

Chapitre 11

Estimation de la biomasse aérienne d'un arbre à l'aide d'une équation de biomasse, leçons tirées à la réserve de Yangambi

Thalès DE HAULLEVILLE, Jean-François BASTIN, Jan BOGAERT & Hans BEECKMAN

La mesure de la biomasse aérienne est l'un des enjeux majeurs de l'écologie forestière actuelle. À l'aide d'équations de biomasse, ces mesures doivent être réalisées avec soin et circonspection. Ce chapitre se propose de présenter les techniques d'estimation de la biomasse aérienne au niveau de l'individu via une équation de biomasse, en se basant sur les leçons tirées dans la réserve de Yangambi (République démocratique du Congo). La plupart des équations de biomasse sont de type puissance à deux paramètres. Ces paramètres sont estimés sur base d'un échantillon de référence dont les individus doivent être nombreux et posséder des caractéristiques taxonomiques et morphologiques semblables à celles des individus dont la biomasse aérienne est à mesurer. Les trois caractéristiques morphologiques principales permettant l'estimation de la biomasse aérienne d'un individu sont le diamètre à hauteur de poitrine, la densité du bois et la hauteur. Une attention toute particulière doit être portée à la mesure du diamètre des individus de gros diamètre. La densité du bois est sujette à des variations importantes inter- et intra-individuelles et devrait être mesurée directement sous l'écorce. La hauteur de l'arbre dépend de la phylogénie et de l'environnement de croissance de l'individu et peut être difficile à mesurer. D'autres caractéristiques morphologiques et méthodes peuvent être utilisées pour améliorer l'exactitude de l'estimation de la biomasse aérienne. Cependant, diamètre, densité et hauteur, utilisés avec soin et circonspection au sein d'une équation de biomasse, permettent une estimation simple et rapide de la biomasse d'un individu.

Estimation of the above-ground biomass of a tree using a biomass equation, lessons learned in the Yangambi Reserve

The measurement of above-ground biomass is one of the major current challenges in forest ecology. These measurements are made using biomass equations and must be done with care and circumspection. This chapter aims to present above-ground biomass estimation techniques at the individual level using a biomass equation, based on lessons learned in the Yangambi Reserve (Democratic Republic of the Congo). Most biomass equations are two-parameters power law equations. The parameters are estimated based on a reference sample including numerous individuals with taxonomic and morphological characteristics similar to those of the individuals whose above-ground biomass is to be measured. The three main morphological features used to estimate the above-ground biomass of an individual tree are

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

diameter at breast height, wood specific gravity, and height. Special attention should be paid to the measurement of the diameter of individuals with a large diameter. Wood density is subject to significant inter- and intra-individual variation and should be measured directly under the bark. The height of a tree is phylogeny and environment dependent and can be difficult to measure. Other morphological features and methods can be used to improve the accuracy of the estimation of the above-ground biomass. However, diameter, specific gravity and height, used with care and circumspection within a biomass equation, allow a simple and fast estimation of the biomass of an individual tree.

1. Introduction

Avec la découverte des relations entre la concentration en CO₂ atmosphérique et les changements climatiques globaux, l'estimation de la biomasse aérienne (*Above-Ground Biomass*, AGB) des forêts tropicales est devenue, au cours des dernières décennies, un des enjeux principaux de l'écologie forestière (Brown et al., 1989; Chave et al., 2005; Chave et al., 2014). Et pour cause, les forêts tropicales sont au cœur des cycles globaux du carbone, représentant l'un des plus importants réservoirs de carbone du globe, et traitant annuellement, via la respiration et la photosynthèse, une quantité de carbone six fois plus importante que l'ensemble des émissions anthropiques liées aux combustibles fossiles (Malhi & Grace, 2000; Lewis, 2006; Pan et al., 2011). Ce réservoir de carbone est cependant menacé par la déforestation et la dégradation des systèmes forestiers, provoquant un transfert de 0,88 pétagrammes de carbone vers l'atmosphère par an, soit 10% des émissions de CO₂ mondial (Achard et al., 2014; Le Quéré et al., 2016).

Afin de réaliser le suivi de l'AGB d'une forêt, il est nécessaire de mettre en place des campagnes régulières d'estimation des stocks d'AGB. Cette estimation est obtenue à l'aide d'une mesure de l'étendue de la forêt – via télédétection – couplée à une évaluation des stocks d'AGB par hectare de forêt – via des campagnes d'inventaires de terrain. Cependant, puisqu'il n'existe aucune méthode non-destructive permettant la mesure directe de l'AGB, l'évaluation des stocks d'AGB par hectare est donc nécessairement une estimation, afin de préserver les individus étudiés (Clark & Kellner, 2012). Cette estimation est réalisée à l'aide d'une relation mathématique, appelée équation de biomasse, permettant de calculer l'AGB d'un individu sur base de caractéristiques morphologiques et taxonomiques facilement mesurables. Cette estimation est ainsi réalisée pour chaque individu présent sur un (ou plusieurs) site(s) représentatif(s) de la forêt. Les valeurs obtenues sont ensuite sommées et ramenées à un hectare, afin d'obtenir une estimation moyenne du stock d'AGB par hectare de forêt.

Ainsi, c'est au niveau de l'individu que débute l'estimation des stocks de carbone forestier mondiaux. Mais l'estimation de l'AGB d'un individu à l'aide d'une équation de biomasse n'est pas un processus évident, et cette méthode ne fournit des résultats exacts et précis que si celle-ci est réalisée avec soin et circonspection. Ce chapitre se propose donc de présenter ces techniques d'estimation de l'AGB au niveau de l'individu via une équation de biomasse, et d'en exposer les règles de bonnes pratiques, en se basant sur les leçons tirées dans la réserve de Yangambi, au centre des forêts du bassin du Congo, une région où le suivi de l'AGB n'en est encore qu'à ses débuts (Lewis et al., 2009; Verbeeck et al., 2011).

