

## **Biomasse et stocks de carbone en Afrique centrale : importance de l'allométrie des arbres**

**Grace Jopaul Loubota Panzou**





COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE  
UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBLoux AGRO-BIO TECH

# **Biomasse et stocks de carbone en Afrique centrale : importance de l'allométrie des arbres**

Grace Jopaul LOUBOTA PANZOU

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de docteur en  
sciences agronomiques et ingénierie biologique

Co-Promoteurs : Dr. Adeline FAYOLLE & Prof. Jean-Joël LOUMETO

Année 2018

## **Copyright**

Cette œuvre est sous licence Creative Commons. Vous êtes libre de reproduire, de modifier, de distribuer et de communiquer cette création au public selon les conditions suivantes :

- paternité (BY) : vous devez citer le nom de l'auteur original de la manière indiquée par l'auteur de l'œuvre ou le titulaire des droits qui vous confère cette autorisation (mais pas d'une manière qui suggérerait qu'ils vous soutiennent ou approuvent votre utilisation de l'œuvre) ;

- pas d'utilisation commerciale (NC) : vous n'avez pas le droit d'utiliser cette création à des fins commerciales ;

- partage des conditions initiales à l'identique (SA) : si vous modifiez, transformez ou adaptez cette création, vous n'avez le droit de distribuer la création qui en résulte que sous un contrat identique à celui-ci. À chaque réutilisation ou distribution de cette création, vous devez faire apparaître clairement au public les conditions contractuelles de sa mise à disposition. Chacune de ces conditions peut être levée si vous obtenez l'autorisation du titulaire des droits sur cette œuvre. Rien dans ce contrat ne diminue ou ne restreint le droit moral de l'auteur.

## **DEDICACE**

---

A mon père, Jonas Loubota  
A ma mère, Pauline Loubota  
A ma soeur et mes frères : Arielle Loubota, Davy Loubota, Aubry Loubota,  
Exaucé Loubota, Junior Loubota, Jacqueline Loubota et Dieuveille Loubota

A ma femme Marina Marthe Loubota Panzou  
A mon fils Will Jopaul Loubota

A toute la famille de mon oncle Gaston Panzou

Votre amour est et restera une précieuse source de motivation



Quantifier les stocks de biomasse et de carbone dans les forêts tropicales est essentiel pour la mise en œuvre des stratégies d'atténuation des changements climatiques, et notamment le mécanisme de réduction des émissions dues à la déforestation et la dégradation (REDD+). Les scientifiques s'accordent aujourd'hui à utiliser une équation allométrique de biomasse générale, combinée à une allométrie hauteur-diamètre ajustée sur des données locales non-destructives. Or, l'allométrie des arbres varie néanmoins, entre les espèces et stratégies fonctionnelles d'une part, entre les types de forêts et conditions du milieu d'autre part. L'objectif général de cette thèse de doctorat était d'étudier les variations de l'allométrie des arbres en vue d'améliorer les estimations de la biomasse et des stocks de carbone en Afrique centrale. Les variations de l'allométrie des arbres étaient étudiées à deux échelles : (1) entre espèces coexistantes au sein d'un type de forêt ; et (2) entre sites et types de forêts.

A l'échelle des espèces, les variations des allométries hauteur-diamètre et houppier-diamètre ont été reportées entre les 45 espèces d'arbres coexistantes d'un site représentatif des forêts semi-décidues à *Celtis* du nord Congo. Les relations entre les traits architecturaux (hauteur totale et dimensions du houppier) dérivés à partir des allométries spécifiques aux espèces et les traits fonctionnels ont mis en évidence un continuum d'espèces entre les espèces de grande taille dominant la canopée et les espèces de petite taille dominant le sous-bois. Les espèces d'arbres de grande taille étaient exigeants en lumière, dispersées par le vent, décidues avec une large contribution à la biomasse forestière, alors que les espèces d'arbres de petite taille étaient tolérantes à l'ombrage, dispersées par les animaux, sempervirentes et plus abondantes en densité de tiges.

A l'échelle des sites, nous avons mis en évidence des variations de l'allométrie hauteur-diamètre des arbres entre les types de forêts, et pour la première fois en Afrique centrale, des variations de l'allométrie houppier-diamètre entre les types de forêts. Ces tendances étaient également confirmées pour les espèces communes entre les types de forêts, suggérant un contrôle environnemental sur les variations de l'allométrie des arbres. A partir des allométries spécifiques aux sites, des attributs architecturaux (hauteur totale et dimensions du houppier), en plus des attributs plus classiques de structure (surface terrière, densité de tiges...) et de composition (densité du bois) ont pu être dérivés et reliés aux variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone.

Cette thèse de doctorat a fourni de nouvelles données nécessaires sur l'estimation de la biomasse et les stocks de carbone forestiers en Afrique centrale. Il y a également des perspectives pratiques à ce travail, notamment pour les futures cartes de biomasse dans le cadre du suivi du carbone forestier, qui pourraient s'appuyer sur des sites étudiés dans cette thèse.

# ABSTRACT

---

Quantifying biomass and carbon stocks in tropical forests is essential for the implementation of climate change mitigation strategies, including the mechanism for reducing emissions from deforestation and degradation (REDD+). Scientists agree to use a general biomass allometric equation, and to adjust height-diameter allometry with local non-destructive data. However, tree allometry varies between species and functional strategies on the one hand, and between forest types and environmental conditions on the other. The general objective of this PhD thesis was to study the variations in tree allometry in order to improve estimation of biomass and carbon stocks in Central Africa. The variations in tree allometry were studied at two scales: (1) among coexisting tree species; and (2) between sites and forest types.

At the species scale, the variations in height-diameter and crown dimensions-diameter allometries were reported among the 45 coexisting tree species at a representative site of semi-deciduous *Celtis* forest in northern Congo. The relationships between architectural traits (total height and crown dimensions) derived from species-specific allometries and functional traits highlighted a continuum of species between large-statured canopy species and small-statured understory species. The large-statured species tended to be light-demanding, wind-dispersed, deciduous and large contributors to forest biomass, while the small-statured understory species tended to be shade tolerant, animal-dispersed, evergreen and most abundant in terms of stem density.

At the site scale, we showed the variations in height-diameter allometry between forest types and for the first time in Central Africa, the variations in crown-diameter allometry between forest types. These trends were also confirmed for the common species between forest types, suggesting an environmental control in tree allometry. From the site-specific allometries, architectural attributes (total height and crown dimensions), in addition to more classical structural attributes (basal area) and composition attributes (wood density), have been derived and related to spatial variations in biomass and carbon stocks.

This PhD thesis provided the new data needed on the estimation of biomass and carbon stocks in Central Africa. There are also practical perspectives for this work, especially for future biomass maps in the context of forest carbon monitoring, which could be based on sites studied of this thesis.



## REMERCIEMENTS

---

La couverture de cette thèse de doctorat ne mentionne que mon nom. Ceci est en accord avec les critères de Gembloux Agro-Bio Tech (Université de Liège), mais n'est pas en accord avec le développement de cette thèse. Les années de mon doctorat ont été parmi les plus inspirantes et amusantes de ma vie, dans lesquelles j'ai grandi personnellement et en tant que chercheur. Pour tout cela, je suis reconnaissant à un grand nombre de personnes. Si les règles de Gembloux Agro-Bio Tech n'avaient pas été aussi strictes, j'aurais ajouté plusieurs noms sur la couverture.

De toute évidence, j'aurais ajouté les noms de mes deux co-promoteurs. Dr. Adeline Fayolle, je vous dois certainement plus de m'avoir permis d'atteindre le statut de scientifique indépendant. En 2014, vous avez commencé à investir du temps et de l'énergie pour me superviser en tant qu'étudiant en Master. Vous m'avez motivé à rédiger un projet de recherche et vous m'avez fourni l'opportunité de faire une thèse de doctorat, quelque chose que je n'ai jamais regretté. Pendant ma thèse, vous m'avez toujours aidé à en tirer le meilleur de moi-même. En plus d'être une excellente chercheuse et promotrice de thèse, vous êtes certainement devenu mon modèle scientifique. Je suis également reconnaissant au Prof. Jean-Joël Loumeto de m'avoir donné l'occasion de faire cette recherche au sein du Laboratoire d'Ecologie et de Botanique de la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université Marien Ngouabi en République du Congo. Merci pour votre encadrement de bout en bout et vos conseils dans toutes les facettes de la recherche, et ceci malgré votre temps de travail partagé entre des multiples engagements. Dr. Adeline Fayolle et Prof. Jean-Joël Loumeto, vous avez passé énormément de temps, d'énergie, d'enthousiasme et d'humour à me superviser dans une période de prospérité et de défis. Les mots échoueront à exprimer ma gratitude. Cela me brise presque le cœur sachant que vous ne serez plus mes superviseurs. J'espère juste que la collaboration va continuer.

Je tiens à remercier particulièrement le Prof. Jean-Louis Doucet qui a suivi de près mes travaux et qui a été un grand soutien tout au long de cette thèse. Merci pour m'avoir accueilli au sein du Laboratoire de Foresterie Tropicale et pour m'avoir fait bénéficier des nombreuses facilités pendant toutes ces années passées à Gembloux Agro-Bio Tech. Vos conseils et votre rigueur scientifique ont été et resteront des moteurs de ma future carrière professionnelle. Je tiens également à exprimer ma gratitude au Dr. Gauthier Ligot pour m'avoir fait bénéficier de son expérience en modélisation forestière et analyse de données. Un grand merci au Prof. Mike Swaine pour la correction de l'anglais (*English editing*) des articles issus de ce travail de thèse.

Je remercie les membres de mon comité de thèse pour leur précieux temps qu'ils ont constamment consacré pour le suivi de ce présent travail. En plus des

personnes déjà mentionnées ci-dessus, je pense au : Prof. Philippe Lejeune, Prof. Charles De Cannière et Prof. Yves Brostaux. Merci pour votre contribution scientifique et le recadrage de la thèse quand cela était nécessaire.

Merci aux membres du jury d'avoir accepté de juger ce travail. Merci au Prof. Philippe Lebailly d'avoir accepté de présider le jury. Merci au Dr. Vivien Rossi d'avoir accepté de rejoindre l'équipe des membres du jury et de me faire ainsi profiter de son expérience.

Je remercie tout particulièrement l'OGES-Congo pour m'avoir octroyé une bourse me permettant de développer ce projet de recherche doctorale dans de bonnes conditions. Plusieurs activités de cette thèse ont été financées par d'autres institutions, en particulier *International Foundation for Science* (IFS) pour le financement du matériel de bureau et de terrain, le Fonds Léopold III pour le financement d'une partie des missions de terrain, l'asbl Nature+ pour l'octroi d'une bourse pour les activités doctorales, le F.R.S-FNRS pour le financement du séjour de recherche à l'Université d'Exeter (Royaume-Uni), le projet HERBAXYLAREDD pour le financement de *English editing* d'un article scientifique, l'Université de Liège et *British Ecological Society* pour l'octroi des bourses pour participer à des conférences scientifiques internationales, et le projet DynAfFor pour l'octroi de la bourse de finalisation de thèse.

Je remercie également les projets DynAfFor et P3FAC qui ont contribué à faciliter mes travaux de collecte de données en Afrique centrale. Merci au Dr. Sylvie Gourlet-Fleury pour les bonnes discussions scientifiques et les relectures assidues des articles scientifiques. Eric Forni a été d'une grande aide lors des missions de terrain au nord Congo, il est temps pour moi de lui témoigner toute ma gratitude. Mes remerciements s'adressent également aux directions des sociétés forestières et aux membres d'équipe DynAfFor pour m'avoir accompagné en forêt et les meilleurs moments passés ensemble. J'ai cité à la CIB : Mercier Mayinga, Isaac Zombo, Ati, Daniel, Patcheli, Alain, Hilaire et romain ; et à Mokabi : Elodie Alberny, Fabrice Rapezant, Xavier, Mathurin Mazengué, Patrick et Bosko.

Tous ceux qui ont déjà visité le Laboratoire de Foresterie Tropicale de Gembloux Agro-Bio Tech (Université de Liège) admettront que ce groupe de recherche est le plus chaleureux et inspirant (Tropicool !). Nous discutons, faisons la fête, rions, dansons, faisons du sport, mangeons, etc. C'était génial et intéressant de faire partie de ce groupe, où les gens travaillent très dur mais parviennent toujours à profiter de la vie. Quelques faits saillants bien sûr, les sorties en équipe et le vendredi-AG! Toute ma gratitude au Prof. Cédric Vermeulen pour son soutien multiforme. Merci à Jean-Yves Devleeschouwer, premier agent spécialisé, pour ses multiples appuis administratifs et logistiques. Je remercie l'équipe de l'asbl Nature+ : Mr./Mme Charles Bracke, Michèle Federspiel, Sandrine Louis, Nils Bourland, Marie-Alice Noizet, Kasso Daïnou,

Pierre procès, Nicolas Dubard, Cécile du Bois, Julie Le Bot, Félicien Tosso, Jean-François Gillet, Barbara Haurez, et Adrien Peroches. Un grand merci à tous mes collègues pour leur amabilité et aux moments inoubliables passés ensemble. J'ai cité : Lesli Wijmet, Steeve Ngama, Stéphanie Bonnet, Paule Pamela Tabi Eckebil, Armel Donkpegan, Dakis Ouedraogo, Chauvelin Douh, Simon Lhoest, Romain Candaele, Quentin Evrard, Manon Authelet, Julie Linchant, Fructueux Houngebegnon, Chloé Dupuis, Richard Feteke, Romaric Makemba, Davy Fonteyn, Anaïs Pasiphae Gorel, Donatien Zebaze, Morgane Scalbert, Marie Fombona, Marie-Ange Golard, Cédric Geerts, Alain Monseur, Samuel Quevauvillers, Peter Gaucher, Corentin Bolyn, Pierre Alain Zapha, Daphné Handereck, Blandine Georges, Adrien Michez, Ludivine Lassois, Coralie Menga, Sébastien Bauwens, Jérôme Périn, Laura Maebe et Héloïse Dubois.

Non seulement je faisais partie du Laboratoire de Foresterie Tropicale de Gembloux Agro-Bio Tech (Université de Liège) en Belgique, mais aussi du Laboratoire de Botanique et d'Ecologie de la Faculté des Sciences et Techniques (Université Marien Ngouabi) en République du Congo. Merci les gars pour les bonnes discussions scientifiques et quelques moments en dehors du travail de thèse. J'ai cité : Yannick Bocko, Géraud Mankou, Gaël Bouka, Rykielle Mpikou et Melain Nguila. Je suis reconnaissant et fier de faire partie de ce labo!

Pendant ma thèse, j'ai eu l'occasion de réaliser un séjour de recherche à l'Université d'Exeter au Royaume-Uni. Je tiens à remercier le Dr. Ted Feldpausch pour m'avoir fait bénéficier de son expérience sur la thématique : « Allométrie des arbres et biomasse des forêts tropicales ». Un grand merci à tous les doctorants et post-doctorants du groupe Ecologie du département de Géographie pour votre accueil et humour tout au long de mon séjour à Exeter.

Merci au Dr. François Mankessi, Dr. Garel Makouanzi, Dr. Jean-François Bastin et Dr. Achille Biwolé avec lesquels j'ai eu des bonnes discussions scientifiques ou passé quelques moments en dehors du travail de thèse.

Il est maintenant venu le moment de remercier mes compatriotes de la Belgique. J'ai cité : le doyen Chauvelin, Destin, Joyceline, Jacklin, Reine, Jose, Borgia, et les autres amis. Je vous suis reconnaissant de ce que vous m'avez apporté, au sein et en dehors du collectif des étudiants congolais résident en Belgique. Vous m'avez souvent motivé (euh parfois très énervé aussi...) et rendu fier. Mes remerciements vont également à l'endroit de tous les résidents actuels et passés de la Maison Nord-Sud de Gembloux Agro-Bio Tech. Votre amour et humour ont été le carburant tout au long du développement de cette thèse de doctorat.

A toutes et à tous, je dis *Matondo Mingui, entouka !*



# TABLE DES MATIERES

---

DEDICACE .....	i
RESUME .....	iii
ABSTRACT .....	iv
REMERCIEMENTS .....	v
TABLE DES MATIERES .....	ix
LISTE DES FIGURES .....	xiii
LISTE DES TABLEAUX .....	xv
 Chapitre 1 Introduction générale .....	 1
1. Introduction générale .....	2
1.1. Contexte général .....	2
1.1.1. Forêts tropicales : les menaces et les enjeux actuels .....	2
1.1.2. Estimation des stocks et flux de carbone .....	4
1.2. Biomasse et stocks de carbone des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique) .....	6
1.2.1. Introduction .....	8
1.2.2. Estimation de la biomasse au niveau de l'arbre .....	9
1.2.2.1. L'allométrie .....	9
1.2.2.2. Les équations allométriques pantropicales .....	10
1.2.2.3. Les équations allométriques locales .....	12
1.2.3. Estimation de la biomasse au niveau du peuplement .....	16
1.2.3.1. Variation spatiale de la biomasse .....	16
1.2.3.2. Variation temporelle de la biomasse .....	17
1.2.4. Cartographie de la biomasse .....	23
1.2.4.1. Différents capteurs .....	23
1.2.4.2. Carte de biomasse : les produits actuels et leurs limites .....	24
1.2.5. Conclusions et perspectives .....	27
1.3. Stratégie de recherche .....	28
1.3.1. Problématique et objectifs de l'étude .....	28

1.3.2.	Sites et méthodes de l'étude .....	29
1.3.2.1.	Caractéristiques des sites .....	29
1.3.2.2.	Protocole d'étude.....	31
1.3.3.	Articulation de la thèse de doctorat .....	33
Chapitre 2 Variation de l'allométrie des arbres entre les espèces coexistantes...		35
2.	Architectural differences associated with functional traits among coexisting tree species in central Africa.....	45
2.1.	Introduction .....	37
2.2.	Materials and methods.....	38
2.2.1.	Study site and sampling.....	38
2.2.2.	Tree measurements .....	39
2.2.3.	Species specific allometric models.....	40
2.2.4.	Architectural traits .....	41
2.2.5.	Functional traits .....	41
2.2.6.	Linking architectural and functional traits.....	42
2.3.	Results .....	42
2.3.1.	Tree allometry and architectural traits.....	42
2.3.2.	Trait covariations.....	44
2.4.	Discussion .....	49
2.4.1.	Species-specific allometric trajectory.....	49
2.4.2.	Tall species have thick stems and wide, deep crowns .....	49
2.4.3.	Trait covariations reveal life-history strategies .....	50
2.5.	Conclusion.....	51
Chapitre 3 Variation de l'allométrie des arbres entre les sites du Cameroun.....		53
3.	Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests.....	54
3.1.	Introduction .....	55
3.2.	Material and methods .....	58
3.2.1.	Study sites.....	58
3.2.2.	Height and diameter measurements.....	58
3.2.3.	Forest inventory data .....	62

3.2.4.	Height-diameter models.....	62
3.2.5.	Biomass estimation.....	63
3.3.	Results .....	64
3.3.1.	Site-specific height-diameter allometric equations.....	64
3.3.2.	Between and within-species variations in height – diameter allometry	68
3.3.3.	Between-site variation in forest structure .....	70
3.4.	Discussion.....	72
3.4.1.	Toward a unique height-diameter allometric model? .....	72
3.4.2.	The determinant of the height-diameter allometry .....	72
3.4.3.	The low biomass per hectare in central African forests.....	73
3.5.	Conclusions .....	74
Chapitre 4 Variation de l'allométrie des arbres entre les sites du Congo .....		75
4.	What controls local-scale aboveground biomass variation in central Africa? Testing structural, composition and architectural attributes .....	76
4.1.	Introduction .....	77
4.2.	Material and methods .....	79
4.2.1.	Study sites.....	79
4.2.2.	Tree measurements .....	79
4.2.3.	Site-specific allometric models.....	80
4.2.4.	AGB estimation .....	80
4.2.5.	Forest structural, composition and architectural attributes .....	81
4.2.6.	Data analysis .....	81
4.3.	Results .....	82
4.3.1.	Tree allometry.....	82
4.3.2.	AGB distribution .....	85
4.3.3.	Forest attributes and relationships with AGB .....	86
4.4.	Discussion.....	92
4.4.1.	Crown allometry shapes height-diameter allometry .....	92
4.4.2.	AGB variation is related to forest structure, composition and architecture	93
4.5.	Conclusions .....	94

Chapitre 5 Discussion générale et conclusions .....	95
5. Discussion générale et conclusions .....	96
5.1. Synthèse générale .....	96
5.1.1. Variations interspécifiques de l'allométrie des arbres.....	96
5.1.2. Variations inter-sites de l'allométrie des arbres .....	97
5.1.3. Implications pour l'estimation de la biomasse .....	99
5.2. Retour sur la méthodologie .....	100
5.3. Conclusions et perspectives.....	102
6 Références bibliographiques .....	105
7 Annexes.....	123



# LISTE DES FIGURES

---

Chapitre 1 Introduction générale .....	1
Figure 1-1. Forêts tropicales comprises entre les trois régions. ....	2
Figure 1-2. Estimation des émissions de carbone forestier (GIEC, 2007). ....	4
Figure 1-3. Estimation de la biomasse (AGB) et des stocks de carbone. ....	5
Figure 1-4. Carte de localisation des quatre sites d'étude. ....	30
Figure 1-5. Mesure du diamètre. ....	31
Figure 1-6. Mesure de la hauteur totale et des dimensions du houppier. ....	33
Figure 1-7. Structure de la thèse de doctorat. ....	34
Chapitre 2 Variation de l'allométrie des arbres entre les espèces coexistantes...	35
Figure 2-1. Species-specific allometric relationships. ....	44
Figure 2-2. Ordination of architectural and functional traits. ....	47
Figure 2-3. Relationships between architectural and functional traits .....	48
Chapitre 3 Variation de l'allométrie des arbres entre les sites du Cameroun.....	53
Figure 3-1. Fitted parameters for the power law. ....	68
Figure 3-2. Species-specific height-diameter allometric relationships.....	69
Chapitre 4 Variation de l'allométrie des arbres entre les sites du Congo .....	75
Figure 4-1. Site-specific allometric relationships. ....	83
Figure 4-2. Distribution of AGB (in Mg ha <sup>-1</sup> ). ....	86
Figure 4-3. Relationships between forest attributes and plot-level AGB. ....	91
Chapitre 5 Discussion générale et conclusions.....	95
Figure 5-1. Influence des précipitations sur la hauteur totale.....	98
Figure 5-2. Validation des mesures non-destructives.....	101



# LISTE DES TABLEAUX

---

Chapitre 1 Introduction générale .....	1
Tableau 1-1. Equations allométriques disponibles. ....	14
Tableau 1-2. Estimation de la biomasse aérienne.....	19
Tableau 1-3. Synthèse des techniques de télédétection. ....	26
Chapitre 2 Variation de l'allométrie des arbres entre les espèces coexistantes ...	35
Table 2-1. AIC, $r^2$ values and P-values. ....	43
Table 2-2. Bivariate relationships between architectural and functional traits. ....	45
Chapitre 3 Variation de l'allométrie des arbres entre les sites du Cameroun.....	53
Table 3-1. Characteristics of the study species.....	60
Table 3-2. Local site-specific allometric equations.....	66
Table 3-3. Error and bias in tree height estimates. ....	67
Table 3-4. Above-ground-biomass stock in relation to forest structure. ....	71
Chapitre 4 Variation de l'allométrie des arbres entre les sites du Congo.....	75
Table 4-1. Between-site differences in allometric relationships. ....	84
Table 4-2. Between-site differences in forest attributes. ....	87
Table 4-3. Relationships between forest attributes and plot-level AGB. ....	89



# Chapitre 1

---

## Introduction générale



# 1. Introduction générale

## 1.1. Contexte général

### 1.1.1. Forêts tropicales : les menaces et les enjeux actuels

Les forêts tropicales, situées en Afrique, Amérique du sud et Asie du sud-est (Figure 1-1), couvrent 7% de la surface terrestre mondiale (FAO, 2011) et contiennent 40 à 50% du carbone terrestre (Pan et al., 2011 ; Achard et al., 2014). Elles jouent un rôle primordial en termes de services écologiques (habitats pour la biodiversité, régulation du cycle du carbone et de l'eau, protection des sols), économiques (commerce du bois, source de produits forestiers non ligneux, source d'emplois), sociaux (fourniture des aliments, de médicaments, usages récréatifs, besoins spirituels) et esthétiques (Bonan, 2008). Représentant environ 20% des forêts tropicales du monde (FAO, 2011), les forêts tropicales africaines sont principalement concentrées dans le bassin du Congo (Afrique centrale), qui est le deuxième plus grand bloc continu de forêts tropicales du monde, après celui du bassin de l'Amazonie.



**Figure 1-1.** Forêts tropicales comprises entre les trois régions (Afrique tropicale, Amérique du sud et Asie du sud-est), extrait de FAO (2000).

Les forêts tropicales subissent des pressions grandissantes liées à la déforestation et la dégradation forestière (Malhi et al., 2014). La déforestation est définie comme la conversion d'une forêt en une autre forme d'occupation du territoire ou comme la réduction à long terme du couvert forestier (Kanninen et al., 2007). Le taux de déforestation varie entre les trois bassins tropicaux avec 0,15% en Afrique, 0,51% en Amérique du sud et 0,58% en Asie du sud-est (Bellassen et al., 2008 ; Achard et al., 2014). Ce faible taux de déforestation en Afrique ne signifie pas que les forêts tropicales d'Afrique soient des écosystèmes intacts, car il y a des traces d'occupation et/ou d'activités humaines passées (Willis et al., 2004), et particulièrement en Afrique centrale (Morin-Rivat et al., 2014) avec une modification des activités liées à la colonisation (Morin-Rivat et al., 2017). Bien qu'il existe plusieurs facteurs de déforestation (Malhi et al., 2014), l'agriculture itinérante est le facteur le plus important au niveau global (Hosonuma et al., 2012 ; Curtis et al., 2018) et régional, spécifiquement en

Afrique centrale (Gillet et al., 2016). De plus, l'exploitation minière (Edwards et al., 2014), l'ouverture des routes (Théry, 1997) et l'urbanisation (Curtis et al., 2018) sont également des facteurs directs de la destruction du couvert forestier.

La dégradation des forêts est définie comme la réduction de la capacité d'une forêt à produire des biens et des services c'est-à-dire une réduction de la structure, la fonction, la composition en espèces et/ou la productivité normalement associées au type de forêt attendu sur ce site (ITTO, 2002). Dans le contexte des forêts tropicales, la dégradation est difficile à quantifier et très peu étudiée. La dégradation forestière est plus forte en Amérique du sud et en Asie du sud-est qu'en Afrique tropicale (Hosonuma et al., 2012). L'extraction illégale du bois, les incendies non contrôlés, la collecte de bois de feu et de la production de charbon de bois sont à l'origine de la majeure partie de la dégradation des forêts tropicales (Hosonuma et al., 2012 ; Pearson et al., 2017).

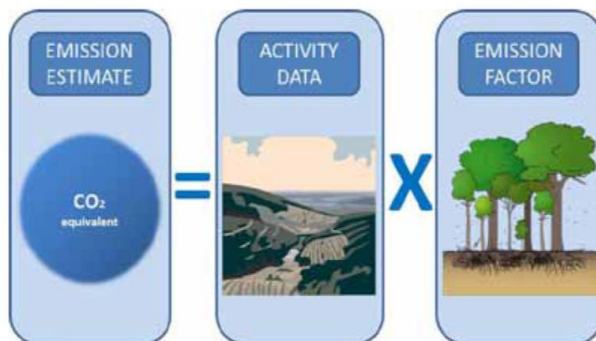
La déforestation et la dégradation des forêts ont été une source historique majeure d'émissions de gaz à effet de serre, estimée à 47% des émissions totales depuis 1750 (Le Quéré et al., 2015). Bien que la déforestation et la dégradation des forêts aient fortement diminué dans les régions tropicales (Keenan et al., 2015), elles contribuent encore largement aux émissions mondiales puisqu'elles atteignent 12% des émissions de dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) dans l'atmosphère (Van der Werf et al., 2009). Face à ces menaces liées à la déforestation et à la dégradation des forêts, la communauté internationale est aujourd'hui préoccupée par le devenir des forêts tropicales. Plusieurs accords multilatéraux sur l'environnement tels que la Convention-Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques (CCNUCC) et la Convention sur la Diversité Biologique (CDB), pour qui la perte d'habitat forestier est une cause majeure de baisse de la diversité biologique, ont été ratifiés par plusieurs pays. Lors de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le développement (CNUED) de Rio en 1992, les participants s'étaient accordés sur la nécessité de stabiliser les concentrations atmosphériques en gaz à effet de serre dont le CO<sub>2</sub> à travers l'adoption de la CCNUCC, puis le Protocole de Kyoto en 1997. A la 13<sup>ème</sup> conférence des parties de la CCNUCC de Bali en 2007, il a été mis en place le programme international de réduction des émissions dues à la déforestation et à la dégradation, conservation des stocks de carbone forestier, gestion durable des forêts et renforcement des stocks de carbone forestier (REDD+).

Le mécanisme REDD+ vise à encourager les pays en développement à préserver les massifs forestiers moyennant des compensations financières issues des crédits de carbone (Angelsen et al., 2013). Il est constitué de trois phases qui se résument en phase de préparation, phase d'investissement et phase de paiement. La phase de préparation élabore les stratégies ou les plans d'action nationaux, de politiques et de mesures, d'activités de renforcement des capacités et de démonstration. La phase d'investissement est axée sur la mise en œuvre de politiques et de mesures nationales et de stratégies ou plans d'action nationaux

qui pourraient impliquer davantage le renforcement des capacités, le développement et le transfert de technologies et des activités de démonstration axées sur les résultats. Enfin, la phase de paiement implique le passage à des actions plus directes axées sur les résultats, à savoir les émissions et les absorptions qui devraient être entièrement mesurées, rapportées et vérifiées (MRV). Au fur et à mesure que les pays progressent dans ces phases, ils doivent élaborer des niveaux de référence des stocks de carbone forestiers.

### 1.1.2. Estimation des stocks et flux de carbone

L'approche méthodologique pour le suivi des émissions de carbone forestier telle que définie dans les lignes directrices des bonnes pratiques du Groupe Intergouvernemental d'Experts sur l'évolution du Climat (GIEC, 2007) consiste à combiner des estimations du changement de la superficie forestière (c'est-à-dire des données d'activité) avec des coefficients qui quantifient la variation du stock de carbone par unité de surface (c'est-à-dire les facteurs d'émission) (Figure 1-2). Les données d'activité sont la déforestation et la dégradation des forêts (Harris et al., 2012). Pour estimer les variations des stocks de carbone (facteur d'émission), les directives du GIEC (2003) proposent l'utilisation d'une structure hiérarchique à trois niveaux. Le niveau 1 utilise les valeurs par défaut obtenues à partir de la base de données des facteurs d'émission du GIEC. Le niveau 2 améliore le niveau 1 en utilisant des données spécifiques au pays. Le niveau 3 comprend des modèles et des systèmes de mesure des stocks adaptés aux circonstances nationales, répétés au fil du temps et pilotés par des données d'activité à haute résolution, ventilées à l'échelle infranationale et à l'échelle fine.

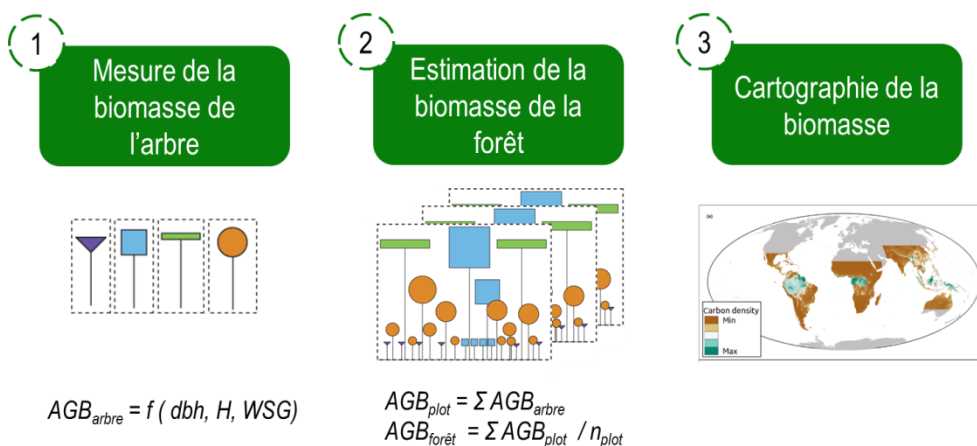


**Figure 1-2.** Estimation des émissions de carbone forestier (GIEC, 2007).

La technique d'Eddy-Covariance et les méthodes biométriques sont les principales méthodes pour quantifier les échanges de CO<sub>2</sub> entre les écosystèmes forestiers et l'atmosphère (Capioli et al., 2016). Les tours à flux pour la technique d'Eddy-Covariance sont principalement présentes dans les forêts



boréales et tempérées (Reichstein et al., 2007). Les méthodes biométriques sont généralement utilisées dans les forêts tropicales. Elles consistent à convertir les données d'inventaires forestiers en estimation de biomasse et de stocks de carbone à l'échelle arbre avec une équation allométrique. Ensuite, la biomasse des arbres est sommée à l'échelle de la parcelle et une biomasse moyenne des parcelles est calculée pour la forêt. Enfin ces données de biomasse de la parcelle et/ou de la forêt sont étendues spatialement avec les données de télédétection afin d'établir les cartes de biomasse (Figure 1-3).



**Figure 1-3.** Estimation de la biomasse (AGB) et des stocks de carbone à l'échelle de l'arbre (1) avec le diamètre (dbh), la hauteur totale (H) et la densité du bois (WSG), de la forêt (2) et à plus grande échelle (3).

Des données d'inventaire à différentes dates peuvent alors être utilisées pour estimer les changements de stocks de biomasse et de carbone, et déterminer si les forêts stockent ou relâchent du carbone (Lewis et al., 2009). En utilisant des données d'inventaire forestier et des études de carbone à long terme sur les écosystèmes, il a été montré que les forêts boréales et tempérées représentaient respectivement un puit de carbone de  $0,5 \pm 0,1$  et  $0,8 \pm 0,1$  Pg C par année, alors que les forêts tropicales représentaient un puit de carbone total de  $2,4 \pm 0,4$  Pg C par année (Pan et al., 2011). Néanmoins, il apparaît nécessaire de mieux comprendre le cycle du carbone dans les forêts tropicales, qui devrait être une priorité d'avenir (Mitchard, 2018). Pour l'Afrique tropicale, les informations disponibles sur la biomasse et les stocks de carbone ont fait l'objet d'une synthèse bibliographique, dont le texte est repris intégralement dans la suite du document (paragraphe 1.2).

## ***1.2. Biomasse et stocks de carbone des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique)***

**Grace Jopaul Loubota Panzou**, Jean-Louis Doucet, Jean Joël Loumeto, Achille Biwolé, Sébastien Bauwens & Adeline Fayolle

*Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* (2016), 20(4), 508–522

### Résumé

**Introduction.** Quantifier les stocks de biomasse et de carbone contenus dans les forêts tropicales est devenu une priorité internationale dans le cadre de la mise en œuvre du mécanisme REDD+. La biomasse forestière est estimée à trois échelles spatiales successives : l'arbre, le peuplement et la région. Cet article propose une synthèse des connaissances sur l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone contenus dans les forêts tropicales africaines.

**Littérature.** Cette synthèse bibliographique démontre que peu d'équations allométriques, équations qui permettent d'estimer la biomasse de l'arbre à partir de mesures non destructives (diamètre, hauteur), ont été établies pour les forêts tropicales africaines. Au niveau du peuplement, cette synthèse met en exergue les variations spatiales et temporelles connues de la biomasse entre les types de forêts d'Afrique tropicale. Si la reconstitution de la biomasse après une perturbation (l'exploitation forestière par exemple) est relativement rapide, il existe encore beaucoup d'incertitudes sur les variations spatiales de la biomasse et il n'y a pas de consensus sur une cartographie régionale de la biomasse. La qualité de la cartographie de la biomasse dépend fortement des différents capteurs utilisés (optique, RADAR ou LiDAR), et de l'équation allométrique utilisée pour convertir les données d'inventaires forestiers en biomasse.

**Conclusion.** Considérant le manque de précision des équations allométriques disponibles et des données d'inventaires forestiers à large échelle spatiale, il y a encore beaucoup d'incertitudes sur les estimations de la biomasse et des stocks de carbone contenus dans les forêts tropicales africaines.

**Mots-clés.** Biomasse, stocks de carbone, forêts tropicales, Afrique, équations allométriques, inventaires forestiers, carte de biomasse.

## Abstract

Biomass and carbon stocks of tropical African forests. A review.

**Introduction.** Quantifying the biomass and carbon stocks contained in tropical forests has become an international priority for the implementation of the REDD+ mechanism. Forest biomass is estimated at three successive levels: the tree, the stand and the region level. This paper reviews the state of the art on the estimation of biomass and carbon stocks in tropical African forests.

**Literature.** This review highlights that only few allometric equations, equations used for estimating biomass of the tree from non-destructive measurements (diameter, height), have been established for tropical African forests. At the stand level, this synthesis highlights the spatial and temporal variations in biomass between forests types in Central and Eastern Africa. While biomass recovery after disturbance (logging for instance) is rather quick, there is still a lot of uncertainty on the spatial variation in biomass, and there is no consensus on a regional biomass map. The quality of biomass mapping in tropical Africa strongly depends on the type of remotely-sensed data being used (optical, RADAR or LIDAR), and the allometric equation used to convert forest inventory data into biomass.

**Conclusion.** Based on the lack of precision of available allometric equations and forest inventory data and a large spatial scale, many uncertainties persist on estimating the biomass and carbon stocks contained in African tropical forests.

**Keywords.** Biomass, carbon stocks, tropical forests, Africa, Allometric equations, forest inventory, biomass mapping.

### 1.2.1. Introduction

Les forêts tropicales contiennent 40 à 50 % du carbone terrestre et jouent un rôle majeur dans le cycle global du carbone (Pan et al., 2011). La perte du couvert forestier résultant de la déforestation et de la dégradation de ces forêts contribue à environ 10–15 % des émissions mondiales annuelles de gaz à effet de serre (van der Werf et al., 2009). La Convention-Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques a examiné la possibilité de réduire ces émissions à travers l'initiative internationale REDD+ (Réduction des Emissions dues à la Déforestation et la Dégradation des forêts). Le mécanisme REDD+ vise à encourager les pays en développement à préserver les massifs forestiers moyennant des compensations financières issues des crédits de carbone (Angelsen et al., 2013). Toutefois, sa mise en œuvre dépend d'un système de Mesure, Notification et Vérification (MNV ou MRV en anglais), concernant l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone contenus dans les forêts (Gibbs et al., 2007 ; Saatchi et al., 2011 ; Baccini et al., 2012 ; Clark & Kellner, 2012).

Dans les écosystèmes forestiers, le carbone est stocké dans la biomasse vivante (biomasse aérienne et biomasse souterraine), le bois mort, la matière organique du sol et la litière (GIEC, 2003). Renfermant plus de 3/4 du carbone de la forêt, la biomasse vivante, objet spécifique de cette synthèse, est estimée via trois échelles spatiales successives (Chave et al., 2004 ; Clark & Kellner, 2012 ; Molto et al., 2013). Au niveau de l'arbre, les données de diamètre et éventuellement de hauteur issues d'inventaires forestiers sont converties en biomasse par le biais d'une équation allométrique. Au niveau du peuplement, les biomasses individuelles sont sommées par unité de surface inventoriée (parcelle forestière) et une biomasse moyenne est calculée par type de peuplement. Grâce aux estimations de biomasse des parcelles forestières, il est ensuite possible de spatialiser les estimations de biomasse à l'aide de données de télédétection (Goetz et al., 2009 ; Bastin et al., 2014). Cette spatialisation peut être opérée selon différentes approches et à différentes échelles pour produire in fine des cartes de biomasse.

Il existe, cependant, des sources d'erreur à chacune de ces étapes (Chave et al., 2004 ; Gibbs et al., 2007). A titre d'exemple, le manque, à la fois de données d'inventaire forestier à large échelle spatiale et de modèles allométriques appropriés pour convertir ces données d'inventaire en biomasse est souvent cité comme un handicap majeur dans la précision des estimations de biomasse et de stocks de carbone. Le présent article dresse l'état actuel des connaissances sur l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone contenus dans les forêts tropicales africaines. Les méthodes d'estimation de la biomasse à l'échelle de l'arbre sont d'abord présentées. Ensuite, les variations spatiales et temporelles de la biomasse à l'échelle du peuplement sont abordées. Enfin, les cartes de biomasse actuellement disponibles sont discutées. Ces éléments permettent

d'identifier les lacunes majeures en Afrique tropicale et les priorités de recherche futures pouvant faciliter une mise en œuvre effective du mécanisme REDD+.

La recherche documentaire a été opérée en utilisant les bases de données Scopus, Google scholar, Collection ULg et BASE (Bielefeld Academic Search Engine). Les mots clés suivants en français – et leur équivalent en anglais – ont été utilisés : biomasse aérienne, biomasse souterraine, forêt tropicale, Afrique, modèles/équations allométriques, stock de carbone, carte de biomasse.

### **1.2.2. Estimation de la biomasse au niveau de l'arbre**

#### **1.2.2.1. *L'allométrie***

L'allométrie se définit comme la relation entre deux (ou plus) caractéristiques de taille d'un arbre (Picard et al., 2012). Actuellement, il existe deux approches pour estimer la biomasse d'un arbre en Afrique tropicale. Toutes les deux reposent sur l'utilisation des relations allométriques. En foresterie, les relations allométriques concernent le diamètre, la hauteur, les dimensions du houppier, le volume et la biomasse de l'arbre (King, 1996).

La première approche est basée sur des équations allométriques qui permettent d'estimer directement la biomasse totale ou partielle (biomasse aérienne, biomasse souterraine, etc...) d'un arbre en fonction de prédicteurs. Les prédicteurs les plus importants de la biomasse sont par ordre décroissant : le diamètre du tronc, la densité du bois et la hauteur totale (Chave et al., 2005). Deux études récentes, menées dans le bassin amazonien (Goodman et al., 2014) et dans le bassin du Congo (Ploton et al., 2016), indiquent que la prise en compte des dimensions du houppier améliore significativement les estimations de biomasse.

La seconde approche est une méthode indirecte qui utilise un tarif de cubage pour convertir le diamètre et éventuellement la hauteur du fût, en volume du tronc puis prend en compte la densité du bois pour convertir le volume du tronc en biomasse du tronc. Cette dernière est ensuite étendue à la biomasse aérienne totale via un facteur d'expansion de la biomasse (Brown et al., 1989 ; Maliro et al., 2010).

