis: Classification Problems Using Hyperspectral Imaging Data. *Journal of Near Infrared Spectroscopy*, 19(4), 233–241.
- Lukeš, P., Stenberg, P., Rautiainen, M., Möttus, M., & Vanhatalo, K. M. (2013). Optical properties of leaves and needles for boreal tree species in Europe. *Remote Sensing Letters*, 4(7), 667–676. <https://doi.org/10.1080/2150704X.2013.782112>
- Ma, S., Baldocchi, D. D., Mambelli, S., & Dawson, T. E. (2011). Are temporal variations of leaf traits responsible for seasonal and inter-annual variability in ecosystem CO<sub>2</sub> exchange? *Functional Ecology*, 25(1), 258–270. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01779.x>
- Marie-Victorin, Brouillet, L., Rouleau, E., Goulet, I., & Hay, S. (2002). *Flore laurentienne* (3rd ed.). Gaetan Morin éditeur ltée.
- Martin, R. E., & Asner, G. P. (2009). Leaf Chemical and Optical Properties of *Metrosideros polymorpha* Across Environmental Gradients in Hawaii. *Biotropica*, 41(3), 292–301. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00491.x>
- Martinez Arbizu, P. (2019). *pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis* (0.3) [R].
- McKown, A. D., Guy, R. D., Azam, M. S., Drewes, E. C., & Quamme, L. K. (2013). Seasonality and phenology alter functional leaf traits. *Oecologia*, 172(3), 653–665.
- Meireles, J. E., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., Ustin, S., Gamon, J. A., Schweiger, A. K., Schaepman, M. E., Asner, G. P., Martin, R. E., Singh, A., Schrod, F., Chlus, A., & O'Meara, B. C. (2020). Leaf reflectance spectra capture the evolutionary history of seed plants. *New Phytologist*, 228(2), 485–493. <https://doi.org/10.1111/nph.16771>

- Merzlyak, M. N., Gitelson, A. A., Chivkunova, O. B., Solovchenko, A. E., & Pogosyan, S. I. (2003). Application of Reflectance Spectroscopy for Analysis of Higher Plant Pigments. *Russian Journal of Plant Physiology*, 50(5), 704–710. <https://doi.org/10.1023/A:1025608728405>
- Messier, J., McGill, B. J., & Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13(7), 838–848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>
- Michel, S., Gamet, P., & Lefevre-Fonollosa, M.-J. (2011). HYPXIM — A hyperspectral satellite defined for science, security and defence users. *2011 3rd Workshop on Hyperspectral Image and Signal Processing: Evolution in Remote Sensing (WHISPERS)*, 1–4. <https://doi.org/10.1109/WHISPERS.2011.6080864>
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs Gouvernement du Québec. (2019). *Forêt ouverte*. <https://www.foretouverte.gouv.qc.ca/>
- Ministry of Northern Development, Mines, Natural Resources and Forestry Ontario. (2021, January 15). *OGSEarth* [Text]. Ministry of Northern Development, Mines, Natural Resources and Forestry. <https://www.mndm.gov.on.ca/en/mines-and-minerals/applications/ogsearch>
- Mitchell, R. M., & Bakker, J. D. (2014). Intraspecific Trait Variation Driven by Plasticity and Ontogeny in *Hypochaeris radicata*. *PLOS ONE*, 9(10), e109870. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109870>
- Moran, E. V., Hartig, F., & Bell, D. M. (2016). Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. *Global Change Biology*, 22(1), 137–150. <https://doi.org/10.1111/gcb.13000>
- Möttus, M., Sulev, M., & Hallik, L. (2014). Seasonal Course of the Spectral Properties of Alder and Birch Leaves. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 7(6), 2496–2505. <https://doi.org/10.1109/JSTARS.2013.2294242>
- Niinemets, Ü. (2016). Leaf age dependent changes in within-canopy variation in leaf functional traits: A meta-analysis. *Journal of Plant Research*, 129(3), 313–338.

- Nolan, C., Overpeck, J. T., Allen, J. R. M., Anderson, P. M., Betancourt, J. L., Binney, H. A., Brewer, S., Bush, M. B., Chase, B. M., Cheddadi, R., Djamali, M., Dodson, J., Edwards, M. E., Gosling, W. D., Haberle, S., Hotchkiss, S. C., Huntley, B., Ivory, S. J., Kershaw, A. P., ... Jackson, S. T. (2018). Past and future global transformation of terrestrial ecosystems under climate change. *Science*, 361(6405), 920–923. <https://doi.org/10.1126/science.aan5360>
- Ollinger, S. V. (2011). Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. *New Phytologist*, 189(2), 375–394. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03536.x>
- Paz-Kagan, T., Caras, T., Herrmann, I., Shachak, M., & Karnieli, A. (2017). Multiscale mapping of species diversity under changed land use using imaging spectroscopy. *Ecological Applications*, 27(5), 1466–1484. <https://doi.org/10.1002/eap.1540>
- Peters, R. D., & Noble, S. D. (2014). Spectrographic measurement of plant pigments from 300 to 800nm. *Remote Sensing of Environment*, 148, 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.03.020>
- Pignatti, S., Palombo, A., Pascucci, S., Romano, F., Santini, F., Simoniello, T., Umberto, A., Vincenzo, C., Acito, N., Diani, M., Matteoli, S., Corsini, G., Casa, R., De Bonis, R., Laneve, G., & Ananasso, C. (2013). The PRISMA hyperspectral mission: Science activities and opportunities for agriculture and land monitoring. *2013 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium - IGARSS*, 4558–4561. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2013.6723850>
- R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1991). Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant, Cell & Environment*, 14(3), 251–259. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01499.x>
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S143–S164. <https://doi.org/10.1086/374368>

- Riano, D., Vaughan, P., Chuvieco, E., Zarco-Tejada, P. J., & Ustin, S. L. (2005). Estimation of fuel moisture content by inversion of radiative transfer models to simulate equivalent water thickness and dry matter content: Analysis at leaf and canopy level. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 43(4), 819–826. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2005.843316>
- Ribeiro, P. C., Souza, M. L., Muller, L. A. C., Ellis, V. A., Heuertz, M., Lemos-Filho, J. P., & Lovato, M. B. (2016). Climatic drivers of leaf traits and genetic divergence in the tree *Annona crassiflora*: A broad spatial survey in the Brazilian savannas. *Global Change Biology*, 22(11), 3789–3803. <https://doi.org/10.1111/gcb.13312>
- Römermann, C., Bucher, S. F., Hahn, M., & Bernhardt-Römermann, M. (2016). Plant functional traits – fixed facts or variable depending on the season? *Folia Geobotanica*, 51(2), 143–159. <https://doi.org/10.1007/s12224-016-9250-3>
- Roth, K. L., Roberts, D. A., Dennison, P. E., Alonzo, M., Peterson, S. H., & Beland, M. (2015). Differentiating plant species within and across diverse ecosystems with imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 167, 135–151. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.05.007>
- Ryser, P., & Lambers, H. (1995). Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil*, 170(2), 251–265. <https://doi.org/10.1007/BF00010478>
- Santini, F., Serrano, L., Kefauver, S. C., Abdullah-Al, M., Aguilera, M., Sin, E., & Voltas, J. (2019). Morphophysiological variability of *Pinus nigra* populations reveals climate-driven local adaptation but weak water use differentiation. *Environmental and Experimental Botany*, 166, 103828. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103828>
- Schimel, D., Pavlick, R., Fisher, J. B., Asner, G. P., Saatchi, S., Townsend, P., Miller, C., Frankenberg, C., Hibbard, K., & Cox, P. (2015). Observing terrestrial ecosystems and the carbon cycle from space. *Global Change Biology*, 21(5), 1762–1776. <https://doi.org/10.1111/gcb.12822>
- Schweiger, A. K., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., Hobbie, S. E., Madritch, M. D., Wang, R., Tilman, D., & Gamon, J. A. (2018). Plant spectral diversity integrates functional and phylogenetic

- components of biodiversity and predicts ecosystem function. *Nature Ecology & Evolution*, 2(6), 976–982. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0551-1>
- Schweiger, A. K., & Laliberté, E. (2020, June 22). *Processing of leaf spectra*. Protocols.io. <https://www.protocols.io/groups/canadian-airborne-biodiversity-observatory1>
- Schweiger, A. K., Lussier Desbiens, A., Charron, G., La Vigne, H., & Laliberté, E. (2020). Foliar sampling with an unmanned aerial system (UAS) reveals spectral and functional trait differences within tree crowns. *Canadian Journal of Forest Research*, 50(10), 966–974. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0452>
- Serbin, S. P., & Townsend, P. A. (2020). Scaling Functional Traits from Leaves to Canopies. In *Remote Sensing of Plant Biodiversity* (pp. 43–82). Springer, Cham.
- Serbin, S. P., Wu, J., Ely, K. S., Kruger, E. L., Townsend, P. A., Meng, R., Wolfe, B. T., Chlus, A., Wang, Z., & Rogers, A. (2019). From the Arctic to the tropics: Multibiome prediction of leaf mass per area using leaf reflectance. *New Phytologist*, 224(4), 1557–1568. <https://doi.org/10.1111/nph.16123>
- Siefert, A., Fridley, J. D., & Ritchie, M. E. (2014). Community Functional Responses to Soil and Climate at Multiple Spatial Scales: When Does Intraspecific Variation Matter? *PLOS ONE*, 9(10), e111189. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111189>
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., Dantas, V. de L., Bello, F. de, Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., ... Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18(12), 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>
- Sims, D. A., & Gamon, J. A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81(2), 337–354. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00010-X](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00010-X)
- Slaton, M. R., Hunt, E. R., & Smith, W. K. (2001). Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American Journal of Botany*, 88(2), 278–284. <https://doi.org/10.2307/2657019>

- Smith, E. A., Collette, S. B., Boynton, T. A., Lillrose, T., Stevens, M. R., Bekker, M. F., Eggett, D., & St Clair, S. B. (2011). Developmental contributions to phenotypic variation in functional leaf traits within quaking aspen clones. *Tree Physiology*, 31(1), 68–77. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq100>
- Sokolyk, M. (2001). *Découvrir la flore forestière*. Éditions de l'Homme.
- Souza, M. L., Duarte, A. A., Lovato, M. B., Fagundes, M., Valladares, F., & Lemos-Filho, J. P. (2018). Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a neotropical tree along a rainfall gradient. *PLOS ONE*, 13(12), e0208512. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208512>
- Tautenhahn, S., Grün-Wenzel, C., Jung, M., Higgins, S., & Römermann, C. (2019). On the relevance of intraspecific trait variability—A synthesis of 56 dry grassland sites across Europe. *Flora*, 254, 161–172. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.03.002>
- Thomlinson, J. R., Bolstad, P. V., & Cohen, W. B. (1999). Coordinating Methodologies for Scaling Landcover Classifications from Site-Specific to Global: Steps toward Validating Global Map Products. *Remote Sensing of Environment*, 70(1), 16–28. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(99\)00055-3](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(99)00055-3)
- Thomson, E. R., Malhi, Y., Bartholomeus, H., Oliveras, I., Gvozdevaite, A., Peprah, T., Suomalainen, J., Quansah, J., Seidu, J., Adonteng, C., Abraham, A. J., Herold, M., Adu-Bredu, S., & Doughty, C. E. (2018). Mapping the Leaf Economic Spectrum across West African Tropical Forests Using UAV-Acquired Hyperspectral Imagery. *Remote Sensing*, 10(10), 1532. <https://doi.org/10.3390/rs10101532>
- Townsend, P. A., Chlus, A., Wang, Z., & Singh, A. (2017). Remote sensing spectroscopy to discriminate plant functional types and physiological function. *2017 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS)*, 3043–3046. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2017.8127640>
- Turner, W. (2014). Sensing biodiversity. *Science*, 346(6207), 301–302. <https://doi.org/10.1126/science.1256014>
- Ustin, S. L., Gitelson, A. A., Jacquemoud, S., Schaepman, M., Asner, G. P., Gamon, J. A., & Zarco-Tejada, P. (2009). Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution



- spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 113, S67–S77. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.10.019>
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4), 244–252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Walters, M. B., & Gerlach, J. P. (2013). Intraspecific growth and functional leaf trait responses to natural soil resource gradients for conifer species with contrasting leaf habit. *Tree Physiology*, 33(3), 297–310. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps134>
- Wang, R., & Gamon, J. A. (2019). Remote sensing of terrestrial plant biodiversity. *Remote Sensing of Environment*, 231, 111218. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111218>
- Wang, R., Gamon, J. A., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., & Zygielbaum, A. I. (2018). The spatial sensitivity of the spectral diversity–biodiversity relationship: An experimental test in a prairie grassland. *Ecological Applications*, 28(2), 541–556. <https://doi.org/10.1002/eap.1669>
- Wang, R., Gamon, J. A., Schweiger, A. K., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., Zygielbaum, A. I., & Kothari, S. (2018). Influence of species richness, evenness, and composition on optical diversity: A simulation study. *Remote Sensing of Environment*, 211, 218–228. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.04.010>
- Wang, Z., Chlus, A., Geygan, R., Ye, Z., Zheng, T., Singh, A., Couture, J. J., Cavender-Bares, J., Kruger, E. L., & Townsend, P. A. (2020). Foliar functional traits from imaging spectroscopy across biomes in eastern North America. *New Phytologist*, 228(2), 494–511. <https://doi.org/10.1111/nph.16711>
- Wang, Z., Townsend, P. A., Schweiger, A. K., Couture, J. J., Singh, A., Hobbie, S. E., & Cavender-Bares, J. (2019). Mapping foliar functional traits and their uncertainties across three years in a grassland experiment. *Remote Sensing of Environment*, 221, 405–416. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.11.016>

- Wellstein, C., Chelli, S., Campetella, G., Bartha, S., Galiè, M., Spada, F., & Canullo, R. (2013). Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), 2353–2374. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0484-6>
- Westerband, A. C., Funk, J. L., & Barton, K. E. (2021). Intraspecific trait variation in plants: A renewed focus on its role in ecological processes. *Annals of Botany*, 127(4), 397–410. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab011>
- Williams, M. D. (2008). *Guide d'identification des arbres du Québec et de l'est de l'Amérique du Nord*. Broquet, Incorporated.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wu, J., Chavana-Bryant, C., Prohaska, N., Serbin, S. P., Guan, K., Albert, L. P., Yang, X., Leeuwen, W. J. D. van, Garnello, A. J., Martins, G., Malhi, Y., Gerard, F., Oliviera, R. C., & Saleska, S. R. (2017). Convergence in relationships between leaf traits, spectra and age across diverse canopy environments and two contrasting tropical forests. *New Phytologist*, 214(3), 1033–1048. <https://doi.org/10.1111/nph.14051>
- Yan, Z., Guo, Z., Serbin, S. P., Song, G., Zhao, Y., Chen, Y., Wu, S., Wang, J., Wang, X., Li, J., Wang, B., Wu, Y., Su, Y., Wang, H., Rogers, A., Liu, L., & Wu, J. (2021). Spectroscopy outperforms leaf trait relationships for predicting photosynthetic capacity across different forest types. *New Phytologist*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/nph.17579>
- Yang, J., Lu, J., Chen, Y., Yan, E., Hu, J., Wang, X., & Shen, G. (2020). Large Underestimation of Intraspecific Trait Variation and Its Improvements. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00053>
- Yang, X., Tang, J., & Mustard, J. F. (2014). Beyond leaf color: Comparing camera-based phenological metrics with leaf biochemical, biophysical, and spectral properties throughout the growing

- season of a temperate deciduous forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 119(3), 181–191. <https://doi.org/10.1002/2013JG002460>
- Yang, X., Tang, J., Mustard, J. F., Wu, J., Zhao, K., Serbin, S., & Lee, J.-E. (2016). Seasonal variability of multiple leaf traits captured by leaf spectroscopy at two temperate deciduous forests. *Remote Sensing of Environment*, 179, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.03.026>
- Youngentob, K. N., Zdenek, C., & van Gersel, E. (2016). A simple and effective method to collect leaves and seeds from tall trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(9), 1119–1123. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12554>
- Zhang, Y., Chen, J. M., & Thomas, S. C. (2007). Retrieving seasonal variation in chlorophyll content of overstory and understory sugar maple leaves from leaf-level hyperspectral data. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 33(5), 406–415. <https://doi.org/10.5589/m07-037>
- Zomer, R. J., Trabucco, A., & Ustin, S. L. (2009). Building spectral libraries for wetlands land cover classification and hyperspectral remote sensing. *Journal of Environmental Management*, 90(7), 2170–2177. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2007.06.028>
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science & Business Media.

## Annexes

Sites	Location	Coordinates (DD)	Altitude (m)	Proximity to the nearest weather station (km)	Total annual precipitation (mm)	Total annual rainfall (mm)	Total annual snowfall (cm)	Average length of frost-free period (days)	Degree days above 5 °C	Annual daily average temperature (°C)
SBL	Station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal	45.546225; -73.342656	363	0.7	1192.9	901.5	291.5	138	1742.8	4.3
Oka	Parc national d'Oka	45.406590; -75.518747	25-29	4.31	1106.8	871	236.1	126	2009.9	5.8
MSB	Parc national du Mont-Saint-Bruno	45.622344; -73.470189	27-138	6.9	1010.6	798.6	209.1	150	2057.9	6.2
IB	Parc national des Îles-de-Boucherville	45.465483; -74.041989	9-14	9.4	988	828.6	159.6	154	2166.7	6.5
MBP	Mer Bleue Peatland	45.988297; -74.005739	69-70	15.01	943.4	758.2	223.5	159	2141.8	6.4

Tableau 14. – Study sites' location, altitude and climatic conditions (Environment and Climate Change Canada, 2011; Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs Gouvernement du Québec, 2019; Ministry of Northern Development, Mines, Natural Resources and Forestry Ontario, 2021). The coordinates are given in decimal degrees (DD).

Subsites	Bedrock	Surface deposit	Drainage	Dominant vegetation
SBL	Anorthosite, gabbroic anorthosite, gabbro and diorite	Glacial deposits: undifferentiated till, without particular morphology, with rare to very rare rocky outcrops	Moderate, sometimes with lateral drainage	<i>Acer saccharum</i> and <i>rubrum</i> , <i>Betula papyrifera</i> and <i>populiolia</i> , <i>Populus grandidentata</i> and <i>tremuloides</i> , <i>Fagus grandifolia</i> , <i>Abies balsamea</i> , and <i>Picea rubens</i> ; <i>Acer pensylvanicum</i> , <i>Virburnum lantanoides</i> , <i>Corylus cornuta</i> , and a few <i>Cornus sericea</i> and <i>Acer spicatum</i> ; <i>Cornus canadensis</i> , <i>Maianthemum canadense</i> , <i>Clintonia borealis</i> , <i>Lycopodiaceae</i> , <i>Poa</i> , <i>Aralia nudicaulis</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Asteraceae</i> , <i>Gaultheria procumbens</i> , <i>Cypripedium acaule</i> , and many other woodland herbs.
Oka_Beach	Conglomerate, coarse arkosic sandstone, quartzitic sandstone	Marine shoreline deposits, raised beach: sand, gravel and pebbles well sorted and stratified, sometimes glacial blocs	Moderate	Mostly <i>Quercus rubra</i> and <i>Pinus strobus</i> with <i>Populus grandidentata</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Betula papyrifera</i> , and <i>Tilia americana</i> ; <i>Corylus cornuta</i> , <i>Amelanchier</i> , <i>Toxicodendron radicans</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Rhamnus cathartica</i> , and <i>Cornus sericea</i> ; <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Asteraceae</i> , <i>Solidago</i> , <i>Equisetum</i> , <i>Poa</i> , <i>Complonia peregrina</i> , and <i>Trifolium</i> such as <i>Trifolium pratense</i> .
Oka_Wetland	Conglomerate, coarse arkosic sandstone, quartzitic sandstone	Marine deposits from a deep-water facies: clay, silt and sometimes stones and glacial blocs; with thin organic deposits: sphagnum, mosses and forest litter more or less decomposed	Poor to very poor	Mostly <i>Acer saccharinum</i> with <i>Quercus rubra</i> and <i>bicolor</i> , <i>Fraxinus pennsylvanica</i> , <i>Populus deltoides</i> , and <i>Ulmus</i> ; <i>Vitis riparia</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Rhamnus cathartica</i> , <i>Cephalanthus occidentalis</i> , <i>Cornus sericea</i> ; <i>Poa</i> , <i>Carex</i> , <i>Equisetum</i> , <i>Typha</i> , <i>Onoclea sensibilis</i> , <i>Osmunda regalis</i> , and <i>Asteraceae</i> .
MSB_Bog	Gray shale and mudstone with lithic sandstone, siltstone, calcarenite, dolarenite and some conglomerate	Thin or thick organic deposits: sphagnum, mosses and forest litter more or less decomposed	Poor to very poor	Mostly <i>Betula populifolia</i> with <i>Populus tremuloides</i> and <i>Acer rubrum</i> ; mostly <i>Rhododendron canadense</i> with <i>Vaccinium</i> , and a few <i>Frangula alnus</i> and <i>Spirea</i> ; <i>Sphagnum</i> and mosses.
MSB_Parking	Gray shale and mudstone with lithic sandstone, siltstone, calcarenite, dolarenite and some conglomerate	Marine deposits from a shallow-water facies: sand and sometimes gravel, generally well sorted	Moderate	<i>Populus tremuloides</i> , <i>Acer rubrum</i> and <i>saccharum</i> , <i>Betula populifolia</i> , <i>Rhus typhina</i> , and <i>Fraxinus</i> ; <i>Rubus idaeus</i> and <i>Vitis riparia</i> ; <i>Poa</i> , <i>Solidago</i> , and <i>Phragmites australis</i> subsp. <i>australis</i> .