Nous présenterons ainsi en premier lieu la structure des équations de biomasse classiques, pour discuter ensuite des trois principaux traits morphologiques permettant l'estimation de l'AGB d'un individu : le diamètre à hauteur de poitrine, la densité du bois et la hauteur totale. Enfin, nous présenterons les méthodes permettant de se passer de mesures parfois difficiles à obtenir : la hauteur et la densité du bois, tout en soulignant les imprécisions et les erreurs que ces méthodes peuvent alors générer.

2. Les équations de biomasse et leurs paramètres

La plupart des équations de biomasse se basent sur des principes géométriques simples définissant l'AGB comme le produit du volume total des parties aériennes de l'arbre et de la densité moyenne de son bois. Si l'on fait abstraction des branches et des feuilles, on peut approximer la forme d'un arbre à un cylindre. On peut alors définir le volume aérien total d'un arbre comme le carré du rayon du tronc multiplié par sa hauteur totale et par π . On obtient alors l'estimation de l'AGB suivante :

$$\text{AGB}_{\text{Géom.}} = \text{WSG} \times \left(\frac{\text{DHP}}{2} \right)^2 \times \text{H} \times \pi \quad (1)$$

où $\text{AGB}_{\text{Géom.}}$ est l'estimation de l'AGB de l'arbre sur base de cette approximation géométrique simple, WSG (*Wood Specific Gravity*) la densité du bois, définie comme le rapport entre la masse de bois sec sur le volume de bois frais de l'individu, DHP (diamètre à hauteur de poitrine) le diamètre de l'arbre mesuré à 130 cm du sol et H la hauteur totale de l'arbre.

Cette approximation géométrique simple ne reflète cependant pas tout à fait la réalité et, empiriquement, on a pu observer une déviation entre cette estimation simple et l'AGB de l'individu directement mesurée. Cette déviation peut néanmoins être modélisée par une équation de type puissance à deux paramètres de la forme suivante (Brown et al., 1989; Chave et al., 2005; Chave et al., 2014) :

$$\text{AGB} = \alpha_0 \times \text{AGB}_{\text{Géom.}}^\beta \quad (2)$$

$$\text{AGB} = \alpha_0 \times \left(\text{WSG} \times \text{DHP}^2 \times \text{H} \times \frac{\pi}{4} \right)^\beta \quad (3)$$

$$\text{AGB} = \alpha \times \left(\text{WSG} \times \text{DHP}^2 \times \text{H} \right)^\beta \quad (4)$$

$$\alpha_0 = \frac{\alpha}{\left(\frac{\pi}{4} \right)^\beta} \quad (5)$$

où α et β sont les deux paramètres du modèle.

L'équation obtenue est appelée «équation de biomasse» et permet, une fois les paramètres α et β connus, l'estimation de l'AGB de l'individu sur base de trois traits morphologiques (WSG, DHP et H) facilement mesurables. Cependant, puisque chacune des variables (WSG, DHP et H) et chacun des paramètres (α et β) de l'équation de biomasse ont une influence directe sur l'estimation finale de l'AGB de l'individu, leurs mesures et leurs estimations se doivent d'être réalisées avec précision et soin.

Afin d'utiliser une équation de biomasse, il est nécessaire de définir les valeurs des paramètres α et β de celle-ci. Ces paramètres sont estimés (on dit que l'on paramètre le modèle) à l'aide de données morphologiques (DHP, WSG et H) et d'AGB connues, obtenues par des méthodes destructives employées sur un échantillon d'individus abattus. Cet échantillon de paramétrage est alors appelé échantillon de référence. Ce paramétrage est le plus souvent réalisé à l'aide de la méthode des moindres carrés (Crawley, 2007). L'échantillon de référence choisi pour paramétrer l'équation de biomasse définit en partie à la fois le domaine de validité, l'exactitude et la précision des valeurs d'AGB obtenues.

Le domaine de validité de l'équation de biomasse est défini par les caractéristiques taxonomiques et morphologiques des individus composant l'échantillon de référence. Les résultats obtenus à l'aide d'une équation de biomasse ne sont exacts que si les caractéristiques morphologiques et taxonomiques de l'individu dont l'AGB est à estimer sont similaires à celles des individus composant l'échantillon de référence de l'équation. Lorsque c'est bien le cas, on dit que l'individu dont l'AGB est à estimer se trouve dans le domaine de validité de l'équation de biomasse et les résultats obtenus peuvent alors être exacts. La précision des résultats d'une équation de biomasse augmente avec le nombre d'individus inclus dans l'échantillon de référence de l'équation, mais diminue avec la largeur du domaine de validité de l'équation. Ainsi, plus le nombre d'individus de l'échantillon de référence sera important, plus l'équation de biomasse produira des résultats précis, mais plus ces individus présenteront des caractéristiques taxonomiques et morphologiques variées, plus cette précision diminuera.

On peut ainsi définir deux grandes familles d'équations de biomasse tropicales, toutes deux pouvant mener à des résultats exacts, mais dont la précision diffère. D'une part, les équations de biomasse pantropicales, dont les paramètres ont été estimés sur base d'un échantillon important d'individus aux caractéristiques taxonomiques et morphologiques variées, provenant de sites d'étude répartis sur l'ensemble de la zone tropicale, et, d'autre part, les équations de biomasse locales, dont les paramètres ont été estimés sur base d'un échantillon plus restreint d'individus aux caractéristiques taxonomiques et morphologiques similaires, et provenant de sites d'étude géographiquement proches.