L'estimation de la biomasse d'un arbre s'accompagne toujours d'une erreur qui correspond à l'écart entre les valeurs de biomasse observées et les valeurs prédites par le modèle allométrique. L'erreur sur la biomasse de l'arbre peut être décomposée en trois catégories (Chave et al., 2004; van Breugel et al., 2011; Molto et al., 2013) : (i) l'erreur due au choix de l'équation allométrique ; (ii) l'erreur de prédiction du modèle qui comprend l'incertitude sur les coefficients du modèle et l'erreur résiduelle du modèle ; et (iii) l'erreur sur les prédicteurs qui

comprend les erreurs de mesure des variables dendrométriques (diamètre, hauteur, etc.) et celles relatives à la densité du bois, liées à la détermination de l'espèce, aux mesures en laboratoire ou à la variabilité intra-spécifique. Parmi ces types d'erreurs, le choix de l'équation allométrique est la source d'erreur la plus importante dans les estimations de la biomasse (Chave et al., 2004; Molto et al., 2013).

En Afrique tropicale, il a été montré que le choix de l'équation allométrique contribue à environ 76 % de l'erreur totale dans les estimations de la biomasse de l'arbre (Moundounga Mavouroulou et al., 2014 ; Picard et al., 2015). Cette erreur élevée provient des équations allométriques pantropicales (modèles calibrés sur les données de biomasse de toutes les régions et de tous les types de forêts tropicales) et des équations allométriques locales (modèles calibrés sur les données de biomasse d'un type/site spécifique de forêt tropicale).

#### **1.2.2.2. Les équations allométriques pantropicales**

Jusqu'à récemment, en l'absence d'équations allométriques calibrées localement, des équations pantropicales, étaient utilisées en Afrique tropicale. Dans une première approche, Brown et al. (1989) puis Chave et al. (2005) ont développé des équations allométriques pantropicales séparément pour les forêts de type « *Dry* » (pluviométrie < 1500 mm, saison sèche > 5 mois), « *Moist* » (pluviométrie 1500 – 3500 mm, saison sèche 1-5 mois) et « *Wet* » (pluviométrie > 3500 mm, saison sèche < 1 mois).

Les équations pantropicales développées par Chave et al. (2005) ont largement été utilisées en Afrique tropicale. Ces équations ont permis de convertir les données de diamètre, issues d'inventaires forestiers, et de densité du bois, provenant de base de données, en biomasse aérienne à l'échelle des arbres (Stephenson et al., 2014) et des forêts (Djuikouo et al., 2010; Gourlet-Fleury et al., 2011; Makana et al., 2011; Maniatis et al., 2011; Medjibe et al., 2011 ; Gourlet-Fleury et al., 2013 ; Bastin et al., 2015 ; Ekoungoulou et al., 2015). Dans certains travaux, la hauteur totale de l'arbre était également incorporée dans le jeu de prédictors. La hauteur était alors soit mesurée (Djomo et al., 2011; Shirima et al., 2011; Marshall et al., 2012 ; Day et al., 2013; Lindsell & Klop, 2013 ; Bastin et al., 2014 ; Bastin et al., 2015 ; Ensslin et al., 2015 ; Gatti et al., 2015 ; Shirima et al., 2015), soit estimée à partir d'une relation allométrique hauteur – diamètre établie à l'échelle mondiale (Lewis et al., 2009), régionale (Lewis et al., 2013) ou locale (Kearsley et al., 2013 ; Bastin et al., 2015 ; Shirima et al., 2015 ; Fayolle et al., 2016).

Toutefois, la validité des équations pantropicales de Chave et al. (2005) en Afrique tropicale a été fortement discutée. La limite majeure serait liée à l'absence de données provenant d'Afrique tropicale dans la calibration des équations. En ce qui concerne les forêts de type « *Dry* », les prédictions, testées

dans trois sites du nord-est de la Tanzanie dans les forêts claires de type Miombo sur 167 arbres repartis entre 1 et 110 cm de diamètre, montrent une sous-estimation systématique de la biomasse des arbres de l'ordre de 10 à 20 % (Mugasha et al., 2013). Dans les forêts de type « Moist », l'équation a été validée au sud-est du Cameroun dans une forêt dense humide de transition entre les types de forêt sempervirent et semi-caducifolié sur 138 arbres repartis entre 5 et 192 cm de diamètre (Fayolle et al., 2013). Le modèle a aussi été validé au nord-est de la République Démocratique du Congo (RDC) dans les forêts denses humides semi-caducifoliées sur 12 arbres repartis entre 24 et 52 cm de diamètre (Ebuy et al., 2011). Par contre, des biais importants, de 10 et 40 %, ont été identifiés respectivement dans les forêts sempervirentes du Ghana sur 42 arbres repartis entre 2 à 180 cm de diamètre (Henry et al., 2010), et dans les forêts de transition du nord-est du Gabon sur 101 arbres repartis entre 11 à 109 cm de diamètre (Ngomanda et al., 2014).

Dans une seconde approche, Feldpausch et al. (2012) ont proposé deux équations pantropicales de type « Moist » incorporant des données de biomasse pour 116 arbres d'Afrique tropicale dans leur construction. Une équation allométrique pantropicale à deux prédicteurs, le diamètre et la densité du bois (équation 1), et une autre équation à trois prédicteurs, le diamètre, la densité du bois et la hauteur totale (équation 2), ont été établies. Enfin, Chave et al. (2014) ont récemment effectué une révision des équations allométriques pantropicales en intégrant les données de biomasse pour 4004 arbres dont 1006 arbres d'Afrique tropicale. Une équation allométrique pantropicale à trois prédicteurs (diamètre, hauteur totale et densité du bois), valable pour tous les types de forêts tropicales (équation 3), et une équation dépendant du diamètre, de la densité du bois et d'un facteur de stress environnemental E (équation 4) ont ainsi pu être établies. En Afrique tropicale, les équations de Feldpausch et al. (2012) ont été utilisées dans les travaux de Slik et al. (2013) et celles de Chave et al. (2014) dans les travaux de Doetterl et al. (2015) en RDC, de Lung & Espira (2015) au Kenya et de Fayolle et al. (2016) au Cameroun. Les équations allométriques développées par Chave et al. (2014, équations 3 et 4) sont plus performantes et robustes que les équations allométriques développées par Feldpausch et al. (2012, équations 1 et 2) et l'utilisation de ces équations (3 et 4) conduit à une précision ( $R^2$ ) de 90 % dans les estimations de la biomasse à l'échelle de 0,25 ha dans les forêts tropicales humides (Chave et al., 2014).

$$AGB = \exp(-1,822 + 2,337 \times \ln D + 0,163 \times (\ln D)^2 - 0,024 \times (\ln D)^3 + 0,979 \times \ln p) \quad (1)$$

$$AGB = \exp(-2,920 + 0,989 \times \ln(\rho D^2 H)) \quad (2)$$

$$AGB = 0,0673 \times (\rho D^2 H)^{0,976} \quad (3)$$

$$AGB = \exp(-1,803 - 0,976 \times E + 0,976 \times \ln p + 2,673 \times \ln D - 0,0299 \times (\ln D)^2) \quad (4)$$

Où AGB,  $p$ ,  $D$ ,  $H$  et  $E$  sont respectivement la biomasse aérienne (en kg), la densité du bois spécifique (en g.cm<sup>-3</sup>), le diamètre de l'arbre (en cm), la hauteur totale de l'arbre (en m) et une variable qui quantifie le stress environnemental développé par Chave et al. (2014). Le facteur de stress environnemental  $E$  englobe la saisonnalité de la température, l'intensité de la sécheresse et la saisonnalité des précipitations et varie entre - 0,2 et 1 à travers les forêts tropicales.

### 1.2.2.3. *Les équations allométriques locales*

Dans la base de données GlobAllometree ([www.globalallometree.org](http://www.globalallometree.org)), qui recense les équations allométriques disponibles pour tous les continents, un total de 1058 équations allométriques de biomasse et de volume ont été répertoriées pour l'Afrique sub-saharienne (Henry et al., 2013). La plupart des équations disponibles sont mono-spécifiques et sont des équations de volume (Henry et al., 2011). Dans les forêts tropicales, qui sont structurellement complexes et riches en espèces, il est illusoire de développer des équations allométriques pour chaque espèce, et il apparaît indispensable d'avoir recours à des équations plurispécifiques intégrant la densité du bois dans le jeu des prédicteurs (Chave et al., 2005). Actuellement, en Afrique tropicale, peu d'équations de ce type ont été établies selon un protocole adéquat (ie., > 100 arbres bien répartis sur la gamme de diamètre, Chave et al., 2004). Leur rareté est encore plus flagrante en ce qui concerne la prise en compte de la biomasse souterraine (Tableau 1-1).

Certaines équations allométriques de biomasse ont été construites à partir d'un nombre limité d'individus, 12 arbres (Ebuy et al., 2011), 26 arbres (Ryan et al., 2011), 29 arbres (Henry et al., 2009) et 42 arbres (Henry et al., 2010). D'autres intègrent très peu d'arbres de gros diamètres, de 1 à 79 cm de diamètre (Djomo et al., 2010) et de 1 à 67 cm de diamètre (Goussanou et al., 2016). Enfin, dans les forêts claires de type Miombo, les équations sont construites à partir d'un nombre limité d'espèces (Kuyah et al., 2012a; Kuyah et al., 2012b ; Chidumayo, 2013).

Seulement trois études menées en Afrique tropicale suivent les recommandations de Chave et al. (2004). Deux études réalisées en Afrique centrale ont permis d'établir des équations locales pour l'estimation de la biomasse aérienne des arbres des forêts denses humides de transition du sud-est du Cameroun (Fayolle et al., 2013) et du nord-est du Gabon (Ngomanda et al., 2014). Une étude a été réalisée en Afrique de l'est dans les forêts de type Miombo, en Tanzanie (Mugasha et al., 2013) et intègre l'estimation de la biomasse souterraine.



Toutefois, l'utilisation des équations allométriques locales dans des sites autres que ceux pour lesquels elles ont été développées pourrait entraîner des biais importants. En effet, les équations allométriques développées au Mozambique (Ryan et al., 2011), au Kenya (Kuyah et al., 2012a), en Tanzanie (Mugasha et al., 2013) et en Zambie (Chidumayo, 2013) entraînent respectivement des biais de 24, 29, 50 et 72 % de biomasse aérienne à l'échelle des forêts de type Miombo au Malawi (Kuyah et al., 2014). De même, Picard et al. (2015) estiment des biais respectifs de 29 et 33 % dans les estimations de la biomasse aérienne à l'échelle de la réserve forestière de Yoko en RDC à partir des équations provenant du Cameroun (Fayolle et al., 2013) et du Gabon (Ngomanda et al., 2014).

Cependant, deux études utilisant la méthode indirecte de l'estimation de la biomasse, reposent sur l'estimation du volume de la tige (Maliro et al., 2010) et du volume total de l'arbre (Dorisca et al., 2011). Leur utilisation avec des facteurs de conversion (densité du bois et facteur d'expansion de la biomasse) entraînerait une surestimation de la biomasse de 19 % au Gabon (Moundounga Mavouroulou et al., 2014). Picard et al. (2015) montrent également des biais d'environ 48 % dans les estimations de la biomasse aérienne à l'échelle de la réserve forestière de Yoko en RDC à partir des équations allométriques de volume de Dorisca et al. (2011).

**Tableau 1-1.** Equations allométriques disponibles pour l'estimation de la biomasse aérienne et souterraine (AGB et BGB, en kg) des arbres des forêts tropicales africaines. Les prédicteurs de la biomasse sont le diamètre du tronc à hauteur de poitrine (D, en cm), la hauteur totale (H, en m), la densité du bois ( $\rho$ , en g cm<sup>-3</sup>), le volume totale (V, en m<sup>3</sup>) ou le volume du fût (V<sub>f</sub>, en m<sup>3</sup>) et le facteur d'expansion de la biomasse (BEF). La taille de l'échantillon (n) et la gamme de diamètre sont donnés pour chaque référence citée.

Région	Type de végétation	Prédicteur	Equation allométrique	Gamme de diamètre (cm)	Référence
Afrique centrale	Forêt dense humide	D	$AGB = \exp(-2,331 + 2,596 \times \ln(D))$	5,3 – 192,5	Fayolle et al. (2013)
		D	$AGB = \exp(-1,996 + 2,392 \times \ln(D))$	1,2 – 79,4	Djomo et al. (2010)
		D et H	$AGB = \exp(-2,994 + 0,931 \times \ln(D^2 H))$	1,2 – 79,4	Djomo et al. (2010)
		D et $\rho$	$AGB = \exp(-4,059 + 4,062 \times \ln(D) - 0,228 \times (\ln(D))^2 + 1,430 \times \ln(\rho))$	11,8 – 109,4	Ngomanda et al. (2014)
		D et $\rho$	$AGB = \exp(-1,862 + 2,402 \times \ln(D) - 0,341 \times \ln(\rho))$	5,3 – 192,5	Fayolle et al. (2013)
		D et $\rho$	$AGB = \exp(-1,862 + 2,402 \times \ln(D) - 0,341 \times \ln(\rho))$	1,2 – 79,4	Djomo et al. (2010)
		D, H et $\rho$	$AGB = \exp(-2,436 + 0,139 \times [(\ln(D))^2 + 0,737 \times \ln(D^2 H) + 0,279 \times \ln(\rho)])$	1,2 – 79,4	Djomo et al. (2010)
		D, H et $\rho$	$AGB = 1,603 \times [(\rho D^2 H)]^{0,657}$	24,4 – 52,2	Ebuy et al. (2012)
		D, H et $\rho$	$AGB = \exp_{f_0}(-2,568 + 0,951 \times \ln(D^2 H) + 1,189 \times \ln(\rho))$	11,8 – 109,4	Ngomanda et al. (2014)
		V et $\rho$	$AGB = \rho \times V$	10 – 150	Dorica et al. (2011)
		V <sub>f</sub> et $\rho$	$AGB = \rho \times V_f \times BEF$	10 – 100	Malero et al. (2010)

Tableau 1-1 (suite)

Région	Type de végétation	Prédicteur	Equation allométrique	Gamme de diamètre (cm)	Référence
Afrique de l'ouest	Forêt dense humide	D	$AGB = 0,30 \times D^{2,31}$	7,1 – 180	Henry et al. (2010)
		D	$AGB = \exp[\ln(-1,98 + 2,30 \times \ln(D))]$	1,8 – 67,7	Goussanou et al. (2016)
		D et H	$AGB = \exp[\ln(-2,63 + 1,99 \times \ln(D) + 0,67 \times \ln(H))]$	1,8 – 67,7	Goussanou et al. (2016)
		D et H	$AGB = 0,17 \times D^{2,765} \times H^{0,55}$	7,1 – 180	Henry et al. (2010)
		D, H et $\rho$	$AGB = 3,47 \times [10]^{(-3) \times D^{2,2} \times H \times \rho}$	7,1 – 180	Henry et al. (2010)
Afrique de l'est	Forêt claire "Miombo"	D	$AGB = 0,091 \times D^{2,472}$	3 – 102	Kuyah et al. (2012a)
		D	$AGB = 0,102 \times D^{2,480}$	1,1 – 110	Mugasha et al. (2013)
		D	$AGB = 0,044 \times D^{2,765}$	2 – 39	Chidumayo (2013)
		D	$AGB = \exp[\ln(2,601 \times \log(D) - 3,629)]$	5 – 73	Ryan et al. (2011)
		D	$BGB = 0,048 \times D^{2,303}$	3 – 102	Kuyah et al. (2012b)
		D	$BGB = 0,211 \times D^{1,9838}$	3,3 – 95	Mugasha et al. (2013)
		D	$BGB = \exp[\ln(2,262 \times \log(D) - 3,370)]$	5 – 73	Ryan et al. (2011)
		D et H	$AGB = (0,93 \times [\ln(D)]^2 \times H)^{-2,9}$	5 – 32	Henry et al. (2009)
		D et H	$AGB = 0,076 \times D^{2,2046} \times H^{0,4918}$	1,1 – 110	Mugasha et al. (2013)
		D et H	$BGB = 0,176 \times D^{1,784} \times H^{0,343}$	3,3 – 95	Mugasha et al. (2013)

### 1.2.3. Estimation de la biomasse au niveau du peuplement

#### 1.2.3.1. Variation spatiale de la biomasse

Il existe une forte variation spatiale de la biomasse au sein des forêts tropicales et notamment entre les trois bassins forestiers tropicaux avec des valeurs plus élevées en Afrique tropicale et en Asie, respectivement  $418 \pm 91$  et  $393 \pm 109$  Mg ha<sup>-1</sup>, que dans les forêts d'Amérique du sud,  $287 \pm 105$  Mg ha<sup>-1</sup> (Slik et al., 2013). Ces variations s'expliqueraient par la fréquence plus élevée d'arbres de plus de 70 cm de diamètre dans les forêts paléo-tropicales (Afrique et Asie). Au sein du continent africain, il existe aussi d'importantes variations spatiales de biomasse. Lewis et al. (2013) indiquent des estimations de biomasse en Afrique centrale ( $429$  Mg ha<sup>-1</sup>) nettement supérieures à celles d'Afrique de l'ouest ( $305$  Mg ha<sup>-1</sup>) et de l'est ( $274$  Mg ha<sup>-1</sup>). Ces différences de biomasse s'expliqueraient par la présence élevée d'espèces hyper-dominantes en Afrique centrale, qui contribuent à plus de 50 % des stocks de biomasse (Bastin et al., 2015).

A l'échelle locale, plusieurs auteurs ont également montré des variations significatives de la biomasse entre les différents types de forêts tropicales africaines (Tableau 1-2). Day et al. (2013) indiquent des variations de la biomasse aérienne entre les différents types de forêts denses humides d'Afrique centrale et Kuyah et al. (2014) entre les types de forêts de Miombo d'Afrique de l'est. Ces variations sont essentiellement expliquées par des différences structurales liées à des perturbations anthropiques et/ou des gradients édaphiques et altitudinaux. Toutefois, la composition floristique et les variables structurales (surface terrière, allométrie hauteur – diamètre, etc.) expliquent une plus grande partie de la variation spatiale de la biomasse dans les forêts tropicales africaines (Marshall et al., 2012 ; Shirima et al., 2015).

D'une part, les variations spatiales de la biomasse s'expliqueraient par des compositions spécifiques différentes des types de forêts (Djomo et al., 2011 ; Marshall et al., 2012 ; Bastin et al., 2014 ; Ekoungoulou et al., 2015 ; Shirima et al., 2015 ; Wondrade et al., 2015). Les forêts matures où *Gilbertiodendron dewevrei* (Fabaceae – Caesalpinioideae) forment des peuplements mono-dominants stockent autant voire plus de biomasse aérienne que les forêts mixtes plus jeunes au Cameroun (Djuikouo et al., 2010) et en RDC (Makana et al., 2011 ; Kearsley et al., 2013). Selon Maniatis et al. (2011), les forêts dominées par des arbres des familles Olacaceae, Caesalpiniaceae et Burseraceae présentent une biomasse aérienne nettement supérieure à celle des forêts dominées par des familles Burseraceae, Myristicaceae et Euphorbiaiceae.

D'autre part, Fayolle et al. (2016) indiquent que les variations spatiales de la biomasse aérienne entre les forêts sempervirentes et semi-décidues au Cameroun s'expliqueraient par les différences de la composition floristique, de la structure forestière (densité des tiges à l'hectare et la surface terrière) et de l'allométrie

hauteur – diamètre. Une étude réalisée en RDC dans les forêts semi-décidues de Yangambi et de Yoko montre que l'allométrie hauteur – diamètre est le facteur qui expliquerait le plus de différence dans les variations spatiales de la biomasse aérienne (Doetterl et al., 2015).

L'interaction entre la composition floristique, la structure forestière et les facteurs de l'environnement (sols) expliquerait les différences de biomasse aérienne entre les forêts centrafricaines matures sur sols riches ou sur sols pauvres et celles sur sols présentant des contraintes physiques (Gourlet-Fleury et al., 2011). D'autres facteurs de l'environnement pourraient également influencer la répartition spatiale de la biomasse. Les forêts de type Miombo de moyenne altitude stockent plus de biomasse par rapport à celles de basse et haute altitude (Shirima et al., 2011 ; Marshall et al., 2012). Les précipitations expliquent une grande part des variations spatiales de la biomasse entre les types de forêts de montagne en Tanzanie (Ensslin et al., 2015).

#### **1.2.3.2. Variation temporelle de la biomasse**

Au cours de ces dernières années, plusieurs études ont montré une tendance à l'augmentation de la biomasse aérienne et des stocks de carbone dans les forêts tropicales matures/non-perturbées (Phillips & Gentry, 1994), y compris en Afrique (Lewis et al., 2009 ; Gourlet-Fleury et al., 2013). Elles se comporteraient comme des puits de carbone.

Ainsi, Makana et al. (2011) ont montré que la biomasse a augmenté en moyenne de  $1,1 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  dans les forêts mono-dominantes à *Gilbertiodendron dewevrei*, forêt mature, et de  $3 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  dans les forêts mixtes (forêt jeune) d'Ituri en RDC sur 12 années. Cette différence s'expliquerait par une plus faible vitesse de croissance des arbres dans les forêts mono-dominantes, où le degré de maturité est plus avancé. Toutefois, la biomasse des forêts matures est supérieure à celle des forêts jeunes (Glenday, 2006 ; Kearsley et al., 2013).

Cependant, les activités humaines, dont l'agriculture sur brûlis et l'exploitation forestière, affectent inévitablement la biomasse et les stocks de carbone (Lindsell & Klop, 2013 ; Willcock et al., 2014). En Afrique centrale, les forêts tropicales couvrent environ 180 millions d'hectares et 26 % de cette superficie est valorisé pour un usage commercial par les sociétés d'exploitation forestière (de Wasseige et al., 2012). L'exploitation forestière sélective, telle qu'elle est pratiquée dans cette sous-région, se traduit par une réduction de  $17$  à  $20 \text{ Mg ha}^{-1}$  de biomasse initiale (Brown et al., 2005 ; Medjibe et al., 2011). Ces pertes de biomasse étant temporelles, l'optimisation des tracés des pistes de débardage pourrait agir significativement sur la réduction à ces pertes de biomasse liées à l'exploitation forestière (de Madron et al., 2011 ; Neba et al., 2014). Une période d'environ 30

ans serait cependant nécessaire pour la reconstitution des stocks initiaux de biomasse en Afrique centrale (Gourlet-Fleury et al., 2013 ; Ndjondo et al., 2014).

La vitesse de reconstitution de la biomasse forestière après l'exploitation semble être influencée par l'intensité et le type d'exploitation forestière (Gourlet-Fleury et al., 2013 ; Medjibe et al., 2013 ; Neba et al., 2014). Toutefois, Lung & Espira (2015) n'ont pas trouvé de différence de biomasse entre quatre régions du Kenya ayant subi des techniques d'exploitation différentes. De même, les stocks de carbone dans les forêts exploitées ne sont pas différentes de ceux des forêts non exploitées en Tanzanie (Marshall et al., 2012 ; Ensslin et al., 2015). Gatti et al. (2015) indiquent également que la biomasse des forêts exploitées n'est pas différente de celle des forêts primaires dans les forêts tropicales africaines.

**Tableau 1-2.** Estimation (moyenne  $\pm$  erreur standard/écart type) de la biomasse aérienne et/ou totale (en gras) pour les différents types de forêts tropicales africaines. La surface terrière (G), la taille et le nombre (n) des parcelles échantillonnées sont définis.

Type de forêt	Localité	Pays	Echantillonnage		Seuil de diamètre des arbres (cm)	G (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Biomasse (Mg ha <sup>-1</sup> )	Référence
			n	Taille (ha)				
Forêts mono-dominantes	Dja	Cameroun	1	5	D $\geq$ 10	38 $\pm$ 3,9	596 $\pm$ 62	Djuikouto et al. (2010)
	Ituri	RDC	10	2	D $\geq$ 1	—	535	Makana et al. (2011)
	Yangambi	RDC	1	5	D $\geq$ 10	30 $\pm$ 2,8	331 $\pm$ 28	Kearsley et al. (2013)
Forêts mixtes	Dja	Cameroun	1	5	D $\geq$ 10	31 $\pm$ 2,3	402 $\pm$ 58	Djuikouto et al. (2010)
	Ituri	RDC	10	2	D $\geq$ 1	—	399	Makana et al. (2011)
	Yangambi	RDC	1	8	D $\geq$ 10	32 $\pm$ 3,3	321 $\pm$ 48	Kearsley et al. (2013)
Forêt mature	Kakamaga	Kenya	0,04	46	D $\geq$ 5	—	498 $\pm$ 45	Glenday (2006)
	Yangambi	RDC	1	1	D $\geq$ 10	19	163	Kearsley et al. (2013)
Forêt jeune	Kakamaga	Kenya	0,04	16	D $\geq$ 5	—	202 $\pm$ 40	Glenday (2006)
	Yangambi	RDC	1	3	D $\geq$ 10	5 $\pm$ 2,3	37 $\pm$ 4	Kearsley et al. (2013)

Tableau 1-2 (suite)

Type de forêt	Localité	Pays	Echantillon		Seuil de diamètre des arbres (cm)	G (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Biomasse (Mg ha <sup>-1</sup> )	Référence
			n	taille (ha)				
Forêt semi-caducifoliée sur sols riches	Sud-est	RCA	324	0,5	D ≥ 20	22,3 ± 0,8	248 ± 10	Gourlet-Fleury et al. (2011)
Forêt semi-caducifoliée sur sols pauvres	Sud-est	RCA	101	0,5	D ≥ 20	17,8 ± 1,4	198 ± 18	
Forêt semi-caducifoliée (exploitée)	M'Baïki	RCA	3	4	D ≥ 10	—	375 ± 58	Gourlet-Fleury et al. (2013)
Forêt semi-caducifoliée (exploité + éclaircie)	M'Baïki	RCA	4	4	D ≥ 10	—	356 ± 64	
Forêt semi-caducifoliée (non exploitée)	M'Baïki	RCA	3	4	D ≥ 10	—	375 ± 40	
Forêt semi-décidue	Mindourou	Cameroun	5152	0,5	D ≥ 10	17,5 ± 0,08	348	Fayolle et al. (2016)
Forêt sempervirente	Ma'an	Cameroun	2101	0,5	D ≥ 10	15,2 ± 0,12	260	
Forêt naturelle	Hawassa	Ethiopie	10	0,12	D ≥ 5	—	200	Wondrade et al. (2015)
Forêt de plantation	Hawassa	Ethiopie	38	0,12	D ≥ 5	—	223	
Forêt semi-décidue mixte	Yangambi	RDC	5	1	D ≥ 10	32 ± 3	326 ± 38	Doetterl et al. (2015)
Forêt semi-décidue mixte	Yoko	RDC	5	1	D ≥ 10	34 ± 3	382 ± 56	
Agro-forêt	Campo-Ma'an	Cameroun	8	0,5	D ≥ 5	—	231 ± 45	Djomo et al. (2011)
Forêt de production	Campo-Ma'an	Cameroun	8	0,5	D ≥ 5	—	283 ± 51	
Forêt de protection	Campo-Ma'an	Cameroun	8	0,5	D ≥ 5	—	278 ± 48	



Tableau 1-2 (suite)

Type de forêt	Localité	Pays	Echantillon nage n	Seuil de diamètre des arbres (cm)	G (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Biomasse (Mg ha <sup>-1</sup> )	Référence
Forêt secondaire	Lesio-louna	Congo	3	0,12	D ≥ 10	—	167 ± 15 Ekoungoulou et al. (2015)
Forêt de galerie	Lesio-louna	Congo	3	0,12	D ≥ 10	—	92 ± 29
Forêt à Olacaceae, Caesalpinaceae, Bursaceae	Centre	Gabon	766	0,3	D ≥ 5	—	333 ± 7
Forêt à Bursaceae, Myristicaceae, Euphorbiaceae	Centre	Gabon	589	0,3	D ≥ 5	—	312 ± 7
Forêt à Olacaceae, Caesalpinaceae, Bursaceae	Centre	Gabon	885	0,3	D ≥ 5	—	324 ± 5
Forêt de montagne	Monts de Cristal	Gabon	5	1	D ≥ 10	40 ± 2,9	456 ± 88
Forêt tropicale de plaine et de montagne	Parc Waka	Gabon	5	1	D ≥ 10	34 ± 13,1	394 ± 169
Forêt tropicale de plaine et de montagne	Monte Mitra	Guinée Equatoriale	3	1	D ≥ 10	32 ± 2,2	384 ± 42
Forêt sous-montagne, plaine et forêt riveraine	Takamanda	Cameroun	10	1	D ≥ 10	31 ± 7,9	351 ± 147 Day et al. (2013)
Forêt tropicale semi-décidue	Nouabalé Ndoki	Congo	5	1	D ≥ 10	26 ± 3,1	281 ± 52
Forêt atlantique littorale et marécageuse	Campo Ma'an	Cameroun	3	1	D ≥ 10	37 ± 2,7	250 ± 64
Forêt sempervirente atlantique	Ejagham	Cameroun	2	1	D ≥ 10	34 ± 1,6	247 ± 128
Forêt claire de type <i>Miombo</i> avec des arbres de taille moyenne	Kasungu	Malawi	15	1,35	D ≥ 5	0,19 ± 0,05	8 ± 5
Forêt à faible diversité des grands arbres de la canopée	Neno	Malawi	10	0,9	D ≥ 5	0,16 ± 0,04	5 ± 4 Kuyah et al. (2014)

Tableau 1-2 (suite)

Type de forêt	Localité	Pays	Echantillon		Seuil de diamètre des arbres (cm)	G (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Biomasse (Mg ha <sup>-1</sup> )	Référence
			n	(ha)				
Forêt de montagne	Hanang	Tanzanie	60	0,08	D ≥ 5	—	55 ± 6	Shirima et al. (2015)
Forêt de <i>Miombo</i>	Kilombero et autres	Tanzanie	162	0,08	D ≥ 5	—	26 ± 1	
Forêt naturelle de niveau de montagne basse	Mont	Tanzanie	5	0,25	D ≥ 10	—	361 ± 88	
Forêt naturelle de montagne	Kilimanjaro	Tanzanie	5	0,25	D ≥ 10	—	357 ± 22	Ensslin et al. (2015)
Forêt naturelle de niveau de montagne supérieure		Tanzanie	5	0,25	D ≥ 10	—	372 ± 4	
Forêt claire de type <i>Miombo</i> à 791 m d'altitude	Nyanganje	Tanzanie	1	1	D ≥ 10	3,3 ± 0,08	61 ± 2	
Forêt claire de type <i>Miombo</i> à 502 m d'altitude	Nyanganje	Tanzanie	1	1	D ≥ 10	2,4 ± 0,03	56 ± 2	Shirima et al. (2011)
Forêt claire de type <i>Miombo</i> à 1333 m d'altitude	Kitonga	Tanzanie	1	1	D ≥ 10	2,1 ± 0,03	48 ± 2	
Forêt claire de type <i>Miombo</i> à 1500 m d'altitude	Kitonga	Tanzanie	1	1	D ≥ 10	1,5 ± 0,04	28 ± 1	
Forêt de plaine (< 750 m d'altitude)	Udzungwa &		5	1	D ≥ 10	—	14	
Forêt de transition/submontagne (750 à 1200 m d'altitude)	Usambara	Tanzanie	5	1	D ≥ 10	—	23	Marshall et al. (2012)
Forêt afro-montagne (> 1200 m d'altitude)	mountain		8	1	D ≥ 10	—	21	

RDC : République Démocratique du Congo, RCA : République Centrafricaine

## 1.2.4. Cartographie de la biomasse

### 1.2.4.1. Différents capteurs

Compte tenu de l'étendue des forêts tropicales ainsi que de la difficulté d'accès, les méthodes de télédétection sont depuis longtemps considérées comme des outils essentiels pour produire des cartes de biomasse à plus ou moins grande échelle (Gibbs et al., 2007; Clark & Kellner, 2012). Actuellement, les principaux outils de télédétection utilisés pour la cartographie de la biomasse en Afrique tropicale sont : les capteurs optiques, le RADAR (Radio Detection And Ranging) et le LiDAR (Light Detection and Ranging) (Tableau 1-3).

Les données optiques les plus couramment utilisées pour estimer la biomasse sont les images Landsat (Avitabile et al., 2012), SPOT (Satellites Pour l'Observation de la Terre, Verhegghen et al., 2012) et MODIS (MODerate resolution Imaging Spectroradiometer, Baccini et al., 2008). Une haute résolution spatiale des capteurs optiques augmente la précision des estimations de la biomasse. Le problème majeur serait la forte présence de nuages sous les tropiques qui limite le nombre déjà faible d'images de haute résolution disponibles (Gibbs et al., 2007 ; Goetz et al. 2009). Les images de très haute résolution spatiale provenant des capteurs satellitaires (par exemple : Quickbird, GeoEye) peuvent également être utilisées pour estimer les stocks de carbone forestier avec une faible erreur sur des zones relativement restreintes (Bastin et al., 2014).

A large échelle, l'utilisation du RADAR semble prometteuse pour la cartographie de la biomasse en raison de sa capacité à pénétrer le couvert forestier à une certaine profondeur (Goetz et al., 2009). Plusieurs études récentes en Afrique tropicale ont utilisé le RADAR pour l'estimation de la biomasse (Mitchard et al., 2009 ; Carreiras et al., 2012 ; Mitchard et al., 2012 ; Carreiras et al., 2013 ; Mermoz et al., 2015). Cependant, le signal RADAR souffre de problème de saturation sur des sites forestiers à forte densité de biomasse, comme en forêts tropicales (Goetz et al., 2009), y compris dans les forêts tropicales africaines (Mitchard et al., 2009). Ce problème de saturation du signal RADAR entraînerait des sous-estimations de la biomasse dans les forêts tropicales.

Le LiDAR, qui est un capteur actif comme le RADAR, présente l'avantage de ne pas saturer pour les fortes biomasses mais le coût d'acquisition de ce type de données reste un frein majeur à son utilisation (Lu et al., 2014). Une revue bibliographique de 70 études indique que le LiDAR est nettement plus performant pour estimer la biomasse forestière que les capteurs optiques ou RADAR utilisés seuls (Zolkos et al., 2013). L'utilisation du LiDAR en Afrique tropicale pourrait donc améliorer significativement les estimations de biomasse (Avitabile et al., 2012 ; Mitchard et al., 2012 ; Laurin et al., 2014 ; Chen et al.,

2015). Des systèmes LiDAR satellitaires permettraient de diminuer ce coût. Actuellement, le seul système LiDAR satellitaire existant est le GLAS (Geoscience Laser Altimeter System) du satellite ICESat qui a fonctionné en intermittence de 2003 à 2009. Le capteur a néanmoins permis de récolter près de 250 millions de faisceaux LiDAR relatifs à des zones forestières dont 18,2 millions de faisceaux ont été acquis en Afrique tropicale. L'information déduite de ces faisceaux a permis d'effectuer une cartographie de la biomasse des forêts tropicales (Saatchi et al., 2011 ; Baccini et al., 2012).

Tous les types de capteur présentés dans cette section ont leurs avantages et inconvénients. La combinaison des données provenant des différents capteurs permet par ailleurs de bénéficier des avantages de chacun et, *in fine*, de réduire les erreurs liées à l'estimation de la biomasse par rapport aux estimations basées sur un seul type de capteur. Par exemple, l'intégration des capteurs optiques à distance (bandes hyper-spectrales) augmente la précision du modèle ( $R^2 = 0,70$ ) par rapport au modèle basé sur le LiDAR seul ( $R^2 = 0,64$ ) dans l'étude locale de Laurin et al. (2014) sur une forêt tropicale du Sud de la Sierra Leone. Par ailleurs, la plupart des dernières cartes de biomasse sur des grandes étendues sont produites à partir de données issues de plusieurs capteurs (Saatchi et al., 2011 ; Baccini et al., 2012 ; Mitchard et al., 2012).

#### **1.2.4.2. Carte de biomasse : les produits actuels et leurs limites**

La qualité de la cartographie de la biomasse dépend fortement des types de capteurs utilisés (Optique, RADAR ou LiDAR), de la résolution spatiale et/ou temporelle des données de ces capteurs (Zolkos et al., 2013), du plan d'échantillonnage des inventaires forestiers, des estimations de biomasse de terrain utilisées pour calibrer les données de télédétection (Maurya et al., 2015).

A l'échelle locale, une corrélation de 0,95 a été obtenue entre une carte de biomasse établie à partir de données satellitaires RADAR et l'estimation de la biomasse provenant des inventaires forestiers en Guinée-Bissau (Carreiras et al., 2012) et au Mozambique (Carreiras et al., 2013). Selon Avitabile et al. (2012), le modèle développé pour estimer la biomasse à l'échelle nationale en Ouganda à partir d'images Landsat présente une précision élevée ( $R^2=0,81$ ). Cette importante précision est liée à la faible densité de biomasse rencontrée dans le pays (moins 25 Mg/ha sur 87% du territoire). En RDC, Bastin et al. (2014) indiquent une bonne relation ( $R^2=0,85$ ) entre la biomasse estimée à partir des données d'inventaires forestiers et la biomasse prédite sur base de la texture forestière analysée à partir d'images de très haute résolution spatiale sur une superficie de 400 km<sup>2</sup>.

Toutefois, Mermoz et al. (2015) indiquent des sous-estimations de la biomasse provenant de données RADAR ( $109 \pm 42$  t.ha<sup>-1</sup>) par rapport à la biomasse estimée à partir des inventaires forestiers ( $238 \pm 30$  t.ha<sup>-1</sup>) réalisés dans les forêts

centrafricaines. Cette sous-estimation serait liée à l'atténuation du signal de la bande L dans les forêts à haute densité de biomasse. Dans les forêts du Ghana, une erreur de prédiction de 20 % est obtenue sur l'estimation de la biomasse aérienne à partir de données LiDAR aériennes (Chen et al., 2015). Finalement, une incertitude d'environ 25 % a été trouvée sur l'estimation de la biomasse à partir de la fusion des données de RADAR et de LiDAR au niveau du parc national Lopé au Gabon (Mitchard et al., 2012).

A l'échelle régionale, la première carte de biomasse pour les forêts tropicales africaines a été produite par Baccini et al. (2008) à partir de données MODIS et largement critiquée par la suite. Les valeurs de la biomasse provenant de la carte de Baccini et al. (2008) ne correspondent pas à celles provenant de la carte d'Avitabile et al. (2012) en Ouganda. Selon Mitchard et al. (2011), les prédictions de la carte de Baccini et al. (2008) ne correspondent pas à celles d'un ensemble de données d'inventaires forestiers indépendants de 1154 parcelles de 16 pays africains. La comparaison de valeurs de biomasse provenant de la compilation de données d'inventaire de terrain avec les produits de télédétection reste faible (Mitchard et al., 2009 ; Verhegghen et al., 2012). La synchronisation temporelle entre la collecte des données de terrain (inventaires forestiers) et l'acquisition des données satellitaires, ainsi que l'agrégation spatiale des données terrain à la résolution des données satellitaires sont des points essentiels pour la calibration des cartes de biomasse (Baccini et al., 2011).

A l'échelle pantropicale, deux cartes ont été produites à l'aide de données LiDAR satellitaires et d'autres produits de télédétection avec une résolution de 1 km (Saatchi et al., 2011) et 500 m (Baccini et al., 2012). En Afrique tropicale, ces deux cartes présentent de grandes discordances. La carte de biomasse de Baccini et al. (2012) prédit de fortes biomasses en RDC tandis que celle de Saatchi et al. (2011) prédit de plus fortes biomasses au Gabon. Ces différences s'expliqueraient par le choix de l'équation allométrique utilisée pour convertir les données d'inventaires forestiers en biomasse aérienne, par le traitement des données LiDAR et par les techniques de modélisation spatiale utilisées (Mitchard et al., 2013 ; Langner et al., 2014).

**Tableau 1-3.** Synthèse des techniques de télédétection utilisées en Afrique tropicale pour la cartographie de la biomasse aérienne.

Capteurs	Description <sup>1</sup>	Niveau d'incertitude <sup>1</sup>	Zone d'étude	Résolution du pixel	Gamme de biomasse Mg ha <sup>-1</sup>	Référence
Capteurs optiques à distance	Utilisation des longueurs d'ondes et infrarouge à base des indices spectraux (Ex : Landsat, MODIS, Google Earth)	Elevé	Uganda	3x3 à 9x9	0 – 475	Avitabile et al. (2012)
			Afrique tropicale	1 km	0 – 454	Baccini et al. (2008)
			Afrique centrale	1 km	0 – 174	Verheggen et al. (2012)
Capteurs optiques aéroportés de très haute résolution	Utilisation des images de très haute résolution spatiale (Ex: photos aériennes, imagerie aérienne numérique 3D, image satellite)	Faible à moyen	RDC	< 1 m	100 – 300	Bastin et al. (2014)
Capteurs Radar à distance	Utilisation des micro-ondes ou radar (Ex: ALOS PALSAR, ERS-1, JERS-1, Envisat)	Moyen	Afrique tropicale	12,5 m	19 – 177	Mitchard et al. (2009)
			Guinée	250 x 250 m	0 – 355	Carreiras et al. (2012)
			Bissau	100 m	0 – 150	Mitchard et al. (2012)
			Gabon	100 m	5 – 55	Carreiras et al. (2013)
			Mozambique	25 m	0 – 150	Mermoz et al. (2015)
Capteurs Laser à distance	Utilisation des ondes lumineuses laser	Faible à moyen	RCA	1 – 4 m	0 – 400	Laurin et al. (2014)
			Sierra Leone	0,2 – 0,25 ha	0 – 500	Mitchard et al. (2012)
			Gabon	1 ha	0 – 600	Chen et al. (2015)

1 – Gibbs et al. (2007), RDC : République Démocratique du Congo, RCA : République Centrafricaine

### 1.2.5. Conclusions et perspectives

De cette synthèse bibliographique, il ressort que les stocks de biomasse et de carbone contenus dans les forêts tropicales africaines sont encore incertains. Si les estimations de la biomasse aérienne à l'échelle de l'arbre et du peuplement sont assez bien documentées, cette synthèse démontre que la littérature relative aux estimations de la biomasse souterraine est très pauvre, surtout pour les forêts denses humides d'Afrique centrale. Or, la biomasse souterraine pourrait représenter jusqu'à 20 % de la biomasse totale (Mokany et al., 2006).

Les méthodes d'estimation de la biomasse, qu'elles soient basées sur des données de terrain (inventaires forestiers) ou de télédétection (imagerie optique satellite ou aéroportée, LiDAR, RADAR,), dépendent toutes de données d'inventaires combinées aux équations allométriques pour la calibration (Gibbs et al., 2007). Le choix de l'équation allométrique est une étape cruciale dans l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone. Néanmoins, peu d'informations sont disponibles sur les variations de l'allométrie de biomasse en Afrique tropicale. Il est alors nécessaire d'identifier et/ou de développer des sites de référence pour lesquels des données fiables sur l'allométrie des arbres et des inventaires forestiers à large échelle spatiale sont disponibles. Les inventaires forestiers nationaux (IFN), fournissant une estimation de la biomasse à l'échelle nationale, pourraient donc constituer un complément aux méthodes par télédétection.

