

## **Estimation de la Biomasse des Arbres et Incertitudes Associées (Revue Bibliographique)**

***Moundounga Mavouroulou Quentin, Doctorant***

Institut de Recherche en Écologie Tropicale du Centre National de Recherches

Scientifiques et Technologiques, Libreville-Gabon, Laboratoire de Physiologie Végétale et Protection des Plantes, Unité de Recherche Agrobiologie, Université des Sciences et Techniques de Masuku, Franceville-Gabon

***Ngomanda Alfred, Maître de Recherche***

Institut de Recherche en Écologie Tropicale du Centre National de Recherches

Scientifiques et Technologiques, Libreville-Gabon.

***Lepengue Nicaise Alexis, Professeur Titulaire***

Laboratoire de Physiologie Végétale et Protection des Plantes, Unité de Recherche Agrobiologie, Université des Sciences et Techniques de Masuku, Franceville-Gabon

[Doi: 10.19044/esipreprint.11.2022.p656](https://doi.org/10.19044/esipreprint.11.2022.p656)

---

Approved: 25 November 2022

Posted: 27 November 2022

Copyright 2022 Author(s)

Under Creative Commons BY-NC-ND

4.0 OPEN ACCESS

*Cite As:*

Moundounga Mavouroulou Q., Ngomanda A. & Lepengue N.A. (2022). *Estimation de la Biomasse des Arbres et Incertitudes Associées (Revue Bibliographique)*. ESI Preprints.

<https://doi.org/10.19044/esipreprint.11.2022.p656>

---

### **Résumé**

La mesure des stocks et flux de carbone forestier est absolument essentielle pour comprendre le rôle que jouent les forêts dans le cycle global du carbone et pour mettre en place des politiques efficaces d'atténuation du réchauffement climatique mondial induit par l'augmentation des gaz à effet de serre d'origine anthropique. Cette revue bibliographique vise à présenter l'état actuel des connaissances sur les incertitudes associées à la quantification du carbone forestier, en particulier dans les forêts tropicales. Plusieurs études montrent que les incertitudes sur les stocks et flux de carbone séquestrés dans les forêts tropicales sont extrêmement larges, estimés respectivement 188 et 272 milliards de tonnes de carbone et entre

0.17 et 1.16 milliards de tonnes de gaz carbonique. Ces énormes incertitudes sont sans doute liées aux méthodes utilisées pour quantifier la biomasse des arbres vivants. La revue bibliographique montre en effet que dans la quasi-totalité des études sur le carbone forestier, la biomasse des arbres n'est réellement jamais mesurée sur le terrain, mais plutôt estimés à l'aide des modèles mathématiques ou équations allométriques qui transforment les données d'inventaire forestier en stocks et flux de carbone. L'estimation de carbone comporte en conséquence une incertitude dont l'amplitude pourrait dépendre de : (i) la méthode de collecte des données la biomasse aérienne (ii) la mesure des attributs de taille (diamètre et hauteur) des arbres et traits d'espèces (densité du spécifique du bois, taille de la canopée) lors des inventaires forestiers, (iii) la forme mathématique et qualité d'ajustement des modèles allométriques (erreur propre du modèle) employés, et (iv) possiblement d'une inadéquation entre structure diamétrique des arbres dans les données de calibration des modèles et dans les inventaires forestiers. Toutefois, l'absence d'études ayant mesuré la biomasse totale d'une forêt à une échelle spatiale fixée (exemple 1 ha) ne permet pas actuellement d'évaluer la contribution de chaque source d'erreurs sur l'incertitude totale de l'estimation finale de carbone.

---

**Mots-clés.** Biomasse, incertitude, équation allométrique, variable dendrométrique, Télédétection

## **Estimation of Tree Biomass and Associated Uncertainties (Literature Review)**

***Moundounga Mavouroulou Quentin, Doctorant***

Institut de Recherche en Écologie Tropicale du Centre National de  
Recherches

Scientifiques et Technologiques, Libreville-Gabon, Laboratoire de  
Physiologie Végétale et Protection des Plantes, Unité de Recherche  
Agrobiologie, Université des Sciences et Techniques de Masuku,  
Franceville-Gabon

***Ngomanda Alfred, Maitre de Recherche***

Institut de Recherche en Écologie Tropicale du Centre National de  
Recherches

Scientifiques et Technologiques, Libreville-Gabon.

***Lepengue Nicaise Alexis, Professeur Titulaire***

Laboratoire de Physiologie Végétale et Protection des Plantes,  
Unité de Recherche Agrobiologie, Université des Sciences et Techniques de  
Masuku, Franceville-Gabon

---

### **Abstract**

Measuring forest carbon stocks and fluxes is absolutely essential for understanding the role that forests play in the global carbon cycle and for developing effective policies to mitigate global warming induced by increasing greenhouse gases of anthropogenic origin. This bibliographic review aims to present the current state of knowledge on the uncertainties associated with the quantification of forest carbon, particularly in tropical forests. Several studies show that the uncertainties on the carbon stocks and fluxes sequestered in tropical forests are extremely large, estimated respectively at 188 and 272 billion tonnes of CO<sub>2</sub> and between 0.17 and 1.16 billion tonnes of CO<sub>2</sub>. These huge uncertainties are probably related to the methods used to quantify the biomass of living trees. The bibliographical review indeed shows that in almost all studies on forest carbon, the biomass of trees is never really measured in the field, but rather estimated using mathematical models or allometric equations which transform the data inventory of carbon stocks and fluxes. The carbon estimate therefore includes an uncertainty, the magnitude of which could depend on: (i) the above-ground biomass data collection method (ii) the measurement of tree size attributes (diameter and height) and tree traits species (specific density of the wood, size of the canopy) during forest inventories, (iii) the mathematical form and quality of adjustment of the allometric models

(specific error of the model) used, and (iv) possibly a mismatch between diameter structure of trees in model calibration data and in forest inventories. However, the absence of studies having measured the total biomass of a forest at a fixed spatial scale (example 1 ha) does not currently allow an assessment of the contribution of each source of error to the total uncertainty of the final carbon estimate.

