



HAL
open science

Variabilité de la structure de la canopée en forêt tropicale humide : l'apport de la très haute résolution spatiale en Guyane Française

Youven Goulamoussène

► To cite this version:

Youven Goulamoussène. Variabilité de la structure de la canopée en forêt tropicale humide : l'apport de la très haute résolution spatiale en Guyane Française. Géologie appliquée. Université de Guyane, 2016. Français. <NNT : 2016YANE0006>. <tel-01527553>

HAL Id: tel-01527553

<https://theses.hal.science/tel-01527553v1>

Submitted on 24 May 2017

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

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



HAL Authorization

UNIVERSITE DE LA GUYANE

Ecole Doctorale 587

« Diversités, santé et développement en Amazonie »

DFR « Sciences et Technologies »

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur de L'Université de la Guyane

Présentée par

Youven Goulamoussène

Variabilité de la structure de la canopée en forêt tropicale humide

L'apport de la très haute résolution spatiale en Guyane

Française

Sous la direction de Bruno HÉRAULT et de Laurent LINGUET

Soutenue le 30 Novembre 2016 à Cayenne devant le jury
composé de

Enguerran	GRANDCHAMP	HDR, UG	Rapporteur
Alain	ROUSTEAU	HDR, UG	Rapporteur
Frédérique	SEYLER	HDR, IRD	Examineur
Philippe	LEJEUNE	Ulg-Gembloux ABT	Examineur
Abdennebi	OMRANE	HDR, UG	Président du jury
Bruno	HÉRAULT	CR, CIRAD	Directeur de thèse



Résumé

La Guyane française est une région située sur le Plateau des Guyanes en Amérique du sud. Elle présente à la fois une grande originalité en termes de biodiversité, un bon état de conservation et une forte contribution au stock de carbone Amazonien. Les connaissances sur l'évolution de la structure forestière de la Guyane française restent cependant insuffisantes pour offrir une gestion optimale à l'échelle du territoire. La disponibilité sans précédent de données de télédétection à très haute résolution spatiale telles que le LiDAR, sur de larges couvertures nous offre l'opportunité d'évaluer la ressource forestière de la Guyane Française. Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse visent prioritairement à étudier la structure et les variations de la hauteur de canopée, les facteurs déterminant sa variabilité ainsi que les conséquences des activités d'exploitation forestière. Les données utilisées au cours de la thèse proviennent d'un LiDAR aéroporté et des données de terrains de l'Office National des Forêts (ONF). Ce manuscrit de thèse est divisé en trois grandes parties. La première partie introduit la problématique et fixe les objectifs de la thèse. La seconde partie prend la forme dite « sur article », c'est-à-dire que les différents chapitres qui la compose sont des articles scientifiques publiés ou en cours de publication, elle est composée de trois études. (i) Une étude concernant la détection des trouées et des déterminants environnementaux sur la distribution de tailles des trouées en forêt non exploitée : Comment caractériser la distribution de taille des trouées et est-ce qu'il y a des déterminants environnementaux qui influencent la distribution statistique de taille de trouées ? Cet article a été soumis dans *Biogeoscience*. (ii) Une étude du contrôle de l'environnement sur la structure et les variations de la hauteur de canopée à différentes résolutions spatiales. Quelles échelles spatiales sont pertinentes pour analyser les déterminants environnementaux des variations de hauteur de la canopée en forêt tropicale à partir des données de télédétection ? Comment l'environnement peut aider, ou pas, à cartographier la hauteur de la canopée en forêt tropicale ? Cet article a été accepté pour publication dans *Remote Sensing*. (iii) Une troisième étude où nous avons quantifié les effets de l'exploitation à faible impact (EFI) sur la structure et la variation de la hauteur de canopée. Quelles sont les effets de l'exploitation forestière sur les variations de hauteur de canopée et sur la distribution de taille des trouées ? Cet article sera soumis pour publication dans une revue scientifique (*Forest Ecology and Management*). Dans la dernière partie, après une synthèse des principaux résultats, nous proposons des pistes de développement.

Abstract

French Guiana is a region located on the Guiana Shield in South America. It presents at the same time a high originality in biodiversity, a good state of conservation and a strong correlation to Amazonian carbon stocks. Knowledge on evolution of the forest structure of French Guiana is however still insufficient to bring an optimal management at territory scale. Availability as never seen before of remote sensing data at high spatial resolution such as LiDAR, on large coverage, offers the opportunity to assess the forest resource in French Guiana. The work done during this thesis aims mostly to study the structure and the variations of the canopy height, the factors determining its variability and the consequences of forest logging activities. The data used during this thesis come from an airborne LiDAR and field data from Office National des Forêts (ONF). This thesis manuscript is divided in three parts. The first part introduces the problem and sets the objectives of the thesis. The second part takes the so-called "article" form, that is, the different chapters that compose it are scientific articles published or in the course of publication, it is composed of three studies (I) A study on the gaps detection and environmental determinants on the gap sizes distribution in natural forest : How to characterize the gap size distribution and are there environmental determinants that influence the statistical distribution of gap size ,? This article has been submitted in Biogeoscience. (ii) A study of the control of the environment on the canopy height structure and variations at different spatial resolutions. Which spatial scales are relevant for analyzing the environmental determinants of canopy height changes in tropical forests from remote sensing data? How can the environment help or not map the height of the canopy in the rainforest? This article was accepted for publication in Remote Sensing. (iii) a third study where we quantified the effects of Reduced Impact Logging (RIL) on the structure and variation of canopy height. What are the effects of logging on canopy height variations and gap size distribution? This article will be submitted for publication in a Forest Ecology and Management journal. In the last part, after a synthesis of the main results, we propose a the conclusion.

Table des matières

I	Introduction générale	1
1	Contexte des forêts tropicales	3
1	Les forêts tropicales dans le monde	3
2	La gestion durable des forêts tropicales	5
2.1 À l'échelle globale	5
2.2 À l'échelle locale	7
2	Le rôle des trouées dans les forêts tropicales	9
1	Définition générale	10
2	Conséquences de la trouée dans la canopée	10
3	Les conséquences des trouées d'exploitation	12
3	Apport de la télédétection	15
1	Analyse de la canopée à partir de la télédétection optique . . .	16
2	Analyse de la canopée à partir de la télédétection active . . .	19
4	Cadre guyanais	23
1	Contexte forestier guyanais	23
2	Gestion de la forêt tropicale guyanaise	25
3	Le massif forestier de Régina	28
5	Cadre scientifique et structure de la thèse	31
1	Objectifs et questions de recherche	31
2	Données	37
3	Structure du document	40

II Études 43

6	Environmental control of natural gap size distribution in tropical forests	45
1	Abstract	46
2	Introduction	46
3	Materials and Methods	49
3.1	Data source	49
3.1.1	LiDAR data	49
3.1.2	Environmental data	50
3.1.2.1	Slope	50
3.1.2.2	Topographic exposure	50
3.1.2.3	Drained area	51
3.1.2.4	Hydraulic altitude	51
3.1.2.5	Terrain ruggedness index	51
3.1.2.6	HAND	51
3.2	Forest gap definition	52
3.2.1	Height threshold	52
3.2.2	Minimum gap size	53
3.3	Modeling gap size distribution	53
3.3.1	Model inference	54
3.3.1.1	Metropolis-Hastings algorithm	54
3.3.2	Univariate environmental effects	55
3.3.2.1	Variable transformation	55
3.3.3	Multivariate model	56
	Principal component analysis	56
	Model	56
4	Results	57
4.1	Gap delineation	57
4.2	Basic statistics	57
4.3	Univariate models	60
4.4	The multivariate model	60
5	Discussion	61
5.1	Methodology	61
5.1.1	Gap Detection	61
5.2	Environmental effects on gap size frequency distribution	64
5.2.1	Slope	65
5.2.2	Water Saturation	65
5.2.3	Topographic Exposure	66
6	Conclusion	66
7	acknowledgements	67

7	Weak Environmental Controls of Tropical Forest Canopy Height in the Guiana Shield	69
1	Introduction	71
2	Material and Methods	75
2.1	Study Site	75
2.2	LiDAR DEM and DCM	75
2.2.1	Environmental Variables	77
2.2.1.1	Hydrological variables	77
2.2.1.2	Topographical variables	78
2.3	Data Analysis	80
2.3.1	Spatial Autocorrelation	80
2.3.2	Link between Forest Canopy Height and Environmental Drivers at Different Scales	81
2.3.3	Prediction of Forest Height from Environmental Drivers	82
2.3.4	Strategies to build height maps	83
3	Results	85
3.1	Spatial Variability of Canopy Height	85
3.2	Environmental Drivers of Canopy Height	85
3.2.1	Effect of Hydrological Variables	85
3.2.2	Effect of topographical variables	88
3.3	Mapping Forest Canopy Height	88
3.3.1	Case 1 : Inside Calibration Plots	88
3.3.2	Case 2 : Outside Calibration Plots	88
4	Discussion	90
4.1	Spatial Auto-Correlation in Forest Canopy Height	90
4.1.1	Spatial Structure at Fine Scale	90
4.1.2	Spatial Structure at Large Scale	91
4.2	Detecting Environmental Drivers with Multi-Scale Analysis	92
4.2.1	Observations from Fine to Large Scale	92
4.2.2	Effects of Specific Environmental Variables	93
4.3	Mapping Tropical Forest Canopy Height	93
4.3.1	Mapping Canopy Height with Low-Resolution Remote Sensing Information	95
4.3.2	Do Environment Variables Really Help to Map Forest Canopy Height ?	96
5	Conclusions	97

8	Reduced-Impact Logging practices strongly modify gap size distribution and weakly modify forest canopy height in the Guiana Shield	99
1	Introduction	100
2	Material and Methods	103
2.1	Study site	103
2.2	Data field	103
2.3	LiDAR digital elevation model (DEM) and canopy height model (CHM)	104
2.4	Effects of logging on the gap size distribution	106
2.5	Effects of logging on the variation in canopy height	107
2.5.1	The modeling framework	108
3	Results	109
3.1	Gap size distribution	109
3.2	Canopy height variation	111
4	Discussion	112
4.1	Gap size distribution after logging	112
4.2	Change in canopy height after logging	115
5	Conclusions and perspectives	117
III	Discussion générale	119
9	Synthèse	121
1	« Trouées naturelles - trouées d'exploitations »	122
1.1	Détection des trouées	122
1.2	Surface des trouées	124
1.3	Distribution de taille des trouées	125
1.4	Trouées d'exploitation	127
2	Déterminants de la variation de la hauteur de canopée	128
2.1	Variations naturelles de la hauteur de canopée	128
2.2	Variations de la hauteur de la canopée causées par l'homme	133
3	Conclusion	135

Table des figures

1.1	Forêts comprises entre les deux tropiques. La définition de la FAO désigne comme «tropicale» une forêt dans laquelle la température mensuelle moyenne est toujours supérieure à 18 °C.(FAO, 2000)	5
4.1	Hauteur de la canopée sur la Guyane française obtenu par fusion de données LiDAR, radar, optique, et d'autres jeux de données environnementales (Fayad et al., 2015)	24
4.2	Le Domaine forestier permanent et principaux espaces protégés du nord de la Guyane. ©Nathalie Têtefort / ONF	27
5.1	(a) Emprise LiDAR sur le massif forestier de Régina. (b) Localisation des parcelles d'études HKO 95 (rose) et HKO 96 à Régina (bleu) où l'exploitation à faible impact y est pratiquée.	39
6.1	Canopy height distribution. Canopy height considered as a mixture distribution of two ecological features. The first (blue curve) is the natural variation in canopy height, modeled as a normal distribution. The second (red curve) is linked to the presence of low heights in the total canopy height distribution, likely to be due to a forest gap. We set the gap threshold to the 0.001th percentile of the blue curve density, <i>i.e.</i> , 11 m.	58
6.2	The observed gap size frequency distributions modeled as a power law function with $\lambda = 2.6$ (green). The grey line is the theoretical Pareto distribution for a minimum gap size of 100^2 at the height of 11m	59

TABLE DES FIGURES

6.3	Results of the principal component analysis on the environmental variables	62
6.4	Results of the Kuo-Mallick algorithm for variable selection. Variables were included in the final model when their value was close to 100% : <i>Slope</i> , <i>TOPEX</i> and <i>HAND</i>	63
6.5	Posterior distribution of the environmental variables in the final multivariate model.	64
7.1	Map of study site location in the Regina forest, a lowland tropical rainforest in French Guiana (192 m × 192 m). Three 3782.25 ha plots (p1, p2, p3) are used to test the environmental effects in shaping forest canopy height. The remaining areas are used to test the predictive power of the environment-only models. Green colors represent taller canopy and red colors represent shorter canopy.	76
7.2	Spatial distribution of the six environmental variables used to (i) test association and (ii) map canopy height in Regina forest : (a) TOPEX ; (b) HAND ; (c) TRI ; (d) Slope ; (e) Da ; and (e) Hydraulic altitude.	79
7.3	Moran’s correlograms of canopy height for plots p1, p2, and p3 in the Regina forest, French Guiana. Moran’s correlograms indicate a significant effect (p -value < 0.05) of spatial autocorrelation up to 2500 m.	86
7.4	Correlation coefficients between smoothed DCM and smoothed topographic variables (defined in Table 7.1), as a function of the smoothing scale. Dotted lines represent the 95% confidence intervals of Pearson’s test computed from 999 simulations. . .	87
7.5	Violin plots showing the density of the root mean square (RMSE) for 10 height prediction maps for each pixel size. Green violin plot represents RMSE without covariables, and orange violin plot represents RMSE with covariables. (a) RMSE outside plots ; (b) RMSE inside plots p1, p2, p3.	89
7.6	(a) DCM map derived from Kriging method outside plots without environment ; the canopy height is equal to the average predicted values ; (b) DCM map derived from Kriging method outside plots with environment ; (c) DCM predicted with Kriging method inside plots without environment ; (d) DCM predicted with Kriging method inside plots with environment .	94

8.1	Maps of the Regina forest in French Guiana, with the two studied blocks, HKO 95 (upper right) and HKO 96 (lower left), (a) before logging, (b) after logging and (c) the geographic information system (GIS) with roads, log decks, first-order skid trails, second-order skid trails and logged trees.	104
8.2	Canopy gap size frequency distributions within the study blocks (a) HKO 95 and (b) HKO 96 before (green) and after (orange) logging. The left panels present the size frequency distributions while the right panels present the posterior distribution of the exponent, λ , before and after logging. Theoretical distributions are represented by the green line (before logging) and red line (after logging).	110
8.3	At Reduced Impact Logging (RIL) blocks, the density of forest canopy heights changed slightly between pre-logging (green) and post-logging (red) dates.	111
8.4	Canopy height variation in response to (a) various logging infrastructures and (b) the commercial species harvested (b). .	113
8.5	(a) Canopy height variation after logging (ΔH) obtained via LiDAR data. (b) Prediction map of canopy height variation from model	114

Liste des tableaux

6.1	List of environmental variables, abbreviations, units, and values of the posteriors in univariate models.	60
7.1	The six environmental variables used in this study, with description, abbreviation, and observed range.	80
8.1	Characteristics of the two studied logging blocks.	105
8.2	List of the commercial tree species taken into account in the study.	108
8.3	Model parameters, standard errors, t-values, and P-values (**P < 0.001) of the logging-induced changes in canopy height caused by various logging parameters.	112

Première partie
Introduction générale

Contexte des forêts tropicales

1 Les forêts tropicales dans le monde

Les forêts couvrent un peu plus de 4 milliards d'hectares (ha) au niveau mondial, soit près du tiers des surfaces émergées du globe. La part des forêts tropicales est de 44 % du couvert forestier mondial et trois grands massifs en concentrent la majeure partie (Figure 1.1) : le bassin amazonien qui totalise 800 millions d'ha, dont près de 520 millions sur le seul territoire brésilien, le bassin du Congo avec 300 millions ha et l'Asie du Sud-Est qui comprend quelques 240 millions d'ha, principalement en Indonésie et en Malaisie (Fao, 2012). Les biens et les services qu'elles fournissent placent les forêts tropicales au cœur d'importants enjeux politiques, sociétaux et scientifiques (Achard et al., 2002; Baccini et al., 2012).

Le premier enjeu est d'ordre socio-économique. On estime que ce seront plus de 9 milliards d'êtres humains qui peupleront la Terre en 2050 (Godfray et al., 2010; Gibbs et al., 2010). La nécessité de subvenir aux besoins alimentaires de cette population croissante se traduit chaque année par une conversion des forêts tropicales en terre arable. Ce besoin se traduit par la conversion de plus de 6 millions d'ha de forêt tropicale chaque année en

terre agricole (Rojas-Briales and Ze Meka, 2011; Godfray et al., 2010). Koh and Wilcove (2008) estime qu'en Asie environ 8 millions d'ha de forêt ont été convertis pour les exploitations de palmiers à huile depuis 50 ans. En Amazonie les pâturages et les cultures de soja ont causé une dégradation de plus de 56 millions d'ha de forêt (Sampaio et al., 2007).

Parmi les nombreux enjeux relatifs aux forêts tropicales, ceux qui sont liés à la préservation et à la gestion des forêts tropicales humides occupent une place particulière. Aujourd'hui le rôle des forêts tropicales est reconnu et notamment celui qu'elles jouent dans la préservation de la biodiversité et dans la régulation du cycle du carbone (Malhi et al., 2008). En terme de biodiversité, parmi les 14 biomes terrestres, près de 50 % des espèces de mammifères, d'oiseaux et d'amphibiens menacés au monde se trouvent dans les forêts tropicales humides, et près de 15 % dans les forêts tropicales sèches. Si l'on considère plus particulièrement les arbres de ces forêts, on observe la coexistence de 16 000 espèces d'arbres en Amazonie avec une densité comprise entre 120 et plus de 200 espèces par hectare (Baraloto et al., 2013; Gentry, 1988). D'autre part, même si elle ne représentent que 10% des terres émergées, elles stockent à elles seules, plus de la moitié (55 %, 471 ± 93 Pg.C) du stock mondial de carbone forestier estimé à 861 ± 66 Pg.C¹ (Pan et al., 2011).

Cependant, ce stock de carbone que représentent les forêts tropicales est menacé, à cause des activités humaines. En effet, la déforestation et l'exploitation des zones tropicales est la principale source d'émissions de carbone. Selon l'évaluation des ressources forestières mondiales en 2015, la superficie du couvert forestier mondiale a été réduite de 129 millions d'hectares (3,1 % du couvert mondiale) sur la période 1990-2015, et s'établit maintenant

¹Dont 383 ± 30 Pg.C (45 %) dans les sols, 363 ± 28 Pg.C (42 %) dans la biomasse vivante, 73 ± 6 Pg.C (8 %) le bois mort, et 43 ± 3 Pg.C (5 %) dans la litière; 1 Pg (pétagramme) = 1 milliard (un million de milliards) de grammes.

à un peu moins de quatre milliards d'hectares. On estime que la déforestation des zones tropicales a libéré dans l'atmosphère un milliard de tonnes de carbone chaque année depuis 1990, jusque-là immobilisé dans la biomasse forestière et cela représente entre 15 à 20 % de l'émission mondiale des gaz à effets de serre (GES) (Ramankutty et al., 2007; Houghton et al., 2012).

Ces émissions de dioxyde de carbone ont eu pour conséquence d'augmenter les températures à une échelle globale. Dans leur dernier rapport sur l'évolution du climat, le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC) prévoit une hausse des températures de 0.3 à 4.8 °C, d'ici 2100 (selon le scénario considéré) qui entraînerait des événements climatiques extrêmes plus intenses et fréquents (Climate, 2013). Dans ce contexte, gérer les forêts tropicales et préserver le couvert forestier tout en permettant l'exploitation de leurs ressources constituent des préoccupations de premier ordre.

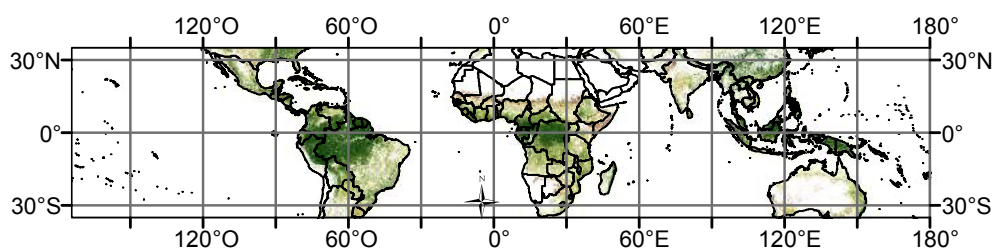


FIGURE 1.1 – Forêts comprises entre les deux tropiques. La définition de la FAO désigne comme «tropicale» une forêt dans laquelle la température mensuelle moyenne est toujours supérieure à 18 °C.(FAO, 2000)

2 La gestion durable des forêts tropicales

2.1 À l'échelle globale

Les forêts tropicales se trouvent au cœur d'enjeux qui semblent s'opposer. Elles doivent à la fois être préservées et être exploitées pour le bénéfice des

êtres humains. Face à ce constat la communauté internationale a réagi. C'est ainsi que lors de la conférence des Nations Unies sur l'environnement en 1982 (conférence de Stockholm) fut créé le Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE). À cette occasion, les questions écologiques ont été au cœur de débats internationaux et les pays participants se sont engagés à se revoir tous les dix ans pour faire le point sur l'état environnemental de la Terre.

En 1992, lors du sommet de la terre de Rio, les participants s'accordent sur la nécessité de stabiliser les concentrations atmosphériques en GES. L'objectif est alors de limiter la brutalité des changements pour que les écosystèmes aient le temps de s'adapter. La Convention-cadre des Nations Unies sur les changements climatiques (CCNUCC) crée une structure juridique permettant la négociation de protocoles contraignants sur le plan juridique et propose le concept de gestion durable des forêts. L'événement a popularisé les notions de biodiversité et de gestion durable des ressources et mis en avant le devenir des forêts tropicales. Cet événement est l'aboutissement d'une prise de conscience qui s'est progressivement opérée dans le public.

Toutefois, ce n'est qu'en 2005 que les débats sur les processus de réduction des émissions due à la déforestation (RED) prennent une plus grande importance. Deux ans plus tard, les Parties se sont accordées à Bali (COP13, 2007) sur la possibilité de prendre en compte, outre les activités de lutte contre la déforestation, des activités de réduction de la dégradation des forêts. Le concept de RED s'est ainsi élargi à REDD (le second D désignant la dégradation). Il a pour but de préserver le couvert forestier et limiter sa dégradation. Puis lors de la Conférence des parties de Cancún (2010), le programme REDD+ a été adopté. REDD+ signifie « Reducing Emissions from Deforestation and Forest Degradation » (Réduction des Emissions venant de

la Déforestation et de la Dégradation des forêts). Le «+» indique l'intégration dans le programme de notions de protection des forêts, d'augmentation des stocks de carbone forestiers, et de gestion durable des forêts vertes en rendant les investissements qui ont des effets positifs sur le climat plus séduisants. Grâce aux mécanismes de la REDD+, il s'agit de préparer une stratégie nationale en trois étapes, basée sur un inventaire national et un système de suivi, de rapport et de vérification des émissions. Dans ce contexte les mécanismes du REDD+ permettent de faciliter la préservation du couvert forestier.

2.2 À l'échelle locale

L'aménagement durable des forêts tropicales est un préalable indispensable à la mise en œuvre d'une gestion durable. Il regroupe des pratiques non intensives basées sur la planification d'activités d'inventaires, d'exploitation et de sylviculture. Elle s'oppose à l'exploitation dite conventionnelle caractérisée par l'absence de planification des activités. Elle s'oppose également aux méthodes plus intensives de foresterie de plantation. En effet, afin de minimiser les dégâts d'exploitations tels que les ouvertures dans la canopée et de garantir une exploitation durable des ressources forestières l'Exploitation à Faible Impact (EFI) a été mise en place par les gestionnaires. L'EFI se définit comme « une opération d'exploitation forestière intensément planifiée, précautionneusement mise en œuvre et contrôlée, afin de minimiser son impact sur le peuplement et les sols forestiers, et se basant habituellement sur une sélection des individus à abattre » (Fao, 2012). Elle s'organise autour d'inventaires pré-exploitation, de la cartographie des arbres exploitables, et de l'aménagement du réseau routier (routes, parcs de stockage, pistes de débardages (?)). L'EFI permet une réduction de 30% des arbres endommagés; une diminution de moitié des

dégâts sur la canopée et l'extraction des arbres causant des trouées mineures, comparativement aux méthodes traditionnelles d'exploitation (Pinard and Putz, 1996). Par rapport à une exploitation conventionnelle, l'EFI permet non seulement de préserver jusqu'à 30% de biomasse en plus mais rend aussi possible une accumulation de biomasse qui est plus rapide après exploitation (Pinard and Cropper, 2000). Bien que beaucoup d'efforts soient faits pour diminuer l'impact de l'homme sur la forêt, la mise en place de l'EFI se heurte, souvent à une compréhension insuffisante des déterminants de la dynamique des populations des espèces d'arbres constituant les formations forestières. De plus les effets des perturbations en particulier anthropiques, telles que les ouvertures des routes et pistes et des trouées d'abattages, sur les processus dynamiques restent encore largement méconnus sur le long terme. Ce faisant, déterminer l'impact de la variation de la hauteur de canopée en fonction des modalités d'exploitation constitue à la fois un défi, et un des enjeux principaux, dans les travaux menés dans le domaine de la gestion durable des ressources forestières tropicales.

Le rôle des trouées dans les forêts tropicales

La surface de la forestière n'est pas uniforme, elle présente une hétérogénéité verticale et horizontale, et cela, à différentes échelles. La variation verticale de la canopée est liée à une distribution non-uniforme de la hauteur des éléments de la canopée (hauteur des arbres, espèces, feuilles). La variation horizontale de la canopée est quant à elle liée aux espaces entre les arbres, les branches et les feuilles. La canopée est constamment soumise à des perturbations naturelles (p. ex. climat) ou anthropiques (agriculture sur brûlis, exploitation forestière) qui provoquent des modifications de sa structure (Canham et al., 1990), et modifie l'écosystème qu'est la forêt tropicale. Les perturbations naturelles dans la canopée permettent à la population d'arbres, d'évoluer en permanence et de se régénérer naturellement (Oldeman, 1974). Depuis le début des années 1980, les scientifiques ont porté un grand intérêt à l'étude de la formation des trouées dans la canopée et à ses conséquences sur l'écosystème forestier.

1 Définition générale

De nombreuses études en forêt tropicale ont tenté de donner une définition à la trouée. Deux définitions de la trouée ont successivement vu le jour et sont communément utilisées. La trouée («gap») est définie comme «l'ouverture dans la canopée à travers tous les étages de la canopée jusqu'à 2 m au-dessus du sol» (Brokaw, 1982). En fait, les limites spatiales d'une trouée sont définies par la projection verticale des couronnes des arbres de la canopée environnante. Cette définition est pratique, car elle est simple et facile à appliquer sur le terrain (*in-situ*). Cependant, elle fut critiquée car, dans la trouée, les variations micro-climatiques associées à la formation de la trouée ne se limite pas qu'à une variation de hauteur. En effet, la trouée constitue un milieu hétérogène qui présente des gradients complexes entre le centre et la périphérie, si bien qu'une seconde définition a été proposée par (Runkle, 1981). Runkle (1981) propose la définition de la trouée étendue, ce qui étend les limites de la trouée jusqu'à la base des arbres en bordure. Dans cette définition, l'étude de la trouée étendue permet, de tenir compte des surfaces directement et indirectement affectées par l'ouverture des trouées.

2 Conséquences de la trouée dans la canopée

Les nombreux travaux menés sur les trouées ont mis en évidence un certain nombre de modifications de l'écosystème forestier. En particulier concernant le lien entre l'augmentation de lumière, causée par la formation de la trouée dans la canopée, et le maintien de la richesse floristique (Denslow, 1987). En effet, la formation de la trouée entraîne immédiatement l'augmentation de la quantité de lumière dans au sol. Cette quantité de lumière est variable entre le centre de la trouée et sa périphérie ce qui oblige les arbres à s'adapter (Runkle,

1992). Par exemple, il a été montré que suivant la stratégie de croissance et la tolérance à l'ombre, les espèces vont être mieux adaptées à différentes tailles de trouées (Bazzaz and Pickett, 1980). En effet, à l'intérieur d'une grande trouée, le développement des espèces intolérantes à l'ombre est très favorisé tandis qu'à l'intérieur d'une petite trouée, ce sont les espèces tolérantes à l'ombre se qui développent plus facilement (Canham, 1989; Hubbell et al., 1999). D'autre part, la cicatrisation et la re-formation de la canopée au fil du temps, amènent à la diminution de la quantité de lumière (Toledo-Aceves and Swaine, 2008). La quantité d'énergie qui atteint la trouée a pour conséquence également de modifier le micro-climat. Par exemple, l'analyse de la température dans la trouée montre que du centre à la périphérie les variations de température sont de l'ordre de 2 à 8°C (Riera, 1983). Ces brusques changements de température entraînent le dessèchement des espèces fragiles, favorisant ainsi la croissance d'espèces plus résistantes aux variations de température et modifie la photosynthèse (Lloyd and Farquhar, 2008; Chazdon and Fetcher, 1984). L'apparition des trouées est également associée à une augmentation locale de la quantité de feuilles et de litière. Dans une expérience de référence au Costa Rica, Denslow (1987) a montré qu'après quelques années, les qualités nutritives du sol s'améliorent par la décomposition des bois morts. La trouée apparaît donc comme un hot-spot de nutriments. Cependant, la décomposition des débris dépend de la taille des trouées. En effet pour que la décomposition s'active, il faut que la trouée laisse passer une quantité de lumière suffisante (Denslow et al., 1998).

3 Les conséquences des trouées d'exploitation

L'exploitation forestière cause des dégâts collatéraux. Par exemple, lors de leur abattage, des arbres entraînent dans leur chute d'autres arbres qui ne sont pourtant pas ciblés. L'extraction de l'arbre et les dégâts collatéraux, vont former des ouvertures dans la canopée. Pour la suite de l'étude, nous utiliserons l'expression « trouée d'exploitations » pour désigner une ouverture dans la canopée causée, soit par l'exploitation conventionnelle ou à faible impact, soit par la mise en place des infrastructures telles que les pistes de débardage, les parcs de stockages, les routes et les cloisonnements.

Plusieurs travaux démontrent la supériorité en termes de dégâts subis par la canopée, de l'Exploitation à Faible Impact (EFI), à un niveau donné de production, par rapport à l'exploitation conventionnelle (Boltz et al., 2001). En effet, de nombreuses études ont montré qu'une exploitation planifiée permet de diminuer de 50% ces ouvertures dans la canopée (Pereira et al., 2002) (Uhl and Kauffman, 1990). L'intensité d'exploitation influence la formation des ouvertures. En effet, cette intensité d'exploitation est positivement corrélée avec le degré d'ouverture des trouées, en augmentant la fréquence des ouvertures et également la taille des trouées dans la canopée (Bertault and Sist, 1997; Pithon et al., 2013). Ces derniers auteurs expliquent que la taille des trouées et leur fréquences ont pour conséquence de modifier la vitesse de recouvrement de la trouée (Gourlet-Fleury et al., 2005).

Contrairement aux trouées naturelles, qui sont imprévisibles dans le temps et l'espace, les trouées d'exploitation sont potentiellement beaucoup plus prévisibles. C'est ainsi que des études poussées ont pu être réalisées en forêts exploitées pour étudier la dynamique forestière post-exploitation (Gourlet-Fleury et al., 2004a). Par exemple, l'analyse de la régénération d'espèces exploitées en Guyane Française a fait ressortir le fait que la réponse à la crois-

sance des juvéniles est variable selon l'espèce, mais qu'elle reste globalement positive. L'analyse met en évidence qu'à intensité d'exploitation constante, des petites trouées d'exploitations, à la place de plus grandes trouées, permettent d'augmenter la croissance à l'échelle du peuplement résiduel (Herault et al., 2010). De plus, la création de petites trouées d'exploitation dans la canopée évite le ralentissement de la croissance du peuplement contrairement aux grandes trouées d'exploitation. En effet, la réduction significative de la canopée et donc de la surface terrière - dues en partie à la négligence dans la conduction de l'exploitation conventionnelle - se traduit souvent par une colonisation incontrôlée des trouées de grandes tailles par les lianes (Pinard and Putz, 1996; Asner et al., 2005a) ou les graminées (Vieira et al., 2006); et par une augmentation du risque des incendies (Souza et al., 2005; Nepstad et al., 1999; Matricardi et al., 2010). Cependant, cette stratégie de favoriser des petites trouées d'exploitation présente l'inconvénient de créer plus de pistes de débardage (Putz et al., 2008).

L'exploitation forestière fragmente la canopée en causant des trouées de tailles variables (de 10 m² à, > 1000 m²) (Broadbent et al., 2008). Cette fragmentation de la canopée est liée aux modalités d'exploitation (EFI ou EC). Dans le cas de l'EFI, Asner et al. (2004) montrent qu'il n'y a pas de fractionnement majeur dans la canopée, mais plutôt des trouées passagères. Cependant, ces trouées d'exploitations «passagères» ne sont pas sans conséquence sur la biodiversité (Cannon et al., 1998; Berry et al., 2010). Par exemple, en Guyane Française, l'analyse de la réponse fonctionnelle de jeunes tiges de 2 à 10 cm dans des trouées d'exploitation (centre, le bord) mais aussi dans une forêt non-exploitée, montre d'une part que la richesse spécifique et la richesse fonctionnelle est la même dans les trois habitats (centre, bord, non-exploitée). Cependant, l'étude montre que l'on observe une plus faible

densité de bois (6%) et une plus faible dureté des feuilles (11%) dans les trouées d'exploitation (Baraloto et al., 2012). Toujours en Guyane Française, une récente étude montre qu'après un seul cycle d'exploitation, la hauteur moyenne des arbres et la taille des couronnes diminuaient significativement (Rutishauser et al., 2016).

Concernant la biodiversité animale, la formation de trouées d'exploitation tout comme la formation de trouées naturelles, modifie le microclimat de la forêt. Les trouées d'exploitation augmentent l'éclairement solaire reçu sur le sol de la forêt, ce qui provoque une hausse de température et une baisse de l'humidité. De plus, elles entraînent une plus grande variabilité du microclimat entre la nuit et le jour (Meijaard et al., 2005). Cette modification du microclimat a vraisemblablement un fort impact sur les amphibiens, qui ont en général une faible tolérance au changement de microclimat (Gardner et al., 2007; Adum et al., 2013).