Pour améliorer les estimations de la biomasse et du carbone forestier en Afrique tropicale, les thématiques suivantes devraient être prioritairement abordées : (i) l'amélioration des équations allométriques locales en ayant recours à une méthodologie standardisée et en incorporant dans les modèles de nouveaux prédicteurs caractérisant l'arbre (c'est le cas, par exemple de la composante 2b du projet PreREDD+ en Afrique centrale) ; (ii) la mise au point de techniques non destructives utilisant le LiDAR terrestre (Terrestrial Laser Scanning – TLS) pour permettre de reconstituer l'enveloppe d'un arbre en trois dimensions afin de réduire les incertitudes liées aux estimations de la biomasse utilisant le volume des arbres et les équations allométriques ; (iii) la compréhension des relations allométriques entre les dimensions des arbres et l'allocation de la biomasse au sein d'un arbre, et des variations de l'architecture des arbres entre les types de forêts et entre les espèces ; et (iv) la quantification des erreurs liées à l'estimation de la biomasse à l'échelle de la parcelle et du paysage.

Aborder ces aspects est nécessaire pour calibrer les données de la télédétection et produire les cartes de biomasse fiables dans le cadre du système MNV fondamental pour la mise en œuvre effective du programme REDD+ en Afrique tropicale.

## ***1.3. Stratégie de recherche***

### **1.3.1. Problématique et objectifs de l'étude**

Les estimations de biomasse et de stocks de carbone sont encore incertaines dans les forêts tropicales africaines (Loubota Panzou et al., 2016). Toutes les méthodes d'estimation de la biomasse reposent, souvent, sur les données d'inventaire forestier et des modèles allométriques pour calibration (Gibbs et al., 2007). Jusque récemment, les modèles allométriques utilisés pour estimer la biomasse en Afrique étaient des modèles généraux, pantropicaux, calibrés sans données africaines (Chave et al., 2005). Ces modèles ont aujourd'hui été révisés (Chave et al., 2014) et des données africaines ont été incluses dans le jeu de calibration. Une étude récente vient d'ailleurs de montrer la validité de ces nouvelles équations pour six sites, représentatifs des types de forêts en Afrique centrale (Fayolle et al., 2018).

Les modèles allométriques de biomasse sont utilisées pour estimer la biomasse à partir d'un certain nombre de variables, principalement le diamètre des arbres, la densité du bois et, parfois, la hauteur de l'arbre (Chave et al., 2005, 2014 ; Feldpausch et al., 2012). De plus, les dimensions du houppier sont également importantes pour prédire la biomasse au niveau de l'arbre (Goodman et al., 2014 ; Ploton et al., 2016). Toutefois, les mesures de hauteur et de dimensions de houppier sont rarement disponibles pour l'ensemble des arbres ; elles sont fréquemment modélisées à partir d'un sous-échantillonnage d'arbres dans des parcelles d'inventaire. En conséquence, les modèles allométriques hauteur-diamètre et houppier-diamètre sont appliqués pour estimer la hauteur et les dimensions du houppier des arbres restants. Or, les allométries hauteur-diamètre et houppier-diamètre des arbres peuvent varier, entre les espèces et stratégies fonctionnelles d'une part, entre les types de forêts et conditions du milieu d'autre part. Ces variations de l'allométrie des arbres ont des conséquences sur l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone (Feldpausch et al., 2012 ; Chave et al., 2014).

La présente thèse a pour but d'étudier les variations de l'allométrie des arbres en vue d'améliorer les estimations de la biomasse et des stocks de carbone des forêts d'Afrique centrale. Plus spécifiquement, il s'agit :

- d'étudier les variations de l'allométrie des arbres, d'une part entre les espèces coexistantes au sein d'un type de forêt, et d'autre part entre les sites/types de forêts ;
- d'examiner ses conséquences sur l'estimation et les variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone.



Les questions de recherche associées aux objectifs spécifiques susmentionnés sont les suivantes :

1. Comment les variations interspécifiques de l'allométrie des arbres sont-elles reliées aux traits fonctionnels ?
2. Comment les variations inter-sites de l'allométrie des arbres influencent-elles les estimations et les variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone ?

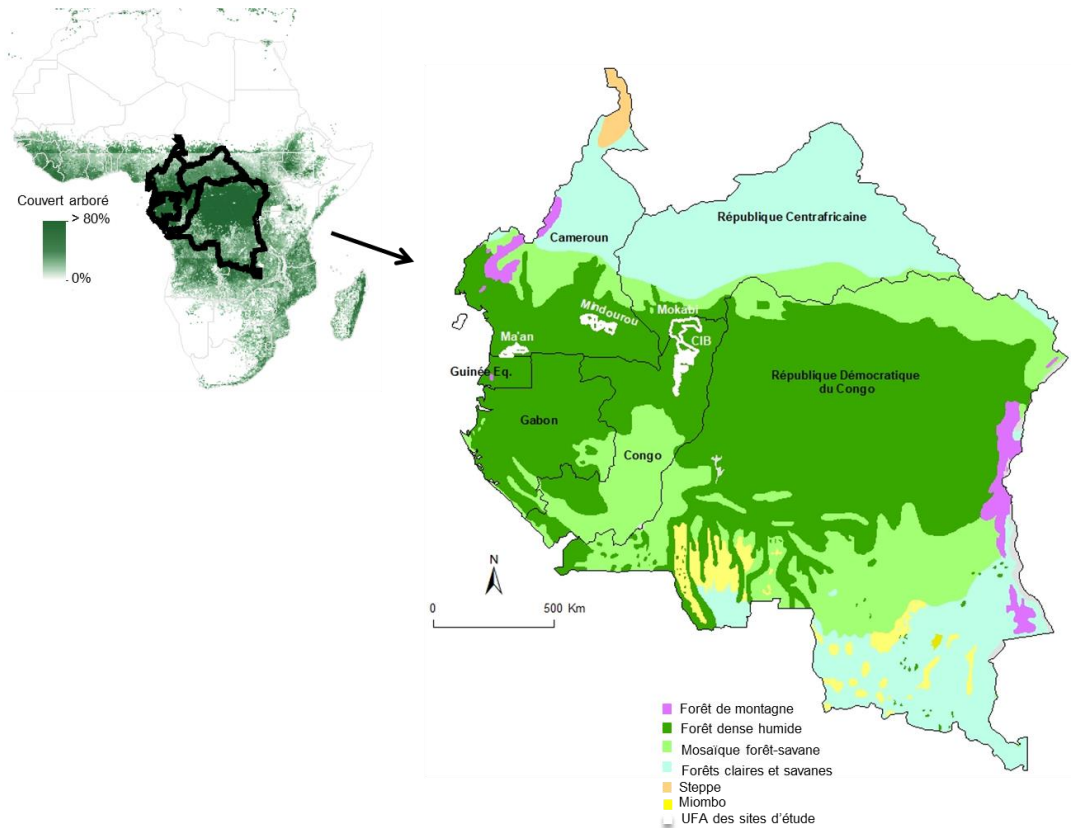
### **1.3.2. Sites et méthodes de l'étude**

#### **1.3.2.1. *Caractéristiques des sites***

La collecte de données a été menée dans quatre sites en Afrique centrale (Figure 1-4), deux sites au sud du Cameroun (Ma'an et Mindourou) et deux autres sites au nord de la République du Congo (CIB et Mokabi). Le site de Ma'an est localisé à l'extrémité occidentale du sud du Cameroun, non loin de la frontière entre le Cameroun, le Gabon et la Guinée Equatoriale. Il est situé dans le département de la vallée du Ntem, dans l'arrondissement de Ma'an, et englobe les unités forestières d'aménagement (UFA) 09-024, 09-021 et 09-022 exploitées par la société Wijma. Le site de Mindourou se trouve à l'extrémité orientale du sud du Cameroun, non loin de la frontière entre le Cameroun, la République Centrafricaine et la République du Congo, dans le département du Haut Nyong, dans l'arrondissement de Mindourou. Il correspond aux UFA 10-030, 10-031, 10-041, 10-042, 10-044 et 10-047b, exploitées par la société Pallisco. Le site de CIB est localisé au nord de la République du Congo dans le département de la Likouala et correspond à l'UFA Loundoungou-Toukoulaka, exploitée par la société forestière Congolaise Industrielle des Bois (CIB). Le site de Mokabi est au nord de la République du Congo, à la frontière entre le Congo et la République Centrafricaine, et correspond à l'UFA Mokabi-Dzanga exploitée par la société forestière Rougier.

Pour ces quatre sites, les précipitations annuelles varient de 1600 à 2080 mm avec une saison sèche (<100 mm d'eau) de décembre à février, la température moyenne annuelle oscille autour de 25°C, la topographie est peu accidentée et l'altitude varie de 400 à 600 m (Hijman et al., 2005). Les deux sites du sud Cameroun sont dominés par des roches telles que les migmatites et les micaschistes qui donnent des sols argileux, profonds, avec peu d'humus, une faible capacité de rétention en nutriments et en eau (Jones et al., 2013). Les deux sites du nord Congo sont dominés par des substrats géologiques différents. Le site de CIB est situé sur des alluvions et dominé par des sols argileux alors que le site de Mokabi est situé sur du gré (de carnot) et dominé par des sols sableux (Fayolle et al., 2012).

Les quatre sites sont situés dans les forêts denses humides tropicales d'Afrique centrale (« moist central Africa », Fayolle et al., 2014a), qui appartiennent au centre régional d'endémisme guinéo-congolais (White, 1986). La forêt du site de Ma'an est sempervirente et sa canopée est dominée par *Lophira alata* et *Saccoglottis gabonensis*, et celle du site de Mindourou est semi-décidue avec une canopée dominée par les familles de *Meliaceae*, *Sterculiaceae* (*Malvaceae*) et *Ulmaceae* (Letouzey, 1985). Le site de CIB est assigné à des forêts semi-décidues à *Celtis* avec une canopée riche en espèces d'arbres héliophiles comme *Celtis spp.*, *Erythrophleum suaveolens* et *Petersianthus macrocarpus* ; et la forêt du site de Mokabi est principalement sempervirente à *Manilkara* avec une canopée dominée par des espèces tolérant à l'ombrage et à croissance lente (Fayolle et al., 2014b).

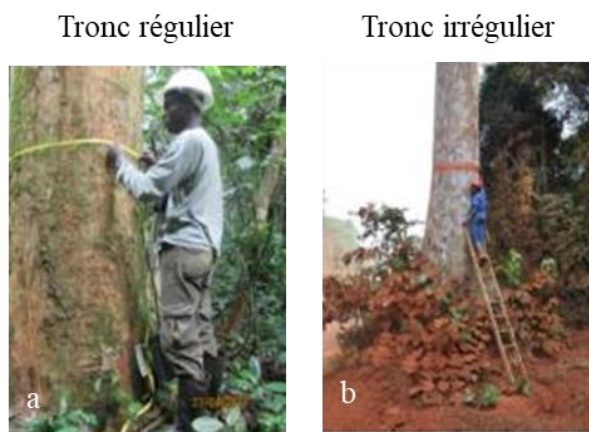


**Figure 1-4.** Carte de localisation des unités forestières d'aménagement (UFA) des quatre sites d'étude (en blanc). Les données du couvert arboré sont extraites de Hansen et al. (2013) et les types de forêts d'Afrique centrale sont adaptés de Verhegghen et al. (2012).

### 1.3.2.2. Protocole d'étude

Les travaux de terrain ont été effectués dans le cadre du projet DynAffFor ([www.dynaffor.org](http://www.dynaffor.org)). Le projet DynAffFor vise à étudier la structure et la dynamique des forêts d'Afrique centrale : vers des règles d'exploitation du bois intégrant le fonctionnement écologique des populations d'arbres et la variabilité des conditions environnementales. Il est implanté dans cinq pays d'Afrique centrale à savoir : Cameroun, Gabon, République Démocratique du Congo, République Centrafricaine et République du Congo. Deux types de dispositifs expérimentaux ont été installés : (1) les dispositifs de type sentier qui permettent le suivi d'un certain nombre d'espèces d'intérêt prioritaire pour les entreprises forestières ; (2) les dispositifs de type parcelle qui sont constitués de deux blocs de 400 ha où deux parcelles en plein de 9 ha sont installées dans chaque bloc.

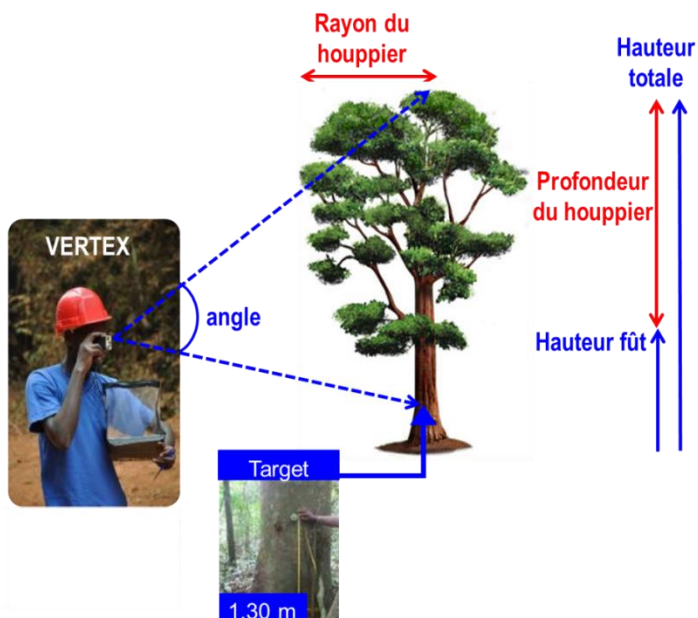
Dans le cadre de ce travail, les données ont été collectées en utilisant les dispositifs de type sentier dans les deux sites du sud Cameroun, et les dispositifs de type parcelle dans les deux sites du nord Congo. Pour chaque arbre, le diamètre, la hauteur totale, la hauteur fût et le rayon du houppier ont été les variables mesurées. Le diamètre a été mesuré au mètre ruban à hauteur poitrine c'est-à-dire à 1,30 m à partir du niveau du sol (DBH) pour les troncs réguliers ou à 30 cm au-dessus des contreforts ou empattements et déformations selon les conventions internationales pour les troncs irréguliers (Figure 1-5) (Picard et al., 2012). Les données de diamètre ont été obtenues de données d'inventaires d'aménagement dans les deux sites du sud Cameroun et de données du dispositif DynAffFor dans les deux sites du nord Congo.



**Figure 1-5.** Mesure du diamètre de référence à 1,30m du tronc régulier de *Lophira alata* (a) et à 30 cm au-dessus des contreforts du tronc irrégulier de *Terminalia superba* (b).

La hauteur et les dimensions du houppier ont été mesurées par le même opérateur (Loubota Panzou G. J.) pour 521 arbres dans les deux sites du sud Cameroun et pour 2720 arbres dans les deux sites du nord Congo. La hauteur est la caractéristique dendrométrique la plus importante à mesurer après le diamètre des arbres, car elle permet de déterminer le volume, et surtout joue un rôle essentiel dans la caractérisation de la productivité des peuplements forestiers (Vanclay, 1992; Rondeux, 1999). Deux types de hauteur ont été mesurés : la hauteur totale qui est la distance verticale séparant le niveau du sol du sommet de l'arbre (bourgeon terminal), et la hauteur fût ou bois d'œuvre qui est une distance verticale séparant le niveau du sol du point d'intersection de la première grosse branche (Rondeux, 1999). La hauteur des arbres a été mesurée avec des dendromètres qui sont basés sur des principes trigonométriques reposant sur les mesures d'angles (Rondeux, 1999). Dans ce travail, la hauteur a été mesurée en utilisant un dendromètre de nouvelle génération avec la technologie ultrasonique : le Vertex (Figure 1-6) (Rondeux & Pauwels, 1998).

Le houppier d'un arbre représente l'ensemble des branches vivantes et des rameaux qui entourent la partie supérieure du tronc (Figure 1-6). Plusieurs conventions peuvent être prises en compte dans la fixation de la base du houppier, telle que la première grosse branche vivante (Rondeux, 1999). Dans cette étude, nous avons considéré que la profondeur du houppier était la différence entre la hauteur totale et la hauteur fût d'un arbre. Le rayon du houppier était défini comme la moyenne de quatre rayons du houppier projetés perpendiculairement au sol en fonction des quatre points cardinaux. Chaque rayon était la distance entre le centre du tronc et l'extrémité des branches de l'arbre suivant chaque point cardinal. Le rayon du houppier a seulement été mesuré dans les deux sites du nord Congo.

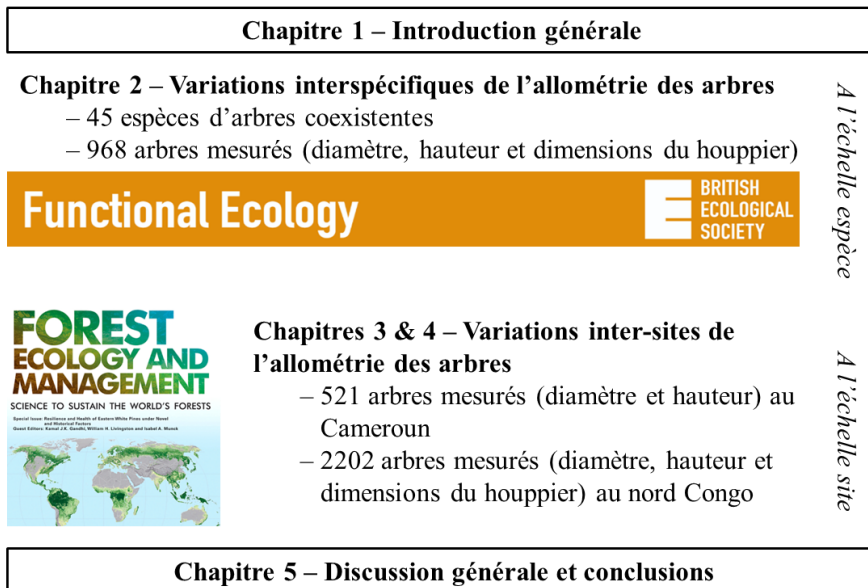


**Figure 1-6.** Mesure de la hauteur totale et la hauteur fût avec le Vertex en bleu et mesure du rayon et de la profondeur du houppier en rouge.

### 1.3.3. Articulation de la thèse de doctorat

Cette thèse comprend 5 chapitres (Figure 1-7): l'introduction générale (chapitre 1), 3 chapitres des résultats de recherche (chapitres 2 à 4) et la discussion générale et conclusions (chapitre 5). Chaque chapitre de résultats de recherche est rédigé en Anglais, conformément à sa revue de publication, et organisé sous la forme d'un article scientifique (introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion et conclusion). Faisant suite au chapitre 1 (Introduction générale), le chapitre 2, article publié dans *Functional Ecology*, vise à comprendre comment les variations interspécifiques de l'allométrie des arbres sont liées aux traits fonctionnels pour 45 espèces d'arbres coexistantes. Les chapitres 3 et 4 correspondent à deux articles publiés dans *Forest Ecology and Management*, et étudient les variations inter-sites de l'allométrie des arbres et les conséquences sur les estimations et les variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone. Le chapitre 3 est focalisé sur les variations de l'allométrie hauteur-diamètre des arbres et l'influence de ces variations sur l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone dans les deux sites du sud Cameroun. Le chapitre 4 analyse l'influence des variations des allométries hauteur-diamètre et houppier-diamètre des arbres sur les variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone dans les deux sites du nord Congo. Enfin, une discussion

générale (chapitre 5) clôt la thèse en synthétisant les résultats majeurs obtenus et présentent les perspectives à ce travail pour des recherches futures.



**Figure 1-7.** Structure de la thèse de doctorat.

# Chapitre 2

## Variation de l'allométrie des arbres entre les espèces coexistantes



Dans le chapitre 1 (introduction générale), l'un des objectifs de cette thèse de doctorat était d'étudier les variations de l'allométrie des arbres entre les espèces coexistantes en Afrique centrale. Le présent chapitre vise à étudier comment les différences de traits architecturaux dérivés des relations allométriques spécifiques aux espèces sont reliées aux traits fonctionnels de 45 espèces d'arbres coexistantes du site CIB. Les données complémentaires de surface terrière et du nombre de tige par hectare pour chaque espèce ont été obtenues pour mettre en évidence la relation entre les stratégies écologiques des espèces et la dominance des espèces, et la contribution à la biomasse.

**Grace Jopaul Loubota Panzou**, Gauthier Ligot, Sylvie Gourlet-Fleury, Jean-Louis Doucet, Eric Forni, Jean-Joël Loumeto & Adeline Fayolle (2018). Architectural differences associated with functional traits among 45 coexisting tree species in central Africa. *Functional Ecology*, 32, 2583–2593.

## **2. Architectural differences associated with functional traits among 45 coexisting tree species in central Africa**

### **Abstract**

Architectural traits that determine the light captured in a given environment are an important aspect of the life-history strategies of tropical tree species. In this study, we examined how interspecific variation in architectural traits is related to the functional traits of 45 coexisting tree species in central Africa. At the tree level, we measured tree diameter, total height and crown dimensions for an average of 30 trees per species (range 14–72, total 968 trees) distributed over a large range of diameters (up to 162 cm). Using log-log models, we fitted species-specific allometric relationships between tree diameter, height and crown dimensions. At the species level, we derived architectural traits (height and crown dimensions) at 15 cm and maximum diameters from species-specific allometries. The architectural traits were then related to functional traits, including light requirements, wood density, leaf habit, and dispersal mode. Among the 45 coexisting tree species, we identified strong variations in height and crown allometries, along with architectural traits derived from these species-specific allometries. There was a positive correlation among architectural traits, suggesting that large-statured canopy species were taller and had larger and deeper crowns than small-statured understory species at all ontogenic stages. The relationships between architectural and functional traits highlighted a continuum of species between the large-statured canopy species and the small-statured understory species. In this moist and seasonal forest, large-statured canopy species tended to be light-demanding, wind-dispersed, deciduous and large contributors to forest biomass (high basal area), while small-statured understory species tended to be shade-tolerant, animal-dispersed, evergreen and most abundant in terms of stem density. Our results highlighted strong architectural differences among coexisting tropical tree species in central Africa. The relationships between architectural and functional traits provided insights into the life-history strategy of tropical tree species.

**Keywords:** architectural traits, central Africa, coexisting tree species, functional traits, life-history strategy, moist tropical forest, tree allometry



## **2.1. Introduction**

Tree architecture reflects the overall shape of a tree and the spatial position of its components and is, based on measurements of plant height and crown size (King, 1996; Poorter et al., 2003; Bohlman & O'Brien, 2006). Tree height and crown size increase with tree age and diameter (King, 1996; Thomas, 1996), with a notable saturation of tree height with tree diameter for most species (Thomas et al., 2015; Fayolle et al., 2016). The ontogenic trajectory of height–diameter and crown allometries varies among coexisting tropical tree species (King, 1996; Poorter, Bongers & Bongers, 2006; Iida et al., 2011, 2012; Lines et al., 2012), and architectural traits derived from species-specific allometric relationships can be quantified at different stages (Iida et al., 2011; Kohyama et al., 2003; Poorter et al., 2003, 2006). For example, the maximal tree height is generally recognized as a key trait for tropical tree species (Poorter et al., 2003, 2005, 2006; Iida et al., 2011, 2012). Crown size at small sizes, and specifically at 10 or 15 m in height, has also been proposed as a key architectural trait of tropical tree species (Poorter et al., 2003, 2006).

Architectural traits vary among coexisting tropical tree species at small sizes and disappears once adult trees reach the canopy (Poorter et al., 2003, 2006). For tropical forests in Africa (Poorter et al., 2003), South America (Bohlman & O'Brien, 2006; Poorter, Bongers & Bongers, 2006) and Asia (Kohyama et al., 2003; Iida et al., 2011), it has been shown that juvenile trees of large-statured species have more slender stems and smaller crowns than similarly sized trees of small-statured species. Indeed, maximal size is thought to capture the major variation in architectural traits found among tropical tree species (Turner, 2001). On the one hand, large-statured species are expected to rapidly grow taller to quickly reach the canopy, while small-statured species complete their life cycle in the shaded understory (King, 1996; Sterck, Bongers & Newbery, 2001; Kohyama et al., 2003; Poorter et al., 2003, 2006). These large-statured species are predicted to construct small crowns with slender stems in the understory and then develop large crowns once they reach the open canopy to maximize carbon gain and reproduction (Iida et al., 2011; Kohyama et al., 2003; Poorter et al., 2003, 2006; Thomas, 1996). On the other hand, small-statured species are expected to develop wide crowns to minimize self-shading, maximize light capture, withstand falling debris and achieve their reproductive size (Sterck, Bongers & Newbery, 2001) or relative size at reproductive onset (Thomas et al., 2015). Having deeper and wider crowns at the same height may be an adaptation to shade by short understory species via retention of lower and older branches (Kohyama et al., 2003).

Architectural differences among tropical tree species have been linked to functional traits including light requirements, wood density, dispersal mode, and leaf habit. Large statured-species are reported to be light-demanding, while small-statured species are generally shade-tolerant (Iida et al., 2011; Poorter et

al., 2003, 2005, 2006). However, the relationships between crown traits and light requirements varied from one study to another, and light-demanding species have been found to have alternatively smaller (Bohlman & O'Brien, 2006), similar (Poorter et al., 2003) and larger crowns (Iida et al., 2011; King, 1996) than shade-tolerant species. A study on 325 Panamanian rainforest species found that large-statured species, that could attain great height had low wood density while small-statured species were reported to have high wood density (Hietz et al., 2017). In contrast, other studies showed no significant correlation between tree height and wood density (King et al., 2006; Francis et al., 2017). Several studies indicated that the dense-wooded species had wider crowns at small and maximum sizes (Bohlman & O'Brien, 2006; Iida et al., 2012; King et al., 2006; Sterck, van Gelder & Poorter, 2006). Moreover, wind-dispersed species tended to be large-statured, though animal-dispersed species tended to dominate the understory (Sinha & Davidar, 1992). Tall trees indeed expose diaspores to higher wind speeds, initiating dispersal and for a longer time (Augsburger, Franson & Cushman, 2017). In a moist tropical forest in Malaysia, large-statured species tended to be deciduous species that were, less sensitive to hydraulic stresses during the leafless dry season than evergreen understory species (Ho, Newbery & Poore, 1987). However, in aseasonal wet forests, tall-statured evergreen species dominate the canopy (Zimmerman et al., 2007).

Previously, greater architectural differences were observed at adult statures and were related to functional traits using bivariate analysis (Iida et al., 2011; Poorter et al., 2003, 2006). Few multivariate studies have been conducted to test whether these suites of traits co-vary and potentially reflect major functional axes among coexisting tree species (Chave et al., 2009; Westoby et al., 2002; Wright et al., 2004). In this study, we used bivariate and multivariate analyses to examine how architectural differences at various stages are related to functional traits for 45 coexisting tropical tree species. We addressed two research questions.

- (1) Do height–diameter and crown–diameter allometries vary among coexisting tropical tree species, and what architectural traits can be derived from species-specific allometries?
- (2) What relationship can be found between architectural traits at different stages and functional traits?

## ***2.2. Materials and methods***

### **2.2.1. Study site and sampling**

The study site was located in the Loundoungou-Toukoulaka forest concession (2°20' N, 17°32' E) managed by the CIB-Olam company in the northern Republic of Congo. The annual rainfall is on average 1600 mm with a distinct dry season

(December until March), and the mean annual temperature is 25°C. The topography is slightly undulating, with elevation varying between 400 and 460 m. The geological substrate consists of alluvium (Fayolle et al., 2012). Vegetation in the area belongs to moist central African forests (Fayolle et al., 2014a), and specifically semi-deciduous *Celtis* forest (Fayolle et al., 2014b).

Field work was mostly carried out in two blocks randomly established in an 800-ha experimental site (DynAfFor project, [www.dynaffor.org](http://www.dynaffor.org)). Each block contained nine juxtaposed plots of 100 × 100 m (1 ha) and all trees with diameters ≥ 10 cm were inventoried and identified to species level by an experienced botanist. There were 100–150 tree species (diameter at breast height ≥ 10 cm) per hectare with stem densities of 350–400 trees per hectare. In each block, all trees that were ≥ 10 cm diameter were measured in the central 1-ha plot, and one canopy tree was additionally sampled in the remaining 8 plots following a 25 m × 25 m grid to improve the sampling of the largest trees for which the variability is the highest (heteroscedasticity in allometric data). Based on this systematic sampling, we gathered data on 45 abundant coexisting tree species (including 76% of all trees ≥ 10 cm diameter) belonging to 40 genera and 24 families (Appendix 2-1). For each species, an average 30 trees (range 14–72, total 968 trees) were measured over a large range of diameters from 10 cm to 162 cm. When necessary, additional trees were sampled outside the plots but within the 800-ha experimental site, to sample the widest diameter range for each studied species.

### **2.2.2. Tree measurements**

For each tree, non-destructive quantitative measurements including tree diameter, total height, height of the first branch, the horizontal projection of four crown radii and one qualitative measurement (crown exposure index) were performed by the same operator. Tree diameter (*D* in cm) was measured with a tape at breast height or 30 cm above any deformation. Total tree height (*H* in m) and height of the first branch (*Hfb* in m) were measured with a VERTEX IV dendrometer at a distance that was approximately equivalent to tree height. Crown depth (*Cd*) was defined as the length of the crown, which was calculated from the difference between *H* and *Hfb*. The crown radius (*Cr*) was defined as the average of four perpendicular projected crown radii measured according to the four cardinal directions.

The crown exposure index (CEI) describing the crown position in the canopy and exposure to light (Dawkins, 1966) was visually estimated using the following five classes (Moravie, Duran & Houllier, 1999). 1 corresponds to lower understory trees that are entirely shaded vertically and laterally by other crowns; 2 corresponds to upper understory trees that are entirely shaded vertically but with some direct side light; 3 corresponds to lower canopy trees that are partly exposed and shaded vertically by other crowns; 4 corresponds to upper canopy

trees that are fully exposed from above but laterally complete with other crowns; and 5 corresponds to emergent trees that are free from competition for light, at least within the 90° inverted cone in which their crown lies.

### 2.2.3. Species specific allometric models

A variety of models have been used to depict height–diameter allometry at the species level (e.g., Fayolle et al. 2016). Here, we first fitted to the height–diameter data separately for each studied species with two allometric models including an asymptotic model (Michaelis-Menten) and a continuous model (power). Based on AIC values (result not shown), we found that the asymptotic model provided a better fit than the power model for 36 species out of the 45. However, due to convergence problems in the asymptotic model for small-statured understory species, we kept the power model for all studied species. The power model has been used to describe the height–diameter allometry for a wide range of plants (Niklas, 1994).

The same modelling approach was used for all allometries, and we specifically fitted power models with ordinary least-square regressions on log-transformed data. Previously, tree height rather than diameter was used as the independent variable in specific crown allometries using log-log models (Iida et al., 2011, 2012; Poorter et al., 2003, 2006). In our dataset, tree diameter was found to be a better predictor of crown dimensions than tree height, with an average  $r^2$  across species of 0.68 vs 0.61 for crown radius and of 0.34 vs 0.29 for crown depth. The modelling approach used the following equation based on the diameter (D) of a tree  $i$  belonging to species  $s$ :

$$\log(y_{is}) = a_s + b_s \times \log D_{is} + \varepsilon_{is}$$

where  $a$  and  $b$  are respectively the intercept and the slope coefficients,  $y_{is}$  is alternatively tree height, crown radius or crown depth, and  $\varepsilon_{is}$  is the error. Normality and homoscedasticity of the residuals were checked graphically and with Kolmogorov-Smirnov and Breusch-Pagan tests, respectively and were achieved.

To test for significant differences in tree allometry among species, we compared the log-log model fitted on the whole data, i.e., with fixed intercept  $a$  and slope  $b$  coefficients for all species, using three alternative models with varying coefficients: (i) varying intercept  $a_s$  and varying slope  $b_s$ , assuming the species have similar allometric trajectories but different resource allocation strategies over all diameter ranges; (ii) varying intercept  $a_s$  and fixed slope  $b$ , assuming the species diverge in their resource allocation strategies at small diameters but have similar allometries at larger diameters; and (iii) fixed intercept  $a$  and varying slope  $b_s$ , assuming the species have similar allometries at small diameters and diverge in their resource allocation strategies at larger diameters (Hulshof et al., 2015). For each allometric relationship, the model selection was based on: (1) likelihood ratio tests that are used to compare the fit

of two statistical models, one of which involves the null model—fixed coefficients of the model and the other involves the alternative model—varying coefficients of the model, (2) the model  $r^2$ , that represents the proportion of the explained variance in the model and (3) the model's Akaike's Information Criterion (AIC), which is a classical index for model selection where in the lowest AIC indicates the best model (Akaike, 1974).

#### **2.2.4. Architectural traits**

To make interspecific comparisons in size-dependent trajectories, we used the fitted species-specific allometries to derive architectural traits (height and crown dimensions) at 15 cm and maximum diameters. In our dataset, the diameter of 15 cm was greater than the minimum diameter recorded for all species. The maximum diameter that determines adult stature was calculated for each species as the 98th percentile stem diameter of the sampled trees, as proposed by Iida et al. (2011). When back-transforming the log-log allometric relationships, a correction factor  $e^{(MSE/2)}$  where MSE is the mean square error of the fitted model was applied to correct for the systematic bias induced by the log-transformation (Sprugel, 1983).

#### **2.2.5. Functional traits**

Leaf habit, dispersal mode, and regeneration guild were extracted from the literature (Appendix 2-1). Among the 45 coexisting tree species, 34 species were considered evergreen and 11 species were considered deciduous for leaf habit, 29 were animal-dispersed species, 9 were wind-dispersed species and 7 had unassisted dispersal modes (Gillet & Doucet, 2012; Meunier, Moumbogou & Doucet, 2015). Following the definitions of Hawthorne (1995) in Ghana, the regeneration guild was assigned to each species according to the existing literature (Gillet & Doucet, 2012; Meunier, Moumbogou & Doucet, 2015) and field expertise (J-L. Doucet, pers. com.). Among the 45 coexisting tree species, 25 were classified as shade-bearer (SB) species, 16 as non-pioneer light-demanding (NPLD) species and 4 as pioneer (P) species.

We obtained the wood density (WD in g.cm<sup>-3</sup>) values from the global wood specific gravity data-base (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009) and computed species averages for tropical Africa (Appendix 2-1). When no information was available for the species, we assigned the average value at the genus level (n=7 species) and when no information was available for the genus, we assigned the overall average value at family level (n=5 species). Though WD can vary strongly between sites for some species, the species average from the global database (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009) was strongly correlated to values locally obtained in Cameroon (Fayolle et al., 2013). In addition, it is common to use the genus or family average when species average information is

not available (Slik et al., 2005) because the genus and family levels explained 74 and 34% of the variation, respectively (Chave et al., 2006).

To quantify species' light requirements, we used the crown exposure index (CEI) at 15 cm and maximum diameter (Appendix 2-1). Following Sheil et al. (2006), the relationship between tree CEI and tree diameter was modelled with a multinomial logistic regression. We obtained various species-specific size-exposure relationships that were used to compute the CEI at diameter of 15 cm ( $CEI_{15}$ ) and maximum diameter ( $CEI_{max}$ ) similarly to architectural traits and in agreement with Poorter et al. (2005).

### **2.2.6. Linking architectural and functional traits**

To detect the covariations between architectural and functional traits, we used pairwise Pearson multiple correlation tests for quantitative variables and the non-parametric Kruskal-Wallis rank sum test for qualitative variables. To analyse the multivariate relationships between architectural and functional traits, we used the Hill and Smith ordination (Hill & Smith, 1976) that includes both qualitative and quantitative traits. Tree density and basal area computed at the species level over the experimental design were plotted as supplementary variables in the ordination space.

All statistical analyses were performed within the open-source R environment (R version 3.4.1, 2017). For the non-parametric Kruskal-Wallis test (Hollander & Wolfe, 1973), the null hypothesis was “no difference between medians for each variable”. When the null hypothesis was rejected, we conducted post hoc Kruskal-Wallis multiple comparisons between medians (Siegel & Castellan, 1988) available in the PGIRMESS package (Giraudoux, 2013). The ‘ade4’ package (Dray & Dufour, 2007) was used for the ordination, and the ‘ggplot2’ package (Wickham, 2009) was used for plotting.

## **2.3. Results**

### **2.3.1. Tree allometry and architectural traits**

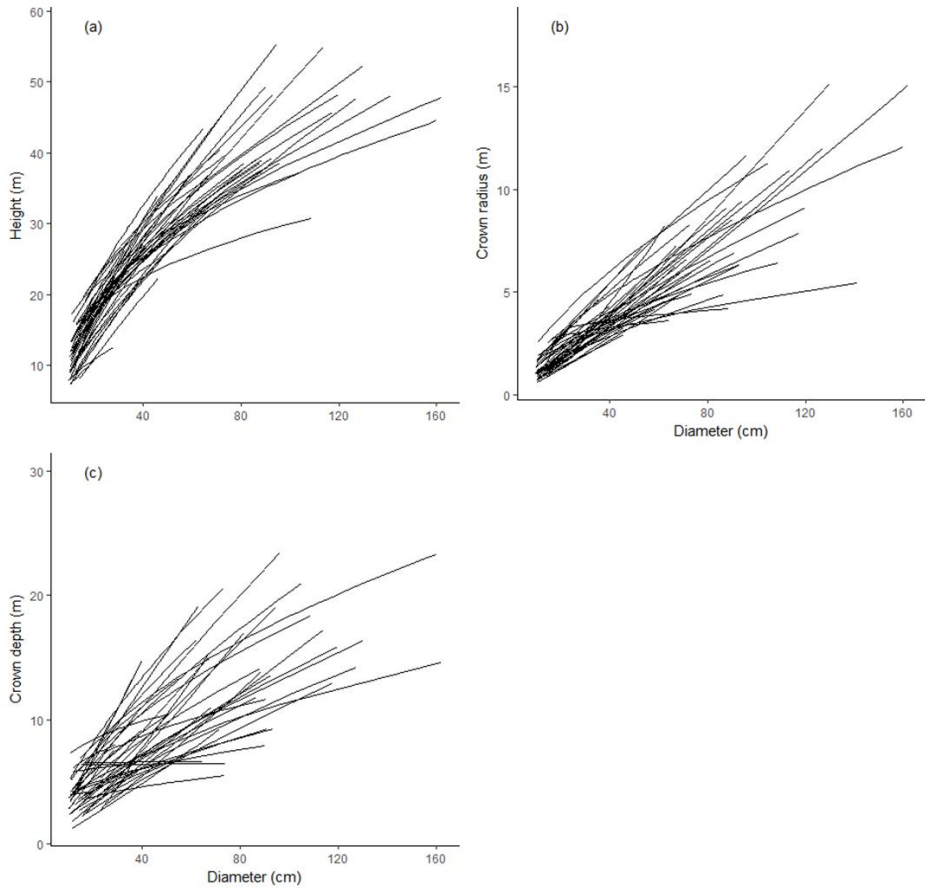
We identified strong variations in height and crown allometries among the 45 coexisting tree species (Figure 2-1). The goodness of fit of the power model was high for most species with an average across species of  $r^2=0.73$  (range = 0.37–0.93) for height–diameter allometry,  $r^2=0.66$  (range = 0.18–0.92) for crown radius–diameter allometry and  $r^2=0.34$  (range = 0.27–0.85) for crown depth–diameter allometry. Based on AIC values, the model with two coefficients (intercept and slope) was the best model for height–diameter and crown radius–diameter allometries, indicating contrasting resource allocation strategies over all diameter ranges. Additionally, the model with the species effect on the slope was

the best model for crown depth-diameter allometry indicating contrasting resource allocation strategies at larger diameters only (Table 2-1).

Species-specific allometries were used to derive architectural traits at 15 cm and at maximum diameters, respectively indicating the younger stage and the adult stature. At 15 cm in diameter, the smallest height (9 m), crown radius (2 m) and crown depth (2 m) were observed for *Allanblackia floribunda*, whereas the greatest height (20 m), crown radius (4 m) and crown depth (11 m) were observed for *Pausinystalia macroceras*, *Erythrophleum suaveolens* and *Coelocaryon preussii*, respectively. The maximum diameter ranged from 20 cm (*Rinorea oblongifolia*) to 161 cm (*Entandrophragma cylindricum*). At the maximum diameter, the smallest height (11 m), crown radius (2 m) and crown depth (5 m) were observed for *Rinorea oblongifolia*, whereas the greatest height (54 m), crown radius (16 m) and crown depth (24 m) were observed respectively for *Pterocarpus soyauxii*, *Entandrophragma cylindricum* and *Pentaclethra macrophylla*.

**Table 2-1.** AIC,  $r^2$  values and P-values (likelihood ratio test) are given for the models including effect of species for height–diameter (H-D), crown radius–diameter (Cr-D) and crown depth–diameter (Cd-D) allometries. For each allometric relationship, we compared a general model with a fixed intercept and slope and three alternative models with species effects on the parameters of a log-log model (species-specific on slope and intercept, species-specific on slope, and species-specific on intercept). The best models are shown in bold.

	H-D allometry			Cr-D allometry			Cd-D allometry		
	AIC	$r^2$	P-value	AIC	$r^2$	P-value	AIC	$r^2$	P-value
Fixed intercept and slope	162	0.74		982	0.68		1120	0.34	
Varied slope and intercept	<b>-122</b>	<b>0.84</b>	<b>0.001</b>	<b>763</b>	<b>0.79</b>	<b>0.001</b>	945	0.59	0.001
Varied slope and fixed intercept	-105	0.82	0.001	783	0.76	0.001	<b>935</b>	<b>0.54</b>	<b>0.001</b>
Fixed slope and varied intercept	-87	0.81	0.001	802	0.76	0.001	942	0.53	0.001



**Figure 2-1.** Species-specific allometric relationships for 45 coexisting tree species. Power models were linearized using log-transformation but back-transformed for presentation on the linear scales: (a) height and diameter allometry, (b) crown radius and diameter allometry, and (c) crown depth and diameter allometry. Each species is represented by a different curve.

### 2.3.2. Trait covariations

We first examined covariations among architectural traits including height, crown radius and crown depth. At 15 cm in diameter, we found that height and crown radius were positively correlated (Pearson's  $r = 0.40$ ,  $P < 0.001$ ), as well as crown radius and crown depth (Pearson's  $r = 0.63$ ,  $P < 0.001$ ). At maximum diameter, there was a positive relationship among the three architectural traits (Table 2-2). Tall tree species generally had wide and deep crowns. Finally, only tree height at 15 cm diameter was positively correlated with height and crown radius at maximum diameter (Table 2-2).