---

**Keywords:** Biomass, uncertainty, allometric equation, dendrometric variable, remote sensing

## Introduction

Les forêts tropicales sont considérées aujourd'hui comme un élément essentiel de la solution pour faire face à la crise climatique mondiale. En effet, elles sont capables naturellement d'éliminer l'excès de dioxyde de carbone atmosphérique à condition que leur déforestation et dégradation, responsables d'au moins 20% des émissions de gaz à effet de serre (Solomon et al. 2007), soient évitées. C'est pourquoi, des incitations financières sont proposés aux pays tropicaux afin de les encourager à réduire leurs émissions de gaz à effet de serre en limitant la déforestation et dégradation forestière (mécanisme REDD+), et/ou à renforcement la séquestration du carbone dans les forêts intactes et en reconstitution (marché d'échange des crédits carbone), transformant ainsi les forêts tropicales en puits au lieu d'être une source de carbone. Toutefois, pour bénéficier de ces incitations financières – près de deux milliards de dollars sont en effet actuellement engagés dans de tels programmes (Yanai et al. 2020) – les pays participant à ces programmes incitatifs doivent d'abord documenter aussi précisément et juste que possible les stocks et flux carbone forestier par rapport à un niveau de référence (Pelletier et al. 2013). Or, la quantification du carbone forestier comporte encore de larges erreurs, ce qui rend difficile l'évaluation des efforts d'atténuation du réchauffement climatique issus du secteur forestier. En effet, les études récentes montrent que les forêts tropicales stockent entre 188 et 272 milliards de tonnes de CO<sub>2</sub> (Pan et al. 2011, Saatchi et al. 2011), et qu'elles séquestrent chaque année entre 0.17 et 1.16 (soit en moyenne 0.68) milliards de tonnes de CO<sub>2</sub> (Hubau et al. 2020). L'incertitude sur les stocks et les flux de carbone, telle qu'elle est indiquée par ces deux valeur, a des implications considérables pour l'évaluation des politiques publiques en matière de réduction des émissions, car une incertitude proportionnelle existe aussi bien dans les avantages fournis par les programmes d'afforestation et reforestation (plantations forestières et reboisement des zones dégradées) que pour les incitations à limiter la déforestation et dégradation des terres forestières (systèmes d'échange des crédits carbone, programmes REDD+). Comprendre d'où proviennent les erreurs sur les estimations de carbone

forestier est donc essentiel pour déterminer le poids des forêts dans le cycle global du carbone terrestre et leur capacité à être une solution solide et durable pour atténuer le réchauffement climatique mondial.

Pour quantifier les stocks et flux de carbone forestier, on utilise la biomasse aérienne des arbres vivants (en anglais Above-ground biomass, ou en abrégé *AGB*) comme variable primaire d'observation et de suivi de la dynamique forestière. Or, l'*AGB* est rarement mesurée directement sur le terrain ou par télédétection, mais est plutôt estimée à partir des mesures de la dimension des arbres qui sont faciles à collecter dans des parcelles lors d'inventaire forestier (Clark et al. 2012). Celles-ci sont ensuite converties en biomasse sèche puis en carbone à l'aide des modèles statistiques et formules standards. En additionnant la biomasse des arbres inventoriés dans chaque parcelle, et en multipliant la moyenne de celle-ci par la superficie de la forêt, on établit des estimations à différentes échelles spatiales et temporelles (locale, régionale et mondiale) des stocks ou des flux de carbone. Toutefois, la multiplicité des méthodes utilisées lors de chaque étape constitue des sources potentielles d'erreurs qui peuvent se propager d'une étape à une autre, et rendre ainsi très incertaines les estimations finales du carbone forestier (Réjou-Méchain et al. 2019).

L'objectif de la présente étude bibliographique est de présenter l'état actuel des connaissances sur les incertitudes qui apparaissent durant le processus de collecte et de transformation des données et qui peuvent significativement biaiser la valeur des stocks de stocks et flux de carbone attribuée à une forêt, et de proposer des pistes pour les éviter ou les minimiser. Après avoir décrit les méthodes de mesure de la biomasse et identifié les sources d'incertitudes inhérentes, nous allons discuter des problèmes associés l'utilisation des relations allométriques pour transformer les données d'inventaires forestiers en stocks ou flux de carbone, et aborder l'impact que les erreurs potentiellement générées durant les différentes étapes ou par ces changements d'échelle (passage de la biomasse d'un arbre à celle d'une forêt) ont sur la cartographie finale des stocks et flux de carbone à partir des données de télédétection. Puis, afin de réduire les erreurs d'estimation de la biomasse, des thématiques visant à prendre en compte ces différentes erreurs seront proposées.

## **Mesure de la biomasse au niveau de l'arbre et source d'erreur**

### **Mesure par méthode destructive**

Pour mesurer avec une grande précision la biomasse d'une forêt, la meilleure approche serait de (i) couper chaque arbre qui la compose, en l'abattant aussi près que possible du sol, (ii) éliminer par séchage la quantité d'eau qu'il contient et (iii) le peser entièrement pour en obtenir la masse sèche. En pratique, la mesure de la biomasse par cette méthode destructive se

déroule d'une manière légèrement différente. En premier lieu, l'arbre est abattu en utilisant une tronçonneuse, puis chaque compartiment (souche, tronc, branches, feuilles, fleurs et fruits) est subdivisé en plusieurs lots qui sont ensuite pesés séparément. Puis, un sous-échantillon de chaque compartiment est aléatoirement prélevé et pesé avant d'être séché. La biomasse sèche totale des compartiments est donc obtenue en multipliant la biomasse fraîche totale par le ratio entre la biomasse sèche et humide du sous-échantillon de chaque compartiment. Comme la méthode destructive est laborieuse à mettre en œuvre sur le terrain, pour limiter les coûts d'échantillonnage, la biomasse de la partie ligneuse (ex. souche, tronc et branches) d'un arbre peut être obtenue en multipliant la masse volumétrique (quantité de masse de matière sèche par unité de volume frais) par volume frais de chaque compartiment, deux paramètres qui peuvent être aisément mesurés après abattage (Goodman et al. 2014, Ploton et al. 2016, Fayolle et al. 2018)

Même si la méthode destructive semble être intuitivement la plus précise pour mesurer la biomasse, elle comporte tout de même quelques limites. De l'abattage à la mesure de la biomasse sèche totale, chaque étape est en effet susceptible de générer des pertes non négligeables. Par exemple, comme l'abattage est généralement réalisé à l'aide d'une tronçonneuse, une fraction de la biomasse aérienne est systématiquement perdue sous forme de sciures et d'éclats de bois ou bien laisser in-situ dans la souche (environ 10 cm au-dessus du sol). Ensuite, la chute de l'arbre à la fin de l'abattage entraîne souvent un éparpillement des branches cassées, feuilles, fleurs et fruits qui peuvent être aussi difficilement récupérables. Par ailleurs, la mesure de la biomasse fraîche et sèche de chaque compartiment fait intervenir de nombreux opérateurs (entre 10 et 20 techniciens pour mesurer la biomasse d'un arbre sur le terrain). Comme elle est, en zone tropicale, très souvent réalisée dans des conditions de travail extrêmement rude, voire hostile (parmi tant exemples, la transpiration des techniciens générée par un effort métabolique intense durant l'échantillonnage attire très souvent de nombreux insectes nuisibles tels que les mouches hématophages, les abeilles, les moucherons, etc.), celles-ci peuvent affecter la concentration des opérateurs et donc biaiser la pesée des arbres et/ou engendrer une prise des notes erronées sur le terrain. Enfin, déterminer le volume en mesurant uniquement le diamètre et la longueur de chaque compartiment ligneux peut engendrer une surévaluation de la biomasse. C'est notamment le cas des arbres ayant des contreforts racinaires ou déformations au niveau du tronc qui ne permettent pas de mesurer aussi précisément que possible le diamètre avec les instruments dendrométriques classiques. C'est aussi le cas des arbres ayant des creux ou pourritures à l'intérieur de leur tronc qui traduisent une perte importante de biomasse. Par exemple, Moundounga