MSB_Road	Hornfels	Glacial deposits: undifferentiated till, without particular morphology	Moderate	Mostly <i>Quercus rubra</i> with <i>Acer saccharum</i> and <i>rubrum</i> , <i>Betula populifolia</i> , <i>Pinus strobus</i> and <i>resinosa</i> , <i>Picea glauca</i> , <i>Rhus typhina</i> , <i>Fraxinus americana</i> , <i>Carya cordiformis</i> and a few <i>Acer saccharinum</i> and <i>Larix laricina</i> ; <i>Rubus idaeus</i> , <i>Rhamnus cathartica</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Vitis riparia</i> , and <i>Parthenocissus quinquefolia</i> ; <i>Poa</i> , <i>Asteraceae</i> , <i>Fabaceae</i> , <i>Solidago</i> , <i>Apocynum</i> .
MSB_Lake	Peridotite	Glacial deposits: undifferentiated till, without particular morphology, with rare to very rare rocky outcrops	Moderate	<i>Populus tremuloides</i> , <i>Acer saccharum</i> , <i>Betula papyrifera</i> and <i>populiolia</i> , <i>Pinus strobus</i> , <i>Quercus rubra</i> , <i>Ostrya virginiana</i> , <i>Rhus typhina</i> , and a few <i>Populus deltoides</i> , <i>Pinus resinosa</i> , <i>Acer rubrum</i> and <i>Fraxinus</i> ; a few <i>Acer pensylvanicum</i> ; <i>Fabaceae</i> , <i>Asteraceae</i> , <i>Poa</i> , <i>Achillea millefolium</i> and <i>Trifolium</i> .
MSB_Top	Peridotite	Glacial deposits: undifferentiated till, without particular morphology, with rare to very rare rocky outcrops	Moderate	Mostly <i>Pinus strobus</i> and <i>Acer saccharum</i> with <i>Populus tremuloides</i> , <i>Populus deltoides</i> , <i>Ostrya virginiana</i> , and a few <i>Tilia americana</i> and <i>Fraxinus americana</i> ; <i>Poa</i> , <i>Solidago</i> , <i>Asteraceae</i> , <i>Fabaceae</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> and <i>Thymus</i> .
IB_Field	Gray shale and mudstone with lithic sandstone, siltstone, calcarenite, dolarenite and some conglomerate	Ancient alluvial and fluvial deposits: well stratified clay, silt, sand, gravel, may contain organic remains	Imperfect	<i>Populus tremuloides</i> , with <i>Fraxinus</i> and <i>Populus deltoides</i> nearby; <i>Cornus sericea</i> ; <i>Asteraceae</i> , <i>Solidago</i> , <i>Symphytotrichum</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Valeriana officinalis</i> , <i>Anthriscus sylvestris</i> , and <i>Cirsium arvense</i> .
IB_Wood	Gray shale and mudstone with lithic sandstone, siltstone, calcarenite, dolarenite and some conglomerate	Ancient alluvial and fluvial deposits: well stratified clay, silt, sand, gravel, may contain organic remains	Imperfect	<i>Populus tremuloides</i> , <i>Acer saccharinum</i> , <i>Fraxinus</i> and a few <i>Populus deltoides</i> , <i>Carya cordiformis</i> , <i>Ulmus rubra</i> and <i>Tilia americana</i> ; <i>Rubus idaeus</i> , <i>Rubus pubescens</i> , <i>Toxicodendron radicans</i> , <i>Vitis riparia</i> , and <i>Rhamnus cathartica</i> ; <i>Persicaria virginiana</i> , <i>Asteraceae</i> , <i>Solidago</i> , <i>Poa</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Anthriscus sylvestris</i> , <i>Bidens frondosa</i> , <i>Geum aleppicum</i> , <i>Onoclea sensibilis</i> , and <i>Phragmites australis</i> subsp. <i>australis</i> .
MBP_Bog	Shale, minor limestone	Recent organic deposits: peat, muck, marl	Very poor	<i>Larix laricina</i> , <i>Betula populifolia</i> , <i>Picea</i> and a few <i>Pinus strobus</i> ; mostly <i>Vaccinium</i> , <i>Kalmia angustifolia</i> , and <i>Chamaedaphne calyculata</i> , with <i>Rhododendron groenlandicum</i> , and a few <i>Andromeda polifolia</i> var. <i>latifolia</i> ; <i>Sphagnum</i> , <i>Maianthemum canadense</i> , <i>Carex</i> such as <i>Eriophorum virginianum</i> , and a few ferns.

MBP_Wood	Shale, minor limestone	Older alluvial deposits: clay, silt, sand, gravel, may contain organic remains	Imperfect	Mostly <i>Betula populifolia</i> , with <i>Acer rubrum</i> and <i>Populus tremuloides</i> ; <i>Rubus idaeus</i> and <i>allegheniensis</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Cornus alternifolia</i> , and a few <i>Viburnum</i> and <i>Salix</i> ; <i>Onoclea sensibilis</i> , <i>Spirea</i> , <i>Asteraceae</i> , <i>Osmunda regalis</i> , <i>Osmunda claytoniana</i> , <i>Carex</i> , <i>Poa</i> , <i>Solidago</i> , and <i>Apocynum</i> .
MBP_Field	Shale, minor limestone	Older alluvial deposits: clay, silt, sand, gravel, may contain organic remains	Imperfect	<i>Betula populifolia</i> , <i>Populus tremuloides</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Pinus strobus</i> and a few <i>Acer negundo</i> ; <i>Rubus idaeus</i> and <i>allegheniensis</i> ; <i>Asclepias syriaca</i> , <i>Solidago</i> , <i>Poa</i> , <i>Gallium</i> , and <i>Vicia cracca</i> ; and in the sites' moister parts, under the trees, <i>Salix</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Onoclea sensibilis</i> , <i>Spirea</i> , and <i>Asteraceae</i> .

Tableau 15. – Subsites' edaphic conditions and dominant vegetation (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs Gouvernement du Québec, 2019; Ministry of Northern Development, Mines, Natural Resources and Forestry Ontario, 2021).

Species	Ecological succession stage	Approximate maximum height (m)	Approximate maximum age (years)	Growth	Shade tolerance	Geographical range	Typical environmental conditions	Other characteristics
Silver maple	Intermediate	35	130	Rapid	Moderate	New-Brunswick to South Quebec, Nebraska and North Florida.	Lowly acidic, moderately moist, fine-textured soils such as rich alluvial deposits and clay. Often found in flood plains.	Tolerant to atmospheric pollutants and heavy soils, vulnerable to wind and ice. Can hybridize with the red maple.
Red maple	Intermediate	40	150	Rapid	Moderate	Nova-Scotia to extreme south-east of Manitoba and Florida.	Grows best on moist, well-drained soils at low or moderate elevations; nonetheless found in all kinds of soils, climate and topographic positions, from bogs to xeric ridges.	Super-generalist, multiple varieties and ecotypes. Can hybridize with the silver maple.
Sugar maple	Climax	35	350	Slow	High	Nova-Scotia to south-east Manitoba, Kansas and north Georgia.	Restricted to cool and moist climate. Found in a variety of sites, but grows best in fertile, moist, well-drained and calcium rich soils.	Multiple ecotypes, high genetic variability.
Grey birch	Early	12	50	Rapid	Low	Nova-Scotia to south-east Ontario and north-east USA.	Disturbed sites. Dry, sandy, poor soils, but also wet ones.	Vulnerable to pollution.



Paper birch	Intermediate	30	140	Rapid	Low	Newfoundland to Alaska, North Carolina and Colorado.	Boreal; adapted to cold climates with short and cool summers and long cold winters. Tolerates a wide range of soil conditions and topographic positions, but grows best in loamy, deep, cool and well-drained soils.	Vulnerable to pollution. High genetic variability. Can hybridize with other birch species.
Trembling aspen	Early	35	200	Rapid	Low	Newfoundland and Labrador to Alaska and Mexico.	Found in a great variety of climates and soil conditions. Grows best in fertile, well-drained and fine-textured soils, but also tolerates poor soils.	Most ubiquitous, and largest geographical range in America. Vulnerable to pollution. Can hybridize with the large-toothed aspen.
Large-toothed aspen	Early	25	60	Rapid	Low	Nova-Scotia to south-east Manitoba and north-west Tennessee.	High range of soil and climatic conditions, from but grows best on fertile, sandy and moist soils.	Less boreal than the trembling aspen, with which it can hybridize.
American beech	Climax	25	400	Slow	High	Nova-Scotia to south Ontario, east Texas and north Florida. One of the varieties grows in the north-east mountains of Mexico.	Mesic, acidic, loamy, high humus and stony soils. Often found on high slopes, but also in the fertile lowlands.	Only American species of the Fagus genus. Tolerant to pollutants.

---

Northern red oak	Intermediate	30	350	Rapid	Moderate	Nova-Scotia to Ontario, east Oklahoma and south Georgia.	High range of soils, climate and topographic positions, but requires a good amount of sunlight. Often found on stony, mesic or xeric soils such as north-eastern slopes. Grows best on deep, loamy and well-drained soils.	Tolerant to atmospheric pollutants.
------------------	--------------	----	-----	-------	----------	--	--	-------------------------------------

Tableau 16. – Species' main traits and geographical range (Burns & Honkala, 1990; Cauboue, 2007; Dignard et al., 2013; Farrar, 1996; Gaudet et al., 1997; Harris, 2003; Lapointe et al., 2014; Leboeuf, 2016; Marie-Victorin et al., 2002; Sokolyk, 2001; Williams, 2008).

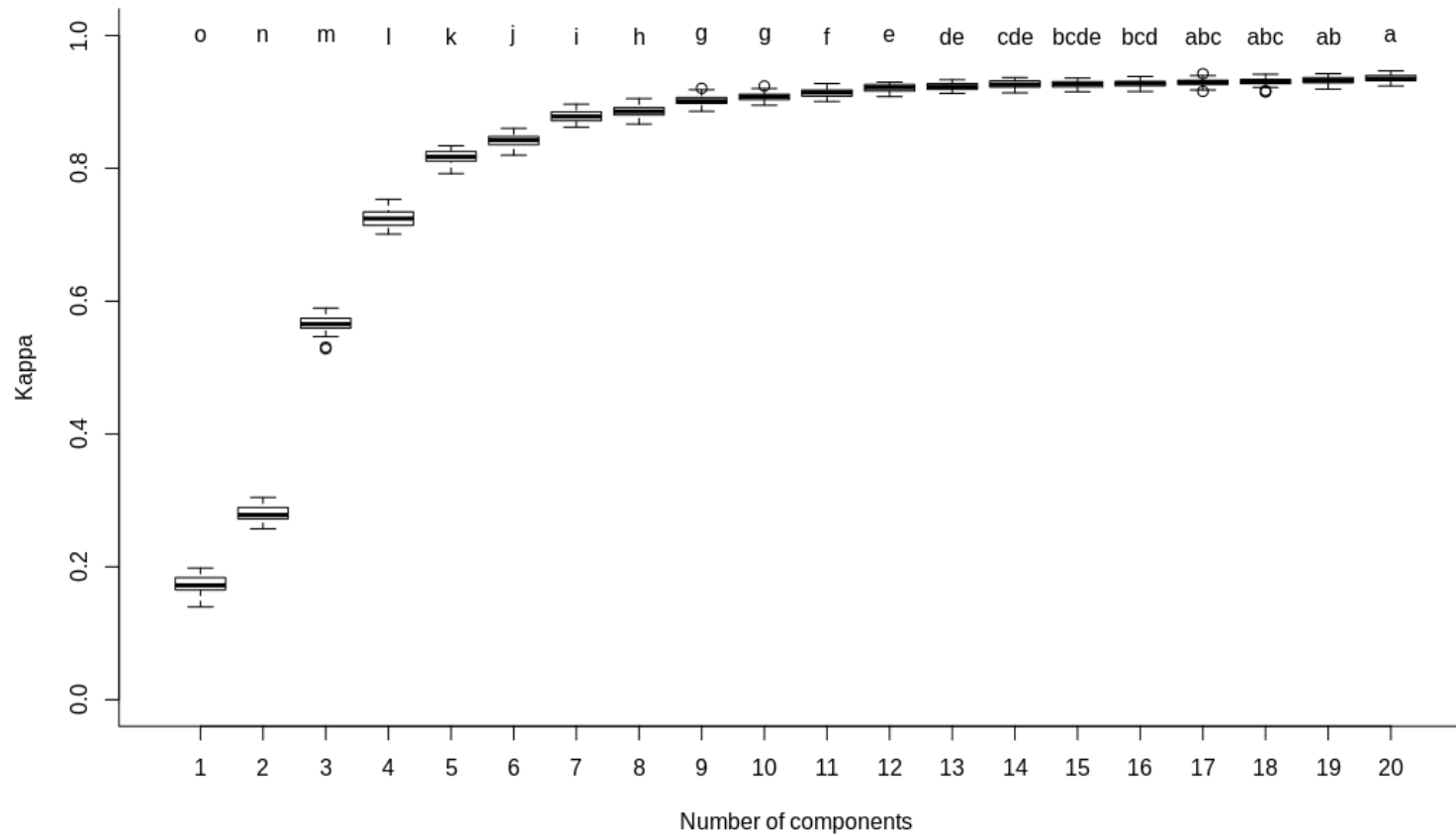


Figure 14. – Number of components selected for the PLS-DA analyses. We chose the number of components corresponding to the first Kappa local maxima, or the number of components where the further increase in the Kappa statistic is relatively insignificant. Using this method did not significantly reduce classification performance compared to choosing the optimal number of components, while preventing overfitting and improving the transferability of the model, similar to what Wu et al. (2017) also conclude. In this case, we chose 12 components for the final model.

Leaf traits	Spectral range (nm)	References
EWT	1200-2400	Riano et al., 2005
LMA	800-2400	Ali et al., 2016; Asner et al., 2009; Asner et al., 2011; Yang et al., 2016
LDMC	800-2400	Ali et al., 2016; Ceccato et al., 2001; Riano et al., 2005; Jacquemoud & Ustin, 2019
C/N	400-2400	Yang et al., 2016; Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Nitrogen	400-2400	Yang et al., 2016; Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Carbon	900-2400	Yang et al., 2016; Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Cellulose	900-2400	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
NSC	900-2400	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Hemicellulose	900-2400	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Lignin	900-2400	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Chl a area	400-760	Schweiger et al., 2018; Yang et al., 2016; Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Chl b area	400-760	Schweiger et al., 2018; Yang et al., 2016; Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Carotenoids area	400-760	Schweiger et al., 2018; Yang et al., 2016; Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Chl a	400-760	Schweiger et al., 2018; Yang et al., 2016; Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Chl b	400-760	Schweiger et al., 2018; Yang et al., 2016; Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989
Carotenoids	400-760	Schweiger et al., 2018; Yang et al., 2016; Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989

Tableau 17. – Spectral range used in the PLSR models predicting leaf traits from spectra.

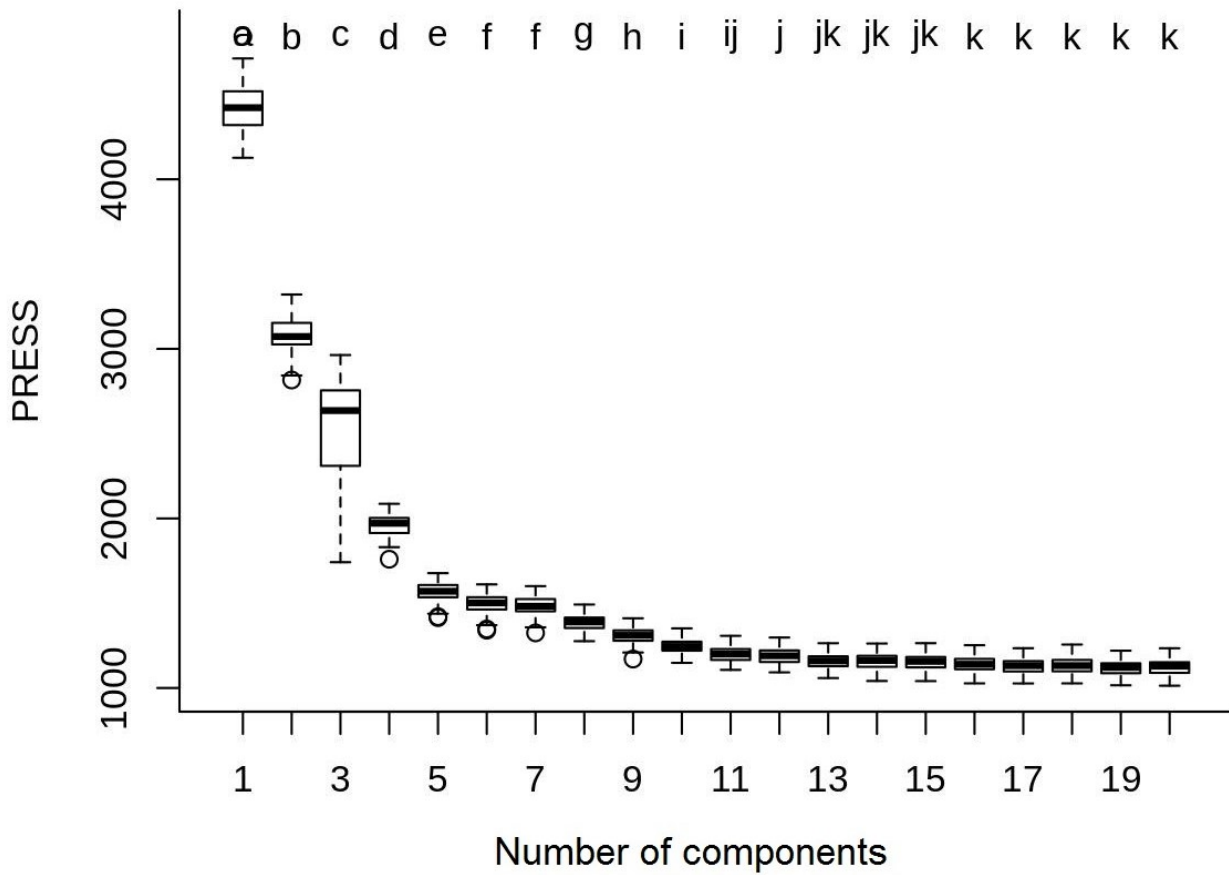


Figure 15. – Number of components selected for the PLSR analyses. We chose the number of components corresponding to the first PRESS local minima, or the number of components where the further decrease in the PRESS statistic is relatively insignificant. Using this method did not significantly reduce prediction performance compared to choosing the optimal number of components. In this case, we chose 12 components for the final model.