Ces deux familles d'équations de biomasse présentent des avantages et des inconvénients. Les équations pantropicales possèdent un large domaine de validité, mais une précision plus faible. Les équations pantropicales permettent l'utilisation d'une seule équation pour tout individu et tout site d'étude, ce qui facilite la comparaison des résultats entre sites ou espèces différent(e)s. Les équations de biomasse locales possèdent un domaine de validité plus restreint, mais une précision souvent supérieure. Cependant, du fait de leur domaine de validité restreint, elles ne sont souvent valables

que pour quelques espèces, ou que pour un site précis, ce qui nécessite le paramétrage de nouvelles équations de biomasse si l'on désire étudier d'autres individus provenant d'autres espèces, ou d'autres sites d'étude. De plus, ces équations locales sont bien souvent paramétrées sur base d'un nombre trop restreint d'individus, certes taxonomiquement ou géographiquement proches, mais dont la variabilité morphologique et taxonomique reste trop faible pour être représentative de l'ensemble des individus du site ou de l'espèce (à titre d'exemple, on peut citer l'étude de Djomo et al. [2010] où seulement 71 arbres sont utilisés dans l'échantillon de référence, dont seulement deux individus de plus de 20 cm de DHP). Enfin, les équations locales sont bien souvent le fruit d'une équipe scientifique restreinte, ce qui expose d'autant plus à un biais systématique dû à un effet expérimentateur.

On retrouve de nombreuses équations de biomasse dans la littérature, chacune présentant des paramètres et des mérites distincts. Pour ce qui est des équations pantropicales, bien que le sujet soit encore aujourd'hui ouvert au débat, les modèles pantropicaux de Feldpausch et al. (2012) et de Chave et al. (2014) restent aujourd'hui les plus communément utilisés dans la littérature, en raison de leur précision importante malgré leurs larges domaines de validité. À Yangambi, une équation locale a été produite et utilisée par Kearsley et al. (2013).

3. Le diamètre à hauteur de poitrine

Le plus souvent, dans le cadre des études de l'AGB, le DHP d'un arbre est mesuré pour des individus de plus de 10 cm de DHP. Le DHP peut atteindre plus d'un mètre en forêt tropicale. Dans la réserve de Yangambi, un spécimen de *Brachystegia laurentii* (De Wild.) Louis ex Hoyle de 162,2 cm de DHP a pu être mesuré (Kearsley et al., 2013).

Le DHP est le premier prédicteur de l'AGB d'un arbre, c'est donc la variable qui a le plus grand impact sur le calcul de l'AGB d'un individu (Chave et al., 2005). Étant élevé au carré dans l'équation de biomasse, son influence sur l'AGB augmente de façon quadratique. Ce sont donc les arbres de grand DHP qui représentent la plus grande part de l'AGB d'une parcelle. Sur le terrain, cette assertion a pu être prouvée sur base de données provenant de sites répartis sur l'ensemble des forêts d'Afrique centrale, notamment la réserve de Yangambi. Cette étude, menée en Afrique centrale par Bastin et ses collaborateurs (Bastin et al., 2015a), a pu mettre en évidence que les individus possédant les 20 plus importants DHP d'une parcelle d'un hectare représenteraient en moyenne 50% ($\pm 10\%$) de l'AGB de cette parcelle. Ce chiffre monterait à 83% ($\pm 8\%$) si les individus possédant les 100 plus importants DHP sont considérés. Étant donné l'impact important du DHP sur l'AGB, il convient donc de s'assurer que sa mesure soit réalisée avec la plus grande précision possible, en particulier dans le cas des arbres de DHP important, où la moindre erreur de mesure implique une erreur plus importante encore sur l'AGB calculée.

Bien que le DHP soit, par définition, mesuré à 130 cm du sol, ce point de mesure (*Point Of Measurement*, POM), n'est pas toujours utilisable dans la pratique. En effet, l'arbre peut présenter une déformation, des racines échasses, ou des contreforts

à 130 cm du sol. Dans ce cas, il est nécessaire de choisir un nouveau POM pour l'individu, le plus souvent situé de 10 à 50 cm au-dessus de la déformation. Ce nouveau POM doit alors être noté et être clairement marqué sur chaque individu, afin d'assurer la reproductibilité de la mesure du DHP si une vérification de la mesure s'avère nécessaire. Le plus souvent, c'est à l'aide d'une ligne horizontale faite à la peinture à même le tronc de l'arbre que ce marquage est réalisé. Ce marquage devient par ailleurs essentiel si l'on envisage de réaliser le suivi de la croissance d'un individu sur une période donnée. Enfin, il est bon de noter qu'en région tropicale, la couleur rouge attire les termites, qui peuvent alors dégrader le marquage en quelques mois, cette couleur est donc à éviter.

4. La densité du bois

La densité du bois utilisée dans le cadre des études de stock de carbone, c'est-à-dire la WSG, est, comme nous l'avons vu plus haut, définie comme le rapport entre le poids sec et le volume frais de l'échantillon étudié. Ce rapport entre deux caractéristiques du bois dans deux états d'humidité différents permet de calculer le poids sec d'un individu (son AGB) sur base de son volume mesuré sur pied, c'est-à-dire frais. La WSG d'un arbre oscille entre 0,1 et 1,5 g.cm⁻¹ dans le monde (Chave et al., 2009) et entre 1,3 g.cm⁻¹ (pour un spécimen de *Musanga cecropioides* R.Br. ex Tedlie) et 12 180,0 g.cm⁻¹ (pour un spécimen de *Spathodea campanulata* P. Beauv.) dans la réserve de Yangambi (Kearsley et al., 2013).