Apport de la télédétection

Les scientifiques ont depuis longtemps essayé d'étudier la canopée, mais à cause de la hauteur et de la difficulté d'accès de celle-ci, les recherches ont été lentes et difficiles. Toutefois, les données d'observation de la terre depuis l'espace telle que la télédétection, aérienne et satellite, ainsi que les techniques de traitement des données, fournissent de nouvelles connaissances pour l'étude et le suivi de la surface de la canopée (Asner et al., 2010b). La caractérisation des trouées dans la canopée à l'aide de la télédétection a déjà suscité l'intérêt de nombreux travaux scientifiques. Grâce aux différentes générations de capteurs optiques, hyper-spectraux et stéréoscopiques, LiDAR, RaDAR, plusieurs informations directes peuvent être fournies, par exemple l'activité photosynthétique (Huete et al., 2002), des indices de végétation, la hauteur des arbres ou la taille des houppiers (Song et al., 2010). D'autre part, des caractéristiques indirectes peuvent être estimées, par exemple le volume et la biomasse à partir de données RaDAR ou LiDAR (Proisy et al., 2009). Depuis une vingtaine d'années, on a pu observer une évolution rapide des technologies d'acquisition d'images vers de la Très Haute Résolution Spatiale (THRS). Ces technologies sont au cœur des études des variations de structure de la canopée liée aux trouées. Dans les sections suivantes,

nous verrons comment la télédétection permet de contribuer au suivi de la canopée à différentes échelles spatiales et comment elle permet de mesurer les perturbations telles que les trouées naturelles et anthropiques.

1 Analyse de la canopée à partir de la télédétection optique

Les mesures optiques fournies par les satellites imageurs permettent la détection des trouées en, en partie et sur une brève période après l'apparition de la trouée, forêt tropicale. La télédétection passive est basée sur la mesure de la portion de rayonnement solaire qui est réfléchi par une surface. Par exemple, les études caractérisent l'activité photosynthétique et la surface du couvert végétal en fonction de la quantité de lumineuse reçue. Dans le cas du suivi de la canopée, l'intérêt des bandes du visible ($0.4\text{--}0.7\ \mu\text{m}$), infra-rouge (NIR : nearinfrared) ($0.7\text{--}1.2\ \mu\text{m}$), et proche infrarouge (SWIR : short-waveinfrared) ($1.2\text{--}2.0\ \mu\text{m}$) sur les différents satellites d'observation de la terre, réside dans la sensibilité d'absorption de la canopée et notamment des trouées dans ces différentes longueurs d'ondes. Plusieurs méthodes de suivi et indices de végétation ont été développés afin d'évaluer l'état de la canopée. Le plus utilisé de ces indices est l'indice de végétation normalisé (NDVI : « Normalized Difference Vegetation Index ») souvent combiné pour discriminer les types de couvert forestier (Lucas et al., 1993) (Eva et al., 2004). L'apparition de la trouée entraîne des modifications des propriétés physiques de la surface. Par exemple, la présence de débris de bois morts ou en décomposition dans la trouée, tend à modifier la signature spectrale de la trouée augmentant parfois la difficulté de détection (Frolking et al., 2009).

Des travaux en forêt tropicale ont déjà été menés avec différentes techniques

1. ANALYSE DE LA CANOPÉE À PARTIR DE LA TÉLÉDÉTECTION OPTIQUE

de traitement de l'image à l'aide de bases de données d'images ayant une importante profondeur temporelle c'est la cas du satellite Landsat Thematic Mapper (TM), et ETM+. Par exemple, en Amazonie à partir d'images Landsat (TM et ETM+) , l'analyse multi-spectrale a été utilisée pour caractériser la signature spectrale d'une trouée (Negrón-Juárez et al., 2011; Chambers et al., 2007; Asner et al., 2013a; Chambers et al., 2013). En s'appuyant sur ces précédente études, Espirito-Santo et al. (2014a), décrivent la distribution des tailles des trouées en forêt naturelle comprise entre 0.01 ha à 2.651 ha en Amazonie. Ils combinent des données d'inventaire forestier, de LiDAR aéroporté et de télédétection satellite (MODIS, Landsat ETM+). L'étude montre que les trouées de petites tailles sont responsables des pertes de biomasse aérienne d'environ 1.28 Pg C y^{-1} sur l'intégralité de la région Amazonienne. L'étude révèle qu'en forêt tropicale, les trouées naturelles sont souvent des trouées de petite taille et que l'occurrence des grandes trouées reste rare.

En ce qui concerne la détection de trouées d'exploitation cela semble plus facile à cause de leur plus grande taille relative. C'est le cas dans l'état du Para au Brésil, où des données Landsat ETM+ ont été utilisées pour identifier les trouées d'exploitation par analyse de la texture de l'image (Asner et al., 2005a). L'analyse montre que les dégâts d'exploitation et les trouées d'exploitation peuvent être caractérisés jusque 4 ans après. Ces résultats suggèrent que selon le mode d'exploitation EC ou EFI, la fermeture de la canopée est variable. Dans le cas de l'EFI, selon le type d'aménagement, les dégâts et le recouvrement du couvert sont beaucoup plus rapides.

En Guyane Française, Colson et al. (2006) utilisent l'imagerie SPOT-4 à 20 mètres de résolution et des données terrain pour détecter les trouées naturelles dans la canopée à l'échelle de la parcelle forestière. Onze chablis ont

été recensés sur la parcelle et localisés au GPS (Global Positioning System). Pour détecter les trouées, les auteurs ont utilisé les trois bandes spectrales fournies par SPOT-4, (visible, proche infra rouge et infrarouge à courtes longueurs d'onde) pour créer un filtre. Les résultats montrent que la trouée doit potentiellement occuper 25 à 50 % du pixel pour être détectée. Leurs résultats soulignent le fait que la vigueur de la repousse (hauteur et densité) empêche la détection des chablis trop anciens, en cours de fermeture. D'autre part, les variations topographiques, les ombres et la position relative du chablis dans le pixel diminuent la qualité de détection. Toujours en Guyane Française, Gond et al. (2009a) utilisent la haute résolution spatiale du satellite SPOT-5 (10 m) pour identifier les trouées d'abattage en s'appuyant sur les travaux de Colson et al. (2006).

Avec le lancement des satellites à Très Haute Résolution Spatiale (THRS) tels que GeoEyes, IKONOS, Quickbird, Pléiades et WorldView, il est aujourd'hui possible de suivre les trouées dans la canopée à une échelle spatiale égale ou inférieure au mètre (sub-métrique) (Asner et al., 2010a), échelle autrefois réservée aux photographies aériennes. Ces images THRS ont été largement utilisées et le sont encore pour étudier les ouvertures dans la canopée (Peres et al., 2006; Hansen et al., 2013). Nous avons vu que les données de télédétection optique permettent le suivi spatio-temporel des trouées naturelles, et des trouées d'exploitations (Chambers et al., 2007; Negrón-Juárez et al., 2011). Cependant, une multitude de facteurs influence la qualité des résultats. D'une part, l'importante couverture nuageuse dans les zones tropicale diminue le nombre d'images viables pour appliquer des méthodes de détection des trouées et suivre l'évolution de l'état de la canopée. D'autre part, la formation des trouées modifie l'éclairement dans la forêt et sans donnée *in-situ* la détection apparaît confuse (Green, 1996; Chambers et al., 2007). De

plus, les méthodes basées sur la réflectance utilisées pour détecter les trouées dans la canopée, ne sont pas toujours efficaces. Premièrement, parce-que les trouées ont normalement une structure hétérogène composée de plusieurs éléments de réflectance variés. Deuxièmement, l'évolution de l'arrangement des trouées, de leur forme, ainsi que leur recouvrement dans le temps, diminuent les chances de les observer (Chambers et al., 2013). A cela s'ajoute, la variation de la luminosité dans les trouées causée par le reboisement de la trouée. Les trouées ne sont ainsi pas que des ouvertures dans la canopée qui absorbent de la lumière. Les variations de la réflectance dans une trouée ne sont qu'une infime simplification de sa complexité (Lambin, 1999). Il faut noter que d'autres propriétés permettent de distinguer les trouées du reste de la forêt, elles sont avant tout de nature structurelle mais difficiles à percevoir avec la télédétection passive (Schliemann and Bockheim, 2011).

2 Analyse de la canopée à partir de la télédétection active

L'analyse de la structure forestière à partir des données issues de la télédétection active croît fortement depuis une dizaine d'années (Asner and Martin, 2009). En particulier, la technologie LiDAR (Light Detection and Ranging), connaît un véritable succès dans l'étude de la structure de la végétation. Le principe du LiDAR, repose sur la mesure du temps de parcours d'une impulsion électromagnétique entre le LiDAR et sa cible par exemple les feuilles, le tronc, ou les racines. Comme la vitesse de la lumière dans un milieu donné est connue et constante, cette mesure du temps peut être transformée en distance. Le LiDAR peut être utilisé au sol, ou embarqué dans un système aéroporté. Dans les deux cas, les données recueillies par les LiDAR sont de

nature ponctuelle et la densité de points LiDAR dépend du capteur et des conditions d'acquisition. La forte densité de points issue des LiDAR aéroportés permet de produire par exemple un Modèle Numérique d'Élévation (MNE) pour l'analyse de la topographie, des Modèles Numérique de Canopée (MNC) pour l'analyse de la structure de la canopée des résolutions de l'ordre du mètre (Vincent et al., 2012). L'intérêt du Lidar, en foresterie vient de sa capacité à pénétrer le couvert forestier et à informer sur la structure du couvert malgré l'importante nébulosité (Gibbs et al., 2010).

Différentes approches ont été développées pour étudier la structure de la canopée à partir du LiDAR aéroporté. Pendant les travaux de cette thèse, nous avons pu distinguer deux catégories d'approches :

- La première approche cherche à expliquer la structure de la canopée, et s'effectue plutôt à une échelle spatiale large, le plus souvent à l'échelle du peuplement ou à l'échelle du paysage (Asner et al., 2008; Vincent et al., 2012). À ces échelles, les études s'intéressent aux caractéristiques structurelles des peuplements en lien avec divers phénomènes et processus. Par exemple, les premières études (LiDAR) en forêt tropicales ont montré de fortes corrélations entre la hauteur moyenne de canopée et le stock de biomasse (Drake et al., 2002a, 2003). Cependant, la variabilité saisonnière qui entraîne la perte de feuilles modifie les variations de hauteurs et des pertes de biomasse associées. Cette perte de feuilles est identifiée comme un biais dans les relations hauteurs/biomasse et constitue une source d'erreur additionnelle dans des suivis temporels des variations de hauteur de canopée (Drake et al., 2003). Au Panama, l'analyse de l'organisation spatiale, à partir du LiDAR, révèle d'une part, que la topographie et les réseaux hydrologique participe à la structuration spatiale de la canopée et que d'autre part que la variation de

la hauteur de canopée dépend de la résolution spatiale (Detto et al., 2013).

- La deuxième approche regroupe les études qui analysent les changements dans la canopée. Ces changements interviennent à l'échelle du peuplement et sont dus en particulier, aux feux de forêt, aux fortes précipitations, à l'exploitation forestière, ou à la dynamique naturelle de la forêt (Paget, 1999b; Negrón-Juárez et al., 2011). Cette catégorie d'approches est basée sur l'hypothèse que les trouées peuvent être distinguées de la canopée environnante par leur hauteur. Sous cette hypothèse, les trouées sont des entités distinctes avec des caractéristiques observables (taille, forme, etc...). Assez curieusement, que ce soit en zone tempérée ou tropicale, la plupart des études utilisant le LiDAR se focalisent sur la caractérisation des trouées naturelles, *p.ex.* en forêts non perturbées (Lobo and Dalling, 2014; Kellner et al., 2009). Les méthodes de détection des trouées à partir de données LiDAR sont toutes basées sur le raisonnement que les trouées sont une portion de forêt de hauteur moins élevée que la canopée. Le défi est alors de distinguer correctement les trouées parmi la canopée environnante, de façon à ce qu'elles aient une signification écologique dans leur contexte spatial et temporel. Ainsi, les études, cherchent au minimum à caractériser la distribution des trouées et parfois, essayent d'identifier certaines de leurs propriétés (Schliemann and Bockheim, 2011; Gaulton and Malthus, 2010). Les méthodes les plus communes sont basées l'évaluation des trouées (morphologie, surface) et du degré d'ouverture dans la canopée. Une méthode basée sur les observations *in situ* est ensuite développée pour détecter les trouées à partir des données LiDAR. Par exemple, Asner et al. (2013a) montrent ainsi qu'il est possible de détecter plus

de six millions de trouées naturelles $> 1 \text{ m}^2$ pour une surface de 125 581 ha, en Amazonie, et montrent que la distribution de taille des trouées naturelles suit une loi de type puissance (loi de Pareto), avec un paramètre d'échelle (λ) qui varie selon le nombre et la distribution de taille des trouées (Lobo and Dalling, 2014). L'étude met en évidence qu'en fonction du type de sol, zones inondables ou de terre ferme, (*terra firme*), la distribution des taille des trouées est modifiée. *A contrario*, peu d'études, sauf celle de Kent et al. (2015) et celle de Wedeux and Coomes (2015)), se sont intéressées aux changements (i) de distribution de taille de trouées, (ii) de hauteur de canopée dans les forêts exploitées alors même que le LiDAR fournit un outil de 1^{er} choix pour se faire.

La technologie LiDAR offre un fort potentiel dans l'observation et l'analyse de la hauteur de canopée et cela à un coût modéré. C'est une technologie particulièrement prometteuse dans les zones tropicales peu explorées et d'accès difficile. Cependant, le domaine d'applicabilité de la technique aux forêts tropicales denses reste mal connu, car les études dans ce contexte sont rares (Drake et al., 2003; Clark, 2005). Durant les travaux de cette thèse, nous avons tenté d'exploiter le potentiel LiDAR, pour établir une définition de la trouée avec des outils statistique tout en considérant le concept de trouée en tant qu'entité écologique, mais aussi en tant qu'entité observée par le LiDAR. D'autre part, nous nous sommes intéressés à l'analyse spatiale de la canopée à partir du LiDAR, en faisant l'hypothèse que le couvert forestier est spatialement auto-corrélé et cela à différentes échelles. Nous ferons attention au terme d'échelle, car selon les uns et les autres, l'échelle a des définitions variées. Nous parlerons de résolution spatiale des images et de l'étendue spatiale de la zone d'étude.

1 Contexte forestier guyanais

La Guyane française est le plus grand département français par sa superficie (83 534 km²) et est située en Amérique du Sud, bordée du Suriname à l'Ouest, du Brésil au Sud et à l'Est, et de l'océan Atlantique au Nord (Figure 4.1). C'est aussi le département le plus boisé car la forêt tropicale recouvre 95% du territoire. La Guyane française appartient au plateau des Guyanes, entité géologique formée au Précambrien, délimité au Sud-Est par l'Amazone dans la province brésilienne d'Amapa, et à l'Ouest par le delta de l'Orénoque au Venezuela. Son relief se caractérise par une alternance de collines (entre 20 et 50 m d'altitude) et de vallées peu profondes et humides (Epron et al., 2006).

La Guyane est située entre 2° et 6° de latitude, et subit un climat de type équatorial qui est plus influencé par le régime des précipitations que par des variations saisonnières de températures. Les précipitations moyennes sont comprises entre 2000 et 4000 mm par an et montrent une très grande variabilité spatiale et temporelle. Il existe un fort gradient de précipitations d'ouest en est avec des précipitations annuelles parfois supérieures à 4000 mm à l'est et des précipitations annuelles proches de 1500 mm pour certaines

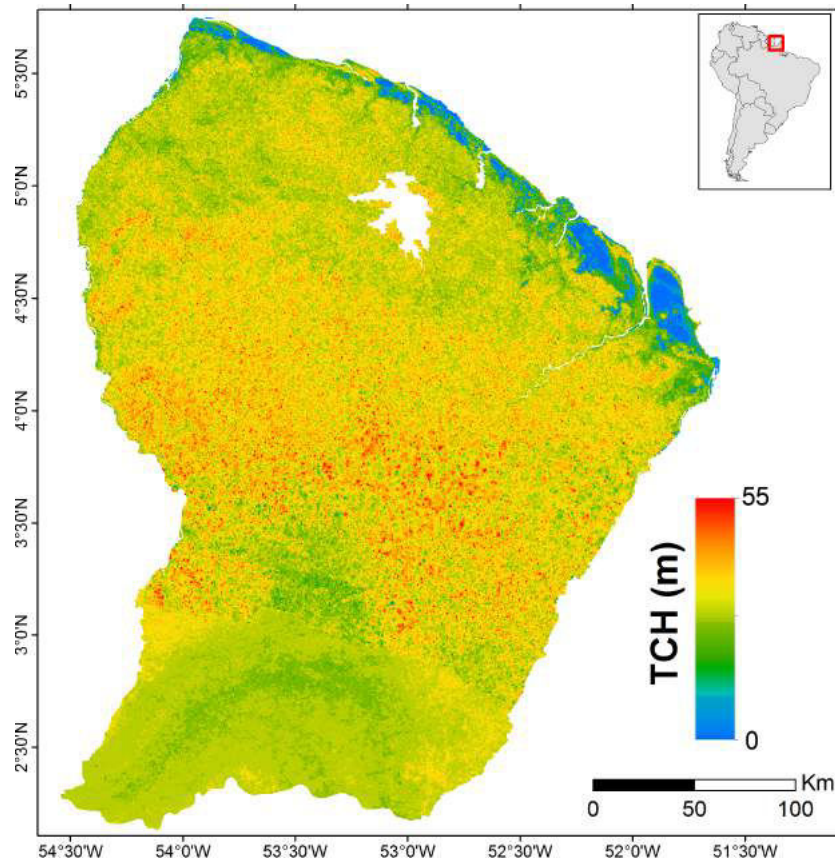


FIGURE 4.1 – Hauteur de la canopée sur la Guyane française obtenu par fusion de données LiDAR, radar, optique, et d'autres jeux de données environnementales (Fayad et al., 2015) .

stations à l'ouest du département. Les variations saisonnières de précipitations sont dues au déplacement de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC), définie comme la zone de contact des vents de l'anticyclone des Açores et des vents de l'anticyclone de Sainte-Hélène. La rencontre de ces deux masses d'air crée une dépression qui entraîne la formation de cumulonimbus responsables des pluies tropicales. Ainsi lorsque la ZIC est au-dessus de la Guyane, elle provoque des épisodes pluvieux, et les oscillations de la ZIC déterminent les saisons, à savoir, une saison sèche de août à mi-novembre, puis une saison humide de mi-novembre à juillet, interrompue par une courte période de baisse des précipitations vers le mois de mars, nommée le « petit été de mars ». La température quant à elle présente très peu de variation au cours de l'année avec une moyenne annuelle de 26.1° C. Seule l'amplitude journalière varie au cours de l'année, elle est plus importante en saison sèche.

2 Gestion de la forêt tropicale guyanaise

Lors des accords de Rio, la France s'est engagée dès 1992 à mettre en place une gestion durable sur le territoire Guyanais. Cette mission a été confiée à l'Office National des Forêts (ONF) et aux services ministériels en charge de l'écologie (DEAL). En 1994 les permis d'exploitation forestière sont abandonnés au profit de la mise en place d'aménagements forestiers. C'est la première étape d'une démarche aboutissant à la certification de la gestion forestière en Novembre 2012. En juillet 2005 est établi un Code Forestier adapté à la Guyane. La totalité de la gestion du territoire forestier de l'État était confiée à l'ONF. En 2007 le plus grand Parc National français est créé, il est ensuite renforcé par la délimitation d'un Domaine Forestier Permanent (DFP) en 2008 (Figure 4.2). Cependant cette politique de gestion ne s'est véritablement concrétisée

qu'avec les «Directives régionales d'aménagement» du 2 mars 2010. Le DFP est divisé en une quinzaine de massifs forestiers couvrant chacun en moyenne 200 à 300 000 ha. Ces surfaces sont variables car le découpage est basé en fonction des cours d'eau. Le massif forestier est lui-même divisé en secteurs d'exploitation forestière d'environ 2 000 ha, en fonction de la topographie et de la présence de criques (ruisseaux et petits cours d'eau), eux-mêmes subdivisés en parcelles d'exploitation (Calmont, 2012).

Aujourd'hui le massif forestier guyanais bénéficie d'un statut réglementaire et de vocation stable sur plus de la moitié de sa surface comprenant 20 300 km² de protection forte et intégrale (zone cœur du Parc Amazonien de Guyane - PAG), 24 000 km² à vocation multiple intégrant une part importante de production (DFP géré par l'ONF), 13 600 km² à vocation multiple devant concilier développement et protection (zone d'adhésion du PAG) (Calmont, 2012). Sur le DFP, l'ONF réalise un diagnostic d'aménagement forestier : transect sur plan pour inventorier globalement la ressource, repérage des points de passage (cols, criques) puis intervention sur le terrain pour confirmation (Brunaux and Demenois, 2003). Afin de garantir une exploitation en cohérence avec les principes de gestion de la forêt guyanaise, une charte de l'exploitation à faible impact a été signée ¹, en 2010, par les principaux acteurs de la filière bois et est, désormais, une exigence minimale pour travailler dans le DFP. L'inventaire des tiges exploitables se base sur les critères liés aux essences (48 essences commerciales courantes), au diamètre (55 cm minimum), à la qualité (fût bien droit et bien conforme). Pour chaque secteur, l'ONF prévoit la réalisation de routes forestières de desserte qui sont incluses dans un plan général et cohérent à l'échelle du département, les travaux étant programmés prioritairement en fonction des besoins. Bien que la forêt guyanaise soit très

¹L'accès à la charte d'exploitation est disponible sur le site web de l'ONF, <http://www.onf.fr/guyane/sommaire/guyane/missions/gestion/>

2. GESTION DE LA FORÊT TROPICALE GUYANAISE

diversifiée, l'exploitation forestière se caractérise par de faibles prélèvements (de l'ordre de 5 tiges par hectare exploitées) concentrés sur les tiges de gros diamètres d'une quarantaine d'essences dont trois représentent, actuellement, à elles seules les trois quarts du volume prélevé (l'Angélique *Dicorynia guianensis*, le Gonfolo rose *Qualearosea* et le Grignon franc *Sextonia rubra*). La production de bois reste modeste avec 80 000 m³ grumes par an (moyenne sur les 15 dernières années) dont les sciages sont essentiellement destinés à la construction locale.

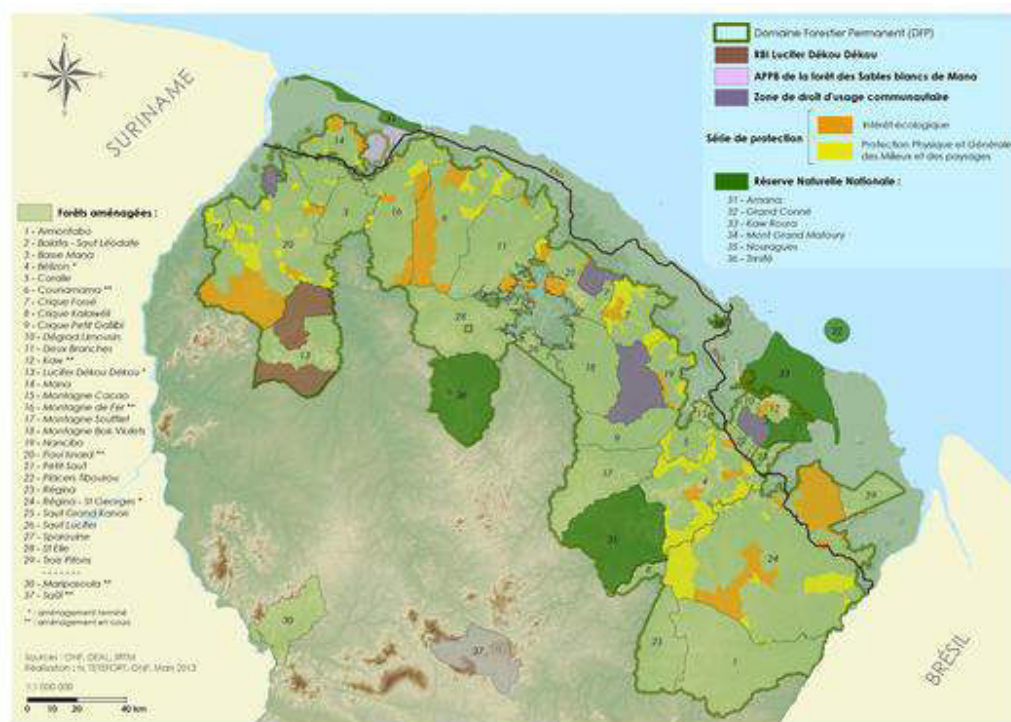


FIGURE 4.2 – Le Domaine forestier permanent et principaux espaces protégés du nord de la Guyane. ©Nathalie Têtefort / ONF

3 Le massif forestier de Régina

Les travaux de cette thèse ont été réalisés sur le massif forestier de Régina-Saint Georges, qui appartient au domaine privé de l'État. Il est située dans la partie Est du département de la Guyane, sur les territoires communaux de Saint Georges de l'Oyapock, de Régina et de Ouanary (52°11' O, 3°58'N) à environ 110 km du chef-lieu Cayenne. La forêt de Régina est classifiée comme étant une forêt tropicale humide de basse altitude sur *terra firme* (terre ferme), un type forestier du bouclier des Guyanes (Steege et al 2006). Cette forêt se caractérise par une canopée haute et fermée qui varie en moyenne de 35 à 40 m. les palmiers sont bien présents *Oenocarpus* et *Astrocaryum*. Les arbres avec de gros diamètre sont fréquents (6 à 8 tiges pour les diamètres supérieurs à 80 cm). On observe une surface terrière des peuplements de 24 à 25 m² par hectare. La forêt de Régina fut très peu perturbée au cours de ces dernières décennies. Cependant depuis la mise en place des zones d'exploitations on observe l'apparition de trouées d'exploitation et post-exploitation.

La topographie est dominée par des plateaux bordés de versants courts à pente modérée (15 à 25 %) à des altitudes modérées et se développant majoritairement sur des roches granitoïdes. La géologie de la forêt de Régina est définie par la présence de trois types de terrains : (i) les terrains sédimentaire récents décrite par les formations continentales que constituent les alluvions et terrasse fluviales, (ii) les terrains métamorphiques, (iii) les roches éruptives et cristallines. Les sols les plus communs à Régina sont des sols ferrallitiques fortement désaturés développés sur des roches granitiques. Ces sols sont profonds et présentent un drainage vertical libre ou parfois ralenti. On observe alors un enracinement profond et une meilleure alimentation en eau. Les températures moyennes annuelles sont d'environ 27°. La forêt de Régina est située dans une partie du département parmi les plus arrosées de Guyane. Elle

reçoit annuellement environ 3 806 mm de précipitations en moyenne. Les effets du vent sont peu étudiés mais les vents violents semblent rares cependant, des phénomènes de micro-tornades (observés très localement) peuvent être à l'origine de trouées.

Le domaine forestier de Régina, est localisé à l'est de la Guyane française. Il fait partie du domaine forestier privé de l'État et est géré par l'ONF et couvre 375 446 ha (ONF, 2007). La forêt de Régina est accessible, depuis 2003, suite à la création de la route nationale 2 (RN2) (Boudoux d'Hautefeuille, 2010). Cette route relie Cayenne à Saint-Georges-de-l'Oyapock, grâce à la construction du pont sur l'Approuague. Le domaine forestier de Régina a plusieurs particularités. C'est le domaine forestier le plus à l'est de la région et sa limite Sud est en contact avec le fleuve Oyapock, frontière naturelle avec le Brésil. A Régina, la filière bois est en rapide progression depuis les années 70. En 10 ans, entre 1978 et 1988, elle a vu sa quantité de sciage multipliée par trois. Chaque année l'exploitation représente environ 11 000 ha, représentant 0,13 % de la surface boisée du département (FAO, 1993 in Forget al., 1998). En 2009, d'après L'ONF l'exploitation forestière est produite à près de 61 % de l'exploitation entre le Centre Est et l'Est. Du fait de la création récente de la Route Nationale 2 (RN 2) reliant Saint-Georges à Cayenne, les forêts de l'Est guyanais font l'objet de nouvelles attentions, particulièrement pour l'activité d'exploitation forestière. L'exploitation dans le domaine forestier de Régina est récente. Elle a débuté en 2004 et augmente régulièrement. En 2009, elle représentait 25 600 m³ soit 30 % de l'exploitation totale de la Guyane, objectif que s'était fixé l'ONF pour la période 2007-2011 (ONF, 2007). L'EFI est appliquée sur les parcelles d'exploitation depuis 2010.

Cadre scientifique et structure de la thèse

1 Objectifs et questions de recherche

Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse visent à étudier les facteurs environnementaux déterminants, dans la formation des trouées naturelles ou d'exploitations et les facteurs déterminants dans la hauteur et la structure de la canopée. Ils ont pour finalité d'améliorer nos connaissances dans la formation des perturbations telles que les ouvertures en forêt naturelle ou exploitée. Notre approche se base d'une part sur la caractérisation des trouées naturelles/d'exploitations et sur la description des variations de la hauteur de canopée à partir d'observations faites par télédétection active (LiDAR) entre 2012 et 2013 par l'Office National des Forêts (ONF). Notre travail s'articule autour de trois objectifs principaux déclinés avec leurs questions de recherche.

Nous avons vu que les trouées naturelles provoquent des changements profonds dans la canopée. Malgré un nombre conséquent d'études *in-situ*, qui traitent de la dynamique des trouées, peu d'études se sont intéressées aux déterminants qui sont à l'origine des trouées. Cela vient peut-être du fait que la formation des trouées semble aléatoire dans la canopée. Il semble donc difficile de prévoir où et à quel moment cela pourrait se produire.

L'outil qu'est la télédétection a déjà fait ses preuves dans l'observation des trouées, tout particulièrement dans le domaine de l'optique. Cependant, les variations topographiques, la forme des trouées et les ombres portées, peuvent influencer la détection des trouées. En outre, la couverture nuageuse persistante, commune dans de nombreux bassins forestiers tropicaux, limite l'utilité des données satellitaires optiques. Les développements récents des technologies LiDAR ont considérablement fait progresser notre capacité à tirer profit des mesures à très haute résolution spatiale de la structure de la canopée, dans le but de détecter les trouées et d'en évaluer leur effets dans la variation spatiale et temporelle du carbone (Asner et al., 2013a; Espirito-Santo et al., 2014a) Kellner et al. (2009). Très récemment les travaux Lobo and Dalling (2014); Asner et al. (2013a) se sont penchés sur la description de la distribution de taille des trouées à l'aide du LiDAR et montrent que la taille des trouées est variable selon les sites d'étude. Cependant, à la lecture de ces travaux sur la distribution de taille des trouées, les auteurs utilisent des définitions basées sur des expériences in-situ. Le plus souvent, ce sont les définitions de Brokaw (1982) et de Runkle (1981) qui sont utilisées alors qu'il serait plus approprié de choisir une définition selon la nature du site d'étude. Le premier objectif vise à analyser la canopée en milieu non perturbé par l'homme, il s'agit de définir une trouée à partir du MNC LiDAR et caractériser la distribution de taille des trouées tout en prenant en compte les effets de l'environnement. **Comment caractériser la distribution de taille des trouées et est-ce qu'il y a des déterminants environnementaux qui influencent la distribution statistique de taille de trouées ?** Telle sera la question de recherche relative à ma première partie. Une sous-question s'est aussi rapidement posée : **comment inférer le paramètre de la loi de distribution de Pareto, dans lequel l'environnement est explicite ?**

Nous proposons dans cette étude de donner une définition de la trouée à partir du MNC LiDAR. Nous avons opté pour la définition d'un seuil de hauteur et de surface de manière statistique. La distribution de taille des trouées s'est faite avec la loi de distribution de Pareto. La distribution de taille des trouées nécessite une surface minimale de trouée (Asner et al., 2013a). La surface des trouées étant variable d'un environnement à l'autre (Kellner et al., 2009), nous avons choisi de modéliser le paramètre de Pareto λ , appelé paramètre d'échelle, comme une combinaison linéaire de covariants environnementaux. Les covariants environnementaux utilisés sont issus du MNT LiDAR de 2013. Les covariants environnementaux sont soit des indices topographiques, soit des indices hydrologiques. Notre modèle ressemble à celui de Lobo and Dalling (2014) qui analysent la distribution spatiale des trouées au Panama. Pour prédire la distribution de taille des trouées, nous nous sommes inscrit dans un cadre statistique Bayésien et les méthodes de simulations que nous avons choisies d'utiliser sont les méthodes Monte-Carlo par Chaînes de Markov (MCMC), puis nous avons utilisé l'algorithme de sélection de variables de Kuo-Mallick (Kuo and Mallick, 1998a).