Mavouroulou et al. (2014) ont montré que l'utilisant le volume du tronc de 101 arbre ont surestimé de 19 % la biomasse dans les forêts de la Zadié. Au cours des dernières décennies, la biomasse de milliers d'arbres a été mesurée par ces méthodes destructives, soit en pesant entièrement l'arbre ou la combinant avec la mesure indirecte basée sur les caractéristiques géométriques de chaque individu (Fayolle et al. 2013, Chave et al. 2014, Fayolle et al. 2018). En ré-analysant les données de biomasse utilisée par Chave et al. 2014 (base de données comporte 4004 arbres collectée de manière destructive à l'échelle pantropicale qui sont actuellement en accès libre) pour élaborer le modèle allométrique pantropicale, Burt et al. 2019 ont montré que la distribution des 4 variables mesurées n'est pas uniformément répartie, la majorité des échantillons étant essentiellement des arbres de petites tailles (diamètre < 70 cm). Même si Chave et al. 2014 estiment avoir sélectionnée de manière rigoureuse les arbres-échantillons intégrés dans la base des données, Burt et al. 2020 souligne tout de même, après avoir analysé les protocoles de mesure de chaque arbre décrit dans les publications originales, des doutes raisonnables sur la qualité de mesure de certains arbres, notamment celles des échantillons collectés dans les années 1960 à 1980.

### **Mesure par méthode géométrique**

La biomasse aérienne sèche d'un arbre peut également être quantifiée indirectement en mesurant entièrement sa structure tridimensionnelle (3D) qui peut être décrite au moyen des techniques de photogrammétrie (Bauwens et al. 2017) ou bien en utilisant un scanner laser (Calders et al. 2013). La photogrammétrie est une technique de mesure non destructive qui consiste à l'acquisition des photographies d'un arbre et à générer un nuage de point pour reconstruire la structure de l'arbre avec des sections transversales. Et à partir des courbes de conicité, la morphologie de la tige est reconstituée. Elle a récemment été utilisée pour calculer un diamètre équivalent à 1.30 pour les arbres ayant des contreforts (Bauwens et al. 2017, Bauwens et al. 2021).

Le scanner Laser Terrestre (TLS), également appelé LiDAR terrestre (détection et télémétrie de lumière), est une technique de télédétection active qui consiste à numériser l'arbre à partir de différentes positions afin d'obtenir des nuages de points. A l'aide de différents modèles statistiques (exemple des modèles de structure quantitative, QCM), le nuage de point est segmenté pour reconstruire l'ensemble de l'architecture de branchement topologique de l'arbre, ensuite la surface et le volume de chaque segment est reconstruit en ajustant des cylindre à chacun des segments (Gonzalez de Tanago et al. 2018). Les modèles de cylindres résultants sont ensuite utilisés pour le calcul automatique du volume de toute la fraction ligneuse des arbres individuels (tronc et branches). Dans les deux cas, la qualité de la

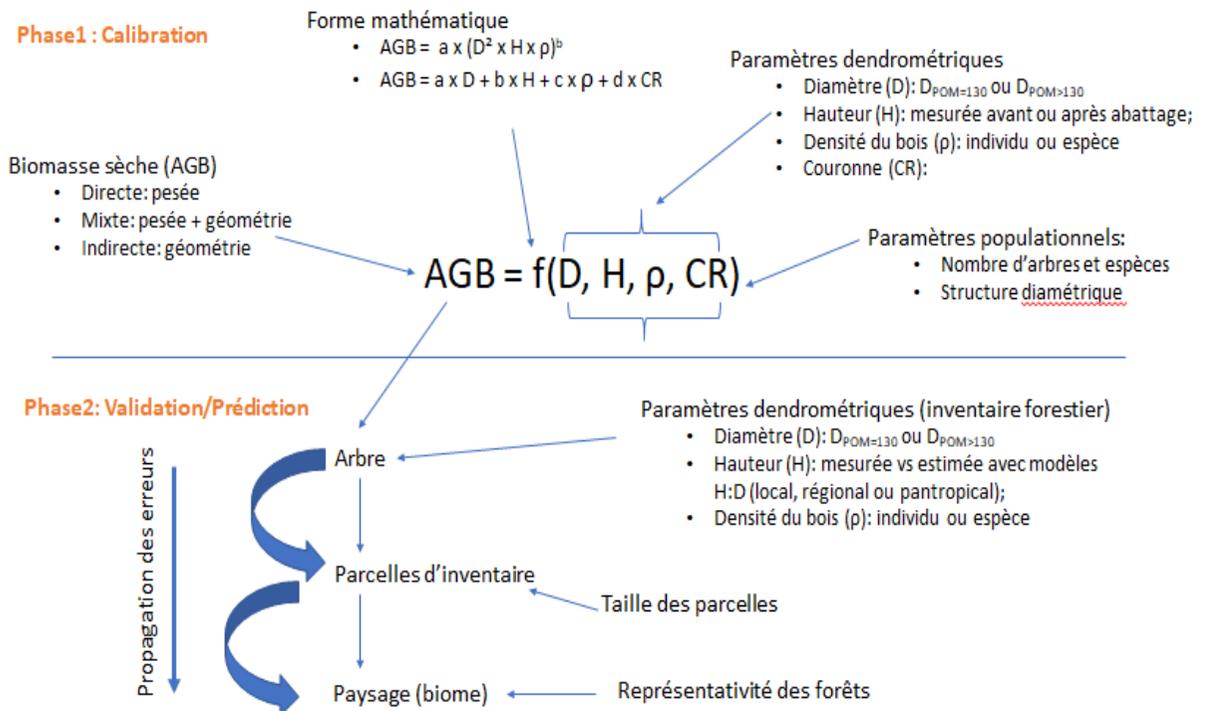
reconstitution de la géométrie de l'arbre est un élément central pour mesurer avec une précision élevée la biomasse aérienne. Toutefois, ces techniques sont encore incertaines. Par exemple, l'acquisition des images par photogrammétrie doit être faite à une certaine distance entre l'opérateur et l'arbre. Cette technique n'est utilisée généralement que pour une partie de l'arbre (ligneux) et non pour les compartiments non ligneux tels que les feuilles, fleurs et fruit.

