HAL
open science

Utilisation de l'imagerie 3D pour l'estimation indirecte de la biomasse aérienne des arbres de la forêt semi-décidue du sud-est du Cameroun

Stephane Momo Takoudjou

To cite this version:

Stephane Momo Takoudjou. Utilisation de l'imagerie 3D pour l'estimation indirecte de la biomasse aérienne des arbres de la forêt semi-décidue du sud-est du Cameroun. Systématique, phylogénie et taxonomie. Université de Yaoundé 1, 2019. Français. ⟨NNT : ⟩. ⟨tel-03048576⟩

HAL Id: tel-03048576

https://hal.inrae.fr/tel-03048576v1

Submitted on 9 Dec 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Autorisation HAL

HAL Authorization

UNIVERSITÉ DE YAOUNDÉ I
THE UNIVERSITY OF YAOUNDE I

FACULTÉ DES SCIENCES
FACULTY OF SCIENCE

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES
DEPARTMENT OF PLANT BIOLOGY

CENTRE DE RECHERCHE ET DE FORMATION DOCTORALE EN SCIENCES DE LA VIE, SANTE ET ENVIRONNEMENT

CENTRE FOR RESEARCH AND TRAINING IN GRADUATE STUDIES IN LIFE, HEALTH & ENVIRONMENTAL SCIENCES

Utilisation de l'imagerie 3D pour l'estimation indirecte de la biomasse aérienne des arbres de la forêt semi-décidue du sud-est du Cameroun

THESE

Présentée et soutenue en vue de l'obtention partielle du Doctorat/Ph.D

Biologie des Organismes Végétaux

Option : Botanique Écologie

Par :

MOMO TAKOUDJOU Stéphane

Matricule : 14Y4338

Master of Science (*M.Sc.*) en Biologie et Physiologie Végétales

Sous la codirection de :

BARBIER Nicolas
Chargé de Recherche
Institut de Recherche pour le Développement (IRD)

SONKÉ Bonaventure
Professeur

Année 2019

UNIVERSITE DE YAOUNDE I
UNIVERSITY OF YAOUNDE I

FACULTE DES SCIENCES
FACULTY OF SCIENCE

DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VEGETALES
DEPARTMENT OF PLANT BIOLOGY

ATTESTATION DE CORRECTION

****

Nous soussignés, membres du Jury de soutenance de la thèse de Doctorat/Ph.D en Biologie des Organismes Végétaux option Botanique-Ecologie de l'étudiant **MOMO TAKOUDJOU Stéphane**, Matricule **14Y4338**, soutenue publiquement le 08 Octobre 2019 sur le sujet «**Utilisation de l'imagerie 3D pour l'estimation indirecte de la biomasse aérienne des arbres de la forêt semi-décidue du Sud-est du Cameroun**» attestons que les corrections conformément aux remarques et recommandations du jury lors de la soutenance de la dite thèse de Doctorat/Ph.D ont été effectuées par le candidat.

En foi de quoi, la présente attestation lui est délivrée pour servir et valoir ce que de droit./-

Rapporteurs

29/11/2019

BARBIER Nicolas
Chargé de Recherche(IRD)

SONKE Bonaventure
Professeur

Membres

ZAPFACK

ZAPFACK Louis
Professeur

29/10/19

NIEMENAK Nicolas
Maître de Conférences

12 5 OCT 2019

NGUETSOP François Victor
Maître de Conférences

Président

YOUMBI Emmanuel
Professeur

Liste protocolaire actualisée de la faculté de sciences

UNIVERSITÉ DE YAOUNDÉ I Faculté des Sciences Division de la Programmation et du Suivi des Activités Académiques		THE UNIVERSITY OF YAOUNDE I Faculty of Science Division of Programming and Follow-up of Academic Affaires
LISTE DES ENSEIGNANTS PERMANENTS	LIST OF PERMANENT TEACHING STAFF	

ANNÉE ACADEMIQUE 2018/2019
(Par Département et par Grade)
DATE D'ACTUALISATION 19 Février 2019

ADMINISTRATION

DOYEN : TCHOUANKEU Jean- Claude, *Maitre de Conférences*
VICE-DOYEN / DPSAA : DONGO Etienne, *Professeur*
VICE-DOYEN / DSSE : AJEAGAH Gideon AGHAINDUM, Maître *de Conférences*
VICE-DOYEN / DRC : ABOSSOLO Monique, Maitre de Conférences
Chef Division Administrative et Financière : NDOYE FOE Marie C. F., *Maitre de Conférences*
Chef Division des Affaires Académiques, de la Scolarité et de la Recherche DAASR : MBAZE MEVA'A Luc Léonard, *Professeur*

1- DÉPARTEMENT DE BIOCHIMIE (BC) (37)

N°	NOMS ET PRÉNOMS	GRADE	OBSERVATIONS
1	FEKAM BOYOM Fabrice	Professeur	En poste
2	MBACHAM FON Wilfried	Professeur	En poste
3	MOUNDIPA FEWOU Paul	Professeur	Chef de Département
4	NINTCHOM PENLAP V. épse BENG	Professeur	En poste
5	OBEN Julius ENYONG	Professeur	En poste
6	ACHU Merci BIH	Maître de Conférences	En poste
7	ATOGHO Barbara Mma	Maître de Conférences	En poste
8	BELINGA née NDOYE FOE M. C. F.	Maître de Conférences	Chef DAF / FS
9	BIGOGA DIAGA Jude	Maître de Conférences	En poste
10	BOUDJEKO Thaddée	Maître de Conférences	En poste
11	EFFA NNOMO Pierre	Maître de Conférences	En poste
12	FOKOU Elie	Maître de Conférences	En poste
13	KANSCI Germain	Maître de Conférences	En poste

14	NANA Louise épouse WAKAM	Maître de Conférences	En poste
15	NGONDI Judith Laure	Maître de Conférences	En poste
16	NGUEFACK Julienne	Maître de Conférences	En poste
17	NJAYOU Frédéric Nico	Maître de Conférences	En poste

18	AKINDEH MBUH NJI	Chargée de Cours	En poste
19	BEBOY EDZENGUELE Sara Nathalie	Chargée de Cours	En poste
20	DAKOLE DABOY Charles	Chargée de Cours	En poste
21	DJOKAM TAMO Rosine	Chargée de Cours	En poste
22	DJUIDJE NGOUNOUE Marcelline	Chargée de Cours	En poste
24	DJUIKWO NKONGA Ruth Viviane	Chargée de Cours	En poste
25	DONGMO LEKAGNE Joseph Blaise	Chargé de Cours	En poste
26	EWANE Cécile Anne	Chargée de Cours	En poste
27	FONKOUA Martin	Chargé de Cours	En poste
28	BEBEE Fadimatou	Chargée de Cours	En poste
29	KOTUE KAPTUE Charles	Chargé de Cours	En poste
30	LUNGA Paul KEILAH	Chargé de Cours	En poste
31	MANANGA Marlyse Joséphine	Chargée de Cours	En poste
32	MBONG ANGIE M. Mary Anne	Chargée de Cours	En poste
33	MOFOR née TEUGWA Clotilde	Chargée de Cours	Inspecteur de Service MINESUP
34	PACHANGOU NSANGOU Sylvain	Chargé de Cours	En poste
35	Palmer MASUMBE NET ONGO	Chargé de Cours	En poste
36	TCHANA KOUATCHOUA Angèle	Chargée de Cours	En poste

37	MBOUCHE FANMOE Marceline Joëlle	Assistante	En poste

2- DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES (BPA) (44)

1	BILONG BILONG Charles-Félix	Professeur	Chef de Département
2	DIMO Théophile	Professeur	En Poste
3	DJIET O LORDON Champlain	Professeur	En Poste
4	ESSOMBA née NTSAMA MBALA	Professeur	*VDoyen/FMSB/UYI*
5	FOMENA Abraham	Professeur	En Poste
6	KAMGANG René	Professeur	*C.S. MINRESI*
7	KAMTCHOUING Pierre	Professeur	En poste
8	NJAMEN Dieudonné	Professeur	En poste
9	NJIOKOU Flobert	Professeur	En Poste

10	NOLA Moïse	Professeur	En poste
11	TAN Paul VERNYUY	Professeur	En poste
12	TCHUEM TCHUENTE Louis Albert	Professeur	*Inspecteur de service Coord.Progr./MINSANTE*

13	AJEAGAH Gideon AGHAINDUM	Maître de Conférences	*VICE-DOYEN / DSSE*
14	DZEUFIET DJOMENI Paul Désiré	Maître de Conférences	En poste
15	FOTO MENBOHAN Samuel	Maître de Conférences	En poste
20	JATSA BOUKENG Hermine épse MEGAPTCHE	Maître de Conférences	En Poste
16	KEKEUNOU Sévilor	Maître de Conférences	En poste
17	MEGNEKOU Rosette	Maître de Conférences	En poste
18	MONY Ruth épse NTONE	Maître de Conférences	En Poste
19	NGUEGUIM TSOFACK Florence	Maître de Conférences	En poste
21	TOMBI Jeannet te	Maître de Conférences	En poste
22	ZEBAZE TOGOUET Serge Hubert	Maître de Conférences	En poste

23	ALENE Désirée Chantal	Chargée de Cours	En poste
24	ATSAMO Albert Donatien	Chargé de Cours	En poste
25	BELLET EDIMO Oscar Roger	Chargé de Cours	En poste
26	BILANDA Danielle Claude	Chargée de Cours	En poste
27	DJIOGUE Séfirin	Chargée de Cours	En poste
28	DONFACK Mireille	Chargée de Cours	En poste
29	GOUNOUE KAMKUMO Raceline	Chargée de Cours	En poste
30	KANDEDA KAVAYE Antoine	Chargé de Cours	En poste
31	LEKEUFACK FOLEFACK Guy B.	Chargé de Cours	En poste
32	MAHOB Raymond Joseph	Chargé de Cours	En poste
33	MBENOUN MASSE Paul Serge	Chargé de Cours	En poste
34	MOUNGANG Luciane Marlyse	Chargée de Cours	En poste
35	MVEYO NDANKEU Yves Patrick	Chargé de Cours	En poste
36	NGOUATEU KENFACK	Chargé de Cours	En poste

	Omer Bébé		
37	NGUEMBOK	Chargé de Cours	En poste
38	NJUA Clarisse Yafi	Chargée de Cours	Chef Div. UBA
39	NOAH EWOTI Olive Vivien	Chargée de Cours	En poste
40	TADU Zephyrin	Chargé de Cours	En poste
41	YEDE	Chargé de Cours	En poste

43	ET EME ENAMA Serge	Assistant	En poste
44	KOGA MANG DOBARA	Assistant	En poste

3- DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES (BPV) (27)

1	AMBANG Zachée	Professeur	Chef Division/UYII
2	BELL Joseph Martin	Professeur	En poste
3	MOSSEBO Dominique Claude	Professeur	En poste
4	YOUMBI Emmanuel	Professeur	Chef de Département
5	ZAPFACK Louis	Professeur	En poste

6	ANGONI Hyacinthe	Maître de Conférences	En poste
7	BIYE Elvire Hortense	Maître de Conférences	En poste
8	DJOCGOUE Pierre François	Maître de Conférences	En poste
9	KENGNE NOUMSI Ives Magloire	Maître de Conférences	En poste
10	MALA Armand William	Maître de Conférences	En poste
11	MBARGA BINDZI Marie Alain	Maître de Conférences	CT/UDs
12	MBOLO Marie	Maître de Conférences	En poste
13	NDONGO BEKOLO	Maître de Conférences	*CE / MINRESI*
14	NGONKEU MAGAPTCHE Eddy L.	Maître de Conférences	En poste
15	TSOATA Esaïe	Maître de Conférences	En poste

16	GOMANDJE Christelle	Chargée de Cours	En poste
17	MAFFO MAFFO Nicole Liliane	Chargé de Cours	En poste
18	MAHBOU SOMO TOUKAM. Gabriel	Chargé de Cours	En poste
19	NGALLE Hermine BILLE	Chargée de Cours	En poste
20	NGODO MELINGUI Jean Baptiste	Chargée de Cours	En poste
21	NGOUO Lucas Vincent	Chargé de Cours	En poste
22	NOUKEU KOUAKAM Armelle	Chargé de Cours	En poste

23	ONANA JEAN MICHEL	Chargé de Cours	En poste
24	NSOM ZAMO Annie Claude épse PIAL	Chargée de Cours	*Expert national/UNESCO*
25	TONFACK Libert Brice	Chargé de Cours	En poste

26	DJEUANI Astride Carole	Assistante	En poste
27	NNANGA MEBENGA Ruth Laure	Assistante	En poste

4- DÉPARTEMENT DE CHIMIE INORGANIQUE (CI) (32)

1	AGWARA ONDOH Moïse	Professeur	*Vice RecteurUniv ,Bamenda*
2	ELIMBI Antoine	Professeur	En poste
3	Florence UFI CHINJE épouse MELO	Professeur	*Recteur Univ.Ngaoundere*
4	GHOGOMU Paul MINGO	Professeur	*Ministre Chargé deMiss.PR*
5	NANSEU Njiki Charles Péguy	Professeur	En poste
6	NDIFON Pet er TEKE	Professeur	*CT MINRESI/Chef de Departement*
7	NDIKONTAR Maurice KOR	Professeur	*Vice-Doyen Univ. Bamenda*
8	NENWA Justin	Professeur	En poste
9	NGAMENI Emmanuel	Professeur	*DOYEN FS UDs*

10	BABALE née DJAM DOUDOU	Maître de Conférences	*Chargée Mission P.R.*
11	DJOUFAC WOUMFO Emmanuel	Maître de Conférences	En poste
12	KAMGANG YOUBI Georges	Maître de Conférences	En poste
13	KEMMEGNE MBOUGUEM Jean C.	Maître de Conférences	En poste
14	KONG SAKEO	Maître de Conférences	*En poste*
16	NGOMO Horace MANGA	Maître de Conférences	*Vice Chancelor/UB*
17	NJIOMOU C. épse DJANGANG	Maître de Conférences	En poste
18	NJOYA Dayirou	Maître de Conférences	En poste
19	YOUNANG Elie	Maître de Conférences	En poste

20	ACAYANKA Elie	Chargé de Cours	En poste
21	BELIBI BELIBI Placide Désiré	Chargé de Cours	CS/ ENS Bertoua
22	CHEUMANI YONA	Chargé de Cours	En poste

	Arnaud M.		
23	EMADACK Alphonse	Chargé de Cours	En poste
24	KENNE DEDZO GUSTAVE	Chargé de Cours	En poste
24	KOUOTOU DAOUDA	Chargé de Cours	En poste
25	MAKON Thomas Beauregard	Chargé de Cours	En poste
26	MBEY Jean Aime	Chargé de Cours	En poste
27	NCHIMI NONO KATIA	Chargé de Cours	En poste
28	NDI NSAMI Julius	Chargé de Cours	En poste
29	NEBA nee NDOSIRI Bridget NDOYE	Chargée de Cours	Inspecteur de Service MINFEM
30	NYAMEN Linda Dyorisse	Chargée de Cours	En poste
31	PABOUDAM GBAMBIE A.	Chargée de Cours	En poste
32	TCHAKOUTE KOUAMO Hervé	Chargé de Cours	En poste

5- DÉPARTEMENT DE CHIMIE ORGANIQUE (CO) (32)			
1	DONGO Etienne	Professeur	Vice-Doyen / PSAA
2	GHOGOMU TIH Robert Ralph	Professeur	Dir. IBAF/UDS
3	NGOUELA Silvère Augustin	Professeur	En poste
4	NKENGFACK Augustin Ephreïm	Professeur	Chef de Département
5	NYASSE Barthélemy	Professeur	*Directeur/UN*
6	PEGNYEMB Dieudonné Emmanuel	Professeur	*Directeur/ MINESUP*
7	WANDJI Jean	Professeur	En poste

8	Alex de Théodore ATCHADE	Maître de Conférences	*DEPE/ Rectorat/UYI*
9	EYONG Kennet h OBEN	Maître de Conférences	*Chef Service DPER*
10	FOLEFOC Gabriel NGOSONG	Maître de Conférences	*En poste*
11	KEUMEDJIO Félix	Maître de Conférences	En poste
12	KEUMOGNE Marguerite	Maître de Conférences	En poste
13	KOUAM Jacques	Maître de Conférences	En poste
14	MBAZOA née DJAMA Céline	Maître de Conférences	En poste
15	MKOUNGA Pierre	Maître de Conférences	En poste
16	NGO MBING Joséphine	Maître de Conférences	Sous/Direct. MINERESI
17	NOUNGOUE TCHAMO Diderot	Maître de Conférences	En poste
18	TABOPDA KUATE Turibio	Maître de Conférences	En poste

19	TCHOUANKEU Jean-Claude	Maître de Conférences	*Doyen /FS/ UYI*
20	TIH née NGO BILONG E. Anastasie	Maître de Conférences	En poste
21	YANKEP Emmanuel	Maître de Conférences	En poste

22	AMBASSA Pantaléon	Chargé de Cours	En poste
23	FOTSO WABO Ghislain	Chargé de Cours	En poste
24	KAMTO Eutrophe Le Doux	Chargé de Cours	En poste
25	MVOT AKAK CARINE	Chargé de Cours	En poste
26	NGOMO Orléans	Chargée de Cours	En poste
27	NGONO BIKOBO Dominique Serge	Chargé de Cours	En poste
28	NOTE LOUGBOT Olivier Placide	Chargé de Cours	Chef Service/MINESUP
29	OUAHOUO WACHE Blandine M.	Chargée de Cours	En poste
30	TAGATSING FOTSING Maurice	Chargé de Cours	En poste
31	ZONDENDEGOUMBA Ernestine	Chargée de Cours	En poste

32	NGNINTEDO Dominique	Assistant	En poste

6- DÉPARTEMENT D'INFORMATIQUE (IN) (25)

1	ATSA ET OUNDI Roger	Professeur	*Chef Div.MINESUP*
2	FOUDA NDJODO Marcel Laurent	Professeur	*Chef Dpt ENS/Chef IGA.MINESUP*

3	NDOUNDAM Réné	Maître de Conférences	En poste

4	AMINOU Halidou	Chargé de Cours	En poste
5	DJAM Xaviera YOUHEP KIMBI	Chargé de Cours	En Poste
6	KOUOKAM KOUOKAM E. A.	Chargé de Cours	En poste
7	MELATAGIA YONTA Paulin	Chargé de Cours	En poste
8	MOTO MPONG Serge Alain	Chargé de Cours	En poste
9	TAPAMO Hyppolite	Chargé de Cours	En poste
10	ABESSOLO ALO'O Gislain	Chargé de Cours	En poste
11	KAMGUEU Patrick Olivier	Chargé de Cours	En poste

12	MONTHE DJIADEU Valery M.	Chargé de Cours	En poste
13	OLLE OLLE Daniel Claude Delort	Chargé de Cours	C/D Enset . Ebolowa
14	TINDO Gilbert	Chargé de Cours	En poste
15	TSOPZE Norbert	Chargé de Cours	En poste
16	WAKU KOUAMOU Jules	Chargé de Cours	En poste

17	BAYEM Jacques Narcisse	Assistant	En poste
18	DOMGA KOMGUEM Rodrigue	Assistant	En poste
19	EBELE Serge	Assistant	En poste
20	HAMZA Adamou	Assistant	En poste
21	JIOMEKONG AZANZI Fidel	Assistant	En poste
22	KAMDEM KENGNE Christiane	Assistante	En poste
23	MAKEMBE. S . Oswald	Assistant	En poste
24	MEYEMDOU Nadège Sylvianne	Assistante	En poste
25	NKONDOCK. MI. BAHANACK.N.	Assistant	En poste

7- DÉPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES (MA) (28)

1	BITJONG NDOMBOL	Professeur	*En poste*
2	DOSSA COSSY Marcel	Professeur	En poste

3	AYISSI Raoult Domingo	Maître de Conférences	Chef de Département
4	EMVUDU WONO Yves S.	Maître de Conférences	*CD Info/ Chef division MINESUP*
5	NKUIMI JUGNIA Célestin	Maître de Conférences	En poste
6	NOUNDJEU Pierre	Maître de Conférences	En poste
7	TCHAPNDA NJABO Sophonie B.	Maître de Conférences	Directeur/AIMS Rwanda

8	AGHOUKENG JIOFACK Jean Gérard	Chargé de Cours	Chef Cellule MINPLAMAT
9	CHENDJOU Gilbert	Chargé de Cours	En poste
10	DJIADEU NGAHA Michel	Chargé de Cours	En poste
11	DOUANLA YONTA Herman	Chargé de Cours	En poste
12	FOMEKONG Christophe	Chargé de Cours	En poste

13	KIANPI Maurice	Chargé de Cours	En poste
14	KIKI Maxime Armand	Chargé de Cours	En poste
15	MBAKOP Guy Merlin	Chargé de Cours	En poste
16	MBANG Joseph	Chargé de Cours	En poste
17	MBEHOU Mohamed	Chargé de Cours	En poste
18	MBELE BIDIMA Martin Ledoux	Chargé de Cours	En poste
19	MENGUE MENGUE David Joe	Chargé de Cours	En poste
20	NGUEFACK Bernard	Chargé de Cours	En poste
21	NIMPA PEFOUNKEU Romain	Chargée de Cours	En poste
22	POLA DOUNDOU Emmanuel	Chargé de Cours	En poste
23	TAKAM SOH Patrice	Chargé de Cours	En poste
24	TCHANGANG Roger Duclos	Chargé de Cours	En poste
25	TCHOUNDJA Edgar Landry	Chargé de Cours	En poste
26	TET SADJIO TCHILEPECK M. E.	Chargée de Cours	En poste
27	TIAYA TSAGUE N. Anne-Marie	Chargée de Cours	En poste
28	MBIAKOP Hilaire George	Assistant	En poste

8- DÉPARTEMENT DE MICROBIOLOGIE (MIB) (12)

1	ESSIA NGANG Jean Justin	Professeur	DRV/IMPM
2	ETOA François Xavier	Professeur	Chef de Département/FS/UYI Recteur Université de Douala

3	BOYOMO ONANA	Maître de Conférences	En poste
4	NWAGA Dieudonné M.	Maître de Conférences	En poste
5	NYEGUE Maximilienne Ascension	Maître de Conférences	En poste
6	RIWOM Sara Honorine	Maître de Conférences	En poste
7	SADO KAMDEM Sylvain Leroy	Maître de Conférences	En poste

8	ASSAM ASSAM Jean Paul	Chargé de Cours	En poste
9	BODA Maurice	Chargé de Cours	En poste
10	BOUGNOM Blaise Pascal	Chargé de Cours	En poste

11	ESSONO OBOUGOU Germain G.	Chargé de Cours	En poste
12	NJIKI BIKOÏ Jacky	Chargée de Cours	En poste
13	TCHIKOUA Roger	Chargé de Cours	En poste

9. DEPARTEMENT DE PYSIQUE(PHY) (40)

1	BEN- BOLIE Germain Hubert	Professeur	En poste
2	ESSIMBI ZOBO Bernard	Professeur	En poste
3	KOFANE Timoléon Crépin	Professeur	En poste
4	NDJAKA Jean Marie Bienvenu	Professeur	Chef de Département
5	NJANDJOCK NOUCK Philippe	Professeur	*Sous Directeur/ MINRESI*
6	NJOMO Donatien	Professeur	En poste
7	PEMHA Elkana	Professeur	En poste
8	TABOD Charles TABOD	Professeur	Doyen Univ/Bda
9	TCHAWOUA Clément	Professeur	En poste
10	WOAFO Paul	Professeur	En poste

	BIYA MOTTO Frédéric	Maître de Conférences	DG/HYDRO Mekin
14	BODOBertrand	Maître de Conférences	En poste
12	DJUIDJE KENMOE épouse ALOYEM	Maître de Conférences	En poste
15	EKOBENA FOUDA Henri Paul	Maître de Conférences	*Chef Division. UN*
16	EYEBE FOUDA Jean sire	Maître de Conférences	En poste
17	FEWO Serge Ibraïd	Maître de Conférences	En poste
18	HONA Jacques	Maître de Conférences	En poste
19	MBANE BIOUELE César	Maître de Conférences	En poste
20	NANA ENGO Serge Guy	Maître de Conférences	Director/Students/Affairs. UB
21	NANA NBENDJO Blaise	Maître de Conférences	En poste
22	NOUAYOU Robert	Maître de Conférences	En poste
23	SAIDOU	Maître de Conférences	Sous Directeur/Minresi
24	SIEWE SIEWE Martin	Maître de Conférences	En poste
25	SIMO Elie	Maître de Conférences	En poste
26	VONDOU Derbetini Appolinaire	Maître de Conférences	En poste
27	WAKATA née BEYA Annie	Maître de Conférences	Sous Directeur/ MINESUP
28	ZEKENG Serge Sylvain	Maître de Conférences	En poste

29	ABDOURAHIMI	Chargé de Cours	En poste

30	EDONGUE HERVAIS	Chargé de Cours	En poste
31	ENYEGUE A NYAM épse BELINGA	Chargée de Cours	En poste
32	FOUEDJIO David	Chargé de Cours	Chef Cell. MINADER
33	MBINACK Clément	Chargé de Cours	En poste
34	MBONO SAMBA Yves Christian U.	Chargé de Cours	En poste
35	MELI'I Joelle Larissa	Chargée de Cours	*En poste*
36	MVOGO ALAIN	Chargé de Cours	*En poste*
37	NDOP Joseph	Chargé de Cours	En poste
38	OBOUNOU Marcel	Chargé de Cours	DA/Univ Inter Et at/Sangmalima
39	WOULACHE Rosalie Laure	Chargée de Cours	En poste

40	CHAMANI Roméo	Assistant	En poste

10- DÉPARTEMENT DE SCIENCES DE LA TERRE (ST) (43)

1	BITOM Dieudonné	Professeur	*Doyen / FASA / UDs*
2	FOUATEU Rose épse YONGUE	Professeur	En poste
3	KAMGANG Pierre	Professeur	En poste
4	MEDJO EKO Robert	Professeur	*Conseiller Technique/UYII*
5	NDJIGUI Paul Désiré	Professeur	Chef de Département
6	NKOUMBOU Charles	Professeur	En poste
7	NZENTI Jean-Paul	Professeur	En poste

8	ABOSSOLO née ANGUE Monique	Maître de Conférences	*Vice-Doyen / DRC*
9	GHOGOMU Richard TANWI	Maître de Conférences	CD/UMa
10	MOUNDI Amidou	Maître de Conférences	*CT/ MINIMDT*
11	NDAM NGOUPAYOU Jules-Remy	Maître de Conférences	En poste
12	NGOS III Simon	Maître de Conférences	DAAC/Uma
13	NJILAH Isaac KONFOR	Maître de Conférences	En poste
14	ONANA Vincent Laurent	Maître de Conférences	En poste
15	BISSO Dieudonné	Maître de Conférences	*Directeur/Projet Barrage Memve'ele*
16	EKOMANE Emile	Maître de Conférences	En poste
17	GANNO Sylvestre	Maître de Conférences	En poste
18	NYECK Bruno	Maître de Conférences	En poste
19	TCHOUANKOUE Jean-Pierre	Maître de Conférences	En poste
20	TEMDJIM Robert	Maître de Conférences	En poste
21	YENE ATANGANA	Maître de Conférences	*Chef Div. /MINTP*

	Joseph Q.		
22	ZO'O ZAME Philémon	Maître de Conférences	*DG/ART*

23	ANABA ONANA Achille Basile	Chargé de Cours	En poste
24	BEKOA Et ienne	Chargé de Cours	En poste
25	ELISE SABABA	Chargé de Cours	En poste
26	ESSONO Jean	Chargé de Cours	En poste
27	EYONG JOHN TAKEM	Chargé de Cours	En poste
28	FUH Calistus Gentry	Chargé de Cours	*Sec. D'Etat/MINMIDT*
29	LAMILEN BILLA Daniel	Chargé de Cours	En poste
30	MBESSE CECILE OLIVE	Chargée de Cours	En poste
31	MBIDA YEM	Chargé de Cours	En poste
32	MET ANG Victor	Chargé de Cours	En poste
33	MINYEM Dieudonné-Lucien	Chargé de Cours	*CD/Uma*
34	MOUAFO Lucas	Chargé de Cours	En poste
35	NGO BELNOUN Rose Noël	Chargée de Cours	En poste
37	NGO BIDJECK Louise Marie	Chargée de Cours	En poste
38	NGUEUTCHOUA Gabriel	Chargé de Cours	CEA/MINRESI
39	NOMO NEGUE Emmanuel	Chargé de Cours	En poste
36	NTSAMA ATANGANA Jacqueline	Chargé de Cours	En poste
40	TCHAKOUNTE J. épse NOUMBEM	Chargée de Cours	*Chef.cell / MINRESI*
41	TCHAPTCHET TCHATO De P.	Chargé de Cours	En poste
42	TEHNA Nathanaël	Chargé de Cours	En poste
43	TEMGA Jean Pierre	Chargé de Cours	En poste

Répartition chiffrée des Enseignants de la Faculté des Sciences de l'Université de Yaoundé I

NOMBRE D'ENSEIGNANTS					
DÉPARTEMENT	Professeurs	Maîtres de Conférences	Chargés de Cours	Assistants	Total
BCH	5 (1)	12 (6)	19 (11)	1 (1)	37 (19)
BPA	12 (1)	10 (5)	20 (07)	2 (0)	44 (13)
BPV	5 (0)	10(2)	9 (04)	2(02)	26 (9)
CI	9(1)	9(2)	14 (3)	0 (0)	32 (6)

CO	7 (0)	14 (4)	10 (4)	1 (0)	32(8)
IN	2 (0)	1 (0)	13 (0)	10 (3)	26 (3)
MAT	2 (0)	4 (1)	19 (1)	2 (0)	27 (2)
MIB	2 (0)	5 (2)	5 (1)	0 (0)	12 (3)
PHY	10 (0)	17(2)	11 (3)	1 (0)	39 (5)
ST	7 (1)	15 (1)	21 (5)	1 (0)	43(7)
Total	61 (4)	97 (25)	141 (39))	19 (6)	318 (75)

Soit un total de 318 (75) dont :

- Professeurs 61 (4)
- Maîtres de Conférences 97 (25)
- Chargés de Cours 141 (39)
- Assistants 18 (5)

( ) = Nombre de Femmes

Dédicace

Á mon MOMO Etienne

Á Momo Tsiatse Marie Madeleine

Á mon petit cœur et nos enfants

Remerciements

Au terme de ce travail, j'ai le réel plaisir de témoigner ma profonde gratitude à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à l'édification de ma personnalité intellectuelle. Je tiens à remercier toutes les personnes physiques et morales qui, par leur soutien indéfectible m'ont permis de réaliser cette thèse. Qu'elles trouvent à travers chaque mot et phrase de ce travail toute ma profonde reconnaissance. Je pense particulièrement :

- au Prof. Bonaventure Sonké qui malgré ses multiples responsabilités administratives, a accepté de superviser cette thèse. La relation, l'état de convivialité, les critiques, les conseils et encouragements qu'il m'a donnés tout le long de cette formation doctorale vont bien loin au-delà d'une interaction enseignant-étudiant mais plutôt celle d'un père à son fils. Je tiens à vous exprimer ma profonde reconnaissance ;

- au Dr. Nicolas Barbier qui a initié et encadrer cette thèse. Je me rappelle encore notre première rencontre en 2012 en pleine forêt tropicale à Mindourou II. Tu m'as présenté le LiDAR terrestre de marque RIEGL et tu m'as dit « Stéphane cet appareil filme la forêt et produit des points dans l'espace pour nous permettre de mieux étudier et décrire la forêt ». Je me suis demandé ce « blanc bec » me prend pour son pygmée ou quoi ? Merci de m'avoir choisi et permis de réaliser cette thèse. Ta grande expérience et conseils permanents ont su développer en moi des qualités que je mettrais dorénavant à profit dans ma vie professionnelle. Je tiens à t'exprimer toute ma profonde reconnaissance, sans toi rien de ceci n'aurait été possible ;

- à l'Université de Yaoundé I pour m'avoir sélectionné en cycle de Doctorat. J'exprime ma reconnaissance à tout le personnel du Département de Biologie et Physiologie Végétales pour le savoir transmis ;

- à l'Institut de recherche pour le développement (IRD) par le biais de « l'allocation de recherche pour une thèse au sud (ARTS) » pour m'avoir fourni une bourse tout au long de mon programme de doctorat. Remerciement spécial, à Mme Brûlé Gaëlle pour toute l'assistance en Europe et Mme Essono Collette et toute l'équipe IRD pour la facilitation opérée au cours des missions et l'acquisition des visas ;

- à l'Unité Mixte Recherche (UMR) botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes (AMAP) pour l'accueil et tous les moyens mis en place pour la réalisation de cette thèse. Je pense particulièrement, au Dr. Pierre Couteron, Dr. Raphael Pelissier, Dr. Pierre Ploton, Dr. Maxime Réjou-Méchain et tous les autres pour m'avoir accueilli si gentiment au

sein de cette équipe. Vous avez su réveiller le jeune chercheur enfoui en moi. Je n'aurais jamais espéré meilleur cadre de travail et collaboration, merci ;

- à l'Ambassade de France à Yaoundé *via* le programme "Service de Coopération et d'Action Culturelle (SCAC) pour avoir fourni une bourse complémentaire pour mes études en France ;

- au PreREDD+/COMIFAC pour le financement mis à notre disposition pour la réalisation des travaux sur le terrain et la participation aux ateliers et conférences. Je suis personnellement reconnaissant à l'équipe administrative du projet M. Maidou Hervé, Mme. Nguimbous Lydie. Je pense aussi aux deux assistants carbone Dr. Vincent Medjibé et Dr. Vivien Rossi pour tous les conseils ;

- à tous les Responsables des Instituts Scientifiques Nationales (ISN) impliqués dans le Projet PreREDD+, pour avoir bien voulu mettre à notre disposition leurs données destructives collectées dans leurs pays respectifs ;

- à tout le groupe Alpicam-Grumcam et particulièrement à M. Christian Pizzutto, pour tout l'accueil, la logistique, la main d'œuvre mise à notre disposition et aussi pour m'avoir permis de réaliser notre phase de terrain dans leurs concessions forestières. Qu'ils trouvent ici, un remerciement profond, marque de notre bonne et future collaboration ;

- aux membres du jury, pour avoir accepté la tâche de juger ce travail malgré leurs nombreuses occupations ;

- à tous mes collègues du Laboratoire de Botanique Systématique et d'Ecologie de l'Ecole Normale Supérieure pour tous les moments partagés en laboratoire et sur le terrain. Je pense à Dr. Libalah, Narcisse, Gyslène, Donatien, Gislain, Suzanne, Le Bienfaiteur, Nelly, Laura et Francine ;

- je remercie mes camarades doctorants du Département de Biologie et Physiologie Végétales de l'Université de Yaoundé I, pour tous les encouragements et les moments partagés ;

- à tous mes amis de promotion de Biologie Végétale de Dschang, je pense particulièrement à Dr. Franck, Hervé, Gaby, Mélanie, Mahamat et Vitalys ;

- à la grande famille, Kouadio-Bi à Paris pour l'accueil et l'amour qu'elle a réservée à ma personne ;

- à la grande famille Azegha, je pense particulièrement à Azegha Jean, Kana Zebaze Teclaire, Mme Hellow Zebaze Christiane, Dr. Ngonzo Azegha Rosine, Stéphanie, Jessica et Glwadys, merci pour tout votre Amour ;

- à la grande famille Wamba-Gang de Fotomena par Dschang, pense spéciale à Ngueni Mbartie parti très tôt, trouvez à travers chaque ligne de cette thèse ma profonde reconnaissance ;
- à tous mes cousins et cousines, Eliane, Christelle, Berlain, Oscar, Roche, Laurent, Maar Marie de Dschang et tous ceux que je ne cite pas ici, vous aviez une place de choix dans mon cœur ;
- à mon frère et mes sœurs, Mpoumkop Momo Régine, Momo Théodore et Momo Stella, c'est un privilège pour moi de vous avoir ;
- à ma mère Tsiatse Momo Marie Madeleine, merci pour tous les efforts que tu as réalisés pour ma personne ;
- à mon épouse et nos enfants, Azegha Ndonfack Epse Momo Takoudjou Pélagie, Momo Azegha Yoan Nicolas et Momo Tsiatse Céline Emilie pour leur soutien durant ces années de thèse ;
- au très haut pour nous avoir accordé la force, la santé et le courage d'aborder et réaliser ce travail.

SOMMAIRE

Liste protocolaire actualisée de la faculté de sciences i

Dédicace xiv

Remerciements xv

SOMMAIRE xviii

Liste des figures xx

Liste des tableaux xxii

Liste des annexes xxiii

Liste des abréviations et Acronymes xxiv

Résumé xxv

Abstract xxviii

INTRODUCTION 1

CHAPITRE I : REVUE DE LA LITTERATURE 1

I.1. Forêts tropicales et changement climatique 8

I.2. Modèles allométriques 10

I.2.1. Estimation de la biomasse aérienne en forêt tropicale 11

I.2.2. Modèle de prédiction de la hauteur totale en fonction du diamètre à hauteur de poitrine ... 13

I.2.3. Densité spécifique du bois 15

I.2.4. Estimation de surface foliaire 18

I.2.5. LiDAR terrestre 22

CHAPITRE II : MATERIEL ET METHODES 32

II.1. Matériel 32

II.1.1. Site d'étude 32

II.1.2. Données destructives à l'échelle de l'arbre : arbre coupé/pesé 37

II.1.3. Données non destructives à l'échelle de l'arbre : LiDAR terrestre 42

II.1.4. Données d'inventaire à l'échelle du peuplement 43

II.2. Méthodes 46

II.2.1. Calcul de la biomasse aérienne à partir des données destructives à l'échelle de l'arbre 46

II.2.2. Calcul de la biomasse aérienne à partir des données non destructives 55

II.2.3. Calcul de la biomasse aérienne à partir des données d'inventaire LiDAR-terrestre..... 60

II.2.4. Estimation de la surface foliaire *via* les données LiDAR terrestre 63

II.2.5. Analyses statistiques 68

CHAPITRE III: RESULTATS ET DISCUSSION 77

III.1. RESULTATS 77

III.1.1. Etablissement des modèles allométriques 77

III.1.2. Impact des variations verticales des profils de densité spécifique du bois 103

III.1.3. Estimation de la surface foliaire à partir des nuages de points feuilles 123

III.2. DISCUSSION 133

III.2.1. Allométrie de biomasse et relation hauteur diamètre 134

III.2.2. Importance de prédiction d'un estimateur de densité spécifique de bois 140

III.2.3. Estimations de surface foliaires à partir des données LiDAR terrestre 143

CONCLUSION ET PERSPECTIVES 147

1. Conclusion..... 147

2. Perspectives..... 149

3. Recommandations 150

BIBLIOGRAPHIE 145

ANNEXES..... 178

Annexe 1 : Différentes étapes de la mise en marche et l'arrêt du LiDAR-terrestre. 179

Annexe 2 : Liste des espèces et leur richesse spécifique dans les différents quadrats scannés. 184

PUBLICATIONS 187

Liste des figures

Fig. 1 : Surface et carbone aérien total stocké par les biomes non forêts et forêts. 8
Fig. 2 : Variation du biais relatif en fonction de la biomasse aérienne individuelle référence..... 13
Fig. 3 : Différents types de profil radiaire chez quelques espèces des forêts du bassin Congo..... 17
Fig. 4 : Illustration du protocole utilisé pour mesurer l'angle d'inclinaison des feuilles. 21
Fig. 5 : Fonctions mathématiques prédéfinies et utilisées pour décrire approximativement la distribution angulaire des feuilles..... 22
Fig. 6 : Disposition du scanner LiDAR terrestre C10 de Leica et des cibles en forêt. 25
Fig. 7 : Visualisation des nuages de points 3D scannés 26
Fig. 8 : Types de retours en fonction des catégories de LiDAR terrestre..... 27
Fig. 9 : Localisation des différents sites d'échantillonnages dans le bassin du Congo. 32
Fig. 10 : LiDAR terrestre C10 monté sur son trépied en forêt 42
Fig. 11 : Dispositif de mise en place de parcelle d'un-hectare..... 44
Fig. 12 : Positionnement du trait de peinture à la hauteur de reférence. 45
Fig. 13 : Mesure des paramètres de structure des arbres. 47
Fig. 14 : Méthode destructive pour le pesage et le cubage..... 48
Fig. 15 : Assemblage des différentes prises de vue d'une souche..... 50
Fig. 16 : Prélèvement des échantillons de bois pour détermination de la densité du bois..... 51
Fig. 17 : Détermination du volume frais et séchage des échantillons de bois 52
Fig. 18 : Protocol de pesée des feuilles pour l'estimation de la surface foliaire des arbres. 54
Fig. 19 : Estimation de la surface foliaire *via* le logiciel ImageJ 55
Fig. 20 : Différentes étapes d'extraction des arbres d'intérêt des nuages LiDAR terrestre. 57
Fig. 21 : Modélisation cylindrique d'un nuage de points bois. 59
Fig. 22. Extrait d'un quadrat de 400 m² scanné au LiDAR terrestre et identification des arbres présent sur la base des numéros d'inventaire floristique. 60
Fig. 23 : Différentes stratégies d'estimation de la surface foliaire. 65
Fig. 24. Processus de voxélisation du nuage de points feuilles AMAPVox..... 67
Fig. 25 : Variations inter et intra spécifiques des paramètres dendrométriques. 80
Fig. 26: Comparaison des paramètres dendrométriques en fonction de la méthode 83
Fig. 27 : Atténuation du signal LiDAR terrestre au niveau des petites branches. 86
Fig. 28: Comparaison des volumes issus du LiDAR à ceux issus de la méthode destructive.. 88
Fig. 29 : Comparaison des volumes LiDAR terrestre par compartiment 91
Fig. 30 : Comparaison de la biomasse aérienne issue de la méthode LiDAR et destructive..... 93
Fig. 31: Variation du biais relatif en fonction de la biomasse aérienne destructive. 94
Fig. 32 : Modèles allométriques de biomasse 96
Fig. 33 : Variation des paramètres dendrométriques LiDAR terrestre *versus* inventaire floristique. . 100

Fig. 34 : Calibration du modèle de hauteur en fonction du diamètre 101
Fig. 35 : Prédiction des valeurs de hauteur totale et de biomasse aérienne dans les parcelles. 103
Fig. 36 : Variation de la densité du bois au sein des espèces échantillonnées 107
Fig. 37 : Profils de variation verticale de densité du bois dans le bassin du Congo. 108
Fig. 38 : Analyse en composantes principales des densités spécifiques du bois. 110
Fig. 39 : Corrélation entre la densité du bois et les coordonnées des individus 111
Fig. 40 : Ordination des variations relatives de densité du bois avec les traits fonctionnels. 113
Fig. 41 : Variation des biais relatifs sur l'estimation de la biomasse aérienne 117
Fig. 42 : Variation du biais et l'erreur totale sur les estimations de biomasse aérienne 122
Fig. 43 : Distribution des paramètres de structure du houppier extraits du LiDAR-terrestre..... 125
Fig. 44 : Surface foliaire dérivée du LiDAR terrestre *versus* celle issue avec la méthode destructive 127
Fig. 45 : Variation de la surface foliaire moyenne en fonction de la hauteur relative..... 131
Fig. 46 : Variation du diametre, de la biomasse aérienne avec la surface foliaire totale..... 132

Liste des tableaux

Tableau I : Principales études antérieures réalisées sur les données LiDAR terrestre. 30
Tableau II : Descriptions des sites d'échantillonnage. 34
Tableau III : Caractéristiques des espèces échantillonnées avec la methode destructive..... 39
Tableau IV : Quelques spécificités techniques du LiDAR terrestre C10 de Leica. 43
Tableau V : Modèles de prédiction d'un estimateur de la densité du bois. 74
Tableau VI : Modèles linéaires entre les données mesurées au LiDAR et la methode destructive..... 81
Tableau VII : Modèles allométriques de la biomasse aérienne calibrés grâce deux méthodes. 95
Tableau VIII : Sélection du modèle d'ajustement de hauteur totale 102
Tableau IX : Corrélation entre les propriétés du bois et les paramètres de structure et les axes..... 112
Tableau X : Modèles de prédiction d'un estimateur non biaisé basé sur la desnisté du bois..... 119
Tableau XI : Comparaison de la surface foliaire au LiDAR à celle de la méthode destructive..... 129
Tableau XII : Différents modèles de prédiction de la surface foliaire 133

Liste des annexes

Annexe 1: Différentes étapes de la mise en marche et arrêt du LiDAR-terrestre. 179
Annexe 2 : Liste des espèces et leur richesse spécifique presents dans les quadrats scannés 184

Liste des abréviations et Acronymes

AGB : Above-Ground Biomass ou Biomasse aérienne

DBH : Diameter at Breast Height ou Diamètre à hauteur de poitrine

HD : Height -Diameter relationship ou Relation hauteur diamètre

HS : Analyse de Hill et Smith

HT : Hauteur Totale

LA : Leaf Area ou Surface foliaire

LAI : Leaf Area Index ou Indice de surface foliaire

LiDAR : Light Detection And Ranging ou Detection par la lumière et le radar

PCA : Principal Component Analysis ou Analyse en composante principale

QSM : Quantitative Structure Models ou Modèle de Structure Quantitatif

REDD + : Reduction des émissions liées à la déforestation et à la dégradation des forêts

RMSE : Root Mean Square Error ou Erreur moyenne standard résiduelle

RSE : Residual Standard Error ou Erreur standard résiduelle

TLS : Terrestrial LiDAR Scanner ou Scanner LiDAR terrestre

VWWD : Wood specific Density Weighted by Volume ou Densité spécifique moyenne du bois pondéré par le volume

GWD : Wood specific Density

Résumé

Outre le bois et les produits forestiers non ligneux, les forêts tropicales hébergent la plus grande quantité de carbone aérien au monde d'où son importance pour la réduction des effets du changement climatique. Ce carbone est généralement estimé sous forme de biomasse aérienne (AGB) car environ la moitié de la matière organique est constituée de carbone. Ainsi, l'estimation de l'AGB au travers de différentes approches et la calibration des relations entre l'AGB et les paramètres dendrométriques (équations allométriques) sont d'une grande importance pour l'estimation des stocks de carbone. D'un point de vue fonctionnel, les données d'AGB ainsi que des données foliaires (e.g surface foliaire) permettent d'améliorer la compréhension du fonctionnement des forêts tropicales et leurs interactions avec l'atmosphère. Cependant, la collecte des données destructives est très lourde à mettre en œuvre et présente une incertitude importante. Cela conduit à un déficit considérable de données de qualité. Or, des études initiées en forêts tempérées montrent que l'utilisation de la technologie LiDAR terrestre (TLS) apporterait une solution aux limites de la collecte destructive. En effet, cet instrument produit une représentation tridimensionnelle de l'environnement scanné sous forme de nuage de points. L'objectif général de la présente thèse est d'évaluer le potentiel de l'usage des données TLS sur la réduction du déficit de données de qualité observée dans le bassin du Congo. Ainsi, il a été question : i) d'établir les modèles allométriques d'AGB et des hauteurs diamètres (HD) ; ii) d'évaluer l'impact potentiel des variations verticales de densité spécifique du bois (GWD) sur les estimations d'AGB dérivées des données TLS ; et enfin, iii) d'améliorer les estimations de surface foliaire (LA) et calibrer un modèle allométrique de prédiction de cette surface basée sur les données dérivées du LiDAR terrestre.

A l'échelle locale (forêt semi-décidue du Sud-est du Cameroun), deux jeux de données ont été collectés. Le premier est constitué de 61 arbres : oppose les données TLS à celles destructives. Le second, collecté dans des quadrats de parcelles, est constitué de 712 arbres et oppose les données TLS à celles d'inventaires floristiques classiques. A l'échelle régionale (forêts du bassin du Congo) un échantillonnage destructif uniforme réalisé sur 821 arbres a permis d'obtenir les données de WD, de volume et d'AGB par compartiment. Grâce à une méthode automatique de reconstruction de la topologie et de la géométrie des arbres (Modèle de Structure Quantitatif : QSM) basée sur l'ajustement de cylindres dans le nuage de points, nous avons pu comparer les paramètres dendrométriques, les volumes, l'AGB et les

modèles allométriques (d'AGB et HD) issus des données TLS à ceux dérivés de la méthode destructive et inventaire.

Il en ressort que le TLS estime avec une précision de 88 % et un biais très faible de 4,6 % les volumes des arbres. Associé à cela, le modèle allométrique d'AGB (R^2=95 %) établi grâce aux données TLS est statistiquement identique à celui obtenu avec les données destructives (R^2=98 %). Toutefois, ce dernier résultat repose sur l'édition manuelle des QSM pour certains compartiments de l'arbre car l'AGB obtenues avec des QSM bruts (sans correction manuelle) conduisent à une allométrie différent (R^2=93 %) e. Outre ces résultats, la comparaison des données de hauteurs totales collectées dans les parcelles a révélé qu'il existe une différence moyenne de 3 mètres entre les hauteurs totales dérivées du TLS et celles issues de la méthode classique d'inventaire. L'usage séparé de ces deux jeux de données a conduit à la sélection d'un même modèle de prédiction de HD, mais l'AGB estimée avec les hauteurs prédites par la méthode d'inventaire est systématiquement sous-estimé de 10 % par hectare. L'analyse en composantes principales de la WD par compartiment a permis de discriminer trois types de grands gradients verticaux de WD : constant, décroissant et croissant. Ces gradients verticaux se conservent remarquablement au sein des espèces et sont fortement corrélés aux tempéraments des espèces, à la densité basale (WD_{Stu}) et à la densité issue de la base de données globales (GWD). Ainsi, négliger l'existence de ces gradients au cours de la conversion des volumes dérivées du TLS en AGB conduit à un biais individuel (allant jusqu'à 73 %) et un biais moyen 8,12 %. L'usage d'un estimateur non biaisé de la WD défini dans ce travail permet de limiter ces biais à 0,75 % avec WD_{Stu} et 1,19 % avec la GWD. A part ces résultats sur l'AGB, une approche par voxelisation (subdivision de l'espace en cube) du nuage de point de feuille segmenté manuellement a permis l'estimation du LA à l'échelle de l'arbre. La comparaison des LA dérivés du TLS à ceux obtenus avec la méthode destructive révèle que l'usage conventionnelle de la distribution sphérique comme distribution angulaire « type » de feuilles conduit à un biais moyen d'estimation de LA assez élevé (17,28 %) contre 6,5 % lorsque la distribution réelle est obtenue par arbre. Cette surface foliaire (LA) estimée est fortement corrélée au DBH (r = 0,88) et à l'AGB (r = 0,97). Les modèles linéaires établis entre ces variables a produit des R^2 allant de 72 à 95 % illustrant une forte intensité de la liaison entre le LA et ces deux variables.

En somme, les résultats de ce travail ont permis de mettre en évidence que l'utilisation des données TLS sont une grande plus-value pour la mise en œuvre des programmes internationaux ayant pour objectif l'atteinte du tiers III de précision nécessaire à

l'estimation des stocks de carbone tel que recommandé par le Groupe d'Expert Intergouvernemental sur l'évolution du Climat.
Mots clés : LiDAR terrestre, Biomasse aérienne, Surface foliaire, Equations allométriques, Gradients verticaux de WD, Forêts du bassin du Congo.

Abstract

In addition to timber and non-timber forest products, tropical forests host the largest amount of terrestrial carbon in the world, thus its importance for reducing the effects of climate change. This carbon is generally estimated as aboveground biomass (AGB) because about half of the organic matter is carbon. Therefore, estimating AGB trough different approaches and the calibration of relationships between AGB and dendrometric parameters (allometric equations) are of great importance for the estimation carbon stock. From a functional perspective, data from AGB and leaf (e.g. leaf area) ameliorates our understanding of the functioning of tropical forests and their interactions with the atmosphere. However, destructive data sampling commonly used is cumbersome to implement and presents significant uncertainty. This leads to a considerable deficit of accurate data. Studies carried in temperate forests show that using terrestrial LiDAR technologies (TLS) may provide a solution to the limitations of destructive sampling. The TLS produce a tridimensional points cloud which describes with a high precision structures within their natural environment. Therefore, the overall goal of this thesis is to evaluate the potential of using TLS data reducing the lack of quality data observed in the Congo Basin. Here we used TLS data to: i) establish AGB and height-diameter (HD) allometric models ; ii) evaluate the potential impact of vertical variation of wood density (WD) on AGB estimates derived from TLS data ; and finally, iii) ameliorate LA estimation of trees and calibrate allometric model for the prediction of this area using data which derived from LiDAR data.

At the local scale, (semi-deciduous forest of south East Cameroon), two datasets were collected. The first has 61 trees and opposes TLS data to destructive data. The second dataset collected in quadrats within plots had 712 trees and opposed TLS data to classic field inventory data. At the regional scale (forest from the Congo Basin), a uniform destructive sampling realized on 821 trees permitted us to obtain WD data, volume data and AGB for each compartment. Thanks to an automatic method of topology reconstruction and the geometry of trees (Quantitative Structure Model QSM) based on the adjustment of cylinders in the points cloud, we compared dendrometric parameters i.e. volumes, AGB and allometric models resulting from TLS data to those derived from the destructive and inventory sampling method.

It appears that, the TLS estimates wood volume with great precision (88%) and low bias (4.6%). Related to this, the AGB allometric model (R^2=95%) established from TLS data is statistically similar to the one obtained with destructive data (R^2=98%). Nevertheless, these

last results depend on the manual editing of QSM for some compartments of the tree because obtained AGB with raw QSM (without manual edition) lead to a different allometry (R^2=93%). Despite these results, comparing total tree height data collected in plots scale revealed that there is an average difference of 3 meters between total height derived from TLS and those collected from classical inventory. Using these two datasets separately led to the selection of a similar HD predictive model ; but the AGB estimated with predicted heights by inventory method is systematic underestimation of 10% per ha. The principal component analysis of WD by the different compartments helped in discriminating tree mayor types of WD vertical gradients: constant, decreasing, and increasing. These vertical gradients are conserved within species and are strongly correlated to species guilds, the basal density (WD_{Stu}) and the density issued of global databases (GWD). Thus, neglecting the existence of these gradients during the conversion of volumes derived from TLS to AGB leads to an individual bias (rising up to 73%) and an average bias of 8.12%. But using an unbiased estimator of WD defined in this work limits the bias to 0.75% with the WD_{Stu} and 1.19% with the GWD. Apart from these results on the AGB, manual segmentation between wood and trees realized before the automatic adjustment of the QSM made it possible to use the voxelization technique on the leaves points cloud. This is with the aim of subdividing the tree crown in cubic volumes (voxels) to estimate the LA. Comparing LA derived from TLS to those obtained with the destructive method revealed that commonly using the spherical distribution as the “typical” angular distribution of leaves led to a fairly high average bias of LA (17.28 %) against 6.5% when the distribution is computed per tree. This estimated leaf area (LA) is strongly correlated with DBH (r = 0.88) and AGB (r = 0.97). Linear models established between these variables produced R^2 ranging from 72 to 95%, illustrating a strong intensity of the link between LA and these two variables.

To conclude, using TLS data would facilitate the implementation of international programs whose objective to achieve Tier III levels of accuracy necessary in estimating carbon stocks as recommended by the Intergovernmental Panel on Climate change.
Keywords: Terrestrial LiDAR, Aboveground biomass, Leaf area, Allometric equations, WD vertical gradients, Congo basin forests.

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Au cours des deux dernières décennies, des avancées technologiques et scientifiques majeures ont permis l'amélioration du bilan quantitatif de la biomasse sur terre. Bar-On et *al.* (2018), estiment à environ 550 Giga tonnes de carbone (Gt C) la biomasse totale de tous les taxa. Avec environ 83 % (soit 450 Gt C), les plantes grâce aux embryophytes (ensemble des plantes terrestres) ont la plus grande proportion et moins de 15 % sont des bactéries et constitue ainsi le second pool de biomasse (Bar-On, Phillips & Milo, 2018). Les autres groupes ou taxons, dans l'ordre décroissant, sont constitués par les champignons, des archaea, des protistes, des animaux et des virus qui, ensemble, représentent moins de 10 % restants (Bar-On, Phillips & Milo, 2018). Les animaux qui sont au bout de cette chaine constituent seulement 2 Gt C et la biomasse de l'Homme compterait pour 3 % dans ce groupe (soit 0,06 Gt C) (Bar-On, Phillips & Milo, 2018).

Les forêts, qu'elles soient en zone boréale, tempérée ou tropicale couvrent environ 42 millions km² et représentent environ 30 % de la surface des terres (Bonan, 2008). Celles des zones tropicales, couvrent approximativement 7 % de la surface terrestre, mais stockent plus de 55 % du carbone forestier mondial et représentent 1/3 de la productivité primaire nette (quantité d'énergie accumulée dans la biomasse de la plante *via* le processus de croissance et reproduction) (Bonan, 2008 ; Pan et *al.*, 2011 ; Zuidema et *al.*, 2013). Les forêts tropicales disposent donc du plus important gisement de carbone parmi les différents biomes forestiers (Hosoi, Nakai & Omasa, 2013) et grâce aux processus de croissance, de respiration et de photosynthèse, elles jouent un rôle important dans les échanges de carbone (sous forme de dioxyde de carbone, CO_2) avec l'atmosphère (Goodman & Herold, 2015). En effet, via la photosynthèse les plantes arrivent à utiliser l'énergie lumineuse provenant du soleil, afin de convertir et de stocker le CO_2 atmosphérique en oxygène et sucre nécessaire à leurs processus métaboliques (processus anabolique et catabolique). Cette grande activité photosynthétique leur confère le label de frein naturel et indéniable face aux changements climatiques.

Face aux besoins sans cesse grandissant de l'Homme, la superficie forestière et principalement celle des forêts tropicales est en nette réduction (Houghton, 2012). Hansen et *al.* (2013) montrent que dans le bassin du Congo en particulier, entre 2000 et 2012, le couvert forestier a été réduit de 39 millions d'hectare soit 13 % du couvert mondial. Les moteurs de cette perte de superficie forestière sont principalement attribués à l'agriculture itinérante (92 %), aux feux de brousse (< 1 %), à l'urbanisation (< 1 %), à la foresterie et autre forme de déforestation (8 %) (Zapfack, 2005 ; Houghton, 2012 ; Ciais et *al.*, 2013 ; Curtis et *al.*, 2018).

Par les processus de déforestation et de dégradation des forêts, le carbone préalablement stocké est rejeté dans l'atmosphère sous forme de CO_2 (Gibbs et *al.,* 2007 ; Ramankutty et *al.,* 2007). Les émissions de CO_2 d'origine forestière représentent 10 à 15 % des émissions anthropiques totales (Pan et *al.,* 2011) et contribuent donc largement à l'augmentation de la concentration de CO_2 atmosphérique responsable du changement climatique globale. De ce fait, la Convention Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques a mis en place l'initiative REDD+ (Réduction des Émissions dues à la Déforestation et la Dégradation des forêts) qui vise à encourager les pays en développement à préserver leurs massifs forestiers moyennant une certaine compensation financière issue des crédits de carbone (Angelsen et *al.,* 2013 ; Loubota Panzou et *al.,* 2016), et ce afin de limiter les émissions de CO_2 d'origine forestière et *in fine* les changements climatiques. Toutefois, l'efficacité d'un tel programme ou outil nécessite l'élaboration d'un système de Mesure, Notification et Vérification (MRV en anglais) efficace permettant notamment de quantifier de façon précise les variations spatiales et temporelles des stocks de carbone contenus dans les forêts tropicales (Gibbs et *al.,* 2007 ; Ramankutty et *al.,* 2007 ; Saatchi et *al.,* 2011 ; Baccini et *al.,* 2012 ; Chave et *al.,* 2014).

Le carbone forestier est quantifié à l'aide d'un proxy : la biomasse forestière (ABG), qui est composé d'environ 50 % de carbone. La biomasse vivante (souterraine et aérienne), est généralement estimée *via* trois échelles spatiales successives : i) à l'échelle de l'arbre ou individuelle (Molto et *al.,* 2013 ; Chave et *al.,* 2014) ; ii) à l'échelle du peuplement ou des parcelles (Maniatis et *al.,* 2011) et iii) à l'échelle du paysage (Baccini et *al.,* 2012 ; Lewis et *al.,* 2013 ; Jucker et *al.,* 2017). L'estimation de l'AGB à l'échelle individuelle (étape de mesure) est généralement faite grâce aux équations dites allométriques (Chave et *al.,* 2005 ; Djomo et *al.,* 2010 ; Djomo & Chimi, 2017 ; Fayolle et *al.,* 2018 ; Henry et *al.,* 2010 ; Ngomanda et *al.,* 2014 ; Picard et *al.,* 2012 ; Ploton et *al.,* 2016). Une équation ou modèle allométrique est une relation mathématique existante entre une mesure de l'arbre (l'AGB par exemple) et une autre mesure de l'arbre facilement mesurable en forêt (Picard et *al.,* 2012). Ces modèles allométriques ont pour la plupart été bâtis en utilisant les paramètres faciles à obtenir au cours d'un inventaire forestier (notamment le diamètre à hauteur de poitrine, DBH) ou depuis des bases de données globales disponibles en ligne (par exemple la densité spécifique du bois, WD) pour arriver à estimer l'AGB. Progressivement, d'autres études ont montré l'importance de l'intégration de la hauteur totale (HT) des arbres (Feldpausch et *al.,* 2012), et des dimensions du houppier dans les modèles allométriques pour améliorer significativement les estimations d'AGB à l'échelle individuelle (Goodman et *al.,* 2014) et à l'échelle des parcelles (Ploton et *al.,* 2016). Car l'utilisation seule du DBH dans les modèles

allométriques présenterait des limites telles que deux arbres de même DBH ont différents ABG (Molto et *al.,* 2013). Le modèle allométrique de Chave et *al.* (2014) est le plus utilisé en forêt tropicale (Bastin et *al.,* 2015a ; 2015b ; Fayolle et *al.,* 2016, 2018 ; Ploton et *al.,* 2016 ; Djomo & Chimi, 2017 ; Jucker et *al.,* 2017 ; Sagang et *al.,* 2018). Ce modèle allométrique de référence présente une incertitude individuelle très élevée (54 %) (Chave et *al.,* 2014 ; Ploton et *al.,* 2016). Ceci illustre la grande variabilité naturelle d'AGB entre les arbres ayant des valeurs de DBH, de HT et WD similaires telles que décrite par Molto et *al.* (2013). Plus important encore, ce modèle de référence montre une sous-estimation systématique de l'AGB d'environ 20 % en moyenne pour les arbres les plus lourds (> 30 Mg), ce qui peut contribuer fortement à l'incertitude dans les estimations d'AGB au niveau de la parcelle car à cette échelle 70 % d'AGB est comprise dans les 20 plus grands arbres présents à l'hectare (DBH> 70 cm) (Slik et *al.,* 2013 ; Bastin et *al.,* 2015 ; Bastin et *al.,* 2018). En comparaison avec un modèle allométrique récemment publié par Fayolle et *al.* (2018) pour les forêts spécifiques du bassin du Congo, sur les 845 arbres abattus et pesés, 225 avaient un DBH > à 70 cm alors que parmi les 4004 arbres présents dans les données pantropicales de Chave et *al.* (2014) seulement 252 avaient un DBH > à 70 cm. Ceci relance les débats sur la représentativité et l'importance des gros arbres (DBH > 70 cm) présents dans les bases de données utilisées pour le développement des modèles allométriques car leur pourcentage peut être potentiellement une grande source d'incertitude. En addition à ces différentes critiques, une incertitude majeure lors des estimations des stocks de carbone pourrait aussi être liée aux différences architecturales chez les arbres tropicaux (Ploton et *al.,* 2016). Car à l'échelle des parcelles, des régions et des continents, il y a une variation significative et systématique de la HT des arbres pour un diamètre donné (Banin et *al.,* 2012 ; Feldpausch et *al.,* 2012). Bien qu'il a été démontré que la HT est un paramètre clé pour l'estimation de l'AGB des arbres (Chave et *al.,* 2005, 2014 ; Molto et *al.,* 2014 ; Ngomanda et *al.,* 2014 ; Ploton et *al.,* 2016) et aussi pour l'étude de l'histoire de la vie des arbres (Banin et *al.,* 2012 ; Loubota Panzou et *al.,* 2018), il reste un paramètre très difficile à mesurer de façon précise en forêt tropicale dense. Un certain nombre de méthodes (directe et indirecte) sont couramment utilisées pour mesurer/déterminer la HT des arbres en forêt tropicale (Chave et *al.,* 2005 ; Feldpausch et *al.,* 2012 ; Molto et *al.,* 2014). En pratique à l'échelle des parcelles, régionale ou continentale, une combinaison des deux méthodes est réalisée et elle consiste à prendre la HT d'un sous échantillonnage d'arbres directement en forêt (au moyen d'un Vertex qui mesure la distance verticale comprise entre le pied et sommet de l'arbre) et par la suite utilisée une allométrie entre le DBH et HT pour estimer la HT des arbres qui n'ont pas été mesurées directement sur le terrain. Les erreurs

associées à ces deux étapes sont rarement comptabilisées dans l'estimation finale de l'AGB alors qu'une source d'erreur majeure d'estimation de l'AGB provient de l'incertitude sur la mesure de la HT lorsqu'elle n'a pas été mesurée directement et avec précision (Larjavaara & Muller-Landau, 2013 ; Réjou-Méchain et *al.,* 2017).

Bien que la densité spécifique du bois (WD) a déjà été reconnue comme le deuxième prédicteur le plus important pour l'estimation de l'AGB des arbres (Baker et *al.,* 2004 ; Chave et *al.,* 2005, 2014 ; Nogueira et *al.,* 2005 ; Malhi et *al.,* 2006), une grosse part d'incertitudes rencontrée au cours des estimations d'AGB à partir des modèles allométriques est due à l'incertitude sur la WD (Nogueira et *al.,* 2007, 2008). Nogueira et *al.* (2007) soulignent en effet que cette incertitude est liée au fait que la plupart des valeurs de WD présente dans les base de données n'étaient pas destinées à être utilisées pour les estimations d'AGB car : i) elles proviennent de différentes méthodes et toutes ces méthodes conduisent à une surestimation de WD de l'arbre entier (Feamside, 1997 ; Nogueira et *al.,* 2005) ; ii) la variation radiale et verticale de WD sont dans la plupart des cas négligés alors que des facteurs de correction pour chaque type de variation doivent être établis (Nogueira et *al.,* 2007). Bastin et *al.* (2015b) montrent que la non prise en compte des variations radiales conduit à une surestimation de 40 % d'AGB dans les forêts du Congo. Un constat similaire est fait par Sagang et *al.* (2018) au Cameroun où ils montrent que négliger la variation verticale conduit à une sur estimation de 10 % dans les parcelles d'un-ha établies dans une forêt semi décidue.

Le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat a fourni des directives pour aider les pays même ceux en développement à élaborer des méthodologies de comptabilisation du carbone séquestré par leurs forêts. Ces lignes directives étant organisées en volets, chaque volet assurant une exactitude successivement plus élevée et donc des rendements financiers potentiellement plus élevés pour la surveillance des stocks de carbone et la réduction des émissions. Pour atteindre les niveaux de précision notamment le niveau III, les méthodes ou technique à haute résolution, y compris l'utilisation des équations allométriques de la biomasse propre aux forêts de chaque pays, sont nécessaires (Eggleston et *al.,* 2006). C'est dans cette optique qu'un nombre croissant d'études a été mises en place pour établir des modèles allométriques au Cameroun en particulier et dans le bassin du Congo en général (Djomo et *al.,* 2010 ; Djomo & Chimi, 2017 ; Fayolle et *al.,* 2013, 2018 ; Ngomanda et *al.,* 2014 ; Ploton et *al.,* 2016). Cependant, au regard des différentes formations végétales et la dynamique des forêts tropicales, l'usage seule, des méthodes existantes (destructive ou modèles allométriques) pour l'estimation de l'AGB forestière à l'échelle individuelle et de les

parcelles forestières demeurent très fastidieuses, chronophages et impraticables (Clark & Kellner, 2012). Associée à cela, la variabilité spatiale et temporelle des proxy d'établissement de diagnostic de l'état des forêts autre que l'AGB (la surface foliaire par exemple) restent localement très mal quantifiés en forêts tropicales (Restrepo-Coupe et *al.*, 2017 ; Wu et *al.*, 2017). Alors que la surface foliaire (LA) des plantes sert de contrôle dominant au flux d'énergie, à la transpiration et à la photosynthèse, elle est une variable nécessaire à l'estimation de l'indice de surface foliaire (LAI) qui correspond à la moitié de la superficie totale des feuilles par unité de surface du houppier projeté au sol (Asner et *al.*, 2003 ; Hosoi et *al.*, 2013). A l'échelle mondiale, seulement 8 % des observations de LAI sont issues du biome tropical (Asner et *al.*, 2003 ; Moser et *al.*, 2007), avec en particulier, une absence ou rareté de données provenant des forêts tropicales d'Afrique centrale (Sirri et *al.*, 2019). De nombreuses approches destructives et non destructives de mesures de LA ont été élaborées (Gower et *al.*, 1999 ; Weiss et *al.*, 2004). Les méthodes non destructives utilisent généralement des capteurs optiques pour rapidement arrivées à un échantillonnage de grandes surfaces et la technique de photographie hémisphérique (Frazer et *al.*, 2001). Cette approche non destructive est souvent préférée parce que la méthode destructive représente un travail intensif, chronophage, et ne permet pas un suivie temporel de par son caractère destructif (Bréda, 2003). Une suite d'algorithmes et de logiciels pour le traitement numérique de telles photographies est largement disponible et utilisée, on peut citer entre autres « Winscanopy » (Regent Instruments, Quebec, Canada), Gap Light Analyzer (GLA) (Frazer et *al.*, 1999), CIMES (Walter, 2005), CAN_EYE (Weiss et *al.*, 2008). Malgré la performance de ces algorithmes appliqués sur les images pour fournir une classification automatique et optimisée de l'estimation de LA, de nouveaux algorithmes moins complexes devraient être élaborés et testés (Jonckheere et *al.*, 2005 ; Macfarlane et *al.*, 2007).

Depuis une décennie environ, un nombre croissant de publication traite de l'utilisation du scanner LiDAR terrestre (TLS), produisant des nuages de points tridimensionnels pour décrire la structure des arbres. Ceci dans le but d'estimer avec précision le volume aérien des arbres (Tansey et *al.*, 2009 ; Côté et *al.*, 2011 ; Hackenberg et *al.*, 2014 ; Calders et *al.*, 2015 ; Hackenberg et *al.*, 2015 ; Hackenberg et *al.*, 2015 ; Bournez et *al.*, 2017 ; Mei et *al.*, 2017 ; Momo Takoudjou et *al.*, 2018). Ces estimations de volume sont basées sur une variété de méthodes de reconstruction des arbres communément appelé modèle de structure quantitative (QSMs, en anglais) (Raumonen et *al.*, 2013) et modèle de coque extérieure (Stovall et *al.*, 2018). Le TLS est une technique de télédétection assez prometteuse qui arrive à mesurer et en peu de temps les distances, tout cela en émettant des impulsions

laser (Malhi et *al.,* 2018). Cette technologie émet en moyenne cinquante mille impulsions laser par seconde qui se propagent jusqu'à une distance de 300 mètres de l'instrument pour décrire les structures dans leurs environnements naturels avec un degré de détail sans précédent. C'est un outil qui commence progressivement à être nécessaire pour les études en écologie et pourrait remplacer ou être complémentaire à la technique destructive classique pour les estimations d'AGB (Raumonen et *al.,* 2013 ; Calders et *al.,* 2015, 2018 ; Wilkes et *al.,* 2017 ; Malhi et *al.,* 2018) et d'autre part permettre de mesurer les paramètres de structure et de productivité de la canopée telles que la surface foliaire (LA). Grace à cette expertise TLS, des cartes de LAI pourront alors voir le jour et ainsi faciliter la compréhension et le suivi de ces changements en continu en permettant une comptabilisation plus précise des pools et des flux de carbone dans l'espace et dans le temps en forêts tropicales (Asner et *al.,* 2003 ; Greaves et *al.,* 2015). Ces estimations rapides d'AGB et de l'indice de surface foliaire (LAI) sont en effet essentiels pour étudier les interactions entre la végétation et l'atmosphère, ou encore permettra de mettre en place un système MRV plus précis. Cette approche non destructive réalisée par la technologie TLS a également des implications importantes pour l'échantillonnage à grande échelle, car elle pourrait faciliter l'étalonnage et la validation des modèles biophysiques basées sur des données provenant des satellites.

L'objectif général de cette étude est de mettre en évidence le potentiel de la technologie LiDAR terrestre (TLS) pour la résolution de certains problèmes majeurs actuels rencontrés en écologie tropicale. Il s'agit spécifiquement de :

- d'établir les modèles allométriques de biomasse aérienne et de hauteurs diamètres ;
- évaluer l'impact potentiel des variations verticales de densité spécifique du bois sur les estimations de biomasse aérienne dérivées des données LiDAR terrestre ;
- améliorer les estimations de surface foliaire et calibrer un modèle allométrique de prédiction de cette surface basée sur les données dérivées du LiDAR terrestre.

Ainsi, ce travail repose sur quatre hypothèses :

- l'estimation de biomasse aérienne dérivée des données LiDAR terrestre permettent d'obtenir un modèle allométrique statistiquement similaire à celui établi avec les données destructive ;
- les données de hauteur totale mesurées avec la méthode classique mènent à des estimations statistiquement similaires à celles mesurées par la méthode de référence au LiDAR terrestre ;
- les patrons de variation verticale de densité spécifique du bois génèrent un biais dans les estimations de biomasse aérienne dérivées des données volumiques ;

- le choix du type de distribution angulaire du feuillage impacte la précision des estimations de la surface foliaire dérivée des données LiDAR terrestre.

Ces différents objectifs et hypothèses de recherche nous ont permis de définir les questions de recherche suivantes :

- est-il possible d'utiliser la technologie LiDAR terrestre comme une méthode opérationnelle, précise et non biaisée pour l'estimation des volumes et établir les modèles allométriques de biomasse spécifiques aux forêts tropicales du bassin du Congo ?
- les données TLS peuvent-elles être utilisées pour calibrer/valider les modèles allométriques hauteurs - diamètres nécessaires à l'étude de la structure des forêts tropicales ? le cas échéant, quel est le modèle le mieux adapté à la zone d'étude ?
- les variations verticales de densité de bois impactent-elles sur les estimations de biomasse aérienne dérivées des volumes TLS ? Le cas échéant, peut-on corriger cet impact ?
- peut-on estimer la surface foliaire (proxy clé servant à l'estimation de l'indice de surface foliaire) et calibrer un modèle allométrique pour la prédiction de cette surface à partir des données TLS en forêts tropicales?

CHAPITRE I : REVUE DE LA LITTERATURE

I.1. Forêts tropicales et changement climatique

Selon la Convention des Nations Unies sur la diversité biologique, une forêt est définie comme une superficie de plus de 0,5 hectare, avec une couverture arborescente de plus de 10 %, qui n'est pas principalement sous agriculture ou autre utilisation spécifique des terres non forestières. Dans le cas des jeunes forêts ou des régions où la croissance des arbres est inhibée par le climat, les arbres doivent être capables d'atteindre une hauteur de 5 m *in situ* et de répondre à l'exigence d'étendu du couvert (Chazdon et *al.*, 2016). Les forêts couvrent approximativement 38,5 à 42 millions de Km² (Bonan, 2008 ; Pan et *al.*, 2011) et représentent environ 28 à 30 % de la superficie de terres émergées (Bonan, 2008 ; Hooke et *al.*, 2012), elles contiennent 77 % de tout le carbone terrestre aérien (Goodman & Herold, 2015 ; Houghton, 2007). Ce carbone est localisé en grande partie dans les forêts tropicales (principalement le bassin amazonien et le bassin du Congo) qui n'occupent pourtant pas la plus grande proposition de forêt (Fig. 1 A).

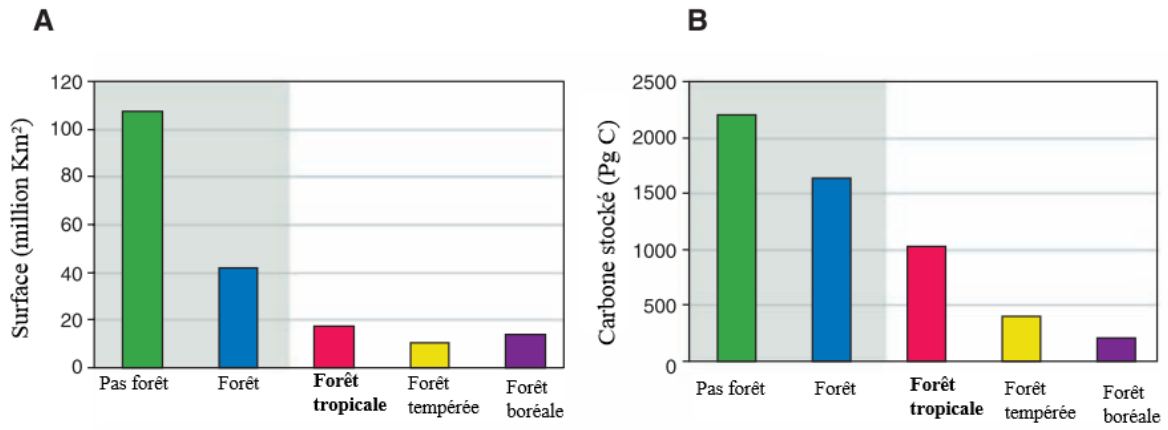


Fig. 1 : Surface (A) et carbone aérien total (B) stocké par les biomes non forêts (verts) et forêts (bleus).

L'ampleur de la proportion grandissante des émissions de gaz à effet de serre (GES) résultant des activités anthropiques (déforestation et dégradation) sur les forêts, principalement celles localisées dans les zones tropicales a vraisemblablement des implications sur la mise en œuvre des politiques d'atténuation des changements climatiques à l'exemple du processus REDD + (Réduction des Emissions résultant de la Déforestation de la Dégradation et la conservation des forêts). En effet , ce mécanisme REDD + vise à réduire, stopper et inverser les pertes de couverture forestière et les émissions de carbone dans les pays en développement (Ciais et *al.*, 2011 ; Romijn et *al.*, 2013). Les forêts tropicales, sont des réservoirs extraordinaires de biodiversité (de Wasseige et *al.*, 2015) et de carbone (Fig. 1 B) et

sont globalement valorisées pour les services fournis à la société (Pan et *al.*, 2011). Depuis un certain nombre d'années, une attention particulière a été portée sur l'utilisation de ces forêts pour la gestion des défis environnementaux internationaux (conservation, gestion durable et changement climatique) car elles fournissent des services écosystémiques de régulation climatique mondiale. Leur perte est une source importante d'émissions anthropiques de gaz à effet de serre (GES) et un forçage radiatif du changement climatique (Saatchi et *al.*, 2011 ; Baccini et *al.*, 2012 ; Tyukavina et *al.*, 2015). Ainsi, pour implémenter les négociations internationales axées sur la limitation de l'augmentation des GES dans l'atmosphère, il est important d'une part d'identifier les différentes pressions anthropiques auxquelles sont soumises ces forêts et d'autre part d'arriver à suivre avec précision la dynamique du flux du C au fil du temps. Il existe en effet une corrélation non négligeable entre le niveau élevé de perte de couvert forestier dans les tropiques (qui représentent presque toutes les pertes nettes de la forêt) et les émissions de GES issues des activités anthropiques à travers la planète (Baccini et *al.*, 2012 ; Goodman & Herold, 2015). Environ 6 à 17 % d'émission totale de C est due aux pressions anthropiques et cela explique pourquoi la surveillance des émissions de dioxyde de carbone des forêts tropicales est devenue un enjeu majeur au cours des dernières décennies (Pan et *al.*, 2011 ; Bastin et *al.*, 2014). Bien que les forêts tropicales et boréales stockent plus de C, une différence fondamentale réside dans leurs structures carbonées. En effet , les forêts tropicales ont 55 % du carbone stocké dans la biomasse aérienne et 32 % dans le sol, tandis que les forêts boréales n'ont que 20 % de carbone aérien et 60 % dans le sol (Pan et *al.*, 2011). En considérant que le C est stocké seulement dans la biomasse aérienne (AGB), les forêts tropicales stockent 2,7 à 3,5 fois plus de carbone par hectare que les forêts tempérées et boréales soit 164 t C/ha pour les forêts tropicales *versus* 61 t C/ha et 47 t C/ha pour les forêts tempérées et boréales, respectivement (Pan et *al.*, 2011). Cette aptitude des forêts tropicales à stocker plus de carbone que les autres types de forêts réside probablement à une forte proportion ou densité relative des grands arbres à l'hectare (diamètre à hauteur de poitrine ≥ 70 cm) : arbres qui expliquent environ 70 % de variation d'AGB (Baccini et *al.*, 2012 ; Bastin et *al.*, 2015a ; Saatchi et *al.*, 2011 ; Slik et *al.*, 2013). Ces grands arbres et même ceux présents dans le sous-bois contribuent à travers le processus de photosynthèse (utilisation de l'énergie lumineuse et de l'eau contenue dans le sol pour convertir le CO_2 atmosphérique en hydrate de carbone, eau et oxygène) à la réduction du CO_2 atmosphérique. Grâce à l'ensemble de ses processus métaboliques (respiration, croissance, mortalité et photosynthèse), les forêts tropicales sont un « *hot spot* » du réchauffement climatique et jouent ainsi, un rôle important dans le flux de carbone atmosphérique et occupent une place importante dans la lutte contre

les changements climatiques. Cependant, elles restent confronter à des changements invisibles en raison de la croissance démographique, du développement économique continu et des infrastructures. Ceci induit des changements d'utilisation des terres par la déforestation et la dégradation qui viennent mettre sur cet écosystème vulnérable un stress supplémentaire (Doetterl et *al.*, 2015 ; Tyukavina et *al.*, 2015).

I.2. Modèles allométriques

La biomasse aérienne (AGB) végétale est définie comme la quantité totale de matière organique vivante située au-dessus du sol et est generalement exprimée en tonnes par unité de surface (Brown, 1997). Celle présente dans les forêts tropicales est généralement estimée lors des mesures de comptabilisation des pools de carbone séquestrés par ces forêts, car elle représente le pool le plus important. En effet, la masse sèche des arbres qui est facilement assimilable au carbone séquestré par les arbres peut être mesuré directement par abattage, séchage et pesage de tous les compartiments (souche, tige et houppier). Cependant, cette approche « dite destructive » est fastidieuse, chronophage, nécessite une main d'œuvre importante et n'est pas facilement réalisable à grande échelle. Ainsi, l'AGB est couramment estimée au moyen des modèles dits allométriques qui sont calibrés sur des données empiriques (sous jeux de données issues de manière destructive) dérivées des mesures de la taille des arbres utilisées comme prédicteur de leurs masses (Chave et *al.*, 2005, 2014). Parmi ces prédicteurs, le diamètre à hauteur de poitrine (DBH, en cm), la hauteur totale de l'arbre (HT, en m) et la densité du bois (WD, en $g.cm^{-3}$) sont les plus couramment utilisés. Les variations de volume entre les arbres sont plus capturées par le DBH et la HT (Chave et *al.*, 2005 ; Ploton, 2017), alors que la WD représente globalement les propriétés physiques du bois et est utilisée pour convertir le volume en AGB. Picard et *al.* (2012), définissent alors un modèle allométrique comme étant une formule mathématique qui formalise de manière quantitative la relation existante entre deux ou plusieurs paramètres de taille d'un arbre.

La biomasse forestière ou les stocks de carbone ne sont pas directement mesurés sur le terrain, mais estimés à l'aide d'une suite de processus déclinés globalement en trois étapes (Brown, 1997 ; Chave et *al.*, 2005 ; Clark & Kellner, 2012) : i) l'estimation de l'AGB individuelle en convertissant les données d'inventaire forestier à l'aide d'un modèle allométrique ; ii) celle des parcelles est ensuite calculée à partir de la somme des AGB d'arbres individuels. A l'échelle des arbres ou des parcelles, les stocks de carbone sont déduits des estimations de la biomasse en multipliant par la teneur en carbone (environ 50 % d'AGB est carbone) (Thomas & Martin, 2012) ; iii) enfin, la cartographie de l'AGB forestière/des

stocks de carbone à une plus grande échelle est faite grâce aux données de télédétection qui permettent d'élargir les estimations au niveau des parcelles sur de plus grandes zones.

I.2.1. Estimation de la biomasse aérienne en forêt tropicale

Jusqu'en 2000, les modèles allométriques développés par (Brown, Gillespie & Lugo, 1989 ; Brown, 1997) demeurent ceux les plus utilisés en forêts tropicales pour la prédiction de l'AGB (Ploton, 2017). Après ces années, un nombre important d'études scientifiques ont été réalisées dans le cadre des établissements des modèles allométriques nécessaires à l'estimation de l'AGB séquestrée dans les forêts tropicales (Chave et *al.*, 2005, 2014 ; Djomo et *al.*, 2010 ; Henry et *al.*, 2010 ; Vieilledent et *al.*, 2012 ; Fayolle et *al.*, 2013, 2016 ; Ngomanda et *al.*, 2014 ; Ploton et *al.*, 2016 ; Djomo & Chimi, 2017). Celles réalisées par Chave et *al.* (2005, 2014), ont contribué de manière significative à la normalisation de l'estimation de l'AGB à travers les tropiques en développant des modèles « pantropicaux ». Les autres études bien qu'étant importantes ont été réalisées à des échelles plus petites et sur des jeux de données beaucoup plus restreints en termes d'individus, d'espèces et de variation diamétrique. Les modèles pantropicaux de Chave et *al.* (2005, 2014), et même le reste des modèles d'AGB rencontrés dans la littérature sont des modèles multi-espèces. Etant donné que la diversité en espèces dans les forêts tropicales est généralement comprise entre 100 et 300 espèces à l'hectare (De Oliveira & Mori, 1999 ; Turner, 2001), l'élaboration de modèles spécifiques à chaque espèce, comme c'est le cas dans les forêts tempérées (p. ex. Brown & Schroeder, 1999) est actuellement irréaliste et impossible à mettre en œuvre en forêt tropicale. Des récentes études mettent beaucoup plus l'accent sur l'établissement des modèles allométriques spécifiques à différents types de forêts (Ebuy et *al.*, 2011 ; Fayolle et *al.*, 2013 ; Ngomanda et *al.*, 2014 ; Ploton et *al.*, 2016 ; Djomo & Chimi, 2017) ou pour un ensemble de type de forêt (Fayolle et *al.*, 2018). En plus, l'étendue géographique de la validité de ces modèles englobe l'ensemble des tropiques et dans la plupart des cas, il existe un manque d'information a *priori* sur l'efficacité du modèle d'AGB choisi pour l'estimation de l'AGB (Picard et *al.*, 2015).

L'une des critiques majeures sur les modèles de Chave et *al.* (2005) calibrés sur 27 sites et plus de 2400 arbres, est l'absence des sites du massif du bassin du Congo dans la calibration de ces différents modèles. Au Cameroun, ce modèle pantropical est biaisé et présente un RMSE moyen de 2,462 tonnes (Fayolle et *al.*, 2013). Au Gabon, ce modèle présente une surestimation de 40 % par rapport au modèle local développé par (Ngomanda et *al.*, 2014). Ceci montre que la calibration d'un modèle AGB nécessite de tenir compte d'un

certain nombre de facteurs connus pour influer sur les relations allométriques, comme le type de forêt (Brown et *al.*, 1989 ; Chave et *al.*, 2005), l'architecture des arbres (Goodman et *al.*, 2014 ; Ploton et *al.*, 2016), la densité spécifique du bois (Chave et *al.*, 2004 ; Zanne et *al.*, 2009), les contraintes édaphiques et climatiques (Clark & Kellner, 2012), les interactions entre les arbres voisins (Feldpausch et *al.*, 2012), la représentation des grands arbres (Picard et *al.*, 2012 ; Slik et *al.*, 2013). Dans l'optique d'améliorer le modèle de 2005, une version actualisée de modèles pantropicaux a été calibrée sur 58 sites et plus de 4004 arbres. Cet échantillonnage couvre un large éventail d'espèces, intègre un facteur climatique et prend en compte 38 sites d'échantillonnage du bassin du Congo (Chave et *al.*, 2014). Parmi ces modèles allométriques améliorés de Chave et *al.* (2014), deux formes principales de modèles sont proposées :

- la forme générale qui intègre le diamètre à hauteur de poitrine (DBH, en cm), la hauteur totale (HT, en m) et la densité du bois (WD, en g.cm^{-3})
($AGB_{est} = 0{,}0673 \times (WD \times DBH^2 \times HT)^{0{,}976}$) ;

- et lorsque la HT n'est pas disponible, un modèle incluant une variable dénommée « E : stress environnementale » a été proposée ($AGB_{est} = \exp[-1{,}803 - 0{,}976 \times E + 0{,}976 \times \ln(WSG) + 2{,}673 \times \ln(DBH) - 0{,}299 \times [\ln(DBH)]^2]$) où E est le stress environnementale qui augmente avec la température de la saison et se rapporte à la quantité de temps qu'une plante est exposée à la température stressante et est obtenu à partir de l'équation suivante $E = (0{,}178 \times TS - 0{,}938 \times CWD - 6{,}61 \times PS) \times 10^{-3}$. Ce stress est expliqué par la TS (température saisonnière), le CWD (déficit hydrique dû au microclimat) et PS (saisonnalité des précipitations) (Chave et *al.*, 2014). Une grille globale de E a été établie à une résolution de 2,5 arcs secs de résolution et est disponible en ligne (http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm). Du fait de la rareté des stations de météorologie dans le bassin du Congo en particulier, l'usage de ce E présente au Cameroun des imperfections car deux types de forêts sous emprises de différents climats présentent des valeurs identiques (Fayolle et *al.*, 2016), constat signalé par Chave et *al.* (2014), sur l'importance ou la nécessité d'avoir plusieurs stations météorologiques pour éviter des extrapolations biaisées de ce paramètre. Ce stress varie dans le bassin du Congo de -0,15 pour les forêts sempervirentes (Gabon, Guinée Equatorial) à 0 pour celles rencontrées au cœur du bassin (République démocratique du Congo, République Centrafricaine) (Chave et *al.*, 2014 ; Fayolle et *al.*, 2018).

Au-delà de la calibration des nouveaux modèles allométriques spécifiques à différents types de forêts tropicales (Henry et *al.*, 2010 ; Dorisca et *al.*, 2011 ; Ebuy et *al.*, 2011 ; Fayolle et

al., 2013, 2016 ; Ngomanda et *al.*, 2014 ; Djomo & Chimi, 2017) ou spécifique au bassin du Congo en particulier (Fayolle et *al.*, 2018), une attention particulière doit être accordée :

- sur la prise en compte des nouveaux descripteurs de masse liés à l'architecture (masse du houppier : Fig. 2) car l'insertion de telles variables montre déjà une augmentation de la précision des estimations d'AGB à l'hectare tant dans le bassin amazonien que dans celui du Congo (Goodman et *al.*, 2014 ; Ploton et *al.*, 2016 ; Ploton, 2017). L'étude de Ngomanda et *al.* (2014) au Gabon montre aussi que cette masse du houppier compte pour 17 à 32 % de la masse totale de l'arbre ;

- et sur l'augmentation de la proportion des grands arbres dans les jeux de données de calibration de ces différents modèles allométriques (Banin et *al.*, 2012 ; Chave et *al.*, 2014 ; Bastin, Barbier, et *al.*, 2015 ; Bastin et *al.*, 2018 ; Fayolle et *al.*, 2018).

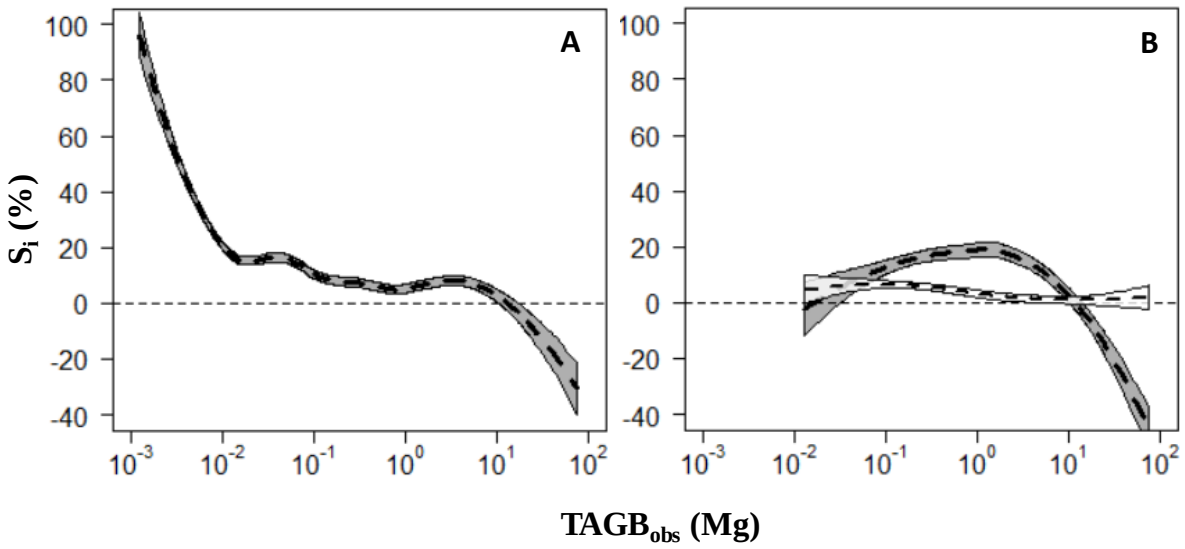


Fig. 2 : Variation du biais relatif individuel (S_i, en %) en fonction de la biomasse aérienne individuelle de référence (TAGB, en Mg).

(A : Représentation de la variation du biais relatif en fonction de la biomasse aérienne issue du modèle pantropical de Chave et *al.* (2014). (B) Variation du biais relatif en fonction de la biomasse aérienne : en gris celle issu du modèle pantropical de Chave et *al.* (2014) et en blanc celle issu du modèle de Ploton et *al.* (2016) qui prend en compte la masse de la couronne).