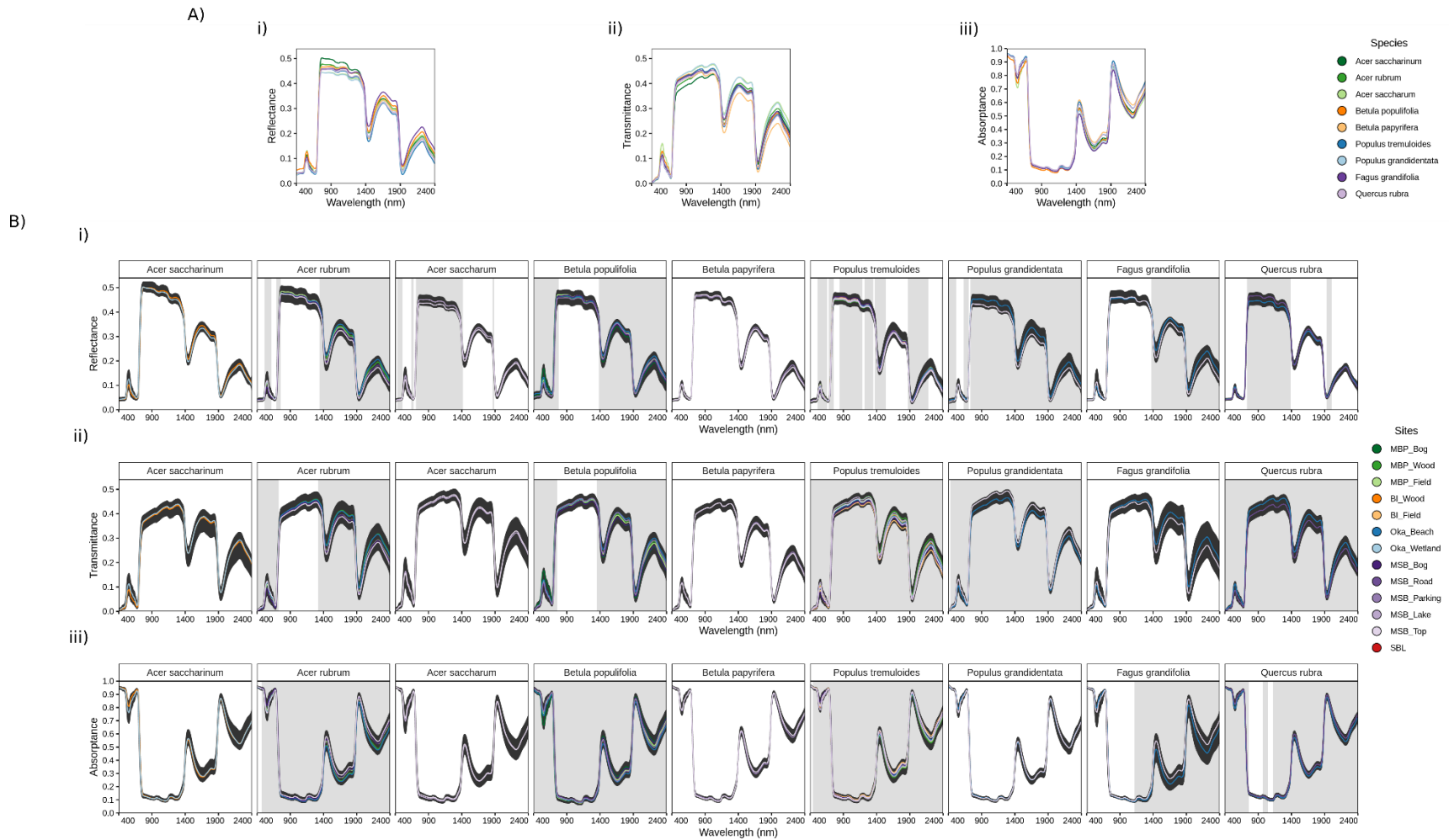


Figure 16. – Average species' spectra A) across sites B) at specific subsites. The dark grey ribbons represent the total range of environmental variation of species' spectra across all sites, and the light grey bands indicate the significantly different spectral bands across subsites for each species according to ANOVA.

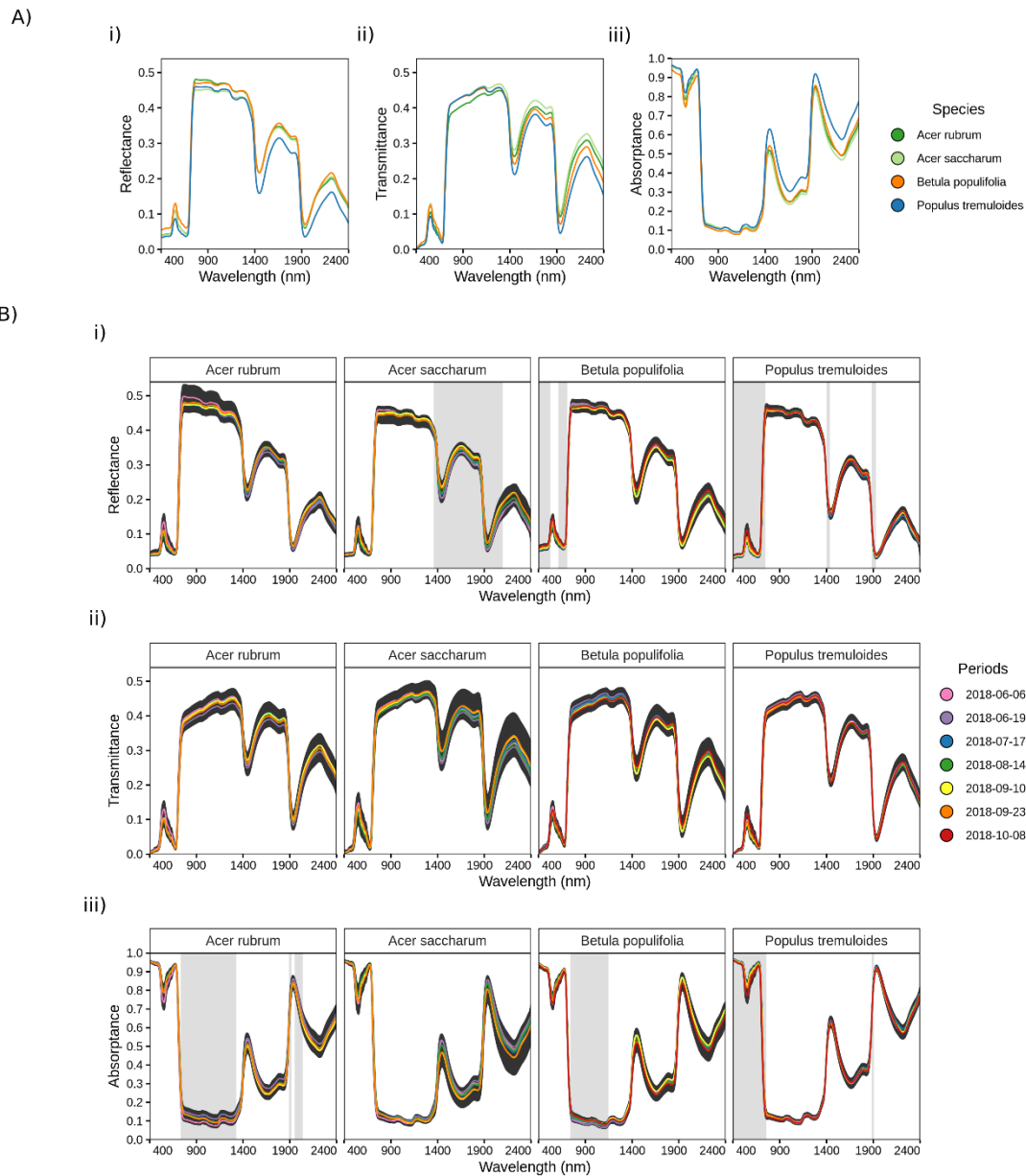


Figure 17. – Average species' i) reflectance ii) transmittance iii) absorbance spectra A) across the growing season B) per period. The dark grey ribbons represent the total range of temporal variation of species' spectra across the growing season, and the light grey bands indicate the significantly different spectral bands across periods for each species according to ANOVA.

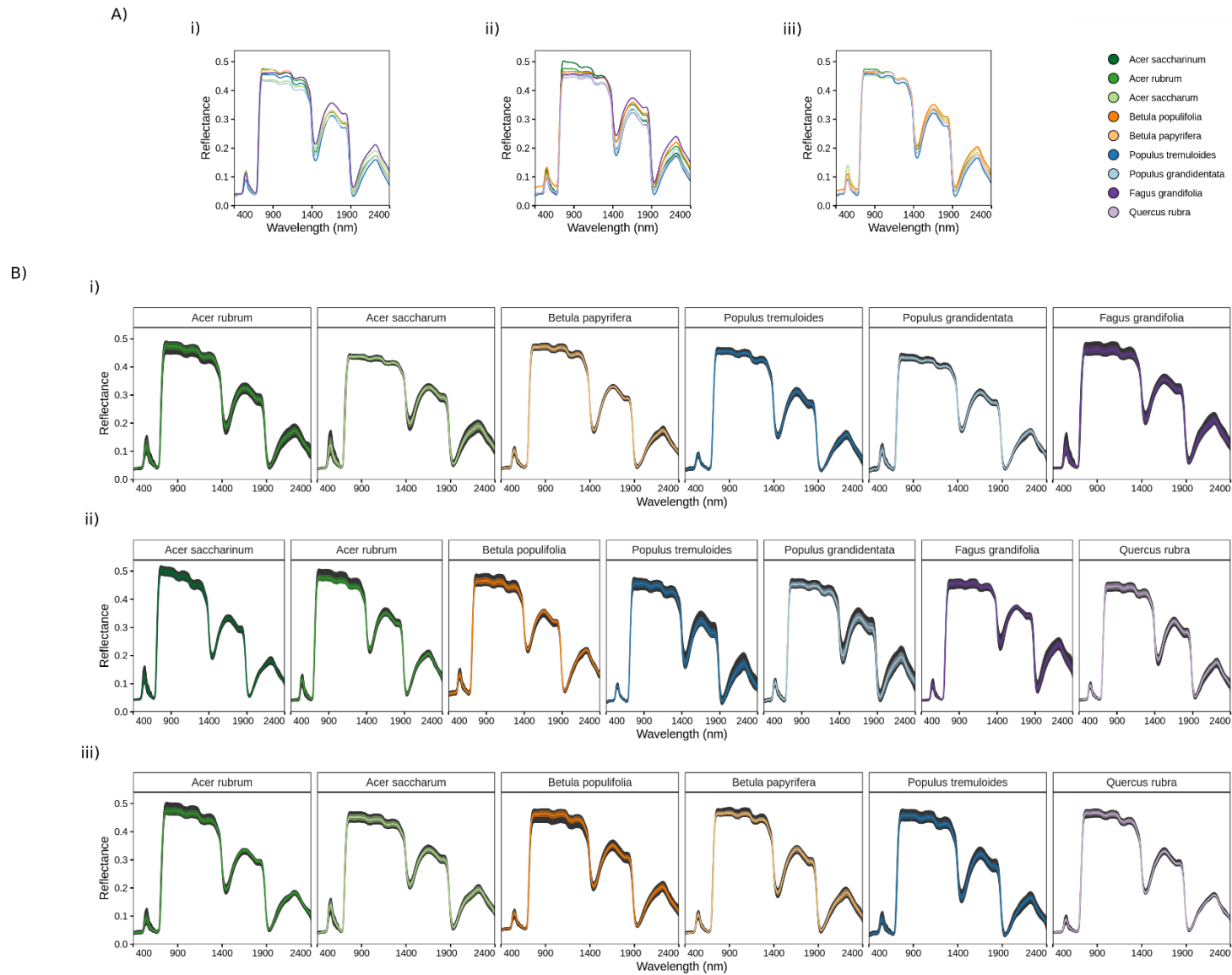


Figure 18. – Average species' reflectance spectra and their standard deviation i) at SBL ii) at Oka iii) at MSB. The dark grey ribbons represent the total range of variation of species' spectra at a subsite.



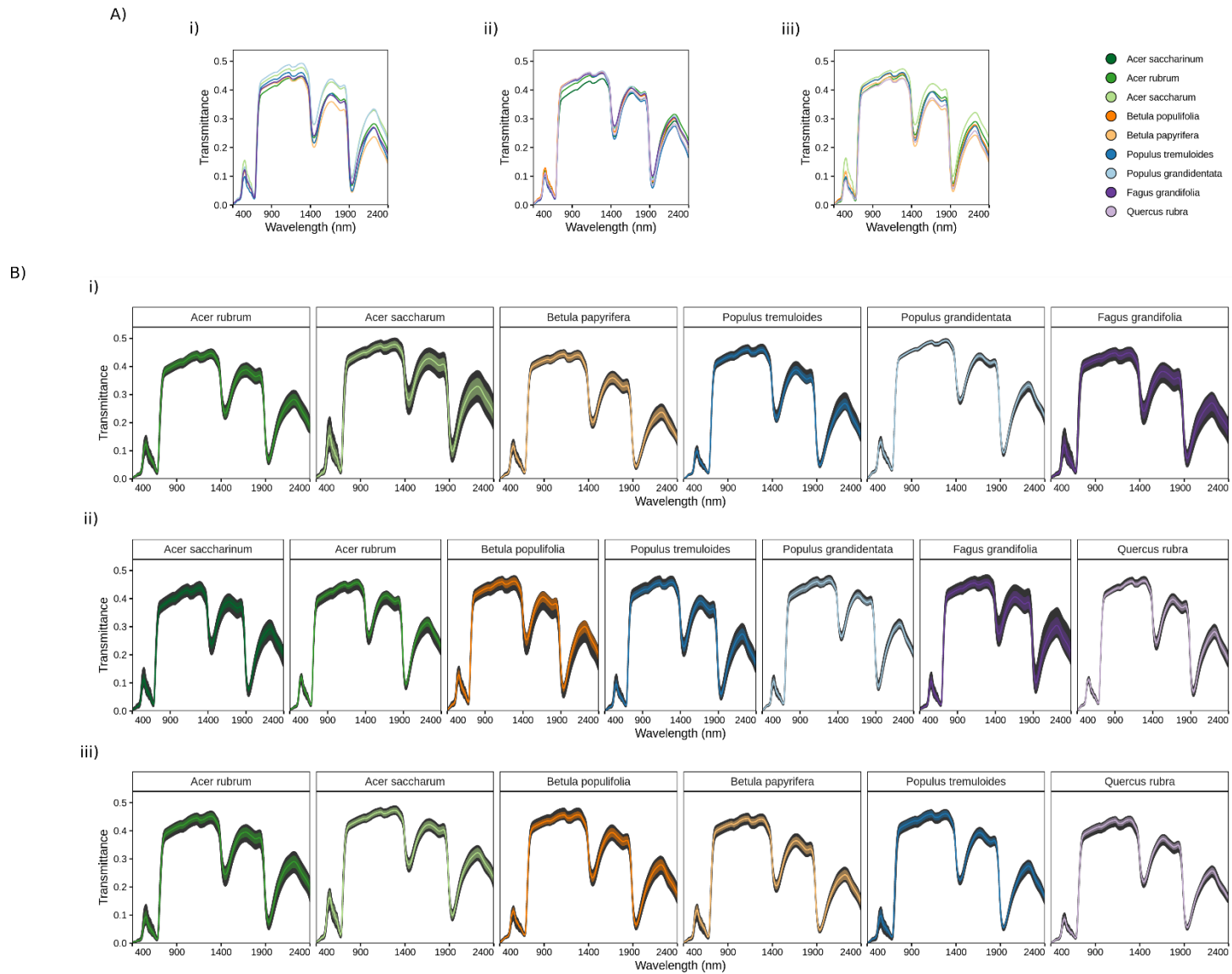


Figure 19. – Average species' transmittance spectra and their standard deviation i) at SBL ii) at Oka iii) at MSB. The dark grey ribbons represent the total range of variation of species' spectra at a subsite.

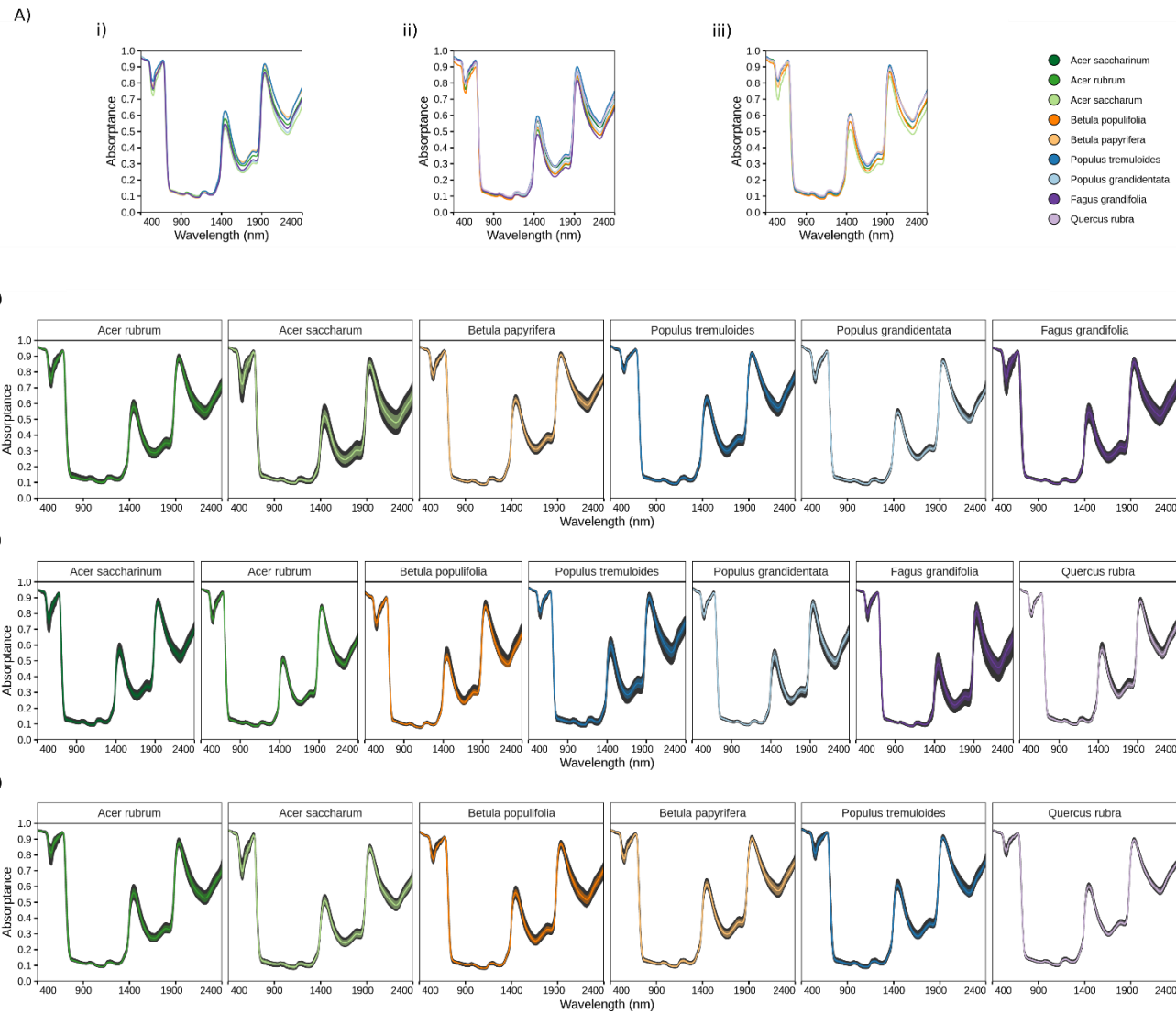


Figure 20. – Average species' absorbance spectra and their standard deviation i) at SBL ii) at Oka iii) at MSB. The dark grey ribbons represent the total range of variation of species' spectra at a subsite.