La WSG est le deuxième plus important prédicteur de l'AGB d'un arbre en forêt tropicale (Chave et al., 2005; Fayolle et al., 2013). Celle-ci peut cependant varier au sein même d'un individu, aussi bien dans le sens radial que dans le sens longitudinal (Plourde et al., 2014; Wassenberg et al., 2015; Beeckman, 2016). Cette variation peut être très importante et pourrait, si elle est négligée, biaiser les estimations de l'AGB d'un individu. À titre d'exemple, il a été reporté que certains individus d'*Heliocarpus appendiculatus* Turcz., une espèce pionnière de forêt tropicale d'Amérique du Sud, peuvent voir leur WSG multipliée par 4,3 entre la WSG de leur bois de cœur et la WSG de leur bois sous l'écorce (Wiemann & Williamson, 1988).

Théoriquement, afin de prendre en compte l'ensemble des WSG de l'individu, la valeur de WSG utilisée devrait être la moyenne de l'ensemble des WSG de l'individu, pondérée par le volume où chacune de ces WSG s'applique (et non pas la WSG d'un seul échantillon de bois de cet individu). Cette valeur moyenne est cependant impossible à obtenir de façon réaliste. Plusieurs auteurs ont donc développé des méthodes permettant non pas de calculer la valeur moyenne de l'ensemble des WSG de l'individu, mais d'identifier les parties de l'arbre où la WSG du bois serait équivalente à cette valeur de WSG moyenne. Ainsi, Bastin et al. (2015b) ont pu observer empiriquement que la WSG du bois directement sous l'écorce de 14 espèces originaires du bassin du Congo peut être considérée comme équivalente à la WSG moyenne calculée sur l'ensemble du profil radial de l'individu. Les variations de WSG dans l'axe radial de l'arbre pourraient alors être négligées, sans grandes conséquences sur le résultat final de l'estimation de

l'AGB, si c'est la WSG du bois directement sous l'écorce qui est utilisée pour le calcul d'AGB. Williamson & Wiemann (2010) ont quant à eux pu démontrer mathématiquement que, dans le cas d'une variation de WSG linéaire entre cœur et écorce, ce n'est pas le bois sous l'écorce mais le bois situé à deux tiers de la distance entre cœur et écorce qui présente une WSG équivalente à la WSG moyenne calculée sur l'ensemble du profil radial de l'individu (Williamson & Wiemann, 2010; Wassenberg et al., 2015). Cette approche mathématique, connue sous le nom d'«approximation de Wiemann» possède néanmoins le désavantage d'être plus difficile à mettre en pratique sur le terrain que l'approximation de Bastin et al. (2015b).

Les variations de WSG dans l'axe longitudinal semblent, quant à elles, être plus complexes et plus difficiles à interpréter et modéliser (Wiemann & Williamson, 2013; Wassenberg et al., 2015). Wassenberg et al. (2015) ont pu néanmoins observer, sur base d'individus de régions tempérées (Allemagne) et subtropicales (Chine), une tendance générale permettant de positionner le bois de WSG équivalente à la WSG moyenne calculée sur l'ensemble du profil longitudinal de l'individu à un tiers de la hauteur de l'arbre.

La mesure «idéale» de la WSG en vue de l'estimation du stock de carbone d'un individu devrait donc être réalisée à un tiers de sa hauteur et directement sous l'écorce, ou à deux tiers de la distance entre cœur et écorce, selon les auteurs (Williamson & Wiemann, 2010; Bastin et al., 2015b; Wassenberg et al., 2015). Elle est cependant difficile à réaliser sur le terrain, en particulier dans le cadre de campagnes à grande échelle où plusieurs milliers d'individus devraient être échantillonnés.

Les mesures de WSG sont obtenues via la mesure directe du poids sec et du volume frais. La mesure précise et exacte du poids sec d'un échantillon nécessite un séchage complet en étuve (*oven dry*), la moindre humidité résiduelle augmentant la valeur de l'estimation de la WSG. Ce séchage complet est donc nécessaire, et est obtenu le plus souvent par étuvage durant plusieurs heures, à une température légèrement supérieure à 100 °C (voir Maniatis et al. [2011]), pour un protocole de séchage complet). Il est bon de noter que le séchage à l'air libre (*air dry*) ne correspond pas au séchage en étuve (*oven dry*). Dans le cas d'un séchage à l'air libre, une humidité résiduelle (entre 8 et 15%, selon la méthodologie) reste présente dans l'échantillon lors de la mesure. Ce type de mesure ne peut donc pas être directement utilisé pour estimer la WSG d'un échantillon (Williamson & Wiemann, 2010).

Le volume frais d'un échantillon est obtenu le plus souvent par la méthode de déplacement d'eau (*Water Displacement Method*). Cette méthode est elle-même sujette à une erreur inhérente de l'ordre de 3% (Maniatis et al., 2011). Il convient donc d'être prudent lors de la mesure de la WSG, aussi bien lors de la mesure en elle-même que lors de la sélection de la partie de l'arbre à échantillonner.

Il existe de nombreuses autres méthodes permettant la mesure de la WSG, la plupart permettant d'obtenir un profil radial de WSG. Ce profil n'est pas toujours nécessaire dans le cadre de l'estimation de l'AGB, mais peut s'avérer être crucial dans d'autres domaines de recherche, comme dans le cadre de l'évaluation des performances des individus ou l'étude des qualités physiques du bois (Beeckman, 2016).