I.2.2. Modèle de prédiction de la hauteur totale des arbres en fonction du diamètre à hauteur de poitrine

L'estimation de la biomasse aérienne (AGB) comprend plusieurs étapes, outre, l'attribution d'une valeur de densité spécifique du bois (WD) à un arbre et le choix d'un modèle allométrique d'AGB. Le choix du modèle hauteur - diamètre (HD) à utiliser lorsque

les données de hauteur totale (HT) des arbres ne sont pas précises ou sont incomplètes ou absentes (Brown et *al.,* 1989 ; Chave et *al.,* 2005, 2014 ; Feldpausch et *al.,* 2012 ; Picard et *al.,* 2015 ; Réjou-Méchain et *al.,* 2017 ; Bastin et *al.,* 2018). Malgré l'importance de la HT des arbres pour l'estimation de l'AGB, une rareté de données en les forêts tropicales est observée (Sullivan et *al.,* 2018). Cela s'explique par l'existence d'un environnement difficile d'accès pour les mesures au sol, en effet , les troncs sont souvent penchés, les couronnes peuvent aussi être assez larges que les arbres ont une HT élevée (Corlett & Primack, 2011 ; King & Clark, 2011) et la visibilité est limitée en raison de l'indice élevé de la surface foliaire (Clark et *al.,* 2008). Or, outre les mesures d'AGB, les HT des arbres sont souvent utilisées en écologie pour étudier la trajectoire ou l'histoire de vie des espèces présentes dans la forêt (Banin et *al.,* 2012 ; King & Clark, 2011 ; Loubota Panzou et *al.,* 2018 ; Nogueira et *al.,* 2008b). La HT de l'arbre est un élément important des modèles allométriques d'AGB, car l'AGB des arbres est partiellement fonction du volume de l'arbre, qui est, à son tour, une fonction de la surface terrière du tronc et du DBH (Chave et *al.,* 2005 ; Sullivan et *al.,* 2018). Cependant, les mesures des valeurs de HT en forêt tropicale restent un challenge pour les scientifiques car au-delà du matériel nécessaire pour la mesure, elle est une étape chronophage (Larjavaara & Muller-Landau, 2013) et est extrêmement difficile à mesurer avec précision dans les forêts tropicales qui sont structurellement complexes (Fayolle et *al.,* 2013). Ceci contribue alors au fait que pendant les inventaires, seulement 10 % de mesure de HT sont faites sur le terrain (Sullivan et *al.,* 2018). Par conséquent, les modèles locaux HD sont fréquemment calibrés à l'aide de petits échantillons d'arbres pour prédire la HT des 90 % d'arbres restants (Sullivan et *al.,* 2018). Dans le manuel de terrain de RAINFOR, il est recommandé de mesurer au moins la HT sur 40 arbres dans des parcelles de 1 ha (Phillips et *al.,* 2009 ; Phillips & Baker, 2006) alors que pour d'autres auteurs seulement 10 arbres sont nécessaires (Réjou-Méchain et *al.,* 2017). A cet échantillonnage restreint, s'ajoute l'erreur systématique induite par le matériel utilisé (Larjavaara & Muller-Landau, 2013) et l'erreur aléatoire sur la collecte des données de HT en forêt tropicale (Molto et *al.,* 2014). En effet , ces erreurs notamment l'erreur systématique et aléatoire sont rarement comptabilisées et documentées (Chave et *al.,* 2004 ; Molto et *al.,* 2013 ; Molto et *al.,* 2014 ; Chen et *al.,* 2015 ; Réjou-Méchain et *al.,* 2017). Par exemple quelques études montrent que, l'une des sources d'erreurs majeure proviendrait de l'incertitude sur les valeurs de HT, car le plus souvent elles ne sont pas mesurées directement et sont donc peu précises (Feldpausch et *al.,* 2012 ; Larjavaara & Muller-Landau, 2013 ; Sullivan et *al.,* 2018). Bien que ces efforts antérieurs supposent qu'une seule relation HD peut être appliquée à travers les tropiques (Brown et *al.,* 1989), des récentes études soulignent le

fait que ces relations HD sont connues pour être influencées par la biogéographie, par la variation environnementale et floristique à des échelles beaucoup plus petites (Chave et *al.*, 2004, 2005 ; Banin et *al.*, 2012 ; Feldpausch et *al.*, 2012 ; Fayolle et *al.*, 2014, 2016 ; Ngomanda et *al.*, 2014 ; Thomas et *al.*, 2015 ; Sullivan et *al.*, 2018). Quelques études montrent déjà qu'il est possible de construire des modèles HD locaux qui incorporeront implicitement ces différents aspects ou niveau de variation. Par exemple, comparativement à des estimations d'AGB dérivées de modèles bâtis à l'échelle plus globale, l'usage d'un modèle HD calibré localement dans le bassin du Congo, réduiraient les estimations des erreurs faites sur l'AGB (Kearsley et *al.*, 2013) alors qu'elles augmenteraient les estimations d'AGB à Bornéo (Banin et *al.*, 2014). Ainsi, l'utilisation des modèles HD locaux pourrait en principe entraîner une modification substantielle et une amélioration de l'estimation et de la compréhension de la variation du stockage et de la séquestration du carbone dans certaines forêts tropicales notamment celles où un manque de données est observé. Sieze modèles de prédiction de HT sont généralement rencontrés dans la littérature (Mehtätalo, 2016, 2017). Mais seulement, cinq d'entre eux sont couramment calibrés ou utilisés pour prédire la HT en forêt tropicale (Djomo et *al.*, 2010 ; Feldpausch et *al.*, 2012 ; Vieilledent et *al.*, 2012 ; Molto et *al.*, 2014 ; Fayolle et *al.*, 2016 ; Djomo & Chimi, 2017 ; Réjou-Méchain et *al.*, 2017). Parmi ces cinq modèles, trois sont sous forme logarithmique (Log~Log) et sont présentés sous trois ordres différents. Le quatrième est sous forme exponentielle et est connu sous le nom du modèle de Weibull alors que le dernier qui est une forme non-linéaire et connu sous le nom de Michaelis–Menten (Chave et *al.*, 2005 ; Feldpausch et *al.*, 2012 ; Molto et *al.*, 2014 ; Sullivan et *al.*, 2018).

I.2.3. Densité du bois

La densité du bois (WD) est un paramètre clé en écologie. D'un point de vue commerciale, la WD est une caractéristique physique importante du bois qui aide à la définition de l'utilisation technologique parce qu'il est un excellent indicateur de la quantité du bois présent dans un échantillon et de la maniabilité du matériau (Wassenberg et *al.*, 2015). Cette WD intègre nombreux aspects des propriétés mécaniques et le fonctionnement des arbres (Wiemann & Williamson, 1989a ; Williamson & Jesus, 1993 ; Zanne et *al.*, 2010 ; Siliprandi et *al.*, 2016) et dans les modèles allométriques, c'est le second prédicteur de biomasse aérienne (AGB) le plus important après le DBH (Chave et *al.*, 2005 ; Vieilledent et *al.*, 2012 ; Molto et *al.*, 2014 ; Fayolle et *al.*, 2016). En forêts tropicales, la WD est liée à la

résistance d'un arbre aux impacts causés notamment, par le vent, au taux de croissance et à la mortalité relative (Muller-Landau, 2004). Elle est aussi un indicateur fort du stade de la succession écologique car les espèces pionnières sont généralement moins denses et présentent une plus grande variation que les espèces de fin de succession (Muller-Landau, 2004 ; Nogueira et *al.,* 2005 ; Wiemann & Williamson, 1989a, 1989b). La croissance rapide des espèces exigeant de la lumière pour leurs premiers stades de développement est habituellement associée à la production de bois tendre de faible densité (Woodcock & Shier, 2002 ; Poorter et *al.,* 2008 ; Nock et *al.,* 2009 ; Osazuwa-Pet ers et *al.,* 2014). Une telle concession entre la croissance et la densité est quelques fois supposée offrir un avantage concurrentiel mais réduit la longévité des arbres (Wiemann & Williamson, 1988, 1989b ; Wright et *al.,* 2004 ; Poorter & Bongers, 2006 ; Poorter et *al.,* 2008) ; donc les espèces à croissance rapide peuvent potentiellement subir plus de dommages environnementaux et vivre moins longtemps que celles à croissance lente ou tolérante à la lumière. Ainsi connaissant la WD des espèces représentatives d'un peuplement ou d'une strate forestière, en principe, il est possible d'arriver à caractériser directement ce dernier (Urquiza-Haas et *al.,* 2007 ; Slik et *al.,* 2010 ; Fayolle et *al.,* 2014). Globalement, la WD est supposée présenter des variations substantielles entre les individus d'une même espèce (Chave et *al.,* 2004 ; Henry et *al.,* 2010 ; Vieilledent et *al.,* 2012), le long de son profil radial (Nock et *al.,* 2009 ; Osazuwa-Peters et *al.,* 2014 ; Bastin et *al.,* 2015b) et vertical (Turner, 2001 ; Wassenberg et *al.,* 2015). Cependant, en forêts tropicales, beaucoup d'études sont rencontrées sur les variations radiaires que verticales, notamment, sur l'évaluation de ces différentes variations sur les estimations de biomasse aérienne (Rueda & Williamson, 1992 ; Nogueira et *al.,* 2008a, 2005 ; Bastin et *al.,* 2015b ; Sagang et *al.,* 2018). Des variations radiales de WD exceptionnelles atteignant jusqu'à 4,3 fois de différence entre l'intérieur et l'extérieur chez les arbres pionniers dans les forêts tropicales ont été mises en exergue (Williamson & Wiemann, 2010). Bastin et *al.* (2015b) ont montré que ces variations peuvent être représentées sous forme de 3 grands profils de WD caractéristiques des forêts d'Afrique centrale, profils pouvant être caractérisés au moyen de simple régression linéaire d'allure décroissante, constante et croissante (Fig. 3), bien que des patrons non linéaires (en forme de U) peuvent également être rencontrés dans des forêts très particulières (Osazuwa-Peters et *al.,* 2014). L'augmentation radiale de la WD de la moelle-à-écorce (radiaire) pourrait être souvent reliée à la variation du taux de croissance de l'arbre pendant l'ontogénèse. Les espèces exigeant la lumière sont particulièrement sensibles à l'exposition à la lumière, ainsi, elles ont besoin d'investir dans un bois plus dense pour persister dans une forêt mature, c'est à dire, lorsque la concurrence pour

la lumière est plus forte (Nock et *al.*, 2009 ; Wiemann & Williamson, 1988, 1989b). En revanche, celles tolérantes à l'ombrage tendent à montrer une tendance à la baisse par l' ontogénèse, possiblement en raison du passage graduel du sous-étage ombragé (sous-bois) à une exposition accrue à la lumière et de l'augmentation conséquente de l'activité métabolique (Woodcock & Shier, 2002). Les profils non linéaires quant à eux, reflètent la souplesse de croissance en réponse aux conditions environnementales changeantes (Nock et *al.*, 2009).

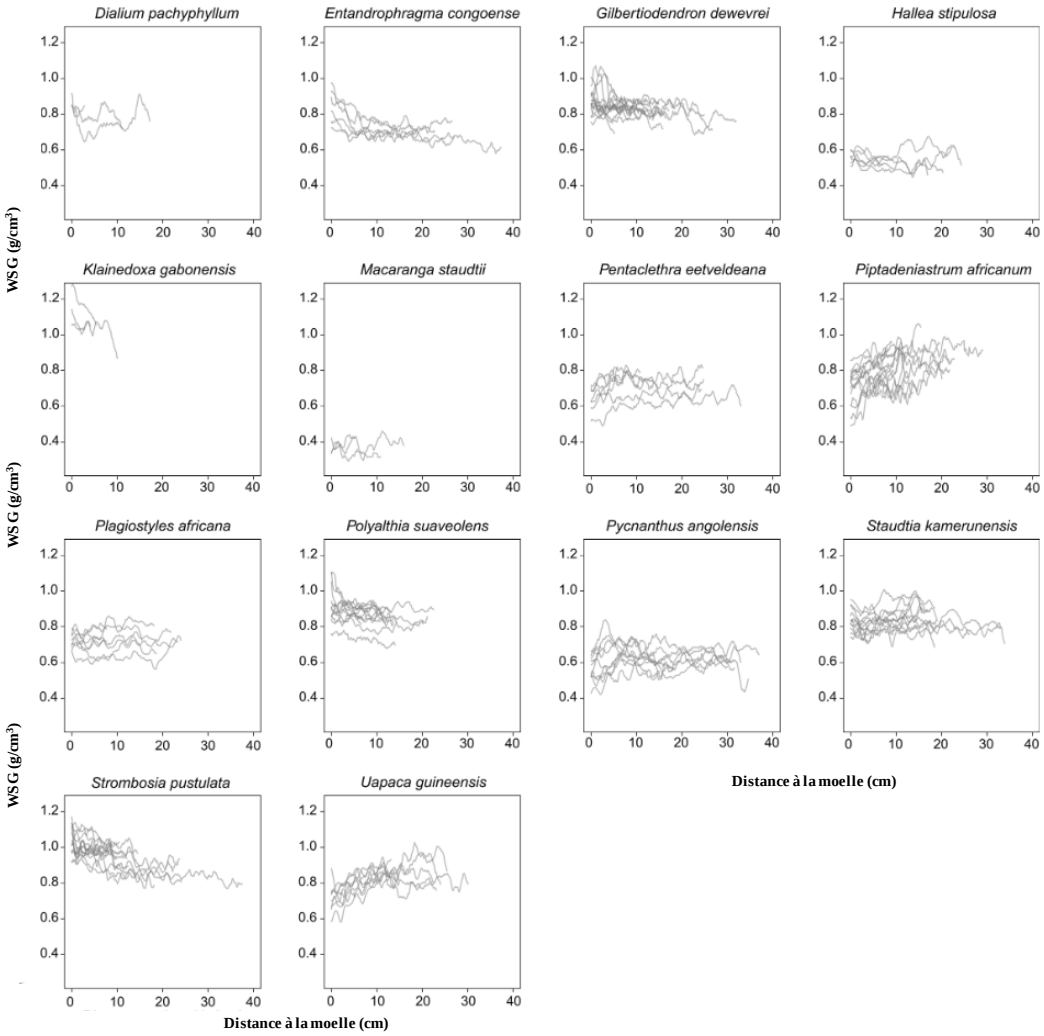


Fig. 3 : Différents types de profil radiaire chez quelques espèces des forêts du bassin Congo (République démocratique du Congo) (Bastin et *al.*, 2015).

D'un point de vue structural, l'architecture de l'arbre fait référence à la forme ou envergure globale d'arbre et à la position spatiale de ses compartiments alors que du point de vue fonctionnel elle fait référence à comment l'arbre se développe (Poorter et *al.*, 2003). En forêt tropicale, les différences architecturales entre les espèces arrivent à être reliées à d'autres traits fonctionnels autres que la WD. Ces autres traits fonctionnels sont pour la plupart :

- l'exigence lumineuse caractérisée par les espèces pionnières (P), non pionnières et pionnières non dépendant à la lumière (NPLD) et celles tolérantes à la lumière (SB) ;

- le mode de dispersion des graines des espèces caractérisée par le mode anémochore, autochore et zoochore ;

- et enfin, le type phénologique de l'habitat qui peut être soit sempervirent ou soit décidue.

Ainsi, en forêt tropicale, les grands espèces de canopée sont signalées comme étant des espèces exigeantes de la lumière, tandis que les espèces à petites tailles du sous-bois sont généralement tolérantes à l'ombre (Poorter et *al.*, 2003, 2005 ; Poorter et *al.*, 2006 ; Iida et *al.*, 2011 ; Loubota Panzou et *al.*, 2018). Par conséquent, ces espèces pionnières ont généralement des petites couronnes alors que celles tolérantes à l'ombrage ont des grosses couronnes (King, 1996 ; Poorter et *al.*, 2003 ; Iida et *al.*, 2011). Une étude récente réalisée sur 325 espèces tropicales de la forêt tropicale amazonienne révèle que les espèces de grande taille (espèces pionnières), qui atteignent des grandes hauteurs, ont une faible WD alors que les espèces de petite taille ont une forte WD (Hietz et *al.*, 2017). En outre, les espèces qui dispersent leurs graines par le vent tendent à être des pionnières, alors que celles qui le font par les animaux tendent à dominer le sous-bois (Sinha & Davidar, 1992 ; Loubota Panzou et *al.*, 2018). De plus, ces espèces pionnières tendent à être des espèces à feuilles caduques qui sont sensibles aux contraintes hydrauliques pendant la saison sèche (caractère décidue), alors que celles de sous-bois (tolérante à la lumière) tendent à présenter des feuilles persistantes à la sècheresse donc un caractère sempervirent (Ho, Newbery & Poore, 1987 ; Zimmerman et *al.*, 2007).

I.2.4. Estimation de surface foliaire

L'allocation de la biomasse aérienne entre les différentes parties ligneuses (souche, tige et branches) et les feuilles contenues dans la canopée sont connues pour influencer fortement sur la productivité et réciproquement sur la régulation du cycle du carbone et de l'eau, notamment en forêt tropicale (Baldocchi et *al.*, 2002 ; Ise et *al.*, 2010 ; Friend et *al.*, 2014). Dans le bassin du Congo et particulièrement dans la forêt de Zadié au Gabon, la proportion de biomasse des feuilles (siège de la photosynthèse) représente en moyenne 2 % de la biomasse aérienne totale alors que la souche, les branches et la tige représentent en moyenne 3 %, 28 % et 66 % respectivement (Ngomanda et *al.*, 2014). Or cette petite proportion du feuillage joue un rôle important dans le budget énergétique car elle est le pilier du maintien du microclimat végétal, de la transpiration, de la respiration et de la

photosynthèse (Hosoi & Omasa, 2009 ; Hosoi et *al.*, 2013 ; Béland et *al.*, 2014a ; Li et *al.*, 2017). La distribution spatiale et la quantité des feuilles sont essentielles pour décrire la transmission et l'interception du rayonnement solaire. Cette distribution spatiale et la quantité des feuilles sont concomitamment essentielles pour la production de bois, la biodiversité, la compétition des espèces pour la lumière et la dynamique des écosystèmes et par conséquent l'activité photosynthétique ; notamment en forêt tropicale où les variations saisonnières au cours de l'année sont moins marquées par rapport aux forêts tempérées (Parker, 1995 ; Béland et *al.*, 2011, 2014). Ainsi, grâce à ses propriétés optiques, biochimiques et physiques, le feuillage des arbres à l'échelle individuelle et de la canopée toute entière peut être essentiellement utilisé pour décrire les interactions entre la surface du sol et l'atmosphère (Béland et *al.*, 2011, 2014).

L'indice de surface foliaire (LAI) est généralement utilisé pour représenter la moitié de la superficie totale de feuilles contenues dans la canopée des arbres par unité de surface projetée au sol (Asner et *al.*, 2003 ; Li et *al.*, 2017). Ainsi, la surface foliaire totale (LA) est un trait fonctionnel important pour caractériser les processus d'échange entre l'atmosphère et la surface du sol (Baldocchi et *al.*, 2002 ; Scholes et *al.*, 2004 ; Béland et *al.*, 2011, 2014) et c'est un proxy nécessaire à l'estimation de l'indice de surface foliaire (LAI). Conventionnellement, le LA peut être défini comme la surface totale unilatérale du tissu photosynthétique contenue dans les arbres et est exprimée en m², alors que par unité volumétrique elle est exprimée en m^2/m^3 et correspond à la densité de surface foliaire (LAD) (Asner et *al.*, 2003 ; Weiss et *al.*, 2004 ; Béland et *al.*, 2014). Cependant, le LAI peut être difficile à utiliser notamment pour la caractérisation de la structure des canopées hétérogènes, et peut être moins efficace ou plus compliqué à utiliser dans les cas où les feuilles ont des surfaces et des formes irrégulières (Huang & Pret zsch, 2010 ; Béland et *al.*, 2014a).

La densité de la surface foliaire (LAD) est l'un des paramètres de la structure verticale de la canopée qui est généralement utilisée pour la quantification des feuilles dans chaque couche de la canopée (Béland et *al.*, 2011, 2014). Dès lors que l'intégration verticale des données de profil de LAD est prise en compte, le LAI peut être calculer (Hosoi & Omasa, 2009 ; Béland et *al.*, 2014a ; Li et *al.*, 2017). Le LAD peut être estimé *in situ* en utilisant des approches directes, semi-directes ou indirectes (Asner et *al.*, 2003 ; Béland et *al.*, 2011, 2014). La méthode directe implique le comptage, la prise de mensurations et la pesée des feuilles, mais cette application est très limitée, parce qu'elle est destructrice, difficilement réplicable et ne peut pas être appliquée à grande échelle (Béland et *al.*, 2014 ; Li et *al.*, 2017). En revanche, l'une des méthodes semi-directes est la méthode du quadrat à point incliné décrite par Wilson

(1960), qui mesure directement la surface des feuilles avec des sondes insérées dans le couvert végétal. La méthode semi-directe la plus répandue reste les relations allométriques, mais une insuffisance tant dans les données de calibration que pour la validation est observée (Bréda, 2003). Une autre limite de ces méthodes semi-directe est qu'elles arrivent juste à estimer le LAD ou LA alors que, avec les méthodes indirectes telles que la photographie hémisphérique en plus du LAD ou LA, la densité de la végétation est aussi estimée (Jonckheere et *al.*, 2004, 2005 ; Monsi & Saeki, 2005 ; Macfarlane et *al.*, 2007). Cette approche de photographie hémisphérique repose sur la loi de Beer-Lambert qui est basée sur la transmission de la lumière à travers un milieu trouble : milieu comparé à la canopée des arbres (Monsi & Saeki, 2005). Dans l'ensemble, il est utile de noter que les résultats obtenus à partir de ces différents protocoles de mesure tendent à donner des résultats différents lorsqu'ils sont appliqués simultanément sur la même canopée, en particulier dans les canopées hétérogènes (Jonckheere et *al.*, 2004 ; Weiss et *al.*, 2004 ; Ryu et *al.*, 2010 ; Béland et *al.*, 2014), donc chaque approche est sujette à un biais ou une erreur hélas qui est très rarement reporté dans la littérature (Bréda, 2003).

L'angle de distribution des feuilles dans la canopée est un paramètre important à prendre en compte pour la modélisation et l'estimation du LAD et LA parce que l'architecture du couvert change avec des échelles de temps qui varient en fraction de secondes et en minutes (sous l'influence du vent, du stress hydrique, etc…), en fonction des saisons (évolution phénologie, contraintes environnementales locales ou régionales) et au fil des années (dynamique de l'écosystème dans le temps) (Weiss et *al.*, 2004 ; Li et *al.*, 2017). Ces angles d'inclinaison influent potentiellement sur la direction du transfert de photons dans la canopée et concomitamment sur le processus photosynthétique (Jin et *al.*, 2016). La structure du couvert végétal est généralement décrite avec seulement quelques variables, telles que la LAD, et la distribution des angles d'inclinaison des feuilles qui dépend de l'angle zénithale et de l'orientation de la normale (vecteur perpendiculaire au plan de la feuille) de la feuille (Fig. 4) (Vicari et *al.*, 2019).

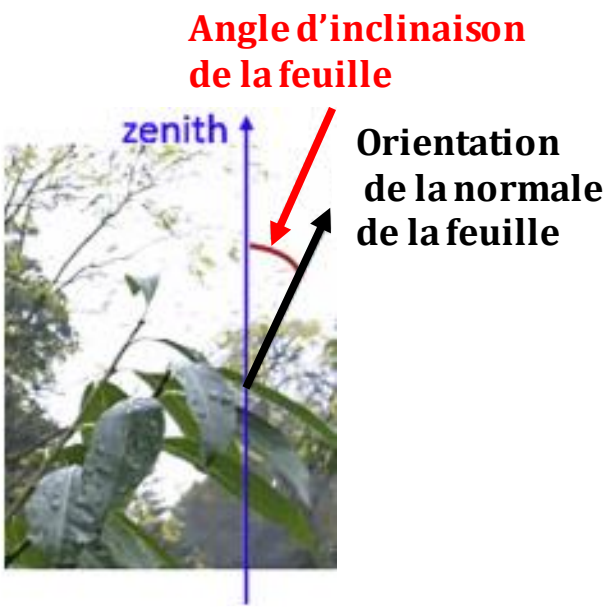


Fig. 4 :Illustration du protocole utilisé pour mesurer l'angle d'inclinaison des feuilles chez *Diospyros lotus* L (Vicari et *al.*, 2019).

Or, l'obtention directe de l'angle d'inclinaison des feuilles reste un défi en forêts tempérées que tropicales car elle est fastidieuse, onéreuse et risquée à implémenter sur les grands arbres qui constituent l'essentiel de la canopée. En raison de ces défis de mesure, la distribution des angles est généralement définie ou calculée par des fonctions mathématiques prédéfinies qui ne tiennent pas compte de sa variation potentielle (Richardson et *al.*, 2009 ; Tang et *al.*, 2014). Chacune des fonctions mathématiques qui sont couramment utilisées est caractérisée par l'angle zénithal (Fig. 5). La position horizontale, verticale et oblique des feuilles caractérise respectivement, les canopées planophile, erectophile et plagiophile, alors qu'une extrémophile a moins de feuilles obliques. Pour une canopée sphérique la fréquence relative de l'angle des feuilles est la même que pour les éléments de surface d'une sphère et enfin une canopée est dite uniforme lors que la proportion de l'angle des feuilles est la même à n'importe quel angle (Wang et *al.*, 2007).

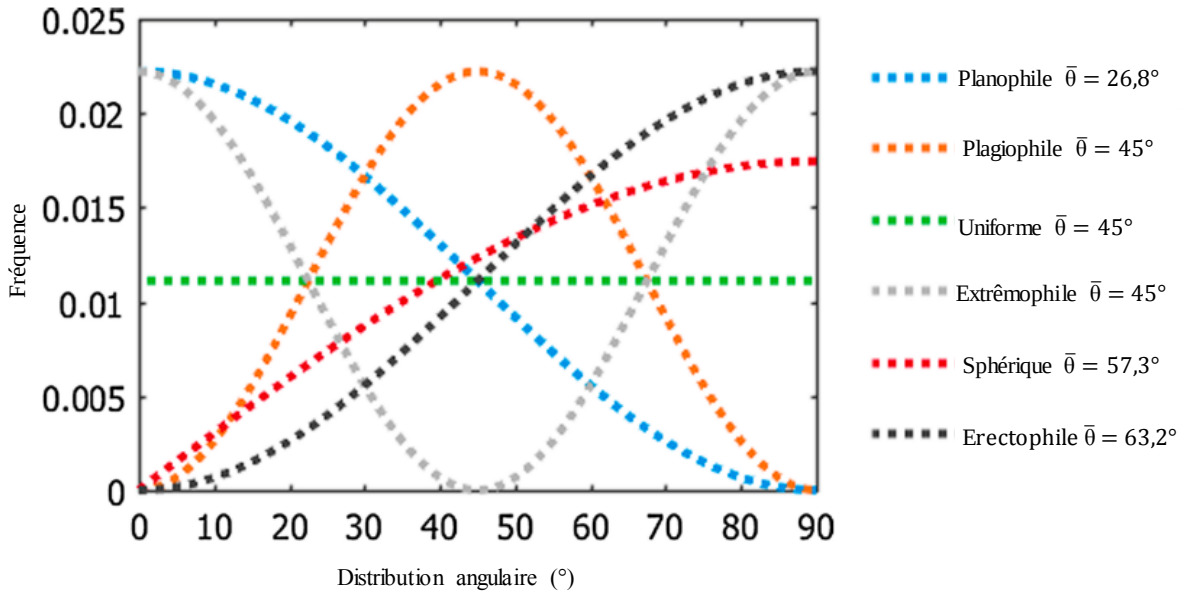


Fig. 5 : Fonctions mathématiques prédéfinies et utilisées pour décrire approximativement la distribution angulaire des feuilles (Liu et *al.*, 2019).

La distribution sphérique est largement utilisée en raison de sa simplicité dans le calcul de la valeur du coefficient de projection foliaire qui est relativement approximée à 0,5 (Wang et *al.*, 2007 ; Vincent et *al.*, 2017 ; Liu et *al.*, 2019). Toutefois, une telle simplification ne tient pas compte de la variation de distribution angulaire des feuilles qui en réalité, peut présenter des variations intra et inter espèces en plus d'une variabilité spatiale et temporelle (Pisek et *al.*, 2013). Cette distribution angulaire varie même à des niveaux beaucoup plus fins tels que les différentes couches de la canopée (variation verticale) (Wirth et *al.*, 2001), avec l'exposition à la lumière, l'heure de la journée et la saison (Hosoi & Omasa, 2009 ; Raabe et *al.*, 2015 ; Utsugi et *al.*, 2006). En raison de la simplification excessive, ce paramètre important pour les modèles de bilan du transfert radiatif est devenu de plus en plus mal pris en compte (Ollinger, 2010), alors qu'il est d'un grand intérêt en vue d'améliorer la modélisation de la photosynthèse de la canopée et la cartographie du LAI si la variation de la distribution angulaire inter individuelle arrivait à être mieux quantifiée.

I.2.5. LiDAR terrestre

Les arbres sont des structures importantes, complexes et l'évaluation de leur organisation spatiale en forêt est un objectif clé pour la gestion forestière et les recherches en écologie. Les inventaires forestiers consistent principalement à mesurer les paramètres structuraux sur un échantillon d'arbres pour évaluer leur variabilité à l'échelle des parcelles, ainsi que la position spatiale des tiges et des couronnes (Dassot et *al.*, 2011). Ces paramètres

fournissent des informations importantes pour la gestion forestière notamment dans l'évaluation de la répartition de la taille, de la qualité des tiges et peuvent permettre également de déterminer la biomasse aérienne (AGB) et l'indice de surface foliaire (LAI) à différentes échelles spatiales et une résolution temporelle plus élevée (Jonckheere et *al.,* 2004 ; Weiss et *al.,* 2004, 2008 ; Chave et *al.,* 2005, 2014 ; Hosoi & Omasa, 2009 ; Hosoi et *al.,* 2013 ; Fayolle et *al.,* 2018). Or la compréhension des processus écologiques des écosystèmes (distribution à grande échelle de la lumière dans les canopées, les échanges de gaz et d'eau, la compétition et patron de croissance) nécessite également des données structurelles complexes. Ces mesures détaillées de la forêt sont pour la plupart réalisées avec les méthodes de mesures classiques et restent toujours chronophages, nécessitent une forte intensité de main-d'œuvre, sont destructrices, et peuvent être très coûteuses (Dassot et *al.,* 2012 ; Jucker et *al.,* 2017 ; Disney et *al.,* 2018 ; Momo Takoudjou et *al.,* 2018).

Depuis les années 2000, en complément aux mesures traditionnelles, la technologie LiDAR-aéroportée a commencé à être utilisée pour décrire rapidement la structure forestière sur de grandes surfaces (Dassot et *al.,* 2011 ; Jucker et *al.,* 2017 ; Disney et *al.,* 2018). Elle permet de collecter des informations nécessaires aux inventaires forestiers (géolocalisation des parcelles, emplacement des arbres dans les parcelles, hauteur des arbres, dimensions de la couronne et estimations du volume), ainsi que pour l'écologie forestière (stratification verticale des forêts, échanges de gaz, transpiration et la teneur en carbone) (Koetz et *al.,* 2007 ; Olsoy et *al.,* 2014 ; Jucker et *al.,* 2017). Cependant, les données collectées avec le LiDAR aéroportée fournissent des informations très limitées pour les arbres à l'échelle individuelle ou des informations du sous-bois, ce qui est nécessaire voire indispensable pour certaines applications forestières (Jucker et *al.,* 2017). Ainsi, la technologie LiDAR terrestre (TLS) complémentaire au LiDAR aéroporté a donc été mise en œuvre pour obtenir des informations détaillées sur des arbres ou des parcelles. Il va potentiellement changer la donne dans la collecte des données en forêt, car, il produit des données avec un degré de détail remarquable et présente un temps de collecte de données relativement court (van Leeuwen & Nieuwenhuis, 2010 ; Raumonen et *al.,* 2013 ; Hackenberg et *al.,* 2015a). La disponibilité des données TLS réalisées avec les scanners de longue portée (distance de mesure atteignant les 300 mètres environ) en sciences forestières, permettent de mesurer le sous-bois et fournissent des informations pour des échelles allant de la feuille à la parcelle forestière (Béland et *al.,* 2011, 2014 ; Disney, 2018). Ceci confère indéniablement au TLS la position de pont et lui permet de combler le fossé entre les descriptions manuelles à l'échelle des arbres et les mesures LiDAR aéroportées faites à grande échelle. Cependant, l'utilisation des données TLS reste un

défi technologique dans les environnements forestiers en raison de la complexité structurelle des forêts, notamment de la forêt tropicale (Seidel et *al.,* 2013 ; Calders et *al.,* 2015, 2018 ; Newnham et *al.,* 2015 ; Raumonen et *al.,* 2015 ; Rahman et *al.,* 2017 ; Malhi et *al.,* 2018). C'est dans cette optique, que des études ont été menées pour développer des méthodes pour extraire les informations appropriées des données TLS.

I.2.5.1. Technologie LiDAR terrestre

Le LiDAR terrestre (TLS) est un instrument qui permet la numérisation non destructive et rapide des scènes physiques en nuages de points tridimensionnels. Historiquement, la technologie TLS a été utilisée pour des applications industrielles et de génie civil, par exemple pour numériser la surface extérieure des bâtiments et des sites archéologiques (Pfeifer et *al.,* 2004 ; Thies et *al.,* 2004 ; Dassot et *al.,* 2011 ; Disney, 2018 ; Malhi et *al.,* 2018). Le principe de la technologie TLS est basé sur l'émission et la réception d'un faisceau laser, qui est émis et dévié par un miroir, de ce fait scanne automatiquement une scène et le laser étant reflété par tous les premiers objets rencontrés dans le champ ou à la portée du faisceau selon les spécificités du scanner (Fig. 6).

Fig. 6 : Disposition du scanner LiDAR terrestre C10 de *Leica* et des cibles en forêt.

Les faisceaux laser sont déviés par le miroir rotatif du scanner suivant un plan vertical de 270° et l'instrument réalise une rotation complète de 360° pour faire une numérisation complète à une position de scan. Le rendu qui en résulte est une numérisation de l'objet cible (*Entandrophragma cylindricum*) suivant une position de scan et une spatialisation partielle des objets environnants dans un nuage de points tridimensionnel. Associé aux rotations angulaires du miroir, chaque faisceau laser réfléchi permet de mesurer une distance et participe ainsi à la création d'un point 3D caractérisé par des coordonnées 3D spécifiques (x,y,z) et une valeur de réflectance (fraction de la lumière émise reflétée par la cible). La représentation 3D résultante de l'objet est un nuage de points composé de millions de points (en fonction de la résolution sélectionnée), représentant les surfaces visualisées par le scanner (Fig. 7). Les occlusions causées par les branches, les arbres environnants et le sous-étage sont des problèmes majeurs à surmonter lors de l'utilisation du TLS en forêt tropicale ; les mauvaises conditions atmosphériques telles que les vents violents ont aussi une part importante dans ces problèmes (Dassot et *al.*, 2012 ; Calders et *al.*, 2015 ; Hackenberg, Spiecker, et *al.*, 2015 ; Hackenberg, Wassenberg, et *al.*, 2015 ; Bauwens et *al.*, 2016 ; Disney, 2018). Ce phénomène (occlusion) conduit à une densité de points plus faible et, par conséquent, à des descriptions médiocres dans la partie supérieure des couronnes (certaines branches sont représentées en forme de gouttières) et des arbres partiellement ou totalement cachés suivant les points de vue (Dassot et *al.*, 2011). Les scanners LiDAR terrestre sont

généralement rangés en deux classes, ceci en fonction de leur principe de mesure. Il existe, le TLS qui fonctionne en décalage de phase et celui qui fonctionne en temps de vol (Dassot et *al.*, 2011 ; Disney, 2018 ; Disney et *al.*, 2018).

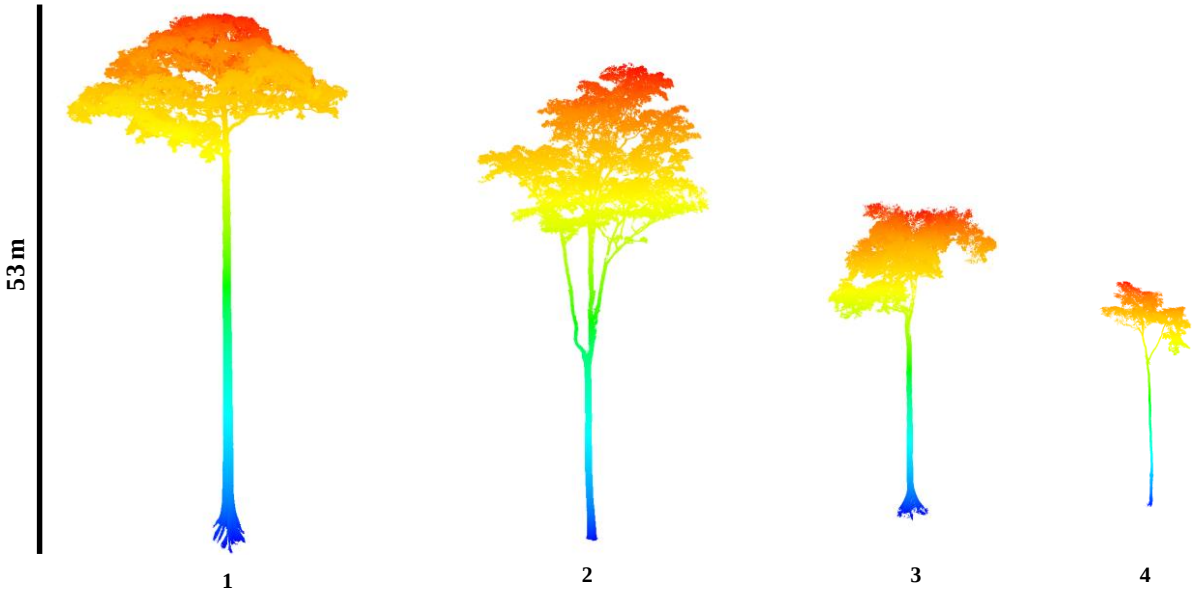


Fig. 7 : Visualisation des nuages de points 3D scannés représentant certains arbres d'intérêts (Momo Takoudjou et *al.*, 2018).

(1= *Terminalia superba* ; 2 = *Petersianthus macrocarpus* ; 3= *Eribroma oblongum* et 4 = *Pterocarpus soyauxii*).

I.2.5.1.1. LiDAR Terrestre en décalage de phase

Chez les LiDAR terrestre (TLS) en décalage de phase, les distances sont estimées en analysant le décalage de phase entre l'émission et la réception du faisceau laser en continu. Un seul retour est enregistré pour chaque direction (Fig. 8a). Ce type de TLS a un large champ de vision, des quantités très élevées de points et des vitesses d'acquisition rapides. Les scanners à décalage de phase sont bien adaptés pour une précision élevée et des mesures détaillées de scènes relativement proches (jusqu'à 100 m) (Pfeifer et *al.*, 2004 ; Pfeifer & Briese, 2007 ; Dassot et *al.*, 2011,2012 ; Hackenberg et *al.*, 2014). Ils utilisent généralement des longueurs d'onde visibles (500 – 800 nm), mais certains scanners utilisant des longueurs d'onde infrarouges ont progressivement été mis sur le marché (Pfeifer & Briese, 2007 ; Dassot et *al.*, 2011).

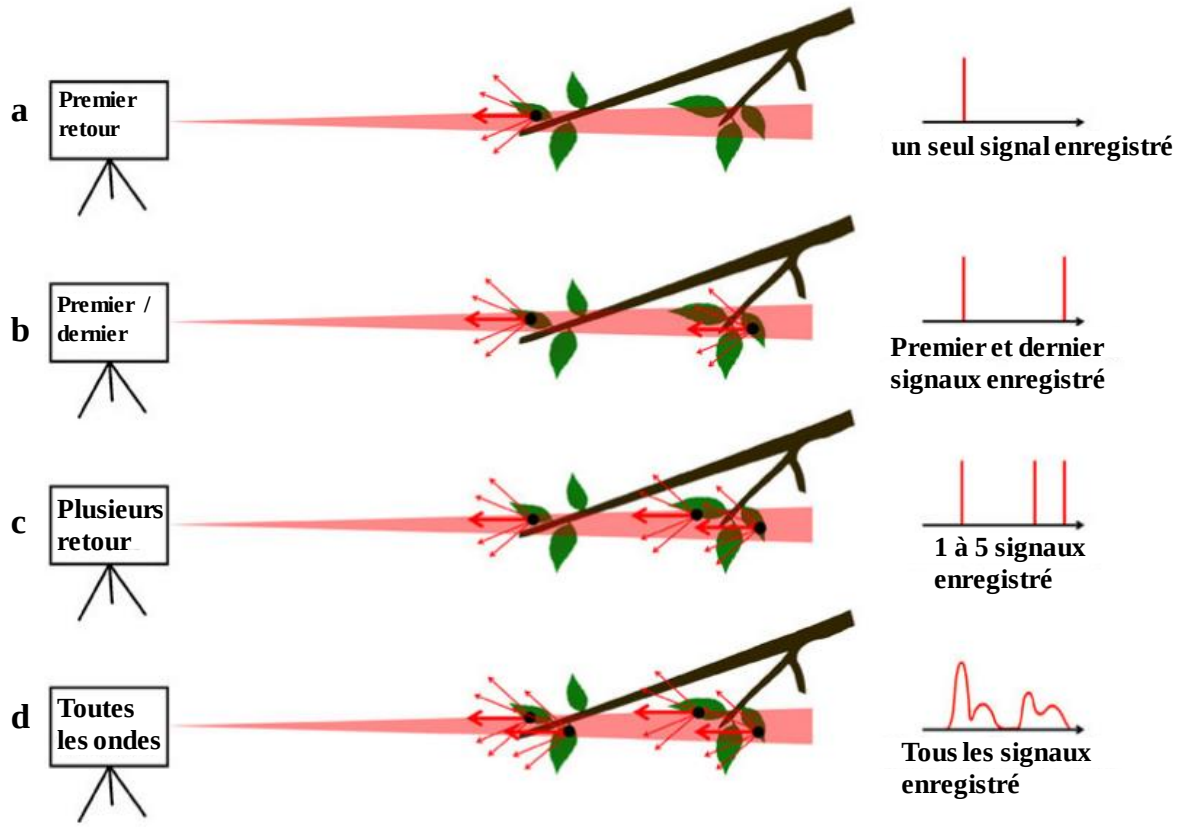


Fig. 8 : Types de retours en fonction des catégories de LiDAR terrestre (TLS).
Les TLS en décalage de phase enregistrent seulement un signal unique (a). Alors que les quatre types peuvent être trouvés pour les TLS en temps de vol. Pour les types de retour (a), (b) et (c), seuls les signaux spécifiés sont pris en compte. (d) Les TLS qui enregistrent toutes les ondes (Dassot et *al.*, 2011).

I.2.5.1.2. LiDAR Terrestre à temps de vol

La technique du temps de vol repose sur le calcul du temps entre l'émission et la réception d'une impulsion laser, divisée par deux (Jupp et *al.*, 2009 ; RIEGL, 2010 ; Laefer et *al.*, 2011). Ce type de LiDAR terrestre (TLS) permet de réaliser des mesures à des distances très longues mais avec des vitesses d'acquisition et champs de vision relativement faibles, il utilise les longueurs d'onde proches de l'infra-rouge (900 – 1500 nm) (Dassot et *al.*, 2011). En fonction de la capacité du capteur LiDAR, il existe quatre méthodes d'enregistrement du signal (Fig. 8 a-d). Pour les trois premières technologies (a, b et c), seuls les pics de signal sont enregistrés selon les seuils prédéfinis, alors que les deux derniers fournissent des informations à plusieurs profondeurs lorsque la tache laser n'est pas complètement interceptée par le premier objet rencontré mais partiellement interceptée par plusieurs objets conduisant à une meilleure évaluation de la structure de la cible (Pfeifer & Briese, 2007 ; Jupp et *al.*, 2009).

I.2.5.2. Application de la technologie LiDAR terrestre en écologie forestière

Pendant environ plus d'une décennie, un nombre croissant d'études ont utilisé les nuages de points tridimensionnels (3D) d'arbres issus de la technologie LiDAR terrestre (TLS). Les premières études ont été principalement orientées sur l'évaluation des paramètres de structures standard des arbres à l'aide du TLS, c'est-à-dire les diamètres des tiges, la hauteur des arbres, la densité des tiges, la surface terrière et les volumes commerciaux de bois (Frazer et *al.,* 2001 ; Simonse et *al.,* 2003 ; Bienert et *al.,* 2007 ; Maas et *al.,* 2008 ; Binney & Sukhatme, 2009). Ces études visaient à démontrer le potentiel de la numérisation TLS pour l'obtention des mesures plus rapides et plus précises par rapport aux inventaires de terrain traditionnels. Par exemple, Simonse et *al.* (2003) ont montré qu'il pourrait exister des erreurs moyennes d'environ 5 cm et de 1,7 cm respectivement sur la distribution spatiale des arbres et l'estimation du DBH. Au-delà des paramètres de structure, d'autres études récentes estiment le volume aérien des arbres (Tansey et *al.,* 2009 ; Côté, Fournier & Egli, 2011 ; Dassot et *al.,* 2012 ; Hackenberg et *al.,* 2014 ; Calders et *al.,* 2015 ; Newnham et *al.,* 2015 ; Raumonen et *al.,* 2015 ; Hackenberg et *al.,* 2015a ; Hackenberg et *al.,* 2015b ; Figueiredo et *al.,* 2016 ; Bournez et *al.,* 2017 ; Mei et *al.,* 2017 ; Disney et *al.,* 2018) basé sur une variété de méthodes de reconstruction comme le modèle de structure quantitative (QSM) et le modèle de coque externe (Trochta et *al.,* 2017 ; Stovall et *al.,* 2018). À cet effet , le développement de nombreux logiciels à accès libre et payant a été réalisé pour permettre l'utilisation massive des données TLS pour répondre aux besoins écologiques tels que l'estimation des paramètres de structure, la densité des tiges, la surface terrière, volumique, de biomasse aérienne (AGB) mais aussi de surface foliaire en utilisant les algorithmes de séparation bois/feuilles (LA) (Hopkinson et *al.,* 2004 ; Pfeifer, Gorte & Winterhalder, 2004 ; Thies et *al.,* 2004 ; Wezyk et *al.,* 2007 ; Strahler et *al.,* 2008 ; Tansey et *al.,* 2009 ; Tao et *al.,* 2015 ; Tao et *al.,* 2015) . Bien que certaines zones de forêts tropicales à l'instar du bassin du Congo aient été échantillonnées, la majeure partie de ces études ont été réalisées en zones tempérées et sont basées sur des échantillons de petite hauteur et un diamètre à la hauteur de poitrine (DBH) (Hackenberg et *al.,* 2015a ; Hackenberg et *al.,* 2015b). En raison du type de données collectées, le TLS semble être un outil nécessaire pour décrire la géométrie complexe des canopées en milieu forestier, et pour déterminer leurs paramètres structurels plus rapidement que les techniques conventionnelles (Henning, 2005 ; Henning & Radtke, 2006a, 2006b ; Béland et *al.,* 2011, 2014b ; Hosoi et *al.,* 2013 ; Hosoi & Omasa, 2007, 2009 ; Zheng et *al.,* 2013 ; Li et *al.,* 2017). Par exemple, pour l'indice de surface foliaire (LAI, c.-à-d. la superficie

totale des feuilles par unité de surface terrestre) qui est un paramètre structurel clé des canopées forestières, de nombreuses méthodes directes et indirectes sont traditionnellement utilisées pour son estimation (Bréda, 2003 ; Béland et *al.*, 2014). Ces techniques conventionnelles sont sujettes à des estimations variables de LAI et sont pour la plupart calibrées sur des échantillons restreints et très coûteux.

Tableau I : Principales études antérieures réalisées sur l'estimation des paramètres de structure, volumique et la biomasse aérienne (AGB) basées sur les données LiDAR terrestre.
(R^2 = coefficient de détermination du modèle ; r = corrélation de Sperman ; RMSE = Root Mean Square Error ; CV-RMSE = Coefficient de variation du Root Mean Square Error).

Études	Type de forêt (Localisation)	N arbre échantillons	DBH (min & max) (cm)	N espèce	Type de données de validation	Résultat principal
Dassot et *al.* (2012)	Forêt tempérée (France)	42	15-94	8	Données destructives	Respectivement±10% et ±30% d'incertitude sur les estimations de volume de la tige et des branches
Raumonen et *al.* (2013)	Forêt ouverte (Australie)	4	-	3	Nuage de points simulé	Surestimation de 10 % et corrélation de 0,98 entre l'AGB issue des données TLS et destructive
Calders et *al.* (2015a)		65	11-62	3	Données destructives	
Hackenberg et *al.* (2014)	Forêt tempérée (Allemagne)	24	5-20	3	Nuage de points simulé	R^2 = 0,96 entre le volume modélisé et le volume de référence
Hackenberg et *al.* (2015a)	Forêt tempérée et ouverte (Chine, Allemagne et Australie)	101	-	6	Données destructives	r= 0,92 et une erreur totale relative d'environ 8% entre l'AGB dérivée des données TLS et celle issue des données destructive
Hackenberg et *al.* (2015b)	Forêt tempérée (Chine et Allemagne)	36	13-31	3	Données destructives	Erreur totale relative sur l'AGB d'environ -7,3 % et de 2,75 % en fonction des espèces
Olagoke et *al.* (2016)	Forêt tropicale (Guyane française)	60	13-125	2	Prédiction allométrique de Chave et *al.* (2014)	RMSE de 48,5 kg soit 13,5 % avec un R^2 égale à 0,96

Figueiredo et *al.* (2016a)	Forêt tropicale (Brésil)	142	45-165	3	Prédiction allométrique de Chave et *al.* (2014)	Développement des modèles allométrique de prédiction de l'AGB de la tige avec des R^2 atteignant les 93 %
Gonzalez de Tanago et *al.* (2018)	Forêt tropicale (Perou, (Guyane française et Indonesie)	29	10-125	15	Données destructives et Prédiction allométrique de Chave et *al.* (2014)	CV-RMSE de 28,37% avec les données issues du TLS et 54,95% avec les prédictions issues de l'équation allométrique
Abd Rahman et *al.* (2017)	Réserve forestière Royale de Belgique (Malaysia)	118	≥10	15	Prédiction allométrique de Chave et *al.* (2014)	Estimation de l'AGB avec R^2 égale à 97 % et une erreur relative de 36,4 %
Momo Takoudjou et *al.* (2018)	Forêt tropicale (Cameroun)	61	10-187	15	Données destructives	RMSE = 1,78 Mg et R^2 de 0,97 entre les estimations d'AGB issues des données destructives et les données TLS.

CHAPITRE II : MATERIEL ET METHODES

II.1. Matériel

II.1.1. Site d'étude

II.1.1.1. Echelle régionale

La présente étude a été réalisée dans les forêts du bassin du Congo et principalement dans les six pays qui partagent ce massif forestier (Fig. 9 A). Une collecte uniforme de données destructives sous régionale a été faite par les partenaires scientifiques nationaux placés sous le contrôle du projet régional REDD+. Cette collecte s'est déroulée principalement au Cameroun (Cam), en République de Guinée Equatoriale (REG), au Gabon (Gab), en République Centrafricaine (RCA), en République du Congo (Con) et en République Démographique du Congo (RDC) (Fig. 9).

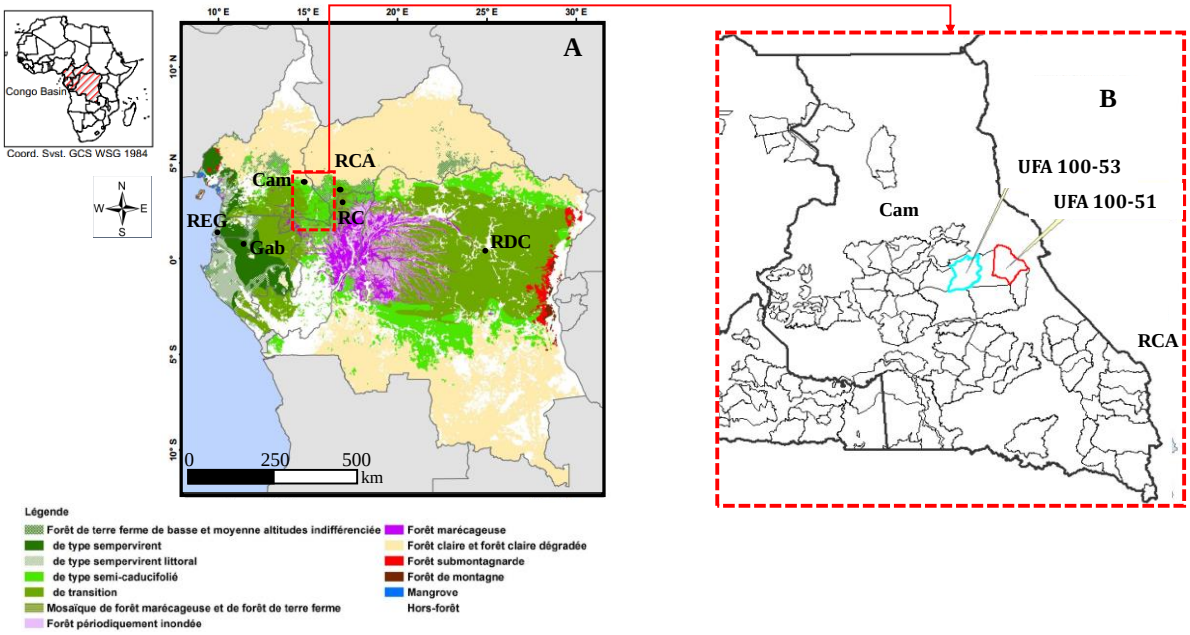


Fig. 9 : Localisation des différents sites d'échantillonnages dans le bassin du Congo.

(A : Site d'échantillonnage à l'échelle régionale (points en noire). Les types de forêts du bassin du Congo ont été classés d'après un travail de synthèse régional issue de la combinaison d'une pré-stratification régionale et de l'identification de particularités nationales pour chacun des pays fait dans le cadre du projet régionale REDD+ (Delvienne et *al.*, 2014). B : Site d'échantillonnage locale (UFA en cyane et rouge)).

La caractérisation (type de végétation, température, précipitation et altitude moyenne) de ces différents sites d'échantillonnage est présentée dans le **Error! Reference source not found.**. Cette caractérisation renvoie à la classification de la végétation réalisée

par le Projet régionale REDD+ qui a utilisé à cet effet quatre sources de données (Delvienne et *al.*, 2014) :

- les cartes de végétation issues d'études floristiques ;
- des cartes de végétation et/ou d'occupation des terres issues de la télédétection ;
- des cartes physiques (données environnementales) issues de la télédétection ;
- et des analyses spatiales de données d'inventaires forestiers.

L'analyse de ces différentes sources de données a été faite en trois étapes, ceci dans l'optique d'arriver à identifier les types de forêts du bassin du Congo sur la base de données de cartographique hétérogène. La première étape a constitué à une pré-stratification forestière régionale réalisée grâce aux données de télédétection disponibles pour l'ensemble de la zone d'étude et pour la cuvette congolaise, car les données floristiques à cette échelle se limitent à l'étude de White (1983). Dans le travail de White, il n'existe qu'une distinction relativement grossière entre le « type relativement humide » et le « type relativement sec » au sein des forêts de terre ferme de basse et moyenne altitude. A l'échelle sous régionale, De Namur (1990) et Doumenge et *al.* (2001) ont identifiés plusieurs types de forêts de terre ferme de basse et moyenne altitude, mais ces études ne couvrent que la partie atlantique du bassin du Congo. Dans une seconde étape, la pré-stratification régionale a été ajustée et complétée pour chaque pays individuellement. Cela à partir des cartes de végétation nationales, et des données de télédétection d'inventaires forestiers disponibles à l'échelle sous régionale, nationale ou locale. Dans la troisième et dernière étape, une synthèse régionale a finalement pu être réalisée en combinant la répartition des types forestiers à l'échelle nationale pour l'ensemble des pays du bassin du Congo. C'est cette classification qui a été utilisée dans la récente publication de Fayolle et *al.* (2018), pour définir les types de végétation présente dans les différents sites d'échantillonnage destructif mené dans le bassin du Congo.

Tableau II : Descriptions des sites d'échantillonnage.

Pour chaque pays, le nom de la compagnie forestière, le type de forêt définie selon (Delvienne et *al.*, 2014), les conditions environnementales (maximum annuel de température (MAT), maximum annuel de précipitation (MAP) et l'altitude (Alt)), et l'effort d'échantillonnage réalisé sont présentés.

Site	Type de végétation	Environnement	Echantillonnage
1. Cameroun (GRUMCAM)	Forêt semi-décidue du Sud-Est	MAT 23.6 °C MAP = 1396 mm Alt = 663 m	n_{arbre} = 129 $n_{espèce}$ = 15 DBH [11.3-186,6 cm]
2. Congo (CIB-OLAM)	Forêt de transition entre la strate sempervirente et semi-décidue caractérisé par une mono dominance à *Gilbertiodendron dewevrei*	MAT = 24.4 °C MAP = 1704 mm Alt = 442 m	n_{arbre} = 140 $n_{espèce}$ = 16 DBH [10.3-208 cm]
3. Gabon (Rougier Haut-Abanga)	Forêt sempervirente de terre ferme	MAT = 23.7 °C MAP = 1570 mm Alt = 496 m	n_{arbre} = 176 $n_{espèce}$ = 16 DBH [12.3-169.3 cm]

4. République Centrafricaine (SEFCA)	Forêt de transition entre la strate sempervirente et semi-décidue	MAT = 24.0 °C MAP = 1725.7 mm Alt = 565 m	n_{arbre} = 126 $n_{espèce}$ = 16 DBH [10.5-173 cm]
5. République Démocratique du Congo (CFT)	Forêt de transition entre la strate sempervirente et semi-décidue	MAT = 25.2 °C BRM = 1772 mm Alt = 423 m	n_{arbre} = 141 $n_{espèce}$ = 16 DBH [11.7- 160.5 cm]
6. République de Guinée Equatoriale (COMALI)	Forêt sempervirente côtière	MAT = 25.2 °C MAR = 2699 mm Alt = 52 m	n_{arbre} = 109 $n_{espèce}$ = 14 DBH [11-172 cm]

II.1.1.2. Echelle locale

Dans la forêt semi-décidue du Sud-est du Cameroun, le LiDAR terrestre a été utilisé pour scanner les arbres isolés qui ont été par la suite coupés et pesés dans le cadre du projet régional REDD+ et les arbres présents dans les parcelles d'inventaires établies dans le cadre d'une autre étude connexe (Fig. 9 B). Sur ce site, les données destructives, floristiques (flore et paramètres dendrométriques) et LiDAR terrestre ont été collectées dans les Unités Forestières d'Aménagements (UFA) 10-051 et 10-053 dont la gestion est attribuée à la société forestière GRUMCAM (Zongang et *al.*, 2007). Ces UFA se situe dans le département de la Kadéï dans la région de l'Est-Cameroun. Elles s'étendent sur une superficie de 86096 et 82085 ha respectivement pour l'UFA 10-051 et 10-053 (Zongang et *al.*, 2007).

l'UFA 10-051 est située entre les coordonnées UTM 415000 et 459000 N ; 462000 et 502000 E. Elle est limitée :

- au nord par la route Mbang – carrefour Kobi ;
- au sud par les UFA 10-025 et 10-026 ;
- à l'est par la route Batouri (Kobi) – Yokadouma ;
- à l'ouest par l'UFA 10-052.

Alors que, l'UFA 10-053 est située entre les coordonnées UTM 409000 et 449000 N ; 416000 et 4531000 E. Elle est limitée :

- à l'ouest par la rivière Moun et l'UFA 10-054 ;
- à l'est par la rivière Bangue et l'UFA 10-052 ;
- au nord par l'axe routier Mbang-Mindourou-kobi et l'UFA 10-056 ;
- au sud par la route reliant Medoum (venant de Lomié) à yokadouma et les UFA 10-038 et 10-025.

Ces UFA reposent sur un socle formé de roches métamorphiques notamment le granite et le gneiss. L'hydrographie est dans l'ensemble assez dense caractérisé par deux micro-bassins versants distincts : celui de la Kadéï, dont le fleuve est localisé pas loin du site d'étude et celui de la Ndjiwé. L'irrigation est assurée par un certain nombre de rivières qui matérialisent les limites naturelles. On retrouve aussi d'autres petits cours d'eau, tels que Bali, Bakélé, Nadjanga, Délépbwanda, Bouali, Pwango.

II.1.1.2.1. Climat et température

Ces UFA située dans le village de Mindourou 2 subissent une influence du climat équatorial de type guinéen classique. La mousson et l'harmattan donnent au climat son rythme saisonnier, qui se caractérise par quatre périodes bien distinctes :

- la petite saison des pluies, qui va de mi-mars à fin juin ;
- la petite saison sèche, qui va de fin juin à la mi-août ;
- la grande saison des pluies, qui s'étale de la mi-août jusqu'à novembre ;
- la grande saison sèche, qui s'étale entre novembre et mars.

D'après Kottek et *al.* (2006), sur l'année, la température moyenne à Mindourou II est de 24,1 °C (±1,4). La précipitation annuelle maximale est de 1405 mm.

II.1.1.2.2. Végétation

La notice de la carte phytogéographique du Cameroun indique que, ces UFA sont entièrement couverte par une forêt dense humide semi-caducifoliée appartenant au domaine Guinéo-Congolais dans une zone de transition se rattachant au type forêt mixte semi-caducifoliée caractérisée par des *Malvaceae* et *Ulmaceae* (Letouzey, 1985). D'après la carte d'inventaire d'exploitation de la société, ces UFA sont relativement riches, varié et soumises aux pressions anthropiques liées à la fragmentation dû à l'agriculture. Les principales espèces ou essences exploitables sont : *Triplochiton scleroxylon* (Ayous), *Alstonia boonei* (Emien), *Entandrophragma cylindricum* (Sapelli), *Terminalia superba* (Fraké), *Mansonia altissima* (Bété), *Guarea sp.* (Bossé), *Eribroma oblongum* (Eyong).

II.1.2. Données destructives à l'échelle de l'arbre : arbres coupée/pesée

Dans les différentes figures de ce document, les espèces ont été nommées par la première lettre du genre et par toutes les lettres de l'épithète spécifique : par exemple *Pterocarpus soyauxii* est représenté par *P. soyauxii.*

Entre 2015 et 2017, 821 arbres repartis au sein de 16 familles regroupés en 51 espèces ont été échantillonnés dans les différents sites études (Fig. 9 et Tableau III). Ces arbres couvrent d'une part, le gradient dendrométrique (hauteur totale : min = 8,2 ; max = 67 m ; diamètre à hauteur de poitrine min = 10,3 ; max = 208 cm) et d'autre part le gradient de densité spécifique de bois (WD) (min = 0,210 ; max = 0,925 g.cm^{-3}). *Pterocarpus soyauxii* avec 51 arbres ou individus a été l'espèce la plus échantillonnée alors que *Julbernardia pellegriniana* représente l'espèce la moins échantillonnée au cours de cette étude avec

seulement 3 arbres. Les Fabaceae représentent la famille la plus échantillonnée avec 14 espèces tandis que 6 autres familles (Anisophylleaceae, Apocynaceae, Combretaceae, Lecythidaceae, Moraceae, Ochnaceae) présentent juste une seule espèce chacune (Tableau III).

Tableau III : Caractéristiques des espèces échantillonnées avec la methode destructive.

Ce tableau présente pour chaque taxon échantillonné, le nombre d'arbre échantillonné par espèce (N), la variation du diamètre à hauteur de poitrine (DBH, en cm), la moyenne et l'erreur standard de : i) de la densité du bois obtenue de la base de données globale de densité (GWD, en $g.cm^{-3}$), ii) la densité du bois prise au niveau de la base de la tige (WD_{Base}, en $g.cm^{-3}$), iii) la densité pondérée moyenne du bois obtenue par la pondération du volume du compartiment par sa densité du bois (VWWD, en $g.cm^{-3}$) et Niv le niveau de subdivision végétale où la densité globale (GWD) a été calculée.

Famille	Taxon Espèces	N	DBH (Min – Max)	WD GWD (sd)	 WD_{Base} (sd)	 Niv.	VWWD (sd)
Anisophylleaceae	*Poga oleosa*	7	24 - 130	0,393 (0,53)	0,412 (0,24)	sp	0,444 (0,29)
Annonaceae	*Annickia chlorantha*	5	11,3 - 51	0,437 (0,47)	0,506 (0,52)	sp	0,444 (0,32)
	Anonidium mannii	13	18,7 – 1.8	0,291 (0,8)	0,326 (0,20)	sp	0,329 (0,18)
	Polyalthia suaveolens	12	14,5 - 51	0,695 (NA)	0,653 (0,47)	sp	0,593 (0,279)
	*Xylopia a*et *hiopica*	26	15 – 76,7	0,442 (0,11)	0,571 (0,52)	sp	0,539.1 (0,615)
Apocynaceae	*Alstonia boonei*	9	16 – 128,7	0,321 (0,63)	0,392 (0,36)	sp	0,379.4 (0,461)
Burseraceae	*Aucoumea klaineana*	34	14 – 169,3	0,377 (0,54)	0,429 (0,62)	sp	0,404.5 (0,662)
	Canarium schweinfurthii	8	20,8 – 60,5	0,408 (0,62)	0,486 (0,65)	sp	0,445.3 (0,437)
	Santiria trimera	9	12,3 - 52.5	0,546 (0,40)	0,590 (0,35)	sp	0,542.6 (0,183)
Cannabaceae	*Celtis adolfi-friderici*	9	17,7 – 70,5	0,581 (0,63)	0,666 (0,53)	sp	0,567.6 (0,505)
Combret aceae	*Terminalia superba*	28	13 – 113,5	0,458 (0,64)	0,510 (0,43)	sp	0,484.2 (0,512)
Euphorbiaceae	*Macaranga barteri*	12	14,8 – 53,5	0,388 (0,52)	0,381 (0,50)	ge	0,365.9 (0,357)
	Plagiostyles africana	12	17,1 – 51,5	0,741 (0,11)	0,593 (0,58)	sp	0,565.5 (0,526)
	Ricinodendron heudelotii	20	14,5 - 126	0,210 (0,17)	0,276 (0,15)	sp	0,297 (0,34)
Fabaceae	*Baphia lepidopodrys*	6	14,5 - 67	0,701 (0,246)	0,807 (0,54)	ge	0,758 (0,41)

	Brachystegia laurentii	9	11,7 – 46,5	0,499 (0,39)	0,478 (0,31)	sp	0,451 (0,36)
	Calpocalyx heitzii	7	18 - 88	0,726 (0,53)	0,820 (0,11)	sp	0,649 (0,97)
	Cylicodiscus gabunensis	19	13,5 – 59,5	0,789 (0,79)	0,836 (0,91)	sp	0,700 (0,99)
	Cynometra hankei	12	17,8 - 112	0,840 (0,31)	0,749 (0,42)	sp	0,687 (0,32)
	Dialium pachyphyllum	13	16 - 129	0,922 (0,38)	0,808 (0,58.7)	sp	0,705 (0,41)
	Erythrophleum ivorense	10	17,5 - 172	0,773 (0,59)	0,773 (0,59)	sp	0,687 (0,66)
	Erythrophleum suaveolens	22	16,6 – 20,5	0,872 (0,92)	0,811 (0,58)	sp	0,719 (0,54)
	Gilbertiodendron dewevrei	39	11,7 - 158	0,706 (0,23)	0,644 (0,36)	sp	0,663 (0,28)
	Julbernardia pellegriniana	3	80 – 108,6	0,674 (0,71)	0,656 (0,36)	sp	0,652 (0,19)
	Pentaclethra macrophylla	12	11,5 - 112	0,841 (0,68)	0,848 (0,60)	sp	0,716 (0,61)
	Pericopsis elata	9	14,8 – 58,5	0,639 (0,41)	0,727 (0,42)	sp	0,628 (0,38)
	Prioria oxyphylla	10	14,8 – 33,3	0,570 (0,51)	0,534 (0,46)	sp	0,537 (0,38)
	Pterocarpus soyauxii	51	11,6 - 144	0,657 (0,71)	0,66 (0,52)	sp	0,570 (0,74)
	Scorodophloeus zenkeri	7	15,8 – 97,5	0,723 (0,88)	0,680 (0,20)	sp	0,642 (0,14)
Irvingiaceae	*Desbordesia glaucescens*	12	14,5 -170	0,915 (0,65)	0,859 (0,32)	sp	0,767 (0,61)
	Irvingia grandifolia	8	10,3 -134	0,800 (0,19)	0,812 (0,39)	sp	0,726 (0,34)
	Klainedoxa gabonensis	5	52 - 102	0,925 (0,11)	0,782 (0,17)	sp	0,770 (0,13)
Lecythidaceae	*Petersianthus macrocarpus*	50	12,5 - 115	0,676 (0,56)	0,621 (0,41)	sp	0,569 (0,46)
Malvaceae	*Duboscia macrocarpa*	7	26,5 – 20,3	0,507 (0,13)	0,556 (0,68)	fa	0,514 (0,53)
	Eribroma oblongum	9	17,8 – 100,8	0,638 (0,33)	0,615 (0,51)	sp	0,521 (0,65)
	Mansonia altissima	7	19 – 74,56	0,564 (0,34)	0,534 (0,26)	sp	0,510 (0,21)

	Triplochiton scleroxylon	20	13,5 -208	0,334 (0,37)	0,443 (0,78)	sp	0,389 (0,47)
Meliaceae	*Entandrophragma candollei*	9	15 -173	0,574 (0,71)	0,572 (0,36)	sp	0,542 (0,51)
	Entandrophragma cylindricum	40	15,2 – 9,42	0,571 (0,36)	0,569 (0,44)	sp	0,543 (0,42)
	Guarea cedrata	6	16,5 -70,5	0,527 (0,17)	0,605 (0,55)	ge	0,541 (0,56)
	Khaya anthotheca	8	12,1 - 113	0,490 (0,43)	0,552 (0,38)	sp	0,526 (0,35)
	Lovoa trichilioides	6	45,5 – 107,6	0,454 (0,40)	0,633 (0,64)	sp	0,590 (0,44)
Moraceae	*Milicia excelsa*	21	18,5 - 116	0,575 (0,61)	0,593 (0,56)	sp	0,510 (0,52)
Myristicaceae	*Pycnanthus angolensis*	54	13 - 130	0,408 (0,65)	0,438 (0,38)	sp	0,412 (0,45)
	Scyphocephalium mannii	12	36,8 – 90,8	0,507 (0,88)	0,478 (0,32)	sp	0,428 (0,31)
	Staudtia kamerunensis	42	12,6 – 19,3	0,796 (0,72)	0,717 (0,62)	sp	0,639 (0,59)
Ochnaceae	*Lophira alata*	34	11 - 152	0,896 (0,56)	0,875 (0,47)	sp	0,791 (0,54)
Olacaceae	*Ongokea gore*	7	36,1 – 72,5	0,749 (0,42)	0,713 (0,20)	sp	0,679 (0,23)
	Strombosia grandifolia	8	14,5 – 54,7	0,824 (0,64)	0,652 (0,25)	sp	0,623 (0,28)
Sapotaceae	*Autranella congolensis*	12	10,5 - 200	0,777 (0,87)	0,785 (0,38)	sp	0,698 (0,34)
	Manilkara mabokeënsis	11	14,5 - 106	0,867 (0,40)	0,797 (0,23)	ge	0,708 (0,23)

II.1.3. Données non destructives à l'échelle de l'arbre : LiDAR terrestre

Entre juillet 2015 et août 2016, 61 arbres présents dans l'échantillonnage du site Cameroun ont pu être scannés 2 jours avant qu'ils ne soient abattus. Ces arbres scannés couvrent aussi bien le gradient de hauteur totale (min =8,7 m ; max =53,6 m), de densité spécifique de bois (min=0,3 ; max=0,8 g.cm^{-3}), de diamètre à hauteur de poitrine (min=10,8 cm ; max =186,6 cm) et se distribuent au sein de 15 espèces réparties dans 8 familles. Ainsi, pour évaluer la robustesse du LiDAR terrestre à estimer la biomasse aérienne, à établir les modèles allométriques et à estimer la surface foliaire des arbres, ces 61 arbres ont été utilisés alors que pour la mise en évidence du biais des densités spécifiques du bois sur les estimations de biomasse aérienne dérivée des données LiDAR terrestre. C'est tout le jeu de données de 821 arbres collectés dans tout le bassin du Congo qui a été mis à contribution.

II.1.3.1. Spécifications du LiDAR-terrestre utilisé pour scanner les arbres

Le LiDAR terrestre (TLS) C10 de marque « *Leica* » a été utilisé au cours de cette étude (Fig. 10). Cet appareil fonctionne en décalage de phase et enregistre uniquement le premier retour du signal émis.

Fig. 10 : LiDAR terrestre C10 monté sur son trépied en forêt semi décidue du Sud-Est du Cameroun.

Ce TLS a été monté sur son support ou trépieds qui lui a assuré une stabilité durant tous les scans. Cet instrument émet un laser de longueur d'onde verte de 532 nm et possède une tête de numérisation rotative et un miroir couvrant un champ visuel de 360° × 270° : soit un angle

maximum suivant la verticale de 270° et un angle de 360° sur l'horizontal. Il offre ainsi à l'utilisateur des avantages de haute précision, de longue portée (distance maximum de détection d'objet : 300 m), de rapidité d'acquissions de données et la numérisation complète de la scène (Tableau IV).

Tableau IV : Quelques spécificités techniques du LiDAR terrestre C10 de *Leica.*

Spécificités	Désignations		
Longueur d'onde	Vert 532 nm		
Distance maximale de détection	300 m		
Precision sur la surface à scanner	2 mm à 25 m ; 4 mm à 50 m ; 8 mm à 100 m		
Capacité de stockage des données	80 GB		
Type de numérisation	Basse :	20 cm / 100 m	2 min
	Moyenne	10 cm / 100 m	7 min
	Haute	5 cm / 100 m	30 min
	Très haute	2 cm / 100 m	180 min
Poids ; température d'utilisation ; autonomie	13 kg ; 0°C à +40°C ; 90 min / batterie		

II.1.3.2. Fonctionnement du LiDAR-terrestre

Pour avoir une image tri-dimensionnelle (3D) d'un arbre d'intérêt, plusieurs (au moins 3) stations de scan ont été faites en plaçant le LiDAR terrestre (TLS) à différentes stations autour de l'arbre ou de la surface à scanner. Un projet de scan correspond ainsi à différentes stations de scan qui plus tard sur ordinateur sont consolidées ou assemblées pour donner une image 3D complète de l'arbre d'intérêt scanné. Des cibles bleues et blanches ont été utilisées comme points de ralliement des stations (Fig. 10). Pour s'assurer d'un assemblage efficace entre les différentes stations, au moins trois cibles à haute densité de scan (HDS) ont été disposées aléatoirement dans la scène à scanner. L'ensemble des étapes qui ont été réalisées de la mise en tension ou marche, au déroulement d'un scan et l'arrêt du TLS C10 utilisé au cours de ce travail sont reprises en annexe (Annexe 1).

II.1.4. Données d'inventaire à l'échelle du peuplement

Des parcelles permanentes d'un-ha de superficie soit 100 m × 100 m (L×l) et orientées Sud-Nord (Y) et Est-Ouest (X) ont été installées dans la même zone d'étude (site du

Cameroun) dans le cadre d'autres études connexes (Fig. 11). Au cours de l'installation de ces parcelles, les données floristiques, dendrométriques à savoir le diamètre à hauteur de poitrine (DBH) (en cm, chez tous les arbres de DBH ≥ à 10 cm) et la hauteur totale (HT, en m) (d'au moins 50 arbres de classes différentes de DBH) ont été collectées. Les mesures de HT dans ces parcelles ont été faites avec le TruPulse 360® (Fig. 11 C). Ce nombre d'au moins 50 arbres est suffisant pour la réalisation des modèles de hauteur-diamètre (HD) par parcelle ou par site d'études (Fayolle et *al.*, 2013 ; Réjou-Méchain et *al.*, 2017 ; Sullivan et *al.*, 2018). Les arbres ont été identifiés au plus bas taxon par un botaniste expérimenté. Cette identification a été faite à l'aide des flores locales, des guides d'identification et des échantillons d'herbier ont été collectés, pressés, séchés et rapportés au laboratoire de Systématique et d'Ecologie de l'Ecole Normale Supérieure de Yaoundé I et à deux autres herbiers (l'herbier National du Cameroun et celui de l'Université Libre de Bruxelles) pour confirmation d'identification.

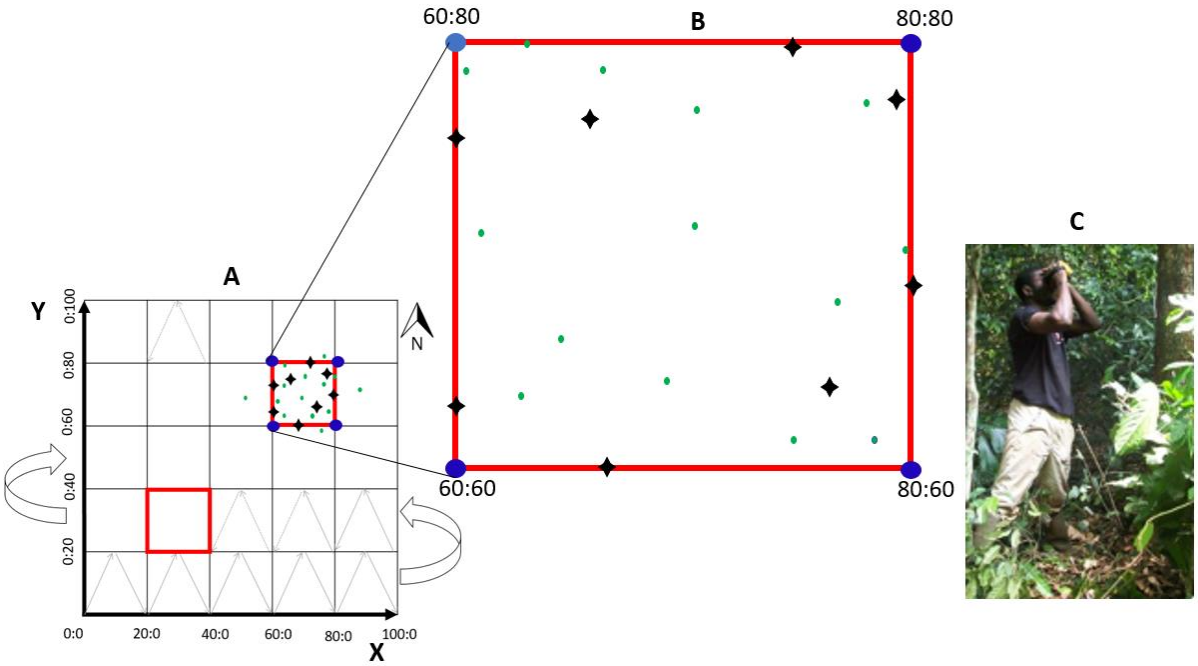


Fig. 11 : Dispositif de mise en place de parcelle d'un-hectare et technique d'échantillonnage LiDAR terrestre réalisée.
(A : Parcelle d'un hectare de forêt subdivisée en 25 quadrats de 20 mètres de coté. Les flèches indiquent le déplacement dans et entre les quadrats. Les quadrats en rouge de 20 × 20 m représentant les unités où les acquisitions LiDAR terrestre ont eu lieu. B : les points bleus sont des cibles du LiDAR-terrestre, les étoiles noires représentent les différentes stations de scan et en vert les différents arbres présents dans le quadrat. C : mesure de la hauteur totale des arbres dans la parcelle).

Dans ces parcelles, certains quadrats ont été scannés au TLS (Fig. 11). Le choix du quadrats a été orienté par l'abondance des grands arbres présents dans les différents quadrats. Ainsi, en moyenne 5 stations de scan à haute résolution ont été réalisées pour scanner les

différents quadrats et le positionnement des différentes stations de scan a été fait de manière à minimiser ou réduire les potentielles occlusions causées par le voisinage des arbres.

Pour des arbres présentant de multi tiges et ou situés sur un sol de forte pente et présentant des contreforts ou des déformations, leur DBH a été mesuré à hauteur du trait de peinture rouge avec un ruban diamétrique de trois ou de cinq mètres (Fig. 12). Pour tous les arbres présentant une déformation à la hauteur de mesure ou situé sur un sol incliné, la procédure conventionnelle décrite dans Picard et *al.* (2008), et reprise par la figure suivante a été appliquée (Fig. 12).

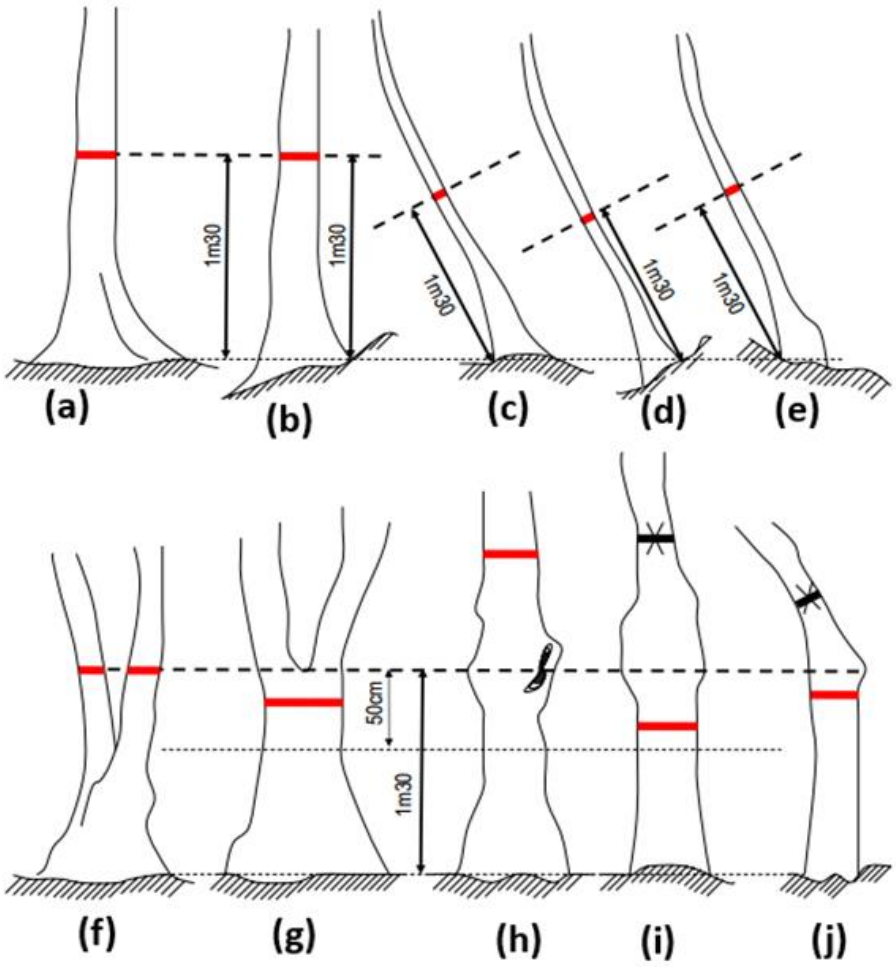


Fig. 12 : Positionnement du trait de peinture à la hauteur de reférence pour la mesure du diamètre à hauteur de poitrine des arbres.

(a) Arbre droit sur un sol plat. (b) Arbre droit sur un terrain en pente : la hauteur de référence est mesurée en amont du tronc. (c) Arbre penché sur un sol plat : la hauteur de référence est mesurée sur la partie interne du tronc. (d-e) Arbre penché sur un sol en pente. La hauteur est mesurée en amont du tronc. (f-g) Fourche avant et à 1,30 m. (h) Déformation à 1,30 m, le tronc présente des zones cylindriques de circonférence proche en-dessous et au-dessus de la hauteur de référence : on remonte le trait. (i) et (j) Déformations à 1,30 m, le tronc avec des zones cylindriques de circonférence très différente en-dessous et au-dessus de la hauteur de référence : on descend le trait de peinture, dans la limite de 50 cm (Picard & Gourlet-Fleury, 2008).

II.2. Méthodes

II.2.1. Calcul de la biomasse aérienne à partir des données destructives à l'échelle de l'arbre

II.2.1.1. Mesure des paramètres dendrométriques

Avant abattage des arbres, la prise des cordonnées GPS (Global Positioning System 62S) et la mesure des paramètres dendrométriques ont été réalisées. Ces paramètres dendrométriques mesurés étaient principalement :

- le diamètre à hauteur de poitrine (DBH, en cm) qui a été pris à l'aide d'un ruban diamétrique de cinq mètre ;
- la hauteur totale de l'arbre (HT, en m) représentée par la distance totale comprise entre le pied et l'apex de l'arbre ;
- la hauteur de la tige (H, en m), qui a été défini comme la distance comprise entre le sol et la première grosse branche ;
- et le rayon du houppier (Cr, en m) suivant quatre points cardinaux (Sud-Nord et Ouest-Est).

Ces différentes mesures ont été réalisées suivant les procédures décrites dans la littérature (Fayolle et *al.*, 2014 ; Goodman et *al.*, 2014 ; Picard et *al.*, 2008). Les mesures de HT et de Cr ont été faites à l'aide du télémètre vertex IV (Fig. 13). Ces mesures de HT ont été faites en deux étapes :

- premièrement, le transpondeur du vertex (point jaune) a été positionné à 1,30 m sur le tronc de l'arbre et par la suite une distance permettant d'avoir un visuel sur le point le plus haut de l'arbre a été faite ;
- deuxièmement, le laser du vertex a été pointé sur son transpondeur puis sur le point de l'arbre défini comme le plus haut (Fig. 13).

En ce qui concerne la mesure du Cr, à l'aide de la boussole, une orientation des points cardinaux a pu être définie (Fig. 13 B). La visée pour la mesure du rayon suivant un point s'est faite du pied de l'arbre vers l'extrémité du houppier (Fig. 13 B). La distance comprise entre ces deux points constitue le Cr suivant le point cardinal considéré (Rondeux, 1999 ; van Laar Anthonie & Akça Alparslan, 2007).

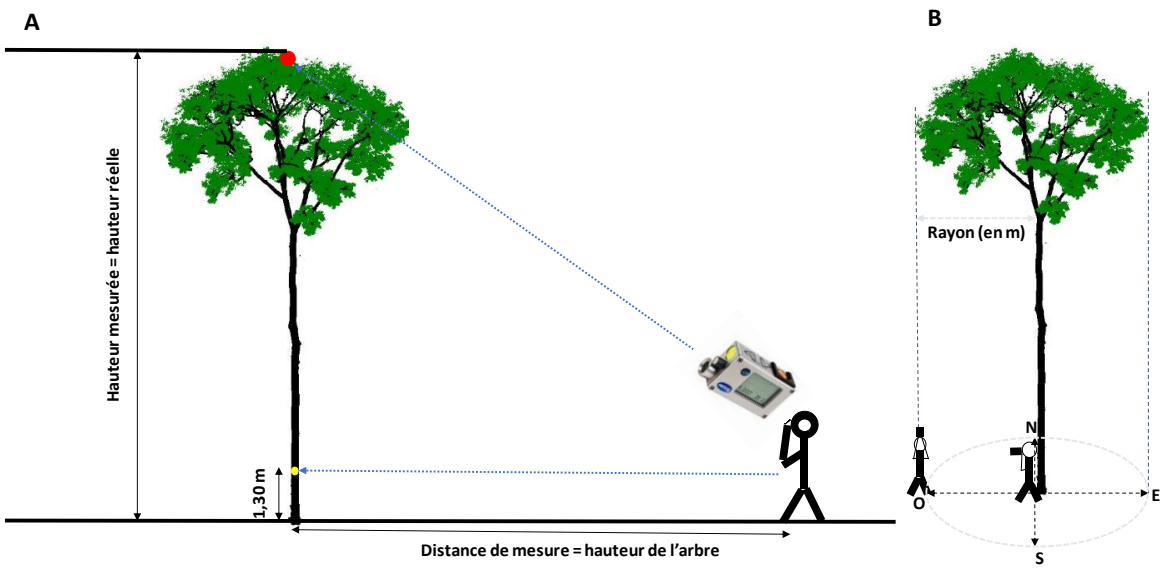


Fig. 13 : Mesure des paramètres de structure des arbres.
(A : mesure de la hauteur totale. B : mesure du rayon du houppier des arbres).

II.2.1.2. Estimation de la biomasse aérienne

Après abattage, les arbres ont été subdivisés en 7 compartiments à savoir :

- la souche (abrégée Stu) qui représente la partie de l'arbre inférieure au lieu de découpe ;
- la culée (abrégée Ste_b) qui représente la partie de l'arbre comprise entre la souche et la base de la bille ;
- la bille (abrégée Ste) qui représente la partie commerciale de la tige ;
- les grosses branches (LB) ont été définies comme les branches donc le diamètre à la base est supérieure à 20 cm (Ø > 20 cm) ;
- les moyennes branches (MB) quant à elles représentent les branches avec un diamètre à la base inférieure à 20 cm et supérieure à 5 cm (5 < Ø < 20 cm) ;
- les petites branches (SM) sont celles avec un diamètre inférieur à 5 cm (Ø < 5 cm) ;
- et les feuilles représentées par les brindilles (Ø < 1 cm) plus les pétioles et le limbe.

Les fruits lorsqu'ils étaient présents ont été pesés séparément. Approximativement toutes les feuilles de chaque arbre ont pu être pesées à l'aide d'une balance électronique « PCE-CS 300 » de précision 100 g (Fig. 14 C).

Fig. 14 : Méthode destructive appliquée sur les arbres en forêt pour le pesage et le cubage.

(A-B : pesage des compartiments par petit segment de 1 ou 2 m. C : mise en place du dispositif pour le pesage des feuilles. D : cubage d'une tige commerciale. E : pesage d'une culée d'un arbre à l'aide d'une fourchette).

Pour des questions d'ordre commerciale (les espèces exploitées par les différentes compagnies forestières partenaires) ou logistiques, certains arbres ont été directement pesés ou cubés (Fig. 14 A, B, D et E). Tous les compartiments ou segment de bois (excepté la souche) avec un DBH ≤ 70 cm ont directement pu être pesés sur le terrain à l'aide de deux balances électroniques PCE-CS 3000 et 5000 ayant une précision 0,5 et de 1 kg respectivement. Ceux avec un DBH ≥ 70 cm (y compris la souche et les billes des arbres commerciaux) ont été cubés (mesure des diamètres base et extrémité) tous les un mètre (sur la bille) et deux mètres (dans les branches) et leur volume frais a pu être déterminé suivant la formule de *Smalian* (1) tel que décrite dans la littérature (Henry et *al.*, 2010 ; Fayolle et *al.*, 2013 ; Ploton et *al.*, 2016 ; Momo Takoudjou et *al.*, 2018).

$$V_s = \pi \times \frac{L_s}{8} \times (\emptyset_{1_1}^2 + \emptyset_2^2) \qquad (1)$$

où V_s est le volume de la section (en m^3), L_s la longueur de la section (en m), $\emptyset_1^2$ et $\emptyset_2^2$ respectivement, les diamètres (en m) à la base et à l'extrémité de la section et π = 3,141593.

Pour réduire les erreurs d'estimation de biomasse aérienne à l'échelle individuelle dues en milieu tropicale par la présence des grands contreforts (Henry et *al.*, 2010 ; Picard, Saint-andré & Henry, 2012), des mesures de hauteur souches ont été faites sur le terrain sur toutes les souches présentant des contreforts et le volume a été calculé en utilisant la méthode décrite dans la littérature (Fayolle et *al.*, 2013). Elle consiste à utiliser les photographies géo référencées (à l'aide d'une mire) et faire une digitalisation du contour de la souche et des contreforts pour arriver à modéliser et déduire la surface transversale (Fig. 15). Le logiciel de cartographie Quantum gis (QGis : *version 2.18*) a été utilisé pour cette estimation du volume (www.qgis.org/fr). Le volume de la souche (en m^3) a été ensuite obtenu en multipliant la surface (en m^2) par la hauteur (en m) souche mesurée en forêt.

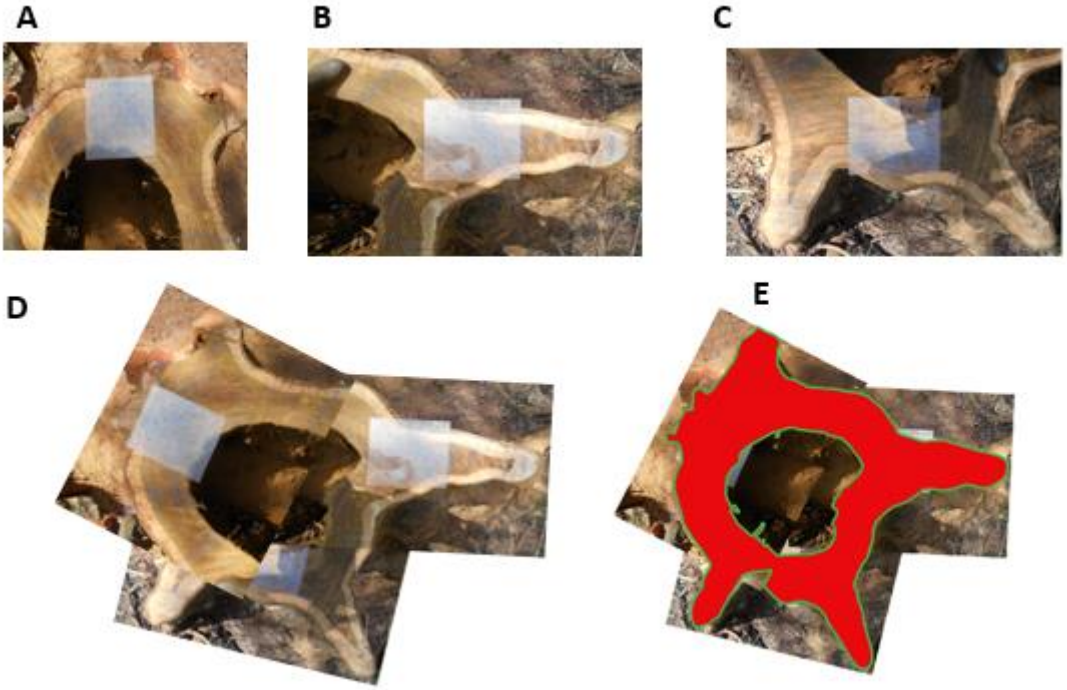


Fig. 15 : Assemblage des différentes prises de vue d'une souche présentant des contreforts et une surface creuse.
(A-C : photographies de la souche sous trois angles de vue différentes ; D : unification des trois différentes photographies de la souche grâce à la mire géoreférenciée ; E : digitalisation et estimation de la surface superieure de la souche).