Malgré l'importance de l'information de la hauteur de canopée dans les questions scientifiques liées aux changements globaux actuels, nos connaissances concernant les déterminants et les variations naturelles de la hauteur de canopée restent insuffisantes à l'échelle locale. En effet, il est admis, qu'à l'échelle régionale, la hauteur de canopée s'exprime selon un gradient latitudinale et qu'elle diffère selon les continents. Cependant, il est supposé que la hauteur de la canopée dans les forêts tropicales sont assez homogènes au sein de grands bassins (Amazonie, Afrique, Asie du Sud-Est) (Simard et al., 2011). Par exemple, en Amazonie, les forêts de terre-ferme sont souvent considérés comme ayant des structures homogènes (Baraloto et al., 2011). Il se peut que

ces fortes variations locales sur le massif forestier soient liées d'une part aux variations de disponibilité en eau et d'autre part, aux variations de la topographie du sol associée aux variations de la fertilité du sol, de la profondeur du sol et de l'exposition au vent, le tout intimement liée à la géomorphologie du paysage (Guitet et al., 2013). À l'échelle continentale, la hauteur de canopée des forêts tropicales tend à être plus haute dans les zones humides et/ou dans les zones qui présentent une faible saisonnalité climatique, suggérant que la disponibilité en eau peut être un facteur essentiel (Ashton and Hall, 1992). La disponibilité en eau est liée à deux processus : les précipitations et la redistribution de l'eau. D'une part, le taux de précipitation conditionne la disponibilité de l'eau pour les arbres, et d'autre part, les propriétés locales des sols telles que, le drainage du sol et les caractéristiques topographiques, modulent la disponibilité locale de l'eau pour les arbres. Ces relations, entre la nécessité de différencier précipitation et eau disponible pour l'arbre est maintenant très bien établies (Wagner et al., 2012; Detto et al., 2013) certains travaux suggèrent que la hauteur de canopée y est fortement liée. C'est à la suite de ce raisonnement et de la littérature citée précédemment que nous avons établi la seconde question de la thèse. On recherchera les mécanismes à l'origine de l'organisation spatiale de la canopée. Il s'agira principalement d'évaluer la structure spatiale des variations de la hauteur de canopée et sa relation avec l'environnement. **Quelles échelles spatiales sont pertinentes pour analyser les déterminants environnementaux des variations de hauteur de la canopée en forêt tropicale à partir des données de télédétections ? Comment l'environnement peut aider, ou pas, à cartographier la hauteur de la canopée en forêt tropicale ?** Nous proposons dans cette étude d'évaluer les structures spatiales, auto-corrélation, de la hauteur de canopée. L'auto-corrélation spatiale

peut être définie généralement comme « la propriété des variables aléatoires dont on observe qu'elles prennent des valeurs, à une certaine distance l'une de l'autre, plus similairement (auto-corrélation positive) ou moins similaires (auto-corrélation négative) qu'on ne l'attendrait pour les paires d'observations associées aléatoirement ». Un indice d'auto-corrélation spatiale est utilisé celui de Moran (Legendre, 1993). Son application sur les données permet d'évaluer le degré d'auto-corrélation spatiale et d'autre part cet indice fournit une description de la structure spatiale au travers d'un corrélogramme. L'algorithme développé par Deblauwe et al. (2012) nous permet de prendre en considération les effets d'auto-corrélation et d'établir s'il existe un lien entre la variation de hauteur de canopée et les facteurs environnementaux. Ensuite nous avons utilisé une méthode d'extrapolation spatiale pour prédire la hauteur de canopée sur le massif de Régina. La hauteur de canopée est décrite par des variables qui vont servir de prédicteurs en-dehors des zones échantillonnées. Cette méthode est fortement conseillée lorsque l'on utilise des données spatialisées. De plus elle permet de prendre en compte la structure spatiale des prédicteurs, ce qui n'est pas souvent le cas dans les travaux qui traitent du sujet Simard et al. (2011); Yang et al. (2016). Nous utiliserons des prédicteurs issus du LiDAR pour cartographier la hauteur de canopée tout en diminuant la résolution des pixels.

En Guyane Française, L'EFI a récemment été appliqué à grande échelle et bien qu'il existe déjà des méthodes de suivi des trouées d'exploitation, l'utilisation des images optiques n'est pas toujours efficace (Figure 1). Il est essentiel pour les gestionnaires de pouvoir suivre et de quantifier les dégâts dans la canopée après l'exploitation. Dans ce contexte, la télédétection active, telle que la technologie LiDAR, permet d'étudier avec une grande finesse les changements qui s'opèrent dans la canopée à une résolution sub-

métrique. Ce qui nous amène au troisième objectif. Le troisième objectif vise à évaluer les conséquences de l'exploitation forestière sur la structure de la canopée notamment en analysant la distribution en fréquence de la taille des ouvertures selon les modalités d'exploitations. **Quelles sont les effets de l'exploitation forestière sur les variations de hauteur de canopée et sur la distribution de taille des trouées ?** Les effets de l'exploitation et notamment l'effet des trouées d'exploitation dans les expériences *in situ* sont bien définis en Guyane Française en particulier à Paracou. Dans notre cas, le site d'étude est à Régina, où nous disposons de deux couvertures LiDAR, la première acquise en 2012 et la seconde en 2013. Nous utilisons la même méthodologie que dans le chapitre 6 pour évaluer les effets de l'exploitation sur la distribution de tailles des trouées. Sur ces parcelles L'EFI y est pratiquée et les gestionnaires relèvent un certain nombre d'informations avant et pendant l'exploitation. Les routes, les pistes de débardage, les cloisonnements, ainsi que les parcs à grumes, ainsi que les espèces récoltées sont cartographiés dans un Système Information Géographique (SIG). Nous utiliserons cette base de données géographique et les données des MNC LiDAR (2012 et 2013) pour évaluer la variation de hauteur post-exploitation en fonction des infrastructures et des espèces prélevées. Un modèle linéaire à effet mixte est utilisé qui prend en compte le caractère spatial des données. Les infrastructures telles que les pistes de débardage, les cloisonnements et les parcs à grumes sont considérés comme des effets fixes.

2 Données

Données LiDAR

Pour définir les trouées et caractériser la distribution de taille des trouées naturelles/exploitations en forêt tropicale, nous avons utilisé des données THRS. Les données ont été acquises sur le massif forestier de Régina, les 09, 12 novembre 2012 et 04 octobre et 26 novembre 2013 par la société ALTOA¹. L'instrument utilisé est un laser RIEGL LMS-Q560 qui acquiert des données dans le proche infrarouge ($0.9\ \mu\text{m}$). Celui-ci est à retour d'onde complet (full-waveform) permettant d'enregistrer un nombre d'échos illimité. Il est couplé à un récepteur GPS bi-fréquence et à une centrale inertielle. Les vols ont été effectués à une altitude d'environ 500 m. Pour l'acquisition de 2012 l'angle de scan total est de 45° ($\pm 22.5^\circ$ du nadir), sa densité d'émission minimale est de 4 impulsions par m^2 . La précision moyenne est de 5 cm en altimétrie et 10 cm en planimétrie. Pour l'acquisition de 2013 l'angle de scan est de $\pm 30^\circ$ par rapport au nadir, sa densité d'émission est en moyenne 6 impulsions par m^2 avec une précision de localisation des points inférieure à 20 cm en altimétrie et 40 cm en planimétrie. Les points correspondants au sol ont été extraits du nuage de points brut par filtrage des points bas avec un algorithme propriétaire dont le principe est décrit par Axelsson (1999), il est implémenté dans le logiciel Terrascan². Une interpolation par Krigeage a été effectuée à l'aide du logiciel Terrascan afin de créer les surfaces 3D, dont un Modèle Numérique de Terrain (MNT) et un Modèle Numérique d'Élévation (MNE). Le MNT obtenu est à un mètre de résolution. Les valeurs du MNT sont soustraites au MNE pour obtenir le Modèle Numérique de Hauteur (MNH). Les données sont acquises dans le système géodésique WGS 84 UTM 22N, et restituées en

¹<http://www.altoa.fr/>

²<http://www.terrasolid.com/products/terrascanpage.php>

RGFG 95. Le système de référence altimétrique est le IGN-NGG 77.

Nous avons utilisé, l'acquisition de LiDAR (Figure 5.1a) en forêt non exploitée dans le chapitre 6, et le chapitre 7.

Données de l'Office National des Forêts

Dans le chapitre 8, nous avons utilisé les données récoltées sur la période de septembre à novembre 2014 sur 2 parcelles d'exploitation HKO 95 (283 ha) et HKO 96 (466 ha). Entre 2012 et 2013, 2166 arbres ont été récoltés (Figure 5.1b). Nous avons utilisé des données spatialisées d'aménagement forestiers tels que : les routes, les pistes, les parcs de stockage, les cloisonnements (Figure 8.1c).

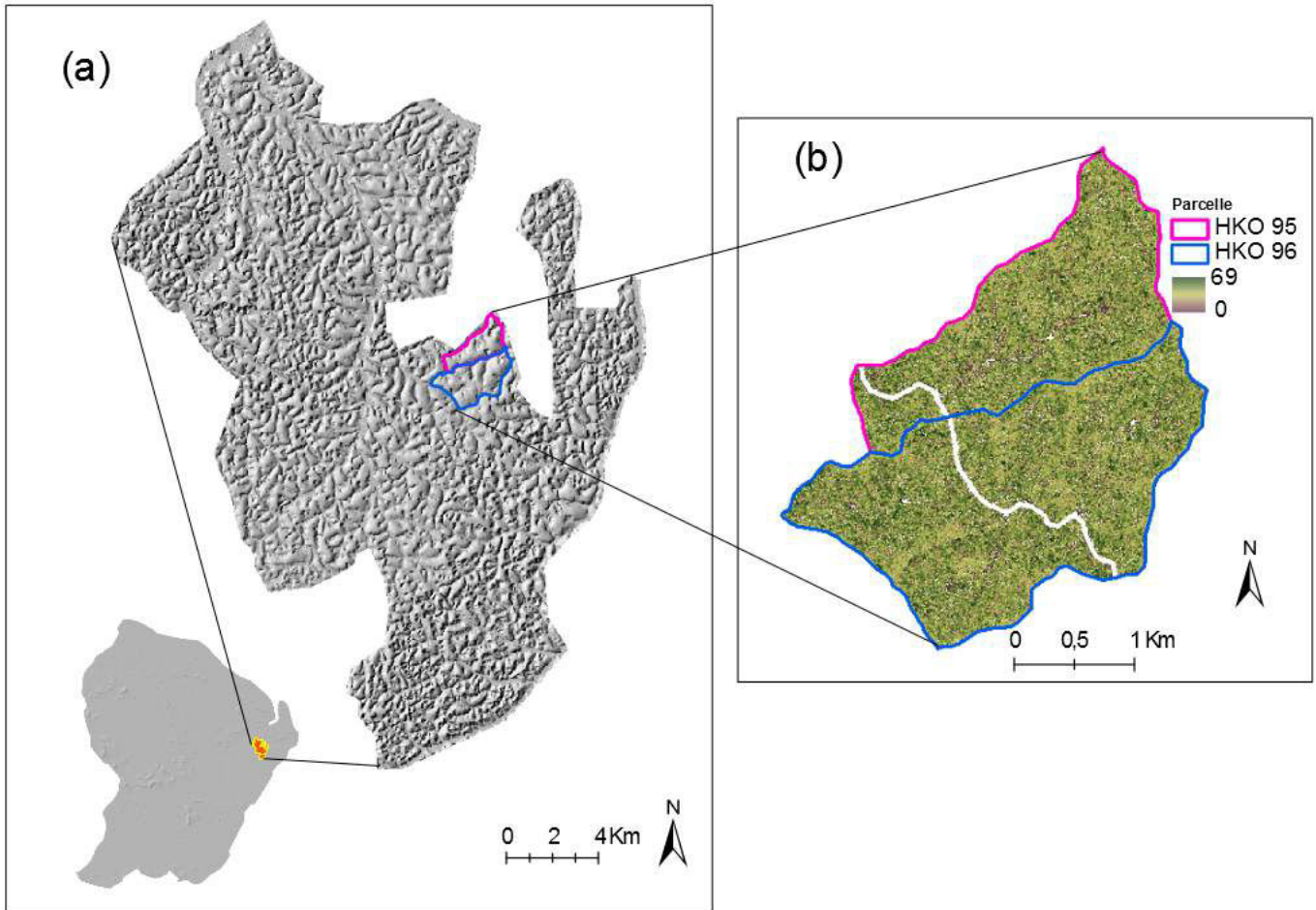


FIGURE 5.1 – (a) Emprise LiDAR sur le massif forestier de Régina. (b) Localisation des parcelles d'études HKO 95 (rose) et HKO 96 à Régina (bleu) où l'exploitation à faible impact y est pratiquée.

3 Structure du document

Cette thèse est organisée en trois chapitres qui s'appuient essentiellement sur des articles soumis, parus ou en préparation.

Le chapitre 6 est intitulé « Environmental control of natural gap size distribution in tropical forests » (page 45). Il débute par une synthèse rapide de l'état des connaissances concernant les trouées naturelles et expose les hypothèses sur lesquelles je me suis appuyé pour organiser ce travail de recherche, notamment celles qui concernent la détection des trouées et le contrôle de l'environnement sur la distribution de taille des trouées. Ce chapitre présente les méthodes que j'ai développées afin de définir une trouée au moyen du LiDAR aéroporté. Afin d'analyser la distribution en fréquence de la taille des trouées, je montre ensuite comment l'effet de l'environnement modifie la distribution en fréquence de la taille des trouées naturelles.

Le chapitre 7 est intitulé « Weak Environmental Controls of Tropical Forest Canopy Height in the Guiana Shield » (page 69). L'idée de ce chapitre est de mettre en évidence la variation de la hauteur de la canopée en fonction de l'environnement et de cartographier le couvert forestier à l'aide du LiDAR aéroporté. La première partie du chapitre décrit le degré d'auto-corrélation spatiale de la hauteur de canopée en relation avec l'environnement ce qui suggère que la résolution spatiale influence les liens entre variations de hauteur et de l'environnement. La seconde partie se focalise sur la cartographie de la hauteur de canopée en utilisant deux stratégies : la première en ayant que des données de hauteur de canopée, la seconde en y ajoutant des paramètres liés à l'environnement.

Le chapitre 8 est intitulé « Low impacts of Reduced-Impact Logging practices on forest canopy height in the Guiana shield »

(page 99). Il vise à comprendre les conséquences de l'EFI sur les ouvertures et les variations de hauteur de canopée. Les méthodes de détection des trouées développées dans le premier chapitre sont d'abord utilisées pour observer l'évolution de la distribution en fréquence de la taille des trouées après une campagne d'exploitation type EFI. Dans un deuxième temps, les variations de hauteur en fonction des types d'infrastructures d'exploitation et des espèces récoltées sont évaluées.

Dans le dernier chapitre une discussion est menée sur les résultats des études menées dans cette thèse ainsi que sur les perspectives (chapitre 9, page 121).

Deuxième partie

Études

**Environmental control of natural gap size
distribution in tropical forests**

Youven Goulamoussène^{1*}
Laurent Linguet²
Mélaine Aubry Kientz¹
Bruno Hérault¹

¹ Université de la Guyane, UMR 'Ecologie des Forêts de Guyane', Campus agronomique de Kourou, France.

² Université de la Guyane, UMR ESPACE-DEV, University of French Guiana, IRD, SOC department, Cayenne F97300, French Guiana

* E-mail : youven.goulamoussene@ecofog.gf

1 Abstract

Natural disturbances are the dominant form of forest regeneration and dynamics in unmanaged tropical forests. Monitoring the size distribution of treefall gaps is important to better understand and predict the carbon budget in response to land use and other global changes. In this study, we model the size frequency distribution of natural canopy gaps with a discrete power law distribution. We use a Bayesian framework to introduce and test, using Monte Carlo Markov Chain and Kuo-Mallick algorithms, the effect of local physical environment on gap size distribution. We apply our methodological framework to an original Light Detecting and Ranging dataset in which natural forest gaps were delineated over 30000 ha of unmanaged forest. We highlight strong links between gap size distribution and environment, primarily hydrological conditions and topography, with large gaps being more frequent in floodplains and on hillslopes. In the future, we plan scale up testing of our methodology using satellite data. Additionally, although gap size distribution variation is clearly under environmental control, gap process variation over time should be tested against climate variability.

2 Introduction

Natural disturbances caused by forest gaps play an important role in tropical rainforest dynamics. Canopy gaps caused by the death of one or more trees are the dominant form of forest regeneration because the creation of canopy openings continuously reshapes forest structure as gaps are filled with younger trees (Whitmore, 1989). The first, and perhaps most important, effect of gaps is an increase in light intensity (Hubbell et al., 1999), allowing sunlight to penetrate the understory. This phenomenon has been widely studied

because the opening of gaps contributes to the establishment and growth of light-demanding trees (Denslow et al., 1998), thus contributing to the maintenance of biodiversity. Another effect of canopy gaps is the modification of soil nutrient balance (Rüger et al., 2009). When canopy gaps are created, a large quantity of leaf and wood litter become available, due to high rates of decomposition and mineralization, leading to increased levels of key nutrients (Brokaw, 1985). These nutrients are also linked to spatial variation in forest carbon balance, as shown by Feeley et al. (2007). The relationship between gap formation and the population dynamics of trees or lianas is also quite well understood, with increased liana basal area (Schnitzer et al., 2014) allowing low-wood-density pioneer species to recruit exclusively in newly formed gaps (Molino and Sabatier, 2001a).

Many studies have investigated the effect of treefall gaps on biodiversity, particularly animal movement and species composition (Bicknell et al., 2014; Puerta-Piñero et al., 2013), carbon cycles, and forest dynamics. Some authors use field data to study natural gap dynamics, usually at plot scale (Hubbell et al., 1999). As these studies are quite limited in spatial extent (< 50 ha) and because gap formation is largely unpredictable (Hubbell et al., 1999; Lloyd et al., 2009), optical satellite imagery has been widely promoted and proven adequate for monitoring forest gaps over space and time (Frolking et al., 2009). At high resolution (< 10 m), IKONOS satellite images may be well suited for evaluating gap dynamics (Espírito-Santo et al., 2014b). In French Guiana, the SPOT-4 satellite (20 m spatial resolution) has successfully detected canopy gaps (Colson et al., 2006) using a combination of several spectral bands, such as near and short-wave infrared. However, topographical variation, gap shape, and shade may influence and bias gap detection. Moreover, persistent cloud cover, common in many tropical forest basins, limits the utility of optical

satellite data.

Airborne Light Detecting and Ranging (LiDAR) platforms therefore offer a solution to this problem. Recent developments in LiDAR have significantly advanced our ability to derive accurate measurements of canopy forest structure, to detect gaps, and to assess the effect of spatial and temporal variation in carbon balance (Asner and Mascaro, 2014). Kellner et al. (2009) used remote LiDAR sensing to quantify canopy height and gap size distributions in five tropical rain forest landscapes in Costa Rica and Hawaii. They showed that canopy gaps can be observed with the help of LiDAR-derived digital canopy models (DCMs) and that gap size frequency distribution (GSFD) can be fit with a power law distribution, suggesting a surprising similarity in canopy gap size frequency distributions on diverse soil types associated with diverse geologic substrate ages. Asner et al. (2013b) also used LiDAR data to analyze whether gap size frequency distribution is modified by topographic and geologic characteristics and again showed that canopy gap size distribution is largely invariant between forests on erosional terra firme and depositional floodplain substrates in the Peruvian Amazon basin. Finally, using airborne LiDAR, Lobo and Dalling (2014) have recently explored the effect of forest age, topography, and soil type on canopy disturbance patterns across central Panama. For the first time, they highlighted significant effects of slope and of forest age, with a higher frequency of large gaps associated with old-growth forests and gentle slopes.

In this study, we use a DCM derived from airborne LiDAR across a 30 000 ha tropical forest landscape in the Régina forest in French Guiana. This approach provides high-resolution maps of canopy gaps and helps us to understand the environmental determinism of gap occurrence in tropical forests. Our specific aims were therefore :

- to define canopy gaps from canopy height data using a probabilistic approach
- to model gap size distribution by inferring a likelihood-explicit discrete power law distribution in a Bayesian framework
- to introduce environment into the scaling parameter of the power law distribution and test its predictive ability

3 Materials and Methods

The study site is located in the Régina forest (4°N, 52°W), where the most common soils are ferralitic. The site is located on slightly contrasting plateau-type reliefs that are rarely higher than 150 m on average. The forest is typical of French Guianese rainforests. Dominant plant families in the Régina forest include *Burseraceae*, *Mimosoideae*, and *Caesalpinoideae*. The site receives 3 806 mm of precipitation per year, with a long dry season from mid-August to mid-November, and a short dry season in March (Wagner et al., 2011).

3.1 Data source

3.1.1 LiDAR data

LiDAR data were acquired by aircraft in 2013 over 30 000 ha of forest by a private contractor, Altoa (<http://www.altoa.fr/>), using a Riegl LMS-Q560 laser. This system was composed of a scanning laser altimeter with a rotating mirror; a GPS receiver (coupled to a second GPS receiver on the ground); and an inertial measurement unit to record the pitch, roll, and heading of the aircraft. The laser wavelength was near-infrared (from about 800 nm to 2500 nm). Flights were conducted at 500 m above ground level with a ground

speed of 180 km.h^{-1} , and each flight derived two acquisitions. The LiDAR was operated with a scanning angle of 60° and a 200 kHz pulse repetition frequency. The laser recorded the last reflected pulse with a precision better than 0.10 m, with a density of 5 pulses.m^{-2} . The DCM was derived from the raw scatter plot consisting of the pooled dataset from the two acquisitions. Raw data points were first processed to extract ground points using the TerraScan (TerraSolid, Helsinki) ground routine, which classifies ground points by iteratively building a triangulated surface model. Ground points typically made up less than 1% of the total number of the return pulses. The DCM has a resolution of 1 m. A 20 m buffer was applied to the shoreline, so that gaps closer than 10 m to the shore are not further included in the analyses. A 25 m buffer was applied to anthropogenic tracks to avoid misinterpreting indentations from water and roads in the land as gaps.

3.1.2 Environmental data

We use six environmental variables to synthesize the observed environmental gradients. All variables were computed from a LiDAR digital terrain model (DTM) with 5 m^2 cells.

3.1.2.1 Slope The slope was derived from the LiDAR DTM. Slope was computed at a grid cell as the maximum rate of change in elevation from that cell to its 8 neighboring cells over the distance between them.

3.1.2.2 Topographic exposure We use the TOPEX index to measure topographic exposure to wind (Chapman, 2000). TOPEX is a variable that represents the degree of shelter assigned to a location. It was derived from quantitative assessment of horizon inclination. The values of this index are closely correlated with wind-shape index (Mikita and Klimánek, 2012). Ex-

posure is calculated based on the height and distance of the surrounding horizon, which are combined to obtain the inflection angle. We use this angle to quantify topographic exposure. When a large topographic feature, like a mountain, is far off in the distance the inflection angle is low. When the same mountain is closer, the inflection angle is higher. Therefore, a higher inflection angle is equal to lower exposure or higher sheltering (Mikita and Klimánek, 2012).

3.1.2.3 Drained area Drained area (DA) measures the surface of the hydraulic basin that flows through a cell. A low value indicates that a cell is located at the border between two basins, whereas high values indicate cells located downstream.

3.1.2.4 Hydraulic altitude The hydraulic altitude (HA) of each cell, its altitude above the closest stream of its hydraulic basin, was computed from the 3rd order hydraulic system. Low values, including 0, indicate that the forest plot is potentially temporarily flooded, whereas high values indicate that it is located on a hilltop.

3.1.2.5 Terrain ruggedness index The terrain ruggedness index (TRI) captures the difference between flat and mountainous landscapes. TRI was calculated using SAGA GIS SAGA (2013) as the sum of the altitude change between a pixel and its eight neighboring pixels (Riley, 1999).

3.1.2.6 HAND The height above the nearest drainage (HAND) model normalizes topography with respect to drainage network by applying two procedures to the DTM. The initial basis for the HAND model came from the definition of a drainage channel : perennial streamflow occurs at the surface,

where the soil substrate is permanently saturated. It follows that the terrain at and around a flowing stream must be permanently saturated, independently of the height above sea level at which the channel occurs. Streamflow indicates the localized occurrence of homogeneously saturated soils across the landscape. The second basis for the HAND model came from the distinctive physical features of water circulation. Land flows proceed from the land to the sea in two phases : in restrained flows at the hillslope surface and subsurface, and in freer flows (or discharge) along defined natural channels. (Nobre et al., 2011)

3.2 Forest gap definition

3.2.1 Height threshold

To identify discrete canopy gaps, we had to choose a gap threshold height. Some authors define this threshold at 2 m (Brokaw, 1982). Runkle (1982) defines a gap as the ground area under a canopy opening that extends to the base of the surrounding canopy trees, these usually being considered to be taller than 10 m, with a trunk diameter at breast height (DBH) > 20 cm. However, in practice, defining gap boundaries is a tricky issue, even in the field. Here, we develop a probabilistic method for detecting canopy gaps from LiDAR data. We used the DCM to model canopy height distribution considering a mixture distribution of two ecological states : the natural variation of canopy height in mature forests, modeled as a normal distribution, and the presence of forest gaps, which lead to a new normal distribution with lower values. We consider that the threshold between the two states is equal to the 0.001 th percentile of the height distribution of the canopy. We then define canopy gaps as contiguous pixels at which the vegetation height is less than or equal to the height threshold.

3.2.2 Minimum gap size

In our study, we define the minimum area of a gap as x_{min} . We model the gap size frequency distribution with a power law distribution. We use the Pareto distribution in a discrete power law probability density function (Virkar et al., 2014). These distributions have a negative slope and their size frequencies are plotted on logarithmic axes, allowing us to observe the scaling parameter λ , which is also called the scaling exponent is not defined when $\lambda \geq 1$. A value close to 1 means there are a large number of small gaps. In a discrete power law with parameter λ , the probability for gap size x is given by :

$$p(x) = \frac{x^{-\lambda}}{\zeta(x_{min}, \lambda)}, \quad (6.1)$$

where x_{min} is the lower truncation point and λ is the scaling parameter. The R programming language's `powerLaw` package uses the zeta function from the `VGAM` package to perform this calculation (see Yee and Others (2010)). We use a Kolmogorov-Smirnov (KS) distance criterion order to determine the error between the observed distribution and the Pareto distribution. KS is defined as the maximum distance between the cumulative distribution functions (CDFs) of the data and the fitted function (Virkar et al., 2014). We retain, for the remainder of this study, a minimum gap size area $x_{min} = 104 \text{ m}^2$, which minimized the KS distance in our dataset.

3.3 Modeling gap size distribution

Having set the height threshold and minimum gap size, the GSFD is modeled with a discrete Pareto distribution frequency.

3.3.1 Model inference

We use a Bayesian framework to estimate model parameters. Here, the value of a parameter is estimated by its posterior distribution, which by definition, is proportional to the product of the likelihood of the model and the parameter prior distribution. The prior distribution is based on prior knowledge of the possible values of a parameter. The posterior densities of the different parameters were estimated using a Monte Carlo Markov Chain algorithm (MCMC).

3.3.1.1 Metropolis-Hastings algorithm As the model contains many parameters, we built a Metropolis-Hastings (MH) algorithm in which all parameters are updated together. Details on the algorithm are given below :

- $Y = y_1, y_2, \dots, y_n$ is the gap size vector
- $X = x_{g1}, x_{g2}, \dots, x_{gi}$ is the vector of covariates (environmental variables) for gap g
- $\theta = \theta_1, \theta_2, \dots, \theta_i$ is the model parameter vector

The first values of the parameter vector are initialized as $t = 1$, $\theta^t \sim \pi_\theta^0$.

For each step t , a new parameter value is sampled from the proposition distribution and a new vector of theta candidates is generated.

$$\theta^{cand} \sim \pi^{prop} \tag{6.2}$$

Acceptance or rejection of the new candidate θ^{cand} is determined by computing the likelihood ratio of the two discrete Pareto distributions :

$$\rho(\theta^t, \theta^{cand}) = \frac{\underbrace{\mathcal{L}(Y|X, \theta^{cand})}_{\text{likelihood}} \underbrace{\pi_{\theta}^0(\theta^{cand})}_{\text{prior}} \underbrace{\frac{\pi^{prop}(\theta^t)}{\pi^{prop}(\theta^{cand})}}_{\text{proposal}}}{\underbrace{\mathcal{L}(Y|X, \theta^t)}_{\text{likelihood}} \underbrace{\pi_{\theta}^0(\theta^t)}_{\text{prior}} \underbrace{\pi^{prop}(\theta^{cand})}_{\text{proposal}}} \quad (6.3)$$

The candidate θ^{cand} is accepted or rejected as follows :

$$u \sim \mathcal{U}_{[0,1], \theta^{cand}} \begin{cases} \theta^{t+1} & \text{if } u < \rho(\theta^t, \theta^{cand}) \\ \theta^t & \text{if } u > \rho(\theta^t, \theta^{cand}) \end{cases} \quad (6.4)$$

The algorithm is run for 1000 iterations. We use the median of the posterior densities to estimate parameter values, and the distribution of the posterior densities to estimate parameter credibility intervals.

3.3.2 Univariate environmental effects

3.3.2.1 Variable transformation To improve model inference and parameter significance, we first transform some environmental variables :

$$Slope = \text{sqrt}(slope) \quad (6.5)$$

$$HA = \log(\text{hydraulic altitude} + 1) \quad (6.6)$$

$$TOPEX = |\max(TOPEX) - \min(TOPEX)| \quad (6.7)$$

The environmental variables are then centered and scaled. We first consider each environmental covariate independently. These covariates are included one-by-one in the model to constrain the exponent λ . We use the exponential function to constrain λ , because the zeta function is not defined for $\lambda = 1$

$$\lambda_i = 1 + \exp(\theta_{0i} + \theta_i \times var_{ig}) \quad (6.8)$$

where λ_{ig} is the *lambda* value dependent on the value of environmental variable i in gap g , θ_{0i} is the intercept, and θ_i quantifies the effect of covariates var on the gap size distribution var_{ig} .

3.3.3 Multivariate model

Principal component analysis We first investigate the collinearity of environmental data through principal component analysis (PCA) on the normalized environmental dataset.

Model To build the final model, we use the results of the univariate model (Table 6.1) and the PCA (Figure 6.3) and set :

$$\lambda = 1 + \exp(\theta_0 + \theta_1 \times Slope + \theta_2 \times TOPEX + \theta_3 \times HA + \theta_4 \times HAND) \quad (6.9)$$

Kuo-Mallick To select the significant covariates and build the final model, we use the method proposed by Kuo & Mallick (KM) Kuo and Mallick (1998b). This method consists of associating an indicator with each variable var_i and parameter θ_i . This indicator can take two values : 1 or 0. If it is set to 1, the variable is included in the model, but if the value is set to 0, it is not. We use the MH and KM algorithms to estimate the indicators I and infer their *a posteriori* distribution in addition to θ .

We start the KM algorithm with $t = 1$, $\theta^t \sim \pi_\theta^0$, $I_j^t \sim \mathcal{B}er(0.5)$ for $j = 1, \dots$,

i). For each covariate j (selected in random order), we use the MH algorithm to update θ_j . To update I_j , we compute the ratio ρ (eq6.10) and generate I_j^{t+1} from a Bernoulli distribution $\mathcal{B}\text{ern}(\rho)$:

$$\rho = \frac{1}{1 + \frac{\mathcal{L}(Y|\tilde{X},\theta^t,I_j=0,I_{-j}^t)}{\mathcal{L}(Y|\tilde{X},\theta^t,I_j=1,I_{-j}^t)}} \quad (6.10)$$

Model inference and data analysis were conducted with R software (R-Core-Team 2012). All maps and geographical information were computed with SAGA (SAGA, 2013) and ArcGIS 10.1.

4 Results

4.1 Gap delineation

In this study, we used a forest canopy height mixture model to define the maximum height of a given pixel to be included in a forest gap. This probabilistic method produced results that fit the observed canopy height distribution. We retained the 11 m threshold that corresponds to the 0.001th percentile of the canopy height distribution (Figure 6.1). Given this height, we retained the surface $x_{\min} = 104 \text{ m}^2$ that minimized the KS distance between predictions and observations. Here, our gap definition was therefore defined as an area $> 104 \text{ m}^2$, in which the LiDAR measured canopy height is always $\leq 11 \text{ m}$.

4.2 Basic statistics

We mapped 12,293 gaps with vegetation $\leq 11 \text{ m}$ in height. The mean gap size was 236 m^2 with a minimum gap size of 104 m^2 and a maximum of $29,063$

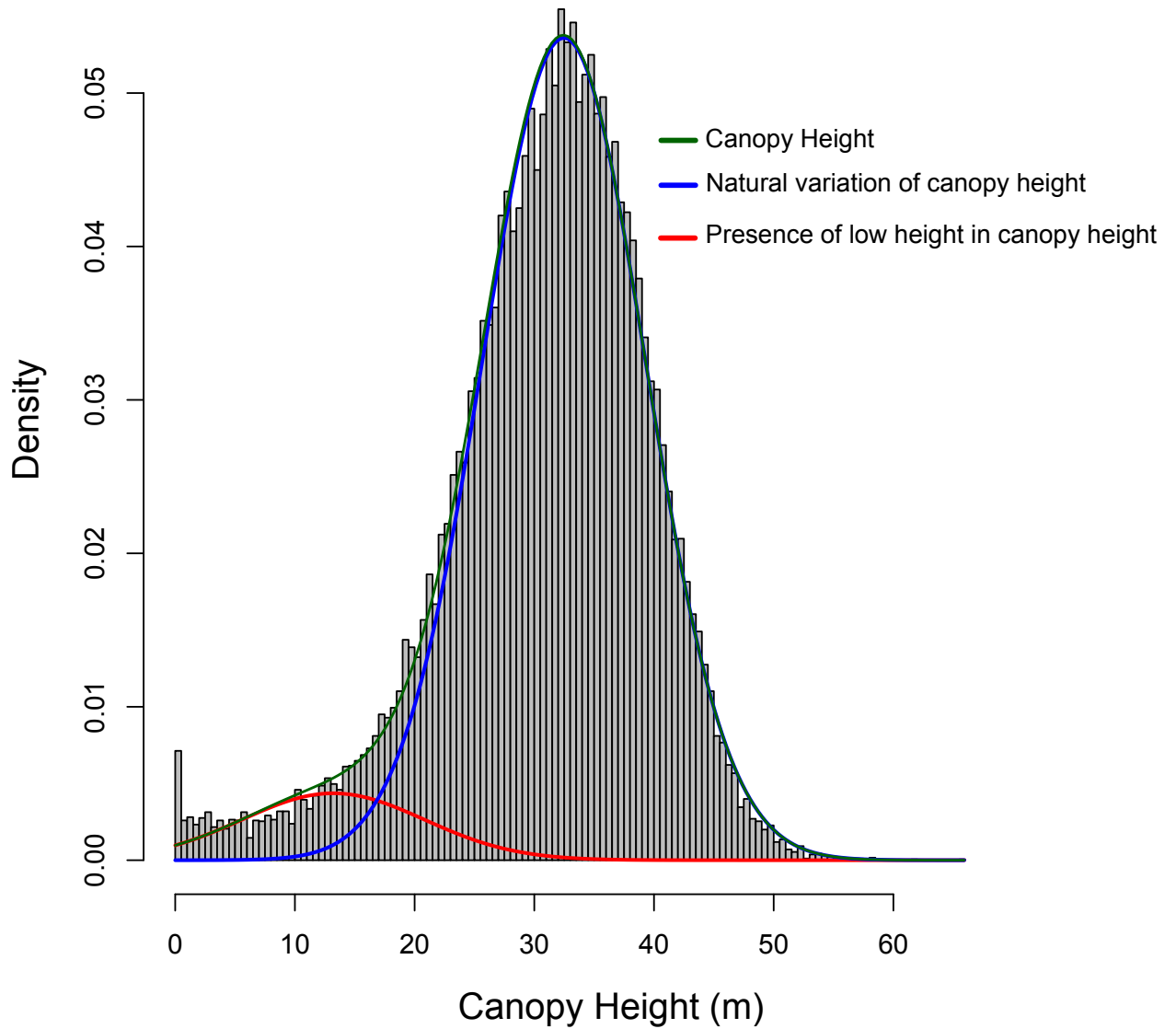


FIGURE 6.1 – Canopy height distribution. Canopy height considered as a mixture distribution of two ecological features. The first (blue curve) is the natural variation in canopy height, modeled as a normal distribution. The second (red curve) is linked to the presence of low heights in the total canopy height distribution, likely to be due to a forest gap. We set the gap threshold to the 0.001th percentile of the blue curve density, *i.e.*, 11 m.

m². The total gap area was about 290 ha, or 1% of the whole surveyed area. The observed gap size distribution was modeled with a Pareto distribution (Figure 6.2), leading to a scaling parameter $\lambda_{x_{min}}$ of 2.6.