Sur un plan pratique, le traitement des images par TLS, particulièrement l'étape de segmentation feuille/bois, reste encore limitée. Par exemple, la séparation des feuilles du nuage de point est assez chronophage et nécessite entre 1 et 15 heures de travail par arbre selon la taille de l'arbre (Momo Takoudjou et al. 2018). L'identification des creux dans les arbres sur pieds est quasiment impossible, ce qui constitue une difficulté importante car les trous et les creux sont souvent fréquents dans les grands arbres (Nogueira et al. 2006) lesquels stockent une importante quantité de biomasse. Au niveau de la parcelle, la difficulté majeure porte sur la segmentation individuelle des arbres et des cimes lorsqu'il y a des occlusions et des chevauchements ou encore des contacts entre les cimes des arbres voisins (Tao et al. 2015, Trochta et al. 2017). Sur un plan économique l'utilisation des TLS reste encore limitée dans plusieurs régions tropicales. En effet le TLS entraîne des coûts en termes d'équipement (terrain et laboratoire) et de temps (pour le déploiement et le traitement). Par exemple, une station Leica C10 coûte environ 18 000 € euro, alors que pour une station RIEGLE VZ 400i 3D le prix est encore plus élevé, autour de 100 000 € et 120 000 €.

### **Allométrie et problèmes associés à l'utilisation des modèles allométriques**

À la place d'une mesure directe de la biomasse, la quasi-totalité des études sur le carbone forestier utilisent les modèles allométriques pour estimer la biomasse des arbres à partir de la mesure de leurs caractéristiques dendrométriques (diamètre, hauteur et masse volumétrique). L'allométrie, terme utilisé pour la première fois par Julian Huxley et Georges Teissier en 1936, désigne les relations qui existent entre deux ou plusieurs caractéristiques morphologiques ou métaboliques d'un individu. Sur cette base, plusieurs auteurs étudiant la croissance des plantes (King 1996, West et al. 1997, 1999) ont émis l'hypothèse qu'il existe chez les plantes une relation de proportionnalité ou d'échelle entre la biomasse et la taille d'un individu et que celle-ci prend la forme,  $B = \alpha \times X^\beta$ , où B représente la biomasse, X les attributs de tailles (diamètre et/ou hauteur);  $\alpha$  et  $\beta$  correspondent respectivement aux coefficients de proportionnalité et d'allométrie. En utilisant les données empiriques examinant la croissance des

plantes dans différents environnements et groupes taxonomiques (Shinozaki et al. 1964, Whittaker and Woodwell 1968, Niklas 1994), ils ont démontré que le coefficient d'allométrie varie autour de 2.667 pour toutes les plantes. Les relations allométriques entre la biomasse et les attributs de taille d'une plante traduisent la façon dont une plante alloue à ses différentes structures et fonctions les carbohydrates qu'elle produit lors de la photosynthèse en transformant le gaz carbonique atmosphérique en matières organiques. Donc, la croissance d'une plante peut être prédite en mesurant sans la détruire et de manière régulière, la taille de ses structures. En écologie forestière, l'allométrie se réfère à l'estimation de la biomasse d'un arbre à partir d'un modèle mathématique dit allométrique. Un modèle allométrique est une relation statistique qui permet de prédire la biomasse aérienne d'un arbre (AGB) à partir de ses paramètres dendrométriques que sont le diamètre (D), sa hauteur (H) et sa densité du bois ( $\rho$ ) ((Brown 1997).



**Figure 1.** Différentes phases du processus d'estimation de la biomasse d'une forêt et des sources d'incertitudes associées.

Ces modèles sont établis empiriquement en ajustant la biomasse sèche d'une centaine d'arbres mesurés par méthode destructive simultanément avec leurs paramètres dendrométriques (D, H,  $\rho$ ). Une fois

qu'un modèle allométrique a été construit à partir de certaines données d'étalonnage sous-jacentes dans l'échantillon, une prédiction de l'AGB de l'arbre hors échantillon est faite en entrant les mesures des variables d'arbre provenant d'inventaire des parcelles dans le modèle. L'AGB à l'échelle de la parcelle est estimé en additionnant les prédictions pour chaque arbre à l'intérieur d'une parcelle forestière particulière. Cependant, le processus de transformation des variables et la prédiction de la biomasse reste un problème majeur dans la problématique des estimations de stocks de carbone. Ces différentes étapes sont responsables des incertitudes associées aux estimations de la biomasse. La figure 1 ci-dessous résume les différentes variables statistiques des modèles allométriques ainsi que les sources d'erreurs qui sont principalement liées à la manière dont elles sont mesurées au moment de calibration du modèle ou bien lors de l'inventaire forestier.

### **Mesure des paramètres dendrométriques**

#### **Erreur de mesure affectant la mesure du diamètre (D)**

Le diamètre de l'arbre est le plus important prédicteur dans l'estimation de la biomasse. Le diamètre des arbres est mesuré à la même hauteur de référence (définissant le « point de mesure », POM. La norme internationale pour le POM est « à hauteur de poitrine », et le diamètre correspondant est appelé diamètre à hauteur de poitrine (DBH, Belyea 1931). Ce POM est généralement définie comme 1,3 m au-dessus du niveau du sol (Alder and Synnott 1992), à l'exception des arbres à contreforts ou ayant une déformation à cette limite standard. Donc le diamètre des arbres ayant des troncs irréguliers, est systématiquement mesuré 30 cm au-dessus de la déformation. Dans le cas de certaines espèces ayant des contreforts, le POM du diamètre peut même atteindre 450 cm au-dessus du sol (Picard and Gourlet-Fleury 2008). Comme ce POM change dans le temps au fur et à mesure que les contreforts poussent vers le haut, la mesure de l'accroissement en diamètre peut ainsi être problématique lorsqu'on étudie les flux de carbone séquestrés dans les parcelles permanentes de suivi de la dynamique des forêts d'une part (Condit 1998). D'autre part, toutes les équations allométriques reliant la biomasse au diamètre ont été développées sur l'hypothèse que la mesure du diamètre a été effectuée à 130 cm au-dessus du sol ou 30 cm au-dessus des contreforts sur des arbres abattus de manière destructive (Chave et al. 2014). On considère dès lors que les variations du POM n'affectent pas ou peu l'ajustement des modèles allométriques et donc les erreurs potentielles de mesure du diamètre sont négligeables (Chave et al. 2014) et ne devraient pas influencer les estimations de biomasse forestière, surtout que celles-ci sont basées sur des données d'inventaires utilisant le même protocole de mesure des arbres que les données de calibration des modèles. Intuitivement cette interprétation est

contestable, car certaines études ont montré que la mesure du diamètre des contreforts sous-estime de 20% la surface terrière et donc le diamètre réel des arbres (Ngomanda et al. 2012, Noelke et al. 2015). La sous-estimation du diamètre des gros arbres à troncs irréguliers intégrés dans la base de données de Chave et al. 2014 pour la calibration de l'équation allométrique pan tropical explique sans doute pourquoi ce modèle allométrique produit un biais important (plus de 50%) lorsqu'on prédit la biomasse d'un arbre (Burt et al. 2020). Comme les arbres à troncs irréguliers représentent parfois plus de 28% du nombre d'individus dans une parcelle (Milliken 1998) et qu'ils sont généralement les gros individus contribuant à plus de 25% à la biomasse d'un peuplement forestier (Slik et al. 2013), le fait de mesurer le diamètre des arbres à contreforts à des POM différents, aussi bien durant la phase de calibration du modèle allométrique que durant l'inventaire forestier, pourrait entraîner un biais d'estimation de la biomasse plus élevée, quel que soit l'échelle considérée. Malheureusement l'absence d'information sur le POM des arbres dans les données de biomasse en accès libre ne permet pas pour l'instant de tester l'impact des variations du POM du diamètre sur l'ajustement (précision) d'un modèle allométrique, et de déterminer comment l'erreur résiduelle du modèle engendré par le POM affecte l'estimation de la biomasse forestière.