II.2.1.3. Collecte d'échantillons

II.2.1.3.1. Densité spécifique du bois

Des échantillons de bois d'environ 3 à 5 cm d'épaisseur (Fig. 16 A) ont été prélevés sur tous les compartiments ligneux (*Stu*, Ste_b, *Ste*, *LB*, *MB*, *SM*) de chaque individu pour détermination de la densité spécifique du bois des compartiments et individuelle en laboratoire. C'est un total de 12181 échantillons de bois qui ont pu ainsi être collectés à travers les 6 sites d'études sur ces différents compartiments. Pour les compartiments très volumineux, deux quartiers de tare opposés ont été prélevés alors que pour les branches par exemple toute la rondelle a été conservée (Fig. 16 B-D). Avant l'étiquetage et la conservation dans les sacs en polyéthylène, les masses fraiches de ces échantillons de bois ont été déterminées à l'aide des pesons mécaniques de 1 et de 5 kg (Fig. 16 C).

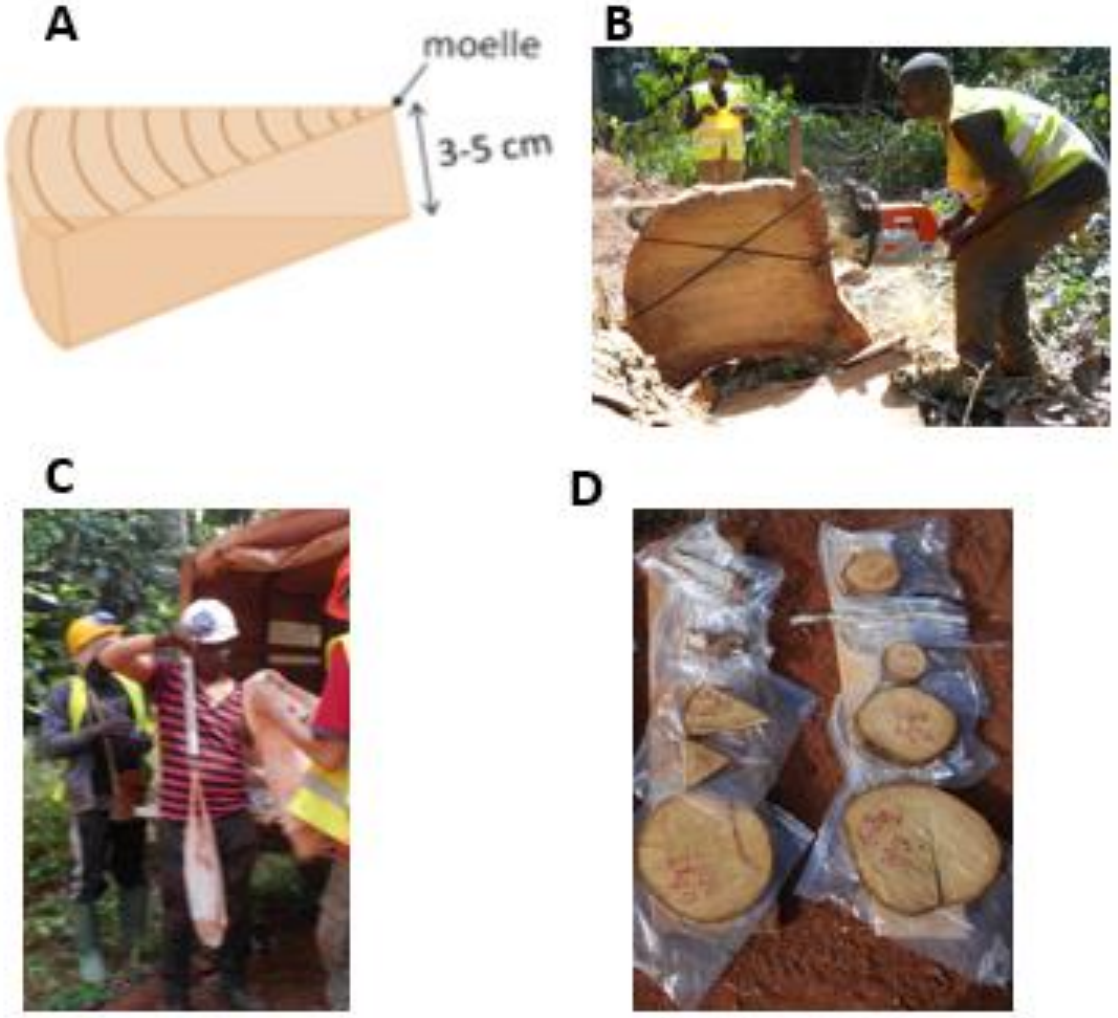


Fig. 16 : Prélèvement des échantillons de bois pour détermination de la densité du bois.
(A: épaisseur théorique d'une tarte de bois. B : découpage des échantillons de bois. C : pesée des échantillons et (D) étiquetages puis empaquetage dans les sacs en polyéthylène).

Le volume frais (en cm^3) de ces échantillons de bois a été mesuré au laboratoire par la méthode d'Archimède (Chave et *al.*, 2009, 2004 ; Fayolle et *al.*, 2018 ; Nogueira et *al.*, 2008b, 2005 ; Vieilledent et *al.*, 2012 ; Williamson & Wiemann, 2010). Elle a consisté à immerger chaque échantillon de bois dans un récipient (de 5 litres) rempli d'eau qui a été au préalable monté sur une balance numérique (de précision 0,01 g). La masse (Mf, en g) mesurée par le déplacement de l'eau était égale au volume de l'échantillon (Vf, en cm^3) car la densité volumique (ρeau, g/cm^3) de l'eau est supposée être égale à 1 à température ambiante (proche de 25°C) du laboratoire (Fig. 17 A).

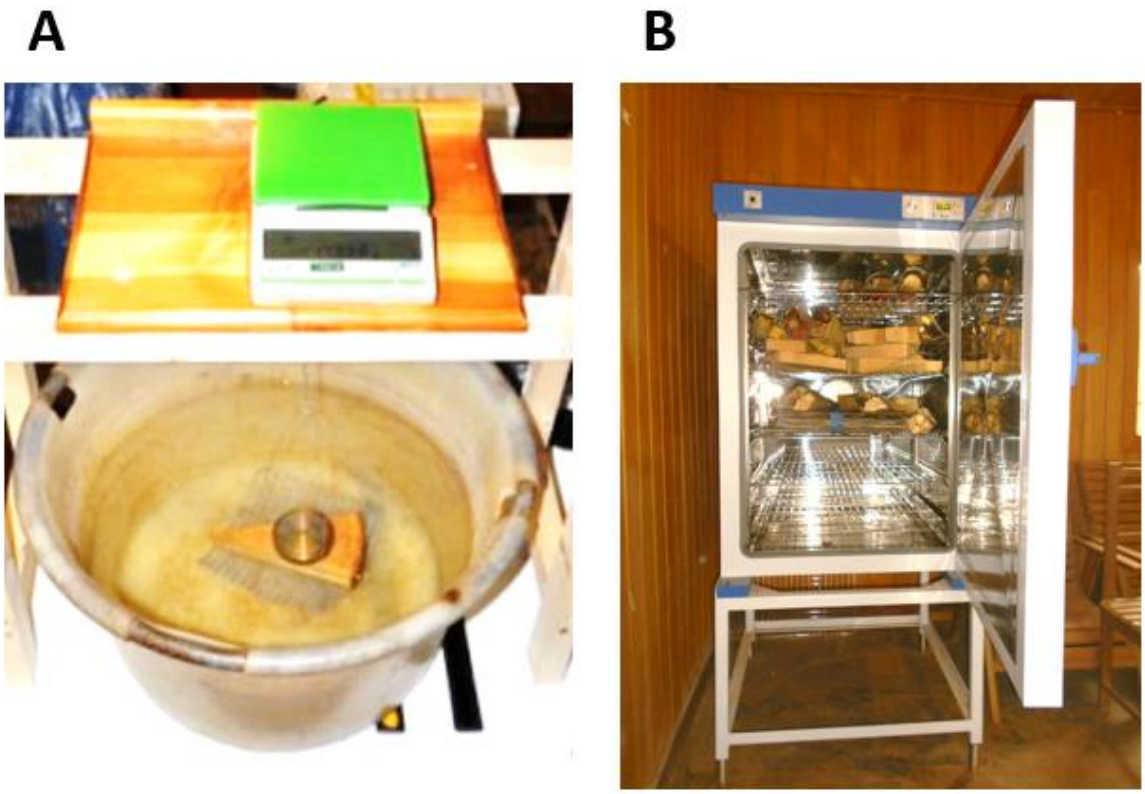


Fig. 17 : Détermination du volume frais et séchage des échantillons de bois de chaque compartiment en laboratoire.

Après essorage et pré-séchage à l'air libre, les échantillons de bois de chaque compartiment ont été déposés sur un papier sulfurisé (résistant à des grandes températures et étiqueté avec le numéro de l'échantillon) puis séchés à l'étuve à 105 °C jusqu'à obtention de masse anhydre ou sèche (Ms) constante à 12 % d'humidité (Fig. 17 B). En utilisant le volume frais (Vf), la masse anhydre (Ms, g) et la densité volumique de l'eau (ρ eau=1), la densité spécifique de l'échantillon (ρe, g/cm^3) et le pourcentage en eau ont été calculés grâce aux formules suivantes :

$$\rho e = \frac{\frac{Ms}{Vf}}{1} \quad (2)$$

$$Pe = 100 \times \frac{Mf - Ms}{Mf} \quad (3)$$

La moyenne a été utilisée sur les différentes valeurs de ρe, Pe, ρ et P pour arriver à déterminer respectivement une densité spécifique (ρc) et un pourcentage en eau (ρec) moyenne liée au compartiment et une densité spécifique (ρ) et un pourcentage en eau moyenne liée à chaque arbre.

Pour les compartiments ayant subi un cubage (mesure de volume) en forêt, la masse fraîche a été obtenue par multiplication du volume cubé à la densité par ρc, et par la suite la biomasse aérienne individuelle (AGB_i) sèche a été obtenue par addition de la biomasse de chaque compartiment (souche, culée, tige, grosse, moyenne, petite branche et feuilles) et en multipliant par le pourcentage en eau moyen individuel ($AGB_i = AGB_i \times (1 - \frac{Pe_i}{100})$) (Vieilledent et *al.*, 2012 ; Ploton et *al.*, 2016 ; Fayolle et *al.*, 2018 ; Momo Takoudjou et *al.*, 2018).

II.2.1.3.2. Estimation de la surface foliaire

Après abattage des arbres, certaines branches (au moins 3 et au plus 5) de diamètres (Ø) ≥ 5 cm jugées intactes ont été sélectionnées. Ces branches ont été choisies en fonction de leurs positions dans le houppier (bas, milieu et haut). Les feuilles (désignées par le limbe et les pétioles) ont été séparées des brindilles (petite branche de Ø ≤ 1 cm) puis comptées et pesées (avec la balance PCE-CE 300) (Fig. 18 D). Pour chaque branche échantillonnée, des échantillons de feuilles ont été collectés aléatoirement et conservés dans des sacs en polyéthylène pour estimation de la surface foliaire en laboratoire.

Fig. 18 : Protocol de pesée des feuilles des branches destinées à l'estimation de la surface foliaire des arbres.
(A : branche sélectionnée, B-C : séparation feuilles des brindilles. D : pesée des feuilles).

Pour chaque différent sac d'échantillon de feuilles, une vingtaine ont été pesées (balance numérique Kern-PLS de 6 kg avec 0.01 de précision) puis scannées (à l'aide du scanner de marque CanoScanLiDE) en laboratoire (Fig. 19 A). Ces différents scans ont été analysés dans le logiciel TOASTER à l'aide du plugin ImageJ pour obtenir automatiquement la surface foliaire dérivée à chaque feuilles (Fig. 19 B) (Borianne & Brunel, 2012).

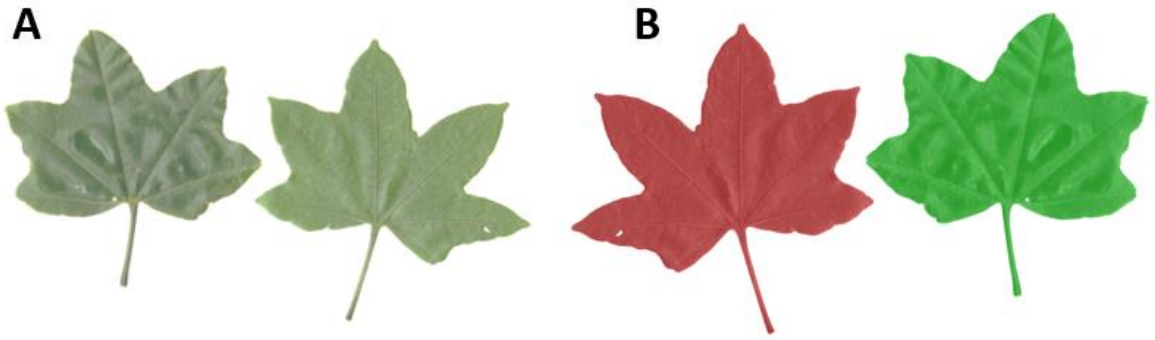


Fig. 19 : Estimation de la surface foliaire via le logiciel ImageJ grâce au plugin TOASTER. (A : scan de feuilles obtenu par numérisation sur CanoScanLiDE. B : reconstitution de la surface foliaire via TOASTER).

II.2.2. Calcul de la biomasse aérienne à partir des données non destructives à l'échelle de l'arbre

II.2.2.1. Collecte des données LiDAR terrestre en forêt

Une fois les arbres d'intérêt identifiés, un nettoyage de leurs environs immédiats a été rapidement réalisé. En effet, les éléments herbacés et quelques petits ligneux (DBH < 5 cm) au pourtour des arbres d'intérêt bloqueraient le signal du LiDAR-terrestre (TLS). La description de l'arbre dans le scan TLS sera alors partielle, phénomène connu dans la littérature sous le nom « d'occlusion » due au voisinage (Dassot, Constant & Fournier, 2011 ; Dassot et *al.*, 2012 ; Calders et *al.*, 2015, 2018 ; Hackenberg, Wassenberg, et *al.*, 2015). Après ce nettoyage, quatre cibles (qui représentent les points de références entre les différentes stations) ont été disposées aléatoirement dans la scène et au moins trois stations de scan ont été réalisées autour des arbres d'intérêts (Fig. 6). Le temps pris par chaque station de scan varie de 5 à 30 minutes ceci en fonction de la résolution de scan choisie et d'angle horizontal de scan choisi. Au cours des différentes numérisations, la résolution moyenne et haute a été

utilisée. Par station, un premier scan a été fait en moyenne résolution et sur la même station un zoom sur le houppier a été fait en haute résolution. Ce procédé a permis de maximiser l'échantillonnage dans les branches pour réduire le phénomène occlusion due aux branches voisines du même arbre.

II.2.2.2. Collecte des données LiDAR terrestre en laboratoire

Le traitement des données LiDAR terrestre (TLS) se résume en cinq principales étapes à savoir :

- l'assemblage des différentes stations de scans ;
- l'extraction des arbres cibles ou d'intérêt ;
- la séparation du bois des feuilles (segmentation bois / feuilles) ;
- la modélisation cylindrique des nuages de points bois grâce le logiciel à accès libre Simpletree ;
- enfin, la réédition de certaines estimations de volume sortie de Simpletree via AMAPStudio-scan (http://amapstudio.cirad.fr/soft/scan/start) en ce qui concerne le tronc et le houppier et Geomagic studio 12 pour toutes les souches avec contreforts (https://fr.3dsystems.com/press-releases/geomagic/studio-12-offers-fastest-way-to-convert-3d-scans-of-phy).

II.2.2.2.1. Assemblage, extraction des arbres du nuage de points et estimation du volume LiDAR terrestre

Le diamètre à hauteur de poitrine (DBH, en cm) a été mesuré dans le nuage de points systématiquement à la même hauteur de mesure faite avant abattage de l'arbre. La hauteur de l'arbre a été prise comme la distance entre le point le plus bas au niveau du sol (z=0) et le point le plus haut dans le houppier (Disney et *al.,* 2018 ; Rahman et *al.,* 2017 ; Wilkes et *al.,* 2017). L'étape d'assemblage et d'extraction des arbres d'intérêts dans le nuage de points a été réalisée dans logiciel dédié *Cyclone REGISTER* (version 9.1) : logiciel spécifique au LiDAR terrestre (TLS) utilisé dans cette étude. L'assemblage des stations de scan a consisté à unir les différentes stations entre elles en utilisant les cibles et d'autres éléments communs à toutes les stations détectées automatiquement par le logiciel (Fig. 20 A-B). L'extraction des arbres d'intérêts dans le nuage de points consiste à localiser et extraire lesdits arbres (Fig. 20 C-D).

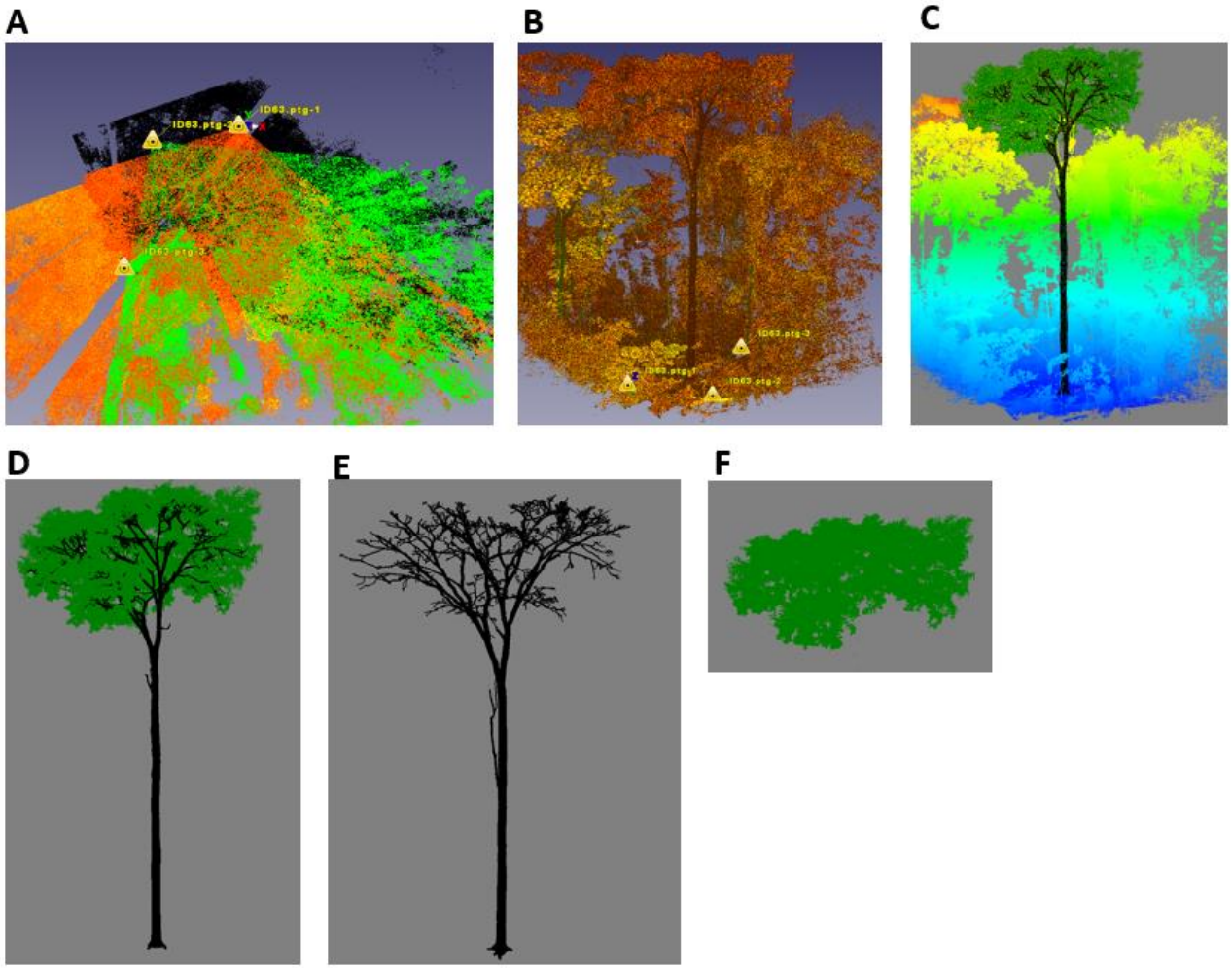


Fig. 20 : Différentes étapes conduisant à l'extraction des arbres d'intérêt dans le nuage de points LiDAR terrestre.
(A : vue de dessus en trois couleurs (vert, noir et orange) représentant les différentes stations de scan. B : vue de profil des stations assemblées. C : identification d'un arbre d'intérêt. D, E et F : extraction, et segmentation semi manuelle du bois des feuilles d'un arbre d'intérêt).

Avant l'étape de modélisation volumique, une segmentation semi manuelle du bois/feuilles a été réalisée dans le houppier de chaque arbre extrait (Fig. 20 E-F). Cette étape a été indispensable à appliquer car la modélisation cylindrique est appliquée sur le nuage de points représentant le bois (Calders et *al.*, 2015 ; Hackenberg, Wassenberg, et *al.*, 2015 ; Véga et *al.*, 2015 ; Gonzalez de Tanago et *al.*, 2018 ; Momo Takoudjou et *al.*, 2018). Les différents nuages de points bois ont par la suite été importés dans le logiciel à accès libre *Simple*t*ree* développé par Hackenberg et *al.*, (2015a) où la modélisation cylindrique a été réalisée. Les paramètres utilisés à cet effet, varient en fonction de la densité et la taille du nuage de points. Tous ces paramètres sont sauvegardés automatiquement dans *Simple*t*ree* et sont pour la plupart orientés sur la mise en place du cylindre (rayon et hauteur) de base appelé cylindre racine et les paramètres des cylindres à insérer dans les branches. L'ensemble de procédures à exécuter pour réaliser une modélisation cylindrique sur un nuage de points bois est décrite dans Hackenberg et *al.* (2015b ; a). Une version bien simplifiée de *Simple*t*ree* vient récemment d'être intégré dans la plateforme en ligne « CompuTree » où un paramétrage est proposé pour chaque arbre ceci en fonction de la qualité et de l'envergure du nuage de points (http://rdinnovation.onf.fr/projects/plugin-simpletree). En effet, *Simple*t*ree* produit à partir d'un nuage de points des modèles de structure quantitative (QSMs en anglais) qui sont des successions de cylindres de courts segments décrivant le nuage de points. Deux sources d'erreurs de modélisation cylindrique ont été rencontrées au cours de l'utilisation de *Simple*t*ree* à savoir la mauvaise insertion des cylindres au niveau des souches disposant des contreforts et l'absence de modélisation cylindrique à certaines parties dans le houppier (Fig. 21 A). Dans l'optique de solutionner ce problème rencontré au niveau des souches avec des contreforts, chaque nuage de points bois a été segmenté en trois compartiment grâce aux mesures (longueur des différents compartiments) faites sur le terrain à savoir :

- la souche qui regroupe ici la souche et la culée lorsqu'elle était présente ;
- la tige représentée par la partie comprise entre la culée et la base de la première grosse branche ;
- et le houppier qui comprend les grosses, les moyennes et les petites branches.

Ainsi le nuage de points souche présentant des contreforts et pour quelques tiges cannelées, leurs modélisations cylindriques ont été réajustées dans *Geomagic studio 12* avec une approche de maillage de surface (Fig. 21 B). Alors que pour le reste du nuage de points (tige et houppier) leurs modélisations cylindriques ont été réajustées dans le logiciel *AMAPStudio-scan* qui a été développé spécialement à cet effet au laboratoire de botAnique et

Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations (AMAP) (Fig. 21 B). *AMAPStudio-scan* est un logiciel libre accès et interactif qui est utilisé pour construire et éditer l'architecture (topologie et volume des segments) des plantes à partir d'un nuage de points. Au-delà d'éditer l'architecture, ce logiciel propose l'ajout des cylindres dans le nuage de points en fonction de plusieurs stratégies (projection convexe, ellipsoïde et ellipse).

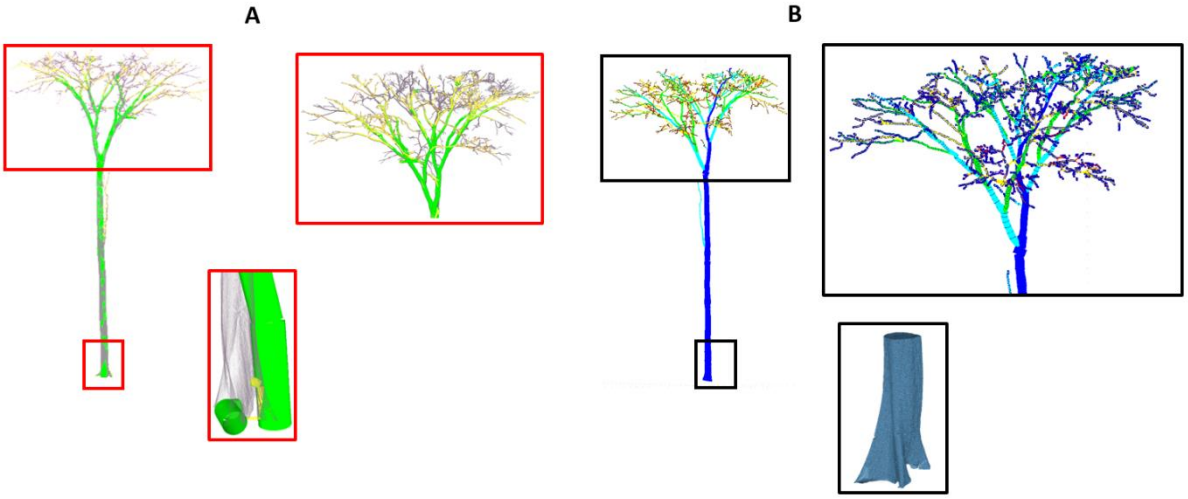


Fig. 21 : Modélisation cylindrique d'un nuage de points bois.
(A : modélisation dans *Simpletree*. B : amélioration des estimations de volume via *AMAPStudio-Scan* et *Geomagic-studio version 12*).

II.2.2.2.2. Estimation de la biomasse via les données LiDAR terrestre à l'échelle de l'arbre

Les volumes issus du LiDAR terrestre (TLS) ont été convertis en biomasse aérienne totale (AGB) en utilisant la densité spécifique du bois local issue de la densité du compartiment souche plus culée (WSG_{DEST}) ($équation$ 4)

$$AGB_{tot} = Vol_{tot} \times WSG_{DEST} \quad (4)$$

où AGB_{tot} est la biomasse aérienne totale en méga gramme (Mg), Vol_{tot} représentant la somme des volumes des trois compartiments et WSG_{DEST}, la densité spécifique locale (en $g.cm^{-3}$) du bois.

II.2.3. Calcul de la biomasse aérienne à partir des données d'inventaire LiDAR-terrestre à l'échelle du peuplement

Au final, c'est un total de douze parcelles qui ont pu être partiellement scannées au LiDAR terrestre (TLS). Ainsi, 42 quadrats de surfaces variables allant de 400 à 5000 m² qui ont pu être scannées au TLS. Le choix des quadrats à scanner dans ces parcelles a été défini en fonction du nombre des grands arbres (au moins 2) retrouvés dans les quadrats car ces arbres représentent plus 70 % de la biomasse à l'hectare (Bastin et *al.*, 2018 ; Slik et *al.*, 2013). La méthodologie de numérisation adoptée est assez similaire à celle réalisée pour les arbres isolés. Par contre, plusieurs stations de numérisation (au moins 5) sont nécessaires pour arriver à scanner une superficie de 400 m^2 (soit 20×20 m) ceci pendant 2 h 30 minutes (Fig. 22).

Fig. 22. Extrait d'un quadrat de 400 m² scanné au LiDAR terrestre et identification des arbres présent sur la base des numéros d'inventaire floristique (cercle noire).

Dans l'optique de faire le lien entre les relevés floristiques réalisés par l'équipe d'inventaire et les données LiDAR terrestre (TLS), avant les scans les numéros d'identification attribués par l'équipe inventaire a été reporté sur un certain nombre d'arbre grâce à une bombe de peinture de couleur rouge (Fig. 22). Ce procédé a permis de réaliser un

échantillonnage massif de 712 arbres dont la description botanique et leur richesse spécifique calculées sont référenciés en annexe (Annexe 2). Le diamètre à hauteur de poitrine (DBH) a été mesuré sur tous les arbres de plus de 10 cm diamètre extrait du nuage de points. Cette mesure a été faite à la même hauteur de mesure du DBH sur le terrain. Par contre la mesure de hauteur totale (HT_{TLS}) a seulement été faite seulement sur les arbres pour lesquels la hauteur totale (HT_{INV}) avait déjà été prise par l'équipe inventaire sur le terrain.

II.2.3.1. Estimation des valeurs de hauteur totale

Les différentes hauteurs totales mesurées au cours de l'inventaire botanique (HT_{INV}) ou sur les nuages de points LiDAR terrestres (HT_{TLS}) ont été utilisées séparément pour calibrer deux modèles allométriques basés sur la relation existante entre le diamètre à hauteur de poitrine (DBH) et la hauteur totale (HT) comme rencontré dans la littérature (Feldpausch et *al.*, 2012 ; Vieilledent et *al.*, 2012 ; Fayolle et *al.*, 2013, 2016 ; Sullivan et *al.*, 2018). Ainsi, une correspondance de 149 arbres a pu être faite dans les quadrats au cours de l'inventaire botanique et sur les nuages de points TLS. Des mesures de HT ont pu être faites sur ces arbres dans les nuages de points TLS et les cinq meilleurs modèles d'estimation de hauteur à partir du DBH ont pu être testés (Feldpausch et *al.*, 2012 ; Vieilledent et *al.*, 2012 ; Chave et *al.*, 2014 ; Molto et *al.*, 2014 ; Réjou-Méchain et *al.*, 2017). Ces différents modèles de prédiction des hauteurs testés à l'échelle locale (site d'étude du Cameroun) sont les suivants :

- les modèles du type logarithme qui ont été regroupés sous forme de trois modèles d'ordre 1 (log 1), second ordre (log 2) et de troisième ordre (log 3) et se présentent comme suit :

$$log\ 1:\ log(HT) = a + b \times log(DBH) + \varepsilon i \quad (5)$$

$$log\ 2:\ log(HT) = a + b \times log(DBH) + c \times log(DBH)^2 + \varepsilon i \quad (6)$$

$$log\ 3:\ log(HT) = a + b \times log(DBH) + c \times log(DBH)^2 + d \times log(DBH)^3 + \varepsilon i \quad (7);$$

- le modèle de Weibull :

$$HT = a \times \left(1 - exp\left(-\left(\frac{DBH}{b}\right)^c\right) \times \varepsilon i\right) ; \quad (8)$$

- Michaelis Menten ;

$$HT = \frac{A \times DBH}{(B + DBH)} \times \varepsilon i ; \quad (9)$$

où a, b, c, d, A et B sont les coefficients des différents modèles et εi la partie résiduelle des modèles qui suit la loi normale et a une moyenne nulle et une variance égale à 1 ($\varepsilon i \sim LN(0, \sigma^2)$.

Le choix du modèle qui s'est ajusté le mieux aux données de HT_{INV} et HT_{TLS} a été fait sur la base de deux critères à savoir :

- l'erreur résiduelle standard (RSE) égale à $\sqrt{\frac{SSE}{n-f}}$ avec $(n - f)$ le degré de liberté, n le nombre total d'observation et f le nombre de coefficient à estimer dans chaque modèle, SSE représentant la somme des carrés des erreurs du model $\sum(HT_{pred} - HT_{obs})^2$;

- et le biais moyen ($biais$) biais $= \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(\frac{HT_{pred}-HT_{obs}}{HT_{obs}})$ tels que présenté par Réjou-Méchain et *al.* (2017).

Ainsi, le modèle qui présentait le plus petit RSE et le plus petit biais moyen a été sélectionné comme celui qui s'ajuste le mieux aux données de HT collectées dans la zone d'étude (Feldpausch et *al.*, 2012 ; Vieilledent et *al.*, 2012 ; Chave et *al.*, 2014 ; Molto et *al.*, 2014 ; Réjou-Méchain et *al.*, 2017).

II.2.3.2. Estimation de la biomasse aérienne via le modèle allométrique

L'identification de chaque arbre présent dans les quadrats à l'échelle spécifique a permis d'extraire leurs différentes valeurs de densité spécifique du bois (GWD, en $g.cm^{-3}$) de la base globale de densité de la littérature qui sont couramment utilisée pour les estimations de biomasse aérienne (Chave et *al.*, 2009 ; Zanne et *al.*, 2009). Pour les espèces dont la GWD n'a pas été retrouvée dans la base globale, une densité moyenne au genre ou à la famille a été calculée car ces deux niveaux expliquent respectivement 74 et 34 % de la variation de la WD (Serrano-Cinca, Fuertes-Callén & Mar-Molinero, 2005 ; Vieilledent et *al.*, 2012 ; Slik et *al.*, 2013 ; Bastin, Fayolle, et *al.*, 2015). Ainsi, une fois que le diamètre à hauteur de poitrine (DBH) de l'arbre, la densité spécifique du bois (WD) et la hauteur des arbres (HT) ont été récupérés pour chaque arbre, la biomasse aérienne individuelle (AGB, en Mg) a été obtenue en utilisant le modèle allométrique pantropical représenté par l'équation 10 établi par Chave et *al.* (2014).

$$AGB = 0{,}0673 \times (WSG_{bd} \times DBH^2 \times HT)^{0{,}976} \quad (10)$$

A l'échelle de la parcelle, en considérant qu'il n'existe pas de différence entre les mesures de DBH_{INV} et DBH_{TLS}, et bien évidement sur les WD une propagation d'erreur sur le

calcul de l'AGB basée sur la HT a été faite via le package BIOMASS (Réjou-Méchain et *al.*, 2017). Ceci a été faite grâce à la fonction *AGBmonteCarlo* implémenté dans ce package BIOMASS où un vecteur d'erreur associé à chaque valeur de hauteur (INV et TLS) a été fourni grâce à l'argument errH. Ces erreurs ont été aléatoires et indépendamment attribuées aux valeurs de hauteur des arbres en utilisant une distribution normale tronquée à 1,3 en x et à HT_{max} + 15 m (avec HT_{max} égale à la hauteur totale maximale du jeu de données INV d'une part et TLS d'autre part) (Réjou-Méchain et *al.*, 2017). Finalement, la propagation des erreurs de HT sur les estimations d'AGB a été faite 1000 fois par plot et se résume en quatre étapes :

- les nouvelles valeurs de HT (INV et TLS) ont été simulées en ajoutant une erreur aléatoire pour chaque arbre comme décrit ci-dessus ;
- à chaque réitération, une seule valeur HT (INV et TLS) est associée aux autres paramètres connus du modèle allométrique (DBH et WD) ;
- l'AGB est calculé en intégrant les deux premières conditions ;
- par la suite, une distribution des valeurs d'AGB 1000 fois par arbre est obtenue qui sont ensuite additionnés à l'échelle de la parcelle pour fournir des valeurs de n parcelles (n étant le nombre de parcelle) à partir desquelles les statistiques récapitulatives telles que la moyenne, la médiane et les quantiles à 5 % et 95 % sont rapportées par parcelle.

II.2.4. Estimation de la surface foliaire via les données LiDAR terrestre

II.2.4.1. Estimation des normales et des angles des points définis dans chaque plan des feuilles

Les différents nuages de points feuilles segmentés avant l'insertion cylindrique ont été utilisés pour estimer la surface foliaire (LA, en m²) des houppiers des arbres scannés au LiDAR terrestre (TLS) (Fig. 23A-B). Sur ces nuages de points feuilles, des normales (vecteurs perpendiculaires limbe de la feuille à chaque point feuille) ont été calculées avec le logiciel « CloudCompare *version 2.10. alpha* » grâce au plugins « estimation des normales et des courbures ». Comme un point seul n'a pas de vecteur normal, des sous-ensembles de points autour de chaque point sont utilisés pour calculer les vecteurs normaux dont le rayon d'échantillonnage était égal à 0,05 m soit 10 cm de diamètre de recherche de voisin quelques soient les espèces (Zhao et *al.*, 2015 ; Vicari, Pisek & Disney, 2019). L'angle d'inclinaison (Ang_i) des différents points caractéristiques du limbe foliaire a été défini en utilisant l'orientation des normales de chaque point calculé dans *CloudCompare* et en tenant compte de l'existence d'une distribution d'angle azimutale foliaire uniforme (Fig. 4). Cet angle

d'inclinaison de chaque point du limbe a été calculé comme étant le cosinus (cos) de l'angle entre le vecteur normal (*Ni*) et le vecteur zénithal (Z_i) défini comme uniforme (0, 0, 1) multiplié par le quotient de 180/π pour convertir la valeur finale en degrés ($équation$ 11) (Vicari, Pisek & Disney, 2019).

$$Ang_i = cos^{-1}\left(\frac{(Z_i.N_i)}{(\|Z_i\|.\|N_i\|)}\right) * \left(\frac{180}{\pi}\right) \quad (11)$$

Avec π = 3,141593.

Ces valeurs d'angles d'inclinaison ont été groupées en 9 classes d'angles ou secteur angulaire (k) allant de 0° à 90° avec une amplitude égale à 10 (Fig. 23 C, D).

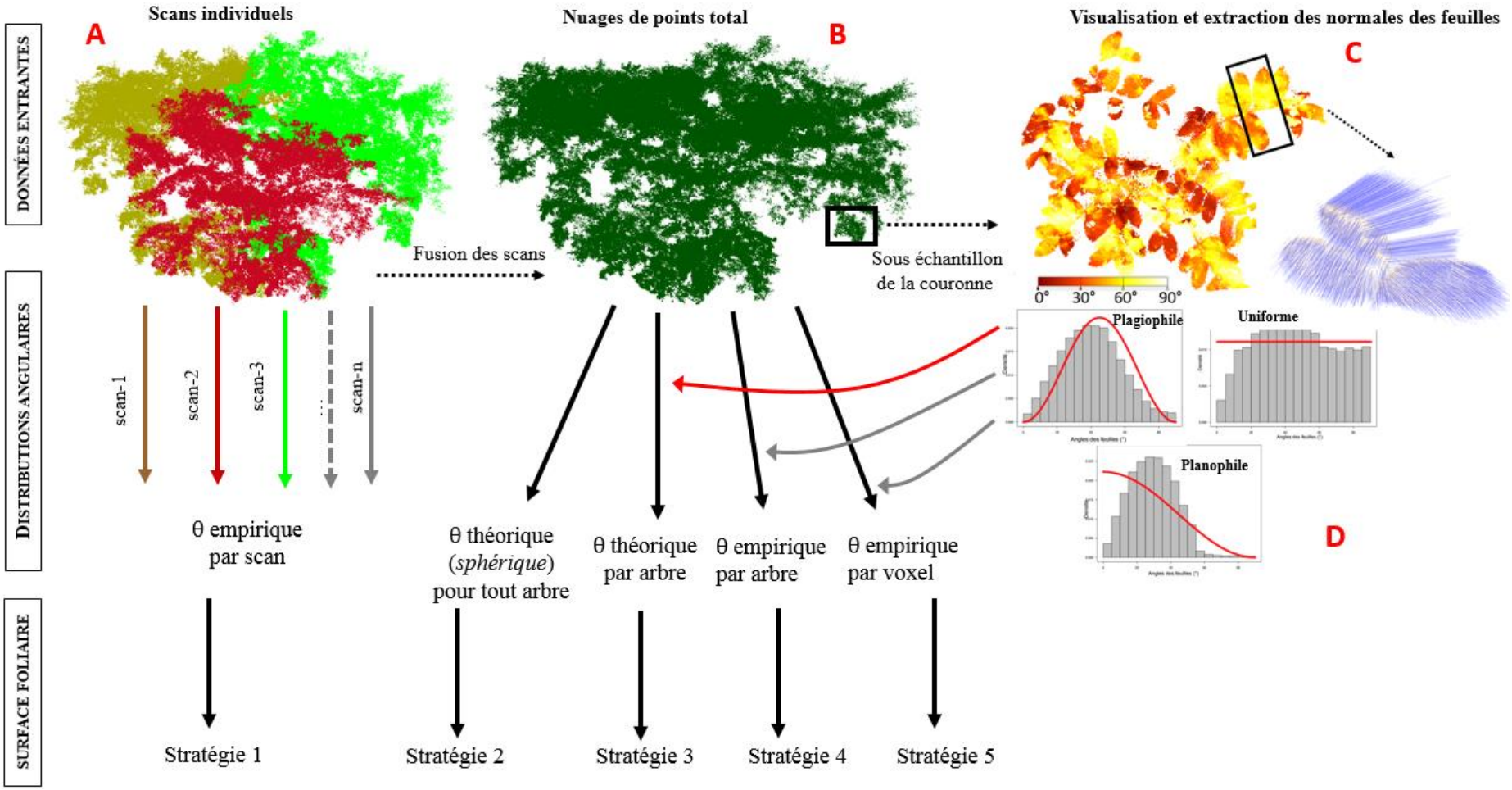


Fig. 23 : Différentes stratégies d'estimation de la surface foliaire.

II.2.4.2. Différentes stratégies d'estimation du type de distribution angulaire

Dans l'optique de mettre en exergue l'impact de la distribution angulaire sur l'estimation de la surface foliaire (LA) dérivés des nuages de points feuilles, ces cinq stratégies d'utilisation de la distribution angulaire ont été réalisées (Fig. 23) :

- la stratégie 1 se définie comme théorique par station de scan. Elle consiste à utiliser une distribution angulaire obtenue des points feuilles issus de chaque station de scan séparément (Fig. 23 A). Ainsi, la distribution angulaire a été calculée séparément pour les n stations de scan. Sur la base de chaque distribution angulaire, une distribution type a été identifiée grâce au processus de modélisation angulaire défini par Wang et *al.* (2007). Pour cela le package « LeafAngle » implémenté dans le logiciel R a été utilisé afin de trouver parmi la distribution sphérique, planophile, extrêmophile, erectophile, uniforme et plagiophile celle qui s'ajustait mieux aux données des angles des feuilles (Fig. 23 D) (Wang et *al.*, 2007). Le choix du meilleur type de distribution angulaire est fait sur la méthode du maximum de vraisemblance (log-likelihood) et sur le critère d'information d'Akaike (AIC) tel que décrit par Wang et *al.* (2007). Le type de distribution angulaire identifié a été alors implémenté dans le calcul du LA ;

- la stratégie 2 consiste à faire l'hypothèse que tous les points du nuage feuilles ont tous la même distribution d'angle à savoir sphérique (Fig. 23 B) . Cette distribution sphérique est celle qui est la plus utilisée dans la littérature lorsque la distribution angulaire n'est pas connue (Wilson, 1960 ; Stadt & Lieffers, 2000 ; Wang et *al.*, 2007 ; Béland et *al.*, 2011, 2014a ; Vincent et *al.*, 2017 ; ;

- la stratégie 3 définie comme théorique par arbre diffère à la stratégie 1 par le fait qu'elle est appliquée sur le nuage de points feuilles assemblé et non par position de scan ;

- la stratégie 4 définie comme empirique par arbre, consiste à considérer directement pour chaque arbre la distribution réelle des angles (0° à 90°) (distribution en gris dans les 3 petits graphes illustratifs Fig. 23 D) en lieu et place d'une distribution type issue de l'approche de Wang et *al.* (2007) ;

- la stratégie 5 définie comme empirique par voxel, consiste à prendre les distributions réelles des angles (stratégie 4) et d'estimer le LA contenue dans chaque voxel de 25 cm afin d'avoir une distribution locale par voxel.

II.2.4.3. Estimation de la surface foliaire

La surface foliaire (LA) a été estimée via le processus de voxélisation implémenté dans le logiciel AMAPVox : logiciel d'estimation du LA développé par Vincent et *al.* (2017). Cette voxélisation consiste à diviser en un maillage cubique régulier le nuage de points représentant le houppier de l'arbre (Fig. 24 A) : chaque petit cube représente un voxel de dimension connue (Fig. 24 B).

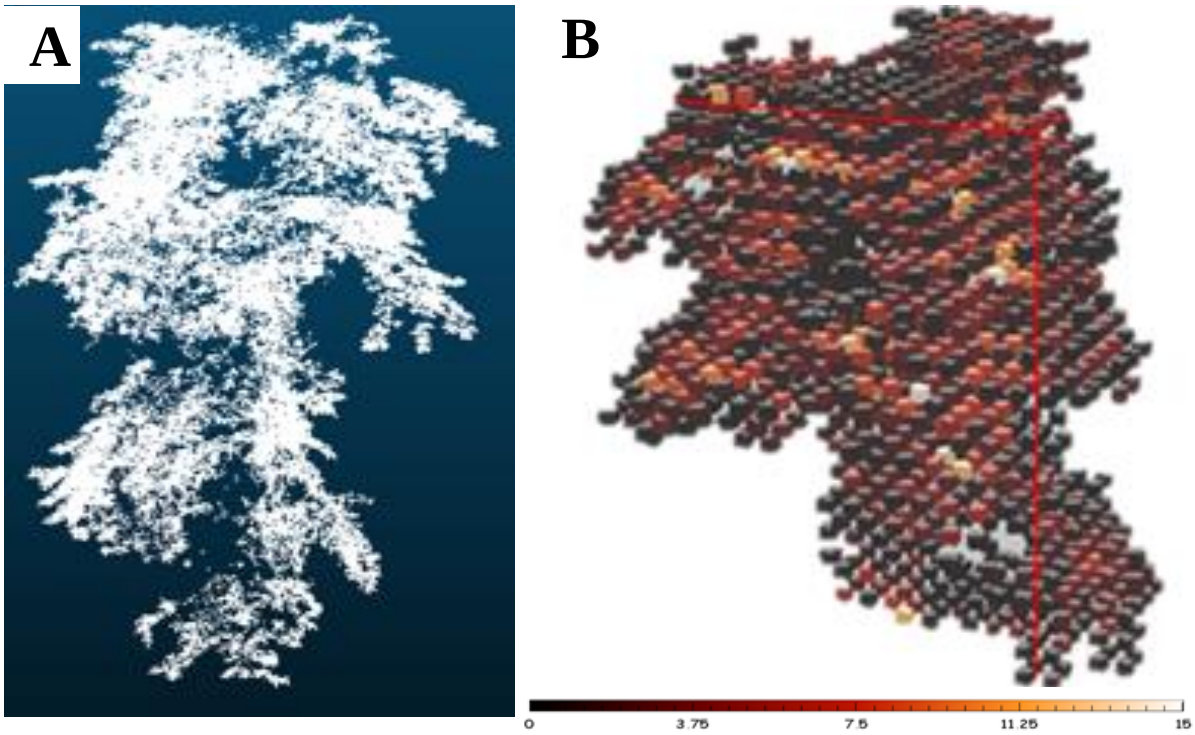


Fig. 24. Processus de voxélisation du nuage de points feuilles AMAPVox.
(A : nuage de points feuilles. B : voxels de 25 cm de côté contenant la surface foliaire).

Dans ce logiciel AMAPVox, le trajet parcouru par chaque laser tiré depuis le LiDAR terrestre est analysé dans chaque voxel. Ceci a pour but de :

- calculer l'énergie interceptée (BF_I) si un objet est rencontré et l'energie traversant chaque voxel. Ainsi pour chaque voxel, il existe une énergie entrante (BF_E) et une sortante (BF_S). L'énergie sortante (BF_S) étant égale à $BF_E - BF_I$. A partir de cette BF_S connue dans chaque voxel, la transmittance (Tr) a ainsi été calculée (Béland et *al.*, 2014 ; Vincent et *al.*, 2017) (12)

$$Tr = \left(\frac{\sum_i^n BFS_i * S_i * l_i}{\sum_i^n BFE_i * S_i * l_i}\right)^{\bar{l}} \quad (12)$$

avec $\bar{l} = \frac{1}{n}\sum_i^n * l_i$, l_i la longueur du trajet optique et S_i la section du pulse calculée à la position du centre du voxel ;

- estimer la densité de surface foliaire (PAD) contenue dans chaque volume de voxel qui est lié à la proportion de trouée $P_{gap}(\theta) = e^{-\mathrm{G}(\bar{\theta}_k)\times \mathrm{PAD}\times \mathrm{l}}$ où l la longueur du trajet optique, $\mathrm{G}(\bar{\theta}_k)$ la surface foliaire moyenne projetée dans la direction $\bar{\theta}_k$ (angle d'incidence moyen des tirs dans le voxel) sur la surface totale suivant le secteur angulaire k. Ce secteur angulaire (k) est défini par des pas d'angles de 10° (0 à 90°) issus des angles des points du nuage LiDAR terrestre représentant les feuilles calculées en section II.2.4.1.

Dans le cas assez particulier des feuilles, la relation reliant la densité de surface foliaire pour un angle de tir θ à la transmittance dans cette même direction a été utilisée pour arriver à estimer dans chaque voxel une densité de surface foliaire (LAD, en m²/m^3) (Béland et *al.*, 2011, 2014 ; Vincent et *al.*, 2017):

$$LAD = \frac{-\log P_{gap}(\bar{\theta}_k)}{l} * \frac{1}{G(\bar{\theta}_k)} = -Tr_\theta * \frac{1}{G(\bar{\theta}_k)} \quad (13)$$

Ce calcul du LAD a été réalisé dans chaque voxel pour lequel une valeur de transmittance (Tr) a été estimée sur la base des tirs le traversant. Le LAD a été convertie en surface foliaire (LA, m²) en multipliant le LAD d'un voxel par 0,25^3 et le LA du houppier a été obtenue en faisant la somme des LA contenue dans les différents voxel.

II.2.5. Analyses statistiques

La saisie des données collectées au LiDAR terrestre (TLS), avec la méthode destructive et celles collectées au cours de l'inventaire ont été rangées sous forme de tableau dans les feuilles Excel 2016. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R version 3.2.2 (Team, 2013).

II.2.5.1. Analyses statistiques réalisées pour établir les équations allométriques

Le test de *Student* sur données appariées a été utilisé pour comparer deux à deux les valeurs des paramètres dendrométriques obtenus grâce aux données TLS et les données destructives ou inventaires dans les parcelles d'un hectare (Fayolle et *al.*, 2013). Avant cela, il a été question de vérifier que la différence entre ces séries de données impliquées dans ce test soit compatible avec l'hypothèse de distribution gaussienne via le test de normalité implémenté dans le logiciel R sous forme de *shapiro.test*. Le cas échéant, le test de *Student* a été évalué au risque de 5 %. Ce qui a permis de vérifier qu'il n'existe pas de différence

significative entre les paramètres dendrométriques faite au TLS et ceux collectés via la méthode destructive ou inventaire (hypothèse nulle H0 : µ1 = µ2). Lorsque la *p-value* de ce test a été inférieure au risque alpha de 5 % ($p < 5$ %), l'hypothèse H0 a été rejetée au profit de l'hypothèse H1 (µ1 ≠ µ2) qui stipule que les deux séries sont significativement différentes. Lorsque la normalité de l'une des variables impliquées dans ce test de Student n'était pas respectée, c'est le test non-paramétrique de Wilcoxon-Mann-Whitney qui a été utilisé. Dans le logiciel R ce test de *Student* sur données appariées a été ajusté en utilisant l'argument « *paired=TRUE* ».

Des régressions linéaires simples ont été proposées pour prédire des paramètres dendrométriques moins biaisés. En effet, la régression linéaire simple est une procédure dans laquelle une des variables est considérée comme la variable réponse (axe des ordonnées Y) et l'autre est la variable explicative ou indépendante (axe des abscisses X) (Cohen et *al.*, 2014 ; Scoufier & Escoufier, 1967). Les régressions linéaires simples ainsi testées sont les suivantes :

$$DBH_{TLS} = \alpha DBH_{Dest} + \beta + \varepsilon i \quad (14)$$

$$DBH_{TLS} = \alpha DBH_{INV} + \beta + \varepsilon i \quad (15)$$

$$HT_{TLS} = \alpha HT_{Dest} + \beta + \varepsilon i \quad (16)$$

$$HT_{TLS} = \alpha HT_{Vertex} + \beta + \varepsilon i \quad (17)$$

$$HT_{TLS} = \alpha HT_{INV} + \beta + \varepsilon i \quad (18)$$

avec α, β les coefficients de la régression qui représentent respectivement la pente et l'ordonnée à l'origine et εi représente la partie résiduelle qui est ajusté suivant la méthode des moindres carrées (la somme des erreurs individuelles est nulle). La pente et l'ordonnée à l'origine sont estimées au cours de l'ajustement des différentes régressions. La valeur de la pente (α) renseigne sur la vitesse d'évolution de la variable Y en fonction de la variable X, mais ne présume pas de la significativité de la relation alors que l'ordonnée à l'origine (β) est la valeur que prend la variable Y lorsque la variable X vaut 0. La régression linéaire existe si et seulement si la *p-value* associée à chaque coefficient est inférieure au risque alpha de 5 %. Cependant, la régression linéaire est considérée valide lorsque les tests *post-hoc* sur les résidus sont satisfaisants : c'est-à-dire, normalité (*shapiro.test*) ($p \geq 5$ %), homogénéité ou variance constante (*Breush-Pagan*) ($p \leq 5$ %) et indépendance (*Durbin Watson*) ($p \leq 5$ %) des résidus.

Les métriques suivantes telles que : l'erreur relative moyenne ($\bar{s}$), la racine carrée moyenne des erreurs au carrée (RMSE), le coefficient de détermination (R^2) et l'erreur résiduelle standard (RSE) ont été calculées question d'évaluer les différentes relations (19 :22)

(Burnham & Anderson, 2004 ; Weisberg, 2005 ; Fayolle et *al.*, 2013 ;Chave et *al.*, 2014 ; Ploton et *al.*, 2017).

$$b_i = \left(\frac{X_{TLS,i} - X_{Dest,i}}{X_{Dest,i}}\right) \times 100 \quad et \;\; s_i = |b_i| \tag{14}$$

$$RMSE = \sqrt{1/n \sum_{i=1}^{n} \left(X_{TLS,i} - X_{Dest,i}\right)^2} \tag{20}$$

$$R^2 = \frac{\sum_{i=1}^{n} (\hat{y}_i - \bar{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^{n} (y_i - \bar{y}_i)^2} = \frac{Somme\ des\ carrés\ expliquée}{Somme\ des\ carrés\ totale} \tag{21}$$

$$RSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (y_i - \bar{y}_i)^2 - \sum_{i=1}^{n} (\hat{y}_i - \bar{y}_i)^2}{n-1}} \tag{22}$$

Pour évaluer une éventuelle atténuation du signal LiDAR terrestre (TLS) en dessous d'un certain seuil de diamètre de branche, la recherché d'un point d'arrêt ou de rupture dans la distribution de fréquence de diamètre des segments sur l'ensemble du jeu de données estimation de volume dérivés de la modélisation cylindrique a été effectuée. La règle de *Sturge* a permis de définir trois classes de diamètre d'amplitude de 0,5 cm et de calculer la distribution de fréquence des diamètres de segments dans les arbres contenus dans les modèles structures quantitatifs (QSM) (Scott, 2009). Suivant la théorie métabolique d'écologie (MTE) (Enquist et *al.*, 2009), la relation d'abondance de diamètre supérieure des segments devrait suivre une distribution de loi de puissance. Ainsi, les écarts potentiels ou très marqués par rapport à cette tendance générale pour certaines gammes de tailles devraient être le résultat d'un biais de détection (indiquant une limitation de la méthode TLS pour capturer le diamètre des plus petites branches). Pour implémenter cela, la procédure d'identification des points d'arrêt s'est faite en deux étapes pour vérifier si l'échelle d'abondance du segment par rapport au diamètre a changé avec le diamètre du segment (Muggeo, 2003). Premièrement, le test de Davies a été utilisé (Davies, 1987), pour détecter la présence de changements significatifs dans la pente du modèle linéaire logarithmique pour des valeurs de diamètre de segment régulièrement espacées. Deuxièmement, le diamètre du segment correspondant au point d'arrêt le plus significatif comme valeur de départ dans une régression segmentée a été mise en évidence (à l'aide du packages « segmented »). Cela a conduit à une estimation précise de la valeur du point d'arrêt du diamètre du segment. Les segments donc les diamètres supérieurs étaient inférieurs au point d'arrêt identifié, ont par la suite été éliminés des analyses comparatives entre TLS et les données destructives.

Pour évaluer la propagation des erreurs de biomasse aérienne (AGB) dû à l'usage des HT_{INV}, l'AGB a été calculée en utilisant le modèle pantropical de Chave et *al.* (2014).

$$AGB_{est} = 0{,}0673 \times (WSG \times DBH^2 \times HT_x)^{0{,}976} \quad (23)$$

avec x étant la HT_{INV} ou HT_{TLS} mesuré respectivement par la méthode inventaire et TLS. Le package « BIOMASS » a été utilisé à cet effet et il a permis d'implémenter directement le test de permutation de Monte Carlo qui à répéter 1000 fois cette opération comme décrit dans Réjou-Méchain et *al.* (2017).

La régression multiple constitue une généralisation naturelle de la régression simple et elle est soumise au même principes de validation (Cohen & Cohen, 2007 ; Mayaka, Eba'a-Atyi & Momo, 2017). La variable à expliquer est prédite grâce à une suite de variable explicatives quantitatives (X_1 ... X_p). Il y a plus d'une variable explicative qui permettent de prédire la variation de la variable réponse. Ainsi, trois régressions multiples standard au modèle d'allométrique pantropicale du style Chave et *al.* (2014), ont été calibré avec des données LiDAR terrestre (TLS) dérivées des QSM non édités, édités et destructives (24: 26). Ceci dans l'optique d'évaluer la cohérence entre les différentes méthodes pour l'établissement des modèles allométriques.

$$\begin{cases} Log10\ (AGB_{TLS}) = \alpha + \beta \times Log10\ (DBH^2_{TLS} \times HT_{TLS} \times WSG_{DEST}) + \varepsilon_{TLS} & (24) \\ Log10\ (AGB'_{TLS}) = \alpha + \beta \times Log10\ (DBH^2_{TLS} \times HT_{TLS} \times WSG_{DEST}) + \varepsilon'_{TLS} & (25) \\ Log10\ (AGB_{DEST}) = \alpha + \beta \times Log10\ (DBH^2_{DEST} \times HT_{DEST} \times WSG_{ind}) + \varepsilon_{DEST} & (26) \end{cases}$$

avec AGB_{TLS} AGB'_{TLS} et AGB_{DEST} (en Mg) représentant respectivement l'AGB dérivée des volumes issus des QSM éditées, des QSM non édités et celle issue des données destructives. DBH_{DEST} (en cm) et HT_{DEST} (en m), les paramètres dendrométriques collectés par la méthode destructive et DBH_{TLS} (en cm) et HT_{TLS} dérivées des données TLS. WSG_{DEST} densité de bois spécifique locale moyenne, WSG_{ind} densité de bois individuelle et ε les erreurs résiduelles dans chaque modèle (ε_{TLS}, ε'_{TLS} et ε_{DEST}), supposé suivre une distribution normale ($\varepsilon_{TLS}\ et\ \varepsilon'_{TLS} \sim N\ (0, \sigma^2_{TLS}), \varepsilon_{DEST} \sim N\ (0, \sigma^2_{DEST})$) et par la suite, pour comparer les paires de pentes (β_{TLS} et β_{DEST} ; β'_{TLS} et β_{DEST}) et paires d'intercepte (α_{TLS}et α_{DEST} ; α'_{TLS} et α_{DEST}), on a simultanément ajusté l'équation avec des estimations destructives et TLS dans le même modèle. Cet ajustement a été faite grâce au package « *nlme*» et celui des moindres carrés généralisés (*gls*) implémentés dans le logiciel R (Pinheiro et *al.*, 2011 ; Manolov & Solanas, 2013). Étant donné que les paires d'estimations provenaient des mêmes individus, la variance résiduelle ne pouvait plus être supposée indépendant ainsi cette dépendance a été modélisée (27).

$$\begin{pmatrix} \mathcal{E}_{TLS} \\ \mathcal{E}_{DEST} \end{pmatrix} \overset{\text{iid}}{\sim} N\left(\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \sigma^2_{TLS} & \rho \times \sqrt{\sigma^2_{TLS}+\sigma^2_{DEST}} \\ \rho \times \sqrt{\sigma^2_{TLS}+\sigma^2_{DEST}} & \sigma^2_{DEST} \end{bmatrix} \right) \quad (27)$$

avec $\rho \times \sqrt{\sigma^2_{TLS} \times \sigma^2_{Terrain}}$ étant la covariance entre la méthode TLS et destructive, $iid =$ indépendanment et identiquement distribué. ρ est le coefficient de corrélation entre les résidus des deux méthodes et suit les hypothèses suivantes :

1. $H0_1$: α_{DEST} and $\beta_{\text{DEST}} = 0$

2. $H0_2$: $\Delta 1 = \alpha_{\text{DEST}} - \alpha_{\text{TLS}}$ and $\Delta 2 = \beta_{\text{DEST}} - \beta_{\text{TLS}}$

3. $H'0_2$: $\Delta' 1 = \alpha_{\text{DEST}} - \alpha'_{\text{TLS}}$ and $\Delta' 2 = \beta_{\text{DEST}} - \beta'_{\text{TLS}}$

Grâce à la statistique de *Student* appliquée sur les coefficients (couple de pente et l'intercepte) une vérification des trois hypothèses précédentes a été effectuées pour s'assurer que ces coefficients sont identiques c'est-à-dire ne varie pas quelques soit la méthode utilisée pour calibrer le modèle allométrique. Dans le cas des régressions multiples c'est le R^2 ajusté (R^2_a) qui a été considéré car il permet de comparer les régressions où le nombre de variables explicatives diffère et tient compte du nombre de degrés de liberté de la régression (28) :

$$R^2_a = R^2 - \frac{k \times (1 - R^2)}{(n - k - 1)} \quad (28)$$

où k est le nombre de variables explicatives et n le nombre d'individus

II.2.5.2. Analyses statistiques réalisées pour évaluer l'impact potentiel des variations verticales de densité spécifique du bois

Deux types d'analyse multivariées ont été réalisées au cours de ce travail, il s'agit de l'analyse en composantes principales (ACP) et de l'analyse factorielle des données mixtes connue plus sous le nom d'analyse de Hill et Smith (Hill & Smith, 1976).

L'analyse en composantes principales (ACP) a la capacité d'analyser et de visualiser rapidement un jeu de données contenant des individus (des arbres) décrits par plusieurs variables quantitatives. Elle est généralement applicable quand le jeu de données est constitué d'au moins 3 variables quantitatives (Abdi & Williams, 2010). Ainsi, l'ACP est utilisé pour extraire et visualiser les informations importantes contenues dans la table de données multivariées qui contient en ligne les individus et en colonne les variables. L'ACP synthétise

cette information en seulement quelques nouvelles variables appelées composantes principales et ces nouvelles variables correspondent à une combinaison linéaire des variables d'origine (Mérigot et *al.,* 2007 ; Abdi & Williams, 2010 ; Gaertner et *al.,* 2010). Le nombre de composantes principales étant généralement inférieure au nombre de variables d'origine. Ainsi, l'information contenue dans le jeu de données correspond à la variance totale qu'elle contient. L'objectif de l'ACP est donc d'identifier les principaux axes ou composantes principales le long desquelles la variation des données est maximale et de réduit les dimensions d'une donnée multivariée à deux ou trois composantes principales, qui peuvent être visualisées et interprétées graphiquement, en perdant le moins possible d'information (Mérigot et *al.,* 2007). Ainsi, les données de densité spécifique de bois (WD_c) collectées sur les compartiments (*Stu*, Ste_b, *Ste*, *LB*, *MB*, *SM*) des différents individus abattus dans les six sites d'étude distribués dans le bassin du Congo ont été rangées dans une table avec en ligne les 821 arbres individuels et en colonnes les WD_c de chaque compartiment. Chaque ligne de table représentait donc un profil de variation verticale de la WD de la souche de l'arbre à ses branches les plus fines pour un arbre donné. Afin de comparer systématiquement ces profils à travers les arbres, cette table de WD a été soumise à une analyse des composantes principales (PCA). Cette PCA a été réalisé grâce aux packages « *FactoMineR* et *Factoextra* » (Kassambara & Mundt, 2017 ; Husson et *al.,* 2018). Avant la réalisation de cette analyse, la WD moyenne individuelle a été retiré sur toutes les colonnes. Afin de rejeter la variation inter-arbre dans l'analyse et de se concentrer seulement sur gradient vertical.

L'Analyse Factorielle des Données Mixtes (AFDM) ou analyse de Hill et Smith (HS) est une méthode destinée à analyser un jeu de données contenant à la fois des variables quantitatives et qualitatives : donc un prolongement de l'analyse en composantes principales (Pagès, 2002, 2004 ; Loubota Panzou et *al.,* 2018). Elle permet d'analyser la similitude entre les individus (en ligne) en prenant en compte des variables mixtes (quantitative et qualitative) en colonne. De plus, elle offre la possibilité explorée l'association entre toutes les variables, tant quantitatives que qualitatives. Au cours de l'analyse, les variables quantitatives et qualitatives sont normalisées afin d'équilibrer l'influence de chaque ensemble de variables. Les relations potentielles entre les patrons de variation verticale de WD et les traits fonctionnels à l'aide de cette ordination de Hill et Smith ont également été explorées. Pour extraire les informations sur les traits fonctionnels des espèces, la base de données de COFOR-trait des espèces d'Afrique centrale qui elle-même est extraite des Flores locales, des articles et autres documents académiques (thèses) a été utilisée (Bénédet et *al.,* 2013 ; Fayolle et *al.,* 2014 ; Loubota Panzou et *al.,* 2018). Cela a permis d'assigner trois types de traits

fonctionnels aux espèces échantillonnées : (1) le tempérament de régénération (tolèrent à l'ombrage (SB), des pionniers non exigeant la lumière (NPLD) et pionniers (P)) ; (2) la phénologie (sempervirent (Ever) *vs* décidu (Dec)) et (3) le syndrome de dispersion des graines (anémochore (Win), autochore (Self), et zoochore (Ani)). Les tests de *kruskalwallis* et de *turkey* ont été réalisés pour statistiquement montrer le lien existant entre les profils ou patrons de WD, les coordonnées des deux premiers axes et les traits fonctionnels.

Au regard de l'existence de ces patrons de variation verticales de WD, un estimateur de WD nommé densité spécifique du bois pondérée par le volume (VWWD, en g. cm^{-3}) tel que décrit dans Sagang et *al.* (2018), a été calculé à l'échelle du compartiment puis à l'échelle individuelle.

$$\begin{cases} VWWD_c = WD_c \times \frac{V_c}{V_{obs}} \\ VWWD = \sum_{i=1}^{6} VWWD_c \end{cases} \quad (29)$$

où V_c et V_{obs} sont respectivement, le volume d'un compartiment et le volume totale de l'individu i.

L'estimation de la $VWWD$ a été possible au cours de ce travail par ce que la masse, le volume de tous les compartiments et des mesures de laboratoire effectuées sur des échantillons de bois ont pu être faites pour tous les arbres. Pour valoriser l'utilisation d'un tel estimateur de WD six modèles de prédiction linéaire (simple et multiple) de la $VWWD$ ont été calibrés donc trois basés sur la WD_{Stu} et trois sur la G*WD* (Tableau V).

Tableau V : Modèles de prédiction d'un estimateur de la densité spécifique du bois (WD) nommé VWWD (en g. cm^{-3}).

Modèles
(m_1) $VWWD = a + b \times WD_{Stu}$
(m_2) $VWWD = a + b \times WD_{Stu} + c \times DBH$
(m_3) $VWWD = a + b \times WD_{Stu} + c \times DBH + d * Sm$
(m_4) $VWWD = a + b \times GWD$
(m_5) $VWWD = a + b \times GWD + c \times DBH$
(m_6) $VWWD = a + b \times GWD + c \times DBH + d \times Sm$

Ces modèles utilisent par ordre d'importance la WD individuelle de la souche (WD_{Stu}) ou celle issue de la base globale de données de WD (G*WD*) (Chave et *al.*, 2009 ;

Zanne et *al.*, 2009), le diamètre à la hauteur de poitrine (DBH) et l'indice de la morphologie de la tige (*Sm*) (ratio entre la hauteur de la tige et la profondeur de la houppier) décrit dans Sagang et *al.* (2018).

La performance de chaque modèle a été évaluer à l'aide du R^2, du RSE, le critère d'information d'Akaike (AIC), du b_i et son coefficient de variation (CV), alors que la robustesse des meilleurs modèles a été évaluée à l'aide d'une procédure de validation transversale nommée « *leave-one-out* » (Chave et *al.*, 2005, 2014 ; Cawley, 2006).

$$AIC = 2k - 2\,ln(L) \tag{30}$$

où k est le nombre de paramètres à estimer et L est le maximum de la fonction de vraisemblance de la régression ;

$$CV = \frac{RSME}{MX_{Dest}} \text{ où } MX_{Dest} = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} X_{Dest,i} \tag{31}$$

La validation croisée est une méthode statistique destinée à valider un modèle prédictif, c'est-à-dire comment les résultats de l'usage du modèle établi seront présentés à un ensemble de données indépendant. La procédure consiste à mettre de côté un sous-ensemble de données qui n'est pas pris en compte dans l'établissement du modèle. Une fois le modèle établi, les données mises à l'écart sont utilisées pour comparaison avec les données prédites par le modèle. Cette procédure de validation croisée « leave-one-out » est particulièrement importante pour tester la robustesse d'un nouveau modèle, développé sur le jeu de données d'apprentissage et testé sur le jeu de données de validation (Chave et *al.*, 2014).

II.2.5.3. Analyses statistiques réalisées sur estimation de surface foliaire et la calibration d'un modèle allométrique de prédiction de surface foliaire

Les angles des feuilles (angles observés) ont été calculé dans le logiciel « CloudCompare » puis importer dans le logiciel R pour identification de la distribution angulaire type propre à chaque individu ou arbre. Cette étape a été réalisée grâce au package « LeafAngles » développé par Wang et *al.* (2007), qui à l'aide de la fonction « fitalldistributions » ajuste une distribution angulaire (angle théorique) type qui se rapproche le plus à la distribution des angles des feuilles. Le choix de la meilleure distribution théorique a été basé sur le plus petit AIC tel qu'implémenté dans la fonction « fitalldistributions » (Wang et *al.*, 2007). Ces angles observés et théoriques, ainsi que ceux d'une distribution sphérique ont été utilisés pour calculer la surface foliaire (LA) en tenant en compte les cinq hypothèses d'insertion d'angle définies en section II.2.4. Une régression simple a été utilisé

pour évaluer la relation existante entre les LA obtenus avec les différentes stratégies et le LA issus de la méthode destructive. Par la suite le test de corrélation de *Pearson* a été réalisé grâce à la fonction « cor.test » pour évaluer la corrélation entre les paramètres de structure (diamètre à hauteur de poitrine, surface du houppier projetée au sol) et la biomasse aérienne. Grâce à ces différentes corrélations, deux régressions linéaires simple et multiple ont été calibrées pour la prédiction du LA sur la base des données TLS (32 :33). Les métriques classiques des régressions notamment le R^2 et le RSE ont été utilisées pour apprécier la performance de ces régressions.

$$LA_{TLS} \sim \beta \times DBH_{TLS} + \alpha \quad (32)$$

$$LA_{TLS} \sim \beta \times DBH_{TLS} + \alpha\, AGB_{TLS} + c \quad (33)$$

CHAPITRE III: RESULTATS ET DISCUSSION

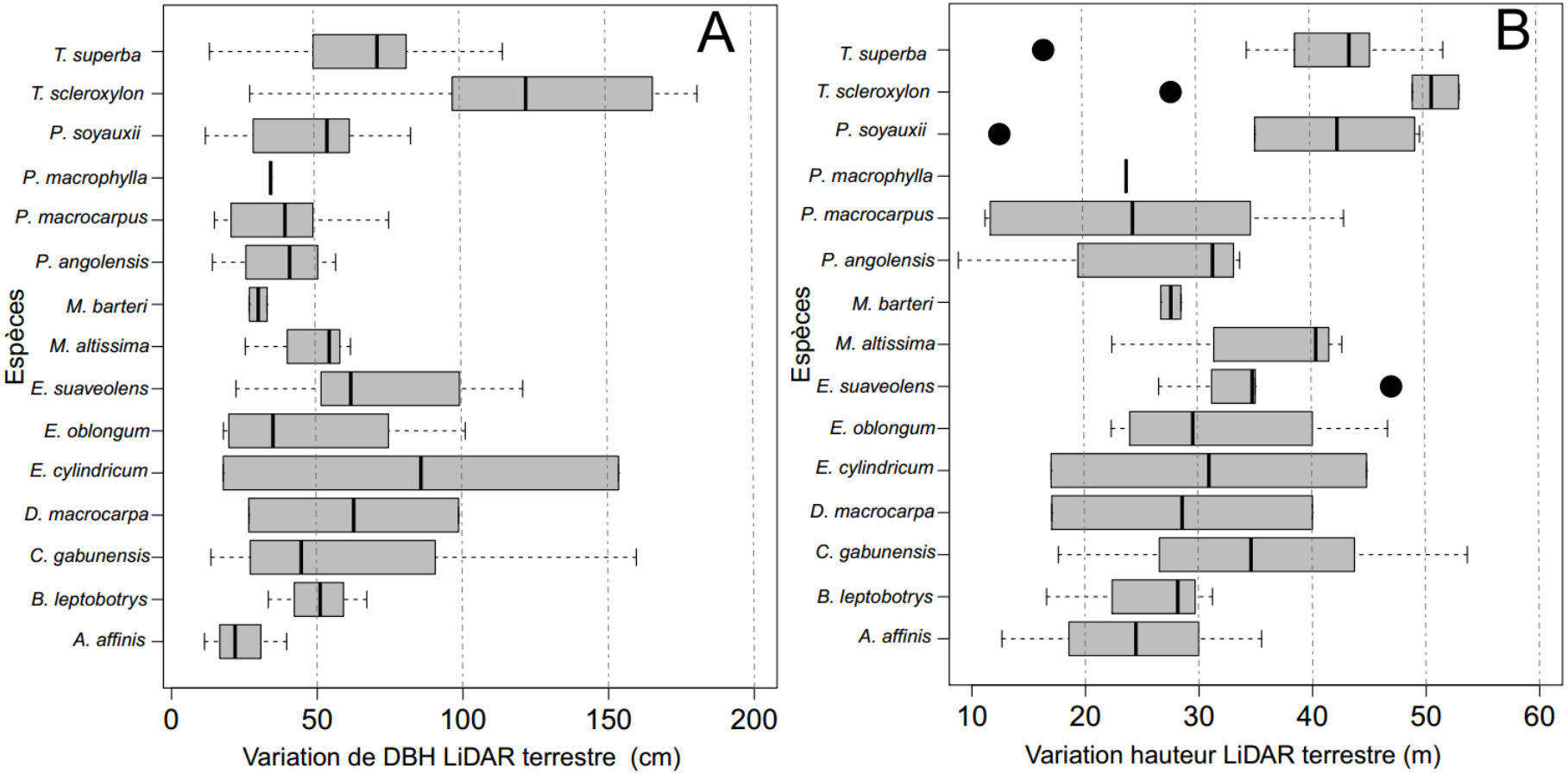
III.1. RESULTATS

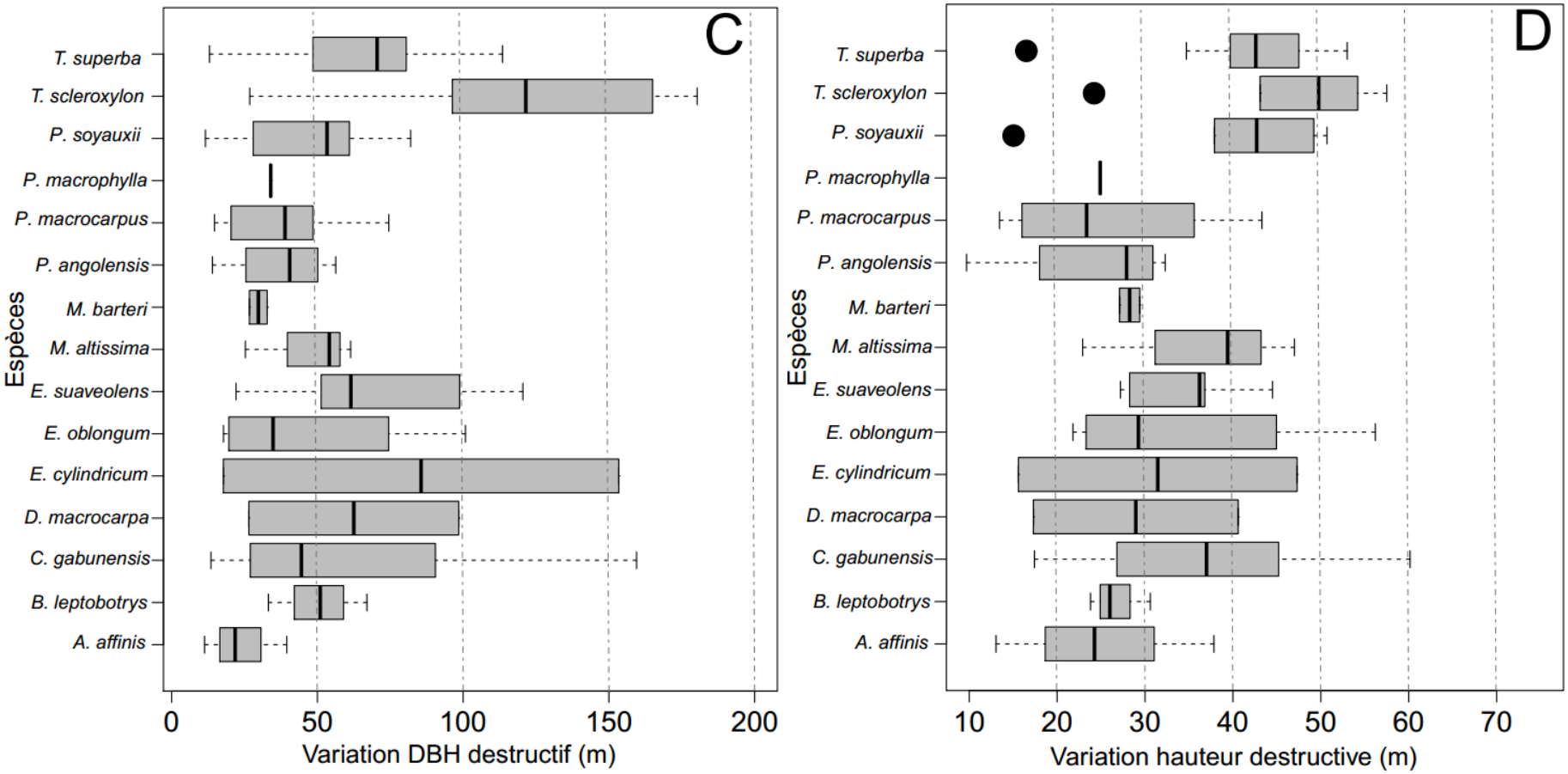
III.1.1. Etablissement des modèles allométriques

III.1.1.1. Modèle allométrique de biomasse

III.1.1.1.1. Distribution des paramètres dendrométriques

Une correspondance de 61 arbres distribués parmi 15 espèces a été faite entre les données dérivées du LiDAR terrestre (TLS) et celles obtenues avec les données destructives (arbres abattus/pesés). Au cours de cet échantillonnage, le diamètre à hauteur de poitrine (DBH) moyen mesuré au TLS a été de 58,17 cm, alors que celui mesuré avec la méthode destructive a été de 59,41 cm. *Triplochiton scleroxylon* (*T. scleroxylon*) est l'espèce où le plus gros DBH (186,6 cm) a été trouvé alors que *Pycnanthus angolensis* (*P. angolensis*) est l'espèce où le plus petit DBH a été rencontré (10,8 cm). Toutes ces 15 espèces échantillonnées présentent un grand gradient de variation DBH qui varie de 10 à 186,6 cm (Fig. 25 A-C). Quelques espèces (*Pycnanthus angolensis*, *Pterocarpus soyauxii*, *Petersianthus macrocarpus*, *Pentaclethra macrophylla*, *Mansonia altissima*, *Macaranga barteri*, *Baphia leptobotrys* et *Annickia chlorantha*) présentent un gradient moins important que le reste. En termes de hauteur totale (HT), une HT_{TLS} moyenne de 33,7 m a été trouvée avec les données TLS alors qu'avec les données destructives cette HT moyenne a été de 39,7 m. La plus grande valeur de HT_{TLS} a été trouvée chez *Cylicodiscus gabunensis* (53,6 m) et la plus petite valeur a été retrouvée chez *Pycnanthus angolensis* (8,7 m). Comme pour les données de DBH, les données de HT_{TLS} couvrent un large gradient de hauteur et varie entre 8,7 et 53,6 m et seule 2 espèces (*Pentaclethra macrophylla* et *Macaranga barteri*) présentent le plus petit nombre d'individus n'ayant pas un large gradient de hauteur (Fig. 25 B-D et E).


A
B
T. superba
T. scleroxylon
P. soyauxii
P. macrophylla
P. macrocarpus
P. angolensis
M. barteri
M. altissima
E. suaveolens
E. oblongum
E. cylindricum
D. macrocarpa
C. gabunensis
B. leptobotrys
A. affinis
Espèces
0
50
100
150
200
Variation de DBH LiDAR terrestre (cm)
10
20
30
40
50
60
Variation hauteur LiDAR terrestre (m)


C
D
T. superba
T. scleroxylon
P. soyauxii
P. macrophylla
P. macrocarpus
P. angolensis
M. barteri
M. altissima
E. suaveolens
E. oblongum
E. cylindricum
D. macrocarpa
C. gabunensis
B. leptobotrys
A. affinis
Espèces
0
50
100
150
200
Variation DBH destructif (m)
10
20
30
40
50
60
70
Variation hauteur destructive (m)

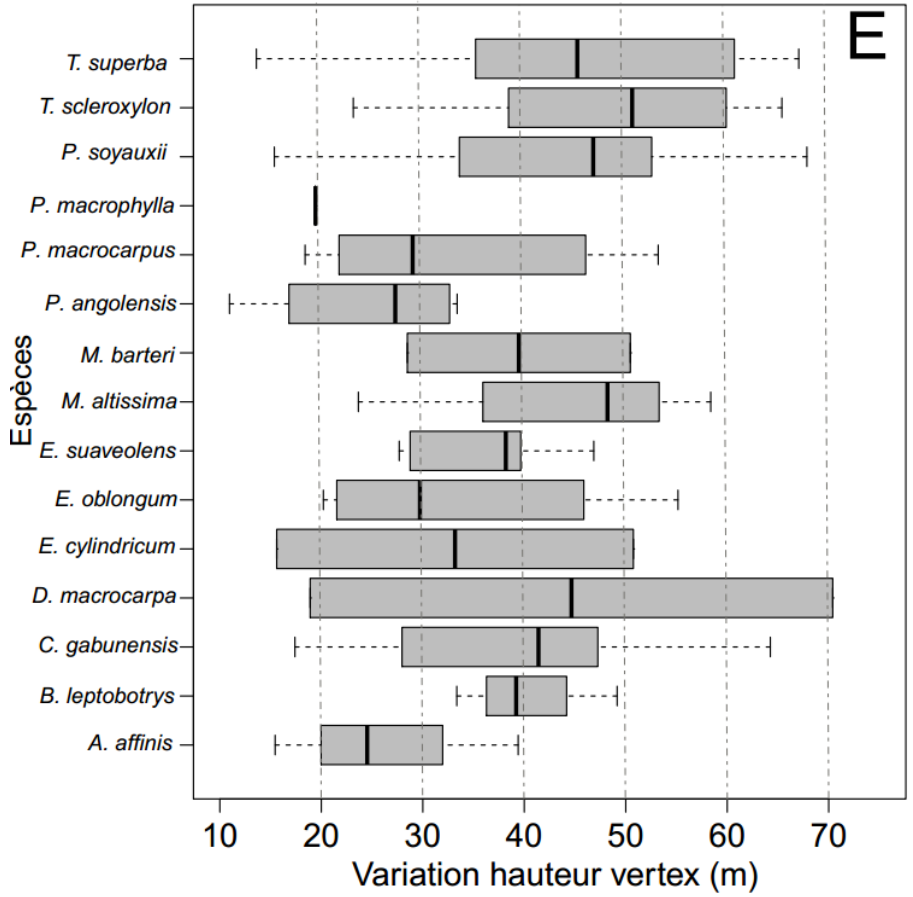


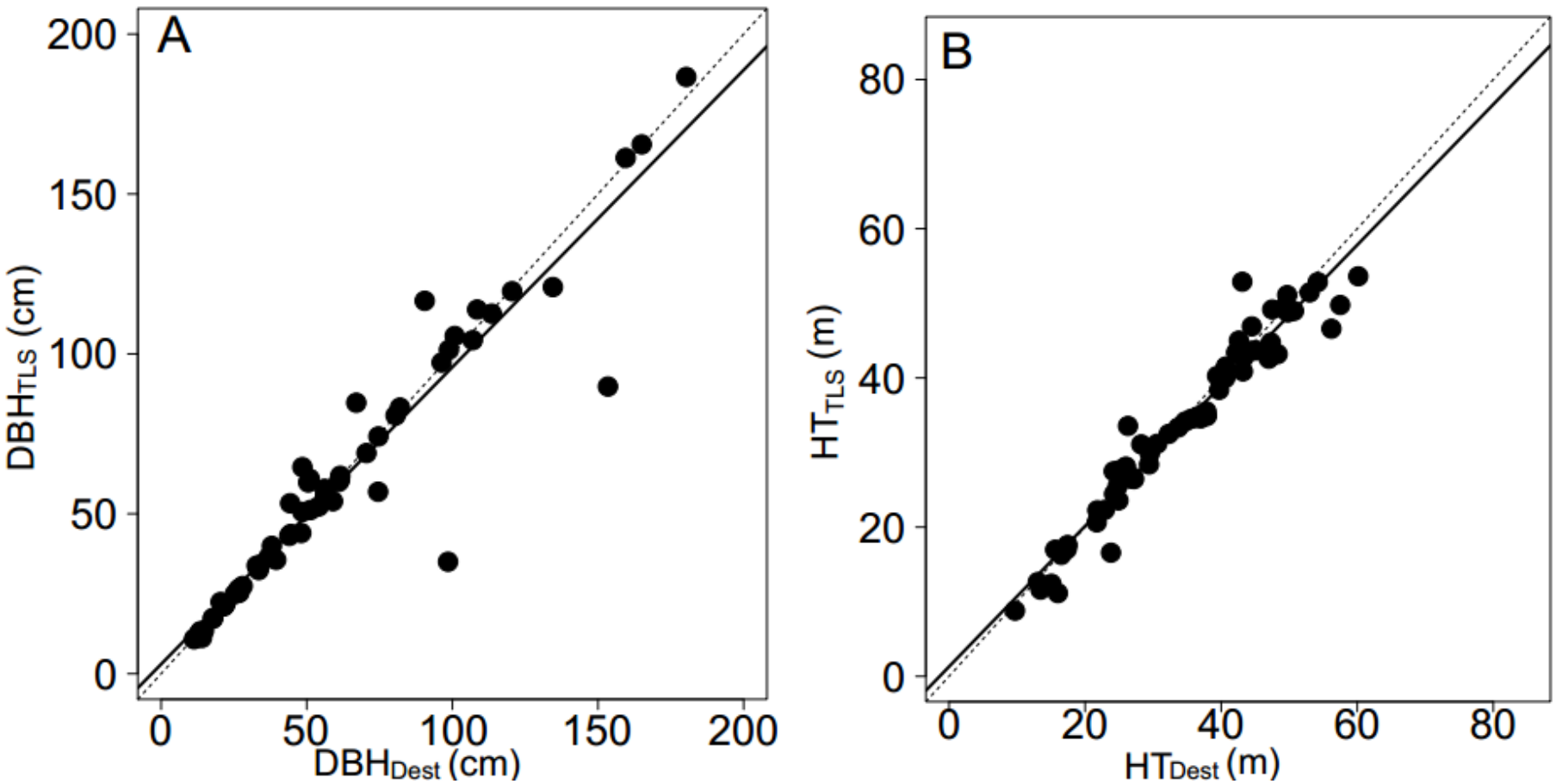
Fig. 25 : Variations inter et intra spécifiques des paramètres dendrométriques.
(A et B : variation du diamètre à hauteur de poitrine (DBH) et de la hauteur totale mesurés au LiDAR terrestre chez les 15 espèces échantillonnées. C, D et E : variation du diamètre à hauteur de poitrine (DBH), de la hauteur totale et la hauteur vertex mesurés par la méthode destructive chez les 15 espèces échantillonnées).

La comparaison des paramètres dendrométriques mesurés au TLS (DBH_{TLS} et HT_{TLS}) à ceux obtenus par la méthode destructive (DBH_{DEST}, HT_{DEST}) avec le test de «*Students* » sur données appariées, montre qu'il existe des potentielles relations entre ces paramètres (Fig. 26). En effet, il n'existe pas de différence significative au seuil de 5 % entre DBH_{TLS} et DBH_{DEST} (p = 0,45, ddl=60) d'une part et entre HT_{TLS} et HT_{DEST} (p=0,07, ddl=60) d'autre part. Cependant, il existe une différence significative au même seuil a été trouvée entre les valeurs de HT_{TLS} et HT_{Vertex} (p = 0,00, ddl=60). Couplé à ces tests de *Student*, les statistiques telles que le biais, la précision et même un modèle linéaire simple ont été réalisés entre ces mesures dendrométriques issues des deux différentes méthodes (TLS et destructive). Il en ressort que, pour le DBH une relation linéaire ayant un R^2 égale à 90,1 % a été trouvée, un biais négatif de l'ordre -1,04 % et une précision de 93% ont été obtenus. Entre les HT_{TLS} et les HT_{DEST}, un R^2 égale à 94,2 %, un biais négatif de -2 % et une précision de 93,5 % ont été obtenus. Alors qu'entre la HT_{TLS} et la HT_{Vertex} des résultats pas trop satisfaisants : R^2 égale à 61,1 %, biais -8,27 % et précision de 79,3 % ont été obtenu (Tableau VI). Seule la coordonnée à l'origine (b) du modèle entre la HT_{TLS} et la HT_{Vertex} (hauteur totale sur pied mesurée au vertex) est significative et entre ces deux mesures le biais est assez important par rapport aux autres DBH et HT_{DEST}. Ainsi, dans la suite des analyses notamment pour l'établissement des allométries de biomasse aérienne, seule la HT_{DEST} a été prise en compte.

Tableau VI : Modèles linéaires simple réalisés entre les paramètres mesurés suivant la méthode LiDAR terrestre et la méthode destructive.

Modèles	R^2	RSE	Coefficients	
			a	b
DBH_{TLS}~a×DBH_{DEST} + b	90,1	12,81	0,92***	2,9
DBH_{TLS}~a×DBH_{INV} + b	98	3,8	0,98***	0,69**
H_{TLS}~a×HT_{Vertex} + b	61,1	7,74	0,52***	12,91***
HT_{TLS}~a×HT_{DEST} + b	94,2	2,98	0,94***	2,98
HT_{TLS}~a×HT_{INV} + b	82	5,4	0,99***	3,35**

*** p associées au test de *Student* appliqués au coefficient de chaque modèle linéaire < 0,001 (5%)


A
B
200
150
100
50
0
DBHTLS (cm)
DBHDest (cm)
80
60
40
20
0
HTTLS (m)
HTDest (m)

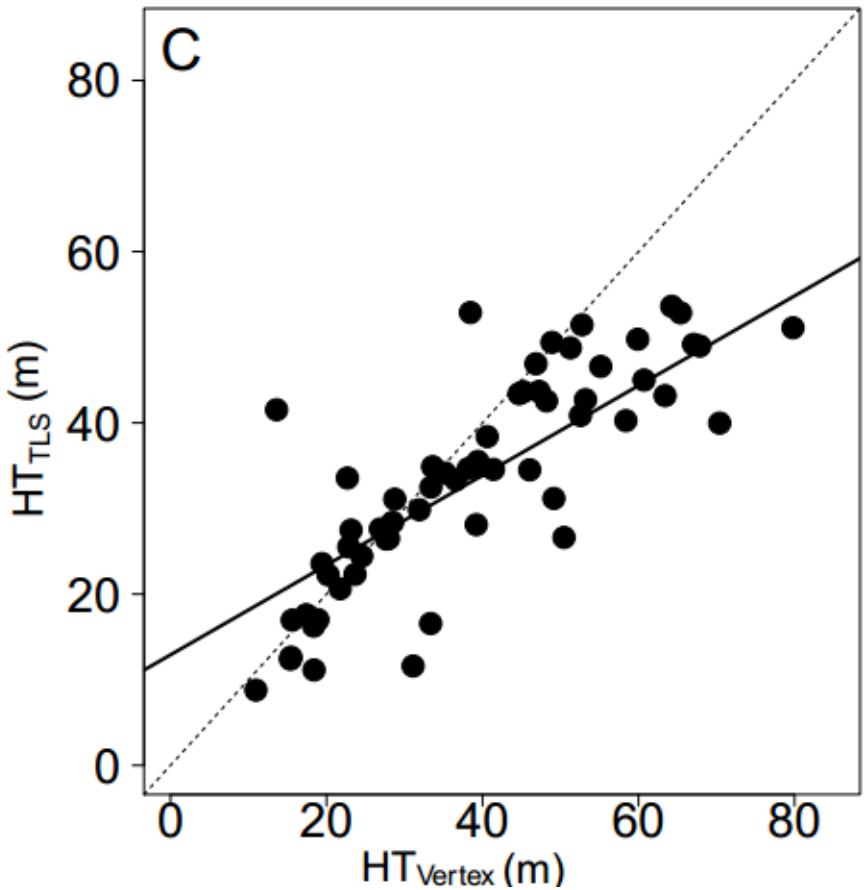


Fig. 26: Comparaison des paramètres dendrométriques en fonction de la méthode LiDAR terrestre et la methode classique.
(Dans chaque figure, la ligne en pointillée représente la première bissectrice (fit 1:1) et la ligne en trait plein le modèle linéaire simple réalisé entre la variable explicative (sur l'axe x) et la variable expliquée (sur l'axe y). A : comparaison du DBH dérivé des données LiDAR terrestre *versus* le DBH dérivé des données destructives. B : comparaison de la hauteur totale dérivée du LiDAR terrestre *versus* la hauteur totale destructive. C : comparaison de la hauteur totale dérivée du LiDAR terrestre *versus* la hauteur totale prise sur pied avec le vertex).