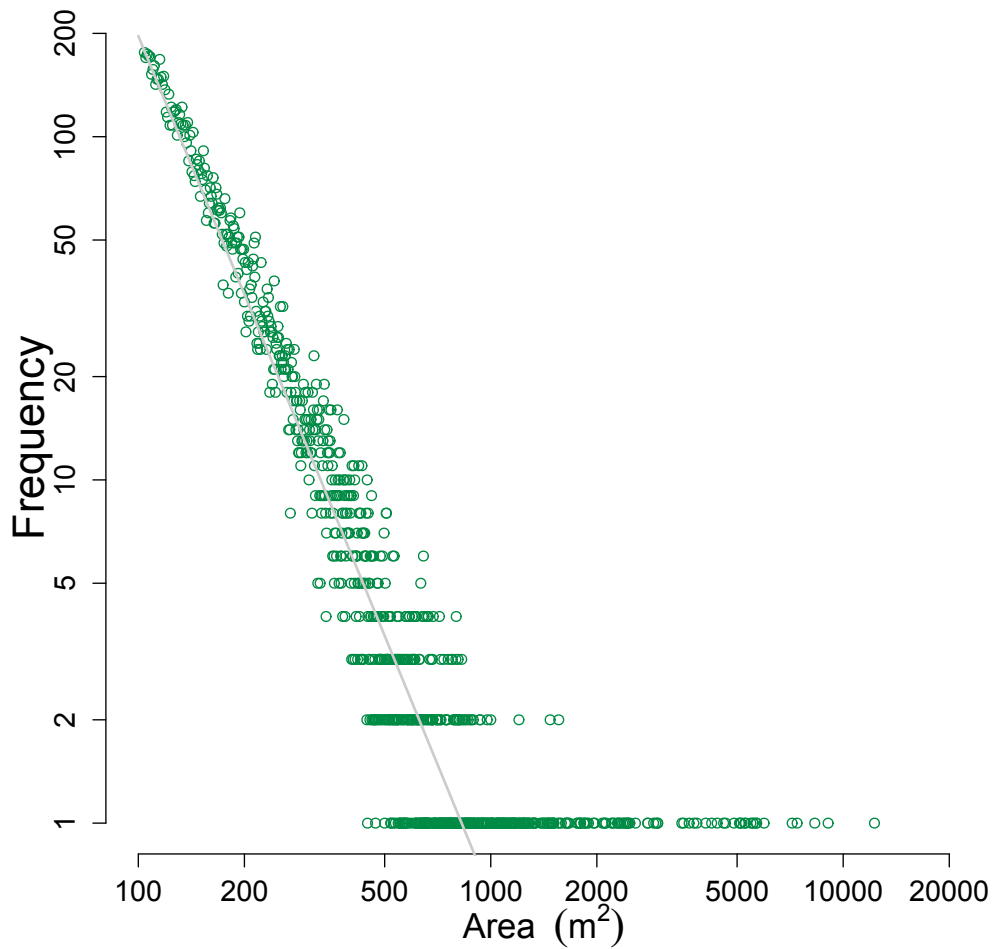


FIGURE 6.2 – The observed gap size frequency distributions modeled as a power law function with $\lambda = 2.6$ (green). The grey line is the theoretical Pareto distribution for a minimum gap size of 100^2 at the height of 11m

4.3 Univariate models

All variables had an effect on gap size distribution (Table 6.1). The scaling coefficient λ is related to the ratio of small gaps to large gaps, with values close to 1 indicating a higher frequency of large gaps and vice versa. Parameter estimates for slope and TRI show high occurrence of small gaps for large values of the two variables. Contrarily, the effect of DA, HAND, HA, and TOPEX on λ are clearly negative, meaning that the frequency of large gaps increases with large values.

TABLE 6.1 – List of environmental variables, abbreviations, units, and values of the posteriors in univariate models.

Parameter	Abbreviation	Unit	Posterior value	Confidence interval (CI 95%)
Slope	Slope	°	0.0735	[-0.02 ; 0.15]
Terrain Ruggedness Index	TRI	-	0.0718	[0.04 ; 0.10]
TOPographic EXposure	TOPEX	-	-0.082	[-0.12 ; -0.05]
Drained Area	DA	m ²	-0.0176	[-0.09 ; 0.05]
The Hydraulic Altitude	HA	m	-0.0177	[-0.05 ; 0.02]
HAND	HAND	-	-0.003	[-0.08 ; 0.09]

4.4 The multivariate model

To define the final multivariate predictive model, we used the significant results of the univariate models together with the output of the PCA, in order to avoid multicollinearity.

Variable selection

The first three PCA axes explained more than 80% of the data variance. The first axis, which accounted for 36.45% of the variance, was positively correlated with relative HA and negatively correlated to HAND and DA, and thus clearly highlighted the local altitudinal gradient. The second axis explained an additional 28.5% of variance and was positively correlated with the TRI and slope. The third axis explained a further 15.2% of the variance and was correlated only with TOPEX (Figure 6.3). The multivariate model was created using a Bayesian framework including four environmental variables : slope, TOPEX, HAND, and HA, the explanatory variables that had an effect on λ . Finally, the KM methodological framework was used to select the most parsimonious model.

Environmental covariates with posterior KM values close to 1 Slope, TOPEX, and HAND (eqn 6.9) were retained in the final model (Figure 6.4). Parameter estimates of the final model indicated that the greatest effects on gap size distribution were caused by TOPEX and HAND.

5 Discussion

5.1 Methodology

5.1.1 Gap Detection

Defining the height threshold at which forest gaps may be delineated is a major difficulty faced by foresters. Many times, canopy gaps have been defined in the field, adopting Brokaw's definition (Brokaw, 1982), in which "a hole in the forest extending through all levels down to an average height of 2 m above the ground," must be defined by an experienced observer. In

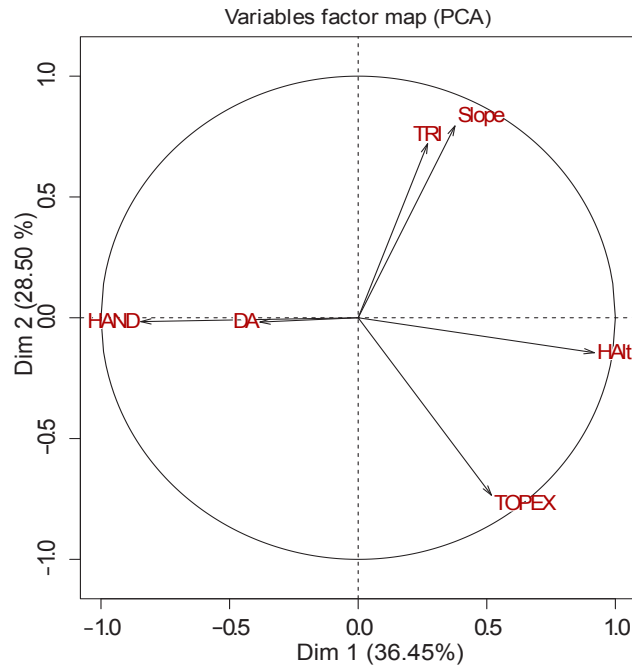


FIGURE 6.3 – Results of the principal component analysis on the environmental variables

this study, we have decided to use a probabilistic approach, modeling height distribution as a mixture of two normal laws. We found a height, 11 m, which is much higher than that in Brokaw’s definition, but is consistent with our field experience, where woody debris, dead canopy tree boles, and residual saplings (*i.e.*, remnants that survive the gap formation event) may rise well above 2 m. For example, Hubbell et al. (1999) showed that small stems frequently remained in gaps up to 4-5 m in height, while Lieberman et al. (1985) reported broken and damaged stems up to 10 m tall within a gap.

Defining minimum gap size is also a delicate proposition. Some authors, working with high-definition LiDAR data, have considered a minimum gap size (x_{min}) of 1 m² (Asner et al., 2013b) (Kellner et al., 2009). This minimum gap size is unrealistic from an ecological perspective given that a hole of several square meters in the canopy may simply reflect the distance between two

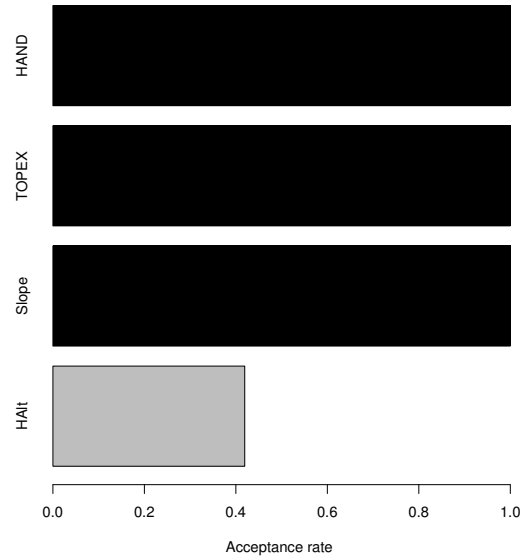


FIGURE 6.4 – Results of the Kuo-Mallick algorithm for variable selection. Variables were included in the final model when their value was close to 100% : *Slope*, *TOPEX* and *HAND*

crowns. Brokaw recommended a range from 20 m² to 40 m² based on his field experience. We have worked with a minimum gap size of 104 m², and based this value on the minimized Kolmogorov-Smirnov distance between observed and predicted values. This size is smaller than the average dimensions of a canopy tree crown.

We built on previous studies that show that gap size distribution follows a power law distribution. However, the underlying mechanisms that control this distribution are still unclear. The Bayesian framework we developed allowed us to detail the contributions of each environmental variable to the size of each individual gap. Because the precise environmental variables were explicitly taken into account in the model likelihood of each gap, we were able to predict gap size distribution from environmental covariates, a difficult task when the scale exponent is estimated once, at the forest level, and compared

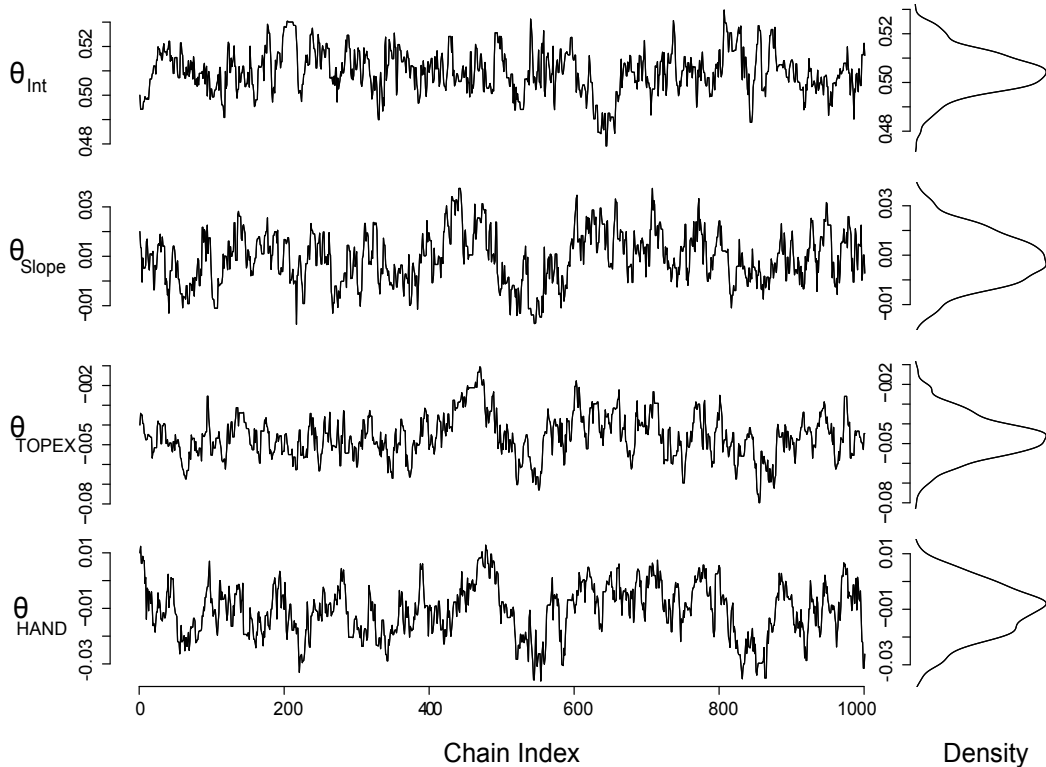


FIGURE 6.5 – Posterior distribution of the environmental variables in the final multivariate model.

between forests. The global scale exponent that we estimated for an average environment ($\lambda = 2.6$), is consistent with some previous studies (Kellner et al., 2011), though slightly larger than those of others Lobo and Dalling (2014) [1.97; 2.15] and Asner et al. (2013b) [1.70; 2.03].

5.2 Environmental effects on gap size frequency distribution

For the first time, gap size distribution integrates environmental variables as a linear combination of the scale parameter (λ) of a discrete Pareto distribution frequency. Our results suggest that three covariates drive the gap size frequency distribution in our forest : *Slope*, *HAND*, and *TOPEX* (Figure 6.5).

5.2.1 Slope

Steep slopes are well-known to directly impact tropical forest canopy structure (Bianchini et al., 2010). We found similar results to Lobo and Dalling (2014) in BCI, *i.e.*, large gaps are more frequent on gentle slopes. This may seem counter-intuitive at first, as treefall may be (i) more prone to induce cascading effects when slopes are steep and (ii) more frequent in slopes where soils are shallow with lateral drainage (Gourlet-Fleury et al., 2004b), impeding deep rooting of trees. However, uprooting trees account for more than 90% of tree mortality in bottomlands where slopes are gentle (de Madron, 1994). This value drops dramatically to less than 75% on hillslopes and hilltops. Considering that large gaps can be created solely by contiguous treefall, larger gaps may then be expected from a purely probabilistic approach. However, given the positive link between wood density and steep slopes (Ferry et al., 2010), trees may be more resistant to cascading effects than they are in bottomlands.

5.2.2 Water Saturation

HAND is a binary variable that takes the value 1 on water-saturated soils. Because λ decreases when *HAND* equals 1, the frequency of large gaps increases in floodplains and bottomlands. These results support the findings of (Korning and Balslev, 1994), highlighting more dynamic forests in floodplains subject to large flooding events that lead to cascading treefall events. Together with (Asner et al., 2013b), our results suggest that we can effectively extend these results to bottomlands, where we already know that aboveground biomass and mean wood density are 10% lower than on hilltops (Ferry et al., 2010). Given its ease of implementation on a land-surface model and its high predictive power, *HAND* covariates present great potential applicability for

gap size distribution prediction.

5.2.3 Topographic Exposure

The effect of topographic exposure on λ is consistent with our *a priori* hypothesis that wind-exposed areas would have a greater relative frequency of large gaps. Although hurricane damage does not occur in continental equatorial regions of the Amazon (Nelson et al., 1994), here we demonstrate that tree exposure has a large impact on gap size distribution. Lobo and Dalling (2014) observed no clear effect of TOPEX, and suggested that this index has a slight negative effect on gap size distribution. The results of this study are in line with the pioneering work of (Negrón-Juárez et al., 2014), which showed that wind exposure is related to higher elevations that inflate the occurrence of larger gaps. However, coastal French Guianese forests exhibit different landscapes and landforms (Guitet et al., 2013). Our study area is made of dissected plateaus characterized by simple forms resembling hills (Guitet et al., 2013). It is possible that these characteristics, leading to unique combinations of landform elevations, may create complex terrain interactions that increase wind local speed and, in turn, cause large gaps. We conclude that topographic exposure is an appropriate index for predicting gap size distribution, but this must be confirmed in other landscape types.

6 Conclusion

To our knowledge, this is the first study to demonstrate the effect of environment on forest gap size distribution. We first put forward an innovative method to define a height threshold and minimum gap size using two probabilistic approaches. The modeled distribution of canopy height as mixture of

two distributions provides a clear height threshold, while the minimization of KS distance between observed and predicted data proves to be efficient for setting the minimum gap size. We use a Bayesian framework in which the model likelihood of each gap is expressed as a function of the unique environment local to the gap, highlighting the predominant role of the topographic exposure and waterlogging in determining gap size distribution. We expected that slope would also play an important role, with steeper slopes leading to larger gap sizes, but found the opposite effect, as already highlighted by (Lobo and Dalling, 2014). We suggest that our modeling approach can be a basis for the development of large-scale methodologies using satellite data to understand gap phase dynamics at a regional scale, combining LiDAR and RaDAR remote sensing tools.

7 acknowledgements

B.H. was supported by a grant from the Investing for the Future program (managed by the 350 French National Research Agency (ANR, labex CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025).

Weak Environmental Controls of Tropical Forest Canopy Height in the Guiana Shield

Youven Goulamoussène^{1,2,*}
Caroline Bedeau³
Laurent Descroix³
Lauren Linguet²
Vincent Deblauwe⁴
Bruno Hérault¹

¹ Cirad, UMR EcoFoG (AgroParisTech, CNRS, Inra, Université des Antilles, Université de la Guyane) , Kourou 97310, French Guiana ;

² Université de la Guyane–UMR Espace-Dev, BP 792, Cayenne 97337, French Guiana ;

³ Office National des Forêts (ONF), Département RD, Cayenne 97330, French Guiana ;

⁴ UMR Diade , Herbarium et Bibliothèque de Botanique africaine, Université Libre de Bruxelles (ULB), Brussels 1050, Belgium ;

* E-mail : melaine.aubry-kientz@ecofog.gf

Abstract

Canopy height is a key variable in tropical forest functioning and for regional carbon inventories. We investigate the spatial structure of the canopy height of a tropical forest, its relationship with environmental physical covariates, and the implication for tropical forest height variation mapping. Making use of high-resolution maps of LiDAR-derived Digital Canopy Model (DCM) and environmental covariates from a Digital Elevation Model (DEM) acquired over 30,000 ha of tropical forest in French Guiana, we first show that forest canopy height is spatially correlated up to 2500 m. Forest canopy height is significantly associated with environmental variables, but the degree of correlation varies strongly with pixel resolution. On the whole, bottomland forests generally have lower canopy heights than hillslope or hilltop forests. However, this global picture is very noisy at local scale likely because of the endogenous gap-phase forest dynamic processes. Forest canopy height has been predictively mapped across a pixel resolution going from 6 m to 384 m mimicking a low resolution case of 3 points·km⁻². Results of canopy height mapping indicated that the error for spatial model with environment effects decrease from 8.7 m to 0.91 m, depending of the pixel resolution. Results suggest that, outside the calibration plots, the contribution of environment in shaping the global canopy height distribution is quite limited. This prevents accurate canopy height mapping based only on environmental information, and suggests that precise canopy height maps, for local management purposes, can only be obtained with direct LiDAR monitoring.

keyword : Forest structure ; canopy height mapping ; environmental covariates ; airborne LiDAR ; French Guiana.

1 Introduction

The height of a tropical forest canopy is a key feature of the functioning and dynamics of a tropical forest ecosystem Denslow (1987). Canopy height is mainly determined by the natural regime of disturbances inducing the gap-phase forest dynamic (Clark et al., 1999), but also depends heavily on the impacts of human activity such as fire occurrence in disturbed forests (Andersen et al., 2005) or logging activity in production forests (Okuda et al., 2003). In the global change context, precise knowledge of forest canopy height is also a prerequisite to accurately predict the aboveground forest biomass, a key component of the terrestrial carbon cycle (Brienen et al., 2015). At the individual tree level, forest canopy height is an important parameter to improve tree allometric equations (Molto et al., 2014). Indeed, most allometric equations estimate this height value from a statistical inference procedure based on tree diameter at breast height, which add its own uncertainty. Therefore, alternative strategies to independently measure canopy height from the field or via remote sensing tools would greatly improve the accuracy of tree aboveground biomass estimates (Molto et al., 2013). At the forest landscape level, carbon mapping relies very often on forest height mapping derived from remote sensing products (Saatchi et al., 2013).

Despite the importance of canopy height information for scientific issues related to current global changes, our knowledge about the drivers and the natural variation of tropical forest heights remain scarce. We do know the general latitudinal gradient of forest canopy heights (Simard et al., 2011) and the differences between continents, but it is often assumed that canopy heights in tropical forests are quite homogeneous within major basins (Amazonia, Africa, Southeast Asia). In the Amazonian region, for instance, the terra firma forests are often seen as having homogeneous structures and dynamics

properties (Baraloto et al., 2011). This may hide strong local variations that are essentially related to (i) changes in the availability of water resources and (ii) changes in soil topography associated with variations in soil fertility, soil depth, or wind exposure, all being intimately linked to the geomorphological landscape (Guitet et al., 2013).

At the global scale, the canopy height of tropical forests tends to be higher in areas that are wetter and/or have low climate seasonality, so that water availability has often been viewed as a key driver (Ashton and Hall, 1992). Water availability is linked to two processes (Wagner et al., 2011) : precipitation and water redistribution. The supply of precipitation obviously conditions the water availability for trees, but local soil properties, such as soil drainage and topographic features, modulate the local water availability for trees. The links between topographic indexes, such as the distance from the nearest channel and tree growth, are now very well established (Wagner et al., 2012; Detto et al., 2013).

Recently, indexes related to landscapes and landforms features were successfully used to infer floodplain areas, drainage conditions, soil properties, and the hydrological network (Guitet et al., 2013). At a local scale, topographic variables such as slope, aspect, and curvature are often invoked to understand the drivers of forest structure (Clark and Clark, 2000; Detto et al., 2013), gap distribution or dynamic (Lobo and Dalling, 2013), and spatial distribution of species (Lan et al., 2011). Despite the field evidence suggesting that topography shapes forest height variation (Ferry et al., 2010), few studies so far have investigated in detail the ecological processes underlying the association between tropical forest canopy height and topographical characteristics. For instance, it could be expected that forest canopy height decreases with increasing elevation because of lower nutrient content in soil

and water availability during the dry season in elevated positions on the landscape. Another important ecological driver directly related to the topography is wind speed. Wind exposure was shown to control the tropical tree growth and mortality at least in very windy island systems (Thomas et al., 2015) and hurricane-prone regions (Gleason et al., 2008; Chambers et al., 2007). Lobo and Dalling (2013) successfully used the Topographic Exposure index (TOPEX) developed by (Ruel et al., 1997) to predict gap formation and variation of canopy height in a continental/interior forest in Panama. In the last decade, airborne Light Detection and Ranging (LiDAR) has become a reliable remote sensing technique for estimating individual tree and stand parameters in forestry, due to its capability to generate detailed and accurate three-dimensional tree information and can be deployed from space, on the ground or in an aircraft (Palace et al., 2016). LiDAR offers the possibility of reducing inventory costs and improving estimations of biomass at large scale (Asner et al., 2012). For instance, LiDAR has been used to estimate structural element such as basal area, stand volume (Lefsky et al., 1999) and thus gives not only information about the landscape topography but also about the structure of the forest (Alonzo et al., 2016). Several studies have demonstrated that LiDAR data such as Digital Canopy Model (DCM) provide an accurate information of vegetation height to estimate forest carbon (Popescu, 2007; Simard et al., 2011), structural differentiation between primary or secondary forest and human disturbance (Drake et al., 2002a,b; Gibbs et al., 2007). In temperate forest, LiDAR data and Landsat ETM+ data are used in combination to analyze spatial structure and to map canopy height (Hudak et al., 2002). It was shown that an integrated modeling strategy is most suitable for estimating and mapping canopy height at locations unsampled by LiDAR. Recently in French Guiana Fayad et al.

(2015) used ICESat/GLAS to create a map of canopy height by using random forest regression. Their results show that it is possible and that accuracy of the prediction depend of point density of the calibration data-sets used such as space-borne LiDAR. Few studies investigates the relationship between forest structure and environmental variables and the effect of sampling strategy on the accuracy of the canopy height map prediction with airborne LiDAR in French Guiana. It is interesting to understand the mechanisms that control forest structure and provide a map of forest canopy height for forest manager at large scale. However, a common feature of data regularly sampled in space, such as the LiDAR and environmental variables used in this study, is that they typically exhibit spatial autocorrelation (Congalton, 1991). Most statistical tests of association require independence between observation data, a condition always being violated when autocorrelation is present within the data (Cerioli, 2002). In this study, we take advantage of a randomization method recently developed by Deblauwe et al. (2012) to test the association between two spatially structured variable sets. In the present study, we use high-resolution maps of LiDAR-derived DEM and DCM to investigate the role of a large panel of potential environmental drivers on variations in forest height in tropical forests. More specifically, we address the following questions :

1. What is the scale and magnitude of spatial autocorrelation of tropical forest heights ?
2. Are there links between environmental variables and canopy heights in tropical forests and do these links depend on the spatial resolution of the LiDAR-derived maps ?
3. Are environmental variables important drivers of tropical forest canopies

and do they bring useful information in the perspective of predictive mapping?

2 Material and Methods

2.1 Study Site

The study site is located in the Regina forest (4°N, 52°W) (Figure 7.1). The most common soils in the Regina forest are ferralitic soils. The site is located on slightly contrasting plateau-type reliefs that are rarely higher than 150 m on average. The forest is typical of Guianan rainforests. The dominant families in the Regina forest include *Burseraceae*, *Mimosoideae* and *Caesalpinoideae*. The site receives 3,806 mm of precipitation per year, with a long dry season from mid-August to mid-November, and a short dry season in March (Wagner et al., 2011).

2.2 LiDAR DEM and DCM

LiDAR data were acquired in 2013 over 30,000 ha of forest by a private contractor, Altoa by aircraft. The LiDAR system used for acquisition was a Laser Riegl LMS-Q560. This system was composed of a scanning laser altimeter with a rotating mirror (Riegl LMS-Q560), a GPS receiver (coupled to a second GPS receiver on the ground), and an inertial measurement unit to record the pitch, roll, and heading of the aircraft. The laser wavelength was 0.9 μm (near infra-red) . The aircraft flights were conducted at 500 m above ground level with a ground speed of 180 $\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$. Each flight derived two acquisitions. The LiDAR was operated with a scanning angle of 60° and a 200 kHz pulse repetition frequency. The laser recorded the last reflected

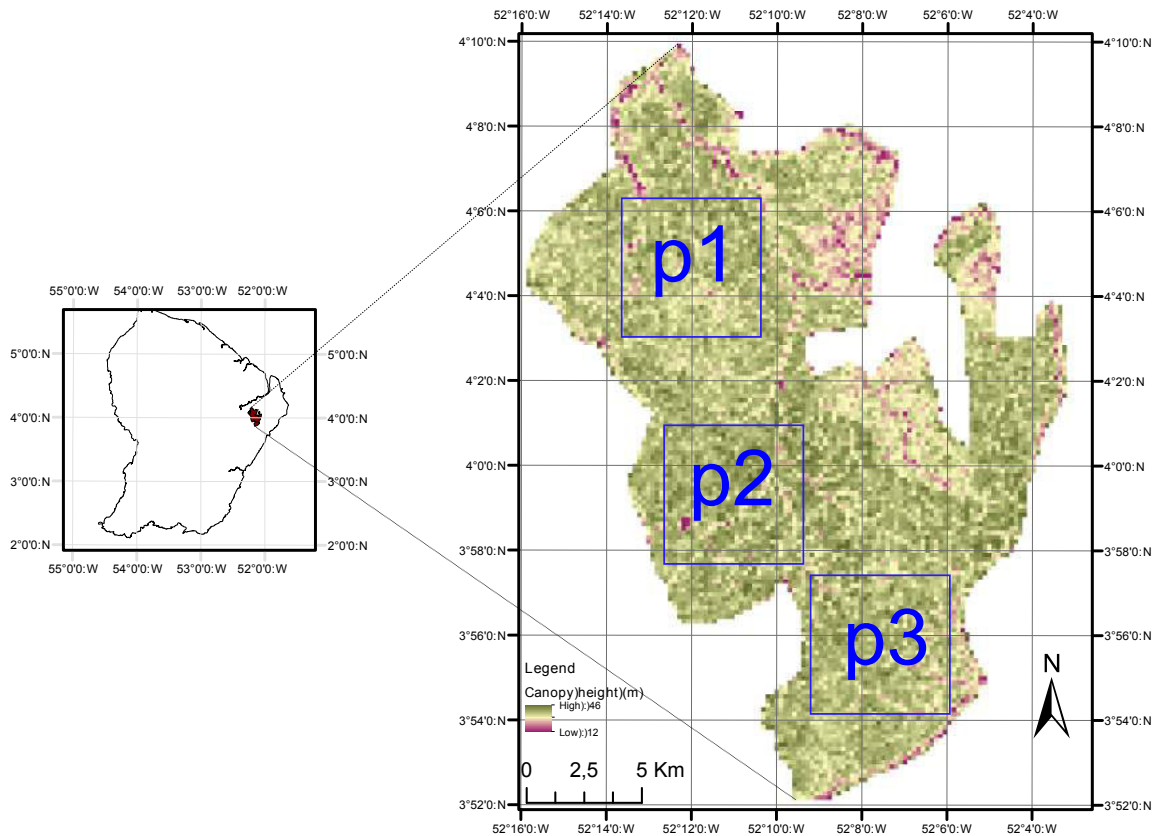


FIGURE 7.1 – Map of study site location in the Regina forest, a lowland tropical rainforest in French Guiana (192 m × 192 m). Three 3782.25 ha plots (p1, p2, p3) are used to test the environmental effects in shaping forest canopy height. The remaining areas are used to test the predictive power of the environment-only models. Green colors represent taller canopy and red colors represent shorter canopy.

pulse with a precision better than 0.10 m with a density of 5 pulses·m⁻². The ground routine of Terrascan software (Terrasolid Ltd., Helsinki, Finland) was used to filter raw points and identify ground echoes from which the Digital Elevation Model (DEM) was derived from a triangular interpolation network. A Digital Surface Model (DSM) was then obtained by extracting the highest echo on a 1 m grid, and a canopy height model (DCM) was finally derived by subtracting the 1 m-resolution DTM from the 1 m-resolution DSM. Because Deblauwe's (Deblauwe et al., 2012) algorithm requires square raster maps, we clipped three plots in the natural forest : p1, p2, and p3 (Figure 7.1).

2.2.1 Environmental Variables

In order to evaluate the relationship between the DCM and the environment, we extracted several topographical and hydrological variables that we believe are important for driving canopy height variation (Figure 7.2) (Table 7.1). All variables were computed from a LiDAR Digital Elevation Model (DEM) with 25 m² cells.

2.2.1.1 Hydrological variables

- The Drained Area (DA) was extracted. The DA measures the surface of the hydraulic basin that flows through a cell. A low value indicates cells located on the border between two basins, whereas the highest values indicate cells located downstream.
- The Hydraulic Altitude (HA) was computed from the 3rd order hydraulic system. The HA of a cell is its altitude above the closest stream of its hydraulic basin.
- In order to map terra firme versus floodplain forest, we used a predictive

model adapted from the HAND topographic algorithm (Height Above the Nearest Drainage) using a high resolution DTM. The HAND binary index has been developed to model soil water conditions in Amazonia rainforest and proved to provide good proxy of permanent water saturation in other contexts (Nobre et al., 2011). We classify pixels with $HAND \leq 2$ m as floodplain and other pixels as terra firme.

2.2.1.2 Topographical variables

- We computed the slope from the DEM as the maximum rate of change in elevation from a cell to its eight neighboring cells over the distance between them.
- The Terrain Ruggedness Index (TRI) catches the difference between flat and more mountainous landscapes. The TRI was calculated using Arc-GIS 10.2 as the sum of the change in altitude between a grid cell and its eight neighbors.
- We used the Topographic Exposure index (TOPEX) to measure exposure to the wind. TOPEX is a variable that represents the degree of shelter assigned to a location. TOPEX was derived from the quantitative assessment of the horizontal inclination. The values of this index are closely correlated with the wind-shaped index. Exposure is calculated based on the height and distance of the surrounding horizon, which are combined to obtain the inflection angle. We used this angle to quantify topographic exposure. A higher inflection angle is equal to a lower exposure or more shelter (Ruel et al., 1997).