À titre d'exemple, on peut citer trois autres méthodes, chacune possédant leurs avantages et leurs inconvénients. En premier lieu, nous pouvons citer la tomographie à rayons X (De Ridder et al., 2011 ; Bastin et al., 2015b), une technique qui permet d'obtenir le profil de WSG (ainsi qu'un profil dendrochronologique) précis de l'individu, mais qui a le désavantage d'être particulièrement coûteuse et semi-intrusive (une carotte de bois avec un diamètre de 5 mm est prélevée). La résistographie (De Ridder et al., 2010) est quant à elle également une technique semi-intrusive (la mèche de perce ne fait que 1 à 2 millimètres de diamètre) permettant d'estimer le profil de WSG de l'individu sur base des variations de la résistance de son bois. Cette technique ne donne cependant qu'une idée assez générale des variations de WSG le long du profil, et non une estimation absolue de la WSG. Elle est, de plus, particulièrement sensible aux variations en humidité relative du bois le long du profil. Enfin, la tomographie sonore (De Ridder et al., 2010) est une technique non-intrusive, permettant d'estimer une valeur moyenne de WSG (et non un profil) sur base de la vitesse de déplacement du son dans le bois. La précision de cette dernière technique reste cependant sujette à débat.

5. La hauteur totale

La hauteur totale d'un arbre est mesurée du niveau du sol (au pied de l'arbre) au point le plus haut de la couronne. Cette hauteur peut atteindre 94,1 m en forêt tropicale (Asner, 2016). Dans la réserve de Yangambi, un spécimen de *Cynometra hankei* Harms de 60,5 m de hauteur totale a pu être mesuré. La hauteur totale d'un arbre est influencée par trois facteurs principaux : le DHP de l'individu, sa phylogénie et les caractéristiques environnementales et climatiques de son milieu de croissance (Baker et al., 2004). Il en découle donc que deux individus de DHP similaires peuvent présenter des hauteurs totales très différentes si leurs espèces et/ou les facteurs environnementaux et climatiques de leurs milieux de croissance diffèrent de façon importante.

Bien que la hauteur totale de l'individu soit seulement le troisième plus important prédicteur de l'AGB d'un arbre en forêt tropicale (Chave et al., 2005), son influence reste importante. Ainsi, dans la réserve de Yangambi, c'est justement la hauteur totale des arbres qui s'avère être le facteur limitant l'AGB, si on la compare à l'AGB d'individus provenant d'autres sites d'études. En effet, dans le cadre d'une étude comparative reprenant plusieurs sites répartis sur l'ensemble des forêts du bassin du Congo, Kearsley et al. (2013) ont pu démontrer qu'à DHP équivalents, les arbres des forêts primaires de Yangambi ont tendance à présenter des hauteurs totales inférieures aux hauteurs totales mesurées sur des individus provenant de régions plus en périphérie du bassin, notamment au Gabon. Selon cette étude, ces différences pourraient être dues à des propriétés climatiques et pédologiques particulières à la région, ou à un cortège floristique particulier à la région, ou encore à des perturbations passées, naturelles ou anthropiques, ces trois facteurs n'étant pas mutuellement exclusifs (Kearsley et al., 2013).

La mesure de la hauteur des individus est le plus souvent réalisée à l'aide d'un clinomètre à niveau ou d'un clinomètre laser. Cette mesure est relativement difficile à

réaliser de façon précise en forêt tropicale à canopée fermée (Hunter et al., 2013) et nécessite bien souvent à la fois une zone dégagée devant l'arbre à mesurer, et une ligne de vue directe sur le sommet de sa couronne.

6. Les données non mesurées

Comme nous l'avons montré plus haut, la hauteur totale de l'individu et sa WSG sont deux mesures relativement difficiles à réaliser. Il arrive ainsi que celles-ci ne soient pas mesurées en pratique, mais estimées sur base d'autres traits morphologiques ou taxonomiques de l'individu.

Dans le cas de la WSG, il a pu être démontré que la plus grande partie de la variabilité interindividuelle pouvait être expliquée par la phylogénie des individus (Baker et al., 2004; Chave et al., 2006; Maniatis et al., 2011). La WSG moyenne de l'espèce est donc très souvent utilisée comme approximation de la WSG de l'individu lui-même. La valeur de la WSG moyenne de l'espèce peut être calculée à l'aide de bases de données de WSG disponibles sur internet, ou sur base de mesures réalisées sur des échantillons conservés en xylariums (Chave et al., 2009; Maniatis et al., 2011). Cependant, il est nécessaire de garder à l'esprit la part substantielle de variabilité existant toujours entre individus de la même espèce, ainsi qu'à l'intérieur même de chaque individu. La WSG moyenne de l'espèce doit donc être traitée avec prudence et circonspection lors de son utilisation dans le calcul de l'AGB d'un individu.