### **L'influence de la précision des instruments : cas de la mesure de la hauteur (H)**

La hauteur totale d'un arbre (H) est une variable clé pour estimer la biomasse des arbres et étudier le cycle de vie des arbres, mais il est difficile de mesurer dans les forêts avec des canopées hautes et denses et des cimes larges. Sa mesure lors de l'échantillonnage destructive de la biomasse varie d'une étude à une autre. Par exemple dans les données de Chave et al. (2014), 19 % des arbres ont été mesurés avant abattage par les méthodes trigonométriques, 65 % après abattage à l'aide d'un ruban mètre, alors que 15% ne comporte aucune information sur la méthode de mesure de la hauteur (Tableau 2, Burt et al. 2020). Or, la variation des protocoles méthodologiques de mesure de la hauteur peuvent fortement augmenter l'incertitude des modèles allométriques. Par exemple Larjavaara and Muller-Landau (2013) ont utilisées des méthodes trigonométriques (méthodes de tangente et la méthode de sinus) pour estimer la hauteur totale des arbres via 6 opérateurs différents. Cette étude a rapporté que 1.6% des opérateurs ont surestimé la biomasse de 100% avec les deux approches à cause des problèmes d'appréciation des angles supérieurs 70° lors du tir vers le haut. De plus, comme le sous-bois n'est pas souvent accessible dans certains cas, il bloque souvent la visibilité jusqu'à la base de l'arbre, les techniciens utilisant la méthode des sinus ne mesurent pas souvent directement la distance

verticale entre le point de mesure et la base de l'arbre, mais est plutôt estimée en fonction du terrain et de leur propre hauteur. Toutes ces variations dans la mesure de la hauteur devraient être prises en compte dans les collectes de données de hauteur lors des campagnes de mesure.

### **Erreur sur la mesure de la densité du bois ( $\rho$ )**

La densité du bois ( $\rho$ ) fait référence à la masse volumétrique d'un arbre, obtenue en divisant la masse sèche anhydre d'un échantillon de bois (chauffé à 105°C) par son volume vert (Williamson and Wiemann 2010). La  $\rho$  n'est mesuré sur des arbres individuels dans les inventaires forestiers, mais estimé à partir du volume d'un échantillon de bois lequel est mesuré soit par méthodes trigonométrique soit en utilisant la méthode de déplacement de l'eau (Tableau 1). Pour mesurer le volume d'un échantillon du bois, on prélève un échantillon lors de l'approche destructif. Or la taille de l'échantillon de bois et son niveau de prélèvement varie suivant le protocole défini par chaque étude. Par exemple plusieurs études ont rapporté que l'échantillon avait la forme d'une rondelle ou disc (Araújo et al. 1999, Henry et al. 2010, Ngomanda et al. 2014) tandis que d'autres études les échantillons ont la forme des camemberts (Fayolle et al. 2018) ou même sous forme de carotte. A ce jour, nous ne savons pas exactement si la taille de l'échantillon de bois utilisé pour estimer la densité du bois influence la valeur de la biomasse finale. De plus le niveau de prélèvement varie également d'une étude à l'autre et en fonction des arbres échantillons, c'est le cas par exemple des grands arbres commerciaux ou les échantillons sont prélevés au niveau de la base de la tige principale et de son extrémité contrairement aux arbres non commerciaux où un autre prélèvement de l'échantillon est fait au milieu de l'arbre. Or des variations de la densité du bois ont été observées le long du tronc d'un arbre individuel (Wassenberg et al. 2015) et intra-individuelle à la fois radialement et verticalement (Momo-Takoudjou et al. 2020).

Dans les forêts tropicales, on note également le problème de l'identification botanique des arbres (Gomes et al. 2013) ou le manque d'information disponible sur la densité du bois de certaines espèces. En effet, en examinant les bases de données d'inventaire forestier AIGentry, il a été rapporté que plus d'un tiers des arbres ne sont pas déterminés au niveau du genre ou de l'espèce (Réjou-Méchain et al. 2019). Améliorer les identifications botaniques et mesurer la densité du bois combiné au volume obtenu par approche LiDAR (Light Detection And Ranging) peut clairement envisager de fournir les estimations de la biomasse non biaisée. Des avancées méthodologiques de mesure du volume pourraient également permettre d'améliorer l'une des premières sources d'incertitude rapportées par Chave et al. (2004).

**Tableau 1.** Le protocole utilisé dans plusieurs expériences de récolte destructive compilé par Chave et al. (2014) pour mesurer la densité du bois ( $\rho$ ).

Mesure de $\rho$	
Principe d'Archimède	Méthode géométrique
Fayolle et al. 2013 ; Vieilledent et al. 2012 ; Saldarriaga et al. 1988 ; Martinez-Yrizar et al. 1992 ; Sagang et al. 2018 ;	Basuki et al. 2009 ; Alvarez et al. 2012 ; Henry et al. 2010 ;
non réalisé	
Ngomanda et al. 2014 ; Nogueira et al. 2008 ; Burger and Delitti, 2008;Ketterings et al. 2001; Araujo et al. 1999 ;	

### Erreur sur la mesure des dimensions de la couronne (Cr)

Les dimensions de la couronne ont récemment été prises en compte comme variable explicative de la biomasse des arbres (Goodman et al. 2013 ; Ploton et al 2016 ; Fayolle et al. 2018). Les dimensions de la couronne sont définies comme étant la distance horizontale entre la base du tronc et les extrémités du houppier. Elles sont mesurées suivant quatre directions cardinales (N, S, W et E) (Poorter et al. 2006) ou suivant une seule direction quand la couronne de l'arbre est considérée comme symétrique (Blanchard et al. 2016). Mais en zone tropicale il est difficile de mesurer ses dimensions dans les forêts avec des canopées hautes. En effet, quand le sous-bois est dense la visibilité de la couronne des arbres pose un gros problème et parfois certaines des directions cardinales ne sont pas souvent accessibles. Conséquence on mesure in fine le rayon de directions alternatives de la couronne (NE, SW, SE et NW, respectivement). Ces mesures alternatives pourraient induire des erreurs dans le calcul du diamètre moyen de la couronne qui est l'une des variables prédictive qui permet réduire l'incertitude chez les gros arbres.