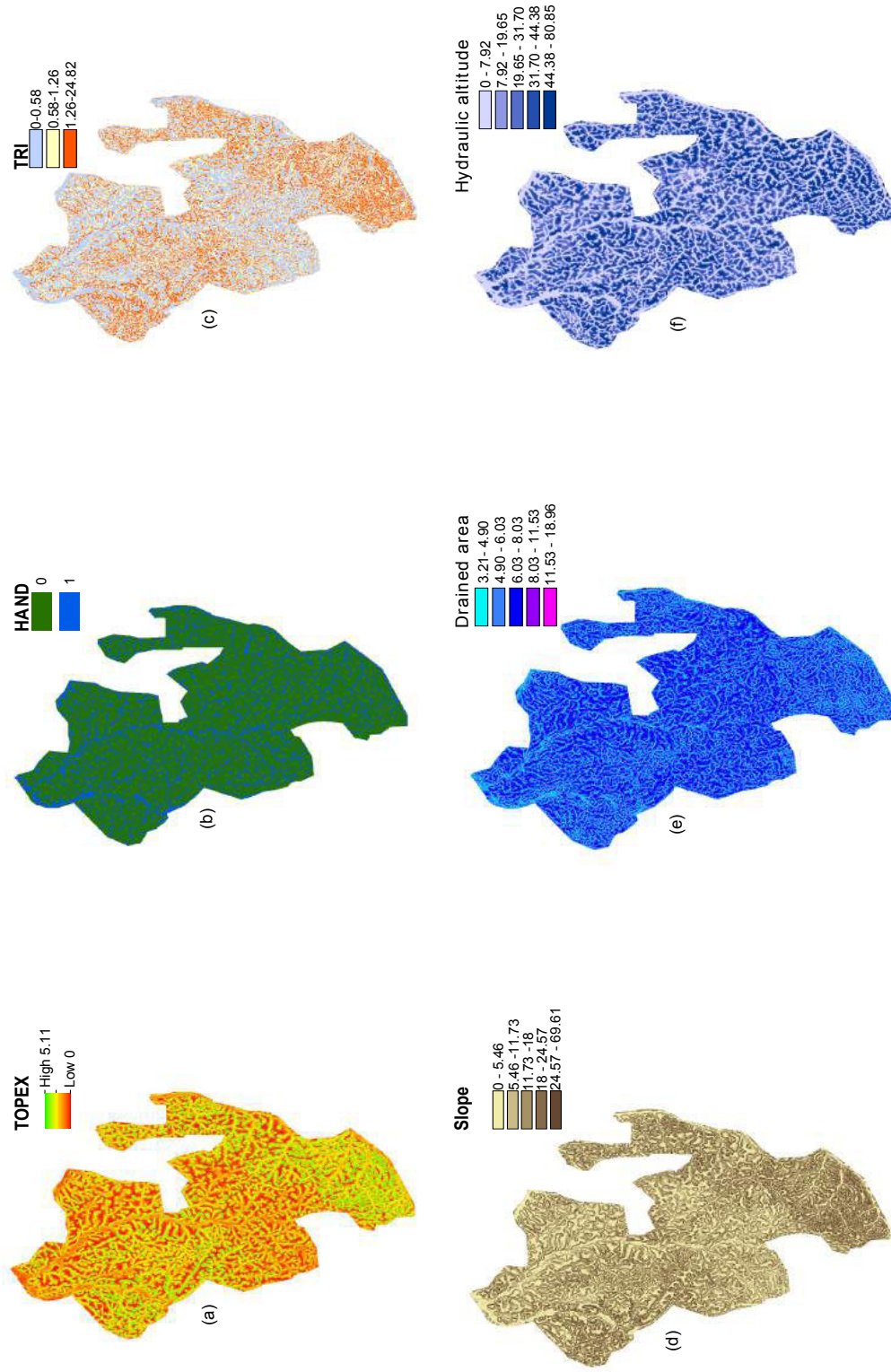


FIGURE 7.2 – Spatial distribution of the six environmental variables used to (i) test association and (ii) map canopy height in Regina forest : (a) TOPEX; (b) HAND; (c) TRI; (d) Slope; (e) Da; and (f) Hydraulic altitude.

TABLE 7.1 – The six environmental variables used in this study, with description, abbreviation, and observed range.

Environmental Variable	Abbreviation	Range	Unit
Slope	Slope	(0.1–69.9)	(°)
Terrain Ruggedness Index	TRI	(0.01–5.2)	
Topographic Exposure	TOPEX	(1–4.9)	
Drained Area	DA	(3.2–18.4)	
Hydraulic Altitude	HA	(0–78.6)	m
Height Above the Nearest Drainage	HAND	(0–1)	m

2.3 Data Analysis

As input data, we extracted three large plots (p1, p2, p3, each 3782.25 ha, corresponding to a grid with 1230×1230 grid cells of 25 m^2) in our study area. The three plots were chosen in order to cover the maximum area of LiDAR coverage. The shape of the plots is important because the Deblauwe algorithm what we use only works with square rasters (number of lines = number of columns).

2.3.1 Spatial Autocorrelation

The scale and magnitude of spatial autocorrelation in canopy height was determined using the Moran index (Fortin et al., 1989). Moran’s Index is based on the *a priori* specification of neighborhood connections between observations, taking values close to 1 in case of positive spatial autocorrelation, close to -1 in case of negative spatial autocorrelation, and close to 0 when there is no spatial autocorrelation. We obtained a Moran correlogram, which represents the values of the Moran Index according to distance (cell size : 5 m) in plots p1, p2, and p3.

2.3.2 Link between Forest Canopy Height and Environmental Drivers at Different Scales

We used a wavelet-based technique developed by Deblauwe et al. (2012) on squared plots, to test pairwise association between the spatial structure of the digital canopy model and the environmental variables at multiple scales. The procedure can be applied to an unbiased test of any test statistic of association. We chose to test the Pearson's product-moment correlation coefficient r_{obs} between gridded data sets of canopy height and environmental data. We calculated confidence intervals for the null hypothesis of no correlation ($H_0 : r = 0$) using Monte Carlo methods. Specifically, we randomized one of the processes, in our case the DCM (canopy height data), in a way that preserves the same probability density function as the original template and also preserves the autocorrelation function. From Monte Carlo simulations, we generated 999 Dual-Tree Complex Wavelet Transform (DT-CWT) data surrogates for the DCM and environmental variable (in a quadrat subset) to determine the p -value of the null hypothesis. DT-CWT, is an improvement on classical discrete wavelet transform techniques that is immune to shift dependence, i.e., major variations in the distribution of discrete wavelet transform coefficient energy over scales and orientations caused by small integer displacements of the pattern. DT-CWT also has the advantage of a better distinction and reproduction of possible pattern directions. We then compared the correlation between the observed DCM and environmental variables with the 95% confidence interval generated from these surrogates. In the case of Pearson's product-moment correlation coefficient, which may vary between -1 and 1 , the test is two-tailed, and we consider the proportion of simulations for which the correlation r_{sim} falls outside the interval $[-r_{obs}, r_{obs}]$ where r_{obs} is the observed Pearson's correlation coefficient. Because hydrological

and topographic variables are structured at multiple scales, and in order to assess the importance of the spatial scale in shaping the link between forest canopy height and environmental drivers, we apply the test to the grids re-sampled at six different resolutions : 1024, 512, 256, 128, 64, and 32 pixels, which correspond to 6, 12, 24, 48, 96, 192, and 384 m per pixel, respectively. Conversion to larger pixel size was done by using the "aggregate" function of the Raster package, using the mean height estimate.

2.3.3 Prediction of Forest Height from Environmental Drivers

We predicted the forest canopy height using Kriging with the following Equation (7.1) :

$$\hat{z}(s_0) = \widehat{m}(s_0) + \hat{e}(s_0) = \hat{z}(s_0) + \sum_{i=1}^n \lambda_i \times e(s_i) \quad (7.1)$$

where $\hat{z}(s_0)$ is the predicted value at an unsampled location s_0 , $\widehat{m}(s_0)$ is the fitted trend, $\hat{e}(s_0)$ is the Kriging residual, λ_i are the Kriging weights determined by the spatial autocorrelation structure (variogram) of the residual, and $e(s_i)$ is the residual at location s_i . We used the Ordinary Kriging (OK) model, allowing the interpolation of unsampled data from the semivariogram (Tsui et al., 2013). The semivariogram plots the semivariance γ as a function of the distance between samples h :

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [z(s_i) - z(s_i + h)]^2 \quad (7.2)$$

where $\gamma(h)$ is the semivariance as a function of the lag distance h , $N(h)$ is the number of pairs of data separated by h , and z is the estimated canopy height at locations s_i and $(s_i + h)$. Three parameters are commonly used to model the behavior of semivariograms :

- The range is the lag distance at which the sill is reached. The range is the distance where the spatial correlation vanishes and the variogram levels off.
- The sill is the semivariance at the lag distances above which there is no spatial autocorrelation.
- The nugget is the semivariance at a lag distance of zero ; it represents the spatial variability below the sampling frequency.

In this study, we postulated an exponential form to the covariance model, which takes the form :

$$\gamma(h) = c_0 + c \left\{ 1 - \exp\left(-3 \left(\frac{h}{a}\right)\right) \right\} \quad (7.3)$$

where a is the range, h is the lag, c_0 is the nugget, and $c_0 + c$ is the sill. For each case, the mean semi-variance was computed for 10 distance classes (i.e., limits at 250 m, 500 m, 1 km, 1.5 km, 2 km, 2.5 km, and 3 km) and compared with the null hypothesis of an absence of spatial structure simulated by 999 randomizations of canopy height. OK was then used to estimate values of \hat{z} at location s_0 using the following Equation (7.4) :

$$\hat{z}(s_0) = \sum_{i=1}^n \lambda_i \times z(s_i) \quad (7.4)$$

2.3.4 Strategies to build height maps

We first sampled 500 points from p1, p2, and p3, and for each pixel size (6, 12, 24, 48, 96, 192, and 384). We chose 500 points because this number corresponds to a low-resolution case (GLAS spaceborne) of about 3 points·km⁻². Then, we made two types of predictions :

- Inside the calibration plots, where we compared the prediction with and without environmental covariates (Slope, TOPEX, TRI, HA, DA, HAND)

- Outside the calibration plots, where we compared predictions with environment-only to a null model (no calibration points, no environment)

To do so, we defined a regularly spaced grid covering the study area with pixel sizes of 6, 12, 24, 48, 96, 192, and 384 m. For each pixel size and for each type of prediction (with and without environment, inside or outside), 10 maps were computed, a new sampling of 500 points each time to generate confidence intervals. For each pixel size, the canopy height was predicted and the accuracy of the spatial prediction of canopy height (\bar{H}) was assessed by comparing predicted values with LiDAR values (H) from DCM using the Root Mean Square Error ($RMSE$) :

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (H_i - \bar{H}_i)^2} \quad (7.5)$$

Arc-GIS 10.2 software was used to create environmental variables from DTM. MATLAB software (The MathWorks Inc., Natick, Massachusetts, USA, 2012) was used to perform environmental variable association tests. Most of the analysis was performed with the R project software more specifically, with the following packages : `rgdal` (Bivand et al., 2013) and `maptools` (Bivand and Lewin-Koh, 2013).

3 Results

3.1 Spatial Variability of Canopy Height

In order to characterize the range of magnitudes of the spatial autocorrelation, Moran's Index was used for each plot (p1, p2, p3). The three correlograms are very similar and significant at low distances ($I_{p1} = 0,018$; $I_{p2} = 0.019$; $I_{p3} = 0.017$) (Figure 7.3). The main conclusion is that Moran's Index decreases with distance and is non-significant beyond 2500 m.

3.2 Environmental Drivers of Canopy Height

We found that the investigated environmental variables were significantly correlated with forest canopy height and that the degree of correlation varied strongly with the pixel size for all variables except the slope (Figure 8.4). We note a decrease in the absolute value of most coefficients of correlation when pixel sizes decrease. We observed (i) two variables negatively correlated with forest height : HAND and DA ; and (ii) four variables positively correlated : TOPEX, HA, TRI, and SLOPE.

3.2.1 Effect of Hydrological Variables

We found a very strong positive correlation between HA and canopy height variation for a pixel size of (192 m \times 192 m), $r = 0.47$, p -value < 0.001 . The HAND index also showed a very high correlation with forest canopy height, with the highest for a pixel size of 3.6 ha (192 m \times 192 m), $r = -0.62$, p -value < 0.001 .

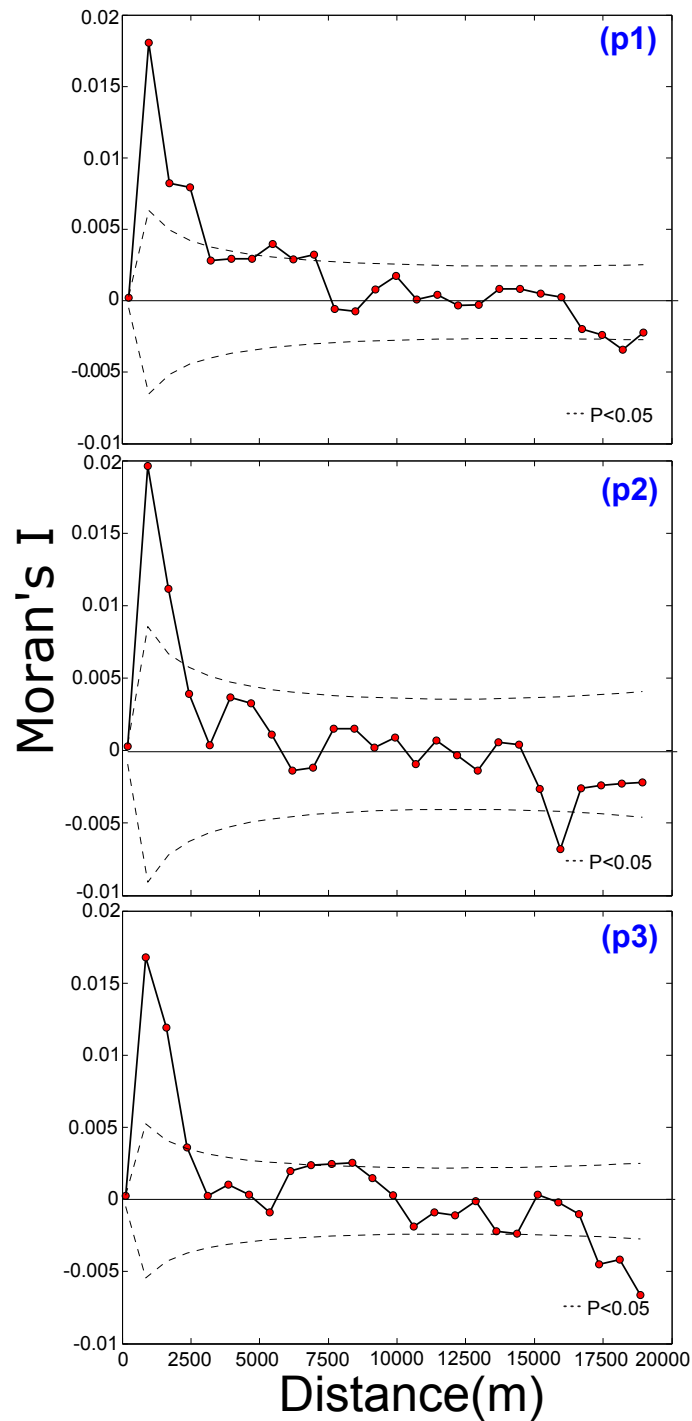


FIGURE 7.3 – Moran's correlograms of canopy height for plots p1, p2, and p3 in the Regina forest, French Guiana. Moran's correlograms indicate a significant effect (p -value < 0.05) of spatial autocorrelation up to 2500 m.

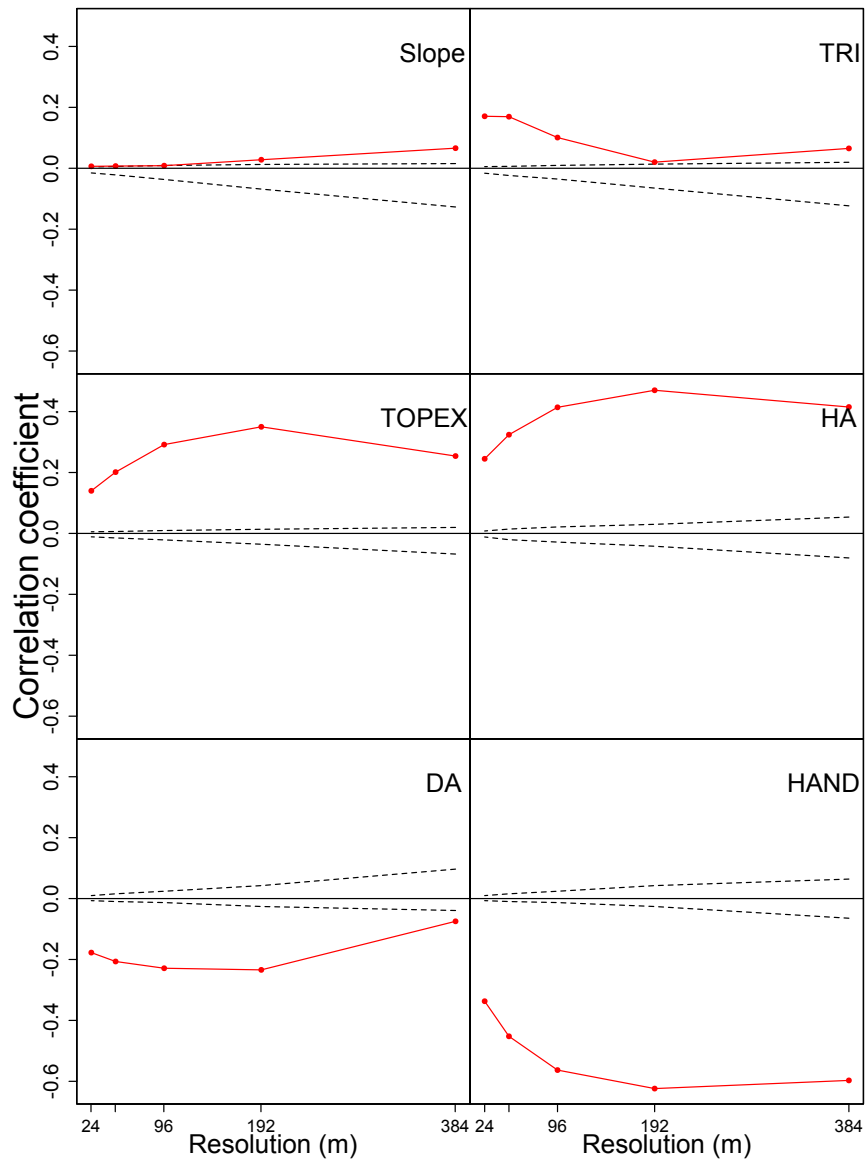


FIGURE 7.4 – Correlation coefficients between smoothed DCM and smoothed topographic variables (defined in Table 7.1), as a function of the smoothing scale. Dotted lines represent the 95% confidence intervals of Pearson’s test computed from 999 simulations.

3.2.2 Effect of topographical variables

TOPEX was positively correlated with canopy height $r = 0.34$, p -value < 0.001 ; when the canopy was exposed to wind, we observed an increase in canopy height. TRI was a positive predictor of canopy height variation with a pixel size of 0.14 ha (12 m \times 12 m), where we observed a maximum of coefficient correlation, $r = 0.17$, p -value < 0.001 . Finally, we found non significant correlation between slope and canopy height with $r = 0.066$, p -value = 0.41.

3.3 Mapping Forest Canopy Height

3.3.1 Case 1 : Inside Calibration Plots

RMSE values generally decreased from 6 m to 384 m, from $RMSE_6 = 8.7$ m to $RMSE_{384} = 0.91$ m (Figure 7.5b), with environmental covariates and from $RMSE_6 = 9.12$ m to $RMSE_{384} = 0.68$ m without. Environmental covariates slightly improved the prediction accuracy, except for a pixel size of 384 m (Figure 7.5b).

3.3.2 Case 2 : Outside Calibration Plots

RMSE values generally decreased from 6 m to 384 m, from $RMSE_6 = 9.36$ m to $RMSE_{384} = 1.3$ m with environmental covariates and from $RMSE_6 = 9.6$ m to $RMSE_{384} = 1.5$ m without. Environmental covariates always, but only slightly, improved the prediction accuracy (Figure 7.5b).

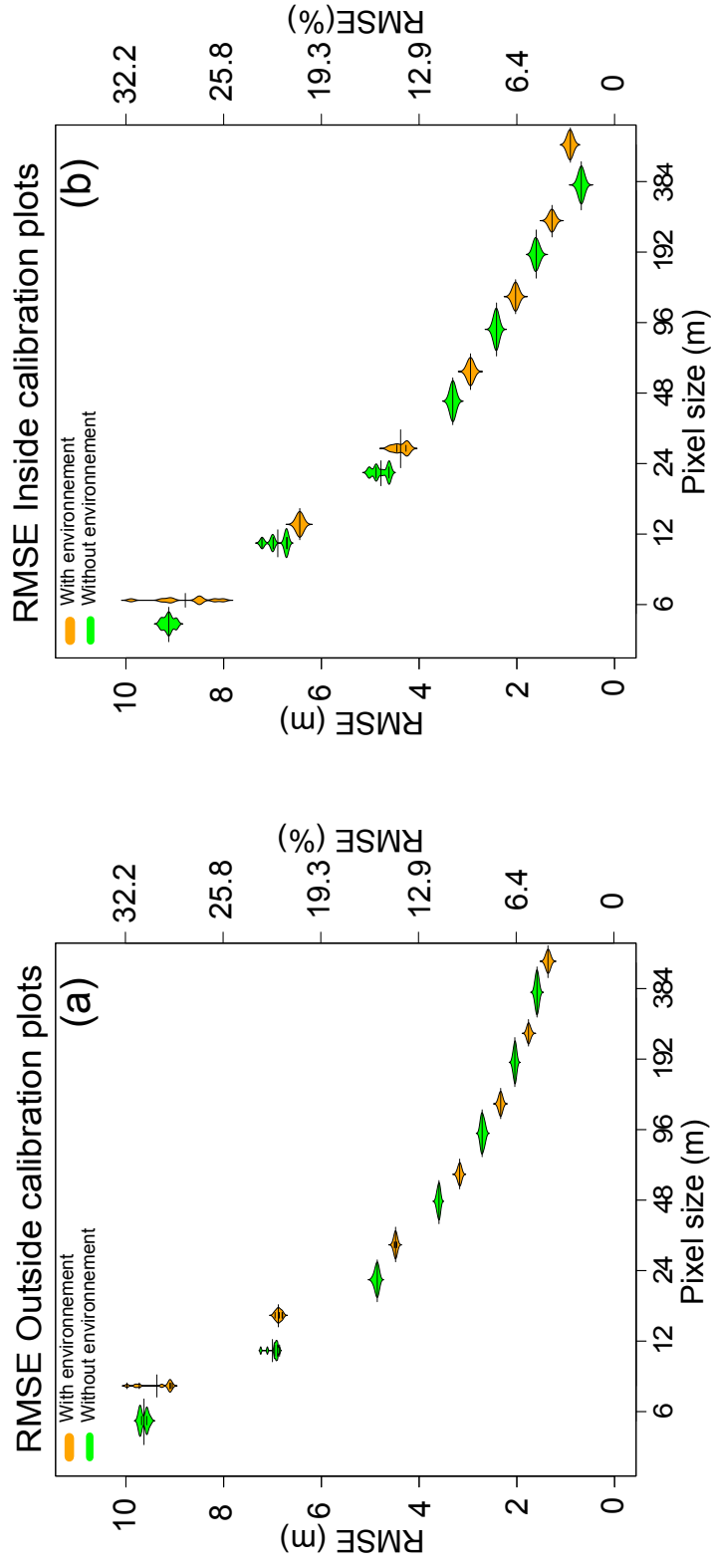


FIGURE 7.5 – Violin plots showing the density of the root mean square (RMSE) for 10 height prediction maps for each pixel size. Green violin plot represents RMSE without covariables, and orange violin plot represents RMSE with covariables. (a) RMSE outside plots; (b) RMSE inside plots p1, p2, p3.

4 Discussion

In this study, we investigated the spatial structure of canopy height variations and its relationship with the environment across spatial scales of 6 to 384 m using high-resolution maps of LiDAR-derived digital canopy height and elevation for 30,000 ha of tropical forests in French Guiana.

4.1 Spatial Auto-Correlation in Forest Canopy Height

As hypothesized, canopy height is spatially auto-correlated at a fine scale. However, we highlight a residual spatial structure even at long distance (i.e., 2500 m) that was not really expected. This suggests that canopy height variation results from complex interactions with biotic and abiotic factors at various spatial scales. Taking into account this spatial structure is thus of primary importance for predictive mapping. For instance, Fayad et al. (2015) strongly improved the precision of canopy height estimates using regression Kriging (from 6.5 to 4.2 m in RMSE using the GLAS dataset, and from 5.8 to 1.8 m using an airborne LiDAR dataset).

4.1.1 Spatial Structure at Fine Scale

At fine resolution, the individual tree crown structure may be detectable and drives the auto-correlation signal (Vincent et al., 2012). In the same way, a forest gap induced by a single tree fall (Asner et al., 2013b) can be observed, and structures the LiDAR signal. Gap phase dynamics play an important role in forest structure, because the formation of gaps creates openings from 10 m² to 1000 m², which provide ideal conditions for tree growth but also modify the forest height by creating disrupted forest canopies. At this fine spatial scale, competition for light between individual trees colonizing the

forest gaps drives the changes, in time and in space, in forest canopy height. Such competition for light leads to tree crown rearrangement and to the clustering of trees growing together in the form of homogeneous patches of similar canopy height up to 60 m (Bruijnzeel et al., 2011; Lefsky, 2010). These higher biotic interactions, typical of many tropical forests, are likely to drive the spatial structure of forest height at fine scale. Our results thus suggest that observations of canopy height with high resolution give useful information on the spatial extent of forest dynamics. Another possible explanation for the spatially structured forest height at fine scale is related to the fine-scale spatial structure of the forest environment (Harms et al., 2001). Clark et al. (1999) observed that the spatial structure of abiotic factors such as soil types or topographical levels in tropical forests may modify tree growth in both diameter and height. We thus have to keep in mind that abiotic factors such as edaphic conditions may also indirectly contribute to create spatial structures of forest height at very fine scale.

4.1.2 Spatial Structure at Large Scale

The spatial auto-correlation at large scale (>100 m) could be explained by landscape-scale variation in topography. For instance, several studies observed that dendrometric (diameter and height) measurements and allometric relationships for one species could be different according to the type of soil (Molto et al., 2014), which is directly linked to the type of water drainage (Guitet et al., 2013). Indeed, in French Guiana Sabatier et al. (1997), examined in detail the spatial distribution of vegetation in 19 ha of tropical forests and concluded that large soil drainage classes affect tree height. Moreover, at even larger scales, geomorphology and landform variations may contribute to modify the forest canopy height (Paget, 1999a). On our three plots, we

observed a deep vertically draining soil and the same type of landscape (Guitet et al., 2013). We may thus suppose that the absence of spatial structure in forest canopy height at very long distances (greater than 2500 m) is partly linked to the low geological and geomorphologic variation of our study area.

4.2 Detecting Environmental Drivers with Multi-Scale Analysis

Many authors link the canopy height of mature forests to edaphic factors, and notably, to drainage conditions (Paget, 1999b). Our results expand on previous findings on the influence of topographic variation on tropical forest structure by identifying the major topographic variables and the scales at which relationships are strongest, and by clearly illustrating their link to hydrological processes.

4.2.1 Observations from Fine to Large Scale

Regardless of scale, the behaviors of the Pearson's correlation coefficients are coherent, i.e., even with a change in pixel size, and the signs of all the correlation coefficients are not reversed. A second common observation is related to the increase in the absolute value of the correlation coefficient when the scale of observation increases. This result could be explained by the fact that at fine scale (<0.05 ha), we observe the height of each tree and the forest gap dynamic fingerprints, while at large scale (>1 ha), we observe forest height variation due to topographical heterogeneity. We thus highlight that the transition from fine to large scale removes the effects of local variations that are related to specific local forest history.

4.2.2 Effects of Specific Environmental Variables

All the environmental drivers used in this study were successfully related to forest canopy height variation. However, hydrology-related variables such as HA, HAND, and DA are much more significantly related to forest canopy height than SLOPE or TRI. Sabatier (1990) noticed that the distribution of stand heights reflects soil conditions, while Lescure and Boulet (1985) highlighted that soils with deep vertical drainage have a greater number of taller trees. Our results are in accordance with larger landscape scales. We observed an unexpected effect of slope and terrain ruggedness on forest height, unlike Ashton and Hall (1992), who observed that in Borneo, the tallest forests are generally found on lower slopes and flat or undulating land. The Regina forest is characterized by a gentle hilly landscape comprised of ferralitic soils (Sabatier et al., 1997). The ferralitic soils may have mechanical properties that make it possible to have a high canopy. Topographic exposure to wind showed a significant effect on forest height ; however, this result was again not expected, i.e., canopy height was higher on the more exposed pixels. The Amazonian forests are rarely thought to be strongly affected by wind or hurricanes. However, pixels that are most exposed to wind are on hilltops where environmental conditions such as drainage, nutrients, and soil chemical properties are highly favorable to tree growth (Guitet et al., 2013). The effects of wind are well known on insular systems or in places where hurricanes are frequent (Thomas et al., 2015). In French Guiana, this is clearly not the case, and we believe that the positive effect of exposure is likely due to an indirect soil effect.

4.3 Mapping Tropical Forest Canopy Height

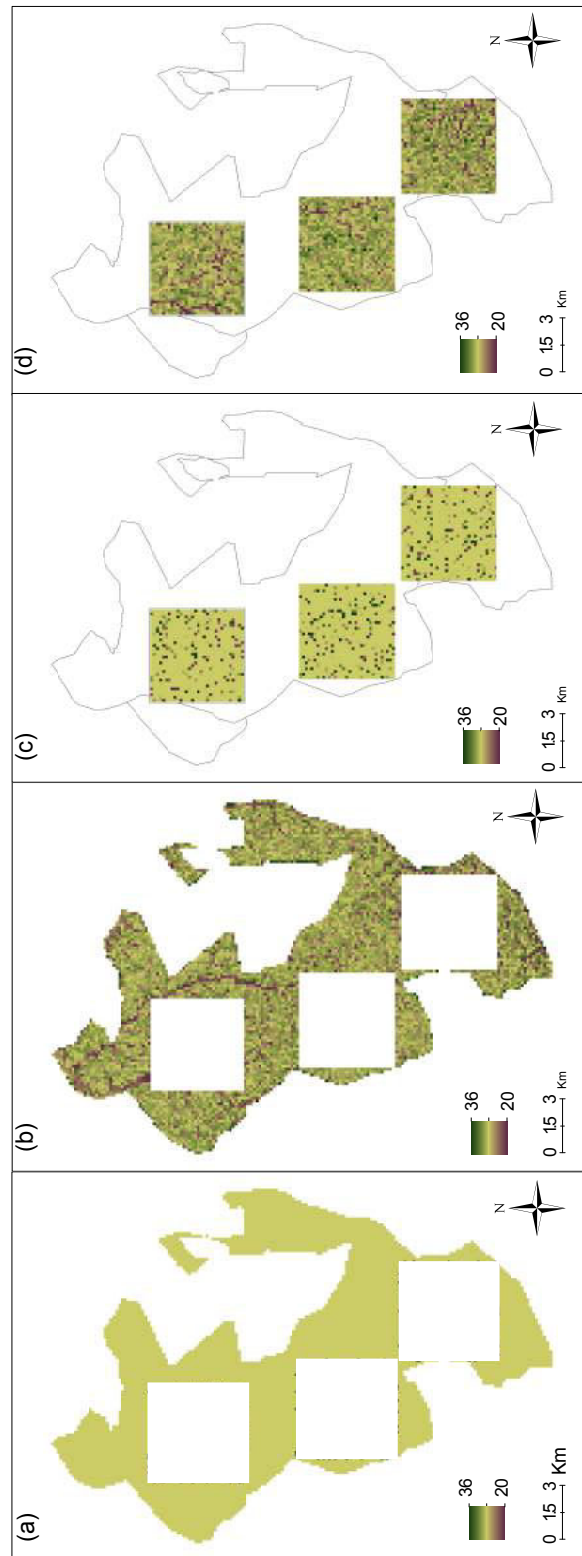


FIGURE 7.6 – (a) DCM map derived from Kriging method outside plots without environment; the canopy height is equal to the average predicted values; (b) DCM map derived from Kriging method outside plots with environment; (c) DCM predicted with Kriging method inside plots without environment; (d) DCM predicted with Kriging method inside plots with environment

4.3.1 Mapping Canopy Height with Low-Resolution Remote Sensing Information

Using a few points ($N = 500$) to map the canopy height inside the calibration plots, we showed that (i) RMSE values remained quite high compared to a constant forest height null model; and that (ii) the input of additional ancillary environmental covariates only slightly improved the prediction accuracy (Figure 7.5). This result is quite surprising given that many recent studies have mapped canopy height at large scale from LiDAR spaceborne data. For instance, Lefsky (2010) estimated, from GLAS and 500 m Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) data, a canopy height with an RMSE of 5.9 m. Building on Lefsky (2010), Simard et al. (2011) drew a global canopy height map (RMSE of 6.1 m) making use of environmental ancillary data such as the annual mean precipitation, seasonal precipitation, annual mean temperature, seasonal temperature, and data from a DEM and percentage tree cover provided by MODIS. In these two recent studies, the use of GLAS allowed the mapping of canopy height at coarse resolution on the global scale. Our results show that forest height can indeed be estimated using points sampled from LiDAR waveforms (Figure 7.6), but when high-resolution mapping is needed (e.g., for forest management) it fails mostly because the environmental heterogeneity, at this scale, is too low to deeply shape the forest canopy height variation. Other problems that arise in comparing results from low-resolution spaceborne to high-resolution airborne LiDAR are that (i) the altimetric error of airborne LiDAR is better than that of spaceborne LiDAR; and (ii) GLAS Lidar values are strongly influenced by terrain slope. Indeed, Hilbert and Schmulius (2012) showed that terrain slope plays a key role in the spaceborne LiDAR height estimate, while airborne LiDAR is only slightly influenced by terrain slope effects. This may explain the *a priori* low

performance of our height model map when compared to spaceborne LiDAR studies.

4.3.2 Do Environment Variables Really Help to Map Forest Canopy Height ?

On one hand, outside of the calibration plots (cases with absolutely no information), the environmental covariates only slightly improved the RMSE. On the other, inside the calibration plots (cases with low-resolution information), the environmental covariates barely helped to improve the forest height accuracy. This raises questions as to the usefulness of environmental data in predicting forest canopy height at the forest management scale (dozens of hectares). This also means that the prediction accuracy will significantly depend on the LiDAR sampling intensity and pixel resolution (Figure 7.5). Outside of the calibration plots, the effects of the spatial Kriging quickly disappear (Hudak et al., 2002) and only the linear covariables (environment) effects remain. Because of this strong spatial structure, another sampling strategy, e.g., using transect lines, may be a good option (Fayad et al., 2015; Hudak et al., 2002). However, when transect lines or subsamples with high sampling intensity are not available, the computing costs of the spatial model may seem prohibitive for mapping canopy heights at large scale. Finally, the contribution of environmental covariates is higher at low-resolution where the control of topography, landforms, and hydrological processes on the variability of forest canopy height is clear. At fine resolution, the height variability is more controlled by forest endogenous dynamic processes, e.g., the gap phase dynamic typical of many undisturbed tropical forests. It may be expected that the environment plays a key role in this endogenous dynamic (?), but its effect is hardly detectable when looking only at the forest canopy height.