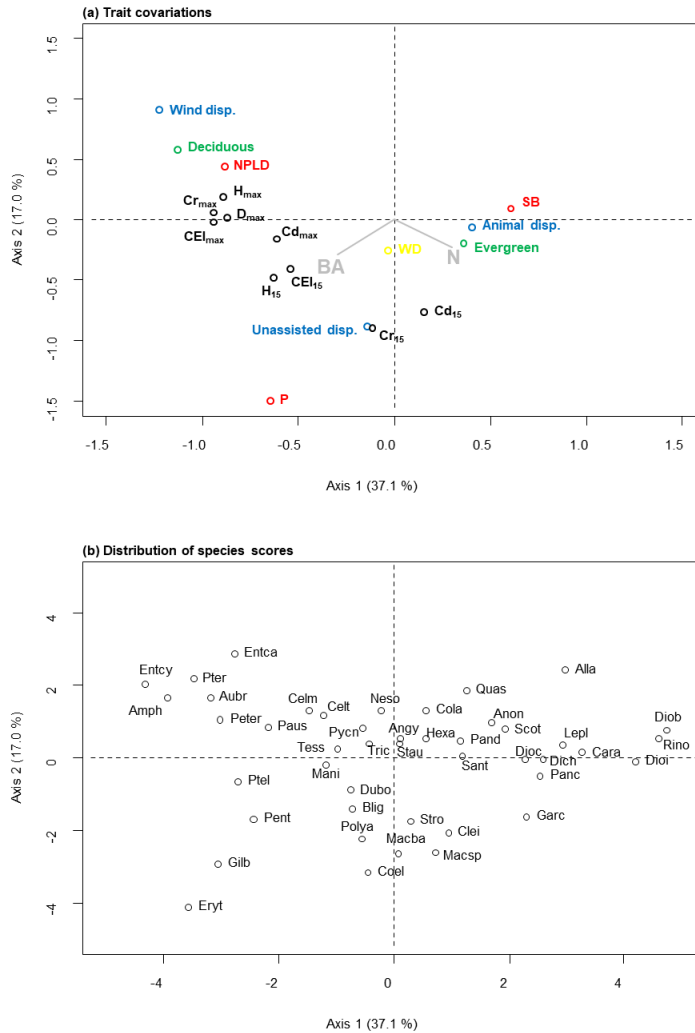
**Table 2-2.** Bivariate relationships between architectural and functional traits among 45 coexisting tropical tree species. Architectural traits (height, H, crown radius, Cr, and crown depth, Cd, in m) were computed at a standard size of 15 cm diameter ( $H_{15}$ ,  $Cr_{15}$  and  $Cd_{15}$ ) and maximum diameter ( $H_{max}$ ,  $Cr_{max}$  and  $Cd_{max}$ ). Pearson correlation coefficients are given among architectural traits and between architectural and maximum diameter ( $D_{max}$  in cm) or quantitative functional traits (crown exposure index at 15 cm diameter,  $CEI_{15}$ , and at maximum diameter,  $CEI_{max}$ , along with wood density in  $g.cm^{-3}$ ). Chi-squared values associated with the Kruskal–Wallis test are given for architectural and qualitative functional traits (dispersal mode, leaf habit and regeneration guild). Significant relationships are shown in bold (\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ ).

	Architectural traits					
	$H_{15}$	$Cr_{15}$	$Cd_{15}$	$H_{max}$	$Cr_{max}$	$Cd_{max}$
$Cr_{15}$	<b>0.40***</b>					
$Cd_{15}$	0.16	<b>0.63***</b>				
$H_{max}$	<b>0.46***</b>	0.01	-0.28			
$Cr_{max}$	<b>0.48***</b>	0.08	-0.19	<b>0.73***</b>		
$Cd_{max}$	0.26	0.14	-0.02	<b>0.31**</b>	<b>0.70***</b>	
$D_{max}$	<b>0.50***</b>	0.14	-0.21	<b>0.86***</b>	<b>0.82***</b>	<b>0.56***</b>
Functional traits						
$CEI_{15}$	<b>0.66***</b>	<b>0.31*</b>	0.09	<b>0.54***</b>	<b>0.33**</b>	0.21
$CEI_{max}$	<b>0.53***</b>	0.04	-0.24	<b>0.92***</b>	<b>0.76***</b>	<b>0.36**</b>
WD	0.17	0.26	0.09	0.02	0.08	0.07
Dispersal (df=2)	2.92	5.93	<b>6.26*</b>	<b>12.18***</b>	<b>13.67***</b>	5.26
Leaf (df=1)	0.63	0.23	<b>4.75**</b>	<b>13.58***</b>	<b>13.99***</b>	<b>6.17**</b>
Guild (df=2)	<b>10.39***</b>	4.66	<b>7.37**</b>	<b>13.46***</b>	<b>15.64***</b>	<b>6.92**</b>

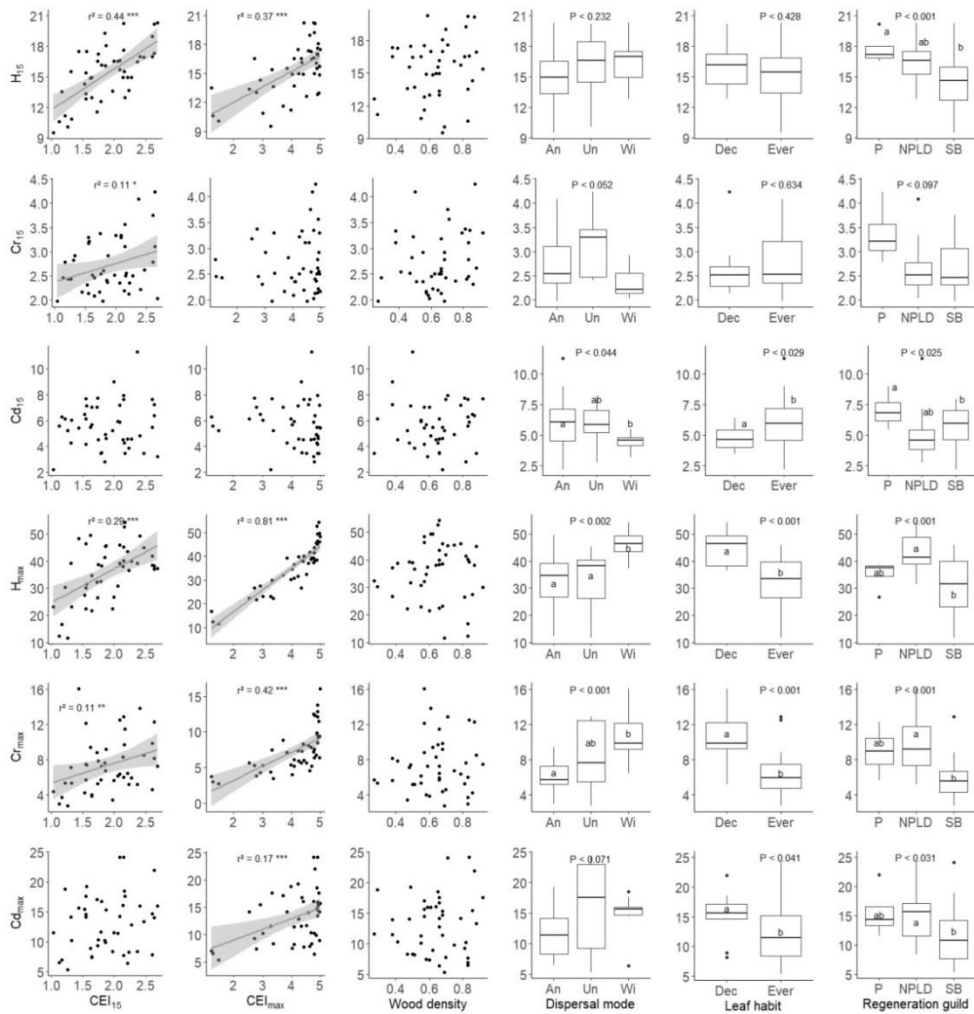
We then examined the multivariate relationships between architectural and functional traits (Figure 2-2a). The first axis of the trait ordination (37% of explained variation) was mainly determined by architectural traits at maximum diameter. The negative end of the axis identified the large-statured canopy species that were able to attain great heights and develop wide and deep crowns, which tended to be non-pioneer light demanders with, high crown exposure and to be wind-dispersed and deciduous. This strategy was represented by a small

number of trees and species, but given their large size and basal area, generated a high biomass (basal area plotted as supplementary variable on Figure 2-2a). The positive end of the axis identified the small-statured understory species with small sizes and narrow crowns, which were almost exclusively shade-bearer species with low crown light exposure, animal-dispersed and evergreen. This strategy was represented by the majority of trees (tree density plotted as supplementary variable in Figure 2-2a). The second axis (17% of the variation) was determined by architectural traits at 15 cm diameter, especially crown dimensions (Figure 2-2a). Examining the distribution of species scores on the first axis of trait ordination tended to argue in favour of a continuum of species rather than sharp discontinuities (Figure 2-2b) between the two extreme groups: the large-statured species that dominated the canopy and the small-statured species that dominated the understory.

The pair-wise relationships between architectural and functional traits confirmed the results of the multivariate analysis (Table 2-2; Figure 2-3). Architectural traits at maximum diameter were positively correlated with the crown exposure index at small and maximum sizes, suggesting that large-statured canopy species had high light requirements (Table 2-2). Similar results were retrieved with the regeneration guild: NPLD species were mostly large-statured species, whereas SB species were mostly small-statured species (Figure 2-3). We corroborated our light requirement index since  $CEI_{15}$  and  $CEI_{max}$  varied significantly with the regeneration guild: P and NPLD species showed no difference and had high crown exposure index at 15 cm and maximum diameters, while SB species had low crown exposure, specifically at 15 cm (Appendix 2-2). Kruskal–Wallis tests indicated that wind-dispersed and deciduous species had higher adult stature ( $H_{max}$ ,  $Cr_{max}$ ,  $Cd_{max}$ ) than animal dispersed and evergreen species (Figure 2-3). Finally, we did not detect a correlation between architectural traits at 15 cm and maximum diameters and wood density for all species, and for the 33 coexisting tree species that have wood density values at the species level (results not shown).



**Figure 2-2.** Ordination of architectural and functional traits: (a) trait covariations and (b) scores of the 45 coexisting tree species. Architectural traits were tree height (H), crown radius (Cr) and crown depth (Cd, in m) at 15 cm diameter ( $H_{15}$ ,  $Cr_{15}$  and  $Cd_{15}$ ) and maximum diameter ( $D_{max}$  in cm):  $H_{max}$ ,  $Cr_{max}$  and  $Cd_{max}$ , shown in black. Functional traits included crown exposure index (CEI) at 15 cm diameter ( $CEI_{15}$ ) and maximum diameter ( $CEI_{max}$ ), wood density (WD shown in yellow), regeneration guild (pioneer, P, non-pioneer light-demanding, NPLD, and shade-bearer, SB, shown in red), dispersal mode (unassisted dispersal, wind dispersal and animal dispersal shown in blue) and leaf habit (deciduous and evergreen shown in green). Species abundance (tree density, N in number of tree.ha<sup>-1</sup>, and basal area, BA in m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>, from 2 × 1-ha plots) were added as supplementary variables in the analysis (grey) but did not influence the ordination axes. The species codes are given in Appendix 2-1.



## **2.4. Discussion**

In this central African moist forest, we found that tree allometry and architectural traits significantly and strongly varied among coexisting tree species that form a continuum between two extreme groups of species: large-statured, light-demanding, deciduous and wind-dispersed species versus small-statured, shade-tolerant, evergreen and animal-dispersed species.

### **2.4.1. Species-specific allometric trajectory**

In a relatively intact moist forest in central Africa with no evident sign of past disturbance, and only a few pioneers in the stand, we identified a strong variation in height–diameter allometry among the 45 coexisting tree species. Species-specific height allometries have been previously reported in tropical forests of Malaysia (Iida et al., 2011, 2012; King, 1996; Sterck, Bongers & Newbery, 2001), Bolivia (Poorter, Bongers & Bongers, 2006), Liberia (Poorter et al., 2003) and Cameroon (Fayolle et al., 2016). Here, we additionally demonstrated strong interspecific variations in crown – diameter allometries in accordance with the results of Lines et al. (2012) in Spain for 26 native tree species, and the results of Antin et al. (2013) for functional groups in India. The species differed significantly in the slopes and intercepts of their allometric relationships, indicating that ontogenetic patterns are highly species-specific (Iida et al., 2011; Kohyama et al., 2003; Poorter, Bongers & Bongers, 2006; Thomas, 1996). This ontogenetic trajectory in architectural traits can be considered to represent the path of each species through the forest understory to become a mature tree (Iida et al., 2011; Poorter, Bongers & Bongers, 2006). However, the range of ontogeny in this study is rather restricted, based on trees from 10 cm and up to maximum diameter, compared to others studies that started from 1 cm in diameter (King, 1996). From these species-specific allometries, we derived architectural traits that showed strong interspecific variation at 15 cm diameter and even were greater at maximum diameter, suggesting that architectural differences increase during ontogeny, as shown in Iida et al. (2011).

### **2.4.2. Tall species have thick stems and wide, deep crowns**

In the study area, a positive correlation was found among architectural traits at 15 cm and at maximum diameters. The species that are able to reach large diameter are already tall at 15 cm, and are tall and have large and deep crowns at the adult stage. These results, however, contrast with previous studies showing that large-statured species produce slender stems with narrow crowns when small, allowing them to grow rapidly (Bohlman & O'Brien, 2006; Iida et al., 2011; Kohyama et al., 2003; Poorter et al., 2003, 2006; Thomas, 1996). These conflicting results may be due to several factors, and possibly environmental conditions, that have emerged as key drivers of variation in architectural traits

across the tropics (Banin et al., 2012). For instance, maximum tree height has been shown to increase with annual rainfall up to 1750 mm (Hall & Swaine, 1976) and to decrease in wet aseasonal forests (Longman & Jenik, 1974), possibly due to nutrient leaching. Other factors could also be invoked to explain the between-site variation in architectural traits, including wind exposure (Thomas et al., 2015), soil depth and stability, and possibly the density of pathogens, gene pool and the intensity of animal disturbance.

#### **2.4.3. Trait covariations reveal life-history strategies**

There is a general consensus that trait covariations among species of various life-forms form a continuum of plant strategies rather than sharp discontinuities (Chave et al., 2009; Swaine & Whitmore, 1988; Westoby et al., 2002; Wright et al., 2004). In this study, relationships between architectural and functional traits highlighted a continuum of species between two extreme groups, the large-statured canopy species and the small-statured understory species. The large-statured canopy species (e.g., *E. candollei*, *E. cylindricum*, *P. macrocarpus*, *P. soyauxii*) were represented by few individuals and species, but strongly contributed to forest biomass given their basal area and tended to be light-demanding, wind-dispersed and deciduous. The small-statured understory species (e.g., *D. bipindensis*, *D. crassiflora*, *D. iturensis*, *G. thompsonii*, *R. oblongifolia*) that are the most abundant in our study site and in several other tropical forests (Swaine & Whitmore, 1988) tended to be shade-tolerant, animal-dispersed and evergreen.

Large-statured canopy species were mostly light-demanding whereas small-statured understory species were mostly shade-tolerant, in agreement with the results of Iida et al. (2011) in tropical Asia and the results of Poorter, Bongers & Bongers (2006) in tropical America. Light-demanding species are known to generally have a higher inherent growth rate than shade-tolerant species (Condit et al., 1996). Wide crowns in light-demanding species contribute to a high light capture, but they also mean that these species take higher mechanical risks than more shade-tolerant species (Iida et al., 2011). Shallow crowns in shade-tolerant species reduce self-shading in a light-limited environment (Horn, 1971).

This study additionally demonstrated that large-statured canopy species tended to be deciduous in a seasonal moist forest such as this, as previously reported by Rejou-Méchain & Cheptou (2015) in the Central African Republic and by Ho, Newbery & Poore (1987) in Malaysia. In addition to their reduced sensitivity to hydraulic stresses during the leafless dry season, the large-stature of deciduous species in seasonal moist forest could be explained by their higher photosynthetic capacity compared to that of evergreen species (Reich, Walters & Ellsworth, 1992; Sobrado, 1991). However, it must be noted that, in wet and aseasonal forests, deciduous species are absent and evergreen species can reach large statures and dominate the canopy (Zimmerman et al., 2007).

Interestingly, large-statured canopy species were mostly wind-dispersed, in agreement with the results of Thomson et al. (2011) and Réjou-Méchain & Cheptou (2015). In the study area, wind-dispersed species dominate the canopy (Gillet & Doucet, 2012), and tall trees can disperse seeds further and more evenly (Sinha & Davidar, 1992). Wind speeds drop sharply below the canopy (Oliver, 1971), while greater heights expose diaspores to higher wind speeds, leading to longer dispersal distances over time (Augsburger, Franson & Cushman, 2017). The relationship between the wind dispersal syndrome and species stature, including potential maximum diameter and height, have been previously reported in the Dipterocarp forests of Borneo (Slik et al., 2010), and the dominance of wind-dispersed tree species explained the higher biomass in the Palaeotropical forests (Africa and Asia) than in the Neotropical forests (Slik et al., 2013).

Finally, we did not find any significant correlation between architectural traits and wood density. Tree height was unrelated to wood density, which is in agreement with the empirical results of King et al. (2006) for 145 coexisting tropical tree species in Malaysia and of Francis et al. (2017) for 59 species from Barro Colorado Island (Panama) and 24 species from Pasoh Forest Reserve (Malaysia). It has also been reported that crown area was positively associated with wood density (Francis et al., 2017; Iida et al., 2012), but our results did not support such a relationship between crown dimensions and wood density, despite the large number of species sampled ( $n=45$ ), and the large diameter range sampled for each species. The wood density data obtained by species average from a global database (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009) may explain this weak result.

## **2.5. Conclusion**

The combination of a new dataset on tree allometry that is unique in terms of the number of observations ( $n=968$  trees) and location (i.e., old-growth forests in moist central Africa which are relatively intact and difficult to access) provided new insights to the architectural differentiation among coexisting tropical tree species. Our results showed strong interspecific variation in height–diameter and crown–diameter allometries. For a given diameter, we demonstrated that large-statured canopy species were taller and had larger and deeper crowns than small-statured understory species. Relationships between architectural and functional traits highlighted a continuum of species between two extreme groups: large-statured, light-demanding, deciduous and wind-dispersed versus small-statured, shade-tolerant, evergreen and animal-dispersed.





# Chapitre 3

## Variation de l'allométrie des arbres entre les sites du Cameroun



Dans le chapitre 2, nous avons montré que l'allométrie des arbres varie fortement entre les espèces coexistantes au sein du site CIB au Congo. Le présent chapitre vise à étudier les variations de l'allométrie entre deux sites (Ma'an et Mindourou) du sud Cameroun, pour l'ensemble des espèces étudiées, et pour les espèces communes aux deux sites. Les conséquences sur l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone ont également été étudiées à partir des données d'inventaire d'aménagement mise à disposition par les sociétés forestières.

Adeline Fayolle, **Grace Jopaul Loubota Panzou**, Thomas Drouet, Michael D. Swaine, Sébastien Bauwens, Jason Vleminckx, Achille Biwole, Philippe Lejeune, Jean-Louis Doucet (2016). Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. *Forest Ecology and Management*, 374, 42-50.

### **3. Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests**

#### **Abstract**

Accurate height-diameter allometry is crucial for the estimation of forest biomass and carbon stocks. Tree height measurements over a large range of diameters and species are urgently needed in the tropics, specifically in central Africa, for the development of locally derived height-diameter allometric equations and the conversion of forest inventory data into biomass estimates, and for the validation of remotely sensed canopy height that mostly rely on a few specific field sites. In this study, we aimed to identify the variation in height-diameter allometry of tropical trees between forest types and among species in central Africa, and we examined the consequences for biomass estimation. Height and diameter were measured for a total of 521 trees over a large range of diameters in two forest types in southern Cameroon, 10–240 cm in the evergreen forest and 11–182 cm in the semi-deciduous forest. A total of ten allometric models including asymptotic and non-asymptotic models were fitted to the height – diameter data. Measured tree diameters, grouped into 10 cm wide diameter classes up to 150, from commercial forest inventory data (0.5 ha plots,  $n = 2101$  and  $n = 5152$ , respectively in the evergreen and in the semi-deciduous forests) were converted into biomass estimates using general allometric models with and without including our site-specific height-diameter allometry. Though debated in the literature, our results supported a saturation of tree height with tree diameter both at site and species level, with asymptotic models better depicting the height-diameter allometry. Height-diameter allometry significantly differed between forest types and these local height-diameter equations also differed from published equations. For a given diameter, trees tended to be taller in the semi-deciduous forest than in the evergreen forest, as already reported between moist and wet forests in pantropical studies. Similar trends were reported within species for the three species shared by both forest types, suggesting an environmental control of tree allometry. Because of the low performance of the bioclimatic stress variable to predict tree height and of the slight soil differences between the two forest types, the environmental determinants of height-diameter allometry remain to be explored. In addition to tree allometry variation, structural differences (basal area and density) were also identified between the two forest types using commercial forest inventory data at genus level, and both allometry and forest structure (taller trees and denser stands) contributed to the greater biomass per hectare of the semi-deciduous forest.

**Keywords:** allometry, biomass estimation, forest deciduousness, maximum tree height, tropical forest

### 3.1. Introduction

The Congo basin forms the second largest continuous block of tropical forests in the world with up to 200 Mg of carbon per hectare in standing trees (diameters greater than 10 cm, Lewis et al., 2009, 2013). Due to the lack of agreement in central Africa between the biomass maps produced (Baccini et al., 2008, 2011; Mitchard et al., 2011), a lot of uncertainty remains about the amount and spatial variation in biomass and carbon stocks. This is mainly due to the lack of appropriate allometric models to convert forest inventory data over large spatial scales. Forest inventory data in central Africa covers more than 12 million hectares (De Wasseige et al., 2012, p. 46) and national forest inventories have been conducted in several countries (<http://www.fao.org/forestry/fma/73410/en/>). If all these data could be gathered and jointly analyzed, a good picture of the biomass distribution may be obtained.

The choice of the allometric model is a critical step in the estimation of forest biomass (Chave et al., 2004; Molto et al., 2013). Until recently, there were only few available data on the biomass allometry of tropical African trees, and data were restricted to particular species and sites (Henry et al., 2011). The pantropical allometric models developed by Chave et al. (2005) were thus used to convert inventory data into estimates of biomass and carbon stocks, either including only diameter and wood specific gravity in the set of predictors (e.g. Gourlet-Fleury et al., 2011; Maniatis et al., 2011) or including diameter, wood specific gravity, as well as tree height (Kearsley et al., 2013; Lewis et al., 2013, 2009).

Multi-species allometric equations have been recently established in south-eastern Cameroon (Fayolle et al., 2013) and in northern Gabon (Ngomanda et al., 2014) but with conflicting results. The local allometric equation we developed for south-eastern Cameroon (Fayolle et al., 2013) was found not to be different from the pantropical equation developed by Chave et al. (2005) for moist forests, while the local allometric equation of northern Gabon strongly differed from the pantropical equation developed for moist forests (40% overestimation of biomass) but was not different from the pantropical equation for wet forests (Ngomanda et al., 2014). While both sites have been assigned to a transition type between evergreen and semi-deciduous forests (White, 1983), the sampled trees, however, tended to be more deciduous in south-eastern Cameroon (79 trees and 15 species, out of 138 and 42, respectively) and to be more evergreen in northern Gabon (72 trees and 7 species, out of 101 and 10, respectively). According to Holdridge's classification system (1967), most of the central African forests are climatically attributed to moist forests. Strong variation in tree species composition from wet evergreen forests rich in *Caesalpinioideae* to semi-deciduous forests rich in *Ulmaceae* and *Sterculiaceae* (now included in *Malvaceae*) has, however, long been reported (Fayolle et al., 2014; White, 1983, and references therein).

We suspect that this variation in species composition and overall deciduousness is correlated with variations in forest structure and tree allometry, and that the bioclimatic thresholds of the Holdridge's classification system (1967) are not suitable for distinguishing wet, moist and dry forests of Africa. In their recent synthesis work on the allometry of tropical trees, Chave et al. (2014) indeed abandoned these forest types and directly linked variation in tree allometry to a bioclimatic stress variable which compounds indices of temperature variability, rainfall variability and drought intensity.

According to Ketterings et al. (2001), between-site differences in biomass allometry are due to two characteristics of the forest, the height-diameter allometry and the wood specific gravity of the trees. Since the wood specific gravity is generally included in the set of predictors of tree biomass, architectural differences between sites including height-diameter allometry, but also crown – diameter allometry (Goodman et al., 2013; Ploton et al., 2015), determine the variation in biomass allometry. It has been recently demonstrated that crown-diameter allometry is relatively stable while height – diameter allometry is highly variable, supporting the idea that tropical trees preferentially adjusted their height to growth conditions (Antin et al., 2013). The variation in height – diameter allometry has indeed been shown to be of extreme importance for the estimation of biomass and carbon stock (Chave et al., 2014; Feldpausch et al., 2012; Kearsley et al., 2013; Molto et al., 2014). In sites with specific height-diameter allometry, the use of conventional height-diameter allometric equations, i.e. those that have not been locally fitted, can induce a significant bias in the estimation of biomass and carbon stocks (as demonstrated in Indonesia by Rutishauser et al. (2013); and in Yangambi, DR Congo by Kearsley et al. (2013)). Total tree height is, however, extremely difficult to measure accurately in structurally complex and species-rich tropical forests (Larjavaara and Muller-Landau, 2013). As a result tree height measurements are rarely available in forest inventory data in central Africa and tree height is estimated from a height-diameter allometric equation established at a global (Lewis et al., 2009), regional (Feldpausch et al., 2012; Lewis et al., 2013) or local (Kearsley et al., 2013) scale. There is, however, no consensus on which height-diameter allometric equation should be used in central Africa. When tree height data are not available for the estimation of biomass, Chave et al. (2014) developed a pantropical biomass model incorporating wood specific gravity, tree diameter, and a bioclimatic stress variable. The validity of this recently developed pantropical model has not yet been tested on a validation dataset.

There is general agreement on the need for tree height data over a large range of diameters and species in the tropics for the development of locally derived height-diameter allometric equations (Chave et al., 2014; Kearsley et al., 2013; Molto et al., 2014; Rutishauser et al., 2013) and the conversion of forest inventory data into biomass estimates (Chave et al., 2004; Clark and Kellner, 2012; Molto et al., 2013). Tree height data are also needed for the validation of

global and regional remotely sensed canopy height (e.g. Wang et al., 2016) that mostly rely on a few specific field sites, specifically for central African forests. In addition to these practical questions, both related to the estimation of forest biomass and carbon stocks, tree height data are also needed for addressing theoretical questions. There has been a historical debate on the shape of the height-diameter allometry for tropical trees. The origin of this debate can be found in the fact that Malaysian tree species supported an asymptotic shape and thus a determinate height growth (Thomas, 1996) while Ecuadorian tree species tended to support a power law model and thus an indeterminate growth (King, 1996). It was later demonstrated that similarly to Ecuadorian trees, Brazilian tree species also supported an indeterminate growth at species level, but based on a log-linear rather than a power law model (Nogueira et al., 2008). The recent need for height-diameter equations for the estimation of biomass and carbon stocks in tropical forests motivated scientists to establish plot-level height-diameter allometric equations, and thus renewed the debate. Some authors argued in favour of a truly asymptotic model (Kearsley et al., 2013; Lewis et al., 2009; Molto et al., 2014; Rutishauser et al., 2013), or a second order polynomial of the log-log data (Chave et al., 2014; Niklas, 1995) mimicking the saturation of tree height with tree diameter, while others argued in favour of the power law model (Djomo et al., 2010; Feldpausch et al., 2011; Hunter et al., 2013) such as predicted by the metabolic theory of ecology (West et al., 1997, 1999). The metabolic theory moreover predicts invariant morphological scaling between several tree dimensions, and specifically a  $2/3$  exponent between tree height and diameter (Muller-Landau et al., 2006).

In this study, we investigated the variation in height-diameter allometry between two forest types and among species in southern Cameroon, and we examined the consequences for biomass estimation using commercial inventory data. Given the quantitative information they contain (diameters are measured and trees are identified to species when possible) and the spatial extent they cover (De Wasseige et al., 2012), commercial inventory data as they are performed in central Africa (consecutive 0.5 ha plots, with a sampling rate of 1%) are reliable for biomass estimates (Gourlet-Fleury et al., 2011; Maniatis et al., 2011). In this study, we addressed the following research questions. (1) Are differences in height-diameter allometry due to the local conditions of the site or to the identity of species? We specifically tested the hypothesis that the evergreen and the semi-deciduous forests show contrasted height-diameter allometry. (2) Are published (regional and/or local) height-diameter allometric relationships in central Africa appropriate for both the evergreen and the semi-deciduous forests? (3) What are the consequences of the height-diameter allometry on the estimation of biomass? We additionally examined an ancillary question on the shape of the allometric relationship between tree height and diameter. (4) Is there continuous height growth (versus saturation)?

## 3.2. *Material and methods*

### 3.2.1. Study sites

Height and diameter measurements were conducted in two sites characteristic of two major forest types in central Africa. The Ma'an site is located in south-western Cameroon, east of the Campo-Ma'an National Park. Measurements were performed in two forest management units managed by the Wij'ma logging company. The annual rainfall is up to 2080 mm with a distinct dry season (December to February) and the mean annual temperature is 23.3 °C, (Hijmans et al., 2005). Forests in the Ma'an site are assigned to Wet Central Africa in our terminology for the African floristics (Fayolle et al., 2014) and correspond to lowland evergreen forests with a canopy dominated by *Lophira alata* and *Saccoglottis gabonensis* (Letouzey, 1985). The Mindourou site is located in south-eastern Cameroon, east of the Dja reserve. Measurements were performed in five forest management units managed by the Pallisco logging company. The annual rainfall is up to 1640 mm with a distinct dry season (December to February) and the mean annual temperature is 23.1 °C. Forests in the Mindourou site are assigned to Moist Central Africa (Fayolle et al., 2014) and have been previously described as a transition type between the evergreen and the semi-deciduous forests with a canopy dominated by species of the Meliaceae, Sterculiaceae (now included in Malvaceae) and Ulmaceae families indicating a strong floristic affinity with the semi-deciduous forests (Letouzey, 1985). In both sites, the topography is undulating, with elevation varying between 600 and 800 m, and between 500 and 650 m, in the Ma'an and Mindourou sites, respectively; the geological substrate consists of volcanic intrusions and metamorphic rocks, and soils are generally attributed to Ferralsols (Jones et al., 2013).

### 3.2.2. Height and diameter measurements

A total of 12 focal species, 7 and 8 in the Ma'an and Mindourou sites, respectively, with three species shared by the two sites, were selected to establish site- and species-specific height-diameter allometric equations (Table 3-1). Focal species corresponds to timber species characteristic of the evergreen and semi-deciduous forest in Cameroon (Doucet, pers.com), some of them already identified as hyperdominant in terms of biomass (Bastin et al., 2015). Non-destructive height and diameter measurements were performed in 2014 by the same operator (Loubota Panzou) for a total of 251 and 270 trees, respectively in the Ma'an and Mindourou sites. Measurements were performed in unlogged terra firme forests, except for *L. alata* in the Mindourou site which was measured along the Boumba River. Height measurements were performed with a VERTEX IV dendrometer. For each standing tree, height was measured from two different points at a distance of at least one tree height and the average between the two measurements was used for the analyses. Diameter was measured at breast height, or 30 cm above the deformation following Picard et al. (2012).

Since tree height measurements are difficult in the tropics (Larjavaara and Muller-Landau, 2013), we first evaluated how accurate are non-destructive tree height measurements in comparison with destructive measurements on a total of 60 felled trees, 30 in each site (Appendix 3-1). The trees of the validation data set mostly belonged to the 12 focal species, but also to six additional species frequently logged on the sites and that were only used for the validation of height measurements ( $n = 10$  trees, Table 3-1). Given the strong correlation ( $r^2 = 0.89$ ,  $P < 0.001$ ) and the very small bias between the non-destructive and destructive height measurements, we had confidence in using our non-destructive height measurement to establish site- and species-specific height-diameter allometric equations. Our measurements were, however, performed in good visibility conditions on selected trees and systematic height measurements remain difficult in tropical forests (Larjavaara and Muller-Landau, 2013).

**Table 3-1.** Characteristics of the study species, commercial name, scientific name, family according to APGIII, mean  $\pm$  standard deviation of wood specific gravity values in the global data base (Chave et al. 2009, Zanne et al. 2009). The number of trees and the range of diameter (D in cm) are indicated for each of the focal species in the Ma'an (n = 7) and Mindourou (n = 8) sites, respectively, and for the six additional species/trees used for the validation of the non-destructive measurements.

Commercial name	Species	Family	WSG (g cm <sup>-3</sup> )	Sampling effort (number of sampled trees) [diameter range]	
				Mindourou site (semi-deciduous forest)	Ma'an site (evergreen forest)
<b>Focal species</b>					
Assamela (Afromorsia)	<i>Pericopsis elata</i>	Fabaceae	0.639 ± 0.0410	32 [12.2-110.5]	
Azobé	<i>Lophira alata</i>	Ochnaceae	0.897 ± 0.0563	32 [11.3-132.1]	41 [10.5-123.3]
Bibolo (Dibétou)	<i>Lovoa trichilioides</i>	Meliaceae	0.455 ± 0.0401	-	42 [10.4-138.8]
Dabéma	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	Fabaceae	0.605 ± 0.0532	-	35 [16.6-142.1]
Fraké	<i>Terminalia superba</i>	Combretaceae	0.459 ± 0.0641	32 [12.6-107.6]	-
Iroko	<i>Milicia excelsa</i>	Moraceae	0.575 ± 0.0609	14 [12.2-115.6]	-
Movingui	<i>Distemonanthus benthamianus</i>	Fabaceae	0.605 ± 0.0634	-	34 [14.1-135.7]
Okan	<i>Cylindrodiscus gabunensis</i>	Fabaceae	0.790 ± 0.0792	34 [14.2-171.6]	23 [11.7-240.0]
Padouk	<i>Pterocarpus soyauxii</i>	Fabaceae	0.658 ± 0.0716	25 [12.8-108.6]	31 [11.7-119.3]
Sapelli	<i>Entandrophragma cylindricum</i>	Meliaceae	0.572 ± 0.0368	46 [16.5-182.2]	-
Tali	<i>Erythrophloeum suaveolens</i>	Fabaceae	0.872 ± 0.0919	52 [12.2-132.0]	-
	<i>Erythrophloeum ivorense</i>	Fabaceae	0.774 ± 0.0597	-	38 [14.7-127.2]



Table 3-1 (continued)

Commercial name	Species	Family	WSG (g cm <sup>-3</sup> )	Sampling effort (number of sampled trees) [diameter range]	
				Mindourou site (semi-deciduous forest)	Ma'an site (evergreen forest)
Additional species/trees used for calibration of the non-destructive measurements					
Abel (Aiélé)	<i>Canarium schweinfurthii</i>	Bursaceae	0.409 ± 0.0623	1 [123.0]	-
Bossé	<i>Guarea cedrata</i>	Meliaceae	0.510 ± 0.0329	1 [87.6]	-
Iatandza	<i>Albizia ferruginea</i>	Fabaceae	0.494 ± 0.0525	1 [88.5]	-
Kossipo	<i>Entandrophragma candollei</i>	Meliaceae	0.574 ± 0.0712	-	1 [112.0]
Ngolon (Acajou de Bassam)	<i>Khaya ivorensis</i>	Meliaceae	0.444 ± 0.0277	-	2 [87.6-95.5]
Tiama	<i>Entandrophragma angolense</i>	Meliaceae	0.483 ± 0.0395	-	1 [97.9]
Wengué	<i>Millettia laurentii</i>	Fabaceae	0.761 ± 0.0493	-	3 [73.1-83.5]

### 3.2.3. Forest inventory data

We gathered forest inventory data performed by the two logging companies prior to the implementation (or revision) of their management plan. The sampling design was systematic and consisted of parallel transects 2 or 3 km apart, and divided into consecutive rectangular plots ( $20 \times 250$  m, i.e. 0.5 ha). Within each plot, all trees with a dbh  $\geq 20$  cm were identified and measured with a tape. In the management process, trees were assigned to 10 cm wide diameter classes and large trees were grouped in the dbh  $\geq 150$  cm class. Vernacular names were converted to species-level scientific names. Taxonomy was homogenized according to the African plant database (<http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/recherche.php>) on 19 June 2014. Because vernacular names are more reliable at the genus level than at the species level (Réjou-Mechain et al., 2011), inventory data were used at the genus level for biomass estimation. A total of 311 genera (76 families according to APGIII, The Angiosperm Phylogeny Group, 2009) were identified in the 7253 inventoried plots. The unidentified trees represented a total of 4077 trees (3.92%) with an average of 1.75 per 0.5 ha plot for the evergreen forest of the Ma'an site, and a total of 14201 trees (3.11%) with an average of 1.45 per 0.5 ha plot for the semi-deciduous forest of the Mindourou site. The three most abundant genera were *Xylopia*, *Strombosia*, and *Annickia* for the Ma'an site, and *Polyalthia*, *Strombosia*, and *Strombosia* for the Mindourou site.

### 3.2.4. Height-diameter models

A total of ten different allometric models were fitted at site or species level (Table 3-2). Fitted models include the linear model (m1), the log-linear model (m2, Nogueira et al., 2008), the power law model (m3, Feldpausch et al., 2011; King, 1996; Niklas, 1994); a second order polynomial of the previous models (m1–3), of the linear model (m4), of the log-linear model (m5) and of the power law model (m6, see Chave et al., 2014; Niklas, 1995 for a log–log transformation); as well as four asymptotic models, the monomolecular (or three-parameters exponential) model (m7, Banin et al., 2012; Feldpausch et al., 2012; Ngomanda et al., 2014), the Gompertz model (m8), the Weibull model (m9, Bailey, 1980; Feldpausch et al., 2012; Rutishauser et al., 2013) and the Michaelis–Menten model (m10, Molto et al., 2014, 2013). The best models at site and species level were selected according to the Akaike Information Criterion (AIC) and the Residual Standard Error (RSE). To better interpret the AIC values we also computed the Akaike weights ( $A_w$ ), an indicative probability for a model to be the best model given the data and the set of models tested.

To test for a significant difference between forest types in height-diameter allometry, we used the Michaelis–Menten model (m10), that was identified as the most likely model, and fitted on the whole data a set of four derivative models: with invariant coefficients (m10.1) and with coefficients that vary between forest

types (m10.2 site-specific a and b, m10.3 site-specific a and fixed b, and m10.4 fixed a and site-specific b) and compared them based on AIC values. A similar analysis was conducted separately for the three species shared by the two forest types.

Our height observations were compared to height predictions from published height-diameter equations developed by Chave et al. (2014) at the pantropical scale but depending on a local measure of environmental stress  $E$ , by Lewis et al. (2009) and Banin et al. (2012) for tropical Africa, by Feldpausch et al. (2012, 2011) for central Africa, and by Kearsley et al. (2013) for the Yangambi site in DR Congo (Table 3-3). Values of  $E$  for the two sites were extracted from the global gridded layer at 2.5 arc sec resolution available online ([http://chave.ups-tlse.fr/pantropical\\_allometry.htm](http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm)). We obtained  $E = -0.126$  for the Ma'an site (Lon = 10.63, Lat = 2.37) and  $E = -0.063$  for the Mindourou site (Lon = 13.41, Lat = 3.58). To quantify the error in tree height estimates from published height-diameter equations, we calculated the root mean squared error (RMSE). To identify the strength and nature of bias in tree height estimates from published height-diameter equations, we additionally used paired t-tests (error, in m and significance) and linear regressions (intercept and slope) between estimated and observed values for each forest type separately. We examined the significance of the intercept and for the slope we used the confidence interval at 95% to test for significant difference from unity.

We used the R environment for model fitting and statistical analyses (R Development Core Team, 2014).

### 3.2.5. Biomass estimation

We examined how the inclusion of tree height in biomass allometric equations affected the estimation of biomass. Aboveground biomass (AGB in kg) of each 0.5 ha plot was estimated as the sum of the above-ground biomass of the inventoried trees. Tree diameters were converted into biomass estimates with the two pantropical allometric equations (without and with height in the set of predictors) developed by Chave et al. (2005) for moist forests, Eqs (1) and (2); for wet forests, Eqs (3) and (4); and developed by Chave et al. (2014) for all forests, Eqs (5) and (6).

$$AGB = \rho \times \exp(-1.499 + 2.148 \times \ln D + 0.207 \times (\ln D)^2 - 0.0281 \times (\ln D)^3) \quad (1)$$

$$AGB = 0.0509 \times \rho D^2 H \quad (2)$$

$$AGB = \rho \times \exp(-1.239 + 1.980 \times \ln D + 0.207 \times (\ln D)^2 - 0.0281 \times (\ln D)^3) \quad (3)$$

$$AGB = 0.0776 \times (\rho D^2 H)^{0.940} \quad (4)$$

$$AGB = \exp(-1.803 - 0.976E + 0.976 \times \ln \rho + 2.673 \times \ln D - 0.299 \times (\ln D)^2) \quad (5)$$

$$AGB = 0.0673 \times (\rho D^2 H)^{0.976} \quad (6)$$

where  $\rho$ ,  $D$ ,  $H$  and  $E$  are wood specific gravity (in g cm<sup>-3</sup>), tree diameter (in cm), tree total height (in m) and a measure of environmental stress, respectively.

Wood specific gravity values at species level were extracted from the global wood specific gravity data base (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009). We obtained reliable wood specific gravity values at the genus level for 192 tropical African genera. When no information was available for the genus, we assigned the average value at family level ( $n = 89$  genera), and when no information was available for the family, we assigned the overall average value for the site ( $n = 30$  genera). The calculation of AGB required information on exact  $D$  values that were not available in the inventory data. We replaced this information by the mid-point of diameter class (Maniatis et al., 2011).  $H$  was estimated from the diameter data with the best site-specific allometric equations. For an easier comparison of our results with results obtained with an inventory threshold of 10 cm, we estimated the number of trees within the [10–20[cm diameter class in each site by fitting a relationship between tree diameter and frequency (Appendix 3-2). We assigned the mean wood specific gravity across genera to these trees.

### 3.3. Results

#### 3.3.1. Site-specific height-diameter allometric equations

Our results tended to support an asymptotic shape of the height – diameter allometry at site level for both forest types (Table 3-2). Given the RSE values, all models with the exception of the linear model (m1) fitted satisfactorily to the height-diameter data. According to the Aikaike weights, two truly asymptotic models, the Michaelis–Menten model (m10) and the Weibull model (m9), and the m5 and m6 polynomial models that can both mimic height saturation, tended to perform a little better than the other models.

We identified a significant variation in height-diameter allometry between sites. Based on AIC values (results not shown), we found that the two parameters of the Michaelis–Menten model varied with the forest type, with coefficient estimates and confidence interval at 95% for the evergreen forest of the Ma'an site  $a = 46.7$  [44.69–48.82] and  $b = 31.1$  [27.02–35.72], and for the semi-deciduous forest of the Mindourou site  $a = 55.2$  [53.11–57.57] and  $b = 38.2$  [33.96–42.98]. For a given diameter, trees tended to be taller in the semi-deciduous Mindourou site than in the evergreen Ma'an site, and these differences, maintained across the diameter range, lead to a difference in maximum height ( $H_{\max}$  hereafter, a parameter of the asymptotic models).  $H_{\max}$  was indeed lower for the evergreen Ma'an site (with an average of 37.4 m for the four asymptotic models) than for the semi-deciduous Mindourou site (with an

average of 45.5 m). It is, however, important to note that  $H_{\max}$  estimates varied with the asymptotic model considered, with taller estimates reported from the Michaelis–Menten model (m10, Table 3-2).