### Erreurs liées aux choix de la forme du modèle mathématique

Pour établir les relations allométriques entre biomasse et variables de taille des arbres, on utilise des fonctions mathématiques pour transformer les valeurs des paramètres dendrométriques en valeur de biomasse forestière et stocks de carbone. Ces fonctions mathématiques sont diverses et peuvent être séparées en deux grandes familles : les fonctions puissance et les fonctions non puissance. Les fonctions puissances à un prédicteur ( $M = aD^b$ , avec M la biomasse de l'arbre en Kg, D le diamètre à hauteur de poitrine en cm, a et b étant les coefficients et leur équivalent log linéaire (c'est-à-dire  $\log(M) = a +$

$b \times \log(D)$ ) ont largement été développées dans la littérature. Cette forme fonctionnelle est préférée parce qu'elle est généralement fondée sur la nature multiplicative de la croissance des plantes, qui suit généralement une loi puissance (Brown et al. 1989), ainsi que sa forme relativement simple qui facilite l'ajustement des modèles de biomasse et l'estimation des paramètres (Sileshi 2014). Cependant cette forme fonctionnelle peut être inappropriée dans certaines régions tropicales. Par exemple, le modèle non linéaire de Chave et al. (2014) a montré des surestimations de la biomasse dans plusieurs types forestiers d'Afrique centrale (Fayolle et al. 2018). Contrairement à cette allométrie simple, les allométries beaucoup plus complexes ou polynomiaux, non fondées sur le modèle puissance ont également été développées (Ter-Mikaelian and Korzukhin 1997, Pilli et al. 2006). L'allométrie complexe fait généralement intervenir plusieurs variables prédictives telles que le diamètre, la hauteur, la densité du bois et les dimensions de la couronne. Mais cette forme de modèle a été très critiquée en raison, d'une part, du nombre de prédicteurs qui rend difficile l'estimation des paramètres, et d'autre part, à cause de la mauvaise compréhension des relations entre de nombreuses variables (Sileshi 2014). Or ces modèles complexes non puissance sont une autre forme d'allométrie. Par exemple il a été montré que les modèles d'allométriques complexes ont fourni une qualité d'ajustement similaire aux modèles puissance quelle que soit la métrique de qualité d'ajustement utilisée (Picard et al. 2015). Bien qu'il semble difficile de faire une recommandation particulière sur la forme mathématique à utiliser pour l'ajustement des modèles, nous ne voyons aucune raison évidente pour laquelle de telles formes, ou même des formes plus exotiques, ne devraient pas être envisagées, à condition que la précision, la justesse et l'exactitude de leurs prédictions AGB sont bien comprises.

### **Incertitude liée aux paramètres populationnels**

Les caractéristiques de l'échantillon d'arbres sont relatives à sa taille et à sa répartition en classe de diamètre, y compris les diamètres minimum et maximum des arbres à échantillonner. Le nombre d'arbres qui concourt à la taille optimale est celui pour lequel le coefficient de variation (CV%) se stabilise. A partir des données de 362 arbres provenant de plusieurs études en Afrique tropicale, il a été montré que pour des tailles d'échantillon de 20, 50, 100 et 150 arbres, les CV sont respectivement de 10%, 5%, 3.3% et 2.9% (Fonton et al. 2014). La répartition égale en classes de diamètre conduit approximativement au même résultat de 10% pour 21 arbres et 3,6% pour 126 arbres. En conséquence la taille de 100 arbres-échantillons au moins par strate, apparaît raisonnable pour l'établissement d'une équation allométrique multi-espèces (Chave et al. 2004). Pour des modèles allométriques spécifiques à l'espèce, une tailles d'échantillons  $n > 50$

individus sont nécessaires et fournissent une approximation raisonnable de l'AGB (Paul et al. 2018). Toutefois, l'équation allométrique construite à partir d'échantillons de petites tailles ne couvrant qu'une petite plage de diamètre doit être évitée car elle est une source potentielle d'incertitude. Un autre problème associé à l'utilisation des modèles allométriques est lié à la structure des données de calibration. En effet, à l'échelle mondiale la calibration des modèles allométriques a été réalisée avec les données pour lesquels la distribution de fréquence du diamètre des arbres à hauteur de poitrine à une structure en J inversé. Bien que cette structure soit typique de forêt tropicale dynamique (Hitima et al. 2004 ; Pascal. 2006), il existe cependant une certaine variabilité selon les conditions écologiques stationnelles (Lovett et al. 2006). C'est par exemple le cas dans certaines forêts de montagne d'Afrique de l'Est où les proportions d'individu de classe de diamètre de la strate inférieure c'est-à-dire 10-30 augmente suivant le gradient d'altitude ((Imani et al. 2016). Donc appliquée des modèles allométriques actuels à de telles forêts avec des proportions d'arbre différent dans les strates pourrait biaiser les estimations de la biomasse. De même, à travers une simulation du profil de quelques structures diamétriques, il a été démontré que les modèles basés sur des échantillons d'arbres uniformément répartis sur la plage de diamètre produisent des prédictions de biomasse les plus précises, quelle que soit la distribution diamètre dans l'ensemble de données d'inventaire (Dutcă et al. 2020). Nous croyons que la distribution des fréquences de diamètre dans les données d'inventaires devrait être prise en compte lors de la calibration des modèles allométriques de façon à obtenir un profil diamétrique représentatif des peuplements forestiers pour lesquels la biomasse sera estimée. De telle possibilité pourrait nous permettre d'adapter des modèles allométriques à chaque profil diamétrique spécifique d'un peuplement forestier.

### **Incertitudes liées au passage de l'arbre à la forêt**

Appliquée sur une ou plusieurs parcelles forestières d'au moins 1 ha, réparties dans différents types de forêts et gradient de perturbation, la mesure directe de la biomasse des arbres pourrait fournir des données précieuses pour capturer la réalité des stocks de carbone séquestrés dans les forêts tropicales (Clark et al. 2012). Or, à date et à notre connaissance, aucune étude de cette nature n'a été réalisée dans les forêts naturelles en zone tropicale, en raison notamment des problèmes liés plus à des questions éthiques (risque de destruction de grande superficie des forêts intactes) que des difficultés méthodologiques. L'absence de telles études ne permet pas *in fine* de tester si les larges incertitudes observées sur les stocks de carbone à l'échelle pantropicale (Mitchard et al. 2013) reflète bien une réalité biologique (c'est-à-dire un continuum allant des forêts dégradées ayant une

faible quantité de carbone aux forêts intactes ayant une forte teneur en carbone) ou au contraire sont la conséquence d'incertitudes inhérentes à la méthode d'estimation de la biomasse qui est basée sur l'utilisation des modèles allométriques et la mesure des arbres lors d'inventaires forestiers.