5 Conclusions

In this study, we evaluated the spatial structure of the canopy in natural forests and we analyzed environmental factors affecting canopy height distribution in French Guiana. Our results provide evidence of the scale-dependent linkage of the topographical and hydrological variables in shaping the canopy structure of tropical forest. Furthermore we mapped forest canopy height on 30 000 ha with LiDAR data, it appears that it could be possible to map forest canopy height even if at fine scale they have high error values of prediction. On one hand, using the kriging method shows that prediction accuracy of forest canopy height strongly depends on sampling intensity. On the other, when we try to predict canopy height with environmental variables we observed that the pixel resolution play an important role in the final error of prediction. Future work should evaluate the generality of our results at a regional scale, and aim to elucidate the ecological mechanisms that underlie them. Studies should specifically investigate how canopy height is control by soil depth, geological formation, climate and, and how spatial variance in DCM scales in these Guiana Shield forests. Understanding the roles of different factors is likely to be challenging because many factors covary spatially. Study design, and especially appropriate choice of scales, is thus a critical issue. Well-designed studies of this kind have the potential to greatly improve our understanding of tropical forest structure for forest managment, and our ability to project the responses of tropical forests to anthropogenic global change.

**Reduced-Impact Logging practices strongly
modify gap size distribution and weakly modify
forest canopy height in the Guiana Shield**

Youven Goulamoussène^{1*,2}
Caroline Bedeau² Laurent Linguet²
Laurent Descroix³
Bruno Hérault¹

¹ Université de Guyane, UMR 'Ecologie des Forêts de Guyane', Campus agronomique de Kourou, France

² Université de Guyane, UMR 'Espace-Dev', Cayenne, France

³ Office National des Forêts (ONF), Département RD, Cayenne 97330

* E-mail : youven.goulamoussene@ecofog.gf

Abstract

Selective logging has become a major source of disturbance in tropical forests, bringing challenges for both scientists and forest managers in developing tools for sustainable management. Reduced-Impact Logging (RIL) practices have been widely promoted to minimize the environmental impact of logging on forest stands. In this study, we utilized the potential of before- versus after-logging airborne LiDAR monitoring (i) to evaluate the effects of RIL in modifying the gap size distribution frequency (GSDF) and (ii) to quantify the canopy height variation over a 749 ha tropical forest in Régina, French Guiana. Our results show that the RIL (i) significantly altered the gap size distribution by increasing the relative frequency of large gaps and (ii) weakly changed the general height of the canopy (a decrease of 1.5 m outside of the infrastructure and logging gaps). Our analyses demonstrate that airborne LiDAR is a highly suitable tool for monitoring selective logging.

1 Introduction

The preservation of tropical forests plays a key role in reducing greenhouse gas emissions, particularly by reducing emissions caused by forest degradation and logging (Mazzei et al., 2010). The international framework REDD+ (Reducing Emissions from Deforestation and Forest Degradation) aims to maintain as much of the forest cover, and thus the carbon stock, as possible via adapted silvicultural practices. Sist et al. (2014) show that if logging in tropical forests inevitably causes damage to the forest stand, the degree of direct or indirect damage depends mainly on the ability of loggers to master logging techniques. In this context, logging methods known as Reduced Impact Logging (RIL) methods, which promote strict rules of planning for logging operations, have

been suggested by the scientific community. (Putz et al., 2008). The RIL methods involve a pre-logging inventory, mapping of harvestable trees, and a well-planned network of roads, log landings, and skid trails (Feldpausch et al., 2005). If properly implemented, RIL can lead to a 30 % reduction of tree damage, a 50 % reduction of canopy damage, and production of smaller gaps compared with that of traditional logging methods (Sist et al., 2014).

Even if RIL reduces damage caused by logging, it is clear that logged forests contain a lower carbon stock, a greater understory sensitivity during times of drought, and are particularly more vulnerable to fire risk (Nepstad et al., 2001). Another direct consequence of logging is the appearance of canopy openings, which are created during site preparation and logging operations (Schulze and Zweede, 2006). These openings, or « logging gaps », consequently modify sunlight availability and create micro-climates at the sites of openings (Sist et al., 2015). Pinard and Putz (1996) explain that such significant reductions in basal area and forest cover frequently lead to uncontrolled colonization of gaps by lianas. Furthermore, many studies have highlighted that if soils are exposed, greater erosion results. (Kobayashi and Others, 2001) It is thus essential for logging managers to have the ability to monitor and quantify canopy openings after logging.

A tool that has already proven its worth in monitoring and quantifying canopy parameters is remote sensing. Remote sensing allows one to monitor logging in near real-time and thus to evaluate long-term impacts (Asner et al., 2009). Optical imaging has been implemented in several studies to establish post-logging diagnoses at different spatial resolutions in tropical forest settings (Guitet et al., 2012; Gond et al., 2009b). Methods have been developed for using optical images to estimate vegetation cover capacity (Broadbent et al., 2006) and to detect logging gaps and roads on a large scale (Souza et al.,

2005). In the Amazon Rainforest, Asner et al. (2004) have used Landsat ETM+ (30-m resolution) satellite imagery to detect and quantify canopy damage caused on both conventional logging parcels and RIL parcels. The results indicated that logging gaps and roads are much less prevalent on RIL plots than on conventional logging plots. In another study, Gond et al. (2009b) showed that it is possible to detect the evolution of road networks over time within logged forests using a combination of multispectral bands and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) of SPOT-4 or SPOT-5 (10-m resolution) imagery. The study indicated that logging gaps and skid trails exceeding 100 m² are still visible six months after logging. Recently, Pithon et al. (2013) developed a semi-automatic method for using SPOT-5 imagery to identify skid trails and logging gaps. Lastly, the detection and monitoring of logging operations with IKONOS (4-m resolution) imagery in the Amazon Rainforest shows that although large logging roads and logging gaps are easily detected, first- and second-order skid trails and logging gaps remain very difficult to detect in optical imagery (Read et al., 2003).

In this smaller-scale context, active remote sensing, such as LiDAR technology, may be more suitable, as its greater spatial precision allows changes in forest cover to be detected at a sub-meter scale (Vincent et al., 2012). Additionally, LiDAR provides information about the vertical structure (tree height) and the internal stand structure (distribution of leaves, branches, and trunks) of the forest. Quite surprisingly, most studies implementing LiDAR have focused on characterizing natural gaps in undisturbed forests (Lobo and Dalling, 2014; Kellner et al., 2009). For example, Asner et al. (2013a) show that it is possible to detect more than six-million natural gaps of size > 1 m² within a 125,581 ha area of the Amazon Rainforest and also show that the size-frequency distribution of these natural gaps follow a power law with a

scale parameter (λ) that varies with gap number and size (Lobo and Dalling, 2014). *A contrario*, few studies, excepting Kent et al. (2015), have examined changes in (i) gap size distribution and (ii) canopy height in logged forests. Fortunately, LiDAR provides an excellent means to do so.

This study explores the ability of LiDAR data to quantify changes in forest cover by analyzing airborne LiDAR imagery acquired on two different dates, before and after logging. The following sections explore, first, the impact of RIL methods on gap size frequency distribution and, second, the impact of RIL forest planning and commercial timber species on the canopy height.

2 Material and Methods

2.1 Study site

The study site is located in the managed forest of Régina (4°N, 52°W). The most common soils found in the Régina forest are ferralitic soils. The site is located on slightly contrasting plateau-type reliefs that rarely exceed an elevation of 150 m. The Régina forest is typical of Guianan rainforests, in that the dominant plant families include *Burseraceae*, *Mimosoideae* and *Caesalpinoideae*. The site receives 3,806 mm of precipitation annually, with a long dry season from mid-August to mid-November and a short dry season in March. The average canopy height ranges from 30 to 45 m and the most frequently encountered trees are ≥ 80 cm in diameter at breast height

2.2 Data field

We studied two forest plots, named HKO 96 (466 ha) and HKO 95 (283 ha), where RIL techniques had been used with a minimum cutting diameter of

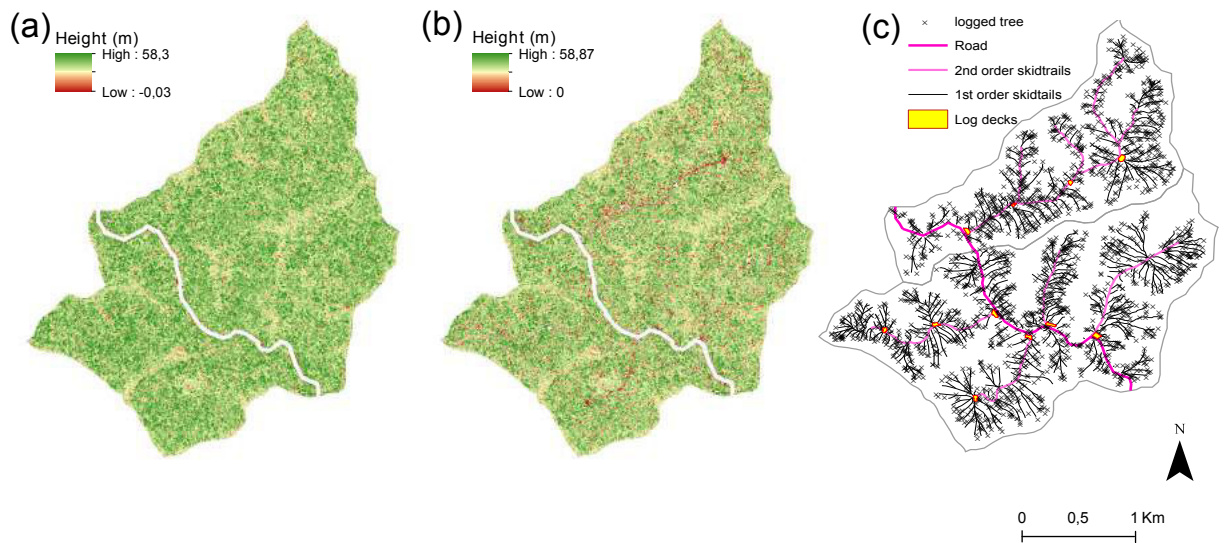


FIGURE 8.1 – Maps of the Regina forest in French Guiana, with the two studied blocks, HKO 95 (upper right) and HKO 96 (lower left), (a) before logging, (b) after logging and (c) the geographic information system (GIS) with roads, log decks, first-order skid trails, second-order skid trails and logged trees.

≥ 55 cm (Figure 8.1). Datasets representing the spatial location of roads, first-order skid trails, second-order skid trails, and log decks were integrated via a geographic information system (GIS) (ArcGIS, 2010). The location of harvested trees had been recorded with GPS during felling operations between 2012 and 2013 (Figure 8.1c) (Table 8.1)

2.3 LiDAR digital elevation model (DEM) and canopy height model (CHM)

- Before logging : LiDAR data were acquired in 2012 by aircraft by the private contractor Altoa. The LiDAR system used for acquisition was a Laser Riegl LMS-Q560. This system was composed of a scanning laser altimeter with a rotating mirror, a GPS receiver coupled to a

TABLE 8.1 – Characteristics of the two studied logging blocks.

Block name	Relief shape	Total area (ha)	Logging date	Logging intensity trees ha ⁻¹
HKO 95	Plateau	283	2012	3.13
HKO 96	Plateau	466	2012	2.73

second GPS receiver on the ground, and an inertial measurement unit for recording the pitch, roll, and heading of the aircraft. The laser wavelength was 0.9 μm (near infra-red). The flights were conducted at 500 m above ground level at a ground speed of 180 km h⁻¹. The LiDAR was operated with a scanning angle of 45° ($\pm 22.5^\circ$ at the nadir) and a 200 kHz pulse repetition frequency. The laser recorded the last reflected pulse with a precision greater than 0.10 m and with a density of four pulses per m² (Figure 8.1a).

- After logging : LiDAR data were acquired by aircraft in 2013 by the private contractor Altoa between October 4 and November 26, 2013 with the same LiDAR device employed in the before logging acquisition. The flights were conducted at 500 m above ground level. The LiDAR was operated with a scanning angle of $\pm 30^\circ$ at the nadir. The laser recorded the last reflected pulse with a precision greater than 0.10 m and with a density of 6 pulses per m² (Figure 8.1b).

For each acquisition, 2012 and 2013, the ground routine of Terrascan software (Terrasolid Ltd., Helsinki, Finland) was used to filter raw points and identify ground echoes from which the Digital Elevation Model (DEM) was

derived via triangular interpolation network. A digital surface model (DSM) was then obtained by extracting the highest elevation echo on a 1-m grid. A canopy height model (CHM) was finally derived by subtracting the 1-m resolution DTM from the 1-m resolution DSM.

2.4 Effects of logging on the gap size distribution

To evaluate the effects of logging on the gap size distribution, it was necessary to choose a gap threshold height. Some authors define this threshold at 2 m (Brokaw, 1982). Runkle (1981) defined a gap as the ground area under a canopy opening extending to the base of the surrounding canopy trees, which are considered to be taller than 10 m and with a trunk diameter at breast height of > 20 cm. However, in practice it is more complicated to define the gap boundaries, even in the field. The method developed here for detecting canopy gaps from LiDAR data is based on a probabilistic approach (*chapter 6, page 45*). A gap was defined as all contiguous 1-m² quadrats with a canopy height of ≤ 11 m.

We used the Pareto distribution to model the gap size distribution (Virkar et al., 2014). This distribution has a negative slope when the size-frequencies are plotted on logarithmic axes, which allowed us to observe the scaling parameter, λ . This scaling parameter, λ , is also called the scaling exponent, and is undefined when $\lambda \geq 1$. A value close to 1 indicates that there are a large number of small gaps present. The density probability of gap size x is then given by :

$$P(X = x) = \frac{x^{-\lambda}}{\zeta(x_{min}, \lambda)}, \quad (8.1)$$

where ζ is the generalized zeta function (Abramowitz et al., 1966). x_{min} is the

lower truncation point (here 25 m^2 is the smallest gap size considered) and λ is the scaling parameter. The `powerlaw` package uses the zeta function from the `VGAM` package to perform this calculation (see Yee and Others (2010)).

We used a Bayesian modeling framework to estimate the values of λ before and after logging. Here, the value of a parameter is estimated by its posterior distribution. By definition, the posterior distribution is defined by the product of the likelihood of the model and the parameter prior distribution. We chose to use a non-informative prior. The posterior densities of the different parameters were estimated using Monte Carlo Markov Chain algorithms (MCMC).

2.5 Effects of logging on the variation in canopy height

By subtracting the DCM after logging from that of before logging, we obtained the raster ΔH (Figure 8.5a). The raster had a pixel size of 5 m and pixel values corresponding with the variation in canopy height between 2012 and 2013 (ΔH). For each pixel, this ΔH was associated with the type of infrastructure entity present : (i) first-order skid trails, (ii) second-order skid trails, (iii) log decks, or (iv) logged trees.

In order to obtain the canopy height variations around each entity, a buffer was applied around each first-order skid trail, second-order skid trail, and logged tree area, using a buffer width of 60, 15, and 20 m, respectively.

In order to avoid data redundancy caused by overlapping buffers during the extraction of the height variation, we established a hierarchy based on time of vegetation height recovery and depending on the type of infrastructure (Asner et al., 2005b).

TABLE 8.2 – List of the commercial tree species taken into account in the study.

Common name	Taxonomic identification	Logged trees	Abbreviation
Angélique	<i>Dicorynia guianensis</i>	1161	AG
Balata franc	<i>Manilkara bidentata</i>	218	BF
Grignon franc	<i>Sextonia rubra</i>	127	GF
Gonfolo rose	<i>Qualea rosea</i>	62	GFLR
Wacapou	<i>Vouacapoua americana</i>	144	WA
Other species	–	447	other

2.5.1 The modeling framework

We modeled the canopy height variation (ΔH) in a mixed linear model framework. We set the forest management variable as a fixed effect and the commercial species variable as a random effect (see eq.8.1), in the following model :

$$\begin{aligned} \Delta \overline{H}_i = & \theta_0 + \theta_1(\text{Log deck}_i) + \theta_2(\text{1st order skid trails}_i) \\ & + \theta_3(\text{2nd order skidtrails}_i) + \theta_4(\text{Species}_i) + \epsilon_i \end{aligned} \quad (8.2)$$

where $\Delta \overline{H}_i$ is the canopy height variation for a pixel i , $\theta_{1,2,3}$ are the fixed effects, $\theta_4(\text{Species}_i)$ is the random species effect assumed to follow a normal distribution $\mathcal{N}(0, \sigma_{species}^2)$, and ϵ_i is the error assumed to follow a normal distribution $\mathcal{N}(0, \sigma^2)$. The mixed model parameters were estimated using the R package *nlme* (Pinheiro et al., 2014). We carried out all analyses in the statistical software R, version 3.0.1. We found evidence of spatial

autocorrelation in the logging data. We observed a small and significant semi-variance at the beginning of the curve (i.e., a nugget of about 11 and a partial sill of about 67). Semi-variance increased rapidly up to ~ 16 m and remained stable from 16 m to 30 m. This form of variogram shape, with a high nugget effect (local variability) and a short range of auto-correlation, corresponded to a weak spatial structure, which indicated a very limited spatial dependence of canopy height variation on features caused by selective logging. We thus used a spherical model to account for this spatial autocorrelation.

3 Results

3.1 Gap size distribution

For HKO 95, we identified 15,639 gaps present in the canopy before logging that together covered 3.31 % of the total forested area. After logging, which occurred at an intensity of 3.13 trees ha^{-1} , 19,309 gaps were present, totaling 7.62 % of the overall area. For HKO 96, we identified 25,231 gaps present in the canopy before logging that covered 3.18% of the total forested area. After logging, which occurred at an intensity of 2.73 tree ha^{-1} , 31,503 gaps were present, totaling 6.90 % of the overall area. In both HKO 95 and HKO 96 blocks, gap size frequencies were well fit to the power law (Zeta) distribution (Figure 8.2). Gaps tended to be larger after logging. The, λ -values of each of the study blocks were very similar before logging ($\lambda_{BL95}= 2.315$, $\lambda_{BL96}=2.305$) and were also very similar after logging ($\lambda_{AL95}= 1.94$, $\lambda_{AL96}= 1.91$).

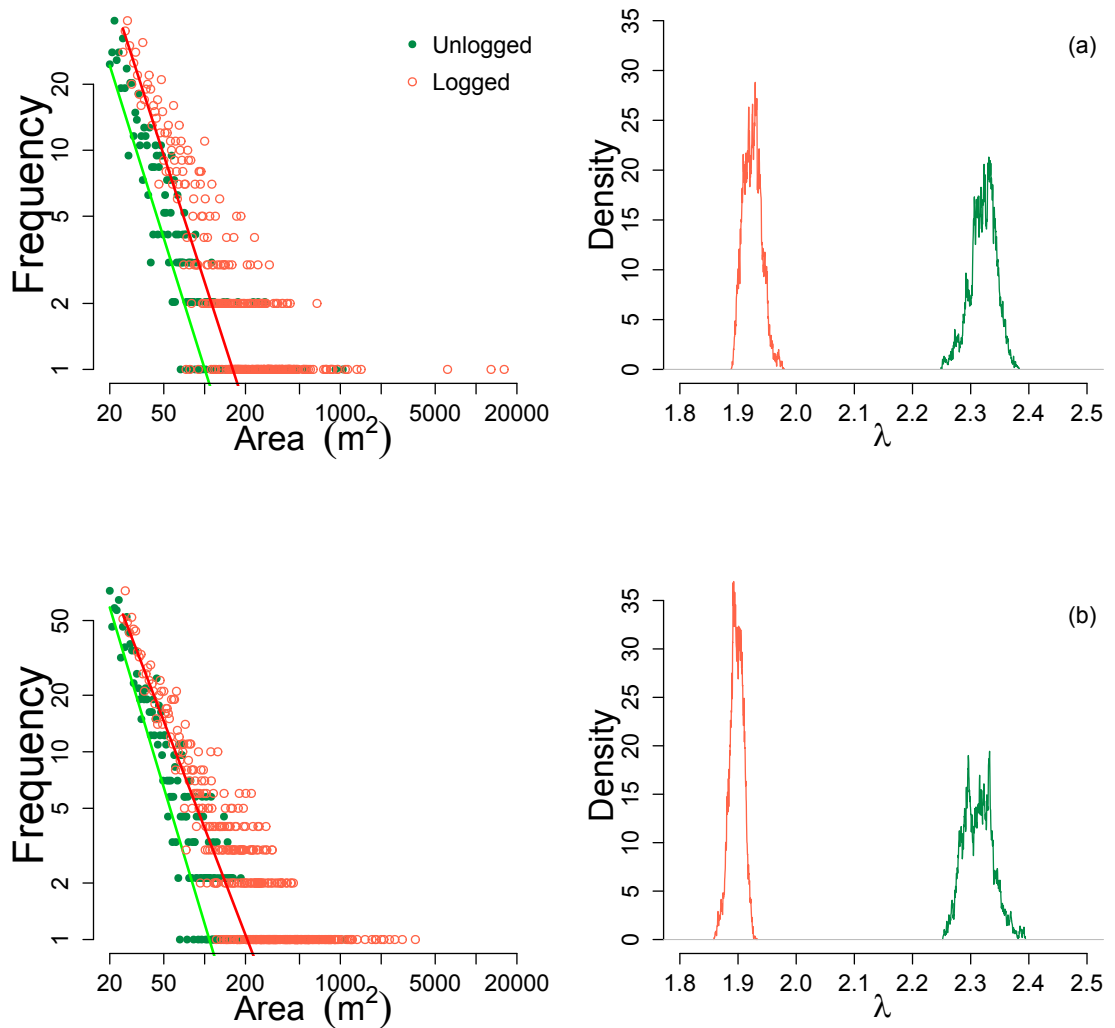


FIGURE 8.2 – Canopy gap size frequency distributions within the study blocks (a) HKO 95 and (b) HKO 96 before (green) and after (orange) logging. The left panels present the size frequency distributions while the right panels present the posterior distribution of the exponent, λ , before and after logging. Theoretical distributions are represented by the green line (before logging) and red line (after logging).

3.2 Canopy height variation

A significant but slight overall decrease in forest canopy height after selective logging (Figure 8.3) was clear, with a model intercept of -1.5 m (Table 8.3). The model $\Delta\bar{H}_i$ succeeded in predicting the canopy height variation with an R^2 of 60%. This means that with the GPS positions of just infrastructure and logged trees, we were able to explain and predict the change in forest canopy height due to logging (Figure 8.5). The random commercial species effect explained 35% of this canopy height variation. The effects of first-order skid trails, second-order skid trails, and log decks were clearly significant (Table 8.3), with the latter being the most pronounced (Figure 8.4).

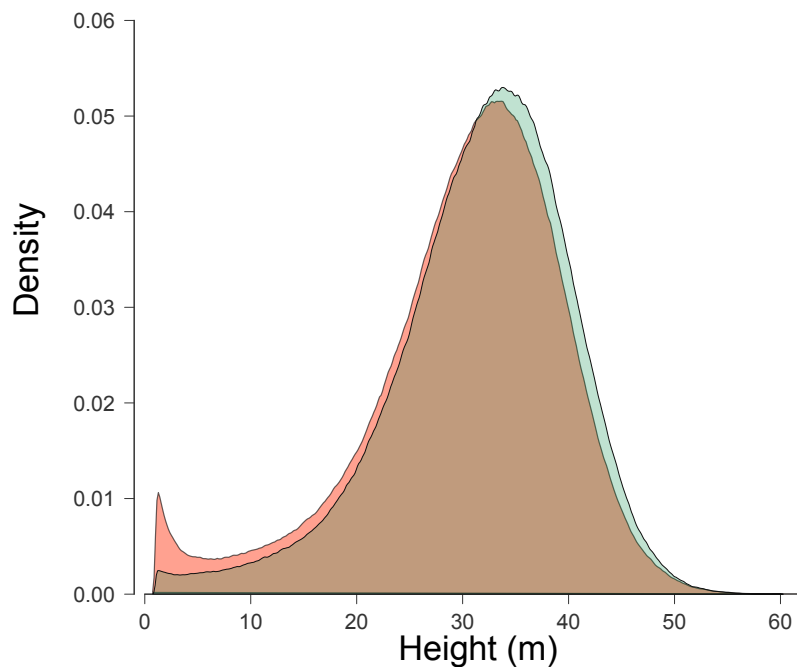


FIGURE 8.3 – At Reduced Impact Logging (RIL) blocks, the density of forest canopy heights changed slightly between pre-logging (green) and post-logging (red) dates.

TABLE 8.3 – Model parameters, standard errors, t-values, and P-values (***) of the logging-induced changes in canopy height caused by various logging parameters.

	Model parameter	Estimates	Std Error	t-value	P
Fixed effect	Intercept	-1.51	1.20	-5.60	***
	Log deck	-22.89	0.63	-33.48	***
	1st order skidtrails	-7.37	0.36	-15.90	***
	2nd order skidtrails	-2.97	0.25	-5.71	***
Random effect	AG	-9.97	3.13		
	BAF	-2.97			
	GF	-7.06			
	GFLR	-9.54			
	WA	-6.35			
	Other	-9.48			

4 Discussion

In this study, we showed that airborne LiDAR is a suitable tool for estimating the degree of canopy opening and canopy height change in a forested area where RIL is applied. Our results show that RIL (i) strongly changes the gap size distribution by increasing the relative frequency of large gaps and (ii) weakly changes the general height of the canopy (a decrease of 1.5 m outside the infrastructure and logging gaps). Our analyses demonstrate that airborne LiDAR is a highly suitable tool for monitoring the effects of selective logging.

4.1 Gap size distribution after logging

The gap size distribution of naturally occurring canopy gaps has been studied in tropical rainforest sites (Asner et al., 2013a; Lobo and Dalling, 2014) and

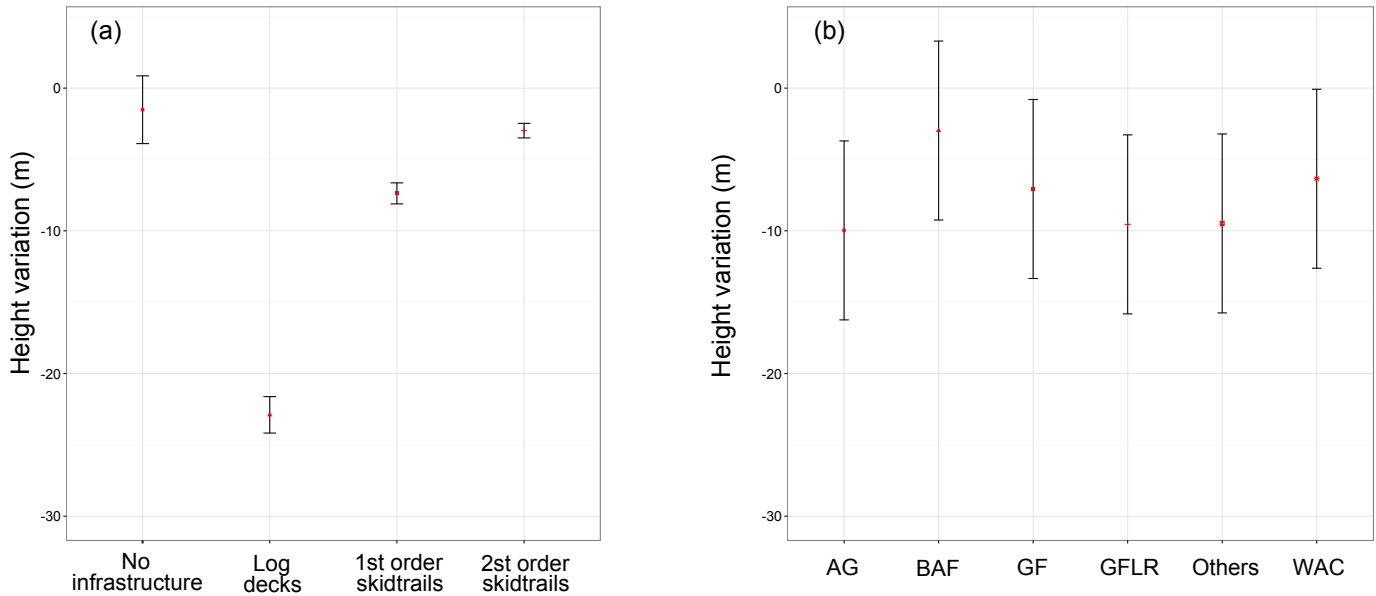


FIGURE 8.4 – Canopy height variation in response to (a) various logging infrastructures and (b) the commercial species harvested (b).

it appears that the Pareto distribution is a good fit to describe it. However, few studies have analyzed the distribution of gaps within logged forests and even fewer have compared the metric before and after logging operation.

Our results show that after logging, the scale parameter of Pareto λ decreased significantly. These results confirm those obtained in Panama (Wedoux and Coomes, 2015) and in a scenario two decades after logging (Kent et al., 2015). This decrease of λ indicates that logging mechanically induces an over-representation of large canopy gaps ($> 200 \text{ m}^2$), which are generated either by simultaneous logging of several contiguous trees or by wide logging damage.

Furthermore, it is possible that canopy gap size increases over consecutive years following a logging event. Indeed, it is common that the damages created by logging cause disturbances over the medium term and lead to an increase of tree mortality that is observable two to five years after logging (Mazzei et al.,

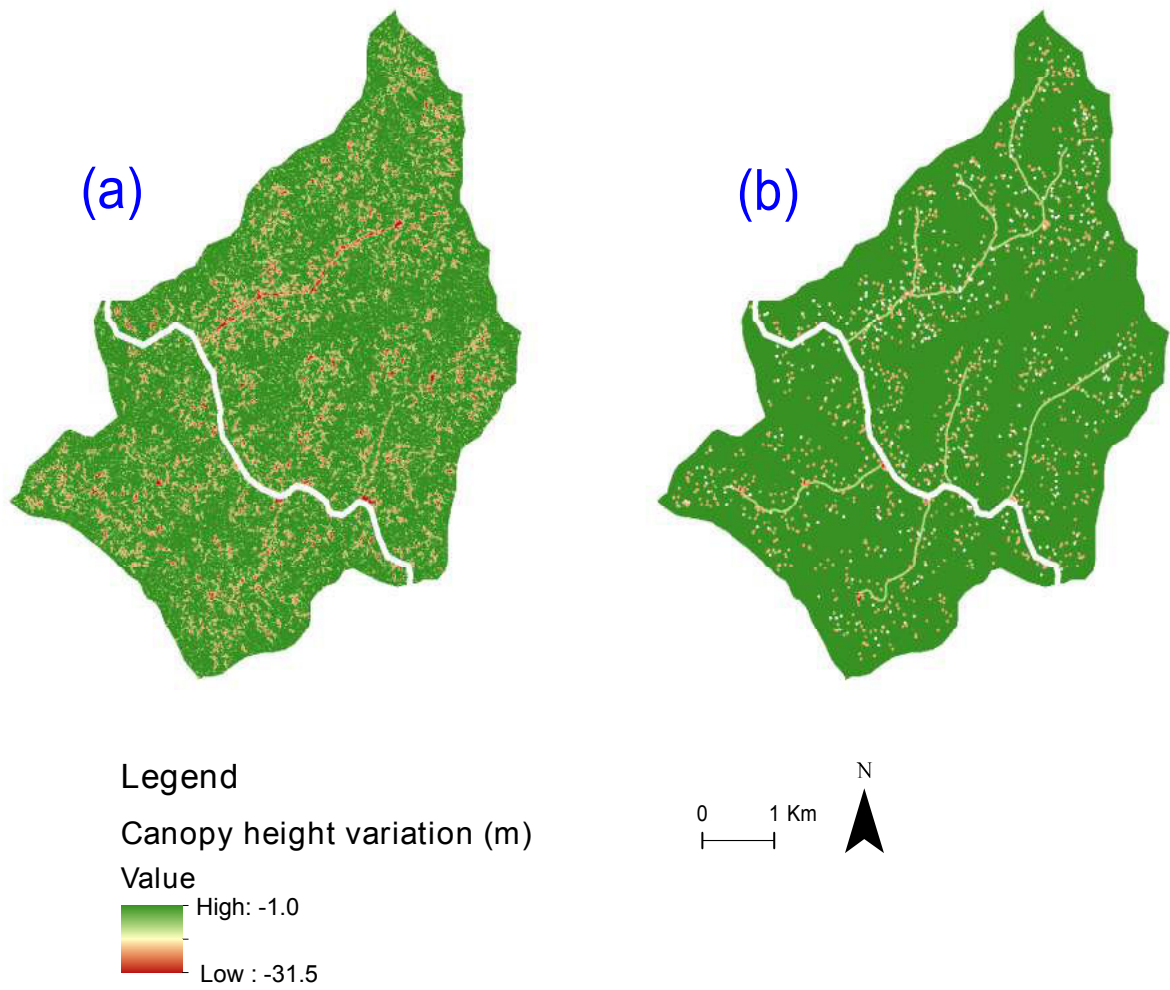


FIGURE 8.5 – (a) Canopy height variation after logging (ΔH) obtained via LiDAR data. (b) Prediction map of canopy height variation from model

2010). Moreover, tree extraction can damage the remaining trees surrounding the gaps, causing physiological dysfunction or partial loss of the crown and consequently the death of individuals over the medium term (Shenkin et al., 2015). However, it is difficult to compare the present study with similar studies in South America because of differing methodologies and tools used to characterize the gaps (optical imagery versus LiDAR) (Colson et al., 2006; Pithon et al., 2013).

4.2 Change in canopy height after logging

In this study, we modeled the effects of RIL on canopy height variation in French Guiana. RIL operations employ a pre-harvest methodology to reduce collateral damage during tree felling. During this time, blocks are surveyed and fully inventoried, roads are planned and built, and vines are cut from harvestable trees about one year prior to logging (Sist, 2000). In French Guiana, RIL was adopted recently (less than ten years ago), and its effects on canopy structure and height are not well known.

A notable result from the present study is the weak variation of canopy height (1.5 m) after one rotation (Figure 8.3), which suggests that the average tree height is affected slightly by RIL practices (Kent et al., 2015). The weakness of the variation is explained mainly by the tree extraction method, which is done with a cable and winch system, and which greatly limits the damage to nearby trees. However, this variation in canopy height may be associated with a more profound change in the above-ground biomass of stock (Andersen et al., 2014). Indeed, although several studies show that RIL causes less damage than conventional logging, this change found in canopy height in this study may eventually lead to a decrease in aboveground biomass over the long term (Huang and Asner, 2010).