For the two forest types, height observations significantly differed from the predictions of published regional or local equations (Table 3-3). The pantropical model of Chave et al. (2014) including a measure of environmental stress in the set of predictors and the regional models of Lewis et al. (2009), Feldpausch et al. (2011, 2012), and Banin et al. (2012) tended to significantly overestimate tree height in the two study sites with the exception of Feldpausch et al. (2011) that slightly (but significantly) underestimated tree height in the semi-evergreen forest. The height overestimation of these general models was stronger for the evergreen than for the semi-deciduous forest. The local model developed by Kearsley et al. (2013) for mixed moist forests in Yangambi significantly underestimated tree height in both sites.

**Table 3-2.** Local site-specific allometric equations relating total tree height (H in m) to tree diameter (D in cm). A total of ten different allometric models were fitted to the height-diameter data. The Akaike Information Criterion (AIC), the Akaike weights (Aw), the Residual Standard Error (RSE) and parameter estimates are given for each model. The best model (lowest AIC and RSE, highest Aw) relating height to diameter is shown in bold for each forest type.

	Ma'an site (n=251, evergreen forest)						Mindourou site (n=270, semi-deciduous forest)					
	AIC	Aw	RSE	a	b	c	AIC	Aw	RSE	a	b	c
Monotonic models												
(m1) $H = a + b \times D$	1411	<0.001	3.99	18.39	0.168	-	1688	<0.001	5.47	19.38	0.195	-
(m2) $H = a + b \times \log(D)$	1211	<0.001	2.68	-13.4	10.7	-	1583.8	0.126	4.51	-18.4	12.6	-
(m3) $H = a \times D^b$	1278	<0.001	3.06	6.7	0.363	-	1611.9	<0.001	4.75	6.51	0.392	-
Second-order polynomial models												
(m4) $H = a + b \times D + c \times D^2$	1280	<0.001	3.07	12.36	0.361	-0.001	1612.4	<0.001	4.75	11.76	0.437	-0.001
(m5) $H = a + b \times \log(D) + c \times (\log(D))^2$	<b>1187</b>	<b>0.33</b>	<b>2.6</b>	-39.7	24.86	-1.853	1584.4	0.093	4.51	-28.2	17.88	-0.676
(m6) $H = \exp(a + b \times \log(D) + c \times (\log(D))^2)$	1188	0.27	2.55	-0.47	1.566	-0.149	1583.8	0.126	4.5	-0.09	1.365	-0.118
Asymptotic models												
(m7) $H = a - b \times \exp(-c \times D)$	1190	0.11	2.56	37.5	35.9	0.0294	1585.9	0.044	4.52	44.7	40.4	0.0219
(m8) $H = a \times \exp(-b \times \exp(-c \times D))$	1198	0.001	2.61	36.7	1.65	0.0397	1590.4	0.005	4.56	43.2	1.58	0.0316
(m9) $H = a \times (1 - \exp(-b \times D^c))$	1188	0.232	2.55	38	0.04	0.919	1584.3	0.098	4.51	46.7	0.0437	0.826
(m10) $H = a \times D / (b + D)$	1191	0.057	2.57	46.7	31.1	-	<b>1581</b>	<b>0.509</b>	<b>4.5</b>	55.2	38.2	-

**Table 3-3.** Error and bias in tree height estimates from published height-diameter equations developed at the regional or local scale. The Root Mean Squared Error (RMSE, in m) and results of paired t-tests (error, in m and significance) and linear regressions (intercept and slope) between estimated and observed values are given for each study site (forest type) separately. We examined the significance of the intercept (in bracket) and for the slope we used the confidence interval at 95% (in square bracket) to test for significant difference from unity.

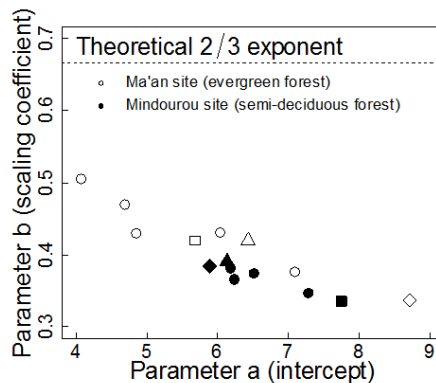
Source	Location	Equation	Site (forest type)	RMSE	Error <sup>a</sup>	Intercept	Slope
Chave et al. (2014)	Pantropic al	$\log(H) = 0.893 \cdot E + 0.760 \times \log(D) - 0.0340 \times [\log(D)]^2$	Ma'an (evergreen)	7.6	6.1 ( $P < 0.001$ )	6.1 ( $P < 0.001$ )	0.66 [0.63-0.70]
			Mindourou (semi-dec.)	5.1	1.0 ( $P = 0.002$ )	4.9 ( $P < 0.001$ )	0.83 [0.78-0.89]
Lewis et al. (2009)	Tropical Africa	$H = 54.01 \times (1 - \exp(-0.053 \times D^{0.759}))$	Ma'an (evergreen)	7.8	7.1 ( $P < 0.001$ )	1.5 ( $P = 0.041$ )	0.77 [0.73-0.81]
			Mindourou (semi-dec.)	6	4.0 ( $P < 0.001$ )	-1.0 ( $P = 0.414$ )	0.92 [0.86-0.98]
Feldpausch et al. (2011)	Central Africa	$\log(H) = 1.1525 + 0.5547 \times \log(D)$	Ma'an (evergreen)	5.3	2.2 ( $P < 0.001$ )	9.2 ( $P < 0.001$ )	0.65 [0.61-0.69]
			Mindourou (semi-dec.)	5.5	-0.6 ( $P = 0.098$ )	8.6 ( $P < 0.001$ )	0.76 [0.70-0.82]
Feldpausch et al. (2012)	Central Africa	$H = 50.453 \times (1 - \exp(-0.0471 \times D^{0.8120}))$	Ma'an (evergreen)	6.9	6.2 ( $P < 0.001$ )	1.6 ( $P = 0.028$ )	0.79 [0.75-0.82]
			Mindourou (semi-dec.)	5.4	3.0 ( $P < 0.001$ )	-0.9 ( $P = 0.432$ )	0.94 [0.88-1.01]
Banin et al. (2012)	Africa	$H = 45.1 - 42.8 \times \exp(-0.025 \times D)$	Ma'an (evergreen)	5.4	4.5 ( $P < 0.001$ )	2.4 ( $P = 0.001$ )	0.80 [0.76-0.84]
			Mindourou (semi-dec.)	4.7	1.2 ( $P < 0.001$ )	-0.1 ( $P = 0.931$ )	0.97 [0.90-1.03]
Kearsley et al. (2013)	Yangambi, DR Congo	$H = (36.3576 - 31.6591) \times \exp(-0.0221 \times D)$	Ma'an (evergreen)	3.8	-2.7 ( $P < 0.001$ )	1.0 ( $P = 0.181$ )	1.06 [1.01-1.11]
			Mindourou (semi-dec.)	7.7	-6.0 ( $P < 0.001$ )	-1.8 ( $P = 0.146$ )	1.28 [1.19-1.36]

<sup>a</sup> A positive error corresponds to overestimation (prediction > observation).

### 3.3.2. Between and within-species variations in height – diameter allometry

Our results tended to support asymptotic models at species level. We fitted the ten allometric models to the 12 focal species and separately for the two sites for the three species (*Cylicodiscus gabunensis*, *L. alata*, and *Pterocarpus soyauxii*) shared by the forest types (Appendix 3-3). Given the RSE values, all models, with the exception of the linear model (m1,  $Aw < 0.001$ ), fitted satisfactorily to the height-diameter data at species-site level.

The Michaelis–Menten model (m10,  $Aw = 0.170$ ) tended to be the most likely model of height-diameter allometry at the species level, followed by the other asymptotic models, i.e. Weibull (m9,  $Aw = 0.152$ ), monomolecular (m7,  $Aw = 0.139$ ), and Gompertz (m8,  $Aw = 0.126$ ) and the m6 model ( $Aw = 0.143$ ). The power law model (m3) was the second worst model ( $Aw = 0.020$ ). The value of the parameter b (scaling coefficient) for the 15 species- and site-specific power law models was lower than the theoretical  $2/3$  exponent predicted by the metabolic theory. Species of the evergreen Ma'an site tended to show lower exponents and higher intercepts than species of the semi-deciduous Mindourou site (Figure 3-1). We identified a slight variation in height-diameter allometry between species for the same site (Figure 3-2). *C. gabunensis* was the tallest species in the two forest types, while *Erythrophleum ivorense* and *Erythrophleum suaveolens* were the smallest species in the evergreen and in the semi-deciduous forest, respectively.

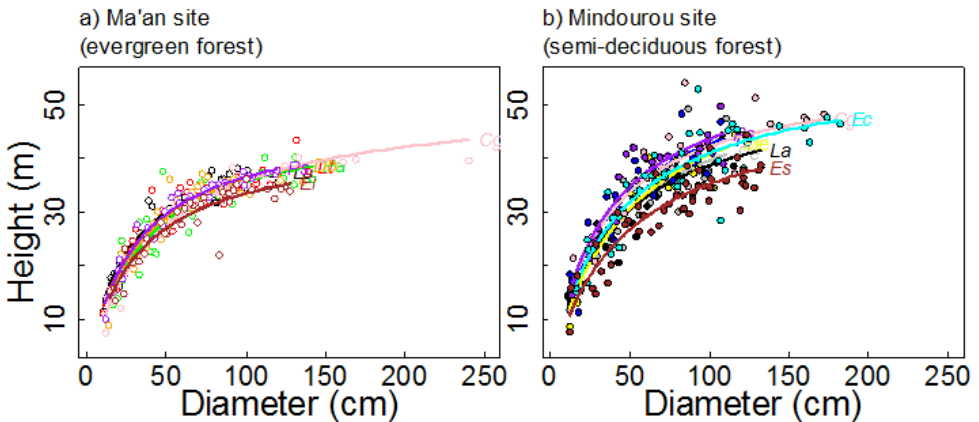


**Figure 3-1.** Fitted parameters (intercept a and exponent or scaling coefficient b) for the power law relationship between tree height and diameter (model m3) for the 12 focal species in the two forest types, including three species common to the two sites, *Lophira alata* (squared symbols), *Cylicodiscus gabunensis* (diamonds) and *Pterocarpus soyauxii* (triangles). Species of the evergreen forest of the Ma'an site (open symbols) had generally lower exponents and higher intercepts than species of the semi-deciduous forest



of the Mindourou site (filled symbols). All species exponents lay below the theoretical  $2/3$  exponent (dotted line) predicted by the metabolic theory (West et al., 1997, 1999).

For the three species common to the two forest types, we identified a significant variation in height-diameter allometry between sites. We found that the two parameters of the Michaelis–Menten model varied with the forest type for *L. alata* ( $n = 73$  trees), with coefficient estimates and confidence interval at 95% for the evergreen forest of the Ma'an site  $a = 44.7$  [41.63–48.43] and  $b = 24.6$  [18.77–31.95], and for the semi-deciduous forest of the Mindourou site  $a = 53.4$  [48.53–59.42] and  $b = 37.4$  [28.42–49.23]. In contrast, we found that only the  $a$  coefficient ( $H_{\max}$ ) varied with the forest type for *C. gabunensis* ( $n = 57$  trees) and *P. soyauxii* ( $n = 56$ ), with respectively  $a = 49.3$  [45.23–53.92] for the evergreen forest and  $a = 58.3$  [54.48–62.70] for the semi-deciduous forest, and  $b = 37.8$  [29.58–48.00] for *C. gabunensis*, and  $a = 48.7$  [45.49–52.50] for the evergreen forest and  $a = 57.6$  [53.64–62.27] for the semi-deciduous forest, and  $b = 32.5$  [26.54–52.50] for *P. soyauxii*.



**Figure 3-2.** Species-specific height-diameter allometric relationships for the evergreen forest of the Ma'an site (a, open symbols) and the semi-deciduous forest of the Mindourou site (b, filled symbols). Curves correspond to the fitted relationships of the Michaelis–Menten model (m10) for each species separately, with parameter estimates given in Appendix 3-3. Maximum points along the diameter (x) axis correspond to the maximum observed diameter for each species within the data set. Color of symbols and curves correspond to species: *Cylicodiscus gabunensis* (pink), *Distemonanthus benthamianus* (orange), *Entandrophragma cylindricum* (cyan), *Erythrophleum ivorense* and *E. suaveolens* (brown), *Lophira alata* (black), *Lovoa trichilioides* (red), *Milicia excelsa* (yellow), *Pericopsis elata* (grey), *Piptadeniastrum africanum* (green), *Pterocarpus soyauxii* (purple) and *Terminalia superba* (blue).

### 3.3.3. Between-site variation in forest structure

We found that the two forest types showed strong differences in stand structure and biomass (Table 3-4). Considering the most recent pantropical model (Chave et al., 2014) combined with a site-specific height-diameter allometry (m5 for the evergreen forest of the Ma'an site and m10 for the semi-deciduous forest of the Mindourou site, Table 9), we found that the aboveground biomass per hectare was lower for the evergreen Ma'an site with  $213.1 \pm 1.8$  Mg dry mass  $\text{ha}^{-1}$  for trees with a diameter  $\geq 20$  cm and 259.8 Mg for trees  $\geq 10$  cm than for the semi-deciduous Mindourou site with  $281.8 \pm 1.4$  and 347.6 Mg dry mass  $\text{ha}^{-1}$  respectively for trees  $\geq 20$  cm and  $\geq 10$  cm. The lower biomass per hectare in the evergreen Ma'an forest than in the semi-deciduous Mindourou forest was, however, attributable to height-diameter allometry (shorter trees), stand structure (lower stem density and basal area), and to a lesser extent to wood specific gravity (lighter wood). The estimated biomass strongly varied with the choice of the allometric model. In the Ma'an site, the models developed by Chave et al. (2005) for moist forests tended to predict higher biomass values while the models developed for wet forests tended to predict much lower biomass values than the most recent pantropical model (Chave et al., 2014) including site-specific height-diameter allometry. In the Mindourou site, the models developed by Chave et al. (2005) for moist forests provided good biomass estimates while the models developed for wet forests predicted much lower biomass values, and this was even much lower for the Ma'an site. The biomass predictions of the most recent pantropical model (Chave et al., 2014), including a measure of environmental stress in the set of predictors, tended to be higher in the Ma'an site (+16%) but were much closer for the Mindourou site (<1%) to the values predicted by this most recent pantropical model but including site-specific height-diameter allometry.

**Table 3-4.** Above-ground-biomass stock in relation to forest structure in the evergreen forest of the Ma'an site and in the semi-deciduous forest of the Mindourou site in

Cameroon. Stem density and basal area per hectare were computed for trees with a diameter  $\geq 20$  cm. Wood specific gravity values at species level were extracted from the global data base (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009) and averaged at the genus level. Mean value for the trees (and genera) are given for each site. The above-ground biomass (AGB, in  $\text{kg ha}^{-1}$ ) for trees with a diameter  $\geq 20$  cm from inventory data, and for trees with a diameter  $\geq 10$  cm biomass was estimated from stem number estimates in the  $[10-20[$  cm diameter class and mean wood specific gravity. A set of six allometric equations without and with height included in the set of predictors were used for AGB estimation: the two models developed by Chave et al. (2005) for moist forests, Eqs. (1) and (2); the two models developed by Chave et al. (2005) for wet forests, Eqs. (3) and (4); and the two models developed by Chave et al. (2014) for all tropical forests, Eqs. (5) and (6). H was estimated from the diameter data with the best site-specific equations (m5 and m10 for the Ma'an and Mindourou sites, respectively, Table 3-2).

	Ma'an site (evergreen forest)	Mindourou site (semi-deciduous forest)
<i>Forest structure</i>	<i>n = 2101 plots</i>	<i>n = 5152 plots</i>
Stem density ( $\text{ha}^{-1}$ )	$124.8 \pm 1.07$	$142.8 \pm 0.49$
Basal area ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ )	$15.2 \pm 0.12$	$17.5 \pm 0.08$
Wood density ( $\text{g cm}^{-3}$ )	0.608 (0.611)	0.621 (0.606)
<i>Above-Ground Biomass (<math>\text{kg ha}^{-1}</math>)</i>		
For trees with a diameter $\geq 20$ cm		
Eq. (1) – AGB = $f(\rho, D)$ moist	$254\,206 \pm 2\,203$	$310\,315 \pm 1\,570$
Eq. (2) – AGB = $f(\rho, D, H)$ moist	$210\,435 \pm 1\,803$	$279\,491 \pm 1\,407$
Eq. (3) – AGB = $f(\rho, D)$ wet	$165\,638 \pm 1\,405$	$201\,882 \pm 976$
Eq. (4) – AGB = $f(\rho, D, H)$ wet	$165\,011 \pm 1\,384$	$216\,681 \pm 1\,046$
Eq. (5) – AGB = $f(\rho, D, E)$	$245\,667 \pm 2\,133$	$281\,008 \pm 1\,439$
Eq. (6) – AGB = $f(\rho, D, H)$	$213\,127 \pm 1\,810$	$281\,778 \pm 1\,395$
For trees with a diameter $\geq 10$ cm		
Eq. (1) – AGB = $f(\rho, D)$ moist	305 929	376 102
Eq. (2) – AGB = $f(\rho, D, H)$ moist	252 735	339 332
Eq. (3) – AGB = $f(\rho, D)$ wet	208 199	256 016
Eq. (4) – AGB = $f(\rho, D, H)$ wet	205 978	274 296
Eq. (5) – AGB = $f(\rho, D, E)$	301 347	347 599
Eq. (6) – AGB = $f(\rho, D, H)$	259 773	347 613

### **3.4. Discussion**

#### **3.4.1. Toward a unique height-diameter allometric model?**

There has been a historical debate on the shape of the height – diameter allometric equation for tropical trees. Our results based on height measurements over a wide range of diameters (up to 240 cm) clearly support an asymptotic height-diameter allometry at both site and species level. All models except the linear model fitted satisfactorily to the data and it is difficult to recommend a general model for height-diameter allometry. We found that the Michaelis–Menten model was the most likely model depicting height – diameter allometry at the species level, in agreements with the plot level results of Molto et al. (2014) in French Guiana. The Michaelis–Menten model, however, tended to provide slightly higher estimates of  $H_{\max}$  in comparison with the three other asymptotic models tested in this study. In contrast to theoretical (West et al., 1999, 1997) and empirical studies (e.g. King, 1996; O'Brien et al., 1995), we found little support for the power law model. The power function is widely found in biology and has been used to describe height-diameter allometry for a wide range of plants (Niklas, 1994), including plot-level allometry for tropical trees (Feldpausch et al., 2011; Hunter et al., 2013) and specifically in southern Cameroon close to the Ma'an site (Djomo et al., 2010, but for only a small range of diameters).

In this study, we showed that the power law model does not necessarily hold true when large trees are included in the analyses (it overestimates the height of large trees, Feldpausch et al., 2011) and asymptotic models should be preferred. The power law model is indeed useful for restricted datasets but unrealistic biologically because of the basic assumption of factors limiting tree growth in height but not in diameters (Molto et al., 2014). In addition, we found that the value of the scaling coefficient for the 15 species- and site-specific power law models fitted in this study was lower than the theoretical  $2/3$  exponent predicted by the metabolic theory (West et al., 1997) in agreement with the results of Muller-Landau et al. (2006) for ten old-growth tropical forests. Given the importance of large trees for forest structure and specifically the estimation of aboveground biomass (Bastin et al., 2015; Slik et al., 2013), the questions of both the sampling of species and trees, and the model choice should be carefully addressed for establishing adequate site-specific height-diameter allometric equations.

#### **3.4.2. The determinant of the height-diameter allometry**

We found strong support for the hypothesis that height – diameter allometry varies between forest types. Similarly to Molto et al. (2014) at plot level in French Guiana, we found that the two parameters of the Michaelis–Menten

model varied with the forest type. We specifically showed that trees tended to be significantly smaller for a given diameter in evergreen than in semi-deciduous forest in agreements with pantropical studies have already demonstrated that for a given diameter, trees in wet (evergreen) forests tended to be shorter than trees in moist (semi-deciduous) forests (Brown, 1997; Chave et al., 2005). This contrasted allometry was attributed to the more acid and shallower soils in the wet ecological zone (Henry et al., 2011) and we used additional soil data to test this hypothesis (Appendix 3-4). A negative correlation between rainfall and soil fertility has already been demonstrated in Ghana (Swaine, 1996) and a similar allometric pattern has been reported across Ghanaian forests (Hall and Swaine, 1976; Longman and Jeník, 1974).  $H_{\max}$  has been shown to increase with increasing rainfall until a maximum is reached in the 1250–1750 mm class, and thereafter,  $H_{\max}$  decreases with increasing rainfall (Longman and Jeník, 1974). This variation is not simply the result of the floristic composition, and specifically due the absence from the driest and wettest forests of the tallest species, since the same trends were shown by the ubiquitous large tree *Ceiba pentandra* (Hall and Swaine, 1976).

In this study, we also found for the three species shared by the two forest types, that for a given diameter, trees tended to be shorter in the (wet) evergreen forest than in the (moist) semi-deciduous forest. This suggests an environmental control on tree allometry, though in southern Cameroon, we did not find evidence of strong soil variations between the two sites, with the exception of the plant-available P content (Appendix G). The height-diameter allometry has also been shown to be influenced by light availability (Muller-Landau et al., 2006) and the effect of forest structure (basal area and stem density) was indeed found to be stronger than those of environmental factors and trees tended to be higher for a given diameter in denser stands (Banin et al., 2012; Molto et al., 2014). This is also the pattern reported in this study, with denser stands and taller trees in the semi-deciduous forest than in the evergreen forest. Other factors could also be invoked to explain the between-site variation in tree allometry, and among them wind exposure (Thomas et al., 2015), soil depth and stability, and also possibly the density of pathogens and the intensity of animal disturbance.

### **3.4.3. The low biomass per hectare in central African forests**

Our biomass estimates, 259.7 and 347.6 Mg dry mass  $\text{ha}^{-1}$  for trees with a diameter  $\geq 10$  cm for the evergreen and the semi-deciduous forests, respectively, are in the range of reported values across the Congo basin (Djuikouo et al., 2010; Gourlet-Fleury et al., 2011; Kearsley et al., 2013; Lewis et al., 2013; Maniatis et al., 2011; Mermoz et al., 2015). In agreement with the results of Kearsley et al. (2013) in Yangambi, our biomass estimates are lower than the average values of 395.7 Mg dry mass  $\text{ha}^{-1}$  across 260 plots in central Africa reported by Lewis et al. (2013) and of 418.3 Mg dry mass  $\text{ha}^{-1}$  across 45 plots reported by Slik et al. (2013) for tropical Africa, though these low biomass values are not necessarily

attributed to low tree height values. The choice of an appropriate allometric model is the most critical step in the estimation of forest biomass and carbon stocks (Chave et al., 2004; Molto et al., 2013) and we found strong differences in biomass estimates depending on the choice of the allometric model. The predictions of the allometric models developed by Chave et al. (2005) for moist forests were not strongly different from that of the reference model, i.e. the most recent pantropical model (Chave et al., 2014) including site-specific height-diameter allometry, in the Mindourou site, thus confirming our previous results of a moist allometry based on destructive measurements (Fayolle et al., 2013). In contrast, the intermediate height-diameter allometry between wet and moist forests reported for the Ma'an site in this study needs further investigation. This specific result and the significant biases associated with regional height-diameter models (Kearsley et al., 2013; Rutishauser et al., 2013; Thomas et al., 2015) confirmed the need for local site-specific models (Chave et al., 2014).

### **3.5. *Conclusions***

The aim of this study was to identify the variation in tree height – diameter allometry of tropical trees between forest types and/or among species in southern Cameroon. We identified that the shape of the height-diameter allometry was clearly asymptotic at species level. We demonstrated that height-diameter allometry strongly varies between forest types, and that published regional and local models produced biased height predictions for the studied forest types. We also showed strong between-site differences in height–diameter allometry, and similar trends were observed within species for the three species shared by both forest types, suggesting an environmental control on tree height-diameter allometry. In addition to tree allometry variation, structural differences (basal area and density) were also identified between the two forest types, and both allometry and forest structure (taller trees and denser stands) contributed to the greater biomass of the semi-deciduous forest.

# Chapitre 4

## Variation de l'allométrie des arbres entre les sites du Congo



Le chapitre 3 montre les variations inter-sites de l'allométrie et ses conséquences sur l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone. En adoptant cette approche d'établir des modèles allométriques spécifiques aux sites, le présente chapitre 4 analyse les attributs de structure, de composition et de l'architecture des arbres, dérivés de l'allométrie hauteur-diamètre, rayon du houppier-diamètre et de la profondeur du houppier-diamètre sur les variations spatiales de la biomasse entre les deux sites du nord Congo.

**Grace Jopaul Loubota Panzou**, Adeline Fayolle, Ted R. Feldpausch, Gauthier Ligot, Jean-Louis Doucet, Eric Forni, Isaac Zombo, Mathurin Mazengue, Jean-Joël Loumeto & Sylvie Gourlet-Fleury (2018). What controls local-scale aboveground biomass variation in central Africa? Testing structural, composition and architectural attributes. *Forest Ecology and Management*, 429, 570–578.

#### **4. What controls local-scale aboveground biomass variation in central Africa? Testing structural, composition and architectural attributes**

##### Abstract

Tropical forests play a key role in regulating the terrestrial carbon cycle and climate change by storing a large amount of carbon. Yet, there is considerable uncertainty about the amount and spatial variation of aboveground biomass (AGB), especially in the relatively less studied African tropical forests. In this study, we explore the local-scale variation and determinants of plot-level AGB, between and within two types of forests, the *Celtis* and *Manilkara* forests, growing under the same climate but on different geological substrates in the northern Republic of Congo. In each forest site, all trees  $\geq 10$  cm diameter were censused in  $36 \times 1$ -ha plots and we measured tree height and crown size using a subsample of  $18 \times 1$ -ha of these plots. We developed height-diameter and crown-diameter allometric relationships and tested whether they differed between the two sites. For each 1-ha plot, we further estimated the AGB and calculated structural attributes (stem density and basal area), composition attributes (wood density) and architectural attributes (tree height and crown size), the latter being derived from site-specific allometric relationships. We found strong between-site differences in height-diameter and crown-diameter allometries. For a given diameter, trees were taller in the *Celtis* forest while they had larger crown in the *Manilkara* forest. Similar trends were found for the sixteen species present in both forest sites, suggesting an environmental control of tree allometry. Although there were some between-site differences in forest structure, composition and architecture, we did not detect any significant difference in mean AGB between the *Celtis* and the *Manilkara* forests. The AGB variation was related to the heterogeneous distribution of large trees, and influenced by basal area, height and crown dimensions, and to a lesser extent wood density. These forest attributes have strong practical implications on emerging remote-sensing technologies for carbon monitoring in tropical forests.

**Keywords:** tree allometry, AGB estimation, basal area, wood density, total height, crown size, central Africa



## **4.1. Introduction**

Tropical forests play a key role in regulating the terrestrial carbon cycle and climate change by storing carbon in the wood (Pan et al., 2011). The above ground biomass (AGB) of trees indeed constitutes the major carbon pool in tropical forests (Eggleston et al., 2006). Current efforts to map and monitor carbon stocks in tropical forests worldwide (Saatchi et al., 2011; Avitabile et al., 2016), that are needed for the implementation of climate change mitigation strategies, such as REDD+, rely on robust AGB estimates in specific sites that are used for the calibration of remotely-sensed products. AGB estimates at large-scale are still fraught with uncertainty (Mitchard et al., 2014), because environmental variation is rarely accounted for when local AGB estimates are extrapolated at these scales.

A huge variation in plot-level AGB has been demonstrated, at large scale in old-growth tropical forests between continents (Slik et al., 2013) and across tropical Africa (Lewis et al., 2013), and at local scale in central Africa (Gourlet-Fleury et al., 2011; Doetterl et al., 2015; Fayolle et al., 2016; Imani et al., 2017). Plot-level AGB variation is determined by variation in forest structure, composition, and architecture (Asner et al., 2012). Firstly, the two main structural attributes driving forest AGB are forest basal area and the density of large trees. As tree AGB increases with tree diameter, there is logically a strong relationship between plot-level AGB and basal area. Indeed, among all structural attributes, basal area is recognized as the most important determinant of plot-level AGB, and the relationship between AGB and basal area has been evidenced throughout tropical forests (Lewis et al., 2013; Imani et al., 2017). More recently, the importance of large trees has been highlighted (Bastin et al., 2015; Lutz et al., 2018), and specifically the density of trees greater than 70 cm in diameter has been shown to explain AGB variation between and within continents (Slik et al., 2013). These large trees could be more easily monitored with remote sensing techniques and then could be an interesting predictor of AGB at large scale (Meyer et al., 2018). Secondly, the variation in species composition, and specifically in mean plot-level wood density, has been found to determine spatial patterns in AGB across forests in Amazonia (Baker et al., 2004) and Africa (Lewis et al., 2013). Forests dominated by dense-wooded species often have high AGB. In central Africa, the high wood density of forests growing on sandy soils has particularly been shown to store large amounts of AGB despite showing relatively low basal area (Gourlet-Fleury et al., 2011). Thirdly, architectural attributes, through canopy height and area computed from tree height and crown measurements, are also important determinants of plot-level AGB. Among architectural attributes the plot-aggregate allometry based on Lorey's height, which is the basal area-weighted height of all trees in a plot, is the most popular ones, because of its widespread use in AGB maps through LiDAR sensors (Saatchi et al., 2011). Plot-level canopy area could also explain AGB variations, as recently evidenced in the Neotropics (Meyer et al., 2018).

Structural, composition and architectural attributes at the plot level are typically computed from forest inventory data, i.e. from all or a sub-sample of trees in a plot. In most tropical forest inventories, only tree diameter and species names are recorded which allow quantifying the forest structural (basal area, density) and composition (mean wood density from species average) attributes. In contrast, architectural measurements (tree height and crown size) are rarely available for all trees and frequently modelled from a subsampling of trees within inventory plots. As a consequence, height-diameter and crown size allometric models are applied to estimate the height and crown size for the remaining trees (Feldpausch et al., 2012), in order to compute architectural attributes at the plot level. Several studies showed that using height-diameter allometric relationships established at a global scale (Lewis et al., 2009) and at a regional scale (Feldpausch et al., 2012; Lewis et al., 2013) leads to significant biases in plot-level AGB estimates. There is a consensus on the need for local site-specific allometric models to provide reliable AGB estimates at the tree (Chave et al., 2014) and the plot level (Sullivan et al., 2018) across the tropics, and in central Africa (Kearsley et al., 2013; Fayolle et al., 2016). Furthermore, it has been recently demonstrated that crown radius improves AGB estimates for tropical trees, in addition to more classical AGB determinants, namely tree diameter, wood density and total tree height (Goodman et al., 2014; Ploton et al., 2016). The variation in crown-diameter allometry (Antin et al., 2013; Blanchard et al., 2016) and the consequences on plot-level AGB variation has yet been little explored in tropical forests.

The relative contribution of forest structure, composition, and architecture to plot-level AGB variation has been poorly explored, specifically in central Africa, where little is known about the amount and spatial variation of AGB (Loubota Panzou et al., 2016) and which remain relatively understudied (Verbeeck et al., 2011). There is a need for efficient methods to monitor forest AGB that could adapt to local site conditions, given the huge variability of AGB across tropical forests and the multiplicity of factors in play. We thus explored, using a new network of  $72 \times 1$  ha permanent plots, the local-scale variation and determinants of plot-level AGB, between and within the two mixed forest types, *Celtis* and *Manilkara* forests, growing under the same climate but on different geological substrates (Fayolle et al., 2012, 2014). These forest types show contrasted successional dynamics and traits (Réjou-Méchain et al., 2014), and vastly different composition and structure in the later successional stage, but similar AGB (Gourlet-Fleury et al., 2011). We first tested whether height-diameter and crown allometries differed between the two forest sites. Then, we investigated how between and within-site AGB variation were related to structural, composition and architectural attributes, the latter being derived from our site-specific allometries.

## 4.2. Material and methods

### 4.2.1. Study sites

Two study sites, representative of the *Celtis* and *Manilkara* forests, which are mixed forest types, were inventoried in the northern Republic of Congo. The *Celtis* forest site is located in the Loundoungou-Toukoulaka forest concession (2°20' N, 17°32' E) managed by the CIB-Olam company. The canopy of this forest type is dominated by light demanding tree species such as *Celtis* spp., *Erythrophleum suaveolens* and *Petersianthus macrocarpus* (Fayolle et al., 2014). The geological substrate consists of alluvium (Fayolle et al., 2012). The *Manilkara* forest site is located in the Mokabi-Dzanga forest concession (3°19' N, 16°76' E) managed by the Rougier company. The canopy is enriched by many slow-growing shade tolerant species that have a high mean wood density, such as *Manilkara* and *Staudtia* species (Fayolle et al., 2014). The geological substrate consists of sandstone that led to poor and highly drained soils (Fayolle et al., 2012). In both forest sites, the mean annual precipitation is around 1600 mm with a distinct dry season (December until March, with  $<100 \text{ mm} \cdot \text{month}^{-1}$ ). The mean annual temperature is 25°C. The topography is slightly undulating, with elevation varying between 400 and 550 m.

### 4.2.2. Tree measurements

In each forest site, field work was carried out in an unlogged area within a 800-ha experimental design (DynAffFor project, [www.dynaffor.org](http://www.dynaffor.org)). In this experimental design, 36 permanent 1-ha plots were installed and distributed within four blocks. Each block contained nine juxtaposed plots of 100 × 100 m (1 ha) and all trees with diameter  $\geq 10$  cm were inventoried and identified to species level by a botanist. A subsample of two blocks was used to measure tree height and crown dimensions. In each block, all trees  $\geq 10$  cm diameter were measured in the central 1-ha plot and one large tree was additionally sampled in the remaining 8 plots following a grid of 20 m × 20 m. A total of 2202 trees ( $n=1040$  trees for the *Celtis* forest and  $n=1162$  trees for the *Manilkara* forest) were measured in the plots over a large range of diameters from 10 to 162 cm. Moreover, we selected the most abundant species shared by the two forest sites ( $n=16$  species, Appendix 4-1) and sampled their whole diameter range using additional trees measured outside the plots but within the 800-ha experimental design to complete the diameter range.

Tree diameter ( $D$  in cm) was measured with a tape at 1.3 m for regular stems or above the top of the buttresses for irregular stems. Total height ( $H$  in m) and height to the first branch ( $Hb$  in m) were measured with a VERTEX IV Rangefinder. Crown depth ( $Cd$  in m) was defined as the length of the crown, calculated from the difference between  $H$  and  $Hb$ . Crown radius ( $Cr$  in m) was

defined as the average of four perpendicular projected crown radii measured according to the four cardinal directions.

#### 4.2.3. Site-specific allometric models

We developed site-specific height-diameter allometric equations using the Michaelis-Menten model. Asymptotic models have been demonstrated to better describe height-diameter allometry for AGB estimation in tropical forests (Sullivan et al., 2018), and the Michaelis-Menten model was found to provide good fit to height-diameter data in central Africa (Fayolle et al., 2016). The model form is:

$$H_{is} = a_s \times D_{is} / (b_s + D_{is}) \quad (1)$$

where  $a_s$  and  $b_s$  are site-specific parameters,  $H_{is}$  (in m) and  $D_{is}$  (in cm) represent, respectively, the total height and the diameter of tree  $i$  within each site  $s$ .

The height to the first branch, the crown depth-diameter and the crown radius-diameter allometries were fitted using power models that were linearized using log-log transformation:

$$y_{is} = a_s \times D_{is}^{b_s} \quad \leftrightarrow \quad \log(y_{is}) = \log(a_s) + b_s \log(D_{is}) \quad (2)$$

where  $a_s$  and  $b_s$  are fitted parameters,  $y$  is alternatively the height to the first branch ( $Hb_{is}$  in m), the crown depth ( $Cd_{is}$  in m) or the crown radius ( $Cr_{is}$  in m) of tree  $i$  belonging to site  $s$ .

To test for a significant difference in tree allometry between the two sites, we fitted on the whole data set four models: (i) a general model with fixed parameters ( $a$  and  $b$ ) for all sites, (ii) varying  $a_s$  and  $b_s$ , (iii) varying  $a_s$  and fixed  $b$ , and (iv) fixed  $a$  and varying  $b_s$ . For each allometric relationship, the model selection was based on (i) the likelihood ratio test that is a statistical test used for comparing the goodness of fit of two statistical models (the null model with fixed coefficients, and the alternative model with varying coefficients); and (ii) the Akaike's Information Criterion (AIC) for model selection, with the lowest AIC indicating the best model (Akaike, 1974).

#### 4.2.4. AGB estimation

To estimate the AGB (in Mg) of each tree in the 36×1-ha plots sampled in the *Celtis* and *Manilkara* forests, we used the most recent pantropical allometric equation of Chave et al. (2014):

$$AGB = 0.0673 \times (\rho D^2 H)^{0.976} \quad (3)$$

Tree diameter ( $D$  in cm) was directly available from the forest inventory. Each stem in the plot was assigned a wood density value ( $\rho$  in g.cm<sup>-3</sup>), corresponding to the species average from the global wood density database (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009) when possible, and if not, to a genus-, family- or plot level

average. Tree diameters from the forest inventory data were converted into tree height estimates ( $H$  in m) using the site-specific height-diameter allometric model (1). Lastly, tree AGB was summed at the 1-ha plot level.

#### **4.2.5. Forest structural, composition and architectural attributes**

For each 1-ha plot, we calculated five structural attributes: stem density ( $SD$ ), basal area ( $BA$  in  $m^2$ ), stem density and basal area of large trees ( $\geq 70$  cm diameter, named  $SD_{70}$  and  $BA_{70}$ ) and maximum tree diameter ( $D_{max}$  in cm).  $SD$  was the number of trees greater than or equal to 10 cm diameter per hectare.  $BA$  was calculated as the sum of the cross-section area at 1.30 m, or above buttresses, of all trees  $\geq 10$  cm diameter.  $D_{max}$  was calculated as the 98-percentile stem diameter of the sampled trees for each plot.

The forest composition has been assessed through the mean wood density ( $WD_m$  in  $g.cm^{-3}$ ) and  $BA$ -weighted wood density ( $WD_{BA}$  in  $g.cm^{-3}$ ) at 1-ha plot level.

The forest architecture is the expression of the vertical (tree height and crown depth) and horizontal (crown radius) structure. We converted the diameter of all trees in the  $36 \times 1$ -ha permanent plots into tree height and crown dimensions (radius and depth) using the site-specific height-diameter and crown allometric equations. Similarly forest composition, two architectural attributes (mean across all trees and  $BA$ -weighted mean) were calculated at the plot-level for the height, for the crown depth, and for the crown radius.

#### **4.2.6. Data analysis**

Two-way ANOVA including block and site as random factors was used to test the plot-level AGB variation between the two forest sites. We then provided for each forest site, pooling the 36 permanent plots, the AGB distribution by 10-cm wide diameter class. The AGB distribution was completed with the cumulative curve of AGB, showing the increase of AGB from the smallest to the largest diameter class. We used two-way ANOVA to test the between-site differences in AGB for three diameter size classes: the lower stratum with small trees ( $10 \leq D < 30$  cm), the middle stratum with large trees, most of which reach the canopy ( $30 \text{ cm} \leq D < 70$  cm), and the upper stratum corresponding to the largest trees, which were either in the canopy or emergent, with diameter  $\geq 70$  cm (Slik et al., 2013).

We tested the plot-level forest attributes variation between the two forest sites using two-way ANOVA including block and site as random factors. To determine whether 1-ha plot AGB was related to forest structural, composition and architectural attributes, we computed Pearson correlations within and between the two forest sites as well as more integrative mixed linear models in

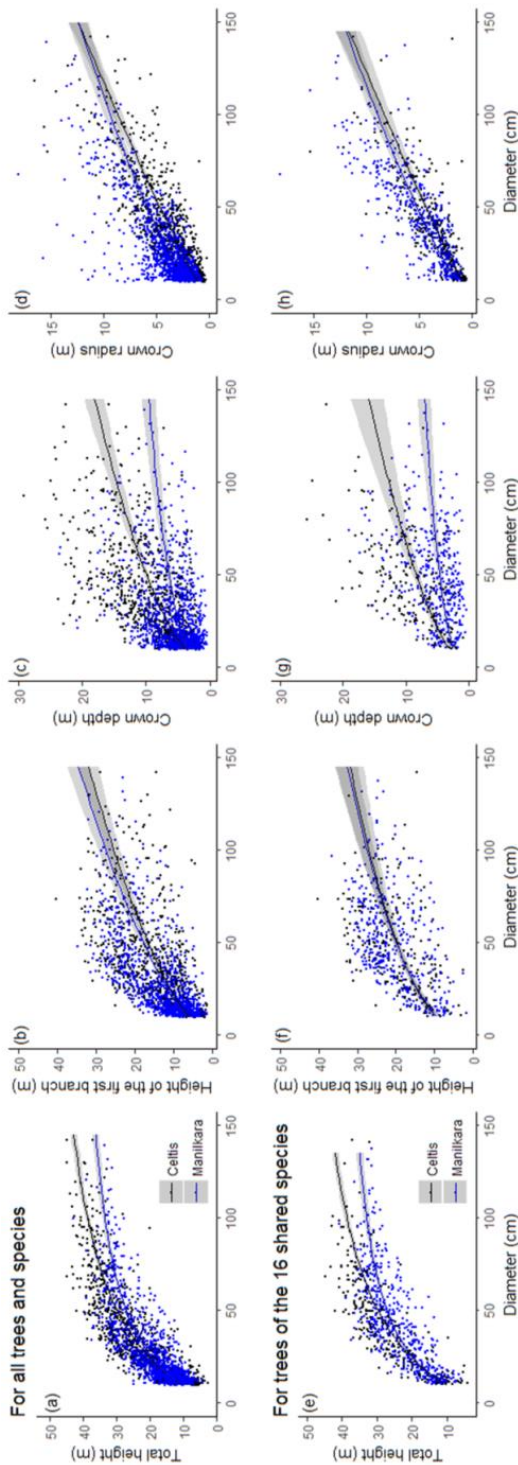
which forest attributes were included as a covariate and site and block were included as random variables in order to account for the nestedness of the data. In addition, we studied the relationships between AGB and forest attributes using ordinary least-square regressions to determine the importance of forest attributes on AGB variation within each forest site at plot-level.

All the above statistical analyses were performed within the open source R environment (R version 3.4.1) using the nlme package (Pinheiro et al., 2017) and BIOMASS package (Réjou-Méchain et al., 2017). The conditions of normality and homoscedasticity of residuals were checked graphically and with Shapiro-Wilk and Breusch-Pagan tests, respectively. For the ANOVA test, the null hypothesis was “no difference between means for each variable”. When the null hypothesis was rejected, we conducted post-hoc pairwise multiple comparisons between means. All significant differences reported to  $P$ -value  $< 0.05$ .