III.1.1.1.2. Modélisation volumique

III.1.1.1.2.1. Modélisation volumique sur les arbres entiers

La modélisation volumique effectuée sur les 61 arbres a permis d'obtenir pour chaque arbre une insertion successive des segments (de longueurs variables) de cylindres dans le nuage de points. Grâce au chargement de pente rencontré entre les diamètres supérieurs des segments ($\log_{10}$(diametre)) des différents cylindres correspondant aux branches et leur fréquence ($\log_{10}$(frequence)), un point de rupture correspondant à un diamètre de 4,5 cm notifiant ainsi la perte du signal TLS à ce niveau a été identifié (Fig. 27 A). Cette détection du point d'atténuation du signal TLS a conduit au retrait dans toutes les différentes modélisations cylindriques de tous les segments de cylindre donc le diamètre (Ø) supérieur est inférieur à 5 cm. En termes de biomasse aérienne, ces volumes retirés correspondent à 3,9 % de la biomasse aérienne (AGB) totale obtenue avec la méthode destructive et 2,1 % pour l'AGB obtenue avec la méthode TLS. Ce volume tend à être plus importante chez les grands arbres (DBH>70 et AGB> 10 Mg) notamment pour la méthode destructive, soit 2,1 % contre 0,6 % pour la méthode TLS (Fig. 27 B). Avec ce retrait et la réédition de certains cylindres via *AMAPStudio-scan* et *Geomagic studio 12* (appliqués uniquement sur les souches des arbres avec des contreforts et sur les individus présentant un tronc cannelé comme chez le *Duboscia macrocarpa*), les volumes de chaque arbre ont été calculés et ont permis d'évaluer l'approche TLS contre l'approche destructive (volume destructif) (Fig. 28). Les volumes TLS issus directement de *Simple*t*ree* (definis comme volume non-édités) présentent un intervalle de confiance qui augmente proportionnellement avec le volume de l'arbre alors que ce n'est pas le cas pour l'intervalle de prédiction qui reste inchangé le long du gradient des volumes (Fig. 28 A). Pour ces deux types d'intervalles, l'amplitude résiduelle (écart individuel entre une observation et la première bissectrice) est assez importante par rapport à celle rencontrée dans les volumes réédités (Fig. 28). L'augmentation progressive de l'intervalle de confiance (Fig. 28 A) à partir des arbres de volume $\geq$ 20 m^3 (correspondant aux arbres de DBH $\geq$ 50 cm) conduit à une erreur relative moyenne ($\bar{s}$) de 35 % alors qu'avec les volumes réédités, cette augmentation devient très peu importante ($\bar{s} \leq$ 4,5 %) et le modèle linéaire (R^2 = 98 %) réalisé entre ces volumes (réédités et le volume destructif) montre que ces estimations de volumes se rapprochent très bien de la première bissectrice (Fig. 28 B). La réédition a ainsi permis d'améliorer significativement la relation existante entre les volumes TLS et destructif. Une nette augmentation du pouvoir explicatif du modèle linéaire simple réalisé entre ces deux

variables (passage d'un R^2 de 75 % avec les volumes non édités à 98 % pour les volumes réédités).

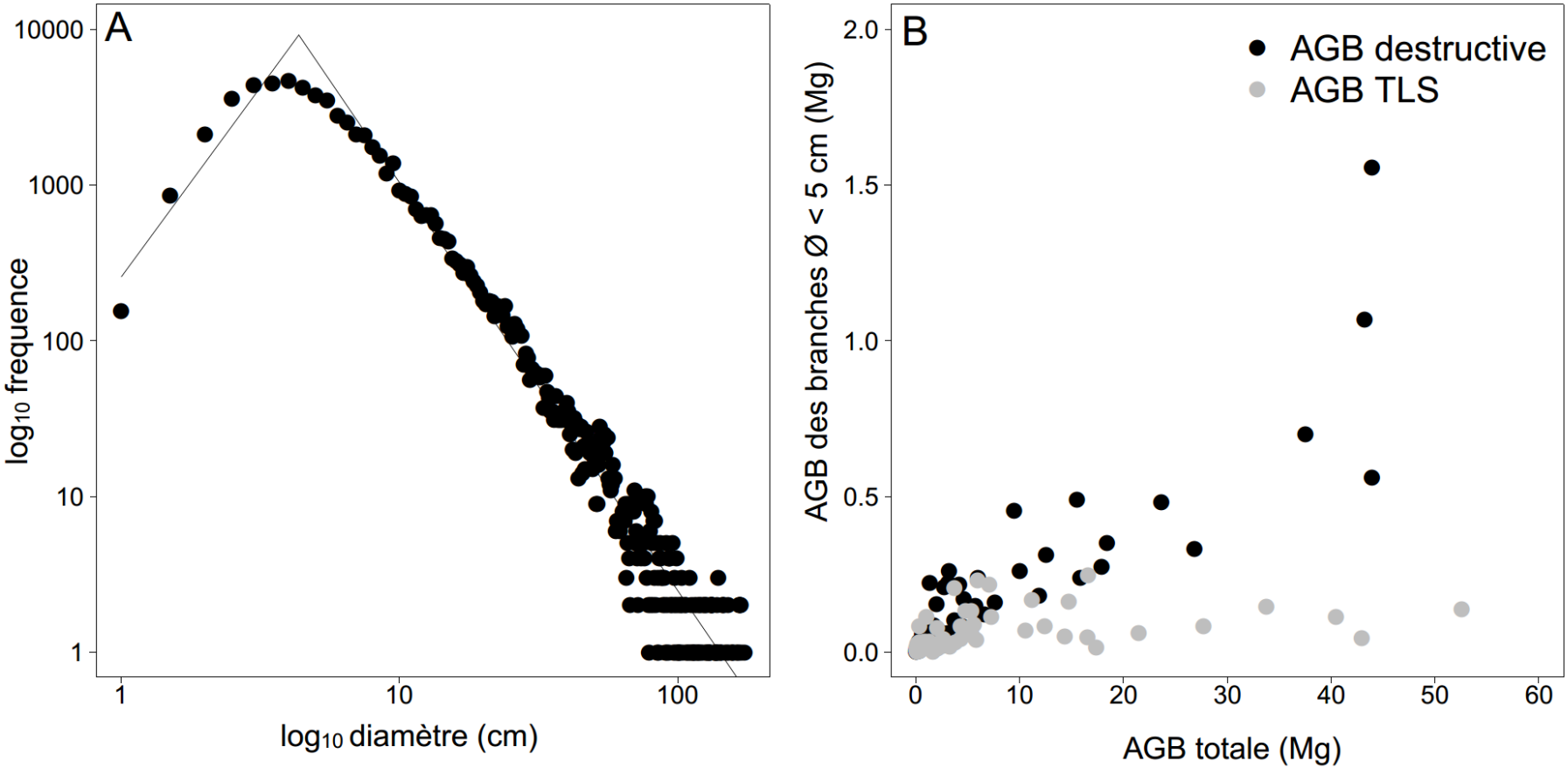


Fig. 27 : Atténuation du signal TLS au niveau des petites branches.
(A : identification du point de rupture ou perte du signal TLS. B : contribution de la biomasse aérienne des cylindres ayant des diamètres (Ø) < à 5 cm à biomasse aérienne totale).

III.1.1.1.2.2. Estimation volumique par compartiment

Dans l'optique d'identifier le ou les compartiment(s) de l'arbre qui produisent plus d'erreurs quelques soit l'approche TLS (volume non édités et édités), les estimations volumiques individuelles issues des deux méthodes (TLS et destructive) ont été séparées par compartiments (souche, tige et houppier) (Fig. 29). Ce procédé a permis de mettre en évidence que :

- la grande partie de l'erreur d'estimation des volumes via le TLS est faite dans le houppier de l'arbre soit 84,7 % ($\bar{s}$) couplé à une importante sous-estimation du volume (Fig. 29 C) ;
- la souche est le second compartiment où plus d'erreurs d'estimation de volume sont faites avec un ($\bar{s}$) de 45 % (Fig. 29 A) ;
- et enfin, la tige présente moins d'erreurs que les deux précédents compartiments avec une erreur moyenne ($\bar{s}$) de 26 % (Fig. 29 B).

L'amélioration cylindrique via le processus de réédition des cylindres a permis de réduire ces erreurs. Cela a permis d'avoir :

- pour le houppier d'une erreur moyenne ($\bar{s}$) de 84,7 à 34,5 % ;
- pour la tige de 26 à 17,2 % ;
- et pour la souche de 45 à 29,1 %.

Les modèles linéaires réalisés avec les volumes édités présentent tous des meilleurs R^2 comparés à ceux réalisés sur les volumes non édités : R^2 égale à 93 %, 96 % et 96 % respectivement pour le houppier, la tige et la souche (Fig. 29).

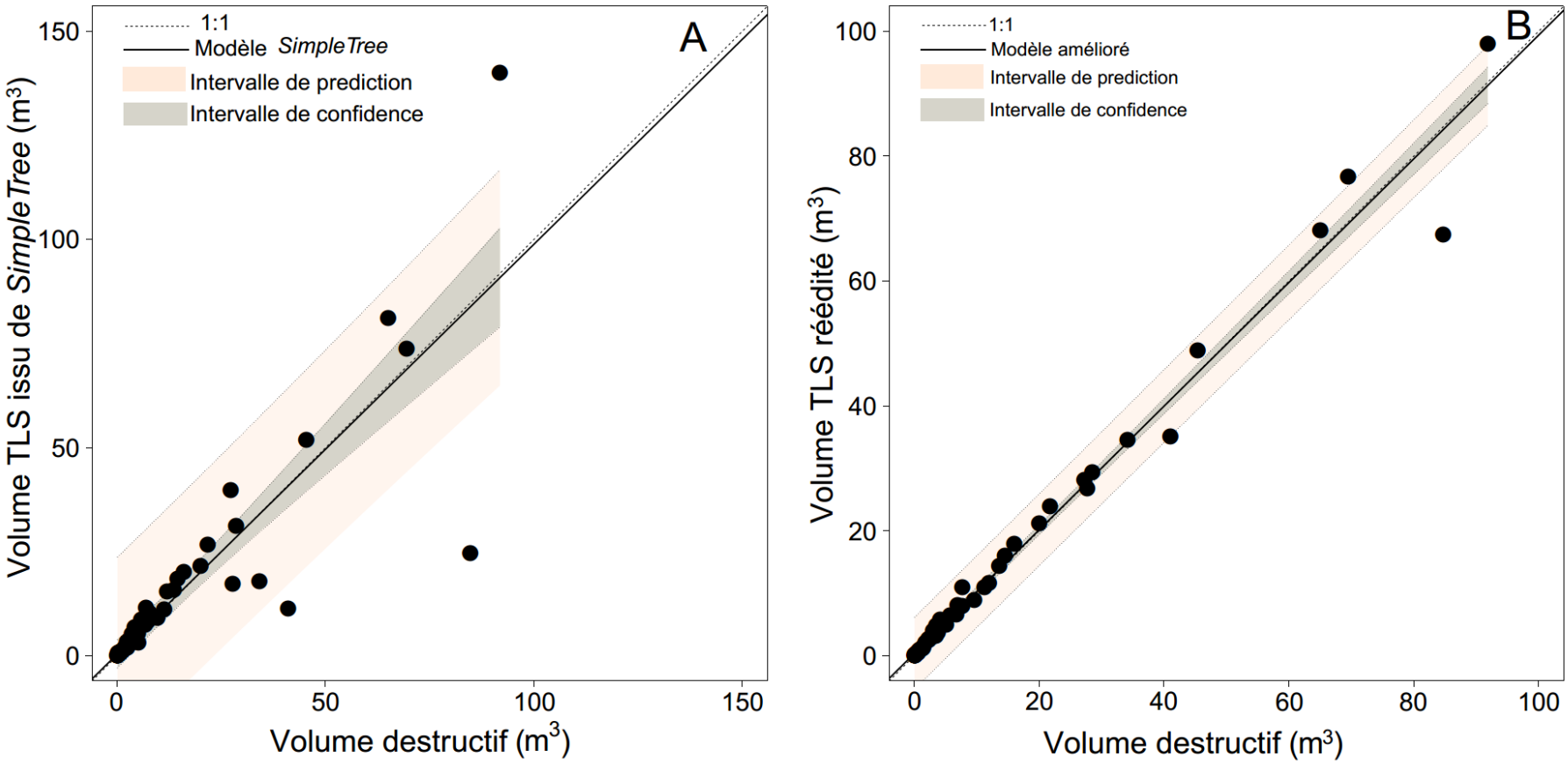
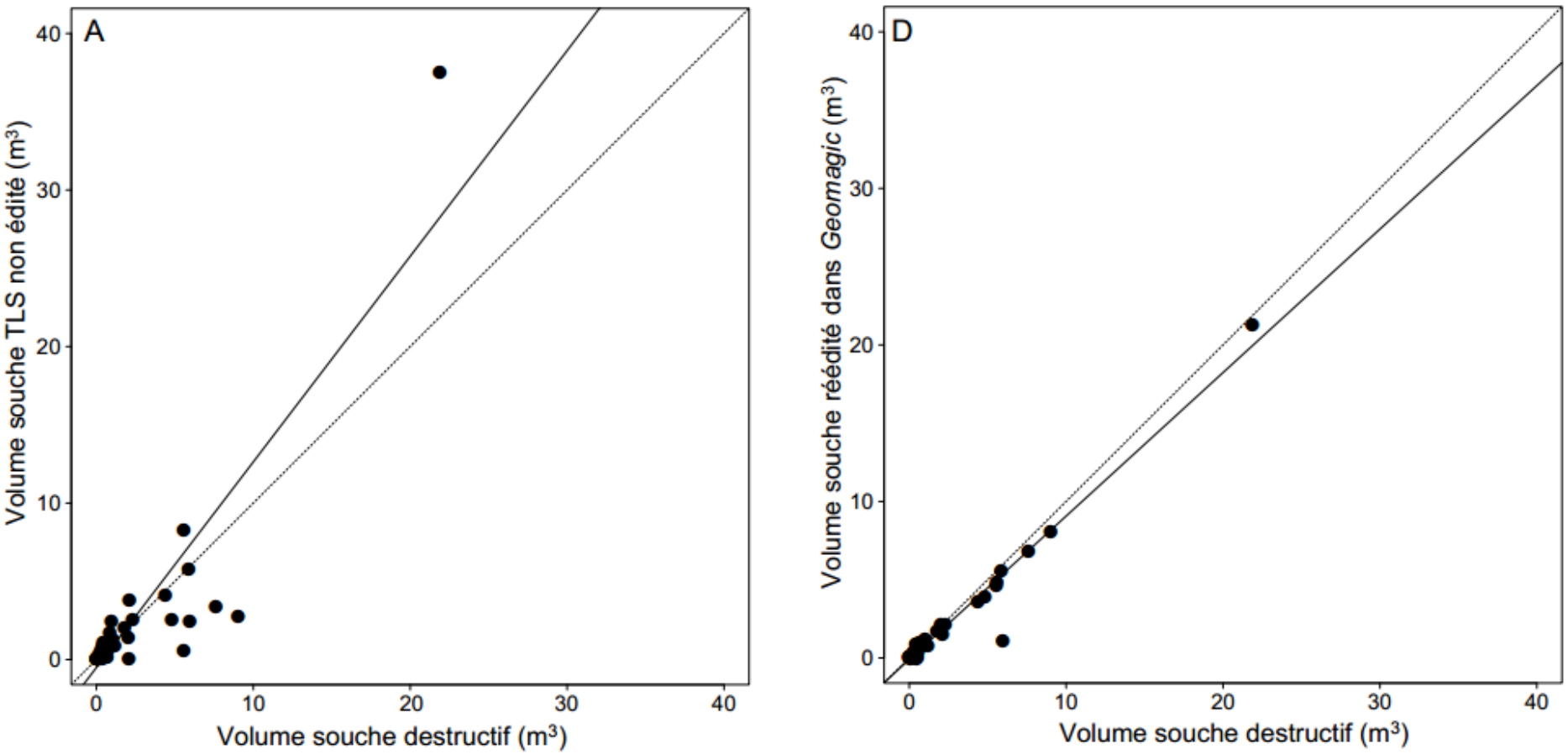
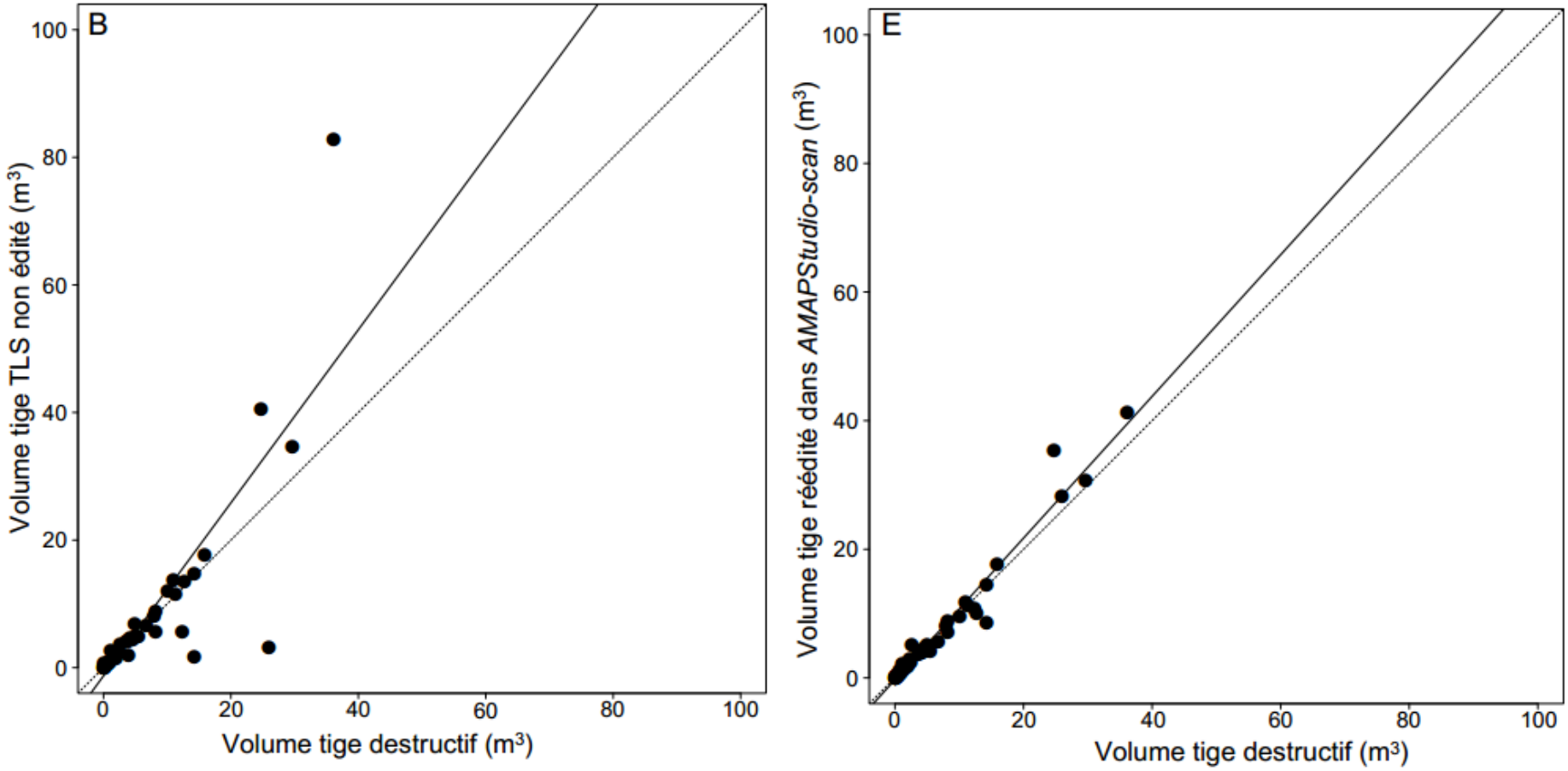


Fig. 28: Comparaison des volumes issus du LiDAR terrestre avec ceux issus de la méthode destructive. Dans les deux figures la surface grise représente l'intervalle de confiance à 95 % et celle en gris clair l'intervalle de prédiction. (A : volume TLS sortie directement de *Simpletree* contre le volume destructif. B : volume TLS obtenu après réédition dans *AMAPStudio-scan* et *Geomagic studio 12* contre le volume destructif).


A
Volume souche TLS non édité (m³)
Volume souche destructif (m³)
0
10
20
30
40
D
Volume souche réédité dans Geomagic (m³)
Volume souche destructif (m³)


B
Volume tige TLS non édité (m³)
Volume tige destructif (m³)
0
20
40
60
80
100
E
Volume tige réédité dans AMAPStudio-scan (m³)
Volume tige destructif (m³)

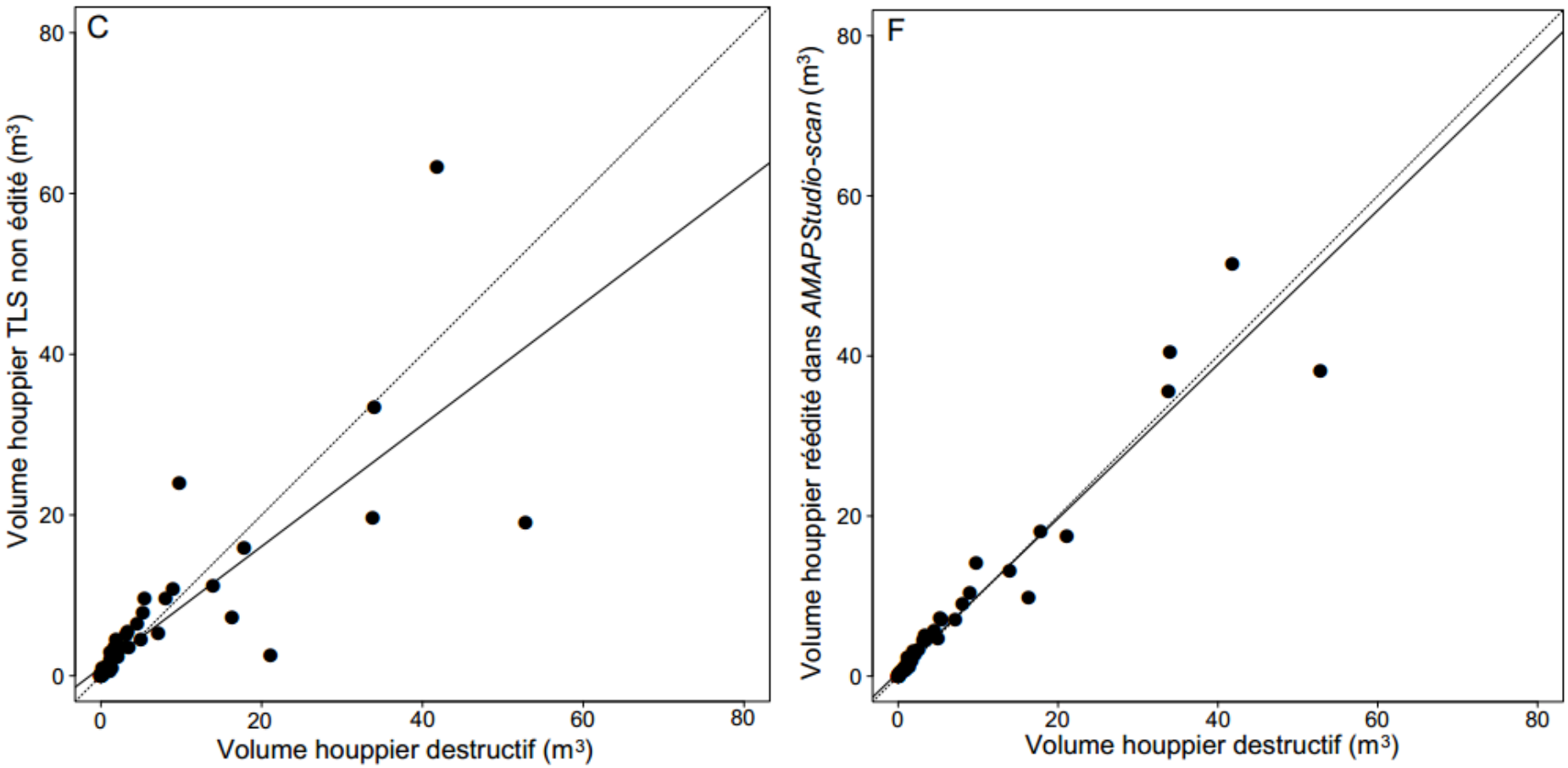


Fig. 29 : Comparaison des volumes LiDAR terrestre de chaque compartiment en fonction de l'approche adoptée avec la méthode destructive.
(A, B et C : volume TLS non édité. D, E et F : volume réédité. La ligne en pointillé représente la première bissectrice et celle en noire le modèle réalisé entre le volume LiDAR terrestre et destructif de chaque compartiment).

III.1.1.1.3. Estimations de la biomasse aérienne et calibration d'équation allométrique

Les volumes non édités et édités ont été convertis en biomasse aérienne (AGB_{TLS}) grâce à une densité spécifique de bois local moyennée à l'espèce issue de la densité prise sur la souche et la tige. Ceci a permis de faire une comparaison entre l'AGB_{TLS} (issues des volumes non édités et édités) avec les données réelles d'AGB obtenues sur le terrain (AGB_{DEST}) (Fig. 30). Bien qu'aucune différence significative n'ait été trouvée entre l'AGB non éditée et AGB_{DEST} (p = 0,86, ddl=60 : test de *Student*) et entre l'AGB éditée et AGB_{DEST} (p = 0,97, ddl=60 : test de *Student*), leur modèle linéaire simple respectif montre un meilleur ajustement pour l'AGB édité (Fig. 30 B). Pour l'AGB non éditée on a un R^2 égale à 79 % alors que ce paramètre est bien plus grand (de 18 %) avec l'AGB éditée (R^2=97 %). De plus l'AGB issue des volumes non édités produit une erreur moyenne $\bar{s}$ de 39 % alors qu'avec les volumes édités cette valeur est seulement de 22 % soit inférieure de 17 %.

L'analyse du biais relatif en fonction de l'AGB_{DEST} ne montre pas de structure particulière en relation avec le type de densité spécifique du bois utilisé (WD_{Dest} et GWD) (Fig. 31). Cependant, pour les arbres d'AGB > à 5 Mg, un biais plus important est observé quand la GWD est utilisé par rapport à l'AGB_{DEST} calculée avec la WD_{DEST} locale. Ainsi, pour l'établissement du modèle allométrique la WD_{DEST} a été prise en compte au détriment de la GWD pour convertir les volumes TLS en AGB_{TLS}.

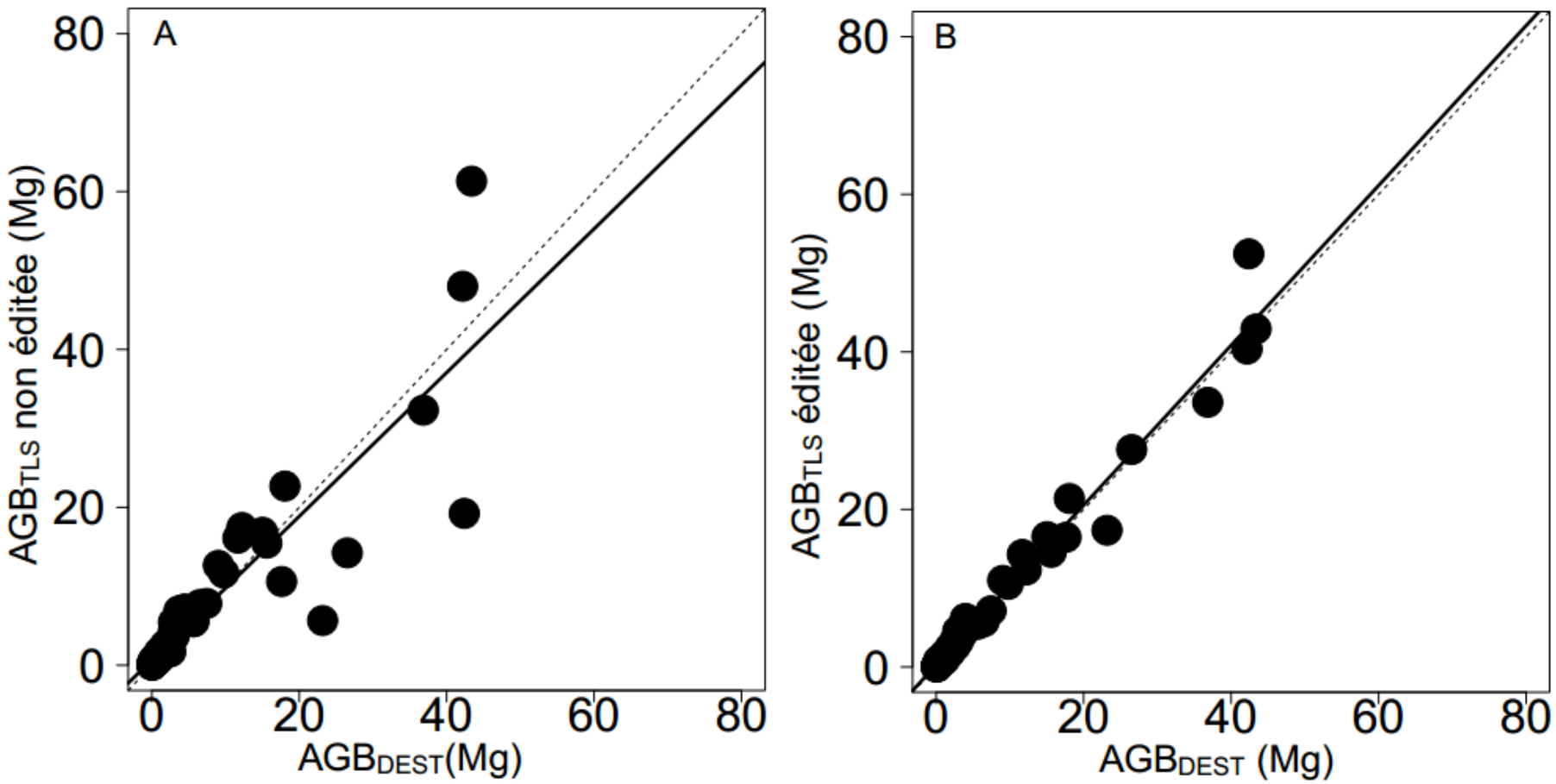


Fig. 30 : Comparaison de la biomasse aérienne issue de la méthode LiDAR terrestre (AGB_{TLS}) avec la biomasse aérienne destructive (AGB_{DEST}). (A : AGB_{TLS} obtenue via les volumes non édités avec l'AGB_{DEST}. B : AGB_{TLS} obtenue via les volumes édités avec l'AGB_{DEST}. La ligne en interrompue représente la première bissectrice (fit 1 :1) et celle en noire le modèle réalisé entre l'AGB_{TLS} et l'AGB_{DEST}).

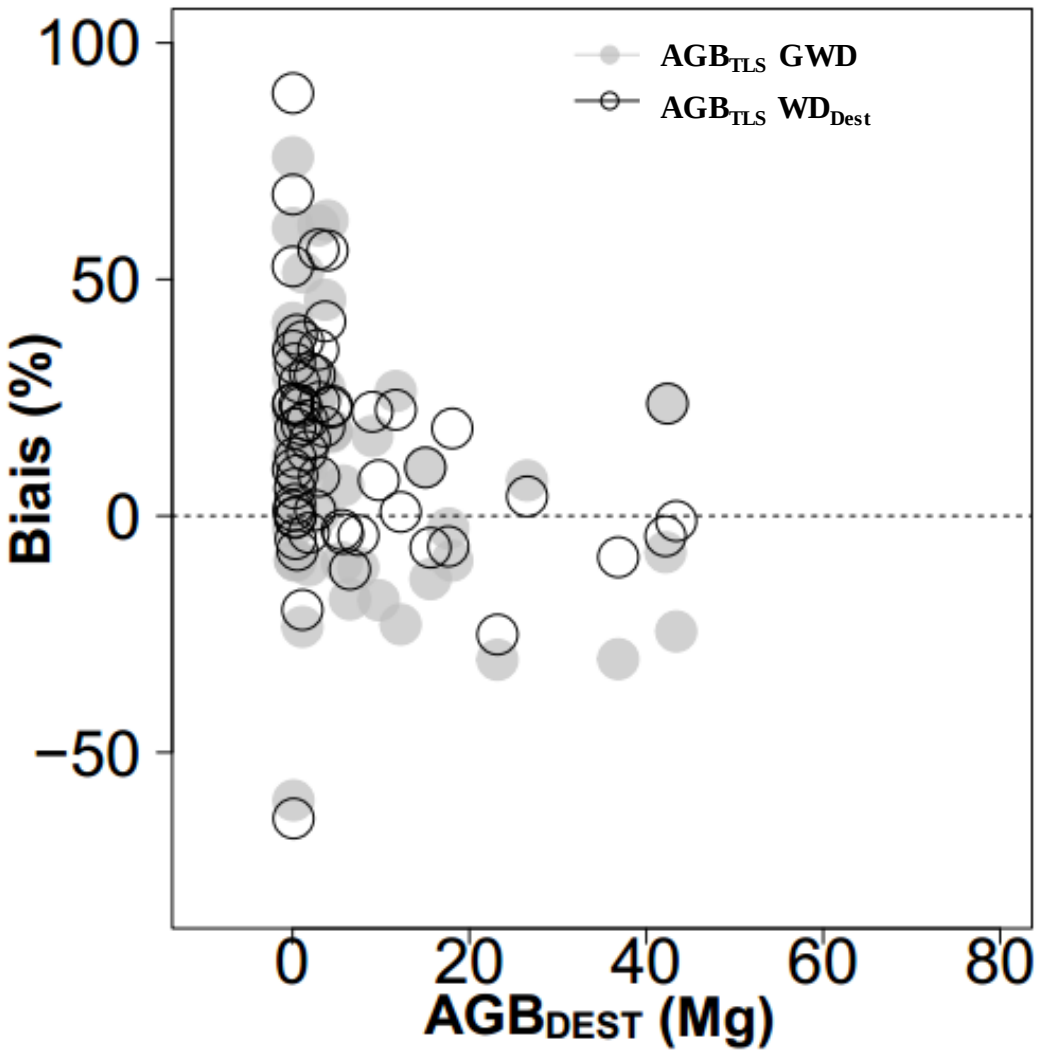


Fig. 31: Variation du biais relatif individuel en fonction de la biomasse aérienne destructive.

La calibration des modèles allométriques basés sur l'AGB_{TLS} issue des volumes édités et non édités, sur l'AGB_{DEST} et les paramètres dendrométriques classiques obtenu via les deux méthodes, a produit des coefficients d'ajustement et des erreures résiduelles standard (RSE) différents (Tableau VII).

Tableau VII : Modèles allométriques établis pour l'estimation de la biomasse aérienne (AGB, en Mg) calibrés grâce aux différentes méthodes.

Type de modèles	Coefficients du modèle		R^2 (%)	RSE	Approche
	β	α			
$Log10(AGB_{DEST}) \sim \beta \times (Log10 (DBH^2 \times HT \times WD_{ind}) + \alpha$	1,04***	-4,54***	98	0,08	Dest
$Log10(AGB_{TLS}) \sim \beta \times (Log10 (DBH^2_{TLS} \times HT_{TLS} \times WD_{DEST}) + \alpha$	1,01***	-4,39***	95	0,17	éditée
$Log10(AGB_{TLS}) \sim \beta \times (Log10 (DBH^2_{TLS} \times HT_{TLS} \times WD_{DEST}) + \alpha$	0,96***	-4,12***	93	0,20	non éditée

*** $p < 0,001$

Les R^2 trouvés pour les différentes méthodes vont successivement de 93 ; 95 et jusqu'à 98 %, respectivement pour la méthode TLS non éditées, TLS éditées et pour la méthode destructive. La représentation graphique de ses différents modèles allométriques a produit des illustrations assez similaires (Fig. 32). Cependant, la comparaison statistique basée sur les coefficients des modèles montre qu'il n'existe pas un effet méthode entre la méthode destructive et la méthode TLS éditée ($p\ \Delta_1 = 0,26$ et $p\ \Delta_2 = 0,41$), par contre une différence significative a été trouvée entre la méthode destructive et la méthode TLS non éditée ($p\ \Delta'_1 = 0,01$ et $p\ \Delta'_2 = 0,02$).

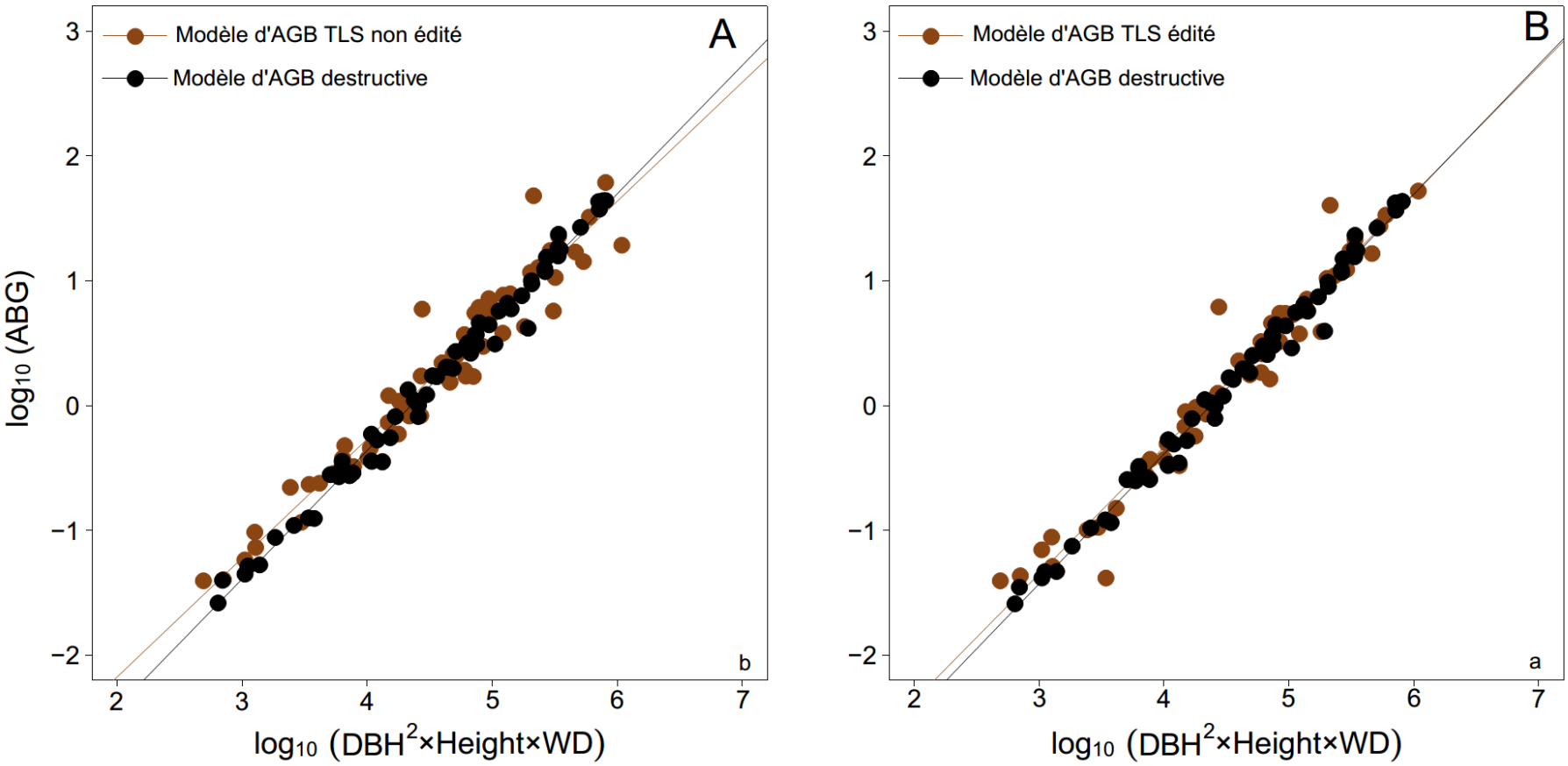


Fig. 32 : Modèles allométriques de biomasse bâtis sur la biomasse aérienne dérivés des volumes non édités (A) et en B bâtis sur l'AGB dérivés des volumes édités contre celui bâtis avec les données destructives.

III.1.1.2. Modèle de prediction de la hauteur en fonction du diamètre à hauteur de poitrine

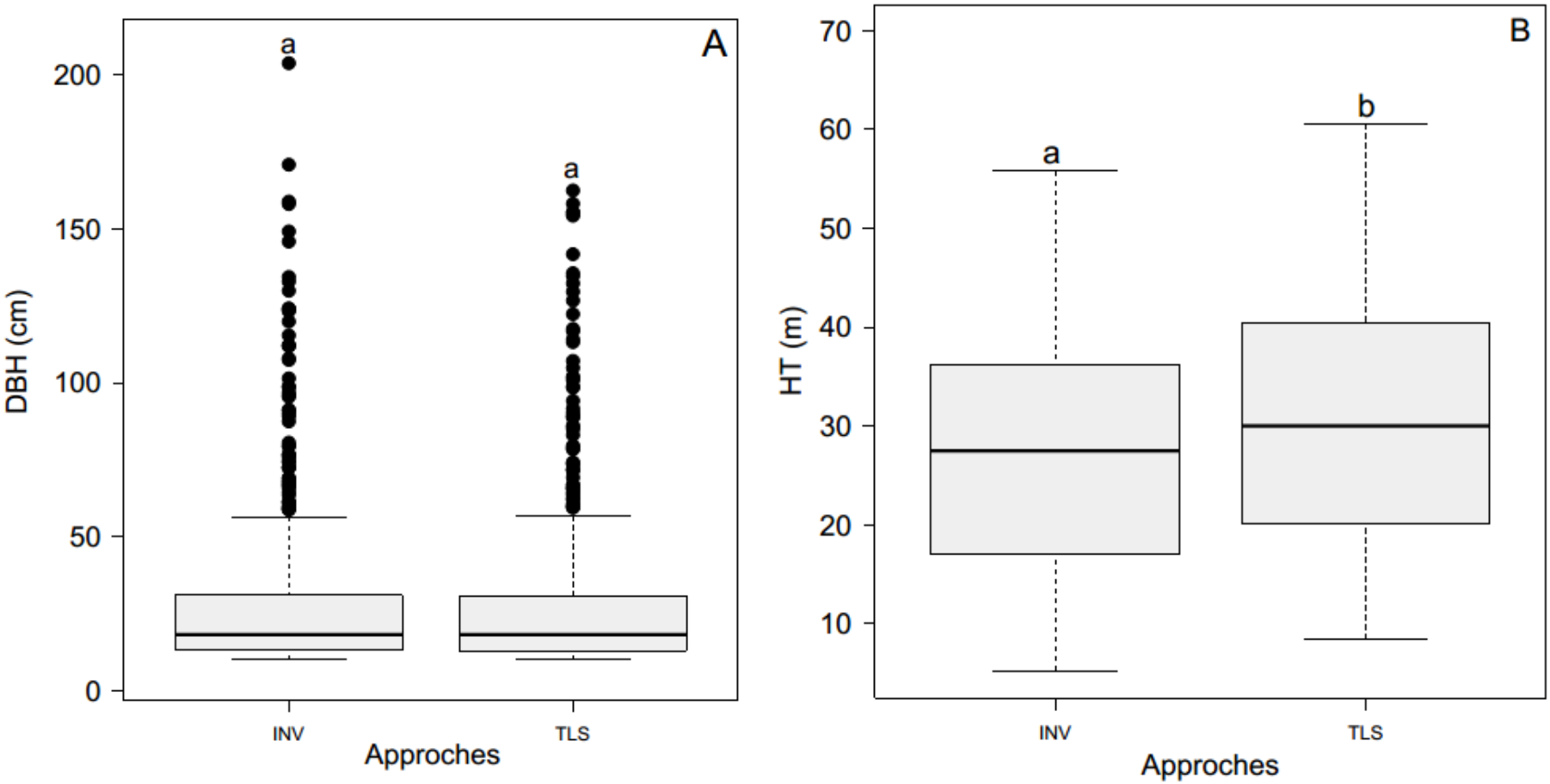
Tous les arbres scannés (712) dans les quadrats de chaque parcelle ont pu être retrouvés dans les différents nuages de points résultants. Les mesures des paramètres dendrométriques n'ont pas pu être réalisées sur les arbres qui pour une raison quelconque se trouvaient au sol (représentant au total 13 arbres). Les 712 arbres ainsi retrouvés se répartissent dans 112 genres et 149 espèces. La richesse spécifique dans le jeu de données globales varie de 1 à 50 individus. *Celtis* et *Chrysophyllym* ont été les genres où la richesse en espèces est élevée (avec 6 espèces) et *Celtis mildbraedii* (50 individus) et *Petersianthus macrocarpus* (28) sont les espèces les plus densément représentées (**Error! Reference source not found.**).

III.1.1.2.1. Paramètres dendrométriques mesurés dans les parcelles d'inventaire

Les diamètres à hauteur de poitrine (DBH_{INV}) (n_{DBH} = 712) mesurés au cours de l'inventaire botanique (INV) dans les quadrats scannés varie de 10 à 204 cm (avec un DBH_{INV} moyen égale à 27,5 cm) alors que mesurés au LiDAR terrestre (DBH_{TLS}) vont de 10 à 162,6 cm (avec un DBH_{TLS} moyen égale à 27,6) (Fig. 33 A). Le test non paramétrique de *Wilcoxon* réalisé sur ces données appariées montre qu'il n'existe pas de différence significative entre ces deux types de données ($p = 0,31$) d'où les lettres identiques (a et a) sur les boîtes à moustaches réalisées à cet effet (Fig. 33 A). Néanmoins, il est important de noter qu'il existe une légère déviation (à la première bissectrice) où une légère erreur relative ($\bar{s} = 6,5$ %) sur les mesures de DBH supérieure ou égale à 60 cm (Fig. 33 C). Vu l'importance des arbres de ce type de diamètre à l'hectare, un modèle linéaire simple avec un R^2 de 98 % et un RSE de 3,8 % a été proposé pour corriger les DBH_{INV} (Tableau VI).

Les hauteurs totales (HT_{INV}, n = 149) mesurées au cours de l'inventaire botanique dans les quadrats scannés varient de 5,2 à 55,8 m (avec une HT_{INV} moyen égale à 27,6 m) alors que celles mesurées au LiDAR terrestre (HT_{TLS}) vont de 8,4 à 60,5 m (avec un HT_{TLS} moyen égale à 30,7 m) (Fig. 33 B). Le test non paramétrique de *Wilcoxon* réalisé sur ces données appariées montre qu'il existe une différence très hautement significative entre ces deux types de données ($p = 6,896e^{-13}$) d'où les différentes lettres (a et b) sur les boîtes à moustaches réalisées à cet effet (Fig. 33 B). À l'opposé des mesures faites sur les DBH avec l'approche TLS et inventaire classique, ici il a été observé une erreur systématique ($\bar{s} = 17,8$ %) sur les mesures de HT soit avec le TLS ou soit par inventaire classique. Le modèle réalisé entre ces

deux jeux de données est tout le long du gradient de hauteur au-dessus de la première bissectrice traduisant ainsi une sous-estimation de l'approche par inventaire (Fig. 33 D).


A
a
a
DBH (cm)
0
50
100
150
200
INV
TLS
Approches
B
a
b
HT (m)
10
20
30
40
50
60
70
INV
TLS
Approches

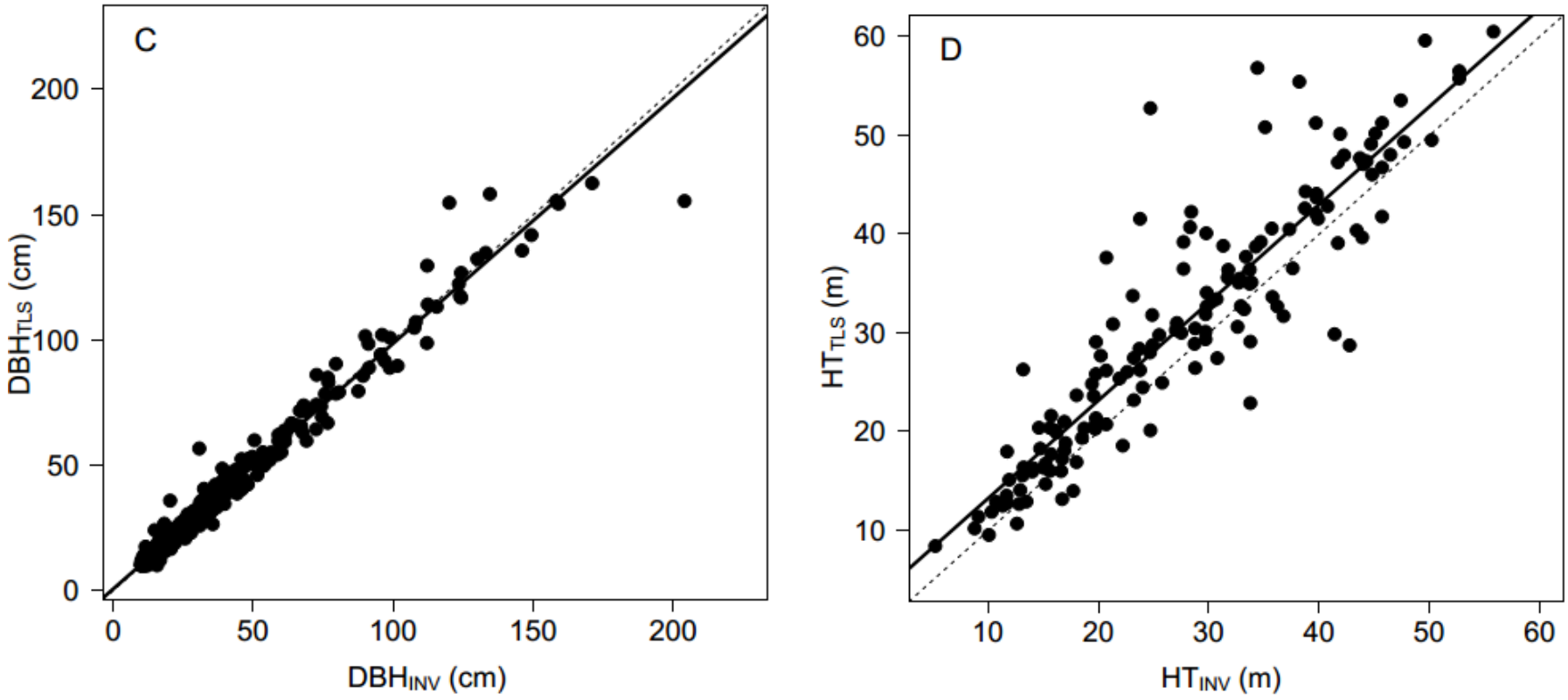


Fig. 33 : Variation des paramètres dendrométriques mesurés au LiDAR terrestre *versus* ceux mesurés au cours de l'inventaire floristique réalisé dans les parcelles scannées.

(Dans les deux figures la droite en poitillé represente la première bissectrice alors que la droite pleine représente la regression linéaire simple réalisée entre la variable en y et en x).

III.1.1.2.2. Sélection du modèle de prédiction hauteur-diamètre et estimation de la biomasse aérienne en fonction des données LiDAR terrestre et inventaire

Les données de diamètre à hauteur de poitrine (DBH) et de hauteur totale (HT) mesurées à la fois au LiDAR terrestre (TLS) et par l'inventaire botanique ont été utilisées séparément pour identifier le modèle de prédiction des hauteurs-diamètres (HD) qui est le plus adaptée pour la zone d'étude (Fig. 34).

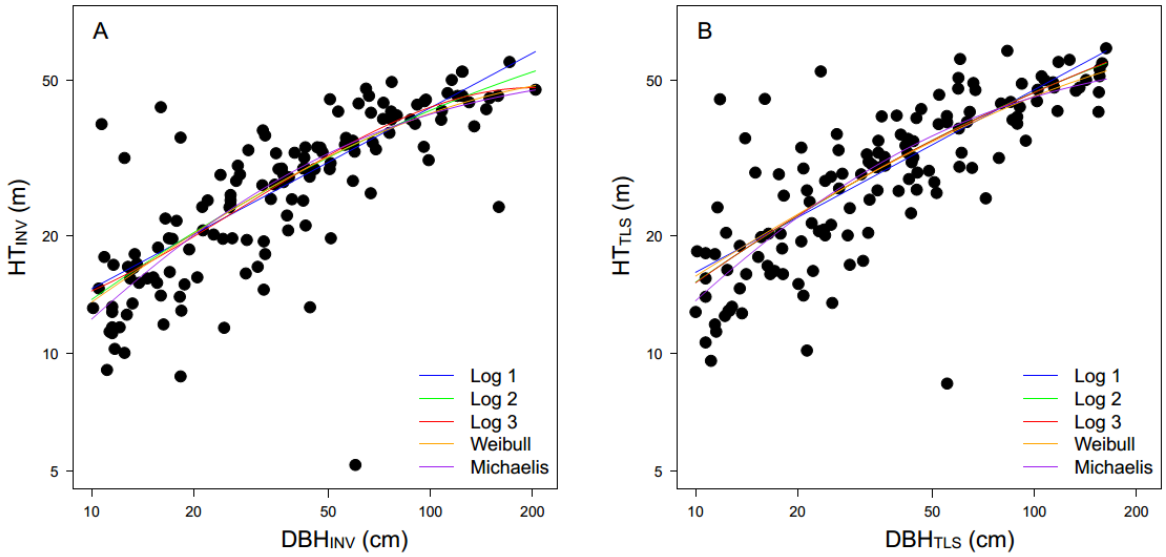


Fig. 34 : Calibration du modèle adapté à la prédiction des hauteurs en fonction des diamètres suivant la méthode LiDAR terrestre et inventaire botanique.
(A : différents modèles testés sur les données de hauteur et diamètre à hauteur de poitrine issus de l'inventaire botanique. B : différents modèles testés sur les données de hauteur et diamètre à hauteur de poitrine issus du LiDAR terrestre).

Suivant les deux différentes méthodes, le modèle de *Weibull* est celui qui s'ajuste le mieux aux données de DBH et de HT même si l'ajustement des autres formes de modèles peuvent être accepté. Basé sur les critères de performances (RSE et $\bar{s}$) plus faibles que les autres modèles, ce modèle de *Weibull* était ainsi utilisé pour prédire la HT_{INV} et HT_{TLS} des arbres dans les différentes parcelles établies et scannées (Tableau VIII).

Tableau VIII : Sélection du modèle d'ajustement de hauteur totale en fonction du diamètre à hauteur de poitrine pour les données d'inventaire et LiDAR terrestre.

Approches	Modèles et critères de performances									
	Log1		Log2		Log3		Weibull		Michaelis-Menten	
	RSE	$\bar{s}$	RSE	$\bar{s}$	RSE	$\bar{s}$	RSE	$\bar{s}$	RSE	$\bar{s}$
INV	7,33	1,13	7,15	0,95	7,11	1	7,10	-0,08	7,13	-0,4
TLS	7,99	0,97	7,87	0,81	7,91	0,85	7,83	-0,01	7,90	-0,43

Le modèle de *Weibull* calibré sur les données INV et sur les données TLS est défini comme suit :

$$INV : HT = 52{,}90 \times \left(1 - exp\left(-\left(\frac{DBH}{55{,}77}\right)^{0{,}70}\right)\right) \quad (34)$$

$$TLS : HT = 68{,}29 \times \left(1 - exp\left(-\left(\frac{DBH}{85{,}66}\right)^{0{,}62}\right)\right) \quad (35)$$

Les coefficients présents dans ces équations 5 et 6 ont tous des *p-values* très significatives ($p < 0{,}05$). Ce modèle a ainsi été appliqué pour prédire la HT de tous les arbres présents dans les quadrats pour lequel les données HT via TLS et INV n'avaient pas été collectées directement (Fig. 35 A). Le test de *Student* réalisé sur ces données appariées de HT prédite montre qu'il existe une différence très hautement significative entre les hauteurs prédites via les données TLS et celles des données d'inventaire ($p < 2{,}2e^{-16}$). L'évaluation de l'erreur relative moyenne ($\bar{s}$) montre qu'il y a 13,3 % d'écart, soit 3 m d'erreur résiduelle moyenne standard (RMSE) de différence entre ces données de HT_{TLS} et HT_{INV}. Cet écart entre les deux jeux de données de HT est beaucoup plus marqué chez les individus de plus de 50 cm de DBH (Fig. 35 A).

III.1.1.2.3. Propagation des erreurs sur les estimations de biomasse aérienne dans les parcelles en fonction du type de hauteur totale utilisée

La comparaison de l'AGB moyenne estimée via l'équation 5 de Chave et *al.*, (2014) dans les différentes parcelles (n_{ind} = 5808 soit 485 arbres par parcelle en moyenne) ainsi scannée a été réalisée en utilisant les deux sources de HT. L'AGB_{INV} estimée en utilisant les HT_{INV} varie de 423,8 à 855,3 (Mg) avec une moyenne de 587,4 (Mg) alors que l'AGB_{TLS} estimée en utilisant les HT_{TLS} varie de 469,9 à 963,7 (Mg) avec une moyenne de 655,6 (Mg). Il existe une sous-estimation systématique de l'AGB lorsqu'elle est estimée avec les données

de HT_{INV} par rapport à l'AGB issue des données de HT_{TLS} (Fig. 35 B). Le test de *Student* réalisé sur données appariées montre qu'il existe une différence significative *($p < 1,568\ e^{-07}$)* entre les valeurs d'AGB dérivées des HT_{TLS} et l'AGB dérivées des HT_{INV} et cette différence produit une sous-estimation systématique de 10 % de l'AGB à l'hectare (Fig. 35 B).

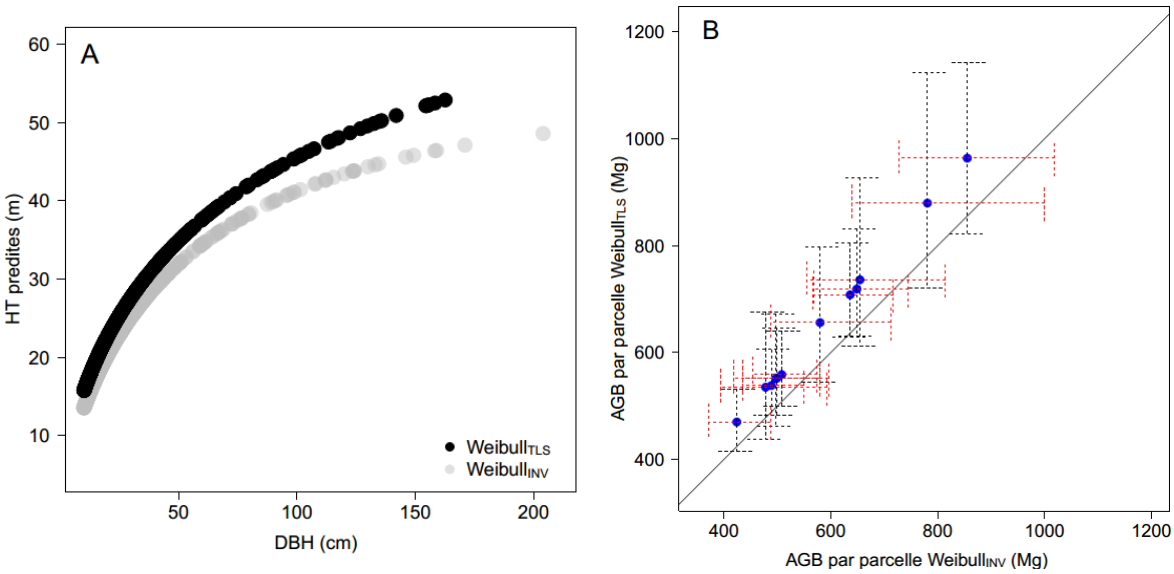


Fig. 35 : Prédiction des valeurs de hauteur totale et de biomasse aérienne dans les parcelles.
(A) Prédictions des hauteurs totales par le modèle de *Weibull* suivant la méthode LiDAR terrestre et la méthode inventaire. (B) Estimation de la biomasse moyenne dans les12 parcelles en utilisant les hauteurs prédites suivant la méthode LiDAR terrestre et la méthode inventaire. Les barres d'erreurs en rouge et noire représentent les quantiles à 2,5 et 97,5 % des valeurs d'AGB estimées 1000 fois via la fonction de *MonteCarlo* du package « *Biomass* ».

III.1.2. Impact des variations verticales des profils de densité spécifique du bois sur les estimations de biomasse aérienne dérivées des données volumiques

III.1.2.1. Mise en évidence des grands groupes de profils verticaux de densité du bois

Un total de 12181 échantillons de bois a pu être analysé pour mettre en évidence l'existence d'un patron de variation verticale de densité spécifique du bois (WD, en $g.cm^{-3}$) chez 51 espèces collectées dans six pays partageant les forêts du bassin du Congo (Fig. 36). Pour chaque compartiment, la WD varie comme suit :

- pour la souche (Stu, en $g.cm^{-3}$), la WD varie de 0,25 chez *Ricinodendron heudelotii* à 0,11 chez *Lophira alata* avec une moyenne de 0,61 (Fig. 36 A) ;

- pour la culée base (Ste_b, en $g.cm^{-3}$), elle va de 0,21 chez *Ricinodendron heudelotii* à 0,10 chez *Julbernardia pellegriniana* avec une moyenne de 0,59 (Fig. 36 B) ;

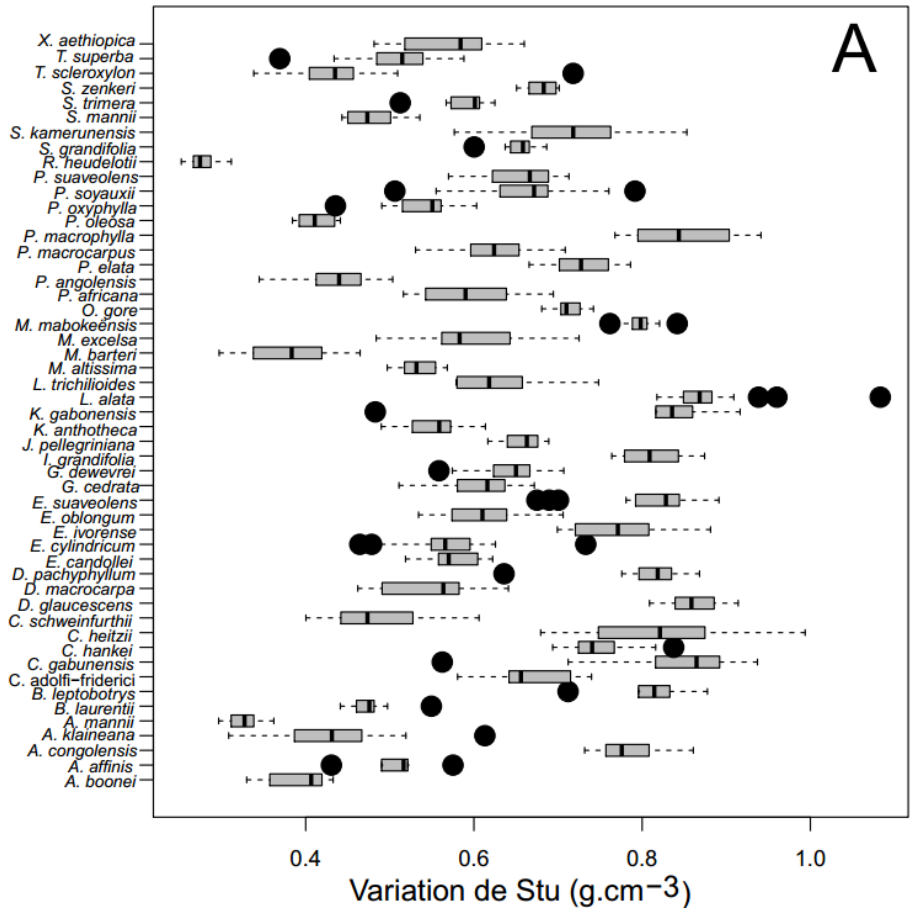
- pour la tige (Ste, en $g.cm^{-3}$), chez *Ricinodendron heudelotii* elle est de 0,24 à 0,95 chez *Klainedoxa gabonensis* avec une moyenne de 0,56 (Fig. 36 C) ;

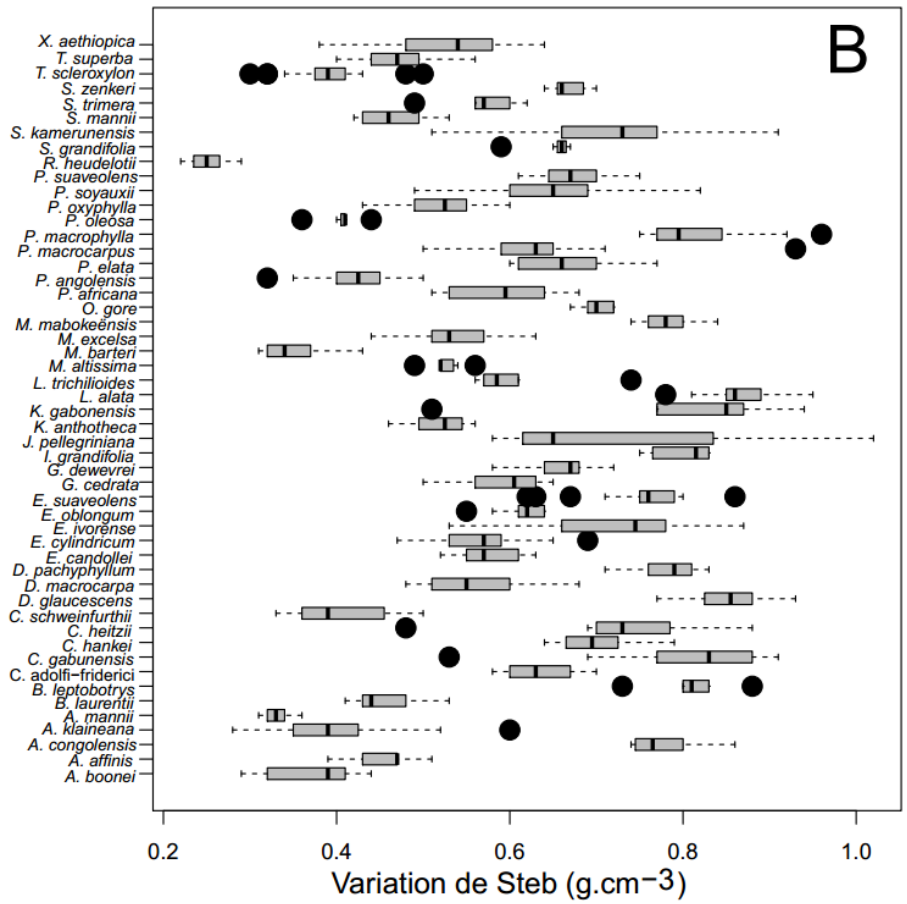
- pour les grosses branches (LB, en $g.cm^{-3}$), elle va de 0,25 chez *Ricinodendron heudelotii* à 0,98 chez *Lophira alata* avec une moyenne de 0,56 (Fig. 36 D) ;

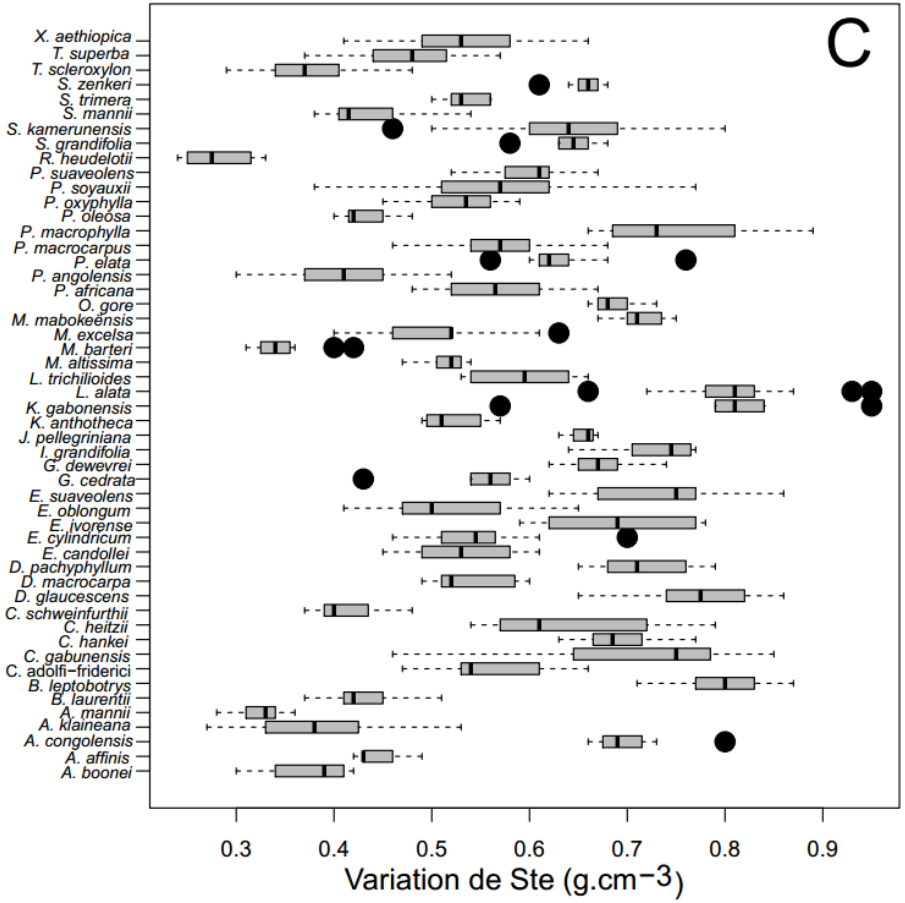
- pour les moyennes branches (MB, en $g.cm^{-3}$), elle va de 0,25 chez *Ricinodendron heudelotii* à 0,97 chez *Lophira alata* avec une moyenne de 0,55 (Fig. 36 E) ;

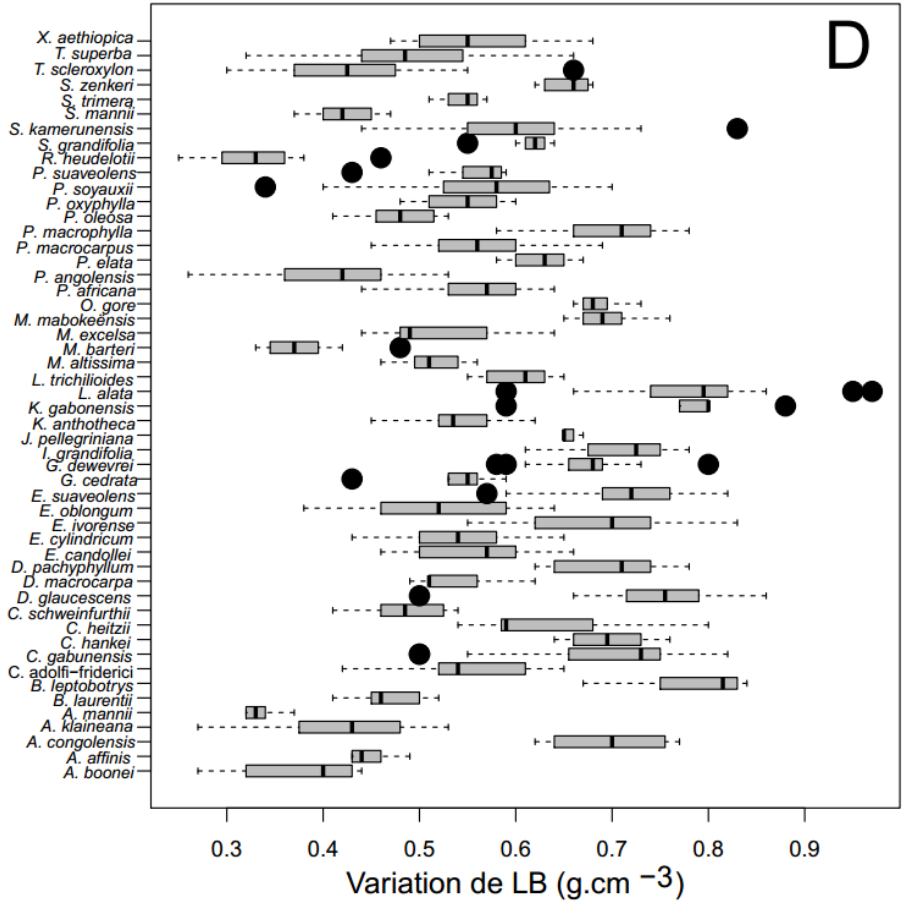
- pour les petites branches (SB, en $g.cm^{-3}$), elle va de de 0,23 chez *Pycnanthus angolensis* à 0,95 chez *Erythrophleum suaveolens* avec une moyenne de 0,52 (Fig. 36 -F).

A l'échelle spécifique, la mise en évidence du profil de variation verticale de densité spécifique du bois (WD) a permis de dégager trois grands types de profil de WD (Fig. 37). Une différence significative de WD a été trouvée entre la WD souche et celle des petites branches (p = $2{,}2e^{-16}$, ddl=820) et elle varie de -54,3 % chez *Calpocalyx heitzii* à 58,5 *Ricinodendron heudelotii* respectivement pour les quantiles de 2 et 98 %.


A
X. aethiopica
T. superba
T. scleroxylon
S. zenkeri
S. trimera
S. mannii
S. kamerunensis
S. grandifolia
R. heudelotii
P. suaveolens
P. soyauxii
P. oxyphylla
P. oleosa
P. macrophylla
P. macrocarpus
P. elata
P. angolensis
P. africana
O. gore
M. mabokeensis
M. excelsa
M. barteri
M. altissima
L. trichilioides
L. alata
K. gabonensis
K. anthotheca
J. pellegriniana
I. grandifolia
G. dewevrei
G. cedrata
E. suaveolens
E. oblongum
E. ivorense
E. cylindricum
E. candollei
D. pachyphyllum
D. macrocarpa
D. glaucescens
C. schweinfurthii
C. heitzii
C. hankei
C. gabunensis
C. adolfi-friderici
B. leptobotrys
B. laurentii
A. mannii
A. klaineana
A. congolensis
A. affinis
A. boonei
0.4
0.6
0.8
1.0
Variation de Stu (g.cm−3)


B
X. aethiopica
T. superba
T. scleroxylon
S. zenkeri
S. trimera
S. mannii
S. kamerunensis
S. grandifolia
R. heudelotii
P. suaveolens
P. soyauxii
P. oxyphylla
P. oleosa
P. macrophylla
P. macrocarpus
P. elata
P. angolensis
P. africana
O. gore
M. mabokeensis
M. excelsa
M. barteri
M. altissima
L. trichilioides
L. alata
K. gabonensis
K. anthotheca
J. pellegriniana
I. grandifolia
G. dewevrei
G. cedrata
E. suaveolens
E. oblongum
E. ivorense
E. cylindricum
E. candollei
D. pachyphyllum
D. macrocarpa
D. glaucescens
C. schweinfurthii
C. heitzii
C. hankei
C. gabunensis
C. adolfi-friderici
B. leptobotrys
B. laurentii
A. mannii
A. klaineana
A. congolensis
A. affinis
A. boonei
0.2
0.4
0.6
0.8
1.0
Variation de Steb (g.cm−3)


C
X. aethiopica
T. superba
T. scleroxylon
S. zenkeri
S. trimera
S. mannii
S. kamerunensis
S. grandifolia
R. heudelotii
P. suaveolens
P. soyauxii
P. oxyphylla
P. oleosa
P. macrophylla
P. macrocarpus
P. elata
P. angolensis
P. africana
O. gore
M. mabokeensis
M. excelsa
M. barteri
M. altissima
L. trichilioides
L. alata
K. gabonensis
K. anthotheca
J. pellegriniana
I. grandifolia
G. dewevrei
G. cedrata
E. suaveolens
E. oblongum
E. ivorense
E. cylindricum
E. candollei
D. pachyphyllum
D. macrocarpa
D. glaucescens
C. schweinfurthii
C. heitzii
C. hankei
C. gabunensis
C. adolfi-friderici
B. leptobotrys
B. laurentii
A. mannii
A. klaineana
A. congolensis
A. affinis
A. boonei
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
Variation de Ste (g.cm−3)


D
X. aethiopica
T. superba
T. scleroxylon
S. zenkeri
S. trimera
S. mannii
S. kamerunensis
S. grandifolia
R. heudelotii
P. suaveolens
P. soyauxii
P. oxyphylla
P. oleosa
P. macrophylla
P. macrocarpus
P. elata
P. angolensis
P. africana
O. gore
M. mabokeensis
M. excelsa
M. barteri
M. altissima
L. trichilioides
L. alata
K. gabonensis
K. anthotheca
J. pellegriniana
I. grandifolia
G. dewevrei
G. cedrata
E. suaveolens
E. oblongum
E. ivorense
E. cylindricum
E. candollei
D. pachyphyllum
D. macrocarpa
D. glaucescens
C. schweinfurthii
C. heitzii
C. hankei
C. gabunensis
C. adolfi-friderici
B. leptobotrys
B. laurentii
A. mannii
A. klaineana
A. congolensis
A. affinis
A. boonei
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
Variation de LB (g.cm −3)

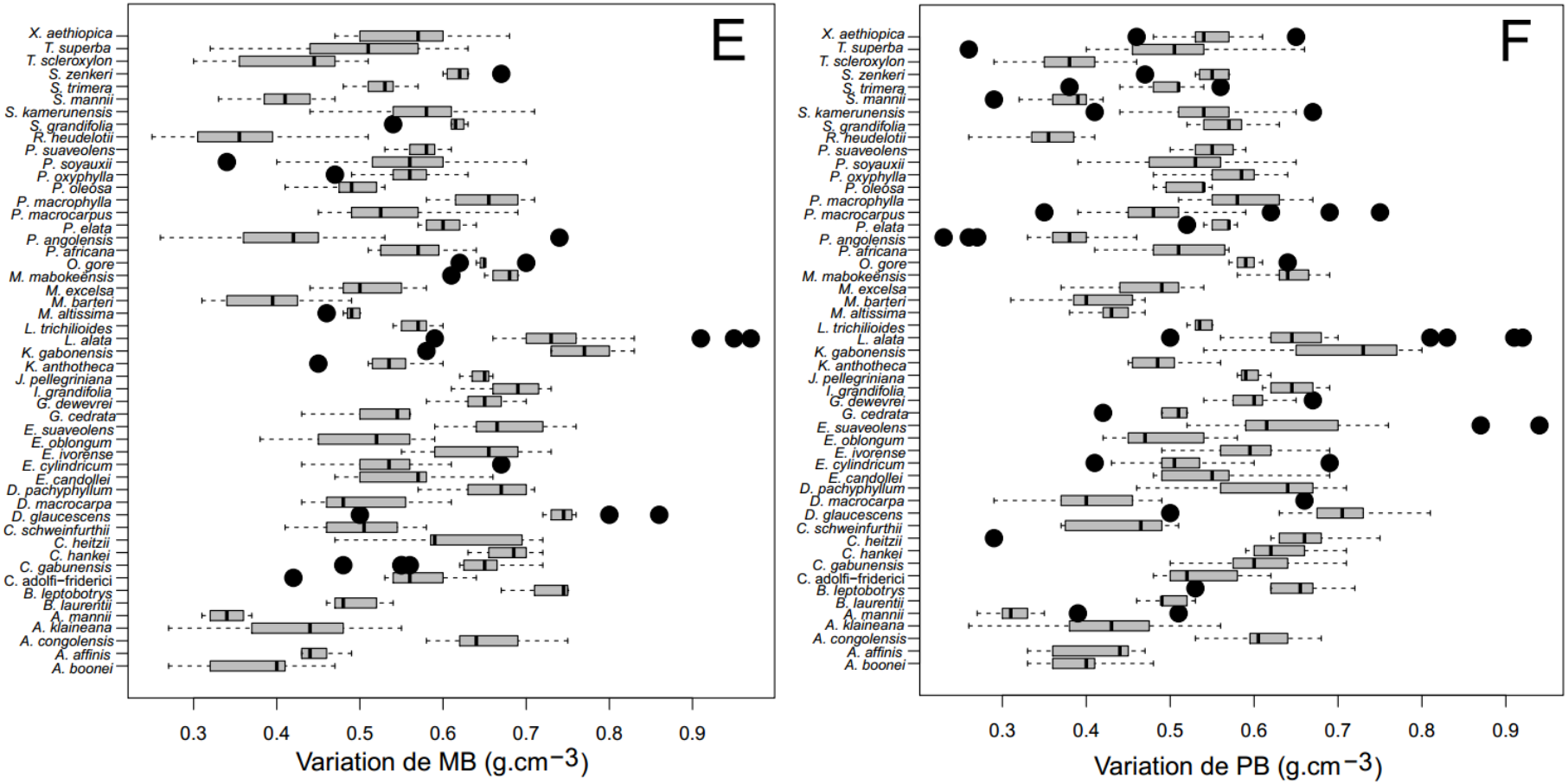


Fig. 36 : Variation de la densité spécifique du bois au sein des espèces échantillonnées en fonction des compartiments.
(A : dans la souche, B : dans la culée, C : dans la tige, D : dans les grosses branches, E : dans les moyennes branches et F : dans les petites branches).

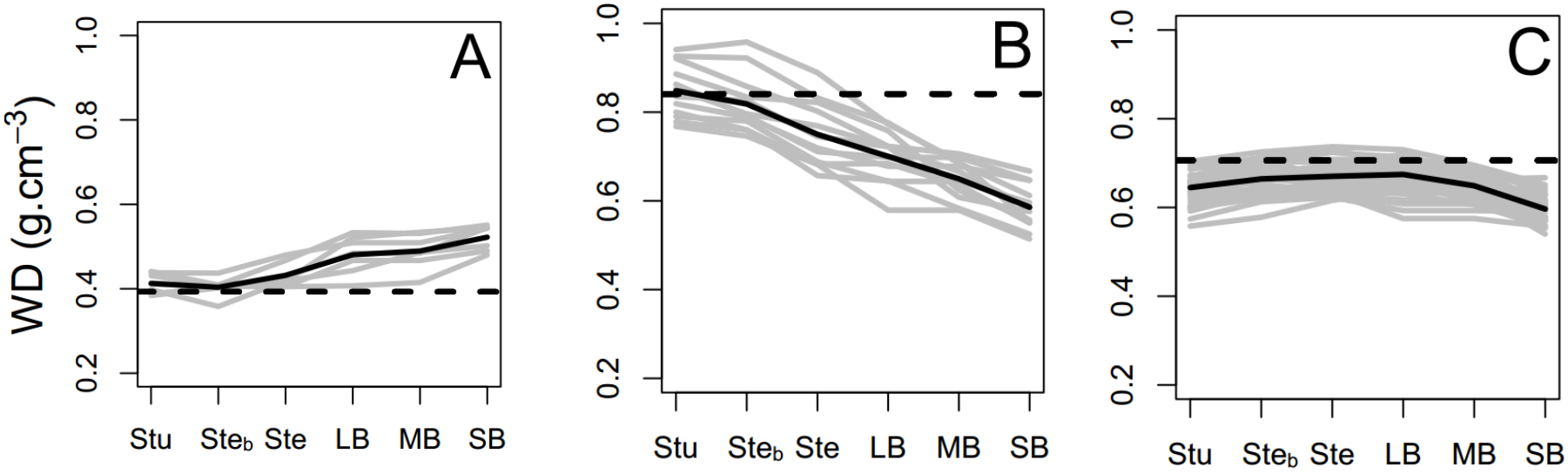


Fig. 37 : Principaux profils de variation verticale de densité spécifique du bois chez les 51 espèces échantillonnées dans le bassin du Congo.

(Les lignes grises représentent les variations de densité spécifique du bois par compartiment à l'échelle individuelle. La ligne horizontale en interrompue représente la densité spécifique du bois (GWD) prise de la base globale de densité (Chave et *al.*, 2009 ; Zanne et *al.*, 2009) alors que celle en noire pleine représente la densité spécifique du bois moyenne par compartiment. (A, B et C représentent respectivement les espèces avec un profil vertical croissant, décroissant et convexe)).

III.1.2.2. Analyse de variations verticales des patrons relatifs de densité du bois

Ces données de densité spécifique du bois (WD) relatives de chaque compartiment de tous les individus (821) des 51 espèces ont été soumises à une analyse en composante principales (*principal component analysis : PCA en anglais*). Il en ressort que les deux premiers axes expliquent 77,9 % (54,6 et 23,3, respectivement pour l'axe 1 et 2) de la variance totale relative à la variation verticale des profils relatif de WD chez les individus et les espèces (Fig. 38). Le graphe avec le nuage de points présente les différentes coordonnées des individus regroupés en fonction des deux premiers axes (PCA1 et PCA2) avec une mise en évidence des profils relatifs de WD pour trois espèces caractéristiques : décroissant (*Pentaclethra macrophylla*), croissant (*Poga oleosa*) et convexe (*Gilbertiodendron dewevrei*) (Fig. 38 A). Dans ces petits graphes de couleurs (noir, rouge et bleue) du profil caractéristique des trois espèces mises en exergue, la ligne horizontale représente la densité spécifique du bois (GWD) prise dans la base de données globale (Chave et *al.*, 2009 ; Zanne et *al.*, 2009) et celle en noire pleine la densité spécifique moyenne individuelle de chaque compartiment (Fig. 38 A). Le cercle de corrélation suivant les deux premiers axes montre qu'il existe une corrélation entre la densité spécifique des différents compartiments (Fig. 38 B). En fonction de l'axe 1 (PCA1), il existe une opposition entre la base de l'arbre (WD souche et culée) située dans la partie négative du cercle avec les compartiments houppier (GB, MB et PB) localisés dans la partie positive de l'axe. Le compartiment tige quant à lui est localisé dans partie positive de l'axe 2 (PCA2). Suivant le positionnement de ses différents WD par compartiments, les individus trouvés dans la partie négative de la PCA1, présentent une WD forte dans la souche et un profil décroissant de WD de la souche vers les petites branches (exemple : *Pentaclethra macrophylla*). Au cours du déplacement entre la partie négative vers la partie positive, les individus ou espèces présentant un profil relatif de WD convexe /constant (exemple : *Gilbertiodendron dewevrei*) sont retrouvés. Dans la partie positive les individus ou l'espèce ayant un profil relatif de WD croissant (exemple : *Poga oleosa*) sont trouvés. Malgré un certain chevauchement entre les espèces, les individus de la même espèce montrent des profils de variation de WD remarquablement uniformes et ont été ainsi regroupés suivant le premier plan (PCA1 et PCA2) de cette PCA de WD. En gardant à l'esprit que les valeurs de WD ont été centrées par ligne avant la réalisation de cette PCA, c'est-à-dire que la WD moyenne de chaque arbre a été soustraite à chaque valeur de WD par compartiment, le premier plan de PCA est en principe indépendant de la moyenne des WD des arbres ou des WD des espèces.

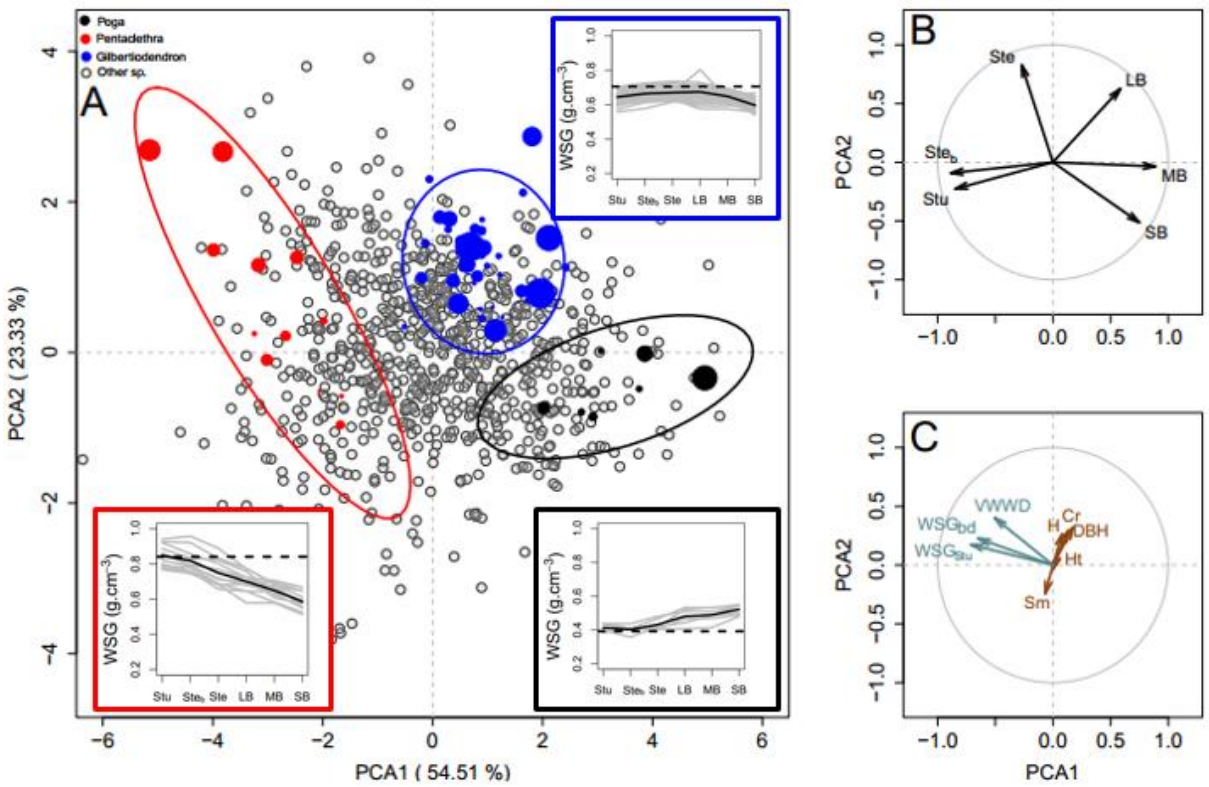


Fig. 38 : Analyse en composantes principales des densités du bois.

(A : Ordination des profils relatifs de densité du bois basée sur l'analyse en composantes principales (PCA). B : cercle de corrélation de la PCA suivant les deux premiers axes illustrant la distribution des variables quantitatives actives. Positionnement selon les deux premiers axes de la PCA des variables quantitatives supplémentaires C).

Pourtant, une forte corrélation significative entre les coordonnées de PCA1 et les valeurs réelles de WD notamment avec la WD souche a été trouvée (r = -0,71, Fig. 39 A et Tableau IX). Le même constat a été fait avec la GWD mais avec une corrélation légèrement basse (r = -0,65 Fig. 39 B et Tableau IX). Cette tendance est bien visible sur les inserts illustrés de la figure décrivant la PCA, montrant les profils caractéristiques des espèces : forte corrélation entre PCA1, WD souche et GWD (Fig. 39). La diminution de la GWD (lignes pointillées horizontales : Fig. 39 B) le long de cette PCA1 est la résultante du changement du profil des espèces. Ainsi, la variation verticale de WD passe de la diminution (négative côté de PCA1) à l'augmentation (côté positif de PCA1). La valeur WD à la base de l'arbre (ou du GWD) est donc informative sur le profil relatif de variation verticale de l'arbre ou l'espèce.

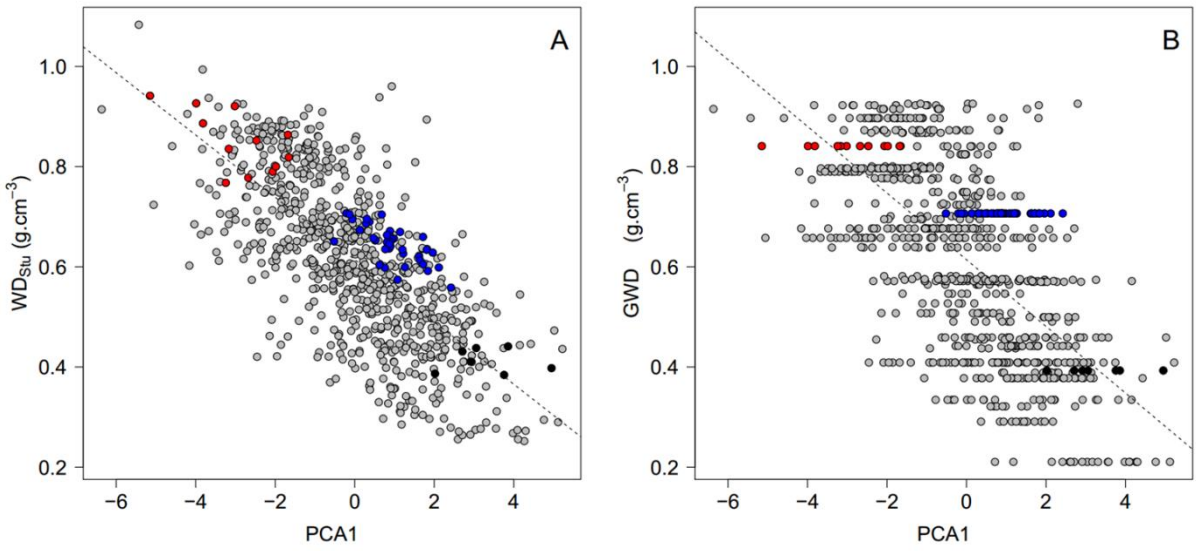


Fig. 39 : Graphes de corrélation entre la densité du bois (WD et GWD) et les coordonnées des individus suivant l'axe 1 (PCA1) de l'analyse en composantes principales effectuées sur les valeurs WD de chaque compartiment à l'échelle individuelle.
(A : graphe de corrélation entre la WD souche et PCA1. B : graphe de corrélation entre la GWD et PCA1. Dans les deux cas, la ligne brisée représente l'ajustement d'un modèle linéaire entre les deux variables et les points noirs, bleus et rouges correspondent respectivement à *Poga Oleosa*, *Pentaclethra macrophylla* et *Gilbertiodendron dewevrei*).