Our results also show the effects of operational infrastructure on the canopy height. The first-order skid trails caused an average canopy height decrease of 7.3 m across a 60-m buffer (Table 8.3). Around second-order skid trails, we observed a significant average canopy height decrease of 2.9 m across a 16-m buffer (Table 8.3). The contrast between the damage of the two types of infrastructure is striking and mainly related to the greater width of the first-order skid trails, which induces canopy breaks along linear transects. *A contrario* the narrower second-order skid trails are not detectable in the LiDAR dataset. However, this result should not overshadow the fact that if RIL slightly affects canopy height, the damages to the underlying soil can be greater (Asner et al., 2004).

Nevertheless, we can expect a quick recovery of the understory vegetation within gaps due to the increased amount of available light that should promote the growth of pioneer species and the lateral growth of residual trees. Our results are very promising because we see that second-order skid trails and cable extraction methods reduce the impact to the canopy height and thus limit the openings induced in the canopy by logging. Although it is expected that the second-order skid trails may become increasingly visible after successive rotations, it could not be tested in the current study because only the first rotation was applied.

Counter to expectation, our results show that the effect of the different commercial species on the canopy height variation was relatively homogeneous, *i.e.*, although the canopy height decreased, the variation stays within the same range for the five studied commercial species and even for the other 'grey' species. This is likely due to the fact that the harvested trees were all within the same diameter range. Indeed, in French Guiana, potentially exploitable commercial trees must have a diameter greater than 55 cm and

foresters rarely log trees with a diameter at breast height ≥ 100 cm because many of them exhibit heartwood rots. Another explanation is that the five main commercial species are not emergent trees, but are lower canopy trees. Consequently, their falling causes less damage on the neighboring trees.

5 Conclusions and perspectives

Our study provided a greater understanding of the effect of RIL practices on forest canopy height in a tropical forest setting. The impacts of RIL on the forest canopy structure are mixed, with significant changes in the gap size distribution and weak changes in the forest canopy height. The main obstacle in assessing the effects of RIL activity on tropical forests is the difficulty of quantitatively estimating the direct and indirect damages caused by tree harvesting and the introduction of trails and roads. Here we used airborne LiDAR data to detect logging gaps and canopy variation and found the method to be well suited. There would be many practical advantages to implementing a systematic LiDAR acquisition before and after logging. LiDAR acquired before logging would limit damage at the landscape level by allowing spatial optimization of the infrastructure network (Kleinschroth et al., 2016). LiDAR acquired after logging would allow managers to accurately quantify the consequences of the operation on the forest ecosystem, as demonstrated in this study, and to detect illegal logging. Moreover, the data would be very useful for additional management purposes, such as the recovery of floral and faunal diversity.

Troisième partie

Discussion générale

Ce travail de thèse s'est inscrit dans l'objectif de mieux comprendre comment les facteurs abiotiques et anthropiques contrôlent la structure et les variations de la hauteur de canopée d'une forêt tropicale en la Guyane Française. Durant les travaux de la thèse, nous nous sommes d'abord concentrés sur une zone non perturbée par l'homme, puis sur deux parcelles où l'exploitation à faible impact (EFI) a été pratiquée. À partir des résultats discutés dans les chapitres précédents, nous avons pu répondre aux questions formulées préalablement (chapitre 1). Dans le chapitre 6, il a d'abord été question d'identifier les déterminants de la distribution de taille des trouées. Nous avons mis en avant une méthode innovante, pour définir un seuil de hauteur adéquate et la taille minimale d'une trouée naturelle, en utilisant deux approches probabilistes. Nos résultats mettent en évidence que la distribution de taille des trouées est influencée par trois covariants environnementaux, la pente, les zones de bas-fond, et l'exposition au vent. Ensuite, dans le chapitre 7, il a été question de comprendre comment l'environnement contrôle les variations de hauteur de la canopée pour différentes résolutions spatiales. Des cartes de hauteur de la canopée ont été produites en utilisant les covariants environnementaux comme des prédicteurs et cela à différentes résolutions spatiales pour la même étendue

spatiale. Les cartes de hauteur de la canopée laissent apparaître les forts effets de l'autocorrélation spatiale. À haute résolution spatiale, les valeurs de hauteur indiquées par la carte, en plus d'avoir une très forte variance, sont assujetties à la localisation des points de calibrations et aux covariants environnementaux. À basse résolution, les cartes de hauteur reflètent des tendances générales des covariants environnementaux et permet d'avoir une estimation de la hauteur mais avec une grande incertitude. Dans le chapitre 8 il a été question de quantifier les effets de l'EFI sur la structure de la canopée. C'est ainsi que nous avons évalué les effets de l'exploitation à faible impact sur la distribution de taille des trouées. Ensuite nous avons modélisé la variation de la hauteur de canopée en fonction des infrastructures d'exploitation et des espèces exploitées. Dans les paragraphes suivants, je présenterai et discuterai de mes principaux résultats et je proposerai des perspectives à ce travail afin d'améliorer nos connaissances sur la structure des forêts tropicales.

1 « Trouées naturelles - trouées d'exploitations »

1.1 Détection des trouées

Une des difficultés dans la distinction d'une trouée est le choix du seuil de hauteur et à l'heure actuelle chaque auteur qui cherche à détecter des trouées à partir du LiDAR utilise des méthodes de seuillage qui diffèrent les unes des autres et les résultats sont difficilement comparables. Nous avons donc proposé une méthode qui puisse être généralisée à tous types de forêt.

De manière générale, les auteurs choisissent plusieurs seuils de hauteur en forêt tropicale pour observer les trouées dans la canopée ($2 > h > 15$ m). En

sélectionnant plusieurs mesures de hauteur dans le MNC, il est alors possible de distinguer différents stades de formation des trouées, la régénération des espèces s'effectuant dans ces dernières. Dans notre cas nous avons étudié la distribution de taille des trouées et nous avons fait le choix de définir un seuil de hauteur sans s'appuyer sur les définitions de (Brokaw, 1982) et de (Runkle, 1982). La méthode que nous avons utilisée pour déterminer le seuil de hauteur est complètement statistique et nous donne un seuil fixe. La méthode adoptée, a été de considérer que la distribution de la hauteur de canopée était conditionnée par deux processus (i) la variation naturelle de hauteur de canopée et (ii) les variations de hauteur liées aux trouées elles-mêmes. Cependant il existe d'autres méthodes de seuillage, et si aucune d'entre elles ne fonctionne universellement c'est qu'il faut effectuer un calibrage adapté à chaque type de forêt.

Nous pourrions aussi envisager une autre méthode de seuillage qui s'inspire de travaux effectués en forêt boréale et qui n'ont jamais été expérimenté en zone tropicale. Par exemple, le seuil de hauteur pourrait être déterminé en observant la hauteur de la zone de transition entre la canopée et la trouée. C'est le cas des travaux de Koukoulas S et Blackburn (2004), le seuil de hauteur a ainsi été obtenu en prenant la hauteur modale, lorsque la pente du MNC était de plus de 60°.

Une autre approche pour déterminer le seuil de hauteur est proposée par Gaulton and Malthus (2010). Elle consiste à utiliser un seuil relatif de hauteur pour chaque trouée. Gaulton and Malthus (2010) expliquent d'ailleurs qu'il est possible de détecter les trouées sans avoir à interpoler un modèle numérique de canopée (MNC), c'est-à-dire en opérant directement sur le nuage de points LiDAR. Dans leur méthode les trouées ont été détectées à l'aide d'un algorithme de seuillage adaptatif à la hauteur locale de la végétation.

L'algorithme a été conçu pour détecter les changements de hauteur qui représentent une cassure dans la continuité de la canopée. Ils ont ainsi montré que dans les deux cas, un point/pixel était assigné à une trouée si sa hauteur était de moins de 66 % de la hauteur maximale dans un rayon de 5,5 mètres.

1.2 Surface des trouées

Le choix de la surface minimale d'une trouée, observée en dessous du seuil de hauteur, reste difficile à établir (Schliemann and Bockheim, 2011), dans de nombreux cas le choix de la surface ne se fait pas (Lobo and Dalling, 2014) et les auteurs choisissent comme seuil minimal 1 m^2 .

En fait, sur le terrain la surface de la trouée se délimite par la couronne des arbres qui surplombe la trouée, ces surfaces sont variables allant de 25 m^2 à plus de 500 m^2 , et rares sont les trouées, au sens écologique, ayant une surface de 1 m^2 . Par exemple, l'analyse de la distribution de taille des trouées à partir du LiDAR à Hawaï et au Costa-Rica suppose qu'une trouée peut avoir une surface de 1 m^2 (Kellner et al., 2009). Avec un seuil aussi petit, l'analyse de la distribution de taille de trouées semble peu pertinente car, des trouées au sens écologique, d' 1 m^2 carré n'existent pas. À 1 m^2 , ce ne sont pas les trouées que l'on observe, mais plutôt l'espacement entre la couronne des arbres ou l'espace entre les branches ce qui a pour conséquence de biaiser l'analyse de la distribution de taille des trouées.

Comme l'analyse de la distribution de taille de trouées à partir de la loi de distribution de Pareto nécessite une surface minimale, il est nécessaire de fixer de manière statistique une surface adaptée au site d'étude car cela limite les erreurs d'analyse de la distribution de taille des trouées (Espírito-Santo et al., 2010). Ainsi, pour définir une trouée dans la canopée, nous nous sommes concentrés sur les deux caractéristiques suivantes : seuil de hauteur et seuil

de surface. Cependant, d'autres caractéristiques liées à la trouée peuvent être utilisées (Yang et al., 2015). Par exemple, il serait intéressant d'affiner la détection de la trouée en s'appuyant sur des critères morphologiques de forme, des trouées très allongées dans l'espace par exemple ne pouvant pas résulter d'un chablis (Yang et al., 2015). Cela permettrait de compléter la définition de la trouée en utilisant les données LiDAR.

1.3 Distribution de taille des trouées

La distribution de taille des trouées dans la canopée fait partie d'une des propriétés fondamentales du paysage forestier tropical. Dans nos travaux nous avons souligné l'importance des covariants environnementaux à la fois sur la fréquence des trouées et sur la taille des trouées. En effet, en inférant le paramètre de la loi de Pareto, *i.e.* le paramètre d'échelle λ , comme une combinaison linéaire de covariants environnementaux, nous avons montré que la distribution de taille des trouées est fortement modifiée par les covariants environnementaux. Nos résultats mettent en évidence que la distribution de taille des trouées en forêt tropicale est notamment contrôlée par la pente, les zones potentiellement inondables et l'exposition au vent.

Bien que le site d'étude ne soit pas fortement exposé au vent, de manière *a priori* surprenante, il semble que le degré d'exposition au vent à toute son importance dans la distribution de taille. Probablement que des événements ponctuels peuvent survenir et entraîner la formation de trouées de grandes tailles. Nos résultats suggèrent que la pente, et l'exposition au vent sont des facteurs déclenchant la formation des trouées, tandis que l'hydromorphie, dans les zones potentiellement inondables, serait plutôt un facteur de prédisposition.

D'autres déterminants de la formation des trouées ont été mis en évidence par plusieurs auteurs : précipitations, nature des sols (Becker et al., 1988),

âge du peuplement (Numata et al., 2006) et même nature des espèces (Molino and Sabatier, 2001b). Pour savoir comment ces covariants agissent sur la distribution de taille de trouées, il serait intéressant de les ajouter dans le modèle de prédiction. Dans notre cas, nous n'avons pas pu mettre en évidence les effets de ces variables sur la distribution de taille des trouées, d'une part à cause du manque de données, et d'autre part parce que les covariants n'étaient pas adaptés à notre échelle d'étude. Des recherches ultérieures pourraient se concentrer sur cette problématique.

Dans nos travaux nous avons travaillé sur la distribution de taille des trouées dans la canopée à un instant t_{2013} . Avec des acquisitions répétées dans le temps, nous pourrions mieux comprendre la dynamique du régime des trouées à l'échelle de la parcelle mais aussi à l'échelle du massif forestier. Nous pourrions ainsi caractériser le régime des trouées en considérant l'évolution dans le temps de la forme des trouées, de leurs orientations, de leurs surfaces, les relations spatiales entre elles, l'abondance absolue et relative, ou encore leur taux de formation et de fermeture. Par exemple l'acquisition multi-temporelle de données LiDAR, permettrait d'étudier le phénomène de propagation par contagion des trouées (Jansen et al., 2008), la formation d'une trouée pouvant affecter les arbres environnants et engendrer un agrandissement dans le temps. Nous pourrions alors émettre les hypothèses suivantes : (1) Le risque de perturbation dans la canopée environnante diminue lorsque la taille des trouées diminue ; (2) le risque de perturbation dans la canopée est élevé en bordure des trouées existantes et décroît ensuite (3) les arbres en bordure des trouées sont plus à même de mourir.

Dans nos travaux de thèse, nous avons abordé la distribution de taille des trouées, qui est un des aspects de la dynamique des trouées. Afin d'approfondir nos connaissances sur la dynamique des trouées, il serait intéressant d'étudier

la distribution ou l'agrégation spatiale des trouées. Par exemple nous pourrions étudier l'agrégation spatiale des trouées en fonction du type d'habitat et de la géomorphologie du paysage. Il est connu que la composition et la structure floristique dépendent de la topographie et des types de sols. En Guyane Française il existe une forte hétérogénéité de la géomorphologie des paysages et des habitats et peut-être bien que l'agrégation spatiale des trouées diffère d'un habitat à l'autre (Guitet et al., 2013).

1.4 Trouées d'exploitation

La distribution, la forme et la taille des trouées dans la canopée modifient une série de facteurs écologiques, et notamment le régime de lumière et la végétation du sous-bois, le microclimat et l'humidité du sol (Denslow et al., 1998), ainsi que le développement en diamètre (Durrieu De Madron, 1993) (Rutishauser et al., 2016) et en hauteur du peuplement (Rutishauser et al., 2016). L'EFI engendrent des trouées d'exploitations qui "imitent" l'apparition des trouées naturelles, en favorisant la régénération naturelle dans le sous-bois, et en réduisant le besoin de re-plantation (Brandt et al., 2016).

Dans nos travaux, nous avons montré qu'il est possible de suivre l'évolution de la distribution de taille des trouées d'exploitations à l'aide de la loi de Pareto. L'analyse des changements de distribution de taille des trouées après exploitation n'avait jamais été faite en Amazonie. Statistiquement, les effets de l'EFI se traduisent par une diminution du paramètre d'échelle λ , de la loi de distribution de Pareto. Ces résultats confortent ceux obtenus au Panama où Wedeux and Coomes (2015) observent le même phénomène de diminution de λ . Cette diminution de λ signifie que l'exploitation induit mécaniquement dans la forêt une sur-représentation des trouées de très grande taille ($> 200 \text{ m}^2$). Ces trouées de grandes tailles sont soit générées par l'exploitation simultanée

de plusieurs arbres contigus ou par d'importants dégâts occasionnés lors de l'exploitation d'un seul arbre. En outre, il n'est pas impossible que la taille des ouvertures augmente dans quelques années. En effet, il est fréquent que les dégâts occasionnés lors de l'exploitation entraînent des perturbations sur le moyen terme et des phénomènes de surmortalité encore observables 2 à 5 ans après exploitation (Mazzei et al., 2010). De plus, l'extraction des arbres peut endommager les arbres environnant les trouées provoquant ainsi des dysfonctionnements physiologiques ou des pertes partielles du houppier (Shenkin et al., 2015) qui vont entraîner la mort des individus à moyen terme. Notre étude reste cependant difficilement comparable aux études similaires effectuées en Amérique du Sud car les méthodologies et les outils (imagerie optique) de caractérisation des trouées ne sont pas les mêmes (Colson et al., 2006; Pithon et al., 2013). A l'aide d'acquisition LiDAR répétées sur ces zones exploitées ou en cours d'exploitation, nous pourrions étudier la structure de la canopée sur le long terme. Il pourrait être ainsi testé l'hypothèse que certaines trouées créées par l'exploitation forestière sont très persistantes (tassement du sol, modifications de la microtopographie) et que donc l'évolution dans le temps de vie des trouées pourrait être lui aussi impacté par l'exploitation.

2 Déterminants de la variation de la hauteur de canopée

2.1 Variations naturelles de la hauteur de canopée

Si à l'échelle continentale la canopée des forêts tropicales semble être homogène, à l'échelle du massif forestier la hauteur de canopée est hétérogène et plus ou moins organisée. Dans l'ensemble, nos résultats démontrent l'exis-

2. DÉTERMINANTS DE LA VARIATION DE LA HAUTEUR DE CANOPÉE

tence d'une structure organisée de la hauteur de canopée jusqu'à de longues distances (≤ 2.5 km). Cette structure de la canopée s'explique à deux échelles, la première à l'échelle des individus, fine échelle, et la seconde à l'échelle du peuplement, large échelle. Pour ces deux échelles, deux facteurs interviennent dans l'organisation de la hauteur de canopée, des facteurs biotiques et des facteurs abiotiques. La structure spatiale de la hauteur de canopée est représentée par l'organisation des arbres dans l'espace (Collinet, 1997). Elle décrit notamment les relations de voisinage entre individus et prend en compte autant les dimensions des individus que les relations spatiales entre les individus (Riera et al., 1998). En fait, sur une courte distance (< 100 m), les éléments qui constituent la canopée et qui l'organisent s'exprime au travers de la dynamique naturelle de la forêt et plus précisément par le régime des trouées naturelles, qui permet le renouvellement de la forêt. Lorsque l'environnement local est perturbé, par exemple dans le cas d'un vieil arbre qui meurt et tombe, et qui génère mécaniquement une trouée, les processus naturels de la dynamique forestière tels que la croissance, la mortalité et la régénération du peuplement locale se retrouve modifiés. Ces processus naturels modifient à leur tour la structure spatiale de la hauteur de canopée. Dans le cas de la régénération, certaines espèces ont une faible distance de dispersion, les semis se retrouvent ainsi en agrégats autour de l'arbre mère amenant potentiellement à une structure homogène dans l'espace. C'est notamment le cas des principales espèces agrégatives (*e.g.*, *Dicorynia guianensis*) que l'on retrouve sur la zone de Régina. La compétition pour la lumière entre les arbres qui colonisent les trouées, entraîne des changements dans le temps et dans l'espace, induisant des variations de la hauteur de canopée. La compétition pour la lumière conduit d'une part, à l'arrangement de la couronne de/des l'arbre(s), et d'autre part à l'agrégation des arbres qui poussent ensemble

sous la forme de patrons (pattern) homogènes jusqu'à atteindre la hauteur de canopée (Hubbell et al., 1999). De la même manière qu'une trouée dans la canopée est observable avec le Lidar, les feuilles, les branches, les couronnes des arbres, qui constituent la canopée sont elles aussi visibles et sont ainsi structurées entre les arbres environnants (Hudak et al., 2002). A haute et très haute résolution spatiale (entre 5 et 30 mètre) les variations de la hauteur de canopée sont donc très liées à des processus endogènes, il semble donc difficile d'expliquer la variation de la hauteur de canopée à fine échelle, par l'unique utilisation de facteurs abiotiques. Concernant la cartographie de la hauteur de canopée à fine échelle, il serait intéressant d'ajouter d'autres covariants qui pourraient améliorer la prédiction par exemple en utilisant la hauteur de Lorey.

A longue distance (> 100 m), la structure spatiale résulte principalement des conditions abiotiques tel que les variations topographiques et géomorphologiques. En s'éloignant les processus endogènes surtout visibles à courte distance, il est probable que la structure spatiale de la hauteur de canopée à longue distance soit liée à la structure spatiale de facteurs abiotiques et notamment du type de sol qui peut modifier la croissance des arbres en diamètre et hauteur. En effet, l'hétérogénéité du sol influence la régénération en créant de zones qui sont plus ou moins favorables à l'installation d'individus (John et al., 2007). L'hétérogénéité du sol est souvent associée à une variation spatiale des propriétés physico-chimique et des ressources dans le sol (Baldeck et al., 2013). Il peut aussi arriver qu'une ressource du sol soit mieux utilisée par une espèce que par une autre qui se retrouve dès lors exclue, exclusion qui est la conséquence plus générale de la réponse différente des organismes aux conditions environnementales : c'est la théorie de la niche écologique. Les processus de cette théorie impliqués dans la distribution des espèces et l'assem-

blage des communautés sont basées sur l'idée que les patrons de distribution et d'abondance des espèces sont liés aux contraintes environnementales.

Dans nos travaux de thèse, nous avons dégradé la résolution par agrégation de pixels adjacents, pour réaliser des analyses "multi-échelles" (de fait multi-résolutions) à l'intérieur de la zone d'étude. Il en ressort que les indicateurs topographiques et hydrologiques communément utilisés, pentes et zones potentiellement inondable, sont corrélés à la variation de la hauteur de canopée à différentes résolutions spatiales. De manière générale, la corrélation entre les indicateurs hydrologiques (l'altitude relative par rapport au cours d'eau le plus proche la surface drainée et les zone potentiellement inondable), et la variation de hauteur de canopée est plus forte que pour les indicateurs topographiques. Nous avons utilisé un indice qui permet d'évaluer l'exposition au vent, *i.e.*, le TOPEX (TOpographic EXposure), bien qu'en Amazonie et en particulier en Guyane les vents violent soient rare. Cet indice montre que, en l'absence de cyclones ou de vents violents, l'exposition au vent favorise une canopée haute. Dans notre cas nous pensons que cela est en partie due à un effet indirect du type de sol rencontré sur les plateaux. Le passage de la fine résolution à la basse résolution par agrégation des pixels semble supprimer les effets des variations locales que l'on observe à fine échelle. L'analyse multi-échelle permet d'une part d'évaluer les variations de la hauteur de canopée à différentes échelles d'études (parcelles, massif forestier, paysage) et d'autre part permet d'avoir des corrélations beaucoup plus fortes entre la hauteur de canopée et les covariants environnementaux abiotiques.

Concernant la cartographie de la hauteur de canopée, on observe un nombre important de travaux depuis une dizaine d'années. Cet intérêt croissant est en fait lié à la forte disponibilité de données issues de la télédétection à l'échelle continentale et régionale et à l'intérêt de cette mesure de hauteur comme proxy

de l'évaluation de la biomasse forestière. Par exemple, à l'échelle régionale et continentale, Yang et al. (2016) Simard et al. (2011) observent que les variations de hauteurs sont causées par la diminution de la hauteur maximale des arbres lorsque l'altitude augmente et que la température diminue. Dans ce cas, la variation de la hauteur combine néanmoins à la fois des facteurs climatiques et des propriétés édaphiques liées aux sols de montagne. Dans notre cas, les facteurs climatiques n'ont pas été utilisés comme variable explicative car les données disponibles sur la zone d'étude ont une résolution très grossière, similaire au rayonnement solaire et aux données de précipitation et ne sont donc pas adaptée à l'étendue spatiale de la couverture LiDAR. Cependant, si la zone d'étude est plus grande (dix fois plus au moins), il est très vraisemblable que la variabilité climatique puisse expliquer une partie substantielle de la variation de la hauteur de canopée. A l'échelle du paysage, la variation des propriétés structurales du sol, la disponibilité en nutriments dans le sol, le phosphore, le carbone, l'hydrogène, et le pH, ont un impact non négligeable sur la prédiction de la variation de la hauteur de canopée et sur sa dynamique (Quesada et al., 2012). Cependant sur la zone d'étude les informations sur la profondeur du sol et sur la texture du sol sont très limitées en partie à cause de l'accès difficile, contrairement à la zone forestière côtière, qui est bien mieux étudiée de ce point de vue. Des données extrapolées de profondeur des sols sont en cours d'acquisition et pourront être également utilisées dans le futur. Nous pourrions finalement déterminer la hauteur de canopée en utilisant comme covariant la hauteur de Lorey cependant il est nécessaire d'avoir les diamètres des arbres.

2.2 Variations de la hauteur de la canopée causées par l'homme

L'action de l'homme sur son environnement se manifeste par de profondes modifications du paysage et de la canopée forestière (Bicknell et al., 2015). Nous avons vu que les activités d'exploitation modifient fortement la distribution de taille des trouées en augmentant la fréquence relative des grandes trouées. Ensuite, en modélisant les conséquences de l'EFI sur la variation de la hauteur de canopée en Guyane Française, on s'est aperçu que l'EFI modifie finalement faiblement la hauteur générale de la canopée (variation de 1.5 m en dehors des infrastructures et des chablis d'exploitation). Adoptée depuis une dizaine d'années en Guyane Française, les conséquences de L'EFI sur la structure de la canopée et les changements de hauteur de canopée lors des campagnes d'exploitation étaient encore peu connues (Guitet et al., 2012) jusqu'à nos travaux. Nous pouvons supposer que la faible diminution de la hauteur dans les zones non concernées par les infrastructures d'exploitation est due à la déstabilisation du peuplement après exploitation. Cette déstabilisation est liée à la mortalité des arbres. Cette mortalité en forêt tropicale est de l'ordre de 1% et se divise par des arbres mort sur pied, par des chablis initiateur, ou par des chablis induits. Sur la zone de Régina nous ne connaissons pas le régime "naturelle" de perturbations des trouées, cependant avec l'augmentation des activités d'exploitations le régime des trouées a probablement changé et une augmentation du taux de mortalité naturelle pas impossible. Il serait intéressant dans le futur d'évaluer, dans le temps, le régime des trouées en zone non exploitée et exploitée pour confirmer notre hypothèse.

L'implantation des cloisonnements et l'extraction des arbres par câble réduit les dommages dans la canopée comparativement à l'exploitation conventionnelle. La variation de hauteur que nous avons trouvée au niveau des

cloisonnements est extrêmement faible. Afin de limiter les dégâts sur le peuplement et sur les sols, il semble en outre nécessaire de réduire la distance parcourue par les engins d'exploitation en se choisissant les passages sur certaines zones. Aussi bien pour les scientifiques que pour les exploitants, il est essentiel de mettre en œuvre des outils de gestion durable pour préserver les forêts tropicales. Nos analyses, démontrent que la technologie LiDAR aéroporté, est un outil particulièrement adapté pour suivre L'EFI car elle offre des possibilités de caractériser la structure de la végétation à l'échelle du paysage à très haute résolution spatiale. En effet, les données LiDAR ont la capacité d'acquérir des mesures tridimensionnelles de la surface d'un paysage à une résolution spatiale fine, ce qui permet d'estimer une grande variété de caractéristiques de la végétation telles que la hauteur des arbres, le volume, ou encore la biomasse. L'effet de l'EFI sur la structure de la canopée de la forêt est assez contrasté, on observe d'un côté, de grands changements dans la distribution de la taille des trouées et et d'un autre côté, de faibles impacts sur la hauteur de la canopée de la forêt. Dans nos travaux, nous utilisons le potentiel du LiDAR aéroporté qui se révèle être un excellent outil pour détecter les trouées d'exploitation et la variation de canopée. L'acquisition systématique des données LiDAR, avant et après exploitation dans des forêts exploitées pourrait avoir plusieurs avantages : L'acquisition pré-exploitation permettrait d'optimiser l'implantation du réseau d'infrastructure et de limiter les dommages au niveau du peuplement. L'acquisition post-exploitation, permet de permettre de quantifier avec précision les conséquences sur l'état de la canopée.

3 Conclusion

Notre travail a permis d'apporter de nouveaux éléments de réflexion sur l'étude de la structure de la canopée en milieu tropical à l'aide de la très haute résolution spatiale. La télédétection est un outil privilégié pour le suivi des forêts tropicales et joue un rôle important dans la gestion forestière. L'exceptionnel jeu de données acquis à Régina par l'ONF a permis de comprendre les déterminants de la variation de hauteur et de la structure de la canopée dans une forêt naturelle et exploitée. Le LiDAR aéroporté apporte un avantage considérable notamment pour la création des infrastructures d'exploitation (pistes forestière, parc à grumes) ou encore pour l'évaluation biomasse aérienne.

Il serait intéressant d'utiliser les données de télédétection active spatiale telle que le RADAR (*RAdio Detection And Ranging*) pour l'étude de la structure de la canopée mais aussi de l'architecture du couvert forestier à l'échelle régionale. Le RaDAR à Synthèse d'Ouverture (RSO) fournit des mesures jour et nuit, indépendamment des conditions météorologiques. En effet, avec ses revisites fréquentes, le capteur RSO est une source de données de télédétection très utile pour le suivi de l'agriculture, de la déforestation et de la dégradation forestière, dans les régions tropicales. En outre, le signal RaDAR est très sensible aux paramètres du sol et de végétation. Par exemple, les courtes longueurs d'ondes RSO telles que la bande X (3cm) et la bande C (6cm) interagissent principalement avec la partie supérieure du couvert végétal tandis que les grandes longueurs d'ondes comme la bande L (20cm) et la bande P (100cm) ont une forte profondeur de pénétration et peuvent ainsi pénétrer dans la végétation et atteindre le sol. Cette profondeur de pénétration dépend des paramètres de la végétation (par exemple, contenu en eau, taille des feuilles, densité de tiges, LAI « Leaf Area Index »). La nouvelle génération

de capteurs RSO tel que TerraSARX et Cosmo SkyMed permet l'acquisition d'images à très haute résolution spatiale (1m). De plus, ces nouveaux capteurs ont une forte répétitivité temporelle (possibilité d'acquérir plusieurs images par semaine), ce qui permet de suivre précisément les changements dans la canopée avec une grande fréquence temporelle.

Par conséquent, de nouvelles approches d'analyse basée sur l'utilisation conjointe des données de télédétection provenant de différentes sources (Optique, RaDAR, LiDAR,..) devraient avantageusement être explorées dans le futur en Guyane Française.

Bibliographie

- Abramowitz, M., Stegun, I. A., and Others (1966). Handbook of mathematical functions. *Applied mathematics series*, 55 :62.
- Achard, F., Eva, H. D., Stibig, H.-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T., and Malingreau, J.-P. (2002). Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 297(5583) :999–1002.
- Adum, G. B., Eichhorn, M. P., Oduro, W., OFORI-BOATENG, C., and RÖDEL, M.-O. (2013). Two-Stage Recovery of Amphibian Assemblages Following Selective Logging of Tropical Forests. *Conservation Biology*, 27(2) :354–363.
- Alonzo, M., McFadden, J. P., Nowak, D. J., and Roberts, D. A. (2016). Mapping urban forest structure and function using hyperspectral imagery and lidar data. *Urban Forestry & Urban Greening*, 17 :135–147.
- Andersen, H.-E., McGaughey, R. J., and Reutebuch, S. E. (2005). Estimating forest canopy fuel parameters using LIDAR data. *Remote sensing of Environment*, 94(4) :441–449.
- Andersen, H.-E., Reutebuch, S. E., McGaughey, R. J., d'Oliveira, M. V., and Keller, M. (2014). Monitoring selective logging in western amazonia with repeat lidar flights. *Remote Sensing of Environment*, 151 :157–165.
- ArcGIS, E. (2010). Version 10. *Redlands (CA) : ESRI*.
- Ashton, P. S. and Hall, P. (1992). Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. *Journal of Ecology*, pages 459–481.
- Asner, G. P., Hughes, R. F., Vitousek, P. M., Knapp, D. E., Kennedy-Bowdoin, T., Boardman, J., Martin, R. E., Eastwood, M., and Green, R. O. (2008). Invasive plants transform the three-dimensional structure of rain forests.

- Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(11) :4519–4523.
- Asner, G. P., Keller, M., Lentini, M., Merry, F., Souza Jr, C., and Others (2009). Selective logging and its relation to deforestation. *Geophys. Monogr. Ser.*
- Asner, G. P., Keller, M., Pereira Jr, R., Zweede, J. C., Silva, J. N. M., Pereira, R., Zweede, J. C., Silva, J. N. M., Pereira Jr, R., Zweede, J. C., and Silva, J. N. M. (2004). Canopy damage and recovery after selective logging in Amazonia : field and satellite studies. *Ecological Applications*, 14(sp4) :280–298.
- Asner, G. P., Kellner, J. R., Kennedy-Bowdoin, T., Knapp, D. E., Anderson, C., and Martin, R. E. (2013a). Forest {Canopy} {Gap} {Distributions} in the {Southern} {Peruvian} {Amazon}. *PLoS ONE*, 8(4) :e60875.
- Asner, G. P., Kellner, J. R., Kennedy-bowdoin, T., Knapp, D. E., Anderson, C., and Martin, R. E. (2013b). Forest canopy gap distributions in the southern Peruvian Amazon. *PloS one*, 8(4) :e60875.
- Asner, G. P., Knapp, D. E., Broadbent, E. N., Oliveira, P. J. C., Keller, M., and Silva, J. N. (2005a). Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science*, 310(5747) :480–482.
- Asner, G. P., Knapp, D. E., Broadbent, E. N., Oliveira, P. J. C., Keller, M., and Silva, J. N. (2005b). Selective logging in the {Brazilian} {Amazon}. *Science*, 310(5747) :480–482.
- Asner, G. P., Loarie, S. R., and Heyder, U. (2010a). Combined effects of climate and land-use change on the future of humid tropical forests. *Conservation Letters*, 3(6) :395–403.
- Asner, G. P. and Martin, R. E. (2009). Airborne spectranomics : mapping canopy chemical and taxonomic diversity in tropical forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(5) :269–276.
- Asner, G. P. and Mascaro, J. (2014). Mapping tropical forest carbon : Calibrating plot estimates to a simple LiDAR metric. *Remote Sensing of Environment*, 140 :614–624.
- Asner, G. P., Mascaro, J., Muller-Landau, H. C., Vieilledent, G., Vaudry, R., Rasamoelina, M., Hall, J. S., and van Breugel, M. (2012). A universal airborne LiDAR approach for tropical forest carbon mapping. *Oecologia*, 168(4) :1147–1160.
- Asner, G. P., Powell, G. V. N., Mascaro, J., Knapp, D. E., Clark, J. K., Jacobson, J., Kennedy-Bowdoin, T., Balaji, A., Paez-Acosta, G., Victoria, E., and Others (2010b). High-resolution forest carbon stocks and emissions in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(38) :16738–16742.
- Axelsson, P. (1999). Processing of laser scanner data—algorithms and applica-

- tions. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 54(2) :138–147.
- Baccini, A., Goetz, S. J., Walker, W. S., Laporte, N. T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P. S. A., Dubayah, R., Friedl, M. A., and Others (2012). Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change*, 2(3) :182–185.
- Baldeck, C. A., Kembel, S. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., John, R., Turner, B. L., Chuyong, G. B., Kenfack, D., Thomas, D. W., Madawala, S., et al. (2013). A taxonomic comparison of local habitat niches of tropical trees. *Oecologia*, 173(4) :1491–1498.
- Baraloto, C., Herault, B., Paine, C. E., Massot, H., Blanc, L., Bonal, D., Molino, J.-F., Nicolini, E. A., and Sabatier, D. (2012). Contrasting taxonomic and functional responses of a tropical tree community to selective logging. *Journal of applied ecology*, 49(4) :861–870.
- Baraloto, C., Molto, Q., Rabaud, S., Hérault, B., Valencia, R., Blanc, L., Fine, P. V. A., and Thompson, J. (2013). Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree diversity across Neotropical forests : a comparison of field inventory methods. *Biotropica*, 45(3) :288–298.
- Baraloto, C., Rabaud, S., Molto, Q., Blanc, L., Fortunel, C., Herault, B., Davila, N., Mesones, I., Rios, M., Valderrama, E., and Others (2011). Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology*, 17(8) :2677–2688.
- Bazzaz, F. A. and Pickett, S. T. A. (1980). Physiological ecology of tropical succession : a comparative review. *Annual review of ecology and systematics*, 11 :287–310.
- Becker, P., Rabenold, P. E., Idol, J. R., and Smith, A. P. (1988). Water potential gradients for gaps and slopes in a panamanian tropical moist forest’s dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 4(02) :173–184.
- Berry, N. J., Phillips, O. L., Lewis, S. L., Hill, J. K., Edwards, D. P., Tawatao, N. B., Ahmad, N., Magintan, D., Khen, C. V., Maryati, M., and Others (2010). The high value of logged tropical forests : lessons from northern Borneo. *Biodiversity and Conservation*, 19(4) :985–997.
- Bertault, J.-G. and Sist, P. (1997). An experimental comparison of different harvesting intensities with reduced-impact and conventional logging in East Kalimantan, Indonesia. *Forest ecology and management*, 94(1) :209–218.
- Bianchini, E., Garcia, C. C., Pimenta, J. A., and Torezan, J. (2010). Slope variation and population structure of tree species from different ecological groups in South Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82(3) :643–652.