### 4.3. Results

#### 4.3.1. Tree allometry

We identified a significant variation in tree allometry between the *Celtis* and the *Manilkara* forests (Figure 4-1). Based on AIC, we found a site effect on one model parameter for height-diameter allometry, and on the two model parameters for the height to the first branch-diameter, the crown depth-diameter and the crown radius-diameter allometries (Table 1). For a given diameter, trees were taller and had a deeper crown in the *Celtis* forest whereas the height to the first branch was higher, and the crown larger in the *Manilkara* forest. Similar trends were found in height-diameter and crown allometries for the sixteen species shared by both forest sites (Figure 4-1, Table 4-1). We did not evidence strong variation in the first branch height-diameter allometry for shared species and only little variation for all species. This result indicates that total height-diameter allometry is mostly governed by crown depth.



**Figure 4-1.** Site-specific allometric relationships between tree diameter and total height fitted with the Michaelis-Menten model, and between tree diameter and height to the first branch, crown depth, and crown radius, fitted with a power model, for all trees and species (a-d) and for the trees of the 16 species shared by the two forest sites (e-h). The colour of symbols and curves corresponds to the forest site, i.e. the *Celtis* (black) and the *Manilkara* (blue) forests. The 95% confidence intervals of model predictions are shown in grey.

**Table 4-1.** Between-site differences in allometric relationships between tree diameter (D) and: total tree height (H), height to the first branch (Hb), crown depth (Cd), and crown radius (Cr), for all inventoried trees and species, and for the 16 shared species. For each allometric relationship, we compared a general model with fixed parameters and three alternative models including a site effect on the parameters (site-specific  $a_s$  and  $b_s$ , site-specific  $a_s$ , and site-specific  $b_s$ ) using the AIC values and likelihood ratio tests ( $P$ -value). The best models are shown in bold.

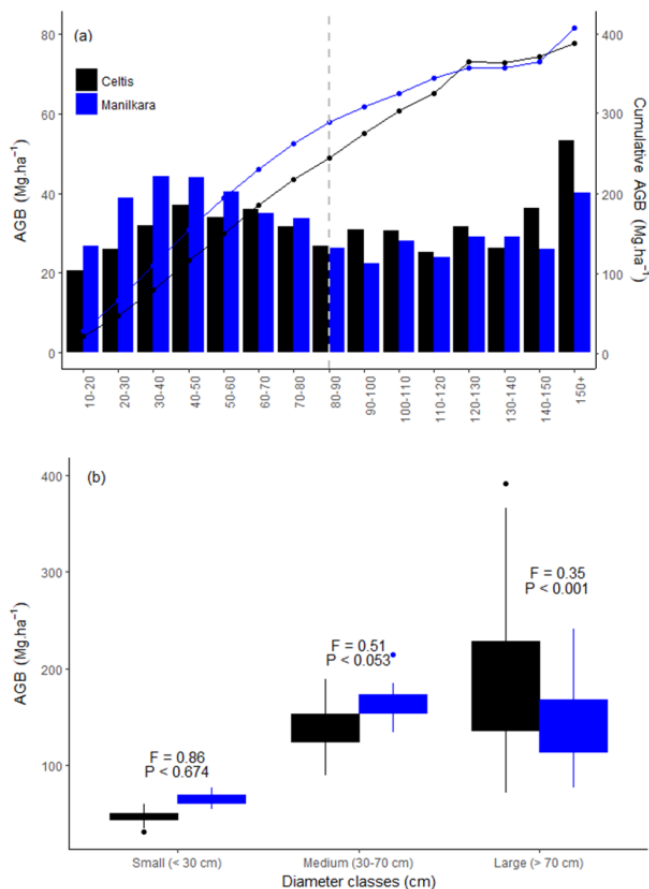
<i>H-D</i> allometry <i>Hb-D</i> allometry <i>Cd-D</i> allometry <i>Cr-D</i> allometry					
	<i>P</i> -value	AIC	<i>P</i> -value	AIC	<i>P</i> -value
<b>For all trees and species</b>					
General model (without site effect)	–	12791	–	2118	–
Site-specific $a_s$ and $b_s$	0.001	11652	<b>0.001</b>	<b>2111</b>	<b>0.001</b>
Site-specific $a_s$ and common $b$	<b>0.001</b>	<b>11325</b>	1	2109	0.001
Site-specific $b_s$ and common $a$	0.001	12463	1	2109	1
<b>For trees of the 16 shared species</b>					
General model (without site effect)	–	4432	–	<b>498</b>	–
Site-specific $a_s$ and $b_s$	0.001	4322	0.945	502	<b>0.001</b>
Site-specific $a_s$ and common $b$	<b>0.001</b>	<b>4311</b>	0.911	500	0.017
Site-specific $b_s$ and common $a$	0.001	4403	0.875	500	1



### 4.3.2. AGB distribution

We did not detect any significant difference in mean AGB between the *Celtis* and the *Manilkara* forests (Table 4-2), and for the two forest sites, a large fraction of AGB is stored in the largest stems, with 50% of the total AGB stored in the trees larger than 80 cm (Figure 4-2a). However, AGB distribution among 10 cm wide diameter classes reflected site-specific patterns, with higher AGB stored in the largest stems in the *Celtis* forest (Figure 4-2a). Indeed, the AGB of the trees with diameter  $\geq 70$  cm significantly differed between the two forest sites with a higher AGB in the *Celtis* forest (Figure 2b). In contrast, the AGB stored in the two lower strata (10–30 cm and 30–70 cm in diameter) was not significantly different between the two forest sites, despite the larger number of small trees in the *Manilkara* forest, their respective AGB was only slightly higher (Figure 4-2b).

In both sites, we detected strong local-scale variation in plot-level AGB estimates that ranged from 242 to 549 Mg ha<sup>-1</sup> with a coefficient of variation of 18% in the *Celtis* forest, and from 305 to 464 Mg ha<sup>-1</sup> with a coefficient of variation of 10% in the *Manilkara* forest. In the *Celtis* forest, the AGB stored in the largest trees was even more variable across plots (Figure 2b).



**Figure 4-2.** Distribution of AGB (in  $\text{Mg ha}^{-1}$ ) among 10-cm wide diameter classes (a) and between small (tree diameter < 30 cm); medium (tree diameter between 30 and 70 cm) and large trees (tree diameter  $\geq$  70 cm, b). The cumulative AGB among 10-cm wide diameter classes is also given (a, lines). The vertical dashed line represents the mid-point in cumulative AGB distribution, with 50% of biomass above and below; this midpoint was found to be the same for the *Celtis* (black) and the *Manilkara* (blue) forests. ANOVAs (F-value and associated P-value) were used to determine significant between-site differences in AGB contained in the small, medium and large trees.

### 4.3.3. Forest attributes and relationships with AGB

At plot-level, we found that the *Celtis* and the *Manilkara* forests vastly differed in forest structure, composition and architecture (Table 4-2). The *Celtis* forest had a significantly higher density of large trees ( $SD_{70}$ ), greater maximum tree diameter ( $D_{\max}$ ), higher total tree height ( $H_m$  and  $H_{BA}$ ), deeper crown ( $Cd_m$  and  $Cd_{BA}$ ) and larger crown ( $Cr_m$  and  $Cr_{BA}$ ); while the *Manilkara* forest had a significantly higher stem density ( $SD$ ) and wood density ( $WD_m$  and  $WD_{BA}$ ).

Plot-level AGB, including between- and within-site variation, was found to be correlated to most forest attributes (Table 4-3). With the exception of  $SD$  and  $H_m$ , we found strong correlations between plot-level AGB and most structural and architectural attributes. These relationships were retrieved, separately for the *Celtis* and for the *Manilkara* forest, and using the combined dataset. In contrast, composition attributes were only correlated with plot-level AGB in the *Celtis* forest, and using the combined dataset. Similar results were found with mixed linear models in which site and block were included as random factors to account for the nestedness of the data (Table 4-3).

**Table 4-2.** Between-site differences in forest attributes: forest structure (stem density,  $SD$ , basal area,  $BA$  in  $m^2$ , stem density of large trees,  $SD_{70}$ , basal area of large trees,  $BA_{70}$  in  $m^2$  and maximum tree diameter,  $D_{max}$  in cm), composition (mean wood density,  $WD_m$  and BA-weighted wood density,  $WD_{BA}$ , in  $g.cm^{-3}$ ), and architecture (mean total height,  $H_m$ , BA-weighted total height,  $H_{BA}$ , mean crown depth,  $Cd_m$ , BA-weighted crown depth,  $Cd_{BA}$ , mean crown radius,  $Cr_m$ , and BA-weighted crown radius,  $Cr_{BA}$ , in m) and in AGB (in Mg) at the 1-ha plot level. Different letters indicate a significant difference ( $P < 0.05$ ) according to the post-hoc tests.

Forest attributes		<i>Celtis</i>	<i>Manilkara</i>	<i>P</i> -value
Structure	$SD$	$350 \pm 35^a$	$430 \pm 22^b$	0.001
	$SD_{70}$	$15 \pm 4^a$	$12 \pm 2^b$	0.008
	$BA$	$29.49 \pm 3.44^a$	$29.48 \pm 2.42^a$	0.162
	$BA_{70}$	$11.28 \pm 4.21^a$	$8.74 \pm 2.30^b$	0.002
	$D_{max}$	$86.59 \pm 11.06^a$	$77.5 \pm 7.53^b$	0.001
Composition	$WD_m$	$0.65 \pm 0.02^a$	$0.68 \pm 0.01^b$	0.001
	$WD_{BA}$	$0.65 \pm 0.03^a$	$0.67 \pm 0.02^b$	0.001
Architecture	$H_m$	$18.31 \pm 0.53^a$	$18.03 \pm 0.32^b$	0.009
	$H_{BA}$	$30.31 \pm 1.58^a$	$28.47 \pm 0.91^b$	0.001
	$Cd_m$	$6.29 \pm 0.17^a$	$6.17 \pm 0.10^b$	0.001
	$Cd_{BA}$	$10.88 \pm 0.90^a$	$9.99 \pm 0.49^b$	0.001
	$Cr_m$	$2.46 \pm 0.11^a$	$2.35 \pm 0.06^b$	0.001
	$Cr_{BA}$	$5.90 \pm 0.85^a$	$5.14 \pm 0.44^b$	0.001
AGB		$370 \pm 67^a$	$375 \pm 41^a$	0.707

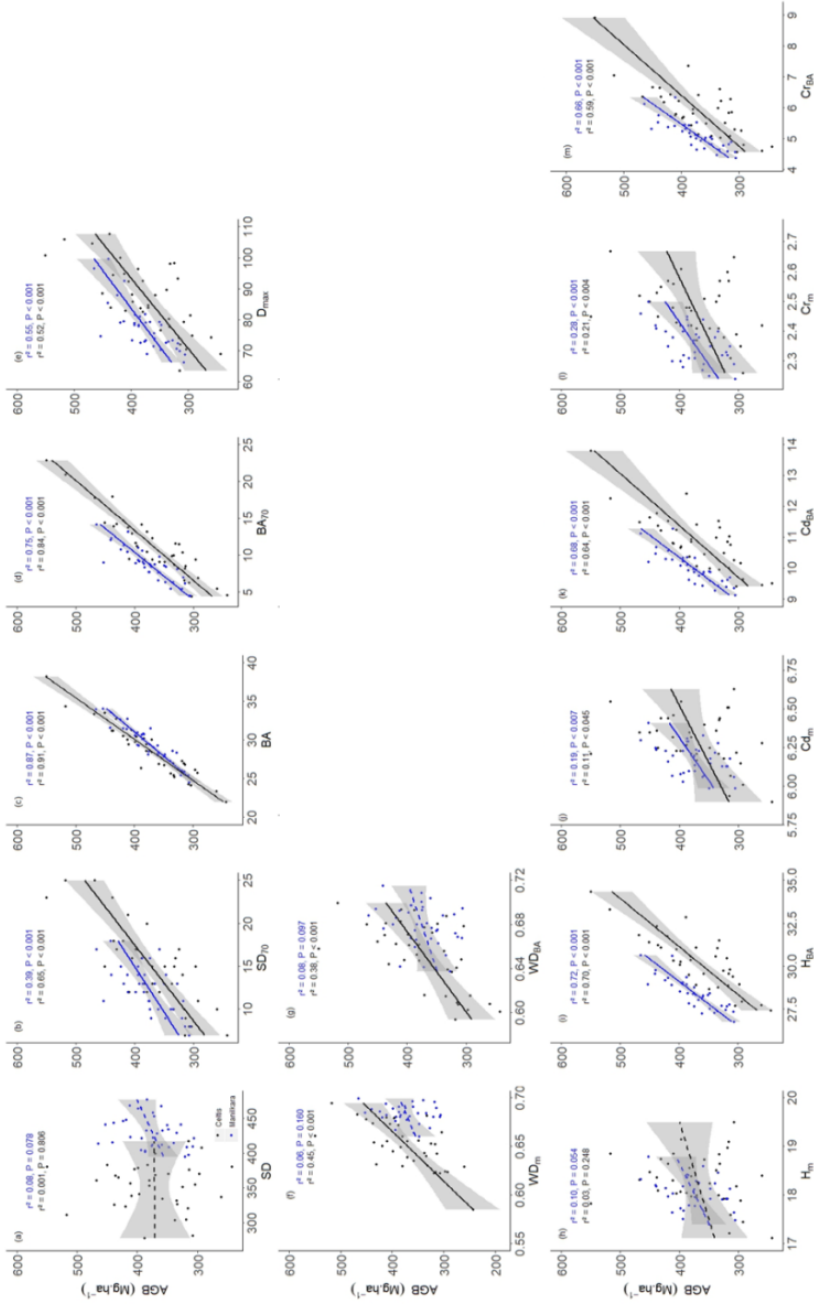
Because we found significant differences between the two forest sites in linear models relating plot-level AGB to forest attributes (ANCOVAs; results not shown), we fitted site-specific regression lines between plot-level AGB and forest attributes (Figure 4-3). Specifically, plot-level AGB was positively and linearly related with structural attributes ( $SD_{70}$ ,  $BA$ ,  $BA_{70}$  and  $D_{max}$ ) and architectural attributes ( $H_{BA}$ ,  $Cd_m$ ,  $Cd_{BA}$ ,  $Cr_m$  and  $Cr_{BA}$ ), and all relationships appeared site-specific. Within both the *Celtis* and the *Manilkara* forests,  $BA$  was the most important forest attributes for plot-level AGB variation, with almost 90% of explained variance, followed by  $BA_{70}$ ,  $H_{BA}$ ,  $Cd_{BA}$  and  $Cr_{BA}$  with almost 70% of explained variance (Figure 4-3). Including site as a covariate in the linear model between plot-level AGB and  $BA$  was found to be significant, but the site-specific relationships appeared relatively close, in contrast with the other forest attributes. The picture was slightly different for composition attributes (Figure 4-3): plot-level AGB increased slightly with  $WD_m$  and  $WD_{BA}$  in the *Celtis* forest but not in the *Manilkara* forest (Table 4-3).

**Table 4-3.** Relationships between forest attributes and plot-level AGB (in Mg) using Pearson correlation coefficients and mixed linear models. Forest attributes include forest structure (stem density, SD, stem density of large trees, SD<sub>70</sub>, basal area, BA in m<sup>2</sup>, basal area of large trees, BA<sub>70</sub> in m<sup>2</sup> and maximum tree diameter, D<sub>max</sub> in cm), composition (mean wood density, WD<sub>m</sub> and BA-weighted wood density, WD<sub>BA</sub>, in g.cm-3), and architecture (mean total height, H<sub>m</sub>, BA-weighted total height, H<sub>BA</sub>, mean crown depth, Cdm, BA-weighted crown depth, CdBA, mean crown radius, Cr<sub>m</sub>, and BA-weighted crown radius, Cr<sub>BA</sub>, in m). For each relationship, we provided the value and significance (\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ ) of Pearson correlations coefficients and the results of mixed linear models including site and block as random factors to account for the nestedness of the data (coefficient, standard error (SE), degrees of freedom (df), t-value and P-value).

	Correlations			Mixed linear model (n = 72)			
	<i>Celtis</i> (n=36)	<i>Manilkara</i> (n=36)	All (n=72)	Coefficient	SE	df	P-value
<b>Structural attributes</b>							
SD	0.04	0.3	0.1	0.11	0.16	63	0.508
SD <sub>70</sub>	0.81***	0.63***	0.71***	10.25	1.021	63	0.001
BA	0.95***	0.93***	0.94***	17.65	0.73	63	0.001
BA <sub>70</sub>	0.92***	0.86***	0.83***	14.4	0.82	63	0.001
D <sub>max</sub>	0.72***	0.74***	0.63***	4.13	0.45	63	0.001
<b>Composition attributes</b>							
WD <sub>m</sub>	0.67***	0.24	0.43***	1775.09	285.8	63	0.001
WD <sub>BA</sub>	0.62***	0.28	0.48***	1068.75	219.4	63	0.001

Table 4-3 (continued)

Architectural attributes	Correlations		Mixed linear model (n = 72)				
	<i>Celtis</i> (n=36)	<i>Manilkara</i> (n=36)	All (n=72)	Coefficient	SE	df	t-value
							P-value
$H_m$	0.2	0.32	0.21	33.09	14.49	63	2.28
$H_{BA}$	0.84***	0.85***	0.65***	33.41	2.76	63	12.78
$Cd_m$	0.34*	0.44***	0.31***	162.05	43.81	63	3.69
$Cd_{BA}$	0.80***	0.83***	0.66***	60.56	5.48	63	11.03
$Cr_m$	0.46***	0.53***	0.39***	325.01	61.97	63	5.24
$Cr_{BA}$	0.77***	0.81***	0.65***	62.79	6.2	63	10.11



**Figure 4-3.** Relationships between forest attributes and plot-level AGB (in Mg) using linear models. Forest attributes include forest structure (stem density, SD, stem density of large trees, SD<sub>70</sub>, basal area, BA in m<sup>2</sup>, basal area of large trees, BA<sub>70</sub> in m<sup>2</sup> and maximum tree diameter, Dmax in cm), composition (mean wood density, WDM and BA-weighted wood density, WDBA, in g.cm<sup>-3</sup>), and architecture (mean total height, H<sub>m</sub>, BA-weighted total height, H<sub>BA</sub>, mean crown depth, Cd<sub>m</sub>, BA-weighted crown depth, Cd<sub>BA</sub>, mean crown radius, Cr<sub>m</sub>, and BA-weighted crown radius, Cr<sub>BA</sub>, in m). Continuous regression lines when the relationship is significant ( $P < 0.05$ ) and broken regression lines when the relationship is not significant ( $P > 0.05$ ) for each forest site. The 95% confidence intervals of model predictions in grey and the coefficient of determination ( $r^2$ ) are given for each regression line.

## 4.4. Discussion

In this study, we found that forest structure (basal area), composition (wood density) and architecture (tree height and crown dimensions) were all significant indicators of 1-ha plot-level AGB variation. The new plot network presented here confirmed the specific structure and composition of the *Celtis* and *Manilkara* forests, already identified by Gourlet-Fleury et al. (2011). Here, we also showed contrasted architecture, with the site-specific allometries developed for the precise estimation of AGB at the tree and the plot levels. Interestingly, despite these differences, the two forests store the same amount of AGB, due to compensatory effects.

### 4.4.1. Crown allometry shapes height-diameter allometry

In agreement to previous studies in central Africa (Doetterl et al., 2015; Fayolle et al., 2016; Imani et al., 2017), we found that height-diameter allometry varied between the *Celtis* and the *Manilkara* forests, confirming the need of local height-diameter relationships for AGB estimation (Chave et al., 2014; Sullivan et al., 2018). Likewise, the allometric relationship between crown depth and diameter varied between the two forest sites. For a given diameter, trees were taller and had deeper crown in the *Celtis* forest than in the *Manilkara* forest. Interestingly, we found that total height-diameter allometry is mostly governed by crown depth rather than height to the first branch between the two forest sites for a given diameter. This result implies that volume equations may be applicable in the two types of forest, despite large differences in total tree height.

Contrary to Antin et al. (2013) in the Western Ghats and to Blanchard et al. (2016) in five tropical biogeographic areas that found only little variation in crown allometries, here we showed strong between-site variation in northern Congo, between the *Celtis* and the *Manilkara* forest, growing under the same climate but on different geological substrates (Fayolle et al., 2012, 2014). Trees tended to develop large crowns in the *Manilkara* forest dominated by slow-growing shade tolerant species, that need to develop wide crowns supported by robust branches to minimize self-shading and achieve reproduction at small sizes (King, 1996).

As already underlined above, trees were taller in the *Celtis* forest, while they tend to develop larger crowns in the *Manilkara* forest for a given diameter. We found similar trends for the sixteen (16) species shared by both forest sites, suggesting an environmental control of tree allometry. In Borneo, Aiba and Kitayama (1999) already showed that tree allometry is influenced by the geological substrate. In addition, other ecological factors could also be invoked to explain the between-site variation in tree allometry, such as competition during early succession since stem density and species composition vastly differ between the two forests (Gourlet-Fleury et al., 2011; Réjou-Méchain et al.,



2014). The hypothesis of a genetic differentiation can probably be discarded since for shared species, the populations of the *Celtis* and of the *Manilkara* forests most likely belong to the same gene pool (Hardy et al., 2013).

#### **4.4.2. AGB variation is related to forest structure, composition and architecture**

Among the forest structural attributes, basal area (*BA*) was found to be the most important determinant of AGB variation, between and within the two forest sites. *BA* effectively captures the degree to which trees pack and utilize space aboveground (Jucker et al., 2015), which in turn is a key determinant of light interception and growth (Coomes et al., 2014). A strong correlation was found between AGB and *BA* for the two forest sites, confirming that denser forests have greater AGB, as already shown in central African forest (Lewis et al., 2013; Doetterl et al., 2015; Fayolle et al., 2016). More importantly, we found almost the same relationship between AGB and *BA* for the two forest sites that, however, vastly differ in forest structure, composition and architecture. This result suggests compensatory effects between forest horizontal and vertical structure, and species composition. Our relationship based on local-scale variation in AGB, is comparable to that of Lewis et al. (2013) obtained with 260 plots across tropical Africa.

High basal area and high AGB were more related to few trees with a large basal area, each containing a disproportionately large AGB, than to many small trees, confirming the importance of large trees for AGB stocks (Bastin et al., 2015; Lutz et al., 2018). Though less important than total *BA*, our results also showed the importance of large trees (tree diameter  $\geq 70$  cm), in basal area (*BA*<sub>70</sub>), and to a lesser extent in density (*SD*<sub>70</sub>), to explain the AGB variation between the two forest sites, in agreement with the results of Lutz et al. (2018) and Slik et al. (2013) across the tropics.

The floristic composition, through mean wood density (*WD*<sub>m</sub>), was an important explicative variable of AGB variation, specifically for depicting between-site AGB variation, in agreement with the results of Gourlet-Fleury et al. (2011) studying the same forest types but using commercial inventory data. The old-growth *Manilkara* forest that developed on sandy soils and with a canopy enriched with slow-growing shade tolerant species showed higher wood density on average than the old-secondary *Celtis* forest that developed on richer soils (Fayolle et al., 2014). Variation in wood density has also been found to determine spatial patterns in forest AGB across Amazonia, with regional scale pattern of species composition linked with a broad gradient of AGB (Baker et al., 2004). Interestingly, we found that wood density was positively correlated with AGB within the *Celtis* forest, in addition to the between-site variation. The larger species turnover within the *Celtis* forest, than in the relatively homogenous

*Manilkara* forests (Douh et al., 2018), was indeed associated with a larger range of plot-level wood density.

Ploton et al. (2016) and Jucker et al. (2017) showed that tree AGB was strongly related to tree height and crown size across the tropics. Here for the first time, we demonstrated that architectural attributes (height, crown depth, and crown radius) derived at the plot level from site-specific allometries were good indicators of AGB variation. Plot-level AGB was correlated to *BA*-weighted total height named Lorey's height, largely used in remote-sensing studies to derive AGB maps (Saatchi et al., 2011) and to *BA*-weighted crown radius, in agreement with the recent results of Meyer et al. (2018) in the Neotropics. The strong relationships found between architectural attributes and AGB offer practical implications to predict plot-level AGB from remotely-sensed data (Asner et al., 2012). However, the site-specificity of the relationships is a challenge for the generalization of the approach. In the near future, we believe that these two forest sites established in contrasted ecological conditions will be useful for the calibration of remote-sensing products, since there are a strong local variation in both tree allometry and forest AGB. Linking the ground truth with high-resolution remotely-sensed data, in order to derive architectural attributes seems to be the next step forward for the estimation of AGB at a large scale, without the time-intensive collection of forest inventory data.

## **4.5. Conclusions**

Our study provides important advances for the understanding of local-scale AGB variation in tropical forests. We confirmed that the AGB variation in central African forests depends on forest structure (basal area) and architecture (height and crown dimensions), and to a lesser extent composition (wood density). These results offer the opportunity for practical implications for AGB and carbon stocks monitoring in central Africa, and specifically for the calibration of remote-sensing products.

# Chapitre 5

---

## Discussion générale et conclusions



## 5. Discussion générale et conclusions

### 5.1. Synthèse générale

Les objectifs spécifiques de cette thèse étaient :

- d'étudier les variations de l'allométrie des arbres, d'une part entre les espèces coexistantes, et d'autre part entre les sites/types de forêts ;
- d'examiner ses conséquences sur l'estimation et les variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone.

#### 5.1.1. Variations interspécifiques de l'allométrie des arbres

Une question centrale dans l'écologie des communautés concerne le nombre et les mécanismes de coexistence des espèces à petites échelles spatiales (Chesson, 2000 ; HilleRisLambers et al., 2012). Les forêts tropicales ont depuis toujours servi de modèle d'études pour tester les théories écologiques. Dans les années 2000, l'idée que l'assemblage des communautés étaient plus le fruit de la nature stochastique de la démographie et de la dispersion que de différences déterministes entre les espèces a vu le jour (Etienne & Alonso, 2007). Aujourd'hui, un consensus émerge sur l'interaction entre processus stochastiques (théorie neutraliste) et processus déterministes (théorie de la niche) dans l'assemblage des communautés (Baraloto et al., 2012 ; Swenson, 2013). Dans le chapitre 2, nous avons montré qu'il existait des variations importantes de l'allométrie des arbres entre les espèces coexistantes en Afrique centrale. Une étude similaire vient de mettre en évidence de fortes variations entre les espèces, pour 162 espèces d'arbres au Panama (Martinez Cano et al., 2018).

Les différences entre les espèces d'arbres reflètent généralement des contraintes biologiques, mécaniques ou phylogénétiques qui ne peuvent être interprétées comme une variabilité aléatoire (Westoby et al., 2002). Les traits et stratégies fonctionnelles sont généralement abordés pour éclairer les mécanismes d'assemblage des communautés, et notamment de niche (filtrage de l'habitat, compétition) *versus* les processus stochastiques (dispersion limitée, et dérive écologique). Les approches basées sur les traits fonctionnels pourraient s'avérer utiles pour comprendre les variations interspécifiques de l'allométrie des arbres (Poorter et al., 2005, 2006 ; Iida et al., 2011, 2012 ; Martinez Cano et al., 2018).

Deux méthodes peuvent être utilisées pour examiner les relations entre les variations interspécifiques de l'allométrie des arbres et les traits fonctionnels. La première méthode consiste à étudier les relations entre les traits des espèces et les paramètres des modèles allométriques spécifiques aux espèces (King, 1996 ; Iida et al., 2011, 2012 ; Martinez Cano et al., 2018). L'inclusion des traits fonctionnels dans les modèles allométriques a également été réalisée, mais les

résultats n'ont pas été présentés dans le chapitre 2. Les travaux de Martínez Cano et al. (2018) mettent en évidence l'utilisation des paramètres des modèles allométriques spécifiques et les traits fonctionnels de 162 espèces au Panama. La seconde méthode consiste à dériver des traits architecturaux des modèles allométriques spécifiques aux espèces (Poorter et al., 2003, 2006), et ce sont les résultats de cette méthode que nous avons choisi de présenter dans le chapitre 2. A partir des modèles allométriques spécifiques aux espèces, des traits architecturaux ont pu être dérivés et reliés aux traits fonctionnels des espèces.

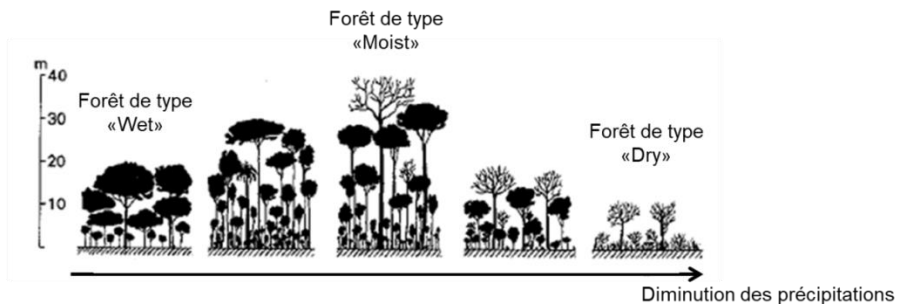
Les relations entre les traits architecturaux et fonctionnels des espèces mettent en évidence un continuum d'espèces entre les espèces de grande taille qui dominent la canopée et les espèces de petite taille qui dominent le sous-bois. Les espèces de grande taille de canopée ont tendance à être exigeantes en lumière, alors que les espèces de petite taille du sous-bois ont tendance à être tolérantes à l'ombrage. Ces résultats sont confirmés par Martínez Cano et al. (2018) qui utilisent les paramètres des modèles allométriques spécifiques à 162 espèces au Panama et qui ont mis en évidence une relation entre l'allométrie hauteur-diamètre et la tolérance à l'ombrage (via la croissance des jeunes arbres). Les travaux de Rüger et al. (2012) ont également montré une corrélation positive entre la réponse à la lumière des espèces et leur hauteur maximale. Le gradient de lumière verticale dans la forêt peut influencer la hauteur des espèces d'arbres tout au long de leur développement ontogénique, ce qui les amène à présenter des différences dans leur architecture (Thomas, 1996). En outre, les espèces de grande taille de canopée ont tendance à être anémochores et décidues, alors que les espèces de petite taille du sous-bois ont tendance à être zoochores et sempervirentes. La dominance des espèces de petite taille tolérantes à l'ombrage n'est pas surprenante, ce qui explique la capacité des espèces de ce groupe fonctionnel à persister pendant de longues périodes dans le sous-étage forestier.

### **5.1.2. Variations inter-sites de l'allométrie des arbres**

Dans les études portant sur l'estimation de la biomasse, des variations de l'allométrie hauteur-diamètre des arbres ont été fortement rapportées dans la littérature à l'échelle globale (Feldpausch et al., 2011, 2012 ; Banin et al., 2012) et locale, spécifiquement en Afrique centrale (Kearsley et al., 2013 ; Doetterl et al., 2015 ; Imani et al., 2017). Les variations de l'allométrie houppier-diamètre ont été faiblement explorées dans les forêts tropicales (Antin et al., 2013 ; Blanchard et al., 2016) alors que le rôle des dimensions des houppiers dans l'estimation de la biomasse des arbres est de plus en plus souligné (Goodman et al. 2014, Ploton et al. 2016). Les chapitres 3 & 4 portaient sur les variations inter-sites de l'allométrie des arbres en Afrique centrale. Les résultats ont permis de mettre en évidence les variations de l'allométrie hauteur-diamètre entre les sites du Cameroun (Chapitre 3) et entre les sites du Congo (Chapitre 4), et des variations de l'allométrie houppier-diamètre entre deux sites au Congo (Chapitre 4). Ces variations inter-sites de l'allométrie des arbres sont également confirmées

pour les espèces communes entre les types de forêts, suggérant ainsi un contrôle environnemental.

Les facteurs environnementaux sont apparus comme les facteurs clés des variations de l'allométrie hauteur-diamètre à l'échelle globale et régionale (Feldpausch et al., 2011), et locale (Hulshof et al., 2015). A l'échelle globale, les précipitations restent un facteur déterminant dans la caractérisation des forêts tropicales. Chave et al. (2005) classent les forêts tropicales en trois groupes suivant leur niveau de précipitation : (i) les forêts « *Wet* » avec des précipitations > 3500 mm d'eau par an ; (ii) les forêts « *Moist* » avec des précipitations entre 1500 et 3500 mm d'eau par an ; et (iii) les forêts « *Dry* » avec des précipitations < 1500 mm d'eau par an. Les forêts « *Moist* » ont une hauteur totale élevée par rapport aux forêts de type « *Dry* » et « *Wet* » (Figure 5-1). A l'échelle locale, la diminution des précipitations peut avoir une incidence négative sur la hauteur des arbres (Hulshof et al., 2015 ; Molto et al., 2014). Par ailleurs, l'allométrie hauteur-diamètre des arbres était influencée négativement par l'augmentation de l'altitude (Scaranello et al., 2012 ; Girardin et al., 2014 ; Hulshof et al., 2015) et la température (Hulshof et al., 2015). Par contre, elle est positivement corrélée à la pente du terrain (Molto et al., 2014).



**Figure 5-1.** Influence des précipitations sur la hauteur totale des forêts tropicales, extrait de Longman & Jenik (1974).

D'autres auteurs émettent l'hypothèse selon laquelle les différences entre les sites de l'allométrie des arbres sont essentiellement dues au substrat géologique (Aiba & Kitayama, 1999 ; Coomes et al., 2017) et/ou aux facteurs physico-chimiques du sol (Feldpausch et al., 2011 ; Banin et al., 2012 ; Lines et al., 2012). Dans cette thèse, nous avons montré que l'allométrie des arbres était différente entre les forêts à *Celtis* sur alluvions et les forêts à *Manilkara* sur grès de carnot. Pour un même diamètre, les arbres étaient plus hauts sur alluvions que sur les grès de carnot.

Les variations inter-sites de l'allométrie des arbres peuvent également être influencées par la structure (Feldpausch et al., 2011) et la composition des forêts (Forrester et al., 2017). A l'échelle globale, les arbres dans les forêts plus denses, avec une plus grande surface terrière, sont en moyenne plus grands en hauteur totale pour un même diamètre (Feldpausch et al., 2011). Cette tendance a également été confirmée à l'échelle locale, plus précisément en Afrique centrale (chapitres 3 et 4). En plus des effets de la structure des forêts, la hauteur totale des arbres était également influencée par la composition des espèces entre les forêts tropicales (Banin et al., 2012).

### **5.1.3. Implications pour l'estimation de la biomasse**

Les relations allométriques sont largement utilisées pour estimer la biomasse et la production forestières, et constituent également les éléments de base qui guident le développement et la validation de modèles dynamiques de végétation (exemple de DGVM). Dans cette thèse, nous avons pu mettre en évidence que les variations de l'allométrie hauteur-diamètre et houppier-diamètre entre les espèces et entre les types de forêts ont des conséquences sur les estimations et les variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone. A la lumière de nos résultats, cette thèse de doctorat a fourni de nouvelles données nécessaires pour l'amélioration des estimations de la biomasse et des stocks de carbone forestiers en Afrique centrale.

L'utilisation de l'équation allométrique à trois prédicteurs (diamètre, densité de bois et hauteur totale) de Chave et al. (2014), récemment validée pour les forêts tropicales d'Afrique centrale (Fayolle et al., 2018), combinée du modèle allométrique hauteur-diamètre spécifique au site permet d'améliorer les estimations de la biomasse et des stocks de carbone, comme montré dans le chapitre 3. Dans une parcelle forestière, il a été noté que la mesure des gros arbres dans les forêts tropicales permet de prédire la structure forestière (Bastin et al., 2018 ; Lutz et al., 2018) et la richesse en espèces (Lutz et al., 2018), et également d'expliquer les variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone (Slik et al., 2013 ; Meyer et al., 2018). L'importance des gros arbres a suscité un intérêt net depuis les travaux de Slik et al. (2010) à Bornéo, et à travers l'ensemble des forêts tropicales (Slik et al., 2013). Dans le chapitre 2, nous avons montré que les espèces d'arbres de grande taille qui dominent la canopée présentent une surface terrière importante et ont donc tendance à stocker plus une grande quantité de la biomasse et de carbone de la forêt. Ce sont des espèces d'arbres hyper-dominantes qui stockent environ 50% de la biomasse et peuvent prédire la biomasse dans les forêts tropicales (Bastin et al., 2015 ; Lutz et al., 2018). Dans le chapitre 4, la hauteur totale et le rayon du houppier des gros arbres (avec le diamètre maximum) sont les attributs architecturaux à l'échelle de la parcelle de 1-ha les plus importants pour les variations spatiales de la biomasse. L'utilisation de caractéristiques architecturales à l'échelle de la parcelle ou du peuplement, comme la hauteur totale ou le rayon du houppier des

gros arbres, pourrait réduire les incertitudes sur les estimations de la biomasse et des stocks de carbone. En effet, en estimant directement la biomasse par hectare, sans passer par la biomasse individuelle des arbres, et la somme des arbres dans la placette, un certain nombre d'incertitudes dans le processus d'estimation de la biomasse sont levées (Chave et al., 2004, Clark & Kellner, 2012, Molto et al., 2013).

Les caractéristiques architecturales à l'échelle de la parcelle peuvent être estimées par télédétection. Les méthodes de télédétection sont depuis longtemps considérées comme des outils essentiels pour évaluer la biomasse des forêts tropicales, depuis les caractéristiques architecturales mesurables, comme la hauteur dérivée du LiDAR (Asner et al., 2009, Asner & Mascaro, 2014) ou la surface de la canopée occupée par les gros (Large Canopy Area, LCA) un nouvel index dérivé du LiDAR (Meyer et al., 2018). Cette approche a également été utilisée à l'échelle de l'arbre, par Jucker et al. (2017) qui ont assemblé une base de données mondiale sur le diamètre, la hauteur totale et le diamètre du houppier, dérivé du LiDAR. Elles ont montré que le diamètre du houppier et la hauteur totale des arbres peuvent être utilisés pour estimer le diamètre et la biomasse aérienne des arbres individuels. La combinaison de mesures de télédétection et de données sur le terrain dans des sites de référence devrait permettre d'améliorer la prochaine génération de cartes de la biomasse (Pan et al., 2013).

Cette thèse de doctorat a fourni de données sur les caractéristiques architecturales (hauteur et dimensions du houppier) des arbres de la canopée dans des sites, au Congo notamment, où des inventaires forestiers, précis et conséquents sont disponibles (projet DynAfFor), et qui pourraient servir de sites de références pour calibrer les nouvelles cartes de biomasse et de stocks de carbone en Afrique centrale. Dans le chapitre 4, nous avons mis en évidence les variations locales de structure forestière et des caractéristiques architecturales qui sont importantes dans la cartographie de la biomasse et de stocks de carbone. Les deux sites du nord Congo pourraient s'ajouter aux sites de référence déjà identifiés par Labrière et al. (2018) pour les campagnes AfriSAR et TropiSAR, en prélude à la mission BIOMASS, dont le lancement est prévu en 2020.

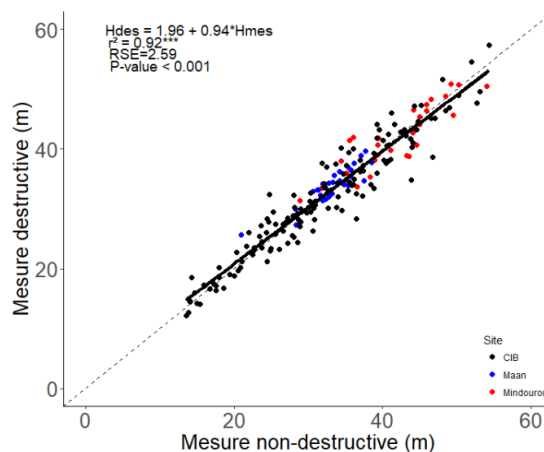
## ***5.2. Retour sur la méthodologie***

Tous les résultats de cette thèse de doctorat ont été obtenus à partir des données non-destructives de diamètre, de la hauteur totale, de la hauteur fût et de la taille du houppier des arbres. Parmi toutes ces dimensions des arbres, la hauteur totale est la variable clé dans les estimations de la biomasse et des stocks de carbone des arbres (Chave et al., 2005 ; Feldpausch et al., 2012 ; Chave et al., 2014) et la compréhension des histoires de vie des espèces d'arbres (Thomas et al., 2015). La hauteur totale des arbres est cependant extrêmement difficile à mesurer avec précision dans les forêts tropicales structurellement complexes et riches en espèces (Larjavaara & Muller-Landau, 2013). Plus récemment, les instruments à



ultrasons (Vertex IV) et laser Rangefinders ont largement été employés pour la mesure de la hauteur totale des arbres dans les forêts denses humides tropicales. Dans cette section, l'objectif est d'évaluer la précision des mesures non-destructives des arbres par rapport aux mesures destructives de la hauteur totale dans les sites de cette étude.

Les mesures non-destructives de la hauteur totale ont été réalisées avec le Vertex IV par le même opérateur. Pour valider l'utilisation du Vertex IV, des données de hauteur destructive, après l'abattage des arbres, ont été collectées, pour 60 arbres des deux sites au sud Cameroun : Ma'an (30 arbres) et Mindourou (30 arbres). Parallèlement à la thèse de doctorat, dans le site CIB au nord Congo les données de hauteur totale mesurée au Vertex IV avant l'abattage, et les données après abattage collectées dans le projet PreREDD+ ont été mises à notre disposition (139 arbres) par la Laboratoire de Botanique et Ecologie (Université Marien Ngouabi) en République du Congo. Les résultats montrent une forte corrélation ( $r^2 = 0.92$ ) entre les mesures non-destructives réalisées par le Vertex IV et les mesures destructives de la hauteur totale. En incluant le site comme co-variable dans le modèle linéaire entre les mesures destructives et non-destructives (analyse de la covariance), il n'avait pas de différence entre les sites ( $P = 0.086$ ) et au niveau de l'interaction entre le site et les mesures non destructives de la hauteur totale ( $P = 0.239$ ), suggérant une même ordonnée à l'origine et une même pente pour les trois sites (Figure 5-2).



**Figure 5-2.** Validation des mesures non-destructives (Hmes) avec les mesures destructives (Hdes) de la hauteur totale. La variance expliquée ( $R^2$ ), l'erreur résiduelle standard (RSE) et la significativité de la relation (P-value) sont données. La droite en pointillée indique la droite 1:1.

De cette analyse, il ressort que les mesures non-destructives de la hauteur totale réalisées par le Vertex IV sont fiables pour établir les relations allométriques hauteur-diamètre, et n'engendrent aucun biais systématique, comme l'indiquent les travaux de Larjavaara & Muller-Landau (2013). Par ailleurs, le Vertex IV permet une mesure de la hauteur plus rapide, et plus simple par rapport à tous les autres dendromètres basés sur le principe trigonométrique (Bozic et al., 2005). Enfin, il effectue une correction automatique des mesures de hauteur en terrain présentant une forte pente (Pauwels, 2001), et il peut être utilisé en présence de la végétation très dense, comme dans les forêts denses humides tropicales.

Ces résultats nous permettent donc de valider l'utilisation des données de hauteur totale non-destructives faites avec le Vertex IV pour étudier l'allométrie hauteur-diamètre des arbres, et/ou décrire la structure verticale des forêts tropicales.

En ce qui concerne les dimensions du houppier, les mesures sont encore plus contraignantes, difficiles à réaliser et chronophages, et les erreurs de mesures sont a priori bien plus importantes que sur la hauteur, sans pouvoir calibrer les mesures sur pied avec des mesures non-destructives. Néanmoins, la télédétection offre de nouvelles perspectives sur la mesure des dimensions du houppier (Martinez Cano et al., 2018 ; Meyer et al., 2018).