Contrairement à la PCA1, qui est corrélé aux propriétés de densité du bois, le deuxième axe de cette PCA (PCA2) est plutôt corrélé aux paramètres de la structure de l'arbre (Fig. 38 C et Tableau IX). En particulier, la PCA2 est corrélée positivement avec le volume relatif du houppier (RCV, r = + 0,36), ce qui suggère que les arbres ayant une WD relativement élevée dans la tige ont tendance à avoir des houppiers plus grands et des tiges plus courtes (Tableau IX). Le diamètre à hauteur de poitrine (DBH) des arbres est également corrélé avec la PCA2 (r = 0,32), mais cette relation semble interagir aussi avec la densité spécifique du bois, car une forte corrélation a été trouvée pour un certain nombre d'espèces présentes du côté négatif de PCA1 (ou avec une forte WD dans la souche, par exemple *Pentaclethra macrophylla*, Fig. 38 A : graphe illustratif en rouge) qui a progressivement disparu au fur et à mesure que les coordonnées des espèces augmentaient sur PCA1 (ou que la WD des espèces diminue dans la souche Fig. 39). Au regard de cette PCA sur les profils de variation verticale de WD des espèces, le positionnement des espèces demeure assez cohérent entre les individus d'une même espèce et entre les espèces, même comme les données collectées sont issues de différentes strates forestières et de différents pays.

Tableau IX : Corrélation entre les propriétés du bois et les paramètres de structure avec les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales et l'ordination de Hill et Smith.
(La corrélation de Pearson (r) est fournie entre parenthèses et le code de significativité est ainsi défini : *** P ≤ 0,001, ** P ≤ 0,01, * P ≤ 0,05, ns = non-significatif).

Paramètres	PCA1	PCA2	HS1	HS2
WD_{Stu}	-0.71 (***)	0.17 (***)	-0.71 (***)	0.15 (***)
VWWD	-0.50 (***)	0.40 (***)	-0.50 (***)	0.38 (***)
GWD	-0.65 (***)	0.21 (***)	-0.65 (***)	0.21 (***)
DBH	0.17 (***)	0.32 (***)	0.17 (***)	0.26 (***)
Sm	-0.06 (*)	-0.24 (***)	-0.06 (*)	-0.25 (***)
Cr	0.13 (***)	0.29 (***)	0.13 (***)	0.23 (***)

III.1.2.3. Relation entre les traits fonctionnels et les profils de variation verticale de WD

Pour établir le lien entre les profils de variation verticale de densité spécifique du bois des espèces et les traits fonctionnels, l'analyse multivariée de Hill et Smith (HS) a été réalisée (Fig. 40). Il ressort principalement de cette analyse de HS que les deux premiers axes de l'ordination de HS expliquent 67,1 % de la variance des données (soit 46,7 % pour HS1 et 20,3 % pour HS2) et produisent un cercle de corrélation proche de celui trouvé avec la PCA sur les profils de WD et par conséquent n'a pas été présenté ici (Tableau IX). Les axes HS et PCA présentent des schémas de corrélations similaires avec les paramètres du bois et de la structure des arbres (Tableau IX) et peuvent ainsi être interprétés de la même manière. Le premier axe de cette HS discriminait significativement les espèces par leur tempérament (c-à-d tolerente à l'ombrage : SB, pionnière : P, pionnière non dépendante à la lumière : NPLD), mais aucune différence significative n'a été observée entre les groupes phénologiques (sempervirent *vs* décidu) et les syndromes de dispersion des graines (Win, Self, Ani) (Fig. 40). Par contre, l'axe 2 de cette HS a fait une distinction significative entre toutes les modalités des différents traits fonctionnels des espèces (Fig. 40). Il en ressort que, les espèces ayant un profil vertical de WD décroissant sont plus des tolèrents à l'ombrage (SB) ou des pionniers non dépendante la lumière (NPLD) à l'opposé des espèces avec un profil croissant qui sont plus des espèces pionnières. Ceux à profil convexe ou constant sont plus sempervirents, dispersent leurs graines elles-mêmes et tolèrent l'ombrage alors que les décidus qui sont à l'opposé sont soient des pionnières non exigeantes à la lumière ou des pionnières et ont comme mode de dispersion de graines le vent et les animaux (Fig. 40).

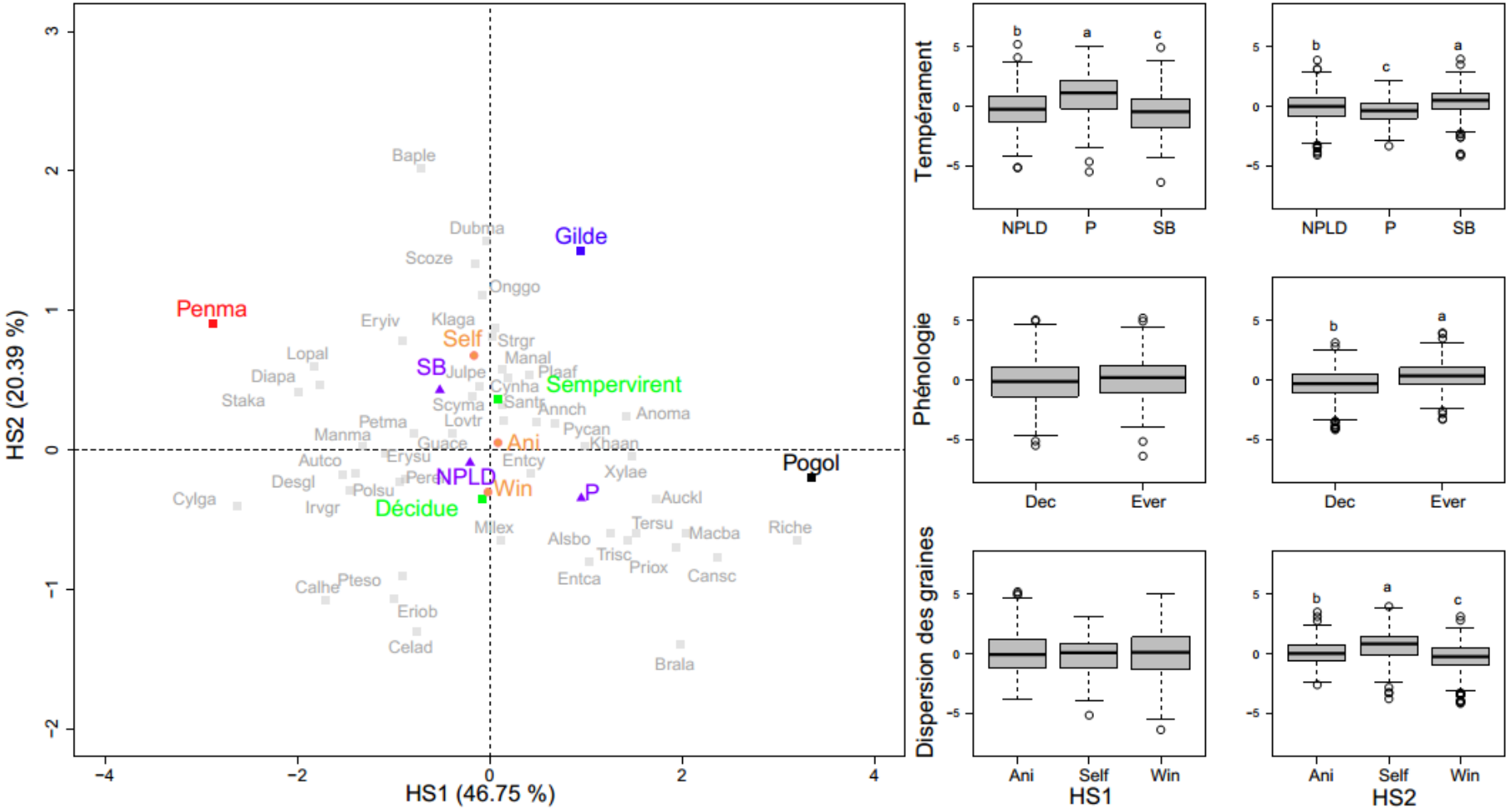


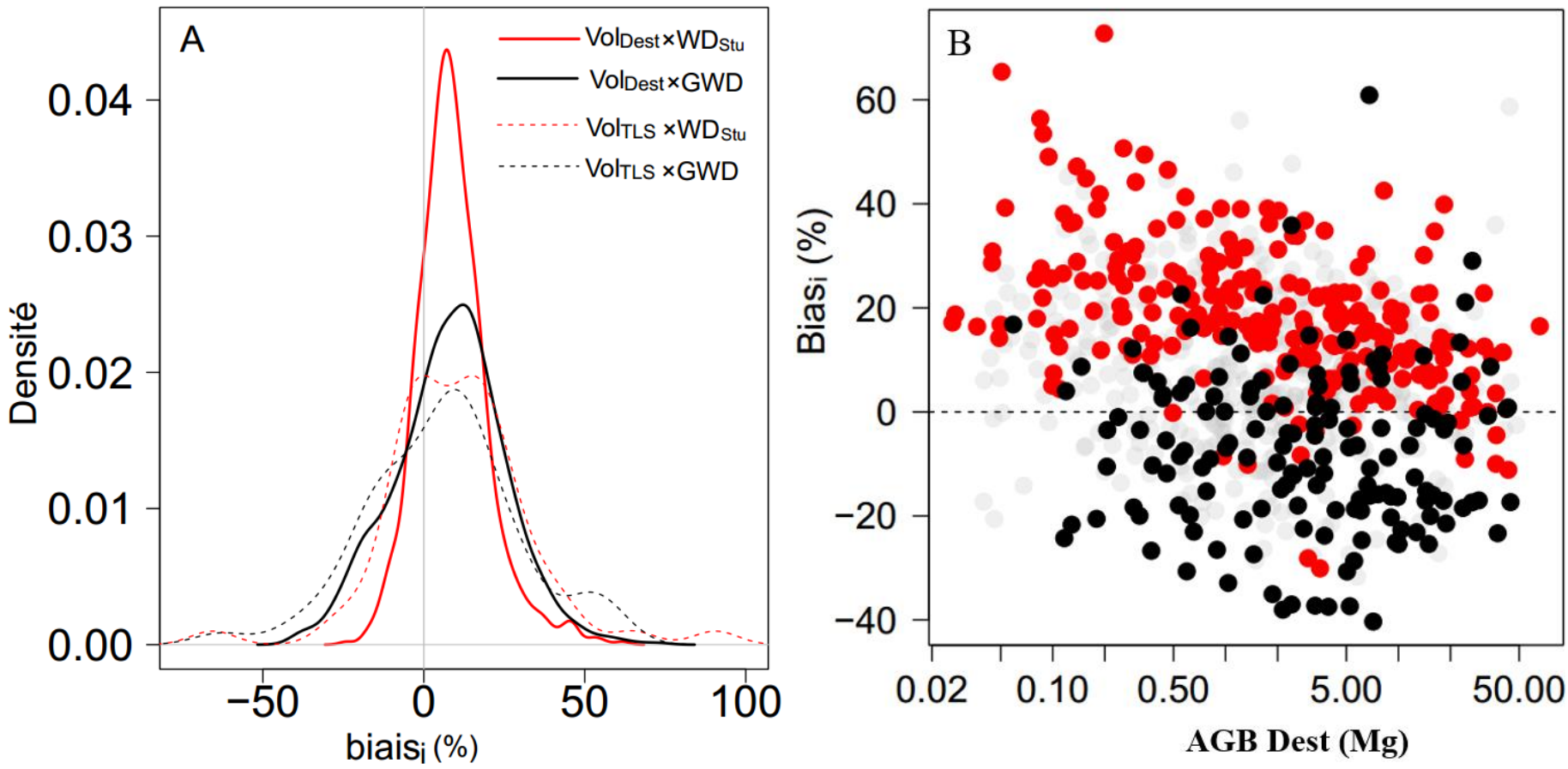
Fig. 40 : Ordination des variations relatives de densité du bois avec les traits fonctionnels selon l'analyse de Hill et Smith (HS).

A gauche, la distribution des coordonnées moyennes des espèces selon les deux premiers axes de l'ordination de HS (HS1 et HS2). Les points noirs, verts, rouges et gris représentent les mêmes espèces mises en évidence dans la PCA et correspondent respectivement à *Poga oleosa*, *Gilbertiodendron dewevrei*, *Pentaclethra macrophylla* et le reste des espèces. Les traits fonctionnels ont été ajoutés en tant que variables qualitatives actives (phénologie) et supplémentaires (tempérament, le type de dispersion des graines et le type phénologique). A droites, les différentes boites à moustaches représentent la relation entre les deux premiers axes de HS et les traits fonctionnels (i) tempérament (Pionnière : P, non-pionnière exigeante de la lumière : NPLD et tolérant à l'ombrage : SB), ii) phénologie (décidue et sempervirent), iii) dispersion des graines (dispersion par le vent : Win, dispersion par soi-même : Self, et dispersion par les animaux : Ani). Les différentes lettres sur chaque boîte à moustache indiquent une différence significative selon les tests post hoc de Turkey (HSD). L'absence de lettre indique une différence non significative.

III.1.2.4. Influence des profils verticaux de WD sur l'estimation de la biomasse aérienne grâce les données volumiques issues du LiDAR-terrestre

Pour apprécier l'influence des profils verticaux de densité spécifique du bois (WD) sur l'estimation de la biomasse aérienne (AGB) via les données volumiques, la densité spécifique du bois issue de la base de données globale de densité (GWD) et la densité spécifique du bois prélevée au niveau de la souche de chaque arbre (WD_{Stu}) pour convertir le volume de bois en AGB ont été utilisée. Ainsi, les volumes d'arbres convertis en AGB en utilisant la GWD conduisent à une erreur moyenne positive (biais = 8,12 % ± 17,20 %) sur le jeu de données destructives (n = 821) et de grandes variations individuelles (avec $biais_i$ variant de - 40,31% à + 72,77 % et CV = 30,9 %, ligne de plaine noire) (Fig. 41 A). Bien qu'une erreur moyenne assez semblable ait été obtenue lors de l'utilisation de WD_{Stu} (biais = 8,97% ± 11,08%), la gamme de l'erreur individuelle était plus étroite (de -24,05 % à 61,69 % et CV = 19,8 %, ligne plaine en rouge (Fig. 41 A). Des variations similaires d'erreur (biais) ont été observées lorsque les volumes de bois LiDAR terrestre (n=61 confer *section III.1.1.1.*) ont été convertis en AGB via la GWD (ligne pointillée en noire) et WD_{Stu} (ligne pointillée en rouge) (Fig. 41 A). En utilisant la GWD on a un biais moyen de 5,87 % ± 23,81% pour des biais individuels allants de -63,1 à 58,4 % alors qu'en utilisant la WD_{Stu} on a un biais moyen 10,5 % ± 22,6 pour des biais individuels allants de -65,5 à 90,6 % (Fig. 41 : A et C). L'erreur sur l'estimation individuelle de l'AGB ($biais_i$) est corrélée au profil WD vertical de WD de l'arbre

que ce soit sur les données destructives ou sur les données TLS. Cela implique une surestimation d'AGB pour les arbres avec des coordonnées négatives sur PCA1 (c.-à-d. profil décroissant de WD : de la souche vers les petites branches) et une sous-estimation d'AGB pour les arbres ayant des coordonnées positives sur les PCA1 (c-à-d. profil croissant de WD : de la souche vers les petites branches). Ce biais observé est fait quelques soit la source WD utilisée (c.-à-d. WD_{Stu} individuelle ou GWD) (Fig. 41 : B et C).


A
Vol$_{Dest}$×WD$_{Stu}$
Vol$_{Dest}$×GWD
Vol$_{TLS}$ ×WD$_{Stu}$
Vol$_{TLS}$ ×GWD
Densité
0.04
0.03
0.02
0.01
0.00
−50
0
50
100
biais$_i$ (%)
B
Bias$_i$ (%)
60
40
20
0
−20
−40
0.02
0.10
0.50
5.00
50.00
AGB Dest (Mg)

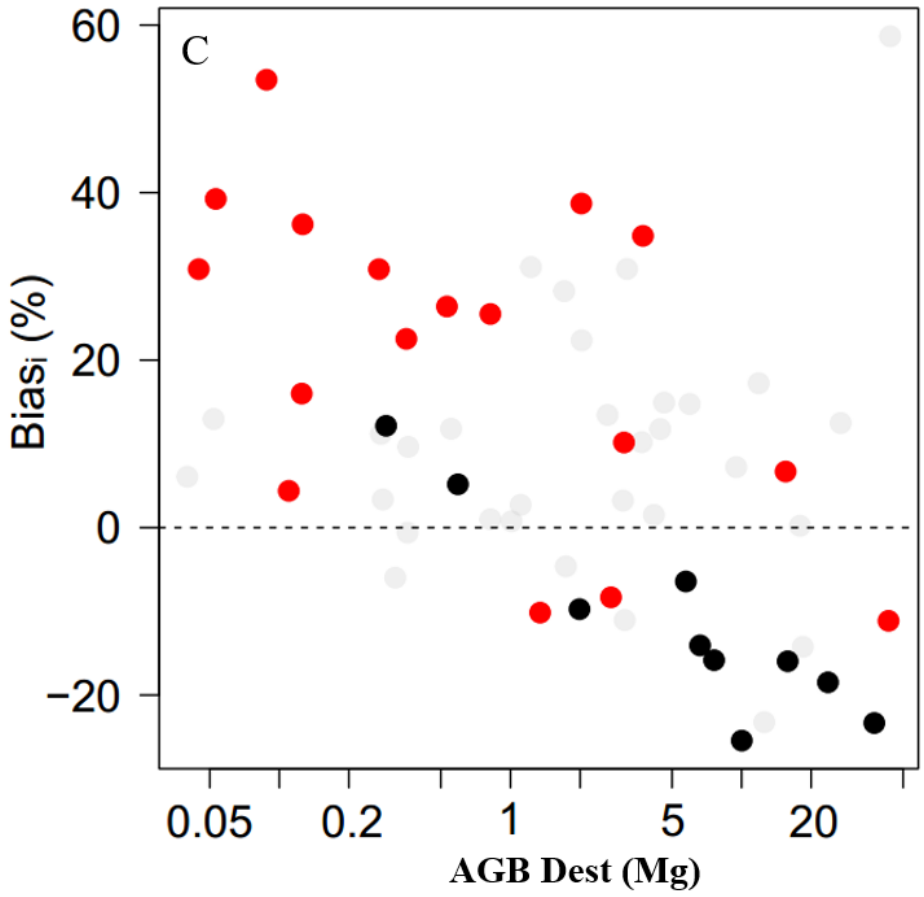


Fig. 41 : Variation des biais relatifs (en %) sur l'estimation de la biomasse aérienne (AGB, Mg).

(A : graphe de densité des biais relatifs (en %) sur l'estimation de l'AGB des arbres calculés à partir de volume (données destructives : lignes plaines, TLS : lignes en pointillée) et WD (WD_{Stu}: rouge et GWD: noir). B : relation entre le profil vertical de variation de WD des arbres et l'AGB destructive le biais relatif individuel. C : relation entre l'AGB des arbres scannés au TLS et le biais relatif individuel).

III.1.2.5. Prédiction d'un estimateur non-biaisé de la densité du bois

Pour corriger ces biais individuels induits par les profils verticaux de densité spécifique du bois (WD) sur les estimations de biomasse aérienne (AGB) dérivées des données volumiques, six modèles de prédiction d'un estimateur non biaisé de WD (densité du bois pondérée par le volume (VWWD)) ont été calibrés. Parmi les six modèles calibrés trois sont basés sur la GWD et trois sont basés sur la WD_{Stu} avec une association des paramètres dendrométriques dans les deux cas (Tableau X). Les modèles de prédiction basées sur la densité du bois (WD_{Stu} et GWD) à eux seuls expliquent la plus grande partie de la variance VWWD dans l'arbre (R^2 de 0,87 pour m_1 basé sur WD_{Stu} et 0,78 pour m_3) et permettent ainsi de réduire le biais ($biais_i$) sur l'estimation d'AGB_{est} calculé à partir de VWWD prédit 0,86 % et 1,40 % pour m1 et m4, respectivement. L'ajout du diamètre à hauteur de poitrine (DBH) dans les modèles a considérablement augmenté la qualité du modèle (Δ AIC =-102,6 et -120,6 pour m2 et m5 par rapport à m1 et m4, respectivement) et a une fois de plus réduit le biais sur l'estimation de l'AGB (biais = 0,75 % et 1,19 % pour m_2 et m_5, respectivement). Bien que plusieurs prédicteurs de la structure de l'arbre soient très hautement significatifs, comme le coefficient Sm (en m_3 et m_6), ils ont pour la plupart conduit à des améliorations modestes des performances du modèle (par exemple, Δ AIC =-26,8 et 20,1 pour m_3 et m_6 par rapport aux m_2 et m_5, respectivement).

Tableau X : Modèles de prédiction d'un estimateur non biaisé basé sur la densité du bois de l'arbre.

(Les modèles sont basés sur les GWD moyennes des espèces extraites de la base de données globale sur la densité du bois (in, g. cm^{-3}), sur la WD individuelles des souches (WD_{Stu}, en g. cm^{-3}) et les paramètres de la structure des arbres (DBH en cm et *Sm*). Les coefficients de ces modèles sont fournis avec l'erreur-standard (entre parenthèses). Tous les coefficients sont très significatifs (p-value < 0,001). Les performances des modèles ont été caractérisées à l'aide de métriques d'ajustement classique sur les résidus des modèles (R^2, RSE, AIC), et ainsi qu'une mesure du biais moyen (B) sur les estimations d'AGB).

Modèles	Paramètres				Performances			
	a	b	c	d	R^2	RSE	AIC	B
(m_1)	0,078*** (0,0068)	0,78*** (0,01)			0,87	0,048	-2599,1	0,86
(m_2)	0,054*** (0,0067)	0,78*** (0,01)	0,48*** (0,04)		0,88	0,045	-2688,7	0,75
(m_3)	0,074*** (0,0076)	0,77*** (0,01)	0,41*** (0,04)	- 4,88*** (0,90)	0,89	0,045	-2717,7	0,74
(m_4)	0,17*** (0,0076)	0,636*** (0,01)			0,78	0,063	-2197	1,40
(m_5)	0,13*** (0,0078)	0,63*** (0,01)	0,67*** (0,05)		0,81	0,058	-2317,5	1,19
(m_6)	0,15*** (0,0089)	0,62*** (0,01)	0,60*** (0,06)	- 5,51*** (1,16)	0,81	0,058	-2337,7	1,18

Finalement, deux meilleurs modèles ont été utilisés pour prédire l'estimateur non biaisé de WD noté VWWD et sont proposés comme suit :

- lorsque la WD_{stu} de l'arbre est disponible (équation 36) ;

$$VWWSG = 0{,}054 + 0{,}78 \times WD_{Stu} + 0{,}48 \times DBH \quad (36)$$

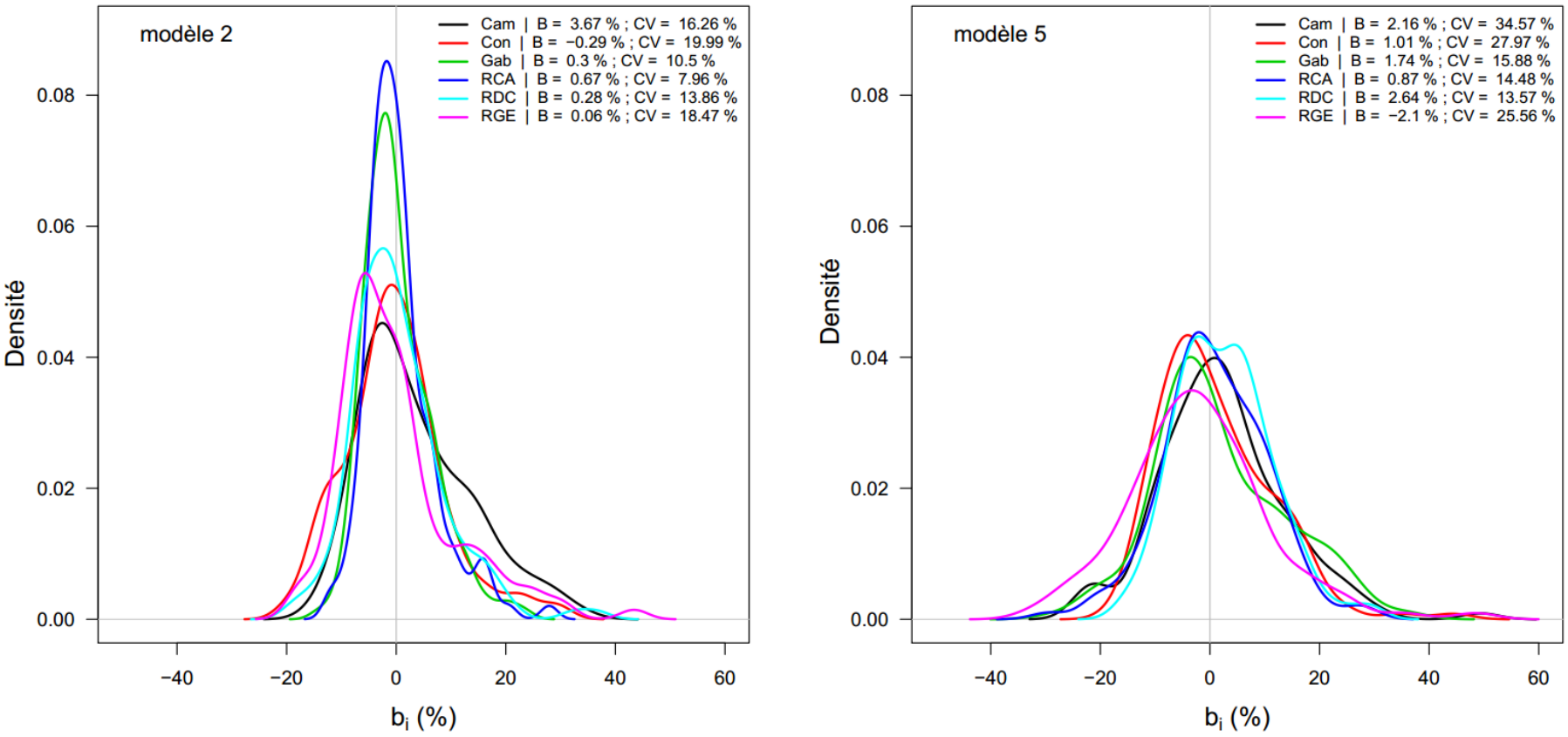
- lorsque la GWD de l'arbre est disponible (équation 37).

$$VWWSG = 0{,}13 + 0{,}63 \times GWD + 0{,}67 \times DBH \quad (37)$$

La robustesse de ces modèles m_2 et m_5 a été évaluée à l'aide d'une procédure de validation transversale nommée « *leave-one-out* », où les modèles ont été étalonnés sur tous les sites à l'exception d'un site focal et ont été utilisés pour prédire la VWWD de l'arbre pour

ce site focal. Dans l'ensemble, les modèles se sont assez robustes quand un lien est fait avec la faible variation du biais qui reste bien inférieure à 4 %. Les CV quant à eux oscillent entre 7 et 34 % en fonction du modèle utilisé (Fig. 42).

A


modèle 2
Cam | B = 3.67 % ; CV = 16.26 %
Con | B = −0.29 % ; CV = 19.99 %
Gab | B = 0.3 % ; CV = 10.5 %
RCA | B = 0.67 % ; CV = 7.96 %
RDC | B = 0.28 % ; CV = 13.86 %
RGE | B = 0.06 % ; CV = 18.47 %
Densité
0.00
0.02
0.04
0.06
0.08
−40
−20
0
20
40
60
b_i (%)
modèle 5
Cam | B = 2.16 % ; CV = 34.57 %
Con | B = 1.01 % ; CV = 27.97 %
Gab | B = 1.74 % ; CV = 15.88 %
RCA | B = 0.87 % ; CV = 14.48 %
RDC | B = 2.64 % ; CV = 13.57 %
RGE | B = −2.1 % ; CV = 25.56 %
Densité
0.00
0.02
0.04
0.06
0.08
−40
−20
0
20
40
60
b_i (%)

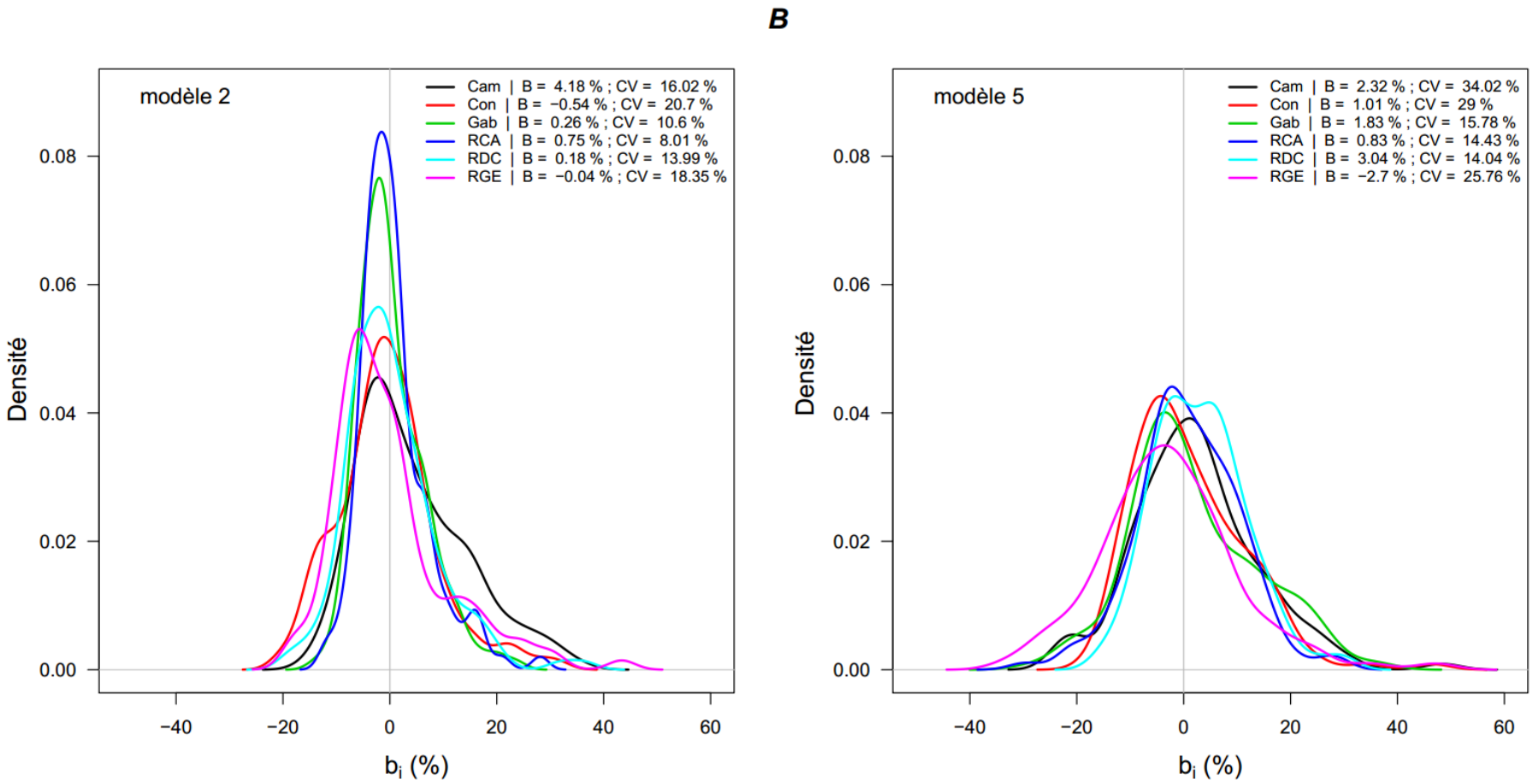
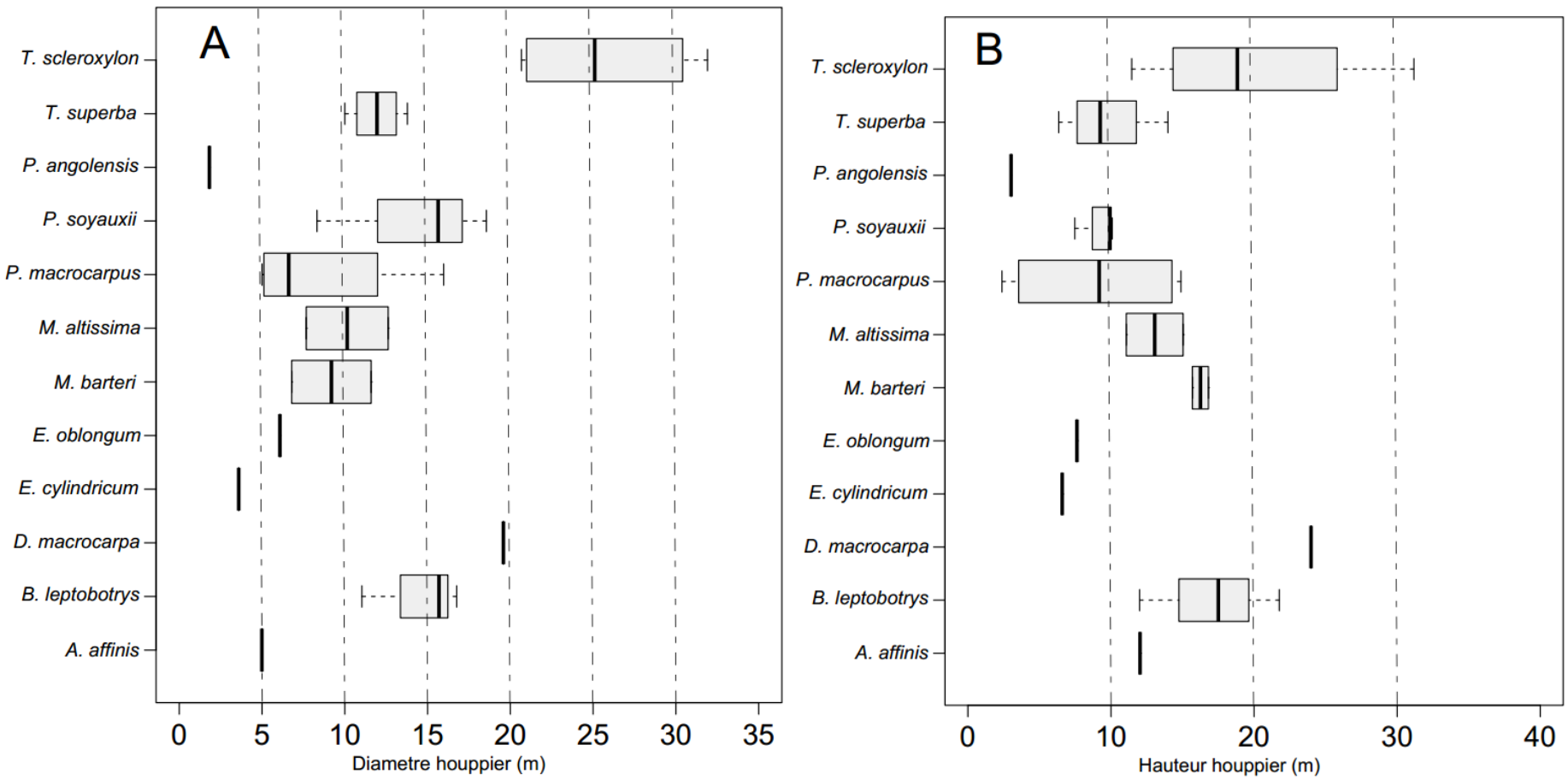


Fig. 42 : Variation du biais (B) et l'erreur totale (CV) sur les estimations de biomasse aérienne calculée à partir du volume d'arbres et des densités pondérées spécifiques du bois (VWWD) prédites à partir des modèles 2 et 5.
(A) Les modèles ont été calibrés sur tous les sites alors qu'en (B) les modèles ont été calibrés suivant la procédure de validation croisée « *leave-one-out* ».

III.1.3. Estimation de la surface foliaire à partir des nuages de points feuilles

Les nuages de points feuilles issus des arbres scannés (61), coupés et pesés ont été utilisés pour estimer la surface foliaire (LA). Ainsi, une correspondance de 27 arbres répartis dans 11 espèces au total a pu être établie avec les arbres pour lesquels la LA a pu être estimé par la méthode destructive. Les boîtes à moustache de la Fig. 43 présentent la dispersion des paramètres de structure (diamètre, hauteur et volume du houppier) liés aux nuages de points feuilles pour ses différentes espèces (Fig. 43). Cet échantillon de 27 arbres couvre une large gamme de DBH (14 à 186,6 cm), de diamètre de houppier (1,82 à 31,91 m : Fig. 43 A), de hauteur de houppier (2,38 à 31,17 : Fig. 43 B) et de volume de houppier (14,05 à 5329 m^3 : Fig. 43 C). *Triplochiton scleroxylon* (Trisc) est l'espèce qui présente une grande variation de ces paramètres de structure du houppier, *Pycnanthus angolensis* (Pycan), *Eribroma oblongum* (Eriob) *Entandrophragma cylindricum* (Entcy), *Duboscia macrocarpa* (Dubma) et *Annickia chlorantha* (Annch) présentent juste un seul individu et donc pas de variation intraspécifique. Le reste d'espèces présentent des distributions assez homogènes pour les diamètres et volumes du houppier tandis que pour les hauteurs du houppier les distributions sont assez hétérogènes entre espèces (Fig. 43).


A
T. scleroxylon
T. superba
P. angolensis
P. soyauxii
P. macrocarpus
M. altissima
M. barteri
E. oblongum
E. cylindricum
D. macrocarpa
B. leptobotrys
A. affinis
0
5
10
15
20
25
30
35
Diametre houppier (m)
B
T. scleroxylon
T. superba
P. angolensis
P. soyauxii
P. macrocarpus
M. altissima
M. barteri
E. oblongum
E. cylindricum
D. macrocarpa
B. leptobotrys
A. affinis
0
10
20
30
40
Hauteur houppier (m)

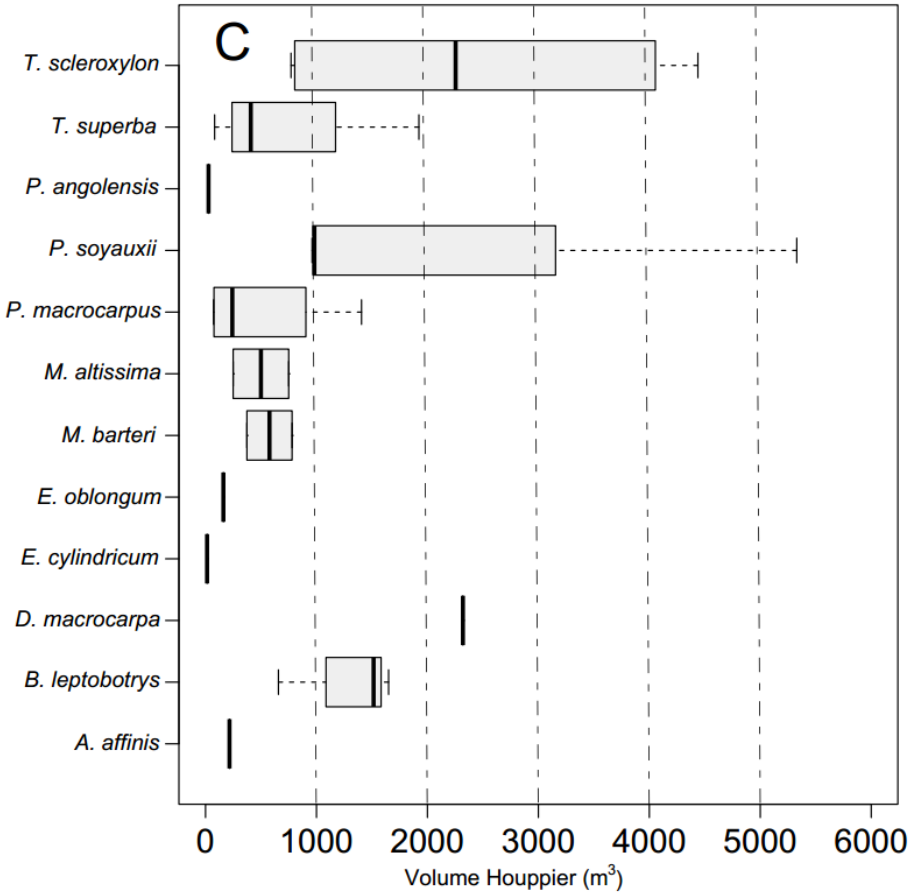
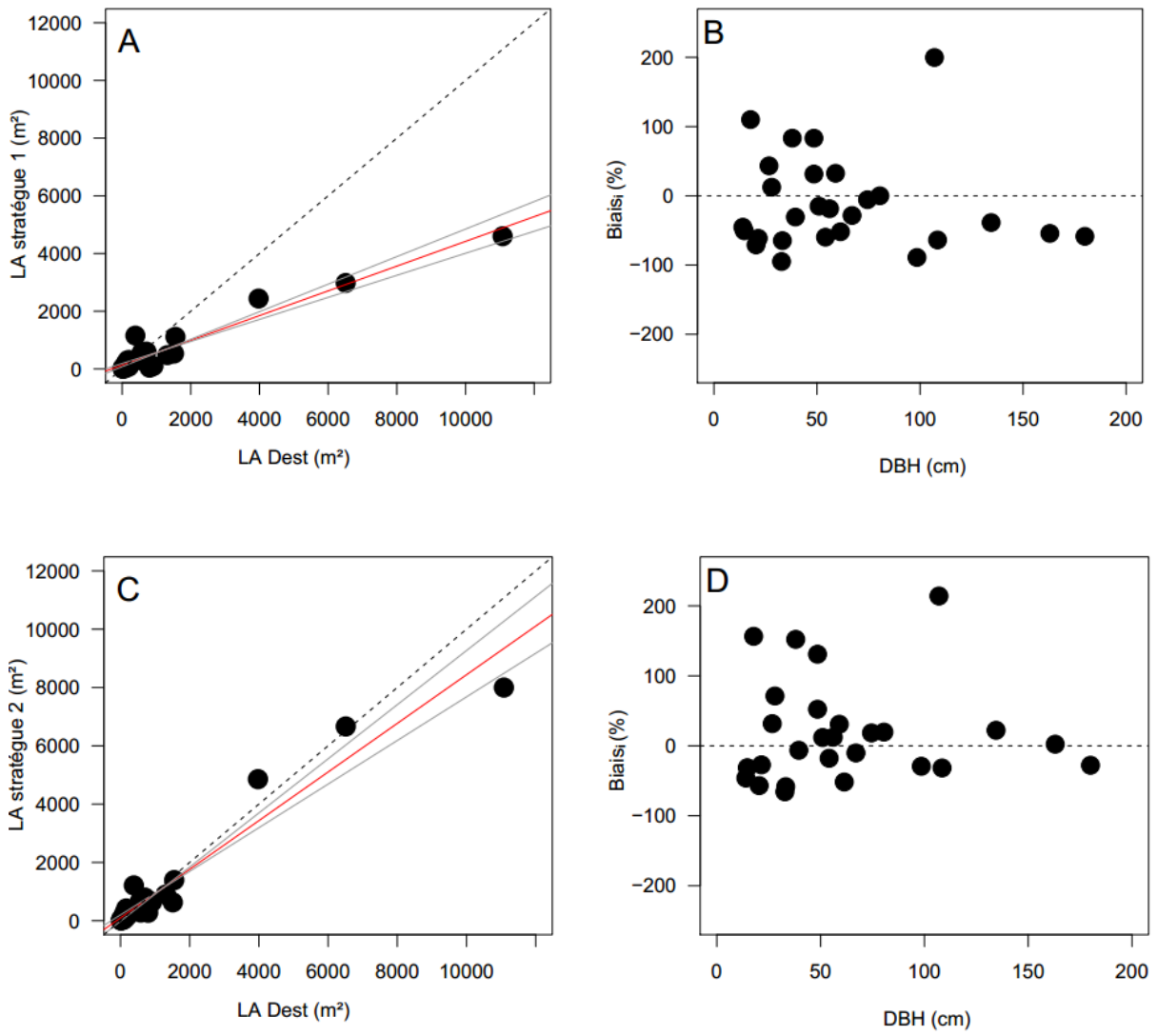


Fig. 43 : Boîtes à moustaches présentant la distribution des paramètres de structure du houppier extraits des données LiDAR-terrestre.
(A : le diamètre, B : la hauteur et C volume).

III.1.3.1. Détermination du type de distribution angulaire optimale pour l'estimation de la surface foliaire

En fonction des cinq (05) stratégies mises en évidence pour le calcul de la surface foliaire (LA) basée sur les nuages de points feuilles issus du LiDAR terrestre (TLS). L'analyse des résultats obtenus avec ces différentes stratégies grâce au modèle linéaire simple, a permis d'évaluer le potentiel du TLS à estimer la LA (Fig. 44).



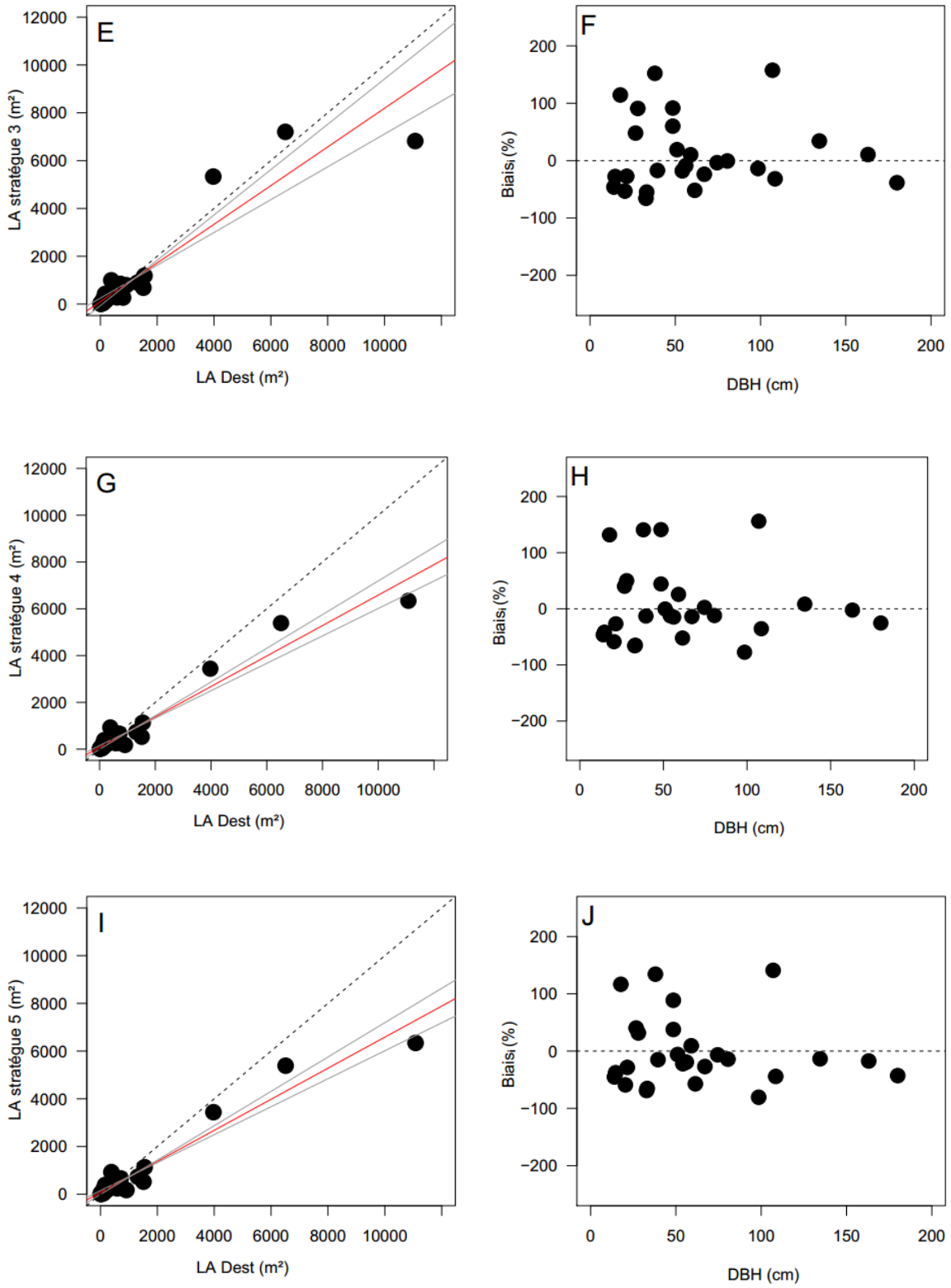


Fig. 44 : Comparaison des estimations de surface foliaire dérivée du LiDAR terrestre avec celles obtenues avec la méthode destructive et variation du biais individuel entre ces estimations de surface foliaire et le diamètre à hauteur de poitrine.

(Les graphes A, C, E, G et I présentent les différents modèles linéaires réalisés entre les surfaces foliaires dérivées du LiDAR terrestre obtenue en fonction des différentes stratégies avec celles obtenues par la méthode destructive. Les graphes B, D, F, H et J illustrent les variations des biais individuel observés entre les surfaces foliaires dérivées des deux méthodes avec le diamètre à hauteur de poitrine).

La surface foliaire (LA) obtenue grâce à la méthode destructive (LA destructive) est fractionnée en trois ordres de grandeur allant de 16,42 à 11080 m² avec une moyenne de 1198 m². Par contre toutes les LA dérivées du TLS présentent justes deux ordres de grandeur et sont reparties comme suit en fonction de la stratégie adoptée :

- stratégie 1 : la surface foliaire dérivée d'une distribution angulaire théorique par scan varie de 6,3 à 4600,2 m² avec une moyenne à 645,7 m² ;
- stratégie 2 : la surface foliaire dérivée d'une distribution angulaire sphérique varie de 10 à 8000 m² avec une moyenne à 1094,9 m² ;
- stratégie 3 : la surface foliaire dérivée d'une distribution angulaire théorique par arbre varie entre 10 et 7204 m² avec une moyenne à 1070 m² ;
- stratégie 4 : la surface foliaire dérivée d'une distribution angulaire empirique par arbre varie entre 9,9 à 8278,5 m² avec une moyenne à 1022,3 m² ;
- stratégie 5 : la surface foliaire dérivée d'une distribution angulaire empirique par voxel varie de 10,1 et 6343,6 m² avec une moyenne à 855 m².

Au travers des différentes stratégies d'estimation des LA dérivées des données TLS, une augmentation considérable des R^2 (pouvoir explicatif du modèle), couplée à une augmentation de l'intensité de la liaison (r corrélation) et une réduction de l'erreur relative moyenne (b_i en %) entre ces estimations TLS et celles réalisées par la méthode destructive a été observée (Tableau XI).

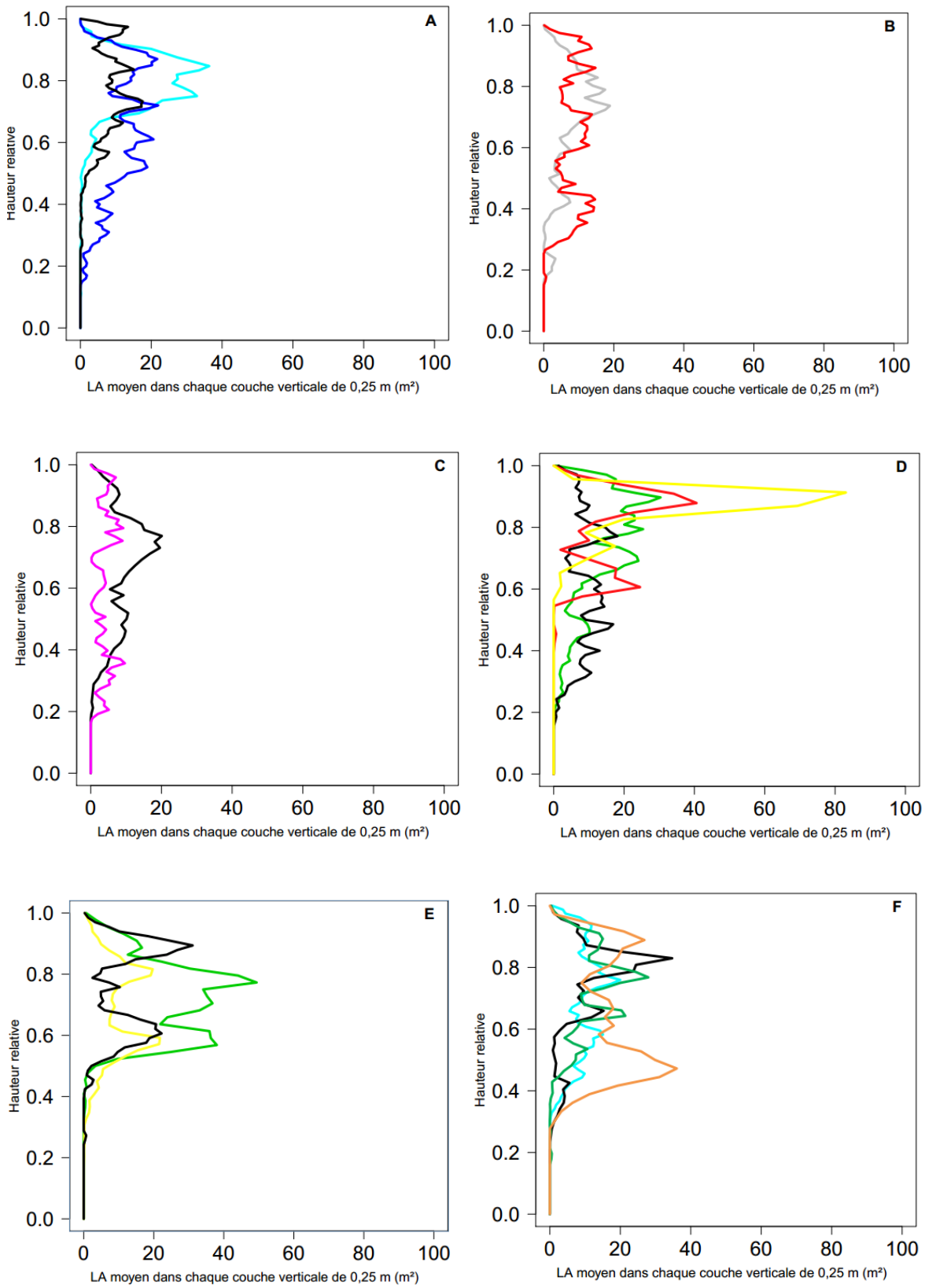
Tableau XI : Variations des critères de sélection de la meilleure stratégie d'ajustement des estimations de surface foliaire obtenue au LiDAR terrestre et la méthode destructive.
Le code de significativité est ainsi défini : *** P ≤ 0,001, ** P ≤ 0,01, * P ≤ 0,05, ns = non-significatif.

Stratégies	Coefficients du modèle		R^2(%)	r	b_i (%)
	a (IC)	b (IC)			Q (2,5 97,5 %)
Stratégie 1	131,7* (73,64 187,84)	0,42*** (0,38 0,47)	93	0,96***	-11,27 (-91,04 141,54)
Stratégie 2	95 (-17,8 198,4)	0,83 (0,74 0,92)	93,3	0,96***	17,28 (-60,9 176,6)
Stratégie 3	100,5 (-66,2 247,3)	0,8 (0,68 0,94)	86	0,93***	11,4 (-58,6 154)
Stratégie 4	30,5 (-58,3 113,2)	0,82 (0,75 0,90)	95,6	0,97	6,5 (-69,8 146,2)
Stratégie 5	74,8 (-7,6 152,5)	0,65 (0,5 0,71)	93,9	0,97	-2,5 (-72,9 136,7)

L'estimation du LA dérivée des données TLS et obtenue sur la base d'une distribution angulaire empirique par arbre (stratégie 4) présente le meilleur ajustement (R^2), la meilleure corrélation (r) et un biais moyen assez faible (6,5 %) avec les données destructives. Avec la stratégie 1, un biais moyen de -11,2 % a été trouvé. L'usage d'une distribution sphérique conduit à un biais moyen de 17,2 % alors qu'en recherchant une distribution type par arbre (stratégie 3), on a un biais de 11,4. L'usage d'une distribution empirique par voxel produit un biais négatif de -2,5 % qui est très proche de zéro mais présente un pouvoir explicatif (93,9 %) relativement petit comparé avec celui obtenu avec la stratégie 4.

III.1.3.2. Variations verticales de surface foliaire en fonction des espèces

La variation verticale moyenne du LA inter et intra spécifique contenue dans des voxels de 0,25 m de côté en fonction de la hauteur relative a été mise en évidence (Fig. 45).


A
B
C
D
E
F
Hauteur relative
LA moyen dans chaque couche verticale de 0,25 m (m²)
0.0
0.2
0.4
0.6
0.8
1.0
0
20
40
60
80
100

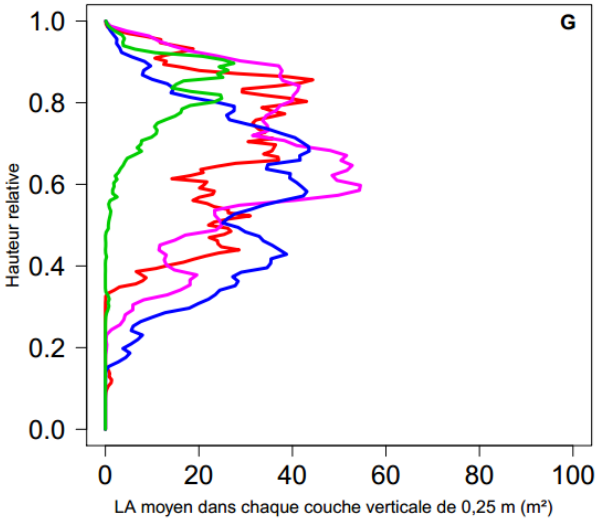


Fig. 45 : Variation de la surface foliaire moyenne dans chaque couche verticale de 0,25 m (m²) en fonction de la hauteur relative chez quelques espèces bien échantillonnées (n ≥ 2).
(A : Chez *Baphia leptobotrys ;* B : chez *Macaranga barteri ;* C : chez *Mansonia altissima*, D : chez *Petersianthus macrocarpus*, E : chez *Pterocarpus soyauxii ;* F : chez *Terminalia superba ;* G : chez *Triplochiton scleroxylon*. Le profil vertical de chaque est individu au sein d'une espèce est caractérisé par une couleur).

Ces profils verticaux de surface foliaire moyenne augmentent progressivement avec la hauteur relative des arbres (Fig. 45). Ces profils restent assez similaires à l'échelle intra espèce et présentent des différences notables à l'échelle inter espèce. Néanmoins, chez tous les individus et les espèces à partir de 90 % de hauteur relative des chutes et synchrones d'estimation de surface foliaire moyenne sont observées (Fig. 45). Les espèces telles que *Petersianthus macrocarpus* et *Triplochiton scleroxylon* présentent des pics d'estimation de surface foliaire moyenne les plus élevées par rapport aux autres espèces. Le sommet et la base du houppier ont des contributions en surface foliaire moyenne relativement faible comparées à celles du milieu des houppiers indiquant ainsi le lieu de concentration maximale du LA.

III.1.3.3. Relation entre la surface foliaire totale individuelle, la biomasse aérienne et les paramètres de structure

Les estimations de surface du houppier projetées au sol présentent une distribution allant de 8 (*Pycnanthus angolensis* avec 14 cm de DBH) à 844 m² (*Triplochiton scleroxylon* 186,6 cm DBH) avec une moyenne située à 197 m². Ces estimations sont significativement corrélées avec les estimations de surface foliaire (LA) individuelle issues de l'approche destructive (r = 0,88 p = 1,29e^{-09} , ddl = 25) et encore plus avec le LiDAR terrestre (TLS) (r = 0,91, p = 5,04e^{-11} , ddl = 25) (Fig. 46 A-B). Des corrélations similaires, ont été trouvées entre le LA dérivée du TLS et la biomasse aérienne (AGB) (r = 0,97, p = 1,22e^{-15}, ddl=25) d'une part, et d'autre part avec le diamètre à hauteur de poitrine (r = 0,88, p = 2,12e^{-9} , ddl=25) (Fig.

46 C-D). Ces différentes corrélations illustrent le potentiel lien existant entre les estimations de LA dérivées du TLS avec les paramètres de structure et l'AGB.

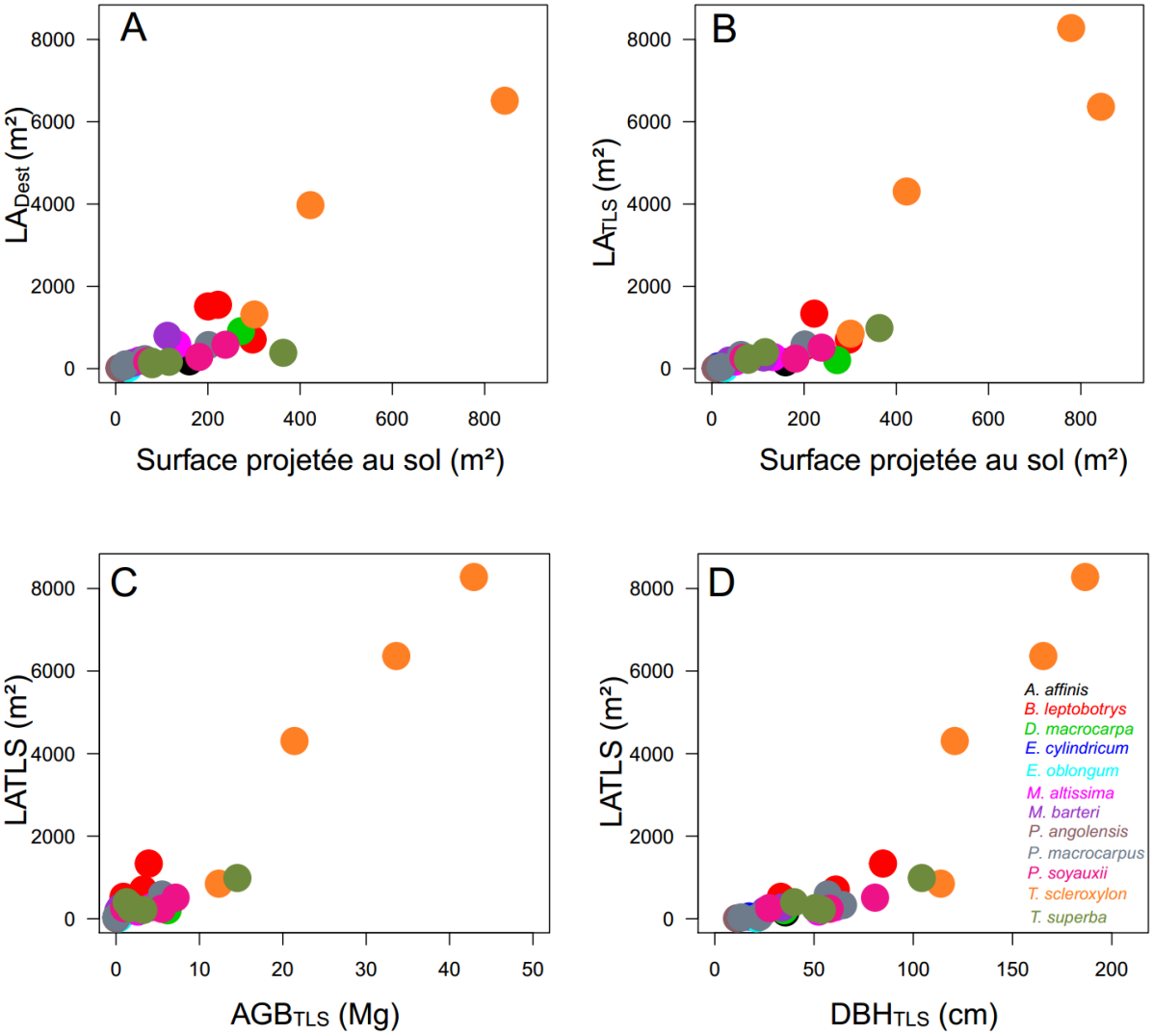


Fig. 46 : Variation des paramètres de structure, de la biomasse aérienne avec la surface foliaire totale par arbre.
(A - B : Variation de la surface foliaire dérivée de la méthode destructive et la méthode LiDAR terrestre en fonction de la surface du houppier projetée au sol. C : Variation de la surface foliaire avec la biomasse aérienne et du diamètre à hauteur de poitrine dérivée de la méthode LiDAR terrestre).

L'analyse de la variance à deux facteurs réalisés entre ces données de surface du houppier projetée au sol et la surface foliaire destructive (LA destructive) et associée à l'espèce montre que 82 % de la variance totale du LA destructive est expliquée par la surface du houppier projetée au sol et seulement 14,3 % par l'espèce. Le même constat est fait avec le LA dérivée du TLS où on a 82,1 % et 13 % de variance expliquée par les mêmes facteurs

traduisant ainsi une bonne cohérence entre les estimations de LA dérivée de la méthode TLS et la méthode destructive.

III.1.3.4. Modèle allométrique de prédiction de surface foliaire issus des données LiDAR terrestre

Les différentes corrélations observées entre la surface foliaire (LA_{TLS}) issue du LiDAR terrestre ont permis de calibrer deux modèles allométriques (Tableau XII). Le premier modèle basé sur le diamètre à hauteur de poitrine (DBH_{TLS}) présente un R^2 de 72 % et RSE de 1081. L'ajout de la variable biomasse aérienne (AGB_{TLS}) dans ce précédant modèle a permis de calibrer le second modèle qui présente un R^2 nettement plus élevé (R^2 = 95 %) et un RSE plus petit 475,1. Le test d'analyse de variance entre ces deux modèles a permis de montrer que l'ajout de la variable AGB_{TLS} dans le modèle à un seul paramètre explique aussi une bonne partie de la variance de LA (p = 2,95e^{-10}, ddl=24). Ainsi, le LA peut être prédit en utilisant l'un des deux modèles ceci en fonction des paramètres estimés du TLS (Tableau XII).

Tableau XII : Différents modèles de prédiction de la surface foliaire en fonctions de la biomasse aérienne et du diamètre à hauteur de poitrine.

Type de modèles	Coefficients du modèle			R^2 (%)	RSE
	β	α	c		
$LA_{TLS} \sim \beta \times DBH_{TLS} + \alpha$	38,35***	-1365,46***	-	72	1081
$LA_{TLS} \sim \beta \times DBH_{TLS} + \alpha\ AGB_{TLS} + c$	-19,44**	260,96***	537,89*	95	475,1

III.2. DISCUSSION

Au cours de cette étude, un important jeu de données destructif et non destructif a été collectés à l'échelle locale (Cameroun) et régionale (forêts du bassin du Congo). Ce jeu de données a été mise en valeur pour apporter une contribution non négligeable à l'amélioration de la quantification des stocks de biomasse aérienne et carbone contenu dans les forêts du second plus grand bloc de forêt au monde après celui du bassin amazonien (Pan et *al.*, 2011 ; Saatchi et *al.*, 2011). Au-delà de la biomasse aérienne, une approche d'estimation et de prédiction de la surface foliaire à partir des données LiDAR terrestre : paramètre clés des échanges gazeux entre l'atmosphère et la canopée a été aussi illustré.

III.2.1. Allométrie de biomasse et relation hauteur diamètre

III.2.1.1. Potentiel du LiDAR terrestre à mesurer les paramètres dendrométriques à l'échelle individuelle et dans les parcelles

La comparaison entre les données de diamètre à hauteur de poitrine (DBH) issues d'une part des données destructives (61 arbres) et les collectes issues de l'inventaire floristique (795 arbres) d'autre part avec celles collectées au LiDAR terrestre (TLS) n'ont pas présenté une différence significative au risque alpha de 5 %, traduisant ainsi la bonne précision des données TLS à estimer les DBH des arbres. Des résultats similaires pour les forêts tempérées sont rencontrés dans la littérature, où la précision du TLS à estimer le DBH a été illustré (Simonse et *al.*, 2003 ; Watt, Donoghue & Dunford, 2003 ; Tansey et *al.*, 2009). Ce résultat est intéressant car il couvre une large gamme de DBH allant 10 à 188 cm pour les données destructives et de 10 à 204 cm pour les données d'inventaire et a été obtenu sur un grand nombre d'arbres (61 et 795) et d'espèces (15 et 149). Les différentes études présentes dans la littérature donc très peu ont été réalisées en forêt tropicale ne couvre pas cette gamme de variation diamétrique mais ont trouvés des résultats similaires (Simonse et *al.*, 2003 ; Watt et *al.*, 2003 ; Tansey et *al.*, 2009 ; Dassot et *al.*, 2011 ; Dassot et *al.*, 2012 ; Raumonen et *al.*, 2012 ; Calders et *al.*, 2015, 2018 ; Hackenberg et *al.*, 2015 ; Nölke et *al.*, 2015). Cependant, une légère déviation (sous-estimation du DBH) de la droite du modèle établi entre les DBH_{TLS} et DBH_{DEST} ou DBH_{INV} chez les arbres de plus de 60 cm couplés à une erreur relative moyenne globalement faible ($\bar{s} = 6{,}5\ \%$) a été trouvée. Ceci est probablement dû aux difficultés (présence de contreforts ou déformations par exemple) d'obtention des mesures précises de DBH par la méthode classique (destructive ou inventaire) pour ces grands arbres de forêt tropicale (Picard, André & Henry, 2008 ; Picard, Saint-andré & Henry, 2012). Hors, les 20 plus grands arbres sont connus pour séquestrés environ 70 % de la biomasse aérienne à l'hectare en forêt tropicale (Slik et *al.*, 2013 ; Bastin, Barbier, et *al.*, 2015 ; Bastin et *al.*, 2018). Le $\bar{s} = 6{,}5\ \%$ ainsi obtenue, est identique au résultat trouvé en forêt tropicale malaisienne au cours de la comparaison des mesures de DBH obtenues au TLS et par la méthode classique dans les parcelles (Bazezew et *al.*, 2018). Au regard de l'efficacité du TLS à estimer le DBH, un modèle linéaire avec des critères de performances acceptables ($R^2 = 98$ et RSE = 3,8) permettant de corriger les erreurs de mesure de DBH a été établi (Tableau VI). Bien que des procédures d'évaluation de la robustesse des modèles doivent être encore appliquées à ce modèle, ce résultat permet de corriges les erreurs de mesure sur la variable la

plus utilisée et la plus importante des équations allométriques pantropicales, régionales ou locales (Chave et *al.*, 2005,2014 ; Djomo et *al.*, 2010 ; Fayolle et *al.*, 2013 ; Ploton et *al.*, 2016 ; Djomo & Chimi, 2017).

L'analyse des variations de valeur de hauteur totale prise au TLS (HT_{TLS}), prise par la méthode destructive (HT_{Dest}) ou prise sur pieds grâce au vertex (HT_{vertex}) et celles collectées au cours de l'inventaire dans les parcelles (HT_{INV}) a mis en exergue d'une part l'efficacité du TLS pour les mesures de HT et d'autres par les difficultés de mesure de la HT par les méthode et outils classiques. En effet, la collecte de données réalisée ici dans deux contextes différents (destructif et inventaire) a permis de voir que les données de HT en forêt tropicale souffrent principalement de deux sources d'erreurs à savoir :

- une erreur liée à l'instrument utilisé, car la comparaison des HT_{Dest}, HT_{vertex} et HT_{TLS} montre un biais sur les mesures HT causé par l'utilisation du vertex. En effet, il n'existe pas de différence entre les mesures de HT_{TLS} et HT_{Dest} (valeur de longueur totale prise lorsque l'arbre a été abattu) traduisant ainsi l'efficacité des données TLS à mesurer avec précision les HT, alors que la comparaison entre HT_{TLS} et HT_{vertex} présente une différence significative. Ce dernier résultat se rapproche de celui obtenu par Clark & Clark (2001) où ils montrent que l'usage du vertex conduit à des valeurs biaisées de HT ;

- et une erreur de mesure de la HT, car du fait de la complexité des couronnes des arbres et aussi de l'abondance et la compétition du voisinage entre les arbres en forêt tropicale, il est difficile d'arriver à facilement apercevoir le sommet des arbres d'où la sous-estimation systématique des valeurs de HT_{INV} au cours de l'inventaire (Larjavaara & Muller-Landau, 2013 ; Réjou-Méchain et *al.*, 2017).

Ces résultats sur les HT montrent des différences claires entre les méthodes (TLS et classique) notamment entre HT_{TLS} et HT_{INV} où la différence est la plus importante ($\bar{s} = 17{,}8\ \%$). Dans un contexte où la source d'erreurs majeures sur les estimations de biomasse aérienne proviendrait de l'incertitude sur les HT déduites lorsqu'elle n'a pas été mesurée directement sur le terrain et avec précision (Clark & Clark, 2001 ; Banin et *al.*, 2012 ; Chave et *al.*, 2014 ; Réjou-Méchain et *al.*, 2017). Ce résultat se recoupe avec celui Larjavaara & Muller-Landau (2013), ils montrent en efffet que les HT_{INV} souffrent généralement d'une sous-estimation d'environ 20 % car il est difficile en forêt de mesurer avec certitude la distance entre le point le plus élevé de l'arbre et la base de la souche. Cependant, l'utilisation séparément des données de HT_{TLS} et HT_{INV} a conduit à la sélection d'un même type de modèle (*Weibull*-modèle) de prédiction des valeurs de HT bien que le test non paramétrique de Wilcoxon réalisé sur ces données appariées ait montré qu'il existe une différence

significative entre ces deux types de données (p = 6,90e^{-13}). Ce résultat est important et se rapproche parfaitement avec l'étude antérieure Feldpausch et *al.,* (2012) où ils indiquent que ce modèle fournit le meilleur ajustement et la plus petite incertitude sur les prédictions de HT en forêt tropicale. Ainsi, la différence importante observée entre HT_{TLS} et HT_{INV}, associée à la rareté de l'usage des HT issues d'autres méthodes autres que celle qui est conventionnellement utilisée (Feldpausch et *al.,* 2012 ; Larjavaara & Muller-Landau, 2013 ; Molto et *al.,* 2014 ; Réjou-Méchain et *al.,* 2017), a conduit à analyser la propagation d'erreur qui pourrait résider sur l'usage séparément de ces deux sources de données sur les estimations de l'AGB dans les parcelles d'un hectare. Vraisemblablement, le RMSE de 3 m qui a été trouvé entre les différentes prédictions de HT conditionne une sous-estimation de 10 % d'AGB dans les parcelles. Ce RMSE (de 3 m) reste comparable et est inférieur à celui obtenu lorsqu'on utilise les modèles allométries de prédiction de HT dérivées localement (Sullivan et *al.,* 2018). Ce résultat offre des voies de valorisation des données TLS pour la collecte des données de HT qui restent juste que qu'à nos jours chronophage et difficile à réaliser au cours des inventaires (Larjavaara & Muller-Landau, 2013 ; Réjou-Méchain et *al.,* 2017 ; Sullivan et *al.,* 2018). En considérant que, les HT_{TLS} collectées au cours de cette analyse restent assez modeste, une agrégation a été faite avec des HT_{ALS} (LiDAR aéroporté) collectées (306) en Guyane française dans la station expérimentale de Paracou avec un LiDAR aérien (ALS). Les résultats montrent globalement un $\bar{s}$ de 7,3 % (Réjou-Méchain et *al.,* en revue), contre 17,8 % pour cette étude et 20 % chez Bazezew et *al.* (2018) et Larjavaara & Muller-Landau, (2013) entre les HT_{ALS} et HT_{INV}.

III.2.3. Efficacité du LiDAR terrestre à estimer le volume des arbres

Un jeu de données destructif important a été utilisé dans ce travail pour évaluer l'erreur d'estimation de la biomasse aérienne (AGB) des arbres dérivés de la conversion des volumes obtenus par l'algorithme couramment utilisé *Simpletree* (produit des modèles de structure quantitatifs (QSMs) automatisés). Cette erreur d'estimation d'AGB a été évalué grâce à approche semi-automatisée qui a illustré les sources d'erreurs les plus évidentes de cette approche automatisée à l'échelle individuelle. Il est important de noter que les méthodes d'estimation de volume automatisées actuelles sont susceptibles d'introduire un biais systématique lorsque les erreurs d'ajustement du QSM ne sont pas comptabilisées. On a observé que les statistiques permettant d'évaluer les écarts ou erreurs d'estimation de volume entre la méthode automatisée et celle de référence (destructive) sont plus élevées par rapport à

ceux obtenues entre la méthode semi-automatisée (éditée) et destructive, traduisant ici, l'importance d'établir une étape de contrôle/vérification des volumes estimés de manière automatique. Cependant, l'étape la plus difficile et chronophage au cours de la modélisation volumique est la séparation du bois des feuilles. En effet, cette étape conditionne le succès de l'estimation des volumes dérivés des nuages de points LiDAR terrestre (TLS) et par conséquent doit être réalisée avec une grande attention et précision. Cette étape a toujours été négligée ou pas indiquée dans la littérature par ce que les premières études basées sur l'estimation volume ont été réalisées en forêts tempérées et pendant la période de perte des feuilles des arbres (Dassot et *al.*, 2012 ; Hackenberg et *al.*, 2014 ; Calders et *al.*, 2015). C'est à partir de l'année 2015, que ce problème commence progressivement à attirer l'attention, après la première base de données TLS tropicale disposant des arbres sempervirents (Hackenberg et *al.*, 2015 ; Hackenberg et *al.*, 2015 ; Tao et *al.*, 2015 ; Li et *al.*, 2018 ; Wang et *al.*, 2018). C'est pour cela que, les nuages de points TLS collectés dans cette étude ont subi une segmentation ou séparation bois/feuille manuelle car certains algorithmes existant pour séparation automatique du feuillage tel que celui de Hackenberg et *al.* (2015a), n'ont pas donné de résultats satisfaisants. Ceci peut s'expliquer par le fait que juste 3 espèces (*Erythrophleum fordii*, *Pinus massoniana* et *Quercus petraea*) aient été utilisées pour la calibration de cet algorithme, au détriment des espèces pouvant exister en forêts tropicales. On pourrait associer à cela, une influence de type de TLS utilisé dans la collecte des données. Car en fonction du nombre de retours enregistrés et de la divergence du faisceau laser à une certaine hauteur, la géométrie et les propriétés optiques du feuillage ou des branches peuvent être mal décrites (Dassot et *al.*, 2011 ; Disney et *al.*, 2018). Dans cette étude, on a utilisé le TLS de marque *Leica C10* qui émet une onde dans le vert (532 nm) et fonctionne en temps de vol alors que Hackenberg et *al.* (2015a, 2015b), ont utilisé le TLS de marque RIEGL VZ-400 qui émet des ondes comprises entre 900 et 1500 nm et fonctionne en décalage de phase. De plus, il est connu que les propriétés géométriques et optiques des feuilles et du bois sont très dépendantes de l'espèce, ce qui pourrait entraver la généralisation des critères de segmentation d'une espèce à une autre. Par conséquent, il s'agit d'une direction de recherche à partir de laquelle des améliorations sont attenues, afin d'arriver vers l'utilisation systématique des données TLS pour l'extraction massive de volume d'arbre. C'est dans cette lancée que les données feuilles issues de la séparation manuelle bois-feuilles font déjà référence et sont sollicitées pour l'amélioration et calibration d'une mise à jour de l'algorithme de détection des composants non et photosynthétique des arbres établi par Wang et *al.* (2018). Les autres sources d'incertitudes inhérentes à ces données TLS pourraient évidemment provenir des

perturbations exogènes au TLS qui ont régnées au cours de la collecte des données sur le terrain. Ces perturbations sont principalement, le vent (erreur aléatoire qui est minimisée par la numérisation dans des conditions calmes), la pluie et même aussi la précision de l'assemblage des différentes stations qui présentaient généralement une erreur qui ne dépassait pas le seuil de 3 mm, seuil inférieur à celui de 4 à 5 mm rencontré dans la littérature (Wilkes et *al.*, 2017 ; Disney et *al.*, 2018).

L'utilisation de la technologie TLS pour estimer le volume des arbres et l'AGB a déjà été bien documentée dans les forêts tempérées. Son application réalisée dans cette étude sur les grands arbres tropicaux à l'architecture contrastée et disposant souvent des contreforts ou des tiges cannelées (rencontré chez l'espèce *Duboscia macrocarpa*) constitue une contribution non négligeable. Cependant, on a constaté que l'utilisation directe de QSMs brute issus du logiciel *Simplet*ree pour estimer le volume des arbres a mis en évidence quelques erreurs basées sur l'insertion des cylindres dans les nuages de points. Ainsi, l'approche automatisée pour décrire le volume des différents compartiments de l'arbre (notamment les souches avec contreforts et couronnes), nécessite quelques modifications manuelles (Picard et *al.*, 2008 ; Picard et *al.*, 2012 ; Cushman et *al.*, 2014 ; Nölke et *al.*, 2015 ; Olagoke et *al.*, 2016 ; Momo Takoudjou et *al.*, 2018). Bien que les algorithmes de reconstruction évoluent rapidement (Raumonen et *al.*, 2013, 2015 ; Tao et *al.*, 2015 ; Trochta et *al.*, 2017 ; Stovall et *al.*, 2018) dans l'espoir de passer à échelle supérieure (peuplements forestiers entiers), la procédure semi-automatisée proposée ici est déjà pleinement opérationnelle même dans les forêts tropicales très denses (en relation avec le nombre moyen de tige à l'hectare) et sempervirente, permettant d'améliorer significativement les estimations volumiques (R^2 75 à 98 %, et $\bar{s}$ de 29 % à 12 %). Cette validation des données TLS, offre une réelle alternative aux approches destructrices, sans perte significative de précision, et avec une valeur ajoutée très significative car d'autres mesures peuvent être réalisées sur les arbres ultérieurement, y compris pour les comparaisons multi temporelles, contribuant à une surveillance précise des patrons de croissance des arbres, de la plasticité des couronnes, des interactions avec les voisins.

La précision des estimations obtenues peut dépendre fortement de l'identification correcte d'un seuil de diamètre des branches en dessous duquel les branches sont trop petites pour être bien décrites. Une approche simple et objective pour identifier ce seuil a été proposée. Ce seuil ou valeur de 4,5 cm trouvé est inférieure aux seuils rencontrés dans les études précédentes (Dassot et *al.*, 2012 ; Hackenberg et *al.*, 2015) qui présentent des seuils de rupture de 7 cm et 10 cm. Ce résultat est inimaginable si on se réfère à la taille, à la qualité et

l'état sempervirent des arbres échantillonnés grâce au TLS dans cette étude par rapport à ceux retrouvées dans la littérature. Ce seuil de 4,5 cm trouvé dans cette étude pourrait être aisément utilisé pour évaluer grâce au données destructives le pourcentage ou la biomasse aérienne que le TLS un facteur d'expansion de la quantité de biomasse potentiellement existante après ce seuil.

III.2.2. Apport du LiDAR terrestre pour l'établissement des modèles allométriques

Le développement des modèles allométriques de biomasse a jusqu'à présent été une tâche intimidante car l'approche destructrice traditionnelle est longue et coûteuse (Fayolle et *al.,* 2013, 2018 ; Chave et *al.,* 2014). Par ailleurs, l'erreur faite sur les estimations de biomasse aérienne à l'échelle individuelle et des parcelles figure parmi les principales sources d'erreurs dans la chaîne de cartographie du carbone en forêt (Ahmed et *al.,* 2013). Le développement rapide des applications du LiDAR terrestre (TLS) en écologie, en particulier les méthodes de reconstruction des arbres, commencent progressivement à changer la donne en fournissant des jeux de données de référence de taille remarquable, de représentativité spatiale pour l'établissement des modèles allométriques nécessaires à la quantification des stocks de biomasse aérienne (AGB) en forêt tropicale. Pourtant, la précision avec laquelle l'AGB de l'arbre peut être estimée à partir d'algorithmes de reconstruction d'arbres actuels n'a pas été pratiquement explorée dans les forêts tropicales naturelles (Momo Takoudjou et *al.,* 2018). En particulier sur les grands arbres de canopée alors qu'il existe un besoin critique d'échantillonner plus de données de référence AGB sur les grands arbres tropicaux (Chave et *al.,* 2005, 2014 ; Fayolle et *al.,* 2018). Ces arbres peuvent être considérés comme particulièrement difficiles à reconstruire à partir des données de TLS en raison de la complexité habituelle des formes de tronc (par exemple les contreforts) et à cause de leurs niveaux d'occlusion plus élevés dans les couronnes d'arbre (Calders et *al.,* 2015 ; Hackenberg et *al.,* 2015 ; Momo Takoudjou et *al.,* 2018). D'où la nécessité de rompe la chaine de traitement automatisé qui tend à se mettre progressivement en place. C'est dans ce sens que l'analyse sur les coefficients des modèles allométriques construits à partir des paramètres (AGB, DBH, HT) issus des données TLS et ceux issus des estimations destructives se sont révélés statistiquement identiques, malgré toute l'attention portée à la potentielle partialité que pouvait entre causée par l'autocorrélation des données appariées. Une pareille analyse ou démonstration mettant en exergue l'usage des données TLS pour la calibration des modèles allométriques est à notre connaissance est absente de la littérature (Momo Takoudjou et *al.,*

2018). Seule quelques études comparent l'AGB obtenue grâce au TLS avec l'équation pantropicale, ceci dans l'optique de présenter l'écart entre les estimations des modèles pantropicaux de Chave et *al.* (2014, 2005), à une estimation d'AGB dérivée du TLS (Kankare et *al.,* 2013 ; Calders et *al.,* 2015 ; Figueiredo et *al.,* 2016 ; Olagoke et *al.,* 2016 ; Rahman et *al.,* 2017 ; Gonzalez de Tanago et *al.,* 2018). Ce résultat d'établissement d'équation allométrique identique à celle réalisée avec la méthode destructive, constitue un résultat très important pour les pays tropicaux qui participent actuellement à la phase de préparation de l'initiative REDD+. Car l'approche TLS permettra en effet d'élargir significativement les efforts d'échantillonnage nécessaires à une meilleure calibration des modèles allométriques. La mise en évidence de l'utilisation des données TLS pour l'établissement des équations allométriques présentées au cours de cette étude confirme que la technologie TLS est en train de révolutionner notre capacité à estimer l'AGB de différents écosystèmes, ainsi, grâce à cette technologie les pays des zones tropicales en général et celle du bassin du Congo en particulier pourront atteindre le niveau de pression III recommandé par le Groupe d'Expert inter-gouvernemental sur l'évolution du Climat (Eggleston et *al.,* 2006 ; Vieilledent et *al.,* 2012).

III.2.2. Importance de prédiction d'un estimateur de densité spécifique de bois

Actuellement, il existe une nécessité de disposer des méthodes précises et reproductibles pour caractériser, surveiller la biomasse aérienne (AGB) des forêts tropicales et ses changements dans le temps. Avec l'accroissement progressif de l'utilisation du LiDAR terrestre (TLS) en écologie pour accéder à l'AGB dans la forêt tropicale, plus d'attention doit être faite, en particulier sur les sources de densité spécifique de bois (WD) à employer pour convertir le volume dérivé du TLS ou des données volumiques en AGB. Il a été démontré que l'utilisation de la WD dérivée d'une base de données mondiale (GWD) pourrait entraîner une variation (surestimation) de 16 % (Ramananantoandro, Rafidimanantsoa & Ramanakoto, 2015), de 14 % (Bastin et *al.,* 2015) et de 10 % d'AGB (Sagang et *al.,* 2018). Cette surestimation d'AGB dépendrait des erreurs liées aux méthodes utilisées dans le calcul de la GWD car elles ont été obtenues à l'aide de jeux de données qui proviennent de différentes méthodologies (Nogueira et *al.,* 2005 ; Nogueira et *al.,* 2007, 2008). Les travaux menés dans la présente étude sur les WD se sont axés à examiner, à l'aide d'un échantillonnage uniforme le long des forêts du bassin du Congo, les potentielles implications de la variation des patrons verticaux de WD de 821 individus appartenant à 51 espèces sur la conversion des volumes dérivés du TLS en l'AGB et leurs probables relations avec les traits fonctionnels. Bien que plusieurs études aient montré que la WD est un paramètre clé pour l'estimation de l'AGB en

forêt tropicale (Chave et *al.*, 2004, 2005, 2009 ; Nogueira et *al.*, 2007, 2008 ; Nogueira et *al.*, 2008 ; Zanne et *al.*, 2009 ; Henry et *al.*, 2010 ; Bastin, Fayolle, et *al.*, 2015), seulement une poignée réalisée sur des données restreintes (très peu d'espèces) se sont concentrées sur la modélisation quantitative des variations radiales et verticales des forêts tropicales (Wilhelmsson et *al.*, 2002 ; Nogueira et *al.*, 2007 ; Osazuwa-Peters et *al.*, 2014 ; Bastin et *al.*, 2015b ; Wassenberg et *al.*, 2015 ; Sagang et *al.*, 2018). Grâce à l'analyse effectuée sur la WD des différents compartiments, certaines espèces sont caractérisées par un profil spécifique de WD et seulement en connaissant la GWD d'une espèce, il est possible d'une part de déterminer son profil vertical de WD et d'autre part d'avoir une idée du type de biais (sur et sous-estimation) que peut induire cette GWD. La plupart des espèces étudiées ici sont caractérisées par un profil décroissant tandis que le reste présente un profil constant/convexe et croissant. Les travaux effectués récemment par Sagang et *al.* (2018) uniquement sur les données de WD issues du site Cameroun (sur 129 arbres et 15 espèces) ne mettent qu'en évidence l'existence du profil décroissant dans le jeu de données de WD. Les résultats obtenus sont en accord avec cette précédente étude et étale également l'existence d'autre profil de WD à travers les forêts du bassin du Congo. Le long des différents sites d'études et les arbres d'une même espèce échantillonnée, ces profils verticaux tendent à se conserver. En effet, chez *Pterocarpus soyauxii* qui est l'une des espèces trouvées dans tous les sites avec un taux d'échantillonnage différents en taille et en diamètre, le même type de profil (décroissant) pour chaque arbre a été observé. En particulier dans le deuxième plus grand bloque de forêt tropicale dans le monde, il s'agit là de la première grande base de données construite pour étudier ces schémas verticaux de WD et ses impacts sur les estimations d'AGB dérivées des données volumique ou TLS (Djomo et *al.*, 2010 ; Henry et *al.*, 2010 ; Ngomanda et *al.*, 2014 ; Bastin et *al.*, 2015b ; Djomo & Chimi, 2017) . Cela est probablement dû au temps nécessaire pour collecter de telles données et de la main-d'œuvre nécessaire. Tandis qu'avec la place prise par les données TLS ou la disponibilité des données d'inventaire floristique pour l'estimation d'AGB, il devient important de mener de telles études. Car au travers des analyses de WD effectuées dans cette étude, l'utilisation de la GWD pour la conversion du volume en AGB pourrait conduire systématiquement à un biais moyen structuré en fonction de la composition floristique de la forêt scannée au TLS ou inventoriée. Sachant que la plupart des forêts tropicales sont fortement fragmentées par les activités liées à la foresterie, aux feux de forêts et l'agriculture itinérante (Zapfack, 2005 ; Pan et *al.*, 2011 ; Curtis et *al.*, 2018), certaines de ces forêts sont caractérisées comme étant des jeunes forêts secondaires (Iida et *al.*, 2011, 2014). Ainsi, les espèces à profil décroissant pourront présenter une surestimation

d'AGB, tandis que celles à profil croissant une sous-estimation. Les résultats obtenus à ce niveau montrent clairement que l'utilisation de la GWD conduit à une erreur relative individuelle importante d'AGB (40 et 72 %), résultat, en accord avec Bastin et *al.* (2015b) qui a trouvé une erreur individuelle similaire (-30 et 40 %) sur 120 arbres échantillonnés dans le nord de la République Démocratique du Congo. En moyenne, un biais global de 8 à 9% sur les estimations de l'AGB est fait à l'échelle individuelle lorsque la WD issue de la souche et GWD sont respectivement utilisées.

En fait, utiliser une densité pondérée par le volume (VWWD) qui dérivée d'une VWWD local ou prédite des certains modèles construits dans cette étude conduit significativement à la réduction du biais moyen. Des résultats similaires ont été obtenus par Sagang et *al.* (2018). Ceci prouve ainsi que la VWWD serait un estimateur non biaisé de la WD. Ainsi, l'ensemble des modèles prédictifs de VWWD (Tableau X) calibrés et validés par des procédures de validation croisée (à l'échelle spécifique et du site) peuvent être utilisés sans risque de commettre des biais relativement important et erreur moyen sur les conversions du volume TLS en AGB. Ces modèles sont d'une part, bâtis sur un grand nombre d'arbres (821) et espèces (51) et d'autre part présentent des biais moyens qui n'atteignent pas les 5 % et ceci quelques soit le type de modèle utilisé. Ils fournissent ainsi un grand éventail de possibilités de la prédiction de VWWD à partir de simple paramètre qui peut être aisément obtenus à l'échelle individuelle ou spécifique. Ces modèles sont assez robustes car ils ont été bâtis sur un grand nombre d'individus et d'espèces issu de six différents types de forêts bien distribuées dans le bassin du Congo. En outre, l'analyse de la variation du coefficient de variation de l'erreur calculée avec la validation croisée demeure relativement petite.

En ce qui concerne la relation entre le biais induit sur les estimations d'AGB par la GWD et les traits fonctionnels, le type de biais individuel est significativement liable aux tempéraments de régénération d'espèces et au profil vertical de WD. Le profil croissant peut-être associé à des espèces pionnières alors que le profil décroissant et constant/convexe est respectivement associé aux espèces tolérantes à l'ombre et celles non pionnières et pas exigeante en lumière. Ce résultat est contraire avec la récente étude menée par Loubota Panzou et *al.* (2018) dans le nord du Congo, où ils n'observent pas de relation étroite significative entre la WD et les traits fonctionnels alors que les résultats obtenus dans cette étude lient à l'échelle régionale la WD, le profil vertical et les traits fonctionnels. Ceci pourrait être dû au fait que leur analyse a été réalisée sur un site restreint qui de plus est soumis à un même type de sol et climat. Alors que les résultats présentés dans cette étude, ont été faite sur

plusieurs sites bien éloignés géographiquement et intégrant de ce fait les facteurs de stress liés à l'environnement et à la compétition pour les ressources. En outre, il est bien documenté dans la littérature que les espèces présentes en canopée ont une faible valeur de WD à la souche (profil croissant) et pour maintenir cette position dans la canopée et pour résister aux contraintes biomécaniques liées au vent élevé, aux tempêtes, à l'attaque des branches par les pathogènes, ils tendent à présenter des troncs à faible WD que les branches (Wright et *al.*, 2004, 2010 ; Poorter & Bongers, 2006 ; Poorter et *al.*, 2008 ; Chave et *al.*, 2009 ; Nock et *al.*, 2009 ; Iida et *al.*, 2014, 2011 ; Osazuwa-Peters et *al.*, 2014, 2017 ; Hietz et *al.*, 2017 ;). Les espèces à profil décroissant quant à eux ont tendance à modifier les propriétés chimiques et physiques des tissus ligneux vieillissants, parallèlement à la formation de nouveau aubier, conduisant à des structures en forme de cône empilées de WD diminuant vers l'extérieur et vers le haut (Lehnebach et *al.*, 2017 ; Bossu et *al.*, 2018). Malgré les efforts déployés pour échantillonner des espèces avec des densités spécifiques de bois contrastées dans chaque site, des espèces à WD extrêmement denses/élevées (0,9 à 1.2 $g.cm^{-3}$) (par exemple *Diospyros crassiflora* ou *Desdordesia glaucescens*) et boisées reste absentes du jeu de données. La différence d'échelle (individuelle et espèce) entre les données de WD par compartiment et les traits fonctionnels (tempéraments, phonologie et syndrome de dispersion de graines) pourrait aussi expliquer le pourquoi les tempéraments de régénération ne se discriminent pas trop suivant l'axe 1 de l'analyse de Hill et Smith.