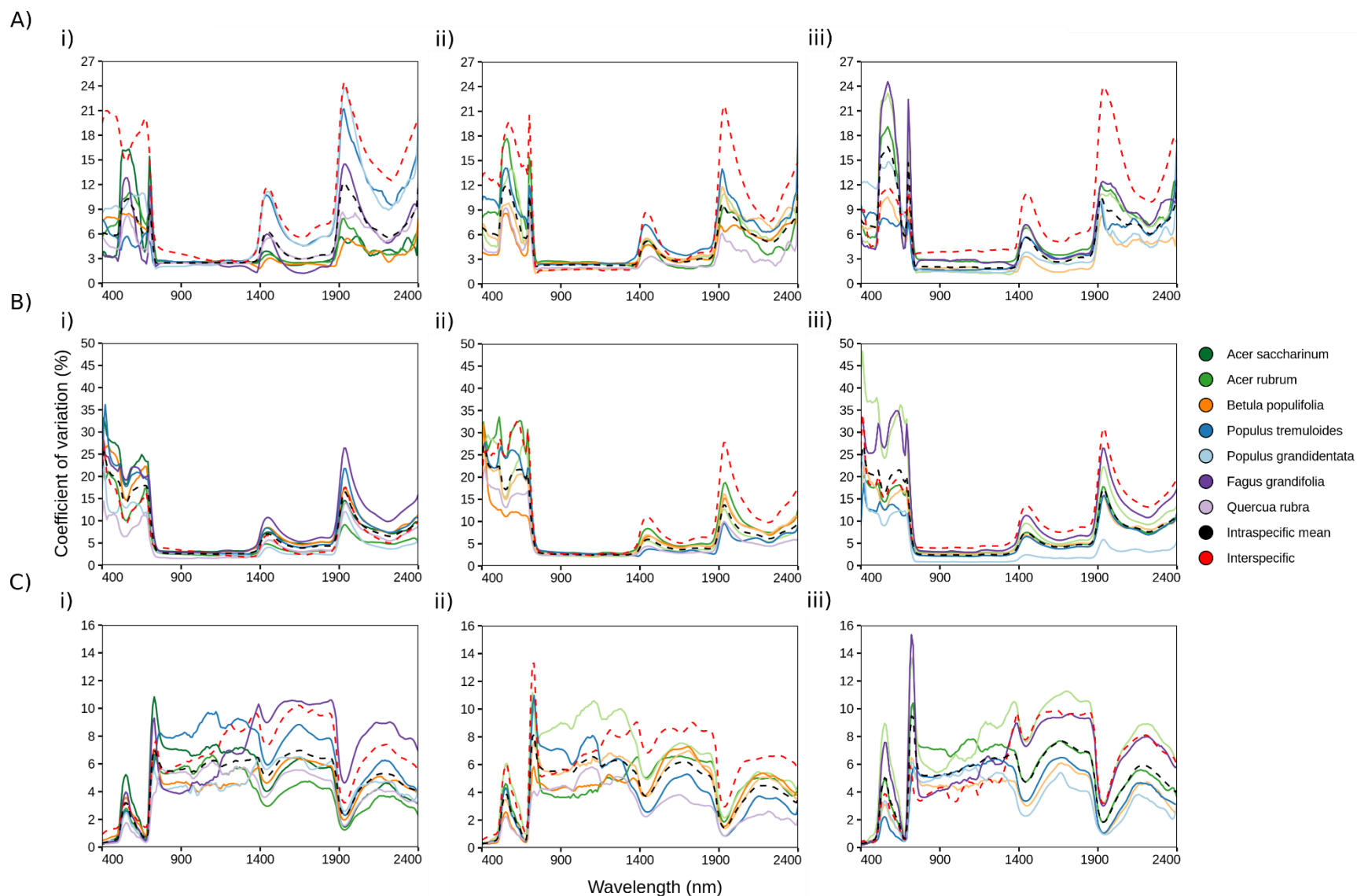


Figure 21. – Coefficient of variation of intraspecific (dashed black line), interspecific (dashed red line) or species' (full colored lines) mean  
 A) reflectance spectra B) transmittance spectra C) absorptance spectra i) at Oka ii) at MSB iii) at SBL.

Model	N° of subsites	Subsites	N° of comp.	Kappa (±SD)	Sensitivity (±SD)	Specificity (±SD)	Precision (±SD)	Accuracy (±SD)	Important bands (nm)	
Reflectance	Silver maple	2	IB_Wood, Oka_Wetland	5	0.895 (±0.086)	0.952 (±0.060)	0.947 (±0.070)	0.947 (±0.070)	0.947 (±0.043)	560, 720, 1470, 1890, 2170, 2330
	Red maple	5	MBP_Wood, MBP_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, SBL	9	0.664 (±0.064)	0.742 (±0.110)	0.933 (±0.036)	0.731 (±0.127)	0.731 (±0.051)	560, 730, 1480, 1890, 2040, 2160, 2370
	Sugar maple	2	MSB_Top, SBL	3	0.948 (±0.056)	0.976 (±0.041)	0.974 (±0.046)	0.974 (±0.046)	0.974 (±0.028)	560, 720, 1440, 1890, 2050, 2160, 2370
	Grey birch	6	MBP_Bog, MBP_Wood, MBP_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, MSB_Lake	8	0.774 (±0.049)	0.823 (±0.157)	0.962 (±0.037)	0.812 (±0.175)	0.812 (±0.041)	570, 720, 1435, 1890, 2150, 2300, 2390
	Paper birch	2	MSB_Lake, SBL	5	0.719 (±0.115)	0.866 (±0.075)	0.859 (±0.090)	0.859 (±0.090)	0.859 (±0.058)	560, 720, 1430, 1490, 1890, 2170, 2290
	Trembling aspen	8	MBP_Wood, MBP_Field, IB_Wood, IB_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, MSB_Top, SBL	20	0.755 (±0.041)	0.793 (±0.119)	0.969 (±0.020)	0.786 (±0.142)	0.786 (±0.036)	560, 720, 1420, 1890, 1910, 2040, 2150, 2390
	Large-toothed aspen	2	Oka_Beach, SBL	8	0.991 (±0.027)	0.996 (±0.018)	0.995 (±0.020)	0.995 (±0.020)	0.995 (±0.013)	560, 720, 1440, 1895, 2030, 2170, 2390
	American beech	2	Oka_Beach, SBL	2	0.765 (±0.103)	0.889 (±0.071)	0.883 (±0.084)	0.883 (±0.084)	0.883 (±0.051)	560, 720, 1450, 1890, 2050, 2310, 2380
	Northern red oak	2	Oka_Beach, MSB_Road	6	0.728 (±0.108)	0.870 (±0.072)	0.864 (±0.085)	0.864 (±0.085)	0.864 (±0.054)	560, 720, 1490, 1890, 2160, 2290, 2390
Transmittance	Silver maple	2	IB_Wood, Oka_Wetland	5	0.971 (±0.045)	0.986 (±0.030)	0.985 (±0.032)	0.985 (±0.032)	0.985 (±0.022)	560, 720, 1450, 1910, 2010, 2170, 2390

	Red maple	5	MBP_Wood, MBP_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, SBL	7	0.686 (±0.052)	0.765 (±0.125)	0.937 (±0.043)	0.749 (±0.129)	0.749 (±0.042)	555, 720, 1470, 1910, 2010, 2160, 2390
	Sugar maple	2	MSB_Top, SBL	4	0.963 (±0.054)	0.983 (±0.038)	0.981 (±0.042)	0.981 (±0.042)	0.981 (±0.027)	570, 710, 1455, 1920, 2010, 2390
	Grey birch	6	MBP_Bog, MBP_Wood, MBP_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, MSB_Lake	8	0.773 (±0.055)	0.816 (±0.153)	0.962 (±0.034)	0.811 (±0.172)	0.811 (±0.046)	570, 720, 1440, 1910, 2025, 2390
	Paper birch	2	MSB_Lake, SBL	5	0.875 (±0.082)	0.941 (±0.055)	0.937 (±0.063)	0.937 (±0.063)	0.937 (±0.041)	560, 720, 1440, 1900, 2040, 2170, 2310, 2390
	Trembling aspen	8	MBP_Wood, MBP_Field, IB_Wood, IB_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, MSB_Top, SBL	20	0.804 (±0.040)	0.837 (±0.126)	0.976 (±0.021)	0.829 (±0.141)	0.829 (±0.035)	560, 720, 1430, 1910, 2025, 2160, 2345, 2390
	Large-toothed aspen	2	Oka_Beach, SBL	4	0.873 (±0.090)	0.942 (±0.063)	0.937 (±0.072)	0.937 (±0.072)	0.937 (±0.045)	560, 720, 1450, 1910, 2010, 2150, 2390
	American beech	2	Oka_Beach, SBL	2	0.787 (±0.088)	0.898 (±0.063)	0.893 (±0.072)	0.893 (±0.072)	0.893 (±0.044)	570, 720, 1460, 2020, 2390
	Northern red oak	2	Oka_Beach, MSB_Road	4	0.853 (±0.101)	0.931 (±0.064)	0.927 (±0.074)	0.927 (±0.074)	0.927 (±0.050)	565, 720, 1480, 1900, 2030, 2160, 2320, 2390
Absorptance	Silver maple	2	IB_Wood, Oka_Wetland	5	0.955 (±0.056)	0.979 (±0.036)	0.977 (±0.038)	0.977 (±0.038)	0.977 (±0.028)	560, 720, 1470, 1890, 2040, 2170, 2390

Red maple	5	MBP_Wood, MBP_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, SBL	12	0.751 (±0.059)	0.809 (±0.100)	0.950 (±0.029)	0.801 (±0.125)	0.801 (±0.048)	550, 720, 1470, 1910, 2030, 2150, 2340, 2390
Sugar maple	2	MSB_Top, SBL	3	0.951 (±0.057)	0.978 (±0.041)	0.975 (±0.047)	0.975 (±0.047)	0.975 (±0.028)	570, 720, 1450, 1900, 2040, 2145, 2370
Grey birch	6	MBP_Bog, MBP_Wood, MBP_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, MSB_Lake	8	0.798 (±0.042)	0.839 (±0.120)	0.966 (±0.028)	0.832 (±0.138)	0.832 (±0.035)	570, 720, 1430, 1895, 2035, 2150, 2390
Paper birch	2	MSB_Lake, SBL	6	0.808 (±0.086)	0.910 (±0.066)	0.904 (±0.076)	0.904 (±0.076)	0.904 (±0.043)	560, 720, 1490, 1900, 2060, 2170, 2290
Trembling aspen	8	MBP_Wood, MBP_Field, IB_Wood, IB_Field, Oka_Beach, MSB_Bog, MSB_Top, SBL	16	0.788 (±0.036)	0.822 (±0.129)	0.973 (±0.021)	0.815 (±0.142)	0.814 (±0.031)	560, 720, 1430, 1910, 2030, 2155, 2340, 2390
Large-toothed aspen	2	Oka_Beach, SBL	4	0.861 (±0.082)	0.937 (±0.063)	0.931 (±0.074)	0.931 (±0.074)	0.931 (±0.041)	560, 720, 1460, 1900, 2020, 2170, 2330
American beech	2	Oka_Beach, SBL	2	0.749 (±0.095)	0.882 (±0.069)	0.875 (±0.083)	0.875 (±0.083)	0.875 (±0.047)	570, 720, 1460, 1900, 2030, 2380
Northern red oak	2	Oka_Beach, MSB_Road	3	0.724 (±0.098)	0.874 (±0.082)	0.862 (±0.102)	0.862 (±0.102)	0.862 (±0.049)	560, 720, 1480, 1900, 2150, 2290, 2390

Tableau 18. – Summary statistics of PLS-DA models for subsites differentiation. Important bands contributing most to the models were determined by the absolute loadings per wavelength.

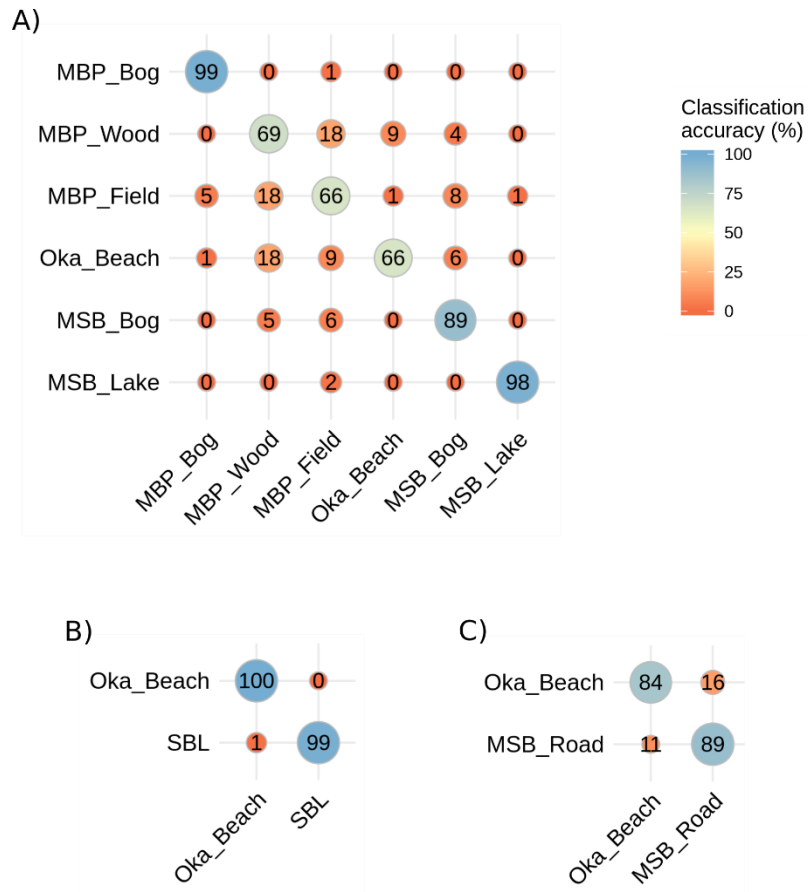


Figure 22. – PLS-DA subsites differentiation based on : A) grey birch spectra B) large-toothed aspen spectra C) northern red oak spectra. The numbers on the diagonal show correctly classified spectra percentage, while the numbers off-diagonal indicate misclassified spectra percentage.

Model	N° of periods	N° of comp.	Kappa (±SD)	Sensitivity (±SD)	Specificity (±SD)	Precision (±SD)	Accuracy (±SD)	Important bands (nm)	
Reflectance	Red maple	6	4	0.750 (±0.063)	0.803 (±0.185)	0.958 (±0.041)	0.792 (±0.213)	0.792 (±0.052)	560, 720, 1430, 1475, 1890, 2030, 2170, 2290
	Sugar maple	6	5	0.811 (±0.052)	0.858 (±0.190)	0.968 (±0.045)	0.842 (±0.246)	0.842 (±0.043)	560, 720, 1430, 1480, 1890, 2150, 2360
	Grey birch	7	5	0.708 (±0.067)	0.775 (±0.182)	0.958 (±0.039)	0.750 (±0.189)	0.750 (±0.057)	560, 720, 1425, 1470, 1900, 2075, 2180, 2300, 2380
	Trembling aspen	7	7	0.688 (±0.078)	0.751 (±0.172)	0.955 (±0.036)	0.733 (±0.196)	0.733 (±0.067)	560, 720, 1430, 1890, 2160, 2330
Transmittance	Red maple	6	4	0.740 (±0.069)	NA	0.957 (±0.035)	0.783 (±0.182)	0.783 (±0.057)	570, 720, 1440, 1470, 1910, 2010, 2160, 2350
	Sugar maple	6	4	0.811 (±0.060)	0.856 (±0.183)	0.968 (±0.042)	0.842 (±0.203)	0.842 (±0.050)	560, 710, 1440, 1910, 2000, 2160, 2340
	Grey birch	7	5	0.745 (±0.069)	0.797 (±0.181)	0.964 (±0.035)	0.782 (±0.191)	0.782 (±0.059)	570, 710, 1430, 1900, 2055, 2140, 2320
	Trembling aspen	7	5	0.682 (±0.066)	0.741 (±0.202)	0.955 (±0.040)	0.728 (±0.232)	0.728 (±0.056)	560, 720, 1430, 1900, 2040, 2160, 2310
Absorptance	Red maple	6	4	0.777 (±0.064)	0.829 (±0.148)	0.963 (±0.035)	0.814 (±0.165)	0.814 (±0.053)	570, 720, 1430, 1900, 2025, 2160, 2320
	Sugar maple	6	4	0.841 (±0.049)	0.884 (±0.153)	0.973 (±0.040)	0.867 (±0.216)	0.867 (±0.041)	560, 720, 1430, 1900, 2030, 2160, 2340
	Grey birch	7	5	0.758 (±0.062)	0.808 (±0.172)	0.965 (±0.033)	0.793 (±0.197)	0.793 (±0.053)	560, 720, 1430, 1900, 2070, 2300, 2380
	Trembling aspen	7	5	0.714 (±0.082)	0.775 (±0.178)	0.959 (±0.037)	0.755 (±0.198)	0.755 (±0.070)	560, 720, 1430, 1890, 2160, 2310

Tableau 19. – Summary statistics of PLS-DA models for periods differentiation. Important bands contributing most to the models were determined by the absolute loadings per wavelength.