### **5.3. *Conclusions et perspectives***

Cette thèse nous a permis d'avoir une meilleure compréhension des variations de l'allométrie des arbres entre les espèces coexistantes d'une part et entre les types de forêts d'autre part. Deux aspects issus de cette étude paraissent importants pour améliorer les estimations de la biomasse et des stocks de carbone en Afrique centrale. Premièrement, les variations interspécifiques au sein d'un type de forêt ont montré l'importance des espèces de grande stature dans l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone. En effet, les espèces de grande stature peuvent représenter plus de 50% de la biomasse d'une parcelle. Les variations spatiales de la biomasse entre les parcelles sont liées à l'hétérogénéité spatiale des gros arbres au sein d'un type de forêt. Deuxièmement, les variations inter-sites de l'allométrie des arbres ont fortement influencées les estimations et les variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone. Ce travail confirme l'importance d'établir les modèles allométriques hauteur-diamètre spécifiques au site pour l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone en Afrique centrale. Les attributs architecturaux, dérivés des modèles allométriques spécifiques au site, et les attributs de structure à l'échelle de la parcelle sont des indicateurs importants des variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone. Ces résultats ont des implications pratiques sur la cartographie de la biomasse pour le suivi des stocks de carbone dans les forêts tropicales. Ceci permettra de quantifier avec précision les émissions

résultant de la déforestation et la dégradation des forêts qui sont devenues une question essentielle pour le mécanisme REDD+ en tant que stratégie d'atténuation du changement climatique.

A l'issu de ce travail, plusieurs études nous paraissent indispensables pour affiner nos conclusions. Il s'agit premièrement de comprendre les variations de l'allométrie des dimensions du houppier des arbres. L'allométrie des dimensions du houppier des arbres devrait contribuer à améliorer les cartes de biomasse issues de données de télédétection et la quantification de la compétition de la lumière dans les modèles dynamiques de végétation. Les récentes études ont été focalisées sur les variations de l'allométrie hauteur-diamètre entre les régions (Feldpausch et al., 2011 ; Banin et al., 2012) et au sein des régions, plus spécifiquement en Afrique centrale (Kearsley et al., 2013 ; Fayolle et al., 2016 ; Imani et al., 2017 ; Loubota Panzou et al., 2018). Bien que la prise en compte des dimensions du houppier ait des implications prometteuses pour l'estimation des stocks de biomasse aérienne des forêts tropicales à l'échelle mondiale (Goodman et al., 2014 ; Ploton et al., 2016), les études sur les variations de l'allométrie des dimensions du houppier des arbres ont été faiblement réalisées dans les régions intertropicales (Antin et al., 2013 ; Blanchard et al., 2016 ; Loubota Panzou et al., 2018). En effet les dimensions du houppier expliqueraient une part importante de la variance des biomasses aériennes prédites à l'échelle de l'arbre (Goodman et al., 2014). Des mesures simples du houppier des grands arbres pourraient aider à diminuer les biais dans le calcul de la biomasse (Ploton et al., 2016), et expliquer les variations spatiales de la biomasse et des stocks de carbone entre les types de forêts tropicales (Meyer et al., 2018).

En outre, une étude sur l'échantillonnage des arbres sur le terrain pour établir les modèles allométriques s'avère indispensable. Comme nous l'avons montré dans cette thèse, les modèles allométriques hauteur-diamètre et houppier-diamètre influencent les estimations de la biomasse et des stocks de carbone en Afrique centrale. Or, les allométries hauteur-diamètre et houppier-diamètre des arbres sont ajustées avec un sous-échantillonnage d'un site donné. Par exemple, le protocole RAINFOR recommande les mesures de la hauteur de 40 arbres dans une parcelle forestière de 1-ha (Phillips et al., 2009). Ce protocole, établi pour les forêts néotropicales en Amazonie, est fortement utilisé dans les travaux de l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone en Afrique centrale (exemple de Kearsley et al., 2013 ; Gonmadje et al., 2017), et entraîne des erreurs et des biais dans l'estimation de la biomasse et des stocks de carbone dans les forêts tropicales (Sullivan et al., 2018). Plusieurs protocoles de terrain de mesure de la hauteur et/ou des dimensions peuvent être testés et des recommandations pratiques sont nécessaires pour guider les futurs inventaires forestiers, pour la recherche, mais aussi/surtout pour les gestionnaires et administrations forestières, qui seront chargées du suivi de la biomasse et des stocks de carbone forestiers.



---

**Références bibliographiques**

- Achard F., Ebeuchle R., Mayaux P., et al. (2014). Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Global Change Biology*, 20, 1–15.
- Aiba, S.I., Kitayama, K. (1999). Structure, Composition and Species Diversity in an Altitude-Substrate Matrix of Rain Forest Tree Communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, 140, 139–157.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on automatic control*, 19, 716–723.
- Angelsen, A., Brockhaus, M., Sunderlin, W.D., & Verchot, L.V. (2013). Analyse de la REDD+ : Les enjeux et les choix. CIFOR, Bogor, Indonésie.
- Antin, C., Pélissier, R., Vincent, G., & Couteron, P. (2013). Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest. *Trees*, 27, 1485–1495.
- Asner, G. P., Hughes, R. F., Varga, T. A., et al. (2009). Environmental and biotic controls over aboveground biomass throughout a tropical rain forest. *Ecosystems*, 12, 261–278.
- Asner, G.P., Mascaro, J., Muller-Landau, H.C., et al. (2012). A universal airborne LiDAR approach for tropical forest carbon mapping. *Oecologia*, 168, 1147–1160.
- Asner, G. P., & Mascaro, J. (2014). Mapping tropical forest carbon: Calibrating plot estimates to a simple LiDAR metric. *Remote Sensing of Environment*, 140, 614–624.
- Augsburger, C. K., Franson, S. E., & Cushman, K. C. (2017). Wind dispersal is predicted by tree, not diaspore, traits in comparisons of Neotropical species. *Functional Ecology*, 31, 808–820.
- Avitabile, V., Herold, M., Henry, M., & Schmullius, C. (2011). Mapping biomass with remote sensing: a comparison of methods for the case study of Uganda. *Carbon balance and management*, 6, 1–14.
- Avitabile, V., Baccini, A., Friedl, M.A., & Schmullius, C. (2012). Capabilities and limitations of Landsat and land cover data for aboveground woody biomass estimation of Uganda. *Remote Sensing of Environment*, 117, 366–380.
- Avitabile, V., Herold, M., Heuvelink, G.B.M., et al. (2016). An integrated pan-tropical biomass map using multiple reference datasets. *Global Change Biology* 22, 1406–1420.
- Baccini, A., Laporte, N., Goetz, S.J., et al. (2008). A first map of tropical Africa's above-ground biomass derived from satellite imagery. *Environmental Research Letters*, 3, 045011.
- Baccini, A., Goetz, S.J., Laporte, N., et al. (2011). Reply to Comment on “A first map of tropical Africa's above-ground biomass derived from satellite imagery”. *Environmental Research Letters*, 6, 049002.
- Baccini, A., Goetz, S.J., Walker, W.S., et al. (2012). Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change*, 2(3), 182–185.

- Baccini A., Walker W., Carvalho L., et al. (2017). Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science*, 358, 230–234.
- Bailey, R.L. (1980). The potential of Weibull-type functions as flexible growth curves: discussion. *Canadian Journal of Forest Research*, 10, 117–118.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., et al. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10, 545–562.
- Banin, L., Feldpausch, T. R., Phillips, et al. (2012). What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1179–1190.
- Baraloto, C., Hardy, O. J., Paine, C. T., et al. (2012). Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of ecology*, 100(3), 690–701.
- Bastin, J.-F., Barbier, N., Couteron, P., et al. (2014). Aboveground biomass mapping of African forest mosaics using canopy texture analysis: towards a regional approach. *Ecological Applications*, 24(8), 1984–2001.
- Bastin, J.-F., Barbier, N., Réjou-Méchain, M., et al. (2015). Seeing Central African forests through their largest trees. *Scientific Reports*, 5, 13156.
- Bastin, J-F., Rutishauser, E., Kellner, J.R., et al. (2018). Pan-tropical prediction of forest structure from the largest trees. *Global Ecology and Biogeography* (in press).
- Bellassen, V., Crassous, R., Dietzsch, L., & Schwartzman, S. (2008). Réduction des émissions dues à la déforestation et à la dégradation des forêts : quelle contribution de la part des marchés du carbone. *Etude Climat*, 14, 43.
- Blanchard, E., Birnbaum, P., Ibanez, T., et al. (2016). Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. *Trees - Structure and Function*, 30, 1953–1968.
- Bohlman, S., & O'Brien, S. (2006). Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 123–136.
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444–1449.
- Bozic, M., Cavlovic, J. Lukic N., et al. (2005). Efficiency of ultrasonic Vertex III hypsometer compared to the most commonly used hypsometers in Croatian forestry. *Croatian Journal of Forest Engineering*, 26(2), 91–99.
- van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., et al. (2011). Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 262, 1648–1657.
- Brown S., Gillespie A.J.R. & Lugo A.E. (1989). Biomass Estimation Methods for Tropical Forests with Applications to Forest Inventory Data. *Forest Science*, 35, 881–902.
- Brown, S. (1997). Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: A Primer. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

- Brown, S., Pearson, T., Moore, N., et al. (2005). Impact of Selective Logging on the Carbon Stock of Tropical Forests: Republic of Congo as a Case Study. Winrock International, Virginia, p. 21.
- Campioli, M., Malhi, Y., Vicca, S., et al. (2016). Evaluating the convergence between eddy-covariance and biometric methods for assessing carbon budgets of forests. *Nature communications*, 7, 13717
- Carreiras J.M.B., Vasconcelos M.J. & Lucas R.M. (2012). Understanding the relationship between aboveground biomass and ALOS PALSAR data in the forests of Guinea-Bissau (West Africa). *Remote Sensing of Environment*, 121, 426–442.
- Carreiras J.M.B., Melo J.B. & Vasconcelos M.J. (2013). Estimating the Above-Ground Biomass in Miombo Savanna Woodlands (Mozambique, East Africa) Using L-Band Synthetic Aperture Radar Data. *Remote Sensing*, 5, 1524–1548.
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., et al. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359, 409–420.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., et al. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145, 87–99.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, et al. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications*, 16, 2356–2367.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., et al. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351–366.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Burquez, A., et al. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20, 3177–3190.
- Chen, Q., Vaglio Laurin, G., & 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.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- Chidumayo, E.N. (2013). Forest degradation and recovery in a miombo woodland landscape in Zambia: 22 years of observations on permanent sample plots. *Forest Ecology and Management*, 291, 154–161.
- Clark, D.B., & Kellner, J.R. (2012). Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness M. Palmer, ed. *Journal of Vegetation Science*, 23, 1191–1196.
- Condit, R., Hubbell, S. P., Foster, R. B., & Robin, B. (1996). Assessing the Response of Plant Functional Types to Climatic Change in Tropical Forests. *Journal of Vegetation Science*. doi:10.2307/3236284



- Coomes, D.A., Flores, O., Holdaway, R., et al. (2014). Wood production response to climate change will depend critically on forest composition and structure. *Global Change Biology* 20, 3632–3645.
- Coomes, D. A., Dalponte, M., Jucker, T., 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.
- Curtis, P. G., Slay, C. M., Harris, N. L., Tyukavina, A., & Hansen, M. C. (2018). Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361, 1108–1111.
- Dawkins, HC (1966). The productivity of tropical high-forest trees and their reaction to controllable environment. Commonwealth Forestry Institute, Oxford, UK.
- Day, M., Baldauf, C., Rutishauser, E., & Sunderland, T.C.H. (2013). Relationships between tree species diversity and above-ground biomass in Central African rainforests: implications for REDD. *Environmental Conservation*, 41, 64–72.
- De Wasseige, C., De Marcken, P., Bayol, N., et al. (2012). Les forêts du Bassin du Congo – Etat des forêts 2010. Office des publications de l’UE, Luxembourg.
- Djomo, A.N., Ibrahima, A., Saborowski, J., & 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, 1873–1885.
- Djomo, A.N., Knohl, A. & Gravenhorst, G. (2011). Estimations of total ecosystem carbon pools distribution and carbon biomass current annual increment of a moist tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 261, 1448–1459.
- Djuikouo, K., Doucet, J-L., Nguembou, C.K., et al. (2010). Diversity and aboveground biomass in three tropical forest types in the Dja Biosphere Reserve, Cameroon. *African Journal of Ecology*, 48, 1053–1063.
- Doetterl, S., Kearsley, E., Bauters, M., et al. (2015). Aboveground vs. Belowground Carbon Stocks in African Tropical Lowland Rainforest: Drivers and Implications. *PLoS ONE*, 10: e0143209.
- Dorisca, S., De Madron, L.D., Fontez, B., et al. (2011). Etablissement d’équations entre le diamètre et le volume total de bois des arbres, adaptées au Cameroun. *Bois et Forêt des Tropiques*, 308, 87–95.
- Douh, C., Daïnou, K., Loumeto, J. J., et al. (2018). Soil seed bank characteristics in two central African forest types and implications for forest restoration. *Forest Ecology and Management*, 409, 766–776.
- Dray, S., & Dufour, A.B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, 22, 1–20.
- Ebuy, J., Lokombe, J.P., Ponette, Q., et al. (2011). Allometric equation for predicting aboveground biomass of three tree species. *Journal of Tropical Forest Science*, 23(2), 125–132.

- Edwards, D. P., Sloan, S., Weng, L., et al. (2014). Mining and the African environment. *Conservation Letters*, 7, 302–311.
- Eggleston HS, Buendia L, Miwa K, et al. (2006). Guidelines for national greenhouse gas inventories Technical Report 4 Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) IGES, Japan Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme.
- Ekoungoulou, R., Niu, S., Loumeto, J-J., et al. (2015). Evaluating the carbon stock in above-and below-ground biomass in a moist central African forest. *Applied Ecology and Environmental Sciences*, 3, 51–59.
- Ensslin, A., Rutten, G., Pommer, U., et al. (2015). Effects of elevation and land use on the biomass of trees, shrubs and herbs at Mount Kilimanjaro. *Ecosphere*, 6, 45.
- Etienne, R.S., & Alonso, D. (2007). Neutral community theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence. *Journal of Statistical Physics*, 128(1-2), 485–510.
- FAO (2000). Global Forest Resources Assessment 2000. Tech. rept. Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture.
- FAO (2011). State of the World's Forests 2011.
- Fayolle, A., Engelbrecht, B., Freycon, V., et al. (2012). Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests. *PLoS ONE*, 7, 12–14.
- Fayolle, A., Doucet, J-L., Gillet, J-F., et al. (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., Swaine, M. D., Bastin, J-F., et al. (2014a). Patterns of tree species composition across tropical African forests. *Journal of Biogeography*, 41, 2320–2331.
- Fayolle, A., Picard, N., Doucet, J. L., et al. (2014b). 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., et al. (2016). Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. *Forest Ecology and Management*, 374, 42–50.
- Fayolle, A., Ngomanda, A., Mbasi, M., et al. (2018). A regional allometry for the Congo basin forests based on the largest ever destructive sampling. *Forest Ecology and Management*, 430, 228–240.
- Feldpausch, T.R., Banin, L., Phillips, O.L., et al. (2011). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8, 1081–1106.
- Feldpausch, T.R., Lloyd, J., Lewis, S.L., et al. (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9, 3381–3403.
- Forrester, D. I., Benneter, A., Bouriaud, O., & Bauhus, J. (2017). Diversity and competition influence tree allometric relationships—developing functions for mixed-species forests. *Journal of Ecology*, 105, 761–774.

- Francis, E. J., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., et al. (2017). Quantifying the role of wood density in explaining interspecific variation in growth of tropical trees. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1078–1087.
- Gatti, R.C., Castaldi, S., Lindsell, J.A., et al. (2015). The impact of selective logging and clearcutting on forest structure, tree diversity and above-ground biomass of African tropical forests. *Ecological Research*, 30, 119 – 132.
- Gibbs, H.K., Brown, S., Niles, J.O., & Foley, J.A. (2007). ‘Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality’, *Environmental Research Letters*, 2, 045023.
- GIEC (2003). Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry.
- GIEC, E. (2007). Bilan 2007 des changements climatiques. *Contribution des Groupes de travail I, II*.
- Gillet, J.-F., & Doucet, J.-L. (2012). A commented checklist of woody plants in the Northern Republic of Congo. *Plant Ecology and Evolution*, 145(2), 258–271.
- Gillet, P., Vermeulen, C., Feintrenie, L., et al. (2016). Quelles sont les causes de la déforestation dans le bassin du Congo? Synthèse bibliographique et études de cas. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 20, 183–194.
- Giraudeau, P. (2013). Pgirmess: Data Analysis in Ecology. R Package, Available from <<http://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>>.
- Girardin, C. A., Farfan-Rios, W., Garcia, K., et al. (2014). Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology & Diversity*, 7, 161–171.
- Glenday, J., (2006). Carbon storage and emissions offset potential in an East African tropical rainforest. *Forest Ecology and Management*, 235, 72–83.
- Goetz, S.J., Baccini, A., Laporte, N.T., et al. (2009). Mapping and monitoring carbon stocks with satellite observations: a comparaison of methods. *Carbon Balance Management*, 4, 2.
- Gonmadje, C., Picard, N., Gourlet-Fleury, S., et al. (2017). Altitudinal filtering of large-tree species explains above-ground biomass variation in an Atlantic Central African rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 33, 143–154.
- 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.
- Gourlet-Fleury, S., Rossi, V., Réjou-Méchain, M., et al. (2011). Environmental filtering of dense-wooded species controls above-ground biomass stored in African moist forests. *Journal of Ecology*, 99, 981–990.
- Gourlet-Fleury, S., Mortier, F., Fayolle, A., et al. (2013). Tropical forest recovery from logging: a 24 year silvicultural experiment from Central Africa. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 368, 20120302.

- Goussanou, C.A., Guendehou, S., Assogbadjo, A.E., et al. (2016). Specific and generic stem biomass and volume models of tree species in a West African tropical semi-deciduous forest. *Silva Fennica*, 50(2), 22 p.
- Hall, J. B., & Swaine, M. (1976). Classification and ecology of closed-canopy forest in Ghana. *The Journal of Ecology*, 913–951.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., et al. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342, 850–853.
- Harden, J.W., Trumbore, S.E., Stocks, B.J., et al. (2000). The role of fire in the boreal carbon budget. *Global Change Biology*, 6, 174–184.
- Hardy, O.J., Born, C., Budde, K., et al. (2013). Comparative phylogeography of African rain forest trees: A review of genetic signatures of vegetation history in the Guineo-Congolian region. *Comptes Rendus Geoscience*, 345, 284–296.
- Harris, N. L., Brown, S., Hagen, S. C. et al. (2012). Baseline map of carbon emissions from deforestation in tropical regions. *Science*, 336, 1573–1576.
- Henry, M., Tittonell, P., Manlay, R.J., et al. (2009). Biodiversity, carbon stocks and sequestration potential in aboveground biomass in smallholder farming systems of western Kenya. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 129, 238–252.
- Henry, M., Besnard, A., Asante, W.A., et al. (2010). Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management*, 260, 1375–1388.
- Henry, M., Picard, N., Trotta, C., et al. (2011). Estimating Tree Biomass of Sub-Saharan African Forests : a Review of Available Allometric Equations. *Silva Fennica*, 45, 477–569.
- Henry, M., Bombelli, A., Trotta, C., et al. (2013). GlobAllomeTree: international platform for tree allometric equations to support volume, biomass and carbon assessment. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 6, 326–330.
- Hietz, P., Rosner, S., Hietz-Seifert, U., & Wright, S. J. (2017). Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. *New Phytologist*, 213, 170–180.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., et al. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25, 1965–1978.
- Hill, M.O., & Smith, A.J.E. (1976). Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, 25, 249–255.
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., et al. (2012). Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43.
- Ho, C. C., Newbery, D. M., & Poore, M. E. D. (1987). Forest composition and inferred dynamics in Jengka Forest Reserve, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 3, 25–56.
- Holdridge, L.R. (1967). Life zone ecology.
- Hollander, M., & Wolfe, D.A. (1973). Nonparametric Statistical Methods. John Wiley & Sons, New York, USA.

- Horn, H.S. (1971). The adaptive geometry of trees. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Hosonuma, N., Herold, M., De Sy, V., De Fries, R.S., et al. (2012). An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries. *Environmental Research Letters*, 7, 1–12.
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015). Tree height–diameter allometry across the United States. *Ecology and evolution*, 5, 1193–1204.
- Hunter, M.O., Keller, M., Victoria, D., Morton, D.C. (2013). Tree height and tropical forest biomass estimation. *Biogeosciences*, 10, 8385–8399.
- Iida, Y., Kohyama, T. S., Kubo, T., et al. (2011). Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology*, 25, 1260–1268.
- Iida, Y., Poorter, L., Sterck, F. J., et al. (2012). Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology*, 26, 274–282.
- Imani, G., Boyemba, F., Lewis, S., et al. (2017). Height-diameter allometry and above ground biomass in tropical montane forests: Insights from the Albertine Rift in Africa. *PLoS One* 12, 1–20.
- ITTO (2002). ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests. ITTO Policy Development Series, (13), 84.
- Jones, A., Breuning-Madsen, H., Brossard, M., al. (2013). Soil atlas of Africa.
- Jucker, T., Bouriaud, O., Coomes, D.A. (2015). Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology*, 29, 1078–1086.
- Jucker, T., Caspersen, J., Chave, J., et al. (2017). Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes. *Global Change Biology*, 23, 177–190.
- Kanninen, M., Murdiyarso, D., Seymour, F., et al. (2007). Do trees grow on money? The implications of deforestation research for policies to promote REDD. Bogor, Indonesia: Cifor.
- Karsenty, A., Romero, C., Cerutti, P.O., et al. (2017). Deforestation and timber production in Congo after implementation of sustainable management policy: A reaction to the article by J.S. Brandt, C. Nolte and A. Agrawal (Land Use Policy 52: 12-22). *Land Use Policy*, 65, 62–65.
- Kearsley, E., de Haulleville, T., Hufkens, K., et al. (2013). Conventional tree height-diameter relationships significantly overestimate aboveground carbon stocks in the Central Congo Basin. *Nature communications*, 4, 2269.
- Keenan, R. J., Reams, G. A., Achard, F., et al. (2015). Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 352, 9-20.
- Ketterings, Q.M., Coe, R., van Noordwijk, M., et al. (2001). Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting

- aboveground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 146, 199–209.
- King, D.A. (1996). Allometry and Life History of Tropical Trees. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 25–44.
- King, D. A., Davies, S. J., Tan, S., & Noor, N. S. M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94, 670–680.
- Kohyama, T., Suzuki, E., Partomihardjo, T., et al. (2003). Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 91, 797–806.
- Kuyah, S., Dietz, J., Muthuria, C., et al. (2012a). Allometric equations for estimating biomass in agricultural landscapes: I. Aboveground biomass. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 158, 216–224.
- Kuyah, S., Dietz, J., Muthuria, C., et al. (2012b). Allometric equations for estimating biomass in agricultural landscapes: II. Belowground biomass. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 158, 225–234.
- Kuyah, S., Sileshi, G.W., Njoloma, J., et al. (2014). Estimating aboveground tree biomass in three different miombo woodlands and associated land use systems in Malawi. *Biomass and Bioenergy*, 66, 214–222.
- Labriere, N., Tao, S., Chave, J., et al. (2018). In Situ Reference Datasets From the TropiSAR and AfriSAR Campaigns in Support of Upcoming Spaceborne Biomass Missions. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, (99), 1–11.
- Langner, A., Achard, F. & Grassi G. (2014). Can recent pan-tropical biomass maps be used to derive alternative Tier 1 values for reporting REDD+ activities under UNFCCC? *Environmental Research Letters*, 9, 124008.
- Larjavaara, M., 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, 793–801.
- Laurin, G.V., Chen, Q., Lindsell, J.A., et al. (2014). Above ground biomass estimation in an African tropical forest with lidar and hyperspectral data. *Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 89, 49–58.
- Ledo, A., Cornulier, T., Illian, J. B., et al. (2016). Re-evaluation of individual diameter: Height allometric models to improve biomass estimation of tropical trees. *Ecological Applications*, 26, 2376–2382.
- Letouzey, R. (1985). Carte phytogéographique du Cameroun.
- Le Quéré, C., Moriarty, R., Andrew, R. M., et al. (2015). Global carbon budget 2014. *Earth System Science Data*, 6, 1–90.
- Lewis, S.L., Lopez-Gonzalez, G., Sonké, B., et al. (2009). Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature*, 457, 1003–1006.
- Lewis, S.L., Sonké, B., Sunderland, T., et al. (2013). Aboveground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences*, 368, 20120295.

- Lindsell, J.A. & Klop, E. (2013). Spatial and temporal variation of carbon stocks in a lowland tropical forest in West Africa. *Forest Ecology and Management*, 289, 10–17.
- Lines, E. R., Zavala, M. A., Purves, D. W., & Coomes, D. A. (2012). Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1017–1028.
- Longman, K.A., Jeník, J., 1974. Tropical Forest and Its Environment. Longman Group Ltd.
- Loubota Panzou, G.J., Doucet, J.L., Loumeto, J.J., et al. (2016). Biomasse et stocks de carbone des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 20, 508–522.
- Loubota Panzou, G.J., Fayolle, A., Feldpausch, T. R., et al. (2018). What controls local-scale aboveground biomass variation in central Africa? Testing structural, composition and architectural attributes. *Forest Ecology and Management*, 429, 570–578.
- Lu, D., et al. (2014). A survey of remote sensing-based aboveground biomass estimation methods in forest ecosystems. *International Journal of Digital Earth*, 1-43.
- Lung, M. & Espira, A. (2015). The influence of stand variables and human use on biomass and carbon stocks of a transitional African forest: Implications for forest carbon projects. *Forest Ecology and Management*, 351, 36–46.
- Lutz, J.A., Furniss, T.J., Johnson, D.J., et al. (2018). Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 849–864.
- de Madron, L.D., Bauwens, S., Giraud, A., et al. (2011). Estimation de l'impact de différents modes d'exploitation forestière sur les stocks de carbone en Afrique centrale. *Bois et Forêt des Tropiques*, 308, 75–86.
- Makana, J.-R., Ewango, C.N., McMahon, S.M., et al. (2011). Demography and biomass change in monodominant and mixed old-growth forest of the Congo. *Journal of Tropical Ecology*, 27, 447–461.
- Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., et al. (2014). Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39.
- Maliro, T.K., Lokombe Dimandja, J.-P. & Picard, N. (2010). Volume equations and biomass estimates for three species in tropicalmoist forest in the Orientale province, Democratic Republic of Congo. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 72(3/4), 141–146.
- Maniatis, D., Malhi, Y., Saint-André, L., et al. (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*, doi:10.1155/2011/134526.
- Marshall, A.R., Willcock, S., Platts, P.J., et al. (2012). Measuring and modeling aboveground carbon and tree allometry along a tropical elevation gradient. *Biological Conservation*, 154, 20–33.

- Martinez Cano, I., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., et al. (2018). Interspecific variation in tropical tree height and crown allometries in relation to life history traits. *Biogeosciences Discuss.*, <https://doi.org/10.5194/bg-2018-314>.
- Mauya, E.W., Hansen, E.H., Gobakken, T., et al. (2015). Effects of field plot size on prediction accuracy of aboveground biomass in airborne laser scanning-assisted inventories in tropical rain forests of Tanzania. *Carbon balance and management*, 10, 10.
- Medjibe, V.P., Putz, F.E., Starkey, M.P., et al. (2011). Impacts of selective logging on above-ground forest biomass in the Monts de Cristal in Gabon. *Forest Ecology and Management*, 262, 1799–1806.
- Medjibe, V.P., Putz, F.E. & Romero, C. (2013). Certified and uncertified logging concessions compared in Gabon: changes in stand structure, tree species, and biomass. *Environmental management*, 51, 524–540.
- Mermoz, S., Réjou-Méchain, M., Villard, L., et al. (2015). Decrease of L-band SAR backscatter with biomass of dense forests. *Remote Sensing of Environment*, 159, 307–317.
- Meunier, Q., Moumbogou, C., & Doucet, J.-L. (2015). Arbres Utiles du Gabon. Presses Agronomiques de Gembloux.
- Meyer, V., Saatchi, S., Clark, D. B., et al. (2018). Canopy area of large trees explains aboveground biomass variations across neotropical forest landscapes. *Biogeosciences*, 15, 3377–3390.
- Mitchard, E. T., Saatchi, S. S., Woodhouse, I. H., et al. (2009). Using satellite radar backscatter to predict above-ground woody biomass: A consistent relationship across four different African landscapes. *Geophysical Research Letters*, 36, L23401.
- Mitchard, E.T.A., Saatchi, S.S., Lewis, S.L., et al. (2011). Comment on “A first map of tropical Africa’s above-ground biomass derived from satellite imagery”. *Environmental Research Letters*, 6(4), 049001.
- Mitchard, E.T.A., Saatchi, S.S., White, L.J.T., et al. (2012). Mapping tropical forest biomass with radar and space borne LiDAR in Lopé National Park, Gabon: overcoming problems of high biomass and persistent cloud. *Biogeosciences*, 9, 179–191.
- Mitchard, E.T.A., Saatchi, S.S., Baccini, A., et al. (2013). Uncertainty in the spatial distribution of tropical forest biomass: a comparison of pan-tropical maps. *Carbon balance and management*, 8, 1-10.
- Mitchard, E.T.A., Feldpausch, T.R., Brien, R.J.W., et al. (2014). Markedly divergent estimates of Amazon forest carbon density from ground plots and satellites. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 935–946.
- Mitchard, E. T. (2018). The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature*, 559, 527.
- Mokany, K., Raison, R.J. & Prokushkin, A.S. (2006). Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 12, 84–96.
- Molto, Q., Rossi, V. & Blanc, L. (2013). Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 175–183.



- Molto, Q., Hérault, B., Boreux, J.-J., et al. (2014). Predicting tree heights for biomass estimates in tropical forests—a test from French Guiana. *Biogeosciences*, 11, 3121–3130.
- Moravie, M. A., Durand, M., & Houllier, F. (1999). Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management*, 117, 221–240.
- Morin-Rivat, J., Fayolle, A., Gillet, J. F., et al. (2014). New evidence of Human activities during the Holocene in the Lowland Forests of the Northern Congo Basin. *Radiocarbon*, 56, 209–220.
- Morin-Rivat, J., Fayolle, A., Favier, C., et al. (2017). Present-day central African forest is a legacy of the 19th century human history. *Elife*, 6, e20343.
- Moundounga Mavouroulou, Q., et al. (2014). How to improve allometric equations to estimate forest biomass stocks? Some hints from a central African forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 44, 685–691.
- Mugasha, W.A., Eid, T., Bollandsas, O.M., et al. (2013). Allometric models for prediction of above- and belowground biomass of trees in the miombo woodlands of Tanzania. *Forest Ecology and Management*, 310, 87–101.
- Muller-Landau, H.C., Condit, R.S., Chave, J., et al. (2006). Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology letters*, 9, 575–588.
- Myers, N. (1994). Tropical deforestation: rates and patterns. In: Brown K. & Pearce D.W. The causes of tropical deforestation. London: University College London, 27–40.
- Ndjondo, M., Gourlet-Fleury, S., Manlay, R.J., et al. (2014). Opportunity costs of carbon sequestration in a forest concession in central Africa. *Carbon balance and management*, 9, 1–13.
- Neba, S. G., Kanninen, M., Atyi, R. E. A. & Sonwa, D. J. (2014). Assessment and prediction of above-ground biomass in selectively logged forest concessions using field measurements and remote sensing data: Case study in South East Cameroon. *Forest Ecology and Management*, 329, 177–185.
- Ngomanda, A., Engone Obiang, N.L., Lebamba, J., et al. (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.
- Niklas, K. J. (1994). Plant allometry: the scaling of form and process. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Niklas, K.J. (1995). Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. *Annals of botany*, 75, 217–227.
- Nogueira, E.M., Nelson, B.W., Fearnside, P.M., et al. (2008). Tree height in Brazil's “arc of deforestation”: shorter trees in south and southwest Amazonia imply lower biomass. *Forest Ecology and Management*, 255, 2963–2972.
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., et al. (1995). Diameter, height, crown, and age relationship in eight neotropical tree species. *Ecology*, 1926–1939.

- Oliver, H. R. (1971). Wind profiles in and above a forest canopy. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 97, 548–553.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., et al. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Phillips, O. L., & Jackson, R. B. (2013). The structure, distribution, and biomass of the world's forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 593–622.
- Pauwels, N. (2001). Le VERTEX : une nouvelle génération de dendromètres.
- Pearson, T.R.H., Brown, S., Murray, L., et al. (2017). Greenhouse gas emissions from tropical forest degradation: an underestimated source. *Carbon balance and management*, 12, 1–11.
- Phillips, O.L. & Gentry, A.H. (1994). Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, 263, 954–958.
- Phillips, O., Baker, T., Feldpausch, T., & Brien, R. (2009). *RAINFOR field manual for plot establishment and remeasurement*. Leeds, UK: University of Leeds.
- Picard, N., Saint-André, L., Henry, M. (2012). Manuel de construction d'équations allométriques pour l'estimation du volume et la biomasse des arbres: de la mesure de terrain à la prédiction. FAO, et CIRAD, Rome, Montpellier, 222 p.
- Picard, N., Boyemba Bosela, F. & Rossi, V. (2015). Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of Forest Science*, 1-13.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team (2017). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models\_. R package version 3.1-131, <URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- Ploton, P., Barbier, N., Momo, S.T., et al. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, 13, 1571–1585.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J., & Wöll, H. (2003). Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 84, 511–525.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J., & Wöll, H. (2005). Beyond the regeneration phase: Differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology*, 93, 256–267.
- Poorter, L., Bongers, L., & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 Moist-Forest Tree Species: Traits, Trade-Offs, and Functional Groups. *Ecology*, 87, 1289–1301.
- R Core Team, version 3.4.1 (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs*, 62, 365–392.

- Reichstein, M., Papale, D., Valentini, R., et al. (2007). Determinants of terrestrial ecosystem carbon balance inferred from European eddy covariance flux sites. *Geophysical Research Letters*, 34, L01402.
- Réjou-Méchain, M., Fayolle, A., Nasi, R., et al. (2011). Detecting large-scale diversity patterns in tropical trees: can we trust commercial forest inventories? *Forest Ecology and Management*, 261, 187–194.
- Réjou-Méchain, M., Flores, O., Péliissier, R., et al. (2014). Tropical tree assembly depends on the interactions between successional and soil filtering processes. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1440–1449.
- Réjou-Méchain, M., & Cheptou, P. O. (2015). High incidence of dioecy in young successional tropical forests. *Journal of Ecology*, 103, 725–732.
- Réjou-Méchain, M., Tanguy, A., Piconiot, C., et al. (2017). Biomass: an R Package for Estimating Above-Ground Biomass and Its Uncertainty in Tropical Forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1163–1167.
- Rondeux, J., Pauwels, D. (1998). Le forestor Vertex: une nouvelle génération de dendromètres. *Revue Forestière Française*, 50, 59–64.
- Rondeux, J. (1999). Mesure des arbres et des peuplements forestiers. Les presses agronomiques de Gembloux.
- Rüger, N., Wirth, C., Wright, S. J., & Condit, R. (2012). Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*, 93, 2626–2636.
- Rutishauser, E., Noor'an, F., Laumonier, Y., et al. (2013). Generic allometric models including height best estimate forest biomass and carbon stocks in Indonesia. *Forest Ecology and Management*, 307, 219–225.
- Ryan, C.M., Williams, M. & Grace, J. (2011). Above- and belowground carbon stocks in a miombo woodland landscape of Mozambique. *Biotropica*, 43, 423–432.
- Saatchi, S.S., Harris, N.L., Brown, S., et al. (2011). Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 9899–9904.
- Scaranello, M. A. D. S., Alves, L. F., Vieira, S. A., et al. A. (2012). Height-diameter relationships of tropical Atlantic moist forest trees in southeastern Brazil. *Scientia Agricola*, 69, 26–37.
- Schulze, E.-D., Wirth, C., & Heimann, M. (2000). Managing forests after Kyoto, *Science*, 289, 2058–2059.
- Sheil, D., Salim, A., Chave, J., Vanclay, J., & Hawthorne, W. D. (2006). Illumination-size relationships of 109 coexisting tropical forest tree species. *Journal of Ecology*, 94, 494–507.
- Shirima, D.D., Munishi, P.K.T., Lewis, S.L., et al. (2011). Carbon storage, structure and composition of miombo woodlands in Tanzania's Eastern Arc Mountains. *African Journal of Ecology*, 49(3), 332–342.
- Shirima, D. D., Totland, Ø., Munishi, P. K., & Moe, S. R. (2015). Relationships between tree species richness, evenness and aboveground carbon storage in

- montane forests and miombo woodlands of Tanzania. *Basic and Applied Ecology*, 16, 239–249.
- Siegel, S. & Castellan, N.J. (1988). Non Parametric Statistics for the Behavioural Science. MacGraw Hill Humanities, New York, USA.
- Sinha, A., & Davidar, P. (1992). Seed Dispersal Ecology of a Wind Dispersed Rain Forest Tree in the Western. *Biotropica*, 24, 519–526.
- Slik, J. W. F. (2006). Estimating species-specific wood density from the genus average in Indonesian trees. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 481–482.
- Slik, J. W. F., Aiba, S. I., Brearley, F. Q., et al. (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, 50–60.
- Slik, J.W.F., Paoli, G., McGuire, K., et al. (2013). Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1261–1271.
- Sobrado, M. A. (1991). Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology*, 608–616.
- Sprugel, D.G. (1983). Correcting for Bias in Log-Transformed Allometric Equations. *Ecology*, 64, 209–210.
- Stephenson, N.L., Das, A.J., Condit, R., et al. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507, 90–93.
- Sterck, F. J., Bongers, F., & Newbery, D. M. (2001). Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *CEUR Workshop Proceedings*, 1621, 36–43.
- Sterck, F. J., Van Gelder, H. A., & Poorter, L. (2006). Mechanical branch constraints contribute to life-history variation across tree species in a Bolivian forest. *Journal of Ecology*, 94, 1192–1200.
- Sullivan, M.J.P., Lewis, S.L., Hubau, W., et al. (2018). Field methods for sampling tree height for tropical forest biomass estimation. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1179–1189.
- Swaine, M.D. (1996). Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *Journal of Ecology*, 84, 419–428.
- Swaine, M. D., & Whitmore, T. C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75, 81–86.
- Swenson, N. G. (2013). The assembly of tropical tree communities—the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36(3), 264–276.
- The Angiosperm Phylogeny Group (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- Théry H. (1997). Routes et déboisement en Amazonie brésilienne, Rondônia 1974-1996. *Mappe Monde Maison Géogr.*, 97, 35–40.
- Thomas, S. C. (1996). Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany*, 83, 556–566.

- Thomas, S. C., Martin, A. R., & 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, 594–605.
- Thomson, F. J., Moles, A. T., Auld, T. D., & Kingsford, R. T. (2011). Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99, 1299–1307.
- Turner, I.M. (2001). *The Ecology of Tree in the Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vanclay, J.K. (1992). Assessing site productivity in tropical moist forests: a review. *Forest Ecology and Management*, 54, 257–287.
- Verbeeck, H., Boeckx, P., Steppe, K. 2011. Tropical forests: include Congo basin. *Nature*, 479, 179.
- Verhegghen, A., Mayaux, P., de Wasseige, C., & Defourny, P. (2012). Mapping Congo Basin vegetation types from 300 m and 1 km multi-sensor time series for carbon stocks and forest areas estimation. *Biogeosciences*, 9, 5061–5079.
- Wang, Y., Li, G., Ding, J., et al. (2016). A combined GLAS and MODIS estimation of the global distribution of mean forest canopy height. *Remote Sensing of Environment*, 174, 24–43.
- van der Werf, G. R., Morton, D.C., Defries, R.S., et al. (2009). CO<sub>2</sub> emissions from forest loss. *Nature Geosciences*, 2, 737–738.
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276, 122–126.
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J. (1999). The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 284, 1677–1679.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., et al. (2002). Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- White, F. (1983). *The vegetation of Africa: a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetationmap of Africa*. ORSTOM UNESCO, Paris, France.
- Wickham, H. (2009). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer Science & Business Media, New York, USA.
- Willcock, S., Phillips, O. L., Platts, P. J., et al. (2014). Quantifying and understanding carbon storage and sequestration within the eastern Arc Mountains of Tanzania, a tropical biodiversity hotspot. *Carbon Balance and Management*, 9, 2.
- Willis, K.J., Gillson, L., & Brncic, T.M. (2004). How "virgin" is virgin rainforest? *Science*, 304, 402–403.
- Wondrade, N., Dick, O.B., Tveite, H. (2015). Estimating aboveground biomass and carbon stock in the Lake Hawassa Watershed, Ethiopia by integrating remote sensing and allometric equations. *Forest Research*, 4, 2.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.

- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., et al. (2009). Global wood density database. Dryad.
- Zimmerman, J. K., Wright, S. J., Calderón, O., et al. (2007). Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 231–251.
- Zolkos, S.G., Goetz, S.J. & Dubayah, R. (2013). A meta-analysis of terrestrial aboveground biomass estimation using lidar remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 128, 289–298.

# 7

---

## Annexes

**Appendix 2-1.** Characteristics of study species: scientific name, botanic family, sampling (number of sampled trees [diameter range]), architectural traits including height (H in m), crown radius (Cr in m) and crown depth (Cd in m) at 15 cm diameter ( $H_{15}$ ,  $Cr_{15}$  and  $Cd_{15}$ ) and maximum diameter ( $H_{max}$ ,  $Cr_{max}$  and  $Cd_{max}$ ), and functional traits including regeneration guild (pioneer, P, non-pioneer light demanding, NPLD, and shade bearer, SB), leaf habit (deciduous, Dec, and evergreen, Ever); dispersal mode (unassisted dispersal, Un, wind dispersal, Wi and animal dispersal, An); light requirement at 15 cm diameter ( $CEI_{15}$ ) and maximum diameter ( $CEI_{max}$ ) and wood density (WD in  $g \cdot cm^{-3}$ ) are given for the 45 coexisting tree species.