III.2.3. Estimations de surface foliaires à partir des données LiDAR terrestre

Les résultats d'estimation de surface foliaire (LA) dérivée du LiDAR terrestre (LTS) présentés ici constituent un essai d'estimation indirecte du LA dans les forêts tropicales. En particulier pour celles d'Afrique centrale où une rareté de ce type de données est rencontrée (Asner et *al.*, 2003 ; Sirri et *al.*, *en revue*). Compte tenu de l'importance considérable du LA en tant que paramètre clé pour l'estimation de l'indice de surface foliaire (LAI) et paramètre contrôlant la productivité primaire ainsi que l'échange de matière entre la végétation et l'environnement abiotique (hydrosphère et atmosphère) (Clark et *al.*, 2008), cette rareté est à peine explicable. Les mesures destructives de LA sont extrêmement laborieuse (Olivas et *al.*, 2013 ; Sirri et *al.*, 2019) et la collecte des chutes foliaires n'est pas une option en forêt sempervirente et semi-décidue riche en espèces à feuilles persistance car la dynamique foliaire reste inconnue pour la plupart et très variable en fonction des espèces. En outre, la hauteur et la structure verticale complexe des forêts tropicales et africaine en particulier rendent les évaluations directes de LA à la fois difficiles et coûteuses. Peu de mesures directes

de LA ont été faites (Asner et *al.,* 2003) et l'étalonnage des méthodes optiques ou photographiques au niveau du paysage n'ont jamais été réalisée (Jonckheere et *al.,* 2005 ; Moser et *al.,* 2007). Cette lacune ouvre ainsi la possibilité au TLS grâce à sa capacité de collecter les données rapidement, à grande échelle et avec une bonne précision, de venir pallier ce manque d'informations sur les potentielles variations du LA contenue dans la canopée en forêts tropicales. Les différentes comparaisons de LA réalisées, ont été faites dans l'optique d'identifier une potentielle stratégie efficace d'estimation du LA à partir des nuages de points feuilles voxélisées. Ainsi, le LA_{TLS} calculé à partir d'une distribution angulaire variant de 0 à 90 (stratégie 4), constitue la meilleure approche à adopter pour estimer le LA via les données TLS. Cette approche, présente le meilleur R^2 (95 %), un biais moyen faible (6,5 %) et est facilement réplicable/applicable à l'échelle du paysage au regarde de la mise en place croissante des outils/ algorithme de segmentation individuelle (Bienert et *al.,* 2007 ; Huang & Pretzsch, 2010 ; Raumonen et *al.,* 2013 ; Ferraz et *al.,* 2016 ; Wilkes et *al.,* 2017 ; Åkerblom et *al.,* 2018) et de séparation du bois du feuillage (Tao et *al.,* 2015 ; Li et *al.,* 2017 ; Wang et *al.,* 2018) des données TLS qui tendent progressivement à être élaborés. Toutefois, nos résultats se rapprochent bien des précisions des estimations de LA signalées dans les études antérieures (Béland et *al.,* 2011 ; Béland et *al.,* 2014 ; Wu et *al.,* 2018). Elles mettent bien en exergue la faiblesse de l'algorithme de Wang et *al.* (2007) à modéliser la distribution angulaire type telle que illustrée par Liu et *al.* (2019), au profit de l'utilisation de la distribution propre à chaque arbre. Au cours de ces comparaisons, l'utilisation de la distribution sphérique comme distribution commune à tous les arbres conduit à un biais moyen négatif (-17,28 %), des biais plutôt positifs pouvant atteindre 34 % sont reportés dans la littérature (Campbell, 1986 ; Norman & Campbell, 1989 ; Wirth et *al.,* 2001), mettant ainsi en évidence l'exigence de disposer des distributions plus réaliste des angles des feuilles lors de l'estimation du LA comme illustré dans cette partie. Toutefois, cela pourrait aussi expliquer la légère surestimation du LA par la stratégie 4 par les phénomènes qui n'ont pas été étudié dans ce travail. Notamment, les potentielles occlussions, l'influence de la taille du voxel utilisé au cours de la voxélisation du feuillage et enfin, le biais induit par des retours partiels du signal. En effet , les occlusions peuvent affecter la pénétration du laser à l'intérieur de la canopée et l'échantillonnage peut être limité localement (Béland, Widlowski & Fournier, 2014 ; Grau et *al.,* 2017). Généralement au cours de la voxélisation, la scène à voxéliser est divisée en voxels (Hosoi & Omasa, 2006 ; Hosoi et *al.,* 2013 ; Vincent et *al.,* 2017), et la transmittance et le LA sont estimés localement dans chaque voxel (Béland, Widlowski & Fournier, 2014 ; Grau et *al.,* 2017 ; Vincent et *al.,* 2017). Ainsi, le LA totale de l'arbre est

obtenue en additionnant les estimations locales. Il n'existe pas de règle claire pour fixer ce paramètre de façon optimale (Béland et *al.*, 2011, 2014) et l'absence de ce type d'étude en forêts tropicales africaines nous a conduit à utiliser le seuil de 25 cm avec lequel le LA estimée via les données TLS reste acceptable (Wu et *al.*, 2018). Ainsi, une étude de sensibilité des estimations de LA en fonction de la taille des voxels pourrait plus tard être réalisée. Comme le TLS utilisé ici enregistre qu'un seul retour, il est difficile de savoir si l'impulsion de lumière entière a été bloquée ou non par la cible. Pour arriver à résoudre cette situation, des auteurs ont proposé une correction assez grossière fondée sur l'intensité du retour (normalisée par la distance parcourue) (Ramirez, Armitage & Danson, 2013 ; Hancock et *al.*, 2014), malheureusement, n'est pas encore implémentée dans *AMAPVox* (Vincent et *al.*, 2017). Et on espère qu'elle pourra être ultérieurement implémenté dans ce logiciel qui sert de référence actuellement pour les estimations de LA dérivées du TLS et du LiDAR aérien.

Les différentes figures de variation verticale du profil du LA avec la hauteur relative de la canopée en fonction de quelques espèces les mieux échantillonnées montrent une uniformité intra spécifique. Cette variation verticale intra et inter spécifique est indispensable à être documentée car une rareté des descriptions de profils verticaux de LA est observée (Wirth et *al.*, 2001). Des profils similaires viennent tout récemment d'être mise en exergue pour trois espèces urbaine (*Macadamia integrifolia*, *Mangifera indica* et *Persea americana*) présentent dans une station de recherche en Australie, ceci dans l'optique d'estimer les différents changements de LA à travers le temps (Wu et *al.*, 2018). En effet , ces profils permettent de visualiser à un temps (t_0) les différentes zones du houppier où se localise le plus de LA et de faire un suivi temporel (t_{n+1}) afin de détecter les potentielles variations de LA ou tout changement de la structure du houppier à travers le temps (Kaasalainen et *al.*, 2014 ; Ducup et *al.*, 2017).

Les différentes relations mise en exergue entre le LA, les paramètres de structure (DBH et surface du houppier projetée au sol) et AGB, présente la possibilité d'obtenir efficacement les LA. Les modèles allométriques de LA présentés dans ce travail constituent indéniablement une étape pionnière et prometteuse pour les estimations de LA. En réalisant les estimations de biomasse aérienne grâce au données TLS dans les forêts tropicales en général et dans le bassin du Congo en particulier, il sera possible d'estimer indirectement le LA de ces forêts. De plus ces différents modèles allométriques calibrés dans le cadre de cette étude, présente des R^2 qui sont largement supérieures (R^2 de 72 à 95) à ceux obtenus avec les données issues de la méthode destructive (R^2 variant de 34 à 71 %) (Sirry et *al.*, 2019). L'usage des modèles calibrés grâce aux données TLS permettra vraisemblablement de réduire

la rareté de données de LA observées dans les biomes tropicaux telle que présenté par Anser et *al*. (2003).

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

1. Conclusion

L'objectif principal de cette thèse était d'explorer et de mettre en exergue les potentialités de l'utilisation des données tridimensionnelle issues des nuages de points LiDAR terrestre (TLS) pour la résolution de certains problèmes majeurs actuel rencontrés en écologie tropicale. Problèmes notamment axés sur l'estimation avec précision des paramètres de structure, de volume, de biomasse aérienne (AGB), la surface foliaire (LA) et construire des modèles allométriques nécessaire à la prédiction de l'AGB, des hauteurs totales (HT) et de LA en forêt tropicale. L'analyse des données collectées (TLS et destructive) tout le long de ce travail via les résultats présentés, a permis d'atteindre majoritairement les objectifs spécifiques fixés et de proposer des modèles correctifs face aux challenges actuels donc font face les forêts tropicales en général et celles du bassin du Congo en particulier.

Basé sur un jeu de données TLS et destructif de 61 arbres distribués au sien de 15 espèces (avec des diamètres et des AGB allant jusqu'à 186,6 cm et 60 Mg respectivement) collectées dans la forêt semi-décidue de l'Est du Cameroun. Il en ressort que, les données TLS estiment les volumes et l'AGB avec une grande précision (88 %) et un faible biais (4,6 %) chez les grands arbres tropicaux. En effet, l'édition semi-automatique des modèles de structure quantitatives (QSM) obtenus s'est avérée nécessaire, principalement pour tenir compte de la complexité existant au niveau des contreforts. Cela a conduit à des améliorations notoires du R^2 de 75 à 98 % et d'une réduction du biais moyen (de 29 % à 12 %). Cependant, cette performance des données TLS à produire des estimations proches de celles destructives a été possible grâce au point de rupture d'estimation de diamètre des branches de 4,5 cm qui a été trouvé : point de rupture le plus petit rencontré actuellement dans la littérature. L'AGB et les paramètres dendrométriques obtenus par les données TLS, ont permis de calibrer un modèle allométrique de biomasse avec des coefficients qui ne sont pas statistiquement différents de ceux obtenus avec un modèle basé sur des données destructives. Toutefois, l'usage des QSM non édités conduit à un résultat contraire et met en exergue qu'une attention particulière doit être faite sur l'ajustement automatique des QSM qui tendent à se mettre en place. Ceci dans l'optique d'éviter des erreurs et un biais systématique. Il est indéniable que cette précaution pour l'édition de certains QSM est nécessaire par exemple si les volumes et l'AGB stockés par les mangroves sont estimés. Par conséquent, une mise en œuvre rapide de cette approche TLS en Afrique centrale en particulier, ouvre la voie à l'établissement d'équations allométriques locales ou par type d'écosystème qui est encore rare à ce jour. Associé à

l'établissement des allométries d'AGB via les données TLS, le problème de mesure de hauteur totale (HT) en forêt tropicale a été abordé et les résultats présentés assez satisfaisant et prometteur. Bien que bâtit sur seulement une correspondance (HT_{TLS} et HT_{INV} en forêt) de 149 individus, ce jeu de données, a permis de montrer que les données de HT_{INV} sont sous-estimées et cela entraine une erreur estimation de 10 % d'AGB dans les parcelles à l'hectare.

Grâce aux différents échantillons destructifs (12181) de densité spécifique de bois (WD) collectées chez 51 espèces dans les forêts d'Afrique centrale au cours du projet régional REDD+, on a admirablement documenté les potentiels impact des gradients verticaux de WD sur l'AGB_{TLS}, leur lien avec les traits fonctionnels et les stratégies d'histoire de vie des espèces. Cette étude est parmi les premières études qui montrent dans tout le bassin du Congo, que négliger la variation verticale de WD peut conduire à un fort biais d'AGB structuré en fonction des espèces présentes dans la forêt. Ainsi, une approche innovatrice sur l'utilisation de l'estimateur impartial/pas biaisé de WD tel que la densité spécifique moyenne pondérée par le volume pour convertir le volume de TLS en AGB_{TLS} a été fournie. Par conséquent, afin de minimiser le biais potentiel dans les estimations AGB_{TLS} liées à la configuration verticale de WD et de tempéraments de régénération, l'utilisation des modèles linéaires établis dans cette étude qui tient compte d'un éventail d'espèce contrastée issue des forêts du bassin du Congo est fortement recommandé. Outre la documentation du gradient vertical des espèces, ce jeu de données WD constitue une nouvelle information précieuse et disponible pour les espèces d'arbres tropicaux du bassin du Congo y compris avec des informations sur des espèces encore non échantillonnées absentes de la base de données mondiale comme *Duboscia macrocarpa*.

En plus ce qui précède, cette thèse montre notablement qu'il est aussi possible de calculer la surface foliaire (LA) des arbres présents en forêt tropicale à partir des données TLS. Bien que des efforts restent encore à fournir, particulièrement sur la taille (sous-représentation des grands arbres) et la qualité (nombre d'individu par espèce) de l'échantillon, les données collectées et présentées dans ce travail devraient contribuer significativement à l'amélioration des modèles de production primaire, en fournissant des pistes qui peuvent être utilisées pour améliorer les estimations de LA tels que la modélisation de la distribution angulaire. Effectivement, l'analyse axée sur l'identification de la stratégie la mieux adaptée pour l'estimation du LA montre que l'usage d'une distribution angulaire propre à chaque plan foliaire conduit à une estimation moins biaisée de LA (R^2 = 95 % biais moyen= 6,5 %) et à une corrélation positive significative (r = 0,97***). Ces LA estimées présentent une conservation des profils verticaux (profil identique) à l'échelle intra spécifique et sont bien

corrélées à la surface du houppier projetée au sol traduisant la possibilité d'arrivée à des estimations de l'indice de surface foliaire (LAI). Les différentes corrélations et modèles allométriques établis entre ce LA et le DBH_{TLS} et l'AGB_{TLS} illustrent le lien existant entre ces variables. Bien que les données ayant servies à l'établissement de ces deux modèles allométriques de prédiction du LA reste assez modeste. Il n'en demeure pas moins que ces modèles constituent une contribution notoire et ouvrent ainsi, la voie à l'estimation indirecte du LA dans les forêts du bassin du Congo seulement en utilisant le DBH et l'AGB.

2. Perspectives

Dans l'optique de compléter le travail effectué au cours de cette thèse :

- nous comptons, collecter des données au LiDAR terrestre (TLS) dans les autres différents biomes tropicaux, question d'améliorer les estimations de biomasse aérienne (AGB) et de surface terrestre (LA) contenus dans ces différents biomes ;
- face au développement considérable des outils permettant le passage des estimations à l'échelle de l'arbre à la parcelle, une étude de l'influence des parties vides contenues au niveau des troncs et branches des arbres sur l'estimation du volume et l'AGB doit être effectué ;
- à cela s'ajoute une nécessité d'automatiser la segmentation du bois/feuilles ou de définir des facteurs d'expansion des feuilles en relation avec les types de biome afin que cette étape soit exécutable à l'échelle de la parcelle. Ceci ouvrira vraisemblablement de nombreuses possibilités de couplage des données TLS à celles issues d'autres technique de télédétection ;
- une étude de sensibilité des estimations de LA en fonction de la taille des voxels pourrait plus tard être réalisée, afin de définir des seuils de taille de voxel pour chaque espèces ou pour des groupes des espèces ;
- outre les questions liées à l'estimation de l'AGB et celles des échanges de gaz entre les arbres et l'atmosphère. Les données TLS sont un espace virtuel où des formes architecturales peuvent être aisément identifié et caractériser. Associé à cela, des questions plus théoriques comme celles orientées sur l'autosimilarité de la structure externe des arbres impliqués dans la conductance hydraulique et le respect de la loi de Leonardo via les modèles WBE (West Brown & Enquist) peuvent aisément être tester ou vérifier. Tout ceci a des implications dans l'amélioration de la connaissance sur le fonctionnement des arbres en forêt tropicale afin d'établir des liens entre les différents processus écologiques qui y règnent.

3. Recommandations

Au terme de cette étude, l'usage de ce type des données LiDAR terrestre (TLS) dans les forêts du bassin du Congo en particulier reste encore embryonnaire par rapport en zone tempérée, ainsi les recommandations suivantes peuvent être formulées :

- les données TLS devraient d'avantage être utilisées pour tester et calibrer les modèles allométriques de prédiction de biomasse (AGB), de hauteur diamètre et de surface foliaire (LA). Ce type de données TLS, est susceptible de devenir indispensable, un standard pour une meilleure surveillance des flux et stocks de carbone contenue dans les différents biomes ;
- les données TLS peuvent être utiliser pour améliorer la représentativité des grands arbres dans les bases globales d'AGB et ainsi améliorer le pouvoir prédictif des modèles sur ces arbres qui représentent la majeur partie de l'AGB forestière ;
- il faut impérativement prendre en compte les variations internes de WD pour convertir les estimations de volumes d'arbre en AGB, en utilisant par exemple l'un des modèles correctifs proposés dans ce travail ;
- en outres, il faudrait généraliser l'utilisation du TLS à l'échelle de la parcelle afin d'obtenir des estimations d'AGB sans toutefois passer par l'utilisation de modèles allométriques. Ceci permettra d'obtenir des estimations d'AGB plus précises des parcelles. Ce type d'estimations de référence améliorera l'ajustement des signaux satellitaires visant à cartographier l'AGB dans les forêts tropicales (GEDI et BIOMASS satellites).

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

Abdi, H. and Williams, L.J. 2010. Principal component analysis. Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics, 2(4), 433-459.

Ahmed, R., Siqueira, P., Hensley, S. and Bergen, K. 2013. Uncertainty of forest biomass estimates in North temperate forests due to allometry: Implications for remote sensing. Remote Sensing. 5(6):3007–3036.

Åkerblom, M., Raumonen, P., Casella, E., Disney, M.I., Danson, F.M., Gaulton, R., Schofield, L.A. and Kaasalainen, M. 2018. Non-intersecting leaf insertion algorithm for tree structure models. Interface Focus. 8(2) :1–14.

Angelsen, A., Brockhaus, M., Sunderlin, W.D. and Verchot, L.V. 2013. Introduction: Analyse de la REDD+: Les enjeux et les choix. In Analyse de la REDD+: Les enjeux et les choix. Center for International Forestry Research (CIFOR), Bogor, Indonesia. 488.

Asner, G.P., Scurlock, J.M.O. and Hicke, J.A. 2003. Global synthesis of leaf area index observations: Implications for ecological and remote sensing studies. Global Ecology and Biogeography. 12(3):191–205.

Baccini, A., Goetz, S.J., Walker, W.S., Laporte, N.T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P.S.A., Dubayah, M. A. Friedl, S. Samanta, and R. A. Houghton. 2012. Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. Nature Climate Change. 2(3):182–185.

Baker, T. R., J. Lloyd, S. Patino, O. L. Phillips, S. L. Lewis, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Erwin, T. J. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, A. Monteagudo, D. A. Neill, N. C. A. Pitman, J. N. M. Silva, and R. V Martínez. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. Global Change Biology. 10(5):545.

Baldocchi, D.D., Wilson, K.B. and Gu, L. 2002. How the environment, canopy structure and canopy physiological functioning influence carbon, water and energy fluxes of a temperate broad-leaved deciduous forest - An assessment with the biophysical model CANOAK. Tree Physiology. 22(15–16):1065–1077.

Banin, L., Feldpausch, T. R., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lloyd, J., Affum-Baffoe, K., Arets, E. J.M.M., Berry, N. J., Bradford, M., Brienen, R. J.W., Davies, S., Drescher, M.,

Higuchi, N., Hilbert, D. W., Hladik, A., Iida, Y., Salim, K., Abu Kassim, A. R., King, D. A., Lopez-Gonzalez, G., Metcalfe, D., Nilus, R., Peh, K. S.H., Reitsma, J. M., Sonké, B., Taedoumg, H., Tan, S., White, L., Wöll, H. and Lewis, S. L. 2012. What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. Global Ecology and Biogeography. 21(12):1179–1190.

Banin, L., Simon, L. L., Lopez-Gonzalez, G., Baker, G., Timothy, R., Quesada, C. A., Chao, K. J. B., David F.R.P., Nilus, R. A. S., Kamariah K., Helen C., Tan, S. D., Stuart J., Monteagudo M., Abel V., Rodolfo L., Jon N., David A., Pitman, N. P. and Oliver L. 2014. Tropical forest wood production: A cross-continental comparison. Journal of Ecology. 102(4):1025–1037.

Bar-On, Y.M., Phillips, R. and Milo, R. 2018. The biomass distribution on Earth. Proceedings of the National Academy of Sciences. 115(25):6506–6511.

Banin, L., Simon L. L., Lopez-Gonzalez, G., Baker, T. R., Carlos A., Quesada, K. J. C., David F. R. P., Burslem, R. N., Kamariah, A. S., Helen C., Keeling, S. T, Stuart, J. D., Abel M. M., Rodolfo, V., Jon, L., David A. N., Nigel, P. and Oliver L. P. 2014. "Tropical Forest Wood Production: A Cross-Continental Comparison." Journal of Ecology 102(4):1025–37.

Bastin, J-F., Rutishauser, E., Kellner, J. R., Saatchi, S., Pélissier, R., Hérault, B., Slik, F., Bogaert, J., De Cannière, C., Marshall, A. R., Poulsen, J., Alvarez-Loyayza, P., Andrade, A., Angbonga-Basia, A., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Ayyappan, N., de Azevedo, C. P., Banki, O., Barbier, N., Barroso, J. G., Beeckman, H., Bitariho, R., Boeckx, P., Boehning-Gaese, K., Brandão, H., Brearley, F. Q., Breuer Ndoundou Hockemba, M., Brienen, R., Camargo, J. L. C., Campos-Arceiz, A., Cassart, B., Chave, J., Chazdon, R., Chuyong, G., Clark, D. B., Clark, C. J., Condit, R., Honorio Coronado, E. N., Davidar, P., de Haulleville, T., Descroix, L.,Doucet, J-L., Dourdain, ., Droissart, V., Duncan, T., Silva Espejo, J., Espinosa, S., Farwig, N., Fayolle, A., Feldpausch, T. R., Ferraz, A., Fletcher, C., Gajapersad, K., Gillet, J-F., Amaral, I. L., Gonmadje, C., Grogan, J., Harris, D., Herzog, S. K., Homeier, J., Hubau, W., Hubbell, S. P., Hufkens, K., Hurtado, J., Kamdem, N. G., Kearsley, E., Kenfack, D., Kessler, M., Labrière, N., Laumonier, Y., Laurance, S., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Libalah, M. B., Ligot, G., Lloyd, J., Lovejoy, T. E., Malhi, Y., Marimon, B. S., Marimon Junior, B. H., Martin, E. H., Matius, P., Meyer, V.,

Mendoza Bautista, C., Monteagudo-Mendoza, A., Mtui, A., Neill, D., Parada Gutierrez, G. A., Pardo, G., Parren, M., Parthasarathy, N., Phillips, O. L., Pitman, N. C. A., Ploton, P., Ponette, Q.,Ramesh, B. R., Razafimahaimodison, J-C., Réjou-Méchain, M., Rolim, S. G., Saltos, H. R., Rossi, L. M. B., Spironello, W. R., Rovero, F., Saner, P., Sasaki, D., Schulze, M., Silveira, M., Singh, J., Sist, P., Sonke, B., Soto, J. Daniel., de S, Cintia R., Stropp, J., Sullivan, M. J. P., Swanepoel, B., Steege, H., Terborgh, J., Texier, N., Toma, T., Valencia, R., Valenzuela, L., Ferreira, L. V., Valverde, F. C., Van Andel, T. R., Vasque, R., Verbeeck, H., Vivek, P., Vleminckx, J., Vos, V. A., Wagner, F. H., Warsudi, P P., Wortel, V., Zagt, R. J. and Zebaze, D. 2018. Pan-tropical prediction of forest structure from the largest trees. Global Ecology and Biogeography. Global ecology and biogeography, 27(11), 1366-1383.

Bastin, J.F., Barbier, N., Couteron, P., Adams, B., Shapiro, A., Bogaert, J. and De Cannière, C. 2014. Aboveground biomass mapping of African forest mosaics using canopy texture analysis: Toward a regional approach. Ecological Applications. 24(8):1984–2001.

Bastin, J. F., Barbier, N., Réjou-Méchain, M., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Maniatis, D., De Haulleville, T., Baya, F., Beeckman, H., Beina, D., Couteron, P., Chuyong, G., Dauby, G., Doucet, J. L., Droissart, V., Dufrêne, M., Ewango, C., Gillet, J. F., Gonmadje, C. H., Hart, T., Kavali, T., Kenfack, D., Libalah, M., Malhi, Y., Makana, J. R., Pélissier, R., Ploton, P., Serckx, A., Sonké, B., Stevart, T., Thomas, D. W., De Cannière, C. and Bogaert, J. 2015. Seeing Central African forests through their largest trees. Scientific Reports. 5(1):13156.

Bastin, J. F., Fayolle, A., Tarelkin, Y., Van Den Bulcke, J., De Haulleville, T., Mortier, F., Beeckman, H., Van Acker, J., Serckx, A., Bogaert, J. And De Cannière, C. 2015. Wood specific gravity variations and biomass of central African tree species: The simple choice of the outer wood. PLoS ONE. 10(11):1–16.

Bauwens, S., Bartholomeus, H., Calders, K. and Lejeune, P. 2016. Forest inventory with terrestrial LiDAR: A comparison of static and hand-held mobile laser scanning. Forests. 7(6):127.

Bazezew, M.N., Hussin, Y.A. and Kloosterman, E.H. 2018. Integrating Airborne LiDAR and Terrestrial Laser Scanner forest parameters for accurate above-ground

biomass/carbon estimation in Ayer Hitam tropical forest, Malaysia. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation. 73:638–652.

Béland, M., Widlowski, J.L., Fournier, R.A., Côté, J.F. and Verstraete, M.M. 2011. Estimating leaf area distribution in savanna trees from terrestrial LiDAR measurements. Agricultural and Forest Meteorology. 151(9):1252–1266.

Béland, M., Baldocchi, D.D., Widlowski, J.L., Fournier, R.A. and Verstraete, M.M. 2014. On seeing the wood from the leaves and the role of voxel size in determining leaf area distribution of forests with terrestrial LiDAR. Agricultural and Forest Meteorology. 184:82–97.

Béland, M., Widlowski, J.L. and Fournier, R.A. 2014. A model for deriving voxel-level tree leaf area density estimates from ground-based LiDAR. Environmental Modelling and Software. 51:184–189.

Bénédet, F., Doucet, J.L., Fayolle, A., Gillet, J. F., Gourlet-Fleury, S. and Vincke, D. 2013. CoForTraits, base de données d'information sur les traits des espèces d'arbres africaines. Version 1.0.

Bienert, A., Scheller, S., Keane, E., Mohan, F., Nugent, C. 2007. Tree detection and diameter estimations by analysis of forest terrestrial laserscanner point clouds. In *ISPRS workshop on laser scanning*,36 :50-55.

Binney, J. and Sukhatme, G.S. 2009. 3D tree reconstruction from laser range data. Proceedings - IEEE International Conference on Robotics and Automation. 1321–1326.

Bonan, G.B. 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. Science. 320(5882):1444–1449.

Borianne, P. and Brunel, G. 2012. Automated valuation of leaves area for large-scale analysis needing data coupling or petioles deletion. In Proceedings - 2012 IEEE 4th International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, PMA 2012. IEEE. 50–57.

Bossu, J., Lehnebach, R., Corn, S., Regazzi, A., Beauchêne, J. and Clair, B. 2018. Interlocked grain and density patterns in Bagassa guianensis: changes with ontogeny and mechanical consequences for trees. Trees - Structure and Function. 32(6):1–13.

Bournez, E., Landes, T., Saudreau, M., Kastendeuch, P. and Najjar, G. 2017. From TLS point clouds to 3D models of trees: A comparison of existing algorithms for 3D tree reconstruction. International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences - ISPRS Archives. 42: 113–120.

Bréda, N.J.J. 2003. Ground-based measurements of leaf area index: A review of methods, instruments and current controversies. Journal of Experimental Botany. 54(392):2403–2417.

Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forest. A primer. A forest resources assessment publication. Food and Agriculture Organization, Roma. UN FAO Forestry Paper. 134 : 58.

Brown, S.L. and Schroeder, P.E. 1999. Spatial patterns of aboveground production and mortality of woody biomass for eastern U.S. forests. Ecological Applications. 9(3):968-980.

Brown, J.H., West, G.B. and Enquist, B.J. 2005. Yes West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? Functional Ecology. 19(4):735–738.

Brown, S., Gillespie, A.J., and Lugo, A. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. Forest science, 35(4), 881-902.

Burnham, K.P. and Anderson, D.R. 2004. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. Sociological Methods and Research. 33(2):261–304.

Calders, K., Newnham, G., Burt, A., Murphy, S., Raumonen, P., Herold, M., Culvenor, D., Avitabile, V., Disney, M., Armston, J. and Kaasalainen, M. 2015. Nondestructive estimates of above-ground biomass using terrestrial laser scanning. Methods in Ecology and Evolution. 6(2):198–208.

Calders, K., Origo, N., Disney, M., Nightingale, J., Woodgate, W., Armston, J. and Lewis, P. 2018. Variability and bias in active and passive ground-based measurements of effective plant, wood and leaf area index. Agricultural and Forest Meteorology. 252(January):231–240.

Campbell, G.S. 1986. Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. Agricultural and Forest Meteorology. 36(4):317–321.

Cawley, G.C. 2006. Leave-One-Out Cross-Validation Based Model Selection Criteria for Weighted LS-SVMs. IEEE International Joint Conference on Neural Network Proceedings. 1661–1668.

Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S. and Perez, R. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 359(1443):409–420.

Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B. and Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. Oecologia. 145(1):87–99.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. and Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecology Letters. 12(4):351–366.

Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. C. Henry, M., Martínez-Yrízar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G. and Vieilledent, G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. Global Change Biology. 20(10):3177–3190.

Chazdon, R.L., Brancalion, P. H.S., Laestadius, L., Bennett-Curry, A., Buckingham, K., Kumar, C., Moll-Rocek, J., Vieira, I. C. G. and Wilson, S. J. 2016. When is a forest a forest? Forest concepts and definitions in the era of forest and landscape restoration. Ambio. 45(5):538–550.

Chen, Q., Vaglio Laurin, G. and Valentini, R. 2015. Uncertainty of remotely sensed aboveground biomass over an African tropical forest: Propagating errors from trees to plots to pixels. Remote Sensing of Environment. 160:134–143.

Ciais, P., Sabine, C. and Bala, G. 2013. Carbon and other biogeochemical cycles. *In : Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the*

Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, 2014. p. 465-570.

Ciais, P.C., Bombelli, A., Williams, M., Piao, S. L., Chave, J., Ryan, C. M., Henry, M., Brender, P. and Valentini, R. 2011. The carbon balance of Africa: Synthesis of recent research studies. Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences. 369(1943):2038–2057.

Clark, D.A. and Clark, D.B. 2001. Getting to the Canopy : Tree Height Growth in a Neotropical Rain Forest. Ecological Society of America. 82(5):1460–1472.

Clark, D.B. and Kellner, J.R. 2012. Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. Journal of Vegetation Science. 23(6):1191–1196.

Clark, D.B., Olivas, P.C., Oberbauer, S.F., Clark, D.A. and Ryan, M.G. 2008. First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest Leaf Area Index, a key driver of global primary productivity. Ecology Letters. 11(2):163–172.

Cohen, J. and Cohen, P. 2007. A Review of Applied Multiple Regression/Correlation Analysis for the Behavioral Sciences (3rd ed.). Journal of Educational and Behavioral Statistics. 30(2):227–229.

Condit, R. 1998. Tropical forest census plots: methods and results from Barro colorado Island, Panama and a comparison with other Plots. Springer Science & Business Media.

Corlett, R. and Primack, R.B. 2011. Tropical Rain Forests: An Ecological and Biogeographical Comparison. (Ed. 2) John Wiley & Sons.

Côté, J.F., Fournier, R.A. and Egli, R. 2011. An architectural model of trees to estimate forest structural attributes using terrestrial LiDAR. Environmental Modelling and Software. 26(6):761–777.

Curtis, P.G., Slay, C.M., Harris, N.L., Tyukavina, A. and Hansen, M.C. 2018. Classifying drivers of global forest loss. Science. 361(6407):1108–1111.

Cushman, K.C., Muller-Landau, H.C., Condit, R.S. and Hubbell, S.P. 2014. Improving estimates of biomass change in buttressed trees using tree taper models. Methods in Ecology and Evolution. 5(6):573–582.

Dassot, M., Constant, T. and Fournier, M. 2011. The use of terrestrial LiDAR technology in forest science: Application fields, benefits and challenges. Annals of Forest Science. 68(5):959–974.

Dassot, M., Colin, A., Santenoise, P., Fournier, M. and Constant, T. 2012. Terrestrial laser scanning for measuring the solid wood volume, including branches, of adult standing trees in the forest environment. Computers and Electronics in Agriculture. 89:86–93.

Davies, R.B. 1987. Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative. Biometrika. 74(1):33–43.

Delvienne, Q., Fayolle, A., Daphné, H. and Lejeune, P. 2014. Stratification des forêts du bassin du Congo pour l'établissement d'équations allométriques. Rapport établi dans le cadre de la composante 2b du projet de Renforcement des capacités institutionnelles en matière de REDD pour la gestion durable des forêts dans le Bassin du Congo (PREREDD): 1-43

Disney, M. 2018. Terrestrial LiDAR: a 3D revolution in how we look at trees. New Phytologist. 1-19.

Disney, M.I., Boni Vicari, M., Burt, A., Calders, K., Lewis, S.L., Raumonen, P. and Wilkes, P. 2018. Weighing trees with lasers: Advances, challenges and opportunities. Interface Focus. 8(2). 1-14.

Djomo, A.N. and Chimi, C.D. 2017. Tree allometric equations for estimation of above, below and total biomass in a tropical moist forest: Case study with application to remote sensing. Forest Ecology and Management. 391:184–193.

Djomo, A.N., Ibrahima, A., Saborowski, J. and Gravenhorst, G. 2010. Allometric equations for biomass estimations in Cameroon and pan moist tropical equations including biomass data from Africa. Forest Ecology and Management. 260(10):1873–1885.

Doetterl, S., Kearsley, E., Bauters, M., Hufkens, K., Lisingo, J., Baert, G., Verbeeck, H. and Boeckx, P. 2015. Aboveground vs. belowground carbon stocks in African tropical lowland rainforest: Drivers and implications. PLoS ONE. 10(11):1–14.

Dorisca, S., Durrieur, M.D.L., Fontez, B., Giraud, A. and Riera, B. 2011. Équations Entre Le Diamètre Et Le Volume Total. Bois et Forêts des Tropiques. 308(2):87–95.

Doumenge, C., Garcia Yuste, J.-E., Gartlan, S., Langrand, O. and Ndinga, A. 2001. Conservation de la biodiversité forestière en Afrique centrale atlantique: le réseau d'aires protégées est-il adéquat? Bois et forêts des tropiques. 268(2):5–28.

Ducup, O.M., Robert, S. and Richard A., F. 2017. A method to quantify canopy changes using multi-temporal terrestrial lidar data: Tree response to surrounding gaps. Agricultural and Forest Meteorology. 237–238:184–195.

Ebuy, J., Lokombe, J.P., Ponette, Q., Sonwa, D. and Picard, N. 2011. Allometric equation for predicting aboveground biomass of three tree species. Journal of Tropical Forest Science. 23(2):125–132.

Eggleston, S., Buendia, L., Miwa, K., Ngara, T. and Tanabe, K. 2006. IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme, Volume 2: Energy, Cap.3, Mobile Combustion. Available: https://www.osti.gov/etdeweb/biblio/20880391 [2018, October 20].

Enquist, B.J., West, G.B. and Brown, J.H. 2009. Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. Proceedings of the National Academy of Sciences. 106(17):7046–7051.

FAO. 1980. Estimation des volumes et accroissement des peuplements forestiers. FAO. Available: http://agritrop.cirad.fr/530550/ [2018, September 24].

Fayolle, A., Doucet, J.L., Gillet, J.F., Bourland, N. and Lejeune, P. 2013. Tree allometry in Central Africa: Testing the validity of pantropical multi-species allometric equations for estimating biomass and carbon stocks. Forest Ecology and Management. 305:29–37.

Fayolle, A., Picard, N., Doucet, J.L., Swaine, M., Bayol, N., Bénédet, F. and Gourlet-Fleury, S. 2014. A new insight in the structure, composition and functioning of central African moist forests. Forest Ecology and Management. 329:195–205.

Fayolle, A., Loubota Panzou, G.J., Drouet, T., Swaine, M.D., Bauwens, S., Vleminckx, J., Biwole, A., Lejeune, P. and Doucet, J. L. 2016. Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. Forest Ecology and Management. 374(August):42–50.

Fayolle, A., Ngomanda, A., Mbasi, M., Barbier, N., Bocko, Y., Boyemba, F., Couteron, P., Fonton, N., Kamdem, N., Katembo, J., Kondaoule, H. J., Loumeto, J., Maïdou, H. M., Mankou, G., Mengui, T., Mofack, G II., Moundounga, C., Moundounga, Q., Nguimbous, L., Nsue Nchama, N., Obiang, D., Ondo Meye Asue, F., Picard, N., Rossi, V., Senguela, Yvon P., Sonké, B., Viard, L., Yongo, O. D., Zapfack, L. and Medjibe, V.P. 2018. A regional allometry for the Congo basin forests based on the largest ever destructive sampling. Forest Ecology and Management. 430(July):228–240.

Feamside, P.M. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. Forest Ecology and Management. 90:59–87.

Feldpausch, T.R., Lloyd, J., Lewis, S.L., Brienen, R.J.W., Gloor, M., Monteagudo Mendoza, A., Lopez-Gonzalez, G., Banin, L., Abu Salim, K., Affum-Baffoe, K., Alexiades, M., Almeida, S., Amaral, I., Andrade, A., Aragão, L. E.O.C., Araujo Murakami, A., Arets, E. J.M., Arroyo, L., Aymard C., G. A., Baker, T. R., Bánki, O. S., Berry, N. J., Cardozo, N., Chave, J., Comiskey, J. A., Alvarez, E., De Oliveira, A., Di Fiore, A., Djagbletey, G., Domingues, T. F., Erwin, T. L., Fearnside, P. M., França, M. B., Freitas, M. A., Higuchi, N., Honorio C., E., Iida, Y., Jiménez, E., Kassim, A. R., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lovett, J. C., Malhi, Y., Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Lenza, E., Marshall, A. R., Mendoza, C., Metcalfe, D. J., Mitchard, E. T.A., Neill, D. A., Nelson, B. W., Nilus, R., Nogueira, E. M., Parada, A., Peh, K., Pena Cruz, A., Peñuela, M. C., Pitman, N. C.A., Prieto, A., Quesada, C. A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Reitsma, J. M., Rudas, A., Saiz, G., Salomão, R. P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J. E., Silveira, M., Sonké, B., Stropp, J., Taedoumg, H. E., Tan, S., Ter Steege, H., Terborgh, J., Torello-Raventos, M., Van Der Heijden, G. M.F., Vásquez, R., Vilanova, E., Vos, V. A., White, L., Willcock, S., Woell, H. and Phillips, O. L. 2012. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. Biogeosciences. 9(8):3381–3403.

Ferraz, A., Saatchi, S., Mallet, C. and Meyer, V. 2016. Lidar detection of individual tree size in tropical forests. Remote Sensing of Environment. 183:318–333.

Figueiredo, E.O., d'Oliveira, M.V.N., Braz, E.M., de Almeida Papa, D. and Fearnside, P.M. 2016. LIDAR-based estimation of bole biomass for precision management of an

Amazonian forest: Comparisons of ground-based and remotely sensed estimates. Remote Sensing of Environment. 187:281–293.

Frazer, G., Canham, C. and Lertzman, K. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York. 36: 1–40.

Frazer, G.W., Fournier, R.A., Trofymow, J.A. and Hall, R.J. 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. Agricultural and Forest Meteorology. 109(4):249–263.

Friend, A.D., Lucht, W., Rademacher, T.T., Keribin, R., Betts, R., Cadule, P., Ciais, P., Clark, D.B., Dankers, R., Falloon, P. D., Ito, A., Kahana, R., Kleidon, A., Lomas, M. R., Nishina, K., Ostberg, S., Pavlick, R., Peylin, P., Schaphoff, S., Vuichard, N., Warszawski, L., Wiltshire, A. and Woodward, F. I. 2014. Carbon residence time dominates uncertainty in terrestrial vegetation responses to future climate and atmospheric CO_2. Proceedings of the National Academy of Sciences. 111(9):3280–3285.

Gaertner, J.C., Mérigot, B., Rélini, G., Bertrand, J.A., Mazouni, N., Politou, C.Y., Gil De Sola, L., Kallianiotis, A., Carpentieri, P., Murenu, M., Durbec, J. P., Vrgoc, N. and Ungaro, N. 2010. Reproducibility of the multi-component aspect of species diversity across different areas and scales: Towards the constitution of a shortlist of complementary indices for monitoring fish diversity? Ecography. 33(6):1123–1135.

Gibbs, H.K., Brown, S., Niles, J.O. and Foley, J.A. 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: Making REDD a reality. Environmental Research Letters. 2(4):045023.

Gonsamo, A., Walter, J.M.N. and Pellikka, P. 2011. CIMES: A package of programs for determining canopy geometry and solar radiation regimes through hemispherical photographs. Computers and Electronics in Agriculture. 79(2):207–215.

Gonzalez de Tanago, J., Lau, A., Bartholomeus, H., Herold, M., Avitabile, V., Raumonen, P., Martius, C., Goodman, R.C., Disney, M., Manuri, S., Burt, A. and Calders, K. 2018.

Estimation of above-ground biomass of large tropical trees with terrestrial LiDAR. Methods in Ecology and Evolution. 9(2):223–234.

Goodman, R. and Herold, M. 2015. Why Maintaining Tropical Forests is Essential and Urgent for a Stable Climate. Center for Global Development Working Paper, (385): 1–56.

Goodman, R.C., Phillips, O.L. and Baker, T.R. 2014. The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. Ecological Applications. 24(4):680–698.

Gower, S.T., Kucharik, C.J. and Norman, J.M. 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, f(APAR), and net primary production of terrestrial ecosystems. Remote Sensing of Environment. 70(1):29–51.

Grau, E., Durrieu, S., Fournier, R., Gastellu-Etchegorry, J.-P. and Yin, T. 2017. Estimation of 3D vegetation density with Terrestrial Laser Scanning data using voxels. A sensitivity analysis of influencing parameters. Remote Sensing of Environment. 191:373–388.

Greaves, H.E., Vierling, L.A., Eitel, J.U.H., Boelman, N.T., Magney, T.S., Prager, C.M. and Griffin, K.L. 2015. Estimating aboveground biomass and leaf area of low-stature Arctic shrubs with terrestrial LiDAR. Remote Sensing of Environment. 164:26–35.

Hackenberg, J., Morhart, C., Sheppard, J., Spiecker, H. and Disney, M. 2014. Highly accurate tree models derived from terrestrial laser scan data: A method description. Forests. 5(5):1069–1105.

Hackenberg, J., Wassenberg, M., Spiecker, H. and Sun, D. 2015. Non destructive method for biomass prediction combining TLS derived tree volume and wood density. Forests. 6(4):1274–1300.

Hackenberg, J., Spiecker, H., Calders, K., Disney, M. and Raumonen, P. 2015. SimpleTree - An efficient open source tool to build tree models from TLS clouds. Forests. 6(11):4245–4294.

Hancock, S., Essery, R., Reid, T., Carle, J., Baxter, R., Rutter, N. and Huntley, B. 2014. Characterising forest gap fraction with terrestrial lidar and photography: An examination of relative limitations. 44(June):0–17.

Hansen, M.C., Potapov, P. V, Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. a, Tyukavina, a, Thau, D., Stehman, S. V. 2013. High-Resolution Global Maps of. Science (New York, N.Y.). 850 (November):2011–2014.

Henning, J.G. 2005. Modeling Forest Canopy Distribution from Ground-based Laser Scanner Data. Virginia Polytechnic Institute and State University: Doctoral dissertation, Virginia Tech. 1–182.

Henning, J.G. and Radtke, P.J. 2006a. Ground-based laser imaging for assessing three-dimensional forest canopy structure. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing. 72(12):1349–1358.

Henning, J.G. and Radtke, P.J. 2006b. Detailed stem measurements of standing trees from ground-based scanning lidar. Forest Science. 52(1):67–80.

Henry, M., Besnard, A., Asante, W.A., Eshun, J., Adu-Bredu, S., Valentini, R., Bernoux, M. and Saint-André, L. 2010. Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. Forest Ecology and Management. 260(8):1375–1388.

Hietz, P., Rosner, S., Hietz-Seifert, U. and Wright, S.J. 2017. Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. New Phytologist. 213(1):170–180.

Hill, M.O. and Smith, A.J.E. 1976. Principal Component Analysis of Taxonomic Data with Multi-State Discrete Characters. Taxon. 25(2/3):249.

Ho, Newbery, C.C. and Poore, M.E.D. 1987. Forest Composition and Inferred Dynamics in Jengka Forest Reserve, Malaysia. Journal of Tropical Ecology. 3(1):25–56.

Hooke, R.L., Martín-Duque, J.F. and Pedraza, J. 2012. Land transformation by humans: A review. (12):1–9.

Hopkinson, C., Chasmer, L., Young-Pow, C. and Treitz, P. 2004. Assessing forest metrics with a ground-based scanning lidar. Canadian Journal of Forest Research. 34(3):573–583.

Hosoi, F. and Omasa, K. 2006. Voxel-Based 3-D Modeling of Individual Trees for Estimating Leaf Area Density Using. Ieee Transactions on Geoscience and Remote Sensing. 44(12):3610–3618.

Hosoi, F. and Omasa, K. 2007. Estimating vertical leaf area density profiles of tree canopies using three-dimensional portable lidar imaging. 38:152–157.

Hosoi, F. and Omasa, K. 2009. Estimating vertical plant area density profile and growth parameters of a wheat canopy at different growth stages using three-dimensional portable lidar imaging. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 64(2):151–158.

Hosoi, F., Nakai, Y. and Omasa, K. 2013. 3-D voxel-based solid modeling of a broad-leaved tree for accurate volume estimation using portable scanning lidar. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 82:41–48.

Houghton, R.A. 2007. Balancing the Global Carbon Budget. Annual Review of Earth and Planetary Sciences. 35(1):313–347.

Houghton, R.A. 2012. Carbon emissions and the drivers of deforestation and forest degradation in the tropics. Current Opinion in Environmental Sustainability. 4(6):597–603.

Huang, P. and Pretzsch, H. 2010. Using terrestrial laser scanner for estimating leaf areas of individual trees in a conifer forest. Trees - Structure and Function. 24(4):609–619.

Husson, F., Josse, J., Le, S. and Mazet, J. 2018. Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining. R Package 1: 1–29.

Iida, Y., Kohyama, T.S., Kubo, T., Kassim, A.R., Poorter, L., Sterck, F. and Potts, M.D. 2011. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. Functional Ecology. 25(6):1260–1268.

Iida, Y., Kohyama, T.S., Swenson, N.G., Su, S.H., Chen, C.T., Chiang, J.M. and Sun, I.F. 2014. Linking functional traits and demographic rates in a subtropical tree community: The importance of size dependency. Journal of Ecology. 102(3):641–650.

Ise, T., Litton, C.M., Giardina, C.P. and Ito, A. 2010. Comparison of modeling approaches for carbon partitioning: Impact on estimates of global net primary production and equilibrium biomass of woody vegetation from MODIS GPP. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences. 115(4):1–11.

Jin, S., Tamura, M. and Susaki, J. 2016. A new approach to retrieve leaf normal distribution using terrestrial laser scanners. Journal of Forestry Research. 27(3):631–638.

Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P., Weiss, M. and Baret, F. 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. Agricultural and Forest Meteorology. 121(1–2):19–35.

Jonckheere, I., Nackaerts, K., Muys, B. and Coppin, P. 2005. Assessment of automatic gap fraction estimation of forests from digital hemispherical photography. Agricultural and Forest Meteorology. 132(1–2):96–114.

Jucker, T., Caspersen, J., Chave, J., Antin, C., Barbier, N., Bongers, F., Dalponte, M., van Ewijk, K.Y., Forrester, D. I., Haeni, M., Higgins, S. I., Holdaway, R. J., Iida, Y., Lorimer, C., Marshall, P. L., Momo, S., Moncrieff, G. R., Ploton, P., Poorter, L., Rahman, K. A., Schlund, M., Sonké, B., Sterck, F. J., Trugman, A. T., Usoltsev, V., A. Vanderwel, M. C., Waldner, P., Wedeux, B. M.M., Wirth, C., Wöll, H., Woods, M., Xiang, W., Zimmermann, N. E. and Coomes, David A. 2017. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes. Global Change Biology. 23(1):177–190.

Jupp, D.L.B., Culvenor, D.S., Lovell, J.L., Newnham, G.J., Strahler, A.H. and Woodcock, C.E. 2009. Estimating forest LAI profiles and structural parameters using a ground-based laser called ’Echidna®. Tree Physiology. 29(2):171–181.

Kaasalainen, S., Krooks, A., Liski, J., Raumonen, P., Kaartinen, H., Kaasalainen, M., Puttonen, E., Anttila, K., Mäkipää, R., Kaasalainen, S., Krooks, A., Liski, J., Raumonen, P., Kaartinen, H., Kaasalainen, M., Puttonen, E. and Mäkipää, R. 2014. Change Detection of Tree Biomass with Terrestrial Laser Scanning and Quantitative Structure Modelling. Remote Sensing. 6(5):3906–3922.

Kankare, V., Holopainen, M., Vastaranta, M., Puttonen, E., Yu, X., Hyyppä, J., Vaaja, M., Hyyppä, H. and Alho, P. 2013. Individual tree biomass estimation using terrestrial laser scanning. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 75:64–75.

Kassambara, A. and Mundt, F. 2017. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version. 1(3):1–76.

Kearsley, E., De Haulleville, T., Hufkens, K., Kidimbu, A., Toirambe, B., Baert, G., Huygens, D., Kebede, Y., Defourny, P., Bogaert, J., Beeckman, H., Steppe, K., Boeckx, P. and Verbeeck, H. 2013. Conventional tree height-diameter relationships significantly overestimate aboveground carbon stocks in the Central Congo Basin. Nature Communications. 4: 1–8.

King, D.A. 1996. Allometry and Life History of Tropical Trees. Journal of Tropical Ecology. 12(1):25–44.

King, D.A. and Clark, D.A. 2011. Allometry of emergent tree species from saplings to above-canopy adults in a Costa Rican rain forest. Journal of Tropical Ecology. 27(6):573–579.

Koetz, B., Sun, G., Morsdorf, F., Ranson, K.J., Kneubühler, M., Itten, K. and Allgöwer, B. 2007. Fusion of imaging spectrometer and LIDAR data over combined radiative transfer models for forest canopy characterization. Remote Sensing of Environment. 106(4):449–459.

Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. and Rubel, F. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. Meteorologische Zeitschrift. 15(3):259–263.

van Laar Anthonie and Akça Alparslan. 2007. Forest mensuration. Springer Science & Business Media. Netherlands, Holanda: Springer. 13 : 1–377

Laefer, D.F., Hong, L.T. and Fitzgerald, M. 2011. Processing of Terrestrial Laser Scanning Point Cloud Data for Computational Modelling of building facades. Recent Patents on Computer Science, 4(1), 16-29.

Larjavaara, M. and Muller-Landau, H.C. 2013. Measuring tree height: A quantitative comparison of two common field methods in a moist tropical forest. Methods in Ecology and Evolution. 4(9):793–801.

Lau, A., Martius, C., Bartholomeus, H., Shenkin, A., Jackson, T., Malhi, Y., Herold, M. and Bentley, L.P. 2019. Estimating architecture-based metabolic scaling exponents of tropical trees using terrestrial LiDAR and 3D modelling. Forest Ecology and Management. 439:132–145.

van Leeuwen, M. and Nieuwenhuis, M. 2010. Retrieval of forest structural parameters using LiDAR remote sensing. European Journal of Forest Research. 129(4):749–770

Lehnebach, R., Morel, H., Bossu, J., Le Moguédec, G., Amusant, N., Beauchêne, J. and Nicolini, E. 2017. Heartwood/sapwood profile and the tradeoff between trunk and crown increment in a natural forest: the case study of a tropical tree (Dicorynia guianensis Amsh., Fabaceae). Trees - Structure and Function. 31(1):199–214.

Letouzey, R., 1985. Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500 000. Domaine de la forêt dense humide toujours verte. Institut de la Carte Internationale de la Végétation, Toulouse : 63-142.

Lewis, S.L., Sonké, B., Sunderland, T., Begne, S.K., Lopez-Gonzalez, G., van der Heijden, G.M.F., Phillips, O.L., Affum-Baffoe, K., Baker, T. R., Banin, L., Bastin, J. F., Beeckman, H., Boeckx, P., Bogaert, J., De Cannière, C., Chezeaux, E., Clark, C.J., Collins, M., Djagbletey, G., Djuikouo, M. N. K., Droissart, V., Doucet, J.L., Ewango, C. E.N., Fauset, S., Feldpausch, T. R., Foli, E. G., Gillet, J.F., Hamilton, A. C., Harris, D. J., Hart, T. B., de Haulleville, T., Hladik, A., Hufkens, K., Huygens, D., Jeanmart, P., Jeffery, K. J., Kearsley, E., Leal, M. E., Lloyd, J., Lovett, J. C., Makana, J. R., Malhi, Y., Marshall, A. R., Ojo, L., Peh, K. S.H., Pickavance, G., Poulsen, J.R., Reitsma, J. M., Sheil, D., Simo, M., Steppe, K., Taedoumg, H. E., Talbot, J., Taplin, J. R. D., Taylor, D., Thomas, S.C., Toirambe, B., Verbeeck, H., Vleminckx, J., White, L. J.T., Willcock, S., Woell, H. and Zemagho, L. 2013. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 368(1625):20120295–20120295.

Li, S., Dai, L., Wang, H., Wang, Y., He, Z. and Lin, S. 2017. Estimating Leaf Area Density of Individual Trees Using the Point Cloud Segmentation of Terrestrial LiDAR Data and a Voxel-Based Model. Remote Sensing. 9(12):1202.

Li, Z., Schaefer, M., Strahler, A., Schaaf, C. and Jupp, D. 2018. On the utilization of novel spectral laser scanning for three-dimensional classification of vegetation elements. Interface Focus. 8(2).

Liu, J., Skidmore, A.K., Wang, T., Zhu, X., Premier, J., Heurich, M., Beudert, B. and Jones, S. 2019. Variation of leaf angle distribution quantified by terrestrial LiDAR in natural European beech forest. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 148(December 2018):208–220.

Loubota Panzou, G.J., Doucet, J.L., Loumeto, J.J., Biwole, A., Bauwens, S. and Fayolle, A. 2016. Biomasse et stocks de carbone des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique). Biotechnology, Agronomy and Society and Environment. 20(4):508–522.

Loubota Panzou, G.J., Ligot, G., Gourlet-Fleury, S., Doucet, J.-L., Forni, E., Loumeto, J.-J. and Fayolle, A. 2018. Architectural differences associated to functional traits among 45 coexisting tree species in central Africa. Functional Ecology. 1–21.

Lutz, J.A., Furniss, T.J., Johnson, D.J., Davies, S.J., Allen, D., Alonso, A., Anderson-Teixeira, K.J., Andrade, A., Baltzer, J., Becker, K. M.L., Blomdahl, E. M., Bourg, N. A., Bunyavejchewin, S., Burslem, D. F.R.P., Cansler, C. A., Cao, K., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L. W., Chao, K. J., Chao, W C., Chiang, J. M., Chu, C., Chuyong, G.B., Clay, K., Condit, R., Cordell, S., Dattaraja, H. S., Duque, A., Ewango, C. E.N., Fischer, G. A., Fletcher, C., Freund, J. A., Giardina, C., Germain, S. J., Gilbert, G. S., Hao, Z., Hart, T., Hau, B.C.H., He, F., Hector, A., Howe, R.W., Hsieh, C. F., Hu, Y. H., Hubbell, S. P., Inman-Narahari, F. M., Itoh, A., Janík, D., Kassim, A.R., Kenfack, D., Korte, L., Král, K., Larson, A. J., Li, Y. D., Lin, Y., Liu, S., Lum, S., Ma, K., Makana, J. R., Malhi, Y. McMahon, S. M., McShea, W. J., Memiaghe, H. R., Mi, X., Morecroft, M., Musili, P. M., Myers, J. A., Novotny, V., de Oliveira, A., Ong, P., Orwig, D. A., Ostertag, R., Parker, G. G., Patankar, R., Phillips, R. P., Reynolds, G., Sack, L., Song, G. Z. M., Su, S. H., Sukumar, R., Sun, I. F., Suresh, H., S. Swanson, M. E., Tan, S., Thomas, D.W., Thompson, J., Uriarte, M., Valencia, R., Vicentini, A., Vrška, T., Wang, X., Weiblen, G. D., Wolf, A., Wu, S. H., Xu, H., Yamakura, T., Yap, S. and Zimmerman, Jess K. 2018. Global importance of large-diameter trees. Global Ecology and Biogeography. 27(7):849–864.

Maas, H.G., Bienert, A., Scheller, S. and Keane, E. 2008. Automatic forest inventory parameter determination from terrestrial laser scanner data. International Journal of Remote Sensing. 29(5):1579–1593.

Macfarlane, C., Grigg, A. and Evangelista, C. 2007. Estimating forest leaf area using cover and fullframe fisheye photography: Thinking inside the circle. Agricultural and Forest Meteorology. 146(1–2):1–12.

Malhi, Y., Wood, D., Baker, T.R., Wright, J., Phillips, O.L., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Monteagudo, A., Neill, D. A., Vargas, P. N., Pitman, N. C.A., Quesada, C. A., Salomão, R., Silva, J. N. M., Lezama, A. T., Terborgh, J., Martínez, R. V. and Vinceti, B. 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. Global Change Biology. 12(7):1107–1138.

Malhi, Y., Jackson, T., Bentley, L.P., Lau, A., Shenkin, A., Herold, M., Calders, K., Bartholomeus, H. and Disney, M. I. 2018. New perspectives on the ecology of tree structure and tree communities through terrestrial laser scanning. Interface Focus. 8(2):2015–2017.

Maniatis, D., Malhi, Y., Saint André, L., Mollicone, D., Barbier, N., Saatchi, S., Henry, M., Tellier, L., Schwartzenberg, M. and White, L. 2011. Evaluating the Potential of Commercial Forest Inventory Data to Report on Forest Carbon Stock and Forest Carbon Stock Changes for REDD+ under the UNFCCC. International Journal of Forestry Research. 2011:1–13.

Manolov, R. and Solanas, A. 2013. A comparison of mean phase difference and generalized least squares for analyzing single-case data. Journal of School Psychology. 51(2):201–215.

Mayaka, T.B., Eba'a-Atyi, R. and Momo, S.T. 2017. Construction of multispecies allometric equations: Is there a statistical palliative for destructive tree sampling? Journal of Tropical Forest Science. 29(3):282–296.

Mehtatalo, L., 2017. Imfor: Functions for Forest Biometrics. .http://cran.r-project.org/web/packages/Imfor/index.html.

Mehtätalo, L., de-Miguel, S., & Gregoire, T. G. 2017. Modeling height-diameter curves for prediction. Canadian Journal of Forest Research, 45(7), 826-837.

Mei, J., Zhang, L., Wu, S., Wang, Z. and Zhang, L. 2017. 3D tree modeling from incomplete point clouds via optimization and L1-MST. International Journal of Geographical Information Science. 31(5):999–1021. DOI: 10.1080/13658816.2016.1264075.

Mérigot, B., Letourneur, Y. and Lecomte-Finiger, R. 2007. Characterization of local populations of the common sole Solea solea (Pisces, Soleidae) in the NW

Mediterranean through otolith morphometrics and shape analysis. Marine Biology. 151(3):997–1008.

Molto, Q., Rossi, V. and Blanc, L. 2013. Error propagation in biomass estimation in tropical forests. Methods in Ecology and Evolution. 4(2):175–183.

Molto, Q., Hérault, B., Boreux, J.J., Daullet, M., Rousteau, A. and Rossi, V. 2014. Predicting tree heights for biomass estimates in tropical forests -A test from French Guiana. Biogeosciences. 11(12):3121–3130.

Momo Takoudjou, S., Ploton, P., Sonké, B., Hackenberg, J., Griffon, S., de Coligny, F., Kamdem, N.G., Libalah, M., Mofack, G II., Le Moguédec, G., Pélissier, R. and Barbier, N. 2018. Using terrestrial laser scanning data to estimate large tropical trees biomass and calibrate allometric models: A comparison with traditional destructive approach. Methods in Ecology and Evolution. 9(4):905–916.

Monsi, M. and Saeki, T. 2005. On the factor light in plant communities and its importance for matter production. 1953. Annals of botany. 95(3):549–67.

Moser, G., Hertel, D., Leuschner, C., Moser, G., Hertel, D. and Leuschner, C. 2007. Altitudinal Leaf Forests : and Change in Biomass a Transect in LAI Tropical Study and Stand Montane in Ecuador a. Ecosytems. 10(6):924–935.

Muggeo, V.M.R. 2003. Estimating regression models with unknown break-points. Statistics in Medicine. 22(19):3055–3071.

Muller-Landau, H.C. 2004. Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees1. Biotropica. 36(1):20.

De Namur, C. 1990. Aperçu sur la végétation de l'Afrique centrale atlantique. Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique. 60–67.

Newnham, G.J., Armston, J.D., Calders, K., Disney, M.I., Lovell, J.L., Schaaf, C.B., Strahler, A.H. and Mark Danson, F. 2015. Terrestrial laser scanning for plot-scale forest measurement. Current Forestry Reports. 1(4):239–251.

Ngomanda, A., Engone Obiang, N.L., Lebamba, J., Moundounga Mavouroulou, Q., Gomat, H., Mankou, G.S., Loumeto, J., Midoko I., Kossi Ditsouga, F., Zinga Koumba, R., Botsika B., Karl H., Mikala Okouyi, C., Nyangadouma, R., Lépengué, N., Mbatchi., B. and Picard, N. 2014. Site-specific versus pantropical allometric equations: Which

option to estimate the biomass of a moist central African forest? Forest Ecology and Management. 312:1–9.

Nock, C.A., Geihofer, D., Grabner, M., Baker, P.J., Bunyavejchewin, S. and Hietz, P. 2009. Wood density and its radial variation in six canopy tree species differing in shade-tolerance in western Thailand. Annals of Botany. 104(2):297–306.

Nogueira, E.M., Nelson, B.W. and Fearnside, P.M. 2005. Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. Forest Ecology and Management. 208(1–3):261–286.

Nogueira, E.M., Fearnside, P.M., Nelson, B.W. and França, M.B. 2007. Wood density in forests of Brazil's "arc of deforestation": Implications for biomass and flux of carbon from land-use change in Amazonia. Forest Ecology and Management. 248(3):119–135.

Nogueira, E.M., Fearnside, P.M., Nelson, B.W., Barbosa, R.I. and Keizer, E.W.H. 2008. Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. Forest Ecology and Management. 256(11):1853–1867.

Nogueira, E.M., Fearnside, P.M. and Nelson, B.W. 2008. Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. Forest Ecology and Management. 256(5):990–996.

Nölke, N., Fehrmann, L., Jaya, I.N.S., Tiryana, T., Seidel, D. and Kleinn, C. 2015. On the geometry and allometry of big-buttressed trees - A challenge for forest monitoring: New insights from 3D-modeling with terrestrial laser scanning. IForest. 8(OCTOBER2015):574–581.

Norman, J. M. and Campbell, G. S. 1989. Canopy structure. In *:* Plant physiological ecology. Springer, Dordrecht. 301-325.

Olagoke, A., Proisy, C., Féret, J.B., Blanchard, E., Fromard, F., Mehlig, U., de Menezes, M.M., dos Santos, V.F. and Berger, Uta. 2016. Extended biomass allometric equations for large mangrove trees from terrestrial LiDAR data. Trees - Structure and Function. 30(3):935–947.

Olivas, P.C., Oberbauer, S.F., Clark, D.B., Clark, D.A., Ryan, M.G., O'Brien, J.J. and Ordoñez, H. 2013. Comparison of direct and indirect methods for assessing leaf area

index across a tropical rain forest landscape. Agricultural and Forest Meteorology. 177:110–116.

De Oliveira, A.A. and Mori, S.A. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. Biodiversity and Conservation. 8(9):1219–1244.

Ollinger, S. 2010. Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. New Phytologist. 375–394.

Olsoy, P.J., Glenn, N.F., Clark, P.E. and Derryberry, D.W.R. 2014. Aboveground total and green biomass of dryland shrub derived from terrestrial laser scanning. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 88:166–173.

Osazuwa-Peters, O.L., Wright, S.J. and Zanne, A.E. 2014. Radial variation in wood specific gravity of tropical tree species differing in growth-mortality strategies. American Journal of Botany. 101(5):803–811.

Osazuwa-Peters, O.L., Wright, S.J. and Zanne, A.E. 2017. Linking wood traits to vital rates in tropical rainforest trees: Insights from comparing sapling and adult wood. American Journal of Botany. 104(10):1464–1473.

Pagès, J. 2002. Analyse factorielle multiple appliquée aux variables qualitatives et aux données mixtes. Revue de statistique appliquée, 50(4), 5-37.

Pagès, J. 2004. Analyse factorielle de donnees mixtes: principe et exemple d'application. Montpellier SupAgro, http://www. agro-montpellier. fr/sfds/CD/textes/pages1. pdf. 1-7.

Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, Simon L., Canadell, Josep G., Ciais, Philippe., Jackson, Robert B., Pacala, Stephen W., McGuire, A David., Piao, Shilong., Rautiainen, Aapo., Sitch, Stephen. and Hayes, Daniel. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. Science. 333(6045):988–993.

Parker, G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. In: Lowman, M., Madkarni. Forest Canopies. Academic Press. 73–106.

Pfeifer, N. and Briese, C. 2007. Laser scanning-Principles and applications. Institute of Photogrammetry and Remote Sensing, Publication database of the Vienna University of Technology, Austria. 20.

Pfeifer, N., Gorte, B. and Winterhalder, D. 2004. Automatic reconstruction of single trees from terrestrial laser scanner data. International Archives of Photogrammetry Remote Sensing and Spatial Information Sciences. 35(B5):114–119.

Phillips, O. and Baker, T. 2006. For plot establishment and remeasurement (RAINFOR). Framework. Amazon Forest Inventory Network, Sixth Framework Programme. 2002–2006.

Phillips, O., Baker, T., Feldpausch, T. and Brienen, R. 2009. RAINFOR field manual for plot establishment and remeasurement. 1–6.

Picard, N., André, L. Saint and Henry, M. 2008. Manuel de reference pour l'installation de dispositifs permanents en foret de production dans le Bassin du Congo. 259.

Picard, N., Saint-andré, L. and Henry, M. 2012. Manuel de construction d'équations allométriques pour l'estimation du volume et la biomasse des arbres. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 224.

Picard, N., Boyemba Bosela, F. and Rossi, V. 2015. Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. Annals of Forest Science. 72(6):811–823.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. and Sarkar, D. 2011. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.

Pisek, J., Sonnentag, O., Richardson, A.D. and Mõttus, M. 2013. Is the spherical leaf inclination angle distribution a valid assumption for temperate and boreal broadleaf tree species ? Agricultural and Forest Meteorology jou. 169:186–194.

Ploton, P. 2017. Improving tropical forest aboveground biomass estimations: insights from canopy trees structure and spatial organization. AgroParisTech. Thèse de Doctorat (*AgroParisTech*). 1-144.

Ploton, P., Barbier, N., Momo, S.T., Rejou-Mechain, M., Boyemba Bosela, F., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Droissart, V., Fayolle, A., Goodman, R., Henry, M., Kamdem, N., Katembo Mukirania, J., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonke, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Couteron, P., Berger, U. and Pélissier, R. 2016. Closing a gap in tropical forest biomass estimation: Taking

crown mass variation into account in pantropical allometries. Biogeosciences. 13(5):1571–1585.

Poorter, L. and Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. Ecology. 87(7):1733–1743

Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F.J. and Wöll, H. 2003. Architecture of 53 Rain Forest Tree Species Differing in Adult Stature and Shade Tolerance. Ecological Society of America. 84(3):602–608.

Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F.J. and Wöll, H. 2005. Beyond the regeneration phase: Differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. Journal of Ecology. 93(2):256–267.

Poorter, L., Bongers, L. and Bongers, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups. Ecology. 87(5):1289–1301.

Poorter, L., Right, S.J.W., Az, H.P., Ckerly, D.D.A., Ondit, R.C., Quez, G.I.B.A. and Arms, K.E.H. 2008. Are Functional Traits Good Predictors of Demographic Rates ? Evidence From Five Neotropical Forests. 89(7):1908–1920.

Raabe, K., Pisek, J., Sonnentag, O. and Annuk, K. 2015. Variations of leaf inclination angle distribution with height over the growing season and light exposure for eight broadleaf tree species. Agricultural and Forest Meteorology. 214–215:2–11.

Rahman, M.Z.A., Bakar, M.A.A., Razak, K.A., Rasib, A.W., Kanniah, K.D., Kadir, W.H.W., Omar, H., Faidi, A., Kassim, A. R. and Latif, Z. A. 2017. Non-destructive, laser-based individual tree aboveground biomass estimation in a tropical rainforest. Forests. 8(3):86.

Ramananantoandro, T., Rafidimanantsoa, H.P. and Ramanakoto, M.F. 2015. Forest aboveground biomass estimates in a tropical rainforest in Madagascar: new insights from the use of wood specific gravity data. Journal of Forestry Research. 26(1):47–55.

Ramankutty, N., Gibbs, H.K., Achard, F., Defries, R., Foley, J.A. and Houghton, R.A. 2007. Challenges to estimating carbon emissions from tropical deforestation. Global Change Biology. 13(1):51–66.

Ramirez, F.A., Armitage, R.P. and Danson, F.M. 2013. Testing the application of terrestrial laser scanning to measure forest canopy gap fraction. Remote Sensing. 5(6):3037–3056.

Raumonen, P., Kaasalainen, S., Kaasalainen, M. and Kaartinen, H. 2012. Approximation of Volume and Branch Size Distribution of Trees From Laser Scanner Data. ISPRS - International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. 38(4):79–84.

Raumonen, P., Kaasalainen, M., Åkerblom, M., Kaasalainen, S., Kaartinen, H., Vastaranta, M., Holopainen, M., Disney, M. and Lewis, P. 2013. Fast Automatic Precision Tree Models from Terrestrial Laser Scanner Data. Remote Sensing. 5(2):491–520.

Raumonen, P., Casella, E., Calders, K., Murphy, S., Åkerbloma, M. and Kaasalainen, M. 2015. Massive-Scale Tree Modelling From Tls Data. ISPRS Annals of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. II-3/W4(March):189–196.

Réjou-Méchain, M., Tanguy, A., Piponiot, C., Chave, J. and Hérault, B. 2017. Biomass: an R Package for Estimating Above-Ground Biomass and Its Uncertainty in Tropical Forests. Methods in Ecology and Evolution. 8(9):1163–1167.

Réjou-Méchain, M., Barbier, N., Couteron, P., Ploton, P., Vincent, G., Herold, M., Mermoz, S., Saatchi, S., Chave, J., Boissieu, F., Férêt, J. B., Momo Takoudjou, S. and Pélissier, R. 2019. Upscaling forest biomass from field to satellite measurements: sources of errors and ways to reduce them. Surveys in Geophysics. 57.

Restrepo-Coupe, N., Levine, N., Christoffersen, B.O., P., L.A., Wu, J., Costa, M.H., Galbraith, D., Imbuzeiro, H., Martins, G., Araujo, A. C. A., Malhi, Y. S., Zeng, X., Moorcroft, P. and Saleska, S.R. 2017. Do dynamic global vegetation models capture the seasonality of carbon fluxes in the Amazon basin? A data-model intercomparison Running head: Global Change Biology. (10):191–208.

Richardson, J.J., Moskal, L.M. and Kim, S.H. 2009. Modeling approaches to estimate effective leaf area index from aerial discrete-return LIDAR. Agricultural and Forest Meteorology. 149(6–7):1152–1160.

RIEGL. 2010. Terrestrial Scanning. Available: http://www.riegl.com/nc/products/terrestrial-scanning/ [2019, February 01].

Romijn, E., Ainembabazi, J.H., Wijaya, A., Herold, M., Angelsen, A., Verchot, L. and Murdiyarso, D. 2013. Exploring different forest definitions and their impact on developing REDD+ reference emission levels: A case study for Indonesia. Environmental Science and Policy. 33:246–259.

Rondeux, J. 1999. La mesure des arbres et des peuplements forestiers. Presses agronomiques de Gembloux. Available: https://orbi.uliege.be/handle/2268/108388 [2018, September 24].

Rueda, R. and Williamson, G.B. 1992. Radial and Vertical Wood Specific Gravity in Ochroma pyramidale (Cav . ex Lam .) Urb . (Bombacaceae). Association for Tropical Biology and Conservation. 24(4):512–518.

Ryu, Y., Sonnentag, O., Nilson, T., Vargas, R., Kobayashi, H., Wenk, R. and Baldocchi, D.D. 2010. How to quantify tree leaf area index in an open savanna ecosystem: A multi-instrument and multi-model approach. Agricultural and Forest Meteorology. 150(1):63–76.

Saatchi, S.S., Harris, N.L., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard, E.T.A., Salas, W., Zutta, B.R., Buermann, W., Lewis, S.L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M. and Morel, A. 2011. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. PNAS. 108(24):9899–9904.

Sagang, L.B.T., Momo, S.T., Libalah, M.B., Rossi, V., Fonton, N., Mofack, G.I., Kamdem, N.G., Nguetsop, V.F., Sonké, B., Ploton, P. and Barbier, N. 2018. Using volume-weighted average wood specific gravity of trees reduces bias in aboveground biomass predictions from forest volume data. Forest Ecology and Management. 424(November 2017):519–528.

Scholes, R.J., Frost, P.G.H. and Tian, Y. 2004. Canopy structure in savannas along a moisture gradient on Kalahari sands. Global Change Biology. 10(3):292–302.

Scott, D.W. 2009. Sturges' rule. Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics. 1(3):303–306.

Scoufier, Y.V.E.S.E. and Escoufier, Y. 1967. Evue de statistique appliquée. Revue des statistiques appliquées. 4:5–15.

Seidel, D. 2018. A holistic approach to determine tree structural complexity based on laser scanning data and fractal analysis. Ecology and Evolution. 8(1):128–134.

Seidel, D., Albert, K., Ammer, C., Fehrmann, L. and Kleinn, C. 2013. Using terrestrial laser scanning to support biomass estimation in densely stocked young tree plantations. International Journal of Remote Sensing. 34(24):8699–8709.

Serrano-Cinca, C., Fuertes-Callén, Y. and Mar-Molinero, C. 2005. Measuring DEA efficiency in Internet companies. Decision Support Systems. 38(4):557–573.

Siliprandi, N.C., Nogueira, E.M., Toledo, J.J., Fearnside, P.M. and Nascimento, H.E.M. 2016. Inter-site variation in allometry and wood density of Goupia glabra Aubl. in Amazonia. Brazilian Journal of Biology. 76(1):268–276.

Simonse, M., Aschoff, T., Spiecker, H. and Thies, M. 2003. Automatic determination of forest inventory parameters using terrestrial laser scanning. Proceedings of the ScandLaser Scientific Workshop on Airborne Laser Scanning of Forests. 2003:252–258.

Sinha, A. and Davidar, P. 1992. Seed Dispersal Ecology of a Wind Dispersed Rain Forest Tree in the Western Ghats , India. Biotropica. 24(4):519–526.

Sirri, N., Libalah, M.B., Momo, S.T., Ploton, P., Medjibe, V., Kamdem, N.G., 2, G.M., Sonké, B., Barbier, N. 22019. Allometric Models to Estimate Leaf Area for Tropical African Broadleaved Forests. Geophysical Research Letters. 40 : 1–10.

Slik, J.W.F., Aiba, S.I., Brearley, F.Q., Cannon, C.H., Forshed, O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Nilus, R., Payne, J., Paoli, G., Poulsen, A. D., Raes, N., Sheil, D., Sidiyasa, K., Suzuki, E. and van Valkenburg, J. L.C.H. 2010. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. Global Ecology and Biogeography. 19(1):50–60.

Slik, J.W.F., Paoli, G., Mcguire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., Blanc, L., Bongers, F., Boundja, P., Clark, C., Collins, M., Dauby, G., Ding, Y., Doucet, J. L., Eler, E., Ferreira, L., Forshed, O., Fredriksson, G., Gillet, J.F., Harris, D., Leal, M., Laumonier, Y., Malhi, Y., Mansor, A., Martin, E., Miyamoto, K., Araujo-Murakami, A., Nagamasu, H., Nilus, R., Nurtjahya, E., Oliveira, Á., Onrizal, O., Parada-Gutierrez, A., Permana, A., Poorter, L., Poulsen, J., Ramirez-Angulo, H., Reitsma, J., Rovero, F., Rozak, A., Sheil, D., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Spironelo, W., ter

Steege, H., Stevart, T., Navarro-Aguilar, G. E., Sunderland, T., Suzuki, E., Tang, J., Theilade, I., van der Heijden, G., van Valkenburg, J., Van Do, T., Vilanova, E., Vos, V., Wich, S., Wöll, H., Yoneda, T., Zang, R., Zhang, M.G. and Zweifel, N. 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. Global Ecology and Biogeography. 22(12):1261–1271.

Smith, D.D., Sperry, J.S., Enquist, B.J., Savage, V.M., Mcculloh, K.A. and Bentley, L.P. 2014. Deviation from symmetrically self-similar branching in trees predicts altered hydraulics, mechanics, light interception and metabolic scaling. New Phytologist. 201(1):217–229.

Stadt, K.J. and Lieffers, V.J. 2000. MIXLIGHT: A flexible light transmission model for mixed-species forest stands. Agricultural and Forest Meteorology. 102(4):235–252.

Stovall, A.E.L., Shugart, H.H., Stovall, A.E.L., Anderson-Teixeira, K.J. and Anderson-Teixeira, K.J. 2018. Assessing terrestrial laser scanning for developing non-destructive biomass allometry. Forest Ecology and Management. 427:217–229.

Strahler, A.H., Jupp, D.L.B., Woodcock, C.E., Schaaf, C.B., Yao, T., Zhao, F., Yang, X., Lovell, J., Culvenor, D., Newnham, G., Ni-Miester, W. and Boykin-Morris, W. 2008. Retrieval of forest structural parameters using a ground-based lidar instrument (Echidna®). Canadian Journal of Remote Sensing. 34: 426–440.

Sullivan, M.J.P., Lewis, S.L., Hubau, W., Qie, L., Baker, T.R., Banin, L.F., Chave, J., Cuni-Sanchez, A., Feldpausch, T. R., Lopez-Gonzalez, G., Arets, E., Ashton, P., Bastin, J. F., Berry, N. J., Bogaert, J., Boot, Rene Brearley, F. Q., Brienen, R., Burslem, D.F.R.P., de Canniere, C., Chudomelová, M., Dančák, M., Ewango, C., Hédl, R., Lloyd, J., Makana, J. R., Malhi, Y., Marimon, B. S., Junior, B. H.M., Metali, F., Moore, S., Nagy, L., Vargas, P. N., Pendry, C. A., Ramírez-Angulo, H., Reitsma, J., Rutishauser, E., Salim, K. A., Sonké, B., Sukri, R. S., Sunderland, T., Svátek, M., Umunay, P.M., Martinez, R.V., Vernimmen, R.R.E., Torre, E.V., Vleminckx, J., Vos, V. and Phillips, O. L. 2018. Field methods for sampling tree height for tropical forest biomass estimation. Methods in Ecology and Evolution. 9(5):1179–1189.

Tang, H., Brolly, M., Zhao, F., Strahler, A.H., Schaaf, C.L., Ganguly, S., Zhang, G. and Dubayah, R. 2014. Deriving and validating Leaf Area Index (LAI) at multiple spatial

scales through lidar remote sensing: A case study in Sierra National Forest, CA. Remote Sensing of Environment. 143:131–141.

Tansey, K., Selmes, N., Anstee, A., Tate, N.J. and Denniss, A. 2009. Estimating tree and stand variables in a Corsican Pine woodland from terrestrial laser scanner data. International Journal of Remote Sensing. 30(19):5195–5209.

Tao, S., Wu, F., Guo, Q., Wang, Y., Li, W., Xue, B., Hu, X., Li, P., Tian, D., Li, C., Yao, H.,

Li, Y., Xu, G. and Fang, J. 2015. Segmenting tree crowns from terrestrial and mobile LiDAR data by exploring ecological theories. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 110:66–76.

Tao, S., Guo, Q., Xu, S., Su, Y., Li, Y. and Wu, F. 2015. A Geometric Method for Wood-Leaf Separation Using Terrestrial and Simulated Lidar Data. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing. 81(10):767–776.

Team, R. C., 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Thies, M., Pfeifer, N., Winterhalder, D. and Gorte, B.G.H. 2004. Three-dimensional reconstruction of stems for assessment of taper, sweep and lean based on laser scanning of standing trees. Scandinavian Journal of Forest Research. 19(6):571–581.

Thomas, S.C. and Martin, A.R. 2012. Carbon content of tree tissues: A synthesis. Forests. 3(2):332–352.

Thomas, S.C., Martin, A.R. and Mycroft, E.E. 2015. Tropical trees in a wind-exposed island ecosystem: Height-diameter allometry and size at onset of maturity. Journal of Ecology. 103(3):594–605.

Trochta, J., Kruček, M., Vrška, T. and Kraâl, K. 2017. 3D Forest: An application for descriptions of three-dimensional forest structures using terrestrial LiDAR. PLoS ONE. 12(5):1–17.

Turner, I.M. 2001. The ecology of trees in the tropical rain forest. H.U. Peter S. Ashton Arnold Arboretum, Harvard University Stephen P. Hubbell Princeton University Daniel H. Janzen University of Pennsylvania Peter H. Raven Missouri Botanical Garden P. B. Tomlinson Harvard Forest, Harvard UniversityPeter S. Ashton Arnold Arbor, Ed. Cambridge University Press. 1–290.

Tyukavina, A., Baccini, A., Hansen, M.C., Potapov, P. V., Stehman, S. V., Houghton, R.A., Krylov, A.M., Turubanova, S.and Goetz, S. J. 2015. Aboveground carbon loss in natural and managed tropical forests from 2000 to 2012. Environmental Research Letters. 10(7).

Urquiza-Haas, T., Dolman, P.M. and Peres, C.A. 2007. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: Effects of forest disturbance. Forest Ecology and Management. 247(1–3):80–90.

Utsugi, H., Araki, M., Kawasaki, T. and Ishizuka, M. 2006. Vertical distributions of leaf area and inclination angle, and their ’relationship in a 46-year-old Chamaecyparis obtusa stand. Forest Ecology and Management. 225(1–3):104–112.

Véga, C., Vepakomma, U., Morel, J., Bader, J.-L., Rajashekar, G., Jha, C., Ferêt, J., Proisy, C., Pélissier, R. and Dadhwal, V. 2015. Aboveground-Biomass Estimation of a Complex Tropical Forest in India Using Lidar. Remote Sensing. 7(8):10607–10625.

Vicari, M.B., Pisek, J. and Disney, M. 2019. New estimates of leaf angle distribution from terrestrial LiDAR: Comparison with measured and modelled estimates from nine broadleaf tree species. Agricultural and Forest Meteorology. 264:322–333.

Vieilledent, G., Vaudry, R., Andriamanohisoa, S.F.D., Rakotonarivo, O.S., Randrianasolo, H.Z., Razafindrabe, H.N., Rakotoarivony, C.B., Ebeling, J. and Rasamoelina, M. 2012. A universal approach to estimate biomass and carbon stock in tropical forests using generic allometric models. Ecological Applications. 22(2):572–583.

Vincent, G., Antin, C., Laurans, M., Heurtebize, J., Durrieu, S., Lavalley, C. and Dauzat, J. 2017. Mapping plant area index of tropical evergreen forest by airborne laser scanning. A cross-validation study using LAI2200 optical sensor. Remote Sensing of Environment. 198:254–266.

Walter, J.M. 2005. CIMES. A Package of Programs for the Assessment of Canopy Geometry through Hemispherical Photographs. Manual. Université Louis Pasteur, Institut de Botanique, Strasbourg. Institut de recherches pour le développement, Cayenne. 388-410

Wang, D., Brunner, J., Ma, Z., Lu, H., Hollaus, M., Pang, Y. and Pfeifer, N. 2018. Separating tree photosynthetic and non-photosynthetic components from point cloud data using Dynamic Segment Merging. Forests. 9(5):252.

Wang, W.M., Li, Z.L. and Su, H.B. 2007. Comparison of leaf angle distribution functions: Effects on extinction coefficient and fraction of sunlit foliage. Agricultural and Forest Meteorology. 143(1–2):106–122.

de Wasseige, C., Tadoum, M., Eba'a Atyi, R. and Doumenge, C. 2015. Forests of the Congo Basin: forests and climate change. 1–128.

Wassenberg, M., Chiu, H.S., Guo, W. and Spiecker, H. 2015. Analysis of wood density profiles of tree stems: incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. Trees - Structure and Function. 29(2):551–561.

Watt, P.J., Donoghue, D.N.M. and Dunford, R.W. 2003. Forest parameter extraction using terrestrial laser scanning. Proceedings of ScandLaser Scientific Workshop on Airborne Laser Scanning of Forests. 237–244.

Weisberg, S. 2005. Applied linear regression. John Wiley & Sons. 528: 1–329

Weiss, M., Baret, F., Smith, G.J., Jonckheere, I. and Coppin, P. 2004. Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination: Part II. Estimation of LAI, errors and sampling. Agricultural and Forest Meteorology. 121(1–2):37–53.

Weiss, M., Baret, F., Solan, B. De and Demarez, V. 2008. CAN-EYE : un logiciel de traitement d'image pour l'estimation de l'indice foliaire. Cahier des techniques. Numéro spé:159–166.

Wezyk, KoziolK, GlistaM and Pierzchalski M. 2007. Terrestrial laser scanning versus traditional forest inventory: First results from the Polish forests. In ISPRS workshop on laser scanning. 12-14.

White, F. 1983. The vegetation of Africa. Natural Resources Research, UNESCO. 20: 356.

Wiemann, M. and Williamson, G. 1988. Extreme Radial Changes in Wood Specific Gravity in Some Tropical Pioneers. Wood and Fiber Science. 20(3):344–349.

Wiemann, M. and Williamson, G.B. 1989a. Radial Gradients in the Specific Gravity of Wood in Some Tropical and Temperate Trees. Forest Science. 35(1):197–210.

Wiemann, M. and Williamson, G.B. 1989b. Wood Specific Gravity Gradients in Tropical Dry and Montane Rain Forest Trees. American Journal of Botany. 76(6):924–928.

Wilhelmsson, L., Arlinger, J., Spångberg, K., Lundqvist, S.O., Grahn, T., Hedenberg, Ö. and Olsson, L. 2002. Models for predicting wood properties in stems of Picea abies and Pinus sylvestris in Sweden. Scandinavian Journal of Forest Research. 17(4):330–350.

Wilkes, P., Lau, A., Disney, M., Calders, K., Burt, A., Gonzalez de Tanago, J., Bartholomeus, H., Brede, B. and Herold, M. 2017. Data acquisition considerations for Terrestrial Laser Scanning of forest plots. Remote Sensing of Environment. 196:140–153.

Williamson, G.B. and Jesus, R.M. De. 1993. Radial Variation in the Wood Specific Gravity of Joannesia princeps : The Roles of Age and Diameter. 25(2):176–182.

Williamson, G.B. and Wiemann, M.C. 2010. Measuring wood specific gravity correctly. American Journal of Botany. 97(3):519–524.

Wirth, R., Weber, B. and Ryel, R.J. 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. Acta Oecologica. 22(5–6):235–244.

Woodcock, D. and Shier, A. 2002. Wood specific gravity and its radial variations: The many ways to make a tree. Trees - Structure and Function. 16(6):437–443.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornellssen, 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., Midgley, J. J., Navas, M. L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, H., Poorter, H., Pool, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J. and Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature. 428(6985):821–827.

Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Díaz, S., Engelbrecht, B. M. J., Harms, K. E., Hubbell, S. P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M. C., Salvador, C. M. and Zanne, A. E. 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. Ecology. 91(12):3664–3674.

Wu, D., Phinn, S., Johansen, K., Robson, A., Muir, J. and Searle, C. 2018. Estimating changes in leaf area, leaf area density, and vertical leaf area profile for Mango, Avocado, and Macadamia tree crowns using Terrestrial Laser Scanning. Remote Sensing. 10(11).

Wu, J., Guan, K., Hayek, M., Restrepo-Coupe, N., Wiedemann, K.T., Xu, X., Wehr, R., Christoffersen, B.O., Miao, G., da Silva, R., de Araujo, A. C., Oliviera, R. C., Camargo, P. B., Monson, R.K., Huete, A. R. and Saleska, S. R. 2017. Partitioning controls on Amazon forest photosynthesis between environmental and biotic factors at hourly to interannual timescales. Global Change Biology. 23(3):1240–1257.

www.qgis.org/fr. n.d. Available: https://www.qgis.org/fr/site/forusers/download.html [2018, September 25].

Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L.S.L., Miller, R.B.B., Swenson, N.G.G., Wiemann, M.C. C. and Chave, J. 2009. Global wood density database. Dryad. Available at: http://hdl. handle. net/10255/dryad, 235 (accessed 15 october 2019).

Zanne, A.E., Westoby, M., Falster, D.S., Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Arnold, S.E.J. and Coomes, D.A. 2010. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. American Journal of Botany. 97(2):207–215.

Zapfack, L. 2005. Impact de l'agriculture itinérante sur brûlis sur la biodiversité végétale et la séquestration du carbone. These d'Etat. Yaounde, *Universite de Yaounde I*, p. 225.

Zhao, K., García, M., Liu, S., Guo, Q., Chen, G., Zhang, X., Zhou, Y. and Meng, X. 2015. Terrestrial lidar remote sensing of forests: Maximum likelihood estimates of canopy profile, leaf area index, and leaf angle distribution. Agricultural and Forest Meteorology. 209–210(May 2015):100–113.

Zheng, G., Moskal, L.M. and Kim, S.H. 2013. Retrieval of effective leaf area index in heterogeneous forests with terrestrial laser scanning. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing. 51(2):777–786.

Zimmerman, J.K., Wright, S.J., Calderón, O., Pagan, M.A. and Paton, S. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: The role of annual changes in irradiance. Journal of Tropical Ecology. 23(2):231–251.

Zongang. A., Bastin. D. and Aloo. P., 2007. Suivi cartographique de l'exploitation forestière : cas des concessions du groupe ALPI CAMEROUN.SIG (2007) Conférence francophone, ESRI. 10 et 11 octobre (Versailles, 2007). 03P.

Zuidema, P.A., Baker, P.J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M. and Sterck, F. 2013. Tropical forests and global change: Filling knowledge gaps. Trends in Plant Science. 18(8):1360–1385.

ANNEXES

Annexe 1: Différentes étapes de la mise en marche, du déroulement d'un scan et l'arrêt du LiDAR-terrestre.

Mise en marche du LiDAR -terrestre

La mise en marche ou en fonction est précédé du montage de l'instrument sur son trépied. Les pieds de ce dernier doivent être bien enfoncés dans le sol pour assurer une certaine stabilité à l'appareil pendant son fonctionnement. Appuyez sur ces pieds de façon que sa position au sol soit la plus stable possible. Réglez les jambes du trépied à l'aide des vis de façon que la hauteur de travail soit confortable notamment pour le paramétrage de la station. Le LiDAR est équipé d'un compensateur bi-axial et pour bénéficier de l'effet de ce compensateur lors des assemblages des stations on doit au préalable niveler le LiDAR à toutes les stations grâce aux trois vis situées à la base de l'instrument (Figure 1).

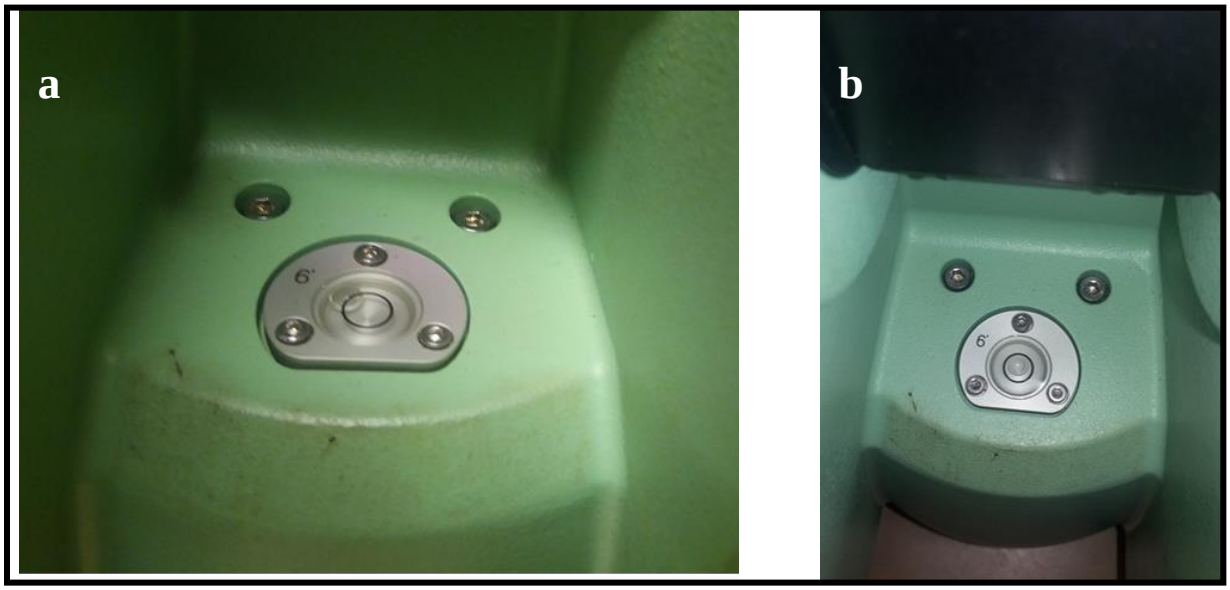


Figure 1 : Mise à niveau du LiDAR-terrestre. A gauche le LiDAR-terrestre n'est pas mis à niveau (a) et à droite après la mise à niveau (b).