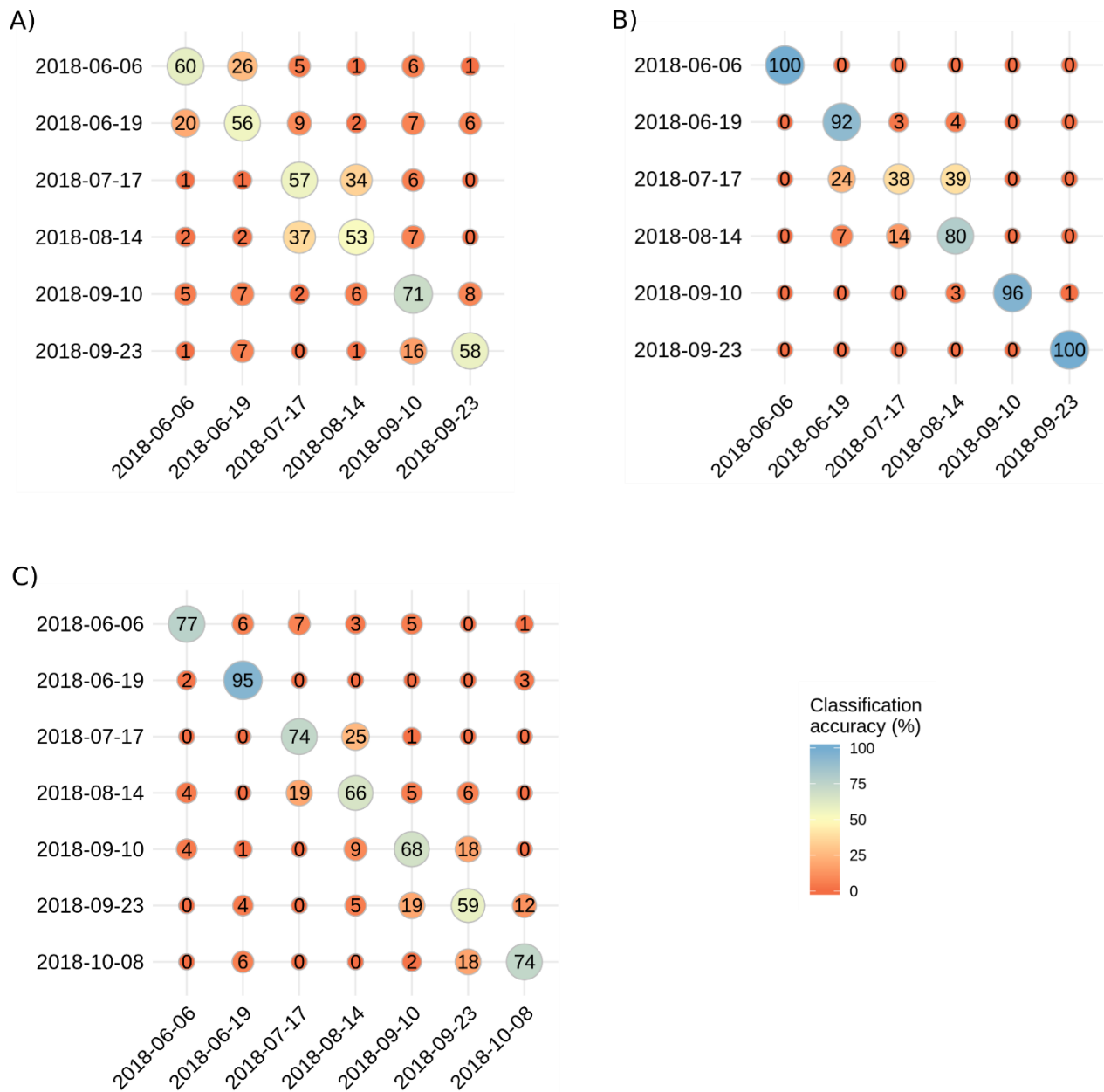


Figure 23. – PLS-DA period differentiation based on A) Sugar maple, red maple, grey birch and trembling aspen spectra B) sugar maple spectra C) trembling aspen spectra. The numbers on the diagonal show correctly classified spectra percentage, while the numbers off-diagonal indicate misclassified spectra percentage.

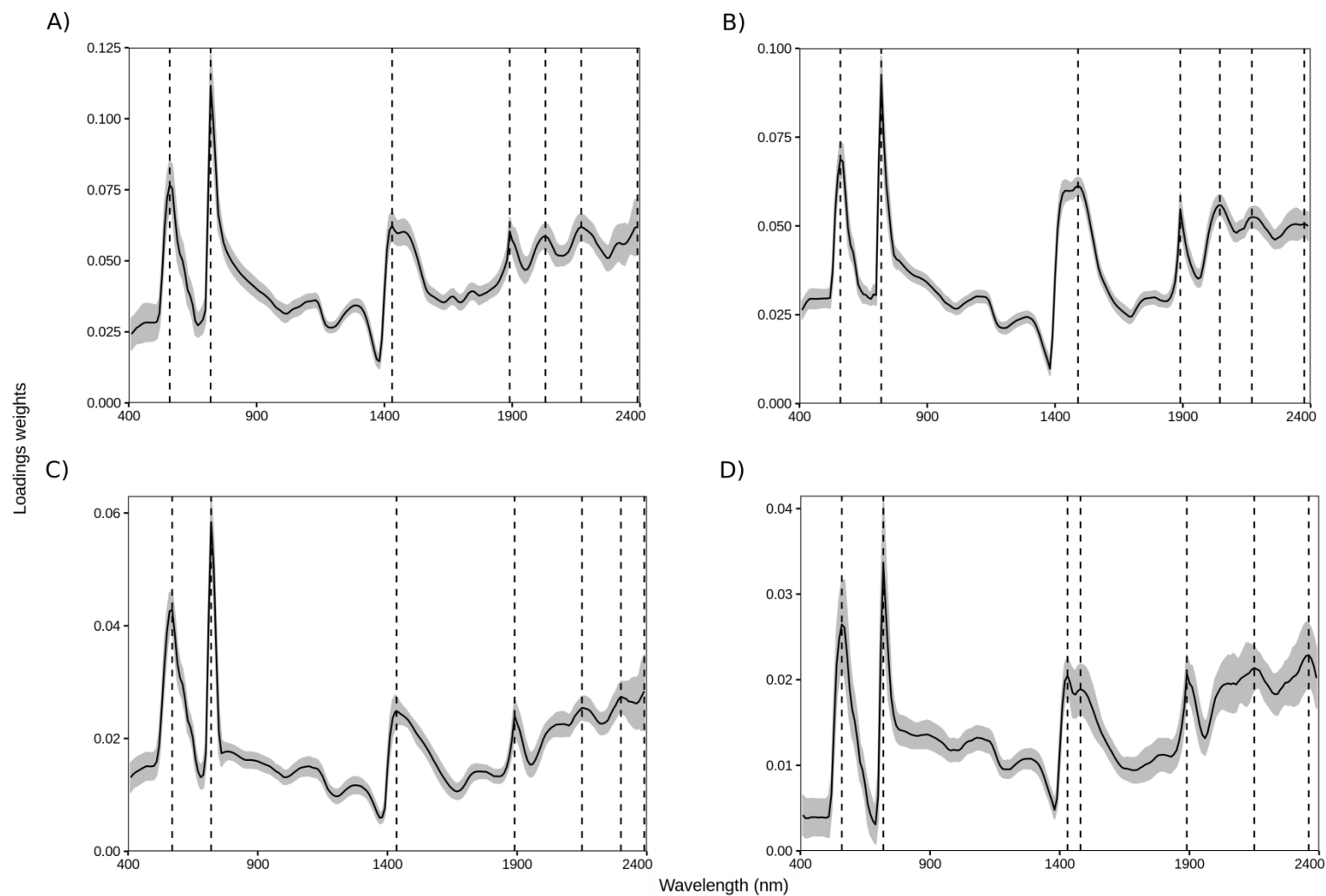


Figure 24. – PLS-DA’s absolute loadings per wavelength for A) species differentiation across sites B) species differentiation across periods C) subsites differentiation based on grey birch spectra D) period differentiation based on sugar maple spectra. The solid black line represents the mean absolute loadings per wavelength, the grey ribbon shows the standard deviation, and the dashed black lines indicate the maxima, which suggest the bands contributing most to the models.

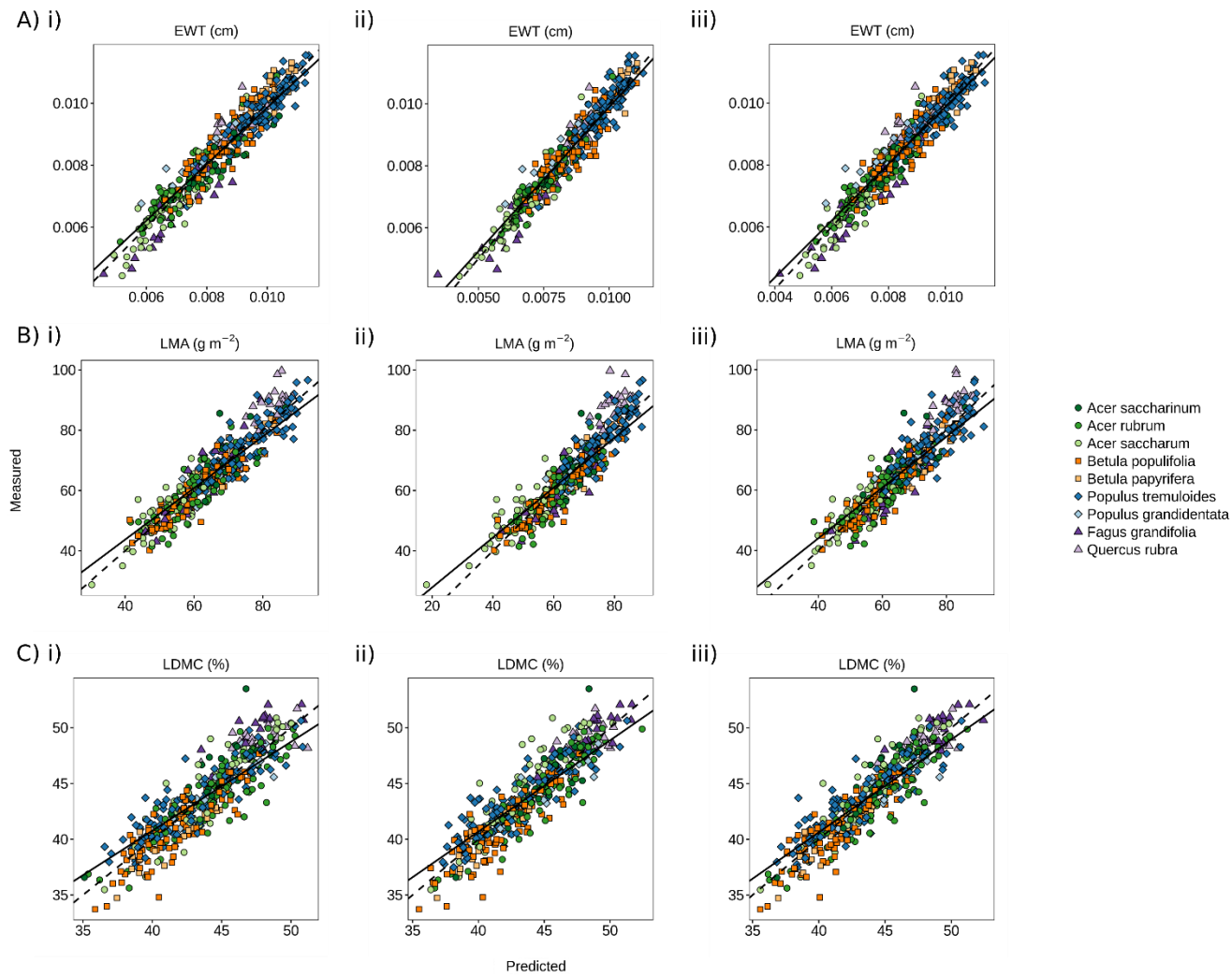


Figure 25. – PLSR models predicting A) leaf equivalent water thickness (EWT) B) leaf mass per area (LMA) C) leaf dry matter content (LDMC) based on i) reflectance spectra ii) transmittance spectra iii) absorbance spectra. The dashed line represents a 1:1 relationship, and the solid black line indicates the regression line between predicted and measured trait values of all species.

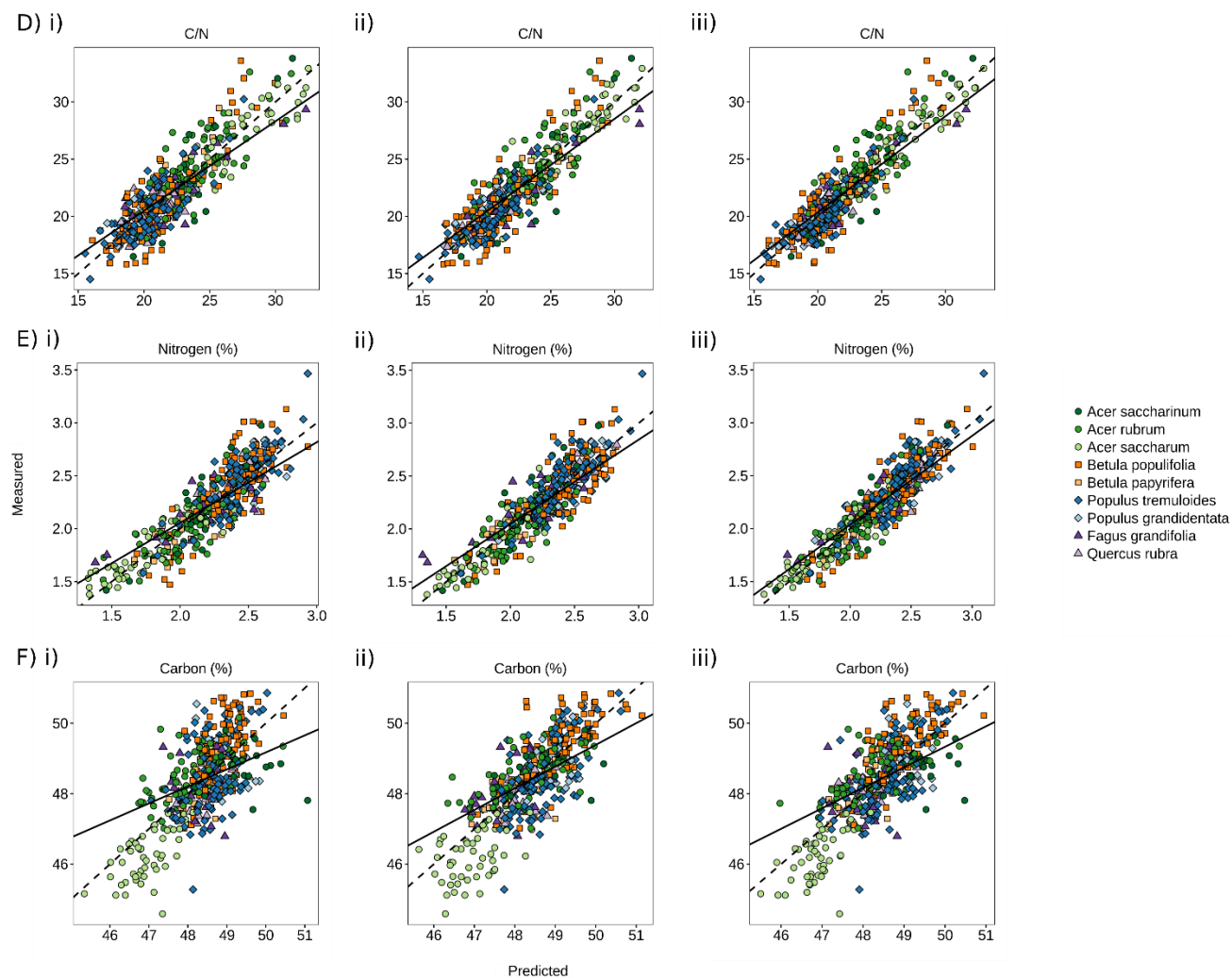
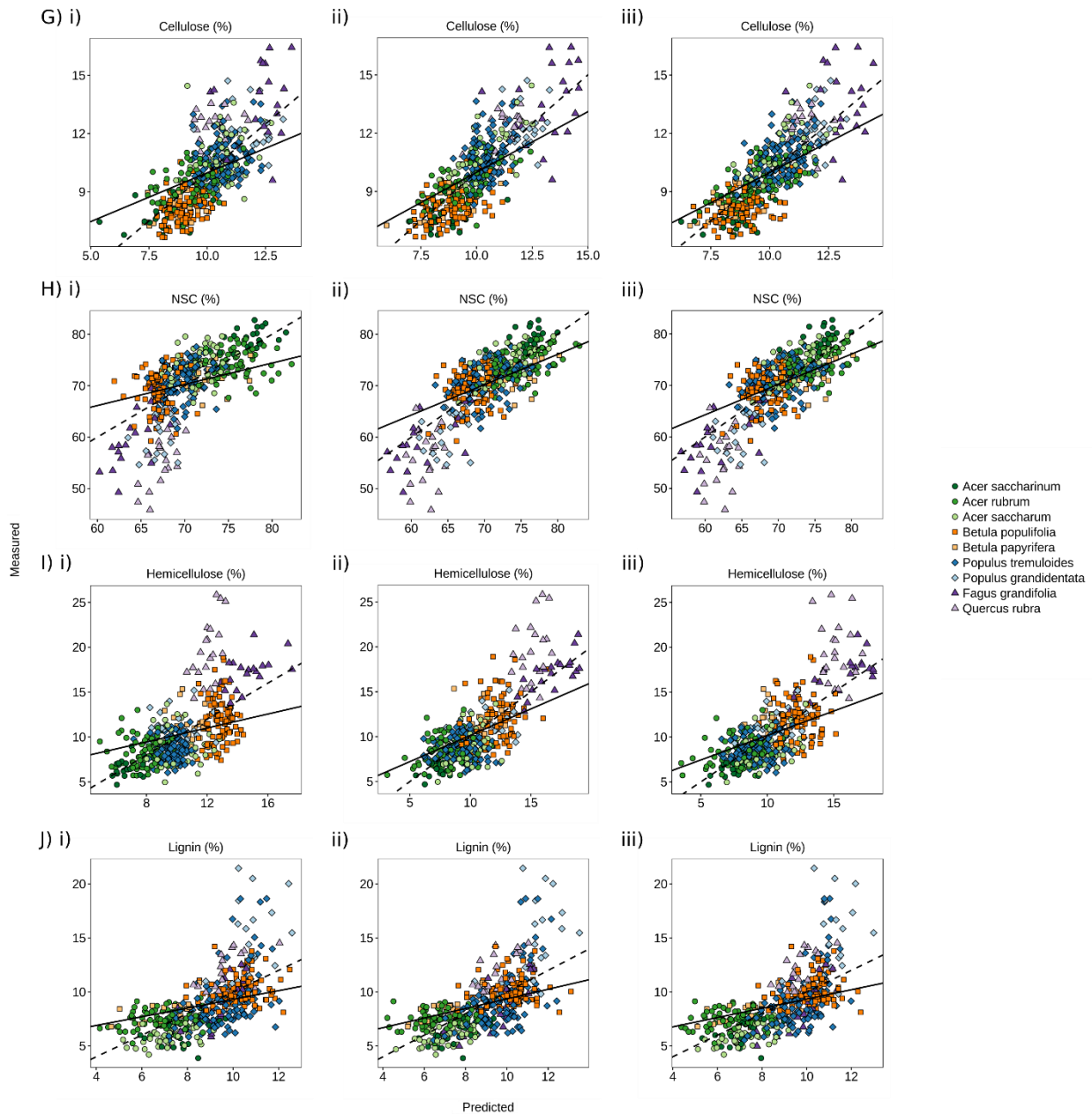


Figure 25 cont. – PLSR models predicting leaf D) carbon on nitrogen ratio (C/N) E) nitrogen content F) carbon content based on i) reflectance spectra ii) transmittance spectra iii) absorbance spectra. The dashed line represents a 1:1 relationship, and the solid black line indicates the regression line between predicted and measured trait values of all species.