Dans le cas de la hauteur totale de l'individu, il est courant qu'une équation dite allométrique hauteur/diamètre soit utilisée, permettant alors d'estimer la hauteur totale d'un individu en fonction de son DHP (et parfois de son espèce, et/ou des caractéristiques climatiques et environnementales de son milieu de croissance) (Nascimento & Laurance, 2002; Baker et al., 2004; Malhi et al., 2006). Dans certains cas, l'équation allométrique hauteur/diamètre est directement intégrée dans l'équation de biomasse, où la hauteur totale n'apparaît alors plus. Lorsqu'une équation allométrique hauteur/diamètre est utilisée pour estimer la hauteur totale de l'individu, le DHP intervient alors trois fois dans le calcul de l'AGB : deux fois pour le carré du DHP dans l'équation de biomasse et une fois pour la hauteur, via l'équation allométrique hauteur/diamètre. Ainsi, du fait du poids supplémentaire du DHP dans les estimations d'AGB, celui-là se doit d'être mesurée avec d'autant plus de précision et de soin. C'est particulièrement vrai dans le cas des arbres de DHP élevés, du fait de la part importante de l'AGB que ceux-ci représentent, comparativement aux arbres de DHP plus restreints.

Comme c'est le cas pour les équations de biomasse, il est nécessaire de s'assurer de la qualité d'une équation allométrique hauteur/diamètre avant d'en faire usage, et de s'assurer que son domaine de validité correspond bien à la fois aux caractéristiques morphologiques et taxonomiques de l'individu dont on veut estimer la hauteur totale, mais aussi aux caractéristiques climatiques et environnementales de son milieu de croissance. Pour être de bonne qualité, l'équation allométrique hauteur/diamètre se doit d'être paramétrée sur base d'un échantillon important, composé d'arbres de DHP variés. Pour que le domaine de validité de l'équation allométrique hauteur/

diamètre corresponde aux caractéristiques climatiques et environnementales du milieu de croissance de l'individu à mesurer, il faut que l'ensemble des individus composant l'échantillon de référence de celle-ci soit issu d'un milieu de croissance aux caractéristiques climatiques et environnementales similaires. Enfin, pour que le domaine de validité de l'équation allométrique hauteur/diamètre corresponde aux caractéristiques taxonomiques de l'individu à mesurer, il faudrait, idéalement, que l'ensemble des individus composant l'échantillon de référence de celle-ci soit issu de la même espèce. Cette dernière contrainte, souvent respectée en forêt tempérée (Ter-Mikaelian & Korzukhin, 1997; Shepashenko et al., 1998), est cependant impossible à satisfaire en forêt tropicale, où il existe entre 40 000 et 53 000 espèces d'arbres (Ferry Slik et al., 2015) et où un seul hectare de forêt peut contenir près de 300 espèces d'arbres différentes (De Oliveira & Mori, 1999). Dans la réserve de Yangambi, des valeurs allant jusqu'à 92 espèces à l'hectare ont pu être observées. Il est donc irréaliste de vouloir paramétrer une équation allométrique hauteur/diamètre pour chacune des espèces rencontrées. On utilise donc, en forêt tropicale, des modèles allométriques hauteur/diamètre multi-espèces, dont le domaine de validité s'étend sur toutes les espèces rencontrées, au prix d'une diminution sensible de la précision de l'estimation de la hauteur totale de l'arbre.

Ces vérifications peuvent sembler fastidieuses, mais sont capitales dans le cadre de l'estimation de l'AGB d'un individu. En effet, il a été prouvé qu'un choix d'équation allométrique hauteur/diamètre mal adapté à l'individu dont on cherche à estimer l'AGB est la première source d'erreur sur cette estimation d'AGB lorsqu'une équation allométrique hauteur/diamètre y est intégrée (Chave et al., 2004).

Comme nous l'avons vu plus haut, la hauteur totale d'un arbre dépend en partie des facteurs environnementaux et climatiques de son milieu de croissance. Ainsi, bien que de nombreux modèles allométriques hauteur/diamètre pantropicaux et multi-espèces soient disponibles (Feldpausch et al., 2011; Chave et al., 2014), il peut être utile de faire usage de modèles allométriques hauteur/diamètre locaux, si ceux-ci sont disponibles (Hunter et al., 2013; Kearsley et al., 2013). Ces modèles locaux, calculés sur base d'individus de la région d'étude, permettent la prise en compte des facteurs environnementaux et climatiques spécifiques au milieu de croissance local, ainsi que d'une partie de l'effet espèce, l'échantillon de référence ne comprenant que des espèces locales. La prise en compte de ces deux facteurs dans le paramétrage de l'équation augmente ainsi significativement la précision de l'estimation de l'AGB des individus, au prix d'une diminution du domaine de validité de celle-ci.

Dans la réserve de Yangambi, à défaut de mesures directes de la hauteur totale des individus, il est par conséquent préférable de faire usage de l'équation allométrique hauteur/diamètre locale définie par Kearsley et ses collaborateurs (2013), laquelle permet d'éviter une surestimation de près de 24 % de l'AGB des individus par rapport à l'AGB estimée sur base de modèles allométriques hauteur/diamètre pantropicaux.

7. Discussion et conclusions

Hauteur, DHP et WSG du bois sont les trois plus importants prédicteurs de l'AGB d'un individu en forêt tropicale (Chave et al., 2005). De ce fait, leurs mesures (ou estimations) se doivent d'être réalisées avec précision et exactitude. Ces trois facteurs ne sont cependant pas les seules variables influençant l'AGB d'un individu, et d'autres facteurs, moins souvent pris en compte dans la littérature, peuvent influencer l'AGB de l'individu. C'est notamment le cas de la surface et de la profondeur de couronne (Ploton et al., 2016), qui permettent la prise en compte du volume de la couronne de l'arbre lors des estimations de l'AGB. Lorsque ces variables sont intégrées à l'équation de biomasse, elles permettent une augmentation sensible de l'exactitude de l'estimation de l'AGB. C'est particulièrement vrai pour les individus de grand diamètre, où la prise en compte du volume de couronne peut régulièrement corriger un biais sur l'estimation de l'AGB de l'individu de plus d'1 Mg (Ploton et al., 2016).