### **Conclusion et orientations futures**

Cette synthèse bibliographique montre que l'acquisition des données biomasse par méthodes destructives ou non reste une étape clé dans la quantification des stocks et flux de carbone forestiers. L'analyse des méthodes de mesure révèle que les modèles allométriques sont ajustés avec des données qui sont collectées avec plusieurs approches ou avec des données de source différentes. Bien que le biais du modèle allométriques soit assez bien connu, cette étude souligne aussi que la structure des données de calibration et de validation reste une importante source potentielle d'erreur. Pour limiter les erreurs, des travaux supplémentaires sont nécessaires, notamment pour répondre aux questions suivantes : – Comment les variations du point de mesure du diamètre affectent l'estimation de la biomasse à l'échelle de l'arbre, de la parcelle et du paysage ? – Devrait-on couplé pesée directe et mesure de volume lors de la récolte des données de biomasse ? – La collecte d'une nouvelle génération de données d'AGB basées sur les approches non destructives telle que le TLS à l'échelle parcellaire afin de mieux explorer les gammes de variabilité dans les estimations de la biomasse aérienne ; – Comment les arbres à tronc irrégulier varie-t-il à l'échelle d'1ha dans les forêts tropicales Africaine ? – Es ce que les larges incertitudes observées dans l'estimation de la biomasse totale d'une forêt à une échelle spatiale fixée (exemple 1 ha) reflète réellement l'incertitude totale de l'estimation finale de carbone actuel ?

Au terme de notre analyse il ressort que la prise en compte de ces thématiques serait nécessaire pour améliorer la stratégie de mesure, de vérification et rapportage des stocks de biomasse avec une grande certitude pour la mise en œuvre réussi des programmes internationaux de paiement REDD+.

### **References:**

1. Alder, D., and T. J. Synnott. 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Oxford Forestry Institute, University of Oxford.
2. Araújo, T. s. M., N. Higuchi, and J. A. de Carvalho Júnior. 1999. Comparison of formulae for biomass content determination in a tropical rain forest site in the state of Pará, Brazil. *Forest Ecology and Management* 117:43-52.

3. Bauwens, S., A. Fayolle, S. Gourlet-Fleury, L. M. Ndjele, C. Mengal, and P. Lejeune. 2017. Terrestrial photogrammetry: a non-destructive method for modelling irregularly shaped tropical tree trunks. *Methods in Ecology and Evolution* 8:460-471.
4. Bauwens, S., P. Ploton, A. Fayolle, G. Ligot, J. J. Loumeto, P. Lejeune, and S. Gourlet-Fleury. 2021. A 3D approach to model the taper of irregular tree stems: making plots biomass estimates comparable in tropical forests. *Ecological Applications* 31:e02451.
5. Belyea, H.C. (1931) *Forest Measurement*. Wiley & Sons, New York, NY, USA; Chapman & Hall, London, UK.
6. Blanchard, E., P. Birnbaum, T. Ibanez, T. Boutreux, C. Antin, P. Ploton, G. Vincent, R. Pouteau, H. Vandrot, and V. Hequet. 2016. Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. *Trees* 30:1953-1968.
7. Brown, S. 1997. *Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer*. Food & Agriculture Org.
8. Brown, S., A. J. Gillespie, and A. E. Lugo. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest science* 35:881-902.
9. Burt, A., K. Calders, A. Cuni-Sanchez, J. Gómez-Dans, P. Lewis, S. L. Lewis, Y. Malhi, O. L. Phillips, and M. Disney. 2020. Assessment of bias in pan-tropical biomass predictions. *Frontiers in Forests and Global Change* 3:12.
10. Calders, K., G. Newnham, M. Herold, S. Murphy, D. Culvenor, P. Raumonon, A. Burt, J. Armston, V. Avitabile, and M. Disney. 2013. Estimating above ground biomass from terrestrial laser scanning in Australian Eucalypt Open Forest. Pages 90-97 in *Proceedings SilviLaser 2013*, 9-11 October, Beijing, China.
11. Chave, J., R. Condit, S. Aguilar, A. Hernandez, S. Lao, and R. Perez. 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.
12. Chave, J., M. Réjou-Méchain, A. Búrquez, E. Chidumayo, M. S. Colgan, W. B. Delitti, A. Duque, T. Eid, P. M. Fearnside, and R. C. Goodman. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob Chang Biol* 20:3177-3190.
13. Clark, D. B., J. R. Kellner, and M. Palmer. 2012. Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. *Journal of Vegetation Science* 23:1191-1196.

14. Condit, R. 1998. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots. Springer Science & Business Media.
15. Dutcă, I., R. Mather, and F. Ioraş. 2020. Sampling trees to develop allometric biomass models: How does tree selection affect model prediction accuracy and precision? *Ecological Indicators* 117:106553.
16. Fayolle, A., J.-L. Doucet, J.-F. Gillet, N. Bourland, and P. Lejeune. 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.
17. Fayolle, A., A. Ngomanda, M. Mbasi, N. Barbier, Y. Bocko, F. Boyemba, P. Couteron, N. Fonton, N. Kamdem, J. Katembo, H. J. Kondaoule, J. Loumeto, H. M. Maïdou, G. Mankou, T. Mengui, G. Mofack, II, C. Moundounga, Q. Moundounga, L. Nguimbous, N. Nsue Nchama, D. Obiang, F. Ondo Meye Asue, N. Picard, V. Rossi, Y.-P. Senguela, B. Sonké, L. Viard, O. D. Yongo, L. Zapfack, and V. P. Medjibe. 2018. A regional allometry for the Congo basin forests based on the largest ever destructive sampling. *Forest Ecology and Management* 430:228-240.
18. Gomes, A. C., A. Andrade, J. S. Barreto-Silva, T. Brenes-Arguedas, D. C. López, C. C. de Freitas, C. Lang, A. A. de Oliveira, A. J. Pérez, and R. Perez. 2013. Local plant species delimitation in a highly diverse Amazonian forest: do we all see the same species? *Journal of Vegetation Science* 24:70-79.
19. Gonzalez de Tanago, J., A. Lau, H. Bartholomeus, M. Herold, V. Avitabile, P. Raunonen, C. Martius, R. C. Goodman, M. Disney, and S. Manuri. 2018. Estimation of above-ground biomass of large tropical trees with terrestrial LiDAR. *Methods in Ecology and Evolution* 9:223-234.
20. Goodman, R. C., O. L. Phillips, and T. R. Baker. 2014. The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications* 24:680-698.
21. Henry, M., A. Besnard, W. Asante, J. Eshun, S. Adu-Bredu, R. Valentini, M. Bernoux, and L. Saint-André. 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.
22. Hubau, W., S. L. Lewis, O. L. Phillips, K. Affum-Baffoe, H. Beeckman, A. Cuní-Sanchez, A. K. Daniels, C. E. Ewango, S. Fauset, and J. M. Mukinzi. 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature* 579:80-87.