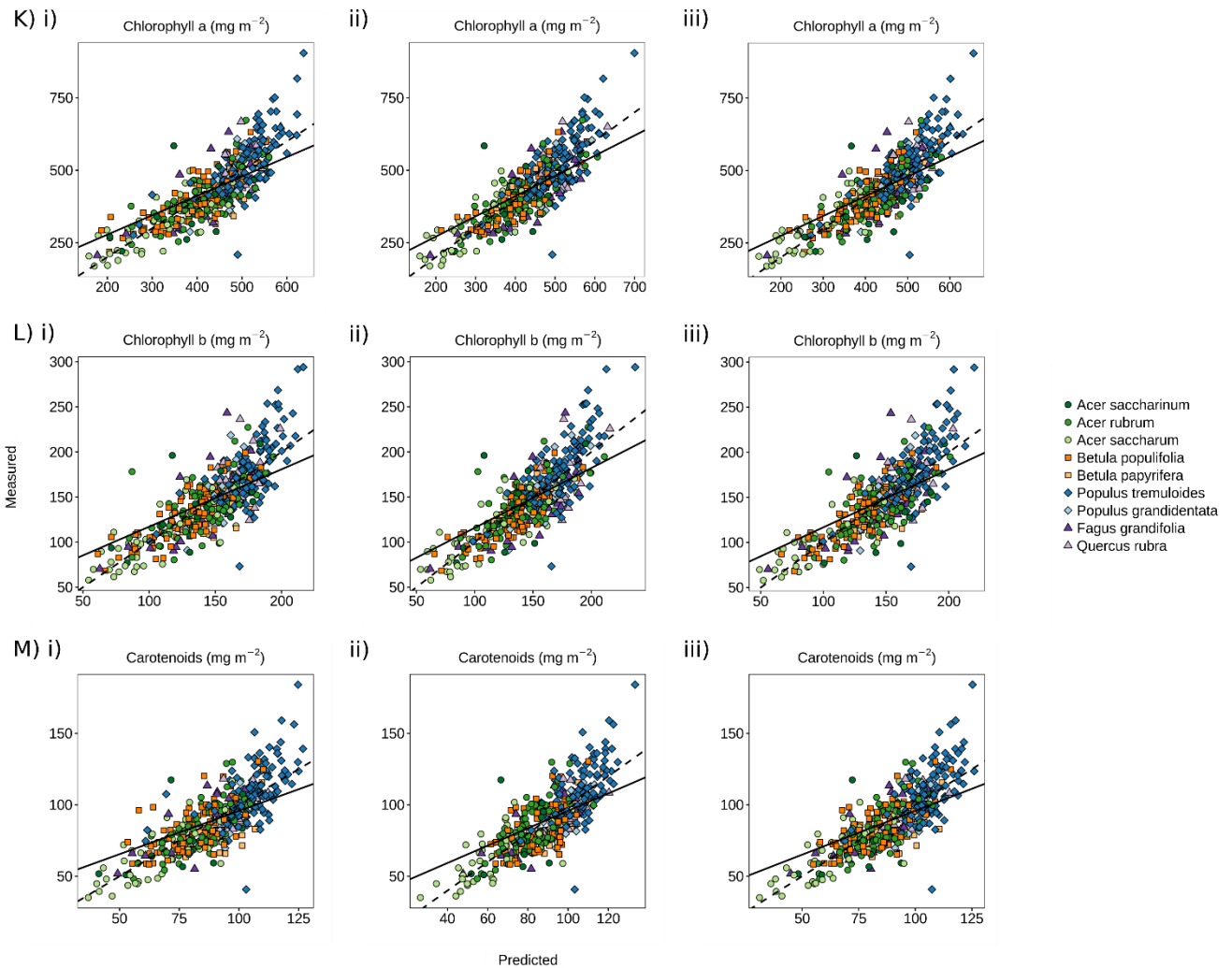


Figure 25 cont. – PLSR models predicting leaf area-based K) chlorophyll a concentration L) chlorophyll b concentration M) carotenoids concentration based on i) reflectance spectra ii) transmittance spectra iii) absorptance spectra. The dashed line represents a 1:1 relationship, and the solid black line indicates the regression line between predicted and measured trait values of all species.

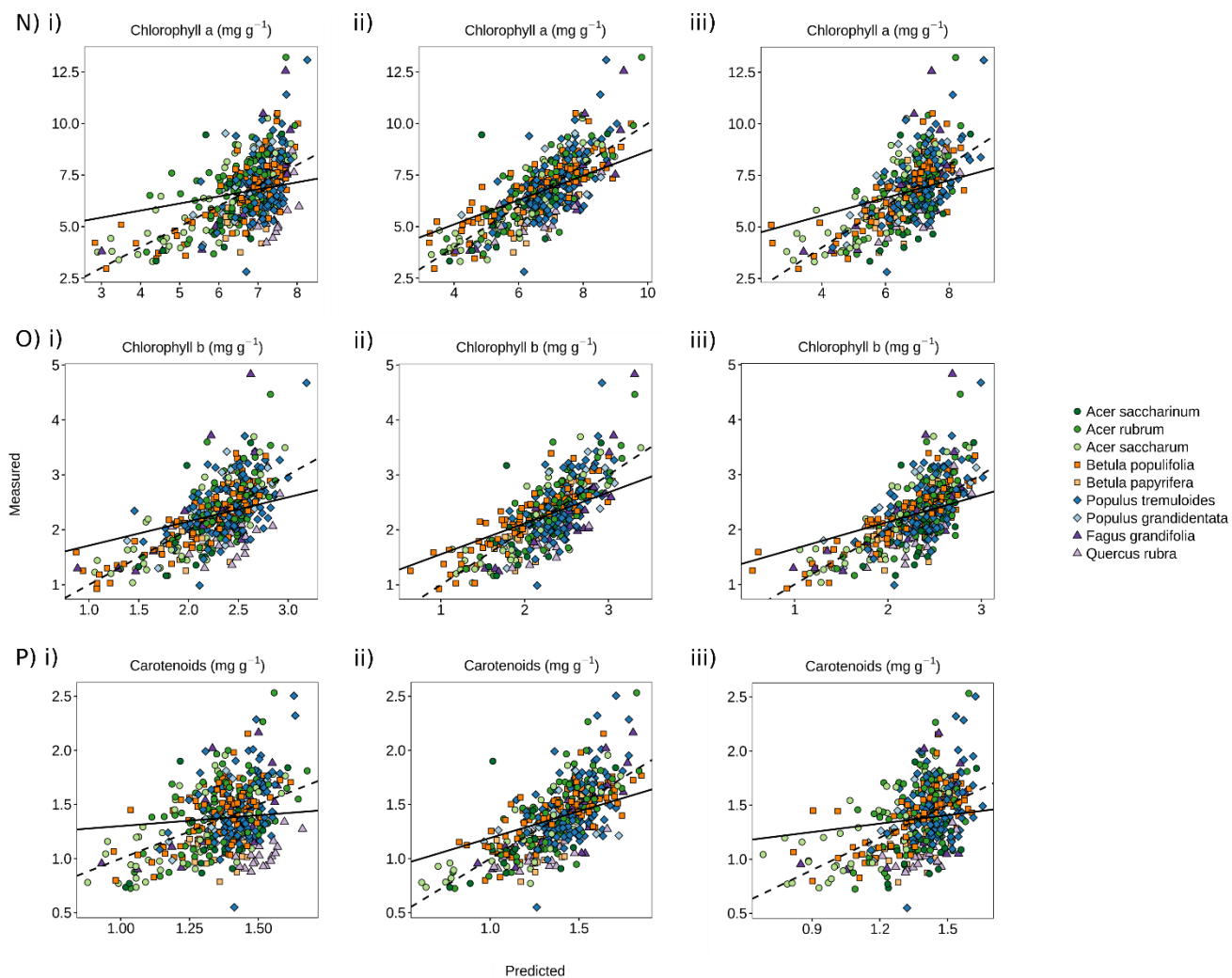


Figure 25 cont. – PLSR models predicting leaf mass-based N) chlorophyll a concentration O) chlorophyll b concentration P) carotenoids concentration based on i) reflectance spectra ii) transmittance spectra iii) absorptance spectra. The dashed line represents a 1:1 relationship, and the solid black line indicates the regression line between predicted and measured trait values of all species.

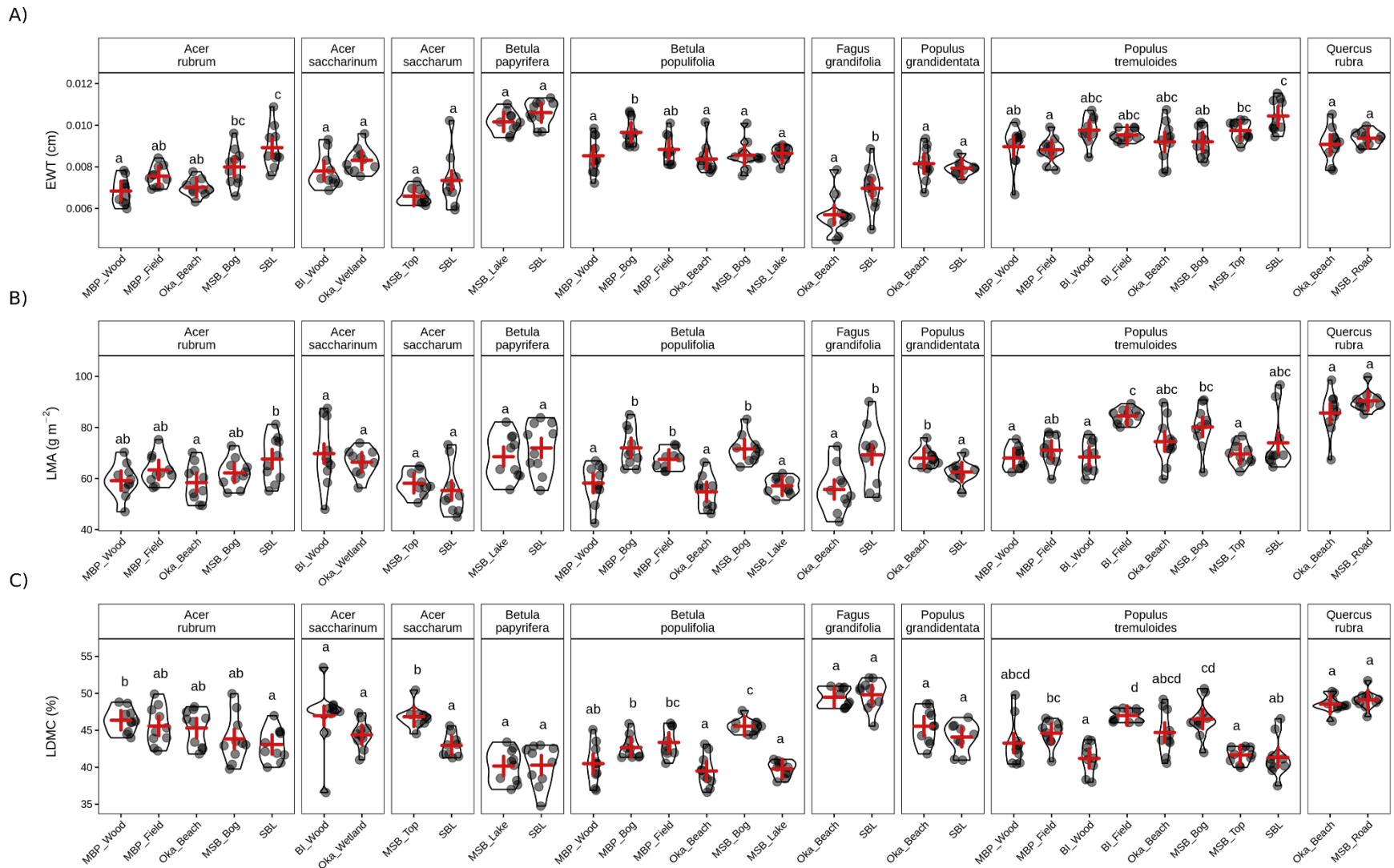
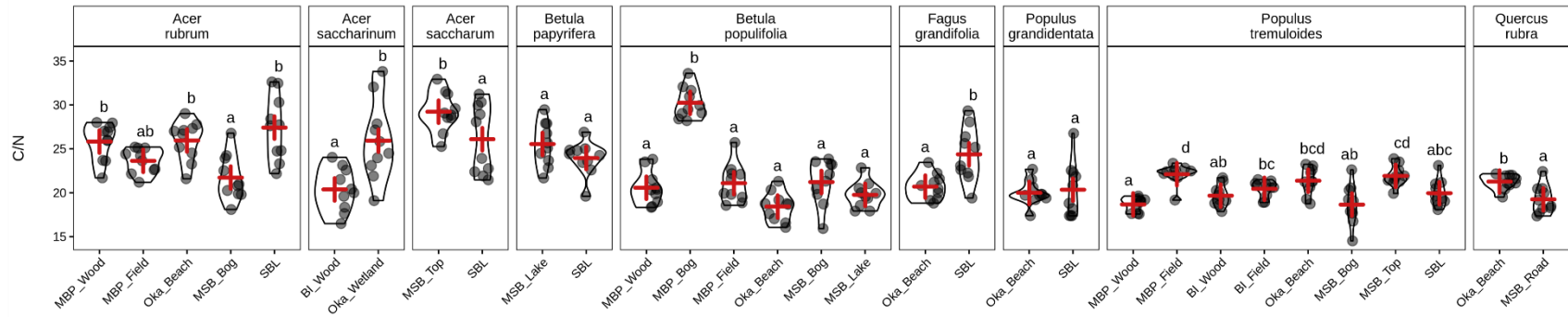


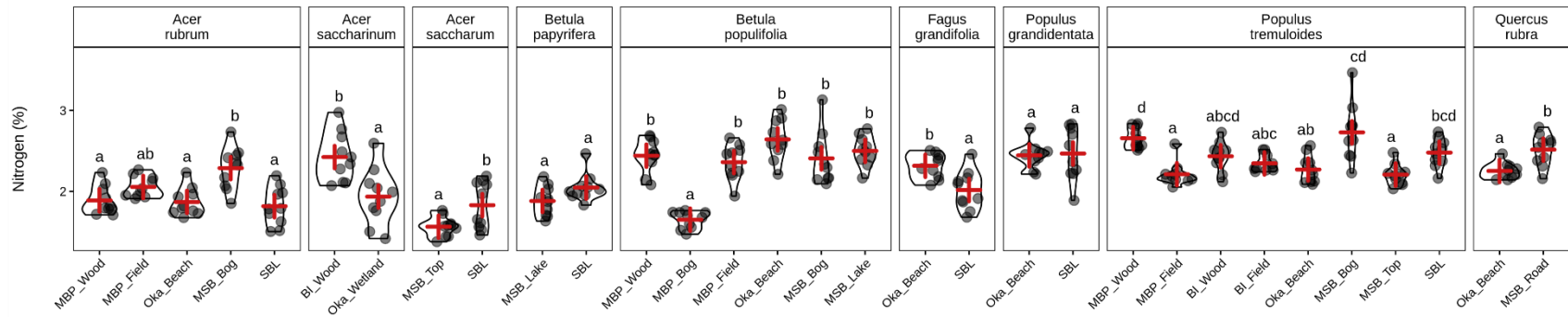
Figure 26. – Trait values among species and across subsites of A) leaf equivalent water thickness (EWT) B) leaf mass per area (LMA) C) leaf dry matter content (LDMC). The red cross represents the species' mean per subsite.



D)



E)



F)

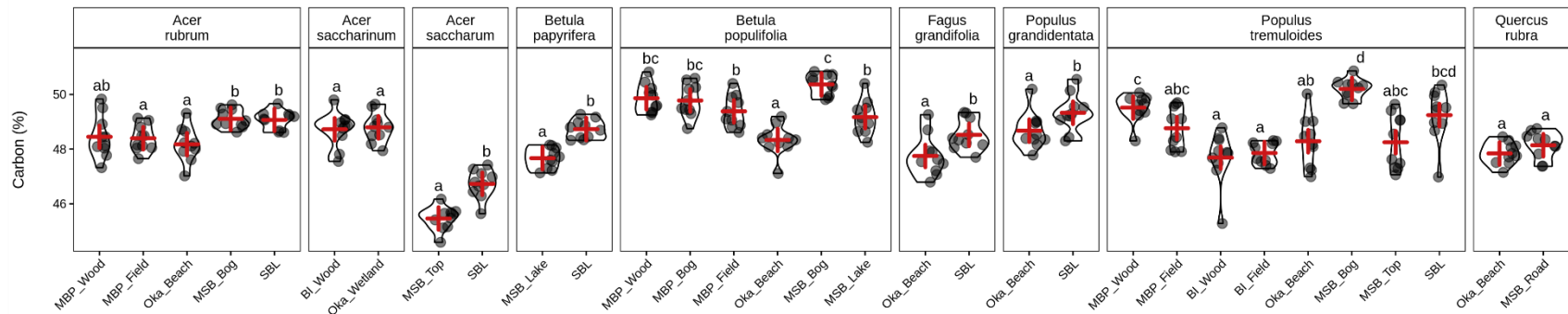


Figure 26 cont. – Trait values among species and across subsites of leaf D) carbon on nitrogen ratio (C/N) E) nitrogen content F) carbon content. The red cross represents the species' mean per subsite.

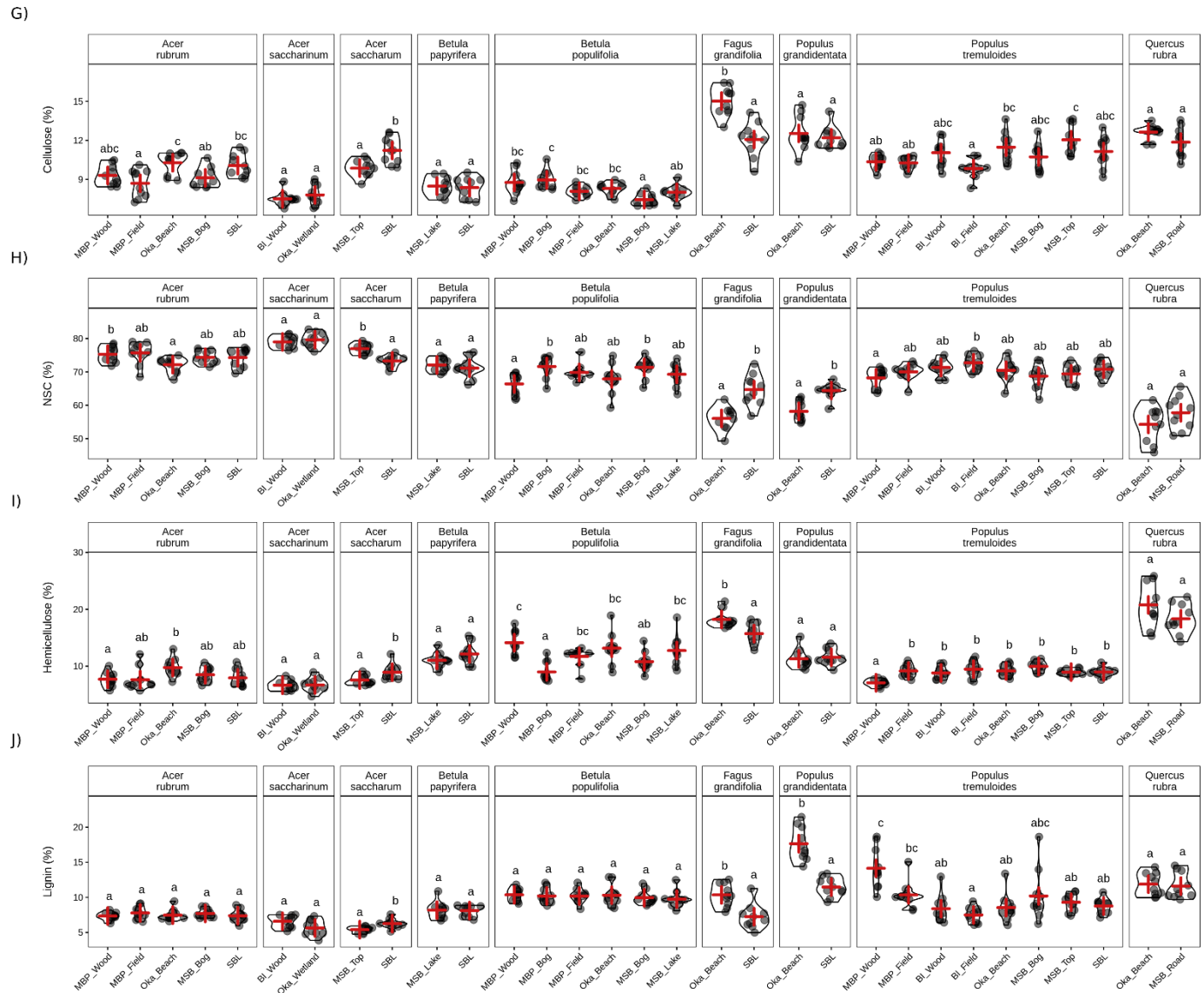
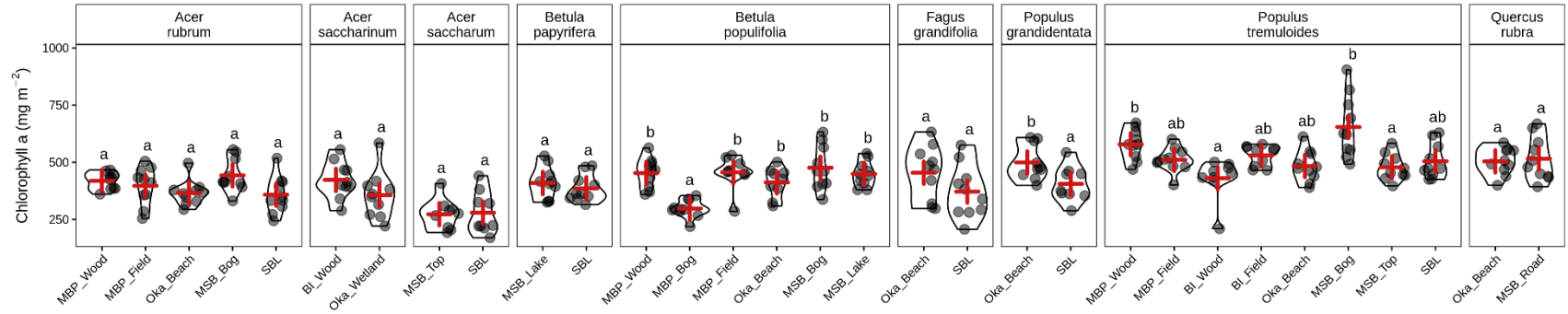
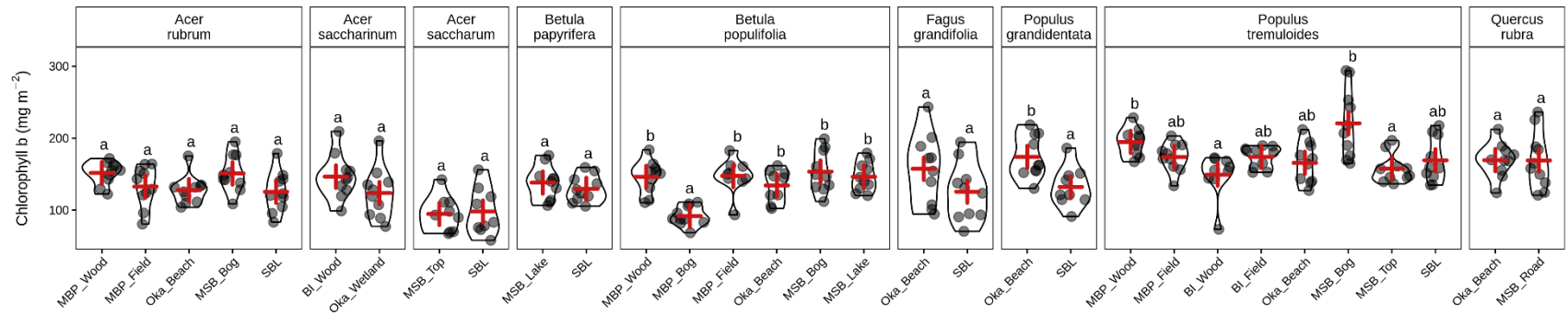