Après avoir mis deux batteries dans les compartiments à batterie du LiDAR-terrestre, pressez le bouton « ON/OFF » Pour mettre en marche. Maintenez-le enfoncé jusqu'à ce qu'un signal sonore se fasse entendre. La mise en fonction est caractérisée par une ventilation interne de l'instrument et patientez quelques secondes. L'intervalle de temps nécessaire au démarrage est relativement de l'ordre de quelques secondes à une minute.

Elaboration d'une numérisation

Après le démarrage, il est important de vérifier que l'instrument soit toujours nivelé, si ce n'est pas le cas, réajuster le. Sur ce menu principal les icônes aperçues remplissent les fonctions suivantes :

- Scan : donne un accès à toutes les commandes de configuration et d'utilisation du scanner ;
- Scan Favori : démarre un scan immédiatement avec les réglages prédéfinis par le fabriquant ;
- Gestion : donne accès à toutes les commandes de gestion d'un projet, de cibles et de points de contrôle ;
- Statut: donne accès à toutes les commandes d'information sur l'état du scanner ;
- Configuration : donne accès à toutes les commandes de configuration du système ;
- Outils : donne accès à toutes les commandes de formatage du disque, de transfert de données, de gestion de licences et de calibration de l'affichage ;
- Echap (ESC) × : retourne au menu précédent dans la hiérarchie des menus ;
- Shift -> Quitter : retourne au menu principal ;
- Page : Permute entre les pages d'un menu.

Pour créer un nouveau projet de numérisation à l'aide du stylo rouge de l'instrument, cliquez sur l'icône « Scan» (Figure 2).

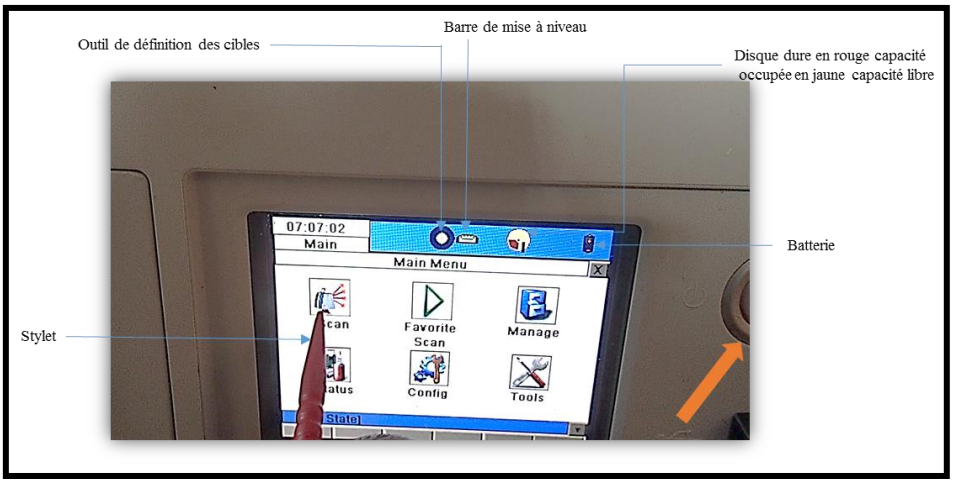


Figure 2: Présentation du menu principale après mise en tension du LiDAR-terrestre.

Le dernier projet créé dans l'instrument apparait (*Figure 3*a). Cliquez dessus pour créer un nouveau, une liste de tous les projet s existant dans la machine est présentée (*Figure 3*b), choisir « new » et donner le nom désiré à votre projet de numérisation en utilisant le clavier

alphanumérique (*Figure 3*c). Cliquez ensuite sur l'onglet « StdStp » pour entrer dans votre projet (*Figure 3*d) et un nouveau menu de paramétrage de numérisation apparait (*Figure 3*e).

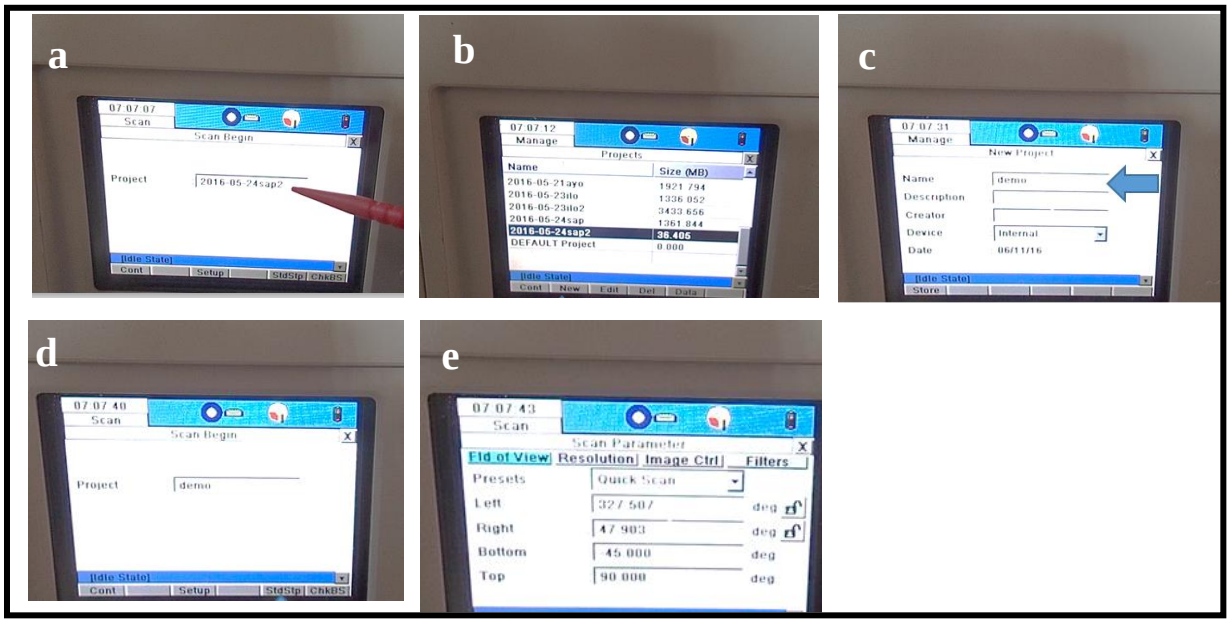


Figure 3 : Création d'un nouveau projet de numérisation.

La réalisation du projet de numérisation proprement dit se déroule en deux principales étapes à savoir : i) la création et l'identification des différentes cibles et ii) le déroulement de la numérisation.

<u>Création et l'identification des différentes cibles</u>

En ce qui concerne la création et l'identification des cibles, il est important de noter qu'on ne crée qu'une seule fois les cibles par projet mais l'identification se fait à chaque nouvelle station de numérisation.

Pour créer et identifier les cibles on va sur l'outil définition des cibles (icone bleu et blanche) et cliquer sur « *New* » pour créer une nouvelle cible (*Figure 4*a). Cliquer ensuite sur « *Targ*et *ID* » pour renommer la cible (*Figure 4*b) et sur « *PickT* » pour activer la caméra pour identification de la cible dans la scène à numériser (*Figure 4*c).

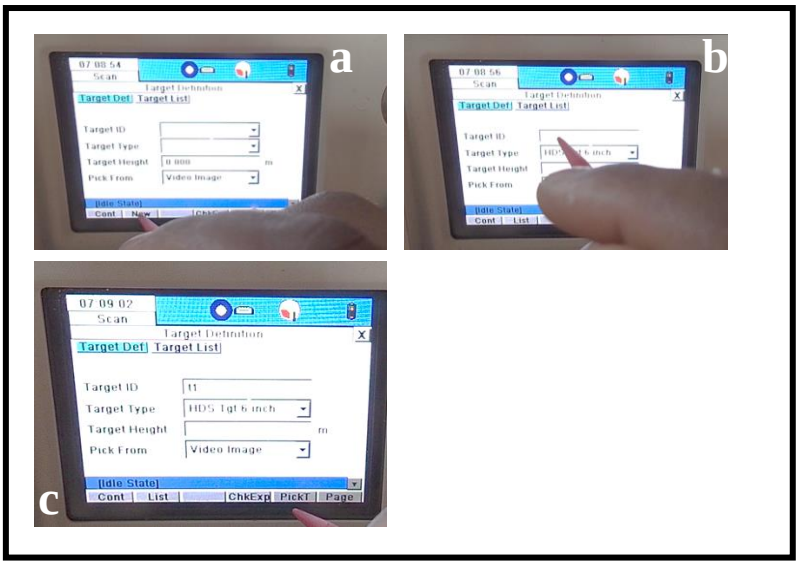


Figure 4 : Création et identification d'une cible

La caméra du LiDAR-terrestre s'active et on l'oriente vers la cible à identifier. En cliquant sur l'outil en bleu au bas de l'écran on prend en main les commandes de cette caméra et avec les outils de zoom et dé zoom en jaune on s'approche ou s'éloigne de la cible, la flèche permet de valider notre choix de visualisation de la cible. Refaire cette manipulation de création et identification de cible autant de fois qu'on dispose de cibles dans la scène à numériser. LiDAR-terrestre va repérer les cibles et les numériser une par une. À la fin la liste de cibles numérisées apparait avec leur statut (*BAD* ou *OK*). Si *BAD* apparait pour une cible, supprimez la ligne correspondant à la cible, sauvegarder le reste puis recréer et identifier à nouveau la cible qui posait problème en faisant attention qui n'existe aucun obstacle entre la cible et le LiDAR-terrestre. Le temps nécessaire aux numérisations des cibles n'excède pas 2 minutes par cible.

<u>Déroulement de la numérisation</u>

Après la sauvegarde des informations sur les cibles, l'appareil revient sur son menu de numérisation et les réglages liés au déroulement de la numérisation peuvent être définis (Figure 5a).

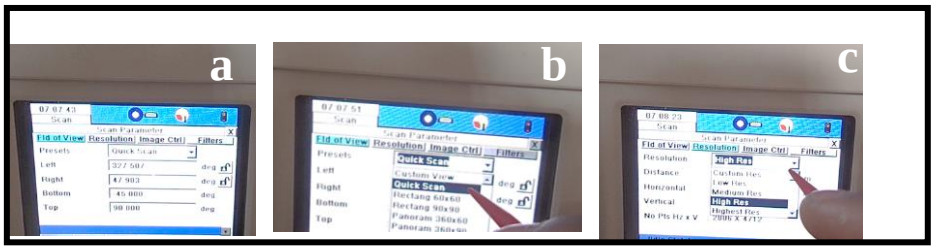


Figure 5 : Paramétrage d'une numérisation pour une station

- L’option « Quick Scan » ou numérisation rapide a été utilisée tout le long de ce travail (Figure 5b). Pour des objectifs plus spécifiques, déplier cet onglet et choisir l’option qui correspond à vos besoins ;
- En allant sur « Résolution » on a l’opportunité de choisir plusieurs types de résolutions (Figure 5c) ;
- « Image Ctrl » sert à régler les paramètres de la caméra lorsqu’on désire faire des numérisations avec images ;
- Les deux cadenas ouverts représentent l’angle minimum et maximum qu’il faut définir à l’appareil si on ne désire pas faire une numérisation totale (360°) de la scène. Pour définir l’angle minimum il suffit d’orienter le LiDAR-terrestre vers la gauche jusqu’à la limite désirée puis cliquer sur le cadenas pour verrouiller cet angle puis reprendre la même démarche pour l’angle droit.
- Une fois réalisé les deux cadenas passent au rouge. Il ne reste plus qu’à lancer la numérisation avec ou sans image. Dans ce travail nous avons généralement travaillé sans numérisation d’image.

<u>Mise hors tension ou arrêt du LiDAR -terrestre</u>

Pour mettre hors tension le LiDAR-terrestre, retournez dans le menu principal, pressez le bouton × et dans la fenêtre contextuelle, répondez à la question « *Voulez-vous réellement éteindre le scanner ? »* en sélectionnant *oui*. Patientez relativement 2 min pour que l’instrument se met te à l'arrêt. Une autre procédure de mise en arrêt peut être effectuer si un crash système survient au cours du fonctionnement de l’appareil, utilisez la procédure de remplacement suivante :

- Pressez le bouton ON/OFF (marche/arrêt) et maintenez-le enfoncer durant au moins une dizaine de secondes ;
- Deux signaux sonores retentissent au bout de quelques secondes ;
- Relâchez le bouton ON/OFF lorsque vous entendez ce second signal sonore et attendez que le scanner se mettra à l'arrêt.

Annexe 2 : Liste des espèces et leur richesse spécifique dans les différents quadrats scannés. Les espèces sont rangées par ordre de richesse spécifique croissante.

Genre	***Espèces***	**N**
Celtis	*mildbraedii*	50
Petersianthus	*macrocarpus*	28
Anonidium	*mannii*	25
Treculia	*obovoidea*	25
Trilepisium	*madagascariense*	24
Celtis	*adolfi-fridericii*	23
Triplochiton	*scleroxylon*	23
Baphia	*leptobotrys*	22
Coelocaryon	*preussii*	22
Staudtia	*kamerunensis*	22
Trichilia	*welwitschii*	20
Hylodendron	*gabunense*	17
Tabernaemontana	*crassa*	17
Corynanthe	*pachyceras*	16
Angylocalyx	*pynaertii*	13
Chrysophyllum	*boukokoense*	13
Musanga	*cecropioides*	13
Strombosia	*pustulata*	13
Entandrophragma	*cylindricum*	11
Funtumia	*elastica*	11
Greenwayodendron	*suaveolens*	11
Pentaclethra	*macrophylla*	11
Terminalia	*superba*	11
Desbordesia	*insignis*	10
Millet tia	*sanagana*	10
Pterocarpus	*soyauxii*	10
Trichilia	*prieuriana*	10
Drypet es	*preussii*	9
Keayodendron	*bridelioides*	9
Mansonia	*altissima*	9
Trichilia	*tessmannii*	9
Duboscia	*macrocarpa*	8
Lasiodiscus	*marmoratus*	7
Sterculia	*tragacantha*	7
Tet rapleura	*tet raptera*	7
Annickia	*affinis*	6
Desplatsia	*dewevrei*	6
Diospyros	*bipindensis*	6
Homalium	*let estui*	6
Nesogordonia	*kabingaensis*	6
Dialium	*bipindense*	5
Fernandoa	*adolfi-friderici*	5
Hexalobus	*crispiflorus*	5
Klainedoxa	*gabonensis*	5
Picralima	*nitida*	5
Strombosiopsis	*tet randra*	5
Antidesma	*membranaceum*	4
Bombax	*brevicuspe*	4
Drypet es	*klainei*	4
Eribroma	*oblongum*	4
Lasiodiscus	*mannii*	4

Leplaea	*thompsonii*	4
Macaranga	*barteri*	4
Macaranga	*spinosa*	4
Myrianthus	*arboreus*	4
Piptadeniastrum	*africanum*	4
Pouteria	*altissima*	4
Albizia	*adianthifolia*	3
Albizia	*glaberrima*	3
Barteria	*fistulosa*	3
Celtis	*tessmannii*	3
Drypet es	*gossweileri*	3
Erythrophleum	*suaveolens*	3
Glyphaea	*brevis*	3
Irvingia	*grandifolia*	3
Nesogordonia	*papaverifera*	3
Pancovia	*laurentii*	3
Pausinystalia	*macroceras*	3
Pycnanthus	*angolensis*	3
Sapium	*sp*	3
Symphonia	*globulifera*	3
Treculia	*africana*	3
Trichilia	*rubescens*	3
Vitex	*rivularis*	3
Xylopia	*quintasii*	3
Albizia	*ferruginea*	2
Amphimas	*pterocarpoides*	2
Carapa	*procera*	2
Celtis	*africana*	2
Chrysophyllum	*lacourtianum*	2

Coffea	*sp*	2
Dictyandra	*arborescens*	2
Diospyros	*preussii*	2
Drypet es	*leonensis*	2
Ficus	*exasperata*	2
Ficus	*sp*	2
Holoptelea	*grandis*	2
Phyllocosmus	*africanus*	2
Strephonema	*pseudocola*	2
Strombosia	*grandifolia*	2
Trichoscypha	*acuminata*	2
Uvariastrum	*pierreanum*	2
Afrostyrax	*kamerunensis*	1
Albizia	*gummifera*	1
Allanblackia	*kisonghi*	1
Alstonia	*boonei*	1
Aningeria	*altissima*	1
Anopyxis	*klaineana*	1
Anthonotha	*macrophylla*	1
Antiaris	*toxicaria*	1
Aoranthe	*cladantha*	1
Beilschmiedia	*obscura*	1
Brenania	*brieyi*	1
Breviea	*sericea*	1
Canarium	*schweinfurthii*	1
Ceiba	*pentandra*	1
Celtis	*sp*	1
Celtis	*zenkeri*	1
Chrysophyllum	*beguei*	1

Chrysophyllum	*perpulchrum*	1
Chrysophyllum	*pruniforme*	1
Chrysophyllum	*ubangiense*	1
Cola	*lateritia*	1
Dacryodes	*igaganga*	1
Discoglypremna	*caloneura*	1
Duguet ia	*staudtii*	1
Elaeophorbia	*drupifera*	1
Entandrophragma	*angolense*	1
Entandrophragma	*candollei*	1
Funtumia	*africana*	1
Grewia	*coriacea*	1
Indet	*4*	1
Irvingia	*robur*	1
Laccodiscus	*pseudostipularis*	1
Lannea	*welwitschii*	1
Lecaniodiscus	*cupanioides*	1
Leplaea	*cedrata*	1
Maranthes	*glabra*	1
Margaritaria	*discoidea*	1
Massularia	*acuminata*	1
Microdesmis	*puberula*	1
Milicia	*excelsa*	1
Millet tia	*sp*	1
Millet tia	*barteri*	1
Monodora	*tenuifolia*	1
Omphalocarpum	*elatum*	1
Oncoba	*dentata*	1
Ongokea	*gore*	1

Rothmannia	*talbotii*	1
Sapium	*ellipticum*	1
Scottellia	*klaineana*	1
Streblus	*usambarensis*	1
Swartzia	*fistuloides*	1
Synsepalum	*dulcificum*	1
Tessmannia	*africana*	1
Tessmannia	*anomala*	1
Trema	*orientalis*	1
Vepris	*louisii*	1
Xylopia	*staudtii*	1

PUBLICATIONS

Publication 1

Received: 26 September 2017 | Accepted: 26 October 2017

DOI: 10.1111/2041-210X.12933

RESEARCH ARTICLE

Methods in Ecology and Evolution | BRITISH ECOLOGICAL SOCIETY

Using terrestrial laser scanning data to estimate large tropical trees biomass and calibrate allometric models: A comparison with traditional destructive approach

Stéphane Momo Takoudjou[1,2] | Pierre Ploton[2] | Bonaventure Sonké[1] | Jan Hackenberg[3,4] | Sébastien Griffon[2] | Francois de Coligny[2] | Narcisse Guy Kamdem[1] | Moses Libalah[1] | Gislain II Mofack[1] | Gilles Le Moguédec[2] | Raphaël Pélissier[2] | Nicolas Barbier[1,2]

[1]Plant Systematic and Ecology Laboratory, Higher Teacher's Training College, University of Yaoundé I, Yaoundé, Cameroon

[2]Botany and Modelling of Plant Architecture and Vegetation (AMAP) Laboratory, French National Research Institute for Sustainable Development (IRD), Center for International Cooperation in Agricultural Research for Development (CIRAD), Scientific Research National Center (CNRS), Institut national de la recherche agronomique (INRA), Montpellier University, Montpellier, France

[3]Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers (BEF), INRA, Champenoux, France

[4]Laboratory of Forest Inventory (LIF), Institut National de l'Information Géographique et Forestière (IGN), Nancy, France

Correspondence
Stéphane Momo Takoudjou
Email: takoudjoumomo@gmail.com

Funding information
Global Environment Facility, Grant/Award Number: TF010038; World Bank; French Government scholarship

Handling Editor: Sean McMahon

Abstract

1. Calibration of local, regional or global allometric equations to estimate biomass at the tree level constitutes a significant burden on projects aiming at reducing Carbon emissions from forest degradation and deforestation. The objective of this contribution is to assess the precision and accuracy of Terrestrial Laser Scanning (TLS) for estimating volumes and above-ground biomass (AGB) of the woody parts of tropical trees, and for the calibration of allometric models.
2. We used a destructive dataset of 61 trees, with diameters and AGB of up to 186.6 cm and 60 Mg respectively, which were scanned, felled and weighed in the semi-deciduous forests of eastern Cameroon. We present an operational approach based on available software allowing the retrieving of TLS volume with low bias and high accuracy for large tropical trees. Edition of the obtained models proved necessary, mainly to account for the complexity of buttressed parts of tree trunks, which were separately modelled through a meshing approach, and to bring a few corrections in the topology and geometry of branches, thanks to the AMAPSTUDIO-scan software.
3. Over the entire dataset, TLS-derived volumes proved highly reliable for branches larger than 5 cm in diameter. The volumes of the remaining woody parts estimated for stumps, stems and crowns as well as for the whole tree proved very accurate (RMSE below 2.81% and R^2 above of .98) and unbiased. Once converted into AGB using mean local-specific wood density values, TLS estimates allowed calibrating a biomass allometric model with coefficients statistically undistinguishable from those of a model based on destructive data. The Unedited Quantitative Structure Model (QSM) however leads to systematic overestimations of woody volumes and subsequently to significantly different allometric parameters.
4. We can therefore conclude that a non-destructive TLS approach can now be used as an operational alternative to traditional destructive sampling to build the allometric equations, although attention must be paid to the quality of QSM model adjustments to avoid systematic bias.

© 2017 The Authors. Methods in Ecology and Evolution © 2017 British Ecological Society

KEYWORDS
above-ground biomass, allometric equation, Central Africa, Congo Basin, REDD+, terrestrial-laser scanner, tropical forest trees

1 | INTRODUCTION

Tropical forest is expected to play a pivotal role in the mitigation of climate change (Houghton, Byers, & Nassikas, 2015) by offsetting the carbon released by the use of fossil fuels, whereas methods to estimate forest biomass remain very tedious and impractical. To assess carbon stocks over large areas of forests, all methods, either sample-based (e.g. Maniatis et al., 2011) or remote sensing based (e.g. Baccini et al., 2012), are dependent on above-ground biomass (AGB) estimations in forest sample plots to derive larger scale statistics.

As long as harvesting and weighing complete forest plots remain impractical (but see Clark & Kellner, 2012), and no other method allows to directly measure AGB at the plot level in dense tropical forests (Raumonen et al., 2013, 2015; Tao, Wu, et al., 2015; Trochta, Kruček, Vrška, & Kraâl, 2017), the estimation of forests plot AGB and the associated error largely depend on tree-level AGB prediction models (Chave et al., 2004; Picard, Boyemba Bosela, & Rossi, 2015). The latter are calibrated on destructive datasets and combine easily as measurable tree descriptors—typically diameter at breast height (DBH), tree height (H) and wood density (WD)—to derive tree AGB estimate. Calibrating an AGB model requires to account for a number of factors known to affect allometric relationships, such as tree architecture (Goodman, Phillips, & Baker, 2014; Ploton et al., 2016), species wood density (e.g. Bastin, Fayolle, et al., 2015; Chave et al., 2005, 2014; Zanne et al., 2009), edaphic and climatic contraints (e.g. Chave et al., 2014), interactions from neighbouring trees (e.g. Feldpausch et al., 2012), to name only a few. Obtaining a representative sample accounting for all these effects across all size classes may prove to be not only a costly and daunting task, but also a damaging one if not altogether unauthorised in sensitive or protected areas. To compensate for some of the limitations of existing models, accurate data from remote sensing are needed (e.g. Clark & Kellner, 2012; van Leeuwen & Nieuwenhuis, 2010) and new descriptors are progressively being added to improve current allometric models (e.g. Figueiredo, d'Oliveira, Braz, de Almeida Papa, & Fearnside, 2016; Goodman et al., 2014; Ploton et al., 2016). Another drawback of the destructive approach is that it is impossible to go back and add new measurements to previously felled trees. To make matters worse, trees that contribute the most to forest standing biomass, as well as its temporal and spatial variations, are the largest ones (e.g. Bastin, Barbier, et al., 2015), and thus the hardest to sample. Weighing a tropical tree of up to 100 tons of fresh mass with only a few scales and chainsaws indeed require quite a bit of time and manpower (185 men-days for our largest tree!). Therefore, large trees are under-represented in the pantropical dataset model (Chave et al., 2014), which has for consequence to introduce biases in tree- and plot-level AGB predictions (e.g. Ploton et al., 2016).

For about a decade, a growing number of studies have been using three-dimensional points clouds of trees from Terrestrial Laser Scanning (TLS) technology to estimate above-ground tree volume (e.g. Bournez, Landes, Saudreau, Kastendeuch, & Najjar, 2017; Calders et al., 2015; Côté, Fournier, & Egli, 2011; Hackenberg, Morhart, Sheppard, Spiecker, & Disney, 2014; Hackenberg, Spiecker, Calders, Disney, & Raumonen, 2015; Hackenberg, Wassenberg, Spiecker, & Sun, 2015; Mei, Zhang, Wu, Wang, & Zhang, 2017; Raumonen et al., 2013; Tansey, Selmes, Anstee, Tate, & Denniss, 2009) based on a variety of tree reconstruction methods like the Quantitative Structure Model (QSM) and Outer Hull Model (Stovall, Vorster, Anderson, Evangelista, & Shugart, 2017). Tree models volume and derived AGB estimates usually correlates well with validation data (Table 1). Hence, TLS data is often thought of as a promising, non-destructive alternative to traditional data for AGB models calibration. Until now however, most studies focused on relatively small temperate trees bearing needle leaves or at the leafless stage (Table 1), while the accuracy of a tree model is expected to decrease (1) when tree size increases, because of a lower point cloud quality in the tree crown (e.g. occlusions of high branches from low branches, occlusion of the upper side of branches from their own lower side) and/or the development of more complex geometrical shapes (e.g. buttresses) and (2) in dense, evergreen forests, because of the higher level of occlusion of tree woody structure by leaves and surrounding vegetation (neighbouring trees and bushes, lianas, etc.). Whether TLS technology can readily be used to estimate large tropical canopy trees biomass and build accurate allometric equations remains an open question. Hence, our study focusses on measurements at the individual level, as much remains to be done there in terms of error quantification, as well as the exploration of tree structure and growth patterns. Our objective is, therefore, to make the most of TLS data to estimate volumes and AGB on individual large tropical trees (>10 Mg), from a range of structurally contrasted species, based on open (SIMPLETREE) and broadly available software, under careful user supervision. We test a semi-automated processing chain going from field data acquisition to the estimation of above-ground wood volume and AGB. Intermediate step is implemented in the chain to identify sources of error and bias in the QSM and allow for their correction, notably using the AMAPSTUDIO-Scan (ASSc): an open-access and interactive software developed specifically for this purpose (http://amapstudio.cirad.fr/). We further use TLS-derived AGB estimates to calibrate an allometric model, and compare this model to its counterpart calibrated on destructive data.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Study area

The study was conducted in the Eastern of Cameroon, in the Ndélélé district (4°02′20.77″N and 14°55′49.15″E), within Forest

TABLE 1 Previous studies on tree volume and/or biomass estimation using TLS data. CCC, concordance correlation coefficient

References	Climate	*n* trees	*n* species	DBH (min–max, cm)	Validation data	Main results
Dassot et al. (2012)	Temperate (France)	42	8	15–94	Destructive data	Volume estimation: uncertainty of ±10% on stem and ±30% crowns
Hackenberg et al. (2014)	Temperate (Germany)	24	3	5–20	Simulations	Volume estimation: R^2 of c. .96 and RMSE <5%
Stovall et al. (2017)	Temperate (USA)	21	1	10–34	Destructive data	AGB estimation: RMSE of 20.4 kg and R^2.98
Calders et al. (2015)	Temperate (Australia)	65	3	11–62	Destructive data	AGB estimation: CCC of 0.98, signed relative error of +9.68%
Hackenberg, Spiecker, et al. (2015)	Temperate and subtropical (China, Germany, Australia)	101	6	11–62	Destructive data	AGB estimation: CCC from 0.92 to 0.97, signed relative error from −5% to +8%
Hackenberg, Wassenberg et al. (2015)	Temperate and subtropical (China, Germany)	36	3	13–32	Destructive data	AGB estimation: signed relative error from −7.3% to +3.82% depending on species
Olagoke et al. (2016)	Tropical (French Guiana)	60	2	13–125	Model predictions	AGB estimation: RMSE of 48.5 kg (13.5%) and R^2.96
Figueiredo et al. (2016)	Tropical (Brazil)	142	3	45–165	Model predictions	Developed allometric equations for stem AGB: adjusted R^2 reaching 93%
Abd Rahman et al. (2017)	Tropical (Malaysia)	118	15	≥10	Model predictions	AGB estimation: R^2 of c. .97, unsigned relative error of 36.4%

RMSE, root mean square error; AGB, above-ground biomass.

Management Unit 10-051. Forests in the area are classified into semi-deciduous and dominated by species of Malvaceae and Canabaceae (Letouzey, 1985). The chosen trees were not peculiar trees outside the forest, but were generally picked to be visible and not covered by lianas. Most large trees present buttressed or fluted trunks. Average annual precipitations range between 1500 and 2000 mm with two marked dry seasons and the average annual temperature is 24°C. Elevation ranges between 600 and 700 m a.s.l. Ferralitic red soils characterise the non-hydromorphic parts of the area (Gartlan, 1989).

2.2 | Tree sampling

Between July 2015 and August 2016, we scanned 61 trees, a few days before they were felled and their AGB destructively estimated. Scanned trees, which were selected to cover large ranges of tree sizes and species-averaged wood density, belong to fifteen different species and have a mean height (*H*) of 33.72 m (±12.41) and a mean DBH) of 58.37 cm (±41.30) (details in Table 2).

2.3 | Estimation of tree volume and above-ground biomass from destructive data

Felled trees were stratified into four compartments: stump, stem, branches and leaves (including any reproductive parts). When a segment's basal diameter was smaller than 70 cm, its green mass was obtained by direct weighing. For larger diameters, we used an indirect mass estimation approach combining volume and wood density estimates. In the latter case, the volume of each segment of 1 m long (in cm^3) was estimated, using the Smalian formula. For each woody compartment (indiced *k*), a 3- to 5-cm thick circular wood sample was taken at the extremity of one of the segments and its wood density (WD_k in g/cm^3, defined as the oven-dried mass per unit of green volume) and anhydrous rate (r_k, defined as the oven-dried mass per unit of green mass) were estimated in the laboratory after drying to constant mass. WD_k and r_k were used to convert the green mass (from direct weighting) or green volume of compartment *k* into dry mass. The total tree woody biomass (denoted AGB_{dest}, in Mg) was obtained by summing the dry mass of all segments in the tree. The woody biomass was also summed separately for each compartment. We computed b_k, defined as the ratio of green volume over green mass for a wood sample in compartment *k*, to convert direct weightings of a segment's green mass into its green volume and thus compute woody volume at the total tree and compartment levels (denoted V_{dest}) for comparison with TLS estimations.

2.4 | Estimation of tree volume and above-ground biomass from TLS data

2.4.1 | TLS data collection

We used a *Leica* C10 Scanstation for TLS data acquisitions. It is a time-of-flight scanner system working at a 532 nm wavelength. The laser footprint size is 4.5 mm in the collimated range (50 m) and starts diverging afterward. The scanner possesses a large field of view (360°

TABLE 2 Taxonomic information, number of sample trees per species (*n*) and dendrometric parameters of sampled species (maximum and minimum of DBH and *H*)

			DBH (cm)		*H* (m)	
Species	**Family**	***n***	**Min**	**Max**	**Min**	**Max**
Annickia chlorantha (Oliv.) Setten & Maas	Annonaceae	3	10.8	35.6	12.6	35.5
Baphia leptobotrys Harms	Leguminosae	3	33.3	84.7	16.5	31.1
Cylicodiscus gabunensis Harms	Leguminosae	5	13.3	173.8	17.6	53.6
Duboscia macrocarpa Bocq.	Malvaceae	2	26.3	35	17	39.9
Entandrophragma cylindricum (Sprague) Sprague	Meliaceae	2	17.2	89.8	16.9	44.7
Eribroma oblongum (Mast.) Pierre ex A. Chev.	Malvaceae	4	17.4	105.6	22.2	46.5
Erythrophleum suaveolens (Guill. & Perr.) Brenan	Leguminosae	5	21.9	119.6	26.4	46.9
Macaranga barteri Müll.Arg.	Euphorbiaceae	2	25.3	33.7	26.6	28.4
Mansonia altissima (A. Chev.) A. Chev.	Malvaceae	3	24.9	60.6	22.3	42.5
Pentachletra macrophylla Benth.	Leguminosae	1	34.1	34.1	23.5	23.5
Petersianthus macrocarpus (P.Beauv.) Liben	Lecythidaceae	6	13.4	64.6	11.1	42.7
Pterocarpus soyauxii Taub.	Leguminosae	6	11.1	83.2	12.4	49.4
Pycnanthus angolensis (Welw.) Warb.	Myristicaceae	4	11.2	55.5	8.7	33.5
Terminalia superba Engl. & Diels	Combretaceae	9	12.5	112.6	16.2	51.4
Triplochiton scleroxylon K.Schum.	Malvaceae	6	25.4	186.6	27.4	52.8

horizontal, 270° vertical) and has a scan rate of 50,000 points per s. Scanning resolution was set to a spacing of 0.05 m between points at 100 m. In the field, at least three scans were performed around each tree after minimal clearing of the forest undergrowth to remove some shrubs (below 5 cm DBH) masking our reference targets.

2.4.2 | General workflow for TLS data processing

Figure 1, summarises the workflow followed in this study from the raw TLS point cloud to volume estimation.

Co-registration of point clouds from the different scanning positions and extraction of individual trees were performed using the Leica CYCLONE software (v. 9.1). For each tree, we manually removed leaves from the point cloud (step A), which required between 1 and 15 hr per tree depending on its size. This step was performed using standard CYCLONE tools. The processing chain on the remaining woody parts then included: the automated reconstruction of tree topology and structure with the SIMPLETREE software (step B), resulting in unedited Quantitative Structure Models (QSMs); when necessary, manual improvements were performed on (1) stem and crown models using AMAPSTUDIO-Scan (ASSc) software (step C2) and (2) stump models using meshing in the GEOMAGIC software (step C1), resulting in improved QSMs.

2.4.3 | TLS data processing

Step B: Automatic volume estimation with SIMPLETREE

The SIMPLETREE software was used to generate unedited QSMs of individual trees (Hackenberg, Spiecker, et al., 2015). Parameters used for this purpose varies with the points cloud density and the tree size. We faced two main problems when applying SIMPLETREE to our point clouds. Due to the presence of large buttresses on some canopy trees, the circle fitting routine (i.e. Random Sample Consensus or RANSAC method, Fischler & Bolles, 1981) often returned circles located between two buttresses, that is, outside the wooden part of the tree. We therefore adapted the method described in Hackenberg, Spiecker, et al. (2015) by dividing point clouds into two subsections that were treated differently in the analyses: a lower part composed of trees stumps and all buttresses and an upper, buttresses-free part. As no branches were located in the lower part of the trees, a simpler but more robust reconstruction method could be applied: the cloud was subdivided into slices of a user given thickness (here 0.5–3 m). Each slice was converted to a 2D cloud in the x,y plane and a circle was fitted to it using the Maximum Likelihood Sample Consensus algorithm (Torr & Zisserman, 2000). For each model, the average distance between the point cloud and the cylinder model was computed and the model with the lowest distance was chosen. The upper part of the tree cloud showed a sufficient quality to be modelled with the SIMPLETREE method without modifications (Hackenberg, Spiecker, et al., 2015) and both cylinder models were connected afterwards. All parameters used to produce unedited QSMs can be found inside SIMPLETREE output txt files for each tree which will be made available online. The principal parameters used to adjust unedited QSMs in SIMPLETREE were [with typical value range] are: sphereMultiplier [3.00 to 6.00]; espClusterStem [0.020 to 0.400]; espClusterBranch [0.008 to 0.02]; espSphere [0.020 to 0.120]. Please refer to Hackenberg et al. (2014, 2015) for more information's about these parameters.

Step C: Manual improvement of tree volume estimations

We used *Geomagic Studio 12*, to improve volume estimations on tree stumps with a surface meshing approach (wrap tool). Mesh models

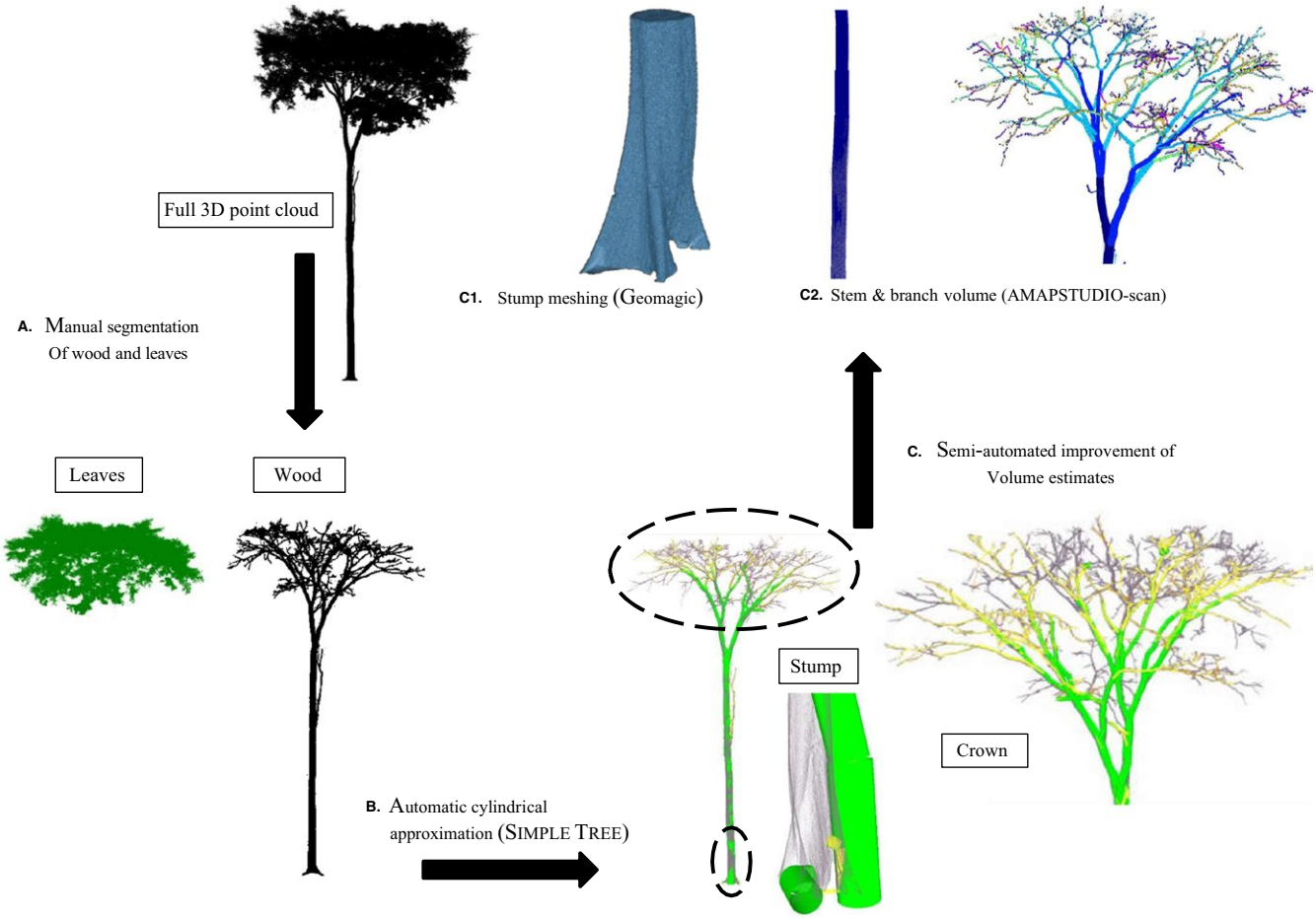


FIGURE 1 Workflow for woody volume estimation

were rendered 'water proof' by closing all remaining holes. The robustness of this process to describe the complex geometry of stumps depends on the point cloud quality (density of points, number of scanning position around the target trees).

We also used ASSc to improve the quality of QSMs in remaining parts of the trees (stems and crowns). It may be used to manually edit the results of automatic QSM algorithms such as SIMPLETREE, allowing the user to fix incomplete or incorrect structures in a tree branching network. The plant model is displayed over the point cloud and represented as a tree graph with vertices and edges. Each vertex is defined by a disk (a centre, a radius and a normal) and edges by two vertices and an axis identifier. The user can manually add vertices and edges, typically to fill-in the plant model in occluded areas or at the crown top, where small branches are only described with very few points. A new vertex can be added by drawing a rough centre, radius and specifying an adjustment approach (ellipse fitting, ellipsoid fitting, projected convex hull) in order to visually optimise the results based on local characteristics of the point cloud.

2.4.4 | Tree volume and above-ground biomass estimations from Quantitative Structure Models

Tree compartments (i.e. stump, stem, and crown) and whole tree volume were obtained by summing the volume of corresponding cylinders. Volumes were converted to biomass (denoted AGB_{TLS}) using wood density values (WD, g/cm^3) either from global wood density database (WD_b) (Zanne et al., 2009) or from local species-averaged wood density taken on the stumps (WD_{dest}). In WD_{dest}, only WD samples from tree stumps (i.e. sampled at approximately breast height) were considered, to simulate what one may obtain using wood cores sampled on standing trees.

2.5 | Statistical analyses

2.5.1 | Comparison of TLS and destructive estimates

Assessing the size threshold for the detection of small branches

To assess possible signal attenuation below a certain size threshold, we looked for breakpoints in the segment diameter frequency distribution across the whole dataset. A bin size of 0.5 cm was used to compute the frequency distribution of segment diameters in QSM trees. Following the metabolic theory of ecology (Enquist, West, & Brown, 2009), the segment diameter-abundance relationship is expected to follow a power law distribution. Strong deviations from this general trend for some size ranges should be the result of a bias in detection (indicating a limitation of the TLS method to capture the smallest branches). We used a two steps breakpoint identification procedure to test whether the scaling of

segment abundance against diameter changed with segment diameter (Muggeo, 2003). First, we used the Davies' test (Davies, 1987), to detect the presence of significant changes in the slope of the log-linear model for regularly spaced segment diameter values. Second, we used the segment diameter corresponding to the most significant breakpoint as a starting value in a segmented regression (using the "SEGMENTED" package), yielding a more accurate estimate of the segment diameter breakpoint value. Segments below the identified breakpoint where then discarded from comparative analyses between TLS and destructive data.

Comparison of TLS and destructive estimates

We compared estimates of volume and biomass at the compartment and whole tree levels between destructive (V_{dest} and AGB_{dest}) and TLS-derived estimates (V_{TLS} and AGB_{TLS}). Comparisons were performed using linear regression models, characterised by classical fit metrics (R^2, RMSE). Method bias ($\bar{b}$ in %) was evaluated as the mean of signed relative errors (b_i in %) (1):

$$b_i = \left(\frac{X_{TLS_i} - X_{dest_i}}{X_{dest_i}} \right) \times 100 \quad (1)$$

with X_{TLS} the volume or mass estimate derive from TLS data and X_{dest} the volume or biomass estimate derived from destructive data.

We also reported the mean ($\bar{s}$) (s_i in %) for evaluating the accuracy of TLS estimates (2):

$$s_i = |b_i| \quad (2)$$

2.5.2 | Comparison of allometric models

A standard allometric model (Chave et al., 2014) was calibrated with TLS (unedited or edited QSMs) and destructive data to estimate the consistency between the different methods for building AGB prediction models.

$$\text{Log10}\left(\text{AGB}\right) = \alpha + \beta \times \text{Log10}\left(\text{DBH}^2 \times \text{H} \times \text{WD}\right) + \varepsilon, \quad (3)$$

with AGB (in Mg) representing either the AGB derived from TLS edited QSM (AGB_{TLS}), TLS unedited QSM (AGB'_{TLS}) or destructive data (AGB_{dest}), DBH (in cm) and H (in m) derived from TLS (DBH_{TLS} and H_{TLS}) and from destructive (DBH_{dest} and H_{dest}) data, WD the local species-averaged wood density taken on the stumps (WD_{dest}) or from the individual wood density taken from all compartments (WD_{ind}) and ε the residual error term in each model (ε_{TLS}, ε'_{TLS} and ε_{dest}), assumed to follow a normal distribution.

To compare pairs of slopes (β_{TLS} and β_{dest}; β'_{TLS} and β_{dest}) and pairs of intercepts (α_{TLS} and α_{dest}; α'_{TLS} and α_{dest}) of equation 3, we simultaneously fitted the equation with destructive and TLS-derived estimations in the same model. Since pairs of estimates came from the same individuals, the residual variance could no more be supposed independent. We modelled this dependence as follows:

$$\begin{pmatrix} \varepsilon_{TLS_i} \\ \varepsilon_{dest_i} \end{pmatrix} \overset{iid}{\sim} N\left(\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \sigma^2_{TLS} & \rho * \sqrt{\sigma^2_{TLS} + \sigma^2_{dest}} \\ \rho * \sqrt{\sigma^2_{TLS} + \sigma^2_{dest}} & \sigma^2_{dest} \end{bmatrix} \right) \quad (4)$$

with iid = independently and identically distributed, ρ the coefficient of correlation between the residuals of the two methods and the following hypotheses:

1. ho_1: α_{dest} and $\beta_{dest} = 0$
2. ho_2: $\Delta 1 = \alpha_{dest} - \alpha_{TLS} = 0$ and $\Delta 2 = \beta_{dest} - \beta_{TLS} = 0$
3. $h'o_2$: $\Delta' 1 = \alpha_{dest} - \alpha'_{TLS} = 0$ and $\Delta' 2 = \beta_{dest} - \beta'_{TLS} = 0$

All analyses were performed in R statistical software (R Development Core Team, 2015), using the Nonlinear Mixed-effects Models (*nlme)* package and the Generalised Least Squares (*gls*) function to test hypotheses (ho_1, ho_2, $h'o_2$), at the alpha risk level of 5%.

3 | RESULTS

3.1 | Signal saturation on small branches

A significant breakpoint was evidenced in the segment diameter density distribution at 4.5 cm (Figure 2a). Testing the effect of species or tree size (DBH) on the breaking point value did not yield significant results, suggesting that tree architecture or size had no effect on the precision of the scans, but also in part because fitting often failed at individual level. Following these results, segments below 5 cm in diameter were removed in all subsequent TLS vs destructive data comparisons. The proportion of these small branches was 4.7% of total tree biomass in the destructive data, and 3.9% in TLS estimations. The underestimation seemed more pronounced on large individuals, with a proportion of only 0.6% with TLS against 2.1% with destructive data for trees of more than 10 Mg (Figure 2b).

3.2 | Estimating compartments and whole tree volume with TLS data

At the whole tree level, V_{TLS} derived from unedited SIMPLETREE QSMs led to a large bias ($\bar{b}$ of 15.29%) compared to V_{dest} (Figure 3a) with a satisfying R^2 (.75) and a high relative unsigned error ($\bar{s}$ of 29%). The 95% confidence interval (CI) increased proportionally with tree volume and error level reached $\bar{s}$ = 35% for trees with volumes larger than 20 m^3 (corresponding to trees with DBH ≥90 cm). At the compartment level, most of the error came from tree crowns ($\bar{s}$ = 84.72%) and from stumps ($\bar{s}$ = 45.99%). With an $\bar{s}$ value of 26.22%, stems were relatively better described (Figure 4a–c). At the tree level, we realised these relatively large error values were in fact coming from a few errors in the tree models, that could be overcome either by manually editing some connections in the crown, or by modelling the stump separately. Indeed, after editing, $\bar{s}$ decreased to 34.50% for stumps, 17.24% for stems and 29.18% for crowns (Figure 4d–f).

These improvements were of course passed on at the whole tree level (Figure 3b), leading to a R^2 value of .98, a RMSE of 2.81 m^3 and an $\bar{s}$ of 12%. In addition, the 95% CI showed a lesser dependence on tree

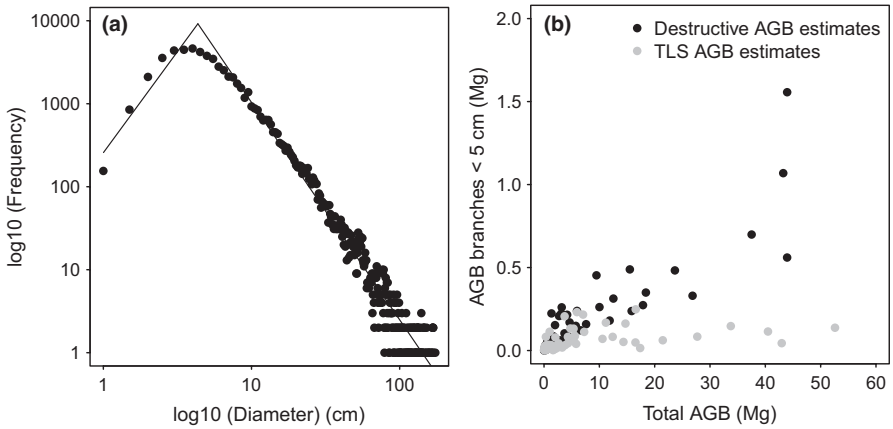


FIGURE 2 Signal attenuation in small branches. (a) Identification of a breaking point in the distribution of segment diameters from the edited QSMs (Quantitative Structure Model), (b) total AGB (above-ground biomass) of segments of diameter smaller than 5 cm as a function of total tree AGB

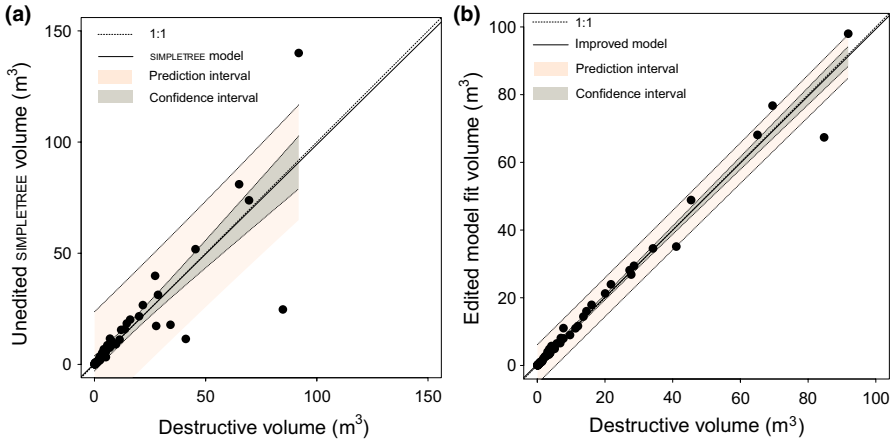


FIGURE 3 Comparison of V_{TLS} against $V_{dest,}$ dark grey area represents the 95% confidence interval and the light grey area represents the prediction interval. (a) V_{TLS} from unedited QSMs (Quantitative Structure Model) against V_{dest}. (b) V_{TLS} from edited QSMs against V_{dest}

volume, and the estimates showed a remarkable reduction in the bias ($\bar{b}$ of 4.68%) (Details in Table 3).

3.3 | Above-ground biomass derived from TLS estimates with different wood densities

When computing $AGB_{TLS,}$ the use of local wood density values (WD_{dest}) both led to higher goodness-of-fit values, with R^2 and RMSE values of .97 and 1.78 Mg against .93 and 2.73 Mg with literature values (WD_b), and reduced bias, as the regression with AGB_{dest} happened to be closer to the 1:1 line (Figure 5). We therefore used the local density values in subsequent analyses, although it is worth mentioning that the use of WD_b only had a marginal impact on subsequent analyses.

3.4 | Calibrating an allometric model with TLS data

Allometric models built with either destructive or TLS-derived (edited QSMs) biomass proved visually similar (Figure 6a) and presented nearly identical R^2 values of .98 and .95, respectively. Using unedited QSMs to estimate AGB_{TLS} led to a slightly inferior R^2 (.93) and a visual discrepancy between models prediction lines (Figure 6b). Statistical comparisons of allometric models parameters confirmed our visual appraisal (Figure 6a), with no effect of the method (i.e. TLS or destructive) when using edited QSMs (Table S1) and a significant method effect when using unedited QSMs (Table S2).

The coefficients of allometric models adjusted on either destructive or TLS (edited and unedited approach) predictors are summarised in (Table 4).

4 | DISCUSSION AND CONCLUSION

The development of biomass allometry models has up to now been a daunting task as the traditional destructive approach is time-consuming and costly. As a result, the error made on ground estimations of trees and forest sample plots biomass (AGB) is among the largest error sources in the forest carbon mapping chain (Ahmed, Siqueira, Hensley, & Bergen, 2013). The rapid development of Terrestrial Laser Scanner (TLS) applications in forestry, in particular tree reconstruction methods, will soon change the game by providing reference datasets of unprecedented size and spatial representativity for the calibration of allometric models. Yet, the accuracy with which tree AGB can be estimated from current tree reconstruction algorithms has been virtually unexplored in natural tropical forests, in particular for large canopy trees (e.g. ≥10 Mg). While there is a critical need to sample more AGB reference data on large tropical trees (Chave et al., 2005, 2014), such trees may be seen as particularly challenging to reconstruct from TLS data owing to the usual complexity of trunk shapes (e.g. buttresses) and to higher occlusion levels in tree crowns. In this study, we used a large destructive

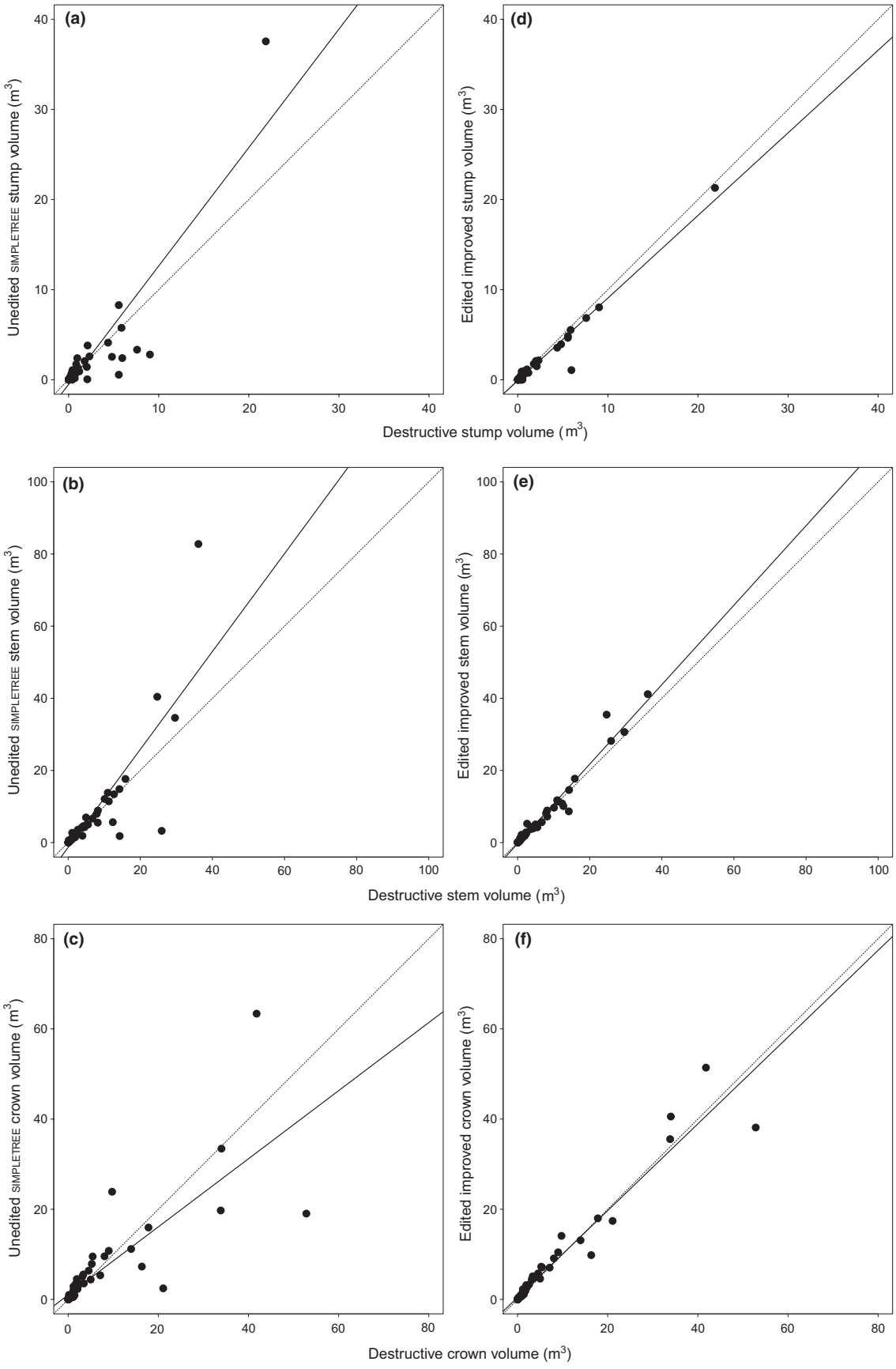


FIGURE 4 Comparison of V_{TLS} against V_{dest} for each compartment in function of the methodology: V_{TLS} from unedited SIMPLETREE QSMs in captions (a), (b) and (c), V_{TLS} from edited QSMs (Quantitative Structure Model) in captions (d), (e) and (f). The 1:1 line is represented as a grey dotted line. Model fit is represented as a full black line

TABLE 3 Summarising on precision and bias of each step made at compartments and trees level

Estimates	Compartments											
	Stump			Stem			Crown			Whole tree		
	$\bar{b}$ (±SD)	$\bar{s}$ (±SD)	R^2	$\bar{b}$ (±SD)	$\bar{s}$ (±SD)	R^2	$\bar{b}$ (±SD)	$\bar{s}$ (±SD)	R^2	$\bar{b}$ (±SD)	$\bar{s}$ (±SD)	R^2
Unedited volume	−0.07 (64.3)	45.9 (44.5)	.79	10 (60.7)	26.2 (55.6)	70	64.5 (136.5)	84.7 (124.6)	.64	15.2 (46.9)	29 (40.12)	.75
Edited volume	−15 (45.6)	34.5 (33.6)	.96	5.4 (26.8)	17.2 (21.1)	96	18.5 (34.9)	29.1 (29.6)	.93	4.6 (17.4)	12 (13.1)	.98
Unedited AGB	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17 (29)	38.4 (46.8)	.79
Edited AGB	–	–	–	–	–	–	–	–	–	28.2 (53.8)	22.7 (25)	.97

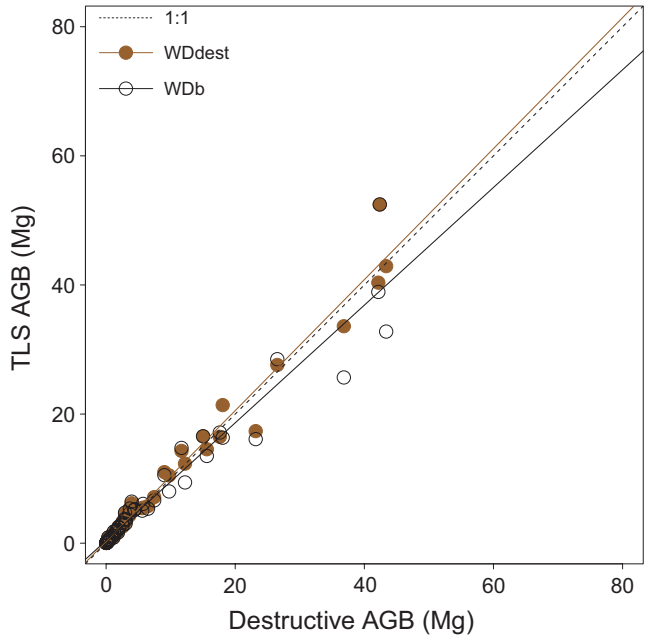


FIGURE 5 Variation in AGB_{TLS} vs. AGB_{dest}. Brown filled dots correspond to AGB estimated using WD_{dest}, unfilled dots to AGB estimated with WD_b and the dashed black line represent the 1:1 line

dataset to evaluate tree AGB estimation error from a commonly used automated QSM algorithm (i.e. SIMPLETREE), and present a semi-automated approach tackling the most obvious error sources in the automated approach. We further showed that TLS data could be used to build an allometric equation that was identical to the one based on destructive data, confirming that TLS technology is on the verge of revolutionising our ability to estimate forest AGB from ground measurements. Importantly however, current automated volume estimation methods may introduce systematic bias when obvious QSM adjustment errors are not accounted for.

The use of TLS technology to estimate tree volume and AGB is beginning to be well documented in temperate forests, but its application to large tropical trees of contrasted architecture and often buttresses or fluted stems is a big step further. Direct use of raw SIMPLETREE QSMs to estimate tree volume highlighted the (expected) difficulties of the cylinder-based, automated approach to describe large tree stumps and crowns, requiring manual edits and the separate modelling of buttressed parts with a mesh model (Cushman, Muller-Landau, Condit, & Hubbell, 2014; Nogueira, Fearnside, Nelson, Barbosa, & Keizer, 2008; Nölke et al., 2015; Olagoke et al., 2016; Picard & Saint-andré, 2012). While reconstruction algorithms are rapidly evolving (Raumonen et al., 2013, 2015; Stovall et al., 2017; Tao et al., 2015; Trochta et al., 2017) in the hope to upscale studies to entire forest stands, the semi-automated procedure proposed here is already fully operational even in very dense tropical forests at the leaf-on stage, allowing to improve validation R^2 for tree volumes from .75 to .98, and to reduce $\bar{s}$ from 29% to 12%. It offers a real alternative to destructive approaches, without significant loss of precision, and with the very significant added value that other measurements will be feasible on the sampled trees at a later stage, including for multi-temporal comparisons, allowing the precise monitoring of tree

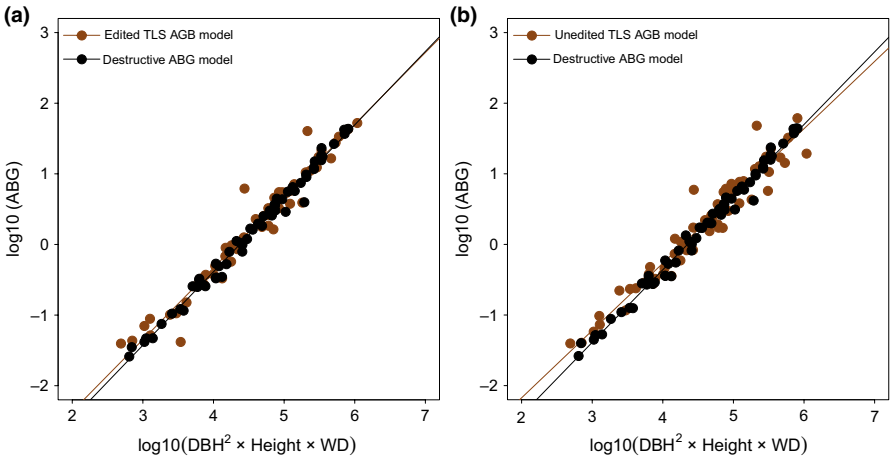


FIGURE 6 AGB (above-ground biomass) allometric models based on TLS data (both AGB estimates and tree biophysical predictors, in grey) and destructive data (in black). (a) AGB estimate from unedited SIMPLETREE volume. (b) AGB estimate from edited SIMPLETREE volume

TABLE 4 Allometric models for the estimation of tree above-ground biomass (AGB; Mg), calibrated with each method. RMSE is given in Mg

	Model parameters				
Equation type	β	α	R^2	RMSE	Approach
$\text{Log10}(\text{AGB}_{dest}) \sim \boldsymbol{\beta}\ \text{Log10}(\text{DBH}^2 \times H \times \text{WD}_{ind}) + \boldsymbol{\alpha}$	1.04***	−4.54***	.98	10.92	Destructive
$\text{Log10}(\text{AGB}_{TLS}) \sim \boldsymbol{\beta}\ \text{Log10}(\text{DBH}^2 \times H \times \text{WD}_{dest}) + \boldsymbol{\alpha}$	1.01***	−4.39***	.95	10.95	Edited
$\text{Log10}(\text{AGB}'_{TLS}) \sim \boldsymbol{\beta}'\ \text{Log10}(\text{DBH}^2 \times H \times \text{WD}_{dest}) + \boldsymbol{\alpha}'$	0.96***	−4.12***	.93	11.01	Unedited

***p-value of test <.001.

growth patterns, crown plasticity, interactions with neighbours, etc. (Hosoi, Nakai, & Omasa, 2013; Kaasalainen et al., 2014; Rochon, 2014).

The precision of the obtained estimates may depend on the correct identification of a size threshold below which branches are too small to be captured. We proposed a simple and objective approach to identify this threshold. This value (5 cm) is lower than threshold values chosen in previous studies (Dassot, Colin, Santenoise, Fournier, & Constant, 2012; Hackenberg, Wassenberg, et al., 2015) with cut-off values of 7 cm and 10 cm. This is all the more impressive if we consider the size, presence of buttresses of the trees analysed here, number of species and the fact they were scanned leaves-on.

Preliminary segmentation of leaves and wood is still necessary to obtain consistent QSMs and volume estimates. The manual segmentation approach adopted here was time consuming, but some existing algorithms as in Hackenberg, Spiecker, et al. (2015), did not yield satisfying results on our trees, although they can be used for preliminary trimming. The geometric and optical properties of leaves and wood are indeed very dependent on the species, hampering the generalisation of segmentation criteria. Therefore, this is a research direction from which we can still expect improvements towards the routine use of TLS data for efficient massive tree volume extraction.

The parameters of allometric models built from TLS and destructive AGB estimates proved statistically undistinguishable, despite all due attention brought to potential bias caused by autocorrelation in the paired data. This is a very important result for tropical countries currently involved in the readiness phase for the REDD+ initiative. TLS approaches will indeed allow to significantly expand sampling efforts for the calibration of allometric models, and allow accounting for regional and local variations in tree form induced by abiotic and biotic effects, particularly on the largest trees, and eventually result in more reliable estimates of carbon stocks and fluxes.

The next challenge is now to automate the treatment chain as much as possible, specifically for the leaf/wood segmentation step (Béland, Baldocchi, Widlowski, Fournier, & Verstraete, 2014; Tao, Guo, et al., 2015; Tao, Wu, et al., 2015), and also for tree and crown segmentation from full plots TLS-scans (Trochta et al., 2017), to allow for the massive and accurate collection of individual tree volumes (Wilkes et al., 2017). The latter step remains indeed difficult to perform in dense forest stands at the leaf-on stage, because of occlusions and overlap or contacts between neighbouring tree crowns (Raumonen et al., 2013, 2015; Tao, Guo, et al., 2015; Trochta et al., 2017). It is likely that progress in leaf-wood segmentation and tree segmentation will go hand-in-hand. Constant quality control of model estimates will, however, remain necessary to avoid introducing new bias at this level in the processing chain.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study benefited from grant N° TF010038 from the Global Environment Facility administered by the World Bank and implemented by the COMIFAC, within the context of subcomponent 2b of PREREDD+ "Establishment of allometric equations for forest types in the Congo Basin" which was executed by the ONFi/TEREA/Nature+ consortium. We are very grateful to the Alpicam-Grumcam company, and in particular D. Bastin, M. Ramoni and C. Pizzutto, for their constant logistical support during this and previous studies. MTS is supported by a French Government scholarship (SCAC) PhD program and by an IRD ARTS grant. We thank P. Ekassi for his driving skills and help in the field.

CONFLICTS OF INTEREST

The authors declare no conflicts of interest.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

Project conception, TLS data collection and analyses: S.M.T., P.P., R.P. and N.B. Destructive data collection: B.S., G.M. and N.G.K. SIMPLETREE: J.H. and S.M.T. AMAPSTUDIO-*Scan*: S.G., S.M.T. and F.deC. Analysis feedback: All authors. Writing: S.M.T., P.P. and N.B. Writing feedback: P.P., R.P., J.H., M.L., G.L.M., G.M., N.G.K. and B.S.

DATA ACCESSIBILITY

Data available from the Dryad Digital Repository https://doi.org/10.5061/dryad.10hq7 (Momo Takoudjou et al., 2017).

ORCID

Stéphane Momo Takoudjou http://orcid.org/0000-0002-1226-4826

REFERENCES

Ahmed, R., Siqueira, P., Hensley, S., & Bergen, K. (2013). Uncertainty of forest biomass estimates in North temperate forests due to allometry: Implications for remote sensing. *Remote Sensing*, *5*, 3007–3036. https://doi.org/10.3390/rs5063007

Baccini, A., Goetz, S. J., Walker, W. S., Laporte, N. T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., … Houghton, R. A. (2012). Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change*, *2*, 182–185. https://doi.org/10.1038/nclimate1354

Bastin, J.-F., Barbier, N., Réjou-Méchain, M., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Maniatis, D., … Bogaert, J. (2015). Seeing Central African forests through their largest trees. *Scientific Reports*, *5*, 13156. https://doi.org/10.1038/srep13156

Bastin, J. F., Fayolle, A., Tarelkin, Y., Van Den Bulcke, J., De Haulleville, T., Mortier, F., … De Cannière, C. (2015). Wood specific gravity variations and biomass of central African tree species: The simple choice of the outer wood. *PLoS ONE*, *10*, e0142146. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142146

Béland, M., Baldocchi, D. D., Widlowski, J. L., Fournier, R. A., & Verstraete, M. M. (2014). On seeing the wood from the leaves and the role of voxel size in determining leaf area distribution of forests with terrestrial LiDAR. *Agricultural and Forest Meteorology*, *184*, 82–97. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.09.005

Bournez, E., Landes, T., Saudreau, M., Kastendeuch, P., & Najjar, G. (2017). From TLS point clouds to 3D models of trees: A comparison of existing algorithms for 3D tree reconstruction. *International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences – ISPRS Archives*, *42*, 113–120. https://doi.org/10.5194/isprs-archives-XLII-2-W3-113-2017

Calders, K., Newnham, G., Burt, A., Murphy, S., Raumonen, P., Herold, M., … Kaasalainen, M. (2015). Nondestructive estimates of aboveground biomass using terrestrial laser scanning. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*, 198–208. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12301

Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., … Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, *145*, 87–99. https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x

Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *359*, 409–420. https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1425

Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., … Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, *20*, 3177–3190. https://doi.org/10.1111/gcb.12629

Clark, D. B., & Kellner, J. R. (2012). Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. *Journal of Vegetation Science*, *23*, 1191–1196. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01471.x

Côté, J. F., Fournier, R. A., & Egli, R. (2011). An architectural model of trees to estimate forest structural attributes using terrestrial LiDAR. *Environmental Modelling and Software*, *26*, 761–777.

Cushman, K. C., Muller-Landau, H. C., Condit, R. S., & Hubbell, S. P. (2014). Improving estimates of biomass change in buttressed trees using tree taper models. *Methods in Ecology and Evolution*, *5*, 573–582. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12187

Dassot, M., Colin, A., Santenoise, P., Fournier, M., & Constant, T. (2012). Terrestrial laser scanning for measuring the solid wood volume, including branches, of adult standing trees in the forest environment. *Computers and Electronics in Agriculture*, *89*, 86–93. https://doi.org/10.1016/j.compag.2012.08.005

Davies, R. B. (1987). Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative. *Biometrika*, *74*, 33–43.

Enquist, B. J., West, G. B., & Brown, J. H. (2009). Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*, 7046–7051. https://doi.org/10.1073/pnas.0812303106

Feldpausch, T. R., Lloyd, J., Lewis, S. L., Brienen, R. J. W., Gloor, M., & Monteagudo Mendoza, A., … Phillips, O. L. (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, *9*, 3381–3403. https://doi.org/10.5194/bg-9-3381-2012

Figueiredo, E. O., d'Oliveira, M. V. N., Braz, E. M., de Almeida Papa, D., & Fearnside, P. M. (2016). LIDAR-based estimation of bole biomass for precision management of an Amazonian forest: Comparisons of ground-based and remotely sensed estimates. *Remote Sensing of Environment*, *187*, 281–293. https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.10.026

Fischler, M. A., & Bolles, R. C. (1981). Random sample consensus: A paradigm for model fitting with applications to image analysis and automated cartography. *Communications of the ACM*, *24*, 381–395. https://doi.org/10.1145/358669.358692

Gartlan, S. (1989). *La Conservation des Ecosystèmes forestiers du Cameroun*. Gland, Switzerland: UICN, l'Alliance mondiale pour la nature: Commission des Communantés européennes.

Goodman, R. C., Phillips, O. L., & Baker, T. R. (2014). The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications*, *24*, 680–698. https://doi.org/10.1890/13-0070.1

Hackenberg, J., Morhart, C., Sheppard, J., Spiecker, H., & Disney, M. (2014). Highly accurate tree models derived from terrestrial laser scan data: A method description. *Forests*, *5*, 1069–1105. https://doi.org/10.3390/f5051069

Hackenberg, J., Spiecker, H., Calders, K., Disney, M., & Raumonen, P. (2015). SimpleTree – An efficient open source tool to build tree models from TLS clouds. *Forests*, *6*, 4245–4294. https://doi.org/10.3390/f6114245

Hackenberg, J., Wassenberg, M., Spiecker, H., & Sun, D. (2015). Non destructive method for biomass prediction combining TLS derived tree volume and wood density. *Forests*, *6*, 1274–1300. https://doi.org/10.3390/f6041274

Hosoi, F., Nakai, Y., & Omasa, K. (2013). Voxel tree modeling for estimating leaf area density and woody material volume using 3-D LIDAR data. *ISPRS Annals of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, *II-5/W2*, 115–120. https://doi.org/10.5194/isprsannals-II-5-W2-115-2013

Houghton, R. A., Byers, B., & Nassikas, A. A. (2015). A role for tropical forests in stabilizing atmospheric CO2. *Nature Climate Change*, *5*, 1022–1023. https://doi.org/10.1038/nclimate2869

Kaasalainen, S., Krooks, A., Liski, J., Raumonen, P., Kaartinen, H., Kaasalainen, M., … Mäkipää, R. (2014). Change detection of tree biomass with terrestrial laser scanning and quantitative structure modelling. *Remote Sensing*, *6*, 3906–3922. https://doi.org/10.3390/rs6053906

van Leeuwen, M., & Nieuwenhuis, M. (2010). Retrieval of forest structural parameters using LiDAR remote sensing. *European Journal of Forest Research*, *129*, 749–770. https://doi.org/10.1007/s10342-010-0381-4

Letouzey, R. (1985). *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1 500 000*. Institut de la Carte Internationale de la Végétation.

Maniatis, D., Malhi, Y., Saint André, L., Mollicone, D., Barbier, N., Saatchi, S., … White, L. (2011). Evaluating the potential of commercial forest inventory data to report on forest carbon stock and forest carbon stock changes for REDD+ under the UNFCCC. *International Journal of Forestry Research*, *2011*, 1–13. https://doi.org/10.1155/2011/134526

Mei, J., Zhang, L., Wu, S., Wang, Z., & Zhang, L. (2017). 3D tree modeling from incomplete point clouds via optimization and L1-MST. *International Journal of Geographical Information Science*, *31*, 999–1021. https://doi.org/10.1080/13658816.2016.1264075

Momo Takoudjou, S., Ploton, P. M., Sonké, B., Hackenberg, J., Griffon, S., de Coligny, F., … Barbier, N. (2017). Data from: Using Terrestrial Laser Scanning data to estimate large tropical trees biomass and calibrate allometric models: A comparison with traditional destructive approach. *Dryad Digital Repository*, https://doi.org/10.5061/dryad.10hq7

Muggeo, V. M. R. (2003). Estimating regression models with unkown breakpoints. *Statistics in Medicine*, *22*, 3055–3071. https://doi.org/10.1002/(ISSN)1097-0258

Nogueira, E. M., Fearnside, P. M., Nelson, B. W., Barbosa, R. I., & Keizer, E. W. H. (2008). Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecology and Management*, *256*, 1853–1867. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.022

Nölke, N., Fehrmann, L., Jaya, I. N. S., Tiryana, T., Seidel, D., & Kleinn, C. (2015). On the geometry and allometry of big-buttressed trees – A challenge for forest monitoring: New insights from 3D-modeling with terrestrial laser scanning. *IForest*, *8*, 574–581. https://doi.org/10.3832/ifor1449-007

Olagoke, A., Proisy, C., Féret, J. B., Blanchard, E., Fromard, F., Mehlig, U., … Berger, U. (2016). Extended biomass allometric equations for large mangrove trees from terrestrial LiDAR data. *Trees – Structure and Function*, *30*, 935–947. https://doi.org/10.1007/s00468-015-1334-9

Picard, N., Boyemba Bosela, F., & Rossi, V. (2015). Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of Forest Science*, *72*, 811–823. https://doi.org/10.1007/s13595-014-0434-9

Picard, N., & Saint-andré, L. (2012). Manuel de construction d 'équations allométriques pour l 'estimation du volume et la biomasse des arbres. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 224.

Ploton, P., Barbier, N., Momo, S. T., Rejou-Mechain, M., Boyemba Bosela, F., Chuyong, G., … Pélissier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: Taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, *13*, 1571–1585. https://doi.org/10.5194/bg-13-1571-2016

R Development Core Team. (2015). *R Internals*. R Development Core Team, 1, 63.

Rahman, M. Z. A., Bakar, M. A. A., Razak, K. A., Rasib, A. W., Kanniah, K. D., Kadir, W. H. W., … Latif, Z. A. (2017). Non-destructive, laser-based individual tree aboveground biomass estimation in a tropical rainforest. *Forests*, *8*, 86. https://doi.org/10.3390/f8030086

Raumonen, P., Casella, E., Calders, K., Murphy, S., Åkerbloma, M., & Kaasalainen, M. (2015). Massive-scale tree modelling from TLS data. *ISPRS Annals of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, *II-3/W4*, 189–196. https://doi.org/10.5194/isprsannals-II-3-W4-189-2015

Raumonen, P., Kaasalainen, M., Åkerblom, M., Kaasalainen, S., Kaartinen, H., Vastaranta, M., … Lewis, P. (2013). Fast automatic precision tree models from terrestrial laser scanner data. *Remote Sensing*, *5*, 491–520. https://doi.org/10.3390/rs5020491

Rochon, P. (2014). PypeTree: A tool for reconstructing tree perennial tissues from point clouds. *Sensors*, *14*, 4271–4289.

Stovall, A. E. L., Vorster, A. G., Anderson, R. S., Evangelista, P. H., & Shugart, H. H. (2017). Non-destructive aboveground biomass estimation of coniferous trees using terrestrial LiDAR. *Remote Sensing of Environment*, *200*, 31–42. https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.08.013

Tansey, K., Selmes, N., Anstee, A., Tate, N. J., & Denniss, A. (2009). Estimating tree and stand variables in a Corsican Pine woodland from terrestrial laser scanner data. *International Journal of Remote Sensing*, *30*, 5195–5209. https://doi.org/10.1080/01431160902882587

Tao, S., Guo, Q., Xu, S., Su, Y., Li, Y., & Wu, F. (2015). A geometric method for wood-leaf separation using terrestrial and simulated lidar data. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, *81*, 767–776. https://doi.org/10.14358/PERS.81.10.767

Tao, S., Wu, F., Guo, Q., Wang, Y., Li, W., Xue, B., … Fang, J. (2015). Segmenting tree crowns from terrestrial and mobile LiDAR data by exploring ecological theories. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, *110*, 66–76. https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2015.10.007

Torr, P. H. S., & Zisserman, A. (2000). MLESAC: A new robust estimator with application to estimating image geometry. *Computer Vision and Image Understanding*, *78*, 138–156. https://doi.org/10.1006/cviu.1999.0832

Trochta, J., Kruček, M., Vrška, T., & Kraâl, K. (2017). 3D Forest: An application for descriptions of three-dimensional forest structures using terrestrial LiDAR. *PLoS ONE*, *12*, e0176871. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176871

Wilkes, P., Lau, A., Disney, M., Calders, K., Burt, A., Gonzalez de Tanago, J., … Herold, M. (2017). Data acquisition considerations for terrestrial laser scanning of forest plots. *Remote Sensing of Environment*, *196*, 140–153. https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.04.030

Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L. S. L., … Chave, J. (2009). Global wood density database. *Dryad Digital Repository*, *235*, 33.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

How to cite this article: Momo Takoudjou S, Ploton P, Sonké B, et al. Using terrestrial laser scanning data to estimate large tropical trees biomass and calibrate allometric models: A comparison with traditional destructive approach. *Methods Ecol Evol*. 2018;9:905–916. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12933

Publication 2

Forest Ecology and Management 424 (2018) 519–528

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Using volume-weighted average wood specific gravity of trees reduces bias in aboveground biomass predictions from forest volume data

Le Bienfaiteur Takougoum Sagang[a,c,*], Stéphane Takoudjou Momo[a,b], Moses Bakonck Libalah[a,b], Vivien Rossi[d], Noël Fonton[d], Gislain II Mofack[a], Narcisse Guy Kamdem[a], Victor François Nguetsop[c], Bonaventure Sonké[a], Ploton Pierre[b], Nicolas Barbier[b]

[a] Plant Systematic and Ecology Laboratory (LaBosystE), Department of Biology, Higher Teachers' Training College, University of Yaoundé I, P.O. Box 047, Yaoundé, Cameroon
[b] AMAP, IRD, CNRS, INRA, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France
[c] Laboratory of Applied Botany, Faculty of Sciences, University of Dschang, Dschang, Cameroon
[d] Commission des Forêts d'Afrique Centrale (COMIFAC), Yaoundé BP 2572, Cameroon

ARTICLE INFO

Keywords:
Wood specific gravity
Terrestrial LiDAR
Aboveground biomass
Linear model
Error propagation
Cameroon eastern forest
Remote sensing

ABSTRACT

With the improvement of remote sensing techniques for forest inventory application such as terrestrial LiDAR, tree volume can now be measured directly, without resorting to allometric equations. However, wood specific gravity (*WSG*) remains a crucial factor for converting these precise volume measurements into unbiased biomass estimates. In addition to this *WSG* values obtained from samples collected at the base of the tree (WSG_{Base}) or from global repositories such as Dryad (WSG_{Dryad}) can be substantially biased relative to the overall tree value. Our aim was to assess and mitigate error propagation at tree and stand level using a pragmatic approach that could be generalized to National Forest Inventories or other carbon assessment efforts based on measured volumetric data. In the semi-deciduous forests of Eastern Cameroon, we destructively sampled 130 trees belonging to 15 species mostly represented by large trees (up to 45 Mg). We also used stand-level dendrometric parameters from 21 1-ha plots inventoried in the same area to propagate the tree-level bias at the plot level. A new descriptor, volume average-weighted *WSG* (*WWSG*) of the tree was computed by weighting the *WSG* of tree compartments by their relative volume prior to summing at tree level. As *WWSG* cannot be assessed non-destructively, linear models were adjusted to predict field *WWSG* and revealed that a combination of WSG_{Dryad}, diameter at breast height (*DBH*) and species stem morphology (S_m) were significant predictors explaining together 72% of *WWSG* variation. At tree level, estimating tree aboveground biomass using WSG_{Base} and WSG_{Dryad} yielded overestimations of 10% and 7% respectively whereas predicted *WWSG* only produced an underestimation of less than 1%. At stand-level, WSG_{Base} and WSG_{Dryad} gave an average simulated bias of 9% (S.D. = ± 7) and 3% (S.D. = ± 7) respectively whereas predicted *WWSG* reduced the bias by up to 0.1% (S.D. = ± 8). We also observed that the stand-level bias obtained with WSG_{Base} and WSG_{Dryad} decreased with total plot size and plot area. The systematic bias induced by WSG_{Base} and WSG_{Dryad} for biomass estimations using measured volumes are clearly not negligible but yet generally overlooked. A simple corrective approach such as the one proposed with our predictive *WWSG* model is liable to improve the precision of remote sensing-based approaches for broader scale biomass estimations.

1. Introduction

Above ground biomass in tropical forests constitute a major component of the global carbon cycle, but our ability to measure and predicts its carbon stocks and dynamics is limited (Chave et al., 2014; Fayolle et al., 2014). In an effort to conserve tropical forests, the United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC) has developed a mechanism called Reducing Emissions from Deforestation and Forest Degradation in tropical countries (REDD+). There is high interest in seeing such initiatives take form, but a key limitation for successful implementation of REDD+ lies in the lack of reliable methods for quantifying forest aboveground biomass (AGB) over large areas (Gibbs et al., 2007; Joseph et al., 2013). Sample-based (Maniatis et al., 2011) or remote sensing (RS) based (Ploton et al., 2017) methods

* Corresponding author at: PO Box 47, Yaoundé, Cameroon.
E-mail address: sagang.bienfaiteur@yahoo.fr (L.B.T. Sagang).

https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.054
Received 23 November 2017; Received in revised form 23 April 2018; Accepted 27 April 2018
Available online 26 May 2018
0378-1127/ © 2018 Elsevier B.V. All rights reserved.

both rely on AGB estimations in forest sample plots to derive larger scale estimations. Chave et al. (2004) reported four types of uncertainties that could lead to statistical error in plot AGB estimates: (i) error due to tree measurement; (ii) error due to the choice of an allometric model relating AGB to other tree dimensions; (iii) sampling uncertainty, related to the size of the study plot; (iv) representativeness of a network of small plots across a vast forest landscape. Most allometric models for biomass estimation are based on three variables: tree diameter at breast height, tree height and wood specific gravity (*WSG*). The latter refers to the oven-dried mass of a wood sample divided by its green volume (Williamson and Wiemann, 2010). The two first variables serve to assess tree volume, while *WSG* allows converting this volume into a mass. Such models are in general calibrated using datasets (global) of destructively sampled trees, and only account for interspecific differences through the *WSG* variable.

We see that any methodological advance that could improve the quality of volume and *WSG* estimations will help improve on (at least) the two first sources of statistical errors reported by Chave et al. (2004). With the increasing use of terrestrial LiDAR (Light Detection And Ranging) technologies for forestry applications, and the improvement of dedicated post-treatment algorithms, precise volume estimation at tree or even plot level are now at hand (Ferraz et al., 2016; Hackenberg et al., 2015; Momo et al., 2017; Stovall et al., 2017). *A minima*, it will be possible to calibrate improved local allometric models, possibly accounting for structural variations between species or group of species. Eventually, it is expected that volumes will be directly extracted in routine from stand level scans, eliminating the need for allometric equations altogether (Calders et al., 2015; Disney et al., 2018).

A crucial deadlock will remain, however, in the proper estimation of *WSG*. As *WSG* is rarely measured in the field and most studies (Gourlet-Fleury et al., 2013; Slik et al., 2013; Bastin et al., 2015a; Alvaro et al., 2017) use species-average *WSG* values extracted from global repositories such as Dryad (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009).

Yet, variation in *WSG* have been observed between individuals of the same species, along the length of individual tree trunk (Wassenberg et al., 2015), between trunk and branches (Swenson and Enquist, 2008) and from the heartwood to the bark (Bastin et al., 2015b; Nock et al., 2009; Osazuwa-Peters et al., 2014). As a consequence, the use of global repositories (Zanne et al., 2009) can lead to marked bias in local studies; for instance, an overestimation of the wood specific gravity of approximately 16% for the species community was obtained at the forest stand level in Madagascar (Ramananantoandro et al., 2015). When *WSG* is measured on site, it is generally via increment cores or wood disc samples collected at a given distance from the ground on the tree trunk. Therefore, such samples ignore any vertical variation that may exist within the tree. As global biomass allometric models were often calibrated using global *WSG* repositories, it is likely that systematic bias are in fact compensated through the parameters of the allometric equations themselves (Picard et al., 2015). As a result, predictions of allometric equations would not be biased, as long as the same repositories are used to provide *WSG* values, or as long as similarly biased protocoles are used to obtain local *WSG* data (e.g. coring from the stem base). However, this would not be the case for approaches aiming at direcly converting tree volumes (e.g. from terrestrial LiDAR data) into biomass. Here, *WSG* values for each tree compatrment would be needed, or at least some tree level unbiased estimate of *WSG*. Ideally the estimator should be individual and account for vertical and radial variations. Approaching this ideal *WSG* would require taking complete increment cores (*i.e.* on at least a full diameter) in all tree compartments, followed by a volume-weighted average across compartments to obtain the tree-level volume weighted average *WSG* (*WWSG*), and this for each individual tree in a census. Obviously, the measurements required to reach this estimate can hardly be done on a standing tree, even less so in the frame of an operational, large scale application. The alternative is to look for simple correction models based on available *WSG* data (samples from the tree base or from Dryad) and the morphology of trees.

In this study, we used a dataset of 130 trees destructively sampled in south-eastern Cameroon, with a consequent representation of large trees of *DBH* > 50 cm (52% of dataset) as well as 21 ha of forest inventory performed in the same location to (i) compare *WWSG* of trees with radially-averaged *WSG* extracted at breast height (*i.e.* 1.3 m) or with species-level *WSG* from Dryad repository; (ii) propose a new practical model to predict *WWSG*; and (iii) determine the bias yielded when estimating the aboveground biomass from those different *WSG* sources at the tree- and plot-level.

2. Material and methods

2.1. Study site

Data were collected in south-eastern Cameroon, within Forest Management Units (FMU) 10–051 and 10–53. The FMUs were located between 3°41′59″ and 4°3′43″N, and 14°14′36″ and 14°34′38″E. Average annual rainfall in the area varies between 1500 and 2000 mm, with three to four months of dry season (monthly rainfall < 100 mm). The average monthly temperature oscillates around 24 °C. Altitude varies between 600 and 760 m. The study site lies on Precambrian rocks with deep ferralitic red to yellowish soils. *Terra firme* forests in the area are characterized by a mix of evergreen and semi-deciduous species dominated by *Cannabaceae* and *Malvaceae* families (hence "mixed-forests", Letouzey, 1968), and classified as semi-deciduous *Celtis* forests (Fayolle et al., 2014).

2.2. Species and trees sampling scheme

A total of 130 trees belonging to 15 species of 8 families were sampled (Table 1). Two selection criteria were employed: the first criterion included species relative abundance, which was obtained from existing forest management inventory data provided by the logging company; the second criterion was species mean *WSG*, derived from the Global Wood Density (GWD) database (Zanne et al., 2009) hereafter referred to as Dryad database. Each of the species retained were grouped into 6 *WSG* classes as follows: $\geq 0.4\ g.cm^{-3}$; [0.4–0.5[; [0.5–0.6[; [0.6–0.7[; [0.7–0.8 [and $\geq 0.8\ g.cm^{-3}$. Trees were equally distributed into six diameter classes following a 10 cm interval class width from 10 to 50 cm, then three other diameter classes were used for large trees:]50–100] cm,]100–150] cm and > 150 cm. This methodology was established by the Regional Project for the strengthening of the institutional capacities on the REDD + initiative of the Commission of Central African Forest (PREREDD + – COMIFAC). Field campaigns were carried out from July 2015 to December 2016.

2.3. Field data collection

Before felling a tree, we measured the *DBH* at 1.3 m above the ground or 30 cm above the top of the last buttress.

After felling the tree, we measured trunk length (from ground-level up to lowest major living branch) and total tree length (up to the apparent crown tip) so to document species morphology: short-bole species (with the ratio between bole height and crown depth < 1) and tall-bole species (with the ratio between bole height and crown depth > 1; see Appendix A). Tree stump was then cut at ground level and the bole and crown were chunked into 1 to 2 m long sections as described by Picard et al. (2012). The tree was subdivided into seven compartments: 1 = stump; 2 = lower portion of the bole with buttresses; 3 = bole; 4 = large crown sections (∅ ≥ 20 cm, with ∅ the basal section diameter); 5 = medium-sized crown sections (5 ≥ ∅ < 20 cm); 6 = small crown sections (∅ < 5 cm) and 7 = leaves and reproductive parts. For sections with ∅ ≤ 70 cm, fresh masses were directly weighed in the field using a *Crane* electronic (3000 kg capacity, precision of 0.5 kg). For sections with ∅ > 70 cm, basal diameter, distal diameter and

Table 1
Description of the destructive dataset: Species stem morphology (S_m; s = short-bole species; t = tall-bole species), number of sampled individuals (N), range of diameter at breast height (*DBH*), mean and standard deviation of *WSG* from (i) Dryad database (WSG_{Dryad}), (ii) destructive samples obtained at approximately breast height (WSG_{Base}) and (iii) destructive samples obtained on the entire tree and weighted by the volume of the compartment they came from (*WWSG*, see 2.5 for details).

Taxon	Family	*Sm*	N	*DBH* (cm) Min-Max	Wood specific gravity (kg m^{-3})				
					WWSG	S.D.	WSG_{Base}	S.D.	WSG_{Dryad}
Annickia chlorantha	Annonaceae	t	5	11.3–51	444.34	33.03	506.74	52.59	459.64
Baphia leptobotrys	Fabaceae	s	6	14.5–67	758.48	40.79	807.85	54.65	772.00
Cylicodiscus gabunensis	Fabaceae	t	11	13.5–159.5	645.25	97.33	796.23	101.85	778.84
Duboscia macrocarpa	Malvaceae	s	8	26.5–120.3	514.73	53.08	555.97	68.34	599.98
Entandrophragma cylindricum	Meliaceae	t	12	17.75–153.4	562.92	45.15	595.73	49.56	519.73
Eribromao blongum	Malvaceae	t	9	17.8–100.8	520.95	62.90	615.56	51.80	638.45
Erythrophleum suaveolens	Fabaceae	t	11	16.6–120.5	729.08	57.55	804.80	68.23	808.75
Macaranga barteri	Euphorbiaceae	s	5	17.2–53.5	348.04	19.79	361.74	48.06	381.79
Mansonia altissima	Malvaceae	t	7	19–74.56	509.06	20.44	529.70	30.65	723.23
Pentaclethra macrophylla	Fabaceae	s	5	11.5–112	669.96	185.86	805.69	207.85	702.48
Petersianthus macrocarpus	Lecythidaceae	t	10	14.7–74.5	548.70	53.08	601.44	58.98	608.25
Pterocarpus soyauxii	Fabaceae	t	10	11.6–94.3	559.02	50.46	692.19	43.98	626.89
Pycnanthus angolensis	Myristicaceae	t	8	14–95.2	387.33	44.75	450.51	32.03	408.90
Terminalia superba	Combretaceae	t	12	13–113.5	505.36	52.62	507.98	50.20	630.50
Triplochiton scleroxylon	Malvaceae	t	13	13.5–180.3	415.78	56.93	471.49	81.91	334.50

length were measured, so to derive fresh masses from sections' volume (see 2.4 – *Volumes estimation*) and specific gravity (see 2.4 – *Wood specific gravity estimation*). The fresh mass of leaves and reproductive parts was measured with a 300 kg capacity *Crane* electronic scale having a precision of 0.1 kg.