Pour contourner les difficultés des mesures volumétriques de l'arbre (DHP, hauteur, volume de couronne, etc.), certains chercheurs ont recours aux techniques de LiDAR terrestre (Hildebrandt & Iost, 2012). Cette technique permet d'obtenir une mesure détaillée de la structure tridimensionnelle de l'arbre, et ainsi une estimation très précise du volume de l'individu. Le LiDAR terrestre reste néanmoins difficile à mettre en place à grande échelle, du fait de son coût et des difficultés techniques de sa mise en œuvre. Afin de contourner ce problème, une méthode alternative moins coûteuse et plus facile d'accès, se basant non plus sur le LiDAR mais sur de la photogrammétrie, a récemment été proposée par Bauwens et al. (2017) afin d'obtenir des résultats similaires. Cette dernière technique reste cependant à développer en détails.

Certains chercheurs, notamment Clark & Kellner (2012), remettent en question l'intérêt des estimations de la biomasse des individus dans le cadre du suivi de l'AGB d'une forêt. En effet, comme nous l'avons vu, l'estimation des stocks d'AGB d'une forêt est obtenue en trois étapes. En premier lieu, un échantillon de référence d'individus abattus est établi pour paramétrer une équation de biomasse correspondante aux individus de la forêt étudiée. Cette équation de biomasse est ensuite utilisée pour estimer le stock d'AGB des individus d'une ou plusieurs parcelles représentatives de la forêt. L'AGB totale de ces parcelles représentatives est enfin utilisée pour estimer une AGB à l'hectare moyen de la forêt qui est alors employée pour estimer l'AGB totale de la forêt, via la surface totale estimée par télédétection. Ce que propose Clark & Kellner (2012), c'est d'abandonner l'étape d'évaluation des stocks d'AGB au niveau de l'individu, en créant une équation faisant le lien direct entre les deux valeurs réellement mesurées : les données de télédétection et l'AGB de l'échantillon de référence. Pour ce faire, l'échantillon de référence devrait être choisi sous la forme d'une parcelle d'individus, et non sous la forme d'individus indépendants et séparés géographiquement. L'équation serait alors paramétrée sur base des données de télédétection aux coordonnées géographiques de la (des) parcelle(s) de référence et de l'AGB mesurée sur celle(s)-ci. Une fois paramétrée, cette équation pourrait alors permettre l'estimation de l'AGB de l'ensemble des parcelles de la forêt, sur base des données de télédétection aux coordonnées géographiques de chacune d'entre elles.

Ce changement de paradigme, s'accompagnerait ainsi d'un changement d'échelle d'étude, passant du niveau de l'individu au niveau de la parcelle.

Bien qu'il soit encore nécessaire de réunir une quantité importante de mesures destructives d'AGB par parcelles (et des données de télédétection correspondantes) pour pouvoir mettre cette méthode en pratique, cette approche pourrait s'avérer particulièrement efficace au Congo et dans la région de Yangambi, où des campagnes régulières d'inventaires de terrain à grande échelle promettent d'être difficiles à mettre en œuvre.

Les équations de biomasse, correctement utilisées, restent ainsi l'une des meilleures techniques permettant d'estimer rapidement et précisément l'AGB d'un arbre sur pied à Yangambi. Cependant, il faut garder à l'esprit qu'une forêt ne se résume pas à une collection d'arbres, et qu'une approche holistique est nécessaire afin d'estimer le stock de carbone d'une forêt : la composition floristique et l'hyper-dominance de certaines espèces à forte AGB (Chave et al., 2006; Poorter & Bongers, 2006; Maniatis et al., 2011), la biodiversité (Díaz et al., 2009), le stade de maturité et la structure diamétrique du peuplement (Bauters et al., 2015; Sellan et al., 2017), le niveau de perturbation et la fragmentation de l'écosystème forestier (Chaplin-Kramer et al., 2015) sont quelques-uns des facteurs influençant l'AGB des individus. Ce n'est donc que via une compréhension approfondie de ces différents facteurs écologiques qu'une meilleure compréhension du cycle du carbone forestier mondial pourra être établie, permettant alors de formuler des réponses et apporter des solutions aux grands défis environnementaux mondiaux actuels (Grassi et al., 2017).

Bibliographie

- Achard F. et al., 2014. Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Glob. Change Biol.*, **20**(8), 2540-2554.
- Asner G.P., 2016. Mapping forest composition & carbon stocks in Sabah for conservation & management decision-making. *In: International conference on the heart of Borneo 2016. Enabling & empowering conservation through science-policy interface, conservation finance & community engagement.*
- Baker T.R. et al., 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Glob. Change Biol.*, **10**, 545-562.
- Bastin J.F. et al., 2015a. Seeing Central African forests through their largest trees. *Sci. Rep.*, **5**, 13156.
- Bastin J.F. et al., 2015b. Wood specific gravity variations and biomass of Central African tree species: The simple choice of the outer wood. *PLoS One*, **10**(11), 1-16.
- Bauters M. et al., 2015. Functional identity explains carbon sequestration in a 77-year-old experimental tropical plantation. *Ecosphere*, **6** (October), 1-11.
- Bauwens S. et al., 2017. Terrestrial photogrammetry: a non-destructive method for modelling irregularly shaped tropical tree trunks. *Methods Ecol. Evol.*, **8**(4), 460-471.
- Beeckman H., 2016. Wood anatomy and trait-based ecology. *IWA J.*, **37**(2), 127-151.
- Brown S., Gillespie A.J.R. & Lugo A.E., 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *For. Sci.*, **35**(4), 881-902.