Figure 26 cont. – Trait values among species and across subsites of leaf G) cellulose content H) non-structural carbohydrates (NSC) content I) hemicellulose content J) lignin content. The red cross represents the species' mean per subsite.

K)



L)



M)

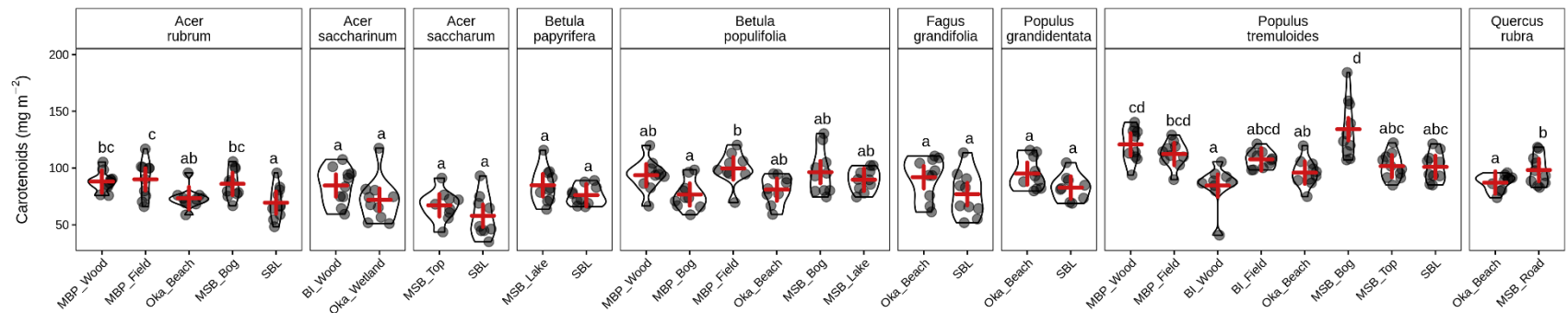
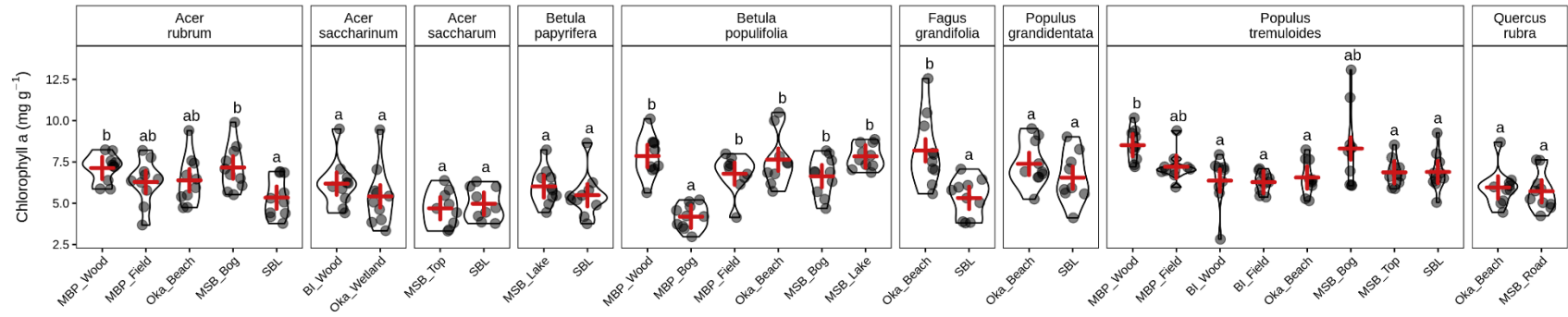
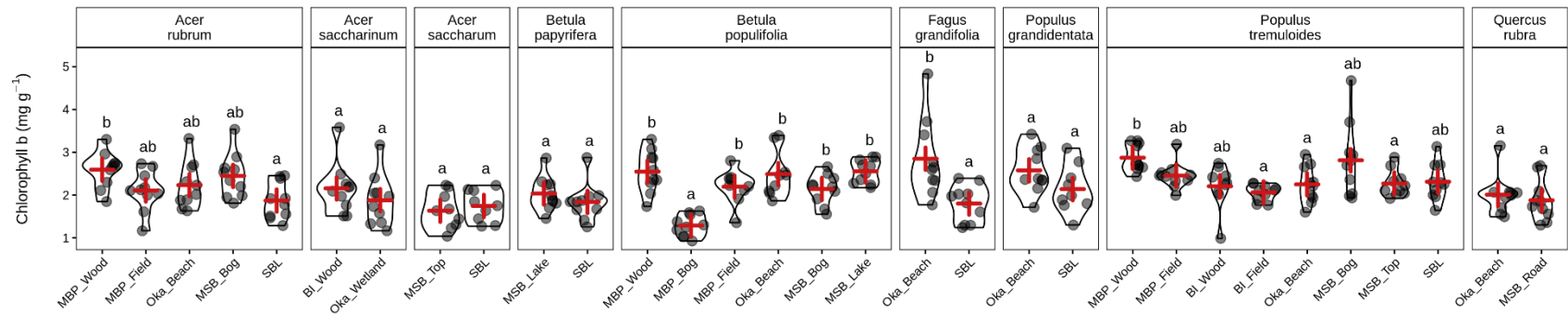


Figure 26 cont. – Trait values among species and across subsites of leaf area-based K) chlorophyll a concentration L) chlorophyll b concentration M) carotenoids concentration. The red cross represents the species' mean per subsite.

N)



O)



P)

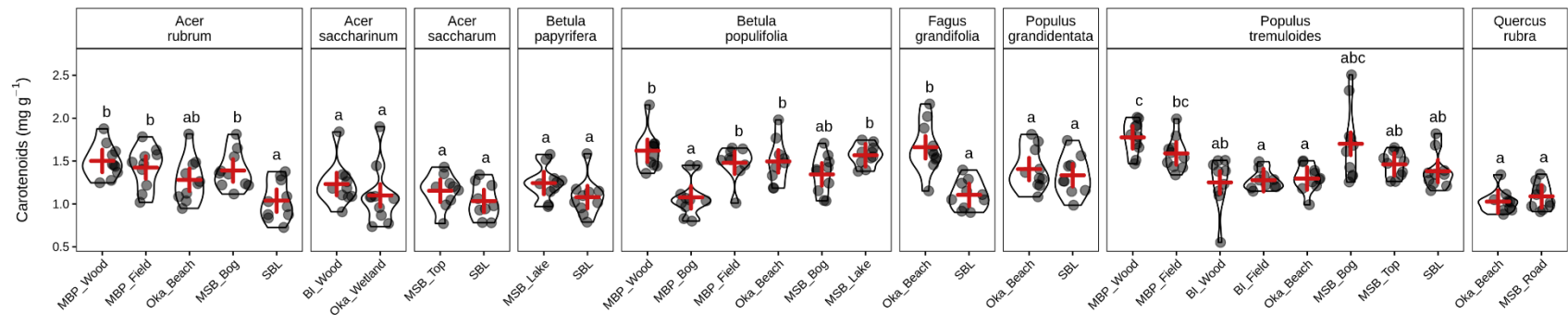


Figure 26 cont. – Trait values among species and across subsites of leaf mass-based N) chlorophyll a concentration O) chlorophyll b concentration P) carotenoids concentration. The red cross represents the species' mean per subsite.

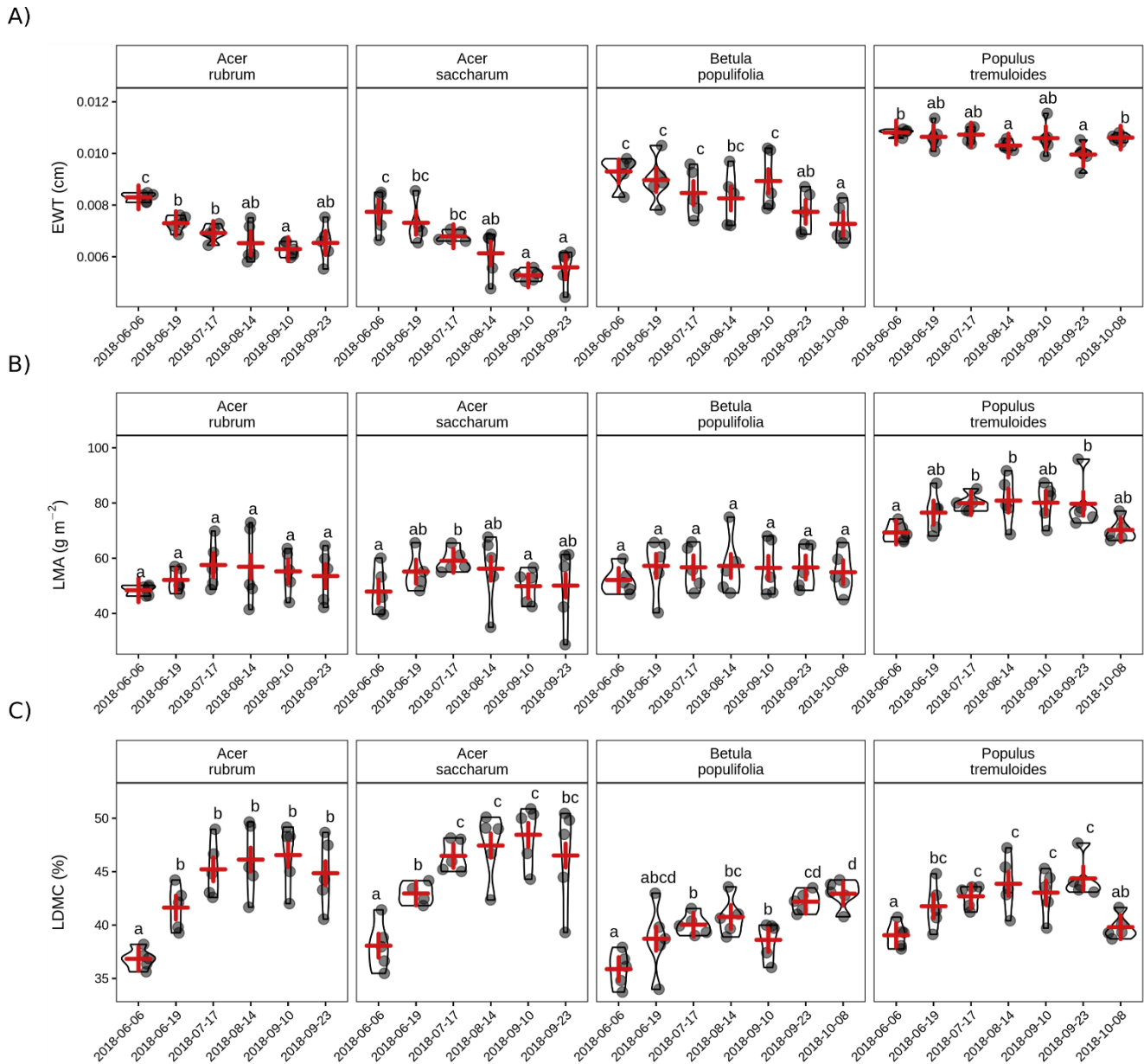
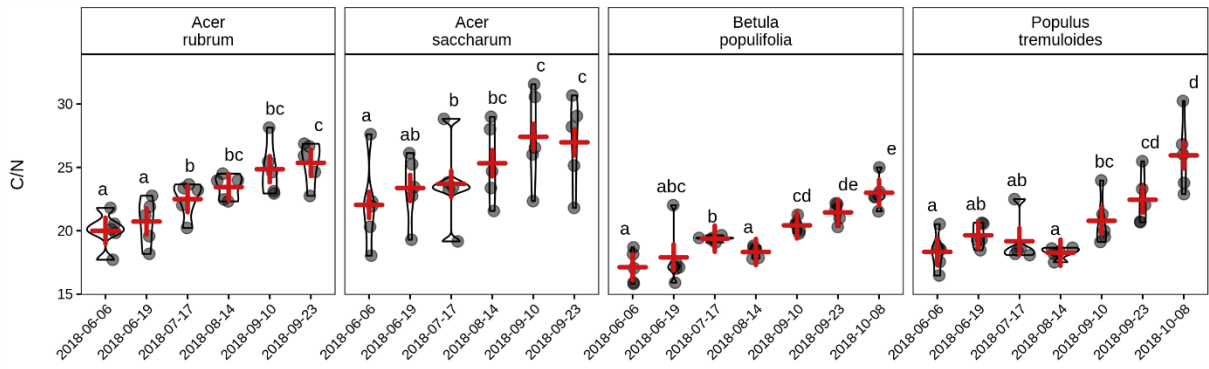
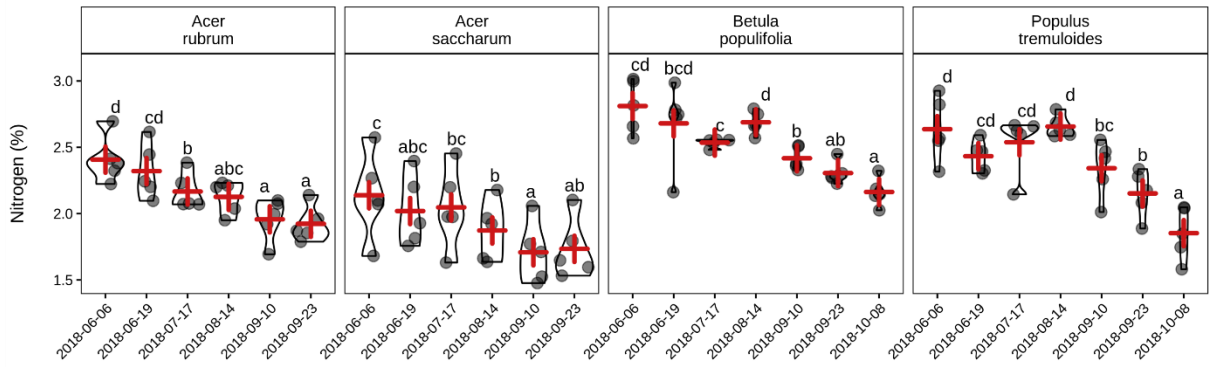


Figure 27. – Trait values among species and across sampling periods of A) leaf equivalent water thickness (EWT) B) leaf mass per area (LMA) C) leaf dry matter content (LDMC). The red cross represents the species' mean per period.

D)



E)



F)

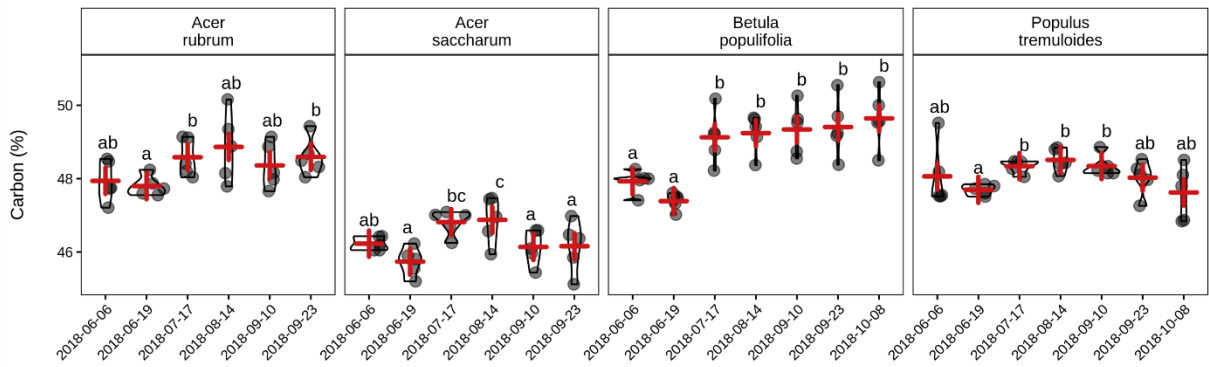
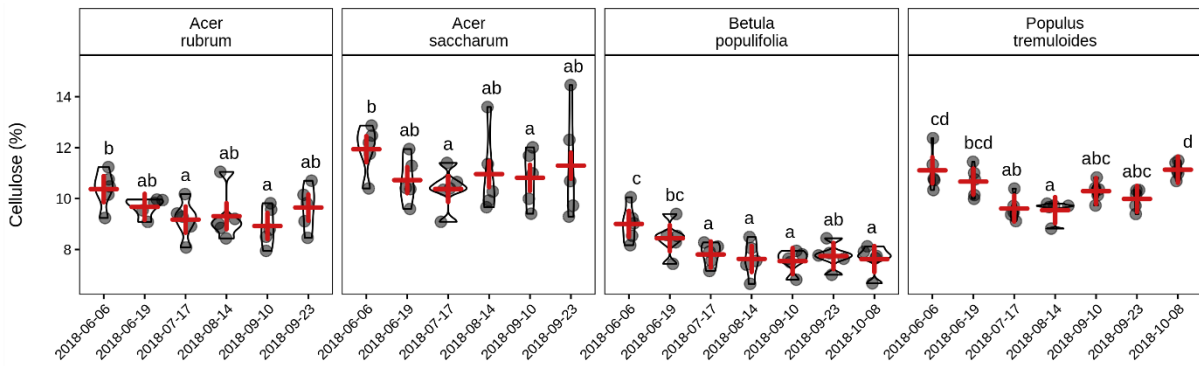


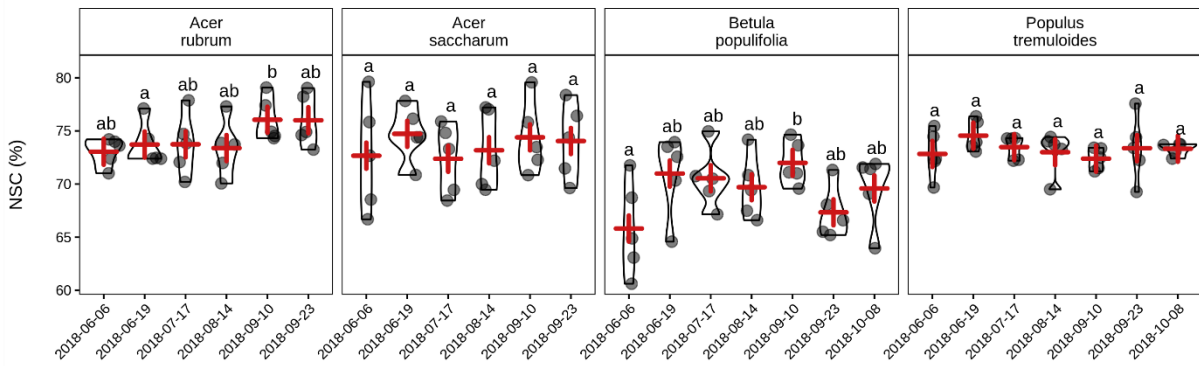
Figure 27 cont. – Trait values among species and across sampling periods of D) carbon on nitrogen ratio (C/N) E) nitrogen content F) carbon content. The red cross represents the species' mean per period.