- Bicknell, J. E., Phelps, S. P., Davies, R. G., Mann, D. J., Struebig, M. J., and Davies, Z. G. (2014). Dung beetles as indicators for rapid impact assessments : evaluating best practice forestry in the neotropics. *Ecological Indicators*, 43 :154–161.
- Bicknell, J. E., Struebig, M. J., and Davies, Z. G. (2015). Reconciling timber extraction with biodiversity conservation in tropical forests using reduced-impact logging. *Journal of Applied Ecology*, 52(2) :379–388.
- Bivand, R., Keitt, T., and Rowlingson, B. (2013). rgdal : Bindings for the geospatial data abstraction library. *R package version 0.8-10*.
- Bivand, R. and Lewin-Koh, N. (2013). maptools : Tools for reading and handling spatial objects. *R package version 0.8-27*.
- Boltz, F., Carter, D. R., Holmes, T. P., and Pereira, R. (2001). Financial returns under uncertainty for conventional and reduced-impact logging in permanent production forests of the Brazilian Amazon. *Ecological Economics*, 39(3) :387–398.
- Brandt, J. S., Nolte, C., and Agrawal, A. (2016). Deforestation and timber production in congo after implementation of sustainable forest management policy. *Land Use Policy*, 52 :15–22.
- Brienen, R. J. W., Phillips, O. L., Feldpausch, T. R., Gloor, E., Baker, T. R., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Lewis, S. L., and Others (2015). Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature*, 519(7543) :344–348.
- Broadbent, E. N., Asner, G. P., Keller, M., Knapp, D. E., Oliveira, P. J. C., and Silva, J. N. (2008). Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological conservation*, 141(7) :1745–1757.
- Broadbent, E. N., Zarin, D. J., Asner, G. P., Peña-Claros, M., Cooper, A., and Littell, R. (2006). Recovery of forest structure and spectral properties after selective logging in lowland Bolivia. *Ecological Applications*, 16(3) :1148–1163.
- Brokaw, N. V. L. (1982). The Definition of Treefall Gap and Its Effect on Measures of Forest Dynamics. *Biotropica*, 14(2) :158–160.
- Brokaw, N. V. L. (1985). Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66(3) :682–687.
- Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., and Hamilton, L. S. (2011). *Tropical montane cloud forests : science for conservation and management*. Cambridge University Press.
- Brunaux, O. and Demenois, J. (2003). Aménagement forestier et exploitation forestière en forêt tropicale humide guyanaise. *Revue forestière française*, pages 260–272.

- Calmont, A. (2012). La forêt guyanaise, entre valorisation et protection des ressources écosystémiques. *Vertigo-la revue électronique en sciences de l'environnement*, (Hors-série 14).
- Canham, C. D. (1989). Different Responses to Gaps Among Shade-Tolerant Tree Species. *Ecology*, 70(3) :548–550.
- Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A., and White, P. S. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(5) :620–631.
- Cannon, C. H., Peart, D. R., and Leighton, M. (1998). Tree species diversity in commercially logged Bornean rainforest. *Science*, 281(5381) :1366–1368.
- Ceroli, A. (2002). Testing Mutual Independence Between Two Discrete-Valued Spatial Processes : A Correction to Pearson Chi-Squared. *Biometrics*, 58(4) :888–897.
- Chambers, J. Q., Asner, G. P., Morton, D. C., Anderson, L. O., Saatchi, S. S., Espírito-Santo, F. D. B., Palace, M., and Souza, C. (2007). Regional ecosystem structure and function : ecological insights from remote sensing of tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(8) :414–423.
- Chambers, J. Q., Negron-Juarez, R. I., Marra, D. M., Di Vittorio, A., Tews, J., Roberts, D., Ribeiro, G. H. P. M., Trumbore, S. E., and Higuchi, N. (2013). The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(10) :3949–3954.
- Chapman, L. (2000). Assessing topographic exposure. *Meteorological Applications*, 7(4) :335–340.
- Chazdon, R. L. and Fetcher, N. (1984). Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology*, pages 553–564.
- Clark, D. A. D. B. A. B. and Clark, D. A. D. B. A. B. (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest ecology and management*, 137(1) :185–198.
- Clark, D. B., Palmer, M. W., and Clark, D. A. (1999). Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80(8) :2662–2675.
- Clark, J. S. (2005). Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology letters*, 8(1) :2–14.
- Climate, I. (2013). The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. K., Tignor, M., Allen, SK, Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, PM, Eds, page 1535.

- Collinet, F. (1997). *Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou-Guyane)*. PhD thesis.
- Colson, F., Gond, V., Freycon, V., Bogaert, J., Ceulemans, R., Colson, F., Gond, V., and Freycon (2006). Detecting natural canopy gaps in Amazonian rainforest. *Bois et forêts des tropiques*, (289) :69–79.
- Congalton, R. G. (1991). A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remote sensing of environment*, 37(1) :35–46.
- de Madron, L. (1994). Mortalité des arbres en forêt primaire de Guyane française. *Bois et forêts des tropiques*, (239) :43–57.
- Deblauwe, V., Kennel, P., and Couteron, P. (2012). Testing pairwise association between spatially autocorrelated variables : A new approach using surrogate lattice data. *PloS one*, 7(11) :e48766.
- Denslow, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual review of ecology and systematics*, pages 431–451.
- Denslow, J. S., Ellison, A. M., and Sanford, R. E. (1998). Treefall gap size effects on above-and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 86(4) :597–609.
- Detto, M., Muller-Landau, H. C., Mascaró, J., and Asner, G. P. (2013). Hydrological networks and associated topographic variation as templates for the spatial organization of tropical forest vegetation. *PLoS One*, 8(10) :e76296.
- Drake, J. B., Dubayah, R. O., Clark, D. B., Knox, R. G., Blair, J. B., Hofton, M. A., Chazdon, R. L., Weishampel, J. F., and Prince, S. (2002a). Estimation of tropical forest structural characteristics using large-footprint lidar. *Remote Sensing of Environment*, 79(2) :305–319.
- Drake, J. B., Dubayah, R. O., Knox, R. G., Clark, D. B., and Blair, J. B. (2002b). Sensitivity of large-footprint lidar to canopy structure and biomass in a neotropical rainforest. *Remote Sensing of Environment*, 81(2) :378–392.
- Drake, J. B., Knox, R. G., Dubayah, R. O., Clark, D. B., Condit, R., Blair, J. B., and Hofton, M. (2003). Above-ground biomass estimation in closed canopy neotropical forests using lidar remote sensing : Factors affecting the generality of relationships. *Global ecology and biogeography*, 12(2) :147–159.
- Durrieu De Madron, L. (1993). *mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de paracou- Guyane Française*. PhD thesis.
- Espirito-Santo, F. D. B., Gloor, M., Keller, M., Malhi, Y., Saatchi, S., Nelson, B., Junior, R. C. O., Pereira, C., Lloyd, J., Frohling, S., and Others (2014a). Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nature communications*, 5.
- Espirito-Santo, F. D. B., Keller, M., Braswell, B., Nelson, B., Frohling, S.,

- and Vicente, G. (2010). Storm intensity and old-growth forest disturbances in the amazon region. *Geophysical Research Letters*, 37(11).
- Espirito-Santo, F. D. B., Keller, M. M., Linder, E., Oliveira Junior, R. C., Pereira, C., Oliveira, C. G., Espirito-santo, F. D. B., Keller, M. M., Linder, E., Oliveira, R. C., and Pereira, C. (2014b). Gap formation and carbon cycling in the Brazilian Amazon : measurement using high-resolution optical remote sensing and studies in large forest plots. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2) :305–318.
- Eva, H. D., Belward, A. S., De Miranda, E. E., Di Bella, C. M., Gond, V., Huber, O., Jones, S., Sgrenzaroli, M., and Fritz, S. (2004). A land cover map of South America. *Global Change Biology*, 10(5) :731–744.
- FAO (2000). Global Forest Resources Assessment 2000. Technical report, Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture.
- Fao, J. (2012). Global forest land-use change 1990–2005. *FAO forestry paper*, 169.
- Fayad, I., Baghdadi, N., Bailly, J. S., Barbier, N., Gond, V., Hérault, B., El Hajj, M., Lochard, J., and Perrin, J. (2015). Regional scale rain-forest height mapping using regression-kriging of spaceborne and airborne LiDAR data : Application on French Guiana. In *Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS), 2015 IEEE International*, pages 4109–4112. IEEE.
- Feeley, K. J., Davies, S. J., Ashton, P. S., Bunyavejchewin, S., Nur Supardi, M. N., Kassim, A. R., Tan, S., and Chave, J. (2007). The role of gap phase processes in the biomass dynamics of tropical forests. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 274(1627) :2857–2864.
- Feldpausch, T. R., Jirka, S., Passos, C. A. M., Jasper, F., and Riha, S. J. (2005). When big trees fall : {Damage} and carbon export by reduced impact logging in southern {Amazonia}. *Forest Ecology and Management*, 219(2–3) :199–215.
- Ferry, B., Morneau, F., Bontemps, J.-D., Blanc, L., and Freycon, V. (2010). Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 98(1) :106–116.
- Fortin, M.-J., Drapeau, P., and Legendre, P. (1989). Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Vegetatio*, 83(1-2) :209–222.
- Frolking, S., Palace, M. W., Clark, D. B., Chambers, J. Q., Shugart, H. H., and Hurtt, G. C. (2009). Forest disturbance and recovery : A general review in the context of spaceborne remote sensing of impacts on above-ground biomass and canopy structure. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 114(G2).
- Gardner, T. A., Barlow, J., and Peres, C. A. (2007). Paradox, presumption

- and pitfalls in conservation biology : the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 138(1) :166–179.
- Gaulton, R. and Malthus, T. J. (2010). LiDAR mapping of canopy gaps in continuous cover forests : A comparison of canopy height model and point cloud based techniques. *International Journal of Remote Sensing*, 31(5) :1193–1211.
- Gentry, A. H. (1988). Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 85(1) :156–159.
- Gibbs, H. K., Brown, S., Niles, J. O., and Foley, J. A. (2007). Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks : making REDD a reality. *Environmental Research Letters*, 2(4) :45023.
- Gibbs, H. K., Ruesch, A. S., Achard, F., Clayton, M. K., Holmgren, P., Ramankutty, N., and Foley, J. A. (2010). Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(38) :16732–16737.
- Gleason, S. M., Williams, L. J., Read, J., Metcalfe, D. J., and Baker, P. J. (2008). Cyclone effects on the structure and production of a tropical upland rainforest : implications for life-history tradeoffs. *Ecosystems*, 11(8) :1277–1290.
- Godfray, H. C. J., Beddington, J. R., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S. M., and Toulmin, C. (2010). Food security : the challenge of feeding 9 billion people. *science*, 327(5967) :812–818.
- Gond, V., Bernard, J. Z., Brognoli, C., Brunaux, O., Coppel, A., Demenois, J., Engel, J., Galarraga, D., Gaucher, P., Guitet, S., and Others (2009a). Analyse multiscalaire de la caract{é}risation des {é}cosyst{è}mes forestiers guyanais et des impacts anthropiques {à} partir de la t{é}l{é}d{é}tection spatiale. In *Ecosyst{è}mes forestiers des Caraïbes*. Karthala, Paris, France.
- Gond, V., Bluteau, J., Kotchi, S.-O., Koné, B. B., and Linarès, S. (2009b). La g{é}omatique, outil de surveillance de l'orpillage clandestin en Guyane française. *Canadian Journal of Latin American and Caribbean Studies*, 34(68) :177–193.
- Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jéssel, S., Dessard, H., Jourget, J.-G., Blanc, L., and Picard, N. (2005). Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests : a case study from French Guiana. *Forest ecology and management*, 209(1) :69–85.
- Gourlet-Fleury, S., Favrichon, V., Schmitt, L., and Petronelli, P. (2004a). Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou. *Ecology and management of a neotropical rainforest. The Hague, the Ne-*

- therlands* : Elsevier, pages 254–280.
- Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.-M., and Laroussinie, O. (2004b). Ecology and management of a neotropical rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana.
- Green, P. T. (1996). Canopy gaps in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean : size distribution and methods of measurement. *Journal of tropical ecology*, 12(03) :427–434.
- Guitet, S., Cornu, J.-F., Brunaux, O., Betbeder, J., Carozza, J.-M., and Richard-Hansen, C. (2013). Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps*, 9(3) :325–335.
- Guitet, S., Pithon, S., Brunaux, O., Jubelin, G., and Gond, V. (2012). Impacts of logging on the canopy and the consequences for forest management in French Guiana. *Forest ecology and management*, 277 :124–131.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., and Others (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342(6160) :850–853.
- Harms, K. E., Condit, R., Hubbell, S. P., and Foster, R. B. (2001). Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89(6) :947–959.
- Herault, B., Ouallet, J., Blanc, L., Wagner, F., and Baraloto, C. (2010). Growth responses of neotropical trees to logging gaps. *Journal of applied ecology*, 47(4) :821–831.
- Hilbert, C. and Schmullius, C. (2012). Influence of surface topography on ICESat/GLAS forest height estimation and waveform shape. *Remote Sensing*, 4(8) :2210–2235.
- Houghton, R. A., House, J. I., Pongratz, J., der Werf, G. R., DeFries, R. S., Hansen, M. C., Quéré, C. L., and Ramankutty, N. (2012). Carbon emissions from land use and land-cover change. *Biogeosciences*, 9(12) :5125–5142.
- Huang, M. and Asner, G. P. (2010). Long-term carbon loss and recovery following selective logging in Amazon forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(3) :1–15.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O’Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J., and De Lao, S. L. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283(5401) :554–557.
- Hudak, A. T., Lefsky, M. A., Cohen, W. B., and Berterretche, M. (2002). Integration of lidar and Landsat ETM+ data for estimating and mapping forest canopy height. *Remote sensing of Environment*, 82(2) :397–416.
- Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E. P., Gao, X., and Ferreira, L. G.

- (2002). Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote sensing of environment*, 83(1) :195–213.
- Jansen, P. A., Meer, P. J., and Bongers, F. (2008). Spatial contagiousness of canopy disturbances in tropicale rain forest : an individual tree based test. *Ecology*, 89(12) :3490–3502.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., et al. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(3) :864–869.
- Kellner, J. R., Asner, G. P., and Rica, C. (2009). Convergent structural responses of tropical forests to diverse disturbance regimes. *Ecology letters*, 12(9) :887–897.
- Kellner, J. R., Asner, G. P., Vitousek, P. M., Tweiten, M. A., Hotchkiss, S., and Chadwick, O. A. (2011). Dependence of forest structure and dynamics on substrate age and ecosystem development. *Ecosystems*, 14(7) :1156–1167.
- Kent, R., Lindsell, J. A., Laurin, G. V., Valentini, R., and Coomes, D. A. (2015). Airborne LiDAR detects selectively logged tropical forest even in an advanced stage of recovery. *Remote Sensing*, 7(7) :8348–8367.
- Kleinschroth, F., Healey, J. R., Gourlet-Fleury, S., Mortier, F., and Stoica, R. S. (2016). Roadless space is greatly diminished by logging in intact forest landscapes of the congo basin. *arXiv preprint arXiv :1602.01436*.
- Kobayashi, S. and Others (2001). *Rehabilitation of degraded tropical forest ecosystems : workshop proceedings, 2-4 November 1999, Bogor, Indonesia*. Cifor.
- Koh, L. P. and Wilcove, D. S. (2008). Is oil palm agriculture really destroying tropical biodiversity? *Conservation letters*, 1(2) :60–64.
- Korning, J. and Balslev, H. (1994). Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science*, 5(1) :77–86.
- Koukoulas S et Blackburn, G. A. (2004). Quantifying the spatial properties of forest canopy gaps using LiDAR imagery and GIS. *International Journal of Remote Sensing*, 25(15) :3049–3072.
- Kuo, L. and Mallick, B. (1998a). Variable selection for regression models. *Sankhyā : The Indian Journal of Statistics, Series B*, pages 65–81.
- Kuo, L. and Mallick, B. (1998b). *Variable Selection for Regression Models*.
- Lambin, E. F. (1999). Monitoring forest degradation in tropical regions by remote sensing : some methodological issues. *Global ecology and biogeography*, 8(3-4) :191–198.
- Lan, G., Hu, Y., Cao, M., and Zhu, H. (2011). Topography related spatial distribution of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in

- China. *Forest Ecology and Management*, 262(8) :1507–1513.
- Lefsky, M. A. (2010). A global forest canopy height map from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer and the Geoscience Laser Altimeter System. *Geophysical Research Letters*, 37(15).
- Lefsky, M. A., Cohen, W. B., Acker, S. A., Parker, G. G., Spies, T. A., and Harding, D. (1999). Lidar remote sensing of the canopy structure and biophysical properties of Douglas-fir western hemlock forests. *Remote sensing of environment*, 70(3) :339–361.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm? *Ecology*, 74(6) :1659–1673.
- Lescure, J.-P. and Boulet, R. (1985). Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*, pages 155–164.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., and Hartshorn, G. S. (1985). Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology*, pages 915–924.
- Lloyd, J. and Farquhar, G. D. (2008). Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 363(1498) :1811–1817.
- Lloyd, J., Gloor, E. U., and Lewis, S. L. (2009). Are the dynamics of tropical forests dominated by large and rare disturbance events? *Ecology Letters*, 12(12).
- Lobo, E. and Dalling, J. W. (2013). Effects of topography, soil type and forest age on the frequency and size distribution of canopy gap disturbances in a tropical forest. *Biogeosciences*, 10(11) :6769–6781.
- Lobo, E. and Dalling, J. W. (2014). Spatial scale and sampling resolution affect measures of gap disturbance in a lowland tropical forest : implications for understanding forest regeneration and carbon storage. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 281(1778) :20133218.
- Lucas, R. M., Honzak, M., Foody, G. M., Curran, P. J., and Corves, C. (1993). Characterizing tropical secondary forests using multi-temporal Landsat sensor imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 14(16) :3061–3067.
- Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W., and Nobre, C. A. (2008). Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *science*, 319(5860) :169–172.
- Matricardi, E. A. T., Skole, D. L., Pedlowski, M. A., Chomentowski, W., and Fernandes, L. C. (2010). Assessment of tropical forest degradation by selective logging and fire using Landsat imagery. *Remote Sensing of Environment*, 114(5) :1117–1129.
- Mazzei, L., Sist, P., Ruschel, A., Putz, F. E., Marco, P., Pena, W., and

- Ferreira, J. E. R. (2010). Above-ground biomass dynamics after reduced-impact logging in the Eastern Amazon. *Forest ecology and management*, 259(3) :367–373.
- Meijaard, E., Sheil, D., Nasi, R., Augeri, D., Rosenbaum, B., Iskandar, D., Setyawati, T., Lammertink, M., Rachmatika, I., Wong, A., and Others (2005). *Life after logging : reconciling wildlife conservation and production forestry in Indonesian Borneo*. Cifor.
- Mikita, T. and Klimánek, M. (2012). Topographic Exposure and its Practical Applications. *Journal of Landscape Ecology*, 3(1) :42–51.
- Molino, J.-F. and Sabatier, D. (2001a). Tree Diversity in Tropical Rain Forests : A Validation of the Intermediate Disturbance Hypothesis. *Science*, 294(5547) :1702–1704.
- Molino, J.-F. and Sabatier, D. (2001b). Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*, 294(5547) :1702–1704.
- Molto, Q., Hérault, B., Boreux, J.-J., Daullet, M., Rousteau, A., and Rossi, V. (2014). Predicting tree heights for biomass estimates in tropical forests—a test from French Guiana. *Biogeosciences*, 11(12) :3121–3130.
- Molto, Q., Rossi, V., and Blanc, L. (2013). Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2) :175–183.
- Negrón-Juárez, R. I., Chambers, J. Q., Hurtt, G. C., Annane, B., Cocke, S., Powell, M., Stott, M., Goosem, S., Metcalfe, D. J., and Saatchi, S. S. (2014). Remote Sensing Assessment of Forest Disturbance across Complex Mountainous Terrain : The Pattern and Severity of Impacts of Tropical Cyclone Yasi on Australian Rainforests. *Remote Sensing*, 6(6) :5633–5649.
- Negrón-Juárez, R. I., Chambers, J. Q., Marra, D. M., Ribeiro, G. H. P. M., Rifai, S. W., Higuchi, N., and Roberts, D. (2011). Detection of subpixel treefall gaps with Landsat imagery in Central Amazon forests. *Remote Sensing of Environment*, 115(12) :3322–3328.
- Nelson, B. W., Kapos, V., Adams, J. B., Oliveira, W. J., and Braun, O. P. G. (1994). Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology*, 75(3) :853–858.
- Nepstad, D., Carvalho, G., Barros, A. C., Alencar, A., Capobianco, J. P., Bishop, J., Moutinho, P., Lefebvre, P., Silva, U. L., and Prins, E. (2001). Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. *Forest ecology and management*, 154(3) :395–407.
- Nepstad, D. C., Verssimo, A., Alencar, A., Nobre, C., Lima, E., Lefebvre, P., Schlesinger, P., Potter, C., Moutinho, P., Mendoza, E., and Others (1999). Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and

- fire. *Nature*, 398(6727) :505–508.
- Nobre, A. D., Cuartas, L. A., Hodnett, M., Rennó, C. D., Rodrigues, G., Silveira, A., Waterloo, M., and Saleska, S. (2011). Height above the nearest drainage—a hydrologically relevant new terrain model. *Journal of Hydrology*, 404(1) :13–29.
- Numata, S., Yasuda, M., Okuda, T., Kachi, N., and Supardi, M. N. (2006). Canopy gap dynamics of two different forest stands in a malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Forest Science*, pages 109–116.
- Okuda, T., Suzuki, M., Adachi, N., Quah, E. S., Hussein, N. A., and Manokaran, N. (2003). Effect of selective logging on canopy and stand structure and tree species composition in a lowland dipterocarp forest in peninsular Malaysia. *Forest ecology and management*, 175(1) :297–320.
- Oldeman, R. A. A. (1974). Ecotopes des arbres et gradients {é}cologiques verticaux en for{ê}t guyanaise.
- Paget, D. (1999a). *Etude de la diversite spatiale des ecosystemes forestiers guyanais : reflexion methodologique et application*. PhD thesis.
- Paget, D. (1999b). *Etude de la diversit{é} spatiale des {é}cosyst{è}mes forestiers guyanais : r{é}flexion m{é}thodologique et application*. PhD thesis.
- Palace, M., Sullivan, F. B., Ducey, M., and Herrick, C. (2016). Estimating Tropical Forest Structure Using a Terrestrial Lidar. *PloS one*, 11(4) :e0154115.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., and Others (2011). A large and persistent carbon sink in the world’s forests. *Science*, 333(6045) :988–993.
- Pereira, R., Zweede, J., Asner, G. P., and Keller, M. (2002). Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Para, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 168(1) :77–89.
- Peres, C. A., Barlow, J., and Laurance, W. F. (2006). Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(5) :227–229.
- Pinard, M. A. and Cropper, W. P. (2000). Simulated effects of logging on carbon storage in dipterocarp forest. *Journal of Applied Ecology*, 37(2) :267–283.
- Pinard, M. A. and Putz, F. E. (1996). Retaining forest biomass by reducing logging damage. *Biotropica*, pages 278–295.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., and Sarkar, D. (2014). R Core Team (2014) nlme : linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-117. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Pithon, S., Jubelin, G., Guitet, S., and Gond, V. (2013). A statistical method

- for detecting logging-related canopy gaps using high-resolution optical remote sensing. *International Journal of Remote Sensing*, 34(2) :700–711.
- Popescu, S. C. (2007). Estimating biomass of individual pine trees using airborne lidar. *Biomass and Bioenergy*, 31(9) :646–655.
- Proisy, C., Gratiot, N., Anthony, E. J., Gardel, A., Fromard, F., and Heuret, P. (2009). Mud bank colonization by opportunistic mangroves : A case study from French Guiana using lidar data. *Continental Shelf Research*, 29(3) :632–641.
- Puerta-Piñero, C., Muller-Landau, H. C., Calderón, O., and Wright, S. J. (2013). Seed arrival in tropical forest tree fall gaps. *Ecology*, 94(7) :1552–1562.
- Putz, F. E., Sist, P., Fredericksen, T., and Dykstra, D. (2008). Reduced-impact logging : challenges and opportunities. *Forest ecology and management*, 256(7) :1427–1433.
- Quesada, C., Phillips, O., Schwarz, M., Czimczik, C., Baker, T., Patiño, S., Fyllas, N., Hodnett, M., Herrera, R., Almeida, S., et al. (2012). Basin-wide variations in amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9(6).
- Ramankutty, N., Gibbs, H. K., Achard, F., Defries, R., Foley, J. A., and Houghton, R. A. (2007). Challenges to estimating carbon emissions from tropical deforestation. *Global change biology*, 13(1) :51–66.
- Read, J. M., Clark, D. B., Venticinque, E. M., and Moreira, M. P. (2003). Application of merged 1-m and 4-m resolution satellite data to research and management in tropical forests. *Journal of Applied Ecology*, 40(3) :592–600.
- Riera, B. (1983). Chablis et cicatrization en forêt guyanaise. *Thèse de l'Université P. Sabatier de Toulouse*.
- Riera, B., Pélissier, R., and Houllier, F. (1998). Caractérisation d'une mosaïque forestière et de sa dynamique en forêt tropicale humide sempervirente. *Biotropica*, 30(2) :251–260.
- Riley, S. J. (1999). Index That Quantifies Topographic Heterogeneity.
- Rojas-Briales, E. and Ze Meka, E. (2011). The state of the forests in the Amazon Basin, Congo Basin and southeast Asia. *A report prepared for the Summit of the Three Rainforest Basins*.
- Ruel, J. C., Pin, D., Spacek, L., Cooper, K., and Benoit, R. (1997). The estimation of wind exposure for windthrow hazard rating : comparison between Strongblow, MC2, Topex and a wind tunnel study. *Forestry*, 70(3) :253–266.
- Rüger, N., Huth, A., Hubbell, S. P., and Condit, R. (2009). Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology*, 97(6) :1360–1368.

- Runkle, J. R. (1981). Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 62(4) :1041–1051.
- Runkle, J. R. (1982). Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63(5) :1533–1546.
- Runkle, J. R. (1992). *Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps*, volume 283. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station Portland.
- Rutishauser, E., Hérault, B., Petronelli, P., and Sist, P. (2016). Tree Height Reduction After Selective Logging in a Tropical Forest. *Biotropica*, 48(3) :285–289.
- Saatchi, S., Asefi-Najafabady, S., Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Anderson, L. O., Myneni, R. B., and Nemani, R. (2013). Persistent effects of a severe drought on Amazonian forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(2) :565–570.
- Sabatier, D. (1990). Diversité des arbres et du peuplement forestier en Guyane. *Gestion de l'écosystème forestier et aménagement de l'espace régional*, pages 41–47.
- Sabatier, D., Grimaldi, M., Prévost, M.-F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M., and Curmi, P. (1997). The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant ecology*, 131(1) :81–108.
- SAGA, G. I. S. (2013). System for automated geoscientific analyses. Available at : www.saga-gis.org/en/index.html.
- Sampaio, G., Nobre, C., Costa, M. H., Satyamurty, P., Soares-Filho, B. S., and Cardoso, M. (2007). Regional climate change over eastern Amazonia caused by pasture and soybean cropland expansion. *Geophysical Research Letters*, 34(17).
- Schliemann, S. A. and Bockheim, J. G. (2011). Forest Ecology and Management Methods for studying treefall gaps : A review. *Forest Ecology and Management*, 261(7) :1143–1151.
- Schnitzer, S. A., van der Heijden, G., Mascaro, J., and Carson, W. P. (2014). Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology*, 95(11) :3008–3017.
- Schulze, M. and Zweede, J. (2006). Canopy dynamics in unlogged and logged forest stands in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management*, 236(1) :56–64.
- Shenkin, A., Bolker, B., Peña-Claros, M., Licona, J. C., and Putz, F. E. (2015). Fates of trees damaged by logging in Amazonian Bolivia. *Forest Ecology and Management*, 357 :50–59.
- Simard, M., Pinto, N., Fisher, J. B., and Baccini, A. (2011). Mapping forest

- canopy height globally with spaceborne lidar. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences (2005–2012)*, 116(G4).
- Sist, P. (2000). Reduced-impact logging in the tropics : objectives, principles and impacts. *The International Forestry Review*, pages 3–10.
- Sist, P., Mazzei, L., Blanc, L., and Rutishauser, E. (2014). Large trees as key elements of carbon storage and dynamics after selective logging in the Eastern Amazon. *Forest Ecology and Management*, 318 :103–109.
- Sist, P., Rutishauser, E., Peña-Claros, M., Shenkin, A., Hérault, B., Blanc, L., Baraloto, C., Baya, F., Benedet, F., Silva, K. E., and Others (2015). The Tropical managed Forests Observatory : a research network addressing the future of tropical logged forests. *Applied Vegetation Science*, 18(1) :171–174.
- Song, C., Dickinson, M. B., Su, L., Zhang, S., and Yaussey, D. (2010). Estimating average tree crown size using spatial information from Ikonos and QuickBird images : Across-sensor and across-site comparisons. *Remote sensing of environment*, 114(5) :1099–1107.
- Souza, C. M., Roberts, D. A., and Cochrane, M. A. (2005). Combining spectral and spatial information to map canopy damage from selective logging and forest fires. *Remote Sensing of Environment*, 98(2) :329–343.
- Thomas, S. C., Martin, A. R., and Mycroft, E. E. (2015). Tropical trees in a wind-exposed island ecosystem : height-diameter allometry and size at onset of maturity. *Journal of Ecology*, 103(3) :594–605.
- Toledo-Aceves, T. and Swaine, M. D. (2008). Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. *Plant Ecology*, 196(2) :233–244.
- Tsui, O. W., Coops, N. C., Wulder, M. A., and Marshall, P. L. (2013). Integrating airborne LiDAR and space-borne radar via multivariate kriging to estimate above-ground biomass. *Remote Sensing of Environment*, 139 :340–352.
- Uhl, C. and Kauffman, J. B. (1990). Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. *Ecology*, 71(2) :437–449.
- Vieira, I. C. G., FERREIRA, L. V., and HOMMA, A. K. O. (2006). Programa de C&T para recuperaçã{o de áreas alteradas no arco do desmatamento da Amazônia. *Relatório Final, SBCP*.
- Vincent, G., Sabatier, D., Blanc, L., Chave, J., Weissenbacher, E., Pélissier, R., Fonty, E., Molino, J.-F., and Coutron, P. (2012). Accuracy of small footprint airborne LiDAR in its predictions of tropical moist forest stand structure. *Remote Sensing of Environment*, 125 :23–33.
- Virkar, Y., Clauset, A., et al. (2014). Power-law distributions in binned empirical data. *The Annals of Applied Statistics*, 8(1) :89–119.

- Wagner, F., Hérault, B., Stahl, C., Bonal, D., and Rossi, V. (2011). Modeling water availability for trees in tropical forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(9) :1202–1213.
- Wagner, F., Rossi, V., Stahl, C., Bonal, D., and Herault, B. (2012). Water availability is the main climate driver of neotropical tree growth. *PloS one*, 7(4) :e34074.
- Wedeux, B. M. M. and Coomes, D. A. (2015). Landscape-scale changes in forest canopy structure across a partially logged tropical peat swamp. *Biogeosciences*, 12(22) :6707–6719.
- Whitmore, T. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3) :536–538.
- Yang, J., Jones, T., Caspersen, J., and He, Y. (2015). Object-based canopy gap segmentation and classification : quantifying the pros and cons of integrating optical and lidar data. *Remote Sensing*, 7(12) :15917–15932.
- Yang, Y., Saatchi, S. S., Xu, L., Yu, Y., Lefsky, M. A., White, L., Knyazikhin, Y., and Myneni, R. B. (2016). Abiotic Controls on Macroscale Variations of Humid Tropical Forest Height. *Remote Sensing*, 8(6) :494.
- Yee, T. W. and Others (2010). The VGAM package for categorical data analysis. *Journal of Statistical Software*, 32(10) :1–34.