A 30–50 mm thick cross-sectional disc sample was extracted from each woody compartment of the tree. For discs with diameter greater than 20 cm, two opposite wedge-shaped samples were kept, stretching from the pith to the bark (according to the methodology defined in PREREDD+ project) to take into consideration radial variations (bark, sapwood and heartwood). Each wedge-shaped sample was immediately weighed in the field with a 5000 g capacity mechanic scale with a nominal precision of 25 g, whereas samples extracted from the crown were weighted with a 100 g capacity mechanic scale having a precision of 10 g. The samples were then sealed in a plastic bag to avoid water loss in preparation to determine the fresh volume in the laboratory.

2.4. Laboratory analyses

2.4.1. Volumes estimation

The volume of each woody compartment (V_c in m^3) was computed as the sum of compartment's sections volume (denoted v_s, in m^3). Each v_s was estimated using Smalian's formula (Pardé and Bouchon, 1988):

$$v_s = \{(B + b) \times 0.5\} \times L \tag{1}$$

where B is section's basal cross-sectional area (m^2), b is section's distal cross-sectional area (m^2) and L is section's length (m).

For correct determination of the cross-sectional area of sections with an irregular shape, the cross-sectional area was estimated by digitalizing their photographic images (Vincke, 2011). Photographs were taken with a Nikon 5 X digital camera and the cross-sectional area was obtained using Qgis (version 2.8) as described by Daphné and Philippe (2014). Summing all compartments' volumes gave the total tree volume V_T (m^3);

$$V_{T_i} = \sum_{j=1}^{n} V_{c_{ij}} \tag{2}$$

where $V_{c_{ij}}$ is the volume of compartment j of tree i (m^3).

2.4.2. Wood specific gravity estimation

For each wood sample taken to the laboratory, the fresh mass and other weigh measurements were made with a *Kern and Sohn* electronic scale (5 kg capacity and precision of 0.001 g). The fresh volume was determined by water displacement method (Vieilledent et al., 2012) following Archimedes Principle. The sample was then oven dried at 105 °C and its dry mass was obtained after three days or more, once mass measurements made every 6 h presented less than 1% differences. Sample *WSG* was calculated as its dry mass divided by its fresh volume. Moisture content (MC) was calculated as the difference between fresh and dry masses per unit fresh mass ([fresh mass – dry mass]/fresh mass).

2.5. Statistical analyses

For each woody compartment j, a volume-weighted wood specific gravity ($WWSG_j$) was calculated as the product of WSG_j (WSG_j is the average of the WSG of all the samples collected in that compartment j) and the compartment's volume V_{c_j} (m^3) relative to the entire tree volume, V_T (m^3):

$$WWSG_j = WSG_j \times \frac{V_{c_j}}{V_T} \tag{3}$$

A weighted average wood specific gravity at the tree level (*WWSG*) was then obtained by summing all $WWSG_j$ of that tree and was used for biomass predictions.

Estimating *WWSG* was possible in this study thanks to a complete destructive sampling of tree, mass and volume estimation of all compartments, and laboratory measurements made on wood samples for all compartments. To allow the non-destructive estimation of *WWSG*, we calibrated linear prediction models using the tree diameter at breast height (*DBH*), the index of stem morphology (S_m); the species *WSG* from Dryad database (WSG_{Dryad}); and the individual *WSG* sampled at approximately breast height (WSG_{Base}) as independent variables and *WWSG* as the dependent variable. Model selection was achieved using the Akaike's information criterion (AIC), the coefficient of determination (R^2) and the residual standard error (RSE) (Table 2).

Field AGB of each tree (AGB_{obs_i} in Mg), with $i = 1,\ldots,132$, was obtained by summing the dry masses of its different compartments. For woody compartments with fresh mass, the dry mass was obtained via the moisture content (dry mass = [fresh mass – (fresh mass × MC)]). For compartments with fresh volumes, their dry mass was obtained through the *WSG* of the compartment (dry weight = $V_{c_{ij}} \times WSG_j$). Leaves and reproductive organs were integrally weighed fresh in the field. Samples were collected from each tree and then oven dried at 60–70 °C to constant mass to derive the moisture content.

Estimated AGB (AGB_{est_i} in Mg) values were obtained by multiplying

Table 2
Linear prediction models for tree weighted average *WSG* (*WWSG*, kg m^{-3}). Models were based on species *WSG* from Dryad database (WSG_{Dryad}, kg m^{-3}), individual *WSG* from the base of the tree (WSG_{Base}, kg m^{-3}) and structural parameters, namely diameter at breast height (*DBH*, cm) and species morphology (S_m). Classical model fit metrics (R^2, RSE, AIC) are provided along with model parameters and associated confidence intervals (95%).

Models	Model parameters				Model performance		
	a	b	c	d	R^2	RSE	AIC
1: $WWSG = a + bWSG_{Base}$	90.31*** (46.62 134)	0.74*** (0.67 0.81)			0.77***	60.1	1459
2: $WWSG = a + bWSG_{Base} + cDBH$	58.13*** (15.7 100.57)	0.73*** (0.66 0.79)	0.64*** (0.38 0.91)		0.8***	55.5	1439
3: $WWSG = a + bWSG_{Base} + cDBH + dS_m$	53.91*** (11.94 95.88)	0.72*** (0.66 0.79)	0.69*** (0.42 0.95)	27.81*** (3.09 52.53)	0.81***	54.6	1436
4: $WWSG = a + bWSG_{Dryad}$	185.55*** (135.02 236.08)	0.6*** (0.52 0.68)			0.61***	78.07	1529
5: $WWSG = a + b\ WSG_{Dryad} + cDBH$	115.8*** (65.99 165.6)	0.62*** (0.54 0.69)	1.03*** (0.7 1.35)		0.7***	68.81	1496
6: $WWSG = a + bWSG_{Dryad} + cDBH + dS_m$	106.15*** (57.07 155.23)	0.61** (0.54 0.68)	1.09*** (0.76 1.41)	42.11*** (11.84 72.39)	0.72***	67.12	1491

Significance codes: 0 "***", 0.001 "**", 0.01 "*", 0.05 ".", 0.1 " ".

the total tree volume (V_T) by either WSG_{Base}, WSG_{Dryad} or *WWSG* predicted from our linear models.

For each tree, AGB_{est} values were compared to AGB_{obs} (destructive) values based on the mean of individual relative bias *s* (in %), which are defined as follows:

$$s_i = \left(\frac{AGB_{est.i} - AGB_{obs.i}}{AGB_{obs.i}}\right) \times 100 \quad (4)$$

For a model to be unbiased we expect the mean s_i (noted *s*) to be close to zero.

Prediction errors at the tree level are expected to scale down at the plot level as negative and positive errors compensate, yet this compensation may be dependent on the actual tree mass distribution in the sample plot if individual error systematically varies with tree mass. To account for this source of error, we employed a simulation procedure (Monte Carlo scheme) which propagates tree level AGB errors to plot level (*PAGB*) in two steps (as in Ploton et al., 2016). We used census data from 21 1-ha plots installed in the study area (Libalah et al., 2018) to propagate AGB error from tree to plot level. Each plot was subdivided into 25 square quadrats of 20 m side and the *DBH* of all trees with *DBH* ≥ 10 cm were measured. In total, 9 780 individuals were censuced, with a maximum observed *DBH* of 253 cm. The first step of the error propagation method consisted in attributing a simulated AGB value to each tree in a given quadrat (AGB_{sim}) corresponding to the actual AGB of a similar felled tree selected in the destructive database within the same *DBH* class value. The second step consisted in propagating individual errors from a given *WSG* source using the local distribution of s_i values as predicted by a Loess regression; for each AGB_{sim}, we randomly drew a S_{sim} value. Thus, we generated for each plot a realistic $PAGB_{sim}$ (*i.e.*, based on observed felled trees) with repeated realizations of a plot-level prediction error (in %) computed for *n* trees as follows.

$$S_{plot} = \frac{\sum_{i=1}^{n} (s_{sim}(i) \times AGB_{sim}(i))}{\sum_{i=1}^{n} AGB_{sim}(i)} \quad (5)$$

We computed the mean and the standard deviation of 1000 realizations of the plot-level prediction error for each of the simulated plots.

All analyses were performed in R statistical software (RStudio Team, 2016). The package PMCMR (Pohlert, 2016) was used for pairwise multiple comparisons of means.

3. Results

3.1. Comparison of wood specific gravity estimates

Comparing the three WSG estimates (*WWSG*, WSG_{Base} and WSG_{Dryad}) on15 species, we found that significant differences could be detected at least between two WSG estimates for 11 species, with *WWSG* being significantly lower than WSG_{Base} and WSG_{Dryad} in 9 cases (Fig. 1). On average, *WWSG* was approximately 11% lower than WSG_{Base} and 8% lower than WSG_{Dryad}.

Mean *WSG* variation from the stump to the small branches (compartment 1 to 7) showed a general decrease in all species (Appendix B) except for *Macaranga barteri*, a light wooded species which presented the opposite variation pattern. When plotting the distribution of $WWSG_j$ along tree species compartments (Appendix C), 11 species presented the highest $WWSG_j$ value at the bole (compartment n°3) and the lowest $WWSG_j$ in the stump (compartment n°1); the lower portion of the bole (compartment n°2) and the crown. In contrast, 4 species *Baphia leptobotrys*; *Duboscia macrocarpa*; *Macaranga. barteri* and *Pentaclethra macrophylla* presented highest $WWSG_j$ values in the crown compartments.

3.2. Models to predict WWSG

Among the six linear models tested to predict *WWSG*, the model based on WSG_{Base}, *DBH* and S_m (ie. model 3) yielded the best performance (R^2 = 0.81, AIC = 1436, Table 2). Replacing WSG_{Base} in model 3 by WSG_{Dryad} (model 6) led to a decrease in model fit (R^2 = 0.72; AIC = 1491). As the purpose of the models is to propose one with variables that are easily accessible and knowing that WSG_{Base} is not always easy to measure on the field, we focused on model 6 as our reference model to predict *WWSG*.

3.3. Tree level biomass estimations

Estimating tree AGB_{est} (derived from compartments-level volumes and *WSG)* from total tree volume and WSG_{Base} led to tree AGB overestimation of up to 10% (RMSE = 1.8) as shown in Fig. 2a. Also, using WSG_{Dryad} lead to tree AGB overestimation of up to 7% (RMSE = 3, Fig. 2b). However, using *WWSG* predicted from model 6 yielded the lowest bias (s = −1%, Fig. 2c).

3.4. Plot-level error propagation

Using the simulation procedure, we propagated AGB_{est} prediction error to 1-ha plots and observed that mean biases obtained when using

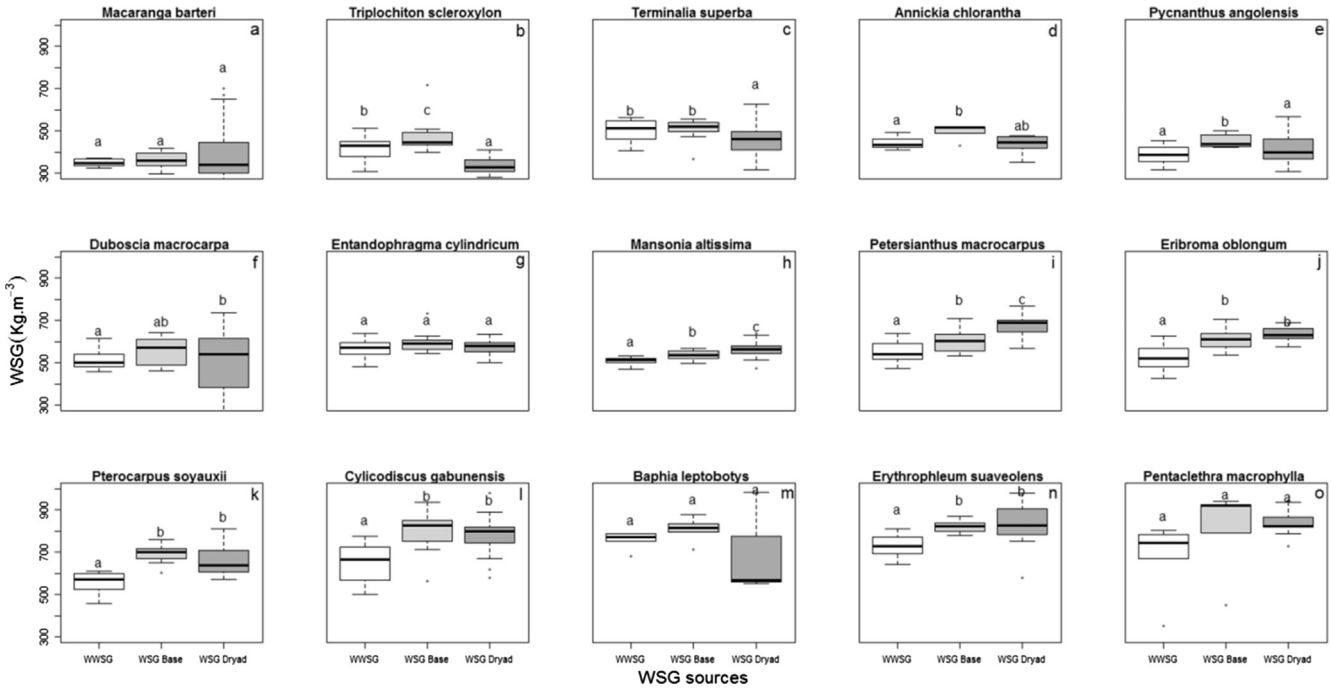


Fig. 1. Comparison between *WWSG*, WSG_{Base} and WSG_{Dryad} across 15 species. Letters above each box represent the results of Kruskal-Wallis post hoc test, with similar letters indicating that boxes mean values are not significantly different.

WSG_{Base} and WSG_{Dryad} were 9% (S.D. = ± 7; Fig. 3a) and 3% (S.D. = ± 7; Fig. 3b) respectively. Using *WWSG* predicted from model 6 reduced the bias by up to 0.1% (S.D. = ± 8; Fig. 3c) on estimated plot AGB.

When looking at the mean plot bias by *WSG* source against plot size (Fig. 4a), we observe a decreasing trend as the area of the plot increases up to a plot area of 0.64 ha from which the bias is constant (solid grey circles and solid black circles, respectively). When plotting AGB mean bias in function of the plot AGB (Fig. 4b), we observe a general decrease of bias as plot AGB increased for both WSG_{Base} and WSG_{Dryad} whereas the use of *WWSG* predicted with model 6 yielded a lower bias which did not appear to be correlated to plot AGB. Using WSG_{Base}, and WSG_{Dryad} in estimating AGB in small plots (ie. ≤ 0.4 ha) led to an overestimation of up to 15% and 11% respectively; this bias is reduced to 3% with *WWSG* predicted from model 6. This bias yielded with *WWSG* predicted from model 6 decreases down to 0.01% in 1 ha plots.

4. Discussion

Several studies have attempted to propose methods allowing to obtain more reliable estimation of tree-level *WSG* from field measurements (Bastin et al., 2015a,b; Deng et al., 2014; Osazuwa-Peters et al., 2014), with the aim to reduce bias in biomass assessment. However destructive datasets from tropical forests are relatively rare and not distributed evenly across regions. Most existing studies were furthermore limited to *WSG* variations in stems, and only a few studies (Henry et al., 2010) extended the sampling to tree crowns despite their important proportion in tropical trees volume and mass (Goodman et al.,

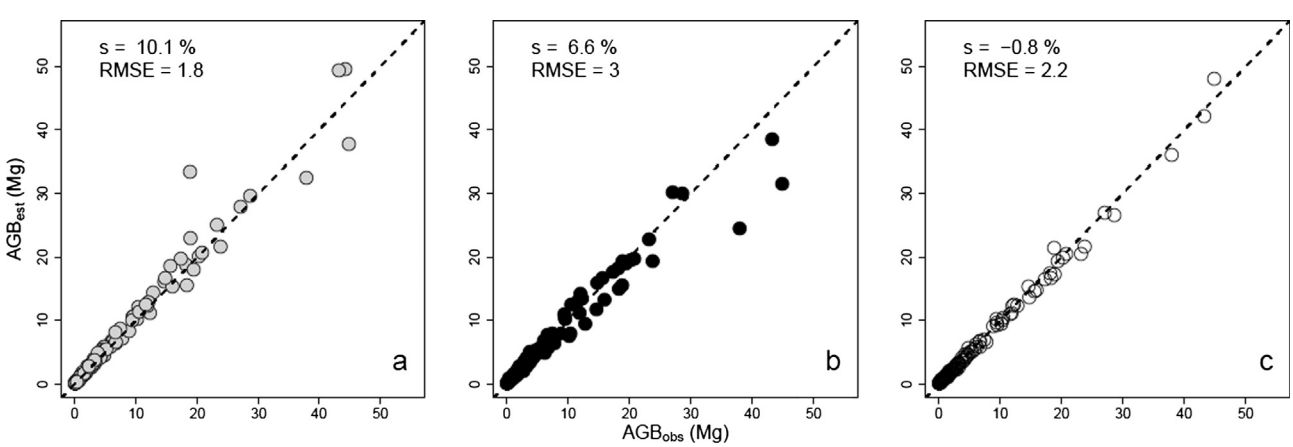


Fig. 2. Scatter plot of the estimated AGB from different WSG sources against field AGB. a = biomass predicted with WSG_{Base}; b = biomass predicted with WSG_{Dryad}; c = biomass estimated with *WWSG* predicted with model 6. The dotted line is the 1:1 line.

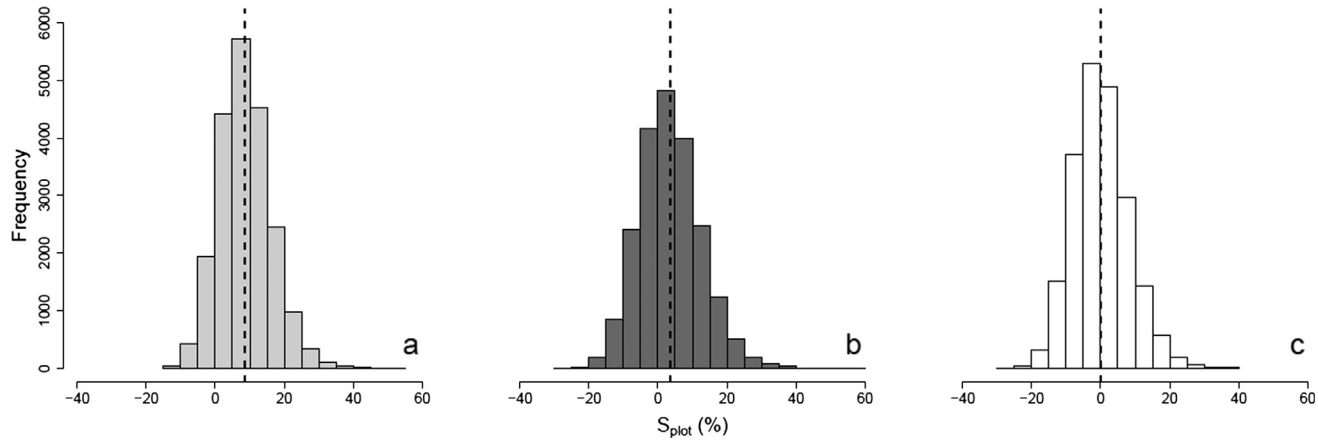


Fig. 3. Frequency distributions of plot-level AGB relative bias ($S_{plot,}$ in%) resulting from the use of different *WSG* sources: WSG_{Base} (caption a); WSG_{Dryad} (caption b) and *WWSG* predicted from model 6 (caption c), Dashed vertical lines represent distributions mean.

2014; Ploton et al., 2016). Here, we benefited from a dataset featuring a representative characterization of the specific richness of the sampling area and comprising a significant number of large trees (52% of the dataset with a *DBH* > 50 cm), and we could compute representative estimates of tree-level *WSG* (ie. *WWSG*) based on volume-weighted *WSG* on each tree compartment, from the stump to the crown, using a systematic sampling along the tree. The *WWSG* was generally lower than the tree basal *WSG*. This result is explained by the fact that most sampled trees (93% in our study) presented a decreasing *WSG* upward across tree compartments (Appendix B). Although some species may present the opposite variation pattern (eg. *Macaranga barteri* in our study), a decrease of *WSG* along the tree vertical profile seems to be a general pattern at the community level (Melo et al., 2005; Sarmiento et al., 2011; Swenson and Enquist, 2008). The *WWSG* was also found to be lower than species-average *WSG* derived from Dryad database. Indeed, wood samples gathered in repositories such as Dryad generally originate from the breast height or from the bole (Zanne et al., 2009), hence are subject to the same bias pattern as WSG_{Base}. The difference between *WWSG* and WSG_{Dryad} (or WSG_{Base}), and ultimately the bias in tree AGB estimate, is a function of the slope of tree *WSG* vertical profile but also of the relative volumes of the tree compartments. Interestingly, variations in species *WSG* vertical profile were to some extent compensated by variations in species morphology (in terms of compartments' relative volumes), leading to more homogeneous distribution of $WWSG_j$. For instance, while *Macaranga barteri* showed an increasing *WSG* from the stump to the crown, weighting compartments' *WSG* by compartments' volume led to the typical pattern of $WWSG_j$ variation (Appendix C-a), with a peak at the bole-level and in big size branches followed by a decrease toward small branches. In fact, we differentiated two $WWSG_j$ distribution strategies in the species sampled (Appendix C). In most species, the bole presented the highest *WWSG* values except *Macaranga barteri*, *Baphia leptobotrys*, *Duboscia macrocarpa* and *Pentaclethra macrophylla* who had highest values in the crown (Appendix C f; m, o). The latter four species were morphologically distinct (Appendix A) with a bole that was under-represented compared to other species.

Our set of predictive models (Table 2) for *WWSG* were calibrated across a set of 15 tree species in the specific context of semi-deciduous forests in Eastern Cameroun and should be used with caution for other

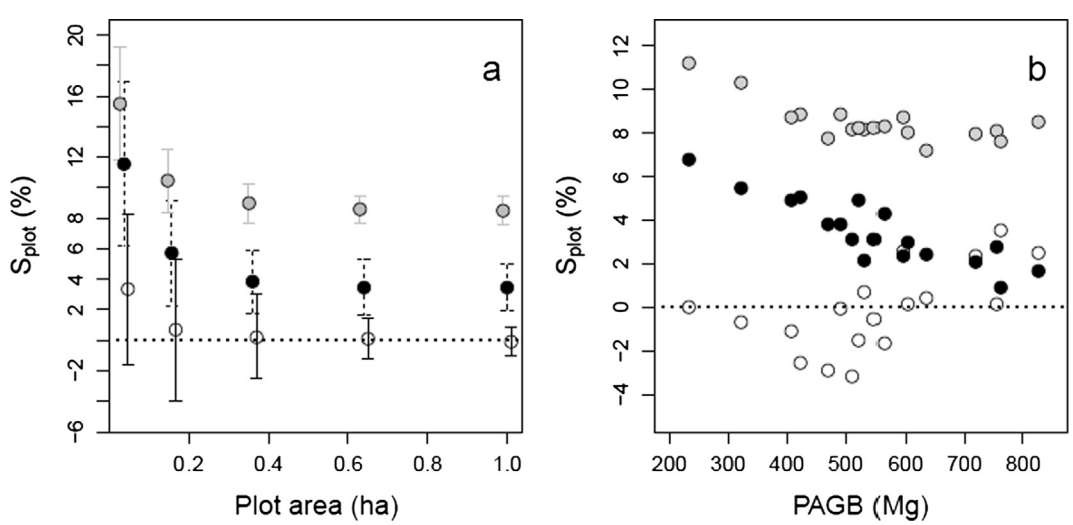


Fig. 4. Plot-level AGB relative bias ($S_{plot,}$%) as a function of plot area (caption a) and plot-level AGB (caption b). In caption a, plot size was set to 1-ha. In both caption, each dot represents the mean bias of a given simulated plot over 1000 realizations. Simulated plot AGB predictions ($PAGB_{sim}$) were made using different *WSG* sources: WSG_{Base} (solid grey circles) WSG_{Dryad} (solid black circle) and *WWSG* predicted from model 6 (solid white circles).

tree species and sites. However, they provide good insights into the feasibility of *WWSG* prediction as our best models based on WSG_{Base} (model 3) explained as much as 81% of the individual *WWSG* variation and the one based on WSG_{Dryad} (model 6) explained as much as 72% of the variation. The significant effects of the variables *DBH* and S_m in the models suggest that the overall structure and size of trees should be taken into account when estimating *WWSG*. Other factors not considered in this study could explain the remaining variability. Improvement of wood density estimation could for instance necessitate a better accounting of tree life history (De Castro et al., 1993).

Depending on the *WSG* source used, we obtained an overestimation of tree-level AGB of 10% on average when using WSG_{Base} and 7% on average when using WSG_{Dryad}, whereas using *WWSG* predicted from model 6 yielded an average bias of only - 1%. It is worth stressing that using WSG_{Dryad} does not induce a bias when tree AGB is estimated with a biomass allometry model calibrated on WSG_{Dryad} (such as the pantropical biomass model of Chave et al. 2014), because model's coefficients account for the variation pattern between WSG_{Dryad} and *WWSG*. However, this bias would propagate to AGB estimates when simply converting volume to biomass, as it is the case when one uses terrestrial LiDAR technologies to derive trees and forest AGB. Systematic differences in trees AGB derived from the two methods (ie. terrestrial LiDAR – based vs allometry model-based) may partially be attributed to this phenomenon (as in Gonzalez de Tanago et al., 2018).

Propagating tree-level AGB bias to the plot-level, we observed that plot-level bias (S_{plot}) was a function of plot AGB and plot size. S_{plot} increased as plot AGB and size decreased, although AGB overestimation was systematic with both WSG_{Base} and WSG_{Dryad}. At the 0.04 ha scale, the error on plot AGB estimate induced using WSG_{Dryad} was higher than 11% on average. We thus proposed a solution to correct the errors linked to plot size and complexity as encountered in LiDAR studies (Bouvier, 2015; Rafael M et al., 2017) because using *WWSG* values predicted from our model 6 significantly reduces the plot-level bias to 3% in small plots (0.04 ha) and 0.01% in 1 ha plots. The fact that bias propagation is dependent on plot structure implies that the use of uncorrected WSG_{Base} and $WSG_{Dryad,}$ for converting tree volumes into biomass in broader scale studies e.g. within National Forest Inventories or REDD+ scheme, will produce spatially structured errors, with different forest types having different overestimation levels.

5. Conclusion

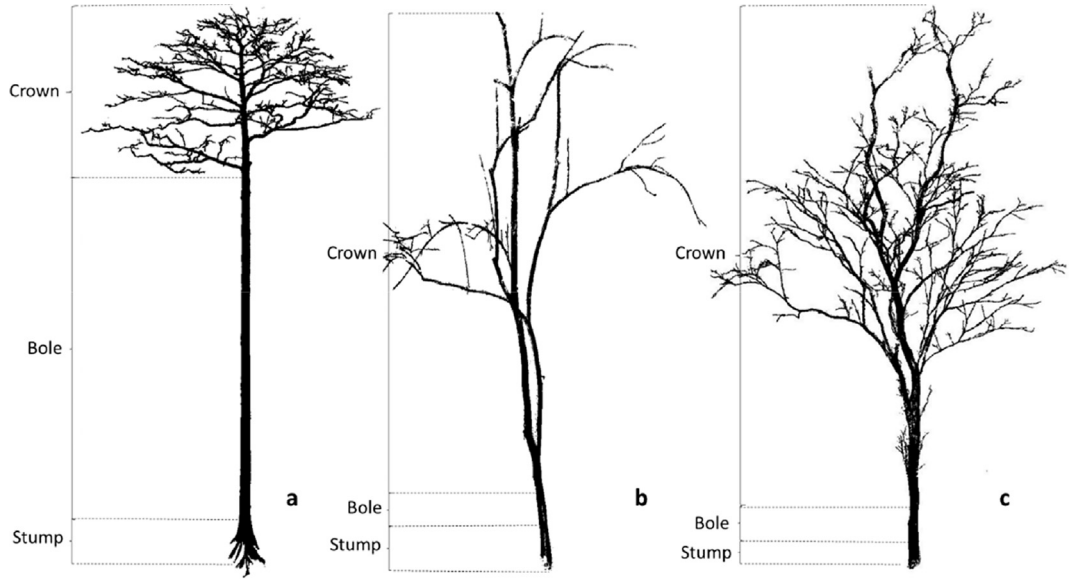
In this study, species-level average *WWSG* was generally lower than the *WSG* values recorded from Dryad and the basal *WSG* collected in the field. It was also shown that linear models incorporating few variables *i.e.* general tree size and structure, especially S_m and *DBH,* allow to accurately predict tree level *WWSG*. Therefore, estimating AGB with predicted *WWSG* produced less biased estimates at the tree level relative to WSG_{Base} and WSG_{Dryad}, which generally overestimate AGB. At the plot level, the bias yielded when predicting AGB with WSG_{Base} and WSG_{Dryad} was influenced by the size and total AGB of the plot; there was a decreasing trend as the overall plot size and AGB increases. Predicted *WWSG* values from our study produces plot-level estimation that are both less biased and less sensitive to forest structure when converting tree volume into biomass.

Acknowledgements

This research has received funding from the Global Environment Fund under the World Bank's grant No. TF010038, sub-component 2b of the COMIFAC Regional REDD+ Project "Establishment of allometric equations for the Congo Basin forests" a sub-component implemented by the ONFi/TEREA/Nature+ consortium. Adeline Fayolle and Adrien Peroches were involved in the establishment and follow-up of the sampling protocol and we also thank them for comments on earlier versions of the paper. We are very grateful to the Alpicam-Grumcam company and in particular D. Bastin, M. Ramoni and C. Pizzutto, for their constant logistics support during this and previous studies. The authors thank anonymous reviewers for comments that helped improve the quality of the paper.

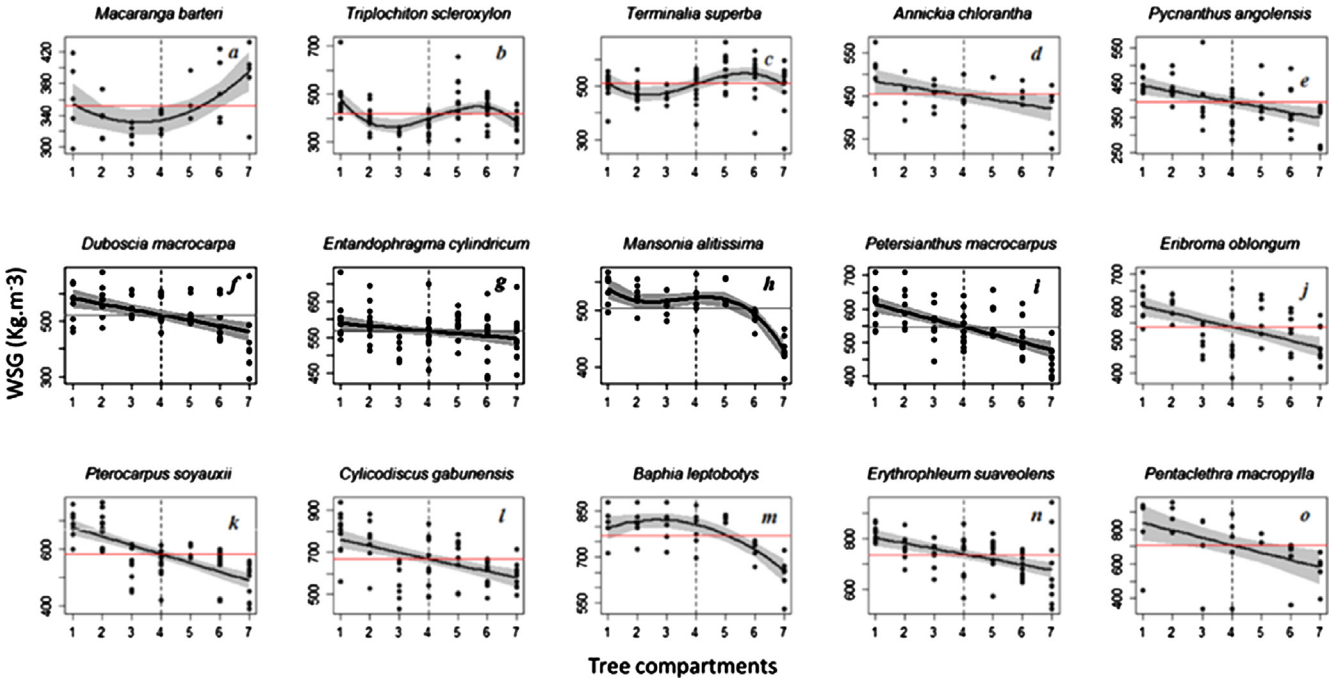
Appendix A

Different tree morphologies presented by the species sampled regarding the proportion of the bole. a = tall-bole species (*Terminalia superba*); b and c = short-bole species (*Duboscia macrocarpa* and *Baphia leptobotrys* respectively). Tree images are extracted from T-LiDAR scans.



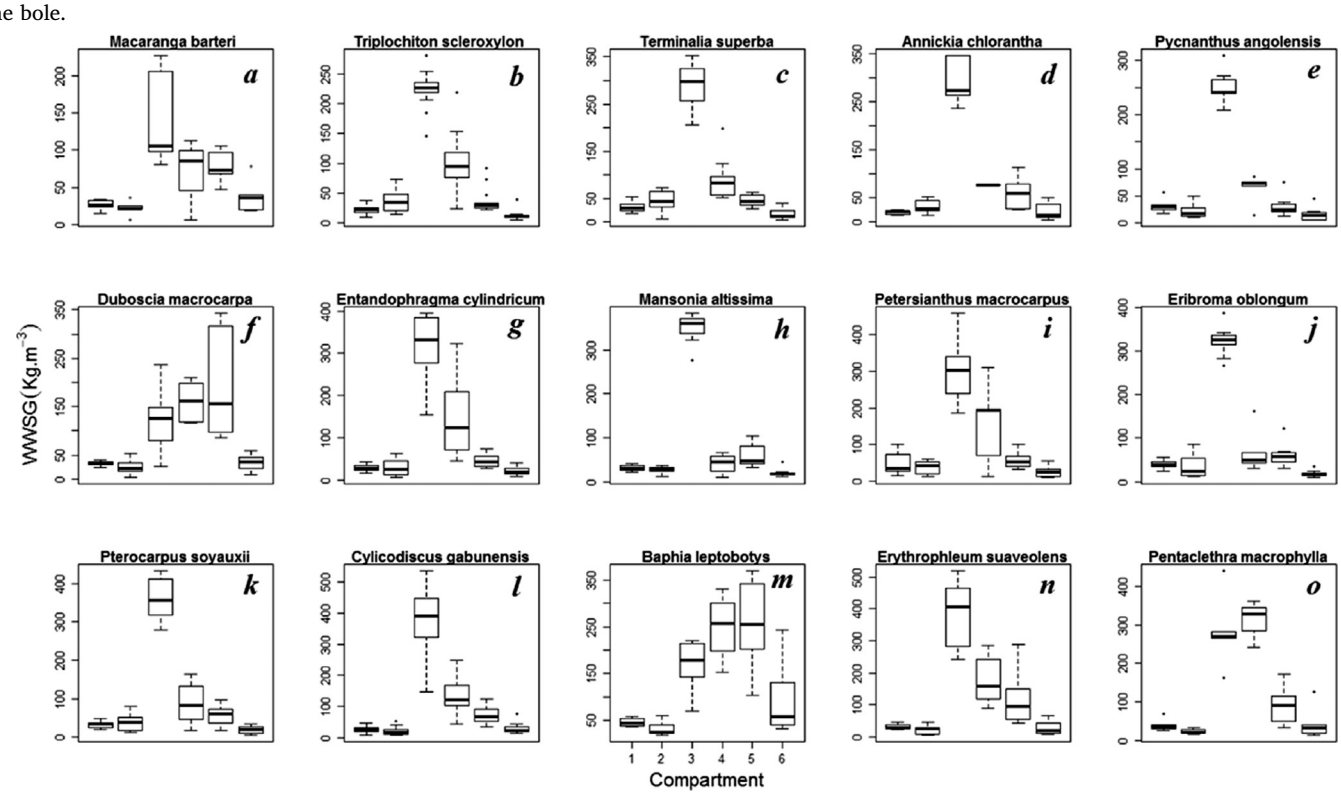
Appendix B

Vertical WSG profiles of the 15 species; X-axis shows the levels along the tree where wood samples were collected (1 = stump base; 2 = lower portion of the bole with buttresses, 3 = bole; 4 = upper portion of the bole before the first main branches, 5 = Big branches, 6 = medium branches, 7 = small branches), Y-axes shows the WSG. The black line represents the *WSG* best fit profile with 95% C.I (grey); the horizontal line represents the species' mean WSG and the dotted line represents the delimitation between the stem and crown.



Appendix C

WWSG distribution between woody compartments. 1 = stump; 2 = lower portion of the bole with buttresses, 3 = bole; 4 = big branches, 5 = middle sized branches, 6 = small branches. *Macaranga barteri, Duboscia macrocarpa* and *Baphia leptobotys* and *Pentaclethra macrophylla* present a *WWSG* profile different from other species; the highest *WWSG* values are observed in the branches whereas in other species the highest values are on the bole.



References

Alvaro, L.S., Gonzalez De Tanago, J., Bartholomeus, H., Herold, M., Avitabile, V., Raumonen, P., Martius, C., Goodman, R., Disney, M., Manuri, S., Burt, A., Calders, K., 2017. Above-ground Biomass Assessment of Large Trees with Terrestrial LiDAR and 3D Architecture Models.

Bastin, J.-F., Barbier, N., Réjou-Méchain, M., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Maniatis, D., de Haulleville, T., Baya, F., Beeckman, H., Beina, D., Couteron, P., Chuyong, G., Dauby, G., Doucet, J.-L., Droissart, V., Dufrêne, M., Ewango, C., Gillet, J.F., Gonmadje, C.H., Hart, T., Kavali, T., Kenfack, D., Libalah, M., Malhi, Y., Makana, J.-R., Pélissier, R., Ploton, P., Serckx, A., Sonké, B., Stevart, T., Thomas, D.W., De Cannière, C., Bogaert, J., 2015a. Seeing Central African forests through their largest trees. Sci. Rep. 5, 1–8. http://dx.doi.org/10.1038/srep13156.

Bastin, J., Fayolle, A., Tarelkin, Y., Van Den Bulcke, J., De Haulleville, T., Mortier, F., Beeckman, H., Van Acker, J., Serckx, A., Bogaert, J., De Cannière, C., 2015b. Wood specific gravity variations and biomass of central African tree species: The simple choice of the outer wood. PLoS One 10, 1–16. http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0142146.

Bouvier, M., 2015. Influence of sampling design parameters on biomass predictions derived from airborne lidar. 23–26.

Calders, K., Newnham, G., Burt, A., Murphy, S., Raumonen, P., Herold, M., Culvenor, D., Avitabile, V., Disney, M., Armston, J., Kaasalainen, M., 2015. Nondestructive estimates of above-ground biomass using terrestrial laser scanning. Methods Ecol. Evol. 6, 198–208. http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12301.

Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., Perez, R., 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. 409–420. http://doi.org/10.1098/rstb.2003.1425.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecol. Lett. 12 (4), 351–366.

Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrízar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. Glob. Chang. Biol. 20, 3177–3190. http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12629.

Daphné, H., Philippe, L., 2014. Qgis 08: Géoréférencement d'un raster. Gembloux.

De Castro, F., Williamson, G.B., Jesus, R.M., 1993. Radial variation in wood specific gravity of Joannesia princeps: the roles of age and diameter. Biotropica 25, 176–182.

Deng, X., Zhang, L., Lei, P., Xiang, W., Yan, W., Deng, X., Zhang, L., Lei, P., Xiang, W., Yan, W., 2014. Variations of wood basic density with tree age and social classes in the axial direction within Pinus massoniana stems in Southern China To cite this version : Variations of wood basic density with tree age and social classes in the axial direction within. Ann. For. Sci. 71, 505–516. http://dx.doi.org/10.1007/s13595-013-0356-y.

Disney, M.I., Boni Vicari, M., Burt, A., Calders, K., Lewis, S.L., Raumonen, P., Wilkes, P., 2018. Weighing trees with lasers: advances, challenges and opportunities. Interface Focus 8, 20170048. http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2017.0048.

Fayolle, A., Picard, N., Doucet, J.-L., Swaine, M., Bayol, N., Bénédet, F., Gourlet-Fleury, S., 2014. A new insight in the structure, composition and functioning of central African moist forests. For. Ecol. Manage. 329, 195–205. http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.014.

Ferraz, A., Saatchi, S., Mallet, C., Meyer, V., 2016. Lidar detection of individual tree size in tropical forests. Remote Sens. Environ. 183, 318–333. http://dx.doi.org/10.1016/J.RSE.2016.05.028.

Gibbs, H.K., Brown, S., Niles, J.O., Foley, J.A., 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. Environ. Res. Lett. 2, 45023. http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/2/4/045023.

Gonzalez de Tanago, J., Lau, A., Bartholomeus, H., Herold, M., Avitabile, V., Raumonen, P., Martius, C., Goodman, R.C., Disney, M., Manuri, S., Burt, A., Calders, K., 2018. Estimation of above-ground biomass of large tropical trees with terrestrial LiDAR. Methods Ecol. Evol. 9, 223–234. http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12904.

Goodman, R.C., Phillips, O.L., Baker, T.R., 2014. The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. Ecol. Appl. 24, 680–698.

Gourlet-Fleury, S., Mortier, F., Fayolle, A., Baya, F., Ouédraogo, D., Bénédet, F., Picard, N., 2013. Tropical forest recovery from logging: a 24 year silvicultural experiment from Central Africa. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 368.

Hackenberg, J., Wassenberg, M., Spiecker, H., Sun, D., 2015. Non destructive method for biomass prediction combining TLS derived tree volume and wood density. Forests 6, 1274–1300. http://dx.doi.org/10.3390/f6041274.

Henry, M., Besnard, A., Asante, W.A., Eshun, J., Adu-Bredu, S., Valentini, R., Bernoux, M., Saint-André, L., 2010. Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. For. Ecol. Manage. 260, 1375–1388. http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.040.

Joseph, S., Herold, M., Sunderlin, W.D., Verchot, L.V., 2013. REDD+ readiness: Early insights on monitoring, reporting and verification systems of project developers. Environ. Res. Lett. 8. http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/034038.

Letouzey, R., 1968. Etude phytogéographique du Cameroun. In: Encyclopédie Biologique, vol. 69. p. 511.

Libalah, Moses B., Droissart, Vincent, Sonké, Bonaventure, Kamdem, Gyslene, Kamdem, Narcisse, Mofack, Gislain II, Pélissier, Raphaël, Ploton, Pierre, Réjou-Méchain, Maxime, Lewis, Simon L., Momo, Stéphane Takoudjou, Texier, Nicolas, Zebazé, Donatien, Barbier, Nicolas, Couteron, Pierre, 2018. Soil and climate gradients complementarily influence the abundance of scarce and abundant tree species in Central African moist forests. J. Veg. Sci 33pp (in prep).

Maniatis, D., Malhi, Y., Saint André, L., Mollicone, D., Barbier, N., Saatchi, S., Henry, M., Tellier, L., Schwartzenberg, M., White, L., 2011. Evaluating the potential of commercial forest inventory data to report on forest carbon stock and forest carbon stock changes for REDD+ under the UNFCCC. Int. J. For. Res. 2011, 1–13. http://dx.doi.org/10.1155/2011/134526.

Melo, E., Walker, B., Fearnside, P.M., 2005. Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. For. Ecol. Manage. 208, 261–286. http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2004.12.007.

Momo, T.S., Ploton, P., Sonké, B., Hackenberg, J., Griffon, S., de Coligny, F., Kamdem, N.G., Libalah, M., Mofack, G.I., Le Moguédec, G., Pélissier, R., Barbier, N., 2017. Using Terrestrial Laser Scanning data to estimate large tropical trees biomass and calibrate allometric models: a comparison with traditional destructive approach. Methods Ecol. Evol. http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12933.

Nock, C.A., Geihofer, D., Grabner, M., Baker, P.J., 2009. Wood density and its radial variation in six canopy tree species differing in shade-tolerance in western Thailand. Ann. Bot. 104, 297–306. http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcp118.

Osazuwa-Peters, O.L., Wright, S.J., Zanne, A.E., 2014. Radial variation in wood specific gravity of tropical tree species differing in growth-mortality strategies. Am. J. Bot. 101, 803–811. http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1400040.

Pardé, J., Bouchon, J., 1988. Dendrométrie, Agroparistech.

Picard, N., Boyemba Bosela, F., Rossi, V., 2015. Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. Ann. For. Sci. 72, 811–823. http://dx.doi.org/10.1007/s13595-014-0434-9.

Picard, N., Saint-andré, L., Henry, M., 2012. Manuel de construction d ' équations allométriques pour l ' estimation du volume et la biomasse des arbres.

Ploton, P., Barbier, N., Couteron, P., Antin, C.M., Ayyappan, N., Balachandran, N., Barathan, N., Bastin, J.-F., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Gastellu-Etchegorry, J.-P., Kamdem, N.G., Kenfack, D., Libalah, M., Mofack, G., Momo, S.T., Pargal, S., Petronelli, P., Proisy, C., Réjou-Méchain, M., Sonké, B., Texier, N., Thomas, D., Verley, P., Zebaze Dongmo, D., Berger, U., Pélissier, R., 2017. Toward a general tropical forest biomass prediction model from very high resolution optical satellite images. Remote Sens. Environ. 200, 140–153. http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2017.08.001.

Ploton, P., Barbier, N., Momo, S.T., Rejou-Mechain, M., Boyemba Bosela, F., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Fayolle, A., Calisto Goodman, R., Henry, M., Guy Kamdem, N., Katembo Mukirania, J., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonke, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Couteron, P., Berger, U., Pélissier, R., 2016. Closing a gap in tropical forest biomass estimation: Taking crown mass variation into account in pantropical allometries. Biogeosciences 13, 1571–1585. http://dx.doi.org/10.5194/bg-13-1571-2016.

Pohlert, T., 2016. The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). CRAN. https://doi.org/http://cran.ms.unimelb.edu.au/web/packages/PMCMR/vignettes/PMCMR.pdf.

Rafael, M, N.-C., Eduardo, G.-F., Jorge, G.-G., Carlos J Ceacero, R., Rocío, H.-C., 2017. Impact of plot size and model selection on forest biomass estimation using airborne LiDAR: A case study of pine plantations in southern Spain. J. For. Sci. 63, 88–97. https://doi.org/10.17221/86/2016-JFS.

Ramananantoandro, T., Rafidimanantsoa, H.P., Ramanakoto, M.F., 2015. Forest aboveground biomass estimates in a tropical rainforest in Madagascar: new insights from the use of wood specific gravity data. J. For. Res. 26, 47–55. http://dx.doi.org/10.1007/s11676-015-0029-9.

RStudio Team, -, 2016. RStudio: Integrated Development for R. [Online] RStudio, Inc., Boston, MA URL http//www.rstudio.com RStudio, Inc., Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2340-5.

Sarmiento, C., Patiño, S., Timothy Paine, C.E., Beauchêne, J., Thibaut, A., Baraloto, C., 2011. Within-individual variation of trunk and branch xylem density in tropical trees. Am. J. Bot. 98, 140–149. http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1000034.

Slik, J.W.F., Paoli, G., Mcguire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., Blanc, L., Bongers, F., Boundja, P., Clark, C., Collins, M., Dauby, G., Ding, Y., Doucet, J.L., Eler, E., Ferreira, L., Forshed, O., Fredriksson, G., Gillet, J.F., Harris, D., Leal, M., Laumonier, Y., Malhi, Y., Mansor, A., Martin, E., Miyamoto, K., Araujo-Murakami, A., Nagamasu, H., Nilus, R., Nurtjahya, E., Oliveira, Á., Onrizal, O., Parada-Gutierrez, A., Permana, A., Poorter, L., Poulsen, J., Ramirez-Angulo, H., Reitsma, J., Rovero, F., Rozak, A., Sheil, D., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Spironelo, W., ter Steege, H., Stevart, T., Navarro-Aguilar, G.E., Sunderland, T., Suzuki, E., Tang, J., Theilade, I., van der Heijden, G., van Valkenburg, J., Van Do, T., Vilanova, E., Vos, V., Wich, S., Wöll, H., Yoneda, T., Zang, R., Zhang, M.G., Zweifel, N., 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. Glob. Ecol. Biogeogr. 22, 1261–1271. http://dx.doi.org/10.1111/geb.12092.

Stovall, A.E.L., Vorster, A.G., Anderson, R.S., Evangelista, P.H., Shugart, H.H., 2017. Nondestructive aboveground biomass estimation of coniferous trees using terrestrial LiDAR. Remote Sens. Environ. 200, 31–42. http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2017.08.013.

Swenson, N.G., Enquist, B.J., 2008. The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. Am. J. Bot. 95, 516–519. http://dx.doi.org/10.3732/ajb.95.4.516.

Vieilledent, G., Vaudry, R., Andriamanohisoa, S.F.D., Rakotonarivo, O.S., Randrianasolo, H.Z., Razafindrab, H.N., Rakotoarivony, C.B., Ebeling, J., Rasamoelina, M., 2012. A universal approach to estimate biomass and carbon stock in tropical forests using generic allometric models. Ecol. Appl. 22, 572–583.

Vincke, D., 2011. Elaboration d' une méthodologie d'estimation de la biomasse ligneuse aérienne de populations d' espèces commerciales du Sud-Est Sud Est du Cameroun. Gembloux agro bio tech, Université de Liège.

Wassenberg, M., Chiu, H.S., Guo, W., Spiecker, H., 2015. Analysis of wood density profiles of tree stems: incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. Trees – Struct. Funct. 29, 551–561. http://dx.doi.org/10.1007/s00468-014-1134-7.

Williamson, G.B., Wiemann, M.C., 2010. Measuring wood specific gravity...Correctly. Am. J. Bot. 97, 519–524. http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0900243.

Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C., Chave, J., Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C., Chave, J., 2009. Global Wood Density Database. https://doi.org/10.5061/DRYAD.234/1.

Publication 3

Geophysical Research Letters

RESEARCH LETTER
10.1029/2019GL083514

Key Points:
- A destructive data set of leaf area was collected for 13 tree species representative of African semideciduous forests
- Operational allometric models are provided to estimate leaf area and leaf area index, which could apply to forests in this ecosystem
- Model exponents agree with theoretical expectations, and leaf area index in dense tropical forests seems higher than previously assessed

Supporting Information:
- Supporting Information S1

Correspondence to:
N. F. Sirri,
sirrinelly@yahoo.com

Citation:
Sirri, N. F., Libalah, M. B., Momo Takoudjou, S., Ploton, P., Medjibe, V., Kamdem, N. G., et al. (2019). Allometric models to estimate leaf area for tropical African broadleaved forests. *Geophysical Research Letters*, *46*. https://doi.org/10.1029/2019GL083514

Received 30 APR 2019
Accepted 5 JUL 2019
Accepted article online 11 JUL 2019

©2019. American Geophysical Union. All Rights Reserved.

Allometric Models to Estimate Leaf Area for Tropical African Broadleaved Forests

N. F. Sirri[1], M. B. Libalah[1], S. Momo Takoudjou[1,2], P. Ploton[2], V. Medjibe[3], N. G. Kamdem[1], G. Mofack[1], B. Sonké[1], and N. Barbier[2]

[1]Plant Systematics and Ecology Laboratory (LaBosystE), Department of Biology, Higher Teachers' Training College, University of Yaoundé I, Yaoundé, Cameroon, [2]AMAP, IRD, CNRS, CIRAD, INRA, Université de Montpellier, Montpellier, France, [3]Commission des Forêts d'Afrique Centrale (COMIFAC), Yaoundé, Cameroon

Abstract Direct and semidirect estimations of leaf area (LA) and leaf area index (LAI) are scarce in dense tropical forests despite their importance in calibrating remote sensing products, forest dynamics, and biogeochemical models. We destructively sampled 61 trees belonging to 13 most abundant species in a semideciduous forest in southeastern Cameroon. For each tree, all leaves were weighed, and for a subsample of branches, leaves were counted and the LA measured. Allometric models were calibrated to allow semidirect estimation of LAI at tree and stand levels based on forest inventory data ($R^2 = 0.7$, bias = 21.2%, error = 39.5%) and on predictors that could be extracted from very high resolution remote sensing data ($R^2 = 0.63$, bias = 35.1%, error = 58.73). Using twenty-one 1-ha forest plots, stand level estimations of LAI ranged from 4.42–13.99. These values are higher than previous estimates generally obtained using indirect methods. These results may have important consequences on ecosystem exchanges and the role of tropical forest in global cycles.

Plain Language Summary Leaf area (LA) and leaf area index (LAI) are useful parameters characterizing the plant-atmosphere interface where matter and energy are exchanged. However, direct or semidirect estimations are not common in dense tropical forests. In this study, we used a destructive data set of trees of varied species and sizes from the semideciduous forest of southeastern Cameroon to predict total tree LA. Based on this data, we developed operational allometric models to allow for semidirect estimation of LA and LAI at tree and stand levels. These models would be of considerable use for climate-vegetation modeling and remote sensing communities.

1. Introduction

Leaf area (LA) is a crucial variable in modulating vegetation productivity and its interactions with the environment via its role in carbon and water cycles (Baldocchi et al., 2002). Generally, it is measured via leaf area index (LAI), which corresponds to the total one-sided LA per unit area of horizontal land, measured in square meters per square meter (Watson, 1947).

LAI plays a central role as a modulating parameter of most dynamic global climate-vegetation models (Bonan, 2008; Fisher et al., 2009). However, it is poorly quantified in complex tropical forests because of labor intensiveness. Field estimation of LAI has mostly been performed through indirect methods (Bréda, 2003; Cournac et al., 2002; Frazer et al., 1999; Ma et al., 2015), only a few direct measurements have ever been performed (Clark et al., 2008), and these few were restricted to very small areas (Putz, 1983). Only 8% of the total global ground-based LAI observations are from the tropical biomes (Asner et al., 2003; Kalácska et al., 2004; Moser et al., 2007). To our knowledge, no data on LAI are available for the tropical forests of central Africa.

Calibration of remote sensing (RS) products is limited by this data scarcity of ground-based LAI data (Asner et al., 2003). As the spatial resolution of RS data improves, it is now possible to gain access to tree crown dimensions, whereas traditional RS methods had to assume the homogeneity of biophysical parameters across tens to hundreds of meters (Tian et al., 2002). It is thus becoming necessary to rethink ground measurements with an explicit consideration of crown dimensions (Bastin et al., 2018; Coomes et al., 2017; Jucker et al., 2017).

Efforts are seriously needed to collect ground data on LA in tropical forests to explicitly account for forest-canopy structure. In terms of methodology, direct or semidirect methods rely on measurements of

LA using LA meters, harvesting, or through dimension-to-area relationships (allometry; Bréda, 2003). Semidirect and direct methods are the only means of providing estimates of LA per se (Bréda, 2003), as indirect methods based on light attenuation or detection of canopy openings in hemispherical photographs provide access only to plant area index (Welles & Norman, 1991). The passive optical approaches are reported to underestimate LAI by 25–50% (Bréda, 2003) given that they saturate at high LAI values (5 to 6 m^2/m^2; Gower et al., 1999). Light detection and ranging (LiDAR) is an active optical method of indirectly measuring LA and has been shown to accurately estimate LAI without saturation at LAI values greater than 5 in dense tropical forest stands (Lefsky et al., 2002). Thus, LiDAR-based measurements could solve the limitations of passive optical approaches (Tymen et al., 2017; Vincent et al., 2017), although the automation of leaf-wood segmentation in LiDAR point clouds remains challenging (Momo Takoudjou et al., 2018).

According to the pipe model theory, sapwood area should be an ideal allometric predictor of LA (Lehnebach et al., 2018), but it is usually not easy to differentiate sapwood from heartwood in tropical species, even via wood cores. Hence, diameter at 1.3 m breast height (DBH) is often used instead. This approximation was shown to be quite robust in a range of ecosystems in which the relation between LA and trunk section holds across eight orders of magnitude in plant size (Duursma et al., 2003). There are also general expectations for the relation between LA and other plant dimensions. According to the metabolic theory, LA is expected to scale as a power 2 function with DBH (also compatible with the pipe model theory) and as a three-fourths power of crown volume (fractal exchange network; West et al., 1999).

This study aimed to develop allometric models to predict LA and LAI at tree and stand levels at the full-leaf stage for the broadleaved semideciduous forests of southeastern Cameroon based on an extensive data set obtained by the destructive sampling of 61 trees belonging to 13 abundant species. Specifically, we conducted our approach as follows: (i) directly measure total tree leaf mass and leaf mass to area conversion factors (i.e., specific leaf area, SLA) for trees of different species and DBH ranges, (ii) calibrate allometric models for LA estimation at tree level, and (iii) predict LAI at stand level using the allometric models and inventories from 21 one-hectare plots established in close proximity to destructive sampling sites.

2. Materials and Methods

2.1. Study Site

The study area (14°15′29″ and 14°59′57″E and 3°40′5″ and 4°9′1″N) is located in southeastern Cameroon within the forest management units 10-051 and 10-053 managed by the Alpicam-Grumcam logging company. The vegetation is referred to as dense moist Guineo-Congolese forest dominated by semideciduous trees of Malvaceae and Cannabaceae (Letouzey, 1985). There are two distinct rainy seasons (April–May and September–December) with an annual average precipitation from 1,500 to 2,000 mm (Fick & Hijmans, 2017; Hijmans et al., 2005). The average altitude is 660 m above sea level. Temperatures are relatively low compared to other parts of central Africa, with annual means varying between 20 and 25 °C (Fick & Hijmans, 2017; Hijmans et al., 2005). Granites and schists form the bedrock under reddish-brown Ferralsols (Ségalen, 1967).

2.2. Data Collection

Using forest management inventory data from the logging company and plot data, we selected 13 of the most abundant tree species belonging to wide ranges of wood density and tree sizes (Table S1 in the supporting information). Tree selection was either opportunistic along planned skid trails or based on the logging company's map of exploitable trees when individuals of particular size classes were rare. In both cases, sampled trees were part of normal company operations under legal traceability and sustainability rules. Twelve of the felled trees were actually processed by the company. The sample included no endangered or protected species. Fieldwork was conducted from July to September 2015 and from October to December 2016, which coincided with the full-leaf stage period for most species in the area. Species identification was made in the field by local botanists and verified at the National Herbarium in Yaoundé and the Herbarium and Library of African Botany in Brussels using voucher specimens.

2.3. Tree Level Data

Prior to felling, tree trunk diameter was measured at breast height or 30 cm above the point of last deformation (DBH, cm) using a 5-m-diameter tape. We used a transponder T3 and a Haglöf vertex IV to measure

total tree height (H, m) and trunk height (Ht, m) defined as the height up to the first major branch. Crown radii in each cardinal direction were measured using a distance tape as the horizontal distance between the trunk's center and the crown's outer edge (determined by a clinometer; Van Laar & Akça, 2007). We then computed crown depth (Hc, m) as H minus Ht, crown diameter (Dc, m) as 2 times the average of crown radii and crown volume (Vc, m^3) as the volume of an ellipsoid (equation (1)).

$$\mathrm{Vc} = \frac{4}{3}*\pi*\left(\frac{\mathrm{Dc}}{2}\right)2*\left(\frac{\mathrm{Hc}}{2}\right) \tag{1}$$

After felling, the lengths of tree and stump height were measured with the distance tape. To estimate the field-derived tree LA (m^2), we performed the following steps:

1. The fresh mass of all leaves in the tree crown (including twigs of diameter ≤10 mm) was weighed using a PCE-CS 300 crane scale with a precision of 0.05 kg.
2. Three branches were randomly sampled from the top, intermediate and bottom positions of the crown; leaves and twigs of a diameter ≤10 mm were weighed with the same protocol as (i), and all leaves were counted.
3. For each branch sampled, a subsample of 10–50 leaves (leaves considered as a botanical rather than a photosynthetic unit) was collected in sealed bags before being weighed fresh using a KERN® electronic balance with a precision of 0.01 g. These leaves were then scanned (spread to avoid overlapping) using a CanoScanLiDE® 120 scanner with a 2,400 × 4,800-dpi resolution. The scanned images were analyzed with TOASTER software (Borianne & Brunel, 2012) at 2,550 × 3,507 pixels to obtain an estimate of the area of each leaf blade. Leaves were then oven-dried and weighed again.

Mean single leaf area (m^2) and SLA (m^2/kg), which are standard functional traits (Cornelissen et al., 2003), were directly computed from the measurements in (iii) above. These traits may vary within a tree, but we assured this variation was considered with our crown branch sampling method.

Given that leaves at crown level were weighed with twigs (for efficiency), we computed a modified SLA_{l+t} (m^2/kg) as shown in equation (2) to estimate total tree LA from the leaf + twigs mass (WL_{tr}, kg; equation (3)). The total LA of each sampled branch (LA_{br}, m2) was obtained by multiplying the mean single LA by the number of leaves of that branch. SLA_{l+t} was then computed at the branch level as the ratio between the LA_{br} and the leaf mass of sampled branches including twigs (WL_{br}, kg) and averaged across all N sampled branches of the tree.

$$\mathrm{SLA}_{l+t} = \frac{\sum_1^N \left(\frac{\mathrm{LA}_{br}}{\mathrm{WL}_{br}}\right)}{N} \tag{2}$$

$$\mathrm{LA} = \mathrm{WL}_{tr} \times \mathrm{SLA}_{l+t} \tag{3}$$

2.4. Plot Level Data

We used data from 21 noncontiguous 1-ha plots, set up within the same sites as the tree level destructive data. All plots were established following a standardized protocol, which included (i) DBH measurements for all trees ≥10 cm; (ii) H measurements taken for ~50 trees per plot, chosen to capture the full size range of individuals, using a handheld Trupulse® 360° R laser rangefinder; and (iii) species identification by experienced botanists and subsequent verification of voucher specimens by the herbaria aforementioned. The plot level data set consisted of 9,779 DBH and 1,188 H measurements. To predict heights of trees not measured in the field, we tested several popular height-diameter allometric model forms (Banin et al., 2012; Feldpausch et al., 2011; Kearsley et al., 2017) and selected the Weibull model form, which generally provided the best fit criteria across plots. Model fit and selection was performed with the *modelHD* function of the BIOMASS R-package (Réjou-Méchain et al., 2017).

2.5. Data Analysis

2.5.1. Establishment of LA Allometric Models

A first set of models to test the predictive ability of the different tree parameters on tree LA was fitted using simple bivariate power functions between LA and DBH (m_{DBH}), H (m_H), Dc (m_{Dc}), and Vc (m_{Vc}). Models were fitted on log-transformed data, and predictions were corrected using the Baskerville correction factor (Baskerville, 1972).

We developed a full model combining several tree dimensions (m_{FULL}). We selected DBH, Vc, and Ht as predictors. Since Vc is a composite of Dc and crown depth, the two latter variables were excluded from m_{FULL}. Similarly, combining Vc (which accounts for crown depth) and Ht provided information on total tree height; hence, H was also excluded from m_{FULL}. The three predictors (DBH, Vc, and Ht) were added as additive terms in the log-transformed model, and all combinations of predictors' interactions were considered. We also tested whether including species level wood specific gravity as an additional predictor improved the fit of LA models.

Last, we built two additional models with specific applications in mind: to allow for semidirect stand level and very high-resolution RS approaches. The first model was based on DBH and H (without interaction) and aimed at being applied to forest inventory data (m_{INVENT}). The second model combined H and Dc (without interaction), two variables that can be retrieved from RS data over large areas, in particular using airborne LiDAR technology ($m_{A\text{-}LiDAR}$; Ferraz et al., 2016; Jucker et al., 2017).

In addition to common model fit metrics (Akaike information criterion [AIC], residual standard error [RSE], and adjusted R^2), we used the vector of relative residuals (i.e., the vector of s_i; equation (4)) to compute an index of model bias (median of relative residuals, MRR, %) and an index of model error (median of absolute relative residuals, MARR, %).

$$s_i = \frac{\text{pred}_i - \text{obs}_i}{\text{obs}_i} \tag{4}$$

where obs_i is the field-derived LA of tree i and pred_i is the model prediction.

2.5.2. Estimation of Plot Level LAI

We applied m_{INVENT} to our inventory data (i.e., measured DBH and measured/predicted H on 21 one-ha inventory plots) to estimate LAI at the plot level, by summing the estimated LA of all trees in the plot and dividing by the plot area (1 ha). We used a numerical approach to propagate the errors of both the LA and H:DBH allometry models from the tree to the plot level. For a given tree i in plot j, one iteration of the error propagation procedure consisted of (1) adding a random error to tree predicted height, (2) using tree height computed at Step 1 together with measured tree DBH to predict tree LA, and (3) adding a random error to predicted tree LA. The error on the tree height prediction was drawn from a random distribution $N(0, RSE_{H:DBH})$, with $RSE_{H:DBH}$ as the residual standard error of the H:DBH allometry model applied to plot j. The error on the LA prediction was drawn from a random distribution $N(0, RSE_{LA})$, with RSE_{LA} as the residual standard error of m_{INVENT}.

We iterated this simulation procedure 1,000 times and obtained, for plot j, 1,000 estimates of plot level LAI, from which we extracted the mean as the estimate of plot level LAI, and the 2.5th and 97.5th quantiles as the lower and upper bounds, respectively, of the 95% confidence interval around the mean. All analyses were performed in R-software v.3.4.4 (R Core Team, 2016).

3. Results

3.1. Tree Level LA Measurements

The results obtained at the tree level for each species are summarized in Figure 1. We sampled 61 trees belonging to 13 species covering wide ranges of DBH (14 to 180 cm), H (10.38 to 58.24 m), and Dc (2.78 to 31.91 m). The DBH and H ranges covered by the destructive data set were representative of the surrounding forests, and, in particular, the 21 one-hectare plots (Figure S1). Field-derived total tree LA spanned four orders of magnitude (16 to 11,080 m^2). *Erythrophleum suaveolens* (compound leaves) presented the largest mean single LA, with an average of 0.076 m^2, and one of the smallest SLA values with an average of 0.515 m^2/kg. *Duboscia macrocarpa* had the largest species average SLA (1.14 m^2/kg) and a small mean single LA (0.007 m^2). At the tree level, LA values were a function of tree size: a *Triplochiton scleroxylon* tree of 180 cm DBH had the highest LA value (11 080.84 m^2).

3.2. LA Allometric Models

Among the different tree parameters, Vc was the best predictor of tree level LA (m_{Vc}, $R^2 = 0.71$, AIC = 135.4), followed by DBH (m_{DBH}, $R^2 = 0.68$, AIC = 142.5), Dc (m_{Dc}, $R^2 = 0.61$, AIC = 154.7), and H (m_H, $R^2 = 0.34$, AIC = 186.3, Table 1a). All four models showed positive biases, with MRR ranging from ~32% for m_{DBH} to

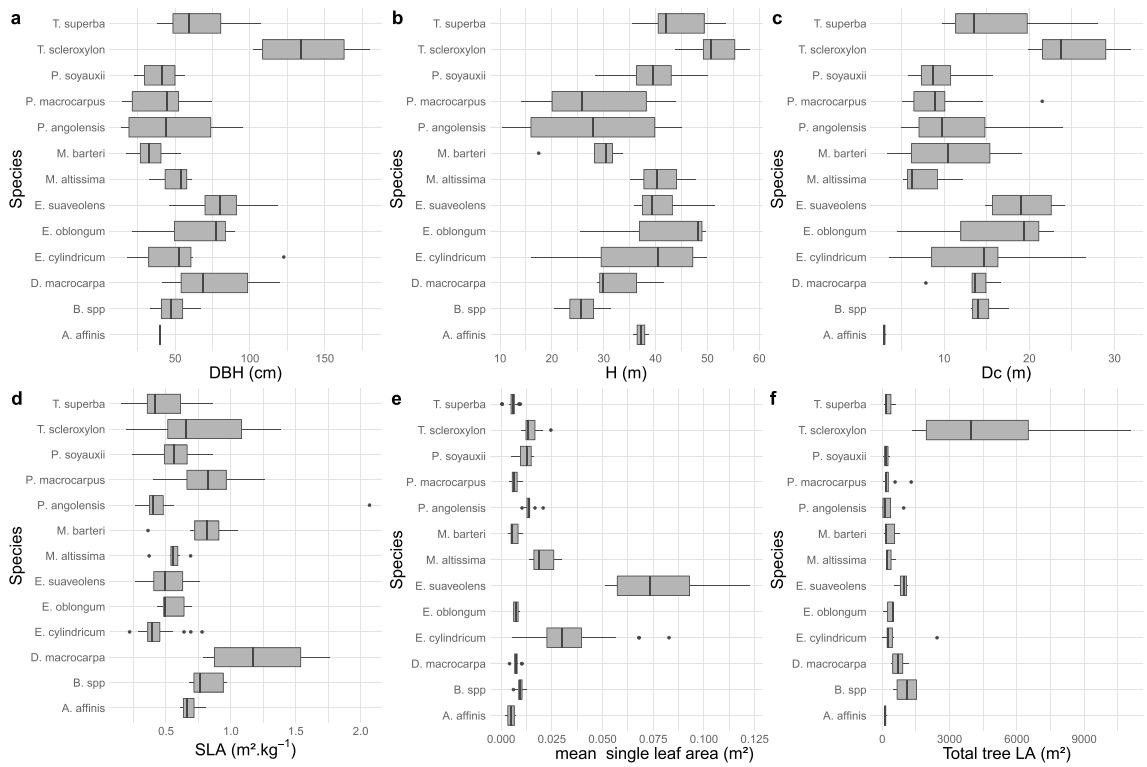


Figure 1. Ranges of (a) trunk diameter at breast height (DBH), (b) tree height (*H*), (c) crown diameter (Dc), (d) specific leaf area (SLA), (e) mean single leaf area, and (f) total leaf area at the tree level across sampled species.

~81% for m_H (Figure S2). The MARR varied from ~52% for m_{Vc} to ~85% for m_H (Figure S2), indicating a relatively low precision among the different models at the tree level. For each single tree dimension considered, tree LA showed considerable variation across individuals with, for example, a range of 50 to nearly 1,000 m^2 for a typical tree of ~50 cm DBH.

Combining Vc, DBH, and Ht in a single model (m_{FULL}) largely improved the model fit (R^2 = 0.78, AIC = 125.8, Table 1) when compared to m_{Vc}. In m_{FULL}, the main effect of Vc and the interactions of all other predictors with Vc were significant at the 5% level, while all other effects were significant at the 10% level (Table 1). The full model presented the lowest bias (MRR = 12.6%) and the highest precision (MARR = 38.1%, Figure 2) among all tested models.

The inventory model (m_{INVENT}) based on DBH and H performed better than m_{DBH} did (ΔAIC = −4.1, Table 1) and yielded a lower bias (MRR = 21.2%) and a higher precision (MARR = 39.5%, Figure 2). Combining Dc with *H* in $m_{A\text{-}LiDAR}$ however did not substantially improve model fit with respect to m_{Dc} (ΔAIC = −2.2, Table 1).

Local wood specific gravity was not significant in any of the models except m_H, where it led to a small decrease in AIC (ΔAIC = −2.15). Similarly, we did not observe consistent species effects in LA models, either as a main effect or in interaction with other metrics. *T. scleroxylon*, however, differed significantly from eight other species in m_{Vc} and four other species in m_{FULL} (following Tukey post hoc test), likely reflecting the larger size range of this species in our sample (Figure 1). *T. scleroxylon* represents 13.8% of the basal area and 1.7% of the individuals in the 21 plots. It is therefore a very representative species, mostly in the canopy and emergent trees. Bias may be suspected linked to size imbalance in the sample. However, no relationship could be found between leverage and residuals to the log-linear relationship between LA, DBH, and *H* for this species. To test the effect of the inclusion of subjectively chosen, particularly, well-conformed trees in the sample, targeted for commercial purposes by the logging company, we removed the 12 trees processed at the sawmill and recalibrated the m_{INVENT} model. Model coefficients and predicted LA did not change noticeably (Figure S3).

Table 1
Leaf Area Allometric Models

a) Comparisons of different LA Allometric Models

Model	Coefficients			Fit metrics		
	a (standard error)	*b* (standard error)	*c* (standard error)	R^2	RSE	AIC
m_{DBH}	−1.256 (0.634) .	1.807 (0.16)***	—	0.68	0.753	142.5
m_H	−1.693 (1.333) ns	2.131 (0.376)***	—	0.34	1.078	186.3
m_{Dc}	1.610 (0.448)***	1.728 (0.178)***	—	0.61	0.833	154.7
m_{Vc}	0.745 (0.423) .	0.726 (0.059)***	—	0.71	0.711	135.4
m_{INVENT}	0.469 (0.929) ns	2.375 (0.278)***	−1.120 (0.456)*	0.70	0.723	138.4
$m_{A\text{-}LiDAR}$	−0.28 (1.024) ns	0.716 (0.351)***	1.467 (0.216)*	0.63	0.811	152.5

b) Full LA allometric model (m_{FULL})

Predictors	Coefficients (standard error)	Fit metrics		
		R^2	RSE	AIC
intercept	−29.059 (15.478) .	0.78	0.628	125.8
log (Vc)	5.351 (2.081)*			
log (DBH)	8.858 (5.155) .			
log (Ht)	10.309 (5.18) .			
log (Vc):log (DBH)	−1.302 (0.649)*			
log (Vc):log (Ht)	−1.84 (0.707)*			
log (DBH):log (Ht)	−2.758 (1.636) .			
log (Vc):log (DBH):log (Ht)	0.467 (0.209)*			

Note. The model form for m_{DBH}, m_H, m_{Dc}, and m_{Vc} is $\ln(LA) = a + b \times \ln(X)$, where X represents the tree parameter. For models m_{INVENT} and $m_{A\text{-}LiDAR}$, the model form is $\ln(LA) = a + b \times \ln(X) + c \times \ln(Y)$, where X = DBH and Y = H in m_{INVENT} and $X = H$ and Y = Dc in $m_{A\text{-}LiDAR}$. Model coefficient estimates are provided with the associated standard errors (between brackets) and probability values. The coefficients' probability value (pv) is coded as follows:
pv ≤ 10^{-3}. ***pv ≤ 10^{-2}. **pv ≤ 0.05. *pv ≤ 0.1. ·and pv > 0.1 and pv > 0.1: ns.
The m_{FULL} model form includes main effects and interactions between Vc, DBH, and Ht. Model coefficient estimates are provided with the associated standard errors (in brackets) and probability values. The coefficients' probability value (pv) is coded as follows:
pv ≤ 10^{-3}. ***pv ≤ 10^{-2}. **pv ≤ 0.05. *pv ≤ 0.1. ·and pv > 0.1: ns.

3.3. Plot Level LAI

We used m_{INVENT} to estimate LAI of 21 one-hectare inventory plots of semideciduous forests in southeastern Cameroon. The mean plot level LAI ranged from 4.42 (95% CI: 3.62–5.76) to 13.99 (95% CI: 11.72–17.76; Figure S4). Here again, reanalysis with a model calibrated without trees of commercial value did not yield significantly different results (Figure S4).

Plot level LAI was strongly correlated with plot level basal-area ($r = 0.92$, $R^2 = 0.82$, p value < 0.001; Figure S5). This relationship may prove useful for quick plot level LAI estimations. Intercept and slope (and SE) are

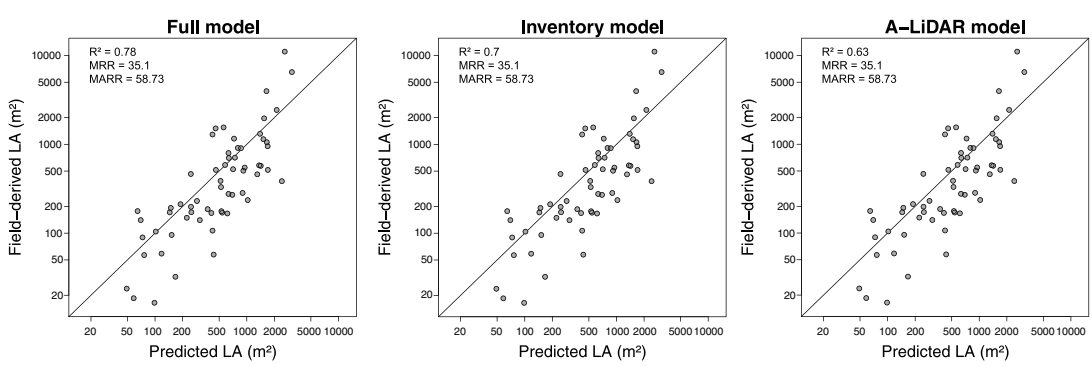


Figure 2. Field-derived versus predicted leaf area (LA) from the full model (m_{FULL}), the inventory model (m_{INVENT}), and the model oriented toward remote sensing data ($m_{A\text{-}LiDAR}$). LiDAR = Light detection and ranging; MRR = median of relative residuals; MARR = median of absolute relative residuals.

1.806 (0.862) and 0.216 (0.022), respectively. LAI also correlated with the basal-area weighted-mean wood density although the relationship was much weaker ($r = -0.52$, p value = 0.015).

4. Discussion

This study used 61 harvested trees (13 most abundant species) to develop tree level LA allometric models. Field-derived, tree level LA spanned 4 orders of magnitude (16 to 11 080 m^2) closely matching tree dimensions (Figure S2). The best single tree level predictors for LA were, in decreasing order, Vc, DBH, Dc, and H, with precision levels between 52% to 85%. Allometric models including diameter and height (m_{INVENT}) as well as Dc and H ($m_{A\text{-}LiDAR}$) allowed precise and accurate LA estimations from data usually available in the context of field inventory or RS approaches. Predicted stand level LAI (based on 21 one-hetare plots) ranged between 4.42 and 13.99. These estimates proved to be correlated with basal-area and basal-area weighted-mean wood density (Figure S5), providing a rapid estimation method.

The results presented here constitute a rare attempt at direct and semidirect estimation of LA and LAI in tropical forests. We are not aware of any other work that presents LA and LAI allometric models for natural forests in Africa. Given the tremendous importance of LAI in global climate-vegetation models, as a parameter controlling primary productivity as well as matter and energy exchange between vegetation and the abiotic environment (hydrosphere, atmosphere, and pedosphere), our data and allometric models should prove immediately useful for the modeling of matter and energy budgets of African semideciduous forests at the full-leaf stage. This finding should, for instance, allow the assessment of the upper bound of evaporation and carbon assimilation rates. The plot level LAI values provided in Table S2 with precise plot geolocations can thus readily serve for the calibration of vegetation models or RS products. Moreover, the allometric models developed here can also be used for predicting LAI from forest inventory data (m_{INVENT}) at other locations. We also proposed a model ($m_{A\text{-}LiDAR}$) oriented toward very high-resolution data (like airborne LiDAR or Structure from Motion products) that allow the discrimination tree crown dimensions and tree heights (Jucker et al., 2017).

On another level, it is interesting to analyze the model coefficients obtained in terms of biological significance. For instance, the exponents obtained when linking LA to DBH and/or LA to Vc were in line with expectations of general metabolic theory (West et al., 1999) and pipe model theory (Lehnebach et al., 2018), within or close to the 95% confidence intervals values of 2 and ¾, respectively. This result confirms the coherence of our data set and models against the compendium of existing knowledge.

However, LAI values obtained for some of our inventory plots appear relatively high (maximum LAI value 13.99 and mean LAI value 10.14) compared to the maximum values reported for tropical evergreen and deciduous broadleaved forests (8.9 and 12.3, respectively; Asner et al., 2003). A maximum LAI of 12.91 was however previously obtained by a direct method (though over small vertical transects of 4.56 m^2) by Clark et al. (2008). Other observations generally come from indirect methods, which are reported to underestimate actual LAI by 25% to 50% (Bréda, 2003). Therefore, LAI in dense tropical forests might arguably be higher than commonly thought, with important consequences on our understanding of tropical forest functioning, productivity, and role in global cycles. Some degree of overestimation, however, may be expected in our semidirect approach given the 21% bias detected at the individual tree level for the m_{INVENT} model. Another source of potential bias that we could call "majestic tree bias" (akin to the majestic forest bias of Malhi et al., 2002) is not to be expected in our destructive sampling as trees sampled for this study were picked across a range of species, size classes, and random neighborhood configurations. They are therefore representative of the stand level tree population (Figure S1). We clearly showed that the inclusion of the 12 "majestic" trees taken to the sawmill in the calibration set by the logging company did not significantly change model estimations at the plot or the stand level (Figures S3 and S4). All canopy trees may not systematically be in full leaves at the same time. Our LAI estimates are thus "potential LAI values at the full leave stage" and should be interpreted as upper bound values. On the other hand, our data set included sources of *under*estimations, notably due to branches and leaves lost during tree felling. In a number of cases, branches with leaves showing clear marks of herbivorous (e.g., caterpillars) attacks were included in the sample. Additionally, our LAI estimates excluded other plants not inventoried such as trees <10 cm, lianas, epiphytes, palms, ferns, lichens, and mosses.

No significant species effect was detected in the various models tested; therefore, stand level predictions using species-specific models did not yield noticeably different estimations (results not shown). Individual wood density, which has sometimes been viewed as a proxy for sapwood conductivity (Santiago et al., 2004; Zanne et al., 2010) did not prove significant as a predictive variable (results not shown). According to recent studies, this finding is congruent with the fact that no general link appeared between wood density and vessel fraction (Ziemińska et al., 2013).

To conclude, the allometric models proposed here appear to be congruent with theoretical expectations regarding the relationships between LA and other plant dimensions. The lack of species-specific effects may suggest that these LA prediction models could be applicable to a broader range of tropical forests than simply African semideciduous moist forests. However, our study was based on 13 species, while plots comprised 312 species and covered a limited biogeographic and environmental context. This work would be worth expanding to other forest types and settings to assess the generality of the allometric equations presented here. The close agreement of the allometric exponent with theoretical expectations is encouraging in that respect.

Destructive data are obviously difficult to gather, but not impossible, even in the dense tropical forests of Central Africa, as shown by the concerted effort pushed forward by the Commission of Central African Forests (COMIFAC, PRE-REDD project; Fayolle et al., 2018), which allowed the collection of the data presented here. However, such efforts are often focused on biomass estimation, but LA should not be overlooked since it constitutes one of the main drivers of carbon uptake. Given the paucity of available data on LA in the tropics, even small studies may make a big difference for understanding the spatial and temporal dynamics occurring in matter and energy exchanges at the forest-atmosphere interface. The limited influence of species effects evidenced here may simplify the daunting task of accounting for the vast diversity of plants in these forests, at least in regard to quantifying maximum LA. The diversity of phenological behaviors, that is, the temporal variability of LA, might be more difficult to account for using allometric models, unless additional observations can be made to characterize tree phenological stage during forest inventories. A perspective to boost the acquisition of detailed and unbiased LA data, and the variation thereof in space and time, is offered by terrestrial or drone-based LiDAR estimations (Momo Takoudjou et al., 2018; Tymen et al., 2017; Vincent et al., 2017), which offer new perspectives for unbiased stand level estimations or improved allometric model calibrations. Given the major role played by tropical forests in global geochemical cycles, it is crucial to invest in collecting more information on parameters as fundamental as LAI and LA allometries, which, despite their pervasive use across ecosystem models (Fisher et al., 2014), have only been directly measured at a handful of sites.

Data Availability

The destructive data set is freely available in the DRYAD online repository (doi:10.5061/dryad.63cj030).

Acknowledgments
This study benefited from Grant TF010038 from the Global Environment Facility administered by the World Bank and implemented by the COMIFAC, within the context of subcomponent b of PREREDD+: "Establishment of allometric equations for forest types in the Congo Basin." We are very grateful to the Alpicam-Grumcam company and in particular to D. Bastin, M. Ramoni, and C. Pizzutto for their constant logistical support during this and previous studies. We are also thankful to Vivien Rossi, Valeriy Ivanov and two anonymous reviewers for providing useful feedback on the manuscript. This work is part of the International Joint Laboratory "DYnamics of land eCOsystems in Central Africa in a context of global changes: IJL DYCOFAC.

References

Asner, G. P., Scurlock, J. M. O., & Hicke, J. A. (2003). Global synthesis of leaf area index observations: Implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography*, *12*(3), 191–205. https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00026.x

Baldocchi, D. D., Wilson, K. B., & Gu, L. (2002). How the environment, canopy structure and canopy physiological functioning influence carbon, water and energy fluxes of a temperate broad-leaved deciduous forest—An assessment with the biophysical model CANOAK. *Tree Physiology*, *22*(15–16), 1065–1077. https://doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1065

Banin, L., Feldpausch, T. R., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lloyd, J., Affum-Baffoe, K., et al. (2012). What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(12), 1179–1190. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00778.x

Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, *2*(1), 49–53. https://doi.org/10.1139/x72-009

Bastin, J.-F., Rutishauser, E., Kellner, J. R., Saatchi, S., Pélissier, R., Hérault, B., et al. (2018). Pantropical prediction of forest structure from the largest trees. *Global Ecology and Biogeography*, *27*(11), 1366–1383. https://doi.org/10.1111/geb.12803

Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, *320*(5882), 1444–1449. https://doi.org/10.1126/science.1155121

Borianne, P., & Brunel, G. (2012). Automated valuation of leaves area for large-scale analysis needing data coupling or petioles deletion. In Proceedings - 2012 IEEE 4th International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, PMA 2012 (pp. 50–57). https://doi.org/10.1109/PMA.2012.6524812

Bréda, N. J. J. (2003). Ground-based measurements of leaf area index: A review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, *54*(392), 2403–2417. https://doi.org/10.1093/jxb/erg263

Clark, D. B., Olivas, P. C., Oberbauer, S. F., Clark, D. A., & Ryan, M. G. (2008). First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest Leaf Area Index, a key driver of global primary productivity. *Ecology Letters*. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01134.x

Coomes, D. A., Dalponte, M., Jucker, T., Asner, G. P., Banin, L. F., Burslem, D. F. R. P., et al. (2017). Area-based vs tree-centric approaches to mapping forest carbon in Southeast Asian forests from airborne laser scanning data. *Remote Sensing of Environment*, *194*, 77–88. https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.03.017

Core Team, R. (2016). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, version*, *739*, 3503. https://doi.org/10.1007/978-3-540-74686-7

Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, *51*(4), 335–380. https://doi.org/10.1071/BT02124

Cournac, L., Dubois, M.-A., Chave, J., & Riéra, B. (2002). Fast determination of light availability and leaf area index in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, *18*(2), 295–302. https://doi.org/10.1017/S0266467402002201

Duursma, R. A., Marshall, J. D., & Robinson, A. P. (2003). Leaf area index inferred from solar beam transmission in mixed conifer forests on complex terrain. *Agricultural and Forest Meteorology*, *118*(3–4), 221–236. https://doi.org/10.1016/S0168-1923(03)00109-6

Fayolle, A., Ngomanda, A., Mbasi, M., Barbier, N., Bocko, Y., Boyemba, F., et al. (2018). A regional allometry for the Congo basin forests based on the largest ever destructive sampling. *Forest Ecology and Management*, *430*(July), 228–240. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.030

Feldpausch, T. R., Banin, L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lewis, S. L., Quesada, C. A., et al. (2011). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, *8*(5), 1081–1106. https://doi.org/10.5194/bg-8-1081-2011

Ferraz, A., Saatchi, S., Mallet, C., & Meyer, V. (2016). Lidar detection of individual tree size in tropical forests. *Remote Sensing of Environment*, *183*, 318–333. https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.05.028

Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, *37*(12), 4302–4315. https://doi.org/10.1002/joc.5086

Fisher, J. B., Huntzinger, D. N., Schwalm, C. R., & Sitch, S. (2014). Modeling the terrestrial biosphere. *Annual Review of Environment and Resources*, *39*(1), 91–123. https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012913-093456

Fisher, J. B., Malhi, Y., Bonal, D., da Rocha, H. R., de Araãjo, A. C., Gamo, M., et al. (2009). The land-atmosphere water flux in the tropics. *Global Change Biology*, *15*(11), 2694–2714. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01813.x

Frazer, G. W., Canham, C. D., & Lertzman, K. P. (1999). Gap Light Analyzer (GLA), version2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye potographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem studies Millbrook, New York.

Gower, S. T., Kucharik, C. J., & Norman, J. M. (1999). Direct and indirect estimation of leaf area index, f (APAR), and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, *70*(1), 29–51. https://doi.org/10.1016/S0034-4257(99)00056-5

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, *25*(15), 1965–1978. https://doi.org/10.1002/joc.1276

Jucker, T., Caspersen, J., Chave, J., Antin, C., Barbier, N., Bongers, F., et al. (2017). Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes. *Global Change Biology*, *23*(1), 177–190. https://doi.org/10.1111/gcb.13388

Kalácska, M., Sánchez-Azofeifa, G. A., Rivard, B., Calvo-Alvarado, J. C., Journet, A. R. P., Arroyo-Mora, J. P., & Ortiz-Ortiz, D. (2004). Leaf area index measurements in a tropical moist forest: A case study from Costa Rica. *Remote Sensing of Environment*, *91*(2), 134–152. https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.02.011

Kearsley, E., Moonen, P. C. J., Hufkens, K., Doetterl, S., Lisingo, J., Boyemba Bosela, F., et al. (2017). Model performance of tree height-diameter relationships in central Congo Basin. *Annals of Forest Science*, *74*(1), 1–13. https://doi.org/10.1007/s13595-016-0611-0

Lefsky, M. A., Cohen, W. B., Parker, G. G., & Harding, D. J. (2002). Lidar remote sensing for ecosystem studies. *BioScience*, *52*(1), 19–30. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0019:LRSFES]2.0.CO;2

Lehnebach, R., Beyer, R., Letort, V., & Heuret, P. (2018). The pipe model theory half a century on: A review. *Annals of Botany*, *121*(5), 773–795. https://doi.org/10.1093/aob/mcx194

Letouzey, R. (1985). Carte phytogéographique du Cameroun, 1:500 000, 8 feuillets + 5 notices. Toulouse, France: Institut de la Carte Internationale de la Végétation.

Ma, H., Song, J., & Wang, J. (2015). Forest canopy LAI and vertical FAVD profile inversion from airborne full-waveform LiDAR data based on a radiative transfer model. *Remote Sensing*, *7*, 1897–1914. https://doi.org/10.3390/rs70201897

Malhi, Y., Phillips, O. L., Lloyd, J., Baker, T., Wright, J., Almeida, S., et al. (2002). An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science*, *13*(3), 439–450. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02068.x

Momo Takoudjou, S., Ploton, P., Sonké, B., Hackenberg, J., Griffon, S., de Coligny, F., et al. (2018). Using terrestrial laser scanning data to estimate large tropical trees biomass and calibrate allometric models: A comparison with traditional destructive approach. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*(4), 905–916. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12933

Moser, G., Hertel, D., & Leuschner, C. (2007). Altitudinal change in LAI and stand leaf biomass in tropical montane forests: A transect study in Ecuador and a pan-tropical meta-analysis. *Ecosystems*, *10*(6), 924–935. https://doi.org/10.1007/s10021-007-9063-6

Putz, F. E. (1983). Liana biomass and leaf area of a "Tierra Firme" forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Ecology and Systematics*, *15*(3), 185–189. https://doi.org/10.2307/2387827

Réjou-Méchain, M., Tanguy, A., Piponiot, C., Chave, J., & Hérault, B. (2017). Biomass: An r package for estimating above-ground biomass and its uncertainty in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, *8*(9), 1163–1167. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12753

Santiago, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Fisher, J. B., Machado, K., Woodruff, D., & Source, T. J. (2004). Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, *140*(4), 543–550. https://doi.org/10.1007/s00442-004-

Ségalen, P. (1967). Les sols et la géomorphologie du Cameroun. *Cahiers ORSTOM. Série Pédologie*, *5*(2), 137–187.

Tian, Y., Woodcock, C. E., Wang, Y., Privette, J. L., & Shabanov, N. V. (2002). Multiscale analysis and validation of the MODIS LAI product II. Sampling strategy. *Remote Sensing of Environment*, *83*(3), 431–441. https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00058-5

Tymen, B., Vincent, G., Courtois, E. A., Heurtebize, J., Dauzat, J., Marechaux, I., & Chave, J. (2017). Quantifying micro-environmental variation in tropical rainforest understory at landscape scale by combining airborne LiDAR scanning and a sensor network. *Annals of Forest Science*, *74*(2). https://doi.org/10.1007/s13595-017-0628-z

Van Laar, A., & Akça, A. (2007). Forest mensuration. *Forest Mensuration*, *13*, 15. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5991-9

Vincent, G., Antin, C., Laurans, M., Heurtebize, J., Durrieu, S., Lavalley, C., & Dauzat, J. (2017). Mapping plant area index of tropical evergreen forest by airborne laser scanning. A cross-validation study using LAI2200 optical sensor. *Remote Sensing of Environment*, *198*, 254–266. https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.05.034

Watson, D. J. (1947). Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*, *11*(1), 41–76. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083148

Welles, J. M., & Norman, J. M. (1991). Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agronomy Journal*, *83*(5), 818–825. https://doi.org/10.2134/agronj1991.00021962008300050009x

West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, J. B. (1999). A general model for the structure, function, and allometry of plant vascular systems. *Nature*, *400*(6745), 664–667. https://doi.org/10.1038/23251

Zanne, A. E., Westoby, M., Falster, D. S., Ackerly, D. D., Loarie, S. R., Arnold, S. E. J., & Coomes, D. A. (2010). Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, *97*(2), 207–215. https://doi.org/10.3732/ajb.0900178

Ziemińska, K., Butler, D. W., Gleason, S. M., Wright, I. J., & Westoby, M. (2013). Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS*, *5*. https://doi.org/10.1093/aobpla/plt046