- Chaplin-Kramer R. et al., 2015. Degradation in carbon stocks near tropical forest edges. *Nat. Commun.*, **6**, 10158.
- Chave J. et al., 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, **359**(1443), 409-20.
- Chave J. et al., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, **145**(1), 87-99.
- Chave J. et al., 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecol. Appl.*, **16**(6), 2356-67.
- Chave J. et al., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.*, **12**(4), 351-66.
- Chave J. et al., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Change Biol.*, 3177-3190.
- Clark D.B. & Kellner J.R., 2012. Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. *J. Veg. Sci.*, **23**(6), 1191-1196.
- Crawley M.J., 2007. *The R book*. Chichester, United Kingdom: John Wiley & Sons, Ltd.
- De Oliveira A.A. & Mori S.A., 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodivers. Conserv.*, **8**(9), 1219-1244.
- De Ridder M., Van den Bulcke J., Beeckman H. & Van Acker J., 2010. In the heart of the limba tree (*Terminalia superba* Engl. & Diels): detection methods for heart rot and false heartwood. *Wood Sci. Conserv. Cult. Herit. Braga 2008 Proc. Int. Conf. held by COST Action IE0601 Braga (Portugal), 5-7 Novemb. 2008*, 175-179.
- De Ridder M. et al., 2011. High-resolution proxies for wood density variations in *Terminalia superba*. *Ann. Bot.*, **107**(2), 293-302.
- Díaz S., Hector A. & Wardle D.A., 2009. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, **1**(1), 55-60.
- 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. *For. Ecol. Manag.*, **260**(10), 1873-1885.
- Fayolle A. et al., 2013. Tree allometry in Central Africa: testing the validity of pantropical multi-species allometric equations for estimating biomass and carbon stocks. *For. Ecol. Manag.*, **305**, 29-37.
- Feldpausch T.R. et al., 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, **8**(5), 1081-1106.
- Feldpausch T.R. et al., 2012. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, **9**(8), 3381-3403.
- Ferry Slik J.W. et al., 2015. Correction for Slik et al., An estimate of the number of tropical tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **112**(33), E4628-E4629.
- Grassi G. et al., 2017. The key role of forests in meeting climate targets requires science for credible mitigation. *Nat. Clim. Chang.*, **7**(February).
- Hildebrandt R. & Iost A., 2012. From points to numbers: a database-driven approach to convert terrestrial LiDAR point clouds to tree volumes. *Eur. J. For. Res.*, **131**(6), 1857-1867.
- Hunter M.O., Keller M., Victoria D. & Morton D.C., 2013. Tree height and tropical forest biomass estimation. *Biogeosciences*, **10**(12), 8385-8399.
- Kearsley E. et al., 2013. Conventional tree height-diameter relationships significantly overestimate aboveground carbon stocks in the Central Congo Basin. *Nat. Commun.*, **4**, 2269.
- Le Quéré C. et al., 2016. Global carbon budget 2016. *Earth Syst. Sci. Data*, **8**(2), 605-649.
- Lewis S.L., 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.*, **361**(1465), 195-210.

- Lewis S.L. et al., 2009. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature*, **457**(7232), 1003-6.
- Malhi Y. & Grace J., 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends Ecol. Evol.*, **15**(8), 332-337.
- Malhi Y. et al., 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Glob. Change Biol.*, **12**(7), 1107-1138.
- Maniatis D. et al., 2011. The potential of using xylarium wood samples for wood density calculations: a comparison of approaches for volume measurement. *iForest – Biogeosciences For.*, **4**(4), 150-159.
- Nascimento H.E.M. & Laurance W.F., 2002. Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. *For. Ecol. Manage.*, **168**(1-3), 311-321.
- Pan Y. et al., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, **333**(6045), 988-993.
- Ploton P. et al., 2016. Closing a gap in tropical forest biomass estimation: Taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, **13**(5), 1571-1585.
- Plourde B.T., Boukili V. & Chazdon R., 2014. Radial changes in wood specific gravity of tropical trees: inter- and intra-specific variation during secondary succession. *Funct. Ecol.*, **29**(1), 111-120.
- Poorter L. & Bongers F., 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, **87**(7), 1733-43.
- Sellan G. et al., 2017. Testing a general approach to assess the degree of disturbance in tropical forests. *J. Veg. Sci.*, **28**(3), 459-668.
- Shepashenko D., Shvidenko A. & Nilsson S., 1998. Phytomass (live biomass) and carbon of Siberian forests. *Biomass Bioenergy*, **14**(1), 21-31.
- Ter-Mikaelian M.T. & Korzukhin M.D., 1997. Biomass equations for sixty-five North American tree species. *For. Ecol. Manag.*, **97**(1), 1-24.
- Verbeeck H., Boeckx P. & Steppe K., 2011. Tropical forests: include Congo Basin. *Nature*, **479**(7372), 179.
- Wassenberg M., Chiu H.S., Guo W. & Spiecker H., 2015. Analysis of wood density profiles of tree stems: incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. *Trees - Struct. Funct.*, **29**(2), 551-561.
- Wiemann M.C. & Williamson G.B., 1988. Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. *Wood Fiber Sci.*, **20**(3), 344-349.
- Wiemann M.C. & Williamson G.B., 2013. *Biomass determination using wood specific gravity from increment cores*. Madison, WI, USA: Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.
- Williamson G.B. & Wiemann M.C., 2010. Measuring wood specific gravity...Correctly. *Am. J. Bot.*, **97**(3), 519-24.