23. Imani, G., L. Zapfack, J. Kalume, B. Riera, L. Cirimwami, and F. Boyemba. 2016. Woody vegetation groups and diversity along the altitudinal gradient in mountain forest: case study of Kahuzi-Biega National Park and its surroundings, RD Congo. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences* 8:134-150.
24. King, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12:25-44.
25. Larjavaara, M., and H. C. Muller-Landau. 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.
26. Milliken, W. 1998. Structure and Composition of One Hectare of Central Amazonian Terra Firme Forest 1. *Biotropica* 30:530-537.
27. Mitchard, E. T., S. S. Saatchi, A. Baccini, G. P. Asner, S. J. Goetz, N. L. Harris, and S. Brown. 2013. Uncertainty in the spatial distribution of tropical forest biomass: a comparison of pan-tropical maps. *Carbon balance and management* 8:1-13.
28. Momo Takoudjou, S., P. Ploton, B. Sonké, J. Hackenberg, S. Griffon, F. De Coligny, N. G. Kamdem, M. Libalah, G. I. Mofack, and G. Le Moguédec. 2018. Using terrestrial laser scanning data to estimate large tropical trees biomass and calibrate allometric models: A comparison with traditional destructive approach. *Methods in Ecology and Evolution* 9:905-916.
29. Moundounga Mavouroulou, Q., A. Ngomanda, N. L. Engone Obiang, J. Lebamba, H. Gomat, G. S. Mankou, J. Loumeto, D. Midoko Iponga, F. Kossi Ditsouga, R. Zinga Koumba, K. H. Botsika Bobé, N. Lépengué, B. Mbatchi, and N. Picard. 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.
30. Ngomanda, A., Q. M. Mavouroulou, N. L. E. Obiang, D. M. Iponga, J.-F. Mavoungou, N. Lépengué, N. Picard, and B. Mbatchi. 2012. Derivation of diameter measurements for buttressed trees, an example from Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 28:299-302.
31. Ngomanda, A., N. L. E. Obiang, J. Lebamba, Q. M. Mavouroulou, H. Gomat, G. S. Mankou, J. Loumeto, D. M. Iponga, F. K. Ditsouga, and R. Z. Koumba. 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.
32. Niklas, K. J. 1994. *Plant allometry: the scaling of form and process*. University of Chicago Press.
33. Noelke, N., L. Fehrmann, S. J. I Nengah, T. Tiryana, D. Seidel, and C. Kleinn. 2015. On the geometry and allometry of big-buttressed

- trees—a challenge for forest monitoring: new insights from 3D-modeling with terrestrial laser scanning. *iForest-Biogeosciences and Forestry* 8:574.
34. Nogueira, E. M., B. W. Nelson, and P. M. Fearnside. 2006. Volume and biomass of trees in central Amazonia: influence of irregularly shaped and hollow trunks. *Forest Ecology and Management* 227:14-21.
  35. Pan, Y., R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, and J. G. Canadell. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *science* 333:988-993.
  36. Paul, K. I., P. J. Radtke, S. H. Roxburgh, J. Larmour, R. Waterworth, D. Butler, K. Brooksbank, and F. Ximenes. 2018. Validation of allometric biomass models: How to have confidence in the application of existing models. *Forest Ecology and Management* 412:70-79.
  37. Pelletier, J., D. Martin, and C. Potvin. 2013. REDD+ emissions estimation and reporting: dealing with uncertainty. *Environmental Research Letters* 8:034009.
  38. Picard, N., and S. Gourlet-Fleury. 2008. Manuel de référence pour l'installation de dispositifs permanents en forêt de production dans le Bassin du Congo. COMIFAC.
  39. Picard, N., E. Rutishauser, P. Ploton, A. Ngomanda, and M. Henry. 2015. Should tree biomass allometry be restricted to power models? *Forest Ecology and Management* 353:156-163.
  40. Pilli, R., T. Anfodillo, and M. Carrer. 2006. Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management* 237:583-593.
  41. Ploton, P., N. Barbier, S. Takoudjou Momo, M. Réjou-Méchain, F. Boyemba Bosela, G. Chuyong, G. Dauby, V. Droissart, A. Fayolle, and R. C. Goodman. 2016. Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences* 13:1571-1585.
  42. Poorter, L., L. Bongers, and F. Bongers. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87:1289-1301.
  43. Réjou-Méchain, M., N. Barbier, P. Couteron, P. Ploton, G. Vincent, M. Herold, S. Mermoz, S. Saatchi, J. Chave, F. de Boissieu, J.-B. Féret, S. M. Takoudjou, and R. Péliissier. 2019. Upscaling Forest Biomass from Field to Satellite Measurements: Sources of Errors and Ways to Reduce Them. *Surveys in Geophysics* 40:881-911.

44. Saatchi, S. S., N. L. Harris, S. Brown, M. Lefsky, E. T. Mitchard, W. Salas, B. R. Zutta, W. Buermann, S. L. Lewis, and S. Hagen. 2011. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the national academy of sciences* 108:9899-9904.
45. Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi, and T. Kira. 1964. A quantitative analysis of plant form-the pipe model theory: I. Basic analyses. *Japanese Journal of ecology* 14:97-105.
46. Sileshi, G. W. 2014. A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes and corrective measures. *Forest Ecology and Management* 329:237-254.
47. Slik, J. F., G. Paoli, K. McGuire, I. Amaral, J. Barroso, M. Bastian, L. Blanc, F. Bongers, P. Boundja, and C. Clark. 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global ecology and biogeography* 22:1261-1271.
48. Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. Averyt, M. Tignor, and H. L. Miller. 2007. IPCC, 2007: Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. SD Solomon (Ed.).
49. Tao, S., F. Wu, Q. Guo, Y. Wang, W. Li, B. Xue, X. Hu, P. Li, D. Tian, and C. Li. 2015. Segmenting tree crowns from terrestrial and mobile LiDAR data by exploring ecological theories. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 110:66-76.
50. Ter-Mikaelian, M. T., and M. D. Korzukhin. 1997. Biomass equations for sixty-five North American tree species. *Forest Ecology and Management* 97:1-24.
51. Trochta, J., M. Krůček, T. Vrška, and K. Král. 2017. 3D Forest: An application for descriptions of three-dimensional forest structures using terrestrial LiDAR. *PloS one* 12:e0176871.
52. Wassenberg, M., M. Schinker, and H. Spiecker. 2015. Technical aspects of applying high frequency densitometry: Probe-sample contact, sample surface preparation and integration width of different dielectric probes. *Dendrochronologia* 34:10-18.
53. West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *science* 276:122-126.
54. West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400:664-667.

55. Whittaker, R. H., and G. M. Woodwell. 1968. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York. *The Journal of Ecology*:1-25.
56. Williamson, G. B., and M. C. Wiemann. 2010. Measuring wood specific gravity correctly. *American Journal of Botany* 97:519-524.
57. Yanai, R. D., C. Wayson, D. Lee, A. Espejo, J. L. Campbell, M. B. Green, J. M. Zukswert, S. Yoffe, J. Aukema, and A. Lister. 2020. Improving uncertainty in forest carbon accounting for REDD+ mitigation efforts. *Environmental Research Letters* 15:124002.