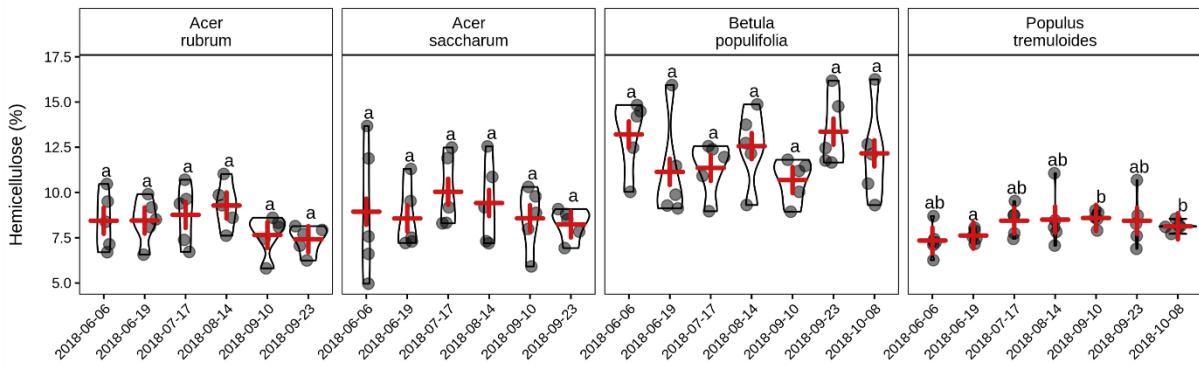
G)



H)



I)



J)

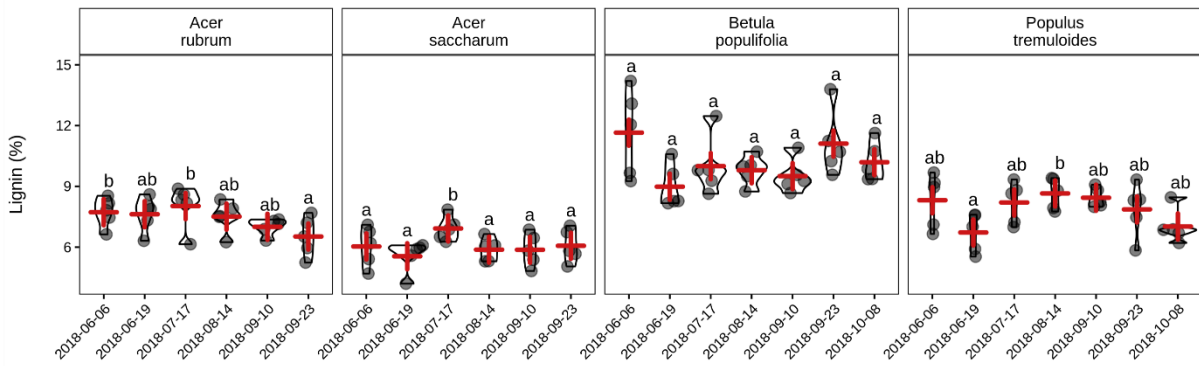
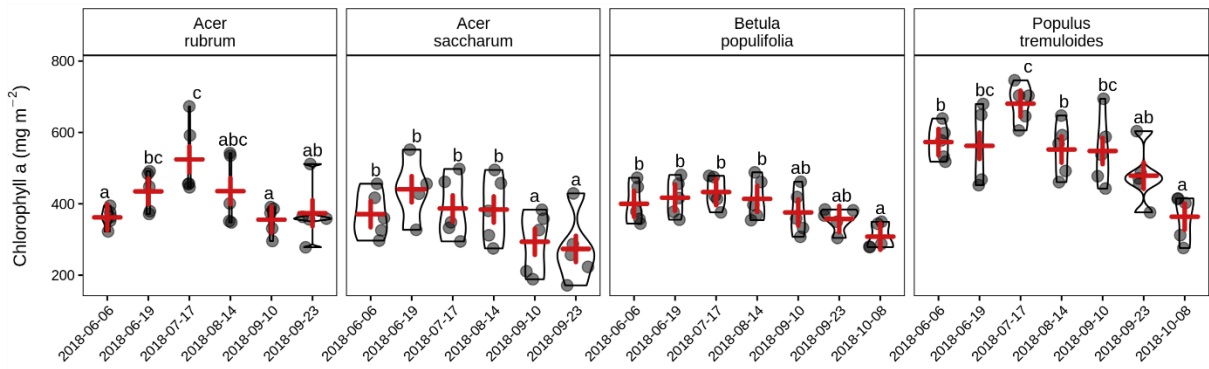
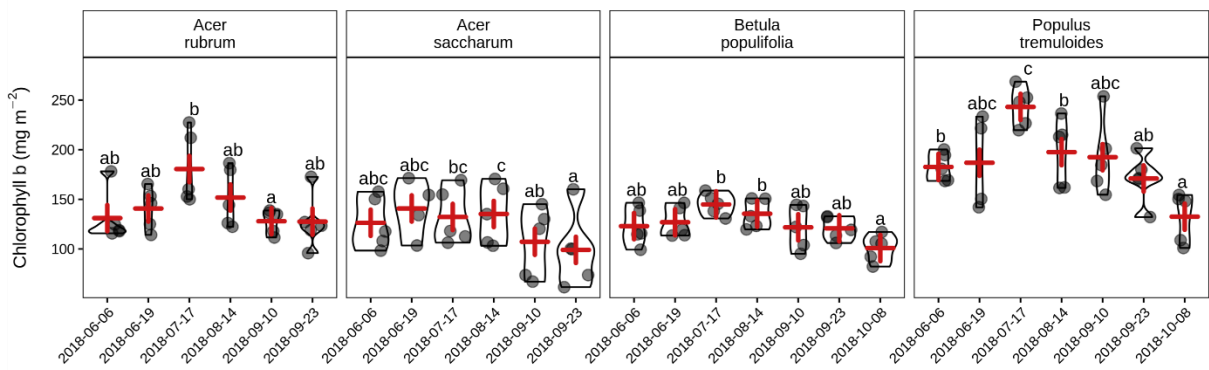


Figure 27 cont. – Trait values among species and across sampling periods of G) cellulose content H) non-structural carbohydrates (NSC) content I) hemicellulose content J) lignin content. The red cross represents the species' mean per period.

K)



L)



M)

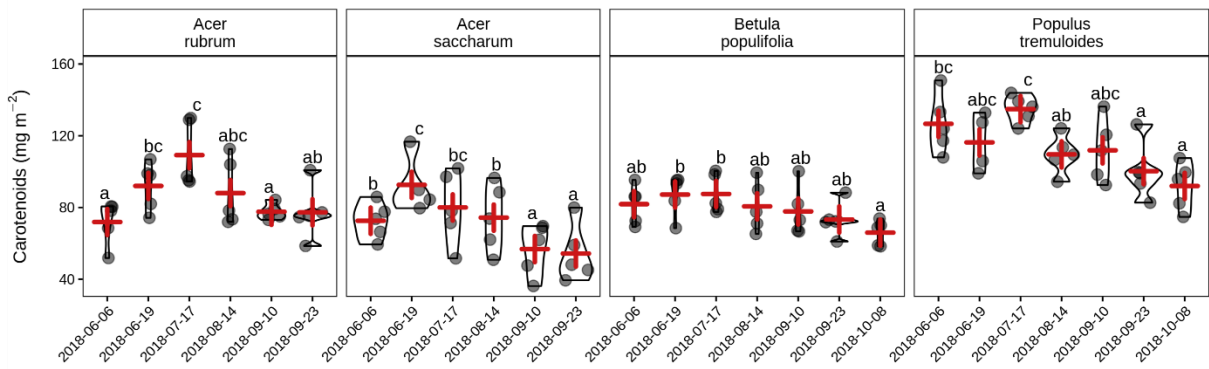
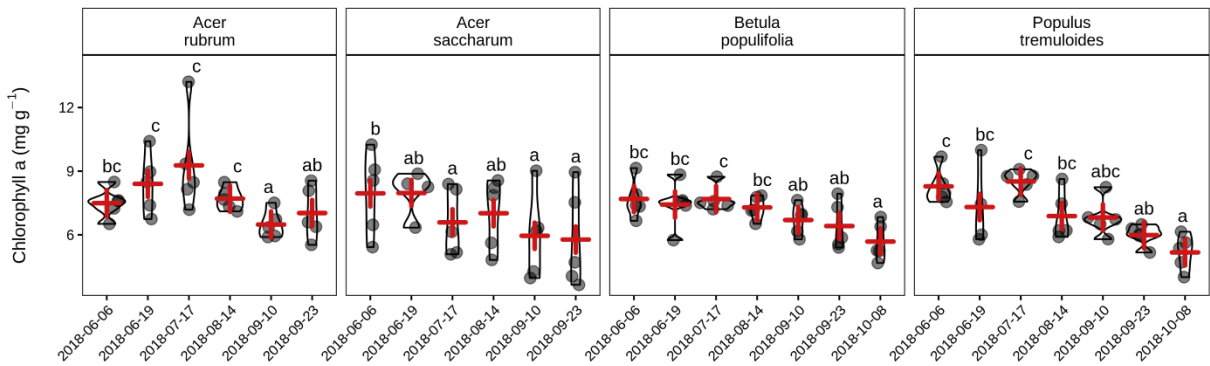


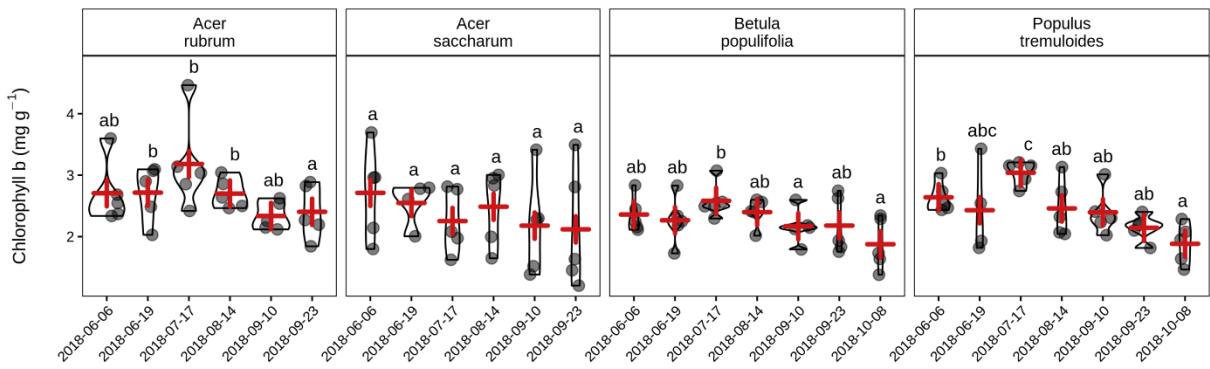
Figure 27 cont. – Trait values among species and across sampling periods of leaf area-based K) chlorophyll a concentration L) chlorophyll b concentration M) carotenoids concentration. The red cross represents the species' mean per period.



N)



O)



P)

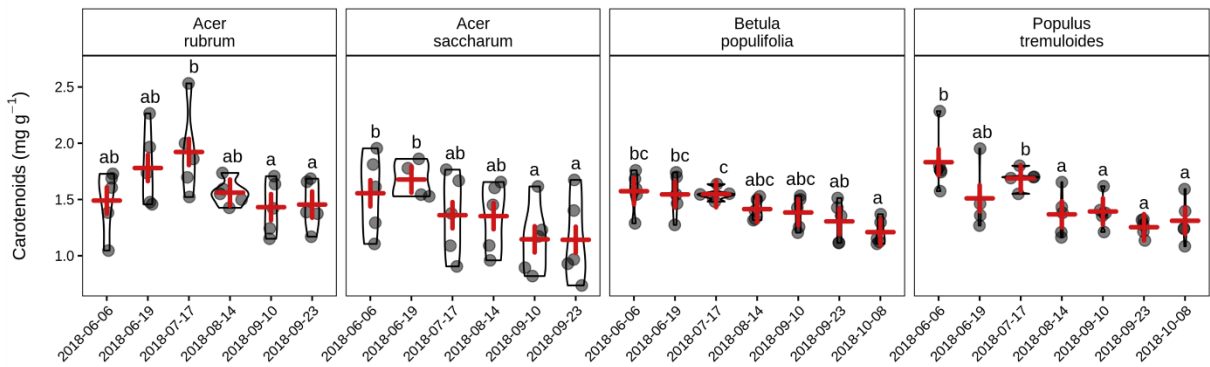


Figure 27 cont. – Trait values among species and across sampling periods of leaf mass-based N) chlorophyll a concentration O) chlorophyll b concentration P) carotenoids concentration. The red cross represents the species' mean per period.

Longueur d'onde (nm)	Constituant(s) chimique(s) foliaire(s)	Référence(s)	Région spectrale
426	Chlorophylle a	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
430	Chlorophylle a	Curran, 1989	VIS
436	Néoxanthine	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
449	Bêta-carotène	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
451	Bêta-carotène	Peters & Noble, 2014	VIS
460	Chlorophylle b	Curran, 1989	VIS
463	Chlorophylle b	Peters & Noble, 2014	VIS
464	Néoxanthine	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
475	Bêta-carotène	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
520	Anthocyanes	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
530	Anthocyanes	Peters & Noble, 2014	VIS
535	Anthocyanes	Peters & Noble, 2014	VIS
572	Chlorophylle a	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
612	Chlorophylle a	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
640	Chlorophylle b	Curran, 1989	VIS
652	Chlorophylle b	Peters & Noble, 2014	VIS
658	Chlorophylle a	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
660	Chlorophylle a	Curran, 1989	VIS
665	Chlorophylle a	Peters & Noble, 2014	VIS
685	Chlorophylle a	Jacquemoud & Ustin, 2019	VIS
800	Tannins	Ferwerda et al., 2006	NIR
910	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	NIR

930	Huiles	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	NIR
970	Amidon, eau	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	NIR
990	Amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	NIR
1020	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	NIR
1040	Huiles	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	NIR
1120	Lignine	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1200	Cellulose, amidon, lignine, eau	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1400	Eau	Curran, 1989	SWIR
1420	Lignine	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1450	Amidon, sucres, lignine	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989; Fourty et al., 1996	SWIR
1450	Eau	Curran, 1989	SWIR
1470	Eau	Jacquemoud & Ustin, 2019	SWIR
1471	Tannins	Ferwerda et al., 2006	SWIR
1470	Cellulose, amidon	Fourty et al., 1996	SWIR
1490	Cellulose, amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1500	Hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1510	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1510	Azote	Curran, 1989	SWIR
1520	Protéines, azote	Fourty et al., 1996	SWIR
1530	Amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1540	Hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1540	Amidon, cellulose	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1550	Cellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1560	Sucres	Fourty et al., 1996	SWIR

1580	Hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1580	Amidon, sucres	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1640	Tannins	Ferwerda et al., 2006	SWIR
1660	Phénols	Jacquemoud & Ustin, 2019	SWIR
1670	Lignine, amidon	Fourty et al., 1996	SWIR
1690	Lignine, amidon, protéines, azote	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1710	Tannins	Ferwerda et al., 2006	SWIR
1730	Protéines, cellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1750	Sucres	Fourty et al., 1996	SWIR
1760	Lignine	Fourty et al., 1996	SWIR
1770	Cellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1780	Hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1780	Cellulose, sucres, amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1820	Cellulose	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989; Fourty et al., 1996	SWIR
1830	Hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1900	Amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1900	Eau	Jacquemoud & Ustin, 2019	SWIR
1920	Cellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1940	Eau, azote	Curran, 1989, Fourty et al., 1996	SWIR
1940	Lignine, protéines, amidon, cellulose	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989; Fourty et al., 1996	SWIR
1950	Cellulose, sucres, amidon, lignine	Fourty et al., 1996	SWIR
1960	Sucres, amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
1960	Protéines, hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
1980	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR

2000	Hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
2000	Amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2060	Azote	Curran, 1989	SWIR
2060	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989; Fourty et al., 1996	SWIR
2080	Sucres, amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2090	Cellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
2100	Lignine	Jacquemoud & Ustin, 2019	SWIR
2100	Amidon, cellulose	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2120	Hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
2130	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2175	Tannins	Ferwerda et al., 2006	SWIR
2180	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2180	Azote	Curran, 1989	SWIR
2200	Protéines, azote	Fourty et al., 1996	SWIR
2240	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2250	Amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2260	Cellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
2262	Lignine	Fourty et al., 1996	SWIR
2270	Lignine, protéines	Fourty et al., 1996	SWIR
2270	Cellulose, sucres, amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2280	Sucres, Hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
2280	Amidon, cellulose	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2290	Protéines, azote	Fourty et al., 1996	SWIR
2300	Cellulose	Fourty et al., 1996	SWIR

2300	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2300	Azote	Curran, 1989	SWIR
2310	Huiles	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2320	Amidon	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2330	Hémicellulose	Fourty et al., 1996	SWIR
2340	Lignine	Fourty et al., 1996	SWIR
2340	Cellulose	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2350	Cellulose	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989	SWIR
2350	Protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019; Curran, 1989; Fourty et al., 1996	SWIR
2350	Azote	Curran, 1989	SWIR
2360	Lignine	Fourty et al., 1996	SWIR
2380	Pectine, protéines	Jacquemoud & Ustin, 2019	SWIR
2380	Lignine	Fourty et al., 1996	SWIR

Tableau 20. – Pics d'absorption des constituants chimiques foliaires en fonction des longueurs d'onde et des régions spectrales du visible (VIS), de l'infrarouge proche (NIR) et de l'infrarouge court (SWIR).