Species	Code	Family	Sampling	$H_{15}$	$Cr_{15}$	$Cd_{15}$	$H_{max}$	$Cr_{max}$	$Cd_{max}$	$CEI_{15}$	$CEI_{max}$	WD	Guild	Leaf	Mode
<i>Allanblackia floribunda</i> Oliv.	Alla	Clusiaceae	14 [14 - 45]	9.52	1.98	2.2	23.2	4.37	11.46	1.04	3.27	0.68	SB	Ever	An
<i>Amphimas pterocarpoides</i> Harms	Amph	Fabaceae	15 [10 - 130]	17	2.22	4.81	49.4	13.8	15.94	2.41	4.91	0.61	NPLD	Dec	Wi
<i>Angylocalyx pynaertii</i> De Wild.	Angy	Fabaceae	19 [11 - 67]	14.9	2.19	4.52	38	8.29	16.08	2.14	4.41	0.64	SB	Ever	An
<i>Anonidium mannii</i> (Oliv.) Engl. & Diels	Anon	Annonaceae	17 [11 - 62]	11.2	2.43	6.11	30.2	5.35	18.84	1.22	3.97	0.29	SB	Ever	An
<i>Aubrevillea kerstingii</i> (Harms) Pellegr.	Aubr	Mimosaceae	15 [11 - 94]	15.5	2.5	4.26	52.6	9.66	18.53	2.16	4.87	0.65	NPLD	Dec	Wi
<i>Blighia welwitschii</i> (Hiern) Radlk.	Blig	Sapindaceae	18 [13 - 141]	15.7	3.3	7.21	46	6.38	14.19	2.09	4.96	0.79	SB	Ever	An
<i>Carapa procera</i> DC.	Cara	Meliaceae	18 [10 - 33]	13	2.46	7.03	21.6	3.8	7.38	1.65	2.78	0.6	SB	Ever	An



Species	Code	Family	Sampling	H <sub>15</sub>	Cr <sub>15</sub>	Cd <sub>15</sub>	H <sub>max</sub>	Cr <sub>max</sub>	Cd <sub>max</sub>	CEI <sub>15</sub>	CEI <sub>max</sub>	WD	Guild	Leaf	Mode
<i>Celtis mildbraedii</i> Engl.	Celm	Ulmaceae	21 [12 - 90]	14.9	2.51	5.46	49.5	9.37	8.93	1.62	4.97	0.62	NPLD	Dec	An
<i>Celtis tessmannii</i> Rendle	Celt	Ulmaceae	15 [16 - 81]	16.2	2.61	3.49	38.2	7.27	16.7	1.8	4.37	0.66	NPLD	Dec	An
<i>Cleistanthus caudatus</i> Clei Pax = <i>Cleistanthus</i> <i>mildbraedii</i> Jabl.		Euphorbiaceae	72 [10 - 73]	15.4	3.29	7.7	30	7.5	17.62	1.55	3.33	0.92	SB	Ever	Un
<i>Coelocaryon preussii</i> Warb.	Coel	Myristicaceae	18 [25 - 88]	16.5	4.09	11.3	39.1	5.2	8.34	2.37	4.7	0.5	NPLD	Ever	An
<i>Cola lateritia</i> K. Schum.	Cola	Sterculiaceae	15 [13 - 58]	13.7	2.36	3.84	36.6	5.17	8.22	2.23	4.1	0.51	SB	Dec	An
<i>Dichostemma</i> <i>glaucescens</i> Pierre	Dich	Euphorbiaceae	59 [10 - 28]	13.6	2.52	5.21	22.3	3.41	8.34	1.98	3.36	0.47	SB	Eve	Un
<i>Diospyros bipindensis</i> Gürke	Diob	Ebenaceae	35 [10 - 27]	10.6	2.46	5.56	12.4	2.94	6.48	1.13	1.27	0.83	SB	Ever	An
<i>Diospyros crassiflora</i> H. Perrier	Dioc	Ebenaceae	16 [10 - 39]	14.3	2.31	6.46	27.5	4.22	15.45	1.53	2.92	0.86	SB	Ever	An
<i>Diospyros iturensis</i> (Gürke) Letouzey & F. White	Dioi	Ebenaceae	14 [10 - 18]	13.5	2.78	6.28	16.7	3.7	6.96	1.17	1.23	0.83	SB	Ever	An

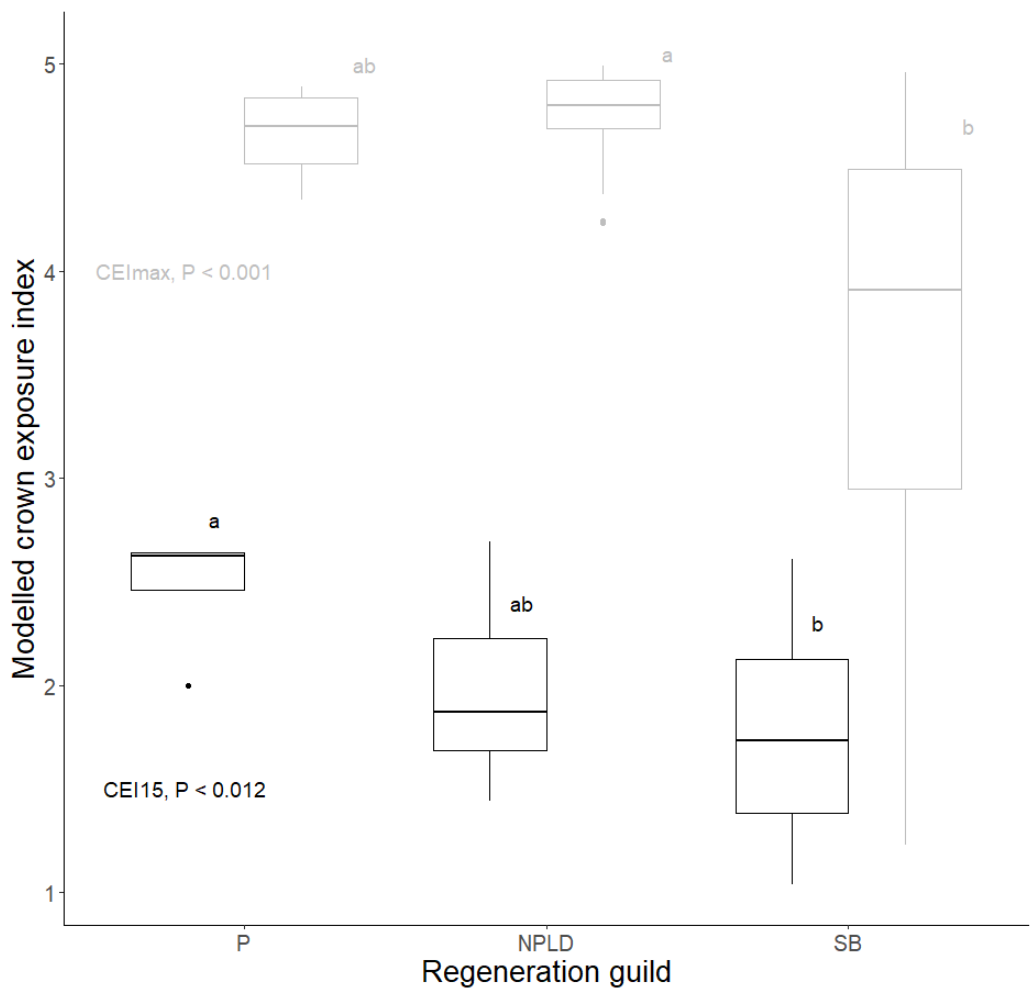
Species	Code	Family	Sampling	H <sub>15</sub>	Cr <sub>15</sub>	Cd <sub>15</sub>	H <sub>max</sub>	Cr <sub>max</sub>	Cd <sub>max</sub>	CEI <sub>15</sub>	CEI <sub>max</sub>	WD	Guild	Leaf	Mode
<i>Duboscia macrocarpa</i> Bocq.	Dubo	Tiliaceae	15 [14 - 108]	17.5	3.22	7.13	31.6	7.42	19.24	1.56	4.23	0.49	NPLD	Ever	An
<i>Entandrophragma candollei</i> Harms	Entca	Meliaceae	19 [10 - 127]	12.8	2.14	4.15	46.4	12.1	14.55	1.55	4.9	0.57	NPLD	Dec	Wi
<i>Entandrophragma cylindricum</i> (Sprague)	Entcy	Meliaceae	14 [13 - 162]	17.5	2.17	5.44	48.4	16.1	15.64	1.44	4.99	0.57	NPLD	Dec	Wi
<i>Erythrophileum suaveolens</i> (Guill. & Perr.) Brenan	Eryt	Caesalpiniaeae	18 [10 - 105]	20.2	4.24	6.38	38.2	12.3	21.96	2.64	4.82	0.87	P	Dec	Un
<i>Garcinia punctata</i> Oliv.	Garc	Clusiaceae	15 [12 - 32]	16.5	3.37	7.72	26.6	5.25	9.28	1.74	2.72	0.81	SB	Ever	An
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (De Wild.) J. Léonard	Gilb	Caesalpiniaeae	36 [15 - 160]	17.6	3.56	7.92	45.2	12.9	24.11	2.15	4.91	0.71	SB	Ever	Un
<i>Hexalobus crispiflorus</i> A. Rich.	Hexa	Annonaceae	15 [10 - 92]	10.8	2.92	6.05	39.2	7.11	14.09	1.33	3.84	0.48	SB	Ever	An

Species	Code	Family	Sampling	H <sub>15</sub>	Cr <sub>15</sub>	Cd <sub>15</sub>	H <sub>max</sub>	Cr <sub>max</sub>	Cd <sub>max</sub>	CEI <sub>15</sub>	CEI <sub>max</sub>	WD	Guild	Leaf	Mode
(Sprague & Hutch.) E.J.M. Koenen & J. J. Lepl de Wilde		Meliaceae	22 [10 - 40]	15.5	2.82	4.26	23	5.29	10.17	1.31	3.02	0.55	SB	Ever	An
<i>Macaranga barteri</i> Müll. Arg.	Macba	Euphorbiaceae	19 [10 - 54]	17.3	3.11	7.24	37.1	8.11	14	2.64	4.58	0.38	P	Ever	An
<i>Macaranga spinosa</i> Müll. Arg.	Macsp	Euphorbiaceae	32 [11 - 50]	16.5	3.33	9.02	26.7	5.6	11.51	2	4.34	0.38	P	Ever	An
<i>Manilkara mabokeënsis</i> Aubrév. <i>ivesoogorauensis</i> <i>kabingaensis</i> (K. Schum.) Capuron ex R. Germ.	Mani	Sapotaceae	27 [10 - 117]	16.9	2.62	3.43	45	8.48	13.36	2.47	4.9	0.88	SB	Ever	An
<i>Pancovia laurentii</i> (De Wild.) Gilg ex De Panc Wild.	Neso	Sterculiaceae	21 [10 - 73]	15	2.13	4.58	43.5	6.4	6.4	2.21	4.8	0.66	SB	Ever	Wi
<i>Panda oleosa</i> Pierre	Pand	Pandaceae	15 [10 - 35]	13.4	3.18	6.11	22.4	5.65	14.17	1.55	2.53	0.66	SB	Ever	An
<i>Pausinystalia macroceras</i> (K. Schum.) Pierre	Paus	Rubiaceae	16 [12 - 62]	11.6	2.17	7.05	32.2	8.8	17.08	1.73	3.7	0.57	SB	Ever	An
			16 [15 - 66]	20.3	2.03	3.22	37.3	7.22	16.01	2.69	4.76	0.59	NPLD	Ever	Wi

Species	Code	Family	Sampling	H <sub>15</sub>	Cr <sub>15</sub>	Cd <sub>15</sub>	H <sub>max</sub>	Cr <sub>max</sub>	Cd <sub>max</sub>	CEI <sub>15</sub>	CEI <sub>max</sub>	WD	Guild	Leaf	Mode
<i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth.	Pent	Mimosaceae	25 [10 - 95]	16.6	3.34	5.87	39.3	12.5	24.2	2.09	4.76	0.84	NPLD	Ever	Un
<i>Petersianthus macrocarpus</i> (P. Beauv.) Liben	Peter	Lecythidaceae	40 [12 - 119]	18.1	2.92	4.63	45.8	9.2	15.33	1.87	4.93	0.68	NPLD	Dec	Wi
<i>Polyalthia suaveolens</i> Engl. & Diels	Polya	Annonaceae	32 [16 - 64]	19	3.75	7.64	41.8	4.58	7.76	2.61	4.63	0.7	SB	Ever	An
<i>Pteleopsis hylodendron</i> Mildbr.	Ptel	Combretaceae	15 [11 - 87]	17	2.78	5.49	38.5	9.81	14.71	2.61	4.89	0.68	P	Dec	Wi
<i>Pterocarpus soyauxii</i> Taub.	Pter	Fabaceae	18 [11 - 113]	13	2.56	3.45	54.3	11.5	17.6	2.17	4.95	0.66	NPLD	Dec	Wi
<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb.	Pycn	Myristicaceae	17 [15 - 91]	17.3	2.54	4.49	38.7	7.84	10.33	1.75	4.67	0.41	NPLD	Ever	An
<i>Quassia silvestris</i> Cheek & Jongkind	Quas	Simaroubaceae	19 [10 - 68]	12.6	1.98	3.47	32.4	5.66	11.67	1.79	4.51	0.27	SB	Ever	An
<i>Rinorea oblongifolia</i> (C.H. Wright) Marquand ex Chipp	Rino	Violaceae	17 [10 - 20]	10.1	2.43	5.2	11.7	2.68	5.3	1.26	1.47	0.69	SB	Ever	Un

Species	Code	Family	Sampling	H <sub>15</sub>	Cr <sub>15</sub>	Cd <sub>15</sub>	H <sub>max</sub>	Cr <sub>max</sub>	Cd <sub>max</sub>	CEI <sub>15</sub>	CEI <sub>max</sub>	WD	Guild	Leaf	Mode
<i>Santiria trimera</i> (Oliv.) Aubrév.	Sant	Burseraceae	14 [13 - 51]	16.5	2.35	5.93	30.7	6.14	11.35	2.06	4.09	0.55	SB	Ever	An
<i>Scottellia klaineana</i> Pierre	Scot	Flacourtiaceae	15 [11 - 45]	14.9	2.09	5.68	34.7	3.99	7.44	1.65	4.03	0.58	SB	Ever	An
<i>Staudtia kamerunensis</i> var. <i>gabonensis</i> (Warb.) Foulloy	Stau	Myristicaceae	30 [11 - 93]	16.1	2.37	4.9	45.5	6.72	9.86	1.86	4.85	0.75	SB	Ever	An
<i>Strombosia pustulata</i> Oliv.	Stro	Olacaceae	14 [15 - 73]	20.2	3.11	7.63	40.2	5.97	7.67	2.15	4.44	0.83	SB	Ever	An
<i>Tessmannia africana</i> Harms	Tess	Caesalpiniaeae	15 [11 - 71]	19.3	2.41	2.8	41.4	7.59	10.24	1.85	4.8	0.82	NPLD	Ever	Un
<i>Trichilia prieuriana</i> A. Juss.	Tric	Meliaceae	16 [10 - 86]	15	2.5	4.58	39.8	5.89	12.78	2.28	4.24	0.66	NPLD	Ever	An

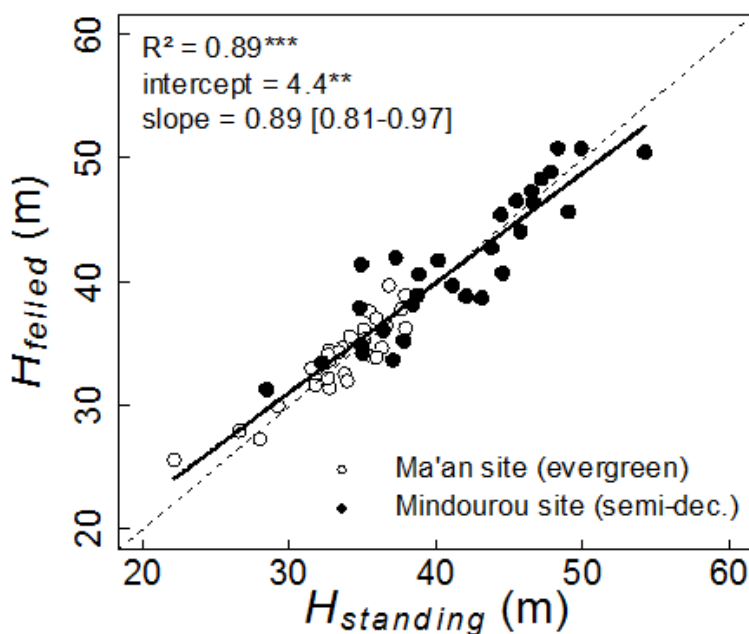
**Appendix 2-2.** Variation of the modelled crown exposure index at 15 cm diameter ( $CEI_{15}$ , black) and maximum diameter ( $CEI_{max}$ , grey) between regeneration guilds (pioneer, P, non-pioneer light demanding, NPLD, and shade bearer, SB). The  $P$  value is indicated for both relationships, and different letters indicate significant differences according to the Post-hoc tests.



### Appendix 3-1. Validation of the non-destructive height measurements

Non-destructive height measurements on 60 standing trees prior to felling ( $H_{\text{standing}}$ ) were validated with destructive measurements on felled trees ( $H_{\text{felled}}$ ) performed in the evergreen forest of the Ma'an site ( $n=30$  trees) and in the semi-deciduous forest of the Mindourou site ( $n=30$ ). Trees destructively sampled mostly belonged to the 12 focal species but also to six additional species frequently logged on the sites (Table 3-1). The destructive measurements needed to compute total tree height (sum of stump height and stem length) were made with a tape immediately after felling by the same operator (G. J. Loubota Panzou). With a paired t-test, we did not detect any systematic bias between the non-destructive and destructive height measurements performed prior and after felling on the same trees ( $t = 0.973$ ,  $df = 59$ ,  $P = 0.334$ ). The null hypothesis of a mean difference equal to 0 was not rejected, with an observed mean of the differences of 0.26 m. We, however, found a significant intercept of 4.4 m and a significant slope equal to 0.89 in the linear model relating destructive and non-destructive height measurements. The slope of the regression was significantly different from 1 with a confidence interval at 95% comprised between 0.81 and 0.97. Although felled trees tended to be taller in the semi-deciduous forest of the Mindourou site (with mean of 41.5 m and a range of 31.4-50.8 m) than in the evergreen forest of the Ma'an site (with a mean of 33.9 m and a range of 25.6-39.7 m), we did not detect any differences between sites. Including the site as a covariate in the linear model (analysis of covariance), we did not detect any systematic differences between sites ( $P = 0.231$ ) nor any significant interaction between the site and the non-destructive height ( $P = 0.981$ ), indicating a similar intercept and slope for the two sites. Given the strong correlation ( $r^2 = 0.89$ ,  $P < 0.001$ ) and the slight bias between the non-destructive and destructive height measurements, we had confidence in using our non-destructive height measurement to establish species- and site-specific height-diameter allometric equations.

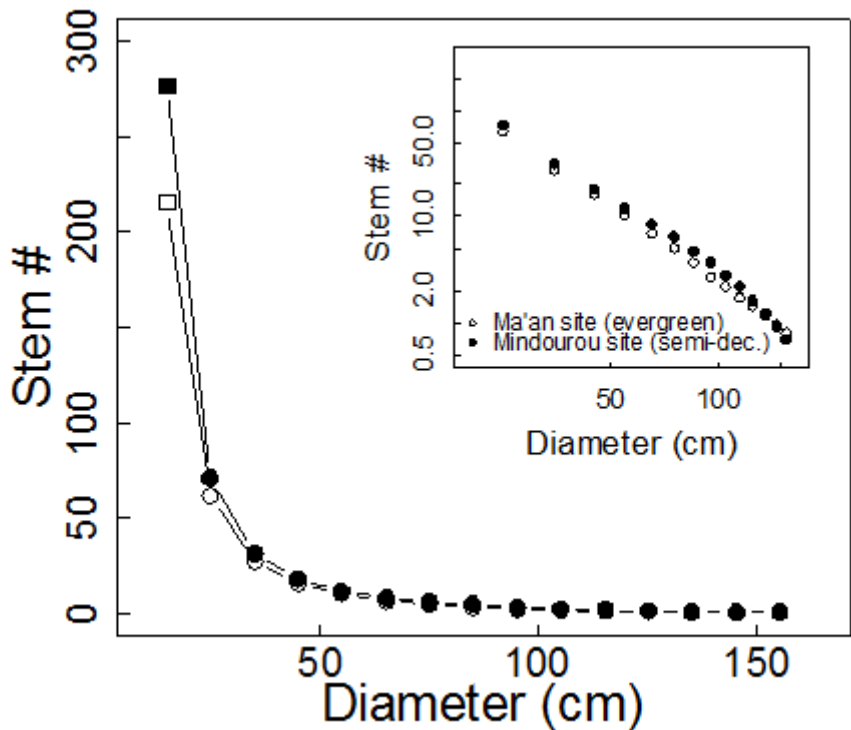
Validation of the non-destructive height measurements on standing trees prior to felling ( $H_{standing}$ ) with destructive measurements on felled trees ( $H_{felled}$ ). The solid line corresponds to the linear regression between destructive and non-destructive height measurements performed in the evergreen forest of the Ma'an site (open symbols) and in the semi-deciduous forest of the Mindourou site (filled symbols). The dotted line indicates the 1:1 line.





### Appendix 3-2. Inverse relationship between tree abundance and diameter

Relationship between tree abundance (number of stems) and tree diameter in the two forest types. The evergreen forest of the Ma'an site (open symbols) had generally lower stem number per 0.5-ha plot than the semi-deciduous forest of the Mindourou site (filled symbols). The log-log relationships used to estimate the number of trees with a diameter in the [10-20[ cm class (square symbols) is shown in inset. We obtained  $n = 216$  and  $n = 277$  trees with a diameter in the [10-20[ cm class, respectively for the evergreen forest of the Ma'an site and the semi-deciduous forest of the Mindourou site.



### Appendix 3-3. Local species- and site- specific height-diameter allometric equations

Local species- and site- specific height-diameter allometric equations. A total of ten different allometric models relating total tree height ( $H$  in m) to tree diameter ( $D$  in cm) were fitted to the data for each species within each forest type. The AIC, Aw, RSE and parameter estimates (a, b and c) are given for each model. For each species within each site, the ten fitted allometric models relating tree height to diameter, were ranked according to the AIC and RSE, and the best model (lowest AIC and RSE, and highest Aw, in bold) was identified.

Site	Species	Model	AIC	Aw	RSE	a	b	c
<b>Ma'an site (evergreen forest)</b>								
	<i>Cylicodiscus gabunensis</i> (n=23)	m1	151.0	<0.001	5.92	18.22	0.144	-
		m2	109.1	<0.001	2.38	-18.99	11.800	-
		m3	129.7	<0.001	3.73	5.89	0.384	-
		m4	112.7	<0.001	2.53	7.95	0.417	-0.0012
		m5	101.8	0.001	2.00	-45.93	26.330	-18.620
		m6	89.8	0.236	1.54	-1.54	1.973	-0.1859
		m7	89.5	0.275	1.53	40.70	41.200	0.0234
		m8	90.3	0.184	1.55	39.70	1.990	0.0337
		<b>m9</b>	<b>89.3</b>	<b>0.303</b>	<b>1.52</b>	<b>40.50</b>	<b>0.021</b>	<b>10.320</b>
		m10	100.4	0.001	1.97	51.30	43.000	-
	<i>Distemonanthus benthamianus</i> (n=34)	m1	195.7	<0.001	4.06	18.08	0.185	-
		m2	168.8	0.001	2.73	-15.60	11.300	-
		m3	179.7	<0.001	3.21	6.52	0.374	-
		m4	163.7	0.014	2.50	6.96	0.587	-0.0029
		m5	160.6	0.067	2.39	-69.40	40.160	-37.630
		<b>m6</b>	<b>158.0</b>	<b>0.247</b>	<b>2.30</b>	<b>-2.11</b>	<b>2.400</b>	<b>-0.2529</b>
		m7	158.5	0.192	2.32	36.80	41.900	0.0366
		m8	158.1	0.235	2.30	36.30	2.090	0.0487
		m9	158.1	0.235	2.30	36.40	0.018	11.760
		m10	164.6	0.009	2.57	47.90	32.100	-

<i>Erythrophleum ivorense</i>	m1	203.3	<0.001	3.33	16.87	0.168	-
	m2	181.3	0.060	2.50	-12.39	1<0.001	-
	m3	188.1	0.002	2.73	6.24	0.366	-
	m4	180.3	0.100	2.43	8.73	0.465	-0.0021
	m5	181.4	0.058	2.47	-34.69	21.910	-15.450
	m6	179.9	0.122	2.42	-0.57	1.590	-0.1527
	m7	179.5	0.149	2.41	35.70	32.400	0.0271
	m8	179.3	0.164	2.40	34.90	1.510	0.0362
	m9	179.7	0.135	2.41	36.00	0.043	0.8990
	<b>m10</b>	<b>178.8</b>	<b>0.211</b>	<b>2.41</b>	<b>43.90</b>	<b>31.000</b>	<b>-</b>
<i>Lophira alata</i> (n=41)	m1	219.0	<0.001	3.33	19.08	0.175	-
	m2	181.7	0.010	2.11	-9.29	9.900	-
	m3	194.8	<0.001	2.48	7.75	0.336	-
	m4	185.0	0.002	2.18	10.42	0.509	-0.0025
	m5	176.8	0.117	1.97	-35.53	24.400	-19.390
	m6	175.7	0.202	1.94	-0.22	1.520	-0.1510
	m7	176.0	0.174	1.95	36.80	34.100	0.0335
	m8	177.3	0.091	1.98	36.20	1.530	0.0437
	m9	175.8	0.192	1.94	37.20	0.050	0.9010
	<b>m10</b>	<b>175.6</b>	<b>0.212</b>	<b>1.96</b>	<b>44.70</b>	<b>24.600</b>	<b>-</b>
<i>Lovoa trichilioides</i> (n=42)	m1	230.8	<0.001	3.60	18.89	0.168	-
	m2	195.2	0.018	2.36	-11.75	10.400	-
	m3	208.5	<0.001	2.76	7.29	0.347	-
	m4	208.1	<0.001	2.72	11.03	0.450	-0.0019
	<b>m5</b>	<b>189.9</b>	<b>0.254</b>	<b>2.19</b>	<b>-41.60</b>	<b>26.480</b>	<b>-20.900</b>
	m6	190.9	0.154	2.21	-0.54	1.634	-0.1603
	m7	190.9	0.154	2.21	37.40	38.000	0.0341
	m8	193.6	0.040	2.29	36.70	1.820	0.0468
	m9	190.8	0.162	2.21	37.70	0.037	0.9680
	m10	190.2	0.218	2.22	46.40	28.300	-
<i>Piptadeniastrum africanum</i> (n=35)	m1	202.4	<0.001	4.12	17.60	0.177	-
	m2	187.2	0.166	3.32	-15.49	11.100	-

	m3	191.9	0.016	3.55	6.19	0.381	-
	m4	189.4	0.055	3.38	9.60	0.462	-0.0019
	m5	187.9	0.117	3.31	-41.41	24.700	-17.320
	m6	188.0	0.111	3.31	-0.49	1.544	-0.1435
	m7	188.3	0.096	3.32	38.80	35.300	0.0247
	m8	188.8	0.074	3.35	38.00	1.480	0.0327
	m9	188.1	0.106	3.32	39.70	0.042	0.8700
	<b>m10</b>	<b>186.3</b>	<b>0.260</b>	<b>3.27</b>	<b>48.10</b>	<b>34.700</b>	<b>-</b>
<hr/>							
<i>Pterocarpus soyauxii</i> (n=31)	m1	166.3	<0.001	3.32	16.52	0.208	-
	m2	123.1	0.007	1.65	-14.35	11.100	-
	m3	142.9	<0.001	2.27	6.13	0.391	-
	m4	129.5	<0.001	1.81	8.00	0.569	-0.0028
	<b>m5</b>	<b>114.7</b>	<b>0.478</b>	<b>1.42</b>	<b>-42.30</b>	<b>26.760</b>	<b>-21.010</b>
	m6	116.5	0.194	1.47	-0.65	1.692	-0.1673
	m7	117.7	0.107	1.49	37.80	37.100	0.0323
	m8	121.7	0.014	1.59	37.10	1.690	0.0427
	m9	117.4	0.124	1.49	38.20	0.038	0.9520
	m10	118.4	0.075	1.53	47.80	30.400	-
<hr/>							
<b>Mindourou site (semi-deciduous forest)</b>							
<i>Cylicodiscus gabunensis</i> (n=34)	m1	213.5	<0.001	5.27	23.85	0.159	-
	m2	199.6	0.193	4.30	-14.66	12.300	-
	m3	203.0	0.035	4.52	8.72	0.337	-
	m4	204.6	0.016	4.56	14.73	0.407	-0.0013
	m5	201.2	0.087	4.34	-29.66	19.970	-0.9570
	m6	200.9	0.101	4.32	0.35	1.210	-0.1028
	m7	201.1	0.091	4.33	48.10	40.600	0.0201
	m8	201.5	0.075	4.36	46.90	1.410	0.0278
	m9	200.9	0.101	4.32	50.20	0.056	0.7620
	<b>m10</b>	<b>198.7</b>	<b>0.302</b>	<b>4.24</b>	<b>56.70</b>	<b>34.000</b>	<b>-</b>
<hr/>							
<i>Entandrophragma cylindricum</i> (n=46)	m1	294.2	<0.001	5.68	21.35	0.174	-
	m2	269.2	0.098	4.32	-20.36	13.300	-
	m3	277.3	0.002	4.72	7.09	0.376	-
	m4	273.4	0.012	4.48	11.52	0.456	-0.0015

	m5	268.9	0.114	4.27	-53.02	29.920	-20.630
	m6	268.5	0.139	4.25	-0.71	1.662	-0.1518
	m7	268.6	0.132	4.25	46.40	43.700	0.0222
	m8	269.2	0.098	4.28	45.30	1.630	0.0303
	m9	268.5	0.139	4.25	46.90	0.032	0.9140
	<b>m10</b>	<b>267.2</b>	<b>0.266</b>	<b>4.23</b>	<b>57.70</b>	<b>40.500</b>	<b>-</b>
<hr/>							
<i>Erythrophleum suaveolens</i>	m1	293.9	<0.001	3.93	15.46	0.191	-
(n=52)	m2	276.9	0.128	3.34	-19.04	11.800	-
	m3	280.4	0.022	3.45	4.85	0.429	-
	m4	277.2	0.111	3.32	7.27	0.469	-0.0018
	m5	278.8	0.050	3.37	-12.37	8.200	0.4590
	m6	277.7	0.086	3.33	-0.34	1.378	-0.1154
	m7	277.0	0.122	3.31	41.00	36.900	0.0189
	m8	276.7	0.142	3.30	39.00	1.630	0.0288
	m9	277.3	0.105	3.32	42.50	0.037	0.8430
	<b>m10</b>	<b>275.7</b>	<b>0.234</b>	<b>3.30</b>	<b>51.40</b>	<b>45.800</b>	<b>-</b>
<hr/>							
<i>Lophira alata</i>	m1	182.9	<0.001	3.96	16.70	0.230	-
(n=32)	<b>m2</b>	<b>170.8</b>	<b>0.182</b>	<b>3.28</b>	<b>-17.17</b>	<b>12.200</b>	<b>-</b>
	m3	172.8	0.067	3.38	5.68	0.420	-
	m4	171.4	0.135	3.27	9.36	0.519	-0.0022
	m5	172.5	0.078	3.32	-8.64	7.430	0.6330
	m6	172.3	0.086	3.31	0.45	1.087	-0.0844
	m7	172.1	0.095	3.30	44.60	37.800	0.0192
	m8	172.4	0.082	3.32	42.60	1.430	0.0282
	m9	172.1	0.095	3.30	49.00	0.055	0.7320
	m10	170.8	0.182	3.28	53.40	37.400	-
<hr/>							
<i>Milicia excelsa</i>	m1	90.0	<0.001	5.25	13.10	0.294	-
(n=14)	m2	76.4	0.110	3.23	-27.50	14.900	-
	m3	83.6	0.003	4.17	4.07	0.505	-
	m4	78.9	0.031	3.43	1.15	0.798	-0.0041
	m5	76.3	0.115	3.13	-62.90	35.280	-28.090
	m6	75.7	0.156	3.07	-2.93	2.760	-0.2877
	m7	75.6	0.164	3.05	41.50	49.600	0.0335

	<b>m8</b>	<b>75.4</b>	<b>0.181</b>	<b>3.03</b>	<b>40.20</b>	<b>2.730</b>	<b>0.0505</b>
	m9	75.4	0.181	3.03	40.20	0.009	13.290
	m10	77.6	0.060	3.37	60.70	48.800	-
<hr/>							
<i>Pericopsis elata</i>	m1	189.6	0.003	4.40	14.83	0.266	-
(n=32)	m2	181.0	0.196	3.85	-21.54	13.300	-
	m3	182.8	0.080	3.96	4.69	0.469	-
	m4	183.4	0.059	3.94	6.96	0.598	-0.0027
	m5	182.8	0.080	3.90	-12.02	7.970	0.7210
	m6	182.6	0.088	3.89	-0.13	1.340	-0.1113
	m7	182.6	0.088	3.89	44.50	41.000	0.0213
	m8	182.8	0.080	3.90	41.80	1.710	0.0337
	m9	182.6	0.088	3.89	47.00	0.038	0.8450
	<b>m10</b>	<b>180.6</b>	<b>0.239</b>	<b>3.83</b>	<b>57.30</b>	<b>44.300</b>	<b>-</b>
<hr/>							
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	m1	160.3	<0.001	5.52	18.26	0.270	-
(n=25)	m2	144.4	0.027	4.02	-20.89	14.100	-
	m3	151.0	0.001	4.58	6.43	0.420	-
	m4	143.8	0.036	3.90	4.92	0.858	-0.0048
	m5	143.4	0.044	3.87	-64.05	38.310	-32.690
	m6	141.0	0.147	3.69	-2.02	2.467	-0.2634
	m7	141.0	0.147	3.69	43.90	49.900	0.0376
	<b>m8</b>	<b>139.4</b>	<b>0.326</b>	<b>3.57</b>	<b>42.80</b>	<b>2.360</b>	<b>0.0551</b>
	m9	140.2	0.219	3.63	42.80	0.014	12.590
	m10	143.0	0.054	3.91	58.70	34.300	-
<i>Terminalia superba</i>	m1	187.2	0.001	4.24	17.71	0.274	-
(n=32)	m2	177.5	0.177	3.64	-19.35	13.500	-
	m3	179.3	0.072	3.75	6.04	0.431	-
	m4	179.2	0.076	3.69	9.53	0.622	-0.0029
	m5	179.4	0.068	3.70	-11.78	9.300	0.5710
	m6	179.0	0.083	3.67	0.30	1.220	-0.1016
	m7	178.6	0.102	3.66	47.10	41.200	0.0223
	m8	178.6	0.102	3.65	44.70	1.530	0.0337
	m9	178.8	0.092	3.67	50.10	0.050	0.7940
	<b>m10</b>	<b>177.0</b>	<b>0.227</b>	<b>3.62</b>	<b>58.30</b>	<b>36.500</b>	<b>-</b>

#### **Appendix 3-4.** Soil variation within and between the two forest types

Soil data were gathered for a total of 75 composite samples, with 35 and 40 respectively collected along three transects in for the evergreen forest of the Ma'an site (A. Biwolé, pers. com.) and along two transects in the the semi-deciduous forest of the Mindourou site (Transects 1 and 6 of Vleminckx and others 2014 located close to the sampled trees). A composite soil sample made of four subsamples (corners of a  $40 \times 50$  m plot) collected from the upper 0-20 cm was analyzed at the Université Libre de Bruxelles, Belgium, following standard protocols (Pansu and Gautheyrou 2006). A total of twelve chemical and physical properties including information on soil texture (% clay, silt and sand), soil pH in  $H_2O$ , and on plant-available content in six major elements (Al, Ca, Fe, K, Mg, Mn and P) and the C:N ratio computed from total carbon and nitrogen were available for the soil samples. In order to detect the major differences in soil chemical and physical properties between forest types and transects, we used one-way ANOVAs (Type II tests) after the Box-Cox transformation of the variable followed by Scheffé post hoc tests. Overall there was only a slightly significant difference in the chemical and physical properties of soils between the two forest types that both showed high levels of exchangeable Fe and Mg content. In contrast to the relative homogeneity of soils in the Ma'an site, a great heterogeneity was observed within the Mindourou site, in terms of both chemical (C:N, Al, Ca, Mg, and Mn) and physical (% clay and % silt) properties. However, soils in the evergreen Ma'an forest, where trees tended to be shorter for a given diameter, showed a slight but systematic trend of lower P content than the soils of the semi-deciduous Mindourou forest.

Variation in soil chemical and physical properties between the evergreen forest of the Ma'an site and the semi-deciduous forest of the Mindourou site in Cameroon. Number of samples, mean values  $\pm$  standard deviation are given at the site level. Number of samples and mean values are also given for each transect. *F* values associated with the one-way ANOVA and results of the Scheffé post-hoc tests made on the transformed data are given. Different letters indicate significant differences between transects at  $P < 0.05$ .

Soil variable	Mindourou site (semi-deciduous forest)				Ma'an site (evergreen forest)				F
	Mean $\pm$ SD		Transect 1	Transect 2	Transect 3	Mean $\pm$ SD		Transect 1	Transect 6
	(n=35)	(n=12)	(n=11)	(n=12)	(n=12)	(n=40)	(n=20)	(n=20)	(n=20)
pH	4.00 $\pm$ 0.22	4.00 <sup>b</sup>	3.96 <sup>b</sup>	4.05 <sup>b</sup>	4.05 <sup>b</sup>	4.28 $\pm$ 0.26	3.23 <sup>ab</sup>	4.40 <sup>a</sup>	9.40***
C:N	11.87 $\pm$ 0.89	12.29 <sup>bc</sup>	12.31 <sup>b</sup>	11.00 <sup>bc</sup>	11.00 <sup>bc</sup>	10.63 $\pm$ 0.87	10.83 <sup>c</sup>	10.42 <sup>a</sup>	28.99***
Al (mg kg <sup>-1</sup> )	383.38 $\pm$ 117.25	343.94 <sup>ab</sup>	430.48 <sup>a</sup>	383.58 <sup>a</sup>	383.58 <sup>a</sup>	312.98 $\pm$ 102.66	368.56 <sup>a</sup>	257.39 <sup>b</sup>	6.10***
Ca (mg kg <sup>-1</sup> )	45.32 $\pm$ 37.47	46.05 <sup>bc</sup>	60.09 <sup>b</sup>	32.29 <sup>bc</sup>	32.29 <sup>bc</sup>	116.67 $\pm$ 136.98	22.82 <sup>c</sup>	210.52 <sup>a</sup>	28.99***
Fe (mg kg <sup>-1</sup> )	248.72 $\pm$ 116.89	199.86 <sup>a</sup>	266.80 <sup>a</sup>	282.51 <sup>a</sup>	282.51 <sup>a</sup>	305.14 $\pm$ 189.98	359.19 <sup>a</sup>	251.09 <sup>a</sup>	2.23ns
K (mg kg <sup>-1</sup> )	37.74 $\pm$ 12.52	43.94 <sup>ab</sup>	37.36 <sup>ab</sup>	31.84 <sup>bc</sup>	31.84 <sup>bc</sup>	45.36 $\pm$ 20.94	37.92 <sup>ab</sup>	52.80 <sup>a</sup>	4.26***
Mg (mg kg <sup>-1</sup> )	17.20 $\pm$ 11.11	18.54 <sup>bc</sup>	20.27 <sup>b</sup>	13.29 <sup>bc</sup>	13.29 <sup>bc</sup>	38.23 $\pm$ 37.27	10.67 <sup>c</sup>	65.79 <sup>a</sup>	28.12***
Mn (mg kg <sup>-1</sup> )	15.18 $\pm$ 35.06	19.78 <sup>bc</sup>	22.00 <sup>ab</sup>	4.89 <sup>bc</sup>	4.89 <sup>bc</sup>	36.79 $\pm$ 79.75	2.14 <sup>c</sup>	71.44 <sup>a</sup>	16.52***
P (mg kg <sup>-1</sup> )	2.53 $\pm$ 1.05	2.16 <sup>b</sup>	2.44 <sup>ab</sup>	2.97 <sup>ab</sup>	2.97 <sup>ab</sup>	4.42 $\pm$ 4.41	4.94 <sup>ab</sup>	3.90 <sup>a</sup>	4.22***
Clay (%)	44.05 $\pm$ 8.80	36.88 <sup>ab</sup>	49.14 <sup>a</sup>	46.55 <sup>a</sup>	46.55 <sup>a</sup>	40.36 $\pm$ 11.93	32.93 <sup>a</sup>	47.79 <sup>b</sup>	13.14***
Silt (%)	12.93 $\pm$ 8.21	12.28 <sup>ab</sup>	14.83 <sup>ab</sup>	11.82 <sup>b</sup>	11.82 <sup>b</sup>	14.27 $\pm$ 5.99	19.16 <sup>a</sup>	9.38 <sup>b</sup>	6.50***
Sand (%)	43.02 $\pm$ 8.79	50.84 <sup>a</sup>	36.02 <sup>b</sup>	41.63 <sup>ab</sup>	41.63 <sup>ab</sup>	45.37 $\pm$ 9.12	47.91 <sup>a</sup>	42.83 <sup>ab</sup>	6.58***



**Appendix 4-1.** Characteristics of the 16 species shared by the two forest sites (*Celtis* and *Manilkara*). Family name, the number of trees and the range of diameter (in cm) are indicated for each species.

Species	Family	Sampling effort: number of trees [diameter range in cm]	
		<i>Celtis</i>	<i>Manilkara</i>
<i>Angylocalyx pynaertii</i> De Wild.	Fabaceae	19 [11 - 73]	30 [10 - 59]
<i>Anonidium mannii</i> (Oliv.) Engl. & Diels	Annonaceae	17 [11 - 76]	22 [12 - 78]
<i>Blighia welwitschii</i> (Hiern) Radlk.	Sapindaceae	17 [13 - 141]	25 [10 - 88]
<i>Celtis mildbraedii</i> Engl.	Cannabaceae	21 [12 - 98]	13 [12 - 85]
<i>Entandrophragma cylindricum</i> (Sprague) Sprague	Meliaceae	12 [13 - 162]	22 [11 - 131]
<i>Hexalobus crispiflorus</i> A. Rich.	Annonaceae	15 [10 - 96]	20 [12 - 79]
<i>Manilkara mabokeyensis</i> Aubrév.	Sapotaceae	23 [10 - 106]	77 [11 - 137]
<i>Nesogordonia kabingaensis</i> (K. Schum.) Capuron ex R. Germ.	Malvaceae	21 [10 - 73]	13 [15 - 66]
<i>Panda oleosa</i> Pierre	Pandaceae	16 [12 - 56]	15 [14 - 74]
<i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth.	Mimosaceae	20 [10 - 84]	26 [11 - 95]
<i>Petersianthus macrocarpus</i> (P. Beauv.) Liben	Lecythidaceae	32 [18 - 129]	35 [20 - 132]
<i>Pterocarpus soyauxii</i> Taub.	Fabaceae	18 [11 - 142]	24 [11 - 115]
<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb.	Myristicaceae	15 [15 - 91]	32 [19 - 104]
<i>Staudtia kamerunensis</i> var. <i>gabonensis</i> (Warb.) Fouilloy	Myristicaceae	32 [11 - 95]	58 [12 - 75]
<i>Strombosia pustulata</i> Oliv.	Olacaceae	12 [15 - 101]	21 [14 - 69]
<i>Tessmannia africana</i> Harms	Caesalpiniaceae	13 [13 - 71]	13 [12 - 72]